

引用格式: 陈梦瑶, 胡怡然, 郑志富, 等. 大豆 IGT 基因家族的全基因组鉴定及组织表达分析[J]. 浙江农林大学学报, 2025, 42(1): 64-73. CHEN Mengyao, HU Yiran, ZHENG Zhifu, et al. Genome-wide identification and tissue expression analysis of IGT gene family in soybean[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2025, 42(1): 64-73.

大豆 IGT 基因家族的全基因组鉴定及组织表达分析

陈梦瑶, 胡怡然, 郑志富, 潘 天

(浙江农林大学 现代农学院, 浙江 杭州 311300)

摘要: 【目的】利用生物信息学方法对大豆‘天隆1号’*Glycine max* ‘Tianlong 1’ IGT 基因家族进行全基因组鉴定, 探究 IGT 基因家族在大豆中的潜在功能。【方法】通过对大豆‘天隆1号’ IGT 蛋白结构域进行 BLASTP 搜索, 确定 *GmIGTs*; 以生物信息学方法分析其进化关系、基因结构、保守基序、顺式作用元件、共线性关系, 以及在不同组织部位表达模式。【结果】共鉴定出 17 个 *GmIGT* 基因, 并根据其系统发育关系将其分为 4 个分支: *TAC*、*IGT-like*、*DRO* 和 *LAZY*。蛋白质保守基序分析发现: ‘天隆1号’ IGT 蛋白均含有 Motif2。染色体定位和共线性分析显示: *GmIGT* 不均匀地定位在 11 条染色体上, 并且片段复制可能在 *GmIGT* 基因的扩张中发挥了重要作用。顺式作用元件分析表明: *GmIGT* 的表达可能与光响应、生理响应、植物激素响应和胁迫等相关。此外, 实时荧光定量聚合酶链式反应分析表明: *GmIGT* 基因具有明显的组织特异表达特点, *GmIGT4* 在所有组织中表达量都相对较高, *GmIGT4*、*GmIGT10* 与 *GmIGT17* 在茎与叶柄中高度表达。【结论】*GmIGT* 基因可能在塑造大豆‘天隆1号’株型中发挥某些潜在作用, *GmIGT4*、*GmIGT10* 与 *GmIGT17* 可能为该过程中的核心基因。图 9 表 2 参 23

关键词: 大豆‘天隆1号’; 株型; IGT 基因家族; 表达模式分析

中图分类号: S565.1 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2025)01-0064-10

Genome-wide identification and tissue expression analysis of IGT gene family in soybean

CHEN Mengyao, HU Yiran, ZHENG Zhifu, PAN Tian

(College of Advanced Agricultural Sciences, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] This study aims to employ bioinformatics methods to perform a comprehensive genome-wide identification of the soybean IGT gene family and explore the potential functions of IGT gene family in soybean. [Method] Soybean cultivar *Glycine max* ‘Tianlong 1’ was selected and *GmIGTs* were identified by BLASTP search of IGT protein domain. The evolutionary relationships, gene structure, conserved motifs, cis-acting elements, and collinearity relationships were analyzed by bioinformatics methods. The expression patterns of *GmIGTs* in different tissue parts were analyzed. [Result] A total of 17 *GmIGT* genes were identified and classified into 4 branches based on their phylogenetic relationships: *TAC*, *IGT-like*, *DRO*, and *LAZY*. Protein conserved motif analysis revealed that all IGT proteins contained Motif2. Chromosomal localization and collinearity analysis showed that *GmIGT* genes were unevenly distributed on 11 chromosomes, and segmental duplication might have played a significant role in the expansion of *GmIGT* gene. Cis-acting element analysis indicated that *GmIGT* expression might be associated with light response, physiological response, plant hormone response and stress. RT-qPCR analysis demonstrated that *GmIGT* gene had obvious

收稿日期: 2024-05-15; 修回日期: 2024-08-06

基金项目: 浙江省自然科学基金资助项目 (LQ24C130001); 浙江农林大学人才启动基金资助项目 (2022LFR109)

作者简介: 陈梦瑶 (ORCID: 0009-0007-7229-7412), 从事大豆基因功能研究。E-mail: cmy2333voldy@163.com。通信作者: 潘天 (ORCID: 0000-0001-6107-4175), 讲师, 从事大豆基因功能研究。E-mail: tianpan@zafu.edu.cn

tissue-specific expression characteristics. Among them, *GmIGT5* exhibited relatively high expression levels in all tissues, while *GmIGT4* and *GmIGT10* were highly expressed in stems and petioles. [Conclusion] *GmIGT* gene may play a potential role in shaping soybean plant architecture, and *GmIGT4* and *GmIGT10* may be the core genes involved in this process. [Ch, 9 fig. 2 tab. 23 ref.]

Key words: *Glycine max* ‘Tianlong 1’; plant architecture; IGT gene family; expression pattern analysis

优化植物株型已被证明是提高作物种植密度、抗逆性和整体生产力的最佳方法之一^[1]。随着基因组学的发展,科学家们发现了被命名为 IGT 的保守基因家族,与植物分枝角度调控密切相关^[2]。这个基因家族拥有 1 个保守的结构域 [G ϕ L(A/T)IGT],包含着 *LAZY* 和 *TILLER ANGLE CONTROL (TAC)* 基因。这些基因在植物侧枝的遗传控制中扮演着重要角色^[3]。

近几十年来的研究已经确认, *LAZY* 基因在植物根部的向地生长和茎部的背地生长中起到了重要的调节作用。“LAZY”这个术语来源于被认为是“懒惰”的经典水稻 *Oryza sativa* 和玉米 *Zea mays* 植株,它们的特点在水稻中表现为分蘖扩散,而在玉米中表现为平卧^[4-5]。LI 等^[6]通过研究水稻 *LAZY* 变异体,成功克隆了 1 个名为 *LAZY1* 的基因,该基因调控着分蘖角度。拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 中也发现存在 *LAZY1* 突变体,被命名为 *AtLAZY1*。拟南芥分枝朝外生长,并且比野生型植株的分枝角度更宽^[3]。*LAZY* 基因还被命名为其他名称,如 *DEEPER ROOTING(DRO)*。水稻基因组携带有 4 个 *LAZY* 基因,分别是 *LAZY1*、*DRO1*、*DRO1-like 1(qSOR1, DRL1)* 和 *DRO1-like 2(DRL2)*^[7]。*DRO1* 和 *DRL1* 的自然突变以及 *DRL2* 的 CRISPR/Cas9 技术产生的敲除突变都导致根部重力性反应受损,根系结构也发生改变,甚至出现裸露在地面的根^[8]。GE 等^[9]在拟南芥中发现了 3 个类似 *DRO1* 的基因: *AtDRO1(AtNGR2* 和 *At1g72490)*、*AtDRO2(AtNGR3* 和 *At1g19115)* 及 *AtDRO3(AtNGR1* 和 *At1g17400)*。这 3 个基因都具有最保守的 *LAZY1* 结构域 V,即 EAR 基序,因而它们又分别被命名为 *AtLAZY4*、*AtLAZY3*、*AtLAZY2*;相应地, *At3g24750* 和 *At3g27025* 分别被命名为 *AtLAZY5* 和 *AtLAZY6*。它们分别在根尖、根和叶柄中表达^[10]。YU 等^[11]以水稻 ‘IR24’ 和 ‘Asominori’ 杂交,获得 ‘IL55’ 紧凑型杂交系,并成功定位克隆到水稻分蘖角度控制基因 *TAC1(TILLER ANGLE CONTROLLING)*。*TAC1* 基因增加了分枝角度,与 *LAZY1* 基因突变植物表型相反。研究表明: *AtTAC1* 的表达具有光依赖性^[12],并且在拟南芥中,几个 *LAZY* 基因的缺失导致其无法调整枝条角度以响应光照^[13]。这些研究表明: IGT 基因家族在响应光和重力刺激的植物株型调节中发挥作用。

大豆 *Glycine max* 是重要的粮食和油料作物,营养成分丰富。当前,大豆为全球供应了 71% 的植物蛋白和 29% 的植物油脂^[14-16]。然而 2022 年中国进口大豆数量达 9 108 万 t,对外依存度高达 80% 以上,大豆产需缺口高达 9 000 万 t。因此,优化大豆株型对提高中国大豆种植密度以及提升中国大豆产量有着重要意义。IGT 基因家族作为株型调控的潜在基因,在大豆中的系统鉴定和功能尚不明确。本研究利用生物信息学方法对大豆 IGT 基因家族 (*GmIGTs*) 进行全基因组水平鉴定,并对 IGT 基因家族成员进化关系、基因结构、保守基序、顺式作用元件、共线性关系及组织表达量等进行分析,以期深入探究 IGT 基因家族在大豆生长发育过程中的作用机制奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 大豆 IGT 基因家族成员鉴定和进化分析

在 Phytozome (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>) 和美国国家生物技术信息中心 (NCBI) 数据库 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) 对大豆 ‘天隆 1 号’ ‘Tianlong 1’ IGT 基因家族氨基酸序列与拟南芥进行 BLAST 比对,确认大豆 IGT 基因家族成员,收集大豆基因组数据 (www.soybase.org) 中的大豆 IGT 基因家族成员遗传信息,并利用蛋白质数据库分析大豆 IGT 基因家族成员基本信息。

在 Phytozome (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>) 下载拟南芥以及大豆 IGT 基因家族氨基酸序列,对氨基酸序列进行多重比对。采用最大似然法构建进化树 (MEGA 5.0 软件)。

1.2 *GmIGT* 基因结构、蛋白质保守基序分析

下载大豆基因组 Phytozome (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>), 使用 TBtools 对 IGT 基因家族外显

子-内含子结构分析,并绘制可视化图。同时,对大豆 IGT 基因家族进行蛋白质保守基序研究(MEME),利用 TBtools 进行可视化绘图。

1.3 *GmIGT* 启动子区域顺式作用元件分析

提取大豆 IGT 基因家族上游 2 000 bp 序列,并利用 PlantCARE 数据库对启动子区域的顺式作用元件进行分析。随后,使用在线工具 GSDS (<http://gsds.gao-lab.org/>) 对结果进行可视化处理。

1.4 *GmIGT* 共线性分析

通过 Phytozome (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>) 下载大豆的全基因组文件,利用 TBtools 软件进行共线性分析,并进一步可视化。

1.5 *GmIGT* 组织表达模式预测和分析

通过从 Phytozome (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>) 数据库下载的大豆在不同组织的基因表达数据,选择分生组织、根、茎、叶、花、荚、种子和根瘤等 8 个组织的基因表达数据进行热图分析,分析 IGT 基因家族在大豆中的表达情况。采用 TBtools 热图软件进行数据可视化处理。

采用 *TransZol Up Plus RNA Kit* (ER501, Transgene) 提取大豆的根、茎、叶、叶柄、花、果荚、种子、根瘤各部位 RNA,采用 Hifair® III 1 st Strand cDNA Synthesis SuperMix for qPCR (11141ES60, 翌圣) 进行反转录合成 cDNA,所得的 cDNA 用于检测 *GmIGT* 基因的表达水平。在 Phytozome (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>) 上检索获得 *IGT* 基因的序列,以大豆 *cons4* 为内参基因,使用 Snap Gene 软件设计跨内含子的上下游引物(表 1),由擎科生物技术有限公司(杭州)合成。将大豆不同组织(根、茎、叶、叶柄、花、果荚、种子、根瘤)的 cDNA 质量浓度定量至 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,按照 Hieff UNICON® qPCR SYBR Green Master Mix (抗体法, No Rox, 11198ES08, 翌圣) 操作说明进行实时荧光定量 PCR(RT-qPCR)。每个样品含 3 个生物学重复。利用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法计算表达水平^[17]。

表 1 用于 RT-qPCR 的引物序列

Table 1 Primer sequences for RT-qPCR

引物名称	引物序列(5'→3')	引物名称	引物序列(5'→3')
IGT1-qRT-F	TGGTCATTGGGAATTCTTGCAA	IGT9-qRT-R	CAATCGCTGAATTCTCCCT
IGT1-qRT-R	CTTCTACACCAGCAAAAGAGT	IGT10-qRT-F	GAAAGATGGGTTTGCTACAAAC
IGT2-qRT-F	ATGCAATTCCTCAGCTGGA	IGT10-qRT-R	CCGAGAGTGCCAATGGTT
IGT2-qRT-R	TGCTAGTAAACCATCAGGC	IGT11-qRT-F	TTCACACTTGGAAACCCTTGTA
IGT3-qRT-F	AAGTTCCTCAGCTGGATG	IGT11-qRT-R	CAACCCAGAGTAAGATGTTTGA
IGT3-qRT-R	GGCCAATCGCTGAATTC	IGT12-qRT-F	ATGCAGATTCTCAATGGATCTCC
IGT4-qRT-F	CTGAAAGATGGGTTTGCTTCA	IGT12-qRT-R	CCTCCCTTCGATGTCTTT
IGT4-qRT-R	GATCATAGCCAAGAGTGCCAA	IGT13-qRT-F	CAGTGAACAAAATGAAGGGAAAG
IGT5-qRT-F	TCAGTGGGAAAGAGGTAATC	IGT13-qRT-R	GTTGAGGGTGCTGTAAAAGAA
IGT5-qRT-R	CTGAACATTAACCTTTCTTCCA	IGT14-qRT-F	CTTGGTCATTGGGAATCTTGC
IGT6-qRT-F	GAATGGAAAAGATTTGAGGGCAATAC	IGT14-qRT-R	CCAGCAAAAAGATTTCTAAGGT
IGT6-qRT-R	AAGCTCCTCTTCATCATCATC	IGT15-qRT-F	GATTCACACTTGAAATCCCTG
IGT7-qRT-F	TTGATCATCGGAGGAATTCTT	IGT15-qRT-R	CCCAGAGTAAGATGTTTGATTTTCC
IGT7-qRT-R	CTGAATCTTCTCATACTCATCATG	IGT16-qRT-F	AAATGATCATGAAATAGGCCGG
IGT8-qRT-F	CAACTACCCATTACATGAGGC	IGT16-qRT-R	TCCTCCCTTCGATTGTCTTT
IGT8-qRT-R	GCGTGGTTACTCTTCCA	IGT17-qRT-F	TTGATCATCGGAGGAGGGA
IGT9-qRT-F	CAATGAAGTTCCTCAGCTGGAT	IGT17-qRT-R	CTTCTCATACTCATCATGATCC

2 结果与分析

2.1 大豆 IGT 基因家族鉴定与理化性质分析及染色体位置分析

将大豆基因组数据库与拟南芥序列进行比对,识别大豆中的同源基因。获得比对结果后,删除重复序列,以确保结果的准确性和可靠性。随后,对筛选后的序列进行 Pfam 分析,进一步验证其作为大豆

IGT 基因家族的潜在候选。最终成功鉴定出 17 个大豆 IGT 基因，并按照其在染色体上的顺序命名为 *GmIGT1*~*GmIGT17*(图 1, 表 2)。

GmIGT 的 cDNA 长度为 786~1 149 bp, 有明显差异。它们所编码的蛋白质长度为 263~384 个氨基酸, 其理论等电点为 5.11~10.03。在这些蛋白质中, 有 6 个的等电点超过 7, 11 个的等电点低于 7。这表明该基因家族具有多样性。亚细胞定位进一步揭示了这些蛋白的潜在功能。预测发现: *GmIGT3* 与 *GmIGT11* 位于叶绿体, *GmIGT10* 定位于细胞质, 其余 14 个 *GmIGTs* 均定位于细胞核(表 2)。

GmIGT 的 17 个成员分布在 11 条染色体上, 分别为 Chr02、Chr03、Chr07、Chr08、Chr09、Chr10、Chr15、Chr16、Chr18、Chr19、Chr20, 其中有 4 个成员位于 Chr16 上(图 1)。

由 IGT 基因家族鉴定与理化性质分析及染色体位置分析可知: IGT 基因家族在序列长度、氨基酸个数、等电点、亚细胞定位与染色体分布各方面均有差异。

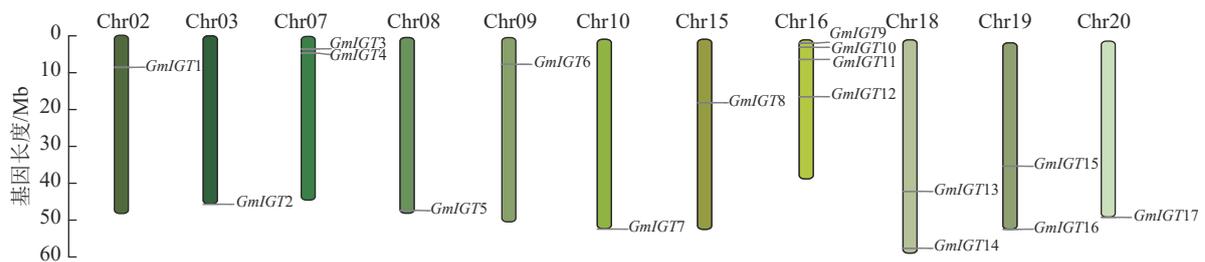


图 1 大豆 IGT 基因家族的染色体定位
Figure 1 Chromosome mapping of soybean IGT gene family

表 2 大豆 IGT 基因家族成员特征

Table 2 Properties of members of the IGT gene family in soybean

基因名称	序列号	染色体	位置	碱基对/bp	预测蛋白质长度/个	理论等电点	分子量/Da	亚细胞定位
<i>GmIGT1</i>	Glyma.02G097100	Chr02	8677685~8680757	1 101	367	6.91	40 326.05	细胞核
<i>GmIGT2</i>	Glyma.03G264200	Chr03	46860193~46864806	822	274	5.52	31 485.80	细胞核
<i>GmIGT3</i>	Glyma.07G040800	Chr07	3391340~3394088	846	282	7.58	32 278.71	叶绿体
<i>GmIGT4</i>	Glyma.07G052500	Chr07	4555925~4560419	858	286	5.45	32 189.21	细胞核
<i>GmIGT5</i>	Glyma.08G356200	Chr08	46252966~46256085	852	284	10.03	32 316.57	细胞核
<i>GmIGT6</i>	Glyma.09G071100	Chr09	7218596~7221206	789	263	5.11	29 050.36	细胞核
<i>GmIGT7</i>	Glyma.10G298100	Chr10	51546352~51548699	1 068	356	5.96	39 907.67	细胞质
<i>GmIGT8</i>	Glyma.15G179200	Chr15	17222927~17225610	789	263	5.12	29 253.52	细胞核
<i>GmIGT9</i>	Glyma.16G009400	Chr16	842813~845650	855	285	8.03	32 507.05	细胞核
<i>GmIGT10</i>	Glyma.16G021400	Chr16	2005820~2009925	870	290	5.45	32 743.91	细胞质
<i>GmIGT11</i>	Glyma.16G054300	Chr16	5286678~5290902	1 149	383	6.65	43 362.59	叶绿体
<i>GmIGT12</i>	Glyma.16G094000	Chr16	15479890~15482382	786	262	9.67	30 379.48	细胞核
<i>GmIGT13</i>	Glyma.18G173300	Chr18	41543428~41546170	861	287	9.92	32 629.87	细胞核
<i>GmIGT14</i>	Glyma.18G284400	Chr18	56775415~56778618	1 098	366	6.91	40 390.19	细胞核
<i>GmIGT15</i>	Glyma.19G094600	Chr19	33952844~33956542	1 149	383	7.18	43 382.51	细胞核
<i>GmIGT16</i>	Glyma.19G263200	Chr19	51104292~51108788	807	269	5.68	30 957.17	细胞核
<i>GmIGT17</i>	Glyma.20G249200	Chr20	47749661~47752260	1 080	360	5.87	40 051.88	细胞核

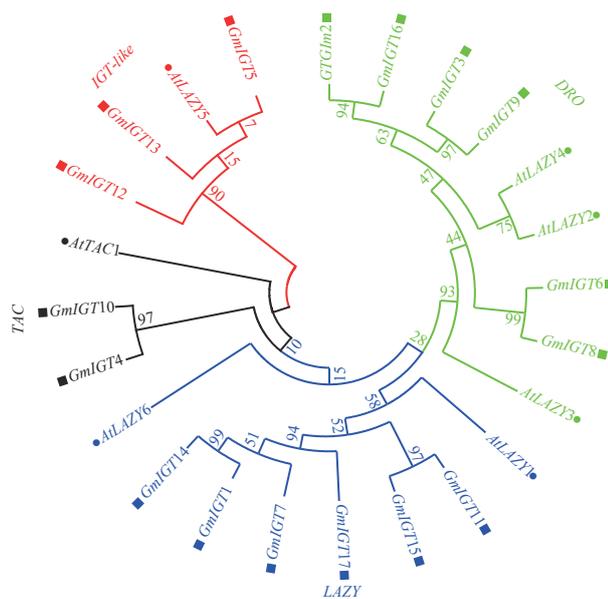
2.2 IGT 基因家族系统发育分析

对大豆 IGT 基因家族进行系统进化树分析, 结果(图 2)显示: IGT 基因家族可以分为 4 个进化枝, 即 *TAC* 进化枝、*IGT-like* 进化枝、*DRO* 进化枝、*LAZY* 进化枝。每个进化枝包含了 2~6 个大豆 IGT 基因家族成员。*GmIGT4/10* 与 *AtTAC1* 同源, 属于 *TAC* 进化枝; *GmIGT5/12/13* 与 *AtLAZY5* 同源, 属于功能未知的进化枝; *GmIGT2/3/6/8/9/16* 与 *AtLAZY2/3/4* 同源, 属于 *DRO* 进化枝; *GmIGT1/4/7/11/15/17* 与 *AtLAZY1* 同源, 属于主要调节向地性的进化枝。该结果表明: IGT 基因家族成员可能在进化上存在功能

分化。

2.3 *GmIGT* 结构分析

为了进一步探究大豆 IGT 基因家族功能, 绘制了 IGT 基因家族的结构模型(图 3)。由图 3 可知: *GmIGT* 基因家族成员基因结构简单, 其外显子数目仅 3~5 个, 这表明该基因家族在基因结构上具有一定的保守性。尽管在结构上存在保守性, 但也存在长度上的差异, 这些差异可能源于基因组中的多态性和突变, 也可能反映了这些基因在进化过程中的功能细分。此外, 家族中有 3 个基因不存在 UTR 区域。这些结构上的差异可能暗示 *GmIGT* 基因成员在功能或表达调控上存在差异, 为进一步的功能试验和机制研究提供了方向。大豆 IGT 基因家族展现出高度保守的基因结构, 这表明了 IGT 基因家族在功能上的相似性较高, 仅功能细分上存在差异。



黑色代表 *TAC* 进化枝, 红色代表功能未知的 *IGT-like* 进化枝, 绿色代表主要调节 *DRO* 进化枝, 蓝色代表主要调节分蘖角度的 *LAZY* 进化枝。分支上的数字表示引导值。Gm.大豆; At.拟南芥。利用 MEGA5.0 软件构建系统发育树(最大似然法), 自举重复 1 000 次。

图 2 IGT 基因家族系统进化树分析

Figure 2 Phylogenetic tree analysis of the IGT gene family

2.4 *GmIGT* 保守结构域分析

为了深入了解 *GmIGT* 成员蛋白保守基序组成, 通过 MEME 软件对其保守基序进行预测(图 4)。大豆 IGT 基因家族包含 10 个保守基序, Motif 3 含有家族特有的 G ϕ L(A/T)IGT 序列, 该序列在除 *GmIGT*4/5/10/12/13 以外的所有 *GmIGT* 蛋白中都存在。所有 *GmIGT* 的 N 末端都含有 Motif 2。属于 *LAZY* 进化枝的 *GmIGT*1/7/11/14/15/17, 都具有 Motif 1、Motif 2、Motif 3、Motif 4、Motif 5、Motif 6、Motif 8、Motif 9, 其中 *GmIGT*1/11/14/15 具有特异性的 Motif 10; 属于 *IGT-like* 进化枝的 *GmIGT*5/12/13, 都具有 Motif 1、Motif 2、Motif 9, 其中 *GmIGT*5/13 具有特异性的 Motif 8; 属于 *DRO* 进化枝的 *GmIGT*2/3/6/8/9/16, 都具有 Motif 1、Motif 2、Motif 3、Motif 4、Motif 5、Motif 6, 其中 *GmIGT*2/3/9/16 具有特异性的 Motif 7; 属于 *TAC* 进化枝的 *GmIGT*4/10, 都具有 Motif 1、Motif 2、Motif 6。

结果表明: 大豆 IGT 基因家族保守基序分布、基因结构和系统发育有相关性。相比基因结构, *GmIGT* 的保守基序的相似度比较小, 但同属同一进化枝的保守基序的相似度高, 除了 *TAC* 进化枝, *LAZY*、*IGT-like*、*DRO* 进化枝的成员并不都具有完全相同的 Motif, 这可能意味着其进化枝上的基因在功能上存在差异。这种基序的差异可能反映了这些进化枝在生物学功能或调控机制上的不同。

2.5 *GmIGT* 启动子区域顺式作用元件分析

为了进一步了解大豆 IGT 基因家族的潜在功能和调控机制, 使用 PlantCARE 对翻译起始位点上游

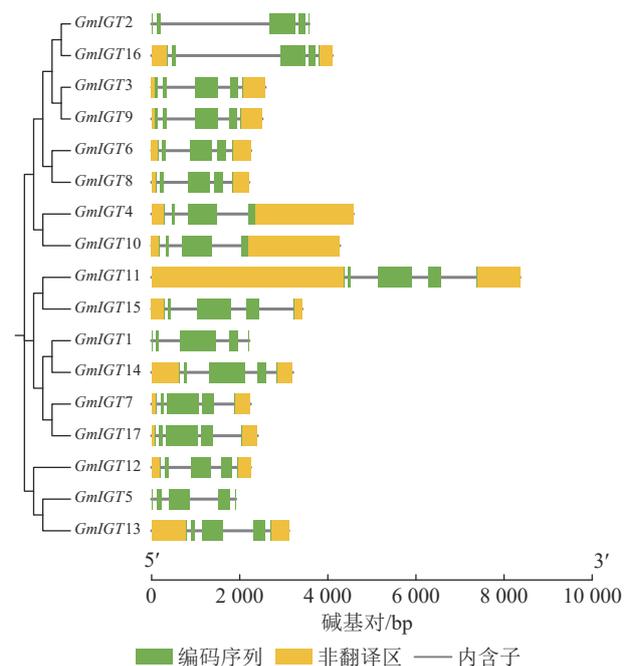


图 3 *GmIGT* 基因的结构分析

Figure 3 Structure analysis of the *GmIGT* genes

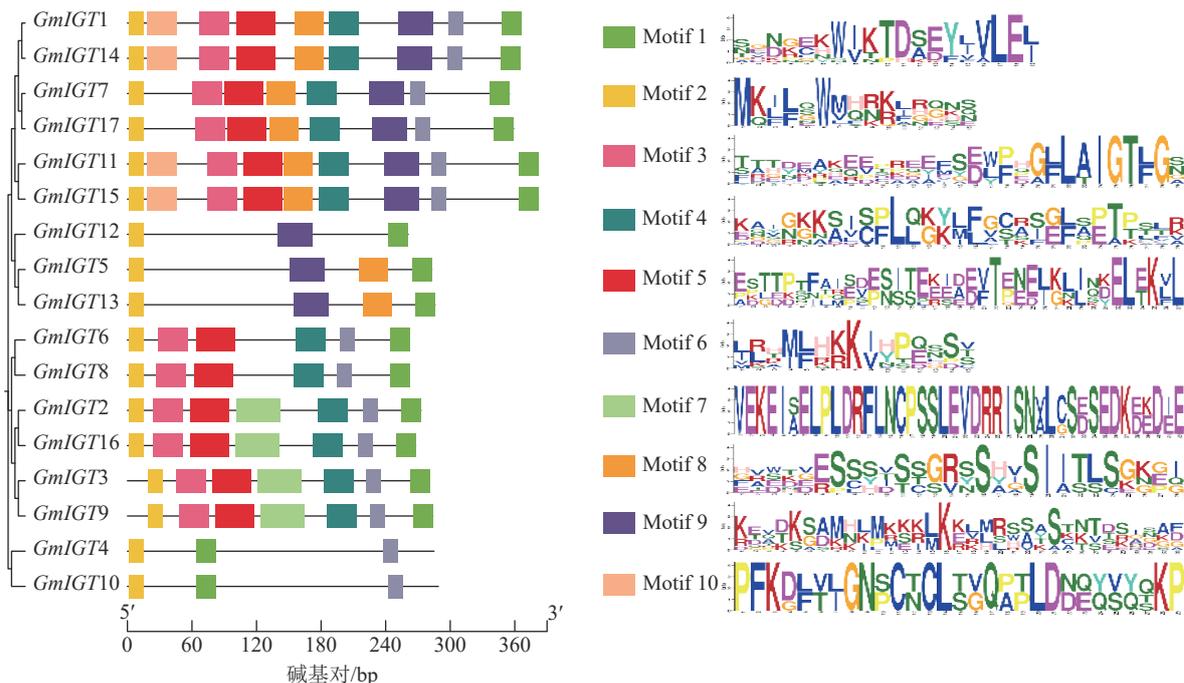


图 4 不同 GmIGT 蛋白质之间的保守基序分析

Figure 4 Analysis of conserved motifs occurring in different GmIGT proteins

近 2 000 bp 的序列区域进行顺式作用元件分析。结果显示：几乎所有的 IGT 基因家族成员在启动子区域都有至少 3 个以上顺式作用元件，*GmIGT4* 含有的元件数最多，为 32 个，其次是 *GmIGT2*，含有 29 个顺式作用元件，*GmIGT16* 仅包含 3 个顺式作用元件 (图 5)。共检测到 15 种顺式调控元件，将它们分为 4 个大类：光响应、生理响应、植物激素响应和胁迫响应。第 1 类是光响应元件，包括光响应与 MYB 结合位点参与光响应。第 2 类是生理响应元件，包括分生组织表达、昼夜节律调控、胚乳表达等。第 3 类是植物激素响应元件，由茉莉酸甲酯反应、脱落酸反应等组成，其中脱落酸反应元件是在 *GmIGT* 基因成员启动子中最丰富的顺式作用元件，而 *GmIGT4* 与茉莉酸甲酯、脱落酸、生长素、赤霉素响应有关。推测 *GmIGT4* 可能参与多种激素响应。第 4 类是非生物与生物胁迫相关的顺式作用元件，包括防御胁迫反应、低温反应等，值得注意的是，*GmIGT8/13/16* 基因中不包含任何与非生物或生物胁迫相关的元件。在 4 类顺式作用元件中，激素响应元件最多，占比 74.12%，光响应元件排第 2 位 (11.47%)，

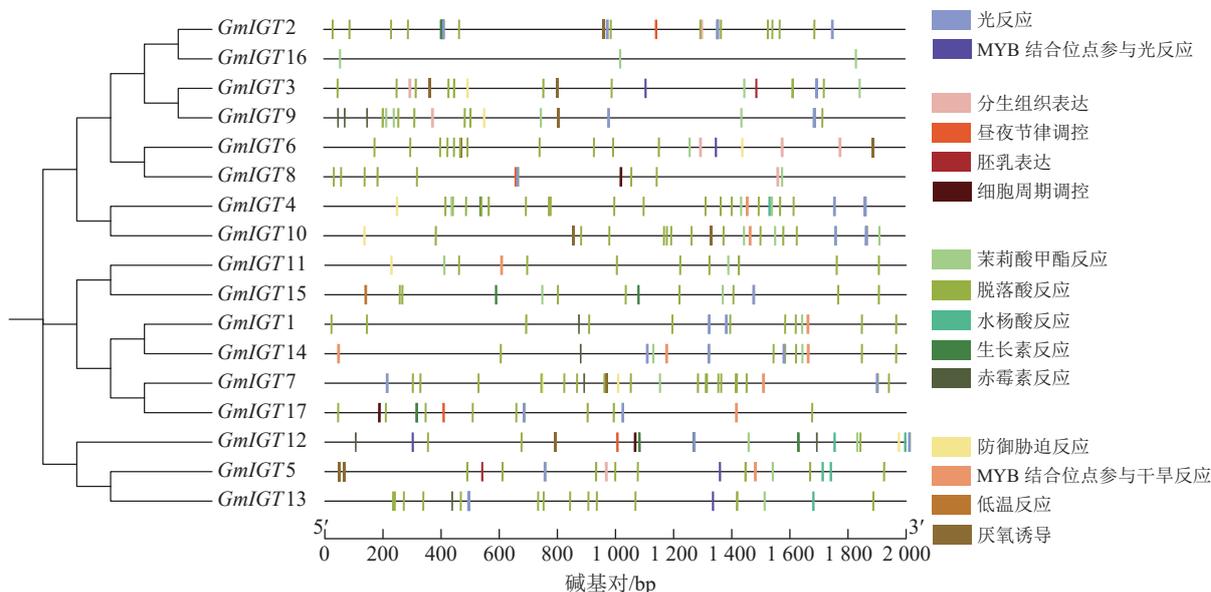


图 5 *GmIGT* 基因启动子区域顺式作用元件分析

Figure 5 Analysis of cis-elements in the promoters of the *GmIGT* genes

胁迫响应元件为 9.41%，参与植物生理响应最少，占 5.00%(图 6)。这些结果表明：*GmIGT* 基因可能与光响应、生长发育、激素和胁迫响应有关。

2.6 *GmIGT* 基因共线性分析

GmIGT 基因遍布于 11 条染色体上(图 1)。为了解其扩增机制，基因共线性分析揭示：除了 *GmIGT4/9/10* 以外，其余 *GmIGT* 基因均参与了片段复制事件(图 7)。其中有 14 条片段复制事件(*GmIGT1-GmIGT14*、*GmIGT2-GmIGT3/12/16*、*GmIGT3-GmIGT6/8/12/16*、*GmIGT5-GmIGT13*、*GmIGT6-GmIGT8/12*、*GmIGT7-GmIGT17*、*GmIGT8-GmIGT12*、*GmIGT11-GmIGT15*)，*GmIGT2*、*GmIGT3*、*GmIGT6*、*GmIGT8*、*GmIGT12*、*GmIGT16* 之间存在 1 个或多个共同的复制源。这表明染色体或基因组经历了多次或层叠的片段复制事件，导致产生特定基因或基因区域的多重复制品。

2.7 *GmIGT* 组织表达模式预测

为探索 *GmIGT* 基因在不同时期以及组织部位的表达模式，借助大豆 Phytozome(<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>) 数据，对 17 个 *GmIGTs* 在大豆的分生组织、根、茎、叶、花、荚、种子与根瘤的表达量进行计算机分析。结果表明：*GmIGTs* 基因在这 8 个组织中显示出特异性的表达模式。具体而言，*GmIGT5* 和 *GmIGT13* 在不同组织中都表现出较高的表达水平。在分生组织中，*GmIGT5* 的表达高；在根中，*GmIGT5* 和 *GmIGT13* 表现出高表达水平；在茎中，*GmIGT4*、*GmIGT7*、*GmIGT10*、*GmIGT14* 与 *GmIGT17* 的表达高；在叶中，*GmIGT13* 的表达量高；在花中，*GmIGT17* 的表达水平高；而在荚中，*GmIGT10* 表达水平高；在种子中，*GmIGT8* 和 *GmIGT5* 的表达高；在根瘤中，*GmIGT1*、*GmIGT14*、*GmIGT5* 和 *GmIGT13* 具有高表达(图 8)。IGT 基因家族在大豆不同组织中的表达差异较大，说明 IGT 基因家族可能多方面参与大豆生长发育调控。

2.8 *GmIGT* 时空表达模式

为了进一步验证 *GmIGT* 在大豆中的时空表达模式，对 17 个 *GmIGTs* 在大豆不同组织中的表达量进行 RT-qPCR 分析(图 9)。结果显示：*GmIGTs* 基因在 8 个组织中表现出特异性的表达模式。具体而言，*GmIGT4* 在除根瘤外的其他组织中都表现出较高的表达水平。在根中，*GmIGT6* 的相对表达量最高；在茎中，*GmIGT4*、*GmIGT10*、*GmIGT14* 与 *GmIGT17* 的相对表达量较高；在叶柄中，*GmIGT4*、*GmIGT7*、*GmIGT10* 与 *GmIGT17* 的相对表达量较高；在叶中，*GmIGT5* 的表达量高；在花中，*GmIGT4* 与 *GmIGT6* 的表达水平高；在荚中，*GmIGT4* 与 *GmIGT6* 表达水平高；在种子中，*GmIGT4*、*GmIGT5*、*GmIGT13* 和 *GmIGT17* 的表达高；在根瘤中，*GmIGT5* 和 *GmIGT13* 具有高表达。*GmIGT4*、*GmIGT10* 与 *GmIGT17* 均在茎与叶柄中高度表达，说明其可能在塑造大豆株型中发挥作用。综上所述，IGT 基因家族可能在多方面参与大豆生长发育调控，并且与生物信息学预测基本一致。

3 讨论

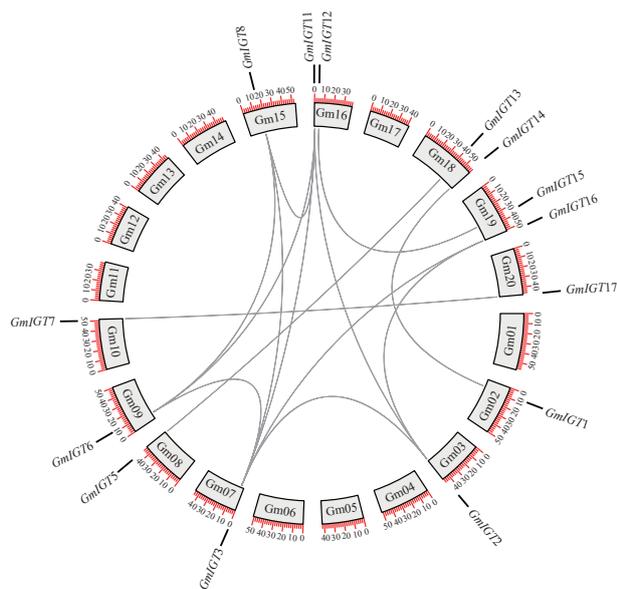
IGT 基因家族在重力感应中起着关键作用，因此推测该基因家族参与植物株型的调控。IGT 基因家族广泛存在于植物基因组中，且在不同物种中的数量差距较大。目前，已在水稻、玉米、油菜 *Brassica campestris* 和苹果 *Malus domestica* 中分别鉴定出 4、2、27 和 4 个 IGT 基因家族成员^[1, 18-20]。本研究在深

<i>GmIGT1</i>	2	0	0	0	0	0	1	11	0	0	1	1	0	0	0
<i>GmIGT2</i>	5	0	1	1	0	0	0	17	0	4	0	0	0	0	1
<i>GmIGT3</i>	2	1	1	0	1	0	2	12	0	0	0	1	0	0	2
<i>GmIGT4</i>	4	0	0	0	0	0	3	20	1	2	0	1	1	0	0
<i>GmIGT5</i>	1	1	1	0	1	0	1	10	2	0	0	0	1	0	2
<i>GmIGT6</i>	0	1	3	0	0	0	1	11	0	0	0	1	0	0	2
<i>GmIGT7</i>	2	0	0	0	0	0	1	20	0	0	1	2	1	0	1
<i>GmIGT8</i>	1	0	1	1	0	1	1	8	0	0	0	0	0	0	0
<i>GmIGT9</i>	3	0	1	0	0	0	4	9	0	0	3	1	0	0	1
<i>GmIGT10</i>	3	0	0	0	0	0	3	16	0	0	0	1	1	0	2
<i>GmIGT11</i>	0	0	0	0	0	0	2	9	0	0	0	1	1	0	0
<i>GmIGT12</i>	2	1	0	1	0	1	2	5	2	6	2	1	0	0	1
<i>GmIGT13</i>	3	1	0	0	0	0	1	16	1	0	1	0	0	0	0
<i>GmIGT14</i>	3	0	0	0	0	0	2	9	0	0	1	0	3	0	0
<i>GmIGT15</i>	1	0	0	0	0	0	2	9	0	2	0	0	0	1	0
<i>GmIGT16</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>GmIGT17</i>	2	0	0	1	0	1	0	10	0	2	0	0	1	0	0
	光反应	MYB 结合位点	分生组织表达	昼夜节律调控	胚乳表达	细胞周期调控	茉莉酸甲酯反应	脱落酸反应	水杨酸反应	生长素反应	赤霉素反应	防御胁迫反应	参与干旱反应	低温反应	厌氧诱导
	光响应	MYB 结合位点参与光反应	生理响应	生理响应	生理响应	生理响应	激素响应	激素响应	激素响应	激素响应	激素响应	胁迫响应	胁迫响应	胁迫响应	胁迫响应

图中数字代表各基因不同顺式作用元件数目。

图 6 *GmIGT* 基因启动子区域顺式作用元件数量统计分析

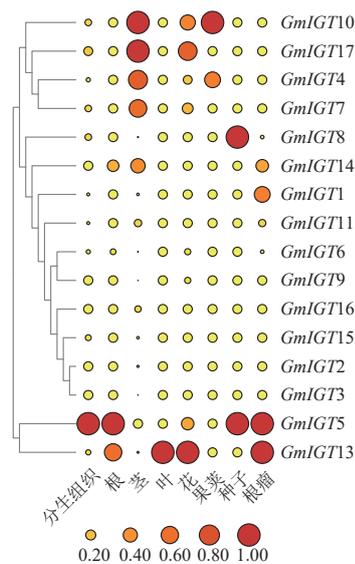
Figure 6 Statistical analysis of number of cis-acting elements in the promoters of the *GmIGT* genes



图中灰色部分为染色体编号，标尺代表染色体长度。

图 7 *GmIGT* 基因共线性分析

Figure 7 Collinearity analysis of the *GmIGT* genes



表达强弱用颜色表示，红色表示高表达量，黄色表示低表达量，标尺表示以 2 为底的对数转换归一化后的值。

图 8 *GmIGT* 在不同组织中表达模式的计算机分析

Figure 8 *In silico* analysis of expression patterns of different *GmIGT* genes in different tissues

入分析大豆基因组基础上，鉴定得到 17 个大豆 IGT 基因家族成员，它们不均匀分布在 11 条染色体上。其基因总数与其他物种中 IGT 基因家族成员数目有所差异，这可能与不同物种间基因组大小、基因扩张程度不同有关。基因组内共线性分析结果表明：*GmIGT* 复制类型主要为片段性复制，有 14 条片段复制事件，这说明片段性复制在 *GmIGT* 基因扩张中起了至关重要的作用。这些家族成员的扩增可能会导致不同成员产生功能冗余性或专化性，从而为生物过程的精细调控提供基础。

在拟南芥中，IGT 基因家族存在 5 个较短的保守结构域和 1 个独特的内含子排列^[1]，*GmIGT* 基因中也出现了类似的内含子排列。外显子和内含子排列可在一定程度上解释该基因家族的进化史。在很多情况下，不同物种中具有相似基因结构和保守基序的同源蛋白可能具有相同或相似的功能。由此推测，犹如拟南芥 *AtIGT* 基因，大豆 *GmIGT* 可能参与大豆的重力传感和植物株型的形成。

前人研究表明：*LAZY* 基因往往在拟南芥、水稻、蒺藜 *Tribulus terrestris* 和日本百里香 *Thymus vulgaris* 等高等植物中形成 1 个小基因家族^[3, 21]。在拟南芥中，该基因家族有 6 个成员，不同成员在不同器官中的功能可能存在差异，已知 *AtLAZY1* 调节芽和花序茎的向地性^[3, 10]，但 *AtLAZY5*、*AtLAZY6* 在向地性方面的功能尚未见报道。在许多植物中，*TAC* 在调节分枝角度方面起着重要作用，*OsTAC1* 参与水稻分蘖角度的调节，并影响内源生长素的含量^[22]。在玉米中，*ZmTAC1* 的表达水平与叶片角度呈正相关，该基因在叶片发育中起着重要的调控作用^[23]。系统发育分析显示：IGT 基因家族在大豆中可以分为 4 个进化枝，*TAC*、*IGT-like*、*DRO* 以及 *LAZY* 进化枝。同时，*LAZY*、*IGT-like*、*DRO* 进化枝的成员并不都具有完全相同的 Motif，这可能意味着其进化枝上的基因在功能上存在差异，这种基序的差异可能反映了这些进化枝在生物学功能或调控机制上的不同。因此，根据聚类结果，大豆的 IGT 基因家族可能在不同的器官中起着不同的作用，但其作用有待进一步研究。

根据启动子预测结果，IGT 基因家族存在光响应、生长发育、激素响应及胁迫响应元件，表明其可能受到光照、植物激素的调控诱导或参与其信号反应途径，同时还可能参与大豆生长发育的某些过程以及参与胁迫过程中的抗逆调控。

通过数据库预测，*GmIGT* 基因成员在不同的组织和器官中显示出特异性的表达模式，RT-qPCR 分析结果与这些基因表达模式的预测结果基本一致。组织特异性表达分析发现：整体相对表达量最高的为 *GmIGT4*，推测该基因可能在很多组织、器官中发挥作用；*GmIGT4*、*GmIGT10* 和 *GmIGT17* 在茎和叶柄中的相对表达量显著高于其他组织，推测其可能在大豆株型调控方面发挥重要作用。不同 IGT 基因家族

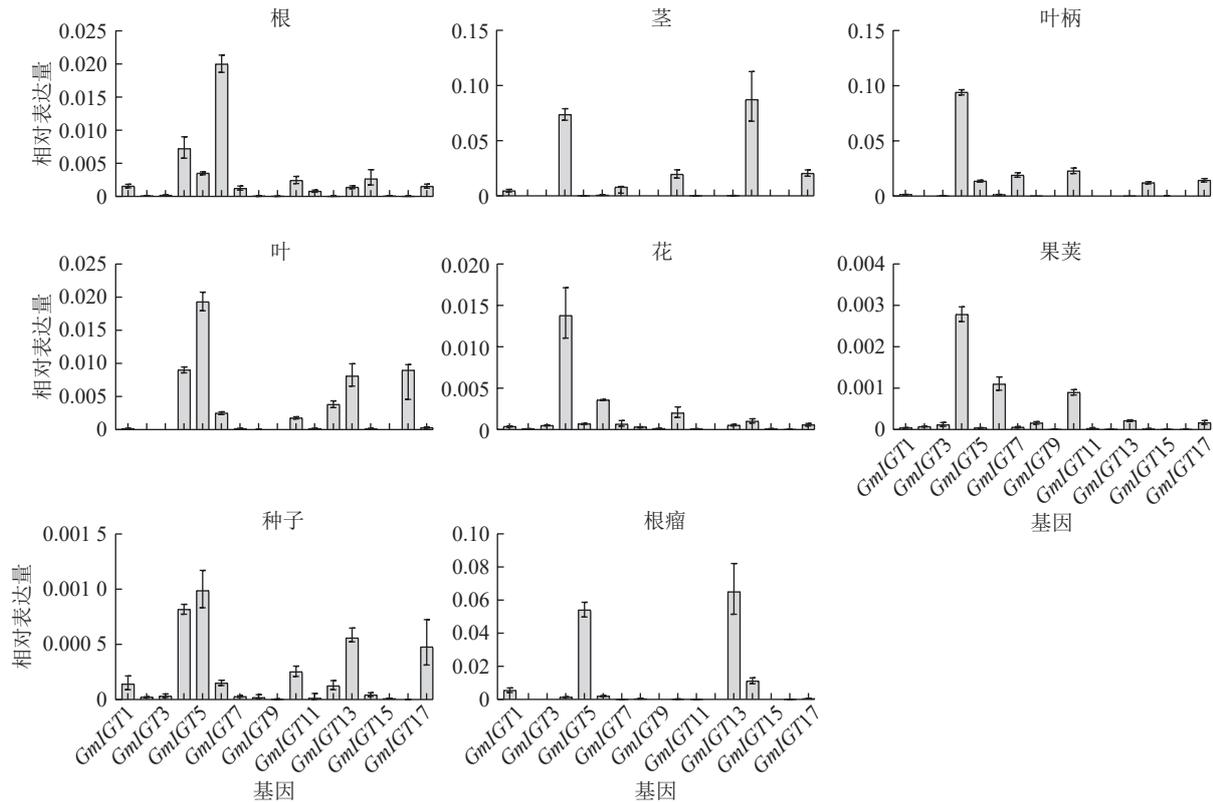


图9 *GmIGT* 基因家族成员在不同组织中的相对表达水平

Figure 9 Relative expression levels of members of the *GmIGT* gene family in different tissues of soybean

成员在大豆不同组织中表达模式的差异暗示了其可能在根的向地性调节、茎的生长发育等方面存在功能上的分化，这为进一步解析 *GmIGT* 基因在大豆生长发育和株型形成中的作用奠定基础。

4 结论

本研究对大豆 IGT 基因家族从全基因组层面进行了全面的生物信息学分析，共鉴定出 17 个 *GmIGT*，分为 *TAC*、*IGT-like*、*DRO* 以及 *LAZY* 等 4 个进化枝。表达模式分析显示：*GmIGT* 基因成员在大豆不同组织中表达模式具有差异性，*GmIGT4*、*GmIGT10* 和 *GmIGT17* 可能在塑造大豆株型中发挥主要作用。该结果为进一步了解 *GmIGT* 基因在塑造植物株型中的生物学功能提供了理论基础。

5 参考文献

- [1] WAITE J M, DARDICK C. The roles of the IGT gene family in plant architecture: past, present, and future [J/OL]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2021, **59**: 101983 [2024-04-15]. DOI: [10.1016/j.pbi.2020.101983](https://doi.org/10.1016/j.pbi.2020.101983).
- [2] YOSHIHARA T, SPALDING E P. Switching the direction of stem gravitropism by altering two amino acids in *AtLAZY1* [J]. *Plant Physiology*, 2020, **182**(2): 1039–1051.
- [3] YOSHIHARA T, SPALDING E P, IINO M. *AtLAZY1* is a signaling component required for gravitropism of the *Arabidopsis thaliana* inflorescence [J]. *The Plant Journal*, 2013, **74**(2): 267–279.
- [4] van OVERBEEK J. “LAZY”, an a-geotropic form of maize: “gravitational indifference” rather than structural weakness accounts for prostrate growth-habit of this form [J]. *Journal of Heredity*, 1936, **27**: 93–96.
- [5] JONES J W, ADAIR C R. A “LAZY” mutation in rice [J]. *Journal of Heredity*, 1938, **29**(8): 315–318.
- [6] LI Peijing, WANG Yonghong, QIAN Qiang, et al. *LAZY1* controls rice shoot gravitropism through regulating polar auxin transport [J]. *Cell Research*, 2007, **17**: 402–410.
- [7] UGA Y, SUGIMOTO K, OGAWA S, et al. Control of root system architecture by *DEEPER ROOTING 1* increases rice yield under drought conditions [J]. *Nature Genetics*, 2013, **45**: 1097–1102.
- [8] KITOMI Y, HANZAWA E, KUYA N, et al. Root angle modifications by the *DRO1* homolog improve rice yields in saline

- paddy fields[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, **117**(35): 21242–21250.
- [9] GE Liangfa, CHEN Rujin. Negative gravitropism in plant roots [J/OL]. *Nature Plants*, 2016, **2**(11): 16155[2024-04-15]. DOI: [10.1038/nplants.2016.155](https://doi.org/10.1038/nplants.2016.155).
- [10] YOSHIHARA T, SPALDING E P. *LAZY* genes mediate the effects of gravity on auxin gradients and plant architecture[J]. *Plant Physiology*, 2017, **175**(2): 959–969.
- [11] YU Baisheng, LIN Zhongwei, LI Haixia, *et al.* *TAC1*, a major quantitative trait locus controlling tiller angle in rice [J]. *The Plant Journal*, 2007, **52**(5): 891–898.
- [12] WAITE J M, DARDICK C. *TILLER ANGLE CONTROL 1* modulates plant architecture in response to photosynthetic signals[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, **69**(20): 4935–4944.
- [13] WAITE J M, DARDICK C. IGT/LAZY family genes are differentially influenced by light signals and collectively required for light-induced changes to branch angle [J/OL]. *BMC Biology*, 2024, **22**(1): 8[2024-04-15]. DOI: [10.1186/s12915-024-01813-4](https://doi.org/10.1186/s12915-024-01813-4)
- [14] ZHANG Min, LIU Shulin, WANG Zhao, *et al.* Progress in soybean functional genomics over the past decade[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, **20**(2): 256–282.
- [15] XU Cailong, HE Yanqin, SUN Shi, *et al.* Analysis of soybean yield formation differences across different production regions in China[J]. *Agronomy Journal*, 2020, **112**(5): 4195–4206.
- [16] LIN Feng, CHHAPEKAR S S, VIEIRA C C, *et al.* Breeding for disease resistance in soybean: a global perspective[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, **135**(11): 3773–3872.
- [17] LIVAK K J, SCHMITTGEN T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta Ct}$ method[J]. *Methods*, 2001, **25**(4): 402–408.
- [18] ZHAO Jianping, JIANG Lihui, BAI Hanrui, *et al.* Characteristics of members of IGT family genes in controlling rice root system architecture and tiller development [J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, **13**: 961658[2024-04-15]. DOI: [10.3389/fpls.2022.961658](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.961658).
- [19] SUN Chengming, ZHANG Chun, WANG Xiadong, *et al.* Genome-wide identification and characterization of the IGT gene family in allotetraploid rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. *DNA and Cell Biology*, 2021, **40**(3): 441–456.
- [20] WANG Limin, CAI Wenbo, DU Chuanhui, *et al.* The isolation of the IGT family genes in *Malus × domestica* and their expressions in four idiotypic apple cultivars [J/OL]. *Tree Genetics & Genomes*, 2018, **14**: 46[2024-04-15]. DOI: [10.1007/s11295-018-1258-9](https://doi.org/10.1007/s11295-018-1258-9).
- [21] NAKAMURA M, NISHIMURA T, MORITA M T. Bridging the gap between amyloplasts and directional auxin transport in plant gravitropism[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2019, **52**: 54–60.
- [22] JIANG Jianhuan, TAN Lubin, ZHU Zuofeng, *et al.* Molecular evolution of the *TAC1* gene from rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2012, **39**(10): 551–560.
- [23] KU Lixia, WEI Xiaomin, ZHANG Shaofang. Cloning and characterization of a putative *TAC1* ortholog associated with leaf angle in maize (*Zea mays* L.) [J/OL]. *PLoS One*, 2011, **6**: e20621[2024-04-15]. DOI: [10.1371/journal.pone.0020621](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020621).