

人参 *bZIP* 基因家族生物信息学分析

王思嘉¹, 孙嘉莹¹, 刘美琦¹, 任伟超¹, 于欣欣¹, 刘秀波^{2*}, 马伟^{1,3*}

1. 黑龙江中医药大学药学院, 黑龙江 哈尔滨 150040

2. 黑龙江中医药大学佳木斯学院, 黑龙江 佳木斯 154007

3. 教育部北药基础与应用研究重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150040

摘要: 目的 通过人参 *bZIP* 基因家族生物信息学分析, 为人参功能基因开发利用提供理论依据。方法 运用 PlantTFDB 数据库预测人参基因组中 *bZIP* 基因; 通过 ExPASy 网站得到人参 *bZIP* 基因家族信息和特征; 使用 MEME 网站对 *PgbZIP* 基因家族保守基因序列进行分析; 运用 MEGA 软件建立 *PgbZIP* 基因家族系统进化关系; 利用 TBtools 软件进行 *PgbZIP* 表达分析。结果 人参基因组中含有 157 个 *bZIP* 基因家族成员, 其中 152 个定位在细胞核, 其余 5 个分别定位在叶绿体和内质网, 相对分子质量在 14 009.93~83 440.38, 等电点在 4.53~10.05, 氨基酸数目在 120~760 aa, 除 *PgbZIP157* 以外, 均为亲水蛋白。*PgbZIP131* 在干旱胁迫下的表达量为 83.47; *PgbZIP99* 在根和盐胁迫条件下表达量均最高, 分别为 119.82 和 117.86; *PgbZIP117* 在叶中表达量为 48.54; 花中 *PgbZIP106* 表达量最高为 79.55; 成熟果实中表达量最高是 *PgbZIP118*, 为 119.32; *PgbZIP101* 在未成熟果实中的表达量最高, 且为 65.32。结论 推测 *PgbZIP99* 与同源基因 *AtbZIP11* 功能相似, 可以调控根的分生组织活性; *PgbZIP131* 在干旱胁迫条件下表达量最高, 推测 *PgbZIP131* 对干旱胁迫有重要调控作用; A 亚族成员 *ABF2/AREB1* (*AtbZIP36*)、*ABF3* (*AtbZIP37*)、*ABF4/AREB2* (*AtbZIP38*) 参与干旱胁迫和盐胁迫调控, 推测与 A 亚族成员具有同源关系的 *PgbZIP74*、*PgbZIP132*、*PgbZIP122*、*PgbZIP112* 在干旱胁迫和盐胁迫条件下具有相似调控作用。

关键词: 人参; *bZIP*; 生物信息学; 基因家族; 盐胁迫; 干旱胁迫

中图分类号: R282.12 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2022)09-2786-09

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2022.09.022

Bioinformatics analysis of *bZIP* gene family of *Panax ginseng*

WANG Si-jia¹, SUN Jia-ying¹, LIU Mei-qi¹, REN Wei-chao¹, YU Xin-xin¹, LIU Xiu-bo², MA Wei^{1,3}

1. College of Pharmaceutical Sciences, Heilongjiang University of Chinese Medicine, Harbin 150040, China

2. College of Jiamusi, Heilongjiang University of Chinese Medicine, Jiamusi 154007, China

3. Key Laboratory of Basic and Application Research of Beiyao (Heilongjiang University of Chinese Medicine), Ministry of Education, Harbin 150040, China

Abstract: Objective To analyze *bZIP* gene family bioinformatics of Renshen (*Panax ginseng*), so as to provide theoretical basis for the development and utilization of ginseng functional genes. **Methods** Using PlantTFDB database to predict ginseng *bZIP* gene; The genetic family information and characteristics of ginseng *bZIP* were obtained through ExPASy website; The conserved gene sequences of *PgbZIP* gene family were analyzed by MEME website; The phylogenetic relationship of *PgbZIP* gene family were established by using MEGA software; *PgbZIP* expression analysis were conducted by TBtools software. **Results** The ginseng genome contained 157 *bZIP* gene family members, of which 152 were located in the nucleus, and the remaining five were located in the chloroplast and endoplasmic reticulum, respectively. The relative molecular mass was between 14 009.93 and 83 440.38, and the isoelectric point was in the range of 4.53—10.05, the number of amino acids was between 120 aa—760 aa, except for *PgbZIP157*, all were hydrophilic proteins. The expression level of *PgbZIP131* under drought stress was 83.47; the expression level of *PgbZIP99* was the highest under root (119.82) and salt stress (117.86) conditions, respectively; the expression level of *PgbZIP117* in leaves was 48.54; the highest expression level of *PgbZIP106* in flowers was 79.55; The highest expression level of *PgbZIP118* in mature fruits was 119.32; the highest expression level of *PgbZIP101* in immature fruits was 65.32. **Conclusion** It is speculated that *PgbZIP99*

收稿日期: 2021-11-09

基金项目: 黑龙江省“头雁”团队项目(黑龙江省头雁行动领导小组文件[2019]5号); 黑龙江中医药大学科研基金项目(中药健康相关产品研发及产业化专项)(2019BJP06)

作者简介: 王思嘉, 女, 硕士研究生, 研究方向为药用植物生物工程研究。Tel: (0451)87266988 E-mail: 2077737519@qq.com

*通信作者: 马伟, 研究员, 博士生导师, 主要从事药用植物生物工程研究。Tel: (0451)87266988 E-mail: 88788891@qq.com

刘秀波, 教授, 硕士生导师, 主要从事中药资源与中药化学。Tel: 13796353268 E-mail: 358270831@qq.com

has similar functions to the homologous gene *AtbZIP11*, and can regulate root meristem activity; *PgbZIP131* has the highest expression under drought stress conditions, and it is speculated that *PgbZIP131* has an important regulatory effect on drought stress; A subfamily members *ABF2/AREB1*, *ABF3*, *ABF4/AREB2* is involved in the regulation of drought stress and salt stress. It is speculated that *PgbZIP74*, *PgbZIP132*, *PgbZIP122* and *PgbZIP112*, which have a homologous relationship with members of subfamily A, have similar regulatory effects under drought stress and salt stress.

Key words: *Panax ginseng* C. A. Meyer; *bZIP*; bioinformatics; gene family; salt stress; drought stress

bZIP 作为成员众多的转录因子家族, 在植物领域研究较为透彻^[1]。该基因家族对植物的生长发育有重要调节作用, 参与植物次生代谢和非生物胁迫的调控^[2-3]。通过前人研究成果发现, 在拟南芥、陆地棉、花生、小麦、番茄等植物中分别含有 75、151、112、156、70 个 *bZIP* 基因成员^[4-8]。前期研究将 *bZIP* 基因家族分为 10 个亚族^[9], 分为 A、B、C、D、E、F、G、H、I 和 S。其中, A 亚族的 *ABF3* 和 *ABF4* 参与与应激响应脱落酸(ABA)信号^[10], *ABI5* 可激活多个晚期胚胎发育^[11]; C 亚族中的 *AtbZIP10*、*AtbZIP25* 与 *ABI3* 共同表达可调控种子特异性^[12]; 在 D 亚族中, *AtbZIP46* 确定花器官数目, 并参与茎部和花分生组织的表达^[13]; E 亚族中 *AtbZIP34* 和 *AtbZIP61* 通过其他 *bZIP* 基因家族成员相互作用参与植株发育^[14]。除此之外, 在芹菜中发现 *AgbZIP16* 基因在干旱、低温、盐处理条件下的表达量不同, 并随时间不同发生变化^[15]; 蒺藜苜蓿中 *MsbZIP61* 基因参与盐胁迫, *MsbZIP23* 和 *MsbZIP47* 均参与干旱胁迫^[16]。

人参 *Panax ginseng* C. A. Meyer 是五加科、人参属多年生草本植物^[17], 在明代《理虚元鉴》中提到其具有大补元气、复脉固脱之效^[18], 所以对人体机能恢复有一定作用。人参用于治疗神经衰弱和抑郁型精神病, 也可用于治疗冠心病^[19], 且人参皂苷 Rg_1 有保护糖尿病大鼠肾脏的作用^[20], 人参皂苷 Rg_3 与紫杉醇结合可抑制肿瘤细胞增长^[21], 如 Luminal 型乳腺癌^[22]。同时, 人参的一些活性成分在美容领域有一定研究^[23]。近期研究表明 *PgbZIP48-3* 影响人参皂苷的合成^[24], 可见, 人参在临床上具有较高的药用价值且应用广泛。

本研究利用了生物信息学技术, 对人参 *bZIP* 基因家族成员进行鉴定, 分析基因家族信息、系统进化、保守基序以及基因表达等, 为深入研究人参 *bZIP* 转录因子在干旱、盐、低温等胁迫条件下的调控作用提供理论基础。

1 材料

人参基因组序列文件下载自人参基因组数据库

(ginseng genome database, <http://ginsengdb.snu.ac.kr/data.php>), 拟南芥 *bZIP* 基因家族来自 TAIR 数据库 (<http://www.arabidopsis.org/index.jsp>)。

2 方法

2.1 人参 *bZIP* 基因家族的鉴定

使用生信软件 TBtools (v1.086) 提取人参全部基因序列, 将得到的蛋白序列文件提交 plantTFDB 数据库 (<http://planttfdb.cbi.pku.edu.cn/>) 进行预测, 得到人参 *bZIP* 基因家族成员, 用 TBtools 软件去除重复转录本, 并利用 ExPasy 网站 (<https://web.expasy.org/protparam/>) 获取人参的等点量、相对分子质量、蛋白质疏水性、不稳定系数、脂肪族系数等信息, 利用 WoLFPSORT (<https://wolfpsort.hgc.jp/>) 对人参 *bZIP* 基因家族成员进行亚细胞定位。

2.2 人参 *bZIP* 保守基序分析

使用 MEME 网站 (<http://meme-suite.org/tools/meme>), 将人参 *bZIP* 家族成员蛋白序列的文件进行保守基序预测, 最大保守基序数目设为 10, 其余条件默认, 并使用 TBtools 软件进行可视化。

2.3 人参 *bZIP* 基因家族的系统进化

把人参 *bZIP* 蛋白序列与拟南芥 *bZIP* 蛋白序列整合, 将所得文件使用 MUSCLE 程序进行多序列比对, 利用 Mega-X 软件采用邻接法(neighbor-joining, NJ), Bootstrap 值设置为 1000 次重复, 模型选择 Poisson model, 构建系统发育树。

2.4 人参 *bZIP* 基因表达分析

根据人参的等基因数据, 在 TBtools 中绘制热图, 进一步对人参 *bZIP* 基因家族进行表达分析。

3 结果与分析

3.1 人参 *bZIP* 基因家族信息和特征

根据人参 *bZIP* 基因家族的信息(表 1)可知, 氨基酸数目在 120 aa (*PgbZIP19*) ~ 760 aa (*PgbZIP22*), 相对分子质量的变化范围为 14 009.93 (*PgbZIP19*) ~ 83 440.38 (*PgbZIP22*), 等电点的范围介于 4.53 ~ 10.05 (*PgbZIP76* ~ *PgbZIP4*), 亚细胞定位显示除 *PgbZIP5*、*PgbZIP11*、*PgbZIP79*、*PgbZIP116*、*PgbZIP130*

以外均定位在细胞核，PgbZIP5、PgbZIP116 定位在叶绿体，PgbZIP11、PgbZIP79、PgbZIP130 定位在内质网；蛋白质疏水性（GRAVY）除 PgbZIP157 外均为负值；PgbZIP5、PgbZIP115、PgbZIP126 的不稳定系数小于 40，为稳定蛋白，其余为不稳定蛋白。

表 1 人参 bZIP 基因家族信息和特征

Table 1 Information and characteristics of ginseng bZIP gene family

基因名称	基因序列	不稳定系数	氨基酸数量	相对分子质量	等电点	蛋白质疏水性	亚细胞定位	脂肪族系数
PgbZIP1	Pg_S0015.2	58.51	420	47 358.91	6.49	-0.838	细胞核	67.62
PgbZIP2	Pg_S0054.5	54.53	407	46 070.72	6.10	-0.814	细胞核	71.43
PgbZIP3	Pg_S0157.1	58.83	326	36 432.05	8.65	-0.489	细胞核	86.01
PgbZIP4	Pg_S0161.29	61.53	204	21 865.75	10.05	-0.750	细胞核	61.23
PgbZIP5	Pg_S0185.1	34.06	167	18 520.47	9.85	-0.278	叶绿体	87.07
PgbZIP6	Pg_S0227.32	47.51	363	40 718.14	6.94	-0.886	细胞核	57.36
PgbZIP7	Pg_S0266.17	66.62	370	40 533.44	5.57	-0.791	细胞核	61.03
PgbZIP8	Pg_S0270.1	57.84	455	49 459.83	6.20	-0.753	细胞核	64.15
PgbZIP9	Pg_S0292.41	45.38	337	37 695.69	7.75	-0.736	细胞核	74.07
PgbZIP10	Pg_S0431.25	52.73	330	36 872.61	8.34	-0.814	细胞核	69.73
PgbZIP11	Pg_S0431.5	45.94	756	82 233.39	6.04	-0.632	内质网	63.43
PgbZIP12	Pg_S0447.7	53.33	383	41 604.95	6.24	-0.840	细胞核	58.36
PgbZIP13	Pg_S0500.34	41.00	201	23 151.38	9.52	-0.040	细胞核	97.01
PgbZIP14	Pg_S0602.25	41.57	361	40 739.21	6.09	-0.419	细胞核	83.88
PgbZIP15	Pg_S0624.19	61.24	155	17 986.09	7.91	-1.008	细胞核	64.84
PgbZIP16	Pg_S0659.10	55.99	460	51 724.91	7.06	-0.482	细胞核	75.57
PgbZIP17	Pg_S0662.38	60.81	504	55 852.42	6.88	-0.586	细胞核	74.42
PgbZIP18	Pg_S0662.40	51.29	331	37 878.63	6.37	-0.888	细胞核	64.20
PgbZIP19	Pg_S0662.43	55.77	120	14 009.93	9.64	-0.828	细胞核	70.75
PgbZIP20	Pg_S0684.28	52.33	316	35 490.07	4.63	-0.456	细胞核	88.83
PgbZIP21	Pg_S0687.1	50.70	169	18 223.94	5.94	-0.691	细胞核	64.67
PgbZIP22	Pg_S0741.16	45.63	763	83 440.38	6.28	-0.487	细胞核	75.48
PgbZIP23	Pg_S0741.38	58.46	430	47 802.18	6.85	-0.658	细胞核	69.70
PgbZIP24	Pg_S0745.21	67.29	376	42 193.55	7.82	-0.891	细胞核	63.40
PgbZIP25	Pg_S0762.19	64.29	376	40 738.81	5.72	-0.649	细胞核	65.48
PgbZIP26	Pg_S0788.3	42.22	133	15 153.85	9.57	-0.377	细胞核	87.29
PgbZIP27	Pg_S0872.6	72.64	183	20 453.58	6.59	-0.997	细胞核	51.86
PgbZIP28	Pg_S0884.1	51.76	287	31 741.48	6.67	-0.206	细胞核	79.16
PgbZIP29	Pg_S0889.61	39.65	255	27 585.92	8.95	-0.634	细胞核	76.94
PgbZIP30	Pg_S0905.1	34.61	275	29 893.27	5.86	-0.683	细胞核	64.18
PgbZIP31	Pg_S0938.9	51.10	295	33 135.47	4.72	-0.467	细胞核	86.88
PgbZIP32	Pg_S0967.27	73.70	252	28 878.75	9.91	-0.616	细胞核	73.45
PgbZIP33	Pg_S0981.15	49.66	401	42 806.98	6.04	-0.818	细胞核	51.17
PgbZIP34	Pg_S0992.22	54.18	597	65 001.44	8.66	-0.727	细胞核	61.68
PgbZIP35	Pg_S1022.2	44.72	199	21 669.62	6.15	-0.778	细胞核	65.68
PgbZIP36	Pg_S1055.27	52.27	290	33 092.18	8.72	-0.890	细胞核	63.55
PgbZIP37	Pg_S1084.8	52.54	454	49 502.74	9.53	-0.649	细胞核	72.80
PgbZIP38	Pg_S1097.32	69.39	143	16 053.83	6.96	-0.694	细胞核	55.24
PgbZIP39	Pg_S1144.2	56.85	435	46 958.29	9.11	-0.694	细胞核	65.49
PgbZIP40	Pg_S1164.6	63.11	172	20 021.32	6.16	-0.836	细胞核	77.15
PgbZIP41	Pg_S1176.14	59.02	412	43 666.80	5.86	-0.942	细胞核	46.04
PgbZIP42	Pg_S1222.1	50.03	337	38 200.43	6.03	-0.433	细胞核	83.18
PgbZIP43	Pg_S1241.2	49.28	135	15 270.99	5.91	-0.696	细胞核	57.78
PgbZIP44	Pg_S1242.23	68.08	338	37 650.93	5.89	-0.715	细胞核	67.87
PgbZIP45	Pg_S1290.35	62.91	441	48 732.35	7.15	-0.655	细胞核	68.82
PgbZIP46	Pg_S1338.20	56.04	589	65 153.92	6.35	-0.527	细胞核	76.53
PgbZIP47	Pg_S1348.10	64.93	363	39 935.99	5.82	-0.796	细胞核	64.10
PgbZIP48	Pg_S1349.1	60.00	132	15 826.01	9.46	-0.883	细胞核	74.55
PgbZIP49	Pg_S1389.33	51.30	408	43 739.04	6.19	-0.884	细胞核	49.80

续表 1

基因名称	基因序列	不稳定系数	氨基酸数量	相对分子质量	等电点	蛋白质疏水性	亚细胞定位	脂肪族系数
<i>PgbZIP50</i>	Pg_S1420.1	56.60	460	50 405.53	9.41	-0.707	细胞核	71.17
<i>PgbZIP51</i>	Pg_S1456.2	47.49	267	28 784.60	6.24	-0.675	细胞核	64.31
<i>PgbZIP52</i>	Pg_S1457.13	59.96	294	33 033.72	6.27	-0.906	细胞核	61.77
<i>PgbZIP53</i>	Pg_S1511.2	60.71	397	44 477.49	7.71	-0.577	细胞核	80.83
<i>PgbZIP54</i>	Pg_S1514.6	51.14	295	32 949.18	4.66	-0.474	细胞核	86.54
<i>PgbZIP55</i>	Pg_S1544.5	49.31	350	39 660.19	6.68	-0.405	细胞核	88.69
<i>PgbZIP56</i>	Pg_S1552.25	61.41	345	37 802.02	5.59	-0.731	细胞核	67.39
<i>PgbZIP57</i>	Pg_S1563.18	55.94	188	21 978.33	5.88	-0.973	细胞核	64.84
<i>PgbZIP58</i>	Pg_S1565.1	59.00	343	38 577.77	9.00	-0.678	细胞核	79.91
<i>PgbZIP59</i>	Pg_S1583.14	60.74	168	18 710.59	9.69	-1.162	细胞核	52.92
<i>PgbZIP60</i>	Pg_S1622.4	61.69	292	32 892.64	6.27	-0.887	细胞核	62.53
<i>PgbZIP61</i>	Pg_S1649.2	48.09	350	39 141.39	6.57	-0.847	细胞核	60.60
<i>PgbZIP62</i>	Pg_S1650.5	55.00	208	23 519.51	9.54	-0.853	细胞核	69.47
<i>PgbZIP63</i>	Pg_S1658.20	46.07	480	52 700.00	5.62	-0.471	细胞核	74.83
<i>PgbZIP64</i>	Pg_S1668.14	55.72	172	20 028.35	5.62	-0.734	细胞核	79.42
<i>PgbZIP65</i>	Pg_S1678.9	43.54	168	19 224.61	7.99	-0.878	细胞核	58.86
<i>PgbZIP66</i>	Pg_S1679.41	54.56	155	17 984.11	6.52	-0.954	细胞核	66.71
<i>PgbZIP67</i>	Pg_S1693.26	69.15	210	24 377.30	8.54	-0.851	细胞核	67.24
<i>PgbZIP68</i>	Pg_S1717.6	61.71	424	46 545.54	6.13	-0.793	细胞核	64.25
<i>PgbZIP69</i>	Pg_S1721.9	58.44	512	56 857.38	6.81	-0.516	细胞核	73.01
<i>PgbZIP70</i>	Pg_S1800.1	61.37	357	39 424.48	9.07	-0.437	细胞核	84.31
<i>PgbZIP71</i>	Pg_S1864.1	59.71	498	55 340.85	6.86	-0.524	细胞核	73.45
<i>PgbZIP72</i>	Pg_S1869.7	57.83	508	55 745.97	8.39	-0.507	细胞核	76.22
<i>PgbZIP73</i>	Pg_S1900.3	67.68	158	17 294.21	9.64	-1.116	细胞核	64.24
<i>PgbZIP74</i>	Pg_S1915.17	51.35	441	48 531.72	9.72	-0.723	细胞核	67.71
<i>PgbZIP75</i>	Pg_S1933.5	69.92	355	40 525.18	7.32	-0.885	细胞核	68.73
<i>PgbZIP76</i>	Pg_S1993.28	51.70	218	24 386.15	4.53	-0.621	细胞核	88.01
<i>PgbZIP77</i>	Pg_S2000.11	68.26	469	50 995.10	6.43	-1.158	细胞核	45.20
<i>PgbZIP78</i>	Pg_S2014.5	60.49	175	20 042.41	5.72	-0.786	细胞核	61.43
<i>PgbZIP79</i>	Pg_S2057.25	46.09	752	81 850.90	6.36	-0.657	内质网	63.51
<i>PgbZIP80</i>	Pg_S2057.3	53.65	330	36 880.53	7.10	-0.808	细胞核	70.61
<i>PgbZIP81</i>	Pg_S2086.3	53.42	370	41 530.80	5.96	-0.751	细胞核	79.95
<i>PgbZIP82</i>	Pg_S2109.1	44.63	267	28 731.58	6.71	-0.633	细胞核	64.31
<i>PgbZIP83</i>	Pg_S2176.1	63.20	248	27 929.96	9.20	-1.026	细胞核	54.84
<i>PgbZIP84</i>	Pg_S2176.2	66.76	237	26 141.14	6.35	-0.705	细胞核	62.32
<i>PgbZIP85</i>	Pg_S2207.24	53.16	162	18 637.77	6.29	-0.916	细胞核	61.48
<i>PgbZIP86</i>	Pg_S2245.41	37.05	297	32 562.61	5.74	-0.513	细胞核	71.85
<i>PgbZIP87</i>	Pg_S2306.2	47.70	471	51 983.50	6.40	-0.490	细胞核	75.20
<i>PgbZIP88</i>	Pg_S2466.1	60.02	177	19 957.38	8.38	-0.802	细胞核	72.66
<i>PgbZIP89</i>	Pg_S2496.20	52.98	497	53 511.61	6.40	-0.710	细胞核	63.08
<i>PgbZIP90</i>	Pg_S2533.2	61.03	158	17 289.10	8.96	-1.124	细胞核	59.94
<i>PgbZIP91</i>	Pg_S2631.10	35.49	278	30 366.92	5.39	-0.564	细胞核	73.67
<i>PgbZIP92</i>	Pg_S2754.4	61.25	356	39 287.31	9.07	-0.423	细胞核	86.74
<i>PgbZIP93</i>	Pg_S2757.5	62.81	161	17 636.52	9.68	-1.115	细胞核	59.44
<i>PgbZIP94</i>	Pg_S2874.4	74.01	355	40 591.35	8.48	-0.872	细胞核	71.21
<i>PgbZIP95</i>	Pg_S2936.24	68.68	375	41 992.32	7.81	-0.910	细胞核	62.53
<i>PgbZIP96</i>	Pg_S2971.33	58.31	140	16 833.14	9.89	-1.040	细胞核	58.57
<i>PgbZIP97</i>	Pg_S2990.2	65.34	198	22 967.38	5.64	-0.968	细胞核	69.13
<i>PgbZIP98</i>	Pg_S3098.21	56.62	423	44 644.97	6.24	-0.891	细胞核	45.56
<i>PgbZIP99</i>	Pg_S3109.17	57.25	187	21 425.13	5.72	-0.710	细胞核	61.66
<i>PgbZIP100</i>	Pg_S3138.21	58.00	259	28 290.96	6.38	-0.568	细胞核	73.40
<i>PgbZIP101</i>	Pg_S3210.1	42.64	300	33 871.75	7.72	-0.858	细胞核	64.07
<i>PgbZIP102</i>	Pg_S3210.2	52.10	331	37 937.73	7.02	-0.883	细胞核	64.17
<i>PgbZIP103</i>	Pg_S3210.5	59.94	570	63 743.43	8.27	-0.639	细胞核	73.18
<i>PgbZIP104</i>	Pg_S3356.14	51.39	410	43 461.26	7.82	-0.768	细胞核	60.05
<i>PgbZIP105</i>	Pg_S3402.1	52.12	361	40 840.44	6.62	-0.445	细胞核	81.16
<i>PgbZIP106</i>	Pg_S3475.1	56.48	154	17 766.85	9.00	-0.882	细胞核	67.79
<i>PgbZIP107</i>	Pg_S3530.9	59.42	198	22 184.80	6.12	-0.586	细胞核	81.87
<i>PgbZIP108</i>	Pg_S3584.3	73.99	143	16 078.92	6.96	-0.677	细胞核	57.97

续表 1

基因名称	基因序列	不稳定系数	氨基酸数量	相对分子质量	等电点	蛋白质疏水性	亚细胞定位	脂肪族系数
<i>PgbZIP109</i>	Pg_S3713.11	50.82	381	41 675.05	7.15	-0.890	细胞核	55.07
<i>PgbZIP110</i>	Pg_S3761.22	56.08	140	16 903.23	9.78	-1.041	细胞核	60.64
<i>PgbZIP111</i>	Pg_S3793.12	63.10	196	22 988.35	5.38	-0.996	细胞核	68.62
<i>PgbZIP112</i>	Pg_S3822.7	57.94	473	51 423.34	9.47	-0.808	细胞核	62.92
<i>PgbZIP113</i>	Pg_S3965.3	68.63	373	41 965.38	6.91	-0.882	细胞核	67.53
<i>PgbZIP114</i>	Pg_S3972.17	49.80	145	16 581.90	6.83	-0.621	细胞核	77.38
<i>PgbZIP115</i>	Pg_S4014.3	29.06	173	19 343.25	9.71	-0.855	细胞核	74.34
<i>PgbZIP116</i>	Pg_S4095.2	47.28	124	14 560.14	9.96	-0.310	叶绿体	109.35
<i>PgbZIP117</i>	Pg_S4149.22	61.88	201	22 392.45	9.43	-1.229	细胞核	53.43
<i>PgbZIP118</i>	Pg_S4243.9	54.21	405	44 241.75	8.91	-0.660	细胞核	66.72
<i>PgbZIP119</i>	Pg_S4262.1	61.03	430	47 316.49	5.97	-0.796	细胞核	61.98
<i>PgbZIP120</i>	Pg_S4269.13	74.63	181	21 314.76	5.76	-1.069	细胞核	58.12
<i>PgbZIP121</i>	Pg_S4313.6	58.41	262	28 615.27	6.38	-0.594	细胞核	70.00
<i>PgbZIP122</i>	Pg_S4339.14	48.90	431	47 251.40	9.93	-0.654	细胞核	72.44
<i>PgbZIP123</i>	Pg_S4395.12	53.78	148	16 660.05	5.86	-0.468	细胞核	84.79
<i>PgbZIP124</i>	Pg_S4396.2	67.99	143	16 757.57	6.85	-1.038	细胞核	70.21
<i>PgbZIP125</i>	Pg_S4399.14	63.30	585	63 955.57	6.49	-0.889	细胞核	56.75
<i>PgbZIP126</i>	Pg_S4487.17	34.75	503	55 424.48	5.92	-0.502	细胞核	82.56
<i>PgbZIP127</i>	Pg_S4538.5	70.38	332	37 149.37	5.69	-0.702	细胞核	69.10
<i>PgbZIP128</i>	Pg_S4558.9	57.67	430	46 244.09	7.13	-0.451	细胞核	75.98
<i>PgbZIP129</i>	Pg_S4560.1	67.68	158	17 294.21	9.64	-1.116	细胞核	64.24
<i>PgbZIP130</i>	Pg_S5054.5	44.41	760	82 976.87	6.41	-0.474	内质网	76.04
<i>PgbZIP131</i>	Pg_S5056.15	46.43	165	19 081.59	7.97	-0.778	细胞核	65.09
<i>PgbZIP132</i>	Pg_S5119.7	51.96	455	49 188.09	9.55	-0.687	细胞核	67.34
<i>PgbZIP133</i>	Pg_S5377.8	52.40	599	67 037.19	6.96	-0.458	细胞核	82.40
<i>PgbZIP134</i>	Pg_S5433.3	55.69	738	82 292.52	6.22	-0.571	细胞核	84.76
<i>PgbZIP135</i>	Pg_S5459.9	45.27	337	37 732.70	8.91	-0.774	细胞核	72.61
<i>PgbZIP136</i>	Pg_S5706.5	59.19	416	44 286.79	6.85	-0.906	细胞核	49.78
<i>PgbZIP137</i>	Pg_S5740.1	54.95	350	38 978.34	6.47	-0.799	细胞核	62.80
<i>PgbZIP138</i>	Pg_S5923.4	76.20	181	21 334.80	6.08	-1.091	细胞核	55.41
<i>PgbZIP139</i>	Pg_S5950.2	61.99	428	46 996.16	6.13	-0.766	细胞核	66.17
<i>PgbZIP140</i>	Pg_S6373.13	51.54	146	16 678.09	5.88	-0.491	细胞核	82.12
<i>PgbZIP141</i>	Pg_S6384.1	48.61	228	26 002.99	7.76	-0.836	细胞核	71.36
<i>PgbZIP142</i>	Pg_S6487.2	47.57	217	24 484.46	4.86	-0.725	细胞核	71.06
<i>PgbZIP143</i>	Pg_S6962.7	42.40	150	16 944.16	9.67	-0.893	细胞核	75.53
<i>PgbZIP144</i>	Pg_S6989.2	63.41	480	53 261.11	6.75	-0.589	细胞核	76.60
<i>PgbZIP145</i>	Pg_S7103.3	55.65	134	16 071.33	9.26	-0.775	细胞核	76.34
<i>PgbZIP146</i>	Pg_S7270.1	56.17	429	46 062.94	5.72	-0.674	细胞核	65.08
<i>PgbZIP147</i>	Pg_S7308.6	60.17	264	30 227.38	8.90	-0.450	细胞核	86.82
<i>PgbZIP148</i>	Pg_S7466.4	52.08	347	38 743.10	6.57	-0.786	细胞核	62.51
<i>PgbZIP149</i>	Pg_S7481.1	56.91	188	22 061.47	5.97	-0.953	细胞核	64.84
<i>PgbZIP150</i>	Pg_S7605.1	57.79	310	33 984.75	5.44	-0.739	细胞核	64.90
<i>PgbZIP151</i>	Pg_S7607.4	37.69	683	74 548.78	5.43	-0.404	细胞核	78.93
<i>PgbZIP152</i>	Pg_S7879.1	51.68	553	62 308.29	6.31	-0.742	细胞核	60.85
<i>PgbZIP153</i>	Pg_S7902.3	43.38	345	39 151.50	6.33	-0.423	细胞核	87.74
<i>PgbZIP154</i>	Pg_S8145.1	57.82	144	16 252.43	5.55	-0.388	细胞核	83.96
<i>PgbZIP155</i>	Pg_S8377.4	55.53	205	22 112.92	7.85	-0.561	细胞核	63.80
<i>PgbZIP156</i>	Pg_S8457.2	58.36	428	47 632.03	6.34	-0.617	细胞核	70.07
<i>PgbZIP157</i>	Pg_S8780.1	55.31	231	26 390.05	9.51	0.002	细胞核	108.44

3.2 人参 bZIP 家族保守基序分析

使用 MEME 网站查找人参 bZIP 蛋白保守基序, 可知 PgbZIP 的保守基序个数为 1~6 个。Motif9 只在 A 亚族中存在一小部分; D 亚族中普遍含有 6 个保守基序; Motif5 只存在于 I、E 家族中; PgbZIP 中均含有 Motif1, 且少数 PgbZIP 成员中只含有 Motif1, 见图 1。

3.3 人参 bZIP 基因家族的系统进化关系

将人参的 157 个 bZIP 蛋白和拟南芥中 74 个蛋白进行系统进化树的构建 (图 2), bZIP 家族分为

10 个亚家族, 分别为 A、B、C、D、E、F、G、H、I 和 S, 其中 A 亚族中包括 33 个人参 bZIP 成员; B 亚族中只含有 2 个成员 PgbZIP53、PgbZIP144; C 亚族中包括 12 个 PgbZIP 成员; D 亚族中含有 22 个 PgbZIP 成员; E 亚族中含有 15 个 PgbZIP 成员; F 亚族中含有 4 个 PgbZIP 成员: PgbZIP151、PgbZIP91、PgbZIP86、PgbZIP30; G 亚族中含有 8 个 PgbZIP 成员; H 亚族中含有 10 个 PgbZIP 成员; I 亚族中含有 16 个成员; S 亚族含有 35 个成员, 是含有人参 bZIP 成员数最多的亚族。

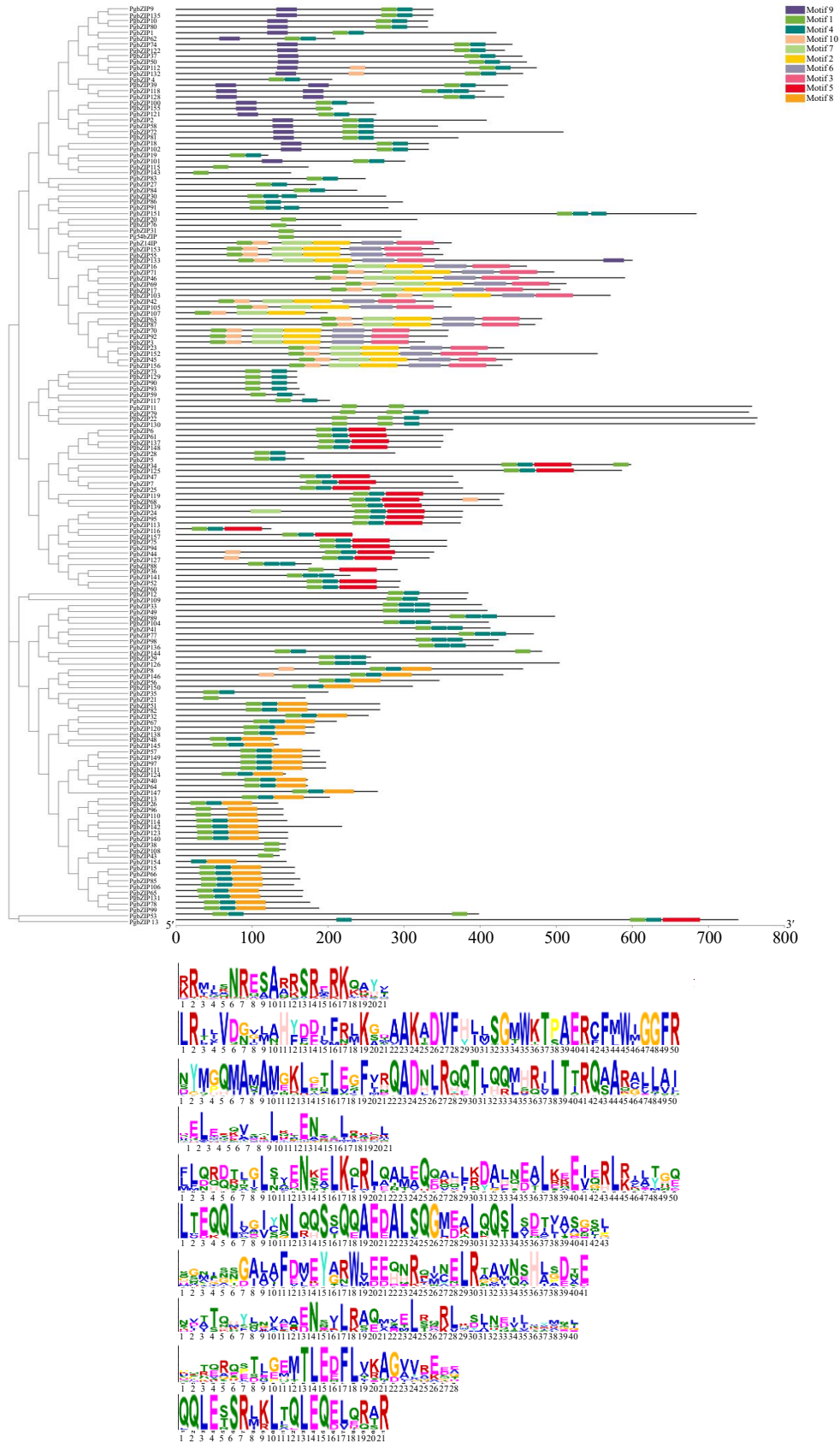
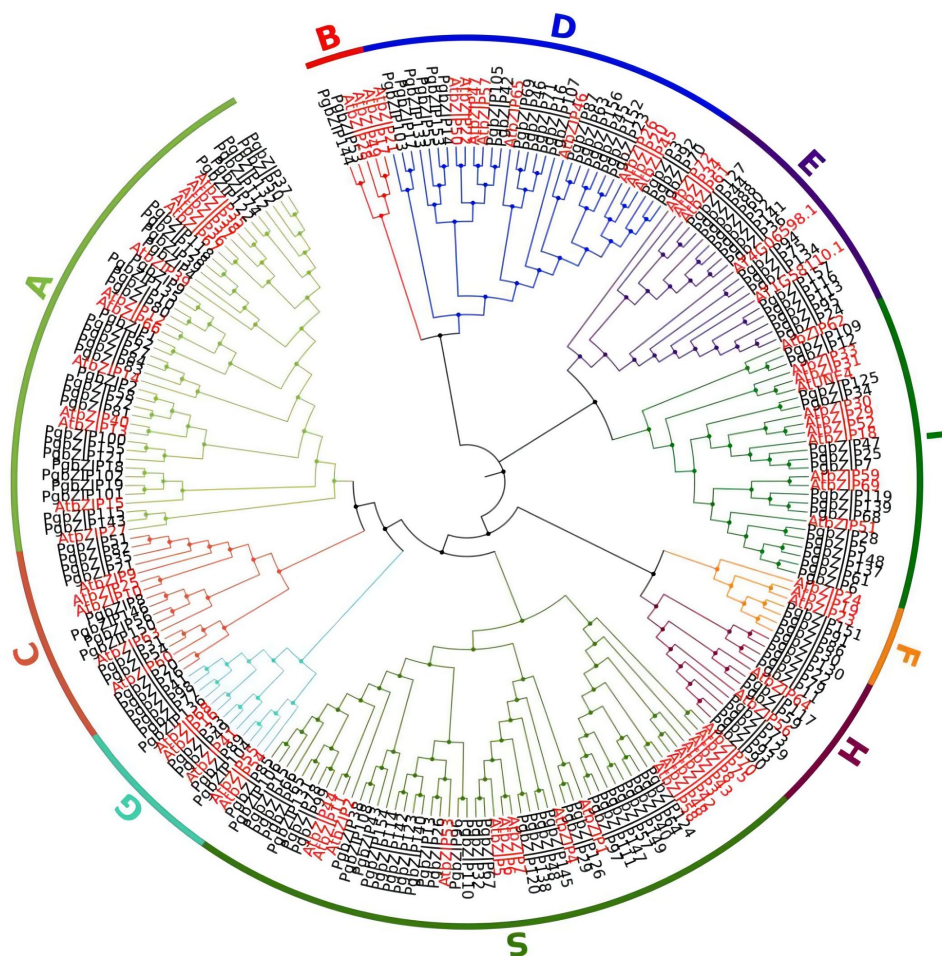


图 1 人参 bZIP 蛋白基序以及 Motif 分析

Fig. 1 Ginseng bZIP protein Motif and Motif analysis

图2 人参和拟南芥 *bZIP* 转录因子的系统发育树Fig. 2 Phylogenetic tree of Ginseng and *Arabidopsis* *bZIP* transcription factors

3.4 人参 *bZIP* 基因在植物不同器官中的表达

通过TBtools软件制作热图,对*bZIP*基因家族的表达进行分析。如图3,表明*PgbZIP69*、*PgbZIP118*在成熟果实中表达量较高,*PgbZIP118*表达最明显,*PgbZIP101*在未成熟果实中表达量最高;*PgbZIP106*在花中表达最明显;*PgbZIP85*、*PgbZIP106*在根中表达量较高;*PgbZIP99*在根和盐胁迫条件下的表达量最高,*PgbZIP78*在盐胁迫下表达量较高;*PgbZIP131*在干旱胁迫下表达量最高。

4 讨论

bZIP 是一类参与植物生长、生物与非生物胁迫的转录因子,通过图2和图3分析,人参中*PgbZIP99*在根中的表达量最高,在茎和花中的表达量逐渐降低,与其同源的拟南芥基因*AtbZIP11*具有抑制分生组织活性与根生长的功能^[25],推测其在*PgbZIP99*也具有负调控作用。*AtbZIP47*(*TGA1*)、*AtbZIP20*(*TGA2*)、*AtbZIP22*(*TGA3*)、

AtbZIP57(*TGA4*)、*AtbZIP26*(*TGA5*)、*AtbZIP45*(*TGA6*)为拟南芥中TGA中的成员,相互作用参与植物疾病调控^[26-27],推测其同源基因*PgbZIP105*、*PgbZIP42*、*PgbZIP3*、*PgbZIP92*也有相似的功能。

非生物胁迫包括干旱胁迫、盐胁迫、低温胁迫等^[28],Yoshida等^[29]发现*bZIP*转录因子对抗逆性有重要作用。*PgbZIP131*在干旱胁迫条件下表达量最高,*PgbZIP131*属于S亚族,该亚族对非生物胁迫有较强响应,其中*AtbZIP44*在干旱胁迫中发挥重要作用^[30],因*PgbZIP131*与*AtbZIP44*为同源基因,推测*PgbZIP131*在人参中起到相似作用。

ABA在植物的生长发育中对环境胁迫发挥重要作用^[31],其中拟南芥*bZIP*成员*ABF2/AREB1*(*AtbZIP36*)、*ABF3*(*AtbZIP37*)、*ABF4/AREB2*(*AtbZIP38*)主要参与ABA、盐胁迫、干旱胁迫、热胁迫等^[32],*PgbZIP*成员*PgbZIP74*、*PgbZIP122*、*PgbZIP132*与其为同源基因,且在盐

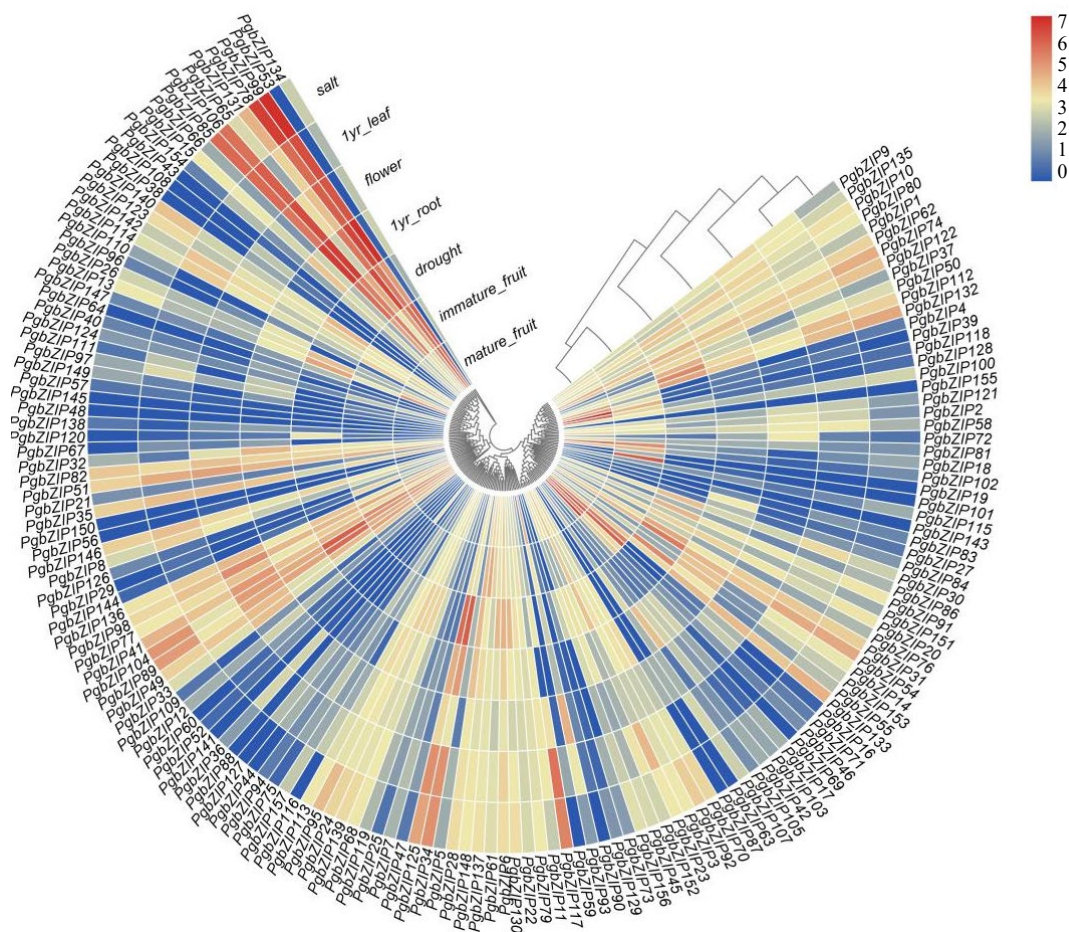


图3 人参 *bZIP* 基因在植物不同器官和非胁迫条件下的表达分析

Fig. 3 Expression analysis of ginseng *bZIP* gene in different plant organs and under non-stress conditions

胁迫条件下表达较高，推测 *PgbZIP74*、*PgbZIP122*、*PgbZIP132* 可能参与盐胁迫调控。*AtbZIP1* 对盐胁迫有较强反应^[31]，*PgbZIP99*、*PgbZIP78* 在盐胁迫条件下的表达量较高，推测其在人参盐胁迫条件下发挥重要作用。Fujita 等^[32]发现拟南芥中的 ABRE 结合因子家族成员 *ABRE1* 依赖 ABA 信号，增强植物营养组织的抗旱性。烟草 *bZIP* 研究在 ABA 的处理下使 A 亚族中的成员表达量上升^[33]，结合图 3 发现 *PgbZIP* 成员 *PgbZIP74*、*PgbZIP132*、*PgbZIP122*、*PgbZIP112*、*PgbZIP50*、*PgbZIP37* 表达量在叶、花、干旱胁迫下或盐胁迫有明显增加，推测 *PgbZIP* 在 ABA 处理下也有相似功能，参与人参的生长发育。

通过人参 *bZIP* 基因家族的生物信息学分析，对可能参与人参非生物胁迫的 *bZIP* 基因进行功能预测，为深入研究 *PgbZIP* 基因提供分子基础，为进一步探索人参次生代谢调控以及药用活性成分

床应用提供理论依据。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

[1] 刘莉. DREBs、*bZIP* 转录因子与植物抗旱性研究进展 [J]. 浙江农业科学, 2013, 54(1): 98-102.
 [2] 沈迪, 陈龙正, 陶建平, 等. 芹菜 *bZIP* 转录因子基因 *AgbZIP16* 的逆境响应分析 [J]. 植物生理学报, 2019, 55(12): 1817-1826.
 [3] 曹红利. 茶树 *bZIP* 家族基因的非生物胁迫响应及 C 亚家族 *CsbZIP6* 和 *CsbZIP4* 的功能初步分析 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2016.
 [4] Jakoby M, Weisshaar B, Dröge-Laser W, et al. *bZIP* transcription factors in *Arabidopsis* [J]. *Trends Plant Sci*, 2002, 7(3): 106-111.
 [5] 邢宇鹏. 棉花 *bZIP* 基因家族全基因组鉴定及分析 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2020.
 [6] 高斌, 陈娟娟, 崔顺立, 等. 花生 *bZIP* 基因家族全基因组鉴定及抗旱表达分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2020,

- 21(1): 174-191.
- [7] 李雪垠. 小麦 *bZIP* 转录因子家族中花药发育及抗逆相关基因的功能研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- [8] 朱芸晔, 薛冰, 王安全, 等. 番茄 *bZIP* 转录因子家族的生物信息学分析 [J]. 应用与环境生物学报, 2014, 20(5): 767-774.
- [9] Dröge-Laser W, Snoek B L, Snel B, *et al.* The *Arabidopsis bZIP* transcription factor family—an update [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2018, 45(Pt A): 36-49.
- [10] Kang J Y, Choi H I, Im M Y, *et al.* *Arabidopsis* basic leucine zipper proteins that mediate stress-responsive abscisic acid signaling [J]. *Plant Cell*, 2002, 14(2): 343-357.
- [11] Bensmihen S, Rippa S, Lambert G, *et al.* The homologous *ABI5* and *EEL* transcription factors function antagonistically to fine-tune gene expression during late embryogenesis [J]. *Plant Cell*, 2002, 14(6): 1391-1403.
- [12] Lara P, Oñate-Sánchez L, Abraham Z, *et al.* Synergistic activation of seed storage protein gene expression in *Arabidopsis* by *ABI3* and two *bZIPs* related to *OPAQUE2* [J]. *J Biol Chem*, 2003, 278(23): 21003-21011.
- [13] Fletcher J C. The *ULTRAPETALA* gene controls shoot and floral meristem size in *Arabidopsis* [J]. *Development*, 2001, 128(8): 1323-1333.
- [14] Shen H S, Cao K M, Wang X P. A conserved proline residue in the leucine zipper region of *AtbZIP34* and *AtbZIP61* in *Arabidopsis thaliana* interferes with the formation of homodimer [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2007, 362(2): 425-430.
- [15] 沈迪, 陈龙正, 陶建平, 等. 芹菜 *bZIP* 转录因子基因 *AgbZIP16* 的逆境响应分析 [J]. 植物生理学报, 2019, 55(12): 1817-1826.
- [16] 齐晓, 张正社, 闵学阳, 等. 紫花苜蓿 *bZIP* 基因家族的鉴定、进化及表达分析 [J]. 草业科学, 2017, 34(8): 1635-1648.
- [17] 杨秀伟, 富力. 人参中三萜类化学成分的生物学活性和药理学作用 [J]. 中国现代中药, 2016, 18(1): 36-55.
- [18] 龙玉婷, 孙志会, 王志文, 等. 人参大补元气的功效内涵浅析 [J]. 中国中医急症, 2019, 28(9): 1679-1682.
- [19] 柳良燕. 人参西洋参功效比较及用法研究 [J]. 实用医技杂志, 2008, 15(34): 41-43.
- [20] 马小芬, 谢席胜, 左川, 等. 人参皂甙 *Rg₁* 对糖尿病肾病大鼠肾脏保护作用的机制研究 [J]. 生物医学工程学杂志, 2010, 27(2): 342-347.
- [21] 张奉海, 张瑞荣, 陈淑娟, 等. 人参皂甙 *Rg₃* 联合紫杉醇抑制人肝癌细胞 HepG2 增殖和对裸鼠移植瘤模型的作用机制研究 [J]. 中医学报, 2020, 48(10): 16-20.
- [22] 郑颖娟, 王辉, 刘晓静, 等. 人参皂甙对 Luminal 型乳腺癌中 Fas、FasL 表达水平的影响 [J]. 辽宁中医杂志, 2020, 47(10): 185-189.
- [23] 熊晨阳, 许明良, 易帆, 等. 人参不同部位主要活性成分及其在美容护肤方面的研究进展 [J]. 日用化学工业, 2019, 49(3): 193-198.
- [24] 李宏杰. 吉林人参 *bZIP* 转录因子基因家族系统分析及 *PgbZIP48-3* 基因功能的初步验证 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2020.
- [25] Weiste C, Pedrotti L, Selvanayagam J, *et al.* The *Arabidopsis bZIP11* transcription factor links low-energy signalling to auxin-mediated control of primary root growth [J]. *PLoS Genet*, 2017, 13(2): e1006607.
- [26] Kesarwani M, Yoo J, Dong X N. Genetic interactions of TGA transcription factors in the regulation of pathogenesis-related genes and disease resistance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2007, 144(1): 336-346.
- [27] 田义, 张彩霞, 康国栋, 等. 植物 TGA 转录因子研究进展 [J]. 中国农业科学, 2016, 49(4): 632-642.
- [28] 王冰, 程宪国. 干旱、高盐及低温胁迫下植物生理及转录因子的应答调控 [J]. 植物营养与肥料学报, 2017, 23(6): 1565-1574.
- [29] Yoshida T, Fujita Y, Sayama H, *et al.* *AREB1*, *AREB2*, and *ABF₃* are master transcription factors that cooperatively regulate ABRE-dependent ABA signaling involved in drought stress tolerance and require ABA for full activation [J]. *Plant J*, 2010, 61(4): 672-685.
- [30] Weltmeier F, Rahmani F, Ehlert A, *et al.* Expression patterns within the *Arabidopsis C/S1 bZIP* transcription factor network: Availability of heterodimerization partners controls gene expression during stress response and development [J]. *Plant Mol Biol*, 2009, 69(1/2): 107-119.
- [31] Sun X L, Li Y, Cai H, *et al.* The *Arabidopsis AtbZIP1* transcription factor is a positive regulator of plant tolerance to salt, osmotic and drought stresses [J]. *J Plant Res*, 2012, 125(3): 429-438.
- [32] Fujita Y, Fujita M, Satoh R, *et al.* *AREB1* is a transcription activator of novel ABRE-dependent ABA signaling that enhances drought stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2005, 17(12): 3470-3488.
- [33] Choi H I, Hong J H, Ha J O, *et al.* *ABFs*, a Family of ABA-responsive element binding factors [J]. *J Biol Chem*, 2000, 275(3): 1723-1730.

[责任编辑 时圣明]