

郑玲,闫晓曼.甜瓜 GRAS 家族全基因组的鉴定与表达分析[J].江苏农业科学,2023,51(11):53-59.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.11.007

甜瓜 GRAS 家族全基因组的鉴定与表达分析

郑玲,闫晓曼

(洛阳师范学院生命科学院,河南洛阳 471934)

摘要:为了研究甜瓜(*Cucumis melo* L.) GRAS 基因家族的结构特征、进化模式和生长发育过程中的表达模式,对甜瓜 GRAS 全基因组的基本信息、染色体位置、共线性、系统发育树、基因结构、表达模式、顺式元件进行了全面分析。结果表明,从甜瓜中鉴定出 37 个 GRAS 基因;这些基因在甜瓜的 11 条染色体上呈不均匀分布,并在 6、7、8 号染色体上出现串联重复;甜瓜 GRAS 家族可分为 HAM、LS、SCR、SCL3、DELLA、LISCL、SHR、PAT1 8 个亚族;基因结构分析显示,含有 1~3 个内含子的基因有 8 个,没有内含子的基因有 29 个;启动子分析,鉴定到生长素、脱落酸、赤霉素、低温、干旱、光信号响应作用元件以及参与分生组织和胚乳表达的元件;表达模式分析结果表明,HAM、DELLA 亚族的基因几乎在所有组织中都有表达,LS 亚族在根和茎中表达含量较高,PAT1 亚族在甜瓜的整个生长发育过程中发挥着重要作用。得出结论,甜瓜全基因组共获得 GRAS 基因 37 个,共可分为 8 个亚族,不同的亚族具有不同的基因结构、蛋白质结构和表达模式;不同亚族在甜瓜生长发育的不同阶段具有差异性表达,它们共同参与调控甜瓜的发育过程。

关键词:甜瓜;GRAS 家族;生物信息学;表达模式

中图分类号:S652.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)11-0053-07

GRAS 转录因子可以调控基因的转录^[1],其名称来自 GAI、RGA、SCR^[2]。GRAS 蛋白由 400~770 个氨基酸残基组成^[3-4],C 端区域可以分为 5 个基序:LHRI、LHRII、VHIID、PFYRE、SAW,其中 VHIID 是 GRAS 蛋白的核心结构,含有非常保守的 P-N-H-D-Q-L 单位,以 L-R-I-T-G 结尾^[5]。富亮氨酸基序 LHRI、LHRII 分列于 VHIID 的两侧,PFYRE 基序由 3 对蛋白序列特征 P、FY、RE 组成,

R-E、W-G、W-W 这 3 个保守氨基酸组成 SAW 基序^[6]。GRAS 转录因子的氨基末端序列差异较大,决定了 GRAS 蛋白在植物体中可以发挥不同的作用^[7]。

近年来的研究表明,拟南芥有 34 个 GRAS 基因^[8],水稻有 57 个^[9]、番茄有 53 个^[10]、杨树有 106 个^[11]、大白菜有 48 个^[12]、葡萄有 43 个^[13]、无油樟有 34 个^[14]、苹果有 127 个^[15]。GRAS 转录因子在信号转导、根径向伸长、腋生枝分生组织、植物的应激反应过程中发挥着关键作用^[13,16]。

甜瓜(*Cucumis melo* L.)又称香瓜,在我国广泛种植,具有药用价值和食用价值。甜瓜基因组数据在 2012 年已公布,但对甜瓜 GRAS(CmGRAS)家族全基因组的研究还少之又少^[17]。本研究对甜瓜 GRAS 转录因子家族在基本信息、染色体定位、共线

收稿日期:2022-08-22

基金项目:洛阳师范学院 2020 年度校级骨干教师培养计划;河南省 2021 年度省级精品在线开放课程“植物学”;2021 年度河南省省派科技特派员计划。

作者简介:郑玲(1981—),女,河南南阳人,硕士,副教授,主要从事植物学研究。E-mail:linda2266@qq.com。

州:华南农业大学,2016:47-48。

[11]潘健,温海帆,何欢乐,等.黄瓜 ERF 基因家族鉴定及其在雌花芽分化中的表达分析[J].中国农业科学,2020,53(1):133-147。

[12]Sun H Y, Dai H X, Wang X Y, et al. Physiological and proteomic analysis of selenium-mediated tolerance to Cd stress in cucumber (*Cucumis sativus* L.)[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2016, 133: 114-126。

[13]Sun H Y, Wang X Y, Wang Y N, et al. Alleviation of cadmium toxicity in cucumber (*Cucumis sativus*) seedlings by the application

of selenium[J]. Spanish Journal of Agricultural Research, 2016, 14 (4): e1105。

[14]赵普莹. ERFs 调控黄瓜果实贮藏冷害及其与膜脂代谢关系研究[D]. 广州:华南农业大学,2018:1-3。

[15]蒙林平. 油菜素内酯诱导黄瓜幼苗疫病抗性的转录组学研究[D]. 广州:华南农业大学,2018:1-2。

[16]李巧丽. 外源油菜素内酯对黄瓜耐盐性的调控[D]. 兰州:西北师范大学,2020:1-2。

[17]王凯旋. ERFⅦ调控黄瓜耐涝性的分子机制解析[D]. 扬州:扬州大学,2021:64-66。

性、基因结构、表达模式、顺式元件和系统进化树方面进行分析,旨在为研究甜瓜 GRAS 家族基因的功能提供重要参考。

1 材料与方法

1.1 甜瓜 GRAS 家族的鉴定

本试验的研究对象是甜瓜 GRAS 家族。于 2021 年 3 月到 6 月在洛阳师范学院生命科学学院生物信息学实验室(214)电脑上进行软件操作和信息处理。在 PlantTFDB 数据库(<http://planttfdb.gao-lab.org/>)和葫芦科数据库(<http://cucurbitgenomics.org/>)分别获得甜瓜 GRAS 家族的信息,将两者比对并删除重复序列,确定候选基因。利用 InterPro(<http://www.ebi.ac.uk/interpro/>)在线验证候选基因,最终确定甜瓜 GRAS 家族成员。使用 ExPASy(<http://www.expasy.org/>)网站获取甜瓜 GRAS 蛋白的等电点(PI)、长度、分子量等理化性质信息。利用 Plant-PLo 进行亚细胞定位。

1.2 甜瓜 GRAS 家族基因在染色体上的分布

在 Melonet DB 网站(<https://melonet-db.dna.affrc.g-o.jp/ap/top>)获取甜瓜家族基因的染色体信息,制成模板,用 MapInspect 软件制图。

1.3 甜瓜 GRAS 家族系统树的构建

利用 MEGA6.0 软件里提供的 Clustal W 工具对拟南芥、甜瓜 GRAS 氨基酸序列进行多序列比对,然后采用邻接法构建系统进化树。

1.4 甜瓜 GRAS 转录因子家族的共线性分析

在甜瓜数据库中下载甜瓜 GRAS 家族的蛋白质序列,在 TBtools 上做比对,再和甜瓜的 GRAS 基因文件进行比对,通过 TBtools 软件进行共线性分析。

1.5 甜瓜 GRAS 家族的基因结构和保守基序分析

从甜瓜数据库获得甜瓜 GRAS 家族的 CDS 序列和 GENE 序列,通过 GSDS 2.0 网站(<http://gsds.gao-lab.org/index.php>)制图。利用 MEME 网站(<http://meme-suite.org/tools/meme>)对 CmGRAS 的保守基序进行分析。

1.6 甜瓜 GRAS 家族的启动子分析

从甜瓜数据库(CuGenDB)中下载 GRAS 家族基因的启动子序列,通过 PlantCARE 网站(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtool-s/plantcare/html/>)对其进行预测,得到制作甜瓜 GRAS 家族启动子的相关信息,手动操作去除重复值。在 GSDS 2.0 网站进行检索,制图。

1.7 甜瓜 GRAS 家族基因表达模式分析

在 Melonet DB 网站根据甜瓜的基因序列号检索出每个基因在甜瓜不同器官发育过程中的表达数据,选取甜瓜基因在根、茎、叶、雄花、雌花、果实、种子这 7 种器官中的表达数据,利用 TBtools 软件绘制基因表达热图。

2 结果与分析

2.1 甜瓜 GRAS 家族成员的鉴定

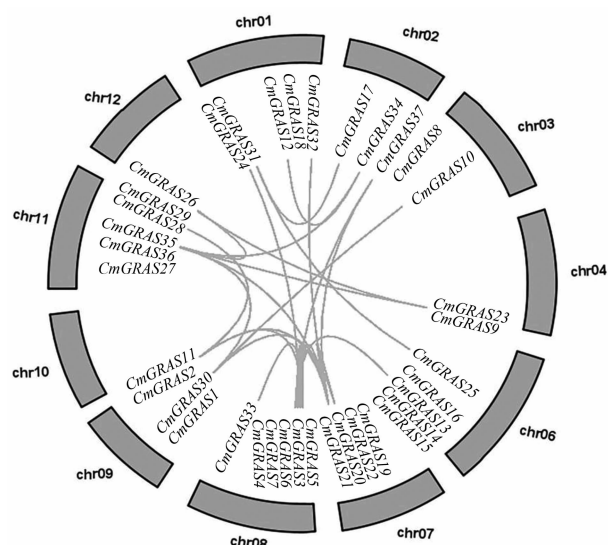
利用 InterPro 鉴定出 37 个 GRAS 候选基因,在 ExPASy 网站分析得出等电点、长度、蛋白质的分子量、亲水性平均值、脂溶指数、不稳定系数等数据,再利用 Plant-PLo 网站对甜瓜 GRAS 转录因子进行亚细胞定位。CmGRAS 蛋白长度为 104 (CmGRAS14) ~ 846 (CmGRAS33) aa;蛋白质分子量为 11 950.08 (CmGRAS14) ~ 92 420.94 (CmGRAS33) ku;等电点范围为 4.78 (CmGRAS7) ~ 8.73 (CmGRAS14),其中 2 个大于 7,呈碱性,35 个小于 7,呈酸性;37 个 CmGRAS 的氨基酸序列均为不稳定蛋白,不稳定系数大于 40;仅 CmGRAS14 的平均亲水系数为正值,为疏水蛋白,其余均为亲水蛋白;亚细胞定位显示,甜瓜的 37 个 GRAS 基因全部在线粒体上。

2.2 甜瓜 GRAS 家族基因的染色体定位与共线性分析

CmGRAS 基因在 11 条染色体上分布不均,其中 8 号染色体上的基因数量最多,有 6 个;而 10 号、12 号染色体上的基因数量最少,只有 1 个(图 1)。在同一条染色体上的物理位置小于或等于 100 kb 的同源基因就被认为是串联重复的基因^[18]。通过分析染色体定位图和共线性分析图(图 1、图 2),发现在 6、7、8 号染色体上存在串联重复的基因,总共发现了 28 对共线基因(CmGRAS25/CmGRAS31; CmGRAS31/CmGRAS17; CmGRAS10/CmGRAS30 等),5 个串联重复基因(CmGRAS4、CmGRAS5、CmGRAS20、CmGRAS21、CmGRAS22)。

2.3 甜瓜 GRAS 家族系统进化树的分析

参照拟南芥 GRAS 家族的亚族分类标准^[8],可将甜瓜的 GRAS 基因分为 8 个亚族(图 3)。甜瓜 GRAS 基因在亚家族中分布不均匀。HAM 亚族是最大的亚族,包括 7 个 CmGRAS 成员;其次是 SHR、PAT1 亚族,有 6 个成员;最少的是 SCL3 亚族,只有 2 个成员。甜瓜 GRAS 家族存在 2 对同源旁系基因,

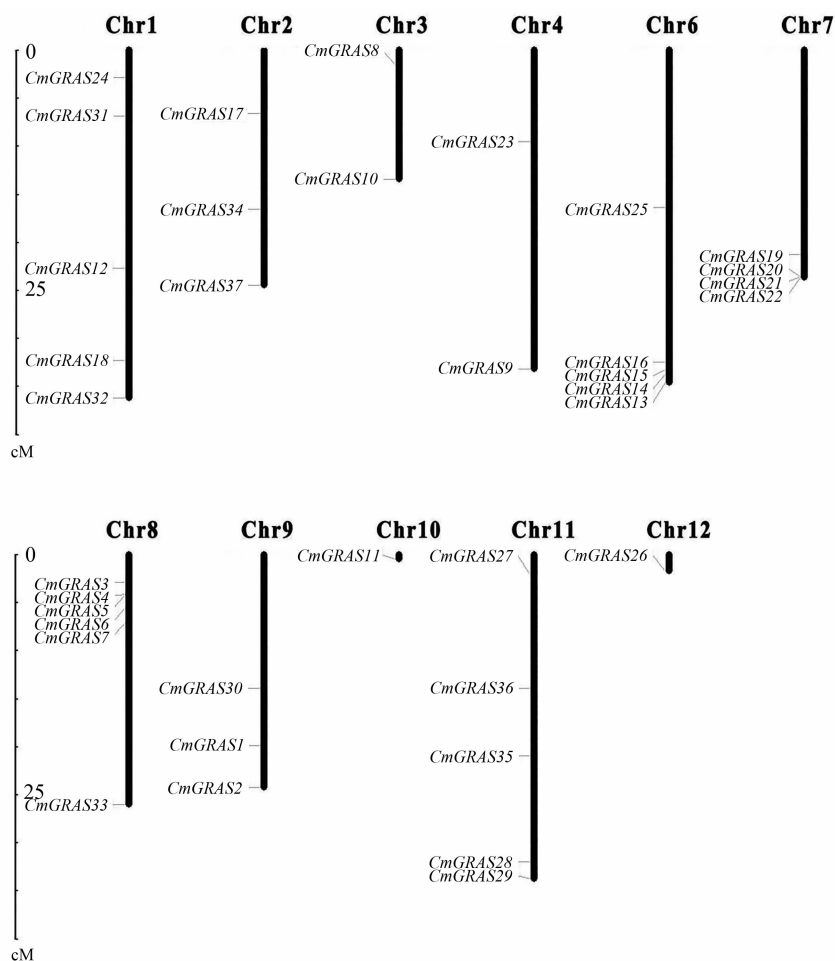
图1 甜瓜 *GRAS* 家族基因共线性分析

分别是 *CmGRAS6/CmGRAS22*、*CmGRAS21/CmGRAS20*。还确定了 15 对姐妹基因, 分别是 PAT1 亚族中的 5 对, 例如 *AtGRAS30/CmGRAS36*、

AtGRAS6/CmGRAS16 等; SHR 亚族中的 2 对, *AtGRAS27/CmGRAS5*、*AtGRAS17/CmGRAS32*; LISCL 亚族中的 1 对, *AtGRAS14/CmGRAS9*; DELLA 亚族中的 1 对, *AtGRAS9/CmGRAS30*; SCL3 亚族中的 1 对, *AtGRAS5/CmGRAS17*; SCR 亚族中的 1 对, *AtGRAS21/CmGRAS33*; LS 亚族中的 1 对, *AtGRAS7/CmGRAS14*; HAM 亚族中的 3 对, 例如 *AtGRAS8/CmGRAS15*。

2.4 甜瓜 *GRAS* 家族基因结构和保守基序分析

CmGRAS 基因结构分析结果(图 4)表明, 甜瓜 *GRAS* 基因的最大内含子数为 3 个, 29 个 *GRAS* 基因没有内含子, 5 个基因 (*CmGRAS6*、*CmGRAS8*、*CmGRAS19*、*CmGRAS24*、*CmGRAS29*) 只包含 1 个内含子, *CmGRAS14* 包含 2 个内含子, *CmGRAS27*、*CmGRAS33* 包含 3 个内含子。保守基序分析结果(图 4)表明, 37 个 *CmGRAS* 都有 Motif5、Motif6, 体现了 *GRAS* 转录因子的高度保守。*CmGRAS14* 中所含保守基序最少, 只有 2 个 (Motif5、Motif6)。除了

图2 甜瓜 *GRAS* 基因在染色体上的位置

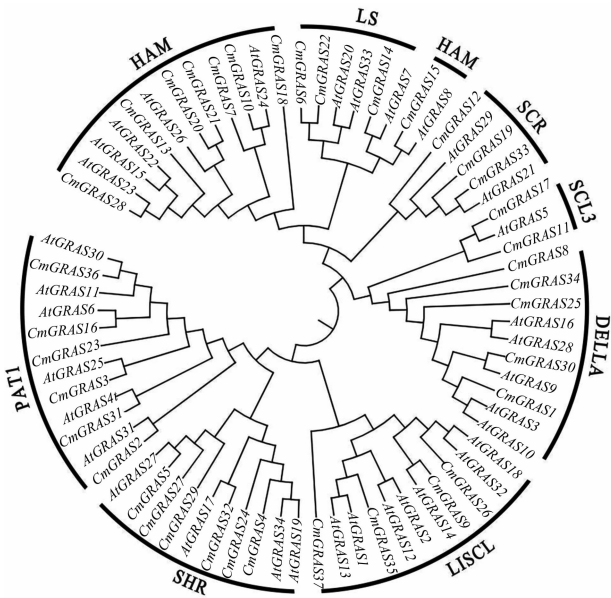


图3 甜瓜与拟南芥 GRAS 家族系统进化树

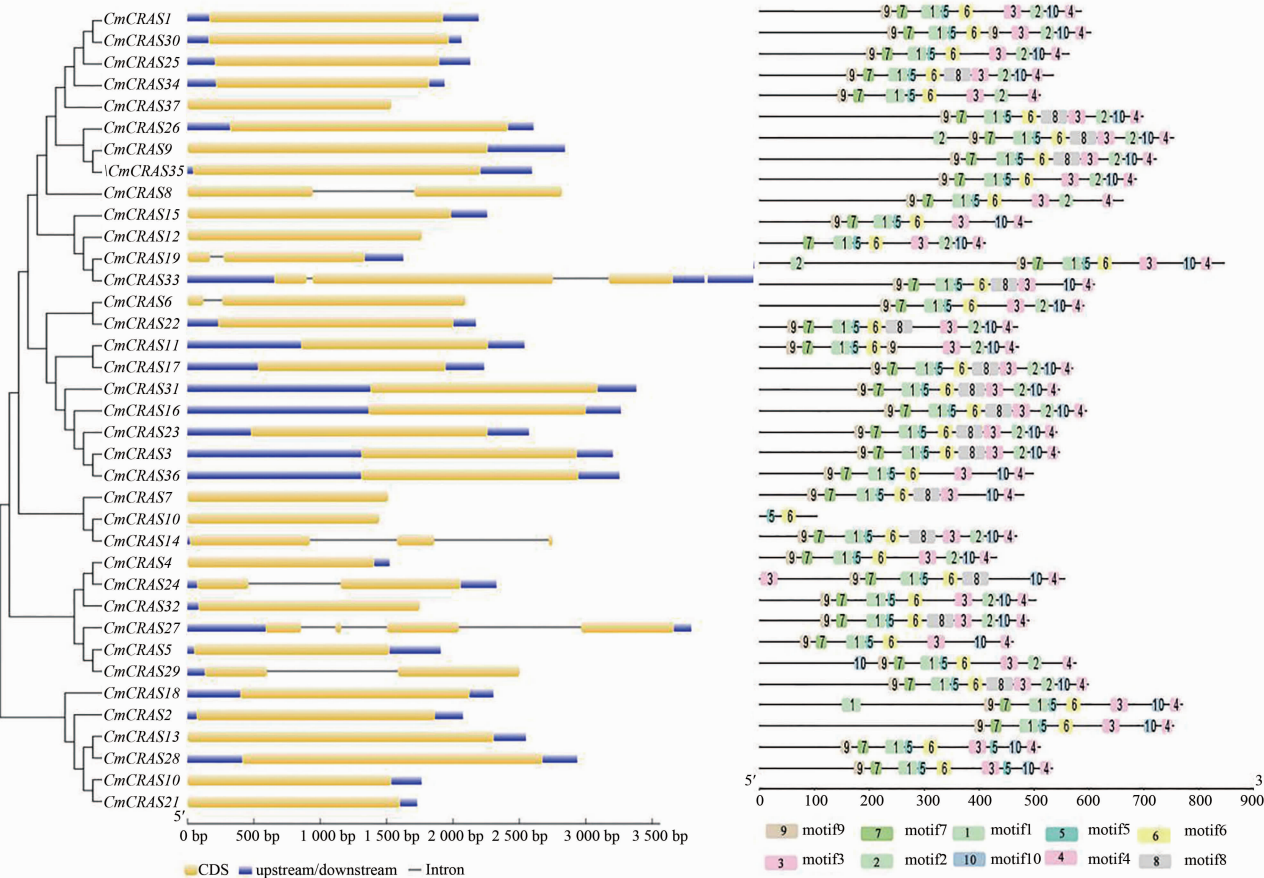


图4 甜瓜 GRAS 家族基因结构和保守基序

CmGRAS14, 其他蛋白序列都有 Motif1、Motif3、Motif4、Motif5、Motif6、Motif7。

2.5 甜瓜 GRAS 家族基因表达模式分析

甜瓜 GRAS 家族基因在不同组织中都有表达

(图 5)。 *CmGRAS1*、*CmGRAS28*、*CmGRAS26*、*CmGRAS31*、*CmGRAS36* 在根中表达量较高, *CmGRAS1*、*CmGRAS30*、*CmGRAS21*、*CmGRAS13* 在茎中表达量较高, *CmGRAS1*、*CmGRAS30* 在叶中表达量

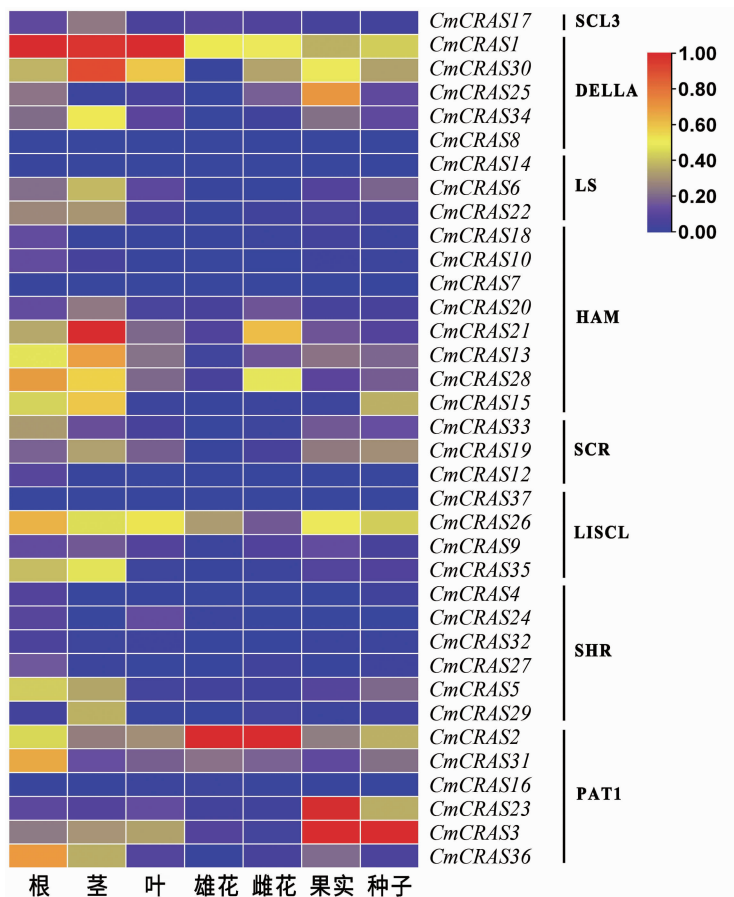


图5 甜瓜 GRAS 家族基因的表达分析

较高, *CmGRAS2* 在花中表达量较高, *CmGRAS25*、*CmGRAS23*、*CmGRAS3* 在果实中表达量较高, *CmGRAS3* 在种子中表达量较高。 *CmGRAS25*、*CmGRAS30*、*CmGRAS1*、*CmGRAS34* 都位于 DELLA 亚族, 在根、茎、叶、花、果实、种子中都有明显表达, 推测 DELLA 亚族调控了甜瓜多个器官的发育。 PAT1 亚族在花、果实、种子中表达量较高, 推测它们可能参与了果实和种子的形成。 LISCL 亚族中的 *CmGRAS26* 和 HAM 亚族中的 *CmGRAS21*、*CmGRAS13*、*CmGRAS28* 在各个组织中都有表达, 推测 HAM 亚族和 SCL 亚族广泛参与了甜瓜的生长发育过程。 SCL3 亚族中的 *CmGRAS17* 在茎中有少量表达, 推测其可能参与了茎的生长发育过程。

2.6 甜瓜 GRAS 家族基因顺式元件分析

甜瓜 GRAS 基因中的顺式元件可分为 4 组(图 6):(1)与光反应有关的, 包括 ACE(参与光响应的顺式元件)、I-box(光响应元件的一部分);(2)与植物抗逆性有关的, 包括 TC-rich(与植物应激反应有关的元件)、LTR(与低温胁迫有关的响应元件)、ARE(应对缺氧环境做出反应的作用元件)、MBS

(应对干旱极端环境做出响应的元件);(3)与植物激素反应有关的, 包括 ABRE(脱落酸传递和表达相关的作用元件)、TATC-box(赤霉素信号传导元件)、AUXRR-core(生长素传递和表达的响应元件);(4)与时空基因表达有关的, 包括 circadian(与昼夜规律有关的作用元件)、CAT-box(参与分生组织表达的元件)、GCN4-motif(与胚乳表达作用相关的元件)。

CmGRAS17、*CmGRAS14*、*CmGRAS7*、*CmGRAS21*、*CmGRAS37*、*CmGRAS35*、*CmGRAS4*、*CmGRAS29*、*CmGRAS2*、*CmGRAS31*、*CmGRAS36* 这 11 个 *CmGRAS* 基因中同时出现了 ABRE, ABRE 分布在所有的亚族中; AUXRR-core 存在于 *CmGRAS36*、*CmGRAS15*、*CmGRAS33*、*CmGRAS8* 中。 11 个 *CmGRAS* 基因都出现了 MBS, 该元件除了不在 SCR 亚族中分布, 其余各亚族均有分布; TATC-box 只在 *CmGRAS4*、*CmGRAS5*、*CmGRAS31* 中有分布; ARE 分布在每个亚族中, 在 LS 亚族的 *CmGRAS6* 中分布最多; LTR 分布在 DELLA、HAM、SCR、LISCL、SHR 这 5 个亚族中, 其中在 *CmGRAS30* 中分布最多; CAT-box 只在 *CmGRAS6*、*CmGRAS18*、*CmGRAS13*、*CmGRAS24*、

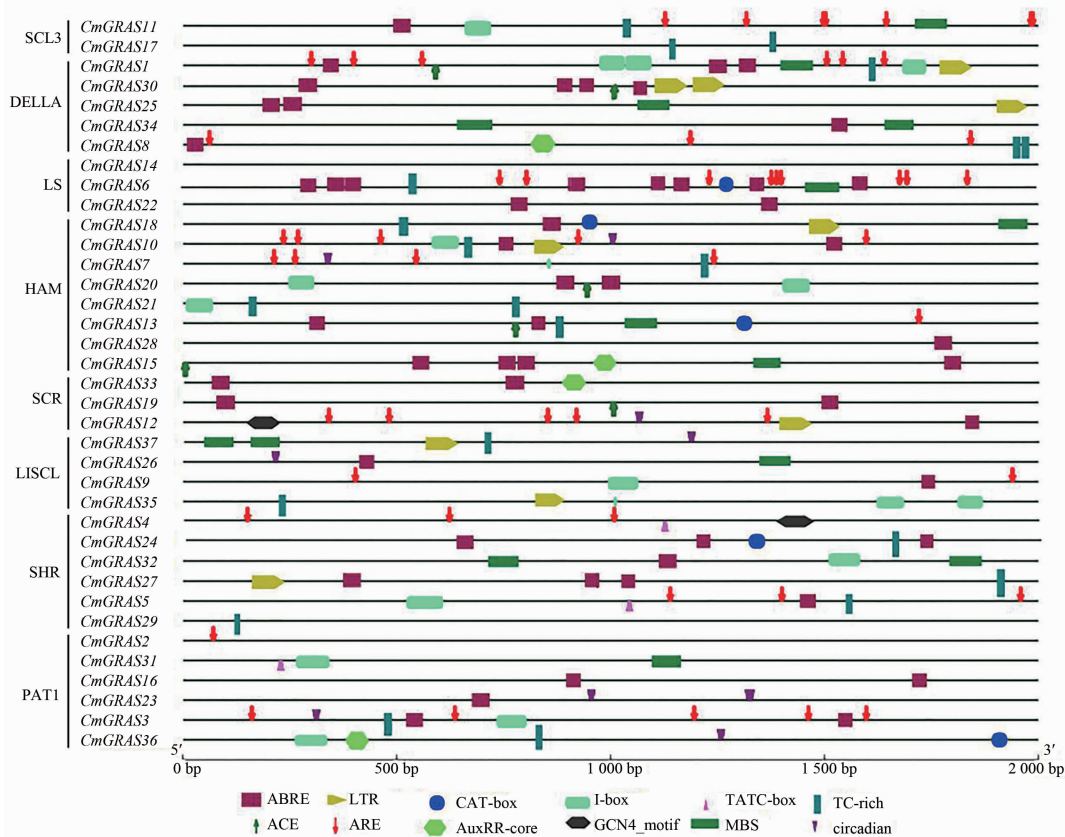


图6 甜瓜 GRAS 家族基因顺式作用元件

CmGRAS36 中分布。

3 讨论

GRAS 家族是一种重要的植物特异性转录调节剂,在植物的生长和发育过程中有非常重要的作用^[8,19]。甜瓜 GRAS 基因中,78% 的基因没有内含子,22% 的基因含有 1~3 个内含子,可能是因为古老基因的水平已经下降或现存的基因中不存在内含子基因的复制现象^[20],而水稻、扁豆的基因中无内含子基因的比例却很少,没有超过 20%^[21]。此外大多数的 *CmGRAS* 成员具有相似的外显子-内含子结构,表明 *CmGRAS* 基因的结构高度保守。甜瓜 37 个 GRAS 基因的等电点范围在 4.78 (*CmGRAS7*)~8.73 (*CmGRAS14*)之间,其中 2 个大于 7,呈碱性,35 个小于 7,呈酸性,与大麻 GRAS 基因等电点的性质^[22]基本一致。这表明,不同种类的 GRAS 蛋白可能存在相似的理化性质。

甜瓜 GRAS 顺式作用元件分析结果表明,ABRE 和 TC-rich 在每个亚族中都有分布,AUXRR-core 只在 PAT1、SCR、HAM、DELLA 亚族中分布,TATC-box 只在 SHR、PAT1 亚族中分布。在小麦 GRAS 家

族的顺式作用元件中也发现参与了小麦光反应和干旱胁迫反应的元件,表明 GRAS 基因在植物光反应及抗胁迫反应中发挥着关键作用^[23]。此外,甘薯中大多数 GRAS 基因(85.7%)含有与高温压力有关的响应元件,大约 25% 的基因具有 LTR,推测它们可能对低温有较强的反应,27% 的基因含有参与盐胁迫反应的 GT1-motif 元件^[24]。

拟南芥的 SHR 亚族和 SCR 亚族调控根部辐射形态的建成^[25],在甜瓜的 SHR 亚族中 *CmGRAS5* 是 *AtGRAS27* 的姐妹基因,SCR 亚族中 *CmGRAS33*/*AtGRAS21* 是一对姐妹基因。基因表达分析结果表明,*CmGRAS5*、*CmGRAS33* 在甜瓜的根部高度表达,推测其可能参与甜瓜根尖分生组织的生长,在维持根的生长中发挥关键作用。拟南芥的 HAM 亚族作用于植株顶部分生组织的发育^[26]。甜瓜的 HAM 亚族中具有 3 对姐妹基因 *CmGRAS15*/*AtGRAS8*、*CmGRAS10*/*AtGRAS24*、*CmGRAS28*/*AtGRAS2*。甜瓜 GRAS 家族基因的表达分析结果显示,*CmGRAS10*、*CmGRAS7*、*CmGRAS21*、*CmGRAS20* 这 4 个基因在茎中表达量较高,表明甜瓜的 HAM 亚族可能与拟南芥的 HAM 亚族具有类似的功能,也作用于甜瓜顶

部分生组织的生长发育。

拟南芥 PAT1 亚族在光信号的转导中起调控作用^[27]。对甜瓜 GRAS 基因家族进行启动子分析发现,TATC-box 光响应元件也在 PAT1 亚族有分布,推测甜瓜的 PAT1 亚族也作用于光信号的传导。拟南芥的 DELLA 亚族成员参与了赤霉素信号的传导^[28],甜瓜 GRAS 家族基因的表达分析结果显示,甜瓜的 DELLA 亚族基因各组织中都有表达,推测其通过赤霉素的信号传导途径调控甜瓜的生长。

参考文献:

- [1] Sun X L, Jones W T, Rikkerink E H A. GRAS proteins: the versatile roles of intrinsically disordered proteins in plant signalling[J]. The Biochemical Journal, 2012, 442(1): 1–12.
- [2] Pysh L D, Wysocka-Diller J W, Camilleri C, et al. The GRAS gene family in *Arabidopsis*: sequence characterization and basic expression analysis of the *SCARECROW-LIKE* genes[J]. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology, 1999, 18(1): 111–119.
- [3] Bolle C. The role of GRAS proteins in plant signal transduction and development[J]. Planta, 2004, 218(5): 683–692.
- [4] Chen Y, Zhu P P, Wu S Y, et al. Identification and expression analysis of GRAS transcription factors in the wild relative of sweet potato *Ipomoea trifida*[J]. BMC Genomics, 2019, 20(1): 911.
- [5] Tian C G, Wan P, Sun S H, et al. Genome-wide analysis of the GRAS gene family in rice and *Arabidopsis* [J]. Plant Molecular Biology, 2004, 54(4): 519–532.
- [6] Lee M H, Kim B, Song S K, et al. Large-scale analysis of the GRAS gene family in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Molecular Biology, 2008, 67(6): 659–670.
- [7] Greb T, Clarenz O, Schäfer E, et al. Molecular analysis of the *LATERAL SUPPRESSOR* gene in *Arabidopsis* reveals a conserved control mechanism for axillary meristem formation[J]. Genes & Development, 2003, 17(9): 1175–1187.
- [8] Liu X Y, Widmer A. Genome-wide comparative analysis of the GRAS gene family in *Populus*, *Arabidopsis* and rice [J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2014, 32(6): 1129–1145.
- [9] Ma H S, Liang D, Shuai P, et al. The salt- and drought-inducible poplar GRAS protein SCL7 confers salt and drought tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(14): 4011–4019.
- [10] Abarca D, Pizarro A, Hernández I, et al. The GRAS gene family in pine: transcript expression patterns associated with the maturation-related decline of competence to form adventitious roots[J]. BMC Plant Biology, 2014, 14: 354.
- [11] Song X M, Liu T K, Duan W K, et al. Genome-wide analysis of the GRAS gene family in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*) [J]. Genomics, 2014, 103(1): 135–146.
- [12] Huang W, Xian Z Q, Kang X, et al. Genome-wide identification, phylogeny and expression analysis of GRAS gene family in tomato [J]. BMC Plant Biology, 2015, 15: 209.
- [13] Lu J X, Wang T, Xu Z D, et al. Genome-wide analysis of the GRAS gene family in *Prunus mume* [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2015, 290(1): 303–317.
- [14] Cenci A, Rouard M. Evolutionary analyses of GRAS transcription factors in angiosperms[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 273.
- [15] Zhang H L, Cao Y P, Shang C, et al. Genome-wide characterization of GRAS family genes in *Medicago truncatula* reveals their evolutionary dynamics and functional diversification [J]. PLoS One, 2017, 12(9): e0185439.
- [16] Zeng X, Ling H, Chen X M, et al. Genome-wide identification, phylogeny and function analysis of GRAS gene family in *Dendrobium catenatum* (Orchidaceae) [J]. Gene, 2019, 705: 5–15.
- [17] Garcia-Mas J, Benjak A, Sanseverino W, et al. The genome of melon (*Cucumis melo* L.) [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(29): 11872–11877.
- [18] 李晨, 赵雪惠, 王庆杰, 等. 桃 GRAS 家族全基因组鉴定与响应 UV-B 的表达模式分析[J]. 中国农业科学, 2019, 52(24): 4567–4581.
- [19] 张斌, 陈丽娟, 李其华, 等. 栽培大豆 GRAS 转录因子家族基因鉴定及其盐胁迫下表达模式分析[J]. 江苏农业学报, 2021, 37(2): 296–309.
- [20] Sun X L, Xue B, Jones W T, et al. A functionally required unfoldome from the plant Kingdom: intrinsically disordered N-terminal domains of GRAS proteins are involved in molecular recognition during plant development[J]. Plant Molecular Biology, 2011, 77(3): 205–223.
- [21] Zou M, Guo B C, He S P. The roles and evolutionary patterns of intronless genes in deuterostomes[J]. Comparative and Functional Genomics, 2011, 2011: 680673.
- [22] Jain M, Khurana P, Tyagi A K, et al. Genome-wide analysis of intronless genes in rice and *Arabidopsis* [J]. Functional & Integrative Genomics, 2008, 8(1): 69–78.
- [23] 李亚飞, 阳文龙, 顾晶晶, 等. 小麦 GRAS 基因家族的全基因组鉴定与分析[J]. 麦类作物学报, 2019, 39(5): 549–559.
- [24] Liu M Y, Huang L, Ma Z T, et al. Genome-wide identification, expression analysis and functional study of the GRAS gene family in Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) [J]. BMC Plant Biology, 2019, 19(1): 342.
- [25] Laura, Laurenzio D. The *SCARECROW* gene regulates an asymmetric cell division that is essential for generating the radial organization of the *Arabidopsis* root[J]. Cell, 1996, 86(3): 423–433.
- [26] Li X Y, Qian Q, Fu Z M, et al. Control of tillering in rice[J]. Nature, 2003, 422(6932): 618–621.
- [27] Bolle C, Koncz C, Chua N H. PAT1, a new member of the GRAS family, is involved in phytochrome A signal transduction[J]. Genes & Development, 2000, 14(10): 1269–1278.
- [28] Peng J, Carol P, Richards D E, et al. The *Arabidopsis* *GAI* gene defines a signaling pathway that negatively regulates gibberellin responses[J]. Genes & Development, 1997, 11(23): 3194–3205.