

蒙古栎 *Trihelix* 转录因子家族鉴定与表达分析

孟 鑫, 王世杰, 江 敏, 李红燕, 王进茂, 杨敏生
(河北农业大学林学院/河北省林木种质资源与森林保护重点实验室, 保定 071000)

摘要: 蒙古栎 (*Quercus mongolica* Fisch.) 原产于东亚地区的温带, 是珍贵的用材树种, 具备很高的应用价值和经济价值。*Trihelix* 转录因子主要与植物光响应、生长发育和响应非生物胁迫等方面相关。为了研究蒙古栎 *Trihelix* 转录因子在不同遮阴处理和水分胁迫下的表现, 本研究运用生物信息学分析, 从蒙古栎基因组中鉴定出 34 个 *Trihelix* 转录因子基因, 依次命名为: *QmTH01*~*QmTH34*。与拟南芥中鉴定到的 29 个 *Trihelix* 转录因子进行聚类分析, 可将其分为 GT-1、GT-2、GT- γ 、SH4、SIP1 五个亚族, 34 个 *QmTHs* 分别定位到蒙古栎的 10 条染色体上, 翻译蛋白范围为 189~897 个氨基酸, 等电点为 4.58~9.78。*QmTHs* 启动子区域共鉴定出 14 种不同的与光响应、非生物胁迫、激素以及生长发育响应调控相关的顺式作用元件, 其中茉莉酸甲酯响应元件、脱落酸响应元件和光响应元件数量占据主要地位。根据不同遮阴处理和水分胁迫下基因表达分析, 鉴定到 *QmTH01*、*QmTH14*、*QmTH22*、*QmTH24*、*QmTH33* 在高光强下表达量相对较高, 并随光照强度减弱显著下调表达, 表明这 5 个基因参与蒙古栎响应高光照下的生长生理。鉴定到 *QmTH06*、*QmTH17*、*QmTH24* 在 5 次 (4、5、6、7、8 月) 浇水的水分胁迫处理中显著上调表达, 表明这 3 个基因介导蒙古栎响应水分胁迫。

关键词: 蒙古栎; *Trihelix* 转录因子; 全基因组鉴定; 生物信息分析; 表达分析

Identification and Expression Analysis of *Trihelix* Transcription Factor Family in *Quercus mongolica*

MENG Xin, WANG Shijie, JIANG Min, LI Hongyan, WANG Jinmao, YANG Minsheng
(College of Forestry Science, Agricultural University of Hebei/Hebei Key Laboratory of Tree Genetic Resources and Forest Protection, Baoding 071000)

Abstract: *Quercus mongolica* Fisch is a native species at the temperate zone of East Asia, and is highly valuable considering its application and economic potential. *Trihelix* transcription factors are related to plant light response, growth and development, and abiotic stress. In order to study the performance of *Trihelix* transcription factors in *Quercus mongolica* under different shading and water stress, 34 *QmTHs* (designated *QmTH01* to *QmTH34*) were identified from the genome of *Quercus mongolica* by bioinformatics analysis. By clustering analysis with 29 *Trihelix* transcription factors identified in *Arabidopsis thaliana*, the *Trihelix* transcription factors can be divided into five subgroups including GT-1, GT-2, GT- γ , SH4 and SIP1. *QmTHs* were found on 10 chromosomes of *Quercus mongolica*, encoding for the putative proteins ranged from 189 to 897 aa, with isoelectric points ranging from 4.58 to 9.78. A total of 14 different *cis*-acting elements were identified in the promoters of *QmTHs*, in which the elements related to methyl jasmonate response, abscisic acid response and light response were often found. According to gene expression analysis under different shading and water stress, the transcripts of *QmTH01*, *QmTH14*, *QmTH22*, *QmTH24* and *QmTH33* were relatively high under high light intensity, and significantly down-regulated with the decrease of light intensity, indicating that these five genes were involved in the growth physiology of *Quercus mongolica* under high light response. The expressions of

收稿日期: 2023-02-24 修回日期: 2023-03-23 网络出版日期: 2023-04-26

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20230224007>

第一作者研究方向为林木遗传育种, E-mail: 2429132584@qq.com

通信作者: 王进茂, 研究方向为林木遗传育种, E-mail: lxwj@hebau.edu.cn

基金项目: 蒙古栎种质资源收集保存及遗传评价 (KJZXSA202207)

Foundation project: Collection, Conservation and Genetic Evaluation of *Quercus mongolica* Germplasm Resources (KJZXSA202207)

QmTH06, *QmTH17* and *QmTH24* were significantly up-regulated under watering treatments (April, May, June, July and August; once per month), indicating that these genes possibly mediated the response of *Quercus mongolica* to water stress.

Key words: *Quercus mongolica*; Trihelix transcription factor; genome-wide identification; bioinformation analysis; expression analysis

蒙古栎(*Quercus mongolica* Fisch.)也称柞树,是原产东亚温带地区的白橡树种,属壳斗科(Fagaceae)栎属(*Quercus*)的落叶乔木^[1]。蒙古栎属于耐干旱、耐寒植物,抗逆性较强、根系发达,适应能力强^[2],其作为暖温带森林中一种具有较强抗性的优势树种,也是中国北方地区次生落叶林的主要营建树种,对维持生态平衡、保护区域生态环境、修缮生态系统具有重要价值^[3-4]。蒙古栎喜温凉气候,常分布于上阴坡、半阴坡、半阳坡^[5],在天然林中,蒙古栎的幼苗、幼树均生活在光强较低的环境之中,苗龄越低受光照强度影响越明显^[6]。在高光照强度下,蒙古栎的幼苗通常会表现出明显的光抑制现象,但这种现象能随光适应时间的延长逐渐恢复^[7]。与蒙古栎的自然栖息地相比,位于河北省保定市易县(49 m)的蒙古栎国家林木种质资源库属于低海拔平原地貌。在低海拔地区,蒙古栎苗木的生长发育和叶片生物量的积累时常受到夏季高温及强光的影响。未排除自然降水影响的情况下,适当浇水的蒙古栎幼苗能够更好地积累叶生物量并获得更大的叶面积,而过量的人工浇水则会抑制蒙古栎幼苗叶片的正常生长发育^[8]。

Trihelix 转录因子家族因其特有的3个串联的螺旋结构(螺旋-环-螺旋-环-螺旋)而得名,该结构域高度保守,可以特异性地结合基因上的光应答GT元件,GT元件是在植物基因启动子区串联重复出现的DNA序列^[9]。因此,该家族又被称为GT因子家族。根据前人的研究报道,可依照GT蛋白结构域的保守氨基酸和DNA结合域数目,将Trihelix转录因子分为5个亚家族:GT-1、GT-2、GT γ 、SH4、SIP1, Trihelix转录因子广泛参与植物的生长发育调节并响应非生物胁迫,如耐干旱、低温、涝害等^[10]。番茄中该家族SIP1转录因子属于典型的GT-2亚家族, SIP1沉默转基因番茄的株系较野生型发生了矮化、节间距和叶柄变短等表型变化,且抗旱性和抗盐性明显优于对照组^[11]。TaGT-75异源高表达的转基因拟南芥获得了更强的抗旱性和抗盐性^[12]。PrASIL1是源于树牡丹的Trihelix转录因子,主要在种子发育早期和成熟期表达,该转录因子在拟南芥

的异位过表达中显著抑制总脂肪酸含量并改变其组成^[13]。有研究表明花瓣缺失体(PTL, petal loss)是一个来自拟南芥中的Trihelix转录因子,能够抑制新生萼片的边缘生长^[14]。目前,有关蒙古栎Trihelix转录因子家族及其家族成员的数量和功能尚不清楚。本研究利用已发表的蒙古栎基因组和生物信息学方法,对蒙古栎基因组的Trihelix转录因子家族成员的理化性质、系统进化、基因结构、顺式作用元件、种内及种间共线性、不同遮阴处理和水分胁迫下的基因表达进行分析,为进一步研究Trihelix转录因子家族成员的功能奠定一定的理论基础。

1 材料与方法

1.1 蒙古栎 Trihelix 转录因子家族鉴定及理化性质分析

由figshare(<https://figshare.com/>)获得蒙古栎基因组序列(2022年Ai等^[4]发布,包括蛋白序列文件、GFF文件和核酸序列文件)。EnsemblPlants(<http://plants.ensembl.org/index.html>)数据库下载拟南芥基因组序列(包括核酸序列文件、蛋白质序列文件、GFF文件、CDS文件)。通过对蒙古栎全基因组数据进行检索,并利用TBtools的本地检索设定阈值为 1×10^{-5} 初筛获得候选的Trihelix转录因子家族成员。通过Pfam数据库(<http://pfam.xfam.org/>)确认Trihelix典型蛋白结构域序列号为PF13837,由HMM SEARCH使用参数($E \leq 0.001$)手动筛选并使用InterPro Search(InterPro(ebi.ac.uk))进一步验证其结构域,最终确定了34条具有典型结构域Myb_DNA-bind_4的序列。利用Expasy(ExPASy-ProtParam tool)对已得到的34个*QmTHs*的蛋白质序列进行理化性质鉴定,并使用Cell-PLoc 2.0(Cell-PLoc 2.0 package(sjtu.edu.cn))对34个*QmTHs*进行亚细胞定位分析。

1.2 蒙古栎 Trihelix 转录因子系统进化树及聚类分析

利用MEGA 7对处理过的蒙古栎与拟南芥的Trihelix转录因子家族成员的蛋白序列文件同时进

行 Clustal W 比对,并将比对结果导出,利用 Neighbor-Joining 法建立进化树,Bootstrap method 设定重复值为 1000,完成后将蒙古栎与拟南芥的 Trihelix 家族成员种间进化关系结果导出,利用 Evolview2.0 进行种间进化树的可视化及修饰。

1.3 蒙古栎 Trihelix 转录因子结构及保守基序分析

利用 MEME 分析结果文件,提供蛋白序列的 motif 结构信息,结合蒙古栎 Trihelix 家族成员的进化树信息和 GFF 文件,利用 TBtools 生成进化树、motif 结构、基因结构三合一图像。

1.4 蒙古栎 Trihelix 转录因子启动子区域顺式作用元件分析

提取蒙古栎 Trihelix 转录因子上游 1500 bp 的序列,利用 Plant CARE (PlantCARE, a database of plant promoters and their *cis*-acting regulatory elements (ugent.be)) 提取顺式作用元件,对生成的文件进行筛选,将相同作用的顺式作用元件归类,利用 GSDS (Gene Structure Display Server 2.0 (gao-lab.org)) 绘图。统计不同类型顺式作用元件数量,并绘制顺式作用元件数量的柱状图。

1.5 蒙古栎 Trihelix 转录因子染色体定位及种内共线性分析

利用蒙古栎基因组信息,整理出 34 个 *QmTHs* 所在染色体的名称、长度信息,以及染色体上基因所在位置的起止信息。将配置文件利用 Mapchart 生成 34 个 *QmTHs* 的染色体定位图并进行修饰。利用 TBtools One step MCScanX 进行蒙古栎的种内比对,将整理好的数据导入相应配置文件并输入 TBtools 生成 circos 图。

1.6 蒙古栎 Trihelix 转录因子与拟南芥 Trihelix 转录因子之间的共线性分析

根据鉴定到的蒙古栎 Trihelix 转录因子的基因和染色体注释文件,利用 TBtools 对蒙古栎 Trihelix 转录因子进行共线性分析。利用同样的方法对拟南芥进行 Trihelix 转录因子的共线性分析,再利用 TBtools 进行种间共线性分析。

1.7 不同遮阴处理和水分胁迫下 *QmTHs* 的表达分析

在河北省洪崖山国有林场管理局七里亭示范场设立试验田,蒙古栎种源来自河南省三门峡市灵宝市小秦岭,选取生长健壮、无病虫害、播种繁殖的 3 年生蒙古栎实生苗进行遮阴处理和水分胁迫(于 2021 年进行),实生苗基径为 18.74 ± 3.91 mm,苗高为 93.08 ± 11.58 cm,种植密度为 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ 。遮阴处理

设立遮阴棚,采用三针遮阴网,随机选取 3 块条件相同的样地设置 3 组处理:GCK 为无遮阴的对照组(100% 照度)、GA 为设一层遮阴网(40% 照度)、GB 为设两层遮阴网(20% 照度),设置 3 次重复,每组 10 株生长一致的幼苗。水分胁迫处理于 4 月开展,处理为:SA 为不浇水的对照组、SC 为浇水 2 次(4、5 月)、SF 为浇水 5 次(4、5、6、7、8 月),每月单次浇水量为选取试验地田间持水量的 85%,水分胁迫处理期间未排除自然降水的影响,试验地选择条件一致的 3 块样地,每块面积 75 m^2 ($15 \text{ m} \times 5 \text{ m}$),设 3 次重复,每组 10 株条件一致的幼苗。每一组样本幼苗各采取适量叶片立即液氮速冻,于超低温冰箱(-80°C)中保存备用。根据 Trizol 试剂盒 (Invitrogen, 美国卡尔斯巴德)说明书对叶片提取总 RNA,用 Agilent 2100 生物分析仪 (Agilent Technologies, 美国帕洛阿托)评估 RNA 质量并采用浓度为 1% 的琼脂糖凝胶电泳检测,反转录制备 cDNA 文库后送至广州基迪奥生物科技有限公司(中国广州)测序。通过对转录组数据筛选得到 *QmTHs* 的差异表达并通过 Excel 分别对遮阴处理和水分胁迫的数据进行处理,利用 TBtools 绘制基因表达热图,根据热图中基因表达量变化的趋势筛选出具代表性基因进行后续分析。使用 Excel 将遮阴处理和水分胁迫下的 *QmTHs* 表达量取平均值并列出矩阵,使用 PAleontological Statistics 4.11 进行不同遮阴处理和水分胁迫下基因表达量之间的相关性分析,使用 TBtools 制作相关性分析热图。

2 结果与分析

2.1 蒙古栎 Trihelix 转录因子家族鉴定及理化性质分析

得到 34 条具有典型 Myb_DNA-bind_4 结构域的序列,分别命名为 *QmTH01~QmTH34*。同时根据蒙古栎的基因组信息,将蒙古栎的 12 条染色体分别命名为 Chr01~Chr12。根据序列信息进行基因 ID、亚族、染色体定位、亚细胞定位、理论等电点等分析(表 1)。结果显示,Trihelix 转录因子的氨基酸大小、分子量及等电点差异较为明显。最短的 *QmTH31* 基因只含有 189 个氨基酸,其蛋白分子质量仅为 21.24 kDa,最长的 *QmTH32* 则含有 897 个氨基酸,其蛋白分子量为 99.51 kDa,二者均属于 GT-1 亚族。亚细胞定位结果与已报道的其他物种中的情况类似,根据预测整个 Trihelix 基因家族的成员基本都定位于细胞核。仅 3 个基因(*QmTH12*、*QmTH24*、

QmTH26)定位在叶绿体上;值得注意的是,有 2 个基因同时定位在多个位置,*QmTH10*同时定位到细胞核、叶绿体、过氧化物酶体,*QmTH33*同时定位到细胞核、叶绿体。

表 1 蒙古栎 Trihelix 转录因子基本信息
Table 1 Basic information of transcription factors of *Quercus mongolica* Trihelix

名称 Name	基因 ID Gene ID	亚族 Sub-family	染色体定位 Chromosome localization			氨基酸(aa) Amino acid	蛋白分子 量(kDa) Molecular weight of protein	等电点 pI	亚细胞定位 Subcellular localization
			染色体 Chr.	起始(bp) Start	终止(bp) End				
<i>QmTH01</i>	Qm026922.1	GT γ	Chr01	5385034	5386392	452	51.21	5.43	细胞核
<i>QmTH02</i>	Qm001387.1	GT-2	Chr02	26073302	26075523	549	62.17	5.73	细胞核
<i>QmTH03</i>	Qm001388.1	GT-2	Chr02	26087402	26090623	610	67.96	5.59	细胞核
<i>QmTH04</i>	Qm001389.1	GT γ	Chr02	26103813	26109275	473	54.20	6.25	细胞核
<i>QmTH05</i>	Qm001521.1	GT-2	Chr02	29122713	29127353	785	84.55	5.31	细胞核
<i>QmTH06</i>	Qm003842.1	SIP1	Chr02	81721328	81724164	388	44.79	4.58	细胞核
<i>QmTH07</i>	Qm011711.1	GT-2	Chr03	18083058	18085368	632	71.94	5.95	细胞核
<i>QmTH08</i>	Qm012253.1	SH4	Chr03	32602074	32605460	299	34.32	8.87	细胞核
<i>QmTH09</i>	Qm012559.1	SH4	Chr03	41804442	41807458	334	36.66	5.21	细胞核
<i>QmTH10</i>	Qm012796.1	GT-1	Chr03	47721110	47728842	397	45.29	6.03	叶绿体,细胞核, 过氧化物酶体
<i>QmTH11</i>	Qm005417.1	SIP1	Chr04	14711365	14722811	326	36.22	9.76	细胞核
<i>QmTH12</i>	Qm006071.1	SIP1	Chr04	34189486	34194146	484	52.27	8.44	叶绿体
<i>QmTH13</i>	Qm006093.1	GT-2	Chr04	34895506	34897878	543	62.51	5.89	细胞核
<i>QmTH14</i>	Qm007917.1	SIP1	Chr05	2646400	2650896	447	48.46	9.78	细胞核
<i>QmTH15</i>	Qm008633.1	SIP1	Chr05	22688784	22690674	472	54.52	4.84	细胞核
<i>QmTH16</i>	Qm008639.1	SIP1	Chr05	22793645	22795535	472	54.60	4.84	细胞核
<i>QmTH17</i>	Qm009337.1	SIP1	Chr05	42322164	42323525	352	39.84	5.41	细胞核
<i>QmTH18</i>	Qm009926.1	SH4	Chr05	56870770	56872441	361	39.96	8.24	细胞核
<i>QmTH19</i>	Qm010121.1	GT-2	Chr05	61620797	61622794	392	44.40	5.16	细胞核
<i>QmTH20</i>	Qm026443.1	GT-2	Chr06	51482470	51484558	537	61.25	5.24	细胞核
<i>QmTH21</i>	Qm026455.1	GT-2	Chr06	51704735	51706822	537	61.24	5.24	细胞核
<i>QmTH22</i>	Qm030355.1	GT-1	Chr07	34356112	34357760	288	34.27	7.79	细胞核
<i>QmTH23</i>	Qm030694.1	GT-2	Chr07	40433079	40435601	568	65.10	6.19	细胞核
<i>QmTH24</i>	Qm030733.1	SIP1	Chr07	40986647	40993859	551	59.97	6.00	叶绿体
<i>QmTH25</i>	Qm030735.1	GT γ	Chr07	41022223	41034061	549	62.52	6.19	细胞核
<i>QmTH26</i>	Qm030744.1	SIP1	Chr07	41184480	41191801	551	59.94	6.00	叶绿体
<i>QmTH27</i>	Qm030746.1	GT γ	Chr07	41245054	41251014	517	59.00	5.90	细胞核

表 1 (续)

名称 Name	基因 ID Gene ID	亚族 Sub-family	染色体定位 Chromosome localization			氨基酸(aa) Amino acid	蛋白分子 量(kDa) Molecular weight of protein	等电点 pI	亚细胞定位 Subcellular localization
			染色体 Chr.	起始(bp) Start	终止(bp) End				
<i>QmTH28</i>	Qm015323.1	SIP1	Chr08	40367868	40372180	341	38.49	9.05	细胞核
<i>QmTH29</i>	Qm016523.1	SIP1	Chr08	64189328	64190897	259	29.72	7.63	细胞核
<i>QmTH30</i>	Qm021587.1	SH4	Chr10	281880	283985	328	37.28	5.41	细胞核
<i>QmTH31</i>	Qm021769.1	GT-1	Chr10	3926907	3928399	189	21.24	7.77	细胞核
<i>QmTH32</i>	Qm021818.1	GT-1	Chr10	5028427	5041222	897	99.51	8.83	细胞核
<i>QmTH33</i>	Qm031613.1	SIP1	Chr12	7258142	7264198	382	43.00	9.75	叶绿体,细胞核
<i>QmTH34</i>	Qm032461.1	SH4	Chr12	24795352	24798986	336	38.74	5.91	细胞核

2.2 蒙古栎 Trihelix 转录因子系统进化树及聚类分析

将蒙古栎和拟南芥构建种间系统进化树进行 Trihelix 转录因子的进化关系研究(图 1)。结果显示,在 Trihelix 转录因子进化树中,34 个蒙古栎 Trihelix 基因和 29 个拟南芥 Trihelix 基因呈现明显的聚类现象。蒙古栎的 34 个 Trihelix 基因分布在 5 个亚族中,最大的亚族是 SIP1,包含 12 个蒙古栎基因、10 个拟南芥基因;GT-2 亚族包含 9 个蒙古栎基因、7 个拟南芥基因;SH4 包含 5 个蒙古栎基因、4 个拟南芥基因;GT-1 包含 4 个蒙古栎基因、5 个拟南芥基因;最小的亚族是 GT γ ,仅包含 4 个蒙古栎基因、3 个拟南芥基因。根据进化树结果显示,与其他 3 个亚族相比,GT-1 和 GT-2 的相似性更强一些,但其内部的氨基酸序列迥异导致了两个亚族的基因功能也不尽相同,这与 Kaplan-Levy 等^[15]的研究结果一致。

2.3 蒙古栎 Trihelix 转录因子结构及保守基序分析

根据基因结构分析结果显示(图 2),蒙古栎中各亚族成员均包含内含子。选择 10 个保守基序进行分析,34 个 QmTHs 均含有 Motif1;其中 GT-2 亚族均含有 Motif1、Motif2、Motif4、Motif6、Motif7;GT-1 亚族除了 QmTH22 含有 Motif4,其余成员只含有 Motif1、Motif2、Motif6、Motif7;结合进化树的结果分析,这印证了向小雪等^[16]关于 GT-1 和 GT-2 亚族的同源性相较于其他亚族最为相近的研究。SIP1 亚族中,QmTH26、QmTH24 与 QmTH12 在一个分支,QmTH16、QmTH15 与 QmTH06 在一个分支,QmTH28 与 QmTH14 在一个得分较高的分支;GT γ 亚族中,QmTH25 与 QmTH27、QmTH04 与 QmTH01 这些基因之间具有极高的同源性,相互之间结构近

似。SH4 亚族中,QmTH08 与 QmTH18、QmTH30 与 QmTH09,这些基因之间具有极高的同源性,相互之间结构近似。因此推测上述基因之间存在功能相近的可能性。

2.4 蒙古栎 Trihelix 转录因子启动子区域顺式作用元件分析

根据结果分析(图 3),蒙古栎 Trihelix 转录因子上游存在光响应顺式元件(包括 I-box、G-box、TCT-motif 等 24 种)、防御和逆境响应顺式元件(TC-rich repeats)、低温响应顺式元件(LTR)、生长素响应顺

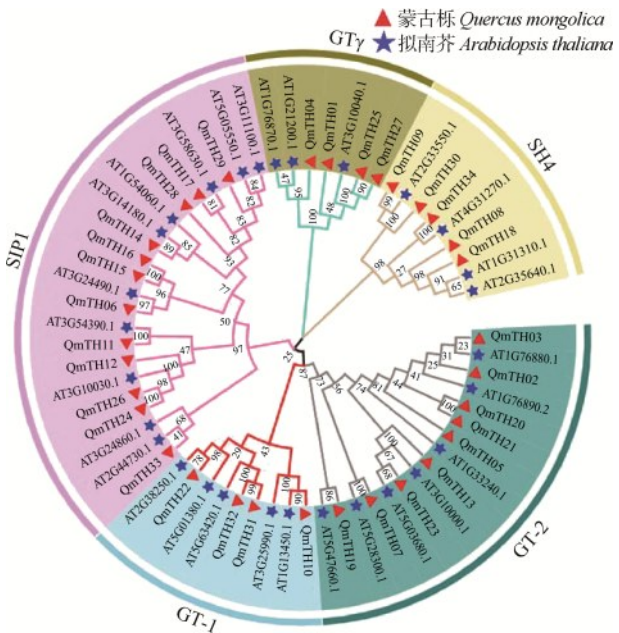


图 1 蒙古栎与拟南芥的 Trihelix 家族成员种间系统进化树分析

Fig.1 Phylogenetic tree analysis of the Trihelix family members of *Quercus mongolica* and *Arabidopsis Thaliana*

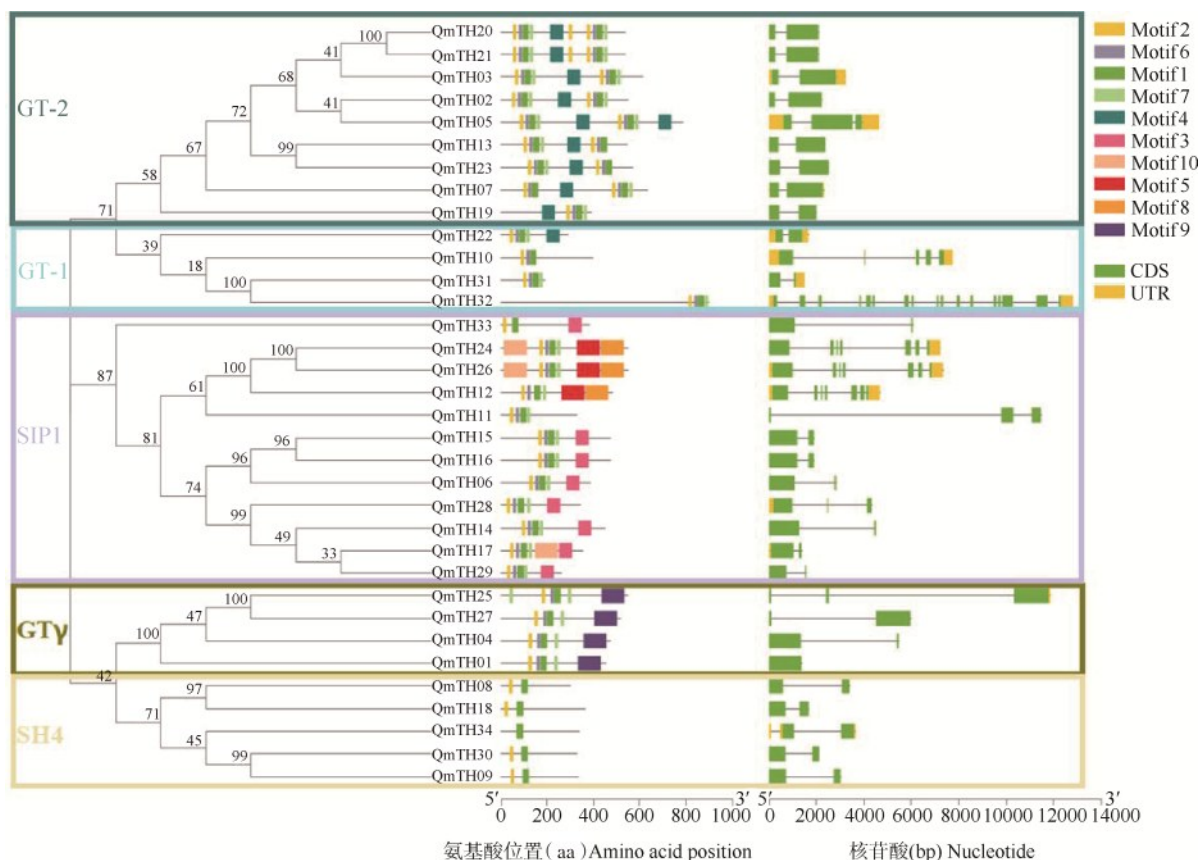


图2 蒙古栎 Trihelix 转录因子家族系统进化树、保守基序和基因结构

Fig.2 Phylogenetic tree of transcription factor family of *Quercus mongolica* Trihelix, conserved motif and gene structure

式元件(包括 TGA-element、AuxRR-core、TGA-box)、厌氧诱导顺式元件(ARE)、水杨酸响应顺式元件(TCA-element)、脱落酸响应顺式元件(ABRE)、干旱诱导顺式元件(MBS)、茉莉酸甲酯响应顺式元件(TGACG-motif、CGTCA-motif)、分生组织表达顺式元件(CAT-box)、赤霉素响应顺式元件(P-box、GARE-motif、TATC-box)、伤口反应顺式元件(WUN-motif)、参与栅栏组织叶肉细胞分化的顺式元件(HD-Zip1)、缺氧特异性诱导相关增强子顺式元件(GC-motif)。启动子区域顺式作用元件数量(图4)分析表明,除 QmTH11 外,其余 33 个 QmTHs 均含有与光响应相关的顺式作用元件,总数为第一(288 个);总数分列第二和第三的是茉莉酸甲酯响应顺式作用元件(74 个)和脱落酸响应顺式作用元件(57 个)。数量最少的是伤口反应顺式元件(1 个)和参与栅栏组织叶肉细胞分化的顺式元件(1 个),分别位于 QmTH19 和 QmTH27。有 24 个蒙古栎 Trihelix 基因含有与厌氧诱导相关的顺式作用元件,占顺式作用元件总数的 70.6%;有 13 个蒙古栎 Trihelix 基因含有与干旱响应相关的顺式作用元件,占顺式作用元件总数的 38.2%。同时,还鉴定到两

种介导种子成熟过程的顺式作用元件,分别是 GCN4 motif(核心序列为 TGAGTCCA)和 RY-element(核心序列为 CATGCATG)。

2.5 蒙古栎 Trihelix 转录因子染色体定位及种内共线性分析

本研究利用 MapChart 软件绘制了 34 个 QmTHs 在染色体上的位置,结果显示,34 个 QmTHs 分布在蒙古栎的 12 条染色体中的 10 条上,其中 Chr09、Chr11 两条染色体没有分布(图5)。分布数量最少的染色体是 Chr01,仅有 1 个基因(QmTH01)。分布数量最多的是 Chr05 和 Chr07,各有 6 个基因。Trihelix 家族成员中存在基因的串联重复事件,共 3 对,分别为 QmTH15/QmTH16、QmTH20/QmTH21 和 QmTH24/QmTH26,分别在 Chr05、Chr06、Chr07 三条染色体的一端形成串联重复序列,形成基因簇。这 3 对串联重复基因分属于 2 个基因亚族,其中 QmTH15/QmTH16 和 QmTH24/QmTH26 属于 SIP1 亚家族, QmTH20/QmTH21 属于 GT-2 亚家族。同时,使用 TBtools 软件,对蒙古栎 Trihelix 转录因子进行共线性分析(图6),其中共线性基因对仅有 4 对,推测部分蒙古栎 Trihelix 家族的成员可能由基因复制事件产生。

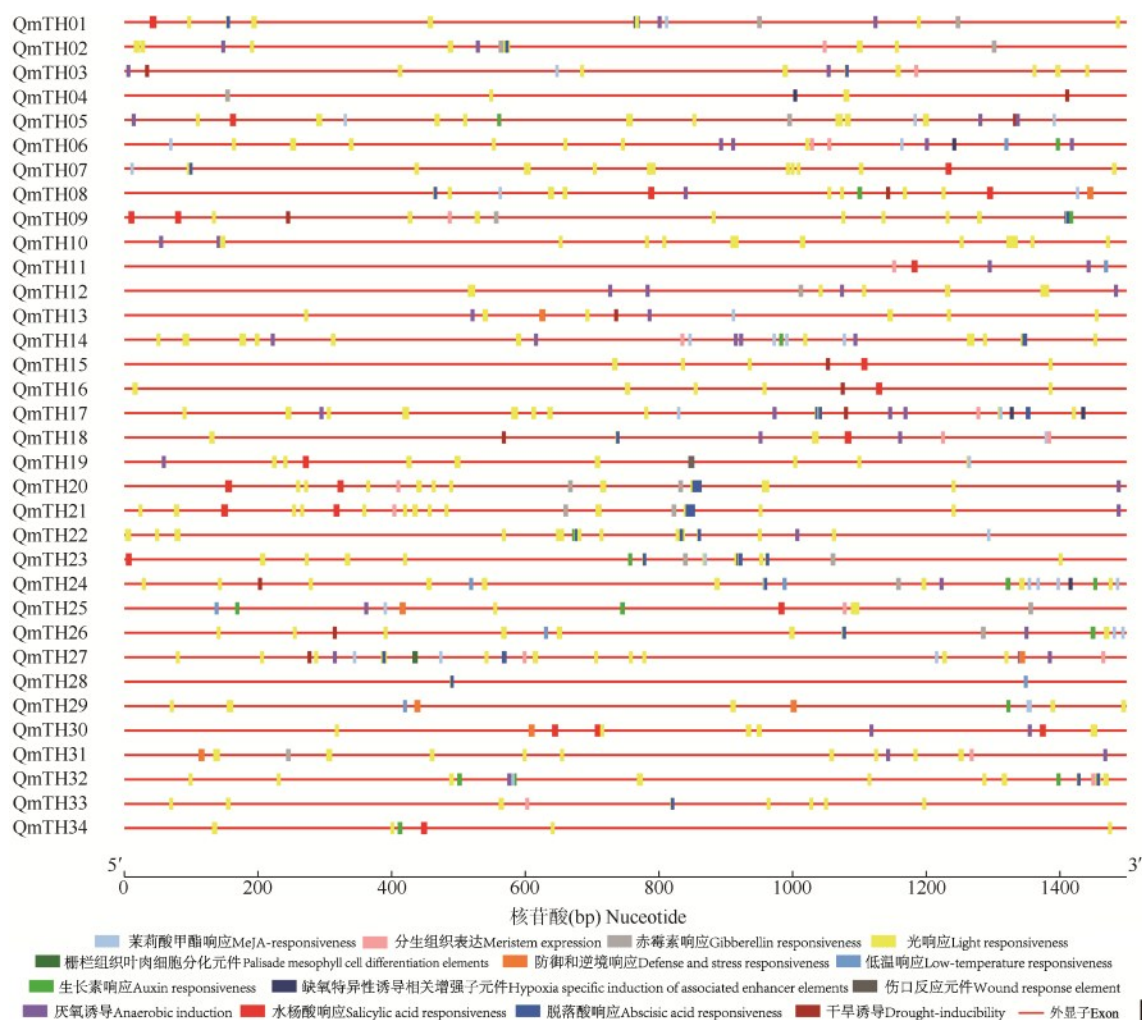


图3 蒙古栎 Trihelix 转录因子启动子顺式作用元件分析

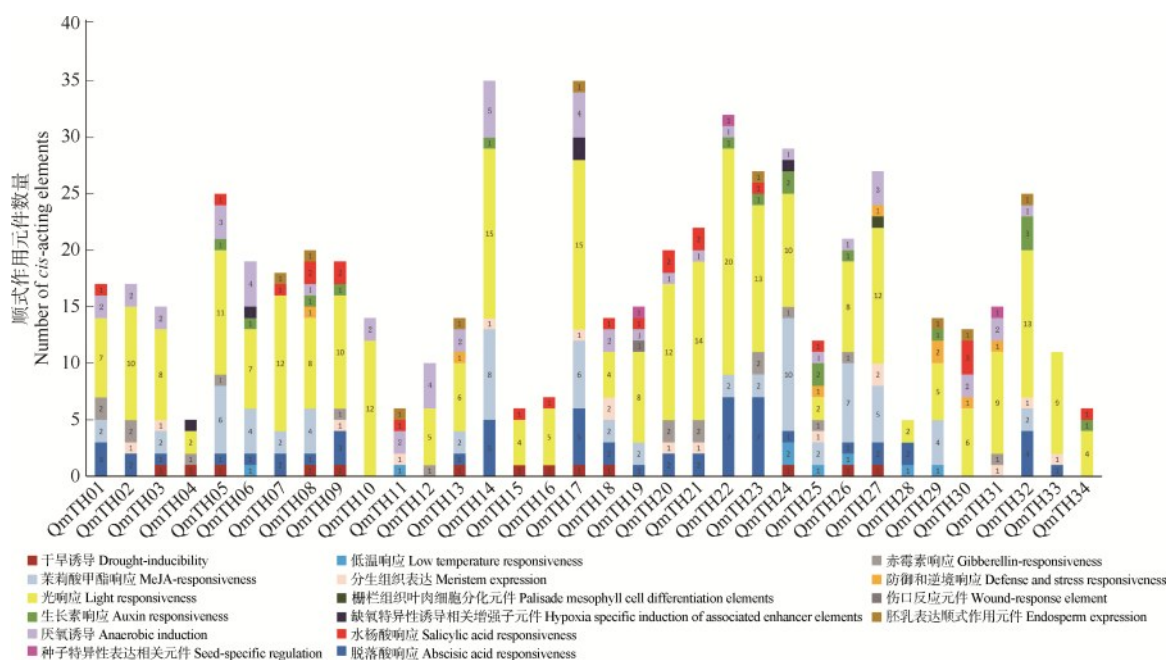
Fig.3 Analysis of *cis*-acting elements of transcription factor promoter of *Quercus mongolica* Trihelix

图4 蒙古栎 Trihelix 转录因子启动子顺式作用元件数量

Fig.4 Number of *cis*-acting elements in the transcription factor promoter of *Quercus mongolica* Trihelix

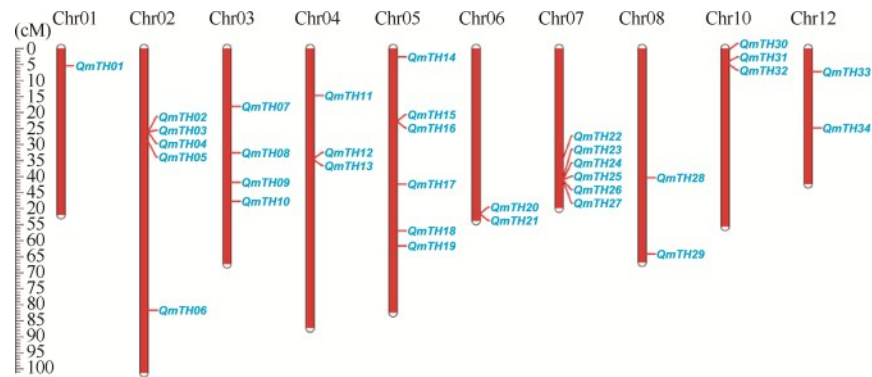
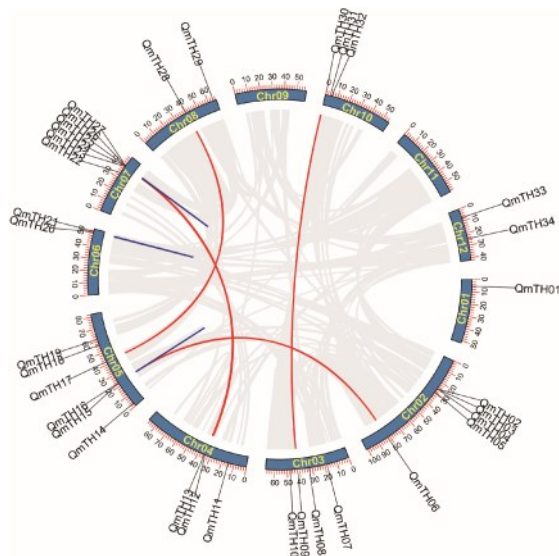


图5 蒙古栎 Trihelix 转录因子的染色体定位

Fig.5 Chromosome localization of transcription factors of *Quercus mongolica* Trihelix

图中的灰色线为蒙古栎染色体上基因间的共线性关系,红色线是蒙古栎 Trihelix 基因家族成员间的共线性关系,蓝色线是蒙古栎 Trihelix 基因家族的串联重复基因

The gray line in the figure is the collinear relationship between genes on the chromosomes of *Quercus mongolica*, and the red line is the collinear relationship between members of the Trihelix gene family of *Quercus mongolica*, The blue line is a tandem repeating gene in the Trihelix gene family of *Quercus mongolica*

图6 蒙古栎 Trihelix 转录因子的共线性分析

Fig.6 Collinearity analysis of transcription factors of *Quercus mongolica* Trihelix

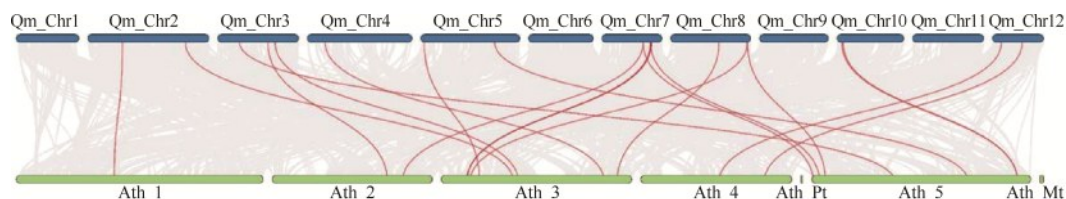
2.6 蒙古栎 Trihelix 转录因子与拟南芥 Trihelix 转录因子之间的共线性分析

利用 TBtools 软件对模式植物拟南芥和蒙古栎进行种间的 Trihelix 转录因子共线性分析,结果显示(图7),蒙古栎与拟南芥之间共有共线性基因对18个,除未有蒙古栎 Trihelix 基因分布的 Chr09、Chr11 外,Chr01、Chr06 也未发现与拟南芥存在共线性基因。

2.7 不同遮阴处理和水分胁迫下 QmTHs 的表达分析及相关性分析

2.7.1 遮阴处理下 QmTHs 的表达模式及相关性分析

由图8可知,正常光照条件下(GCK),*QmTH01*、*QmTH06*、*QmTH14*、*QmTH19*、*QmTH20*、*QmTH21*、*QmTH22*、*QmTH24*、*QmTH25*、*QmTH27*、*QmTH33*共11个基因表达量较高,根据启动子顺式作用元件的分析结果发现,在*QmTH01*、*QmTH14*、*QmTH22*、*QmTH24*、*QmTH33*的启动子区域同时存在光响应和脱落酸响应相关的顺式作用元件,且*QmTH24*启动子区域含有干旱诱导响应元件;而随光照强度减弱,该11个基因的表达逐渐呈现下调,推测这些基因的功能可能与蒙古栎幼苗在高光强下的光响应生理相关;同时,有一个特殊的基因*QmTH11*,在3组处理中因其基因表达不具规律性,推测其与蒙古栎的光响应生理没有联系,符合未在其启动子区域鉴定到与光响应相关顺式元件的结果。



Qm_Chrl~Qm_Chrl2代表蒙古栎的12条染色体,Ath_1~Ath_5代表拟南芥的5条染色体,Ath_Pt代表拟南芥叶绿体基因组,Ath_Mt代表拟南芥线粒体基因组

Qm_Chrl-Qm_Chrl2 represents 12 chromosomes of *Quercus mongolica*, Ath_1-Ath_5 represents 5 chromosomes of *Arabidopsis thaliana*, Ath_Pt represents chloroplast genome of *Arabidopsis thaliana*, Ath_Mt represents mitochondrial genome of *Arabidopsis thaliana*

图7 蒙古栎与拟南芥的种间 Trihelix 转录因子共线性分析

Fig.7 Collinearity analysis of interspecific Trihelix transcription factors of *Quercus mongolica* and *Arabidopsis thaliana*

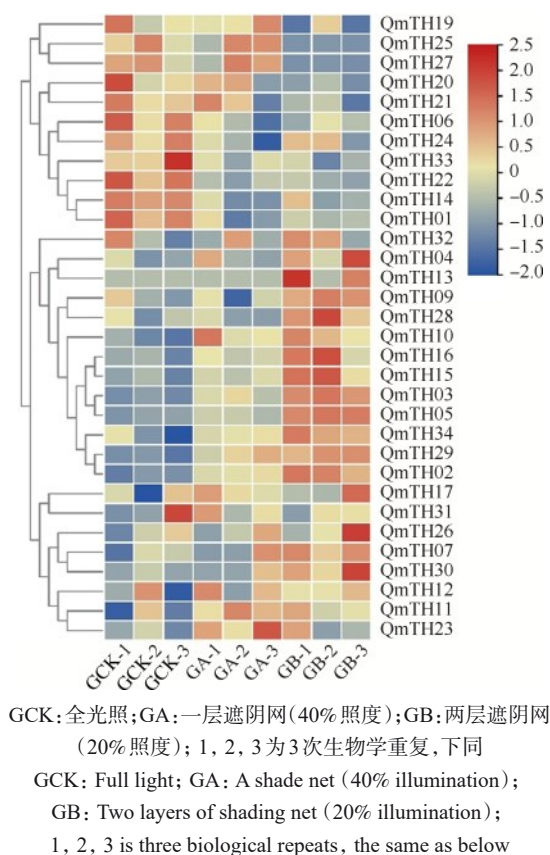


图8 蒙古栎 Trihelix 转录因子在不同遮阴处理下的表达分析
Fig.8 Expression analysis of transcription factors of *Quercus mongolica* Trihelix under different shading treatments

QmTH02、*QmTH03*、*QmTH04*、*QmTH05*、*QmTH07*、*QmTH09*、*QmTH10*、*QmTH12*、*QmTH13*、*QmTH15*、*QmTH16*、*QmTH17*、*QmTH26*、*QmTH28*、*QmTH29*、*QmTH30*、*QmTH31*、*QmTH34* 共 18 个基因的表达量随光照强度减弱呈现了显著的上调趋势, 因此推测这些基因的功能均与蒙古栎在弱光照条件下的光响应生理密切相关, 这与前面 11 个基因的鉴定结果互补, 且这 29 个 Trihelix 基因的启动子区域均预测到了大量的光响应元件, 进一步印证了 Trihelix 转录因子家族成员普遍参与调控植物的光响应生理。

由相关性分析结果(图9)可知, 在高光强下介导蒙古栎光响应生理的 11 个 Trihelix 基因表达量之间具有显著的正相关性, 表明该 11 个基因在高光强下共同上调表达; 另 18 个弱光照条件下介导光响应生理的蒙古栎 Trihelix 基因, 除 *QmTH31* 外, 其余 17 个蒙古栎 Trihelix 基因表达量之间同样具有显著的正相关性, 表明该 17 个基因在弱光照环境中共同上调表达。介导高光强和弱光照环境中蒙古栎生长发育的 Trihelix 基因表达量之间具有显著的负相关性, 证明了两组蒙古栎 Trihelix 基因的功能具有显著的差异。

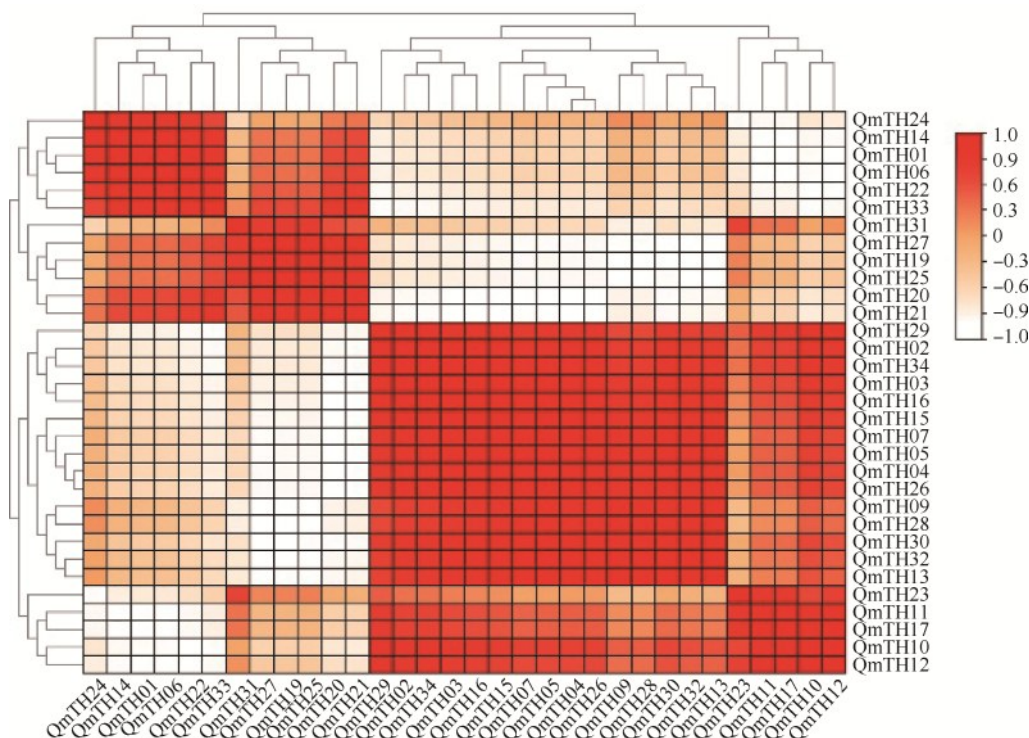
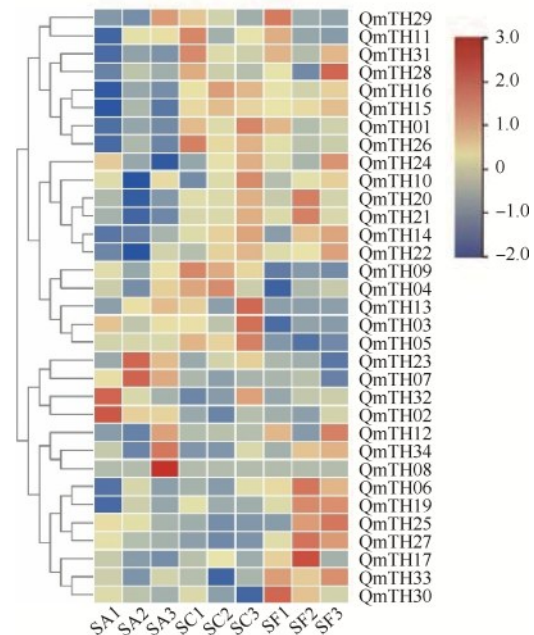


图9 遮阴处理下蒙古栎 Trihelix 转录因子表达量的相关性分析

Fig.9 Correlation analysis of transcription factor expression levels of *Quercus mongolica* Trihelix under shading

2.7.2 水分胁迫下 *QmTHs* 的表达模式及相关性分析 由图 10 的结果分析可知, *QmTH06*、*QmTH17*、*QmTH19*、*QmTH24*、*QmTH25*、*QmTH27*、*QmTH30*、*QmTH33* 等基因的表达量在 SF(浇水 5 次)处理下较 SA(对照组)和 SC(浇水 2 次)处理出现了显著的上调趋势,仅在 *QmTH06*、*QmTH17*、*QmTH24* 的启动子区域鉴定到了厌氧诱导和缺氧特异性诱导相关的增强子元件,推测 *QmTH06*、*QmTH17*、*QmTH24* 均介导蒙古栎在水分胁迫下的生理机制。而 *QmTH02*、*QmTH07*、*QmTH23*、*QmTH32* 四个基因仅在 SA 处理下显著响应,且这 4 个基因的启动子区域均预测到了与脱落酸响应相关的顺式元件,由于试验田环境区别于蒙古栎幼苗自然生长环境,因此推测该 4 个基因介导蒙古栎在土壤含水量较低环境中的生理机制。另外,发现了 *QmTH05*、*QmTH09*、*QmTH026* 三个基因仅在 SC 处理下显著响应,并在其启动子区域预测到了生长素响应相关的顺式作用元件。其余蒙古栎 *Trihelix* 家族成员表达量变化不具规律性。根据相关性分析结果(图 11)可知, *QmTH06*、*QmTH17*、*QmTH24* 基因的表达量之间均具有显著的正相关性,推测该 3 个基因共同介导蒙古栎在水分胁迫下的生理机制; *QmTH02*、*QmTH07*、*QmTH23*、*QmTH32* 基因,其表达量之间具有显著的正相关性,表明这 4 个基因共同介导蒙古栎幼苗在低土壤含水量环境中的生长发育。且 *QmTH06*、

QmTH17、*QmTH24* 的表达量与 *QmTH02*、*QmTH07*、*QmTH23*、*QmTH32* 的表达量之间均呈现负相关,表明两组基因之间功能具有显著的差异性。



SA: 不浇水; SC: 浇水 2 次(4、5 月); SF: 浇水 5 次(4、5、6、7、8 月)

SA: No watering; SC: Water twice (April and May); SF: Water 5 times (April, May, June, July, August)

图 10 蒙古栎 *Trihelix* 转录因子在水分胁迫下的表达分析
Fig.10 Expression analysis of transcription factors of *Quercus mongolica* *Trihelix* under water stress

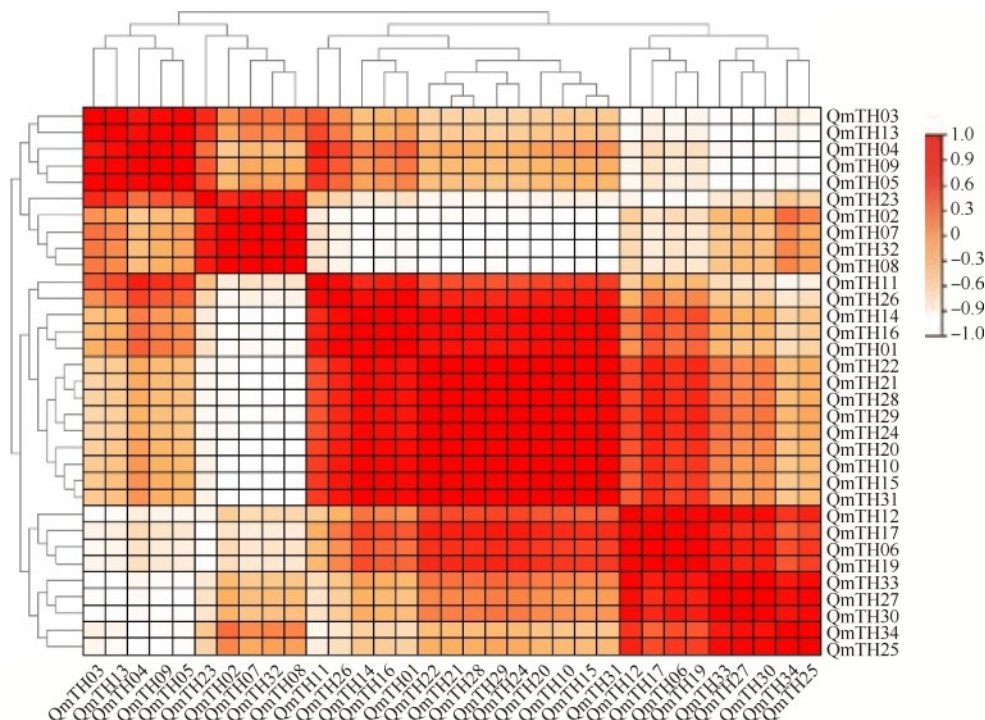


图 11 水分胁迫下蒙古栎 *Trihelix* 转录因子表达量的相关性分析

Fig.11 Correlation analysis of transcription factor expression of *Quercus mongolica* *Trihelix* under water stress

3 讨论

Trihelix 转录因子因其结合光响应的 GT 元件和特有的三螺旋结构而受到重视,对调控植物响应干旱、低温和盐碱等非生物胁迫具有重要作用^[17-18]。因此,本研究对鉴定到的蒙古栎的 34 个 Trihelix 基因的理化性质进行了分析,其中序列长度、氨基酸数量、相对分子量存在较大的差异,这导致了不同成员之间的基因结构以及保守基序的差异性,由此导致了不同 Trihelix 转录因子之间的功能的多样化,与梨 Trihelix 转录因子家族成员之间存在功能差异性的研究结果一致^[19]。根据系统进化树分析,34 个 *QmTHs* 被分为 5 个亚族,根据对其不同亚族进行的分析结果发现,即使具有较高同源性的亚族,其功能也存在着巨大的差异,如相对同源性最近的 GT-1 和 GT-2;此结论与 Trihelix 转录因子同源关系相近的亚族间功能迥异的研究相符合^[16,20]。

分布在植物 Trihelix 转录因子启动子区域的不同类型顺式作用元件调控相应的响应非生物胁迫功能基因表达^[21]。Li 等^[22]在高粱基因组中鉴定到 40 个属于 Trihelix 基因家族的基因,简称 *SbTH*,并对其中 14 个 *SbTH* 成员进行 qPCR 鉴定,其中 12 个 *SbTH* 基因在非生物胁迫中显著上调。卢世雄^[23]在 *VvTH* 的顺式作用元件分析中发现 *VvTH* 启动子区域含有脱落酸诱导、茉莉酸甲酯诱导、干旱响应等响应逆境胁迫相关元件,且 qPCR 结果中鉴定到 *VvTrihelix5*、*VvTrihelix6*、*VvTrihelix7* 三个成员在 200 mmol/L NaCl 胁迫下显著上调(为对照的 7.3、15.4、7.2 倍)。Tong 等^[24]在铁皮石斛中鉴定到 32 个属于 Trihelix 基因家族的基因,简称 *DoGT*,其中 10 个 *DoGT* 成员在低温胁迫下被诱导并显著上调表达,这些基因的启动子区域均具有与响应胁迫相关的 MYB 元件。另外,本研究在蒙古栎 Trihelix 转录因子家族成员启动子中发现大量与光响应有关的顺式元件(G-box 等),表明蒙古栎 Trihelix 转录因子家族普遍参与光响应调节,这与 Trihelix 转录因子在其他植物中与光响应调节密切相关的研究符合^[25-27]。同时,在其启动子区域同样鉴定到大量干旱诱导、脱落酸响应、低温响应和水杨酸响应等相关顺式作用元件,表明蒙古栎 Trihelix 转录因子可介导不同非生物胁迫下的响应机制,这符合其他物种中 Trihelix 转录因子的功能研究^[28-30]。

蒙古栎幼苗对光照强度变化尤为敏感,遮阴是影响蒙古栎幼苗生长发育以及光合作用的重要因

子,适当的遮阴处理可以促进蒙古栎幼苗叶片的生长发育,反之,高光强下蒙古栎幼苗表现出显著的光抑制,主要体现在最大净光合速率的下降^[7,31]。然而,高光强有利于根系的形成^[32],在许中旗等^[33]的研究中发现,高光强下蒙古栎幼苗的根冠比显著高于低光强下生长的蒙古栎幼苗。种子植物的气孔活动通常受内源性脱落酸和光照强度的变化诱导,在高光强下,植物通过气孔活动的调节来降低蒸腾作用并维持自身的正常生理生化过程^[34]。11 个受高光强诱导的蒙古栎 Trihelix 基因中,*QmTH01*、*QmTH14*、*QmTH22*、*QmTH24*、*QmTH33* 启动子区域同时鉴定到光响应和脱落酸响应相关的顺式作用元件,其中 *QmTH24* 启动子区域含有干旱诱导响应元件,表明这 5 个基因均介导高光强下蒙古栎的光适应生理。在 18 个弱光照条件下表达上调的蒙古栎 Trihelix 基因中,鉴定到多个家族成员启动子区域兼具光响应和生长素响应元件,在 GA(40% 照度)、GB(20% 照度)处理的表达分析中观测到 *QmTH05*、*QmTH09*、*QmTH23*、*QmTH26*、*QmTH29*、*QmTH32*、*QmTH34* 表达量较 GCK(100% 照度)处理呈显著上调趋势,因此推测这 7 个基因均参与调控弱光照条件下蒙古栎幼苗的生长发育。

此外,蒙古栎并不耐潮湿和水涝^[35],土壤含水量过高反而会抑制蒙古栎幼苗的正常生长发育,适当的土壤含水量则促进蒙古栎幼苗的生长。Jiang 等^[8]在蒙古栎不同栽培模式的综合生理研究中发现,相较于其他处理,2 次浇水处理(4、5 月浇水)促进了蒙古栎幼苗的生长。本研究鉴定到 *QmTH05*、*QmTH09*、*QmTH26* 在 SC(浇水 2 次,4、5 月)处理下的基因表达量相较 SA(对照组)处理呈现显著上调,且 *QmTH05*、*QmTH09*、*QmTH26* 仅在 SC 处理下响应,该 3 个基因的启动子区域均存在生长素响应元件,推测该 3 个基因能够介导适宜土壤含水量下蒙古栎的生长发育。Trihelix 转录因子能够显著响应水分胁迫,李彦杰等^[36]在狗牙根(*Cynodon dactylon* (L.) Pers.)上发现,水淹胁迫会诱导 Trihelix 转录因子家族多个成员(12 个)的表达水平显著上调(上调范围 1.21~10.78)。在 SF(浇水 5 次,4、5、6、7、8 月)处理下,*QmTH06*、*QmTH17*、*QmTH24* 显著上调表达,且这 3 个基因的启动子区域均鉴定到厌氧诱导响应元件和缺氧特异性诱导相关的增强子元件,表明 *QmTH06*、*QmTH17*、*QmTH24* 均参与调控蒙古栎响应水分胁迫。

综上所述,蒙古栎 *Trihelix* 基因在介导光响应生理中起到重要作用,同时还介导高光强下蒙古栎的光适应生理和水分胁迫下蒙古栎植株的抗逆生理。本研究基于生物信息学分析,共筛选鉴定出 34 个蒙古栎 *Trihelix* 基因,但是各基因在蒙古栎中的光响应、强光和水分胁迫下的具体作用机制还需进一步研究。

参考文献

- [1] 孙媛姣,陆秀君,曾莞棋,雷鸣雷,李东升,万项成,解昀霏,张晓林. 施肥对蒙古栎幼林生长及养分含量的影响. 沈阳农业大学学报, 2021, 52(4): 409-418
Sun Y J, Lu X J, Zeng W Q, Lei M L, Li D S, Wan X C, Xie Y F, Zhang X L. Effects of fertilization on growth and nutrient content of young *Quercus mongolica* forest. Journal of Shenyang Agricultural University, 2021, 52 (4): 409-418
- [2] 马金山. 辽西蒙古栎林的群落结构及自然演替分析. 绿色科技, 2017(7): 14-15
Ma J S. Community structure and natural succession of *Quercus mongolicus* forest in western Liaoning. Green Technology, 2017(7): 14-15
- [3] 王国宝,王勇,秦利. 蒙古栎叶片的转录组测序及基因功能注释. 蚕业科学, 2020, 46(5): 560-565
Wang G B, Wang Y, Qin L. Transcriptome sequencing and gene function annotation of *Quercus mongolica* leaves. Science of Sericulture, 2020, 46(5): 560-565
- [4] Ai W F, Liu Y Q, Mei M, Zhang X L, Tan E G, Liu H Z, Han X Y, Zhan H, Lu X J. A chromosome-scale genome assembly of the Mongolian oak (*Quercus mongolica*). Molecular Ecology Resources, 2022, 22(6): 2396-2410
- [5] 任俊杰,原阳晨,周苗苗,庞久帅,许晨阳,赵津,李迎超. 不同遮阴处理对蒙古栎幼苗生长的影响. 安徽农业科学, 2022, 50(7): 107-109
Ren J J, Yuan Y C, Zhou M M, Pang J S, Xu C Y, Zhao J, Li Y C. Effects of different shading treatments on seedling growth of *Quercus mongolica*. Anhui Agricultural Sciences, 2022, 50 (7): 107-109
- [6] 薛思雷,王庆成,孙欣欣,张命军. 遮荫对水曲柳和蒙古栎光合、生长和生物量分配的影响. 植物研究, 2012, 32(3): 354-359
Xue S L, Wang Q C, Sun X X, Zhang M J. Effects of shading on photosynthesis, growth and biomass allocation of Manchuria Fraxinus and *Quercus mongolica*. Plant Research, 2012, 32 (3): 354-359
- [7] 陈婕. 光照条件对蒙古栎幼苗光合生理特性和生长特性的影响. 哈尔滨: 东北林业大学, 2008
Chen J. Effects of light conditions on photosynthetic physiological characteristics and growth characteristics of *Quercus mongolica* seedlings. Harbin: Northeast Forestry University, 2008
- [8] Jiang M, Li X M, Yuan Y C, Zhang G W, Pang J S, Ren J J, Wang J M, Yang M S. Integrated physiological and transcriptomic analyses reveal the molecular mechanism behind the response to cultivation in *Quercus mongolica*. Frontiers in Plant Science, 2022, 13 : 947696-947696
- [9] 罗军玲,赵娜,卢长明. 植物 *Trihelix* 转录因子家族研究进展. 遗传, 2012, 34(12): 1551-1560
Luo J L, Zhao N, Lu C M. Advances in the transcription factors family of plant *Trihelix*. Heredity, 2012, 34(12): 1551-1560
- [10] 于冰,陈孟迪,王宇光. 植物三螺旋 *Trihelix* 转录因子家族与环境相互作用的研究进展. 植物遗传资源学报, 2019, 20(5): 1134-1140
Yu B, Chen M D, Wang Y G. Research progress on the interaction between the transcription factor family of plant *Trihelix* and environment. Journal of Plant Genetic Resources, 2019, 20 (5): 1134-1140
- [11] 李纷纷. *Trihelix* 转录因子 *SIPTL* 调控番茄生长发育和非生物胁迫的功能鉴定. 重庆: 重庆大学, 2018
Li F F. Function identification of *Trihelix* transcription factor *SIPTL* in regulating growth and development and abiotic stress in tomato. Chongqing: Chongqing University, 2018
- [12] 肖杰. 小麦 *Trihelix* 基因家族鉴定、表达分析及 *TaGT-75* 基因的功能研究. 武汉: 华中科技大学, 2020
Xiao J. Identification, expression analysis of *Trihelix* gene family and functional study of *TaGT-75* gene in wheat. Wuhan: Huazhong University of Science and Technology, 2020
- [13] Yang W Z, Hu J Y, Jyoti R B, Aruna K, Yuan Y P, Zhai Y H, Xu Y F, Xie L H, Zhang Y L, Zhang Q Y, Niu L X. A tree peony trihelix transcription factor PrASIL1 represses seed oil accumulation. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 796181
- [14] O'Brien M, Kaplan L, Quon T, Sappl P G, Smyth D R. PETAL LOSS, a trihelix transcription factor that represses growth in *Arabidopsis thaliana*, binds the energy-sensing SnRK1 kinase AKIN10. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(9): 2475-2485
- [15] Kaplan-Levy R N, Brewer P B, Quon, T, Smyth D R. The trihelix family of transcription factors-light, stress and development. Trends in Plant Science, 2012, 17(3): 163-171
- [16] 向小雪,娄红梅,杨庆玲. *Trihelix* 转录因子家族研究进展. 安徽农业科学, 2022, 50(6): 7-11
Xiang X X, Lou H M, Yang Q L. Research progress of *Trihelix* transcription factor family. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2022, 50 (6): 7-11
- [17] 王萍,卢世雄,梁国平,马宗桓,李文芳,毛娟,陈佰鸿. 苹果 *Trihelix* 转录因子家族生物信息学鉴定与基因表达分析. 园艺学报, 2019, 46(11): 2082-2098
Wang P, Lu S X, Liang G P, Ma Z H, Li W F, Mao J, Chen B H. Bioinformatics identification and gene expression analysis of apple *Trihelix* transcription factor family. Journal of Horticulture, 2019, 46 (11): 2082-2098
- [18] 李栋成,李魁印,韦兴启,段丽丽,莫泽君,刘仁祥. 烟草 *Trihelix* 转录因子家族鉴定及表达分析. 亚热带植物科学,

- 2022,51(1): 1-12
- Li D C, Li K Y, Wei X Q, Duan L L, Mo Z J, Liu R X. Identification and expression analysis of tobacco Trihelix transcription factor family. *Subtropical Plant Science*, 2022, 51 (1): 1-12
- [19] 韩文龙, 朱振, 李君茹, 陈天哲, 李国辉, 苏雪强, 金青, 程曦, 蔡永萍. 梨 Trihelix 转录因子家族成员鉴定及表达分析. *园艺学报*, 2021, 48(3): 439-455
- Han W L, Zhu Z, Li J R, Chen T Z, Li G H, Su X Q, Jin Q, Cheng X, Cai Y P. Identification and expression analysis of pear Trihelix transcription factor family members. *Journal of Horticulture*, 2021, 48 (3): 439-455
- [20] Liu W, Zhang Y, Li W, Lin Y H, Wang C J, Xu R, Zhang L F. Genome-wide characterization and expression analysis of soybean trihelix gene family. *Peer J*, 2020, 8:e8753
- [21] 郭晋艳, 郑晓瑜, 邹翠霞, 李秋莉. 植物非生物胁迫诱导启动子顺式元件及转录因子研究进展. *生物技术通报*, 2011(4): 16-20, 30
- Guo J Y, Zheng X Y, Zou C X, Li Q L. Research progress in *cis* elements and transcription factors of plant abiotic stress-induced promoters. *Biotechnology Bulletin*, 2011 (4): 16-20, 30
- [22] Li K Y, Duan L L, Zhang Y B, Shi M X, Chen S S, Yang M F, Ding Y Q, Peng Y S, Dong Y B, Yang H, Li Z H, Zhang L Y, Fan Y, Ren M J. Genome-wide identification and expression profile analysis of trihelix transcription factor family genes in response to abiotic stress in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *BMC Genomics*, 2021, 22: 1-17
- [23] 卢世雄. 葡萄 Trihelix 转录因子家族鉴定及 *VvTrihelix5* 响应盐胁迫功能研究. 兰州: 甘肃农业大学, 2021
- Lu S X. Identification of grape Trihelix transcription factor family and study on *VvTrihelix5* response to salt stress. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2021
- [24] Tong Y, Huang H, Wang Y H. Genome-wide analysis of the *Trihelix* gene family and their response to cold stress in *Dendrobium officinale*. *Sustainability*, 2021, 13 (5): 2826-2826
- [25] 郑玲, 李梦丹. 甜瓜 Trihelix 转录因子的鉴定与生物信息学分析. *江苏农业科学*, 2022, 50(16): 44-49
- Zheng L, Li M D. Identification and bioinformatics analysis of melon Trihelix transcription factor. *Jiangsu Agricultural Science*, 2022, 50 (16): 44-49
- [26] Li K, Fan Y, Zhou G, Liu X J, Chen S S, Chang X C, Wu W Q, Duan L L, Yao M X, Wang R, Wang Z L, Yang M F, Ding Y Q, Ren M J, Fan Y, Zhang L Y. Genome-wide identification, phylogenetic analysis, and expression profiles of trihelix transcription factor family genes in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) under abiotic stress conditions. *BMC Genomics*, 2022, 23(1): 1-19
- [27] Nagano Y, Inaba T, Furuhashi H, Sasaki Y. Trihelix DNA-binding protein with specificities for two distinct *cis*-elements: Both important for light down-regulated and dark-inducible gene expression in higher plants. *Journal of Biological Chemistry*, 2001, 276(25): 22238-22243
- [28] 卢世雄, 王萍, 何红红, 梁国平, 马宗桓, 乔亚丽, 吴玉霞, 陈佰鸿, 毛娟. 葡萄 Trihelix 转录因子家族生物信息及其基因表达分析. *园艺学报*, 2019, 46(7): 1257-1269
- Lu S X, Wang P, He H H, Liang G P, Ma Z H, Qiao Y L, Wu Y X, Chen B H, Mao J. Bioinformation and gene expression analysis of grape Trihelix transcription factor family. *Journal of Horticulture*, 2019, 46 (7): 1257-1269
- [29] Wang Z C, Liu Q G, Wang H Z, Zhang H Z, Xu X M, Li C H, Yang C P. Comprehensive analysis of trihelix genes and their expression under biotic and abiotic stresses in *Populus trichocarpa*. *Scientific Reports*, 2016, 6: 36274
- [30] 徐红云. 拟南芥 Trihelix 转录因子 *AST1* 调控植物抗旱、耐盐的机制研究. 哈尔滨: 东北林业大学, 2017
- Xu H Y. Study on the mechanism of Arabidopsis Trihelix transcription factor *AST1* regulating plant drought resistance and salt tolerance. Harbin: Northeast Forestry University, 2017
- [31] 李东胜, 白庆红, 李永杰, 许中旗, 于海涛. 光照条件对蒙古栎幼苗生长特性和光合特征的影响. *生态学杂志*, 2017, 36 (10): 2744-2750
- Li D S, Bai Q H, Li Y J, Xu Z Q, Yu H T. Effects of light conditions on growth characteristics and photosynthetic characteristics of *Quercus mongolica* seedlings. *Journal of Ecology*, 2017, 36 (10): 2744-2750
- [32] Beon M S, Bartsch N. Early seedling growth of pine (*Pinus densiflora*) and oaks (*Quercus serrata*, *Q. mongolica*, *Q. variabilis*) in response to light intensity and soil moisture. *Vegetatio*, 2003, 167: 97-105
- [33] 许中旗, 黄选瑞, 徐成立, 许晴, 纪晓林. 光照条件对蒙古栎幼苗生长及形态特征的影响. *生态学报*, 2009, 29(3): 1121-1128
- Xu Z Q, Huang X R, Xu C L, Xu Q, Ji X L. Effects of light conditions on the growth and morphological characteristics of *Quercus mongolica* seedlings. *Journal of Ecology*, 2009, 29 (3): 1121-1128
- [34] 龚磊. 维管束植物气孔对脱落酸和光环境的响应. 兰州: 兰州大学, 2021
- Gong L. Response of vascular plant stomata to abscisic acid and light environment. Lanzhou: Lanzhou University, 2021
- [35] Lyu S N, Wang X C, Zhang Y D, Li Z S. Different responses of Korean pine (*Pinus koraiensis*) and Mongolia oak (*Quercus mongolica*) growth to recent climate warming in northeast China. *Dendrochronologia*, 2017, 45(1): 113-122
- [36] 李彦杰, 杨俊年, 刘仁华, 周大祥, 甘丽萍, 吴应梅. 水淹胁迫下三峡库区消落带适生狗牙根转录因子的转录组分析. *西南农业学报*, 2018, 31(2): 265-269
- Li Y J, Yang J N, Liu R H, Zhou D X, Gan L P, Wu Y M. Transcriptome analysis of the transcription factors of bermudagrass suitable for growth in the fluctuating zone of the Three Gorges reservoir area under flooding stress. *Southwest Agricultural Journal*, 2018, 31 (2): 265-269