文章编号:1000-5854(2026)04-0338-11

番茄 LBD 转录因子家族的鉴定与分析

苏雨箫，　丁玥颖，　郭长青，　王跃佳，　郝烁彤，　张红梅，　袁　敏

(华北理工大学 生命科学学院,河北 唐山　063210)

摘　要:侧生器官边界域(lateral organ boundaries domain,LBD)基因家族是一类植物特有的转录因子,参与植物生长、营养代谢和逆境胁迫响应的调控.在基因组水平对番茄 LBD 基因家族进行了系统鉴定和分析.共鉴定出 53 个番茄 *LBD* 基因,根据系统发育树及进化关系将其划分为 Class Ⅰ 和 Class Ⅱ 这 2 大类,并进一步细分为 7 个亚家族.其中,Class Ⅰ 的 LBD 蛋白质结构域具备完整的亮氨酸拉链基序,而 Class Ⅱ 的 LBD 蛋白结构域缺少该基序.染色体定位分析表明,在番茄的 12 条染色体中有 10 条含有 *LBD* 基因.番茄与马铃薯 2 个茄科物种的 *LBD* 基因呈现出高度的基因共线性,共存在 19 对 *LBD* 直系同源基因对.收缩与扩张分析显示,LBD 基因家族在番茄、马铃薯、辣椒、葡萄、拟南芥和中果咖啡中并没有明显的扩张,数目趋于稳定.此外,密码子分析显示番茄 *LBD* 基因的密码子偏好性较弱.表达分析表明,渗透胁迫可引起多个 *LBD* 基因在番茄根和叶中的表达量上调.为后续深入研究番茄 *LBD* 基因功能奠定了基础.

关键词:番茄;LBD 转录因子;基因家族;生物信息学分析

中图分类号:Q 945.3　　**文献标志码**:A　　**DOI**:10.13763/j.cnki.jhebnu.nse.202604009

Identification and analysis of the LBD transcription factor family in tomato

Su Yuxiao,　Ding Yueying,　Guo Changqing,　Wang Yuejia,
Hao Shuotong,　Zhang Hongmei,　Yuan Min

(College of Life Sciences,North China University of Science and Technology,Tangshan Hebei　063210,China)

Abstract:The lateral organ boundaries domain (LBD) gene family is a class of plant-specific transcription factors involved in the regulation of plant growth,nutrient metabolism,and stress response.In this study,a systematic identification and analysis of the LBD gene family in tomato were conducted at the genomic level.A total of 53 *LBD* genes were identified in tomato.Based on phylogenetic and evolutionary relationship analysis,they were divided into two major categories(Class Ⅰ and Class Ⅱ),which were further subdivided into seven subfamilies.Among them,Class Ⅰ LBD proteins possess a complete leucine zipper motif within their domain structure,whereas Class Ⅱ LBD proteins lack this motif.Chromosomal localization analysis showed that *LBD* genes are distributed across 10 of the 12 tomato chromosomes.Notably,a high degree of gene collinearity was observed for *LBD* genes between tomato and potato,two solanaceous species,with 19 orthologous gene pairs identified.Contraction and expansion analysis showed that the LBD gene family does not exhibit obvious expansion and showed stable gene numbers across the species analyzed,including tomato,potato,pepper,grape,arabidopsis,and robusta coffee.Furthermore,weak codon

收稿日期:2025-06-17;**修回日期**:2025-08-24

基金项目:河北省自然科学基金(C2024209006)

作者简介:苏雨箫(2002-),女,河北邯郸人,硕士研究生,研究方向为植物分子生物学.

通信作者:袁　敏(1982-),女,博士,副教授,研究方向为植物分子生物学.E-mail:myuan@ncst.edu.cn
张红梅(1977-),女,硕士,副教授,研究方向为分子遗传学.E-mail:zhanghm77@ncst.edu.cn

usage bias was observed in tomato *LBD* genes. Expression analysis revealed that osmotic stress could induce the upregulation of the expression levels of multiple *LBD* genes in both roots and leaves of tomato plants. These findings lay an important theoretical foundation for further investigations into the functions of tomato *LBD* genes.

Key words: *Solanum lycopersicum*; LBD transcription factor; gene family; bioinformatics analysis

侧生器官边界域(lateral organ boundaries domain,LBD)又被称作 asymmetric leaves2-like(ASL),是植物特有的一类转录因子家族,该家族的所有成员均包含一个保守的侧生器官边界(lateral organ boundaries,LOB)结构域[1].LBD 基因家族包含 ClassⅠ和 ClassⅡ这 2 类蛋白,ClassⅠ具有完整的 C 基序、GAS 基序和类亮氨酸拉链基序[2],ClassⅡ虽然保留前 2 个基序的完整性,却因类亮氨酸拉链基序缺失导致无法形成蛋白二聚化所需的四级结构[3].多项研究在构建系统发育树时,把 ClassⅠ细化为 5 个亚家族(Ⅰa、Ⅰb、Ⅰc、Ⅰd 及Ⅰe),同时将 ClassⅡ划分为 2 个亚家族(Ⅱa 和Ⅱb)[4].目前,*LBD* 基因已经在许多植物中被鉴定,例如,在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中鉴定出 43 个,在玉米(*Zea mays*)中鉴定出 44 个[5],在毛果杨(*Populus trichocarpa*)中鉴定出 57 个[6],在大麦中鉴定出 24 个[7],在辣椒(*Capsicum annum*)中鉴定出 45 个[8],在蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)中鉴定出 56 个[9].多数植物的 *LBD* 基因隶属于ClassⅠ类别,通过对水稻(*Oryza sativus*)基因组进行测序,发现其中存在 35 个 *LBD* 基因[10],在这 35 个基因中,ClassⅠ成员有 29 个;通过二代测序技术,在萝卜(*Raphanus sativus*)中鉴定出 59 个 *LBD* 基因[11],其中有 50 个属于 ClassⅠ;大桉(*Eucalyptus grandis*)全基因组检测到 46 个 *LBD* 基因,其中 38 个属于 ClassⅠ[12].这些研究成果为揭示植物生长发育的分子机制提供了宝贵的数据支持.

研究表明,LBD 转录因子对于调控植物生长发育具有重要作用.在拟南芥中,AtLBD14、AtLBD16、AtLBD18、AtLBD29 和 AtLBD33 在调控侧根发育方面发挥重要作用[13];雄配子体的分裂依赖于 LBD/ASL 家族蛋白的活性,该蛋白对小孢子不对称分裂调控至关重要[14],AtLBD10 和 AtLBD27 协同作用来调控花粉的形成[15];AtLBD37、AtLBD38 和 AtLBD39 可作为花青素生物合成的负调控因子,在缺乏 N/NO_3^- 的条件下,过表达这 3 个基因中的任意一个均可强烈抑制花青素合成的关键调控因子.*LBD* 基因还可抑制许多其他已知的氮响应基因,包括 $NONO_3^-$ 吸收和同化所需的关键基因,进而导致 NO_3^- 含量、硝酸还原酶活性、蛋白质、氨基酸、淀粉水平以及 N 相关生长表型的改变[16].在高等植物侧生器官形态建成方面,特别是在侧生器官与顶端分生组织之间边界的形态建成过程中,LBD 基因家族发挥关键作用[17].在植物面临逆境胁迫时,LBD 基因家族的作用更加显著,它们能够帮助植物适应各种不利环境,如干旱、盐碱、低温等[18-19].例如,苎麻中的 16 个 *BnLBDs* 基因可增强植株在高温胁迫下的耐受能力;大豆中的 *GmLBD*12 基因则能够被干旱、低温、盐碱等多种胁迫条件及多种植物激素显著诱导表达.

番茄(*Solanum lycopersicum*)属于茄科,是重要的经济作物,也是重要的模式植物.番茄全基因组测序已经完成,本研究利用生物信息学方法,从基因组水平系统分析番茄 LBD 蛋白理化性质、基因系统进化、保守结构域与基因结构、复制与丢失、共线性等,为后续番茄 LBD 基因家族的功能研究奠定基础.

1 材料和方法

1.1 番茄 LBD 基因家族的鉴定与理化性质分析

为确定 LBD 基因家族成员,通过 TAIR 数据库(https://www.arabidopsis.org/)获取拟南芥全基因组信息.同时,从 Phytozome 平台(https://phytozome-next.jgi.doe.gov/)获取番茄的氨基酸序列、核酸序列、gff 定位文件及基因组资料.版本为 Slycopersicum_691_ITAG4.0[20].

用本地 BLAST 软件,对模式植物拟南芥中已知的 43 条 LBD 基因家族蛋白序列进行了深入分析.此次研究选取了番茄的全基因组蛋白质序列作为比对对象,在比对过程中,e-value 值小于 $1e^{-5}$,以及同源相似度(identity)超过 30%,以确保筛选结果的可靠性和有效性.通过这一筛选条件,对番茄的全基因组蛋白序列进行了初步筛选.此外,对未能定位在染色体上的基因进行了剔除,从而确保了后续分析的精确度.将筛选后得到的蛋白序列分别提交到 Pfam(http://pfam.xfam.org/)和 SMART(http://smart.embl-heidelberg.de/)网站进行结构域分析,保留含有 LOB 特征结构域的基因,并认定此类基因为 LBD 基因家族成员[21].利用

ExPASy(https://web.expasy.org/protparam/)预测 LBD 蛋白质的氨基酸个数、相对分子质量、等电点、疏水性和不稳定系数等.

1.2 染色体定位分析

首先,从番茄 gff 位置文件里,查找每个 *LBD* 基因在染色体上的相关信息,如起始、终止位置以及序列方向.随后,运用 Mapchart 软件,绘制番茄 *LBD* 基因的染色体定位图[22].

1.3 系统进化树的构建

采用 MAFFT 软件对 2 个物种中鉴定获得的 96 条 LBD 基因家族蛋白序列进行多序列比对[23].依据比较分析,采用 MEGA-X 工具的最大相似概率法(maximum likelihood,ML)绘制系统进化树,蛋白质替代模型选择 JTT,并通过 1 000 次自助法(bootstrap)检验分支稳定性.随后,借助 evolview 网络平台(http://www.evolgenius.info/evolview)对生成的进化树进行可视化优化与美化处理.

1.4 基因结构、保守结构域与保守基序分析

利用 MEME 在线工具(http://meme-suite.org/)对蛋白序列进行保守基序预测,参数设置为:预测 10 个 motif,运行模式选择 zoop[24].同时,通过 Pfam 数据库(https://pfam.xfam.org/)进行蛋白结构域分析,设定 e 值阈值为 $1e^{-5}$.基于预测结果,在结果图中详细标注了各 motif 与结构域的分布位置及其包含关系.为了解析基因结构特征,从番茄基因组 gff3 注释文件中提取了所有 LBD 基因家族成员的位置信息.具体方法是通过基因 ID 号进行检索,获取每个基因的外显子-内含子结构数据.最后,通过运用 TBtools 软件的 Gene-StructureView(advanced)功能模块,整合上述所有分析结果,绘制包含保守基序、蛋白结构域和基因结构信息的综合图谱[25].

1.5 收缩与扩张

依据基因家族聚类分析的结果,结合具有明确分歧时间的物种系统发育树,采用生物信息学工具 CAFE(constrained analysis of phylogenetic evolution)版本 4.2,对基因家族的扩张与收缩现象进行了深入鉴定.在这一过程中,为了确保分析结果的可靠性,P 值参数被设定为 0.05.

1.6 共线性分析

采用 BLAST 对 4 个物种的基因组蛋白质序列实施成对比较,设定 e 值阈值为 $1e^{-5}$.接着,将比较结果放入到 MCScanX 进行物种间的共线性分析,筛选出 *LBD* 基因所在的共线性区段,并计算同源基因对的数量[26].利用 TBtools 软件展示 *LBD* 旁系同源基因间的关联.其中包括 4 种植物(拟南芥、马铃薯、番茄和葡萄).

1.7 密码子偏好性分析

番茄 CDS 序列文件的获取途径为番茄基因组数据库,利用 TBtools V1.120 软件,本研究提取了长度超 300 bp 的 CDS 序列.这些序列起始密码子为 ATG,终止密码子为 TAG、TGA 或 TAA,不含非 A、T、C、G 字符,以减少错误.采用 CodonW V1.4.2 软件(https://sourceforge.net/projects/codonw/)分析了选定成员的密码子使用偏好(默认参数).

1.8 番茄 *LBD* 基因在非生物胁迫中的表达分析

利用 NCBI-SRA 数据库下载番茄在渗透胁迫处理下的转录组数据,筛选出番茄 *LBD* 基因在根和叶中的表达数据,使用 Tbtools 软件的 Heatmap 模块进行可视化.

2 结果与分析

2.1 番茄 LBD 基因家族的鉴定与理化性质分析

经过 blast 比对和结构域筛选,从番茄中鉴定出 53 个 LBD 基因家族员.等电点范围从 4.95(Solyc09g010485.1.1)到 9.78(Solyc06g062630.2.1),约 65%的成员等电点 pI 为 5~8(偏酸性至中性),如 Solyc06g071660.3.1(pI=6.62),35%的成员 pI>8(偏碱性),如 Solyc06g062630.2.1(pI=9.78).番茄 LBD 的 53 个成员不稳定系数均大于 40,属于不稳定蛋白质.蛋白长度差异显著,最短为 99 个氨基酸(Solyc11g045530.3.1,分子量 10.7 kDa),最长为 409 个氨基酸(Solyc02g077380.2.1,分子量 46.3 kDa),多数成员集中在 150~300 个氨基酸之间(分子量 16~35 kDa)(表 1).

表 1　番茄 LBD 基因家族蛋白理化性质

Tab.1　Physicochemical properties of LBD family members in tomato

序列 ID	氨基酸数量/个	分子量/kDa	理论 pI	不稳定指数	脂肪族指数	水合性总平均值
Solyc06g071660.3.1	207	23 416.52	6.62	61.44	73.57	−0.307
Solyc03g112430.1.1	196	21 879.35	7.70	60.71	64.23	−0.605
Solyc02g067800.4.1	166	18 520.65	8.54	49.36	65.24	−0.622
Solyc02g086480.1.1	149	16 649.58	6.27	46.55	64.23	−0.643
Solyc02g090410.4.1	315	35 131.46	6.53	77.27	63.49	−0.729
Solyc06g062630.2.1	139	16 132.06	9.78	54.32	61.80	−0.954
Solyc06g083930.2.1	196	21 610.19	6.49	58.58	65.71	−0.360
Solyc02g065150.2.1	291	32 865.85	6.24	67.41	60.41	−0.788
Solyc11g008830.2.1	230	25 150.00	8.26	47.68	61.22	−0.540
Solyc01g091420.2.1	271	28 025.88	7.18	71.55	72.80	−0.177
Solyc03g063140.4.1	173	19 479.89	8.56	62.42	71.04	−0.627
Solyc06g050950.3.1	171	19 129.82	5.26	49.97	79.30	−0.186
Solyc09g066270.3.1	244	27 464.15	5.57	50.01	62.38	−0.563
Solyc06g082310.3.1	174	19 321.06	6.70	59.53	80.17	−0.240
Solyc01g091400.3.1	167	18 207.08	7.09	46.66	89.34	0.105
Solyc06g082430.2.1	232	25 269.72	8.84	68.17	78.19	−0.333
Solyc06g007390.4.1	246	27 236.31	8.93	71.10	84.47	−0.262
Solyc01g098220.2.1	241	26 459.39	5.97	67.97	75.35	−0.380
Solyc09g066260.4.1	258	28 492.68	8.58	59.30	65.47	−0.495
Solyc04g077990.3.1	204	22 271.33	5.48	60.75	75.98	−0.126
Solyc06g050430.3.1	217	24 037.36	8.26	71.07	74.61	−0.359
Solyc12g100150.2.1	168	18 630.02	7.04	75.22	66.19	−0.428
Solyc11g072470.3.1	189	20 629.56	5.82	78.35	74.87	−0.216
Solyc06g005090.3.1	198	21 710.64	5.16	71.70	72.93	−0.222
Solyc05g048740.3.1	215	23 676.96	5.08	53.58	86.23	−0.140
Solyc03g113360.4.1	303	33 912.66	5.50	67.33	69.90	−0.581
Solyc02g085910.4.1	293	32 119.59	8.45	46.66	83.24	−0.322
Solyc11g045530.3.1	99	10 743.06	5.37	59.72	73.84	−0.202
Solyc05g009320.4.1	274	30 604.71	8.12	43.54	77.19	−0.442
Solyc02g069440.3.1	161	17 943.39	8.22	66.84	62.36	−0.506
Solyc02g092550.3.1	218	23 981.31	6.94	58.06	74.68	−0.303
Solyc12g010810.1.1	210	24 350.49	9.20	46.00	76.57	−0.752
Solyc03g095940.1.1	170	19 226.65	6.29	46.04	58.53	−0.482
Solyc04g050010.2.1	165	18 812.46	5.49	50.10	83.39	−0.366
Solyc06g075330.3.1	242	27 933.08	8.79	57.43	86.28	−0.250
Solyc03g119530.3.1	247	26 951.61	6.44	58.67	84.13	−0.373
Solyc01g044520.2.1	171	19 382.01	6.99	47.97	78.25	−0.381
Solyc06g082770.3.1	187	21 219.11	6.74	68.37	75.13	−0.445
Solyc01g109240.3.1	120	13 883.96	8.47	41.97	86.08	−0.265
Solyc02g087570.1.1	123	14 475.64	9.10	73.56	70.57	−0.599
Solyc01g107190.3.1	217	23 707.67	6.90	65.72	76.36	−0.289
Solyc06g064540.3.1	148	16 955.49	8.81	51.29	89.53	−0.269
Solyc08g065130.3.1	301	33 614.51	9.50	42.75	80.63	−0.380
Solyc02g077380.2.1	409	46 310.66	7.34	42.17	65.01	−0.772
Solyc09g014700.3.1	174	19 893.52	8.51	45.68	62.24	−0.875
Solyc09g014649.1.1	161	18 728.83	9.30	34.89	75.71	−0.439
Solyc09g014690.3.1	174	19 942.59	8.64	42.05	65.06	−0.832

续表

序列 ID	氨基酸数量/个	分子量/kDa	理论 pI	不稳定指数	脂肪族指数	水合性总平均值
Solyc09g014705.1.1	137	16 010.73	9.25	55.68	81.90	−0.476
Solyc09g014648.1.1	137	15 985.67	8.96	51.44	81.17	−0.397
Solyc09g014647.1.1	132	15 350.92	9.63	51.03	84.32	−0.542
Solyc09g010485.1.1	153	17 341.54	4.95	55.72	79.02	−0.646
Solyc09g010495.1.1	153	17 215.55	5.21	47.78	81.63	−0.593
Solyc09g010490.3.1	214	24 304.84	5.39	58.43	86.07	−0.319

2.2 染色体定位分析

番茄的 *LBD* 基因不均匀分布在 10 条染色体上.在这 10 条染色体中,第 6 条染色体的 *LBD* 基因含量最为丰富,含有高达 12 个 *LBD* 基因家族成员,9 号染色体上分布有 11 个 *LBD* 基因.而在 8 号染色体上,*LBD* 基因的数量则相对较少,仅有Solyc08g065130.3.1基因存在.此外,Solyc04g050010.2.1和 Solyc04g077990.3.1 基因分别位于 4 号染色体上,Solyc05g009320.4.1和Solyc05g048740.3.1基因位于 5 号染色体上,Solyc12g010810.1.1和Solyc12g100150.2.1基因位于 12 号染色体上,Solyc11g008830.2.1、Solyc11g045530.3.1、Solyc11g072470.3.1 基因聚集在 11 号染色体上(图 1).

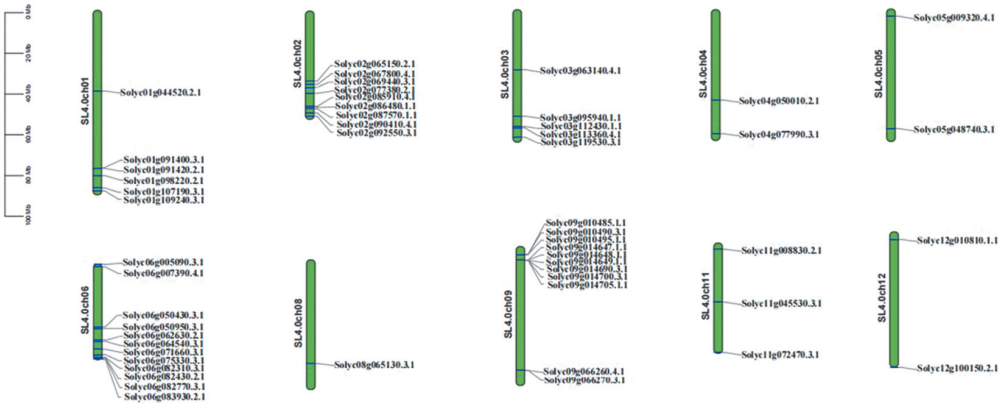


图 1 番茄 LBD 基因家族成员染色体定位分析

Fig.1 Chromosomal localization analysis of LBD gene family members in tomato

2.3 系统发育树

拟南芥的 LBD 成员被分为 2 个亚组(Ⅰ和Ⅱ),根据拟南芥 LBD 成员分组情况和进化树树的拓扑结构,53 个番茄 *LBD* 基因划分为 2 个亚家族.Class Ⅰ亚家族中包含 47 个 *LBD* 基因,而 Class Ⅱ亚家族则相对较少,包含 6 个 *LBD* 基因.通过对这些 *LBD* 基因进行进化树聚类分析,发现 Class Ⅰ亚家族可以根据基因序列的相似性和进化关系,进一步细分为Ⅰa、Ⅰb、Ⅰc、Ⅰd 及Ⅰe 这 5 个亚类.这些亚类分别包括 18、8、9、6 和 6 个番茄 LBD 成员.Class Ⅱ亚家族同样可以根据进化树聚类结果,细分为Ⅱa 和Ⅱb 2 个亚类,每个亚类均含有 3 个番茄 LBD 成员(图 2).class Ⅰa 中存在数量最多的 LBD 成员,共有 28 个 LBD 蛋白,分别包含 18 个番茄 LBD 蛋白和 10 个拟南芥 LBD 蛋白,Class Ⅱa 和 Class Ⅱb 均含有数量最少的 LBD 成员,分别包含 3 个番茄 LBD 蛋白和 3 个拟南芥 LBD 蛋白.

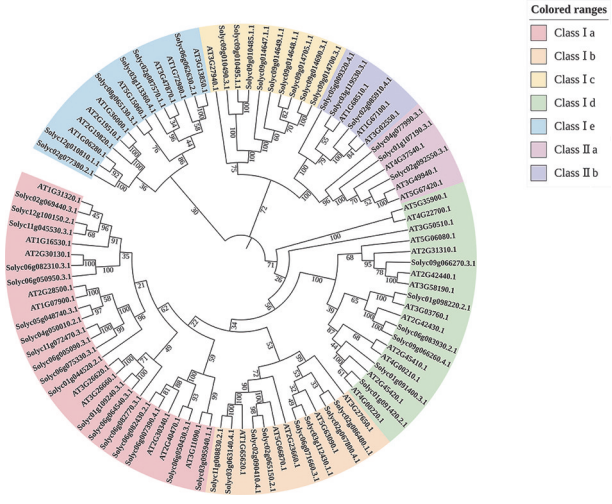
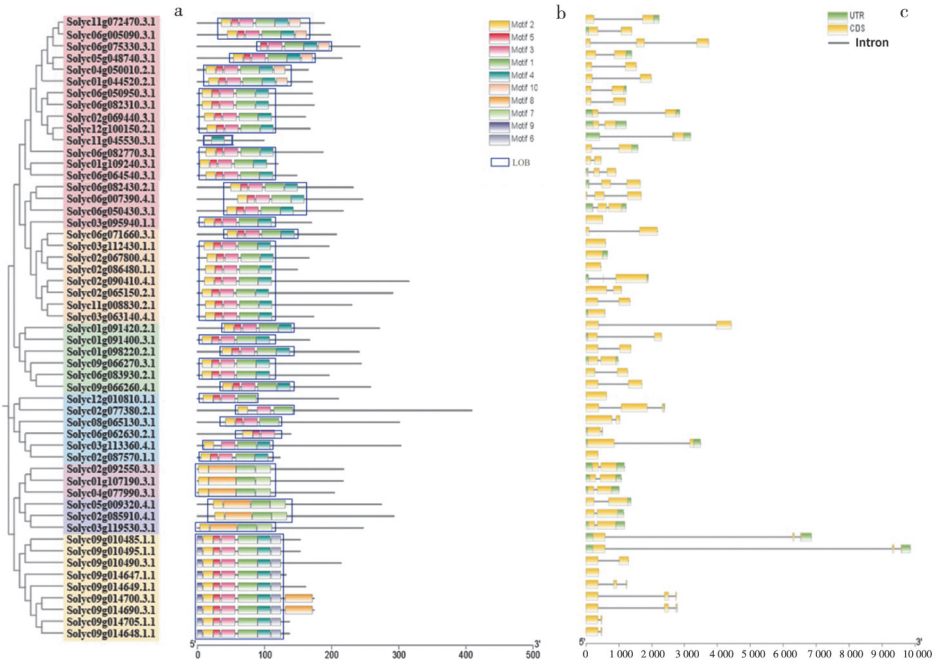


图 2 LBD 基因家族系统发育树

Fig.2 Phylogenetic tree analysis of LBD gene family

2.4　基因结构、保守结构域与保守基序分析

为进一步研究 LBD 蛋白的结构与功能，本研究进行了基因结构、保守结构域以及保守基序分析（图 3）. InterPro在线网站查询显示，所有番茄 *LBD* 基因均含有一个 LOB 特征结构域（PF03195、IPR004883），该 LOB 结构域由 3 个显著的保守基序构成，分别是：具有特定模式 CX2CX6CX3C 的类似锌指结构域，类似于亮氨酸拉链（LX6LX3LX6L）模式的螺旋卷曲（coiled coil）二级结构，以及甘氨酸-丙氨酸-丝氨酸区域. 每个番茄 *LBD* 基因均包含 4～7 个 motif，并且大多数都含有 motif 1、motif 2、motif 3、motif 4 和 motif 5，构成了 LOB 结构域中的高度保守部分. 基序的相对位置大都相似，但在不同的番茄 LBD 成员间也存在差异. 例如，除了 Solyc11g045530.3.1 以外均含有 motif 1；而 motif 7 只存在于 Class Ⅱ 成员中；只有 Class Ⅰc 的 LBD 蛋白中存在 motif 6 和 motif 9. 番茄的基因结构分析表明 *LBD* 基因比较简单，内含子数量最多只有 2 个. 27 个成员没有内含子，13 个成员含 1 个内含子，还有 13 个 *LBD* 基因含有 2 个内含子.



a.LBD 基因家族系统发育树；b.保守基序与结构域分析；c.基因结构分析.

图 3　LBD 基因家族成员保守基序与基因结构分析

Fig.3　Conserved motif and gene structure analysis of LBD gene members

2.5　收缩与扩张

对中果咖啡树（*Coffea arabica*）、马铃薯、番茄、辣椒、葡萄（*Vitis vinifera*）、拟南芥这 6 种植物的 LBD 基因家族进行收缩与扩张分析（图 4），结果表明拟南芥中扩张数量相对较多，为＋6，葡萄和马铃薯中扩张数量为＋4. 中果咖啡和番茄中扩张数量分别为＋3，辣椒中扩张数量最少，为＋1. 中果咖啡的 LBD 基因家族收缩数量最多，为－6，拟南芥和葡萄收缩数量分别为－3 和－4，马铃薯、番茄和辣椒中收缩数量相对较少，分别为－3、－2、－1.

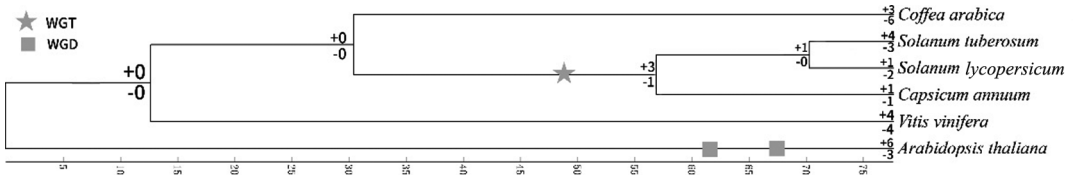


图 4　收缩与扩张分析

Fig.4　Contraction and expansion analysis

2.6 共线性分析

本研究将番茄 *LBD* 基因分别与拟南芥、马铃薯、葡萄进行了物种间共线性分析(图 5).番茄与葡萄 *LBD* 基因之间存在一定程度的共线性,鉴定出 7 对 *LBD* 直系同源基因对.番茄与拟南芥的 *LBD* 基因共线性程度较低,鉴定出 3 对直系基因对.同属于茄科的番茄与马铃薯之间鉴定出 19 对 *LBD* 直系同源基因对,呈现出高度的基因共线性.

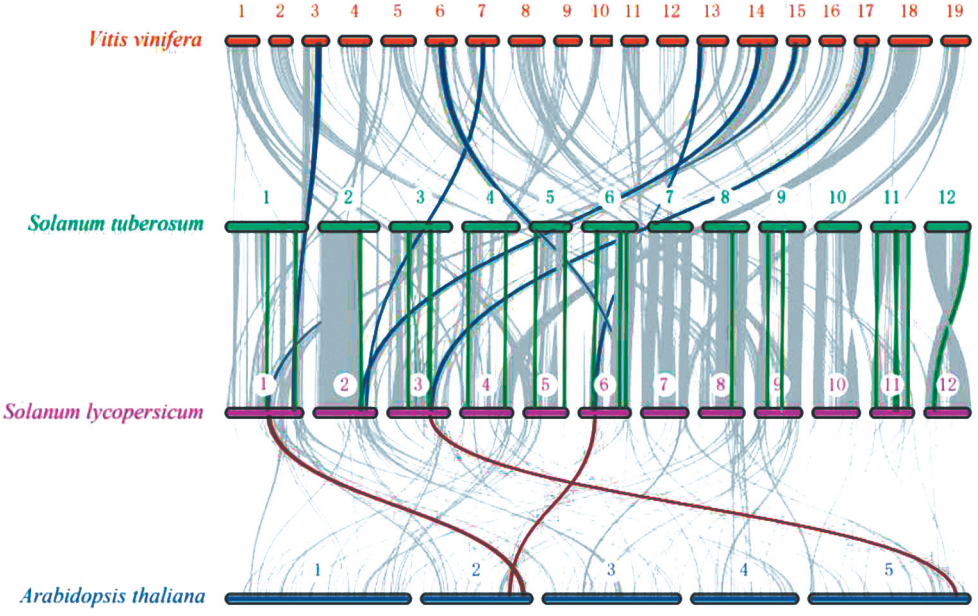


图 5 拟南芥、马铃薯、葡萄分别与番茄共线性分析

Fig.5 The collinearity analysis diagrams of *Arabidopsis thaliana*, *Solanum tuberosum* and *Vitis vinifera* with *Solanum lycopersicum*

2.7 密码子偏好性分析

舍弃番茄 1 条不符合要求的序列,对余下的序列进行了密码子偏好性分析(表 2).Nc 代表有效密码子数,番茄 LBD 基因家族的 ENC 范围为 38.79～60.54,均值为 49.30.CAI 表示密码子适应指数,取值范围为 0～1,越接近 1 偏好性越强,番茄 LBD 基因家族 CAI 均值为 0.197,范围为 0.132～0.250.CBI 表述密码子偏好性指数,一般反应特定基因中高表达优越密码子的组成情况,番茄 LBD 基因家族中 CBI 的范围为－0.337～0.061,均值为－0.131.结果表明番茄 LBD 基因的密码子偏好性较弱.

表 2 密码子偏好性分析

Tab.2 Analysis of codon bias

转录本标识符	T3s	C3s	A3s	G3s	CAI	CBI	Fop	Nc	GC3s	GC	L_sym	L_aa	Gravy	Aromo
Solyc06g071660.3.1	0.447 7	0.220 9	0.438 8	0.176 9	0.144	－0.271	0.271	45.25	0.307	0.412	199	207	－0.307 246	0.125 604
Solyc03g112430.1.1	0.419 2	0.347 3	0.374 1	0.107 7	0.220	0.043	0.454	50.51	0.371	0.454	194	196	－0.604 592	0.102 041
Solyc02g067800.4.1	0.581 6	0.177 3	0.327 3	0.182 7	0.185	－0.151	0.346	47.66	0.272	0.390	162	166	－0.621 687	0.096 386
Solyc02g086480.1.1	0.592 0	0.120 0	0.437 5	0.155 6	0.181	－0.139	0.352	48.58	0.200	0.369	145	149	－0.642 953	0.087 248
Solyc02g090410.4.1	0.408 7	0.221 7	0.373 5	0.278 0	0.189	－0.080	0.374	55.99	0.387	0.471	305	315	－0.728 571	0.069 841
Solyc06g062630.2.1	0.589 7	0.273 5	0.292 7	0.150 7	0.223	－0.153	0.353	49.30	0.316	0.374	136	139	－0.953 957	0.079 137
Solyc06g083930.2.1	0.556 3	0.112 5	0.507 7	0.116 7	0.180	－0.337	0.251	43.39	0.171	0.344	187	196	－0.359 694	0.096 939
Solyc02g065150.2.1	0.437 8	0.149 3	0.479 3	0.257 1	0.201	－0.180	0.330	53.35	0.304	0.434	276	291	－0.787 629	0.061 856
Solyc11g008830.2.1	0.502 6	0.164 0	0.390 2	0.218 8	0.228	－0.066	0.400	49.26	0.293	0.455	225	230	－0.540 435	0.078 261
Solyc01g091420.2.1	0.348 9	0.225 5	0.424 7	0.169 0	0.199	－0.056	0.375	51.46	0.337	0.519	264	271	－0.177 122	0.051 661

续表

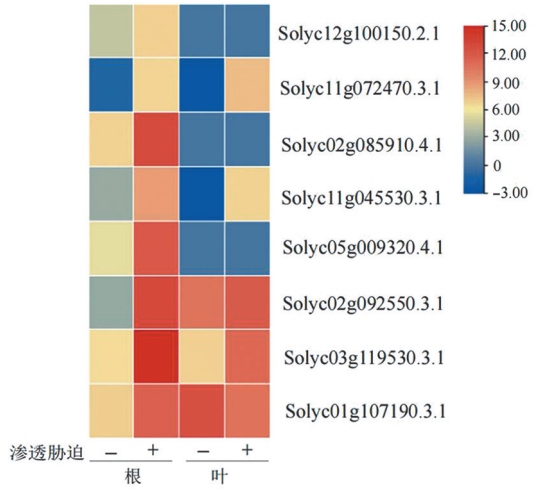
转录本标识符	T3s	C3s	A3s	G3s	CAI	CBI	Fop	Nc	GC3s	GC	L_sym	L_aa	Gravy	Aromo
Solyc03g063140.4.1	0.417 3	0.223 0	0.472 0	0.191 7	0.187	−0.137	0.345	55.80	0.316	0.437	171	173	−0.627 168	0.080 925
Solyc06g050950.3.1	0.411 8	0.242 6	0.435 9	0.211 0	0.231	−0.118	0.356	55.57	0.344	0.423	163	171	−0.185 965	0.081 871
Solyc09g066270.3.1	0.603 0	0.165 8	0.454 5	0.105 6	0.216	−0.211	0.332	38.79	0.202	0.348	238	244	−0.562 705	0.118 852
Solyc06g082310.3.1	0.489 1	0.204 4	0.417 3	0.161 0	0.176	−0.156	0.329	45.94	0.281	0.397	167	174	−0.240 230	0.074 713
Solyc01g091400.3.1	0.482 5	0.153 8	0.420 2	0.187 5	0.207	−0.083	0.364	45.67	0.265	0.417	162	167	0.104 790	0.065 868
Solyc06g082430.2.1	0.424 1	0.099 5	0.473 1	0.215 9	0.138	−0.256	0.261	40.28	0.252	0.412	226	232	−0.332 759	0.056 034
Solyc06g007390.4.1	0.477 6	0.129 4	0.407 2	0.224 7	0.149	−0.271	0.253	45.67	0.274	0.398	241	246	−0.261 789	0.069 106
Solyc01g098220.2.1	0.430 0	0.260 0	0.306 4	0.287 5	0.216	−0.119	0.367	56.36	0.414	0.458	237	241	−0.380 083	0.070 539
Solyc09g066260.4.1	0.574 1	0.148 1	0.355 9	0.184 5	0.170	−0.250	0.296	46.95	0.252	0.377	250	258	−0.494 574	0.077 519
Solyc04g077990.3.1	0.374 3	0.222 2	0.301 4	0.350 0	0.166	−0.097	0.364	60.54	0.446	0.477	195	204	−0.126 471	0.088 235
Solyc06g050430.3.1	0.403 4	0.164 8	0.430 2	0.225 0	0.170	−0.111	0.352	53.92	0.310	0.425	210	217	−0.358 986	0.069 124
Solyc12g100150.2.1	0.425 2	0.173 2	0.520 0	0.172 4	0.205	−0.261	0.292	44.24	0.261	0.397	161	168	−0.427 976	0.083 333
Solyc11g072470.3.1	0.436 2	0.134 2	0.517 2	0.140 7	0.179	−0.236	0.279	48.92	0.218	0.409	179	189	−0.215 873	0.058 201
Solyc06g005090.3.1	0.424 1	0.240 5	0.349 0	0.230 2	0.192	−0.153	0.333	50.78	0.370	0.444	189	198	−0.221 717	0.065 657
Solyc05g048740.3.1	0.491 4	0.137 1	0.506 3	0.109 6	0.177	−0.171	0.320	41.90	0.194	0.350	206	215	−0.139 535	0.060 465
Solyc03g113360.4.1	0.502 1	0.195 0	0.408 5	0.201 0	0.194	−0.126	0.363	51.32	0.295	0.394	295	303	−0.581 188	0.092 409
Solyc02g085910.4.1	0.451 9	0.209 2	0.295 5	0.297 6	0.223	0.061	0.458	56.72	0.391	0.444	284	293	−0.322 184	0.058 020
Solyc11g045530.3.1	0.359 0	0.166 7	0.493 3	0.200 0	0.173	−0.141	0.348	50.15	0.293	0.444	92	99	−0.202 020	0.050 505
Solyc05g009320.4.1	0.401 8	0.251 1	0.417 9	0.201 1	0.187	−0.078	0.377	57.29	0.351	0.422	265	274	−0.441 606	0.076 642
Solyc02g069440.3.1	0.480 3	0.204 7	0.403 5	0.172 7	0.170	−0.189	0.316	42.96	0.296	0.418	152	161	−0.505 590	0.074 534
Solyc02g092550.3.1	0.429 4	0.209 0	0.357 6	0.232 7	0.192	−0.046	0.388	53.68	0.354	0.462	209	218	−0.302 752	0.068 807
Solyc12g010810.1.1	0.484 7	0.128 8	0.520 8	0.236 2	0.132	−0.314	0.254	47.99	0.249	0.335	205	210	−0.752 381	0.100 000
Solyc03g095940.1.1	0.420 3	0.268 1	0.327 6	0.285 7	0.239	−0.042	0.412	56.04	0.418	0.437	165	170	−0.482 353	0.111 765
Solyc04g050 010.2.1	0.476 2	0.206 3	0.408 7	0.240 4	0.181	−0.263	0.272	54.27	0.323	0.406	158	165	−0.366 061	0.066 667
Solyc06g075 330.3.1	0.459 2	0.239 8	0.371 4	0.176 1	0.178	−0.145	0.326	54.72	0.326	0.423	230	242	−0.249 587	0.107 438
Solyc03g119 530.3.1	0.418 7	0.226 6	0.256 4	0.318 9	0.212	0.041	0.433	60.65	0.438	0.503	240	247	−0.373 279	0.048 583
Solyc01g044520.2.1	0.500 0	0.166 7	0.478 6	0.138 9	0.195	−0.143	0.344	56.32	0.233	0.380	163	171	−0.380 702	0.093 567
Solyc06g082770.3.1	0.449 7	0.234 9	0.462 7	0.128 0	0.224	−0.053	0.389	47.67	0.283	0.394	180	187	−0.445 455	0.074 866
Solyc01g109240.3.1	0.565 7	0.131 3	0.542 2	0.065 8	0.179	−0.223	0.286	36.95	0.151	0.336	119	120	−0.265 000	0.125 000
Solyc01g107190.3.1	0.305 6	0.244 4	0.392 9	0.286 6	0.182	−0.009	0.415	53.99	0.429	0.475	212	217	−0.289 401	0.073 733
Solyc06g064540.3.1	0.547 0	0.094 0	0.477 9	0.153 8	0.170	−0.181	0.303	41.25	0.186	0.369	145	148	−0.268 919	0.087 838
Solyc08g065130.3.1	0.464 7	0.170 1	0.435 8	0.225 6	0.151	−0.162	0.339	50.84	0.291	0.365	292	301	−0.380 399	0.076 412
Solyc02g077380.2.1	0.523 1	0.153 8	0.461 5	0.180 0	0.179	−0.190	0.325	42.51	0.243	0.375	391	409	−0.772 372	0.075 795
Solyc09g014700.3.1	0.467 7	0.241 9	0.398 4	0.260 5	0.250	−0.027	0.429	56.46	0.359	0.379	170	174	−0.875 287	0.068 966
Solyc09g014649.1.1	0.466 7	0.225 0	0.446 4	0.215 7	0.241	−0.053	0.400	50.46	0.316	0.356	155	161	−0.439 131	0.099 379
Solyc09g014690.3.1	0.467 7	0.233 9	0.401 6	0.271 2	0.240	−0.068	0.406	54.44	0.359	0.372	170	174	−0.831 609	0.080 460

续表

转录本标识符	T3s	C3s	A3s	G3s	CAI	CBI	Fop	Nc	GC3s	GC	L_sym	L_aa	Gravy	Aromo
Solyc09g014705.1.1	0.479 6	0.224 5	0.410 0	0.255 6	0.234	−0.061	0.391	55.67	0.338	0.348	133	137	−0.475 912	0.102 190
Solyc09g014648.1.1	0.484 8	0.212 1	0.424 2	0.236 0	0.219	−0.084	0.379	57.50	0.318	0.353	132	137	−0.397 080	0.094 891
Solyc09g014647.1.1	0.515 8	0.157 9	0.410 0	0.258 4	0.221	−0.091	0.375	54.39	0.297	0.346	128	132	−0.541 667	0.090 909
Solyc09g010485.1.1	0.491 2	0.210 5	0.437 5	0.205 9	0.226	−0.059	0.400	53.12	0.300	0.353	150	153	−0.646 405	0.065 359
Solyc09g010495.1.1	0.508 9	0.196 4	0.417 4	0.221 2	0.232	−0.072	0.393	51.87	0.300	0.362	150	153	−0.593 464	0.058 824
Solyc09g010490.3.1	0.487 8	0.207 3	0.380 6	0.255 3	0.210	−0.103	0.364	52.29	0.335	0.374	209	214	−0.318 692	0.088 785

2.8 番茄 *LBD* 基因在非生物胁迫中的表达分析

本研究利用 RNA-seq 数据分析了番茄 *LBD* 基因在渗透胁迫处理下的表达情况，共检测到 8 个 *LBD* 基因的表达.渗透胁迫处理前，*LBD* 基因的表达量呈现明显差异，其中 Solyc01g107190.3.1 在根和叶片中的表达量均较高，暗示其可能在这 2 个组织中发挥重要作用.除 Solyc01g107190.3.1 外，其他基因的表达量均在渗透胁迫处理后上调.比如，在根组织中，Solyc12g100150.2.1、Solyc11g072470.3.1、Solyc02g085910.4.1、Solyc11g045530.3.1、Solyc05g009320.4.1、Solyc02g092550.3.1、Solyc03g119530.3.1 和 Solyc01g107190.3.1 表达量随渗透胁迫明显上调；在叶片中，Solyc11g072470.3.1、Solyc11g045530.3.1、Solyc02g092550.3.1 和 Solyc03g119530.3.1 表达量随渗透胁迫明显上调，而 Solyc01g107190.3.1 表达量下调.



红色越亮表示基因表达量越高；蓝色越亮表示基因表达量越低；
黄色代表基因表达量为中间水平；“−”代表对照，“+”代表渗透处理.

图 6 番茄 *LBD* 基因在渗透胁迫下的表达

Fig.6 Expression of tomato *LBD* genes under osmotic stress

3 讨 论

本研究基于已经完成测序的番茄基因组数据，对番茄 LBD 基因家族进行了系统分析，鉴定出 53 个 LBD 基因家族成员.番茄 LBD 基因家族成员的理化性质多样性可能与其功能分化密切相关.推测偏酸性和偏碱性的蛋白质在不同的细胞微环境中发挥作用，而不稳定的蛋白质特性暗示它们在信号传导或应激响应中具有快速周转的特点.蛋白长度的差异则也许反映了不同成员在结构复杂度和功能多样性上的区别，较长的蛋白质也许包含更多的调控结构域，从而参与更复杂的调控网络.*LBD* 基因在番茄染色体上的非均匀分布可能与染色体的结构和功能区域有关.第 6 和 9 条染色体上 *LBD* 基因的高度富集，预测这些染色体区域在番茄的生长发育调控中具有重要地位.而第 7 和 10 条染色体上无 *LBD* 基因分布，推测这些染色体在功能上与 *LBD* 基因的调控网络关联较少.

番茄 LBD 基因家族的分类与拟南芥具有较高的一致性，说明 LBD 基因家族在进化过程中具有保守性.Class Ⅰ亚家族成员较多，推测在植物生长发育的多个过程中发挥重要作用，而 Class Ⅱ亚家族成员较少，也许具有特异的功能.保守基序的存在和排列方式可能决定了 LBD 蛋白与 DNA 的结合能力以及与其他蛋白的相互作用.基因结构的简单性，尤其是内含子数量的较少，预测有利于 *LBD* 基因的快速表达和调控.各物种 LBD 基因家族的扩张和收缩反映了它们在进化过程中对环境的适应.番茄通过基因复制等方式增加基因数量，为其进化和适应环境提供了遗传物质基础.番茄与马铃薯的高度共线性支持了它们在进化上的密切关系，可能在相对较近的时期从共同祖先分化而来.

番茄 *LBD* 基因的密码子偏好性反映了突变压力和自然选择的共同作用.AT 偏好性也许与番茄基因组的整体碱基组成有关，而中等的密码子偏好度表明 *LBD* 基因在进化过程中受到一定的选择压力，以适应其功能需求.渗透胁迫作为一种重要的逆境信号，能够显著影响番茄 *LBD* 基因家族中 8 个成员的表达水平，且这种影响具有组织特异性和基因个体差异性，根部组织中的 *LBD* 基因通过增强表达来响应渗透胁迫，在叶片组织中，Solyc11g072470.3.1、Solyc11g045530.3.1、Solyc02g092550.3.1 和 Solyc03g119530.3.1 这 4 个基因的表达量显著上调，说明它们在叶片应对渗透胁迫的过程中可能发挥着积极的调控作用；而 Solyc01g107190.3.1 在叶片中的表达量则出现了明显下调，这一现象暗示该基因在不同组织中对渗透胁迫的响应机制可能存在差异.这些发现不仅揭示了 LBD 基因家族在番茄响应渗透胁迫过程中的潜在功能，也为后续深入研究这些基因的调控机制奠定基础.

参考文献：

[1] Shuai B, Reynaga-Peña C G, Springer P S. The lateral organ boundaries gene defines a novel, plant-specific gene family[J]. Plant Physiology, 2002, 129(2): 747-761. DOI: 10.1104/pp.010926.

[2] Gombos M, Zombori Z, Szécsényi M, et al. Characterization of the *LBD* gene family in *Brachypodium*: a phylogenetic and transcriptional study[J]. Plant Cell Reports, 2017, 36(1): 61-79. DOI: 10.1007/s00299-016-2057-0.

[3] Xu C Z, Luo F, Hochholdinger F. LOB domain proteins: beyond lateral organ boundaries[J]. Trends in Plant Science, 2016, 21(2): 159-167. DOI: 10.1016/j.tplants.2015.10.010.

[4] Goh T, Toyokura K, Yamaguchi N, et al. Lateral root initiation requires the sequential induction of transcription factors LBD16 and PUCHI in *Arabidopsis thaliana*[J]. New Phytologist, 2019, 224(2): 749-760. DOI: 10.1111/nph.16065.

[5] Zhang Y M, Zhang S Z, Zheng C C. Genomewide analysis of lateral organ boundaries domain gene family in *Zea mays*[J]. Journal of Genetics, 2014, 93(1): 79-91. DOI: 10.1007/s12041-014-0342-7.

[6] Lu Q, Shao F J, MacMillan C, et al. Genomewide analysis of the lateral organ boundaries domain gene family in *Eucalyptus grandis* reveals members that differentially impact secondary growth[J]. Plant Biotechnology Journal, 2018, 16(1): 124-136. DOI: 10.1111/pbi.12754.

[7] Guo B J, Wang J, Lin S, et al. A genome-wide analysis of the asymmetric leaves2/lateral organ boundaries (as2/lob) gene family in barley (*Hordeum vulgare* L.)[J]. Journal of Zhejiang University: Science B, 2016, 17(10): 763-774. DOI: 10.1631/jzus.B1500277.

[8] Majer C, Hochholdinger F. Defining the boundaries: structure and function of LOB domain proteins[J]. Trends in Plant Science, 2011, 16(1): 47-52. DOI: 10.1016/j.tplants.2010.09.009.

[9] Jia R, Li C, Wang Y H, et al. Genome-wide analysis of LBD transcription factor genes in *Dendrobium catenatum*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(4): 2089. DOI: 10.3390/ijms23042089.

[10] Soyano T, Thitamadee S, Machida Y, et al. Asymmetric leaves2-like19/lateral organ boundaries domain30 and asl20/lbd18 regulate tracheary element differentiation in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2008, 20(12): 3359-3373. DOI: 10.1105/tpc.108.061796.

[11] Sugimoto K, Jiao Y L, Meyerowitz E M. *Arabidopsis* regeneration from multiple tissues occurs via a root development pathway[J]. Developmental Cell, 2010, 18(3): 463-471. DOI: 10.1016/j.devcel.2010.02.004.

[12] Yang Y, Yu X B, Wu P. Comparison and evolution analysis of two rice subspecies LATERAL ORGAN BOUNDARIES domain gene family and their evolutionary characterization from *Arabidopsis*[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2006, 39(1): 248-262. DOI: 10.1016/j.ympev.2005.09.016.

[13] Cho C,Jeon E,Pandey S K,et al.LBD13 positively regulates lateral root formation in *Arabidopsis*[J].Planta,2019,249(4):1251-1258.DOI:10.1007/s00425-018-03087-x.

[14] Oh S A,Park K S,Twell D,et al.The SIDECAR POLLEN gene encodes a microspore-specific LOB/AS2 domain protein required for the correct timing and orientation of asymmetric cell division[J].The Plant Journal,2010,64(5):839-850.DOI:10.1111/j.1365-313X.2010.04374.x.

[15] Kim M J,Kim M,Lee M R,et al.Lateral organ boundaries domain(lbd)10 interacts with sidecar pollen/lbd27 to control pollen development in *Arabidopsis*[J].The Plant Journal,2015,81(5):794-809.DOI:10.1111/tpj.12767.

[16] Rubin G,Tohge T,Matsuda F,et al.Members of the LBD family of transcription factors repress anthocyanin synthesis and affect additional nitrogen responses in *Arabidopsis*[J].The Plant Cell,2009,21(11):3567-3584.DOI:10.1105/tpc.109.067041.

[17] Zhao D,Chen P L,Chen Z,et al.Genome-wide analysis of the LBD family in rice:gene functions,structure and evolution[J].Computers in Biology and Medicine,2023,153:106452.DOI:10.1016/j.compbiomed.2022.106452.

[18] Okushima Y,Fukaki H,Onoda M,et al.*ARF7* and *ARF19* regulate lateral root formation via direct activation of *LBD/ASL* genes in *Arabidopsis*[J].The Plant Cell,2007,19(1):118-130.DOI:10.1105/tpc.106.047761.

[19] Dong L M,Manghwar H.Genome-wide expression analysis of *LBD* genes in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) under different light conditions[J].Plant Signaling & Behavior,2023,18(1):2290414.DOI:10.1080/15592324.2023.2290414.

[20] Song X M,Sun P C,Yuan J Q,et al.The celery genome sequence reveals sequential paleo-polyploidizations,karyotype evolution and resistance gene reduction in *Apiales*[J].Plant Biotechnology Journal,2021,19(4):731-744.DOI:10.1111/pbi.13499.

[21] Liu X Q,Zhang H M,Zhang W,et al.Genome-wide bioinformatics analysis of cellulose synthase gene family in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and the expression in the pod development[J].BMC Genomic Data,2022,23(1):9.DOI:10.1186/s12863-022-01026-0.

[22] Voorrips R E.MapChart:software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs[J].Journal of Heredity,2002,93(1):77-78.DOI:10.1093/jhered/93.1.77.

[23] Katoh K,Standley D M.MAFFT multiple sequence alignment software version 7:improvements in performance and usability[J].Molecular Biology and Evolution,2013,30(4):772-780.DOI:10.1093/molbev/mst010.

[24] Bailey T L,Elkan C.Fitting a mixture model by expectation maximization to discover motifs in biopolymers[J].Proceedings International Conference on Intelligent Systems for Molecular Biology,1994,2:28-36.

[25] Chen C J,Chen H,Zhang Y,et al.TBtools:an integrative toolkit developed for interactive analyses of big biological data[J].Molecular Plant,2020,13(8):1194-1202.DOI:10.1016/j.molp.2020.06.009.

[26] Wang Y P,Tang H B,DeBarry J D,et al.MCScanX:a toolkit for detection and evolutionary analysis of gene synteny and collinearity[J].Nucleic Acids Research,2012,40(7):e49.DOI:10.1093/nar/gkr1293.

(责任编辑　张晓曼)