

彭雨杏,王婉莹,王淋骁,等.水稻 GATA 家族的全基因组鉴定及对干旱和盐胁迫的响应分析[J].华中农业大学学报,2025,44(4):88-101.
DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.2025.04.009

水稻 GATA 家族的全基因组鉴定及对干旱和盐胁迫的响应分析

彭雨杏,王婉莹,王淋骁,詹萌,韩飞宇,吴翰洋

湖南农业大学生物科学技术学院,长沙 410128

摘要 为系统鉴定水稻抗旱与耐盐核心基因,对水稻 GATA 家族进行了全基因组鉴定,并探究其胁迫响应特征。结果显示,27个 OsGATA 基因分布于12条染色体,分为6个亚家族(I~VI),其中IV亚家族成员占比最高(29.6%),且同一亚家族内基因具有保守的基序组成(CX₂CX₁₈₋₂₀CX₂C);跨物种共线性分析显示水稻与玉米(*Zea mays* RefGen_v4)存在18对同源基因,支持单子叶植物 GATA 家族通过祖先基因扩张演化;组织表达谱显示,OsGATA17和OsGATA26在多数组织中高表达且OsGATA26在茎尖分生组织(SAM)中表达尤为显著。qRT-PCR验证表明,干旱胁迫特异性上调 OsGATA5、OsGATA8和OsGATA13的表达,而盐胁迫显著抑制 OsGATA18的表达。上述结果表明,水稻 GATA 家族通过时空特异性表达模式调控非生物胁迫应答,为抗逆基因功能研究提供了重要靶点。

关键词 水稻; 转录因子; OsGATA; 干旱; 盐胁迫

中图分类号 S511.503.4 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2025)04-0088-14

植物容易受到非生物胁迫的影响,尤其是干旱和盐胁迫。干旱和盐胁迫会导致植物气孔关闭,影响蒸腾作用和二氧化碳吸收,从而干扰水分平衡和养分吸收^[1]。对于水稻而言,干旱和盐胁迫会延长生长期,降低水稻的株高和叶片水势,影响其光合作用和生殖发育^[2-3]。

转录因子对于植物发育至关重要,它们在响应和调节胁迫反应中发挥关键作用。在水稻中,已发现许多转录因子,如bZIP、WRKY、NAC、MYB^[4]等。GATA是存在于真菌、动物和植物中的一类转录调节因子,通常识别共有序列WGATAR(W=T或A,R=G或A)^[5]。GATA基因家族的DNA结合域含有1~2个保守的CX₂CX₁₇₋₂₀CX₂C锌指结构域,通过半胱氨酸残基与锌离子的配位稳定蛋白质构象^[6]。首个含有CX₂CX₁₇CX₂C序列锌指结构的GATA基因由真菌粗糙脉孢菌(*Neurospora crassa*)中nit-2基因编码^[7]。目前,GATA转录因子基因家族在多种植物中被鉴定出来,包括四倍体马铃薯、甜橙和钩藤等。

GATA转录因子在植物生长发育的多个阶段扮

演着重要角色,它们广泛参与光形态建成、叶绿体发育、光合作用、气孔调控以及器官形成等关键过程。GATA转录因子通过与DNA上的GATA元件结合,调控下游基因的表达,从而影响植物的生长和适应性^[8]。在模式植物拟南芥中,HANABA TARA-NU作为GATA转录因子,已被证实参与调控茎尖分生组织的维持和花器官的发育。HAN基因的突变会导致萼片和花器官数量减少,尤其是在花瓣和雄蕊的发育中^[9]。在水稻中,NL1基因所编码的GATA转录因子,在穗发育及上部节间伸长过程中起关键作用,通过调控PLA1等基因的表达来协调水稻生殖发育阶段器官的形成^[10]。在油菜中,来自GATA家族的BnA5.ZML1与SRK的相互作用与自交不亲和性有关,揭示了GATA转录因子在植物生殖调控中的作用^[11]。在杨树中过表达GATA基因PdGNC可以增强拟南芥在低硝酸盐条件下的光合作用和生长,表明GATA转录因子参与调控植物的营养利用效率^[12]。GATA转录因子还参与植物对环境胁迫的响应。研究发现,番茄SlGATA17基因通过调节苯丙素生物合成途径的活性来调节番茄植株的抗

收稿日期:2025-03-04

基金项目:国家级大学生创新创业训练计划项目(s202410537017)

彭雨杏,E-mail:18926245946@163.com

旱性^[13]。

已有研究表明,水稻基因组中存在多个GATA转录因子,它们属于不同的亚家族,并具有独特的结构特征和功能。Reyes等^[14]在拟南芥中鉴定了28个独特的GATA-like 锌指编码蛋白,它们属于7个不同的亚家族,编码35个潜在的GATA转录因子[]]。其中,*OsGATA16*和*OsGATA5*具有2个GATA型锌指,而*OsGATA10*具有3个GATA型锌指和多个GATA相关锌指,有独特的生物学功能^[15]。特别地,Ⅱ亚家族成员*OsGATA13*作为一种多胁迫响应转录因子,在盐胁迫和干旱等逆境下表达水平显著上升,并且其表达受到*OsMADS*基因家族可变剪接的调控,进一步揭示了其调控非生物胁迫信号的复杂机制^[16]。研究表明,*OsGATA12*可以通过抑制*OsWRKY45-1*的表达来提高水稻幼苗抗寒能力,而过表达LOC_Os03g61570可以调节叶绿素含量并延缓植物衰老,从而提高水稻产量^[12,17]。位于水稻Saltol QTL中的*OsGATA10*,可能受盐碱、干旱和ABA诱导表达^[18]。

尽管已有许多研究关注水稻基因家族在逆境胁迫下的表现,但关于*OsGATA*基因家族在抗旱和耐盐性方面的研究仍然较少。本研究采用全基因组分析、共线性分析、组织表达分析和qRT-PCR等方法,研究水稻27个*OsGATA*基因的分布、进化特征及其在不同组织和胁迫条件下的表达模式,以期为进一步解析水稻*OsGATA*家族对于干旱和盐胁迫响应的机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 水稻*OsGATA*基因家族的鉴定

从JGI数据库(<https://phytozome-next.jgi.doe.gov>)中获取*Oryza sativa* v7.0全基因组序列、CDS序列、蛋白质序列和GFF基因信息文件。采用GATA基因特有的HMM(<http://pfam-legacy.xfam.org>)模型PF3200,以 E 值 <0.015 为筛选标准,对水稻全基因组数据进行搜索,获得*OsGATA*基因家族的潜在成员。在MEME网站(<https://meme-suite.org/meme/>)预测*OsGATA*转录因子家族成员的保守结构域。通过NCBI(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>)的CD - Search,设置检索数据库为Pfam v35.0 - 19638 PSSMs、阈值为0.0100 0,以排除假阳性结果和重复序列等。

1.2 基因结构和蛋白质理化性质分析

通过TBtools^[19]的Gene Structure View (Ad-

vanced)功能,分析*OsGATA*家族的进化关系、基因结构及motif特征等。利用Expasy-protparam(<https://web.expasy.org/protparam>)分析*OsGATA*转录因子家族的分子质量、等电点、氨基酸数目等信息。

1.3 *OsGATA*的保守基序分析及系统发育分析

从JGI数据库(<https://phytozome-next.jgi.doe.gov>)获取拟南芥(*Arabidopsis thaliana* Araport 11)和玉米(*Zea mays* RefGen_V4)的全基因组序列及其GFF3文件。从TAIR数据库(<https://www.arabidopsis.org/>)下载拟南芥蛋白域信息,通过grep和awk命令组合搜索包含GATA家族Pfam标识符(PF00320)的条目,提取并清洗相应的拟南芥蛋白ID,去除版本号后得到唯一的GATA家族成员ID列表。随后,使用seqkit工具从包含拟南芥蛋白序列的FASTA文件中提取出拟南芥GATA家族成员的蛋白序列。采用Hmmssearch工具结合PF00320.hmm隐马尔可夫模型对玉米蛋白序列进行初步筛选,设定阈值(E 值 $<1e^{-5}$)为筛选阈值以过滤得到候选GATA蛋白ID并使用seqkit工具提取这些候选蛋白的序列。然后,利用ClustalW进行多序列比对,并基于比对结果构建新的GATA家族隐马尔可夫模型;最后,再次应用Hmmssearch工具与新建模型进行2次筛选,确认并提取出最终的玉米GATA家族成员序列。在MEGA 7.0中设置自举复制值为1 000,采用邻连接法^[20]对来自拟南芥(双子叶植物)、玉米(单子叶植物)和水稻(单子叶植物)的GATA家族蛋白进行系统发育分析。将生成的nwk文件上传至itol网站(<https://itol.embl.de/>)进行处理。

利用Clustal omega(<https://www.ebi.ac.uk/jdispatcher/msa/clustalo>)对*OsGATA*基因编码蛋白进行序列比对。选取局部保守的片段在MEGA 7.0中进行多序列比对并设置对齐。利用Esript3.0(<https://esript.ibcp.fr/ESript/ESPrp>)网站和WebLogo(<https://weblogo.berkeley.edu/logo.cgi>)实现保守基序可视化。从InterPro网站(<https://www.ebi.ac.uk/interpro/search/text/?page=1>)下载GATA锌指结构3D模型,并利用PyMOL工具展示GATA锌指结构域。

1.4 物种间和物种内共线性分析

利用TBTools的One Step MCscanX工具,分析拟南芥(*Arabidopsis thaliana* Araport 11)、玉米(*Zea mays* RefGen_v4)、小麦(*Triticum aestivum* IWGSC)、高粱(*Sorghum bicolor* 454 v3.0.1)和水稻(*Oryza sati-*

va v7.0)的 GATA 基因家族成员之间的共线性关系。设置参数 BlastP 线程数(CPU)为4, E-value 阈值为 10^{-10} , 并生成 ctf、GFF 和 collinearity 文件。整理并汇总这些文件后,通过 TBtools 的 Dual Synteny Plot 功能展示它们之间的共线性关系。此外,对水稻(*Oryza sativa* v7.0)GATA 家族成员采用相同参数进行物种内共线性分析。

1.5 启动子顺式作用元件分析

使用 TBtools 的 GFF3 序列提取功能,设置参数为起始密码子 ATG 上游 2 000 bp,利用基因 ID 号来获取该基因家族成员的启动子序列。利用 PlantCare 网站(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>)对这些家族的启动子序列进行顺式作用元件的预测。从预测结果中筛选出胁迫响应元件,并利用 Simple BioSequence Viewer 进行可视化展示,并通过 heatmap 绘制各主要元件数量的热图。

1.6 基因表达分析

基于 Eplant 数据库(https://bar.utoronto.ca/eplant_rice/)的水稻 OsGATA 基因表达数据,计算3个生物学重复的平均值,分析该基因家族在幼苗根、成熟叶、幼叶、茎尖分生组织(SAM)、幼穗、花序发育阶段(P2~P6)以及种子发育阶段(S1~S5)中的特异性表达模式。利用 TBtools 软件,以 \log_2 转换的倍数变化为标度构建基因表达模式热图。

1.7 材料培养、处理与表达水平分析

供试材料水稻(*Oryza sativa* L.)日本晴种子由湖南杂交水稻研究中心提供。随机选择颗粒饱满、大小均匀的种子置入清水中吸胀后 37℃ 烘箱中催芽过夜,等种子出芽露白后转移到 Yoshida 营养液(pH 5.80)中,在光照 14 h/黑暗 10 h、温度 30℃、湿度 80% 的炼苗室中培养至 2 周。

150 g PEG6000 完全溶解于 Yoshida 营养液后定容到 1 L 即得到 15% 的 PEG6000 溶液。将水稻幼苗根按照不同组别分别浸入正常培养液和 15% PEG6000 溶液中培养 48 h。盐胁迫处理时,实验组浸入加有 150 mmol/L NaCl 的培养液中培养。收集 0、2、4、8、24 和 48 h 共 6 个时间点的水稻幼苗根部,保存于 -80℃,备用。

根据基因家族聚类、基因结构等信息,从每个亚家族和每条染色体上随机选择,最终选取 18 条基因设计 qRT-PCR 的特异性引物(表 2),进行表达水平分析。采用 TRNzol 法提取高盐和干旱处理后的水

稻总 RNA,用 StarScript III 一管化去基因组反转录预混液(StarScript III All-in-one RT Mix with gDNA Remover)将 RNA 反转录成 cDNA,根据 2×Real-Star Fast 染料法 qPCR 预混液(2×Real Star Fast SYBR qPCR Mix)进行实时荧光定量 PCR(qRT-PCR)。反应体系(10 μL): Mix 5 μL, ddH₂O 4 μL, cDNA 模板 0.5 μL, 上、下游引物各 0.25 μL。反应程序: 95℃ 预变性 2 min, 95℃ 变性 15 s, 60℃ 退火/延伸 15 s, 40 个循环。选择水稻 *Actin* 作为内参基因, 3 次重复。采用 Excel 和 SPSS 19.0 软件对数据进行统计学分析,采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法计算相对表达量。

2 结果与分析

2.1 GATA 蛋白的鉴定

基于 HMM 搜索,从 *Oryza sativa* v7.0 基因组中共鉴定出 27 个 OsGATA 基因,并根据其染色体位置重新命名为 OsGATA1~OsGATA27。分析所有 OsGATA 蛋白的氨基酸长度、分子质量和理论等电点、染色体位置(表 1)。结果显示,OsGATA 蛋白的氨基酸长度为 131 (OsGATA9)~742 (OsGATA13),分子质量为 14.380 1~84.435 7 ku, pI 值范围为 4.56 (OsGATA20)~10.03 (OsGATA5)。

2.2 OsGATA 基因家族的染色体定位

OsGATA 家族基因的染色体定位分析的结果显示,该家族基因在第 3 染色体上分布最多,共有 5 个 (OsGATA1、OsGATA2、OsGATA6、OsGATA20 和 OsGATA24)。然而,第 7、第 11 和第 12 染色体上仅有 1 个 OsGATA 基因,而第 8 和第 9 染色体上未发现 OsGATA 基因。在其他染色体上,OsGATA 基因的数量介于 2~4 个。结果表明,OsGATA 基因的分布差异很大,且与染色体长度无关。

此外,为了探究 27 个 OsGATA 基因之间可能存在的关联性,对 OsGATA 的复制事件进行分析。结果显示,在 27 个基因中并未发现串联重复序列的存在,但 10 条染色体间检测到 3 对片段重复序列,分别为 Os_chr01 (OsGATA18)/Os_chr05 (OsGATA21)、Os_chr03 (OsGATA2)/Os_chr10 (OsGATA10)、Os_chr03 (OsGATA6)/Os_chr7 (OsGATA13)。这表明 OsGATA 基因的片段重复对其扩张有主要贡献。

2.3 多物种 GATAs 的系统发育分析

为了探究水稻中 OsGATA 蛋白的进化关系,使用 MEGA 7.0 软件对拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*,

表 1 GATA 转录因子蛋白的理化性质

Table 1 Physicochemical properties of GATA transcription factor proteins

组别 Group	蛋白名称 Protein name	基因 ID Gene ID	氨基酸长度 Amino acid length	分子质量/ku Molecular weight	等电点 PI	染色体定位 Location	转录位点 Transcription start-terminal site
I	OsGATA19	LOC_Os04g46020	450	49.386 21	7.17	Chr4	27260209-27264560
I	OsGATA23	LOC_Os06g48534	292	31.571 98	4.96	Chr6	29365981-29370366
I	OsGATA26	LOC_Os02g56250	418	43.831 34	5.53	Chr2	34408089-34413407
II	OsGATA6	LOC_Os03g08370	732	83.391 03	7.56	Chr3	4272870-4277474
II	OsGATA13	LOC_Os07g42400	742	84.435 70	7.98	Chr7	25371994-25376165
III	OsGATA3	LOC_Os02g05510	328	34.856 52	5.01	Chr2	2664370-2668170
III	OsGATA20	LOC_Os03g47970	319	34.237 80	4.56	Chr3	27269705-27274117
III	OsGATA24	LOC_Os03g52450	271	29.027 71	6.14	Chr3	30094292-30099092
IV	OsGATA4	LOC_Os05g06340	313	33.640 03	8.38	Chr5	3245204-3247503
IV	OsGATA8	LOC_Os02g12790	353	37.637 95	9.39	Chr2	6705604-6707734
IV	OsGATA9	LOC_Os01g24070	131	14.380 10	9.4	Chr1	13570607-13573322
IV	OsGATA12	LOC_Os06g37450	390	41.083 66	9.42	Chr6	22155053-22157061
IV	OsGATA18	LOC_Os01g47360	242	24.922 79	6.63	Chr1	27055960-27056849
IV	OsGATA21	LOC_Os05g49280	250	25.606 81	8.51	Chr5	28271822-28272850
IV	OsGATA22	LOC_Os05g50270	279	28.292 09	6.74	Chr5	28817605-28818871
IV	OsGATA27	LOC_Os01g74540	142	15.564 77	9.45	Chr1	43172094-43173178
V	OsGATA1	LOC_Os03g03850	271	28.967 47	6.39	Chr3	1733298-1734113
V	OsGATA5	LOC_Os12g07120	383	40.207 10	10.03	Chr12	3496286-3497437
V	OsGATA7	LOC_Os11g08410	431	44.556 54	6.76	Chr11	4432776-4434071
V	OsGATA10	LOC_Os10g32070	528	57.300 88	8.09	Chr10	16847405-16849151
VI	OsGATA2	LOC_Os03g05160	219	23.369 16	9.04	Chr3	2506064-2507173
VI	OsGATA11	LOC_Os10g40810	675	70.952 80	8.63	Chr10	21943291-21945186
VI	OsGATA14	LOC_Os05g44400	386	39.440 34	6.32	Chr5	25832469-25834622
VI	OsGATA15	LOC_Os02g43150	431	45.060 84	8.67	Chr2	25996914-25999176
VI	OsGATA16	LOC_Os12g42970	309	34.830 44	7.54	Chr12	26693519-26696516
VI	OsGATA17	LOC_Os04g456502	376	40.004 03	8.02	Chr4	27000814-27003617
VI	OsGATA25	LOC_Os01g54210	387	40.610 48	6.16	Chr1	31180196-31182456

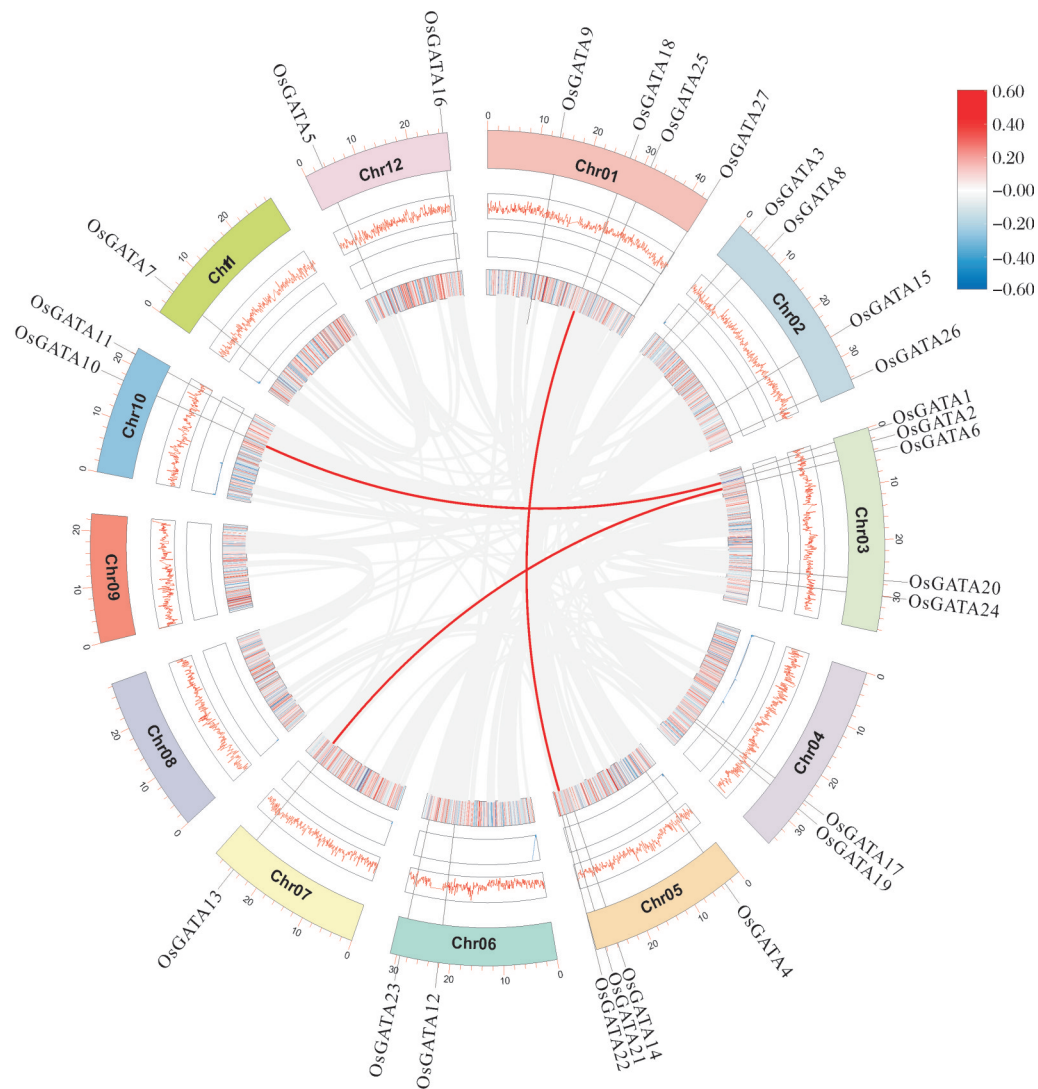
单子叶植物,30个GATA)、玉米(*Zea mays*, 双子叶植物,36个GATA)和水稻(*Oryza sativa*, 单子叶植物,27个GATA)的GATA全氨基酸序列,采用邻接法和 Jones-Taylor-Thornton(JTT)矩阵模型构建了联合系统发育树(图2)。27个OsGATA被分为6个亚家族(A、B、C、D、E和F)。系统发育分析显示,各亚家族的成员数量存在显著差异。D亚家族包含的OsGATA蛋白最多(含有8个成员,占29.6%),其次F亚家族有7个成员(占25.9%),E亚家族有4个成员(占14.8%)。A亚家族和C亚家族(各有3个成员,占11.1%),而B亚家族仅有2个成员(占7.4%)。

2.4 OsGATA蛋白的基序定位与分类

为了更深入地分析OsGATA的序列多样性,对保守基序的构成进行进一步研究,共鉴定出10种不同的保守基序(图3)。值得注意的是,同一亚家族内

的OsGATA成员展现出相似的基序组成,这一发现进一步支持了亚家族的分类合理性。其中,属于Ⅱ亚家族的2个OsGATA成员——OsGATA6和OsGATA13,拥有最多的基序种类。此外,某些GATA蛋白含有独特的基序,比如 motif6、motif7、motif8、motif9 和 motif10,这些基序仅在Ⅵ亚家族的2个成员OsGATA6 和 OsGATA13 中存在。OsGATA17、OsGATA15、OsGATA2、OsGATA25、OsGATA14、OsGATA16 以及Ⅵ亚家族的成员,在它们的N端共同拥有一个独特的基序5(DLPKEDLEELEWLS-KYMDD)。特别地, Motif 1 (HCGTTKT-PQWRRGPDGPKTLCNACGIRYK)是所有OsGATAs中都存在的保守基序且Ⅳ亚家族中的所有成员仅含有 motif1 这一基序。

为了进一步分析27种水稻GATA蛋白的序列特征,对它们的保守结构域序列进行了比对。多序



灰色线条表示水稻基因组中的共线性区块,红色线条表示共线性 GATA 基因对。Gray lines indicate collinear blocks in the rice genome, and red lines represent collinear GATA gene pairs.

图 1 水稻中 OsGATA 基因的染色体间关系示意图

Fig.1 Schematic diagram of chromosomal relationships of OsGATA genes in rice

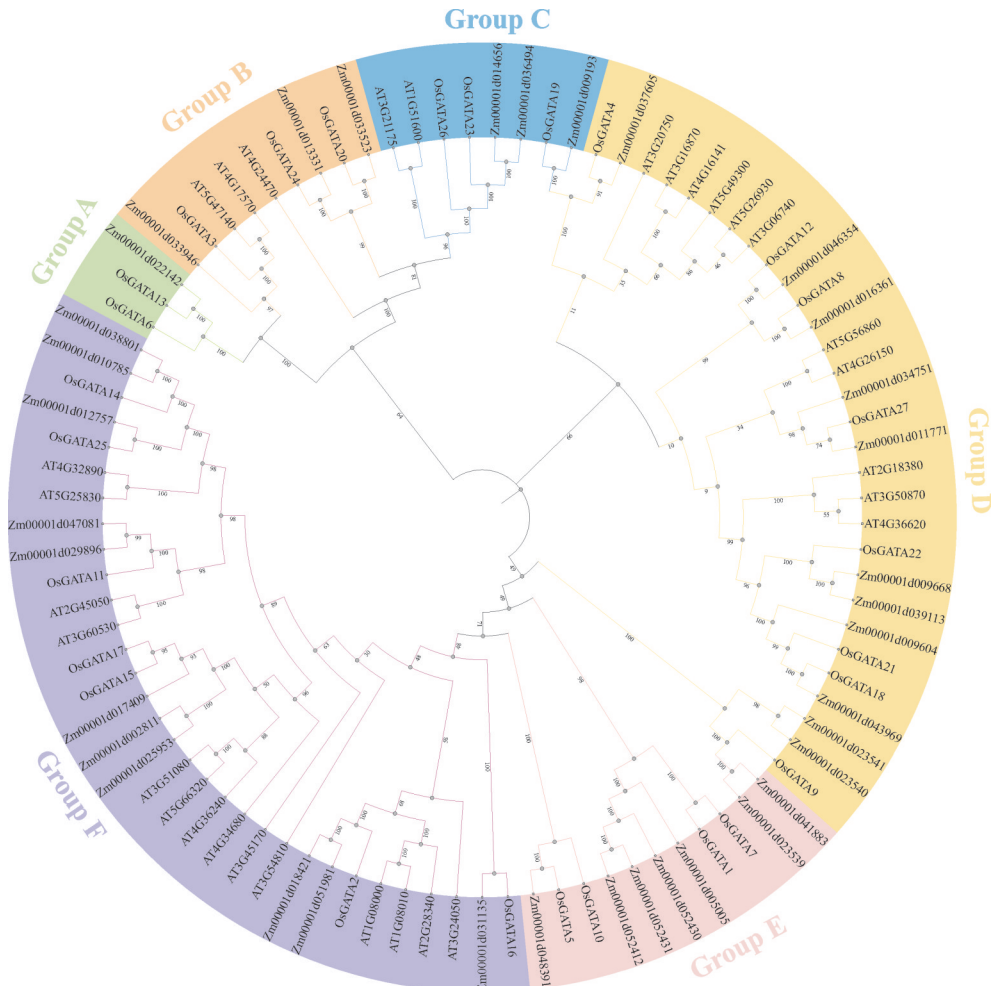
列比对显示所有 GATA 蛋白都包含保守结构域 CX₂CX₁₈₋₂₀CX₂C(图 4)。各亚家族水稻 GATA 结构域特征与先前研究的 *A. thaliana* GATA 结构域基本一致^[20]。不同亚家族中的 GATA 基序和保守氨基酸位点可能与 OsGATA 蛋白功能的多样性有关。此外,该蛋白质具备典型的 GATA 锌指结构特征(图 5)。

2.5 OsGATA 基因家族的共线性分析

为了更好地了解水稻 GATA 家族的起源和进化机制,对 *Oryza sativa* 与双子叶植物 (*Arabidopsis thaliana* Araport 11) 以及 3 种单子叶植物 (*Zea mays* RefGen_V4、*Triticum aestivum*.IWGSC、*Sorghum bicolor*_454_v3.0.1) 进行物种间共线性分析(图 6)。结

果显示,17 个 OsGATA 基因(占 63%)与小麦存在共线性连接,19 个 OsGATA 基因(占 70.4%)与高粱存在共线性连接,18 个 OsGATA 基因(占 66.7%)与玉米存在共线性连接,2 个 OsGATA 基因(占 7.4%)与拟南芥存在共线性连接。值得注意的是,OsGATA 基因与小麦、高粱和玉米的共线性显著强于与拟南芥的共线性,这可能与这些物种和水稻都是单倍体近缘种有关。

此外,一些水稻 OsGATA 基因与多个检测到的物种展现出有趣的共线性。例如,水稻 OsGATA 家族中有 2 个成员 (OsGATA4 和 OsGATA11) 与这 4 个物种均展现出共线性关系。推测它们可能参与基础转录调控或胁迫响应通路(如光信号、激素调控),



用4种颜色区分不同亚家族,并分为A~F组。Four colors are used to distinguish different subfamilies, and the tree is divided into groups A-F.

图2 拟南芥、玉米和水稻中GATA蛋白的系统发育树

Fig.2 Phylogenetic tree of GATA proteins in *Arabidopsis*, maize, and rice

在植物中高度保守。与单子叶物种存在共线性的 *OsGATA* 基因有 17 个,其中 *OsGATA6* 仅在高粱和玉米中保守,*OsGATA23* 仅在玉米中保守。有 10 个 *OsGATA* 基因不存在任何的共线性关系。

2.6 水稻 *OsGATA* 基因家族的启动子顺式作用元件分析

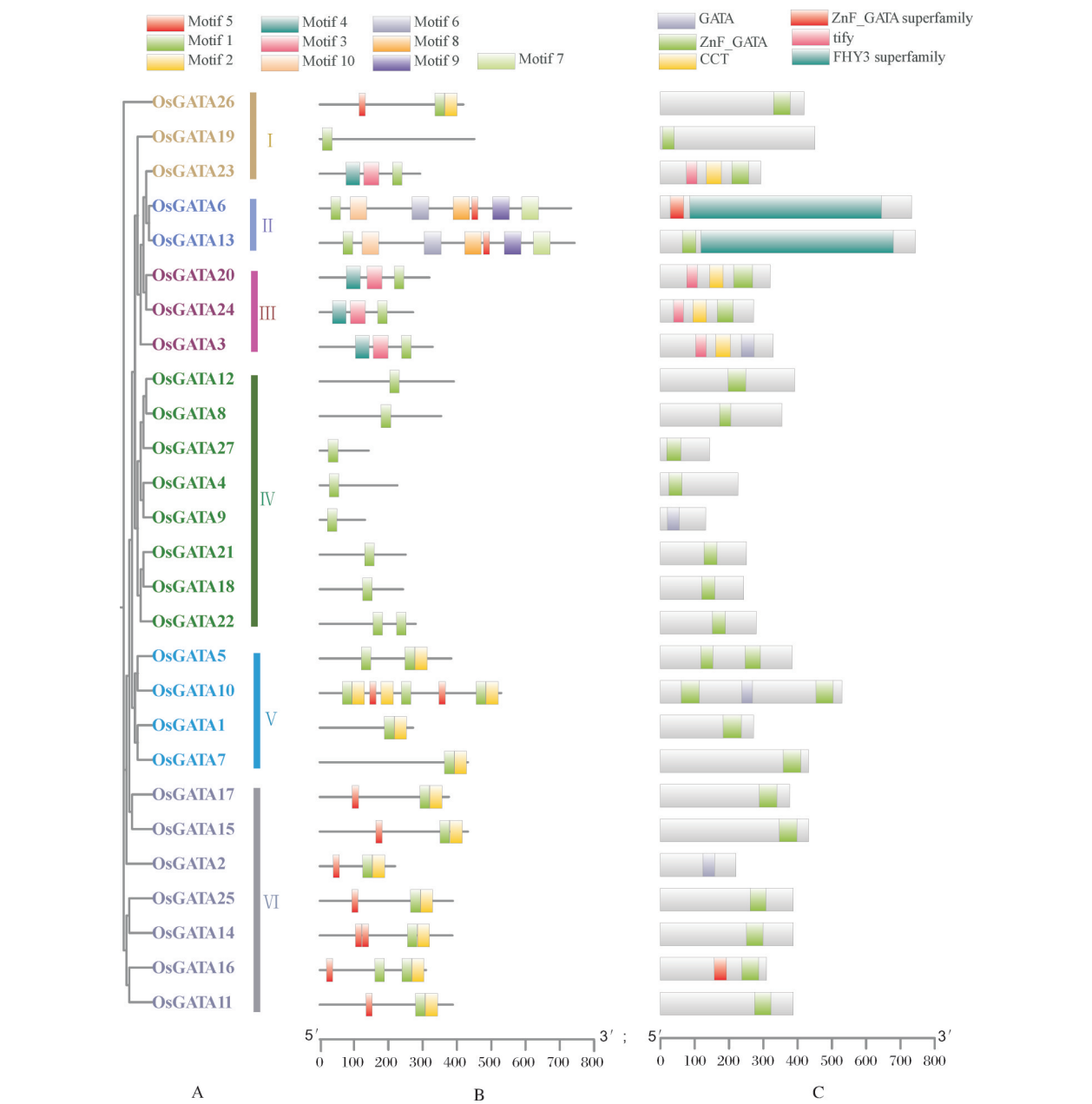
基于水稻 *OsGATA* 家族基因上游 2 000 bp 内的启动子顺式作用元件分析结果显示,13 个 *OsGATA* 基因的启动子中存在多个干旱响应元件(drought inducibility)。此外,存在厌氧诱导元件(the anaerobic induction)的基因有 17 个(63%),存在脱落酸反应元件(the abscisic acid response)的基因有 20 个(74%),21 个(77.8%)基因具备茉莉酸甲酯合成反应元件(the MeJA response),12 个(44.4%)基因具备低温胁迫元件(low temperature response)。而在 *OsGATA11* 和 *OsGATA15* 的启动子中没有胁迫反应相关的元

件(图 7A)。

OsGATA 基因家族的上游 2 000 bp 启动子区域内含有多重关键调控元件,如 ABRE、ARE、GC-motif、LTR、MBS、CGTCA-motif 及 TGACG-motif 等。基于对启动子部分元件的分析结果显示,ABRE 的数量最多,ARE 在 *OsGATA3* 中的数目达到 6 个。值得注意的是, *OsGATA9* 含有 9 个 CGTCA-motif 和 TGACG-motif 元件,推测该基因可能参与茉莉酸甲酯(JA)的响应通路(图 7B)。

2.7 水稻 *OsGATA* 基因的组织表达分析

OsGATA 在不同组织中表达模式分析结果显示, *OsGATA* 在水稻发育的各个阶段表现出不同的表达模式。大多数 *OsGATA* 在各组织中均呈现高表达水平。然而, *OsGATA22* 在幼叶、花序 P6、种子 S1、种子 S2 的表达水平较低。 *OsGATA* 在不同组织中的表达存在差异,其中 *OsGATA26* 和 *OsGATA17*



A: OsGATA 蛋白系统发育树, 不同颜色代表不同亚家族, 分为 6 组 (I ~ VI); B: 基序分析; C: 结构域分析。A: Phylogenetic tree of Os-GATA with different colors representing different subfamilies divided into six groups (I - VI); B: Motif analysis; C: Domain analysis.

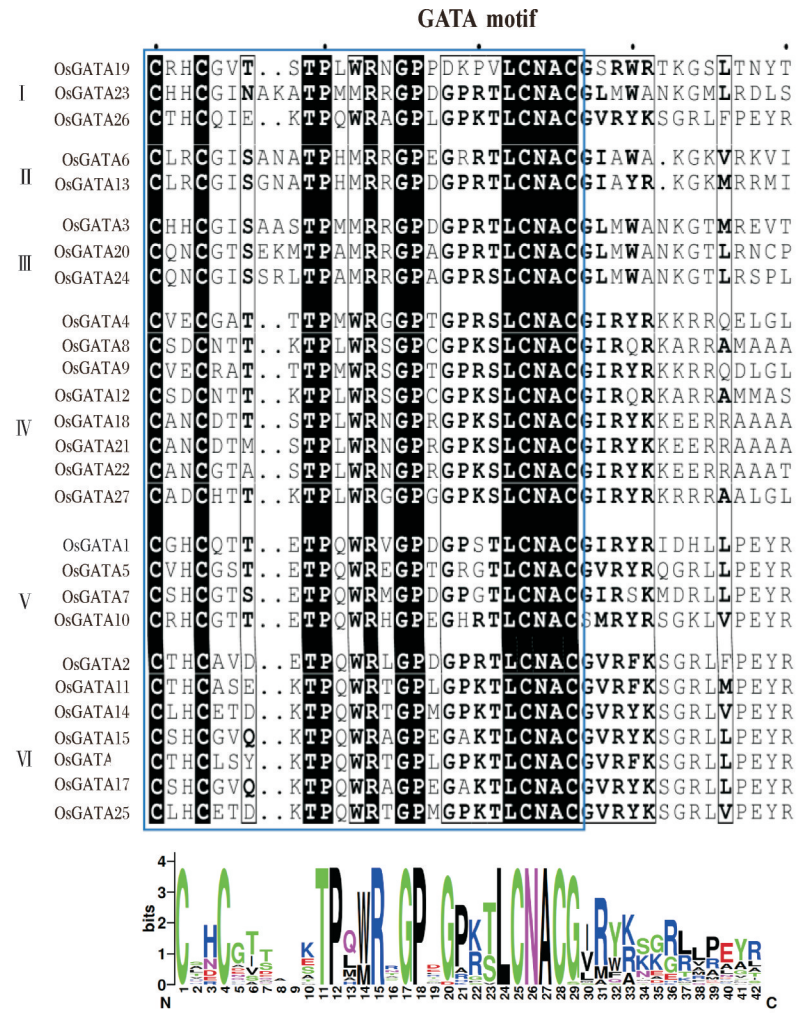
图 3 OsGATA 蛋白的系统发育关系和结构分析

Fig.3 Phylogenetic relationships and structural analysis of the OsGATA family

与其他成员的表达差异最大。*OsGATA26*在茎尖分生组织(SAM)中的表达量最高,而其他*OsGATA*的表达量较低。研究发现,SAM中在植物的整个生命周期中持续形成新的器官,暗示*OsGATA26*可能通过调控SAM参与调控细胞分裂和分化,确保干细胞后代能够正确分化成各种组织和器官^[21]。*OsGATA17*在所有组织中的表达水平均较高,尤其是在花序P2中的表达量最高。上述结果表明,*OsGATA*可能在水稻发育过程中的不同组织中发挥重要作用。

2.8 *OsGATA* 基因在干旱和盐胁迫下的表达谱

为解析水稻*OsGATA*基因家族在非生物胁迫中的表达模式,本研究采用qRT-PCR检测了14个*OsGATA*基因在干旱(图9)及盐胁迫(图10)下不同时间点(2、4、8、24、48 h)的相对表达量。结果显示,*OsGATA*成员对胁迫的响应具有显著的时空特异性。在干旱胁迫中,*OsGATA8*(8 h: $\log_2FC=3.83$; 48 h: $\log_2FC=2.47$)和*OsGATA5*(8 h: $\log_2FC=2.86$; 48 h: $\log_2FC=2.17$)的表达量在胁迫早期(8 h)和晚期



GATA 基序和氨基酸位点显示在顶部,保守序列特征显示在底部。The GATA motif and amino acid sites are shown at the top, and conserved sequence features are displayed at the bottom.

图 4 水稻中 27 种 GATA 蛋白的保守结构域序列比对

Fig.4 Sequence alignment of conserved domains in 27 GATA proteins in rice

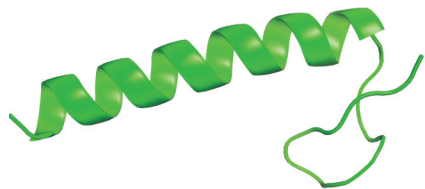


图 5 GATA 锌指家族结构域

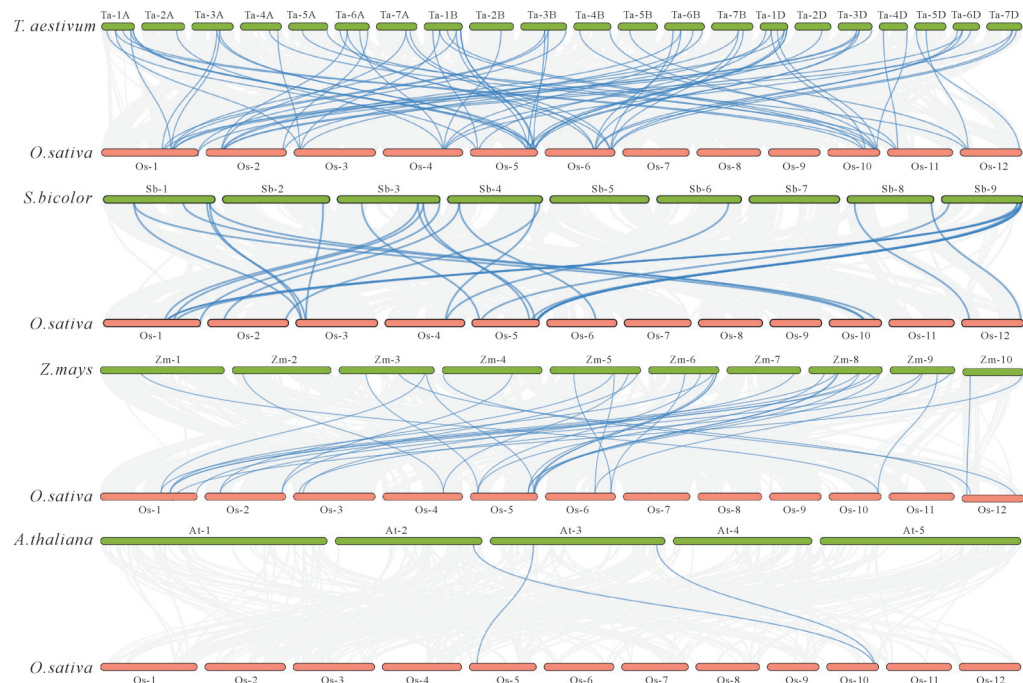
Fig.5 GATA zinc finger family domain

(48 h)均显著上调,而 *OsGATA23* (24 h: $\log_2FC = -3.23$) 的表达量在 24 h 显著下调。此外, *OsGATA25* (24 h: $\log_2FC = 2.07$) 在干旱后期特异性上调表达,表明它可能在晚期胁迫适应中发挥作用。盐胁迫下, *OsGATA17* (4 h: $\log_2FC = 2.86$) 和 *OsGATA4* (2 h: $\log_2FC = 2.06$) 在早期快速响应,而 *OsGATA8* (48 h: $\log_2FC = 2.95$) 则在胁迫后期显著上调表达。相反, *OsGATA11* (2 h: $\log_2FC = -2.07$) 的表达量在

早期显著下调。部分基因(如 *OsGATA20*)在干旱和盐胁迫下表现出相反的表达趋势,说明该基因可能参与了不同的信号通路或调控网络^[22]。例如,在干旱胁迫下, *OsGATA20* 的表达可能受到 ABA 依赖的途径激活,进而调控气孔关闭、渗透调节等生理过程,提高植物的抗旱能力^[23]。而在盐胁迫下, *OsGATA20* 的表达可能受到钙离子信号通路或 ROS 信号通路的抑制,从而避免过度激活某些与盐胁迫不相关的防御反应^[24]。

3 讨论

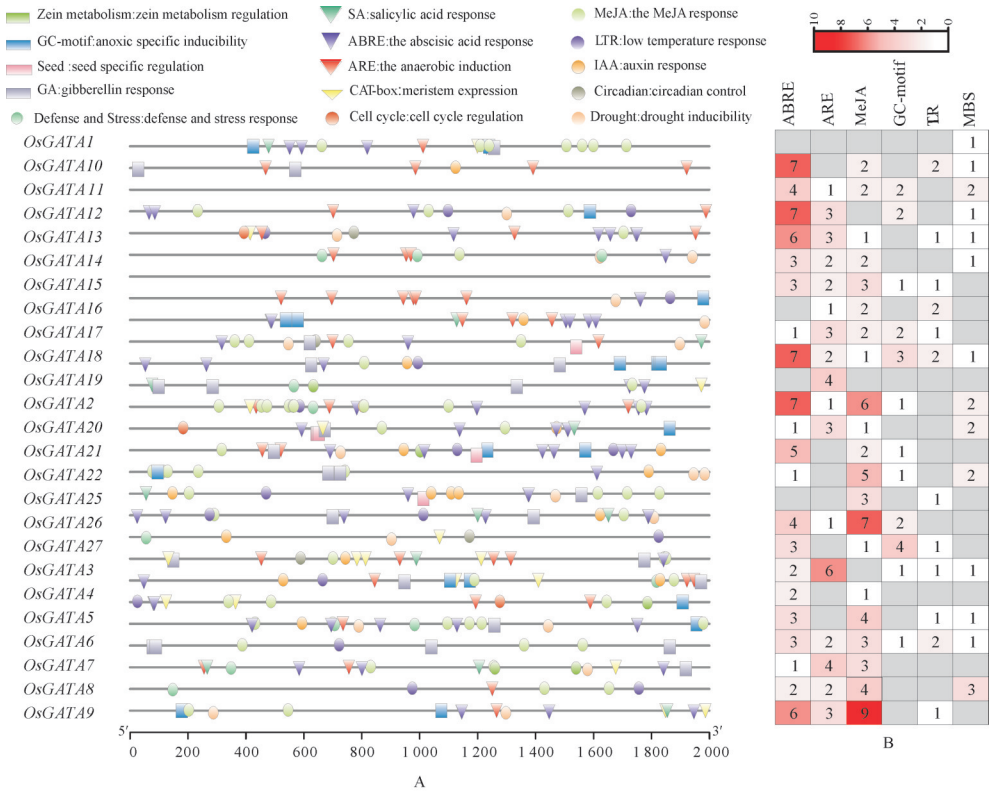
转录因子在植物生长发育过程中发挥着至关重要的调控作用,是调节多种生理活动的关键环节。到目前为止,在拟南芥、小麦、玉米、马铃薯和甘蓝型油菜等多种植物中都有关于 GATA 家族的报道。然



共线性基因对用灰线标记,而与 *OsGATA* 基因的共线性基因对用蓝线突出显示。Syntenic gene pairs are marked with gray lines, while those associated with the *OsGATA* genes are highlighted with blue lines.

图6 水稻与小麦、高粱、玉米和拟南芥之间的共线性分析

Fig.6 Synteny analysis between rice and wheat, sorghum, maize, and *Arabidopsis thaliana*



A: *OsGATA* 家族启动子热图, 数字代表各启动子中对应元件的数量; B: *OsGATA* 家族上游 2 000 bp 内的启动子顺式作用元件分析。
A: Heatmap of *OsGATA* family promoters, with numbers indicating the quantity of corresponding elements in each promoter; B: Analysis of cis-acting elements within the 2 000 bp upstream region of *OsGATA* family promoters.

图7 水稻 *OsGTA* 基因家族的上游顺式作用元件分析

Fig.7 Analysis of upstream *cis*-acting elements in the *OsGATA* gene family in rice

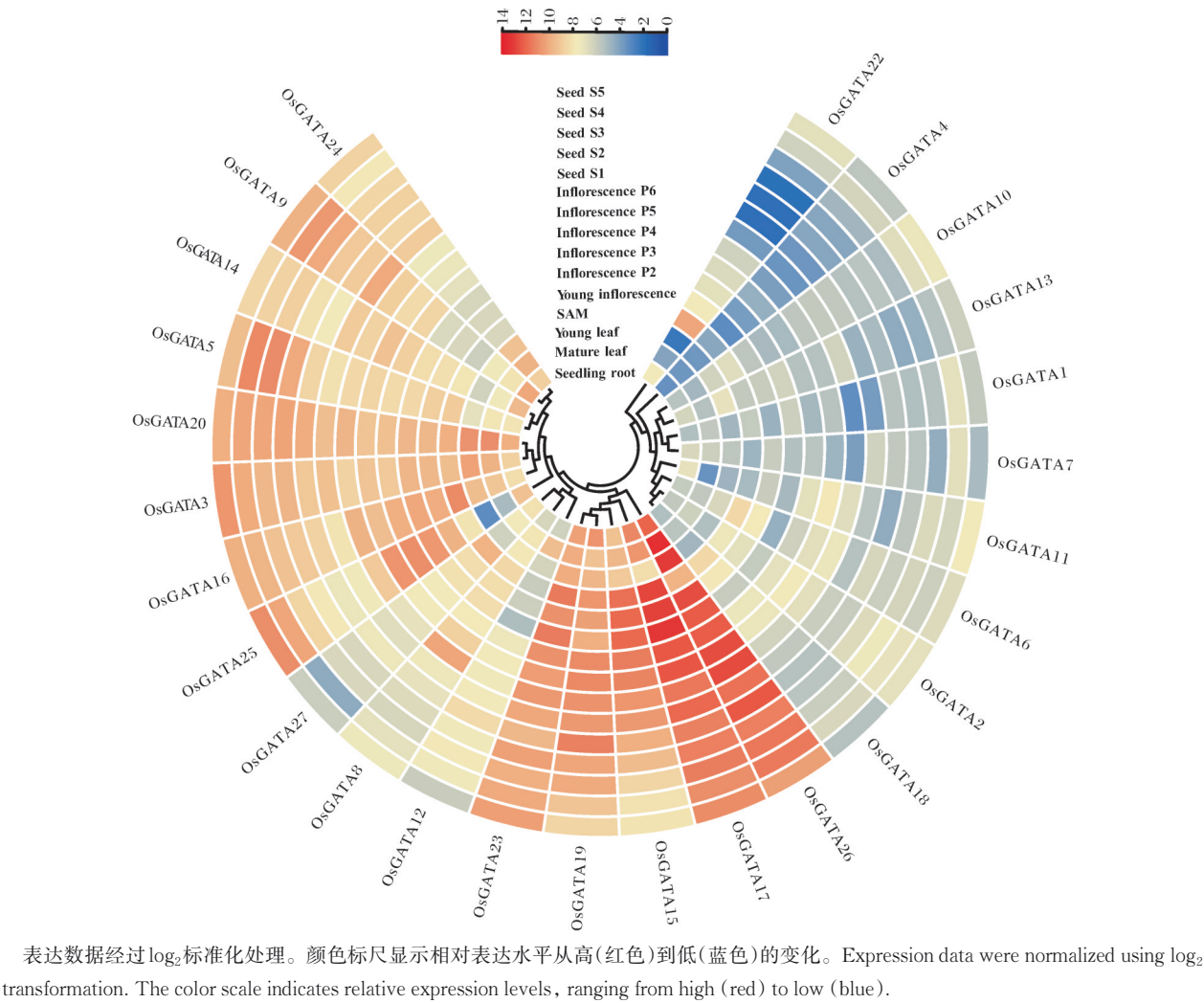


图 8 不同组织中 *OsGATA* 基因的表达谱

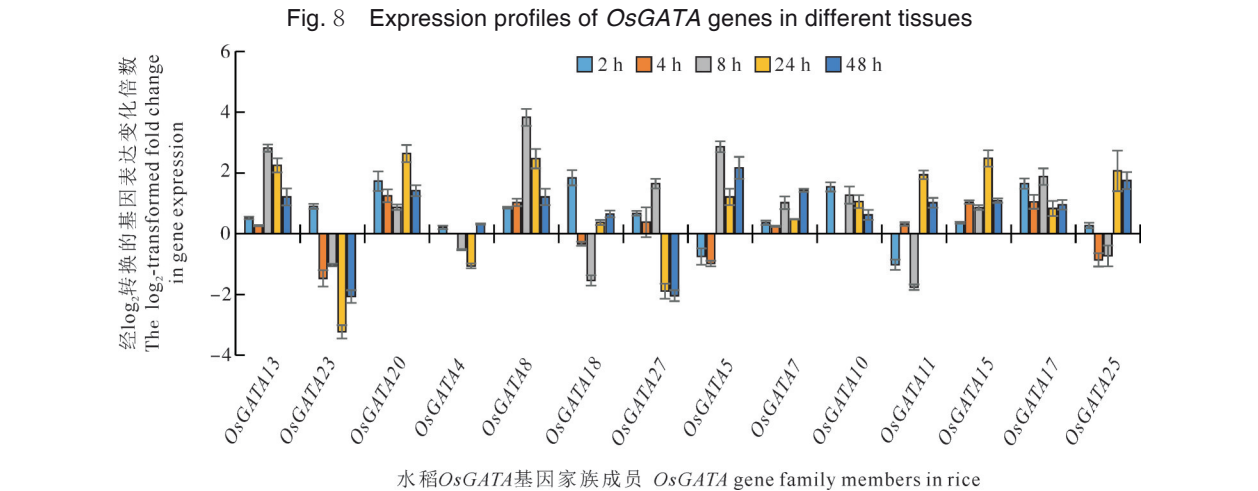


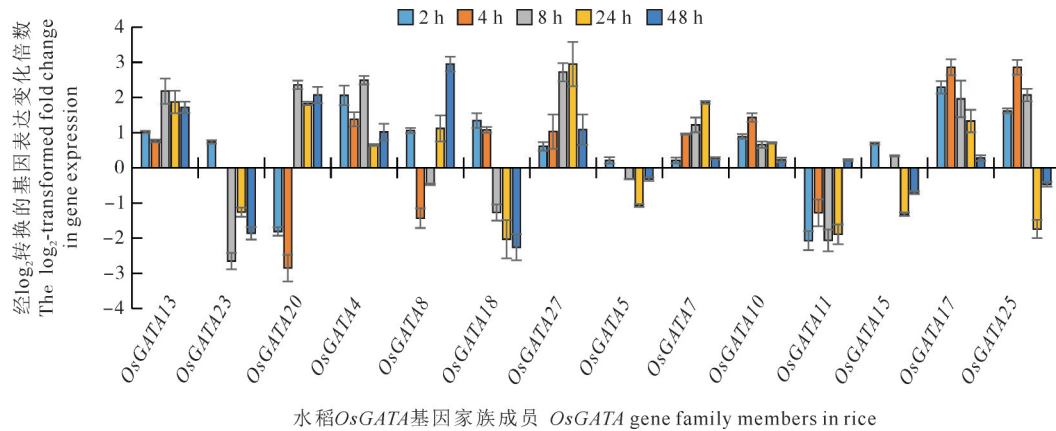
图 9 干旱胁迫下 *OsGATA* 基因的表达谱

Fig.9 Expression profiles of *OsGATA* genes under drought stress

而,关于水稻 *GATA* 家族基因的全基因组分析尚未见报道。

基于水稻、玉米和拟南芥 *GATA* 蛋白的系统发

育分类,*OsGATA* 蛋白家族成员被分为 6 个亚家族 (A-F)(图 2,表 1),水稻中数量最多的成员存在于Ⅳ亚家族,其次是Ⅵ亚家族,Ⅱ亚家族的成员最少。Ⅳ

图10 盐胁迫下 *OsGATA* 基因的表达谱Fig.10 Expression profiles of *OsGATA* genes under salt stress

亚家族包含8个成员(29.6%),这可能是由于其扩张源于全基因组复制事件($K_s \approx 0.5$)。Ⅳ亚家族的 *OsGATA12* 通过抑制 *OsWRKY45-1* 在水稻幼苗期赋予水稻抗寒性,这表明位于Ⅳ亚家族的其他 *GATA* 家族成员也可能通过调控下游基因的表达来提高水稻的抗寒能力^[25]。而Ⅱ亚家族成员 *OsGATA13* 在水稻中参与对盐胁迫和干旱胁迫等多种非生物胁迫的响应,暗示该亚家族的成员可能参与耐盐和耐旱过程^[16]。GATA 蛋白结构分析结果(图4)显示,同一亚家族内的成员具有相同或相似的保守基序类型,表明这些亚家族内的进化保守性较高。在所有 *OsGATA* 中都有特异且保守的 GATA 锌指结构(基序1),同时Ⅱ亚家族还具有 FHY3 超家族结构域,已发现含有该结构域的 FHY3 蛋白与拟南芥感知光线来调节生长有关^[26]。研究还显示,来自拟南芥的 *GATA25* (*ZIM*) 在黎明前2 h达到表达峰值,这表明该 *GATA* 家族基因可能参与光周期响应^[27]。此外,也发现 *AtGATA2* 和 *AtGATA4* 通过整合油菜素内酯(BR)与光信号通路,协同调控基因表达和光形态建成^[28]。

基因复制作为驱动基因家族扩张和植物形态进化的重要机制,主要包括片段复制、串联复制及转座事件等类型^[29]。通过产生冗余基因拷贝,促进植物花器官发育、抗病性及环境适应性等关键性状的演化^[30]。在植物 *GATA* 基因家族中,葡萄藤、高粱、甘蓝型油菜和甜瓜分别鉴定出16对、9对、82对和6对片段重复基因。基于共线性分析及染色体定位,在 *OsGATA* 家族中鉴定出3对片段重复基因(*OsGATA18/21*、*OsGATA2/10* 和 *OsGATA6/13*),但未检测到串联重复事件。跨物种共线性分析显示,同为单子叶植物的水稻、小麦、高粱和玉米在 *GATA* 基因

进化上具有更近的同源关系,由此预测两者 *GATA* 基因家族可能起源于共同祖先基因的大规模扩张事件。

顺式作用元件是一段通过结合转录因子调控基因表达的DNA序列,主要分布于内含子、启动子或增强子区域^[30]。本研究发现,27个水稻 *OsGATA* 基因启动子区含有 ABRE、ARE 等核心调控元件,还富集激素信号(ABA/MeJA)、光响应(GC-Motif)及逆境响应(LTR/MBS)元件^[31](图7)。值得注意的是, *OsGATA17* 和 *OsGATA26* 在水稻的大多数组织中表现出较高的表达水平(图8),其启动子区同时含有 ABRE、ARE、MeJA 和 GC-motif 元件。这些元件的存在表明, *OsGATA17* 和 *OsGATA26* 可能在适应环境胁迫和光信号整合方面发挥关键作用。此外, *OsGATA9* 在所有组织中均表现出较高的表达水平,其启动子区亦具备 ABRE 元件和 MeJA 元件。已有研究表明, *GATA* Ⅳ亚家族中的 *OsGATA9* 与植物生长和环境胁迫响应有关^[32]。在拟南芥中, *OsGATA9* 的直系同源基因 *GNC* 参与光调节途径,且 *GNC* 和 *CGA1* 能够调节叶绿体合成和谷氨酸合成酶(GLU1/Fd-GOGAT)的表达^[27]。同时, Nutan 等^[32] 发现位于同一亚家族的 *OsGATA12* 在水稻幼苗阶段通过抑制 *OsWRKY45-1* 等冷相关基因的表达提高了水稻的耐寒性。基于顺式作用元件的分布分析表明,12个 *OsGATA* 基因(44.4%)具备光响应元件,12个 *OsGATA* 基因(44.4%)具备低温胁迫响应元件,14个 *OsGATA* 基因(51.9%)具备干旱胁迫响应元件。因此, *OsGATA* 家族成员可能通过整合光信号与激素通路,广泛参与水稻生长发育及对多种胁迫的适应过程。

GATA 基因家族在植物响应干旱和盐胁迫中发

挥着重要作用。在甘蓝型油菜中, *BnGATA1.27* 和 *BnGATA2.23* 对盐和干旱胁迫均表现出显著响应, 而 *BnGATA1.8* 仅对干旱胁迫敏感^[33]。在豆科植物中, *PvGATA01*、*PvGATA10*、*PvGATA25* 和 *PvGATA28* 以及辣椒中的 *CaGATA14* 均被证实参与干旱和盐胁迫的调控, 并且这些基因与植物激素信号通路密切相关^[34-35]。此外, 马铃薯中的 *StGATA12* 通过调控光合作用和抗氧化酶活性显著增强了对渗透胁迫的耐受性^[36]。为了进一步探究水稻中 GATA 基因家族在非生物胁迫中的功能, 采用 qRT-PCR 分析 *OsGATA* 基因在干旱和盐胁迫处理下的表达模式, 结果显示, *OsGATA* 基因家族成员在不同胁迫处理和时间点下表现出显著的差异表达。在干旱胁迫下, *OsGATA13*、*OsGATA8* 和 *OsGATA5* 的表达量在胁迫处理 8 h 时达到峰值。干旱条件下, 植物体内 ABA 水平迅速升高, 活化的 SnRK2 可能直接磷酸化这些 GATA 转录因子, 改变其活性或亚细胞定位, 从而调控下游基因的表达^[37]。启动子分析显示, 这些基因的调控区富集了 ABRE 和 MBS 元件等顺式作用元件, 这些元件与干旱响应功能高度相关, 表明这些基因可能作为核心调控因子参与水稻的干旱胁迫响应网络。相反地, *OsGATA18* 的表达量随盐胁迫处理时间的延长呈梯度下降(图 9), 表明盐胁迫可能通过抑制其转录水平来调控相关通路。有研究表明, 在水稻中进行 ABA 预处理可以通过调控 *OsHKT1;5* 和 *OsNHX3* 等基因的表达来提高耐盐碱性^[38]。因此, *OsGATA18* 可能作为 *NHX* 和 *HKT* 基因表达的激活因子。当 *OsGATA18* 被盐胁迫抑制时, *NHX* 和 *HKT* 基因的表达水平降低, 影响植物对钠离子的隔离和运输能力, 从而激活 SOS 途径维持钠离子稳态共同应对盐胁迫^[39]。

参考文献 References

- [1] AGURLA S, GAHIR S, MUNEMASA S, et al. Mechanism of stomatal closure in plants exposed to drought and cold stress [J]. *Advances in experimental medicine and biology*, 2018, 1081: 215-232.
- [2] SUN X M, XIONG H Y, JIANG C H, et al. Natural variation of DROT1 confers drought adaptation in upland rice [J/OL]. *Nature communications*, 2022, 13 (1): 42654265 [2025-03-04]. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-31844-w>.
- [3] HU Y, HUANG J, YU L, et al. Identification, characterization, and expression profiling of maize GATA gene family in response to abiotic and biotic stresses [J/OL]. *Agronomy*, 2023, 13 (7): 1921 [2025-03-04]. <https://doi.org/10.3390/agronomy13071921>.
- [4] ZHANG H C, GONG Y H, TAO T, et al. Genome-wide identification of *R2R3-MYB* transcription factor subfamily genes involved in salt stress in rice (*Oryza sativa* L.) [J/OL]. *BMC genomics*, 2024, 25 (1): 797 [2025-03-04]. <https://doi.org/10.1186/s12864-024-10693-5>.
- [5] 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.
- [6] GUPTA P, NUTAN K K, SINGLA-PAREEK S L, et al. Abiotic stresses cause differential regulation of alternative splice forms of GATA transcription factor in rice [J/OL]. *Frontiers in plant science*, 2017, 8: 1944 [2025-03-04]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01944>.
- [7] 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.
- [8] 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 [2025-03-04]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00090>.
- [9] ZHAO Y X, MEDRANO L, OHASHI K, et al. HANABA TARANU is a GATA transcription factor that regulates shoot apical meristem and flower development in *Arabidopsis* [J]. *The plant cell*, 2004, 16 (10): 2586-2600.
- [10] WANG L P, YIN H F, QIAN Q, et al. NECK LEAF 1, a GATA type transcription factor, modulates organogenesis by regulating the expression of multiple regulatory genes during reproductive development in rice [J]. *Cell research*, 2009, 19 (5): 598-611.
- [11] DUAN Z Q, ZHANG Y T, TU J X, et al. The *Brassica napus* GATA transcription factor BnA5.ZML1 is a stigma compatibility factor [J]. *Journal of integrative plant biology*, 2020, 62 (8): 1112-1131.
- [12] AN Y, ZHOU Y Y, HAN X, et al. The GATA transcription factor GNC plays an important role in photosynthesis and growth in poplar [J]. *Journal of experimental botany*, 2020, 71 (6): 1969-1984.
- [13] ZHAO T, WU T, PEI T, et al. Overexpression of *SIGATA17* promotes drought tolerance in transgenic tomato plants by enhancing activation of the phenylpropanoid biosynthetic pathway [J/OL]. *Frontiers in plant science*, 2021, 12: 634888 [2025-03-04]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.634888>.
- [14] REYES J C, ISABEL MURO-PASTOR M, FLORENCIO F J. The GATA family of transcription factors in *Arabidopsis* and rice [J]. *Plant physiology*, 2004, 134 (4): 1718-1732.
- [15] WANG Y, MOSTAFA S, ZENG W, et al. Function and mechanism of jasmonic acid in plant responses to abiotic and

- biotic stresses [J/OL]. International journal of molecular sciences, 2021, 22 (16) : 8568 [2025-03-04]. <https://doi.org/10.3390/ijms22168568>.
- [16] DE SÁ P M, RICHARD A J, HANG H, et al. Transcriptional regulation of adipogenesis [J]. Comprehensive physiology, 2017, 7(2): 635-674.
- [17] LU G W, CASARETTO J A, YING S, et al. Overexpression of OsGATA12 regulates chlorophyll content, delays plant senescence and improves rice yield under high density planting [J]. Plant molecular biology, 2017, 94(1/2): 215-227.
- [18] NUTAN K K, KUSHWAHA H R, SINGLA-PAREEK S L, et al. Transcription dynamics of *Saltol* QTL localized genes encoding transcription factors, reveals their differential regulation in contrasting genotypes of rice [J]. Functional & integrative genomics, 2017, 17(1): 69-83.
- [19] CHEN C J, WU Y, LI J W, et al. TBtools-II: a “one for all, all for one” bioinformatics platform for biological big-data mining [J]. Molecular plant, 2023, 16(11): 1733-1742.
- [20] SAITOU N, NEI M. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees [J]. Molecular biology and evolution, 1987, 4(4): 406-425.
- [21] YADAV R K, TAVAKKOLI M, REDDY G V. WUSCHEL mediates stem cell homeostasis by regulating stem cell number and patterns of cell division and differentiation of stem cell progenitors [J]. Development, 2010, 137(21): 3581-3589.
- [22] HUSSAIN Q, ASIM M, ZHANG R, et al. Transcription factors interact with ABA through gene expression and signaling pathways to mitigate drought and salinity stress [J/OL]. Biomolecules, 2021, 11(8) : 1159 [2025-03-04]. <https://doi.org/10.3390/biom11081159>.
- [23] SADIA L, TARIQ S, FAZAL M, et al. Genetic manipulation of drought stress signaling pathways in plants [C]//HASANUZZAMAN M, TANVEER M. Salt and drought stress tolerance in plants. Dordrecht: Springer Publishers, 2020: 367-382.
- [24] RAVI B, FOYER C H, PANDEY G K. The integration of reactive oxygen species (ROS) and calcium signalling in abiotic stress responses [J]. Plant, cell & environment, 2023, 46(7) : 1985-2006.
- [25] ZHANG H, WU T, LI Z, 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 [2025-03-04]. <https://doi.org/10.1186/s12284-021-00485-w>.
- [26] LIN R C, TENG Y B, PARK H J, et al. Discrete and essential roles of the multiple domains of *Arabidopsis* FHY3 in mediating phytochrome A signal transduction [J]. Plant physiology, 2008, 148(2): 981-992.
- [27] MANFIELD I W, DEVLIN P F, JEN C H, et al. Conservation, convergence, and divergence of light-responsive, circadian-regulated, and tissue-specific expression patterns during evolution of the *Arabidopsis* GATA gene family [J]. Plant physiology, 2007, 143(2): 941-958.
- [28] LUO X M, LIN W H, ZHU S W, et al. Integration of light- and brassinosteroid-signaling pathways by a GATA transcription factor in *Arabidopsis* [J]. Developmental cell, 2010, 19 (6): 872-883.
- [29] PANCHY N, LEHTI-SHIU M, SHIU S H. Evolution of gene duplication in plants [J]. Plant physiology, 2016, 171(4) : 2294-2316.
- [30] RENSING S A. Gene duplication as a driver of plant morphogenetic evolution [J]. Current opinion in plant biology, 2014, 17: 43-48.
- [31] QU L, SUN M, LI X, et al. The *Arabidopsis* F-box protein FOF₂ regulates ABA-mediated seed germination and drought tolerance [J/OL]. Plant science, 2020, 301: 110643 [2025-03-04]. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110643>.
- [32] 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.
- [33] ZHU W Z, GUO Y Y, CHEN Y K, et al. Genome-wide identification, phylogenetic and expression pattern analysis of GATA family genes in *Brassica napus* [J/OL]. BMC plant biology, 2020, 20(1) : 543 [2025-03-04]. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02752-2>.
- [34] ABDULLA M F, MOSTAFA K, AYDIN A, et al. GATA transcription factor in common bean: a comprehensive genome-wide functional characterization, identification, and abiotic stress response evaluation [J/OL]. Plant molecular biology, 2024, 114 (3) : 43 [2025-03-04]. <https://doi.org/10.1007/s11103-024-01443-y>.
- [35] YU C Y, LI N, YIN Y X, et al. Genome-wide identification and function characterization of GATA transcription factors during development and in response to abiotic stresses and hormone treatments in pepper [J]. Journal of applied genetics, 2021, 62(2): 265-280.
- [36] ZHU X, DUAN H M, ZHANG N, et al. Genome-wide identification of GATA family genes in potato and characterization of *StGATA12* in response to salinity and osmotic stress [J/OL]. International journal of molecular sciences, 2024, 25 (22) : 12423 [2025-03-04]. <https://doi.org/10.3390/ijms252212423>.
- [37] FUJITA Y, YOSHIDA T, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. Pivotal role of the AREB/ABF-SnRK2 pathway in ABRE-mediated transcription in response to osmotic stress in plants [J]. Physiologia plantarum, 2013, 147(1): 15-27.
- [38] FENG Z H, LU G R, SUN M, et al. Comparative study of the priming effect of abscisic acid on tolerance to saline and alkali-

line stresses in rice seedlings [J/OL]. *Agronomy*, 2023, 13 (11) : 2698 [2025-03-04]. <https://doi.org/10.3390/agronomy13112698>.

[39] GHOLIZADEH F, MIRMAZLOUM I, JANDA T. Genome-wide identification of *HKT* gene family in wheat (*Triticum aestivum* L.) : insights from the expression of multiple genes (*HKT* SOS TVP and NHX) under salt stress [J/OL]. *Plant stress*, 2024, 13: 100539. [2025-03-04]. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100539>.

Genome-wide identification of *GATA* family in rice and analysis of its responses to drought and salt stress

PENG Yuxing, WANG Wanying, WANG Linxiao, ZHAN Meng, HAN Feiyu, WU Hanyang
College of Biological Science and Technology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

Abstract Rice, as a staple crop for over half of the global population, faces severe constraints in growth and development due to the drought and salt stress. Mining key regulatory genes for stress resistance in rice and deciphering their molecular mechanisms have become critical strategies for breeding high-yield and stable-yield varieties with changes in global climate intensifying. A genome-wide identification of the *GATA* transcription factor family was conducted and their characteristics of responding to stress were investigated to systematically identify core drought-resistant and salt-tolerant genes in rice. The results showed that 27 *OsGATA* genes were distributed across 12 chromosomes of rice and classified into 6 subfamilies (I–VI), with subfamily IV accounting for the highest proportion (29.6%). Members within the same subfamily exhibited conserved motif compositions (CX₂CX_{18–20}CX₂C). The results of cross-species collinearity analysis showed that there were 18 homologous gene pairs between rice and maize (*Zea mays* RefGen_v4), indicating that the evolutionary expansion of the *GATA* family in monocots is through ancestral gene duplication. The results of tissue-specific expression profiles showed that *OsGATA17* and *OsGATA26* are highly expressed in most tissues, with the expression of latter displaying particularly prominent in the shoot apical meristem (SAM). The results of qRT-PCR validation showed that *OsGATA5*, *OsGATA8*, and *OsGATA13* were specifically upregulated under the drought stress, while *OsGATA18* was significantly suppressed under the salt stress. It is indicated that the rice *GATA* family regulates the responses to abiotic stress with spatiotemporal-specific patterns of gene expression. It will provide critical targets for studying the functions of stress-resistance genes.

Keywords rice; transcription factor; *OsGATA*; drought; salt stress

(责任编辑:张志钰)