生物技术通报
· 研究报告 · BIOTECHNOLOGY BULLETIN 2026, 42(10):67-76

谷子*SiGeBP*基因家族生物信息学及表达分析

曹海艳[1] 张子彤[1] 孟子钰[1] 宋继策[2] 郝雪峰[1] 金竹萍[2*]
（1.太原师范学院生物科学与技术学院，晋中 030619；2.山西大学生命科学学院，太原 030032）

摘 要：【目的】无表皮毛增强子结合蛋白（glabrous-enhancer binding protein, GeBP）是植物特有的转录调控因子，参与生长发育调控及逆境胁迫应答。明确谷子*SiGeBP*基因家族的成员组成、分子特征及表达响应模式，为解析该家族基因功能奠定基础。【方法】以谷子为试材，利用TBtools、MEGA 11.0、PlantCARE等生物信息学工具及NCBI、Pfam等相关数据库，鉴定*SiGeBP*基因家族成员，并系统分析其染色体定位、理化性质、系统发育关系、蛋白结构、基因结构和顺式作用元件；采用RT-qPCR技术，检测部分家族基因在4种非生物胁迫和4种激素处理下的表达特征。【结果】鉴定到16个*SiGeBP*基因，不均匀地分布在8条染色体上。理化性质分析表明，SiGeBP蛋白均为不稳定性亲水蛋白，具有较高热稳定性，9个成员为偏碱性蛋白。基因结构分析显示，*SiGeBP*基因含0-2个内含子，呈典型“内含子缺乏型”特征。经系统发育分析，将16个SiGeBP蛋白划分为5个亚家族，同一亚家族成员具有高度相似的蛋白保守基序和功能结构域，所有成员均含DUF573结构域。顺式作用元件预测发现，*SiGeBP*基因启动子区域富集多种非生物胁迫响应元件及激素应答元件。RT-qPCR结果显示，*SiGeBP*基因家族成员在非生物胁迫与外源激素处理下，相较于对照组均呈现显著差异化表达：*SiGeBP-1*和*SiGeBP-2*的相对表达水平在4种激素处理下均显著升高；*SiGeBP-6*和*SiGeBP-13*的表达水平在4种非生物胁迫处理下均显著下调。【结论】谷子*SiGeBP*基因家族具有保守的结构特征及多样的表达响应模式，推测其可能通过参与激素调控网络及逆境应答通路，协同调控谷子抗逆性及生长发育进程。

关键词： 谷子；*SiGeBP*基因家族；生物信息学分析；非生物胁迫；激素
DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2025-1439

Bioinformatic and Expression Analysis of the *SiGeBP* Gene Family in *Setaria italica*

CAO Hai-yan[1] ZHANG Zi-tong[1] MENG Zi-yu[1] SONG Ji-ce[2] HAO Xue-feng[1] JIN Zhu-ping[2*]
（1. *College of Biological Science and Technology, Taiyuan Normal University, Jinzhong* 030619; 2. *College of Life Sciences, Shanxi University, Taiyuan* 030032）

Abstract:【Objective】Glabrous-enhancer binding proteins (GeBPs) are a class of plant-specific transcriptional regulators that participate in the regulation of growth and development and the responses to abiotic stress. This study aimed to clarify the member composition, molecular characteristics, and expression response patterns of the *SiGeBP* gene family in *Setaria italica*, thereby laying a foundation for elucidating the functions of this gene family.【Method】*S. italica* was used as the experimental material. Bioinformatics tools, including TBtools, MEGA 11.0, and PlantCARE, together with relevant databases such as NCBI and Pfam, were employed to identify the members of the *SiGeBP* gene family, followed by systematic analyses of their chromosomal localization, physicochemical properties, phylogenetic relationships, protein conserved motifs, functional domains, gene structures, and *cis*-acting elements. Additionally, quantitative real-time polymerase chain reaction (RT-qPCR) was performed to detect the expression characteristics of the *SiGeBP* gene family under four types of abiotic stress and four types of hormone treatment conditions.【Result】A total of 16 *SiGeBP* genes were identified and they unevenly distributed across 8 chromosomes. Physicochemical property analysis revealed that all SiGeBP proteins were unstable hydrophilic proteins with high thermal stability, and 9 members were alkaline proteins. Gene structure analysis indicated that *SiGeBP* genes contained 0-2 introns, exhibiting a typical intron-poor feature. Phylogenetic

收稿日期：2025-12-28
基金项目：山西省基础研究计划（202403021212063，202503021211222），山西大学杏花村学院开放基金项目（XCSXU-KF-202401）
*通信作者：金竹萍 jinzhuping@sxu.edu.cn

analysis clustered the 16 SiGeBP proteins into 5 subfamilies. Members within the same subfamily shared highly similar conserved motifs and functional domains, and all members possessed the DUF573 domain. The prediction of *cis*-acting elements showed that the promoter regions of *SiGeBP* genes were enriched with various abiotic stress-responsive elements and hormone-responsive elements. RT-qPCR results demonstrated that members of the *SiGeBP* gene family exhibited significant differential expression patterns, compared with the control group under abiotic stresses and exogenous hormone treatments; the relative expressions of *SiGeBP-1* and *SiGeBP-2* were significantly upregulated under all four hormone treatments; the expressions of *SiGeBP-6* and *SiGeBP-13* were significantly downregulated under all four abiotic stresses.【Conclusion】The *SiGeBP* gene family in *S. italica* exhibits conserved structural characteristics and diverse expression response patterns, implying that it may synergistically regulate the stress resistance and growth and development processes of *S. italica* by participating in hormone regulatory networks and stress response pathways.

Keywords: *Setaria italica*; *SiGeBP* gene family; bioinformation analysis; abiotic stresses; hormones

植物表皮毛是植物体表特化的表皮细胞突起，可显著增加植株体表机械厚度。作为植物抵御逆境的第一道屏障，其在生物与非生物胁迫响应中起着关键作用[1-2]。表皮毛既能通过物理阻隔与化学防御双重机制抵御食草动物、昆虫及病原体的侵害[3-4]，又可有效减轻紫外线对叶肉细胞的辐射损伤，并增强植株对高温、干旱等极端环境的耐受性[5-6]。此外，表皮毛还参与植物生长发育进程：通过增加植物体表面积，提高植物摄取水分和吸收营养的能力，同时降低蒸腾失水[7-8]；部分类型可合成、储存或分泌多种次生代谢产物，以保障自身生长发育需求[9-10]；同时在植物的光合作用、蒸腾作用及呼吸作用等基础生理过程中扮演不可或缺的角色[11-12]。

2003年，Curaba等[13]首次从拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）中分离鉴定出无表皮毛增强子结合蛋白（glabrous-enhancer binding protein, GeBP），由此确立了一个植物特有的转录因子家族。*GeBP*基因家族成员均含有高度保守的中央DNA结合结构域，同时具备碱性氨基酸富集区与亮氨酸拉链基序两大关键功能域；与典型亮氨酸拉链转录因子不同，2个保守结构域间存在超过9个氨基酸残基的间隔序列，这一独特的空间排布特征使其被界定为非典型亮氨酸拉链转录因子[13-14]。目前，关于*GeBP*基因家族的研究已在多种植物中展开，红树莓中鉴定出3个成员[15]，蓖麻中有4个[16]，大豆和拟南芥中则分别鉴定出9[17]和23个[18]。

作为植物生理调控网络的关键成员，*GeBP*基因在介导植株生长发育进程、维持内源激素稳态及介导非生物胁迫响应中发挥着重要作用。拟南芥*GeBP*基因的转录受*KNAT1*基因激活调控，其编码蛋白定位于细胞核并与*GL1*的增强子区域特异性结合，进而抑制叶片细胞命运分化[13]。拟南芥*GeBP*基因家族通过拮抗细胞分裂素响应调控因子（*ARRs*）的负反馈调控作用，激活细胞分裂素介导的生理应答[14]。拟南芥GeBP-lIKE 4（GPL4）能够调控植株根系向根际未污染区域定向生长，从而避免有毒金属的毒害作用[19]。以细菌性黑斑病和胶孢炭疽菌侵染杧果（*Mangifera indica*）植株，检测发现*MiGeBP*基因家族成员在病原菌胁迫过程中呈现差异化表达模式，表明该基因家族广泛参与杧果的免疫应答调控过程[20]。

谷子（*Setaria italica*）俗称粟，是禾本科作物中兼具传统优势与生产价值的代表性物种，在我国农业生产体系中占据重要地位[21-22]。尽管谷子具备一定的抗逆潜力，但盐碱、极端温度等非生物胁迫仍导致其生长受阻、品质下降及产量锐减[23-24]。因此，系统阐明谷子抗逆调控的分子机制，对于精准改良其抗逆性及保障产质量稳定性具有重要的理论支撑与实践指导意义。

本研究以谷子为材料，应用生物信息学技术对谷子*SiGeBP*基因家族进行全基因组鉴定，并对其染色体定位、蛋白理化性质、功能结构域、保守基序、基因结构、系统进化关系、启动子顺式作用元件等进行分析，旨在初步解析*SiGeBP*基因家族的生物学功能，为谷子基因功能的深入挖掘提供理论线索，为谷子优良性状相关基因的筛选与利用奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料为谷子（*Setaria italica*）品种晋谷21号，

前期培育、处理及取样均在太原师范学院生物科学与技术学院植物组织培养间完成。培养环境参数设定为恒温22 ℃，相对湿度40%-60%，光周期16 h光照/8 h黑暗[25]，光照强度12 000 lx。

选取长势一致的2周龄健壮幼苗作为供试材料，随机分为3组，各组处理方案如下：对照组：室温下常规水培；非生物胁迫组：分别模拟4种胁迫处理，即低温（4 ℃恒温培养箱）[26]、高温（37 ℃恒温培养箱）、干旱（控水）和盐（100 mmol/L NaCl溶液）胁迫处理；激素处理组：分别对幼苗进行叶面喷施处理，所用激素及浓度为100 μmol/L 6-BA（细胞分裂素）、200 μmol/L 2,4-D（生长素）、100 μmol/L GA_3（赤霉素）[26]和100 μmol/L乙烯利溶液[26]。处理后0、1、3、6、9和12 h，统一取样，液氮速冻，-80 ℃保存备用。

1.2　*方法*

1.2.1　相关序列获取　从Ensembl Plants数据库（https://plants.ensembl.org/index.html）下载豫谷1号基因组数据（Setaria_italica_v2.0）；通过查阅相关文献，获取拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）GeBP家族成员基因ID[20]，并利用TBtools软件的“NCBI Sequence Download（Basic）”工具提取相应蛋白序列；从PlantTFDB网站（https://planttfdb.gao-lab.org/）下载水稻（*Oryza sativa* L.）GeBP蛋白序列文件。

1.2.2　谷子*SiGeBP*基因家族成员的鉴定及染色体定位　从Pfam数据库（http://pfam.xfam.org，现整合于InterPro平台）下载*GeBP*基因家族的HMM模型文件（PF04504），采用hmmsearch程序（$E < 1e^{-5}$）进行初步鉴定；以拟南芥GeBP家族蛋白作为靶标序列，与谷子基因组进行BLASTp比对（$E < 1e^{-5}$），进行二次鉴定。整合上述2种方法的鉴定结果并去除冗余序列，最终确定谷子*SiGeBP*基因家族候选成员。将谷子基因组gff3文件导入TBtools软件，利用“Gene Density Profile”工具生成基因密度文件；将gff3文件和基因密度文件共同提交至“Gene Location Visualize from GTF/GFF”工具，完成基因染色体定位的可视化分析。依据各基因所在染色体的编号顺序（Chr1-Chrn）及其在同一染色体上由短臂向长臂的线性排布，依次将其重命名为*SiGeBP-1*-*SiGeBP-n*。

1.2.3　谷子SiGeBP蛋白的理化性质分析　将鉴定得到的谷子*SiGeBP*基因家族全长编码蛋白序列（FASTA格式）提交至ExPASy平台的ProtParam工具（http://web.expasy.org/protparam/），分析其核心理化性质，包括氨基酸数量、分子质量、理论等电点（pI）、不稳定性指数、脂肪族指数及总平均亲水性（grand average of hydropathicity, GRAVY）；利用Wolf PSORT网站（https://wolfpsort.hgc.jp/）进行亚细胞定位预测，明确SiGeBP蛋白的潜在分布位置。

1.2.4　谷子SiGeBP蛋白系统发育树的构建　将谷子、拟南芥及水稻*GeBP*基因家族的全长蛋白序列共同导入MEGA 11.0软件，经ClustalW算法进行多序列比对，采用最大似然法（maximum likelihood, ML）构建系统发育树（参数设置：自举检验1 000次，其余参数保持默认）；构建完成后导出Newick格式文件，上传至iTOL网站（https://itol.embl.de/）对发育树进行美化。

1.2.5　谷子SiGeBP蛋白的保守基序分析　利用TBtools软件的MEME工具，对谷子*SiGeBP*基因家族全长编码蛋白序列进行保守基序（motif）分析，设置输出motif数量为20，其余参数为默认值。

1.2.6　谷子SiGeBP蛋白的结构域预测　将谷子*SiGeBP*基因家族全长编码蛋白序列提交至NCBI的CD search在线工具（https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi），进行保守结构域预测；将预测结果导入TBtools软件进行可视化。

1.2.7　谷子*SiGeBP*基因结构分析　将谷子基因组gff3注释文件提交至TBtools软件，通过“Gene Structure View（from GFF3）”工具提取已鉴定的*SiGeBP*基因家族成员的基因结构信息（包括外显子、内含子及非编码区的位置与长度）；设置可视化参数，生成该家族的基因结构示意图，直观呈现家族成员间的基因结构差异与保守特征。

1.2.8　谷子*SiGeBP*基因的顺式作用元件分析　利用TBtools软件的“Gtf/Gff3 Sequences Extract”工具提取谷子*SiGeBP*基因家族各成员起始密码子上游2 000 bp的启动子序列；将所得序列提交至PlantCARE在线分析平台（https://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/），进行顺式作用元件预测；后通过TBtools软件对预测结果进行可视化分析。

1.2.9　谷子*SiGeBP*基因的RT-qPCR分析　利用

Primer 5.0软件设计部分*SiGeBP*基因引物（附表1）。提取谷子幼苗叶片的总RNA，检测RNA的纯度及完整性，反转录成cDNA，进行实时荧光定量PCR（quantitative real-time polymerase chain reaction, RT-qPCR）分析。以*β-actin*为内参，反应体系为ddH_2O 7.2 μL、模板2 μL、上下游引物各0.4 μL、2×HQ SYBR qPCR Mix 10 μL。反应程序为95 ℃ 30 s；95 ℃ 10 s，60 ℃ 30 s，40个循环。采用$2^{-\Delta\Delta Ct}$法计算各基因的相对表达量，利用SPSS软件进行量化分析。设置3次生物学重复和技术重复。

2 结果

2.1 谷子*SiGeBP*基因家族的鉴定及蛋白理化性质分析

通过全基因组鉴定，共获得16个谷子*SiGeBP*基因家族成员。染色体定位分析表明，16个基因不均匀地分布在8条染色体上，依据其在染色体上的物理位置依次命名为*SiGeBP-1*–*SiGeBP-16*（图1）。其中，Chr.1上分布的*SiGeBP*基因数目最多，为5个；Chr.2、Chr.3、Chr.4、Chr.5和Chr.9各分布1个*SiGeBP*基因；Chr.7上有4个*SiGeBP*基因。

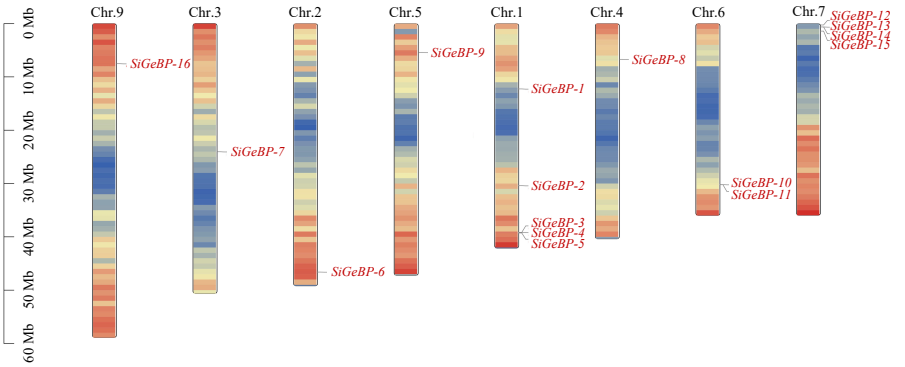


图1 *SiGeBP*基因家族染色体定位

Fig. 1 Chromosomal localization of *SiGeBP* gene family

蛋白理化性质分析结果显示，*SiGeBP*基因家族编码蛋白的氨基酸长度为240（SiGeBP-14）–573（SiGeBP-1）aa；等电点范围为4.73（SiGeBP-5）–11.11（SiGeBP-14），其中，9个成员为偏碱性蛋白，7个为偏酸性蛋白；相对分子质量为26 129.04–61 439.98 Da；不稳定系数为45.47–80.93，表明该家族所有蛋白均为不稳定蛋白；脂肪酸指数为48.23–82.42，具有较高的热稳定性；平均疏水性均为负值，表明该家族蛋白均为亲水性蛋白（附表2）。亚细胞定位预测结果表明，10个SiGeBP蛋白定位于细胞核；4个定位于叶绿体；SiGeBP-8呈现细胞核与线粒体的双重定位模式，SiGeBP-14定位于细胞核和叶绿体（附表2）。

2.2 *SiGeBP*基因家族编码蛋白的系统发育关系分析

为探究谷子*SiGeBP*基因家族蛋白的进化特征，基于谷子、拟南芥和水稻的GeBP蛋白序列构建系统发育树。结果显示（图2），52个GeBP蛋白成员（16个谷子、23个拟南芥、13个水稻蛋白）被划分为I–VII共7个亚家族。其中，SiGeBP蛋白分布于除I、IV外的5个亚家族，且在III亚家族分布最为广泛，有5个蛋白成员；I、IV亚家族为双子叶植物拟南芥GeBP蛋白的特有分支；II、III亚家族为单子叶植物的特有分支；VII亚家族中仅存在1个SiGeBP成员（SiGeBP-14），其余均为拟南芥蛋白。除SiGeBP-14外，其余SiGeBP蛋白均与水稻GeBP蛋白聚为同一分支，表明谷子与水稻GeBP蛋白进化距离较近，亲缘关系更为密切。

2.3 SiGeBP蛋白保守基序及功能结构域预测

通过对*SiGeBP*基因家族编码蛋白的保守基序及蛋白结构域进行系统分析，结果显示，SiGeBP家族蛋白的保守基序数目为2–14个。其中，motif 3和motif 5在所有成员中均有分布，表明这两个基序是该家族的核心保守基序；motif 4、motif 6、motif 7、motif 8、motif 13为II亚家族SiGeBP蛋白特有基序，

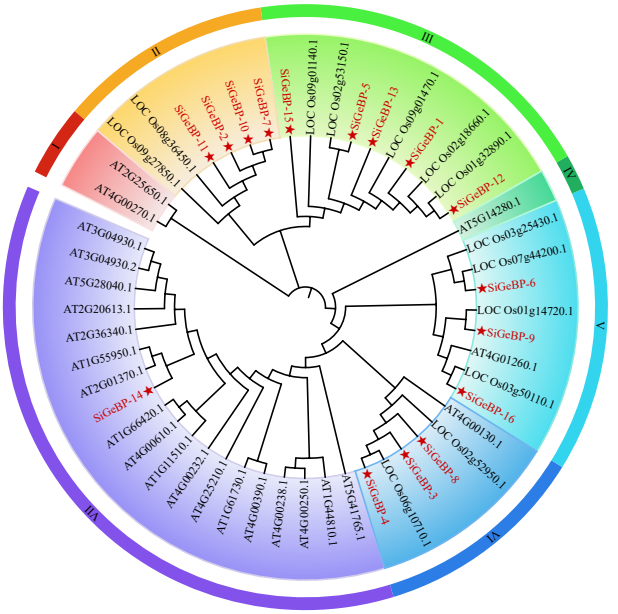


图2　谷子、拟南芥、水稻GeBP蛋白的系统发育树

Fig. 2　Phylogenetic tree of GeBP proteins from *Setaria italica*, *Arabidopsis thaliana* and *Oryza sativa*

motif 12为III亚家族特有（图3-A）。结构域预测结果显示，所有SiGeBP蛋白均含有DUF573保守结构域（图3-B）；进一步对比分析表明，该结构域主要由motif 3和motif 5构成（图3-A）。除此之外，PHA03307 superfamily结构域仅存在于SiGeBP-10，kgd superfamily结构域为SiGeBP-13所特有（图3-B）。同一亚家族SiGeBP蛋白的保守基序组成与蛋白结构域特征均呈现高度保守性；而不同亚家族成员间的蛋白结构组成存在显著差异（图3），该特征与系统发育树聚类结果一致（图2）。

2.4　*SiGeBP*基因家族基因结构预测

为明确*SiGeBP*基因家族的外显子–内含子组成特征，利用TBtools软件绘制其基因结构图。结果显示（图4），*SiGeBP*基因家族成员的内含子数目存在差异，范围为0–2个：其中，11个基因无内含子，3个基因（*SiGeBP-1*、*SiGeBP-3*、*SiGeBP-7*）各含1个内含子，*SiGeBP-8*与*SiGeBP-13*各含有2个内含子。

2.5　*SiGeBP*基因家族顺式作用元件分析

通过对*SiGeBP*基因家族启动子序列进行分析，剔除TATA-box、CAAT-box等核心基础元件及未命名冗余元件，聚焦具有特定功能的顺式作用元件。结果显示（图5），*SiGeBP*基因家族启动子区域富集多种响应元件，可归为6类，分别为发育与代谢调控类（如花青素生物合成元件）、非生物胁迫响应类（如干旱、盐胁迫响应元件）、生物胁迫与防御响应类（如病原菌响应元件）、激素应答类（如生长素、赤霉素、脱落酸相关元件）、光响应与昼夜节律类、转录因子结合类（如MYB、MYC转录因子结合元件）顺式作用元件。

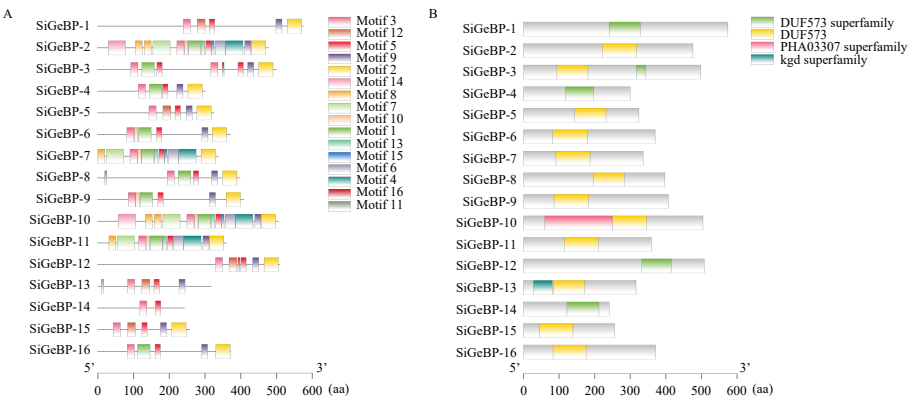


图3　SiGeBP蛋白保守基序（A）及功能结构域预测（B）

Fig. 3　Prediction of conserved motifs (A) and functional domain (B) of SiGeBP proteins

2.6　*SiGeBP*基因家族在非生物胁迫下的表达模式分析

为探究*SiGeBP*基因家族响应非生物胁迫的表达模式与调控机制，结合系统发育分析结果，从该家族核心亚家族中各选取2个成员作为候选基因，进行RT-qPCR分析，以全面反映家族整体及不同亚家

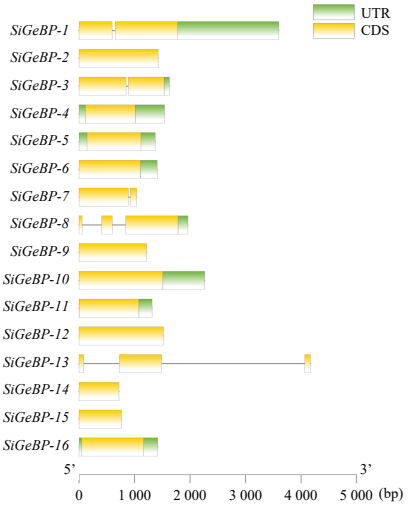


图4 谷子*SiGeBP*基因家族基因结构预测

Fig. 4 Prediction of gene structure of *SiGeBP* gene family in *S. italica*

族成员的胁迫响应特征。具体候选基因如下：*SiGeBP-2*与*SiGeBP-10*（Ⅱ亚家族）、*SiGeBP-1*与*SiGeBP-13*（Ⅲ亚家族）、*SiGeBP-6*与*SiGeBP-9*（Ⅴ亚家族）、*SiGeBP-4*与*SiGeBP-8*（Ⅵ亚家族）。

RT-qPCR结果显示，与对照组相比，*SiGeBP-1*、*SiGeBP-2*、*SiGeBP-8*、*SiGeBP-9*和*SiGeBP-10*呈现一致的表达响应趋势，其转录水平均在低温胁迫处理下显著下调，在高温、干旱及盐胁迫处理下显著上调；*SiGeBP-4*的相对表达水平在低温、高温胁迫下显著降低，在干旱、盐胁迫下显著上升；*SiGeBP-6*与*SiGeBP-13*的表达水平在4种非生物胁迫处理下均呈显著下调趋势（图6）。综上所述，*SiGeBP*基因家族不同成员对非生物胁迫的应答存在显著特异性，呈现出差异化的表达调控模式。

2.7 *SiGeBP*基因家族在激素处理下的表达分析

通过对谷子幼苗进行模拟细胞分裂素（6-BA）、赤霉素（GA_3）、生长素（2,4-D）、乙烯利4种外源激素处理，采用RT-qPCR技术检测候选基因的转录水平。结果表明，经4种激素处理后，*SiGeBP-1*、*SiGeBP-2*的相对表达水平均显著升高，12 h时达对照组的7倍；细胞分裂素、赤霉素显著下调*SiGeBP-4*和*SiGeBP-6*的表达，生长素、乙烯利显著上调其表达；*SiGeBP-8*、*SiGeBP-9*、*SiGeBP-10*为4种激素处理下的显著上调基因；*SiGeBP-13*为4种激素处理下的显著下调基因（图7）。*SiGeBP*基因家族不同成员对外源激素的诱导响应存在显著分化，呈现出明显的激素特异性表达模式特征。

3 讨论

通过全基因组鉴定，本研究共获得16个谷子*SiGeBP*基因家族成员，基于染色体定位信息命名。通过多维度分析，揭示该家族在结构上高度保守、在定位上具有多样性、在进化上呈现单子叶植物特异性的特征，为解析其在激素信号通路与逆境胁迫应答交叉调控网络中的功能提供了关键线索。

生物信息学预测表明，SiGeBP家族蛋白的理化性质与其转录因子功能高度匹配。所有成员均为不稳定的亲水蛋白，有利于细胞核内快速响应信号；同时，该家族蛋白普遍具有较高的热稳定性，且9个成员为偏碱性，为其结合DNA提供了结构基础。亚细胞定位预测进一步揭示该家族功能具有多样性。其中10个成员仅定位于细胞核，符合典型转录因子特征；SiGeBP-14被预测为细胞核-叶绿体双重定位模式，与已报道的甘蓝型油菜同源蛋白一致[27]，另有4个成员仅位于叶绿体，推测该类蛋白可能参与叶绿体相关基因表达；而SiGeBP-8则呈现细胞核-线粒体共定位，与拟南芥同源蛋白AT1G11510相似[18]，暗示其可能在线粒体能量代谢及氧化应激中发挥作用。以上结果为解析SiGeBP在核基因调控及核-质信号通讯中的潜在多重角色提供了重要线索。

系统发育与结构分析预测显示，16个SiGeBP蛋白可划分为5个亚家族，且与水稻GeBP蛋白聚类关系更为紧密，表明该家族在单子叶植物中功能保守。同一亚家族成员具有高度相似的基序组成与结构特征。所有成员均含有motif 3和motif 5，二者共同构成GeBP家族典型的DUF573结构域，该结构域已被证实是家族成员结合DNA的核心功能区域[17-18]。此外，部分亚家族特有的基序（如motif 12）及结构域（如PHA03307、kgd等）的存在，可能是推动亚家族功能分化的重要分子基础。基因结构分析发现，*SiGeBP*家族呈现典型的“内含子缺乏型”特征，其成员所含内含子数目为0-2个，且11个成员不含内含子，这与蓖麻（*Ricinus communis* L.）、大豆（*Glycin max*）、拟南芥、毛果杨（*Populus trichocarpa*）等多个物种中GeBP家族的特征高度一致[16-18, 28]。该

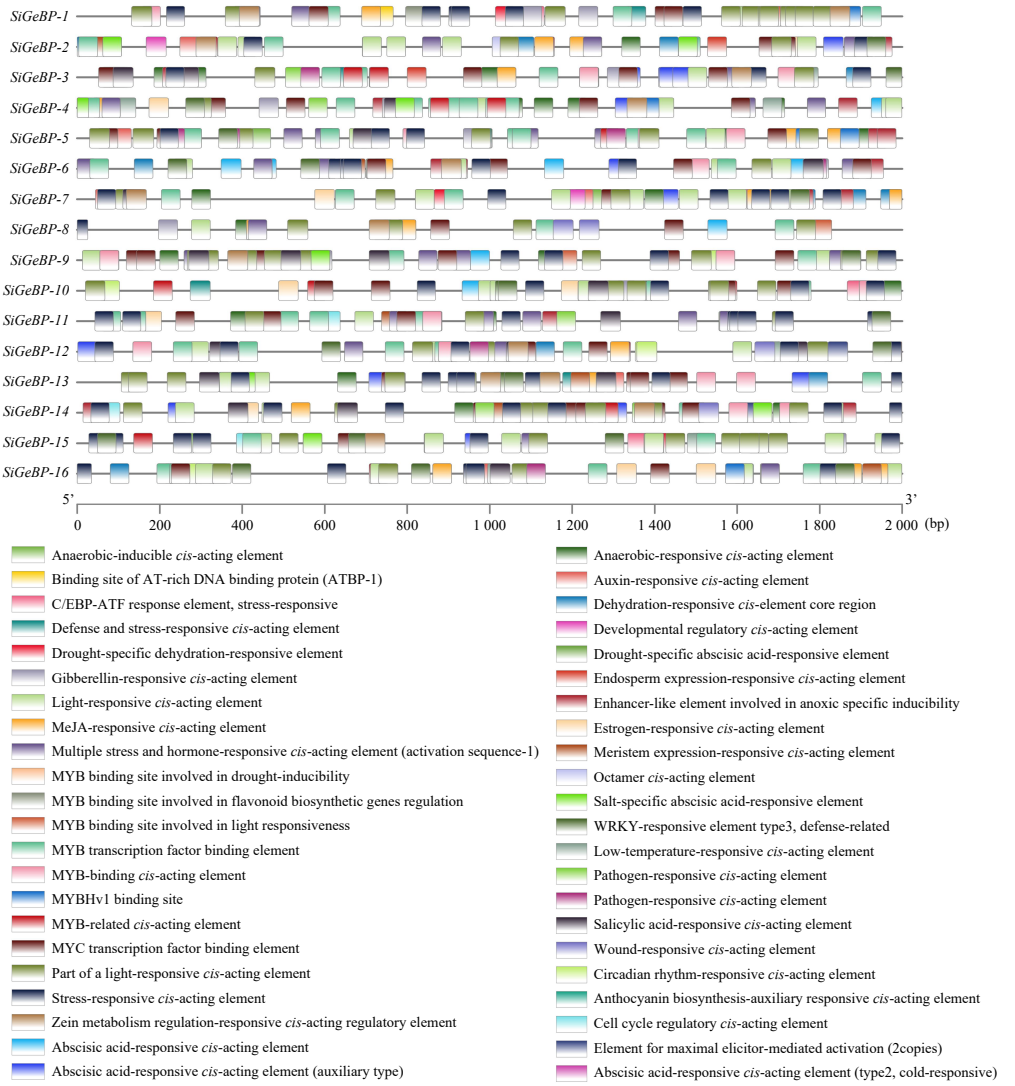


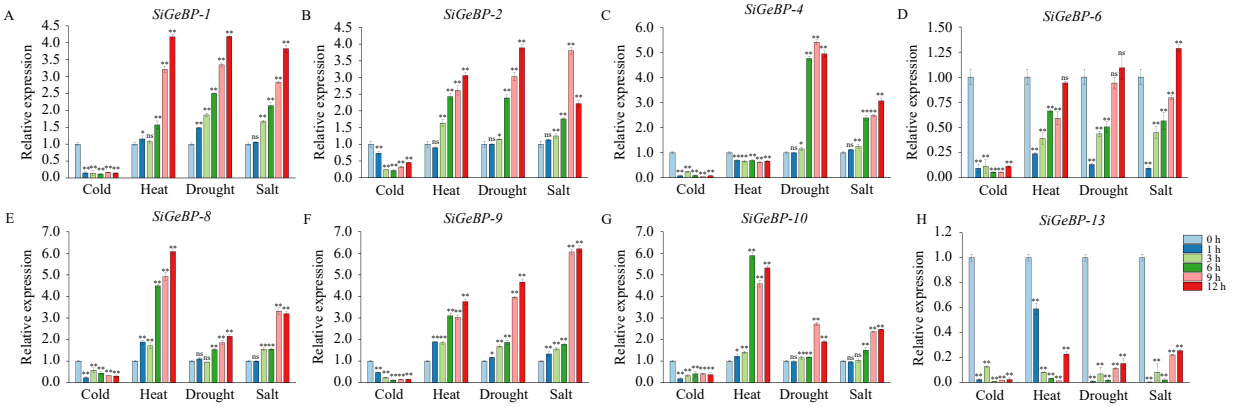
图5　谷子*SiGeBP*基因家族的顺式作用元件分析

Fig. 5　Analysis of *cis*-acting elements of the *SiGeBP* gene family in *S. italica*

结构特征可能有利于基因在胁迫条件下被快速诱导转录[29-30]，从进化角度支持了SiGeBP作为胁迫响应转录因子的潜在功能。

启动子区域的预测分析发现，*SiGeBP*基因不仅富含脱落酸、茉莉酸甲酯等激素响应元件及干旱、低温等非生物胁迫响应元件，其序列特征与蓖麻[16]、甘蓝型油菜[27]、白菜[31]和番茄[32]等物种中GeBP家族的报告相符，从序列层面支持了该家族功能在物种间的保守性。此外，预测结果还显示部分成员含有胚乳表达、分生组织表达及玉米醇溶蛋白代谢调控等组织特异性响应元件，其中，*SiGeBP-2*与*SiGeBP-3*含有胚乳表达响应元件；*SiGeBP-2*、*SiGeBP-6*、*SiGeBP-9*、*SiGeBP-11*、*SiGeBP-13*、*SiGeBP-14*、*SiGeBP-16*含分生组织表达响应元件；另有13个成员启动子中含有玉米醇溶蛋白代谢调控元件，该元件通常与胚乳特异性表达相关。以上结果表明，*SiGeBP*基因除可能参与胁迫响应外，还可能调控谷子的胚乳发育、分生组织功能等特定生长发育过程。

RT-qPCR分析*SiGeBP*基因在非生物胁迫及外源激素处理下的表达模式。结果表明，家族成员的表达模式呈现多样化，且与启动子中顺式作用元件分布高度吻合。其中，*SiGeBP-1*、*SiGeBP-8*、*SiGeBP-9*、



*:在*P*<0.05水平差异显著,**:在*P*<0.01水平差异极显著,ns:差异不显著。下同

*: Significant difference at the *P*<0.05 level. **: Highly significant difference at the *P*<0.01 level. ns: No significant difference. The same below

图6 *SiGeBP*基因家族在非生物胁迫下的表达模式分析

Fig. 6 Expression pattern analysis of the *SiGeBP* gene family under abiotic stresses

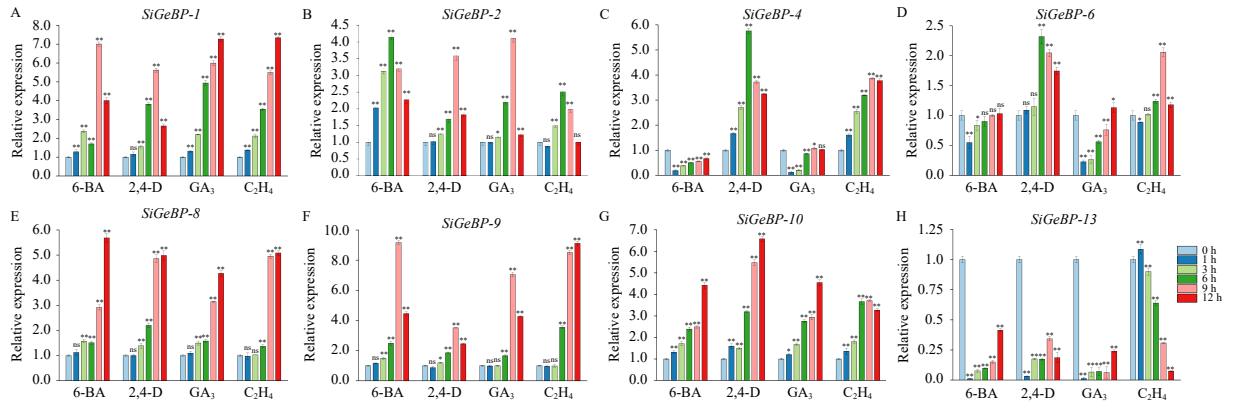


图7 *SiGeBP*基因家族在外源激素处理下的表达模式分析

Fig. 7 Expression pattern analysis of the *SiGeBP* gene family under exogenous hormone treatments

*SiGeBP-10*在非生物胁迫与激素处理下表现出相似的诱导趋势，这与番茄*SlGeBP*家族中报道的“激素–胁迫协同响应”模式[32]相似，表明这些基因可能作为信号整合节点，协同调控逆境应答。与之相对，*SiGeBP-4*和*SiGeBP-6*等成员在不同处理间的响应模式存在明显差异，反映了该家族在进化过程中可能发生了功能分化。综合生物信息学预测与试验验证结果，推测*SiGeBP*基因家族在谷子中扮演多重角色：一方面，通过保守的胁迫与激素应答元件响应环境信号；另一方面，借助特异性的启动子元件组合，使不同成员差异化地参与特定发育过程或信号通路。这种“保守应答”与“特异分化”相结合的模式，与棉花*CIPK6*、水稻*COG4-OsbZIP23*等基因家族通过功能分化增强环境适应性的策略类似[33-34]，可能是谷子平衡生长发育与逆境抗性的重要调控机制。

综上所述，*SiGeBP*基因家族成员在响应外源激素与非生物胁迫时，表现出明显的表达特异性和协同性，表明该家族在谷子的逆境应答与激素信号调控网络中具有重要功能。本研究结果为后续深入揭示其介导抗逆性的分子机制提供了关键依据。

4 结论

在谷子中共鉴定出16个*SiGeBP*基因家族成员，分布在8条染色体上，可划分为5个亚家族，其在基因结构、蛋白保守基序与功能结构域上高度保守。该家族基因含有多种非生物胁迫及激素应答顺式

作用元件。*SiGeBP*基因的表达受干旱、盐、低温等多种非生物胁迫及多种外源激素的显著诱导，表明该家族在谷子逆境应答及生长发育调控中发挥重要作用。

文章所有附表数据请点击链接获取（https://biotech.aiijournal.com/fileup/1002-5464/NEWS/20260508110517_NewsFile_78.pdf）。

参考文献

[1] 钟姗辰, 武舒, 王黎, 等. 植物毛状体研究进展 [J]. 分子植物育种, 2023, 21(21): 7215-7224.
Zhong SC, Wu S, Wang L, et al. Advances in molecular mechanisms of plant trichomonas [J]. Mol Plant Breed, 2023, 21(21): 7215-7224.

[2] 韩金凤, 夏天, 刘一华, 等. 基因调控植物表皮毛发育的研究进展 [J]. 植物生理学报, 2023, 59(8): 1517-1523.
Han JF, Xia T, Liu YH, et al. Research progress on gene regulation of plant trichome development [J]. Plant Physiol J, 2023, 59(8): 1517-1523.

[3] Yang SL, Xue SD, Shan L, et al. The CsTM alters multicellular trichome morphology and enhances resistance against aphid by interacting with CsTIP1;1 in cucumber [J]. J Adv Res, 2025, 69: 17-30.

[4] Heng SP, Li XL, Li M, et al. Two novel alleles of the MYB transcription factor *BjA06.GL1* and *BjB02.GL1* control leaf trichomes and enhance resistance to aphids in *Brassica juncea* [J]. Hortic Res, 2025, 12(2): uhae314.

[5] Lan JQ, Zhang JZ, Yuan RR, et al. TCP transcription factors suppress *Cotyledon* trichomes by impeding a cell differentiation-regulating complex [J]. Plant Physiol, 2021, 186(1): 434-451.

[6] Wu ML, Chang J, Han XQ, et al. A HD-ZIP transcription factor specifies fates of multicellular trichomes via dosage-dependent mechanisms in tomato [J]. Dev Cell, 2023, 58(4): 278-288.

[7] Vanhoutte B, Schenkels L, Ceusters J, et al. Water and nutrient uptake in *Vriesea* cultivars: trichomes vs. roots [J]. Environ Exp Bot, 2017, 136: 21-30.

[8] 阿拉依·哈那提, 刘艳霞, 兰海燕. 荒漠植物表皮毛的凝结水形成及吸收机制研究进展 [J]. 干旱区研究, 2024, 41(1): 114-123.
Hanati A, Liu YX, Lan HY. Research progress on the mechanism of formation, absorption and utilization of condensed water on leaf trichomes of desert plants [J]. Arid Zone Res, 2024, 41(1): 114-123.

[9] 刘晓梦, 唐宁, 陈泽雄, 等. 植物表皮毛发育研究进展 [J]. 园艺学报, 2021, 48(4): 705-718.
Liu XM, Tang N, Chen ZX, et al. Progress in plant trichome development research [J]. Acta Hortic Sin, 2021, 48(4): 705-718.

[10] 崔占虎, 黄显章, 李超, 等. 多组学策略在药用植物表皮毛次生代谢调控中的应用与展望 [J]. 中国现代中药, 2021, 23(3): 548-554.
Cui ZH, Huang XZ, Li C, et al. Application and prospect of multi-omics in regulation of secondary metabolism of trichome from medicinal plant [J]. Mod Chin Med, 2021, 23(3): 548-554.

[11] Saadat NP, van Aalst M, Brand A, et al. Shifts in carbon partitioning by photosynthetic activity increase terpenoid synthesis in glandular trichomes [J]. Plant J, 2023, 115(6): 1716-1728.

[12] Zekri MA, Lang I. Lack of trichomes and variation in stomata properties influence the quantum efficiency of photosynthesis in *Arabidopsis* [J]. Environ Exp Bot, 2024, 227: 105948.

[13] Curaba J, Herzog M, Vachon G. *GeBP*, the first member of a new gene family in *Arabidopsis*, encodes a nuclear protein with DNA-binding activity and is regulated by *KNAT1* [J]. Plant J, 2003, 33 (2): 305-317.

[14] Chevalier F, Perazza D, Laporte F, et al. GeBP and GeBP-like proteins are noncanonical leucine-zipper transcription factors that regulate cytokinin response in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 2008, 146(3): 1142-1154.

[15] 张瑞杰, 李明, 李迎超, 等. 红树莓 *GeBP* 基因家族鉴定及表达分析 [J]. 植物生理学报, 2024, 60(6): 1007-1015.
Zhang RJ, Li M, Li YC, et al. Identification and expression analysis of *GeBP* gene family in red raspberry [J]. Plant Physiol J, 2024, 60(6): 1007-1015.

[16] 朱贵爽, 李艳肖, 张安宁, 等. 蓖麻GeBP转录因子的全基因组鉴定与 *GeBP2* 基因的克隆、表达分析 [J]. 浙江农业学报, 2024, 36(8): 1731-1740.
Zhu GS, Li YX, Zhang AN, et al. Identification of RcGeBP transcription factor and cloning and expression analysis of *RcGeBP2* gene in castor [J]. Acta Agric Zhejiangensis, 2024, 36(8): 1731-1740.

[17] 巩元勇, 赵丽华, 闫飞, 等. 大豆GeBP转录因子基因家族的生物信息学分析 [J]. 广西植物, 2022, 42(2): 294-303.
Gong YY, Zhao LH, Yan F, et al. Bioinformatics analysis of GeBP transcription factor gene family in *Glycin max* [J]. Guihaia, 2022, 42(2): 294-303.

[18] 李鸿燕, 唐泽成, 李嘉欣, 等. 拟南芥GeBP转录因子基因家族生物信息学分析[J]. 分子植物育种, 2024: 1-21.
Li HY, Tang ZC, Li JX, et al. Bioinformatics analysis of the GeBP transcription factor gene family in *Arabidopsis thaliana* [J]. Mol Plant Breed, 2024: 1-21.

[19] Khare D, Mitsuda N, Lee S, et al. Root avoidance of toxic metals requires the GeBP-LIKE 4 transcription factor in *Arabidopsis thaliana* [J]. New Phytol, 2017, 213(3): 1257-1273.

[20] 孙瑞青, 杨楠, 刘志鑫, 等. 杧果GeBP转录因子家族基因的鉴定及表达分析 [J]. 经济林研究, 2021, 39(4): 137-147.
Sun RQ, Yang N, Liu ZX, et al. Identification and expression analysis of mango GeBP transcription factor family genes [J]. Nonwood

For Res, 2021, 39(4): 137-147.

[21] 贾冠清, 刁现民. 中国谷子种业创新现状与未来展望 [J]. 中国农业科学, 2022, 55(4): 653-665.
Jia GQ, Diao XM. Current status and perspectives of innovation studies related to foxtail millet seed industry in China [J]. Sci Agric Sin, 2022, 55(4): 653-665.

[22] 李顺国, 刘斐, 刘猛, 等. 中国谷子产业和种业发展现状与未来展望 [J]. 中国农业科学, 2021, 54(3): 459-470.
Li SG, Liu F, Liu M, et al. Current status and future prospective of foxtail millet production and seed industry in China [J]. Sci Agric Sin, 2021, 54(3): 459-470.

[23] Rathinapriya P, Pandian S, Rakkammal K, et al. The protective effects of polyamines on salinity stress tolerance in foxtail millet (*Setaria italica* L.), an important C_4 model crop [J]. Physiol Mol Biol Plants, 2020, 26(9): 1815-1829.

[24] Zhao XT, Ma K, Li Z, et al. Transcriptome analysis reveals brassinolide signaling pathway control of foxtail millet seedling starch and sucrose metabolism under freezing stress, with implications for growth and development [J]. Int J Mol Sci, 2023, 24(14): 11590.

[25] 王心悦, 陈畅, 李康平, 等. 谷子*HMA*基因家族的全基因组表征及其功能预测 [J]. 山西农业大学学报: 自然科学版, 2025, 45(4): 3-15.
Wang XY, Chen C, Li KP, et al. Genome-wide characterization and functional prediction of the heavy metal ATPase (*HMA*) gene family in foxtail millet [J]. J Shanxi Agric Univ Nat Sci Ed, 2025, 45(4): 3-15.

[26] Jing XQ, Deng N, Cai YD. Genome-wide identification and characterization of *RopGEF* gene family in C_4 crops [J]. Genes, 2024, 15(9): 1112.

[27] 贺日升, 肖硕定, 游亮, 等. 甘蓝型油菜*BnGeBP*基因家族的生物信息学分析及表达分析[J]. 分子植物育种, 2025: 1-14.
He RS, Xiao SD, You L, et al. Bioinformatics and expression analysis of the *BnGeBP* gene family in *Brassica napus* [J]. Molecular Plant Breeding, 2025: 1-14.

[28] 邵禹萌, 姚卓尔, 王鑫翌, 等. 毛果杨GeBP转录因子家族鉴定及表达分析 [J]. 林业与生态科学, 2025, 40(4): 389-398.
Shao YM, Yao ZE, Wang XY, et al. Identification and expression analysis of GeBP transcription factor family in *Populus trichocarpa* [J]. For Ecol Sci, 2025, 40(4): 389-398.

[29] Jeffares DC, Penkett CJ, Bähler J. Rapidly regulated genes are intron poor [J]. Trends Genet, 2008, 24(8): 375-378.

[30] Chen Y, Ma T, Zhang TT, et al. Trends in the evolution of intronless genes in Poaceae [J]. Front Plant Sci, 2023, 14: 1065631.

[31] Wang RL, Wu XY, Wang ZW, et al. Genome-wide identification and expression analysis of *BrGeBP* genes reveal their potential roles in cold and drought stress tolerance in *Brassica rapa* [J]. Int J Mol Sci, 2023, 24(17): 13597.

[32] Cao HH, Wang DF, Li XL, et al. Genome-wide identification and expression profiling of *SlGeBP* gene family in response to hormone and abiotic stresses in *Solanum lycopersicum* L. [J]. Int J Mol Sci, 2025, 26(13): 6008.

[33] Sun WN, Xia LJ, Deng JW, et al. Evolution and subfunctionalization of *CIPK6* homologous genes in regulating cotton drought resistance [J]. Nat Commun, 2024, 15: 5733.

[34] Sun SL, Liu DF, Luo W, et al. Domestication-selected COG4-OsbZIP23 module regulates chilling tolerance in rice [J]. Cell Rep, 2024, 43(11): 114965.

（责任编辑　李楠）