



杜晓红, 聂虎帅, 马宇, 房永雨, 吕二锁, 翟永青, 梅新艳, 赵彦, 马艳红. 蒙古冰草 MADS-box 基因家族鉴定及其对干旱胁迫的响应[J]. 中国农业大学学报, 2026, 31(04):29-43.

DU Xiaohong, NIE Hushuai, MA Yu, FANG Yongyu, LYU Ersuo, ZHAI Yongqing, MEI Xinyan, ZHAO Yan, MA Yanhong. Identification of MADS-box gene family in *Agropyron mongolicum* Keng and its response to drought stress[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2026, 31(04):29-43.

DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2026.04.03

蒙古冰草 MADS-box 基因家族鉴定及其对干旱胁迫的响应

杜晓红¹ 聂虎帅¹ 马宇^{1,2} 房永雨³ 吕二锁² 翟永青¹
梅新艳¹ 赵彦⁴ 马艳红^{1*}

(1. 内蒙古农业大学 农学院, 呼和浩特 010019;

2. 内蒙古自治区农牧业科学院 作物科学研究所, 呼和浩特 010031;

3. 内蒙古自治区农牧业科学院 生物技术研究所以, 呼和浩特 010031;

4. 内蒙古农业大学 草业学院, 呼和浩特 010018)

摘要 为挖掘蒙古冰草 (*Agropyron mongolicum* Keng) 中与干旱胁迫响应相关的 *AmMADSs*, 以 25% (0.0417 mol/L) PEG 6 000 模拟干旱胁迫处理得到的蒙古冰草转录组测序数据 Unigenes 为对象, 筛选出 12 个 MADS-box 家族基因, 利用生物信息学方法对其理化性质、亚细胞定位、保守基序、系统进化树及蛋白质二、三级结构进行分析, 并结合 qRT-PCR 技术检测其在 25% (0.0417 mol/L) PEG 6 000 处理 0 (对照, CK)、1.0、3.0、5.0、7.0 d 和复水 1.0 d 后的 MADS-box 家族基因的表达模式。结果表明: 筛选出的 12 个蒙古冰草 MADS-box 转录因子, 蛋白质分子量在 7 263.38~31 349.53 u, 编码的氨基酸长度为 65~273 个, 蛋白质理论等电点 (pI) 在 5.43~11.16, 其中 3 个 MADS-box 转录因子属于酸性蛋白、9 个 MADS-box 转录因子属于碱性蛋白; 12 个蒙古冰草 MADS-box 基因编码蛋白质均定位于细胞核, 不含有跨膜结构域, 存在大量的磷酸化位点, 蛋白质二、三级结构以无规则卷曲和 α -螺旋为主。系统进化树分析发现, 蒙古冰草 *AmMADS26-1*、*AmMADS26-2*、*AmMADS29-2*、*AmMADS47* 和 *AmMADS55* 基因与水稻已知具有抗旱功能的 MADS-box 家族蛋白的同源关系较近。qRT-PCR 结果表明, 在模拟干旱处理 (25% PEG 6 000) 后, *AmMADS26-1*、*AmMADS26-2*、*AmMADS29-2* 和 *AmMADS47* 在干旱处理 1.0 d 后的表达水平较 0 d (CK) 增加 1.55~4.55 倍, 其中 *AmMADS26-1* 和 *AmMADS47* 的表达模式在干旱处理第 1—7 天虽呈下调趋势, 但其表达水平平均高于 CK 的表达水平; 而 *AmMADS55* 在干旱处理 3.0 和 5.0 d 后的表达水平分别比 CK 高 1.57 和 2.28 倍。综上, 基于对蒙古冰草 MADS-box 家族基因的生物信息学分析及表达模式鉴定, 筛选得到 5 个响应干旱胁迫的关键基因, 分别是 *AmMADS26-1*、*AmMADS26-2*、*AmMADS29-2*、*AmMADS47* 和 *AmMADS55*。

关键词 蒙古冰草; MADS-box; 生物信息学分析; 干旱胁迫

中图分类号 S184

文章编号 1007-4333(2026)04-0029-15

文献标志码 A

Identification of MADS-box gene family in *Agropyron mongolicum* Keng and its response to drought stress

DU Xiaohong¹, NIE Hushuai¹, MA Yu^{1,2}, FANG Yongyu³, LYU Ersuo², ZHAI Yongqing¹,
MEI Xinyan¹, ZHAO Yan⁴, MA Yanhong^{1*}

(1. College of Agronomy, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China;

2. Institute of Crops Science, Inner Mongolia Academy of Agricultural & Animal Husbandry Sciences,
Hohhot 010031, China;

收稿日期: 2025-05-14; 接受日期: 2025-06-30

基金项目: 国家自然科学基金 (32360338)

第一作者: 杜晓红 (ORCID: 0009-0005-6256-9379), 硕士研究生, E-mail: duxiaohong2024@126.com

通讯作者: 马艳红 (ORCID: 0000-0002-0581-4404), 教授, 主要从事作物遗传育种研究, E-mail: mayanhong80@126.com

3. Institute of Biotechnology Research, Inner Mongolia Academy of Agricultural & Animal Husbandry Sciences, Hohhot 010031, China;

4. College of Grassland Science, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China)

Abstract To identify drought-related *AmMADS*s in *Agropyron mongolicum* Keng, the unigenes obtained from transcriptome sequencing of *A. mongolicum* under 25% (0.041 7 mol/L) PEG 6 000-simulated drought stress was used as the research object. A total of twelve MADS-box family genes were screened. Bioinformatics methods were used to analyze their physicochemical properties, subcellular localization, conserved motifs, phylogenetic tree, and protein secondary and tertiary structures. Additionally, qRT-PCR technology was employed to examine the expression patterns of MADS-box family genes at 0(CK), 1.0, 3.0, 5.0, 7.0 d after 25% (0.0417 mol/L) PEG 6 000 treatment and 1.0 d after rehydration. The results show that: The protein molecular weights of the twelve selected MADS-box transcription factors from *A. mongolicum* ranges from 7 263.38 to 31 349.53 u, and the length of encoded amino acids ranges from 65 to 273. The theoretical isoelectric points (pI) of the proteins ranges from 5.43 to 11.16. Among which, three MADS-box transcription factors are acidic proteins and nine are basic proteins. The proteins encoded by all twelve *A. mongolicum* MADS-box genes are localized in the nucleus. They lack transmembrane domains, and contain numerous phosphorylation sites, and their secondary and tertiary structures are primarily composed of random coils and α -helices. Phylogenetic analysis revealed that the *A. mongolicum* genes, *AmMADS26-1*, *AmMADS26-2*, *AmMADS29-2*, *AmMADS47*, and *AmMADS55* are closely related to known drought-resistant MADS-box family proteins in rice. qRT-PCR results showed that after simulated drought treatment (25% PEG 6,000), the expression levels of *AmMADS26-1*, *AmMADS26-2*, *AmMADS29-2*, and *AmMADS47* increased by 1.55 to 4.55 times at 1.0 d of drought treatment compared to the CK. Among them, the expression patterns of *AmMADS26-1* and *AmMADS47* showed a downward trend from day 1 to 7 under drought treatment, but their expression levels were still higher than those of CK. In contrast, the expression level of *AmMADS55* was 1.57 and 2.28 times higher than that of CK after 3.0 and 5.0 d of drought treatment respectively. In summary, based on bioinformatics analysis and expression pattern identification of the MADS-box gene family in *A. mongolicum*, this study identified five key genes responsive to drought stress, namely *AmMADS26-1*, *AmMADS26-2*, *AmMADS29-2*, *AmMADS47*, and *AmMADS55*.

Keywords *Agropyron mongolicum* Keng; MADS-box; bioinformatics analysis; drought stress

蒙古冰草(*Agropyron mongolicum* Keng)又名沙芦草,是多年生二倍体禾本科牧草,其茎叶质地柔软、营养价值高,蛋白质含量可达干重的18.64%^[1-2]。此外,蒙古冰草还具有抗寒、抗旱、抗病虫害、耐盐碱等优良特点,其根系发达,分蘖能力强,具有重要的饲用价值、生态价值和育种价值^[3-4]。当前,气候变化对农业生态系统造成深远影响,干旱则是影响植物生长发育最重要的胁迫之一,会影响植物的渗透势,破坏细胞膜,严重影响农作物的产量^[5-6]。据不完全统计,我国干旱半干旱土地占全国土地面积的近1/2^[7],占耕地面积的51%^[8],培育耐旱作物是利用干旱、半干旱土地的有效方法之一^[9]。因此,鉴定蒙古冰草耐旱性相关基因并阐明其调控机制,对于培育优质牧草和禾本科作物种质具有重要意义。

近年来,随着分子生物学技术在牧草育种中的深入研究,许多国内外学者在蒙古冰草挖掘抗逆相关基因方面已取得了一系列进展^[10]。吴婧^[11]研究发现,过表达*AmNAC102-2*基因可使蒙古冰草的根系更加茂密,从而提高植株的抗旱性。在拟南芥中过表达*AmCOMT1*基因会通过调控木质素的合成途径来增强植株的抗旱性^[12]。赵彦等^[13]研究发现,从蒙古冰草中分离鉴定的*MwMYB4*基因,其表达量受干旱胁迫的强烈诱导。同样从蒙古冰草中分离得到的肌动蛋白基因*MwACT2*,具有高度的保守性,在非生物逆境胁迫下能够稳定表达^[14];除此之外,过表达*AmGDSL1*和*AmbHLH148*的转基因烟草植株的抗旱性优于野生型^[15-16]。综上,充分发挥蒙古冰草抗旱基因资源优势,可以为提高牧草和其他禾本科作物的耐旱性提供宝贵的遗传材料。

MADS-box 是一类古老且庞大的基因家族,广泛存在于植物、动物和真菌中^[17]。MADS-box 基因家族被分为 I 型和 II 型 2 个谱系^[18-19]。植物中 I 型主要分为 SPF-like、ARG80-like 和 M 型 3 类^[19],通常含有 1~2 个外显子,包含 1 个由 56~58 个氨基酸组成的保守 MADS 结构域(MEF2-like MADS-domain)和 1 个不保守的 C 端结构域(C-domain),且根据 M 区可分为 M α 、M β 、M γ 和 M δ 4 个亚群,主要参与植物生殖器官发育进程^[20]; II 型一般含有 6 个外显子和 7 个内含子,分为 MEF2 和 MIKC 型。MEF2 型基因主要存在于真菌和动物中,而 MIKC 型基因为植物特有。MIKC 型基因又分为 MIKCC 和 MIKC* 型,它们由 MADS 结构(MADS superfamily)、I 区(intervening)、K 区(keratin-like)和 C 端结构域(C-terminal)4 部分组成^[21-22]。高度保守的 MADS-box 结构域可以结合特异 DNA 序列,也可识别靶基因的 CArG-box 基序,在蛋白质二聚体和转录因子结合中发挥作用^[22-23]。相对保守的 I 区和 K 区结构域参与蛋白质-蛋白质相互作用和蛋白质复合体的形成^[24]。可变的 C 末端结构域在转录激活以及在三级和四级蛋白质复合体的形成中发挥作用^[24-25]。

MADS-box 家族基因在植物生长发育的各个方面都起到了关键作用,比如根和叶的生长^[19]、花分生组织的发育^[26]、果实成熟^[27]以及对植物非生物逆境胁迫的调控^[28]。在干旱胁迫响应方面,过表达 *OsMADS23* 的转基因水稻会通过激活 ABA 和脯氨酸的生物合成,增强对干旱和盐的抗性,而基因敲除则大幅降低水稻这些特性^[29];甘露醇诱导的 *OsMADS25* 基因可能参与水稻干旱胁迫响应^[30]; *OsMADS26* 被鉴定为水稻生物与非生物逆境胁迫响应的负调控因子^[31]。水稻中 MADS-box 转录因子(*OsMADS18*、22、26 和 27)在响应干旱胁迫时,基因的表达水平较 CK 上调 2 倍,3 个水稻 MADS-box 转录因子(*OsMADS2*、30 和 55)在干旱处理后,基因的表达水平较 CK 下调 2 倍多^[32]。在水稻中过表达 *AmMADS47* 基因会通过影响苯丙烷生物合成、谷胱甘肽代谢和光合作用天线蛋白中关键酶的合成显著减弱植株的抗旱性^[33]。在拟南芥中过表达 *AGL16* 导致 ABA 含量显著升高、叶片的气孔密度降低,负调控植株对干旱胁迫的响应^[34]。在番茄中过表达 *SlMBP9* 会显著降低 IAA 的合成和极性运

输,对侧根的发育产生负面影响^[35];过表达 *SlMBP22* 基因会显著提高植株的耐旱性,与干旱胁迫后的野生型相比,过表达植株的根系更加发达,且淀粉和可溶性糖的含量显著增加^[36]。异源过表达文冠果 *XsAGL22* 基因会显著增加杨树中 ABA 的含量,导致气孔开度变小,从而显著提高植株的耐旱性^[37]。目前,关于蒙古冰草 MADS-box 基因功能的研究鲜见报道。本研究基于蒙古冰草转录组测序数据,对含有 MADS-box 序列特征的基因进行筛选,通过生物信息学方法对筛选到的 12 个具有完整保守结构域的 MADS-box 家族基因的理化性质、保守基序、同源性,及在干旱处理下的基因表达模式进行分析,旨在筛选出与干旱相关的 *AmMADSs*, 以为培育优质抗旱牧草和禾本科作物种质提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料及处理

供试蒙古冰草种子采自于内蒙古农业大学牧草试验站种质资源圃(40.81° N, 111.72° E, 海拔 1 063 m)。挑选颗粒饱满的种子去除内外稃皮,清水冲洗 3.0 h 后置于超净工作台中进行消毒。将消毒好的种子置于铺有浸湿滤纸的培养皿中,黑暗条件下培养 2.0 d,之后移入水培盒中于 BIC-300 培养箱(上海博迅医疗生物仪器股份有限公司)中生长,温度设为 24±1 °C、光/暗周期设为 16/8 h。每周更换 1 次培养液(1/5 Hoagland's 营养液),待幼苗生长至三叶一心时,挑选生长状况一致的蒙古冰草作为试验材料。用含有 25% (0.0417 mol/L) PEG 6 000 的 1/5 Hoagland's 营养液进行模拟干旱处理,分别在持续胁迫处理 0(对照,CK)、1.0、3.0、5.0、7.0 d 以及复水 1.0 d 后进行取样(叶片),每个处理设置 3 次生物学重复,样品采集后立即液氮速冻,于 -80 °C 保存备用。

1.2 试验方法

1.2.1 蒙古冰草 MADS-box 基因鉴定及序列分析

基于已经报道的蒙古冰草转录组测序数据^[38],在 swissprot 中以“MADS-box”为关键词进行筛选,初步获得蒙古冰草 MADS-box 转录因子候选基因,用 PlantTFDB 在线软件(<http://planttfdb.gao-lab.org>)和 NCBI-CDD (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/cdd>)对上述蒙古冰草转录组测序数据 Unigenes

找出的30个MADS-box转录因子进行结构域预测,剔除不包含MADS-MEF2-like和MADS Superfamily结构域的序列,并根据基因是否含有K(K-box)结构域,将得到的MADS-box基因分为I型和II型2种类型^[19],共获得12个具有完整MADS-box结构域的基因,用BLAST(<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>)进行相似度对比。再利用ProtParam(<https://web.expasy.org/protparam/>)对12个蒙古冰草MADS-box氨基酸序列的蛋白质相对分子质量、等电点、不稳定系数等理化性质进行分析。利用ProtScale(<https://web.expasy.org/protscale/>)预测蛋白的亲/疏水性。

1.2.2 蒙古冰草MADS-box基因的亚细胞定位和跨膜结构分析

利用Cell-PLoc 2.0(<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/Cell-PLoc-2/>)和TMHMMSever 2.0(<https://services.healthtech.dtu.dk/service.php?TMHMM-2.0>)对12个蒙古冰草MADS-box转录因子进行亚细胞定位和跨膜区域预测。

1.2.3 蒙古冰草MADS-box基因的基序分析

对筛选出的12个蒙古冰草MADS-box转录因子通过DNAMAN 8.0软件进行多序列对比。利用MEME在线软件(<https://meme-suite.org/meme/tools/meme>)预测蒙古冰草MADS-box蛋白的保守基序(Motif),设置基序参数为5个,其余参数设置为默认值。通过Weblogo 3.0在线网站(<https://weblogo.threeplusone.com/>)对保守结构域各个氨基酸位点的保守性进行分析,并利用TBtools软件对系统进化树、motif和保守结构域进行数据可视化处理。

1.2.4 蒙古冰草MADS-box家族的磷酸化位点分析

利用NetPhos 3.1([https://services.healthtech.](https://services.healthtech.dtu.dk/service.php?NetPhos-3.1)

[dtu.dk/service.php?NetPhos-3.1](https://services.healthtech.dtu.dk/service.php?NetPhos-3.1))对筛选出的12个蒙古冰草MADS-box蛋白序列进行磷酸化位点分析。

1.2.5 蒙古冰草MADS-box家族二、三级结构预测

利用SOPMA(https://npsa.lyon.inserm.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=/NPSA/npsa_sopma.html)对蒙古冰草12个MADS-box蛋白质进行二级结构分析;之后利用ExPaSy的SWISS-MODE(<https://swissmodel.expasy.org/>)构建该家族12个蛋白的三级结构模型。

1.2.6 蒙古冰草MADS-box家族进化树构建

从国家水稻数据中心(<https://www.ricedata.cn/gene/>)以及NCBI(National Center for Biotechnology Information(nih.gov))数据库筛选并下载已知具有抗旱功能的11个水稻和6个拟南芥的MADS-box转录因子序列,利用MEGA X软件对12个蒙古冰草MADS-box蛋白与17个水稻和拟南芥的MADS-box蛋白构建系统进化树。最大似然法(maximum likelihood method),1 000次Bootstrap测试,其他参数设置均为默认值。之后用ITOL(<https://itol.embl.de/>)对进化树进行美化。

1.2.7 抗旱相关蒙古冰草MADS-box的qRT-PCR分析

用SnapGene 7.0.2软件对筛选出的蒙古冰草抗旱相关的*AmMADS26-1*、*AmMADS26-2*、*AmMADS29-2*、*AmMADS47*和*AmMADS55*基因进行特异性引物设计,以18S rRNA作为内参基因(表1),委托生工生物工程(上海)股份有限公司进行序列合成。用Trizol法提取蒙古冰草干旱处理0(CK)、1.0、3.0、5.0、7.0 d及复水1.0 d后的总RNA,用FastKing RT kit(with gDNase)试剂盒(北

表1 蒙古冰草抗旱相关MADS-box基因的qRT-PCR引物

Table 1 qRT-PCR primer of drought resistance related MADS-box genes of *A. mongolicum*

基因名称 Gene name	上游序列(5'→3') Upstream sequence	下游序列(5'→3') Downstream sequence
<i>AmMADS26-1</i>	CGCACACGGCAAGCTCTACG	TCCTGCTTTGGGTCCACTCTCTG
<i>AmMADS26-2</i>	GCGAATGGGCCTCCTGAAGAAG	TAAGCCTTGTCATGTTCCCCTTGG
<i>AmMADS29-2</i>	GCGTCGGCGTCGTCATCTTC	ACTGACTGTTGCTGGCGTTCTG
<i>AmMADS47</i>	GCAGGTCGCCGCTGATTAC	AGAGTGTAATCCGAGCCTGAGAG
<i>AmMADS55</i>	GGGAGAGGCGGGCGATACAG	CGGTGGAGGAGAAGACGACGAG
18S rRNA	CAATGGGAAGCAAGGCTGTAA	AACAATCCGAAGTGAAGCAATC

京天根生化科技有限公司)反转录为 cDNA,之后用 MonAmp SYBR Green qPCR Mix 试剂盒(北京天根生化科技有限公司)进行 qRT-PCR 试验,每个处理采用 3 个独立的生物学重复,3 次技术重复。反应体系为 MonAmp SYBR Green qPCR Mix 试剂 10 μL , cDNA 模板 1.5 μL , 上下游引物(10 $\mu\text{mol/L}$)各 0.4 μL , ddH₂O 7.7 μL 。反应程序为预变性 95 $^{\circ}\text{C}$ 30 s, 变性 95 $^{\circ}\text{C}$ 10 s, 退火 60 $^{\circ}\text{C}$ 10 s, 延伸 72 $^{\circ}\text{C}$ 30 s, 循环数为 45 次。

用 $2^{-\Delta\Delta\text{CT}}$ 法^[39]计算蒙古冰草抗旱相关 5 个基因的相对表达量,用 SPSS 26.0 软件进行数据处理与显著性分析,用 Origin 2024 软件进行绘图。

2 结果与分析

2.1 蒙古冰草 MADS-box 基因的筛选及理化性质分析

从蒙古冰草转录组测序数据组装的 41 793 个 Unigenes 中,筛选并获得 12 个具有完整保守结构域的 MADS-box 序列,其中 *AmMADS51*、*AmMADS55* 和 *AmAGL62* 基因属于 I 型,其余 9 个蒙古冰草 MADS-box 基因均属于 II 型(表 2)。通过 Blast 比对发现蒙古冰草 12 个 MADS-box 基因编码的氨基酸与其他已知物种的 MADS-box 基因序列相似度在 87.16% (*AmMADS56*)~96.83% (*AmMADS18*),其中 *AmMADS18*、*AmAGL62* 与野生二粒小麦(*Triticum dicoccoides*)亲缘关系最近,相似度为 91.95%~96.83%; *AmMADS26-2*、*AmMADS56* 与乌拉尔图小麦(*Triticum urartua*)亲缘关系最近,相似度为 87.16%~96.22%; 其余 8 个 MADS-box 家族基因均与小麦(*Triticum aestivum*)亲缘关系最近,相似度在 89.81%~96.22%。筛选出的 12 个蒙古冰草 MADS-box 转录因子基因编码的氨基酸长度为 65 (*AmMADS55*)~273 (*AmMADS15*)个,平均为 143 个氨基酸。12 个 MADS-box 的蛋白质 pI 也有差异, pI 在 5.43 (*AmMADS29-1*)~11.16 (*AmAGL62*),其中 3 个 MADS-box 基因的 pI<7.0,属于酸性蛋白; 9 个 MADS-box 基因的 pI>7.0,属于碱性蛋白。MADS-box 家族的蛋白质分子量也具有差异,蛋白质分子量在 7 263.38 (*AmMADS55*)~31 349.53 u (*AmMADS15*)。12 个 MADS-box 家族蛋白的不稳定系数在 37.21 (*AmMADS26-1*)~65.76 (*AmMADS55*),其中稳定蛋白 1 个(不稳定系数<40),

不稳定蛋白 11 个(不稳定系数>40);脂肪族指数范围在 60.23 (*AmAGL62*)~93.21 (*AmMADS26-1*)。MADS-box 蛋白总平均疏水指数(GRAVY)为 -0.897 (*AmMADS15*)~-0.188 (*AmMADS55*),其中亲水蛋白 6 个(GRAVY<-0.5)、占比 50.0%,两性蛋白 6 个(-0.5<GRAVY<0.5)、占比 50.0%。

2.2 蒙古冰草 MADS-box 蛋白的亚细胞定位及跨膜结构分析

对筛选出的 12 个蒙古冰草 MADS-box 蛋白进行亚细胞定位预测发现,12 个蛋白均只存在于细胞核中(表 2)。再对蒙古冰草 MADS-box 进行跨膜结构预测结果显示,该家族跨膜螺旋氨基酸残基数的期望值均<18,表明无跨膜螺旋或者无跨膜信号肽存在(表 2)。因此,12 个 MADS-box 转录因子均在细胞核中行使功能。

2.3 蒙古冰草 MADS-box 的基因保守基序分析

对蒙古冰草 12 个 MADS-box 家族基因进行序列比对发现,蒙古冰草 I 型 MADS-box 基因 *AmAGL62*、*AmMADS51* 和 *AmMADS55* 的氨基酸序列的相似度为 62.30%; II 型 MADS-box 基因 *AmMADS1*、*AmMADS15*、*AmMADS18*、*AmMADS26-1*、*AmMADS26-2*、*AmMADS29-1*、*AmMADS29-2*、*AmMADS47* 和 *AmMADS56* 的氨基酸序列的相似度为 67.96%(图 1)。

通过 WebLogo 获得的蒙古冰草 MADS-box 结构序列标签,位于 N 端的 MADS superfamily 和 MADS-MEF2-like 结构域分别由 31 和 33 个氨基酸组成,2 个 MADS 结构域存在高度保守的 Leu 20、Leu 28、Leu 1、Leu 10、Leu 17 和 Leu 21 氨基酸位点,且 K-box 结构域由 15 个氨基酸组成,其中氨基酸位点 Leu 48 和 Leu 52 均高度保守(图 2)。

蒙古冰草 MADS-box 蛋白家族具有 4 种保守的 motif,分别为 motif 1、motif 2、motif 3、motif 4(图 3),长度为 23~50 个氨基酸。通过 TBtools 软件对系统进化树、motif 和保守结构域进行可视化,发现蒙古冰草 MADS-box 转录因子家族有 3 种保守结构域,分别是 MADS-MEF2-like、MADS superfamily 和 K 结构域,其中有 10 个基因含有 MADS-MEF2-like(motif 1 和 motif 3)结构域,有 2 个基因含有 MADS superfamily(motif 1 和 motif 3)结构域,有 9 个基因含有 K-box(motif 2 和 motif 4)

表 2 蒙古冰草 MADS-box 蛋白质理化性质和亚细胞定位预测

Table 2 Subcellular localization and physicochemical properties of MADS-box proteins of *A. mongolicum*

基因 ID Gene ID	基因名 Gene name	类型 Type	BLAST 得分最高 基因 ID The highest score of gene ID by BLAST	相似度/% Identity	氨基酸数 目 Number of amino acids	分子量/u Molecular mass	pI
TRINITY_DN17464_c1_g1	AmMADS1	II	XM_044583911.1	94.92	227	26 267.72	7.65
TRINITY_DN16672_c1_g2	AmMADS15	II	XM_044476320.1	95.10	273	31 349.53	9.14
TRINITY_DN16672_c1_g1	AmMADS18	II	XM_037628336.1	96.83	267	30 122.82	8.51
TRINITY_DN12937_c0_g1	AmMADS26-1	II	XM_044583477.1	96.15	224	25 283.23	6.53
TRINITY_DN24364_c0_g1	AmMADS26-2	II	XM_048701654.1	96.22	231	26 770.26	9.17
TRINITY_DN22765_c1_g1	AmMADS29-1	II	XM_044586232.1	89.81	214	23 871.91	5.43
TRINITY_DN23615_c0_g8	AmMADS29-2	II	XM_044560527.1	93.70	214	24 369.93	9.23
TRINITY_DN16091_c0_g9	AmMADS47	II	XM_044515404.1	94.15	225	25 360.77	5.90
TRINITY_DN18352_c0_g1	AmMADS51	I	XM_044528155.1	89.81	142	15 872.68	7.82
TRINITY_DN22765_c0_g1	AmMADS55	I	XM_044577175.1	94.12	65	7 263.38	10.39
TRINITY_DN17310_c0_g2	AmMADS56	II	XM_044521108.1	87.16	213	23 929.44	8.90
TRINITY_DN22184_c0_g2	AmAGL62	I	XM_037562863.1	91.95	86	9 208.48	11.16

基因 ID Gene ID	脂肪族指数 Aliphatic index	不稳定系数 Instability index	总水平疏 水性 GRAVY	亚细胞定位 Subcellular localization	跨膜螺旋数目 Number of predicted TMHs	跨膜螺旋内的 氨基酸数量的 期望值 Exp number of AAs in TMHs
TRINITY_DN17464_c1_g1	76.92	50.53	−0.770	细胞核 Nucleus	0	0.472 8
TRINITY_DN16672_c1_g2	71.17	65.26	−0.897	细胞核 Nucleus	0	0.011 4
TRINITY_DN16672_c1_g1	84.38	61.73	−0.778	细胞核 Nucleus	0	0.004 1
TRINITY_DN12937_c0_g1	93.21	37.21	−0.279	细胞核 Nucleus	0	0.167 9
TRINITY_DN24364_c0_g1	87.36	51.58	−0.239	细胞核 Nucleus	0	7.249 1
TRINITY_DN22765_c1_g1	84.35	57.93	−0.489	细胞核 Nucleus	0	0.100 1
TRINITY_DN23615_c0_g8	87.48	53.86	−0.435	细胞核 Nucleus	0	16.676 1
TRINITY_DN16091_c0_g9	86.76	60.43	−0.588	细胞核 Nucleus	0	0.153 0
TRINITY_DN18352_c0_g1	77.75	52.63	−0.715	细胞核 Nucleus	0	0.213 8
TRINITY_DN22765_c0_g1	84.15	65.76	−0.188	细胞核 Nucleus	0	0.336 8
TRINITY_DN17310_c0_g2	87.46	63.65	−0.549	细胞核 Nucleus	0	0.447 3
TRINITY_DN22184_c0_g2	60.23	57.65	−0.314	细胞核 Nucleus	0	3.625 5

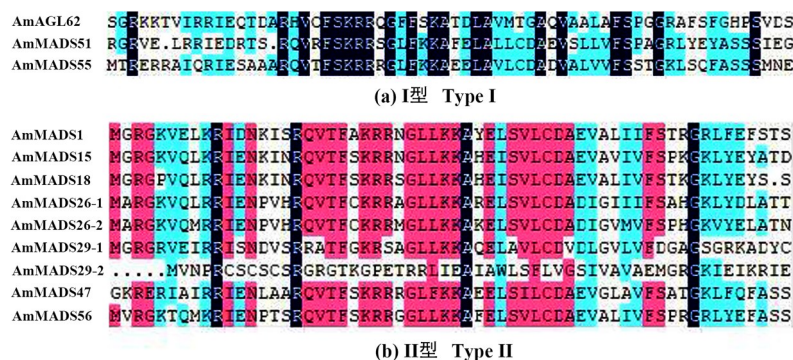


图 1 蒙古冰草 MADS-box 结构域的氨基酸对比

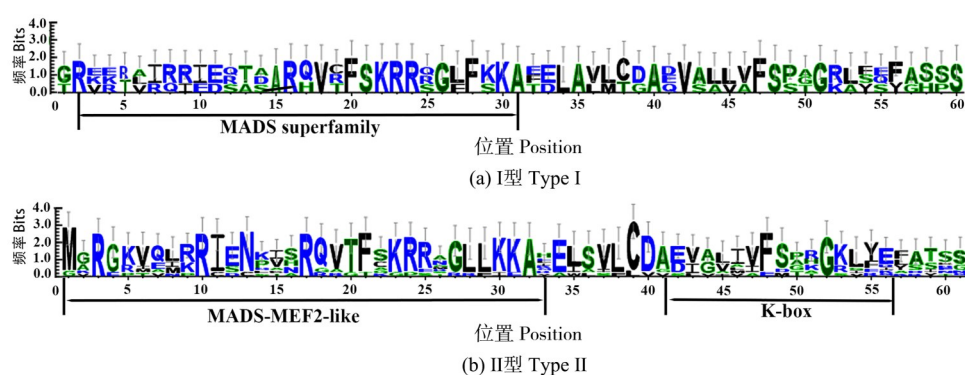
Fig. 1 Amino acid alignment of MADS-box domain in *A. mongolicum*

图 2 蒙古冰草 MADS-box 结构域的 Weblogo

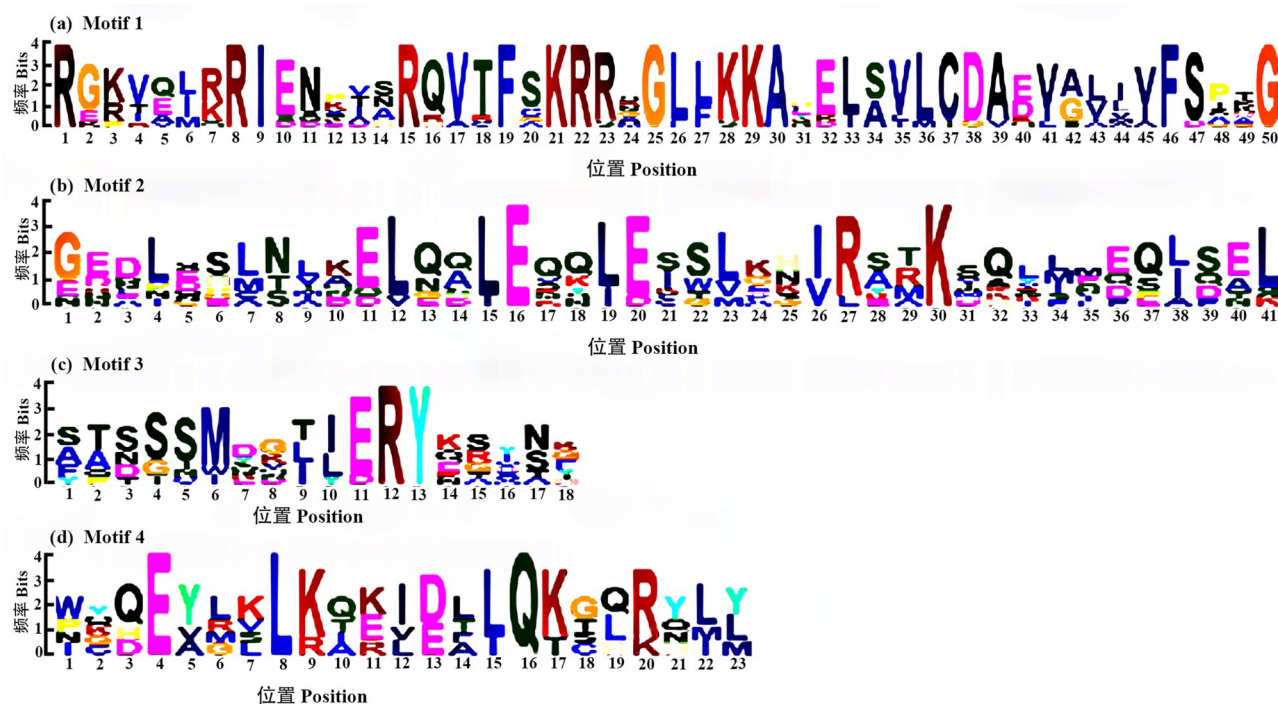
Fig. 2 Weblogo of MADS-box domains in *A. mongolicum*

图 3 蒙古冰草 MADS-box 转录因子的保守基序

Fig. 3 The conserved motif of MADS-box transcription in *A. mongolicum*

结构域,此外 motif 1 是蒙古冰草这 12 个 MADS-box 家族基因所共有的,推测 motif 1 为蒙古冰草 MADS-box 家族中保守基序(图 4)。

2.4 蒙古冰草 MADS-box 家族的磷酸化位点分析

由图 5 可知,蒙古冰草 12 个 MADS-box 家族基因的磷酸化位点主要集中在丝氨酸(Ser)、苏氨酸(The)和酪氨酸(Tyr)3 类氨基酸残基上。蒙古冰草 MADS-box 家族中磷酸化位点广泛分布在整条多肽链上,磷酸化位点总数最多的是 *AmMADS18* 基因,有 33 个;最少的是 *AmAGL62*,仅含有 7 个,其中丝氨酸磷酸化位点数最多,排名前三的是 *AmMADS18* (24 个)、*AmMADS47* (22 个) 和 *AmMADS15* (21 个),而 *AmMADS18* 和 *AmAGL62*

中不包含酪氨酸磷酸化位点,这些磷酸化位点主要与 PKC、PKA、MAPK、CKI、CKII 和 cdc2 激酶有关。

2.5 蒙古冰草 MADS-box 家族二、三级结构预测

由图 6 可知,12 个蒙古冰草 MADS-box 家族基因的二级结构主要是由 24.42% (*AmAGL62*)~62.15% (*AmMADS29-1*) α -螺旋、28.50% (*AmMADS29-1*)~51.16% (*AmAGL62*) 无规则卷曲和 6.96% (*AmMADS15*)~27.69% (*AmAGL62*) 延伸所构成(表 3), α -螺旋和无规则卷曲为该蛋白二级结构的主要组成元件,它们间隔排列,构成稳定的二级结构,进一步盘绕折叠形成三级结构。蛋白质三级结构与二级结构相吻合,都能够不同程度地匹配到 MADS-box 家族(图 7)。

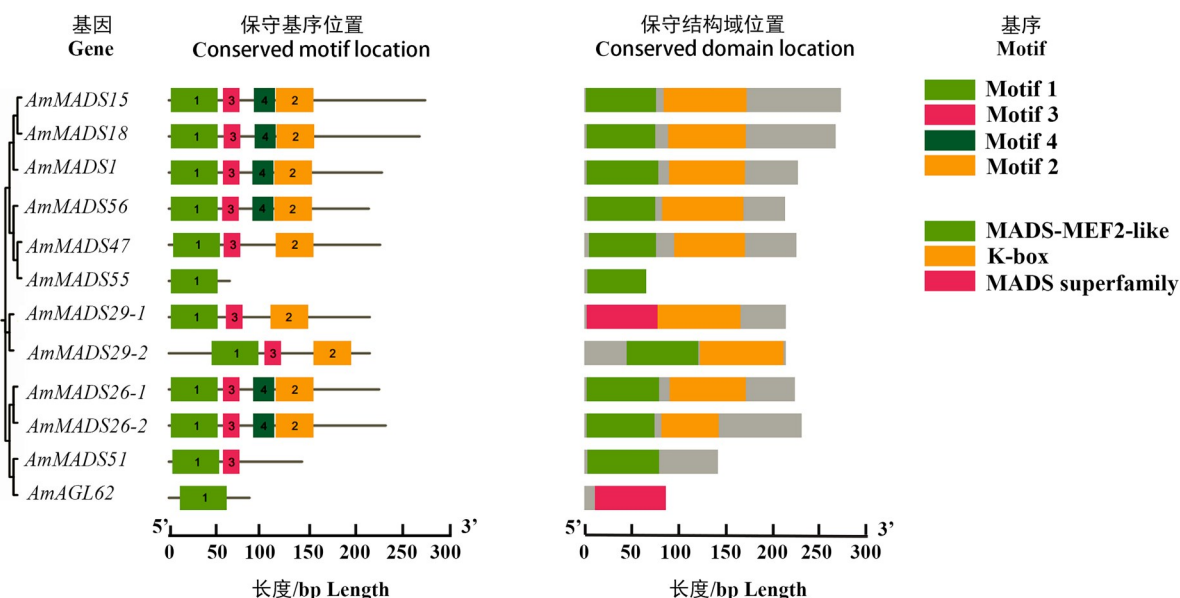


图 4 蒙古冰草 MADS-box 保守基序及结构域

Fig. 4 The MADS-box conserved motif and domain of *A. mongolicum*

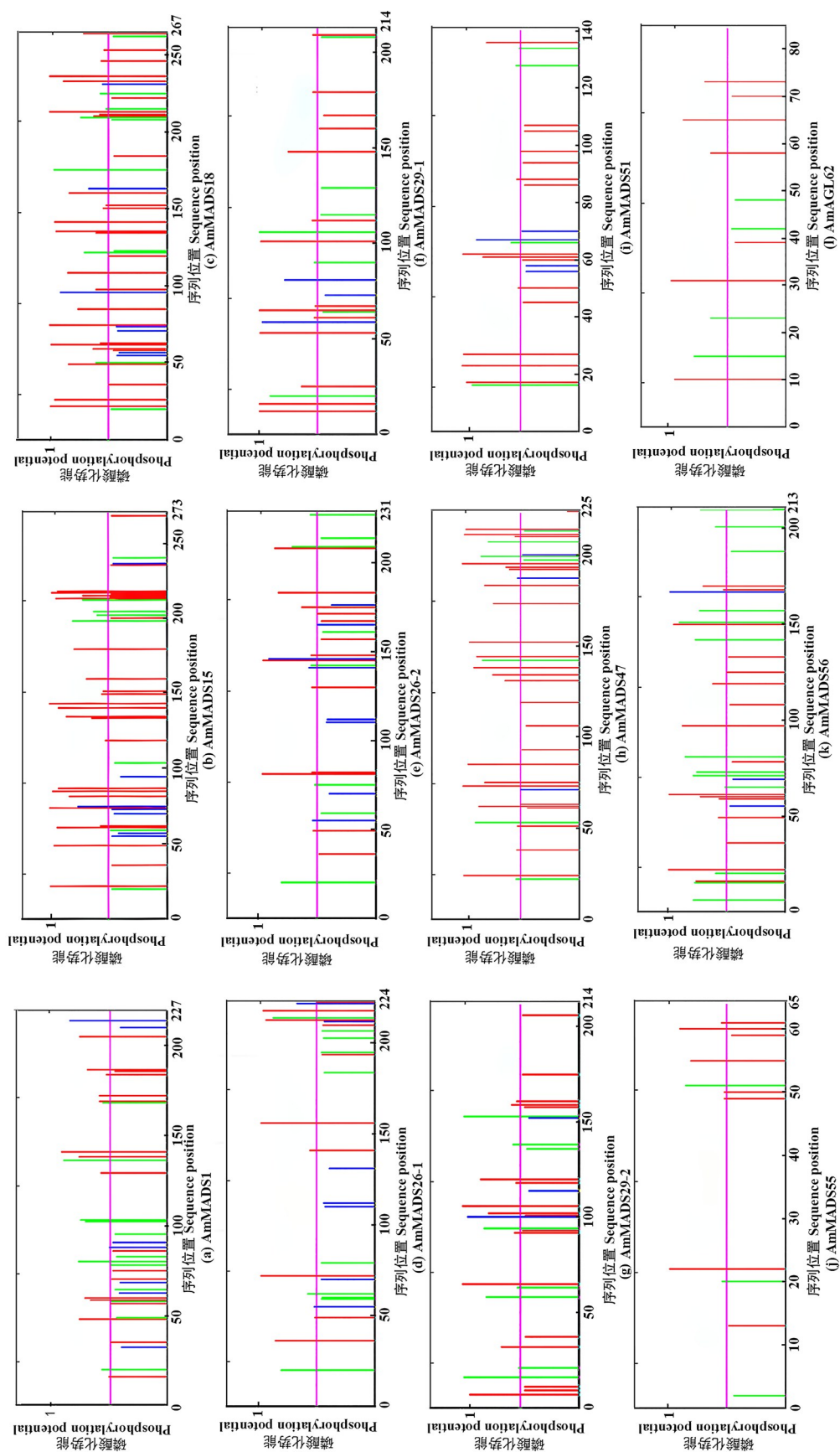
2.6 蒙古冰草 MADS-box 家族进化树构建

由图 8 可知,29 个 MADS-box 蛋白被分为 6 个亚族,同一亚族内同源关系较近,其中第 I 和第 II 亚族中并没有包含蒙古冰草 MADS-box 家族基因。蒙古冰草 *AmMADS29-1* 单独存在于第 III 亚族中;*AmMADS29-2* 和 *OsMADS27* 同处于第 IV 亚族,同源关系较近;*AmMADS15*、*AmMADS18*、*AmMADS1*、*AmMADS26-1* 和 *AmMADS26-2* 同处于第 V 亚族,其中 *AmMADS26-1*、*AmMADS26-2* 与水稻 *OsMADS26* 的同源关系较近;*AmMADS55*、*AmMADS47*、*AmAGL62*、*AmMADS51* 和 *AmMADS56*

同处于第 VI 亚族,其中 *AmMADS47*、*AmMADS55* 与水稻 *OsMADS22*、*OsMADS47* 的同源关系较近,推测蒙古冰草 *AmMADS26-1*、*AmMADS26-2*、*AmMADS29-2*、*AmMADS47* 和 *AmMADS55* 与响应干旱胁迫有关。

2.7 抗旱相关蒙古冰草 MADS-box 的 qRT-PCR 分析

由图 9 可知,5 个基因在干旱胁迫处理下的表达量相较于干旱处理 0 d 时(CK)的表达量均存在显著差异 ($P < 0.05$),且 qRT-PCR 结果与 RNA-seq 结果基本一致。干旱处理 1.0 d 后,*AmMADS26-1*、*AmMADS29-2* 和 *AmMADS47* 的表达丰度相较于

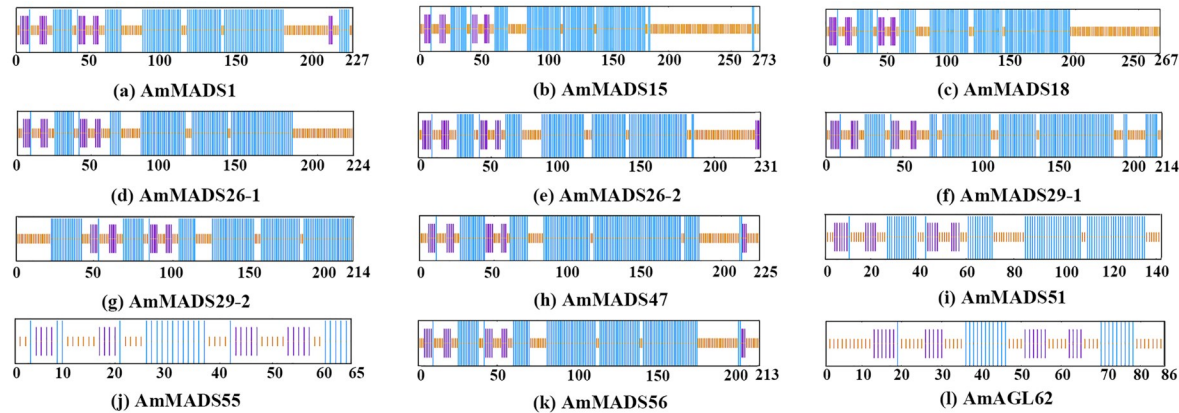


粉色横线表示阈值; 红线、绿线和蓝线分别代表潜在的丝氨酸、苏氨酸和酪氨酸磷酸化位点。

The pink horizontal line indicates the threshold. The red, green and blue lines represent potential serine, threonine and tyrosine phosphorylation sites.

图 5 蒙古冰草 MADS-box 家族氨基酸磷酸化预测

Fig. 5 Prediction of amino acid phosphorylation in the MADS-box family of *A. mongolicum*



蓝色代表 α -螺旋;紫色代表延伸;棕色代表无规则卷曲折叠。下同。
Blue represents alpha helix. Purple represents extension. Brown represents irregular curl. The same below.

图6 蒙古冰草MADS-box家族的二级结构

Fig. 6 The secondary structure of MADS-box family in *A. mongolicum*

表3 蒙古冰草12个MADS-box转录因子的二级结构组成

Table 3 Secondary structure constitution of 12 <i>A. mongolicum</i> MADS-box transcription factors								%
基因名称 Gene name	α 螺旋 Alpha helix	延伸 Extended strand	无规则卷曲 Random coil	基因名称 Gene name	α 螺旋 Alpha helix	延伸 Extended strand	无规则卷曲 Random coil	
<i>AmMADS1</i>	53.74	10.13	36.12	<i>AmMADS29-2</i>	60.28	8.88	30.84	
<i>AmMADS15</i>	44.32	6.96	48.72	<i>AmMADS47</i>	58.22	9.78	32.00	
<i>AmMADS18</i>	50.19	7.49	42.32	<i>AmMADS51</i>	53.52	14.08	32.39	
<i>AmMADS26-1</i>	52.23	8.48	39.29	<i>AmMADS55</i>	33.85	27.69	38.46	
<i>AmMADS26-2</i>	51.08	9.96	38.96	<i>AmMADS55</i>	55.40	10.33	34.27	
<i>AmMADS29-1</i>	62.15	9.35	28.50	<i>AmAGL62</i>	24.42	24.42	51.16	

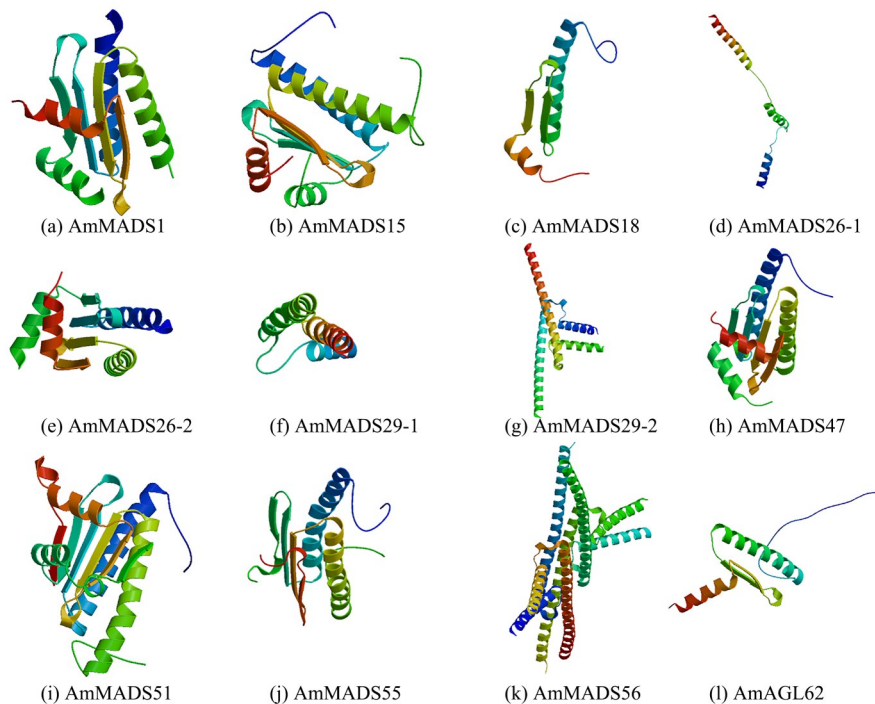
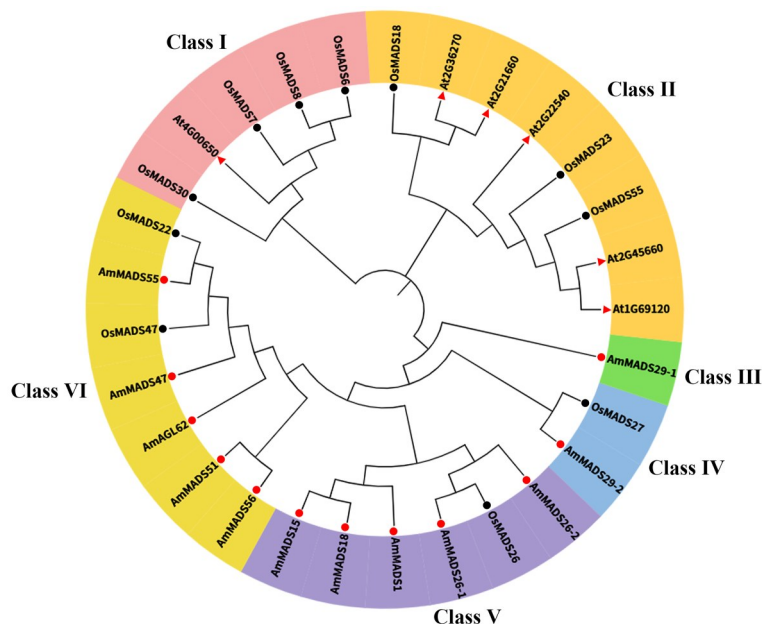


图7 蒙古冰草MADS-box家族的三级结构

Fig. 7 Predict the tertiary structure of MADS-box family involved in *A. mongolicum*



Am、At 和 Os 分别代表蒙古冰草、拟南芥和水稻。

Am, At and Os represent *A. mongolicum*, *Arabidopsis thaliana*, and *Oryza sativa*, respectively.

图 8 蒙古冰草 MADS-box 基因家族的系统发育树

Fig. 8 Phylogenetic tree of MADS-box gene family in *A. mongolicum*

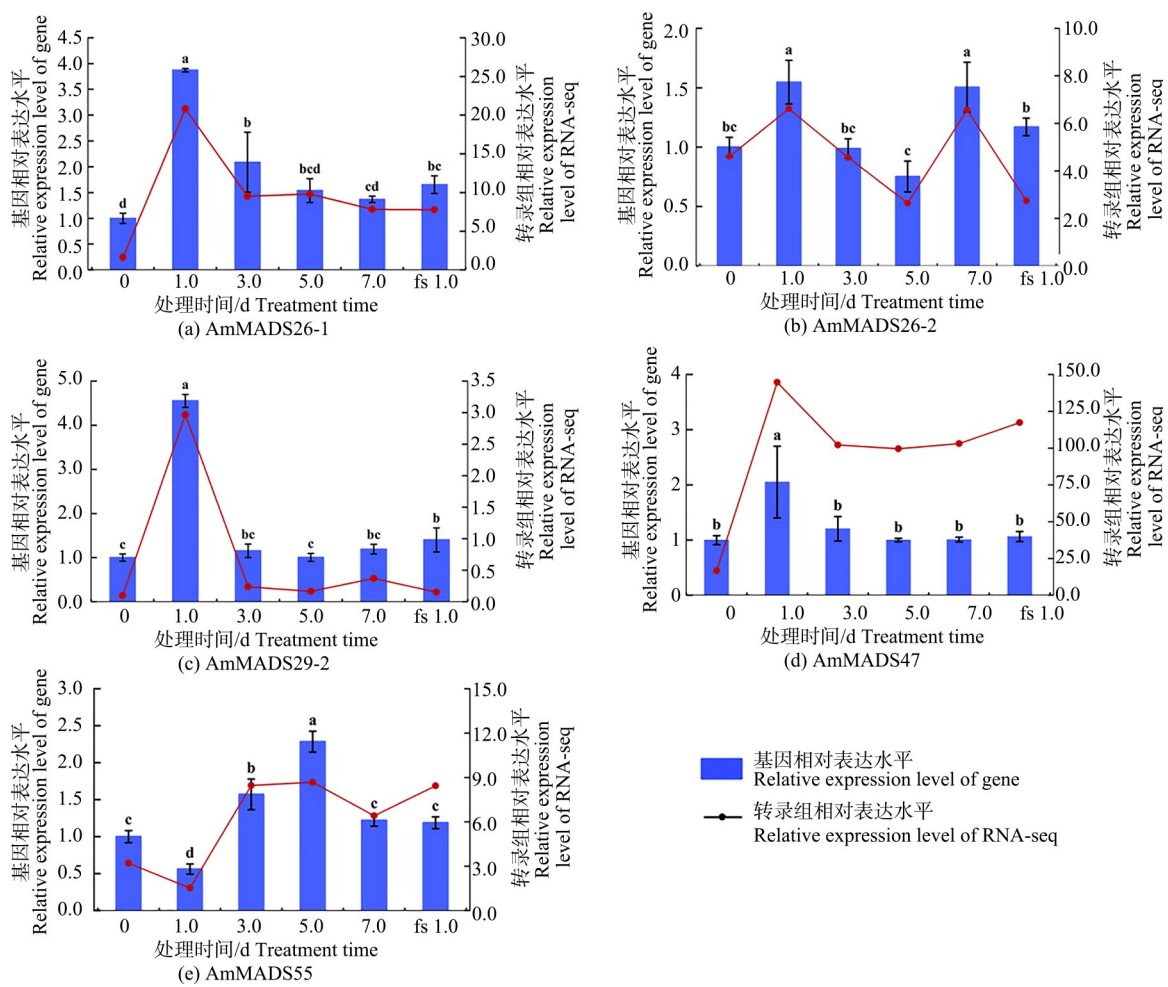
干旱处理 0 d 时分别升高 2.87、3.55 和 1.05 倍,其中, *AmMADS26-1* 和 *AmMADS47* 的表达模式在模拟干旱处理第 1—7 天呈持续下降趋势,而 *AmMADS29-2* 基因的表达模式在处理第 1—5 天持续下降,在 7.0 d 后有所升高; *AmMADS26-2* 在干旱处理 1.0 和 7.0 d 的表达水平显著高于干旱处理 0 d (CK) 的表达水平 ($P < 0.05$), 表达丰度分别是 CK 的 1.54 和 1.50 倍; *AmMADS26-1*、*AmMADS26-2* 和 *AmMADS29-2* 复水后的表达水平相对于胁迫 7.0 d 略有增加,相较于 CK 的表达水平也有显著提升; *AmMADS55* 在干旱 1.0 d 的表达水平显著低于 CK ($P < 0.05$), 随干旱处理时间的延长,其表达水平逐渐升高,复水后表达水平降低,但仍高于 CK。综上,模拟干旱条件均可诱导 *AmMADSs* 的表达,且不同 *AmMADS* 基因的表达模式不相同。

3 讨论

MADS-box 家族在植物生长发育的各个方面都起到了关键的作用^[40], 大量研究表明 MADS-box 家族基因在水稻^[41-42]、拟南芥^[43]、小麦^[44]、大豆^[45] 的非生物逆境胁迫响应中起到调控作用。本研究基于蒙古冰草转录组测序 Unigenes 数据中筛选并获得 12 条与抗旱相关且具有完整保守结构域的

MADS-box 序列。理化性质分析表明,蒙古冰草 12 个 MADS-box 家族蛋白均定位于细胞核,无跨膜结构,这与紫玉兰 (*Yulania liliiflora*)^[46]、广寄生 (*Taxillus chinensis*)^[47]、沙棘 (*Hippophae hamnoides* Linn)^[48] 和蓖麻 (*Ricinus communis* L.)^[49] 中 MADS-box 蛋白的亚细胞定位结果一致。保守结构域承载着基因的重要遗传信息,对发挥特定调控功能具有重要意义。对蒙古冰草 MADS-box 家族基因进行保守基序分析发现,该家族基因具有高度保守的 MADS 结构域和中度保守的 K-box 结构域,与其他植物编码的保守结构域相同^[23-25]。MADS-domain 的 N 端的一半是 DNA 结合特异性的主要决定因素,而 C 端的一半是二聚化所必需的,这种组织通过不同 MADS-box 蛋白之间的异二聚化,在数量有限的基因中形成许多不同 DNA 结合特异性的蛋白质^[50],该结构域在靶基因的调节中起关键作用。磷酸化位点预测表明这 12 个蒙古冰草 MADS-box 家族基因均含有丝氨酸和苏氨酸,部分含有酪氨酸,这些磷酸化位点广泛分布于整条多肽链上,这与董晓蕊等^[47] 的研究结果类似。今后,应结合保守结构域及磷酸化位点的功能进行进一步验证,从而深入理解其在基因表达调控中的作用机制。

MADS-box 转录因子在植物生长发育和抵御



fs 1.0, 1.0 d after rewating following simulated drought treatment. Different lowercase letters indicate significant differences at 0.05 level.

图9 模拟干旱胁迫下蒙古冰草抗旱相关的MADS-box基因相对表达量

Fig. 9 Relative expression of drought resistance related MADS-box genes in *A. mongolicum* under simulated drought stress

逆境胁迫中发挥着不同的作用。玉米^[51]、龙胆草^[52]和猕猴桃^[53]等基因启动子区域中含有大量逆境胁迫响应相关的顺式作用元件,包括MBS、ARE、WUN-motif和TC-rich repeats等,这些元件在植物遭受非生物逆境胁迫的过程中发挥着一定的作用。Chen等^[54]研究发现黄瓜CsAGL16基因通过调控ABA代谢通路上的CsCYP707A4基因的表达,进而影响ABA分解代谢,使气孔关闭,从而增强植株对干旱的耐受性。水稻OsMADS26基因表达下调使植株叶片的相对含水量(RWC)升高,叶绿素含量降低趋势变缓,从而表现出更强的抗旱能力^[31]。本研究中,将蒙古冰草12个MADS-box家族基因与已知具有抗旱功能的11个水稻和6个拟南芥家族基因构建系统进化树,发现29个MADS-box蛋白

被分为6个亚族,水稻OsMADS22、OsMADS26、OsMADS27和OsMADS47与蒙古冰草MADS-box基因具有较高的同源性,推测蒙古冰草AmMADS26-1、AmMADS26-2、AmMADS29-2、AmMADS47和AmMADS55可能响应干旱胁迫,且这5个蒙古冰草MADS-box蛋白质的二、三级结构主要由 α -螺旋和无规则卷曲组成,这与付学森等^[55]在对灰毡毛忍冬中的研究结果一致。

刘泓畅等^[51]通过qRT-PCR分析结果表明,干旱胁迫下玉米MADS-box家族中的Zm00001eb411130基因的相对表达量相较于未受胁迫的对照上调2.43倍,Zm00001eb2794400基因的相对表达量上调2.47倍。Arora等^[32]发现,在干旱胁迫下,水稻OsMADS2、OsMADS30和

OsMADS55 基因的表达水平较未干旱处理前下调 2 倍以上。本研究 qRT-PCR 分析结果显示, 5 个 MADS-box 家族基因在模拟干旱处理后的不同时间的表达水平存在显著差异 ($P < 0.05$), *AmMADS26-1*、*AmMADS29-2* 和 *AmMADS47* 的表达模式均呈现先上调后下调趋势, 且在干旱处理 1.0 d 后的表达量达到峰值, 显著高于干旱 0 d (CK) 的表达量, 其中 *AmMADS26-1* 在干旱处理 1.0 d 后的表达量相较于 CK 升高 2.87 倍, 与 Aroro 等^[32]的研究结论一致。今后应就 *AmMADS26-1*、*AmMADS26-2*、*AmMADS29-2*、*AmMADS47* 和 *AmMADS55* 调控蒙古冰草对干旱胁迫的应答方面继续深入研究, 明确其调控机制。

4 结 论

对蒙古冰草 12 个具有完整保守 MADS-box 结构域家族基因的理化性质、保守基序、同源性及蛋白质结构进行分析发现, 其蛋白质二、三级结构主要以 α -螺旋和无规则卷曲为主, 同时与已知具有抗旱功能的水稻 (*Oryza sativa* L.) MADS-box 同源关系较近。在 25% (0.041 7 mol/L) PEG 6 000 模拟干旱处理后, *AmMADS26-1*、*AmMADS26-2*、*AmMADS29-2*、*AmMADS47* 和 *AmMADS55* 表达水平显著变化, 推测为蒙古冰草响应干旱胁迫的关键基因。

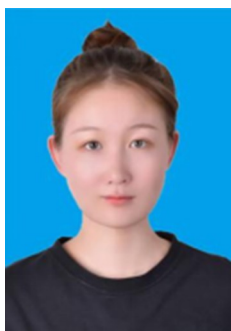
参考文献 References

- [1] 刘梦鸽, 史佳梅, 许冬梅, 王星, 刘万龙, 田小龙. 异质生境条件下荒漠草原蒙古冰草生理生态特征的研究[J]. 草原与草坪, 2023, 43(6): 94-100
- [2] Liu M G, Shi J M, Xu D M, Wang X, Liu W L, Tian X L. Physiological and ecological characteristics of *Agropyron mongolicum* in desert steppe under heterogeneous habitats[J]. *Grassland and Turf*, 2023, 43(6): 94-100 (in Chinese)
- [3] Du J C, Li X Q, Li T T, Yu D Y, Han B. Genome-wide transcriptome profiling provides overwintering mechanism of *Agropyron mongolicum*[J/OL]. *BMC Plant Biology*, (2017-08-10). DOI: doi.org/10.1186/s12870-017-1086-3
- [4] 马媛, 许冬梅, 李永康, 撒春宁, 常怡然, 康如龙. 混播对蒙古冰草构件分配及表型性状的影响[J]. 浙江农业科学, 2025, 66(6): 1404-1411
- [5] Ma Y, Xu D M, Li Y K, Sa C N, Chang Y R, Kang R L. Effect of mixed sowing on component allocation and phenotypic traits of *Agropyron mongolicum*[J]. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2025, 66(6): 1404-1411 (in Chinese)
- [6] 樊璐, 唐俊, 马琳, 张志鹏, 蒋庆雪, 李俄仁措, 马巧玲, 王学敏, 赵威. 基于转录组测序筛选蒙古冰草抗旱相关基因[J]. 草地学报, 2024, 32(11): 3344-3357
- [7] Fan L, Tang J, Ma L, Zhang Z P, Jiang Q X, Li E R C, Ma Q L, Wang X M, Zhao W. Screening genes related to drought resistance in *Agropyron mongolicum* Keng based on transcriptome[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2024, 32(11): 3344-3357 (in Chinese)
- [8] Yang X Y, Lu M Q, Wang Y F, Wang Y R, Liu Z J, Chen S. Response mechanism of plants to drought stress[J/OL]. *Horticulturae*, (2021-02-20). DOI: doi.org/10.3390/horticulturae7030050
- [9] Haghighpanah M, Hashemipetroudi S, Arzani A, Araniti F. Drought tolerance in plants: Physiological and molecular responses[J]. *Plants*, (2024-10-23). DOI: doi.org/10.3390/plants13212962
- [10] 陈露, 宋旭红, 王凯, 徐梦璐, 田青松, 韩冰. 雀麦种子萌发期抗旱性评价[J]. 内蒙古农业科技, 2010, 38(6): 35-37
- [11] Chen L, Song X H, Wang K, Xu M L, Tian Q S, Han B. Drought resistance of bromegrass at germination stage[J]. *Inner Mongolia Agricultural Science and Technology*, 2010, 38(6): 35-37 (in Chinese)
- [12] O'Hara S L. Irrigation and land degradation: Implications for agriculture in Turkmenistan, Central Asia[J]. *Journal of Arid Environments*, 1997, 37(1): 165-179
- [13] Gupta A, Rico-Medina A, Caño-Delgado A I. The physiology of plant responses to drought[J/OL]. *Science*, (2020-04-17). DOI: doi.org/10.1126/science.aaz7614
- [14] 王晶. 外源褪黑素调控沙芦草抗旱的生理与多组学分析及 *AmASMT2* 基因功能研究[D]. 银川: 宁夏大学, 2025
- [15] Wang J. Physiological and multi-omics analysis of exogenous melatonin regulating drought resistance of *Agropyron mongolicum* and functional study of *AmASMT2* gene[D]. Yinchuan: Ningxia University, 2025 (in Chinese)
- [16] 吴婧. 蒙古冰草 *AmNAC100* 和 *AmNAC102-2* 基因克隆及功能分析[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2024
- [17] Wu J. Cloning and functional analysis of *Agropyron mongolicum* *AmNAC100* and *AmNAC102-2* genes [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2024 (in Chinese)
- [18] 杜锦瑜, 孙震, 苏彦龙, 王贺萍, 刘亚玲, 吴振映, 何峰, 赵彦, 付春祥. 蒙古冰草咖啡酸氧甲基转移酶基因 *AmCOMT1* 的鉴定及功能分析[J]. 植物学报, 2024, 59(3): 383-396
- [19] Du J Y, Sun Z, Su Y L, Wang H P, Liu Y L, Wu Z Y, He F, Zhao Y, Fu C X. Identification and functional analysis of an *Agropyron mongolicum* caffeic acid 3-O-methyltransferase gene *AmCOMT1*[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2024, 59(3): 383-396 (in Chinese)
- [20] 赵彦, 韩慧杰, 张锐, 童新梅, 高翠萍. 蒙古冰草 *MwMYB4* 基因功能鉴定[J]. 西北植物学报, 2020, 40(4): 565-571
- [21] Zhao Y, Han H J, Zhang R, Tong X M, Gao C P. Functional identification of *MwMYB4* gene from *Agropyron mongolicum* Keng[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, 40(4): 565-571 (in Chinese)
- [22] 敖特根白音, 高立杰, 张树华, 云锦凤, 郎明林, 杨学举. 蒙古冰草肌动蛋白基因 (*MwACT2*) 克隆与表达分析[J]. 草地学报, 2016, 24(1): 129-136
- [23] Ao T G B Y, Gao L J, Zhang S H, Yun J F, Lang M L, Yang X J. Cloning and expression analysis of actin (*MwACT2*) in *Agropyron mongolicum* Keng [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2016, 24(1): 129-136 (in Chinese)
- [24] Yan X X, Wu X J, Sun F C, Nie H S, Du X H, Li X L, Fang Y Y, Zhai Y Q, Zhao Y, Fan B B, Ma Y H. Cloning and functional study of *AmGDSL1* in *Agropyron mongolicum* [J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, (2024-08-30). DOI: doi.org/10.3390/ijms25179467
- [25] 张学峰. 蒙古冰草 *AmbHLH148* 基因参与干旱胁迫响应的功能研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2023
- [26] Zhang X F. Functional study of *AmbHLH148* gene in response to drought stress in *Agropyron Mongolicum* [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2023 (in Chinese)
- [27] Han J P, Wan J N, Guan Z L, Xu H, Wang Q F, Wan T. The origin, evolution, and diversification of MADS-box transcription factors in green

- plants[J/OL]. *Plant Communications*, (2025-09-08). DOI: doi. org/10.1016/j.xplc.2025.101462
- [18] Wang Y S, Zhang J L, Hu Z L, Guo X H, Tian S B, Chen G P. Genome-wide analysis of the MADS-box transcription factor family in *Solanum lycopersicum*[J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, (2019-06-13). DOI: doi. org/10.3390/ijms20122961
- [19] Alvarez-Buylla E R, Liljegren S J, Pelaz S, Gold S E, Burgeff C, Ditta G S, Vergara-Silva F, Yanofsky M F. MADS-box gene evolution beyond flowers: Expression in pollen, endosperm, guard cells, roots and trichomes[J]. *The Plant Journal*, 2000, 24(4): 457-466
- [20] Theissen G, Kim J T, Saedler H. Classification and phylogeny of the MADS-box multigene family suggest defined roles of MADS-box gene subfamilies in the morphological evolution of eukaryotes[J]. *Journal of Molecular Evolution*, 1996, 43(5): 484-516
- [21] Ma H, Yanofsky M F, Meyerowitz E M. *AGLI-AGL6*, an *Arabidopsis* gene family with similarity to floral homeotic and transcription factor genes[J]. *Genes and Development*, 1991, 5(3): 484-495
- [22] Henschel K, Kofuji R, Hasebe M, Saedler H, Münster T, Theissen G. Two ancient classes of MIKC-type MADS-box genes are present in the moss *Physcomitrella patens*[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2002, 19(6): 801-814
- [23] Tilly J J, Allen D W, Jack T. The CARG boxes in the promoter of the *Arabidopsis* floral organ identity gene *APETALA3* mediate diverse regulatory effects[J]. *Development*, 1998, 125(9): 1647-1657
- [24] Riechmann J L, Meyerowitz E M. MADS domain proteins in plant development[J]. *Biological Chemistry*, 1997, 378(10): 1079-1101
- [25] Honma T, Goto K. Complexes of MADS-box proteins are sufficient to convert leaves into floral organs[J]. *Nature*, 2001, 409(6819): 525-529
- [26] Schilling S, Pan S R, Kennedy A, Melzer R. MADS-box genes and crop domestication: The jack of all traits[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(7): 1447-1469
- [27] Vrebalov J, Ruezinsky D, Padmanabhan V, White R, Medrano D, Drake R, Schuch W, Giovannoni J. A MADS-box gene necessary for fruit ripening at the tomato ripening-inhibitor (*rin*) locus[J]. *Science*, 2002, 296(5566): 343-346
- [28] Ma J, Yang Y J, Luo W, Yang C C, Ding P Y, Liu Y X, Qiao L Y, Chang Z J, Geng H W, Wang P H, Jiang Q T, Wang J R, Chen G Y, Wei Y M, Zheng Y L, Lan X J. Genome-wide identification and analysis of the MADS-box gene family in bread wheat (*Triticum aestivum* L)[J/OL]. *PLoS One*, (2017-07-25). DOI: doi. org/10.1371/journal.pone.0181443
- [29] Li X X, Yu B, Wu B, Min Q, Zeng R F, Xie Z Z, Huang J L. *OsMADS23* phosphorylated by *SAPK9* confers drought and salt tolerance by regulating ABA biosynthesis in rice[J/OL]. *PLoS Genetics*, (2021-08-03). DOI: doi. org/10.1371/journal.pgen.1009699
- [30] Puig J, Meynard D, Khong G N, Pauluzzi G, Guiderdoni E, Gantet P. Analysis of the expression of the *AGL17-like* clade of MADS-box transcription factors in rice[J]. *Gene Expression Patterns*, 2013, 13(5-6): 160-170
- [31] Khong G N, Pati P K, Richaud F, Parizot B, Bidzinski P, Mai C D, Bès M, Bourrié I, Meynard D, Beeckman T, Selvaraj M G, Manabu I, Genga A M, Brugidou C, Do V N, Guiderdoni E, Morel J B, Gantet P. *OsMADS26* negatively regulates resistance to pathogens and drought tolerance in rice[J]. *Plant Physiology*, 2015, 169(4): 2935-2949
- [32] Arora R, Agarwal P, Ray S, Singh A K, Singh V P, Tyagi A K, Kapoor S. MADS-box gene family in rice: genome-wide identification, organization and expression profiling during reproductive development and stress[J/OL]. *BMC Genomics*, 2007, 8(242): 1471-2164
- [33] Fan B B, Nie H S, Li X L, Ma Y, Lv E S, Wu J, Yan X X, Zhai Y Q, Zhao Y, Liu J, Du X H, Ma Y H. *AmMADS47* of *Agropyron mongolicum* negatively regulates drought tolerance in rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, (2025-05-01). DOI: doi. org/10.3389/fpls.2025.1514134
- [34] Zhao P X, Miao Z Q, Zhang J, Chen S Y, Liu Q Q, Xiang C B. *Arabidopsis* MADS-box factor *AGL16* negatively regulates drought resistance via stomatal density and stomatal movement[J]. *The Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(19): 6092-6106
- [35] Li A Z, Chen G P, Yu X H, Zhu Z G, Zhang L C, Zhou S G, Hu Z L. The tomato MADS-box gene *SIMBP9* negatively regulates lateral root formation and apical dominance by reducing auxin biosynthesis and transport[J]. *Plant Cell Reports*, 2019, 38(8): 951-963
- [36] Li F F, Chen X Y, Zhou S G, Xie Q L, Wang Y S, Xiang X X, Hu Z L, Chen G P. Overexpression of *SIMBP22* in tomato affects plant growth and enhances tolerance to drought stress[J/OL]. *Plant Science*, (2020-09-13). DOI: doi. org/10.1016/j.plantsci.2020.110672
- [37] Bian Z, Wang X L, Lu J K, Wang D L, Zhou Y Y, Liu Y S, Wang S K, Yu Z Q, Xu D P, Meng S. The yellowhorn AGL transcription factor gene *XsAGL22* contributes to ABA biosynthesis and drought tolerance in poplar[J]. *Tree Physiology*, 2022, 42(6): 1296-1309
- [38] Fan B B, Sun F C, Yu Z, Zhang X F, Yu X X, Wu J, Yan X X, Zhao Y, Nie L Z, Fang Y Y, Ma Y H. Integrated analysis of small RNAs, transcriptome and degradome sequencing reveal the drought stress network in *Agropyron mongolicum* Keng[J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, (2022-08-17). DOI: doi. org/10.3389/fpls.2022.976684
- [39] 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
- [40] Zhang Z H, Zou W H, Lin P X, Wang Z X, Chen Y, Yang X D, Zhao W Y, Zhang Y Y, Wang D J, Que Y X, Wu Q B. Evolution and function of MADS-Box transcription factors in plants[J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, (2024-12-11). DOI: doi. org/10.3390/ijms252413278
- [41] Duan K, Li L, Hu P, Xu S P, Xu Z H, Xue H W. A brassinolide-suppressed rice MADS-box transcription factor, *OsMDP1*, has a negative regulatory role in BR signaling[J]. *Plant Journal*, 2006, 47(4): 519-531
- [42] Zhang S Z, Wu T, Liu S J, Liu X, Jiang L, Wan J M. Disruption of *OsARF19* is critical for floral organ development and plant architecture in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2016, 34(4): 748-760
- [43] Parenicová L, de Folter S, Kieffer M, Horner D S, Favalli C, Busscher J, Cook H E, Ingram R M, Kater M M, Davies B, Angenent G C, Colombo L. Molecular and phylogenetic analyses of the complete MADS-box transcription factor family in *Arabidopsis*: new openings to the MADS world[J]. *Plant Cell*, 2003, 15(7): 1538-1551
- [44] Zhang X M, Li T, Chen H X, Tang H P, Mu Y, Gou L L, Habib A, Lan X J, Ma, J. The wheat (*Triticum aestivum* L) MADS-box transcription factor *TaMADS32* plays a role in response to abiotic stresses[J/OL]. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, (2022-07-12). DOI: doi. org/10.1080/13102818.2022.2094285
- [45] 姚晓琳, 张晓芳, 王铮, 郝俊莹, 郑荣繁, 张沿政, 李帅. 大豆 MADS-box 基因功能研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2024, 25(6): 909-918
- Yao X L, Zhang X F, Wang Z, Hao J Y, Zheng R F, Zhang Y Z, Li S. Research progress on MADS-box gene function in *Soybean* [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2024, 25(6): 909-918 (in Chinese)
- [46] 陈小璐, 朱森宇, 田丰, 王晶晶, 吴超, 申亚梅, 马晶晶. 紫玉兰 '红元宝' MIKC 型 MADS-box 家族鉴定及其在多季成花中的作用探析[J]. 热带亚热带植物学报, 2025, 33(3): 269-281

- Chen X J, Zhu S Y, Tian F, Wang J J, Wu C, Shen Y M, Ma J J. Identification of MIKC-type MADS-box gene family of *Yulania liliiflora* 'Hongyuanbao' and its function in multiseasonal flower production. [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2025, 33(3): 269-281 (in Chinese)
- [47] 董晓蕊, 赵龙, 叶正文, 王青玉, 梁锦云, 王俏, 邹枚伶. 广寄生 MADS-box 基因家族鉴定与分析[J/OL]. 分子植物育种, [2025-11-19]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20240226.1459.008.html>
- Dong X R, Zhao L, Ye Z W, Wang Q Y, Liang T Y, Wang Q, Zou M L. Identification and analysis of the *Taxillus chinensis* MADS-box gene family [J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, [2025-11-19]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20240226.1459.008.html> (in Chinese)
- [48] 李鸿燕, 李嘉欣, 刘丽娥, 李昕娟, 周武. 沙棘 MADS-box 基因家族鉴定及分析[J/OL]. 分子植物育种, [2025-11-19]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230915.1655.005.html>
- Li H Y, Li J X, Liu L E, Li X J, Zhou W. Identification and analysis of the *Hippophae rhamnoides* MADS-box gene family[J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, [2025-11-19]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230915.1655.005.html> (in Chinese)
- [49] 杨俊芳, 景盼盼, 王宙, 赵宜婷, 王亚, 张宏斌, 曹越, 王宏伟. 蓖麻 MADS-box 基因全基因组鉴定及生物信息学分析[J/OL]. 分子植物育种, [2025-11-19]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230712.1508.009.html>
- Yang J F, Jing P P, Wang Z, Zhao Y T, Wang Y, Zhang H B, Cao Y, Wang H W. Genome-wide identification and bioinformatics analysis of MADS-box Genes in *Ricinus communis* L.[J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, [2025-11-19]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230712.1508.009.html> (in Chinese)
- [50] Shore P, Sharrocks A D. The MADS-box family of transcription factors[J]. *European Journal of Biochemistry*, 1995, 229(1):1-13
- [51] 刘泓畅, 马恩慧, 王翠玲, 张严玲, 陈钰姝, 刘青青. 玉米 MADS-box 基因家族的鉴定及表达模式分析[J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2024, 50(6): 10-21
- Liu H C, Ma E H, Wang C L, Zhang Y L, Chen Y S, Liu Q Q. Identification of MADS-box gene family in maize and their expression pattern analysis[J]. *Journal of Hunan Agricultural University: Natural Sciences*, 2024, 50(6): 10-21 (in Chinese)
- [52] Yang J, Chen R, Liu W, Xiang X, Fan C. Genome-Wide characterization and phylogenetic and stress response expression analysis of the MADS-Box gene family in Litchi (*Litchi chinensis* Sonn)[J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, (2024-01-08). DOI: doi.org/10.3389/fpls.2023.1299902
- [53] 高欢, 郑珂昕, 廖光联, 王海令, 陈璐, 贾东峰, 黄春辉, 曲雪艳, 徐小彪. 中华猕猴桃全基因组 MADS-box 基因家族鉴定及表达分析[J]. 果树学报, 2023, 40(11): 2307-2324
- Gao H, Zheng K X, Liao G L, Wang H L, Chen L, Jia D F, Huang C H, Qu X Y, Xu X B. Genome-wide identification and expression analysis of the MADS-box gene family in *Actinidia chinensis* [J]. *Journal of Fruit Science*, 2023, 40(11): 2307-2324 (in Chinese)
- [54] Chen J C, Chen G X, Guo J Y, He Y T, Liu L, Wang S Y, Gu C H, Han L J, Li M, Song W Y, Wang L M, Zhang X L, Zhao J Y. The CsTIE1-CsAGL16 module regulates lateral branch outgrowth and drought tolerance in cucumber [J/OL]. *Horticulture Research*, (2024-10-02). DOI: doi.org/10.1093/hr/uhae279
- [55] 付学森, 刘紫璇, 王玲, 龙雨青, 曾娟, 周日宝, 刘湘丹. 灰毡毛忍冬 MADS-box 基因家族鉴定与 CMB1 基因克隆[J]. 湖南中医药大学学报, 2024, 44(3): 383-394
- Fu X S, Liu Z X, Wang L, Long Y Q, Zeng J, Zhou R B, Liu X D. Identification of the MADS-box gene family and cloning of the CMB1 gene in *Lonicera macranthoides*[J]. *Journal of Hunan University of Chinese Medicine*, 2024, 44(3): 383-394 (in Chinese)

责任编辑: 吕晓梅



第一作者简介: 杜晓红, 内蒙古农业大学农学院作物遗传育种专业硕士研究生。参与国家自然科学基金项目(32360338)。在《分子植物育种》以第一作者发表论文1篇。2023—2024年获国家奖学金, 2023—2024和2024—2025年获内蒙古自治区学业奖学金。



通讯作者简介: 马艳红, 博士, 内蒙古农业大学农学院教授, 作物学学科博士研究生导师, 研究领域: 作物抗逆、品质性状调控机制及新品种选育。先后获内蒙古自治区科技进步奖一等奖、内蒙古自治区农牧业丰收奖一等奖、内蒙古自治区教学成果奖二等奖等, 获内蒙古自治区“草原英才”创新团队带头人、“321”人才、内蒙古自治区优秀指导教师等称号。先后主持多项国家自然科学基金、内蒙古自治区自然科学基金杰出青年基金等各类科研项目, 参加育成作物品种8个; 以通讯作者或第一作者在 *BMC Plant Biology*、*Scientia Horticulturae*、*BMC Genomics*、*Frontiers in Plant Science*、*Plant Direct*、*Grassland Science*、《西北植物学报》、《麦类作物学报》、《草地学报》、《分子植物育种》和《基因组学与应用生物学》等国内外专业期刊发表研究论文40余篇, 参编专著3部。