

引用格式: 张雷, 陈辉, 张子洁, 等. 青钱柳 *GATA* 基因家族鉴定及盐胁迫下表达分析[J]. 浙江农林大学学报, 2025, 42(6): 1142–1153. ZHANG Lei, CHEN Hui, ZHANG Zijie, et al. Identification of the *GATA* gene family in *Cyclocarya paliurus* and expression analysis under salt stress[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2025, 42(6): 1142–1153.

青钱柳 *GATA* 基因家族鉴定及盐胁迫下表达分析

张 雷^{1,2}, 陈 辉², 张子洁², 尚旭岚^{1,2}, 杨万霞^{1,2}, 方升佐^{1,2}

(1. 南京林业大学 森林食物资源挖掘与利用全国重点实验室, 江苏 南京 210037; 2. 南京林业大学 林草学院/
南方现代林业协同创新中心, 江苏 南京 210037)

摘要: 【目的】探究青钱柳 *Cyclocarya paliurus* *GATA* 转录因子在盐胁迫下的调节功能。【方法】基于青钱柳基因组和转录组数据对 *GATA* 基因家族进行成员鉴定, 全面分析其理化性质、基因结构和系统进化等, 并通过 4 种氯化钠浓度 (0、25.7、51.3 和 77.0 mmol·L⁻¹) 的盐胁迫处理, 分析 *GATA* 基因家族响应盐胁迫的表达模式。【结果】从青钱柳基因组中共鉴定出 46 个 *GATA* 基因家族成员, 分布在 14 条染色体上。*GATA* 家族编码蛋白长度为 132–827 个氨基酸, 蛋白分子量为 14358.49–92724.86 Da, 亲水系数为 -1.119~0.368; 亚细胞定位显示: 37 个 *GATA* 基因定位于细胞核, 其余 9 个基因分布于叶绿体、细胞质和质膜中。启动子顺式作用元件分析预测: *GATA* 基因家族成员中包含生长素响应元件、赤霉素响应元件和低温响应元件等 13 种响应元件。转录组分析结果表明: *CpaF1st31008*、*CpaF1st45364* 和 *CpaF1st12063* 等 12 个基因表达量在盐处理 30 d 时高于 15 d, 且盐胁迫处理下表达上调, 而 *CpaF1st13794* 和 *CpaF1st04260* 等 18 个基因在盐胁迫处理下表达下调。【结论】青钱柳 *GATA* 基因家族成员在转录水平积极参与盐胁迫响应, 且表现出多样性的响应模式。图 8 表 2 参 31

关键词: 青钱柳; *GATA* 转录因子; 盐胁迫; 表达分析

中图分类号: S722 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2025)06-1142-12

Identification of the *GATA* gene family in *Cyclocarya paliurus* and expression analysis under salt stress

ZHANG Lei^{1,2}, CHEN Hui², ZHANG Zijie², SHANG Xulan^{1,2}, YANG Wanxia^{1,2}, FANG Shengzuo^{1,2}

(1. National Key Laboratory for the Development and Utilization of Forest Food Resources, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China; 2. College of Forestry and Grassland/Co-innovation Center for the Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China)

Abstract: [Objective] This study aims to investigate the regulatory function of *GATA* transcription factors in *Cyclocarya paliurus* under salt stress. [Method] Based on the genomic and transcriptomic data of *C. paliurus*, members of the *GATA* gene family were identified, and their physicochemical properties, gene structure, and phylogenetic evolution were comprehensively analyzed. The expression patterns of *CpGATAs* in response to salt stress were investigated through salt stress treatments with 4 sodium chloride concentrations (0, 25.7, 51.3 and 77.0 mmol·L⁻¹). [Result] The 46 *GATA* members were identified from the genome, distributed on 14 chromosomes. The encoded protein had a length of 132–827 amino acids, a molecular weight of 14358.49–92724.86 Da, and a hydrophilicity coefficient of -1.119 – -0.368. Subcellular localization showed that 37 *GATA* genes were located in the nucleus, while the remaining 9 genes were distributed in chloroplasts,

收稿日期: 2025-04-22; 修回日期: 2025-08-29

基金项目: 国家自然科学基金青年基金资助项目 (32301570)

作者简介: 张雷 (ORCID: 0009-0009-5079-2169), 从事林木抗逆生理及分子生物学研究。E-mail: zhanglei321@njfu.edu.cn。通信作者: 方升佐 (ORCID: 0000-0003-4370-4510), 教授, 博士, 从事人工林定向培育与理论技术研究。E-mail: fangsz@njfu.edu.cn

cytoplasm, and plasma membrane. The analysis and prediction of promoter cis acting elements indicated that *GATA* gene family members included 13 cis-acting promoter elements, including auxin responsive element, gibberellin responsive element and low-temperature responsive element. Transcriptome analysis showed that the expression levels of 12 genes, including *CpaF1st31008*, *CpaF1st45364*, and *CpaF1st12063*, were higher at 30 days of salt treatment than at 15 days, and were upregulated under salt stress. However, 18 genes, including *CpaF1st13794* and *CpaF1st04260*, were downregulated under salt stress. [Conclusion] Members of the *GATA* gene family in *C. paliurus* actively participate in salt stress response at the transcriptional level and exhibit diverse response patterns. [Ch, 8 fig. 2 tab. 31 ref.]

Key words: *Cyclocarya paliurus*; *GATA* transcription factor; salt stress; expression analysis

GATA 转录因子是一类进化上保守的转录调节因子, 广泛存在于真核生物中, 能特异性识别并结合目标基因启动子区域的共有序列 (A/T)GATA(A/G)^[1]。植物中第 1 个 *GATA* 基因 *NTL1* 是从烟草 *Nicotiana tabacum* 中分离得到的, 为神经孢子虫 *Neurospora crassa* 中 *NTL2* 的同源物^[2]。植物中大多数 *GATA* 转录因子只包含 1 个 CX₂CX₁₈CX₂C 锌指结构域, 只有少数成员包含 1 个 CX₂CX₂₀CX₂C 结构域或 2 个以上的锌指基序^[3]。*GATA* 转录因子可根据其结构域的数量和排序方式进一步分为多个亚家族, 例如, 在拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 中共鉴定出 30 个 *GATA* 家族成员, 划分为 4 个亚家族^[4]。此外, 在水稻 *Oryza sativa*^[5]、烟草^[6] 和花生 *Arachis hypogaea*^[7] 等植物中也分别鉴定出 28、57 和 47 个 *GATA* 家族成员, 但有关青钱柳 *Cyclocarya paliurus* *GATA* 转录因子的研究还未见报道。

GATA 因子在植物中的生物学功能已得到广泛研究。多项研究表明: *GATAs* 作为调控因子参与植物的多种发育过程, 如种子萌发、叶绿体发育、光合响应、碳氮代谢以及次生壁组分生物合成^[8-10]。近年来, 多个 *GATA* 家族成员已被证明在非生物胁迫抗逆性中发挥作用。研究表明: *OsGATA16* 可以通过与 *OsWRKY45-1* 的启动子特异性结合, 抑制 *OsWRKY45-1* 的表达, 增强水稻苗期的耐寒性^[11]。杨树 *Populus* *GATA* 家族成员 *PdGNC1* 在干旱胁迫下通过与 *PdHKX1* 启动子结合, 调控一氧化氮 (NO) 和过氧化氢 (H₂O₂) 的生成, 减弱气孔关闭^[12]。过表达 *IbGATA24* 可增强激素信号通路相关信号传导和活性氧清除, *IbGATA24* 与 *IbCOP9-5a* 相互作用可正调控甘薯 *Dioscorea esculenta* 的耐旱性和耐盐性^[13]。

青钱柳是中国特有的单属种植物, 其叶片中富含黄酮、三萜和多糖等多种生物活性物质, 具有降血糖、降血压和抗菌等功效^[14]。青钱柳具有重要的经济和生态价值, 主要分布在中国亚热带地区的山区溪谷等地, 目前的种质资源难以满足市场叶用需求。为推动青钱柳产业的健康发展, 将滨海盐碱地等受盐胁迫影响的区域纳入青钱柳人工林的潜在种植范围, 已成为可行的解决方案。研究发现: 盐胁迫显著抑制青钱柳的光合作用和碳氮代谢, 并在分子水平上影响青钱柳的转录和代谢过程^[15]。*GATA* 等转录因子调节青钱柳盐胁迫响应的研究尚未见报道, 亟待进一步研究为精准提升青钱柳耐盐性提供可能。

本研究利用生物信息学方法对青钱柳 *GATA* 基因家族进行成员鉴定, 分析其理化性质、基因结构、系统发育和顺式调节元件等, 并通过不同浓度的盐胁迫处理解析青钱柳 *GATA* 基因家族成员表达的盐胁迫响应模式, 旨在为阐明青钱柳在盐胁迫下的分子应答机制和耐盐能力提供理论数据。

1 材料与方法

1.1 植物材料与处理

实验材料为青钱柳 JZS30#家系。选取长势均一的当年生实生苗, 在南京林业大学白马科研基地温室 (温度为 25~30 ℃, 光照时长为 16 h, 相对湿度为 60%~80%) 进行盐胁迫水培处理试验。设置 4 种氯化钠 (NaCl) 处理浓度: 对照 (ck, 0 mmol·L⁻¹ NaCl)、低盐浓度 (LS, 25.7 mmol·L⁻¹ NaCl)、中盐浓度 (MS, 51.3 mmol·L⁻¹ NaCl) 和高盐浓度 (HS, 77.0 mmol·L⁻¹ NaCl)。水培采用 1/2 强度的霍格兰营养液 (pH 6.0±0.2), 气泵连续通气, 隔 7 d 更换 1 次。每个处理设置 3 个重复, 分别在盐处理 15 d (T1) 和 30 d (T2) 采取植株中部完全展开叶片, 液氮速冻后-80 ℃ 储存样本, 用于后续转录组测序及实时荧光定量 PCR (RT-qPCR) 分析。

1.2 青钱柳 *GATA* 家族成员鉴定及理化性质分析

下载美国国家生物技术信息中心 (NCBI) 数据库中青钱柳二倍体雌先型基因组和注释文件^[16], 以 TAIR 数据库中拟南芥 *GATA* 基因序列为比对材料。通过 BLAST 本地搜索和 HMMER 程序搜索 2 种方法进行筛选, 并比对到 Swissport 数据库获得青钱柳 *GATA* 家族成员和蛋白序列。随后将青钱柳 *GATA* 蛋白序列提交到在线工具 ProtParam (<https://web.expasy.org/protparam/>), 用以预测氨基酸数目、等电点、不稳定指数和亲水性等理化性质, 并通过 WolfPsorf 在线工具 (<https://wolfsort.hgc.jp/>) 进行亚细胞定位预测。

1.3 进化树构建和基因结构分析

通过 MEGA 11^[17] 软件对拟南芥、小麦 *Triticum aestivum*、番薯 *Ipomoea batatas* 和青钱柳 *GATA* 蛋白序列进行比对分析, 然后使用相邻连接法和 Bootstrap 方法进行系统进化树构建。使用在线工具 NCBI 中的 Batch CD-Search 功能结合 TBtools 软件^[18] 的 MEME 分析进行青钱柳 *GATA* 蛋白序列的保守结构域预测和保守基序鉴定。通过 PlantCARE^[19] 数据库 (<https://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 对青钱柳 *GATA* 基因序列进行顺式调控元件分析, 并通过 TBtools 软件进行可视化。

1.4 青钱柳 *GATA* 家族基因的染色体分布与共线性分析

采用 TBtools 软件提取青钱柳 *GATA* 家族成员在基因组中的位置信息, 并结合青钱柳基因组注释文件可视化 *GATA* 基因在染色体上的位置图谱。通过 TBtools 软件中的 MCScanX 功能进行共线性分析。

1.5 转录组分析

对样本进行 RNA 提取、cDNA 文库构建和测序 (原始数据已上传至 NCBI 数据库, 提取号为 PRJNA700136), 原始数据通过 Fastp (Version 0.18.0, HaploX Biotechnology) 过滤, 样本映射读数使用 StringTie v1.3.1 (约翰斯霍普金斯大学计算生物学中心) 组装^[20]。StringTie 软件 (max_memory, 30G; seqType, fq; CPU, 10; KMER_SIZE, 31; min_kmer_cov, 9; normalize_reads; normalize_max_read_cov, 50) 计算 FPKM 值, 并采用 TBtools 软件可视化青钱柳 *GATA* 家族基因在不同盐浓度处理下的表达模式。

1.6 RT-qPCR 分析

选取盐胁迫 30 d 时 9 个差异表达 *GATA* 基因进行 RT-qPCR 分析。使用 MonScript RTIII All-in-One Mix with dsDNase 试剂盒 (莫纳生物) 获得 cDNA, 使用 SYBR Green Realtime PCR Master Mix 试剂盒 (东洋纺株式会社) 进行 RT-qPCR 反应。以 18S *rRNA* 作为内参基因^[16], 引物详细信息见表 1。采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 方法计算相对表达量, 3 次技术重复。

表 1 RT-qPCR 引物序列

Table 1 Primer sequences for RT-qPCR

引物	正向引物序列(5'→3')	反向引物序列(5'→3')
18S <i>rRNA</i>	AGTATGGTCGCAAGGCTGAAA	CAGACAAATCGCTCCACCAA
<i>CpaF1st40248</i>	GCTCAGAACACGGAAGTGGA	CTGGCCTATACTCTGGCAGC
<i>CpaF1st03085</i>	CAGGCCGACGAGGATAGTTC	TGGCTGCATCTACGCTGAAA
<i>CpaF1st33138</i>	CCGGAACCGGAAGTGGTAAA	CAAAAACTGGACACCGCAGG
<i>CpaF1st12063</i>	CAGGCAGTGCTTCTACTGCT	CTGGAGTGTGCGGGCTCATTT
<i>CpaF1st29899</i>	TGTCGGCACAAGATGAGGTC	CCCAGTCTCCCCATTTGCAT
<i>CpaF1st24236</i>	CCCAATTCTCCCATCTCCG	TAGGACCCTTGCTTCCTGT
<i>CpaF1st06121</i>	ACAACTGTGGTGGTGCTTCA	TTGGTTCGCCTTCTCTGGAC
<i>CpaF1st13794</i>	AGCGAGAGCAGAGAGTGAGA	GTCCACAAGCCATACGACCA
<i>CpaF1st41514</i>	ATGGGGAAGCATGAAGGGTG	TTCACCTTGCCTGGATGGAC

2 结果与分析

2.1 青钱柳 *GATA* 家族成员鉴定及理化性质分析

基于 BLAST 和 HMM 筛选对青钱柳基因组序列进行比对分析, 在全基因组水平上发现 46 个青钱柳 *GATA* 家族成员。蛋白性质分析结果 (表 2) 显示: *GATA* 家族成员蛋白分子量为 14 358.49~92 724.86

Da，编码蛋白长度为 132~827 个氨基酸；等电点 (pI) 为 4.85~10.40，其中 19 个成员呈碱性 (pI>7)，其余均为酸性 (pI<7)；亲水性系数为-1.119~-0.368，成员的亲水性值均小于 0。此外，亚细胞定位显示：

表 2 青钱柳 *GATA* 家族理化性质分析

Table 2 Physical and chemical properties analysis of <i>GATA</i> family in <i>C. paliurus</i>								
基因	编码蛋白长度/个氨基酸	分子量/Da	等电点	不稳定指数	脂肪族指数	亲水性	基因位置	亚细胞定位
<i>CpaF1st31008</i>	350	38 871.14	5.42	55.22	58.54	-0.718	Chr5:3275133-3276675	细胞核
<i>CpaF1st04551</i>	333	36 772.69	6.27	59.72	55.98	-0.759	Chr10:5255396-5257097	细胞核
<i>CpaF1st40248</i>	278	31 171.34	8.85	61.17	68.71	-0.711	Chr7:36854287-36855776	细胞核
<i>CpaF1st11493</i>	259	29 016.11	6.52	50.25	54.67	-0.789	Chr12:27234110-27235170	细胞核
<i>CpaF1st03085</i>	399	44 049.62	5.58	59.07	50.63	-0.728	Chr1:39570084-39572566	细胞核
<i>CpaF1st12368</i>	440	48 903.86	6.51	50.23	63.36	-0.672	Chr13:4422154-4428720	细胞核
<i>CpaF1st33138</i>	376	41 285.27	6.53	57.64	55.74	-0.639	Chr5:28272282-28274034	细胞核
<i>CpaF1st15405</i>	304	33 337.68	8.77	59.30	65.72	-0.519	Chr14:14310065-14314628	细胞核
<i>CpaF1st44867</i>	381	41 982.50	5.30	64.62	52.23	-0.708	Chr9:24293467-24295185	细胞核
<i>CpaF1st04260</i>	337	36 733.24	5.96	55.24	65.76	-0.519	Chr10:2743778-2747468	细胞核
<i>CpaF1st10391</i>	827	92 724.86	8.74	43.31	77.56	-0.368	Chr12:16098279-16120607	质膜
<i>CpaF1st33607</i>	162	17 768.52	9.88	49.03	68.09	-0.560	Chr5:34149029-34150449	细胞核
<i>CpaF1st05998</i>	132	14 358.49	9.68	57.91	64.32	-0.765	Chr10:23155264-23156372	细胞核
<i>CpaF1st45364</i>	141	15 497.20	10.40	52.67	68.58	-0.482	Chr9:31189984-31191453	细胞核
<i>CpaF1st05992</i>	151	16 553.39	9.76	48.39	73.71	-0.430	Chr10:23093430-23094145	细胞核
<i>CpaF1st42300</i>	249	27 444.28	8.34	63.80	48.23	-0.743	Chr8:29402271-29403166	细胞核
<i>CpaF1st42347</i>	250	27 563.34	8.06	64.29	47.28	-0.764	Chr8:29941694-29942592	细胞核
<i>CpaF1st06487</i>	252	27 884.50	8.03	60.42	37.22	-0.907	Chr10:29829715-29830640	细胞核
<i>CpaF1st24908</i>	352	39 131.69	8.82	53.42	61.59	-0.726	Chr3:6660741-6662851	细胞核
<i>CpaF1st14436</i>	225	24 929.32	9.19	42.21	39.51	-1.119	Chr14:936552-939513	细胞核
<i>CpaF1st12063</i>	364	40 120.77	4.85	48.65	70.47	-0.665	Chr13:1849772-1855913	细胞核
<i>CpaF1st31471</i>	359	38 841.07	4.97	48.63	67.33	-0.658	Chr5:7431224-7439528	叶绿体
<i>CpaF1st21387</i>	327	36 490.18	9.69	50.48	57.92	-0.869	Chr2:9770484-9772235	细胞核
<i>CpaF1st19401</i>	528	58 511.73	6.11	55.39	67.54	-0.564	Chr16:14302411-14309576	细胞核
<i>CpaF1st18106</i>	258	28 349.77	9.05	56.55	58.64	-0.799	Chr15:20131363-20133090	细胞核
<i>CpaF1st29466</i>	542	60 103.26	5.92	55.85	70.30	-0.580	Chr4:23938169-23945173	细胞核
<i>CpaF1st12064</i>	310	33 115.02	5.12	42.23	73.61	-0.423	Chr13:1856825-1860692	叶绿体
<i>CpaF1st03558</i>	308	32 874.44	4.89	41.13	64.29	-0.542	Chr1:43510795-43514419	叶绿体
<i>CpaF1st43529</i>	305	32 777.21	5.77	32.70	65.28	-0.595	Chr9:5950153-5957707	细胞核
<i>CpaF1st31469</i>	304	32 856.19	5.83	38.43	60.63	-0.670	Chr5:7423788-7429644	细胞核
<i>CpaF1st29899</i>	541	60 796.46	5.96	47.87	74.23	-0.659	Chr4:30906208-30913091	细胞核
<i>CpaF1st30660</i>	336	36 905.18	6.21	44.02	66.19	-0.471	Chr5:498151-499582	叶绿体
<i>CpaF1st42916</i>	345	37 921.05	6.13	38.43	59.39	-0.623	Chr9:535642-537262	细胞质
<i>CpaF1st18811</i>	538	60 555.96	5.97	45.12	70.63	-0.672	Chr16:5904043-5913138	细胞核
<i>CpaF1st24236</i>	373	41 270.78	5.30	41.12	63.86	-0.564	Chr2:43555546-43557671	细胞核
<i>CpaF1st15509</i>	775	84 488.54	6.27	41.70	64.62	-0.815	Chr14:15829121-15836785	叶绿体
<i>CpaF1st31203</i>	373	40 721.49	5.86	45.42	60.46	-0.397	Chr5:4827679-4829481	叶绿体
<i>CpaF1st00992</i>	667	75 052.44	7.08	70.50	61.56	-0.838	Chr1:12126306-12130501	细胞核
<i>CpaF1st06121</i>	654	72 697.62	6.00	60.97	66.36	-0.722	Chr10:24970094-24974866	细胞核
<i>CpaF1st13794</i>	708	78 850.38	7.29	64.92	68.04	-0.702	Chr13:22615455-22620576	细胞核
<i>CpaF1st41514</i>	701	77 486.71	6.69	52.86	70.67	-0.644	Chr8:18653928-18659825	细胞核

37 个 *GATA* 基因定位于细胞核, 其余 9 个基因预测分布于叶绿体、细胞质和质膜中。

2.2 青钱柳 *GATA* 基因家族成员系统发育分析

为解析青钱柳 *GATA* 基因家族成员之间的发育进化关系, 将鉴定到的 46 个青钱柳 *GATA* 基因与拟南芥和甘薯 *GATA* 基因进行多序列比对并构建进化树 (图 1)。青钱柳 *GATA* 家族成员被分为 4 个亚家族, 其中 Class II 和 Class III 亚家族分别包含 6 和 16 个家族成员, Class I 和 Class IV 亚家族均包含 12 个成员。基于系统发育分析结果, 可以推测同一亚家族内的基因成员在进化上具有较近的亲缘关系, 可能承担相似的生物学功能。

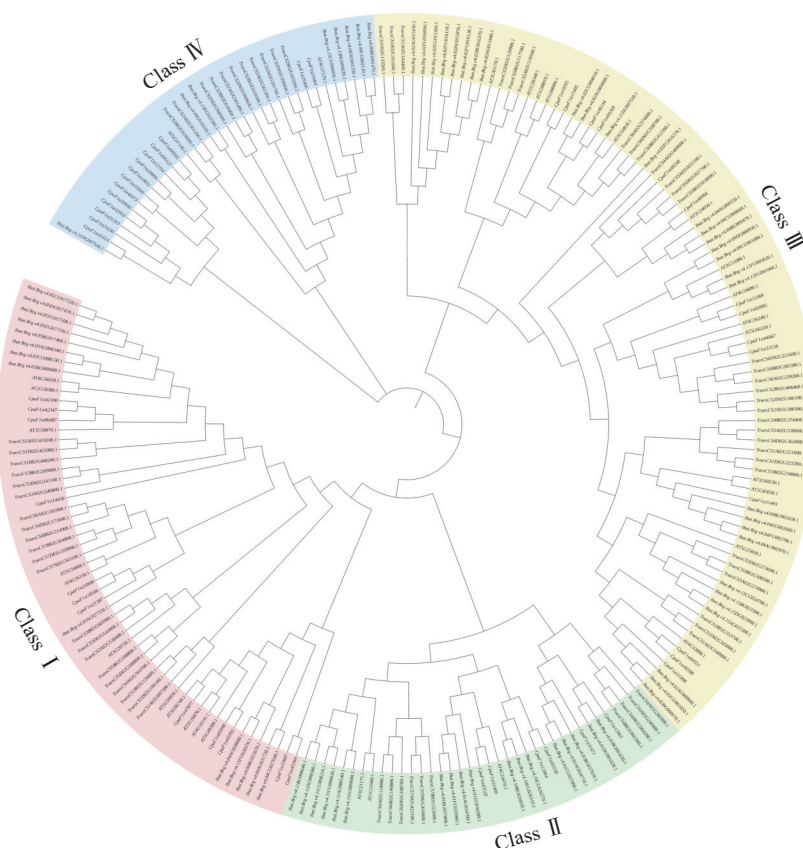


图 1 青钱柳 *GATA* 基因家族成员系统发育分析

Figure 1 Phylogenetic analysis of *GATA* gene family in *C. paliurus*

2.3 基因结构和保守基序分析

GATA 家族成员基因结构的多样性影响外显子和内含子组成的差异性, 可能造成基因功能的分化。对青钱柳 *GATA* 家族进行基因结构分析发现 (图 2): Class I、Class II 及 Class III 亚家族内 *CpGATA* 基因结构较为类似, 而各亚家族间基因结构差异明显。Class III 亚家族内 *CpaF1st10391* 基因结构特异于其他基因, 包含内含子序列最长, 而 *CpaF1st11493* 基因长度最短, 仅包含 2 个外显子和 1 个内含子; Class I 亚家族基因结构相似且长度相对较短, 均包含 1~2 个内含子以及 2~3 个外显子, Class II 和 Class IV 亚家族基因均包含较多的外显子和内含子数量。

为了深入解析青钱柳 *GATA* 家族的蛋白结构及其在转录调控中的潜在功能, 本研究采用 MEME 工具对 *CpGATA* 基因进行保守序列预测分析, 最终鉴定了 10 个保守基序 (图 3)。由图 2 可知: 同一亚家族内成员包含相似的保守基序, Class III 亚家族成员含有保守基序种类最多, 数量为 4~6 个, 均包含 Motif 1、Motif 6、Motif 7 和 Motif 9。Class II 亚家族的 6 个 *GATA* 成员包含的保守基序数量和相对位置最为一致, 均包含 Motif 1、Motif 2、Motif 6 和 Motif 7。Class IV 亚家族包含的保守基序数量较少, 其中 Motif 3 和 Motif 5 为该亚族特有的保守基序。

2.4 青钱柳 *GATA* 家族基因的染色体定位和共线性分析

染色体定位分析显示: 青钱柳 *GATA* 家族基因分布于除 Chr 6 和 Chr 11 外的 14 条染色体上 (图 4)。

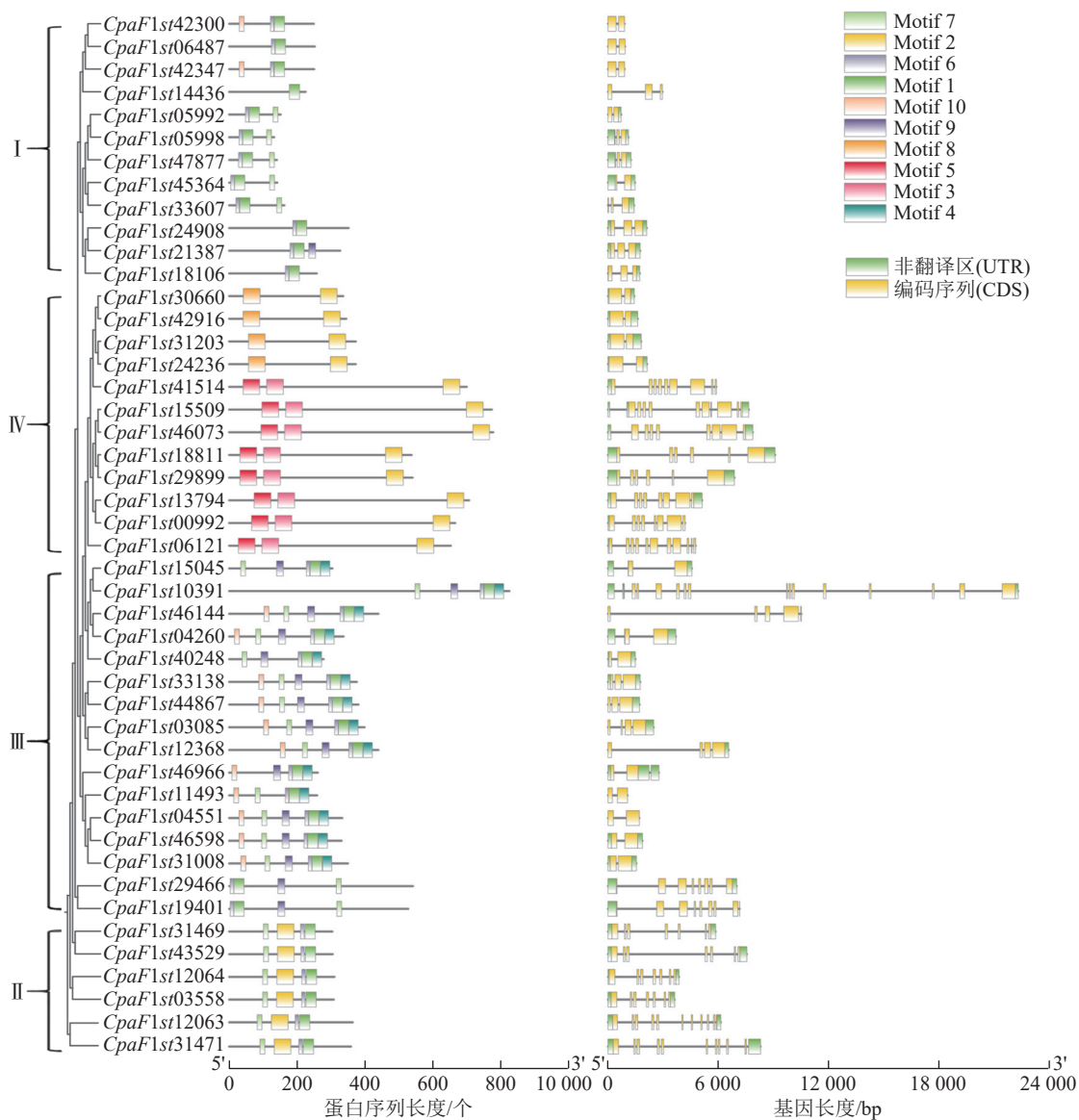


图 2 青钱柳 *GATA* 家族保守基序分析和基因结构

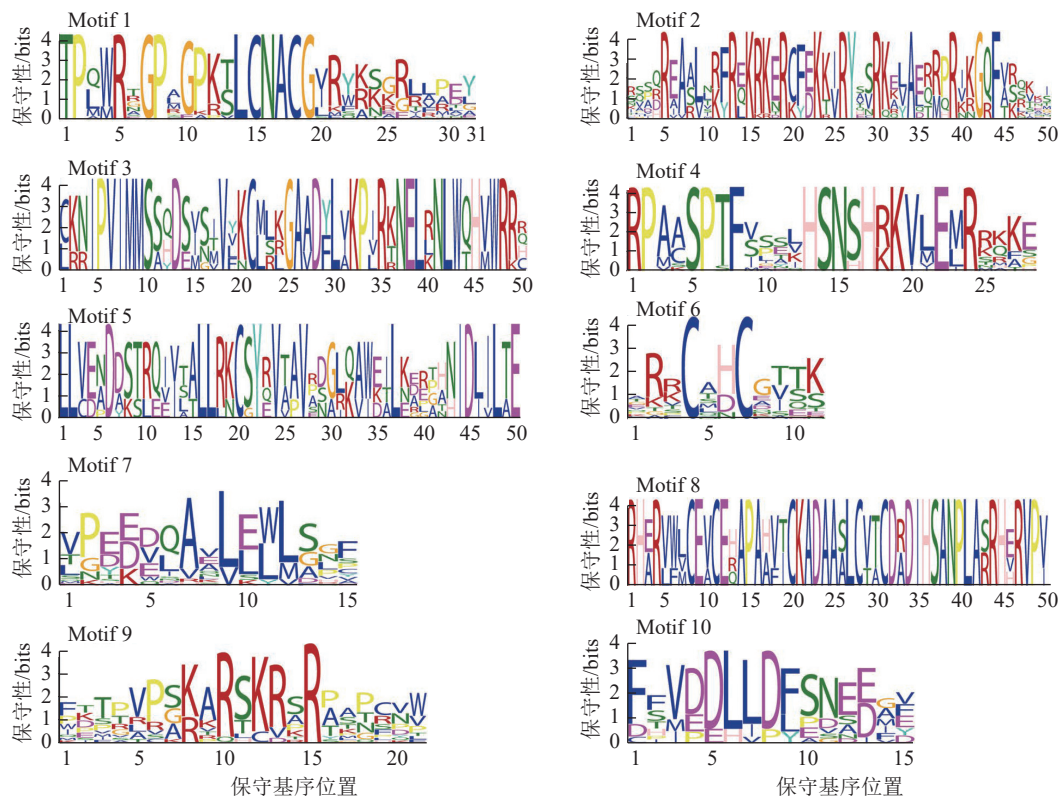
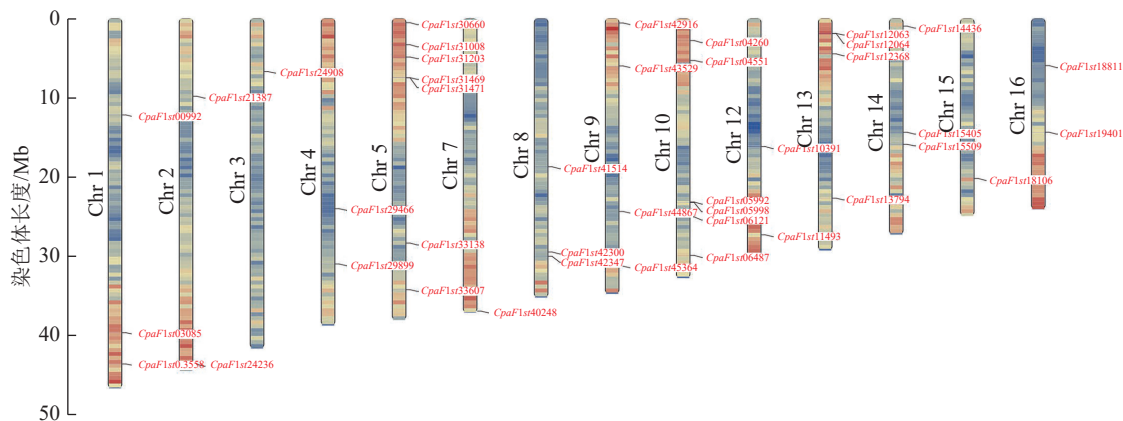
Figure 2 Motif analysis and gene structure of *GATA* family in *C. paliurus*

Chr 5 和 Chr 10 染色体上分布 *CpGATA* 基因数量最多，分别有 7 和 6 条；而 Chr 2、Chr 3、Chr 8 和 Chr 15 染色体上分布最少，均含有 1 条 *CpGATA* 基因。此外，Chr 1 染色体长度最长，而仅含有 *CpaF1st00992*、*CpaF1st03085* 和 *CpaF1st03558* 3 条 *CpGATA* 基因，表明青钱柳 *GATA* 家族基因在染色体上呈不均匀分布状态。

为进一步解析青钱柳 *GATA* 基因家族的进化关系，通过 MCSanX 对家族成员进行共线性分析 (图 5)，共鉴定出 33 个共线性基因对。其中 Chr 5 和 Chr 10 染色体上 *CpGATA* 基因相关性较强，各包含 10 个共线性基因对；而 Chr 2、Chr 15 和 Chr 16 染色体上 *CpGATA* 共线性基因对较少，共包含 5 对线性关系。上述结果表明：Chr 5 和 Chr 10 染色体上 *CpGATA* 遗传关系更为紧密，在基因功能上可能更为相似。

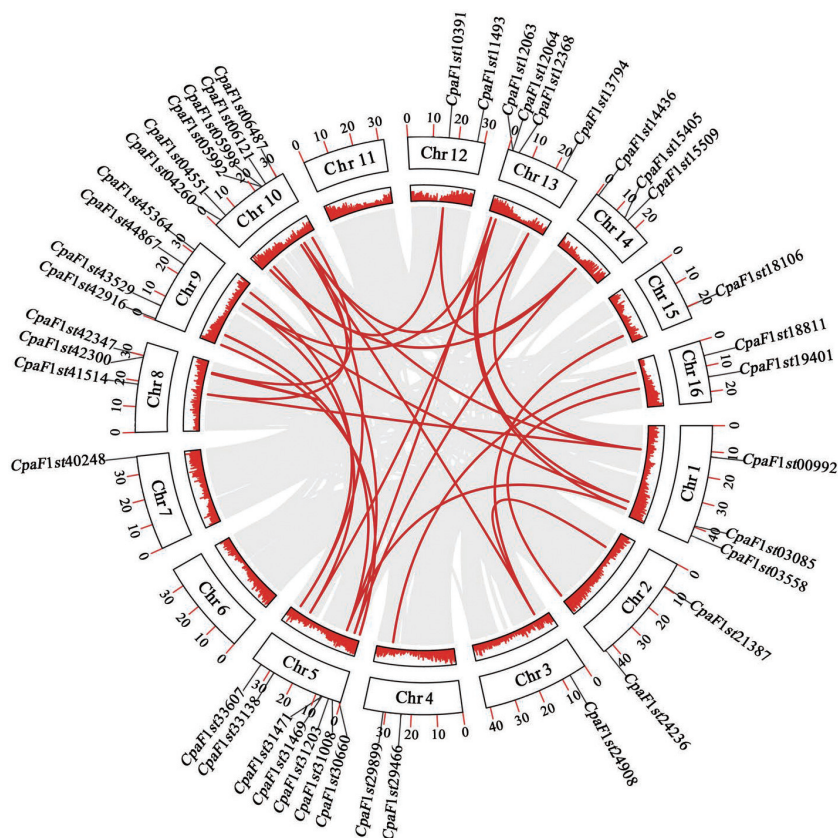
2.5 青钱柳 *GATA* 家族基因启动子顺式作用元件分析

对青钱柳 *GATA* 家族成员上游 2 000 bp 的基因片段进行顺式作用元件分析，在 46 个青钱柳 *GATA* 家族成员中共鉴定出 13 种响应元件 (图 6)。大部分 *GATA* 家族成员启动子区域包含光响应、脱落酸响应和厌氧感应等多种响应元件。在近半数的 *CpGATA* 基因启动子区发现植物激素调节元件，包括赤霉素响应、水杨酸响应和茉莉酸甲酯响应元件。此外，16 个成员含有低温响应元件，10 个成员含有防御和应激响应元件，6 个成员含有参与黄酮生物合成基因调节的 MYB 结合位点。以上结果表明：青钱柳 *GATA* 家族基因可能在各类非生物胁迫响应中发挥关键作用。

图3 青钱柳 *GATA* 家族基因序列Figure 3 Gene motifs of *GATA* family in *C. paliurus*图4 青钱柳 *GATA* 家族染色体分布Figure 4 Chromosome locations of *GATA* family in *C. paliurus*

2.6 青钱柳 *GATA* 基因家族盐胁迫下表达分析

为探究青钱柳 *GATA* 基因家族在盐胁迫响应中的调控作用,本研究通过不同盐浓度处理和不同处理时长的转录组数据分析其基因表达模式(图7)。由聚类分析可知:在盐胁迫处理 30 d 时, *CpaF1st31008*、*CpaF1st45364* 和 *CpaF1st12063* 等 12 个基因的相对表达量高于 15 d,且盐胁迫诱导其表达量上调。在盐处理 15 d 时, *CpaF1st12064*、*CpaF1st19401* 和 *CpaF1st24236* 等 16 个基因的相对表达量显著高于 30 d 时。此外, *CpaF1st33138*、*CpaF1st13794* 和 *CpaF1st04260* 等 18 个基因表达量受盐胁迫处理抑制而显著下调。上述结果表明:青钱柳 *GATA* 家族成员的相对表达量在盐胁迫处理下呈多样化趋势,推测其在青钱柳应对盐胁迫的过程中可能发挥不同的调控功能。此外,通过 RT-qPCR 发现:青钱柳 *GATA* 基因在盐胁迫下表达趋势与转录分析表现相一致,进一步验证了 RNA 测序结果可信(图8)。



染色体上红色条框代表基因密度, 标线数值代表染色体长度, 单位Mb。

图 5 青钱柳 *GATA* 基因家族共线性分析

Figure 5 Collinear analysis of *GATA* gene family in *C. paliurus*

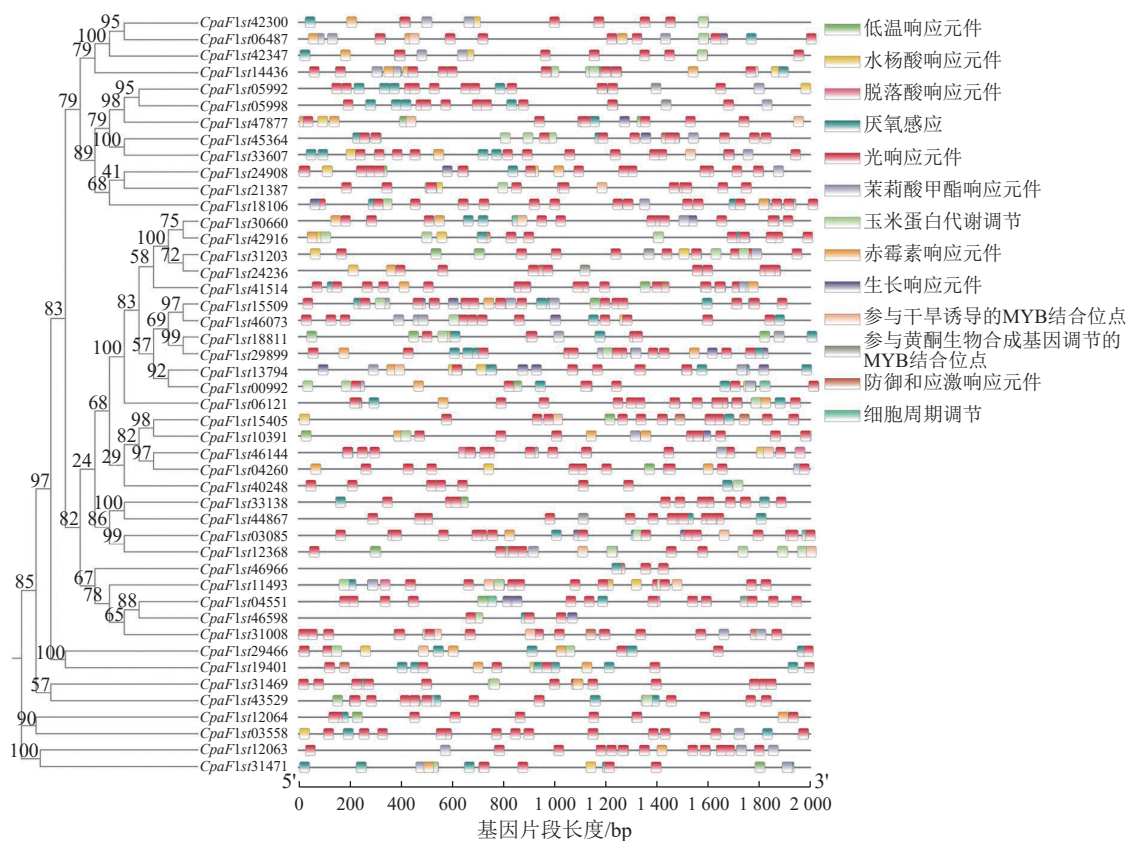
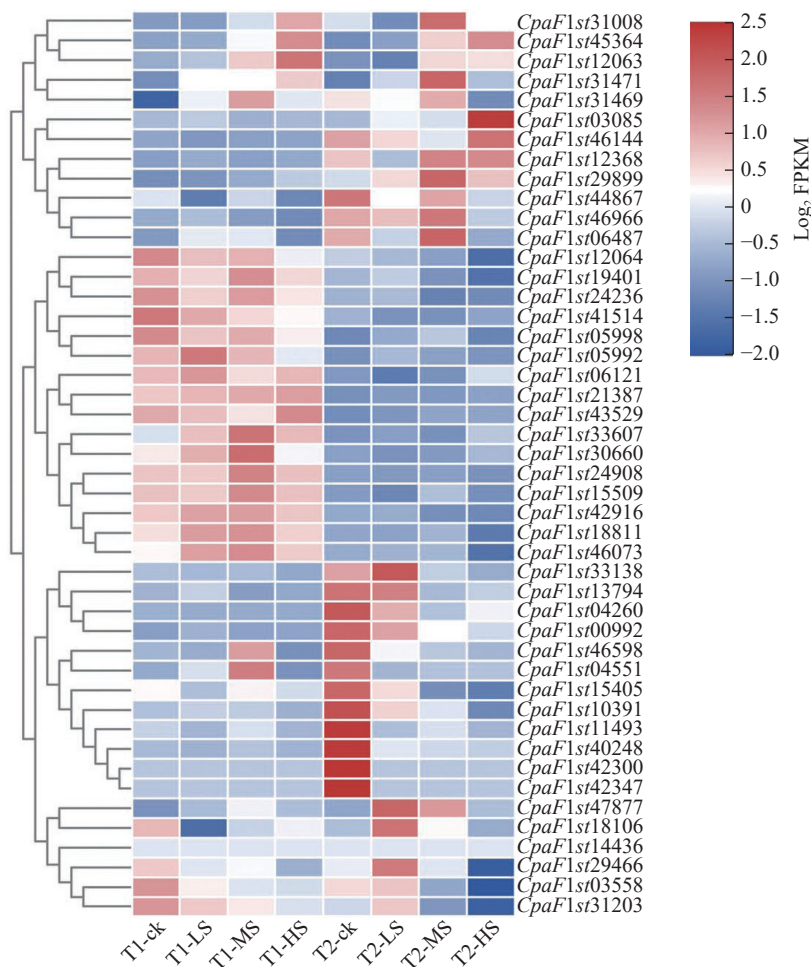


图 6 青钱柳 *GATA* 基因家族顺式作用元件分析

Figure 6 Analysis of cis-regulatory elements of *GATA* gene family in *C. paliurus*



T1. 盐处理15 d; T2. 盐处理30 d; ck. 对照; LS. 低盐浓度; HS. 高盐浓度。

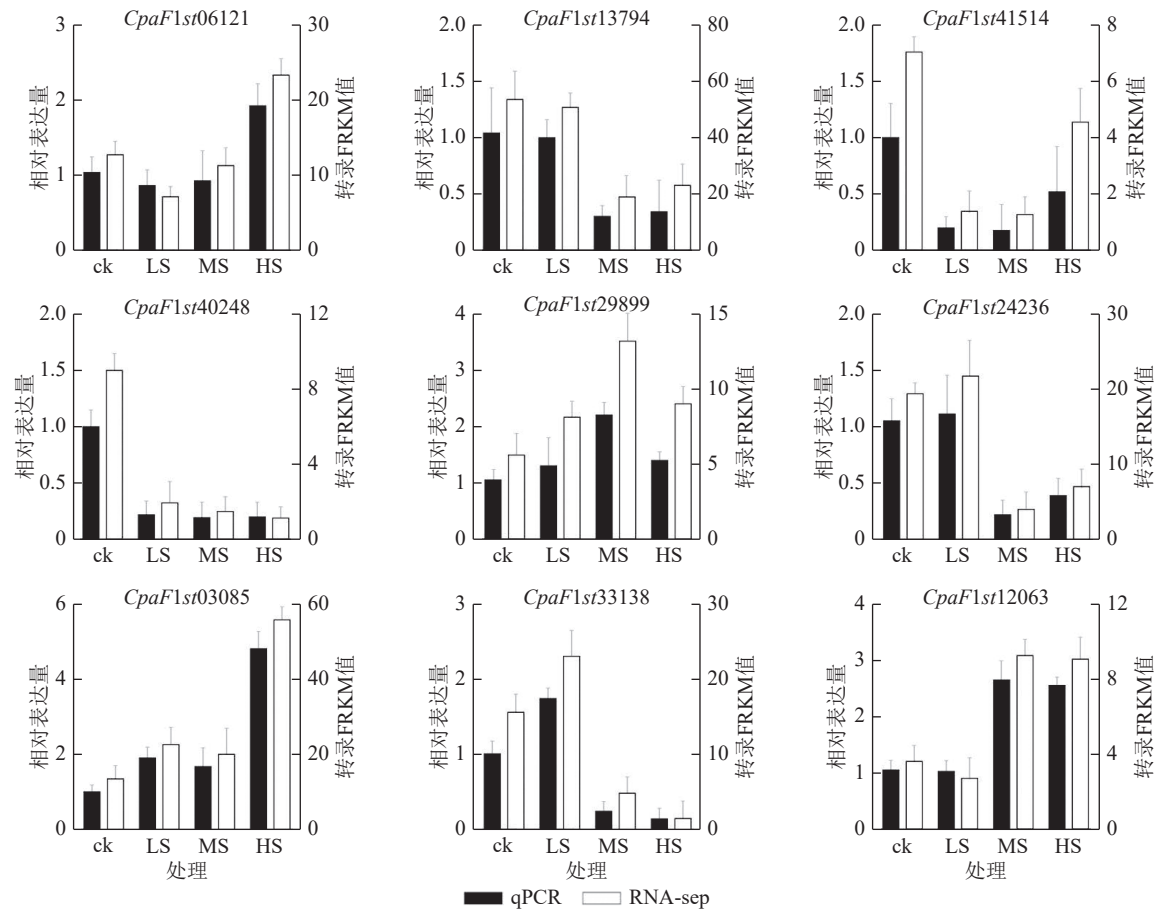
图 7 青钱柳 *GATA* 基因家族在盐胁迫下的表达模式

Figure 7 Expression patterns of *GATA* gene family in *C. paliurus* under salt stress

3 讨论

GATA 转录因子作为锌指蛋白转录因子的重要成员之一, 不仅参与植株生长发育和碳氮代谢调控等次生代谢过程, 在植物的非生物胁迫响应中也发挥重要作用^[21]。据研究报道, *GATA* 通过介导植物体内活性氧清除、叶绿素生物合成以及植物激素信号转导等生物过程调节植株的盐胁迫耐受性^[22]。目前, 已有研究在转录和代谢水平上解析青钱柳对盐胁迫的响应模式^[23], 但 *GATA* 等转录因子在盐胁迫下的响应策略仍有待进一步系统分析。

本研究在全基因组水平对青钱柳 *GATA* 基因家族共鉴定出 46 个 *GATA* 家族成员, 数量大于水稻 (29 个)^[24] 和辣椒 *Capsicum annuum* (24 个)^[25], 但少于烟草 (57 个)^[6]。水稻和青钱柳染色体倍性为二倍体且基因组较小, 辣椒基因组较大且富含转座子等重复序列, 但基因数量较少, 而烟草基因组庞大且为异源四倍体, 推测 *GATA* 基因数量可能与物种染色体倍性及基因组大小存在正相关关系。亚细胞定位显示: 青钱柳 82.61% 的 *GATA* 家族成员定位于细胞核, 其余定位于叶绿体和细胞质, 表明青钱柳 *GATA* 转录因子主要在细胞核内发挥其生物学功能。与此相似, 高粱 *Sorghum bicolor*^[26] 和黑果枸杞 *Lycium ruthenicum*^[27] 中 *GATA* 成员在细胞核中占比分别为 80.65% 和 82.35%。系统进化树分析结果表明: 青钱柳 *GATA* 家族成员分为 4 个亚族, 这与桑树 *Morus notabilis*^[28] 的 *GATA* 基因的分类结果一致。基因结构分析发现: 同一亚家族内 *GATA* 成员保守基序数量和分布较为相似, 表明各亚家族内基因结构具有相当的保守性, 可能具有相似的生物学功能。基因家族功能的多样性与外显子和内含子的数量密切相关, 在基因进化过程中, 内含子数量的变化对其表达调控具有重要影响^[29]。相关研究认为: 缺乏内含子或内含子数量较少的基因在植物体内表现出更高的表达敏感性^[30], 内含子数量可能是调控基因表达效

图 8 盐处理 30 d 青钱柳 *GATA* 基因表达的 RT-qPCR 验证Figure 8 RT-qPCR validation of *GATA* genes expression under salt stress for 30 days

率的关键因素之一。本研究中, Class I 亚家族基因结构相似且内含子数量最少, 均包含 1~2 个内含子, 其中 *CpaF1st42300*、*CpaF1st42347* 和 *CpaF1st47877* 等基因表达均在盐胁迫下呈下降趋势, 而 *CpaF1st45364* 在盐胁迫下表达上调, 推测该亚家族成员在参与青钱柳逆境胁迫响应过程中表现出更强积极性。基因复制事件驱动基因家族的扩张, 提升了基因丰富度并促进新功能的进化^[31]。本研究中, 青钱柳 *GATA* 家族中共鉴定出 33 对共线性关系, 且部分共线性基因 (如 *CpaF1st41514* 和 *CpaF1st00092*) 在盐胁迫下表现出不同的表达趋势, 表明基因复制机制对青钱柳 *GATA* 家族成员的多样性形成具有重要影响, 这可能提升了对逆境的适应能力。

GATA 家族是植物体内广泛存在的锌指蛋白家族成员之一, 大部分 *GATA* 蛋白含有的特殊锌指结构具有高度保守性^[31]。已有研究表明: *GATA* 转录因子不仅参与调节植物的生长发育和次生代谢过程, 更是在植物的盐害胁迫响应中发挥重要作用^[13]。据报道, 盐胁迫下黑果枸杞根部和叶部的 *LrGATAs* 基因表达显著上调^[27]; 在甘薯中过表达 *IbGATA24* 可与 *IbCOP9-5* 相互作用, 通过调节抗氧化酶活性与激素信号通路相关基因表达增强植株对盐胁迫的耐受抗性^[13]。系统进化树分析发现: Class IV 亚族中与 *IbGATA24* 同源性最强的 *CpaF1st31471* 和 *CpaF1st12063* 在盐胁迫下表达上调, 推测其在盐胁迫应对中起正向调控作用。本研究中, 不同亚家族的 *CpGATAs* 在盐胁迫下表达模式各异, Class III 亚家族的 *CpaF1st12368*、*CpaF1st31008* 和 *CpaF1st46144* 在盐胁迫下表达上调, 而 Class IV 亚家族的 *CpaF1st00992* 和 *CpaF1st13794* 在盐胁迫下表达下调; 此外, 不同盐处理时间的 *CpGATAs* 表达也存在特异性, 来自 Class I 亚家族的 *CpaF1st21387* 和 *CpaF1st24908* 在盐处理 15 d 的表达量明显高于盐处理 30 d 的表达量, 表明青钱柳 *GATA* 家族成员可能具多样性调控机制以应对盐逆境胁迫。结合顺式作用元件分析发现: 青钱柳 *GATA* 成员包含多种植物激素调节和防御应激响应元件, 表明青钱柳 *GATA* 因子在非生物胁迫应对中扮演重要角色。

4 结论

本研究基于青钱柳基因组数据,共鉴定出46个 *GATA* 基因家族成员,并通过系统进化分析将其划分为4个亚家族,同一亚家族内的基因结构具有高度相似性。此外,从青钱柳 *GATA* 成员中检测到33对共线性关系,表明基因复制事件可能在该家族的进化过程中起到了关键作用。顺式作用元件分析发现:青钱柳 *GATA* 成员启动子区域含有多个与防御应激响应和激素信号传导相关的作用元件,推测其可能广泛参与青钱柳对非生物胁迫的响应调控过程。结合转录组分析发现: *CpaF1st12368*、*CpaF1st31008* 和 *CpaF1st46144* 在盐胁迫下表达上调, *CpaF1st00992* 和 *CpaF1st13794* 在盐胁迫中起到负调控作用。

5 参考文献

- [1] LOWRY J A, ATCHLEY W R. Molecular evolution of the *GATA* family of transcription factors: conservation within the DNA-binding domain [J]. *Journal of Molecular Evolution*, 2000, **50**(2): 103–115.
- [2] DANIEL-VEDELE F, CABOCHE M. A tobacco cDNA clone encoding a GATA-1 zinc finger protein homologous to regulators of nitrogen metabolism in fungi [J]. *Molecular & General Genetics*, 1993, **240**(3): 365–373.
- [3] BI Yongmei, ZHANG Yu, SIGNORELLI T, *et al.* Genetic analysis of *Arabidopsis GATA* transcription factor gene family reveals a nitrate-inducible member important for chlorophyll synthesis and glucose sensitivity [J]. *The Plant Journal*, 2005, **44**(4): 680–692.
- [4] BEHRINGER C, SCHWECHHEIMER C. B-GATA transcription factors-insights into their structure, regulation, and role in plant development[J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, **6**: 90[2025-03-22]. DOI: [10.3389/fpls.2015.00090](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00090).
- [5] 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): 1718–1732.
- [6] 杨玄松, 谢雯榕, 顾钢, 等. 普通烟草 *GATA* 转录因子家族鉴定及基因表达分析[J]. *烟草科技*, 2023, **56**(1): 11–23.
YANG Xuansong, XIE Wenrong, GU Gang, *et al.* Identification and gene expression analysis of *GATA* transcription factor family in *Nicotiana tabacum* [J]. *Tobacco Science & Technology*, 2023, **56**(1): 11–23.
- [7] 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): 10–22.
WANG Weijie, LEI Yake, ZHANG Jianhang, *et al.* Identification and expression analysis of peanut *GATA* gene family [J]. *Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2024, **44**(2): 10–22.
- [8] MARA C D, IRISH V F. Two *GATA* transcription factors are downstream effectors of floral homeotic gene action in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2008, **147**(2): 707–718.
- [9] AN Yi, HAN Xiao, TANG Sha, *et al.* Poplar *GATA* transcription factor PdGNC is capable of regulating chloroplast ultrastructure, photosynthesis, and vegetative growth in *Arabidopsis* under varying nitrogen levels [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 2014, **119**(2): 313–327.
- [10] REN Mengxuan, ZHANG Yang, LIU Cong, *et al.* Characterization of a high hierarchical regulator, PtrGATA12, functioning in differentially regulating secondary wall component biosynthesis in *Populus trichocarpa*[J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, **12**: 657787[2025-03-22]. DOI: [10.3389/fpls.2021.657787](https://doi.org/10.3389/fpls.2021.657787).
- [11] ZHANG Hongjia, WU Tao, LI Zhao, *et al.* OsGATA16, a *GATA* transcription factor, confers cold tolerance by repressing OsWRKY45-1 at the seedling stage in rice[J/OL]. *Rice*, 2021, **14**(1): 42[2025-03-22]. DOI: [10.1186/s12284-021-00485-w](https://doi.org/10.1186/s12284-021-00485-w).
- [12] SHEN Chao, ZHANG Yue, LI Qing, *et al.* PdGNC confers drought tolerance by mediating stomatal closure resulting from NO and H₂O₂ production via the direct regulation of PdHXK1 expression in *Populus* [J]. *New Phytologist*, 2021, **230**(5): 1868–1882.
- [13] ZHU Hong, ZHAI Hong, HE Shaozhen, *et al.* A novel sweetpotato *GATA* transcription factor, IbGATA24, interacting with IbCOP9-5a positively regulates drought and salt tolerance[J/OL]. *Environmental and Experimental Botany*, 2022, **194**: 104735[2025-03-22]. DOI: [10.1016/j.envexpbot.2021.104735](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104735).
- [14] 刘洋, 陈培, 周明明, 等. 光质对不同家系青钱柳生物量和叶三萜类化合物积累的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2020, **37**(6): 1097–1104.
LIU Yang, CHEN Pei, ZHOU Mingming, *et al.* Effects of light quality on biomass and triterpenoid accumulation in leaves of *Cyclocarya paliurus* from different families [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2020, **37**(6): 1097–1104.

- [15] ZHANG Lei, ZHANG Zijie, FANG Shengzuo, *et al.* Metabolome and transcriptome analyses unravel the molecular regulatory mechanisms involved in photosynthesis of *Cyclocarya paliurus* under salt stress[J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, **23**(3): 1161 [2025-03-22]. DOI: [10.3390/ijms23031161](https://doi.org/10.3390/ijms23031161).
- [16] QU Yinquan, SHANG Xulan, ZENG Ziyang, *et al.* Whole-genome duplication reshaped adaptive evolution in a relict plant species, *Cyclocarya paliurus*[J]. *Genomics, Proteomics & Bioinformatics*, 2023, **21**(3): 455–469.
- [17] TAMURA K, STECHER G, KUMAR S. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11 [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2021, **38**(7): 3022–3027.
- [18] CHEN Chengjie, CHEN Hao, ZHANG Yi, *et al.* TBtools: an integrative toolkit developed for interactive analyses of big biological data [J]. *Molecular Plant*, 2020, **13**(8): 1194–1202.
- [19] LESCOT M, DÉHAIS P, THIJS G, *et al.* PlantCARE, a database of plant *Cis*-acting regulatory elements and a portal to tools for in silico analysis of promoter sequences [J]. *Nucleic Acids Research*, 2002, **30**(1): 325–327.
- [20] PERTEA M, KIM D, PERTEA G M, *et al.* Transcript-level expression analysis of RNA-seq experiments with HISAT, StringTie and Ballgown [J]. *Nature Protocols*, 2016, **11**(9): 1650–1667.
- [21] ZHAO Kai, NAN Siyuan, LI Yajing, *et al.* Comprehensive analysis and characterization of the *GATA* gene family, with emphasis on the *GATA6* transcription factor in poplar[J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, **24**(18): 14118 [2025-03-22]. DOI: [10.3390/ijms241814118](https://doi.org/10.3390/ijms241814118).
- [22] NUTAN K K, SINGLA-PAREEK S L, PAREEK A. The Saltol QTL-localized transcription factor OsGATA8 plays an important role in stress tolerance and seed development in *Arabidopsis* and rice [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, **71**(2): 684–698.
- [23] ZHANG Lei, ZHANG Zijie, FANG Shengzuo, *et al.* Integrative analysis of metabolome and transcriptome reveals molecular regulatory mechanism of flavonoid biosynthesis in *Cyclocarya paliurus* under salt stress[J/OL]. *Industrial Crops and Products*, 2021, **170**: 113823 [2025-03-22]. DOI: [10.1016/j.indcrop.2021.113823](https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2021.113823).
- [24] 骆鹰, 王有成, 王伟平, 等. 水稻 *GATA* 基因家族生物信息学分析[J]. 分子植物育种, 2018, **16**(17): 5514–5522.
LUO Ying, WANG Youcheng, WANG Weiping, *et al.* Bioinformatics analysis of *GATA* gene family in rice [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2018, **16**(17): 5514–5522.
- [25] 袁岐, 张春利, 赵婷婷, 等. 辣椒 *GATA* 转录因子的生物信息学分析[J]. 中国农学通报, 2017, **33**(17): 24–31.
YUAN Qi, ZHANG Chunli, ZHAO Tingting, *et al.* Bioinformatics analysis of *GATA* transcription factor in pepper [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2017, **33**(17): 24–31.
- [26] 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): 3178–3187.
YAO Maoxing, ZHOU Guangyi, DING Yanqing, *et al.* Identification and expression pattern analysis of *GATA* transcription factor family in *Sorghum* (L.) [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2022, **20**(10): 3178–3187.
- [27] 曾雨, 祝建刚, 杜雨, 等. 黑果枸杞 *GATA* 转录因子家族鉴定与生物信息学分析[J]. 草地学报, 2025, **33**(6): 1724–1735.
ZENG Yu, ZHU Jiangang, DU Yu, *et al.* Identification and bioinformatics analysis of *GATA* transcription factor family in *Lycium ruthenicum* [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, **33**(6): 1724–1735.
- [28] 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): 2724–2731.
LIU Jiang, LIU Gang, ZENG Yichun, *et al.* Genome-wide identification and analysis of mulberry (*Morus notabilis*) *GATA* gene family [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2022, **35**(12): 2724–2731.
- [29] XU Bin, SATHITSUKSANO N, TANG Yuhong, *et al.* Overexpression of AtLOV1 in Switchgrass alters plant architecture, lignin content, and flowering time[J/OL]. *PLoS One*, 2012, **7**(12): e47399 [2025-03-22]. DOI: [10.1371/journal.pone.0047399](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047399).
- [30] CHUNG B Y W, SIMONS C, FIRTH A E, *et al.* Effect of 5' UTR introns on gene expression in *Arabidopsis thaliana*[J/OL]. *BMC Genomics*, 2006, **7**: 120 [2025-03-22]. DOI: [10.1186/1471-2164-7-120](https://doi.org/10.1186/1471-2164-7-120).
- [31] 敖涛, 廖晓佳, 徐伟, 等. 蓖麻 *GATA* 基因家族的鉴定和特征分析[J]. 植物分类与资源学报, 2015, **37**(4): 453–462.
AO Tao, LIAO Xiaojia, XU Wei, *et al.* Identification and characterization of *GATA* gene family in *Castor* bean (*Ricinus communis*) [J]. *Plant Diversity and Resources*, 2015, **37**(4): 453–462.