广西植物 Guihaia Aug. 2026, 46(8): 1339-1352 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202601021

马晓茹, 刘杰, 梁静, 2026. 小麦 *DUF292* 基因家族鉴定及表达模式分析 [J]. 广西植物, 46(8): 1339-1352.
Ma X R, Liu J, Liang J, 2026. Identification and expression pattern analysis of the *DUF292* gene family in wheat [J]. Guihaia, 46(8): 1339-1352.

小麦 *DUF292* 基因家族鉴定及表达模式分析

马晓茹[1], 刘　杰[2], 梁　静[1*]

(1. 新疆开放大学 经管学院, 乌鲁木齐 830001; 2. 石河子大学, 新疆 石河子 832003)

摘　要: 为挖掘普通小麦(*Triticum aestivum*)抗逆关键基因,该研究结合生物信息学方法,对普通小麦 *DUF292* 基因家族进行全基因组鉴定及功能分析。结果表明:(1)在普通小麦中共鉴定出 33 个 *TaDUF292* 成员,命名为 *TaDUF292-01*-*TaDUF292-33*,非均匀分布于 15 条染色体。(2)该家族蛋白均为亲水蛋白,主要定位于叶绿体、线粒体及细胞核。(3)系统发育分析将其分为 3 个进化分支,分支内基因结构与保守基序具有一致性。(4)启动子顺式作用元件以光响应及激素调控元件为主,提示该基因家族参与环境信号整合。(5)miRNA 靶向预测显示,16 类切割抑制型和 5 类翻译抑制型 miRNA 构成调控网络。(6)表达模式分析显示,*TaDUF292* 家族成员呈现组织特异性表达,且对干旱、盐、高温及病原菌侵染的响应存在差异,部分成员在复合胁迫下显著上调。该研究系统揭示了小麦 *TaDUF292* 家族的分子特征与潜在功能,为普通小麦抗逆分子育种提供了基因资源和理论依据。

关键词: 小麦, *DUF292*, 基因家族, 表达模式, 生物信息学

中图分类号: Q943　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1000-3142(2026)08-1339-14

Identification and expression pattern analysis of the *DUF292* gene family in wheat

MA Xiaoru[1], LIU Jie[2], LIANG Jing[1*]

(1. *School of Economics and Management*, *Open University of Xinjiang*, Urumqi 830001, China;
2. *Shihezi University*, Shihezi 832003, Xinjiang, China)

Abstract: To mine key stress-resistant genes in common wheat (*Triticum aestivum*), this study performed genome-wide identification and functional analysis of *TaDUF292* gene family using bioinformatics approaches. The results were as follows: (1) A total of 33 *TaDUF292* members were identified in common wheat and designated *TaDUF292-01* to *TaDUF292-33*, which distributed unevenly on 15 chromosomes. (2) All proteins encoded by the *TaDUF292* family were hydrophilic proteins and were mainly localized in chloroplasts, mitochondria and nuclei. (3) Phylogenetic analysis divided the *TaDUF292* family into three evolutionary clades, and genes in the same clade exhibited consistent gene

收稿日期: 2026-05-18　**接受日期:** 2026-06-18
基金项目: 中国成人教育协会一般课题(2024-SJYB-098S)。
第一作者: 马晓茹(1990—),硕士,讲师,从事植物基因组学与药理及中草药培育研究,(E-mail)zqpm913711@126.com。
*通信作者: 梁静,硕士,副教授,研究方向为农作物种植及作物遗传学,(E-mail)1370275384@qq.com。

structures and conserved motifs. (4) *Cis*-acting elements in promoters were dominated by light-responsive and hormone regulatory elements, which indicated that this gene family participated in the integration of plant environmental signals. (5) miRNA target prediction revealed that 16 types of cleavage-inhibiting miRNAs and 5 types of translation-inhibiting miRNAs jointly constituted a regulatory network. (6) Expression pattern analysis showed that *TaDUF292* family genes exhibited obvious tissue-specific expression and differential response patterns to drought, salt, heat and pathogen infection stresses, and several members were significantly upregulated under combined stress conditions. This study systematically clarifies the molecular characteristics and potential function of the *TaDUF292* family in common wheat, providing genetic resources and a theoretical basis for stress-resistant molecular breeding of common wheat.

Key words: wheat, *DUF292*, gene family, expression patterns, bioinformatics

小麦作为全球重要的粮食作物,其产量与品质的稳定性受到干旱、高温等非生物胁迫的严重制约,因此,挖掘胁迫响应关键基因家族对小麦抗逆分子育种至关重要。未知功能结构域(domain of unknown function, DUF)蛋白是 Pfam 数据库中一类氨基酸序列保守但功能尚未明确的蛋白家族,其编码基因广泛分布于植物基因组,虽不直接决定植物生存,但在生长发育调控与胁迫适应中起关键作用(Bateman et al., 2010; Luo et al., 2023)。随着功能基因组学技术的发展,多种作物中多个 DUF 家族成员的生物学功能已被逐步解析。水稻中,*DUF266* 家族 *BC10* 功能缺失显著降低植株纤维素含量(Zhou et al., 2009);*DUF1644* 家族成员 *OsSIDP301* 通过脱落酸通路调控盐耐受性及籽粒大小(Ge et al., 2022);*DUF*1645 家族成员 *OsSGL* 上调抗逆基因以增强抗旱性,同时经细胞分裂素通路调控籽粒与根系发育(Cui et al., 2016; Liu et al., 2022);*OsDUF668* 则在 Avr9/Cf-9 识别通路激活后响应稻瘟病侵染与机械损伤信号,增强生物胁迫抗性(Zhong et al., 2019)。在拟南芥中,*DUF288* 家族的 *STL1* 与 *STL2* 辅助纤维素合酶复合体组装(Zhang et al., 2016);*DUF538* 家族 *SVB* 通过调控 *GLABRA*1 参与叶毛状体形成(Yu et al., 2021);*DUF246* 家族 *PAGR* 参与果胶合成,该基因缺失可影响雄性育性(Stonebloom et al., 2016)。经济作物中,棉花 *GhDUF4228-67* 沉默会降低耐盐性(Lv et al., 2022),*DUF288* 家族的 *GhSTL1-4* 参与纤维素含量与长度的调控(Guo et al., 2022);大豆 *GmDUF4228-70* 过表达可增强植株对盐和干旱胁迫的抗性(Leng et al., 2021);玉米 *DUF966* 家族成员 *ZmAuxRP1* 通过调控吲哚乙酸合成,协同调控植株生长与茎腐病抗性(Ye et al., 2019)。这些研究表明,DUF 家族通过多样化机制参与作物核心生物学过程。

尽管 DUF 家族研究进展显著,但普通小麦 *DUF292* 家族的系统解析仍属空白,其在小麦基因组中的分布特征、进化规律及在生长发育与逆境适应中的具体功能尚未明确,相关分子机制仍有待阐明,难以为小麦抗逆分子育种提供该家族的基因资源与理论支撑。基于此,本研究以普通小麦为研究对象,依托全基因组生物信息学分析技术,采用系统发育分析、基因结构预测、启动子顺式作用元件分析、miRNA 靶向预测、染色体定位及表达模式分析等方法,通过整合多维度分析结果,拟探讨以下问题:(1)普通小麦 *DUF292* 家族成员的全基因组鉴定特征如何,包括家族成员数量、染色体分布规律、基因结构及保守结构域特征,其系统发育关系与其他物种同源成员存在怎样的差异;(2)普通小麦 *DUF292* 家族成员启动子区包含哪些核心顺式作用元件,其潜在靶向 miRNA 有哪些,这些元件和 miRNA 是否与小麦生长发育及逆境响应相关;(3)普通小麦 *DUF292* 家族成员在不同组织、不同非生物胁迫(干旱、高温等)处理下的表达模式存在怎样的差异,其表达特征是否与其潜在功能及逆境响应能力相关。

本研究旨在明确普通小麦 *DUF292* 家族的分子特征与潜在功能,阐明其在小麦生长发育与逆境适应中的作用机制,填补普通小麦 *DUF292* 家族系统解析的空白,为小麦抗逆与产量改良提供优质基因资源和坚实的理论依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料及处理方法

试验材料为本课题组保存的硬红春小麦种

质。选取饱满一致的种子，播种于水培装置中，置于光照培养箱培养 10 d。培养条件如下：24 ℃/16 h 光照、18 ℃/8 h 黑暗，相对湿度 60%～70%。培养 10 d 后进行胁迫处理，处理时间为 6 h，具体处理包括盐胁迫（S，80 mmol · L^{-1} NaCl）、干旱胁迫（D，20% PEG-6000）、高温胁迫（H，30 ℃），以正常培养的幼苗为空白对照（CK）。处理结束后，采集幼苗叶片，液氮速冻后于−80 ℃保存，用于后续 RNA 提取。

1.2 基因家族成员鉴定

从 Ensembl Plants 数据库下载普通小麦参考基因组的基因组序列、蛋白序列及 GFF3 注释文件。基于 Pfam 数据库检索 *DUF292* 结构域（PF03398）的隐马尔可夫模型（hidden Markov model，HMM），采用 HMMER 3.4 软件在全蛋白组中初筛候选成员。利用交叉验证策略，使用 NCBI CDD、SMART 9.0 及 Inter Pro Scan 在线平台进行结构域二次验证，剔除冗余及不完整序列。

1.3 蛋白特性及系统发育分析

通过 Expasy ProtParam 工具计算蛋白分子量、等电点及亲水性指数（grand overage of hydropathicity，GRAVY）等理化参数（Gasteiger et al.，2005）。亚细胞定位预测使用 WoLF PSORT 在线平台完成。利用 MEGA7 软件对蛋白质全长序列进行多序列比对，采用默认参数进行比对分析（Kumar et al.，2016）。基于比对结果，采用邻接法构建系统发育树，参数如下：氨基酸替代模型选用泊松校正（Poisson correction）；位点间进化速率选用均匀速率（uniform rates）；空位处理方式选择部分删除（partial deletion），位点覆盖阈值设为 95%。为评估树拓扑结构的稳定性，采用 1 000 次自举检验（bootstrap）进行重复抽样分析。系统进化树的可视化及注释通过 Evolview 在线工具完成。

1.4 基因结构与保守基序解析

基于 GFF3 注释文件提取基因结构信息。采用 MEME 网站预测保守基序。利用 TBtools 软件对基因结构进行可视化分析（Bailey et al.，2015；Chen et al.，2023）。

1.5 启动子顺式作用元件分析

提取各基因 ATG 起始密码子上游 2 kb 序列作为启动子区。采用 PlantCARE 网站预测顺式作用元件（Lescot et al.，2002），使用 Excel 软件进行统计分析。

1.6 miRNA 靶向互作预测

采用 psRNATarget 网站对家族成员进行 miRNA 靶向关系预测（Dai & Zhao，2011）。

1.7 表达模式分析

利用 WheatOmics 数据库获取组织特异性及生物胁迫处理的转录组数据；使用 TBtools 软件构建聚类热图。

1.8 qRT-PCR 验证

使用柱式植物总 RNA 抽提纯化试剂盒［生工生物工程（上海）股份有限公司］提取小麦幼苗 RNA，使用 M-MuLV 第一链 cDNA 合成试剂盒［生工生物工程（上海）股份有限公司］进行反转录，根据基因编码序列设计荧光定量 PCR 引物（表 1），使用 QuantGene 9600 实时荧光定量 PCR 仪进行 qRT-PCR 检测，以小麦 *Actin* 基因（*TaActin*）作为内参基因。

表 1　qRT-PCR 引物序列

Table 1　Sequences of qRT-PCR primers

引物名称 Primer name	引物序列 Primer sequence
TaDUF292-08	F：TGGAGTCAGCAGCCTAGAAGT R：TCCTAAATCATAAGATGGCTGTGAA
TaDUF292-21	F：GCCGATGCAAAGAAATTCGG R：TATCCTGCTCTTCTCCGCGT
TaDUF292-29	F：TAATCGGGCACGACATCTGG R：TGTTGGATTTTCATGCGCGG
TaActin	F：CCTTCCGTGTTCCCACTGTTG R：ATGCCCTTGAGGTTTCCCTC

2　结果与分析

2.1 家族成员鉴定及蛋白理化性质分析

在普通小麦全基因组范围内共鉴定出 33 个小麦 *DUF292* 基因，根据其在染色体上的位置，将其依次命名为 *TaDUF292-01*－*TaDUF292-33*（表 2）。蛋白理化性质分析发现，*TaDUF292* 基因家族蛋白的氨基酸长度为 172 ～1 118 aa。除 *TaDUF292-01* 基因序列及蛋白序列因含有无法确定的碱基及氨基酸外，其他成员蛋白分子量为 18.82～123.33 kDa，等电点为 4.67～9.64，其中 15 个 DUF292 蛋白的等电点小于 7.5，属于酸性蛋白。不稳定系数为28.29～65.13，其中 *TaDUF292-12*、*TaDUF292-14*、*TaDUF292-15*、*TaDUF292-18* 和 *TaDUF292-23* 编码蛋白的不稳定系数均小于 40，提示蛋白稳定性好，属于稳定蛋白。

表 2 小麦 *DUF292* 基因家族成员信息

Table 2 Information of *TaDUF292* gene family members in wheat

命名 Name	基因 ID Gene ID	染色体 Chromosome	长度 Length (aa)	分子量 Molecular weight (kDa)	等电点 Isoelectric point	不稳定系数 Instability index	脂肪系数 Aliphatic index	亲水性指数 GRAVY	亚细胞定位 Subcellular localization
TaDUF292-01	*TraesCS3A02G252800.1*	3A	1 118	—	—	62.07	48.40	−1.024	细胞核 Nucleus
TaDUF292-02	*TraesCS3A02G263500.1*	3A	319	35.14	8.92	56.96	86.33	−0.348	线粒体 Mitochondria
TaDUF292-03	*TraesCS3A02G459100.1*	3A	514	56.51	4.91	56.50	72.43	−0.490	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-04	*TraesCS3B02G284600.1*	3B	1 111	122.79	5.94	64.52	47.40	−1.090	细胞核 Nucleus
TaDUF292-05	*TraesCS3B02G288900.1*	3B	1 113	122.72	5.88	64.99	47.23	−1.073	细胞核 Nucleus
TaDUF292-06	*TraesCS3B02G296700.1*	3B	319	35.06	8.99	58.27	87.87	−0.308	线粒体 Mitochondria
TaDUF292-07	*TraesCS3B02G498800.1*	3B	511	56.27	4.95	60.33	71.51	−0.515	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-08	*TraesCS3D02G253500.1*	3D	1 117	123.33	6.03	63.07	48.11	−1.058	细胞核 Nucleus
TaDUF292-09	*TraesCS3D02G263400.1*	3D	319	35.07	8.99	59.25	86.96	−0.320	线粒体 Mitochondria
TaDUF292-10	*TraesCS3D02G451700.1*	3D	512	56.34	4.95	59.27	71.56	−0.518	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-11	*TraesCS4A02G084800.1*	4A	282	31.13	4.67	49.56	85.85	−0.425	线粒体 Mitochondria
TaDUF292-12	*TraesCS4A02G084900.1*	4A	172	18.82	9.64	28.29	102.79	−0.163	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-13	*TraesCS4A02G085000.1*	4A	535	57.94	9.49	62.15	65.63	−0.763	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-14	*TraesCS4A02G269300.1*	4A	354	38.70	6.61	38.72	77.71	−0.711	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-15	*TraesCS4B02G044800.1*	4B	336	36.87	7.77	38.75	80.39	−0.690	线粒体 Mitochondria
TaDUF292-16	*TraesCS4B02G045100.1*	4B	353	38.68	7.78	41.25	79.58	−0.687	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-17	*TraesCS4B02G219200.1*	4B	542	58.84	9.47	63.55	65.13	−0.785	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-18	*TraesCS4B02G219300.1*	4B	184	20.26	9.18	32.18	106.52	−0.129	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-19	*TraesCS4B02G219400.1*	4B	264	29.13	4.83	51.01	86.89	−0.419	线粒体 Mitochondria
TaDUF292-20	*TraesCS4D02G044400.1*	4D	352	38.31	7.00	43.43	82.30	−0.534	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-21	*TraesCS4D02G044800.1*	4D	346	37.73	6.74	42.36	80.06	−0.652	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-22	*TraesCS4D02G219400.1*	4D	533	57.86	9.60	65.13	64.93	−0.758	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-23	*TraesCS4D02G219500.1*	4D	175	19.38	9.36	30.72	100.97	−0.259	线粒体 Mitochondria
TaDUF292-24	*TraesCS4D02G219800.1*	4D	281	31.04	4.74	47.87	85.80	−0.413	叶绿体 Chloroplast

续表 2

命名 Name	基因 ID Gene ID	染色体 Chromosome	长度 Length (aa)	分子量 Molecular weight (kDa)	等电点 Isoelectric point	不稳定系数 Instability index	脂肪系数 Aliphatic index	亲水性指数 GRAVY	亚细胞定位 Subcellular localization
TaDUF292-25	*TraesCS5A02G346800.1*	5A	485	53.55	5.99	51.14	64.35	−0.822	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-26	*TraesCS5B02G347800.1*	5B	484	53.48	5.79	55.97	66.07	−0.784	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-27	*TraesCS5D02G353300.1*	5D	482	53.20	6.09	53.11	65.75	−0.782	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-28	*TraesCS6A02G133000.1*	6A	715	80.55	9.16	50.70	56.77	−1.116	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-29	*TraesCS6B02G161300.1*	6B	713	80.56	9.15	50.17	55.12	−1.152	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-30	*TraesCS6D02G122600.1*	6D	715	80.59	9.25	51.28	55.52	−1.144	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-31	*TraesCS7A02G445700.1*	7A	709	79.40	8.72	50.47	63.55	−0.934	线粒体 Mitochondria
TaDUF292-32	*TraesCS7B02G345200.1*	7B	727	81.13	8.41	49.52	60.94	−0.950	叶绿体 Chloroplast
TaDUF292-33	*TraesCS7D02G433700.1*	7D	726	81.49	8.72	46.82	61.14	−1.007	线粒体 Mitochondria

注：—表示无法计算。

Note: — indicates not calculated.

脂肪系数为 47.23~106.52。亲水性指数为−1.152~−0.129，均小于 0，均属于亲水蛋白。亚细胞定位预测显示，*TaDUF292* 基因家族成员中有 4 个位于细胞核，9 个位于线粒体，20 个位于叶绿体。

2.2 系统发育分析

通过构建小麦 *DUF292* 基因家族成员的系统发育树，揭示了该基因家族的进化关系（图 1）。系统发育树主要分为 3 个亚族，即 Group A、Group B 和 Group C。Group A 包含了如 *TaDUF292-14*、*TaDUF292-15* 等 14 个基因，这些基因显示出较高的相似性，表明它们可能源于最近的共同祖先，并在进化过程中维持了相似功能。Group B 则包含了更广泛的基因，共有 13 个，如 *TaDUF292-01* 和 *TaDUF292-26* 等，显示出较大的多样性，提示这些基因可能适应了不同环境条件。Group C 的成员虽然数量较少，只有 6 个，如 *TaDUF292-28* 和 *TaDUF292-31* 等，但它们之间的相似性仍然较高，可能在特定的生物学过程或发育阶段中发挥重要作用。

2.3 基因结构分析

基因结构分析揭示了小麦 *TaDUF292* 基因家族的多样性和保守性（图 2）。保守基序分析发现，Motif 2 广泛存在于所有成员中，Motif 5 与 Motif 6 为 Group B 亚族所特有，Motif 9 仅存在于 Group C 亚族中。结构域分析结果表明，所有成员均保守地含有 *DUF292* 特征性结构域。编码区域分析发现，Group A 亚族成员内含子数量为 1~6 个，其中 *TaDUF292-15*、*TaDUF292-19* 及 *TaDUF292-21* 无 UTR 区域；Group B 亚族成员为 6~8 个，其中 *TaDUF292-01* 和 *TaDUF292-04* 无 UTR 区域；Group C 亚族成员内含子数量均为 6 个，且均存在 UTR 区域。

2.4 启动子顺式作用元件分析

通过启动子区域的顺式作用元件预测，共检测到 913 个核心功能元件（图 3），涉及胁迫（148 个）、发育（40 个）、光响应（310 个）及激素调控（415 个）四类。小麦 *DUF292* 家族成员所有启动子序列中，出现频率最高的 4 个顺式作用元件分别为 G-box（参与光反应）、ABRE（参与 ABA 反应）、TGACG-motif（参与 MeJA 反应）和 CGTCA-motif（参与 MeJA 反应），表明该家族可能通过多激素协同调控参与胁迫适应。*TaDUF292-03* 与 *TaDUF292-13* 启动子区域所包含的顺式作用元件分别为 58 个和 43 个，显著高于其他家族成员，暗示这两个基因可能在小麦生理过程中发挥关键作用。

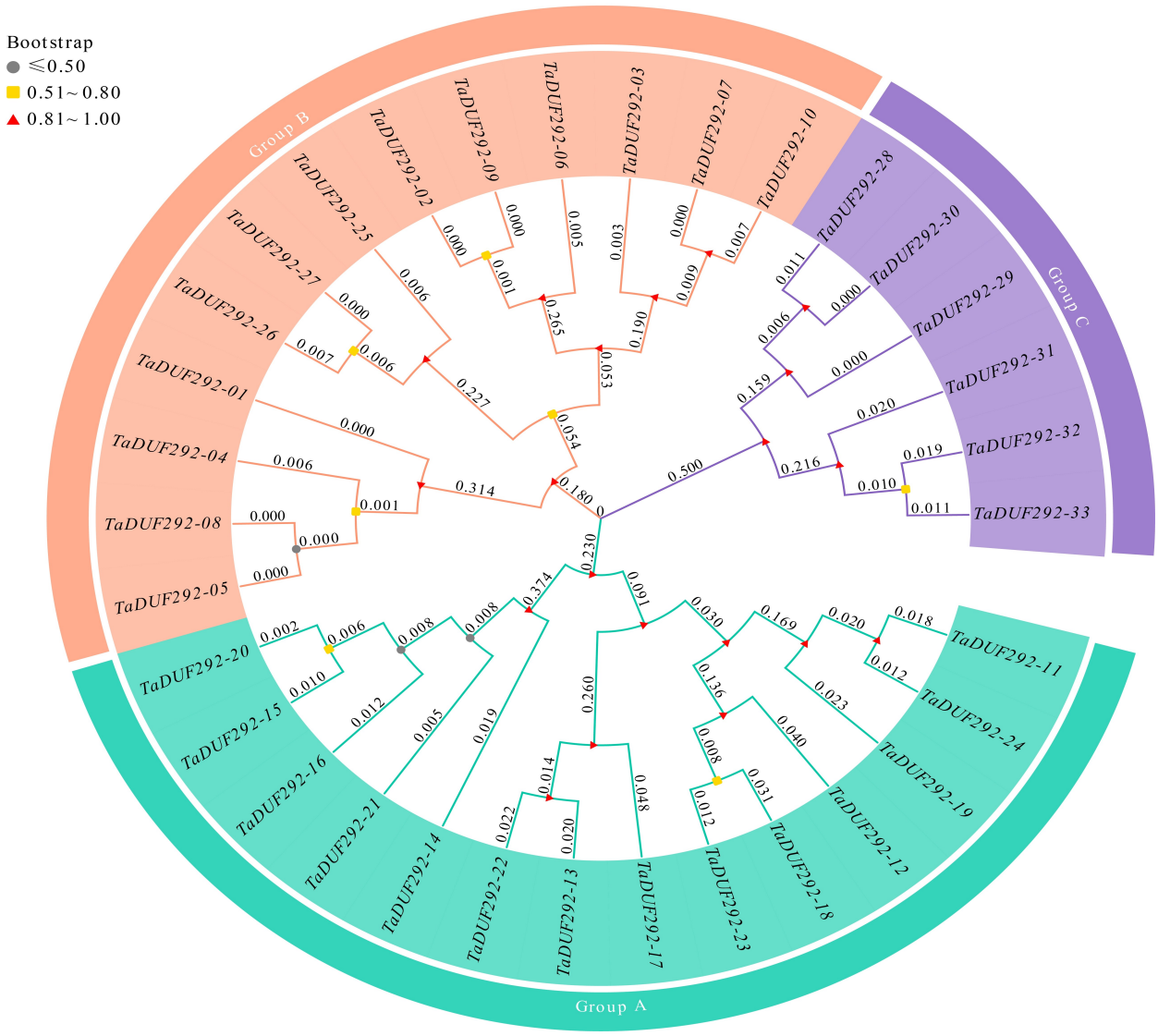


图 1 小麦 DUF292 蛋白系统发育树

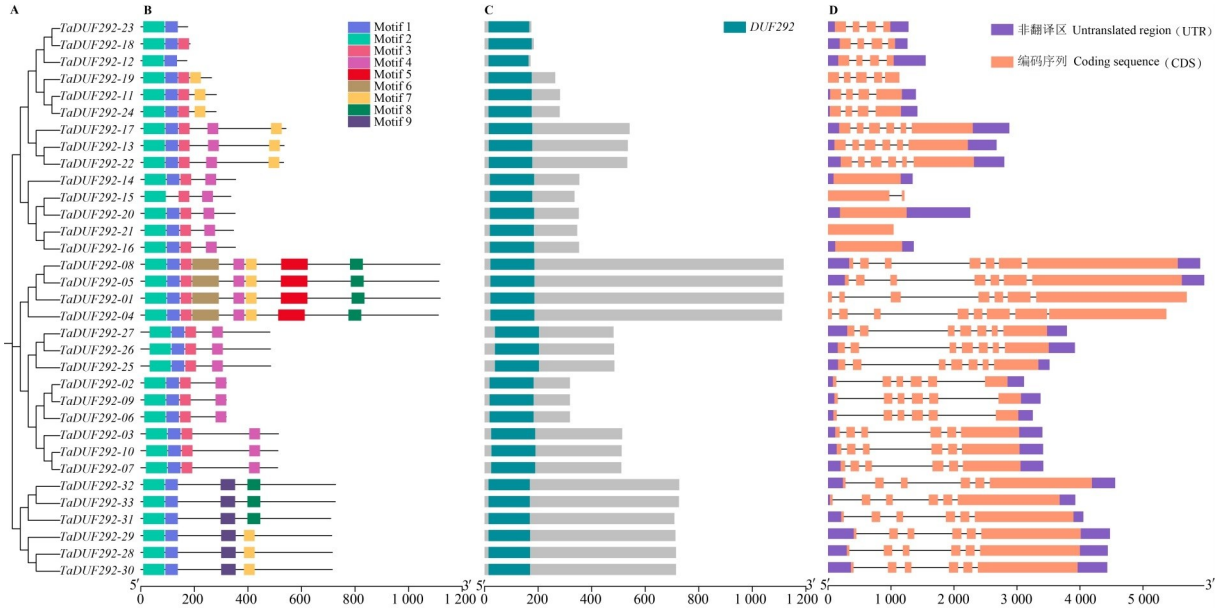
Fig. 1 Phylogenetic tree of DUF292 proteins in wheat

2.5 miRNA 与 *TaDUF292* 基因家族的靶向关系预测

通过生物信息学预测，发现小麦 *DUF292* 基因家族成员受到两类 miRNA 的靶向调控，根据作用机制可分为切割抑制和翻译抑制两类（表 3）。切割抑制中，tae-miR159a/b 与 tae-miR5049-3p 协同靶向 *TaDUF292-01*、*TaDUF292-04*、*TaDUF292-05* 和 *TaDUF292-08*，这种多 miRNA 共调控现象可能构成功能冗余的分子调控网络，以此来维持靶基因表达调控的稳定性；tae-miR408 和 tae-miR9676-5p 展现出广泛的靶向范围，而 tae-miR5175-5p、tae-miR530、tae-miR9677a 和 tae-miR9783 均仅调控单个基因，表现出严格的特异性，表明其可能参与特定家族成员的功能分化调控。翻译抑制中，tae-miR9666b-3p 靶向 7 个成员，构成最复杂的抑制网络。大部分成员仅存在一类调控效应，但 *TaDUF292-17*、*TaDUF292-19*、*TaDUF292-24* 和 *TaDUF292-30* 同时受切割抑制和翻译抑制双重调控，此类多层级调控可能精确控制基因表达时空动态。

2.6 小麦 *TaDUF292* 基因的染色体分布及共线性分析

染色体定位显示，普通小麦 *DUF292* 基因家族成员非均匀分布于 15 条染色体（图 4），其中染色

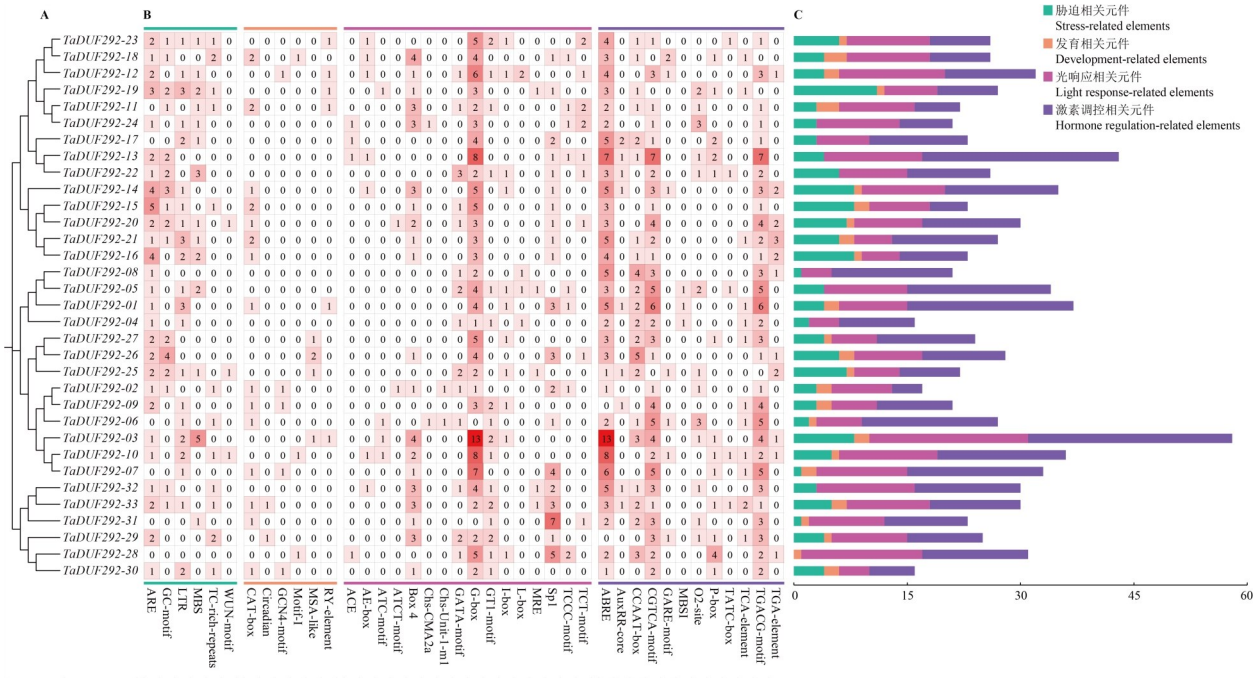


A. 系统发育树；**B**. 基序分析；**C**. 结构域分析；**D**. 编码区域分析。

A. Phylogenetic tree; **B**. Motif analysis; **C**. Domain analysis; **D**. Coding region analysis.

图 2　小麦 *DUF292* 基因家族成员结构分析

Fig. 2　Structural analysis of *DUF292* gene family members in wheat



A. *TaDUF292* 基因家族系统发育进化树；**B**. 各基因启动子顺式作用元件的类型与数量分布，矩阵中数字表示对应元件的出现次数；**C**. 不同功能类别顺式元件的数量统计。

A. Phylogenetic tree of *TaDUF292* gene family in wheat; **B**. Types and quantity distribution of *cis*-acting elements in promoters of each gene, with the numbers in the matrix representing the occurrence times of the corresponding elements; **C**. Quantity statistics of *cis*-acting elements of different functional categories.

图 3　小麦 *DUF292* 基因家族成员启动子顺式作用元件统计

Fig. 3　Statistics of *cis*-acting elements in promoters of *DUF292* gene family members in wheat

表 3 miRNA 与 *TaDUF292* 转录本靶向关系

Table 3 Targeted relationship between miRNA and *TaDUF292* transcript

抑制效应 Inhibition effect	小麦 miRNA Wheat miRNA	靶向基因 Targeted gene
切割 Cleavage	tae-miR159a	*TaDUF292-01*、*TaDUF292-04*、*TaDUF292-05*、*TaDUF292-08*
	tae-miR159b	*TaDUF292-01*、*TaDUF292-04*、*TaDUF292-05*、*TaDUF292-08*
	tae-miR2275-3p	*TaDUF292-20*、*TaDUF292-28*、*TaDUF292-29*、*TaDUF292-30*
	tae-miR395a	*TaDUF292-28*、*TaDUF292-30*
	tae-miR395b	*TaDUF292-28*、*TaDUF292-29*、*TaDUF292-30*
	tae-miR408	*TaDUF292-14*、*TaDUF292-15*、*TaDUF292-16*、*TaDUF292-20*、*TaDUF292-21*
	tae-miR5049-3p	*TaDUF292-01*、*TaDUF292-04*、*TaDUF292-05*、*TaDUF292-08*
	tae-miR5175-5p	*TaDUF292-02*
	tae-miR530	*TaDUF292-03*
	tae-miR7757-5p	*TaDUF292-02*、*TaDUF292-06*、*TaDUF292-09*
	tae-miR9657b-3p	*TaDUF292-19*、*TaDUF292-24*
	tae-miR9657c-3p	*TaDUF292-19*、*TaDUF292-24*
	tae-miR9664-3p	*TaDUF292-25*、*TaDUF292-26*、*TaDUF292-27*
	tae-miR9676-5p	*TaDUF292-13*、*TaDUF292-17*、*TaDUF292-22*、*TaDUF292-26*、*TaDUF292-27*
	tae-miR9677a	*TaDUF292-32*
	tae-miR9783	*TaDUF292-08*
翻译 Translation	tae-miR444a	*TaDUF292-17*
	tae-miR444b	*TaDUF292-17*
	tae-miR6197-5p	*TaDUF292-30*
	tae-miR9666a-3p	*TaDUF292-11*、*TaDUF292-12*、*TaDUF292-18*、*TaDUF292-19*、*TaDUF292-23*、*TaDUF292-24*
	tae-miR9666b-3p	*TaDUF292-11*、*TaDUF292-12*、*TaDUF292-18*、*TaDUF292-19*、*TaDUF292-23*、*TaDUF292-24*、*TaDUF292-33*

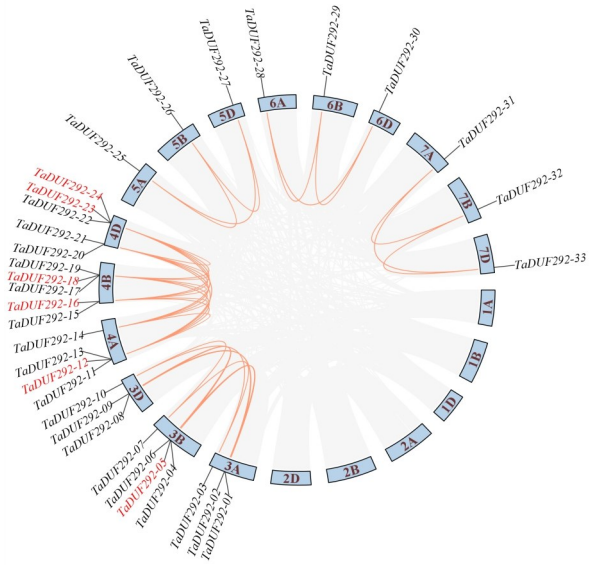


图 4 物种内共线性分析及染色体定位

Fig. 4 Intra-species collinearity analysis and chromosomal localization

体 4B 和 4D 分布密度较高。物种内共线性分析共鉴定出 35 个共线性基因对。进化选择压力分析表明(表 4),物种内共线性基因对的 K_a/K_s 值均小于 1(范围为 0.096 054 783~0.692 932 763),其中 3A 染色体上的 *TaDUF292-02*、3B 染色体上的 *TaDUF292-06* 及 3D 染色体上的 *TaDUF292-09*,两两之间 K_a/K_s 值均在 0.096~0.170 范围内,显示出强烈的纯化选择信号。*TaDUF292-11* 分别与 *TaDUF292-17*、*TaDUF292-21*、*TaDUF292-22* 的 K_a/K_s 值在 0.531~0.693 之间,虽仍低于 1,但其非同义替换率(K_a = 0.388 705 376~0.636 112 237)要高于大部分其他基因对,可能暗示该基因在功能约束上存在细微分化。

跨物种共线性分析(图 5)显示,普通小麦 *DUF292* 基因与 5 个近缘物种存在不同程度的同源保守性。具体而言,24 个普通小麦基因与 9 个节节麦基因形成 27 对共线性关系,21 个普通小麦

表 4　小麦 *DUF292* 基因的进化选择压力

Table 4　Evolutionary selection pressure on *DUF292* genes in wheat

基因 1 Gene 1	基因 2 Gene 2	非同义替换率 K_a Non-synonymous substitution rate (K_a)	同义替换率 K_s Synonymous substitution rate (K_s)	K_a/K_s 值 K_a/K_s value
TaDUF292-01	*TaDUF292-04*	0.023 809 922	0.054 458 026	0.437 216 031
TaDUF292-01	*TaDUF292-08*	0.023 689 614	0.042 931 133	0.551 804 998
TaDUF292-02	*TaDUF292-06*	0.012 520 578	0.091 507 103	0.136 826 300
TaDUF292-02	*TaDUF292-09*	0.008 323 785	0.086 656 641	0.096 054 783
TaDUF292-03	*TaDUF292-07*	0.016 379 961	0.060 668 286	0.269 992 158
TaDUF292-03	*TaDUF292-10*	0.019 000 656	0.039 885 970	0.476 374 427
TaDUF292-04	*TaDUF292-08*	0.023 895 298	0.036 063 034	0.662 598 100
TaDUF292-06	*TaDUF292-09*	0.008 321 861	0.048 978 824	0.169 907 320
TaDUF292-07	*TaDUF292-10*	0.005 994 466	0.036 948 034	0.162 240 448
TaDUF292-11	*TaDUF292-17*	0.424 776 472	0.781 380 216	0.543 623 274
TaDUF292-11	*TaDUF292-21*	0.636 112 237	0.917 999 943	0.692 932 763
TaDUF292-11	*TaDUF292-22*	0.388 705 376	0.731 895 023	0.531 094 438
TaDUF292-13	*TaDUF292-14*	0.578 025 388	1.092 954 012	0.528 865 242
TaDUF292-13	*TaDUF292-15*	0.597 103 398	0.921 696 058	0.647 831 129
TaDUF292-13	*TaDUF292-20*	0.560 271 411	1.071 156 963	0.523 052 578
TaDUF292-14	*TaDUF292-15*	0.041 609 930	0.138 564 468	0.300 292 930
TaDUF292-14	*TaDUF292-17*	0.583 252 207	0.926 960 137	0.629 209 590
TaDUF292-14	*TaDUF292-20*	0.067 030 599	0.183 850 454	0.364 593 054
TaDUF292-14	*TaDUF292-22*	0.586 345 747	0.997 337 519	0.587 911 049
TaDUF292-15	*TaDUF292-17*	0.586 289 345	0.886 977 777	0.660 996 656
TaDUF292-15	*TaDUF292-20*	0.080 011 978	0.150 253 295	0.532 513 968
TaDUF292-15	*TaDUF292-22*	0.565 456 921	0.922 432 479	0.613 006 300
TaDUF292-17	*TaDUF292-20*	0.554 438 864	1.019 569 924	0.543 796 801
TaDUF292-17	*TaDUF292-22*	0.034 195 159	0.079 901 003	0.427 969 085
TaDUF292-19	*TaDUF292-21*	0.568 344 914	1.032 643 657	0.550 378 545
TaDUF292-20	*TaDUF292-22*	0.556 972 157	1.041 976 412	0.534 534 325
TaDUF292-25	*TaDUF292-26*	0.020 176 991	0.080 427 230	0.250 872 630
TaDUF292-25	*TaDUF292-27*	0.017 441 312	0.080 427 230	0.216 858 299
TaDUF292-26	*TaDUF292-27*	0.010 050 402	0.080 365 021	0.125 059 405
TaDUF292-28	*TaDUF292-29*	0.021 858 726	0.109 696 342	0.199 265 775
TaDUF292-28	*TaDUF292-30*	0.015 240 555	0.115 720 424	0.131 701 512
TaDUF292-29	*TaDUF292-30*	0.020 826 165	0.113 634 230	0.183 273 689
TaDUF292-31	*TaDUF292-32*	0.021 578 678	0.074 147 860	0.291 022 268
TaDUF292-31	*TaDUF292-33*	0.034 206 364	0.092 594 497	0.369 421 127
TaDUF292-32	*TaDUF292-33*	0.037 195 185	0.094 817 622	0.392 281 354

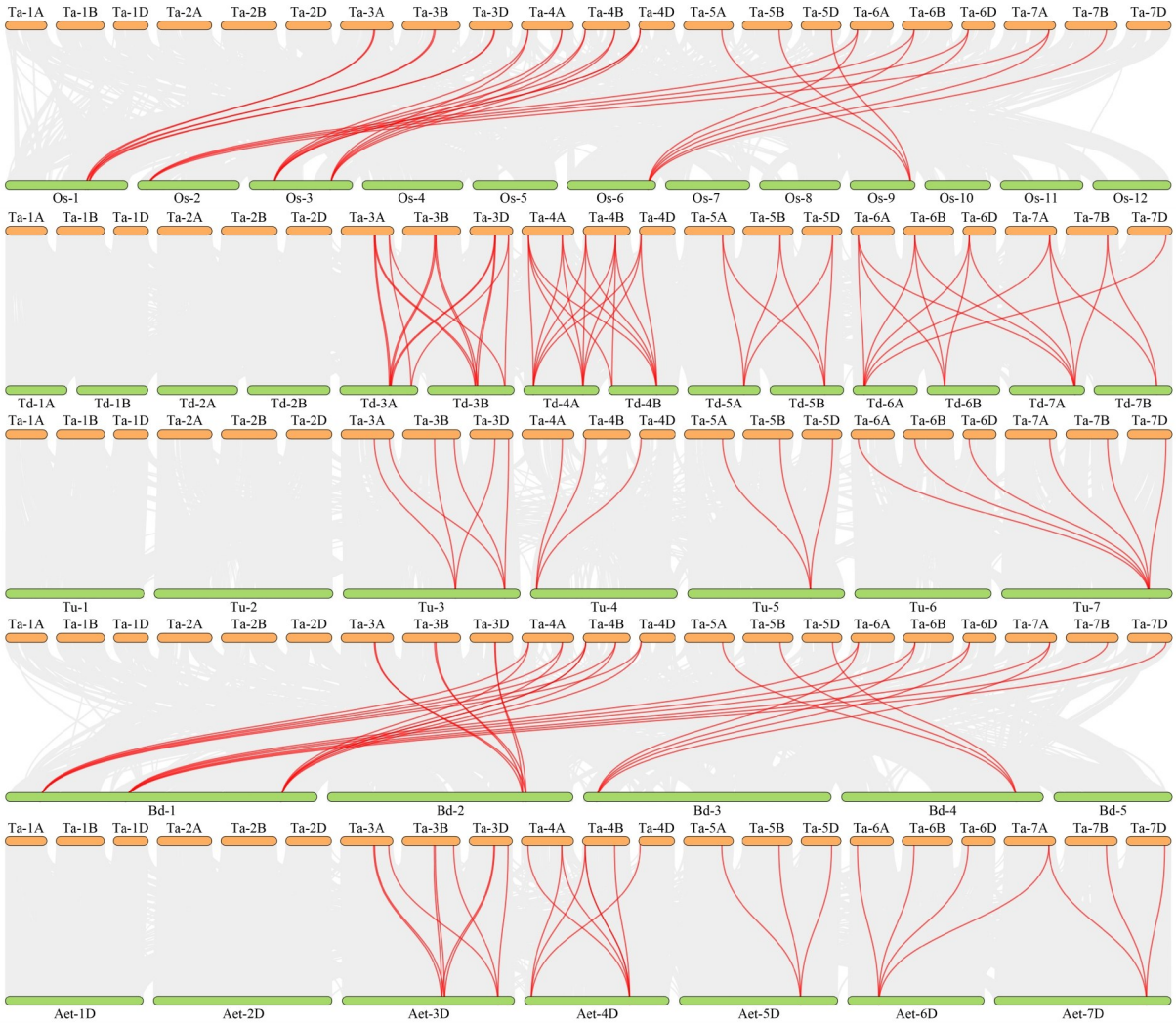


图 5　小麦 *TaDUF292* 家族成员与水稻、野生二粒小麦、乌拉尔图小麦、二穗短柄草、节节麦的共线性关系

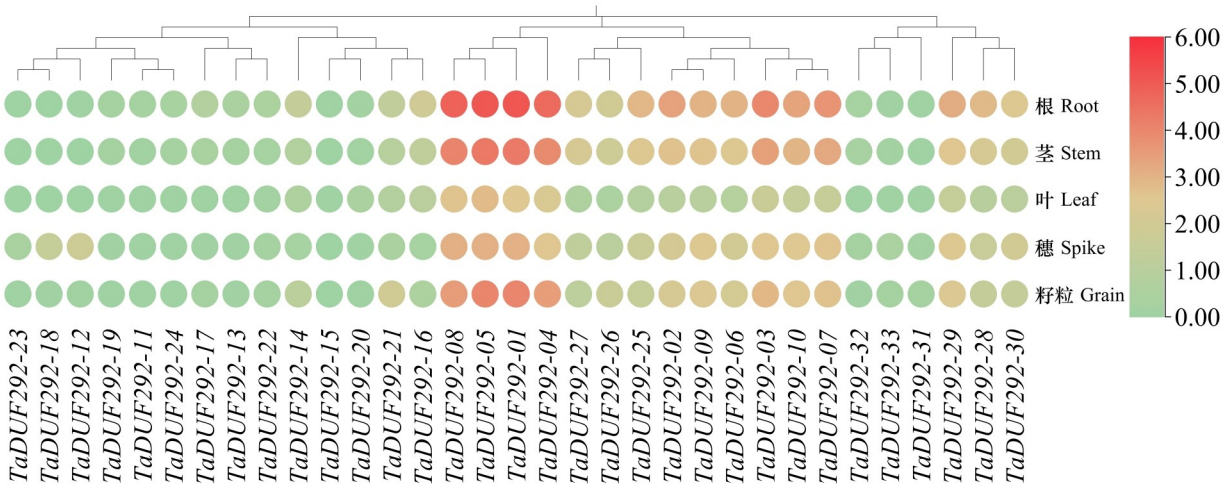
Fig. 5　Collinearity relationships between wheat *TaDUF292* family members and those of *Oryza sativa*, *Triticum dicoccoides*, *T. urartu*, *Brachypodium distachyon*, and *Aegilops tauschii*

基因与 8 个二穗短柄草基因关联 30 对，20 个普通小麦基因与 8 个水稻基因关联 29 对。值得注意的是，普通小麦与野生二粒小麦的共线性网络最为密集（22 个普通小麦基因对应 16 个野生二粒小麦基因，共 54 对），而与乌拉尔图小麦的共线性关系最少（18 个普通小麦基因对应乌拉尔图小麦 5 个基因，共 18 对）。分析发现，*TaDUF292-14*、*TaDUF292-15* 和 *TaDUF292-31* 在物种间共线性基因对中参与度最高，各涉及 10 对保守关系，提示这些基因在禾本科演化过程中具有高度功能保守性。

2.7 *TaDUF292* 表达模式分析

通过整合前人已发表的转录组数据，对 *TaDUF292* 家族成员进行了表达模式分析。组织特异性表达分析（图 6）显示，*TaDUF292* 家族成员呈现显著表达异质性。整体而言，*TaDUF292-01*、*TaDUF292-04*、*TaDUF292-05* 及 *TaDUF292-08* 基因表达量要显著高于其他家族成员。*TaDUF292-16*、*TaDUF292-27* 等基因在营养器官（根、茎、叶）中维持中等表达水平，但在生殖器官（穗、籽粒）中表达量较低。相反，部分基因（如 *TaDUF292-12*、*TaDUF292-18*）在穗部特异性表达，*TaDUF292-21* 在籽粒中表达量最高，根系中也有表达但表达量较低，提示其可能分别参与穗部和籽粒发育调控。

生物胁迫表达模式分析（图 7）显示，小麦在白粉菌侵染后的表达响应表现出时间依赖性：处理



右侧色阶代表基因相对表达量，绿色至红色对应表达量从低到高；顶部聚类树基于基因表达谱相似性构建，展示表达模式的聚类关系。

The right-side color scale represents the relative expression level of genes, with the color gradient from green to red corresponding to low to high expression; the clustering tree at the top is constructed based on the similarity of gene expression profiles, showing the clustering relationship of expression patterns.

图 6　小麦 *TaDUF292* 基因在不同组织中的表达模式

Fig. 6　Expression patterns of wheat *TaDUF292* gene in different tissues

后 24 h 的表达模式与对照组无显著差异，多数成员维持低表达；而 48 h 和 72 h 后，部分 *TaDUF292* 成员的表达量明显上调，说明该家族基因对小麦白粉菌侵染的响应存在滞后性，主要在侵染中后期被激活。条形柄锈菌侵染后的表达特征则体现出“快速瞬时响应”的特点：处理 24 h 后，个别 *TaDUF292* 成员显著高表达，但处理 48 h 和 72 h 后，表达水平迅速回落至接近对照组的低表达状态，表明条形柄锈菌仅在侵染早期（24 h）触发该家族特定成员的瞬时表达上调。

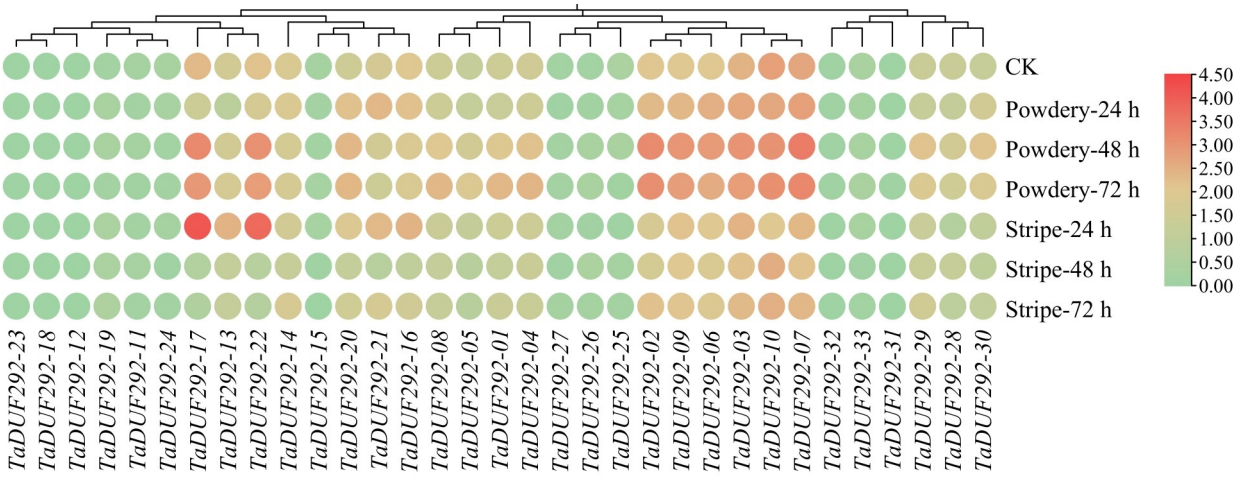
2.8 非生物胁迫下的 qRT-PCR 分析

为验证小麦 *DUF292* 基因家族的非生物胁迫应答特征，从其 3 个亚族中各选取 1 个代表性基因，分别检测其在干旱（D）、高温（H）、盐（S）胁迫及复合胁迫下的相对表达量。结果（图 8）显示，Group A 亚族的 *TaDUF292-21* 在单胁迫处理下，高温、盐处理后其表达出现上调，复合胁迫中仅“盐+高温”胁迫处理维持较高表达，其余复合处理下表达量接近对照（CK）水平，体现出其对盐、高温单胁迫的响应特异性，以及部分复合胁迫下的胁迫间拮抗效应。Group B 亚族的 *TaDUF292-08* 在单胁迫处理下，干旱、高温胁迫均显著抑制其表达；复合胁迫下，“盐+干旱”、“干旱+高温+盐”胁迫组合（All）中的表达量也有一定程度的下调。Group C 亚族的 *TaDUF292-29* 响应模式最为活跃，所有胁迫处理后其表达量均有一定提高。单胁迫下，高温胁迫表达量要高于干旱胁迫及盐胁迫下；复合胁迫下，“高温+盐”及“高温+干旱”胁迫的表达量提升更为明显，整体呈现出胁迫间的协同诱导作用，暗示其在复合胁迫应答中具有核心调控潜力。

3　讨论与结论

3.1 *TaDUF292* 家族结构保守性与功能分化特征

本研究在普通小麦全基因组中鉴定出 33 个 *TaDUF292* 家族成员，均含保守 *DUF292* 结构域，且 Motif 2 普遍存在于全部成员，表明该家族进化中核心功能高度保守，这与拟南芥 *DUF966* 家族在保留保守结构域的同时调控抗逆性的机制相似（Shen et al., 2019）。系统发育树将其分为 3 个亚族，亚族内基因结构与保守基序一致性强，分支间呈现明显分化：Group A 内含子 1～6 个、部分成员无 UTR；Group B 内含子 6～8 个、部分成员缺失

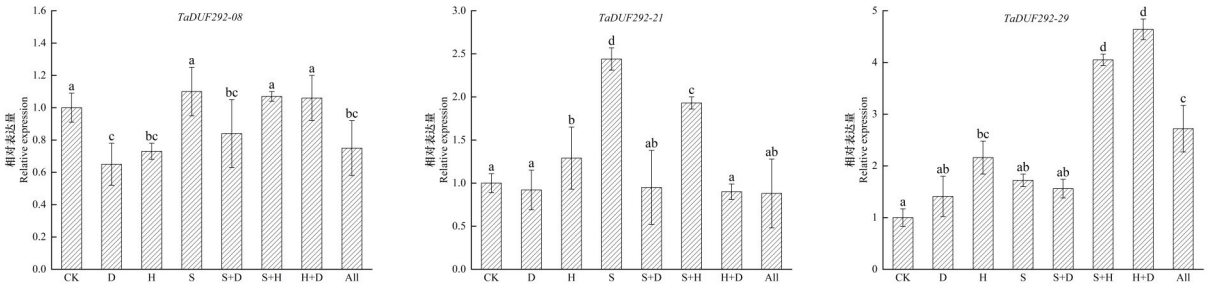


CK 表示对照样本;Powdery-24 h/48 h/72 h 分别表示受白粉菌胁迫 24、48、72 h;Stripe-24 h/48 h/72 h 分别表示受条形柄锈菌胁迫 24、48、72 h。右侧色阶代表基因相对表达量,绿色至红色对应表达量从低到高;顶部聚类树基于基因表达谱相似性构建,展示表达模式的聚类关系。

CK represents the control sample; Powdery-24 h/48 h/72 h indicate that wheat samples are treated with *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* for 24, 48, and 72 h, respectively; Stripe-24 h/48 h/72 h indicate that wheat samples are treated with *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* for 24, 48, and 72 h, respectively. The right-side color scale represents the relative expression level of genes, with the color gradient from green to red corresponding to low to high expression; the clustering tree at the top is constructed based on the similarity of gene expression profiles, showing the clustering relationship of expression patterns.

图 7 小麦 *TaDUF292* 基因在小麦白粉菌和条形柄锈菌胁迫下的表达模式

Fig. 7 Expression patterns of wheat *TaDUF292* gene under the stresses of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* and *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*



横坐标表示不同胁迫处理:CK(对照,正常生长条件)、D(干旱胁迫)、H(高温胁迫)、S(盐胁迫)、S+D(盐+干旱复合胁迫)、S+H(盐+高温复合胁迫)、H+D(高温+干旱复合胁迫)、All(盐、干旱、高温三重复合胁迫);纵坐标表示基因的相对表达量。

The *x*-axis represents different stress treatments: CK (control, normal growth conditions), D (drought stress), H (heat stress), S (salt stress), S+D (salt + drought combined stress), S+H (salt + heat combined stress), H+D (heat + drought combined stress), and All (three-way combined stress of salt, drought and heat); the *y*-axis represents the relative expression of the gene.

图 8 小麦 *TaDUF292* 基因在非生物胁迫下的表达模式

Fig. 8 Expression patterns of wheat *TaDUF292* gene under abiotic stresses

UTR;Group C 内含子均为 6 个且全部含 UTR。此外,Motif 5 与 Motif 6 为 Group B 特有,Motif 9 仅存于 Group C。这种保守结构域与分化基序、编码区并存的模式,既保证家族基础功能稳定,又通过结构变异实现亚家族功能特化,与拟南芥 *DUF288*(Zhang et al., 2016)、水稻 *DUF266*(Zhou et al., 2009)等家族进化规律相似,推测是基因复制与选择性剪接共同驱动的结果(Cheng et al., 2019)。

3.2 多层级调控网络赋予 *TaDUF292* 家族环境响应潜力

启动子顺式作用元件分析显示，光响应与激素调控元件占绝对优势，核心元件包括 G-box、ABRE、TGACG-motif、CGTCA-motif，提示 *TaDUF292* 家族主要通过光信号与 ABA、MeJA 等激素通路整合环境胁迫信号。这与大豆 *GmDUF4228-70* 过表达增强盐旱抗性、水稻 *OsDUF668* 激活生物胁迫通路的调控机制类似（Zhong et al., 2019；Leng et al., 2021），但小麦 *TaDUF292* 家族的光响应与激素相关元件富集度更高，尤其 *TaDUF292-03* 和 *TaDUF292-13* 的启动子元件数量显著高于其他成员，推测其可能在小麦发育过程中发挥重要作用。

miRNA 靶向预测揭示，16 类切割抑制型和 5 类翻译抑制型 miRNA 构成转录后调控网络，tae-miR9666a-3p 和 tae-miR9666b-3p 为核心调控因子，靶向多个成员，这种多 miRNA 共调控模式可能提供功能冗余，确保靶基因在胁迫下的表达稳定性。*TaDUF292-17*、*TaDUF292-19*、*TaDUF292-24*、*TaDUF292-30* 同时受双重调控，这种多层级机制可能精确控制时空表达动态，为家族响应多样胁迫提供一定分子基础。

3.3 纯化选择主导家族进化，亚基因组分化适配小麦多倍体特征

物种内共线性分析鉴定出 35 对共线性基因对，所有 K_a/K_s 值均小于 1，表明 *TaDUF292* 家族整体受强烈纯化选择。3A/3B/3D 同源基因对纯化信号最强，核心功能在进化中被严格保留；4A/4B/4D 部分基因对 K_a/K_s 相对较高，存在轻微功能分化，可能与小麦驯化中环境适应相关。

跨物种共线性显示，普通小麦与野生二粒小麦共线性网络最密集，与乌拉尔图小麦共线性关系最少，符合六倍体小麦演化路径。其中，*TaDUF292-14*、*TaDUF292-15*、*TaDUF292-31* 物种间保守性最高，为禾本科祖先核心保守基因，这类保守基因与水稻 *DUF266* 家族［调控纤维素合成（Zhou et al., 2009）］、拟南芥 *DUF246* 家族成员［参与果胶合成（Stonebloom et al., 2016）］类似。家族成员在小麦亚基因组呈非对称分布，4B/4D 密度最高，3A/3B/3D 同源基因保守且表达趋同，4A/4B/4D 同源基因分化且组织特异，这种亚基因组分化模式是六倍体小麦兼顾基础功能与环境适应的典型进化策略（Pont et al., 2019）。

3.4 表达特异性分化明确 *TaDUF292* 家族的抗逆与发育功能

组织表达显示家族呈显著特异性：*TaDUF292-01*、*TaDUF292-05*、*TaDUF292-08* 在根中高表达，可能参与根系抗逆与养分吸收；*TaDUF292-12*、*TaDUF292-18* 在穗部特异表达，*TaDUF292-21* 在籽粒中优势表达，提示其可能参与生殖发育调控，类似于水稻 *OsSGL* 调控籽粒大小的机制（Cui et al., 2016）。

生物胁迫响应具病原菌特异性：白粉菌侵染诱导家族多成员的中后期表达上调，条形柄锈菌仅触发个别成员早期瞬时响应，说明家族成员在小麦免疫中存在阶段与病原菌特异分工。qRT-PCR 验证显示：Group A 的 *TaDUF292-21* 特异响应盐、高温单胁迫；Group B 的 *TaDUF292-08* 受干旱、高温抑制；Group C 的 *TaDUF292-29* 在所有单/复合胁迫下均有不同程度的上调表达，尤其是对高温干旱复合逆境具有更强的响应敏感性，推测该基因参与小麦对多种非生物胁迫的应答过程，并可能在高温干旱复合逆境中发挥重要作用。不同亚族的代表性基因对非生物胁迫的响应模式存在明显分化，这比棉花 *GhDUF4228* 家族成员的单胁迫响应更复杂（Lv et al., 2022），这一特征不仅体现了 *TaDUF292* 家族在小麦适应不同单/复合非生物胁迫过程中的功能多样性，也为后续解析该家族的抗逆功能及分子调控机制提供了直接的实验依据。

3.5 结论和展望

本研究首次系统解析普通小麦 *TaDUF292* 基因家族，明确其分子特征、进化规律、调控网络与表达模式，证实该家族通过结构保守与分化、多层级调控、亚基因组功能特化，广泛参与小麦生长发育及干旱、盐、高温、病原菌等胁迫响应。本研究填补了小麦 *DUF292* 家族研究空白，为小麦抗逆分子育种提供关键候选基因与理论支撑。未来工作应结合功能验证，推动这些发现向田间应用转化。

参考文献：

Bailey T L, Johnson J, Grant C E, et al., 2015. The MEME suite [J]. Nucleic Acids Research, 43(W1): W39-W49.

Bateman A, Coggill P, Finn R D, 2010. DUFs: families in

search of function [J]. Acta Crystallographica Section F Structural Biology and Crystallization Communications, 66(10): 1148-1152.

Chen C J, Wu Y, Li J W, et al., 2023. TBtools-II: A "one for all, all for one" bioinformatics platform for biological big-data mining [J]. Molecular Plant, 16(11): 1733-1742.

Cheng H, Liu J, Wen J, et al., 2019. Frequent intra- and inter-species introgression shapes the landscape of genetic variation in bread wheat [J]. Genome Biology, 20(1): 136.

Cui Y C, Wang M L, Zhou H N, et al., 2016. OsSGL, a novel DUF1645 domain-containing protein, confers enhanced drought tolerance in transgenic rice and *Arabidopsis* [J]. Frontiers in Plant Science, 7: 2001.

Dai X B, Zhao P X, 2011. psRNATarget: a plant small RNA target analysis server [J]. Nucleic Acids Research, 39(Web Server issue): W155-W159.

Gasteiger E, Hoogland C, Gattiker A, et al., 2005. Protein identification and analysis tools on the ExPASy server [M]// Walker J M. The proteomics protocols handbook. Totowa: Humana Press: 571-607.

Ge L, Guo H M, Li X, et al., 2022. OsSIDP301, a member of the DUF1644 family, negatively regulates salt stress and grain size in rice [J]. Frontiers in Plant Science, 13: 863233.

Guo Y J, Chen F, Luo J W, et al., 2022. The DUF288 domain containing proteins GhSTLs participate in cotton fiber cellulose synthesis and impact on fiber elongation [J]. Plant Science, 316: 111168.

Kumar S, Stecher G, Tamura K, 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets [J]. Molecular Biology and Evolution, 33(7): 1870-1874.

Leng Z X, Liu Y, Chen Z Y, et al., 2021. Genome-wide analysis of the DUF4228 family in soybean and functional identification of *GmDUF4228-70* in response to drought and salt stresses [J]. Frontiers in Plant Science, 12: 628299.

Lescot M, Déhais P, Thijs G, et al., 2002. PlantCARE, a database of plant *cis*-acting regulatory elements and a portal to tools for *in silico* analysis of promoter sequences [J]. Nucleic Acids Research, 30(1): 325-327.

Liu Z M, Jiang S, Jiang L L, et al., 2022. Transcription factor OsSGL is a regulator of starch synthesis and grain quality in rice [J]. Journal of Experimental Botany, 73(11): 3417-3430.

Luo C K, Akhtar M, Min W F, et al., 2023. The suppressed expression of a stress responsive gene 'OsDSR2' enhances rice tolerance in drought and salt stress [J]. Journal of Plant Physiology, 282: 153927.

Lv X Y, Wei F, Lian B Y, et al., 2022. A comprehensive analysis of the DUF4228 gene family in *Gossypium* reveals the role of *GhDUF4228-67* in salt tolerance [J]. International Journal of Molecular Sciences, 23(21): 13542.

Pont C, Leroy T, Seidel M, et al., 2019. Tracing the ancestry of modern bread wheats [J]. Nature Genetics, 51(5): 905-911.

Shen L P, Zhong T, Wang L N, et al., 2019. Characterization the role of a UFC homolog, AtAuxRP3, in the regulation of *Arabidopsis* seedling growth and stress response [J]. Journal of Plant Physiology, 240: 152990.

Stonebloom S, Ebert B, Xiong G Y, et al., 2016. A DUF-246 family glycosyltransferase-like gene affects male fertility and the biosynthesis of pectic arabinogalactans [J]. BMC Plant Biology, 16: 90.

Ye J R, Zhong T, Zhang D F, et al., 2019. The auxin-regulated protein ZmAuxRP1 coordinates the balance between root growth and stalk rot disease resistance in maize [J]. Molecular Plant, 12(3): 360-373.

Yu C Y, Sharma O, Nguyen P H, et al., 2021. A pair of DUF538 domain-containing proteins modulates plant growth and trichome development through the transcriptional regulation of *GLABRA1* in *Arabidopsis thaliana* [J]. The Plant Journal, 108(4): 992-1004.

Zhang Y, Nikolovski N, Sorieul M, et al., 2016. Golgi-localized STELLO proteins regulate the assembly and trafficking of cellulose synthase complexes in *Arabidopsis* [J]. Nature Communications, 7: 11656.

Zhong H, Zhang H Y, Guo R, et al., 2019. Characterization and functional divergence of a novel *DUF668* gene family in rice based on comprehensive expression patterns [J]. Genes, 10(12): 980.

Zhou Y H, Li S B, Qian Q, et al., 2009. BC10, a DUF266-containing and Golgi-located type II membrane protein, is required for cell-wall biosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. The Plant Journal, 57(3): 446-462.

(责任编辑 邓斯丽)