

网络出版时间:2025-12-22

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20251219.1514.005

大麦 GATA 基因家族的全基因组鉴定及表达分析

王孜逸^{1,2}, 李嘉伟², 耿梓瀚², 倪守飞², 丛钰莹², 刘浩²,
赵彦宏², 胡德昌¹, 王艳芳¹

(1. 鲁东大学生命科学学院, 山东烟台 264025; 2. 鲁东大学园艺学院, 山东烟台 264025)

摘要: GATA 基因家族成员是植物重要的转录因子, 广泛参与植物生长发育及多种生理生化过程。为了解 GATA 家族成员在大麦中的分布及其功能, 基于生物信息学方法系统开展了大麦 GATA 基因家族成员的全基因组鉴定及其结构、共线性、启动子、表达模式等分析。结果表明, 在大麦基因组中共鉴定出 27 个 GATA 基因, 依次命名为 *HvGATA01*~*HvGATA27*, 其不均匀分布于 7 条染色体上。27 个 *HvGATA* 基因的内含子数在 0~7 之间, 所有成员均包含典型的 GATA 保守结构域。通过系统进化分析将 27 个成员划分为 5 个亚组 (S1~S5), 其中 S5 亚组包含 9 个成员, S3 亚组仅 1 个成员; 不同亚族成员间的内含子和外显子分布存在明显差异, 且除 S3 亚组外, 其余亚组成员均在单、双子叶植物分化前已存在。经共线性分析, 在大麦与水稻、拟南芥、二穗短柄草、大豆、番茄基因组间均存在共线性 GATA 基因对, 但大麦与水稻、二穗短柄草中的共线性基因对明显多于其余三个物种。通过顺式作用元件分析, 大麦 GATA 启动子区富集有光响应元件及激素信号响应元件。*HvGATA* 基因在大麦 16 个不同组织中的表达存在明显差异, 多数 *HvGATA* 基因在花序中呈现高表达特征, 而在去苞片籽粒中表达量较低, 暗示其可能参与大麦开花发育调控。

关键词: 大麦; GATA 基因家族; 生物信息学; 全基因组鉴定

中图分类号: S512.3; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2026)01-0077-13

Genome-Wide Identification and Expression Analysis of GATA Gene Family in Barley

WANG Ziyi^{1,2}, LI Jiawei², GENG Zihan², NI Shoufei², CONG Yuying², LIU Hao²,
ZHAO Yanhong², HU Dechang¹, WANG Yanfang¹

(1. School of Life Sciences, Ludong University, Yantai, Shandong 264025, China;

2. College of Horticulture, Ludong University, Yantai, Shandong 264025, China)

Abstract: The GATA gene family is a crucial class of transcriptional regulators in plants, widely involved in plant growth, development, and various physiological and biochemical processes. In this study, a comprehensive genome-wide analysis of the barley GATA transcription factor family was performed using bioinformatics approaches, including gene identification, structural characterization, collinearity analysis, promoter element prediction, and expression pattern profiling. The results showed that the barley genome contains a total of 27 GATA genes (designated as *HvGATA01*–*HvGATA27*), which were unevenly distributed across the 7 chromosomes. Gene structure analysis revealed that the number of introns in *HvGATA* genes ranged from 0 to 7, with distinct intron-exon arrangements observed among different subgroups. All members contain the typical GATA conserved domain. Phylogenetic analysis divided them into five subgroups (S1–S5), of which subgroup S5 con-

收稿日期: 2025-02-13

修回日期: 2025-04-13

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32272159)

第一作者 E-mail: 17616266818@163.com (王孜逸)

通讯作者 E-mail: zyhbob@163.com (赵彦宏); hudch78@163.com (胡德昌)

tains 9 members, while subgroup S3 has only one member. Except for S3, the remaining subgroups existed before the divergence of monocots and dicots. Collinearity analysis revealed that collinear GATA gene pairs exist between the barley genome and those of rice, *Arabidopsis thaliana*, *Brachypodium distachyon*, soybean, and tomato. Notably, the number of collinear gene pairs in barley-rice and barley-*Brachypodium distachyon* comparisons was significantly higher than that in the other three species. *Cis*-acting element analysis indicated that the promoter regions of barley GATA genes are enriched with light-responsive elements and hormone signaling-related elements. Expression profiling showed significant differential expression patterns across 16 barley tissues, with most *HvGATA* genes exhibiting high expression in inflorescence tissues, while low expression was observed in de-glumed grains, suggesting their potential involvement in barley flowering development regulation.

Keywords: Barley; GATA gene family; Bioinformatics; Genome-wide identification

GATA 基因家族成员是植物中重要的转录因子,属于 DNA 结合蛋白,通常包含一个或两个 IV 型锌指结构域(CX₂CX₁₇₋₂₀CX₂C),分别称为 N-finger(靠近 N 端)和 C-finger(靠近 C 端);C-finger 负责特异识别并结合 DNA 上的特定序列 A/T(GATA)A/G,帮助 GATA 因子特异性地识别并结合到靶基因启动子或增强子区域的 GATA 核心序列,N-finger 则主要参与与其他蛋白的相互作用^[1-2]。GATA 基因家族成员在植物的生长发育、抗逆境胁迫中发挥着重要作用^[3-4],如拟南芥中,GATA 蛋白深度参与种子、根、花、叶等器官的生长发育过程^[5];水稻的 GATA 转录因子 OsGATA6 被确定为调控水稻抽穗期、穗粒数和籽粒大小的关键因子^[6];在油菜中已鉴定出 29 个 GATA 转录因子,并发现其在胁迫响应中发挥作用^[7]。史军娜等^[8]发现,沙冬青中的一个 GATA 基因(*AmZFPG*)在干旱和低温胁迫下表达量上升,推测其与植物抗逆性紧密相关。有报道认为,茶树中的*CsGATA1* 基因可能与茶树生长发育及抗逆境胁迫相关^[9];桑树、谷子、玉米、花生、美洲狼尾草中的 GATA 基因与其抗干旱、高温等胁迫相关^[10-15]。

大麦作为早期驯化的重要谷类作物,在农业经济中占据重要地位。目前,关于大麦中 GATA 基因家族的鉴定与表达研究相对较少。本研究运用生物信息学方法,从全基因组层面鉴定大麦 GATA 家族成员,并对其基因结构、染色体分布、蛋白质保守基序、蛋白理化性质与结构、顺式作用元件、系统进化关系以及基因表达模式等展开分析,以期深入探究 GATA 家族成员在大麦生长发育和抗逆境胁迫的功能奠定基础。

1 材料与方法

1.1 大麦 GATA 家族成员的鉴定及定位

从 EnsemblPlant 数据库(<http://plants.ensembl.org/index.html>)和 Uniprot 蛋白数据库(<https://www.uniprot.org/>)中下载大麦蛋白序列。从 Pfam 数据库(<http://pfam.xfam.org/>)中下载 GATA 家族特征文件(PF00320)。利用 HMMER3(<http://www.hmmerr.org/>)从大麦蛋白序列中筛选 GATA 结构,利用 SMART 在线网站(<http://smart.embl-heidelberg.de/>)对候选 GATA 进行鉴定与验证。

从 Phytozome 数据库(<https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html>)中获取所筛选 GATA 基因在染色体上的位置信息,并利用 Mapchart 绘制染色体定位图。使用 Cell-Ploc 2.0 在线网站(<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/Cell-Ploc-2/>)进行 GATA 蛋白亚细胞定位预测。

1.2 蛋白保守基序和基因结构分析

利用 MEME 工具(<http://memesuite.org/tools/meme>)分析蛋白保守基序(motif)。使用 GSDS 2.0 工具(<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/Cell-Ploc-2/>)分析基因结构。

1.3 蛋白理化性质及结构预测

采用 ProtParam 工具(<https://web.expasy.org/protparam/>)预测 GATA 蛋白的基本理化性质。使用 SOPMA(https://npsa-prabi.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=npsa_sopma.html)预测蛋白二级结构,用 SWISS-MODEL(<https://swissmodel.expasy.org/>)预测蛋白的三级结构。通过 TMHMM(<https://services.healthtech>

dtu.dk/service.php? TMHMM-2.0) 预测蛋白跨膜结构域。

1.4 进化分析与共线性分析

使用 MEGA11 软件中的 ClustalW 模块对 GATA 进行多序列比对,并采用 NJ 法构建进化树,设置 Bootstrap 值为 1 000,其余参数采用默认值。使用 Evolview3 在线工具(<https://www.evolgenius.info/evolview>)绘制进化树。利用 TBtools 软件分析大麦与大豆、番茄、二穗短柄草和水稻的 GATA 共线性基因对。

1.5 顺式作用元件预测

取大麦 GATA 基因上游启动子区 2 000 bp 的序列,借助 PlantCARE 在线工具(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>)预测启动子区域的顺式作用元件,使用 TBtools 软件绘制顺式作用元件分布图。

1.6 大麦 GATA 基因表达模式分析

基于 BarleyExpDB(<http://barleyexp.com/index.html>)数据库中大麦 RNA-Seq 表达数据

(PRJEB14349)进行 GATA 基因表达模式分析,数据包含了花后 15 d 与 5 d 的去苞片籽粒(CAR15、CAR5)、4 d 龄胚(EMB)、4 周龄籽粒表皮(EPI)、10 d 龄黄化幼苗(ETI)、5 mm 与 1.0~1.5 cm 花序(INF1、INF2)、10 cm 幼苗茎(LEA)、花后 6 周外稃(LEM)、浆片(LOD)、六叶期分蘖(NOD)、授粉后 6 周内稃(PAL)、5 周龄穗轴(RAC)、4 周龄根(ROO)、10 cm 幼苗根(ROO2)及 2 个月龄衰老叶片(SEN)的基因表达量,从中抽取大麦 GATA 基因的 FPKM 值,利用 TBtools 绘制大麦 *HvGATA* 基因表达热图。

2 结果分析

2.1 大麦 GATA 基因家族成员的分布

本研究从大麦中鉴定到 27 个 GATA 基因,依据其在染色体上的位置分别命名为 *HvGATA01*~*HvGATA27*,其基因长度为 784~5 500 bp,编码区(CDS)长度为 468~2 328 bp(表 1)。27 个基因不均匀分布在大麦的 7 条染色体上(图 1),

表 1 大麦 GATA 基因信息
Table 1 Information of GATA gene in barley

基因名 Gene name	基因 ID Gene ID	染色体位置 Chromosomal location/bp	长度 Length/bp	编码区 CDS/bp	亚组 Subgroup
<i>HvGATA01</i>	HORVU. MOREX. r3. 1HG0023970	chr1H:93476930~93478255;-	1 325	468	S3
<i>HvGATA02</i>	HORVU. MOREX. r3. 1HG0058390	chr1H:389294035~389295670;+	1 635	1 083	S5
<i>HvGATA03</i>	HORVU. MOREX. r3. 1HG0073340	chr1H:462036014~462036995;+	981	981	S1
<i>HvGATA04</i>	HORVU. MOREX. r3. 1HG0076900	chr1H:476658149~476660409;-	2 260	1 134	S5
<i>HvGATA05</i>	HORVU. MOREX. r3. 1HG0091840	chr1H:507729691~507730475;+	784	654	S1
<i>HvGATA06</i>	HORVU. MOREX. r3. 2HG0125050	chr2H:98425567~98430449;-	4 882	2 328	S1
<i>HvGATA07</i>	HORVU. MOREX. r3. 2HG0184840	chr2H:571876634~571878995;+	2 361	1 296	S5
<i>HvGATA08</i>	HORVU. MOREX. r3. 2HG0185510	chr2H:574837073~574841364;-	4 291	1 326	S4
<i>HvGATA09</i>	HORVU. MOREX. r3. 2HG0217760	chr2H:664542126~664545433;+	3 307	1 371	S4
<i>HvGATA10</i>	HORVU. MOREX. r3. 3HG0277700	chr3H:412816191~412817056;+	865	699	S1
<i>HvGATA11</i>	HORVU. MOREX. r3. 3HG0288270	chr3H:482386468~482388628;-	2 160	1 179	S5
<i>HvGATA12</i>	HORVU. MOREX. r3. 3HG0330940	chr3H:620764692~620766009;-	1 317	546	S1
<i>HvGATA13</i>	HORVU. MOREX. r3. 4HG0334570	chr4H:9352553~9356098;-	3 545	951	S2
<i>HvGATA14</i>	HORVU. MOREX. r3. 4HG0340090	chr4H:28519562~28523383;-	3 821	804	S2
<i>HvGATA15</i>	HORVU. MOREX. r3. 4HG0347200	chr4H:74193764~74194820;-	1 056	1 056	S4
<i>HvGATA16</i>	HORVU. MOREX. r3. 4HG0405380	chr4H:570188896~570192550;+	3 654	2 187	S2
<i>HvGATA17</i>	HORVU. MOREX. r3. 4HG0407380	chr4H:578663790~578664629;-	839	747	S5
<i>HvGATA18</i>	HORVU. MOREX. r3. 4HG0416070	chr4H:603980344~603982486;-	2 142	1 074	S5
<i>HvGATA19</i>	HORVU. MOREX. r3. 5HG0424280	chr5H:8995511~8998549;+	3 038	1 050	S5
<i>HvGATA20</i>	HORVU. MOREX. r3. 5HG0454780	chr5H:233014475~233016617;-	2 142	1 341	S5
<i>HvGATA21</i>	HORVU. MOREX. r3. 5HG0528890	chr5H:568479319~568480852;+	1 533	489	S1
<i>HvGATA22</i>	HORVU. MOREX. r3. 6HG0559190	chr6H:64127231~64130703;+	3 472	1 014	S2
<i>HvGATA23</i>	HORVU. MOREX. r3. 6HG0579890	chr6H:202080340~202082103;+	1 763	1 026	S1
<i>HvGATA24</i>	HORVU. MOREX. r3. 6HG0599190	chr6H:399410252~399411983;+	1 731	1 218	S5
<i>HvGATA25</i>	HORVU. MOREX. r3. 6HG0627260	chr6H:546369566~546374877;-	5 311	1 218	S5
<i>HvGATA26</i>	HORVU. MOREX. r3. 7HG0716520	chr7H:503891930~503893877;-	1 947	1 083	S1
<i>HvGATA27</i>	HORVU. MOREX. r3. 7HG0728220	chr7H:569286907~569292407;+	5 500	819	S2

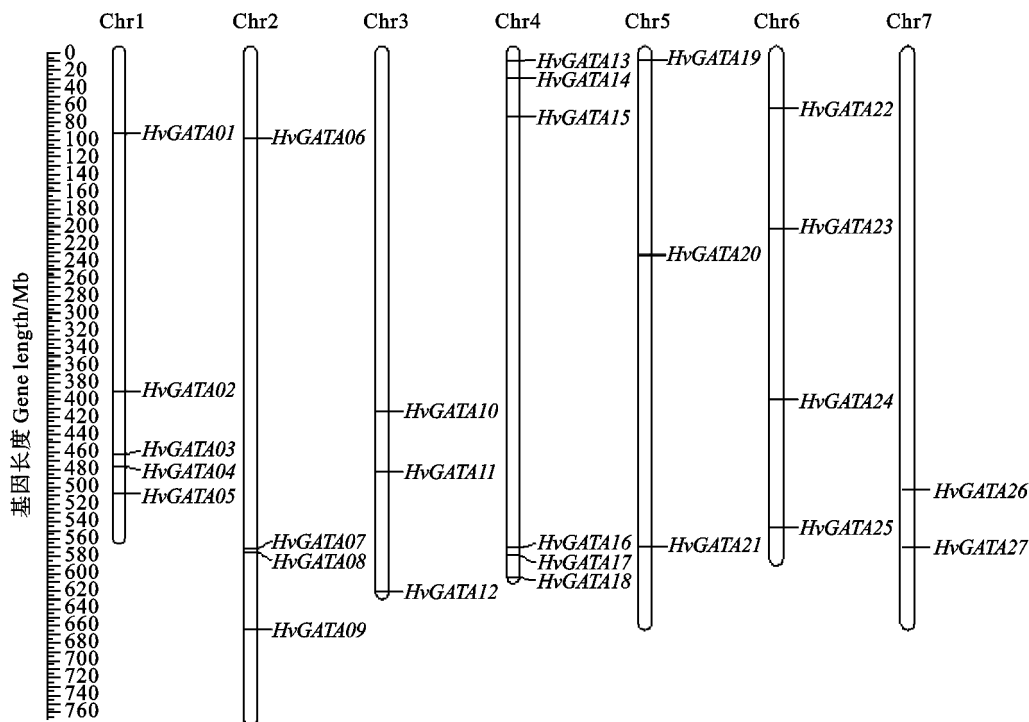


图 1 大麦 *HvGATA* 基因的染色体位置

Fig. 1 Chromosomal locations of *HvGATA* genes in barley

其中 Chr4 上的 *HvGATA* 最多(6 个), Chr1 上有 5 个基因, Chr2 和 Chr6 各有 4 个基因, Chr3 和 Chr5 均有 3 个基因, Chr7 只有 1 个基因。部分基因有成簇分布的特点, 如 *HvGATA07* 与 *HvGATA08* 紧密相邻, *HvGATA16* 与 *HvGATA17* 紧密相邻。

2.2 GATA 的系统进化分析

对拟南芥、小麦和大麦中的 136 个 GATA 蛋白进行系统进化分析, 构建的系统进化树(图 2)显示, 这些 GATA 可分为 5 个亚组(S1~S5)。其中, S1、S2、S4 和 S5 亚组均包含上述 3 个物种的成员, 表明上述 4 个亚组在拟南芥、小麦和大麦分化之前就已经形成。由于拟南芥属于双子叶植物, 小麦和大麦属于单子叶植物, 推测这 4 个亚组在单、双子叶植物分化前已存在^[16]。S3 亚组含有的基因数最少, 仅包含 1 个大麦 GATA 和 3 个小麦 GATA, 推测该亚组起源于单、双子叶植物分化之后至大麦与小麦分化之前。S5 亚组包含成员最多, 有 55 个。整体而言, 大麦与小麦 GATA 基因的关系较拟南芥更为紧密。

2.3 大麦 GATA 理化性质及结构分析

蛋白理化性质分析结果(表 2)表明, 27 个

HvGATA 长度在 155~775 aa 之间, 相对分子量为 17.343~88.61 kDa。其亲水指数均为负值, 说明这些蛋白为亲水性蛋白, 但亲水程度存在差异; 等电点(pI)范围为 4.66~10.22, 碱性蛋白有 14 个(pI>7), 酸性蛋白为 13 个(pI<7)。跨膜结构域预测显示, 27 个 *HvGATA* 无跨膜结构域, 意味着蛋白合成后无需跨膜运输。亚细胞定位预测表明, 这些蛋白均定位于细胞核, 上述两点都与 *HvGATA* 作为转录因子的特性相契合。

蛋白质二级结构分析表明, *HvGATA* 的二级结构主要由 α -螺旋和无规则卷曲组成, 其中无规则卷曲占 71.93% (*HvGATA09*)~93.55% (*HvGATA05*); α -螺旋在不同的 *HvGATA* 中占比差异较大, 范围为 4.61% (*HvGATA05*)~42.03% (*HvGATA16*)(表 2)。*HvGATA06* 和 *HvGATA16* 的 α -螺旋占比约 50%, 显著高于其他蛋白。

蛋白质三级结构分析表明, 27 个 *HvGATA* 的三级结构间存在明显差异(图 3), 可能因其 α -螺旋及无规则卷曲在整个蛋白结构中占比存在差异, 致使其蛋白的空间结构各不相同; 蛋白结构决定蛋白功能, 暗示它们的功能存在差异。

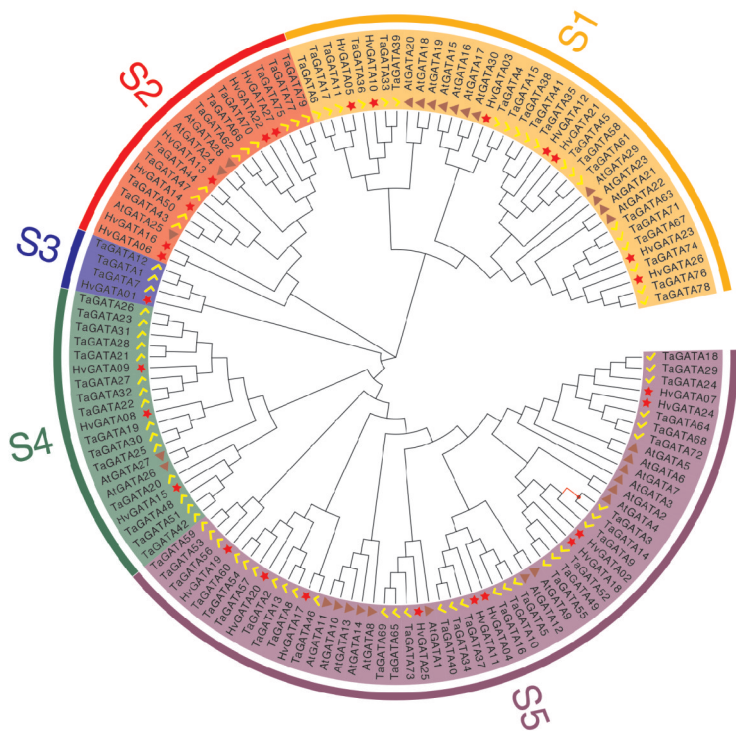


图 2 大麦、水稻和拟南芥 GATA 基因的进化关系

Fig. 2 Evolutionary relationships of GATA genes among barley, rice and *Arabidopsis*

表 2 大麦 GATA 理化性质分析

Table 2 Physicochemical properties of GATA in barley

GATA 名称 GATA name	蛋白 ID Protein ID	长度 Length/aa	分子量 Molecular weight/kDa	等电点 pI	亲水指数 Hydrophile index	亚细胞定位 Subcellular location	α-螺旋 α-helix/%	无规则卷曲 Random coil/%
HvGATA01	HORVU. MOREX. r3. 1HG0023970.1	155	17.34	9.46	-1.14	Nucleus	23.87	74.84
HvGATA02	HORVU. MOREX. r3. 1HG0058390.1	360	37.75	7.01	-0.41	Nucleus	14.17	82.50
HvGATA03	HORVU. MOREX. r3. 1HG0073340.1	326	34.73	6.14	-0.73	Nucleus	14.11	82.21
HvGATA04	HORVU. MOREX. r3. 1HG0076900.1	377	39.26	5.76	-0.42	Nucleus	15.38	83.29
HvGATA05	HORVU. MOREX. r3. 1HG0091840.1	217	23.08	8.70	-0.54	Nucleus	4.61	93.55
HvGATA06	HORVU. MOREX. r3. 2HG0125050.1	775	88.61	7.36	-0.55	Nucleus	39.87	49.55
HvGATA07	HORVU. MOREX. r3. 2HG0184840.2	431	45.79	6.87	-0.57	Nucleus	5.10	92.11
HvGATA08	HORVU. MOREX. r3. 2HG0185510.1	441	48.23	8.01	-0.71	Nucleus	17.46	74.60
HvGATA09	HORVU. MOREX. r3. 2HG0217760.1	456	49.41	6.61	-0.70	Nucleus	20.83	71.93
HvGATA10	HORVU. MOREX. r3. 3HG0277700.1	232	24.25	7.43	-0.35	Nucleus	11.64	84.05
HvGATA11	HORVU. MOREX. r3. 3HG0288270.1	392	41.35	5.96	-0.43	Nucleus	7.40	91.58
HvGATA12	HORVU. MOREX. r3. 3HG0330940.1	181	19.69	9.37	-0.73	Nucleus	20.99	75.14
HvGATA13	HORVU. MOREX. r3. 4HG0334570.1	316	33.73	4.66	-0.62	Nucleus	14.87	82.28
HvGATA14	HORVU. MOREX. r3. 4HG0340090.1	267	28.49	6.10	-0.52	Nucleus	17.98	75.66
HvGATA15	HORVU. MOREX. r3. 4HG0347200.1	351	37.61	8.50	-0.72	Nucleus	8.83	89.74
HvGATA16	HORVU. MOREX. r3. 4HG0405380.1	728	82.19	6.79	-0.52	Nucleus	42.03	46.02
HvGATA17	HORVU. MOREX. r3. 4HG0407380.1	248	25.86	6.35	-0.36	Nucleus	11.29	87.50
HvGATA18	HORVU. MOREX. r3. 4HG0416070.1	357	37.07	6.79	-0.53	Nucleus	10.36	87.96
HvGATA19	HORVU. MOREX. r3. 5HG0424280.1	349	39.91	6.36	-1.00	Nucleus	5.44	91.12
HvGATA20	HORVU. MOREX. r3. 5HG0454780.1	446	48.50	9.54	-0.64	Nucleus	4.71	92.83
HvGATA21	HORVU. MOREX. r3. 5HG0528890.1	162	17.39	10.22	-0.77	Nucleus	20.37	74.07
HvGATA22	HORVU. MOREX. r3. 6HG0559190.1	337	35.94	5.16	-0.78	Nucleus	21.36	73.00
HvGATA23	HORVU. MOREX. r3. 6HG0579890.1	341	36.65	8.84	-0.45	Nucleus	16.13	80.94
HvGATA24	HORVU. MOREX. r3. 6HG0599190.1	405	43.07	7.64	-0.39	Nucleus	20.49	76.30
HvGATA25	HORVU. MOREX. r3. 6HG0627260.3	405	43.04	5.24	-0.40	Nucleus	14.81	84.44
HvGATA26	HORVU. MOREX. r3. 7HG0716520.1	360	38.80	8.71	-0.40	Nucleus	16.94	79.44
HvGATA27	HORVU. MOREX. r3. 7HG0728220.1	272	28.82	9.44	-0.55	Nucleus	15.07	79.41

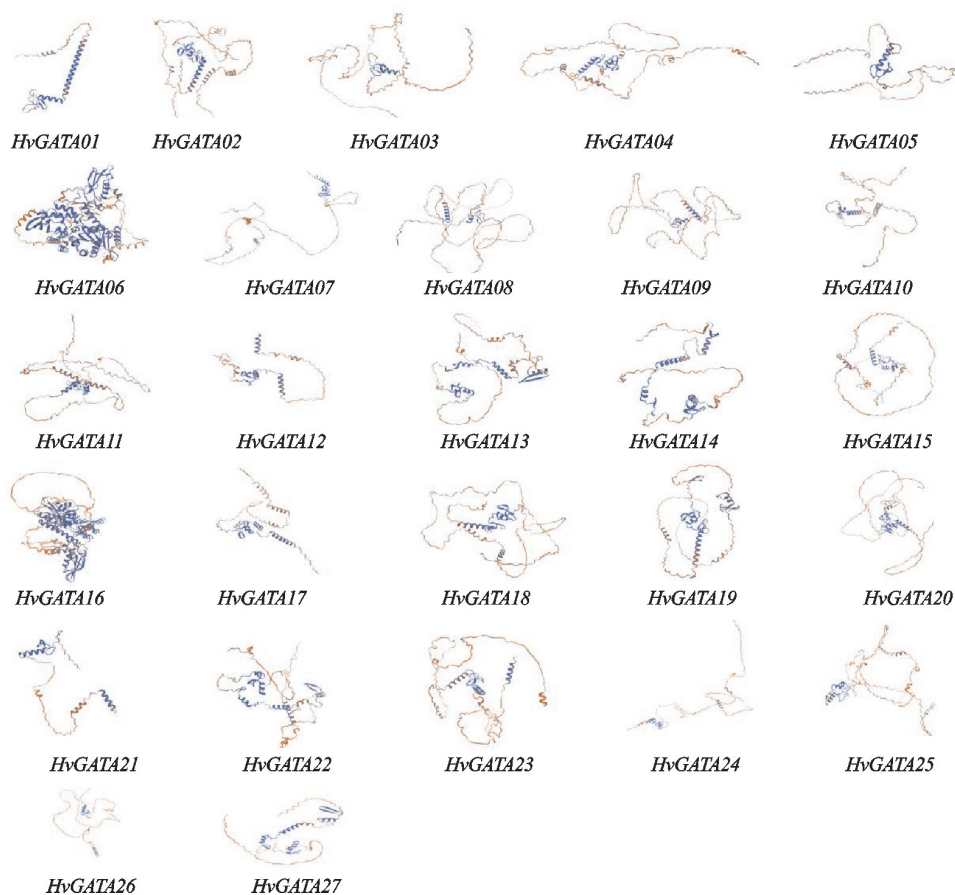


图 3 HvGATA 蛋白的三级结构预测

Fig. 3 Tertiary structures prediction of HvGATA proteins

2.4 GATA 保守基序分析

蛋白保守基序分析显示,27 个 HvGATA 均包含 motif 1;除了 HvGATA01 外,其余 26 个 HvGATA 均具有 motif 4(图 4A)。motif 4 与 motif 1 以 N 端串联形式(motif 4-motif 1)构成保守结构域,是 GATA 基因家族的典型特征(图 4B)。HvGATA 成员的 motif 数量在 1~5 之间,其中 HvGATA 01 仅含有 motif 1。图 1 的 S5 亚组中的 HvGATA 除 HvGATA 20(仅包含 motif 2)外均含有 motif 6 和 motif 2,形成 motif 6、motif 4、motif 1 和 motif 2 依次排列的模式。S1 亚组成员仅含有 motif 4 和 motif 1 组成的 GATA 保守结构域。S2 亚组呈现两种结构模式,一种是在 GATA 保守结构域上游存在 motif 5(TIFY 保守结构域)和 motif 3(CCT 保守结构域),另一种是 GATA 保守结构域下游连接有 motif 8 和 motif 6(HvGATA06 和 HvGATA16)(图 4C)。大麦 HvGATA 成员在保守基序组成及分布上的分化,暗示其在进化过程中产生功能分化。

在 27 个 HvGATA 序列中,均能够观察到至

少一个高度保守的区域即 IV 型锌指结构域(图 5)。在 HvGATA19 和 HvGATA20 的序列中,分别鉴定出 2 个和 3 个符合此结构域特征的序列。但利用 MEME 网站分析时,HvGATA19 和 HvGATA20 却仅检测出一个符合此特征的结构域,这可能是由于其他候选区域的氨基酸序列保守性显著低于标准 GATA 结构域阈值。

基因结构分析(图 6)表明,27 个 HvGATA 的内含子数量为 0~7 个。不同 HvGATA 的内含子长度存在较大差异,不同基因的长度存在明显差异。如 HvGATA27 基因最长,但其内含子约占整个基因长度的 85%,编码的蛋白长度仅为 272 个氨基酸,在 27 个蛋白当中属于较短的范畴。对图 1 中不同亚组成员分析表明,S1、S3 和 S5 亚组共 19 个 HvGATA 基因的内含子数为 0~2 个,其中 HvGATA03、HvGATA15 和 HvGATA20 没有内含子;S2 亚组成员中基因的内含子数为 4、6 和 7 个,S4 亚组成员中基因的内含子数为 0 和 5 个。由此可见,同一亚组内的基因结构相似,不同亚组间差异较大。

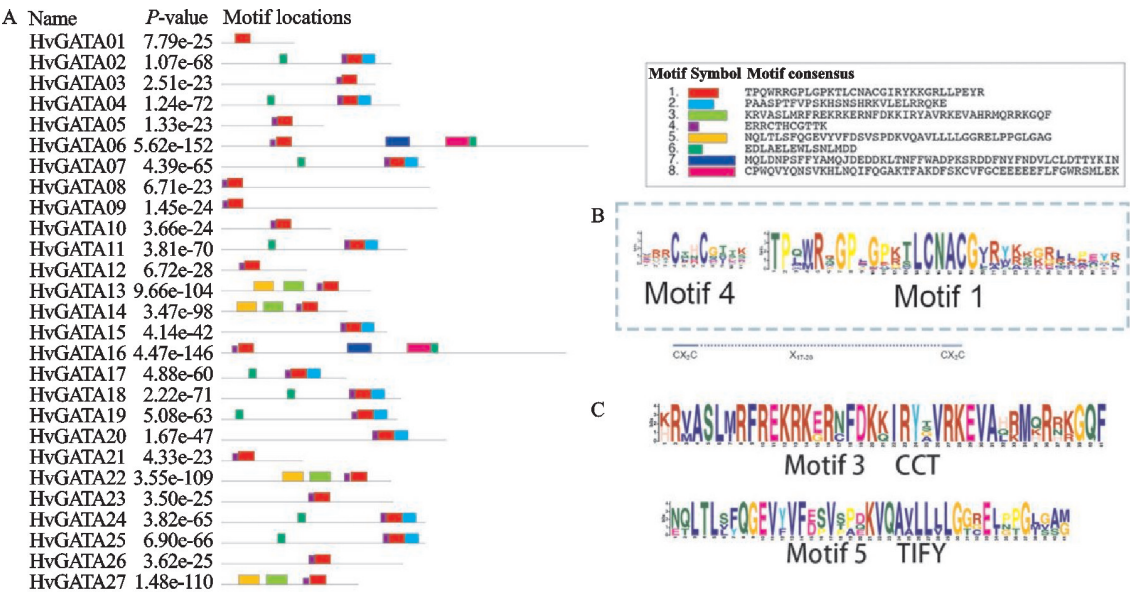


图 4 大麦 GATA 蛋白保守基序分析

Fig. 4 Analysis of conserved motifs of GATA proteins in barley

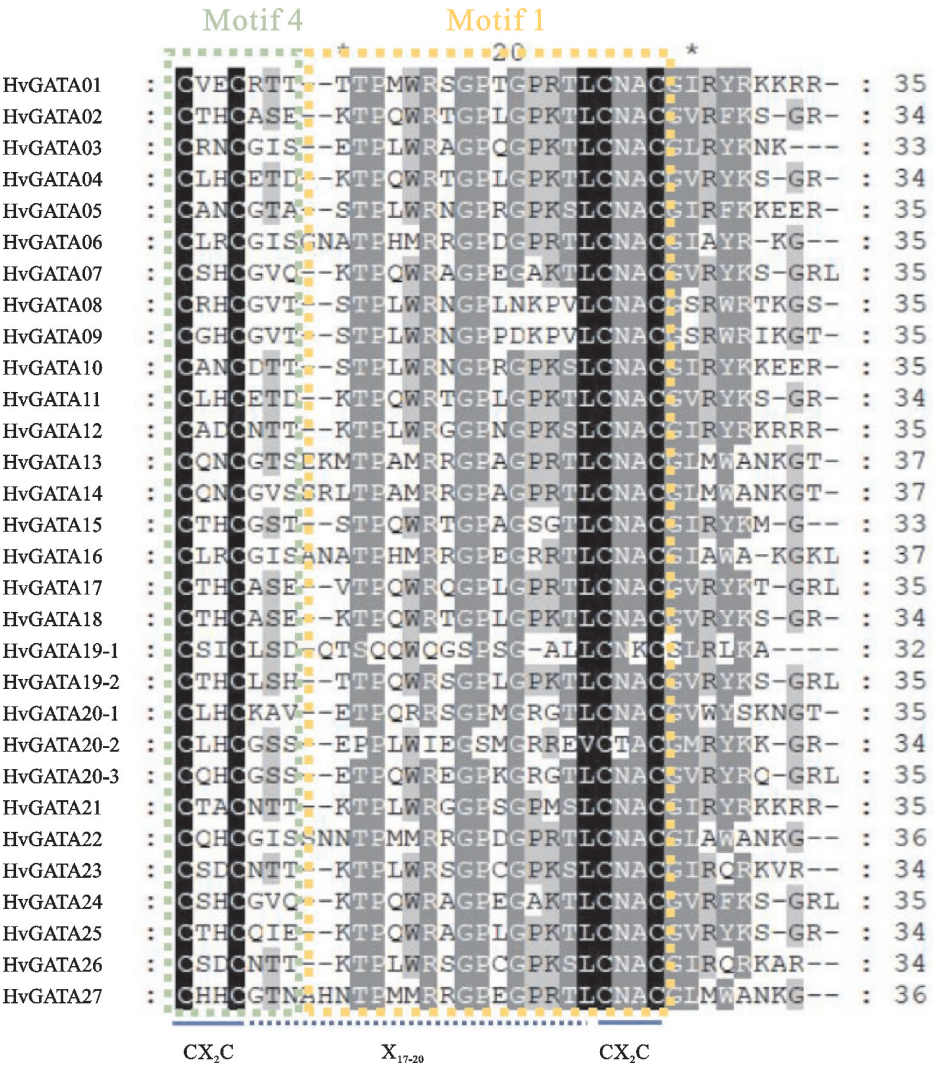


图 5 大麦 GATA 蛋白保守结构域分析

Fig. 5 Analysis of conservative domains of GATA proteins in barley

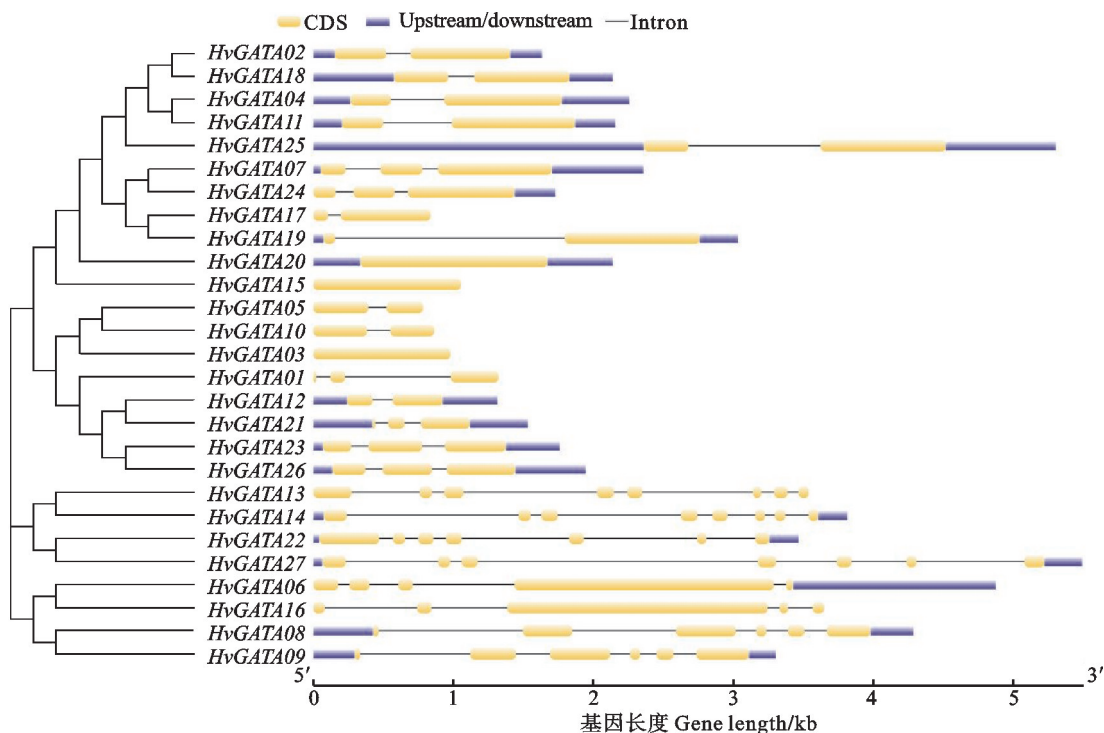


图 6 大麦 GATA 基因结构分析

Fig. 6 Analysis of GATA gene structures in barley

2.5 共线性分析

对大麦与二穗短柄草、水稻、番茄、拟南芥、大豆的 GATA 基因进行共线性分析,结果(图 7)显示,大麦与拟南芥、大豆的共线基因对数量最少(各 4 对),这可能因为二者为双子叶植物,与大麦亲缘关系较远。水稻、二穗短柄草分别与大麦存在 29 对和 24 对共线基因对,推测可能因为 GATA 基因在禾本科植物中保守。*HvGATA 04* 拥有最多共线基因对,暗示其保守性较高;*HvGATA 12* 和 *HvGATA 21* 仅与二穗短柄草存在共线基因对,说明其在大麦与二穗短柄草间的变异程度较低。*HvGATA 04*、*HvGATA 08* 和 *HvGATA 11* 与除拟南芥之外的四个物种(二穗短柄草、水稻、番茄和大豆)形成共线性基因对,显示出其在物种间较保守。

2.6 *HvGATA* 基因顺式作用元件分析

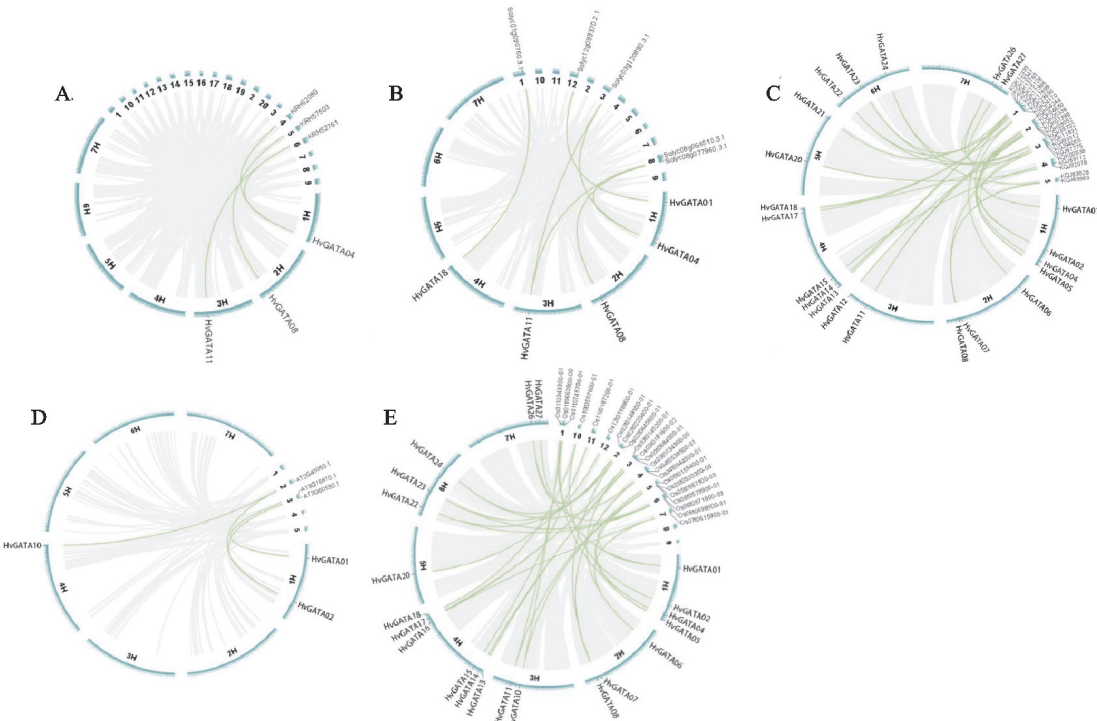
通过 PlantCARE 分析 *HvGATA* 起始密码子(ATG)上游 2 000 bp 区域的顺式作用元件,结果(图 8 和表 3)显示,27 个 *HvGATA* 的启动子区共鉴定出 47 种(共 979 个)顺式作用元件,且不同基因的元件数量和分布位置存在明显差异。47 种顺式作用元件可分为激素响应元件、植物生长响应元件、胁迫响应元件和光响应元件四大类,其中激素响应元件占比最高(387 个,39.53%),光

响应元件次之(367 个,37.49%),植物生长响应元件和胁迫响应元件数量较少。*HvGATA 04* 启动区包含元件数量最多(59 个),*HvGATA 03* 和 *HvGATA 09* 的启动子区元件较少,均有 22 个。综合分析表明,*HvGATA* 基因可能通过参与激素和光信号调控网络,在大麦生长发育过程中发挥重要作用。

2.7 *HvGATA* 基因在不同组织中的表达分析

基于 BarleyExpDB 数据库中大麦 RNA-Seq 表达数据(PRJEB14349)绘制 *HvGATA* 基因在 16 个组织的表达热图,结果(图 9)显示,除 *HvGATA 15* 在所有组织中均不表达外,其余 26 个 *HvGATA* 基因的表达呈现显著的组织特异性,表明其在进化过程中发生了功能分化。

部分基因在特定组织中表现出高表达特征,暗示其在该组织中可能发挥重要作用。例如,*HvGATA 26* 在 10 d 龄的黄化幼苗(ETI)中表达量最高,在衰老叶片(SEN)中表达量较高,但在授粉后 6 周的浆片(LOD)、授粉后 15 d 的籽粒(CAR15)中以及 10 cm 高幼苗的根(ROO2)中不表达。*HvGATA 26* 在黑暗或光信号衰减下表达量较高,表明该基因可能受光信号影响。在 16 个大麦组织中,*HvGATA 23*、*HvGATA 11*、*HvGATA 05*、*HvGATA 10*、*HvGATA 03*、*HvGATA 15* 及



A:大麦与大豆; B:大麦与番茄; C:大麦与二穗短柄草; D:大麦与拟南芥; E:大麦与水稻。
A: Barley and soybean; B: Barley and tomato; C: Barley and *B. distachyon*; D: Barley and *Arabidopsis*; E: Barley and rice.

图 7 GATA 基因共线性分析
Fig. 7 Collinearity analysis of GATA genes

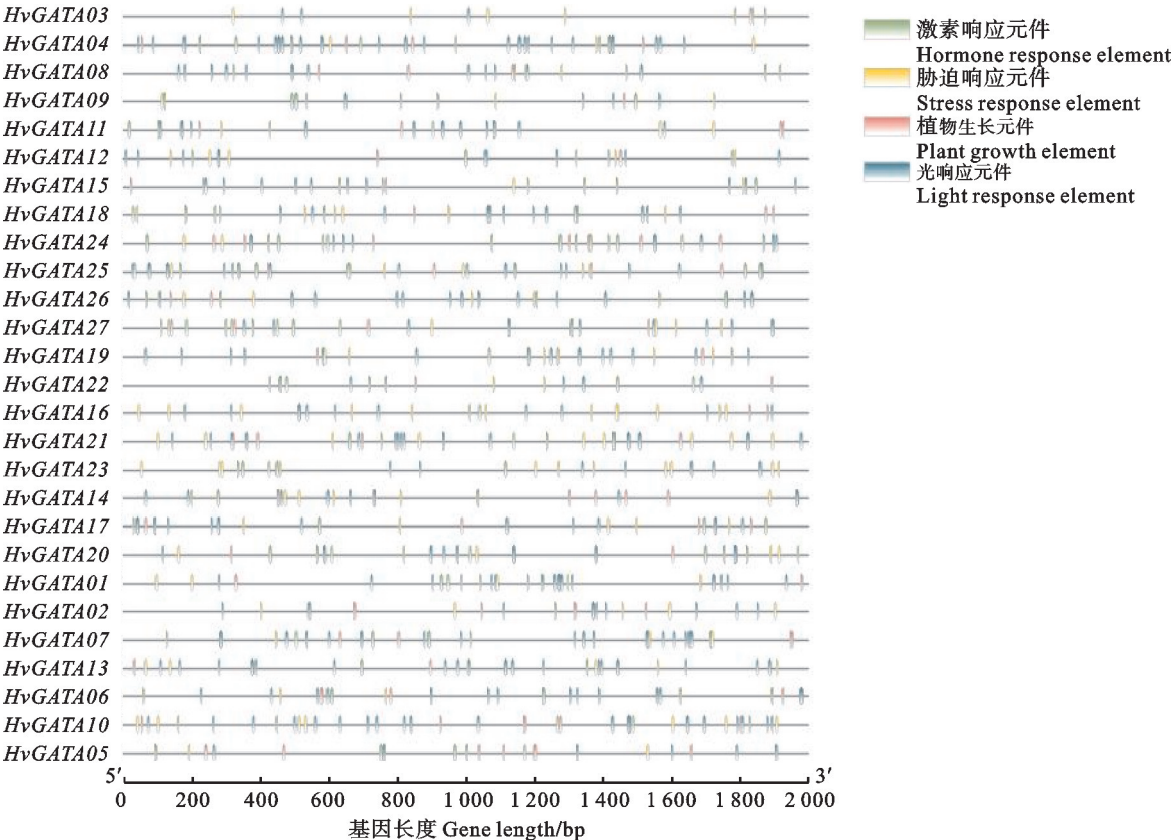
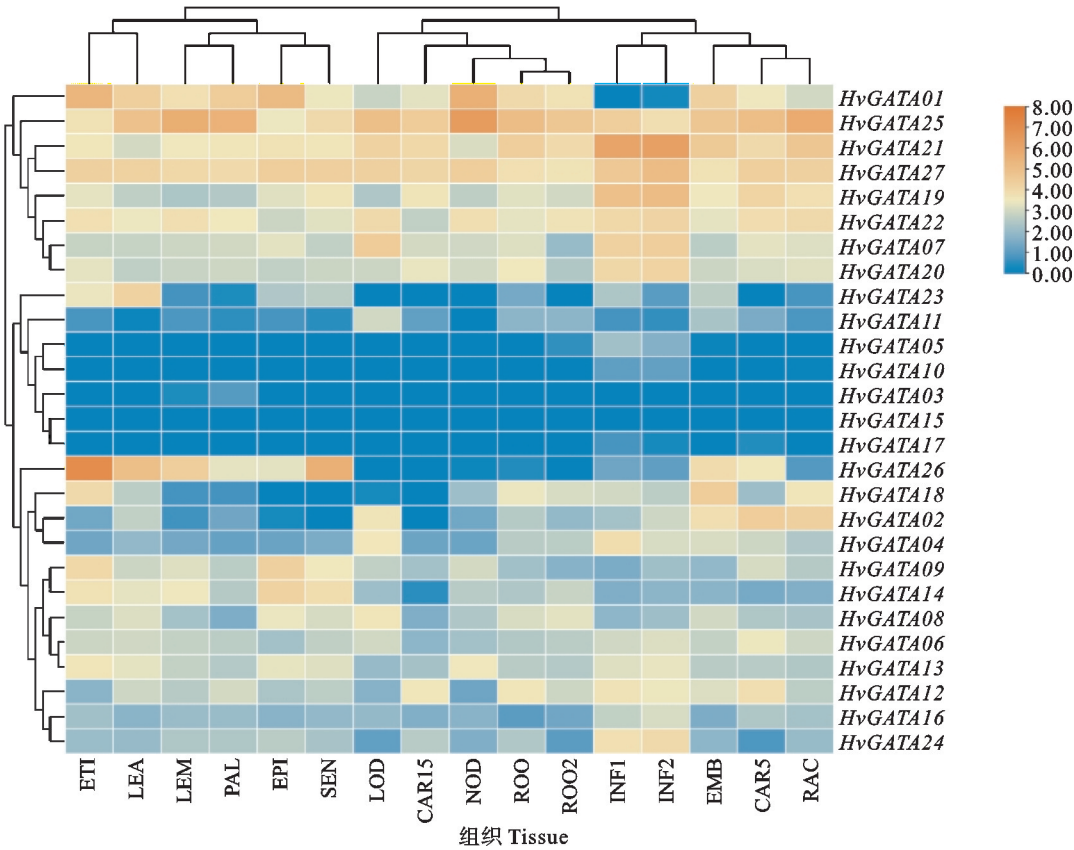


图 8 *HvGATA* 基因启动子区域顺式作用元件
Fig. 8 *Cis*-acting elements in promoter regions of *HvGATA* genes

表 3 *HvGATA* 基因的顺式作用元件

Table 3 Classification of *cis*-acting elements in barley *HvGATA* genes

类型 Type	顺式作用元件 <i>Cis</i> -element
激素响应元件 Hormone response elements	TGA-element、TCA-element、SARE、ABRE、AuxRR-core、CGTCA-motif、TGACG-motif、P-box、GARE-motif
胁迫响应元件 Stress response elements	TC-richrepeats、DRE、LTR、ARE、GC-motif、MBS、CCAAT-box
植物生长元件 Plant growth elements	MSA-like、A-box、circadian、RY-element、O ₂ -site、CAT-box、motifI、GCN4_motif、HD-Zip1、AACA_motif、MBSI
光响应元件 Light response elements	ACE、G-box、GT1-motif、Sp1、3-AF1 binding、site、MRE、ATCT-motif、Box4、chs-CMA1a、chs-CMA2b、GA-motif、GATA-motif、TCCC-motif、TCT-motif、Box II、Gap-box、GTGGC-motif、I-box、LAMP-element、AE-box



CAR15: 花后 15 d 去苞片籽粒; CAR5:花后 5 d 去苞片籽粒; EMB: 4 d 龄的胚; EPI: 4 周龄籽粒表皮; ETI: 10 d 龄黄化幼苗; INF1: 5 mm 花序; INF2: 1.0~1.5 cm 花序; LEA: 10 cm 幼苗茎; LEM: 花后 6 周的外稃; LOD: 花后 6 周的浆片; NOD: 六叶期分蘖; PAL: 花后 6 周的内稃; RAC: 5 周龄穗轴; ROO: 4 周龄的根; ROO2: 10 cm 幼苗的根; SEN: 两个月龄衰老叶片。

CAR15: Grains with bracts removed at 15 days post-anthesis; CAR5: Grains with bracts removed at 5 days post-anthesis; EMB: Embryos of 4-day-old; EPI: Epidermis of grains at 4 weeks-old; ETI: Ten-day-old chlorotic seedlings; INF1: 5 mm inflorescence; INF2: 1.0—1.5 cm inflorescence; LEA : Stem of 10 cm young plant; LEM: Lemmas at 6 weeks post-anthesis; LOD: Lodicules at 6 weeks post-anthesis; NOD: Tillers at the six-leaf stage; PAL: Inner bract at 6 weeks post-anthesis; RAC: Five-week-old rachis; ROO: Roots of 4-week-old seedlings; ROO2: Roots of 10 cm seedlings; SEN: Two-month-old senescent leaves.

图 9 *HvGATA* 基因的相对表达量
Fig. 9 Relative expression level of the *HvGATA* genes

HvGATA17 的表达量极低甚至检测不到表达,推测其在大麦正常生长条件下功能有限。*HvGATA01* 在 10 d 黄化苗(ETI)和六叶期分蘖(NOD)中高表达,但在花序(INF 和 INF2)中低表达,表明其功能与花序发育关联性较低。授粉后 5 d 与

15 d 的去苞片籽粒(CAR5 和 CAR15)中,部分基因表达量存在显著变化,多数基因表达量下调,其中 *HvGATA26*、*HvGATA18* 与 *HvGATA02* 在 CAR5 中表达量相对较高,但在 CAR15 中不表达,推测其可能与籽粒早期特定调控通路相关;而

HvGATA24 和 *HvGATA21* 表达量在 CAR15 中显著上升,推测其可能参与籽粒成熟调控。值得注意的是, *HvGATA23*、*HvGATA05*、*HvGATA03* 及 *HvGATA10* 在大麦其他部位有低量表达,但在籽粒发育阶段均未表达,暗示其功能可能具有高度组织特异性或受特定条件诱导。

3 讨论

GATA 转录因子广泛参与植物形态建成与胁迫响应机制,其在植物中通常含 20~30 个家族成员^[17]。本研究在大麦全基因组中鉴定出 27 个 GATA 基因,与二倍体植物葡萄(23 个)^[18]、拟南芥(29 个)和水稻(28 个)^[19]等物种数量相近。单子叶及双子叶二倍体植物的 GATA 基因数量相近,表明该家族在单双子叶植物分化之前即已达到如此规模。值得注意的是,在小麦(六倍体)^[20]中共鉴定出 79 个 GATA 基因,约为大麦数量的 3 倍,且在系统进化树中,普通小麦的 GATA 基因常以 3 个基因成簇的形式分布在相邻分支上(如 *TaGATA18*、*TaGATA24* 和 *TaGATA29* 分别对应小麦 A、B、D 染色体组),印证了六倍体小麦形成过程中 GATA 基因家族的三倍化扩增事件。由此可见,GATA 基因家族的扩张与物种染色体倍数相关,暗示全基因组复制事件是其成员倍增的主要驱动因素。

分析大麦 GATA 蛋白的理化性质发现,27 个 *HvGATA* 蛋白多数呈现碱性($pI > 7$)。这与其他单子叶植物的研究报道一致^[21-22]。而双子叶植物中则呈现相反趋势,如花生的酸性蛋白数量比碱性蛋白多 7 个^[14],苹果的酸性蛋白数量比碱性蛋白多 9 个^[5]。这表明单、双子叶植物的 GATA 蛋白的理化性质存在差异。亚细胞定位结果显示,27 个 *HvGATA* 均定位于细胞核,这与桑树研究结果一致^[11],与大豆、水稻等物种中定位于细胞核、叶绿体及细胞质的 GATA 蛋白不同^[13-14,23-28]。定位于叶绿体中的 GATA 蛋白可能与叶绿体的功能或植物的光合作用有关^[3-4],而大麦中却未发现此类模式。

通过多物种比较发现,大麦 GATA 家族的基因内含子数目呈现显著的双模态特征:多数基因的内含子数量较少,仅 0~2 个,如苹果 GATA 基因家族亚组 A 组和 B 组^[5]、水稻 GATA 基因亚家族 I^[19],少部分基因的内含子数目超过 5 个。这种数量分化现象可能与基因功能分化密切相关。

如基因复制事件驱动的新功能化过程伴随着内含子数量的增加,而内含子丢失则与基因功能简约化进程相关^[29-30]。这种差异体现了基因家族成员通过内含子数量调整实现功能分工的进化策略^[31],内含子数量多的成员通过选择性剪接生成多种蛋白亚型,从而增强对复杂环境信号的响应能力。内含子数目少或长度较短的基因往往表现出更高的转录翻译效率,暗示其可能承担植物的基础功能。这类基因倾向于采用精简的调控模式,以确保在不同发育阶段和环境条件下的稳定表达。

顺式作用元件分析表明,*HvGATA* 基因上游 2 000 bp 区域中,光响应元件数量少于激素响应元件,但显著多于生长或胁迫响应元件,这与黄瓜、蔷薇科植物类似顺式作用元件分析结果一致^[25]。*HvGATA26* 启动子区含有的叶绿素相关元件(如 CGTCA-motif、TGACG-motif)进一步支持了该基因在光信号转导中的潜在功能。

共线性分析表明,大麦 *HvGATA04*、*HvGATA08* 和 *HvGATA11* 基因与大豆、番茄、二穗短柄草、水稻等物种均存在共线性基因对,体现了它们高度的进化保守性,暗示其可能具有重要生物学功能。表达分析表明,这 3 个基因均在浆片中呈现相对较高的表达特征,推测其可能参与浆片发育调控。另外,在大豆、番茄、二穗短柄草和水稻中均存在 1~2 个同时与 *HvGATA04* 和 *HvGATA11* 共线的基因。推测这两个基因功能相似。结合系统进化分析结果与 *HvGATA11* 共线的水稻 *OsGATA6* 基因负向调控水稻抽穗期、正向调控穗发育,影响籽粒大小^[32],推测大麦 *HvGATA11* 可能参与穗部形态建成调控。与 *HvGATA01* 共线的基因 *OsGATA8* 具有固氮功能^[33],结合大豆低氮胁迫下 GATA 基因差异表达的研究^[26],暗示 *HvGATA01* 可能参与氮代谢调控。对 *HvGATA* 家族成员在不同组织的表达分析显示,大麦 GATA 基因的表达量呈现出一定的组织偏好性,12 个基因在花序中高表达,其中 *HvGATA21* 表达量随花序的发育持续上升,提示其在花器官发育中可能具有重要作用^[3,34]; *HvGATA26* 在黄化幼苗及衰老叶片中显著高表达,推测其可能参与植物衰老及黄化相关的调控机制^[3,35-41]。

综上所述,大麦 GATA 家族基因在结构、功能和进化上具有多样性,在大麦生长发育、环境适

应和产量形成等方面可能具有重要调控作用。未来可在大麦 GATA 基因对植株生长及逆境胁迫等方面进行更加深入的研究,以推动大麦品种的遗传改良和农业生产的可持续发展。

4 结论

大麦全基因组中存在 27 个 GATA 基因 (*HvGATA01~HvGATA27*),不均匀分布在 7 条染色体上,其基因结构和保守基序存在明显差异;系统发育树将大麦 GATA 基因分为 5 个亚组;共线性分析表明 *HvGATA 04*、*HvGATA 08* 和 *HvGATA 11* 在多物种中高度保守;*HvGATA* 基因表达具有显著的组织特异性,*HvGATA 26* 在黄化苗和衰老叶片中高表达。

参考文献:

- [1]宋凝曦,张晓敬,陆佳岚,等.可变剪接在植物响应胁迫中的作用[J].植物生理学报,2020,56(6):1201.
- SONG N X,ZHANG X J,LU J L,*et al.* Function of alternative splicing in plant response to biotic and abiotic stress [J]. *Plant Physiology Journal*,2020,56(6):1201.
- [2]张珂,邓宏魁.GATA 转录因子家族在细胞命运调控中的作用[J].生物化学与生物物理进展,2014,41(10):1018.
- ZHANG K,DENG H K. The function of GATA family in cell fate determination [J]. *Progress in Biochemistry and Biophysics*,2014,41(10):1018.
- [3]王娟,兰海燕.GATA 转录因子对植物发育和胁迫响应调控的研究进展[J].植物生理学报,2016,52(12):1785.
- WANG J,LAN H Y. Advances in regulation of GATA transcription factor to plant development and stress responses [J]. *Plant Physiology Journal*,2016,52(12):1785.
- [4]袁岐,张春利,赵婷婷,等.植物中 GATA 转录因子的研究进展[J].分子植物育种,2017,15(5):1702.
- YUAN Q,ZHANG C L,ZHAO T T,*et al.* Research advances of GATA transcription factor in plant [J]. *Molecular Plant Breeding*,2017,15(5):1702.
- [5]CHEN H F,SHAO H X,LI K,*et al.* Genome-wide identification, evolution, and expression analysis of GATA transcription factors in apple (*Malus × domestica* Borkh.) [J]. *Gene*,2017,627:460.
- [6]EVANS T,REITMAN M,FELSENFIELD G. An erythrocyte-specific DNA-binding factor recognizes a regulatory sequence common to all chicken globin genes [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,1988,85(16):5976.
- [7]BEHRINGER C,BASTAKIS E,RANFTL Q L,*et al.* Functional diversification within the family of B-GATA transcription factors through the leucine-leucine-methionine domain [J]. *Plant Physiology*,2014,166(1):293.
- [8]史军娜,刘美芹,师静,等.沙冬青 GATA 型锌指蛋白基因序列及表达分析[J].北京林业大学学报,2011,33(3):21.
- SHI J N,LIU M Q,SHI J,*et al.* Sequence analysis and expression pattern of *AmZFPG* encoding a GATA type zinc finger protein in *Ammopiptanthus mongolicus* [J]. *Journal of Beijing Forestry University*,2011,33(3):21.
- [9]青亚林,侯炳豪,张宇航,等.茶树 GATA 基因家族的全基因组鉴定及表达分析[J].江苏农业科学,2024,52(9):42.
- QING Y L,HOU B H,ZHANG Y H,*et al.* Genome-wide identification and expression analysis of GATA gene family in *Camellia sinensis* [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*,2024,52(9):42.
- [10]陈小玉.SIGATA17 转录因子调控番茄耐旱性功能及应答机制研究[D].哈尔滨:东北农业大学,2020:52.
- CHEN X Y. Effects of SIGATA17 transcription factor on drought tolerance of tomato and its response mechanism [D]. Harbin:Northeast Agricultural University,2020:52.
- [11]刘江,刘刚,曾益春,等.桑树 GATA 基因家族的全基因组鉴定与分析[J].西南农业学报,2022,35(12):2724.
- LIU J,LIU G,ZENG Y C,*et al.* Genome-wide identification and analysis of mulberry (*Morus notabilis*) GATA gene family [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*,2022,35(12):2724.
- [12]卢成达,李阳,孙迪,等.谷子 GATA 基因家族的鉴定及表达分析[J].西北农业学报,2021,30(5):645.
- LU C D,LI Y,SUN D,*et al.* Genome-wide identification and expression analysis of GATA gene family in foxtail millet [J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*,2021,30(5):645.
- [13]王延召,周波,韩小花,等.玉米 GATA 基因家族的全基因组鉴定及热胁迫下的表达分析[J].河南农业科学,2020,49(11):19.
- WANG Y Z,ZHOU B,HAN X H,*et al.* Genome-wide identification of maize GATA gene family and expression analysis under heat stress [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*,2020,49(11):19.
- [14]王伟杰,雷亚柯,张建航,等.花生 GATA 基因家族鉴定和表达分析[J].山西农业大学学报(自然科学版),2024,44(2):10.
- WANG W J,LEI Y K,ZHANG J H,*et al.* Identification and expression analysis of GATA gene family in peanut [J]. *China Industrial Economics*,2024,44(2):10.
- [15]罗李旋,周涛,徐倩,等.美洲狼尾草 GATA 转录因子家族生物信息学分析[J].草地学报,2025,33(2):391.
- LUO L X,ZHOU T,XU Q,*et al.* Bioinformatics analysis of GATA family of *Pennisetum glaucum* [J]. *Acta Agrestia Sinica*,2025,33(2):391.
- [16]倪守飞,母景娇,耿梓瀚,等.大麦 VQ 基因家族鉴定及表达分析[J].南方农业学报,2023,54(5):1374.
- NI S F,MU J J,GENG Z H,*et al.* Identification and expression analysis of VQ gene family in barley [J]. *Transactions of the Southern Agricultural Society*,2023,54(5):1374.
- [17]SCHRÖDER P,HSU B Y,GUTSCHE N,*et al.* B-GATA factors are required to repress high-light stress responses in *Marchantia polymorpha* and *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant, Cell & Environment*,2023,46(8):2376.

- [18] ZHANG X M, MA J H, YANG S J, *et al.* Analysis of GATA transcription factors and their expression patterns under abiotic stress in grapevine (*Vitis vinifera* L.) [J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 611.
- [19] REYES J C, MURO-PASTOR M I, FLORENCIO F J. The GATA family of transcription factors in *Arabidopsis* and rice [J]. *Plant Physiology*, 2004, 134(4): 1718.
- [20] DU X, LU Y X, SUN H C, *et al.* Genome-wide analysis of wheat GATA transcription factor genes reveals their molecular evolutionary characteristics and involvement in salt and drought tolerance [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 24(1): 27.
- [21] YAO X, ZHOU M L, RUAN J J, *et al.* Genome-wide identification, evolution, and expression pattern analysis of the GATA gene family in Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(20): 12434.
- [22] YAO X, LAI D L, ZHOU M L, *et al.* Genome-wide identification, evolution and expression pattern analysis of the GATA gene family in *Sorghum bicolor* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1163357.
- [23] 姚茂星, 周光怡, 丁延庆, 等. 高粱 GATA 转录因子家族的鉴定和表达模式分析[J]. 分子植物育种, 2022, 20(10): 3178.
- YAO M X, ZHOU G Y, DING Y Q, *et al.* Identification and expression pattern analysis of GATA transcription factor family in sorghum [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2022, 20(10): 3178.
- [24] FENG X, YU Q, ZENG J B, *et al.* Genome-wide identification and characterization of GATA family genes in wheat [J]. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 372.
- [25] ZHANG K J, JIA L, YANG D K, *et al.* Genome-wide identification, phylogenetic and expression pattern analysis of GATA family genes in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Plants*, 2021, 10(8): 1626.
- [26] ZHANG C J, HOU Y Q, HAO Q N, *et al.* Genome-wide survey of the soybean GATA transcription factor gene family and expression analysis under low nitrogen stress [J]. *PLoS One*, 2015, 10(4): e0125174.
- [27] ZHENG L, TANG L, LI J B. Genome-wide identification of the GATA gene family in melon (*Cucumis melo*) and analysis of their expression characteristics under biotic and abiotic stresses [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1462924.
- [28] 李文敏, 吴 稳, 刘聪颖, 等. 汉麻 GATA 转录因子基因家族鉴定及生物信息学分析[J]. 高师理科学刊, 2023, 43(10): 72.
- LI W M, WU W, LIU C Y, *et al.* Identification and bioinformatics analysis of GATA transcription factor genes family in *Cannabis Sativa* L. [J]. *Journal of Science of Teachers' College and University*, 2023, 43(10): 72.
- [29] ZHANG D, LENG L, CHEN C Y, *et al.* Dosage sensitivity and exon shuffling shape the landscape of polymorphic duplicates in *Drosophila* and humans [J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2021, 6(3): 273.
- [30] PARENTEAU J, MAIGNON L, BERTHOUMIEUX M, *et al.* Introns are mediators of cell response to starvation [J]. *Nature*, 2019, 565(7741): 612.
- [31] LIU H, LYU H M, ZHU K K, *et al.* The emergence and evolution of intron-poor and intronless genes in intron-rich plant gene families [J]. *The Plant Journal*, 2021, 105(4): 1072.
- [32] ZHANG Y J, ZHANG Y, ZHANG L L, *et al.* The transcription factor OsGATA6 regulates rice heading date and grain number per panicle [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(18): 6133.
- [33] WU W, DONG X O, CHEN G M, *et al.* The elite haplotype OsGATA8-H coordinates nitrogen uptake and productive tiller formation in rice [J]. *Nature Genetics*, 2024, 56(7): 1516.
- [34] SCHWECHHEIMER C, SCHRÖDER P M, BLABY-HAAS C E. Plant GATA factors: Their biology, phylogeny, and phylogenomics [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2022, 73: 123.
- [35] ZENG Z H, ZHANG W Q, SHI Y Q, *et al.* Coordinated transcriptome and metabolome analyses of a barley *hvhggt* mutant reveal a critical role of tocotrienols in endosperm starch accumulation [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2024, 72(2): 1146.
- [36] 初梦圆, 于延冲. 影响植物叶片衰老因素的研究进展[J]. 生命科学, 2019, 31(2): 178.
- CHU M Y, YU Y C. The research progress of factors affecting plant leaf senescence [J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2019, 31(2): 178.
- [37] SU M Y, HUANG G, ZHANG Q, *et al.* The LEA protein, ABR, is regulated by ABI5 and involved in dark-induced leaf senescence in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Science*, 2016, 247: 93.
- [38] 关 昊, 姚佳明, 张欣栋, 等. 多年生黑麦草 LpPIL15-like 基因转录模式及耐逆功能分析[J]. 中国草地学报, 2024, 46(2): 24.
- GUAN H, YAO J M, ZHANG X Y, *et al.* Analysis of the transcription pattern and resistance function of LpPIL15-like gene in perennial ryegrass [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2024, 46(2): 24.
- [39] ABDULLAH-ZAWAWI M R, AHMAD-NIZAMMUDDIN N F, GOVENDER N, *et al.* Comparative genome-wide analysis of WRKY, MADS-box and MYB transcription factor families in *Arabidopsis* and rice [J]. *Scientific Reports*, 2021, 11: 19678.
- [40] 沈子又, 张 超, 董 彬, 等. 桂花 OflCYB 和 OflCYE 启动子的克隆和活性分析[J]. 生物技术通报, 2018, 34(1): 137.
- SHEN Z Y, ZHANG C, DONG B, *et al.* Cloning and expression analysis of the promoters of OflCYB and OflCYE in *Osmanthus fragrans* [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2018, 34(1): 137.
- [41] ROSADO D, GRAMEGNA G, CRUZ A, *et al.* Phytochrome interacting factors (PIFs) in *Solanum lycopersicum*: Diversity, evolutionary history and expression profiling during different developmental processes [J]. *PLoS One*, 2016, 11(11): e0165929.