

潘佳怡, 潘若云, 江文洁, 等. 百香果 *YUCCA* 基因家族鉴定与表达分析 [J]. 福建农业学报, 2024, 39 (2): 165–174.

PAN J Y, PAN R Y, JIANG W J, et al. Identification and Expressions of *YUCCA* Family in *Passiflora edulis* [J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2024, 39 (2): 165–174.

## 百香果 *YUCCA* 基因家族鉴定与表达分析

潘佳怡, 潘若云, 江文洁, 任 锐, 方 庭\*

(福建农林大学园艺学院/福建农林大学园艺植物遗传育种研究所, 福建 福州 350002)

**摘 要:**【目的】黄素单加氧酶 (*YUCCA*) 基因是吲哚-3-乙酸 (Indole-3-acetic acid, IAA) 生物合成的主要限速酶基因之一, 在植物生长发育中起着重要调控作用。本研究利用生物信息学方法对百香果 (*Passiflora edulis* Sims.) *YUCCA* 基因家族成员进行鉴定, 以期揭示百香果 *YUCCA* 家族基因在激素响应中的功能, 同时为 *YUCCA* 家族基因在其他物种中的生物信息学研究提供参考。【方法】利用生物信息学方法分析百香果 *YUCCA* 基因编码蛋白质的理化性质和保守结构域, 基因的染色体定位、基因结构、系统进化树、顺式作用元件等; 利用 qRT-PCR 探究部分成员在植物生长调节剂 IAA 处理下的表达情况。【结果】百香果基因组中共鉴定出 29 个 *YUCCA* 家族成员, 不均匀分布于 8 条染色体, 基因长度 (552~9210 bp) 存在明显差异, 含有 1~8 个内含子, 同时具有 8 个保守基序。通过系统进化树分析, 发现百香果 *YUCCA* 基因家族可划分为 3 类, 聚在同一分类中的百香果 *YUCCA* 基因具有高度的保守性, 同时发现百香果的 *YUCCA* 基因与苜蓿 (*Medicago sativa* L.)、拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 亲缘关系更近, 而与水稻 (*Oryza sativa* L.) 的亲缘关系较远。顺式作用元件分析显示, 百香果 *YUCCA* 基因家族启动子受多种激素所诱导, 可响应多种逆境胁迫。转录组数据分析结果表明: *PeYUCCA6*、*PeYUCCA11* 和 *PeYUCCA16* 在台农百香果和黄金百香果叶片中呈现较低表达或者不表达, 其中 *PeYUCCA23* 在台农百香果和黄金百香果的表达量最高, 推测该基因对百香果叶片的发育有较大影响。qRT-PCR 分析结果表明, 在  $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  IAA 处理后, *PeYUCCA7*、*PeYUCCA13*、*PeYUCCA17*、*PeYUCCA24* 和 *PeYUCCA26* 基因表达量显著升高。【结论】*YUCCA* 基因家族成员在 IAA 处理下的表达差异较大, *YUCCA* 基因可能在植物生长调节剂 IAA 处理下的百香果生长发育和抵御逆境环境过程中发挥重要作用。

**关键词:** 百香果; 吲哚-3-乙酸; *YUCCA* 基因家族; 生物信息学; 定量分析

中图分类号: S667.9

文献标志码: A

文章编号: 1008-0384 (2024) 02-0165-10

### Identification and Expressions of *YUCCA* Family in *Passiflora edulis*

PAN Jiayi, PAN Ruoyun, JIANG Wenjie, REN Rui, FANG Ting\*

(College of Horticulture, Fujian Agriculture and Forestry University/Institute of Horticultural Plant Genetics and Breeding, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou, Fujian 350002, China)

**Abstract:** 【Objective】Bioinformatics of *YUCCA* family encoding the flavin-containing monooxygenase associated with biosynthesis of indole-3-acetic acid (IAA) in passion fruit was studied. 【Methods】Bioinformatic methods were applied to analyze the physicochemical properties, conserved domains, chromosome location, structure, phylogenetic tree, and cis-acting elements of the genes in *Passiflora edulis* Sims. qRT-PCR was used to determine the expressions of some members under IAA treatment. 【Results】There were 29 *YUCCA* members unevenly distributed in 8 chromosomes of *P. edulis*. They significantly differed in length that ranged from 552 bp to 9210 bp and contained 1–8 introns and 8 conserved motifs. A phylogenetic tree analysis divided the family into three distinct categories, and within a same class the members were highly conservative. Genetically, the genes were more closely related to *Medicago sativa* L. and *Arabidopsis thaliana* than *Oryza sativa* L. The cis-acting element analysis indicated that the promoter of the family genes could be induced by various hormones

收稿日期: 2023-09-11 修回日期: 2023-11-13

作者简介: 潘佳怡 (2000—), 女, 硕士研究生, 主要从事果树遗传育种方向研究, E-mail: 1161621228@qq.com

\* 通信作者: 方庭 (1990—), 男, 副教授, 主要从事果树遗传育种方向研究, E-mail: fangting@fafu.edu.cn

基金项目: 福建省自然科学基金项目 (2021J05022); 福建省种业创新与产业化工程项目 (zycxny2021010); 福建省高原学科建设项目 (102/71201801101)

and respond to various stresses. *PeYUCCA6*, *PeYUCCA11*, and *PeYUCCA16* showed low or no expression in the leaves of Tainong and Golden Passion Fruit, but *PeYUCCA23* had a high expression suggesting its predominant role in the plant development. The treatment of  $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  IAA significantly elevated the expressions of *PeYUCCA7*, *PeYUCCA13*, *PeYUCCA17*, *PeYUCCA24*, and *PeYUCCA26*. 【Conclusion】 The expressions of *YUCCAs* in *P. edulis* varied greatly under IAA treatment. But as a family, the genes likely played an important role in the growth, development, and resistance to adverse environment of passion fruits.

**Key words:** *Passiflora edulis* Sims; IAA; *YUCCA* family; bioinformatics; quantitative analysis

## 0 引言

【研究意义】生长素作为最早被发现的一种植物生长类激素<sup>[1]</sup>, 在植物的胚胎发育、器官生成以及向性生长等生物学过程中发挥关键作用<sup>[2]</sup>。吲哚-3-乙酸 (Indole-3-acetic acid, IAA) 是植物体内生长素存在的主要形式<sup>[3]</sup>。IAA 合成途径包括色氨酸依赖途径和非色氨酸依赖途径, 目前关于前者的研究较多。遗传和生化研究表明黄素单加氧酶 (*YUCCA*) 是色氨酸依赖途径中的限速酶, 催化吲哚-3-丙酮酸 (Indole-3-pyruvate, IPA) 生成 IAA<sup>[4]</sup>, 对生长素的合成起重要作用。目前, 全球具有超过 500 种西番莲植物, 百香果作为其中 60 种可食用的水果之一, 受到全球各地消费者们的喜爱<sup>[5]</sup>。百香果兼具食用、药用和观赏价值<sup>[6-9]</sup>。因此, 针对百香果 *YUCCA* 家族基因进行全基因组分析, 探讨该家族基因在生长素响应中的潜在作用, 对揭示百香果 *YUCCA* 蛋白的生物学功能具有重要意义。【前人研究进展】作为一个多基因家族, *YUCCA* 家族成员已在许多植物中得到鉴定, 包括拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)<sup>[10]</sup>、水稻 (*Oryza sativa* L.)<sup>[11]</sup>、玉米<sup>[12]</sup> (*Zea mays* L.)、苜蓿 (*Medicago sativa* L.)<sup>[13]</sup>、梨 (*Pyrus sorotina*.)<sup>[14]</sup> 等。已有研究表明 *YUCCA* 家族成员广泛参与植物的生长发育、逆境胁迫响应等多种生物过程, 如葡萄 (*Vitis vinifera* L.) 中鉴定出 10 个 *YUCCA* 家族成员, *YUCCA1* 和 *YUCCA8* 可能参与葡萄采后贮藏过程中穗梗的褪绿<sup>[15]</sup>; 西瓜 (*Citrullus lanatus*) 中有 10 个 *YUCCA* 家族成员, *CIYUCCA4* 及 *CIYUCCA10c* 可能参与调控西瓜果实的成熟<sup>[16]</sup>; 桃 (*Prunus persica*) 中鉴定出 11 个 *YUCCA* 家族成员, *PpYUCCA6/12* 可能参与其垂枝性状的形成<sup>[17]</sup>。【本研究切入点】截至目前, *YUCCA* 基因家族成员已在 20 多种植物中得到鉴定, 但百香果中 *YUCCA* 基因家族的研究还鲜见报道, 其研究还有待深入, 在其生长过程中 *YUCCA* 家族基因是否参与调控生长发育过程未见报道。【拟解决的关键问题】本研究基于百香果基因组, 利用生物信息学方法对 *YUCCA* 基因家族进行全基因组鉴定, 分析基因的染色体定位、基因结构、编码

蛋白的理化性质、保守基序、系统进化树等理化信息, 并利用转录组数据分析其在不同品种叶片中的表达模式; 利用 qRT-PCR 分析家族成员对 IAA 的响应模式, 可为百香果 *YUCCA* 基因功能验证提供一定的理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 百香果 *YUCCA* 基因家族鉴定

从国家基因库生命大数据平台 (China National GeneBank DataBase, CNGBdb) 下载百香果全基因组数据, 获取百香果基因组序列<sup>[18]</sup>; 从拟南芥基因组数据库 TAIR 下载 9 个拟南芥 *YUCCA* 基因的蛋白质序列, 利用 TBtools 软件<sup>[19]</sup> 进行 BlastP 比对, 阈值设置为  $1 \times 10^{-5}$ , 以此获得百香果中 *YUCCA* 基因家族候选蛋白序列; 利用 CDD 和 SMART 数据库对所有候选基因的蛋白质序列结构域进行鉴定, 去除不含或含有不完整结构域的蛋白序列, 最终获得 29 个百香果 *YUCCA* 候选基因, 并按照其在染色体上的位置进行命名。

### 1.2 百香果 *YUCCA* 家族成员编码蛋白质理化性质和保守基序

通过 ExPASy (<https://web.expasy.org/protparam/>) 在线网站对百香果 *YUCCA* 基因家族蛋白质的理化性质进行分析。使用 MEME 在线网站 (<https://meme-suite.org/meme/tools/meme>) 对百香果 *YUCCA* 蛋白质保守基序进行分析, 基序数设置为 8, 利用 TBtools 对保守基序的结果进行可视化分析。

### 1.3 百香果 *YUCCA* 家族成员的染色体定位、基因结构和系统进化树

利用 TBtools 软件进行百香果 *YUCCA* 基因家族成员染色体定位并进行数据可视化。利用 MEGA 7.0 软件中的 Neighbour-Joining (NJ) 系统发育方法构建系统发育树, bootstrap 设为 1000, 利用在线网站 iTOL (<https://itol.embl.de/itol.cgi>) 对系统进化树进行优化。

### 1.4 百香果 *YUCCA* 家族成员启动子的顺式作用元件

利用 TBtools 软件对百香果 *YUCCA* 基因编码区序列上游 2000 bp 序列进行提取, 使用在线软件 Plant CARE (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/>)

[plantcare/html](#)) 分析预测顺式作用元件, 利用 TBtools 软件对结果进行可视化。

1.5 百香果 *YUCCA* 基因家族成员表达模式

基于从 NCBI 获得的公共转录组数据 (PRJNA634206) 分析百香果 *YUCCA* 基因家族成员在不同品种 (台农百香果和黄金百香果) 叶片中的表达模式, 基于 FPKM (每千个碱基的转录每百万映射读取的碎片) 定量分析各基因表达水平, 并利用 TBtools 软件绘制特异性表达热图。

1.6 IAA 处理及 qRT-PCR 分析

选择 3 个月苗龄且长势基本一致的台农百香果

幼苗为试验对象, 处理组喷施 100  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  IAA 于叶片上, 对照组喷施超纯水, 处理组及对照组各处理 3 株幼苗, 处理 6 h 后取材, 选取每株植物从上往下第 3 片叶, 液氮冷冻, 于  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$  冰箱保存, 用于后续荧光定量 PCR 试验。参照何锐杰等<sup>[20]</sup> 的方法进行 RNA 提取和 qRT-PCR 分析, 所用引物序列见表 1, 内参基因为 *Pe60S* 基因, 所用试剂为 SYBR Green I Master Mix (Takara), 所用仪器为 LightCycler 96 Real-Time PCR Systems (Roche), 采用  $2^{-\Delta\Delta\text{CT}}$  方法计算相对表达量。

表 1 *YUCCA* 基因家族成员实时荧光定量 PCR 引物  
Table 1 Primers for qRT-PCR on *YUCCAs* in passion fruit

| 基因<br>Gene       | 正向引物序列 (5'-3')<br>Forward primer(5'-3') | 反向引物序列 (5'-3')<br>Reverse primer (5'-3') |
|------------------|-----------------------------------------|------------------------------------------|
| <i>Pe60S</i>     | AGGTGGGTAACAGGATTATC                    | TGGCTGTCTTTTGGTGCTG                      |
| <i>PeYUCCA7</i>  | GGAAGAAAGTGCTGGTCGT                     | TGTCAACGAGCCAAAGTGGT                     |
| <i>PeYUCCA13</i> | TGCCAGAGTTTGTGGGGTTG                    | TGGGCAAGACATGAACCGAG                     |
| <i>PeYUCCA17</i> | GTTGGGTGCGCAATTCAG                      | GTTGGCAGCTAGAAGGAGGA                     |
| <i>PeYUCCA24</i> | TGTCTGAGTTTGGTGGCGAT                    | TCTCGGCAGAACGTGAACC                      |
| <i>PeYUCCA25</i> | GGGGACCTATTCTGCACACC                    | GCATCTCTTGGGGCAAAACG                     |
| <i>PeYUCCA26</i> | GGAATGGAGGTGTGTTTGA                     | ACACATGGACAGCCCGAAAG                     |

1.7 数据处理

利用 SPSS 21.0 软件中的 Duncan's 新复极差法对试验数据进行显著性分析。利用 Prism 9.1 软件绘制柱形图。

2 结果与分析

2.1 百香果 *YUCCA* 基因家族成员鉴定

从表 2 可知, 从百香果基因组中筛选获得 29 个 *YUCCA* 基因家族候选成员, 并根据其在染色体上的位置分别命名为 *PeYUCCA1*~*PeYUCCA29*。基因长度 552 (*PeYUCCA4*) ~ 9210 (*PeYUCCA22*) bp, 平均长度 4881 bp; 编码区长度 516 (*PeYUCCA4*) ~ 1977 (*PeYUCCA5*) bp, 平均长度 1247 bp; C+G 含量 37% (*PeYUCCA18*) ~ 44% (*PeYUCCA20*)。利用 TBtools 对百香果全基因组信息进行染色体定位分析, 结果 (图 1) 表明 29 个 *YUCCA* 基因在 8 条染色体上均有分布, 在 1 号染色体上的 *YUCCA* 基因家族成员最多, 有 15 个, 9 号和 4 号染色体次之, 分别有 5 个和 4 个成员, 3、5、6、7、8 号染色体上最少, 均有 1 个成员。

2.2 百香果 *YUCCA* 基因家族成员编码蛋白序列特征

从表 3 可知, 百香果 *YUCCA* 家族成员蛋白编码 171~658 个氨基酸残基, 其中 *PeYUCCA4* 氨基酸残基数量最少, *PeYUCCA5* 氨基酸残基数量最多; 其蛋白质的相对分子质量 29366.12 (*PeYUCCA19*) ~ 74050.52 (*PeYUCCA5*) Da, 与氨基酸残基数量变化范围较为一致。29 个 *PeYUCCA* 蛋白的等电点 pI 为 5.61~9.36, 其中 3 个 *PeYUCCA* 蛋白 (*PeYUCCA4*、*PeYUCCA16* 和 *PeYUCCA19*) 为酸性蛋白, pI 小于 7, 剩余蛋白均为碱性蛋白质; 不稳定系数在 32.03~50.74, 其中 *PeYUCCA7*、*PeYUCCA11*、*PeYUCCA13*、*PeYUCCA16*、*PeYUCCA17*、*PeYUCCA18*、*PeYUCCA20*、*PeYUCCA23*、*PeYUCCA24*、*PeYUCCA25*、*PeYUCCA26* 的不稳定系数值大于 40, 是不稳定蛋白; 亲水性指数在  $-0.449\sim0.006$ , 仅 *PeYUCCA6* 为疏水性蛋白, 其余 28 个 *PeYUCCA* 蛋白均为亲水性蛋白, 亲水性蛋白在 *PeYUCCA* 基因家族中占有较大的比例; 蛋白脂溶指数在 76.6~97.19, 其中 *PeYUCCA6* 脂肪系数最大, 为 97.19, *PeYUCCA23* 脂肪系数最小, 为 76.6。

表 2 百香果 *YUCCA* 基因家族成员  
Table 2 *YUCCAs* in passion fruit

| 基因ID<br>Gene name | 基因名称<br>Gene ID | 基因全长<br>Full length of genes/bp | 编码区长度<br>Coding area length/bp | G+C含量<br>C+G content/% | A+T含量<br>A+T content/% |
|-------------------|-----------------|---------------------------------|--------------------------------|------------------------|------------------------|
| <i>PeYUCCA1</i>   | ZX.01G0002140   | 2265                            | 1593                           | 41                     | 59                     |
| <i>PeYUCCA2</i>   | ZX.01G0002210   | 2612                            | 1200                           | 40                     | 60                     |
| <i>PeYUCCA3</i>   | ZX.01G0002240   | 2263                            | 1593                           | 41                     | 59                     |
| <i>PeYUCCA4</i>   | ZX.01G0004710   | 552                             | 516                            | 43                     | 57                     |
| <i>PeYUCCA5</i>   | ZX.01G0004780   | 4609                            | 1977                           | 38                     | 62                     |
| <i>PeYUCCA6</i>   | ZX.01G0004800   | 1651                            | 1092                           | 40                     | 60                     |
| <i>PeYUCCA7</i>   | ZX.01G0017780   | 1964                            | 1275                           | 43                     | 57                     |
| <i>PeYUCCA8</i>   | ZX.01G0025770   | 1602                            | 1155                           | 42                     | 58                     |
| <i>PeYUCCA9</i>   | ZX.01G0025830   | 1450                            | 1152                           | 42                     | 58                     |
| <i>PeYUCCA10</i>  | ZX.01G0025850   | 1412                            | 1215                           | 42                     | 58                     |
| <i>PeYUCCA11</i>  | ZX.01G0029730   | 2216                            | 1557                           | 42                     | 58                     |
| <i>PeYUCCA12</i>  | ZX.01G0086000   | 2409                            | 1593                           | 41                     | 59                     |
| <i>PeYUCCA13</i>  | ZX.01G0115230   | 1809                            | 1293                           | 43                     | 57                     |
| <i>PeYUCCA14</i>  | ZX.01G0126750   | 1718                            | 1146                           | 40                     | 60                     |
| <i>PeYUCCA15</i>  | ZX.01G0137550   | 1733                            | 1146                           | 40                     | 60                     |
| <i>PeYUCCA16</i>  | ZX.03G0007260   | 3263                            | 1374                           | 40                     | 60                     |
| <i>PeYUCCA17</i>  | ZX.04G0004260   | 1787                            | 1200                           | 43                     | 57                     |
| <i>PeYUCCA18</i>  | ZX.04G0005300   | 2979                            | 1629                           | 37                     | 63                     |
| <i>PeYUCCA19</i>  | ZX.04G0017390   | 2275                            | 783                            | 39                     | 61                     |
| <i>PeYUCCA20</i>  | ZX.04G0031510   | 1769                            | 1293                           | 44                     | 56                     |
| <i>PeYUCCA21</i>  | ZX.05G0003260   | 1706                            | 1092                           | 40                     | 60                     |
| <i>PeYUCCA22</i>  | ZX.06G0015980   | 9210                            | 918                            | 41                     | 59                     |
| <i>PeYUCCA23</i>  | ZX.07G0012040   | 3758                            | 1467                           | 40                     | 60                     |
| <i>PeYUCCA24</i>  | ZX.08G0000090   | 1981                            | 1275                           | 44                     | 56                     |
| <i>PeYUCCA25</i>  | ZX.09G0006460   | 2339                            | 1275                           | 43                     | 57                     |
| <i>PeYUCCA26</i>  | ZX.09G0011010   | 3589                            | 1323                           | 44                     | 56                     |
| <i>PeYUCCA27</i>  | ZX.09G0020980   | 1460                            | 1164                           | 41                     | 59                     |
| <i>PeYUCCA28</i>  | ZX.09G0021020   | 1263                            | 1023                           | 39                     | 61                     |
| <i>PeYUCCA29</i>  | ZX.09G0026980   | 1457                            | 1161                           | 41                     | 59                     |

2.3 百香果 *YUCCA* 基因结构和保守基序分析

图 2 表明，百香果 *YUCCA* 基因家族成员的内含子数量存在一定的差异，其中 *PeYUCCA4* 的内含子数量最少，只有 1 个，而 *PeYUCCA23* 内含子数量最多，有 8 个，大部分成员的内含子数量为 3~4 个。通过对氨基酸保守基序分析发现，百香果 *YUCCA* 基

因家族成员编码的蛋白质中共有 8 个 motif，motif 1 和 motif 5 为 *YUCCA* 基因家族成员共同拥有，显示 2 个基序为 29 个 *YUCCA* 蛋白较保守的基序。

2.4 百香果 *YUCCA* 基因家族成员蛋白的系统进化

为进一步了解百香果 *YUCCA* 家族成员的生物学作用，使用 MEGA7 软件对拟南芥、水稻、苜蓿和百

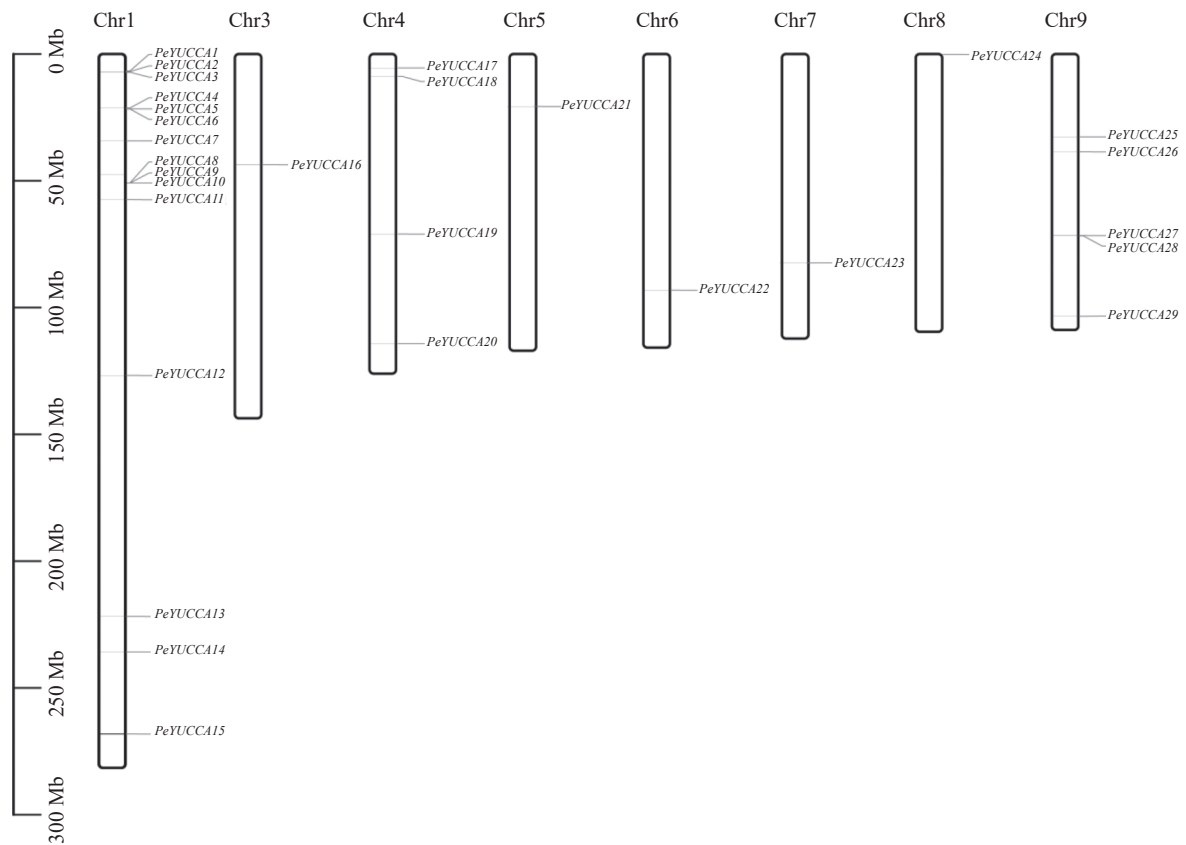


图 1 百香果 *YUCCA* 基因家族染色体定位

Fig. 1 Location of *YUCCA* chromosomes in passion fruit

表 3 百香果 *YUCCA* 蛋白的理化性质

Table 3 Physicochemical properties of *YUCCA* protein in passion fruit

| 蛋白名称<br>Protein | 氨基酸数量<br>Number of amino acid | 分子量<br>Molecular weight/Da | 等电点<br>pI | 不稳定指数<br>Instability index | 脂肪系数<br>Aliphatic index | 平均亲水指数<br>Grand average of hydropathicity |
|-----------------|-------------------------------|----------------------------|-----------|----------------------------|-------------------------|-------------------------------------------|
| PeYUCCA1        | 530                           | 60025.48                   | 8.79      | 36.52                      | 91.96                   | −0.108                                    |
| PeYUCCA2        | 399                           | 44952.88                   | 8.77      | 36.33                      | 90.35                   | −0.132                                    |
| PeYUCCA3        | 530                           | 59901.36                   | 8.86      | 36.45                      | 93.25                   | −0.089                                    |
| PeYUCCA4        | 171                           | 19496.11                   | 6.70      | 33.86                      | 83.74                   | −0.353                                    |
| PeYUCCA5        | 658                           | 74050.52                   | 8.60      | 38.14                      | 93.92                   | −0.1                                      |
| PeYUCCA6        | 363                           | 40948.6                    | 8.44      | 33.65                      | 97.19                   | 0.006                                     |
| PeYUCCA7        | 424                           | 47517.87                   | 8.70      | 50.74                      | 88.47                   | −0.163                                    |
| PeYUCCA8        | 384                           | 42813.29                   | 8.51      | 35.85                      | 82.99                   | −0.164                                    |
| PeYUCCA9        | 384                           | 42248.58                   | 8.39      | 36.22                      | 83.49                   | −0.142                                    |
| PeYUCCA10       | 404                           | 44826.99                   | 9.10      | 35.42                      | 94.03                   | −0.082                                    |
| PeYUCCA11       | 519                           | 59666.11                   | 8.66      | 46.14                      | 80.58                   | −0.17                                     |
| PeYUCCA12       | 530                           | 59791.11                   | 8.80      | 34.27                      | 93.25                   | −0.104                                    |
| PeYUCCA13       | 430                           | 48121.4                    | 8.21      | 48.71                      | 90.4                    | −0.109                                    |
| PeYUCCA14       | 381                           | 43169.1                    | 9.36      | 36.67                      | 87.98                   | −0.239                                    |
| PeYUCCA15       | 381                           | 43196                      | 9.26      | 37.02                      | 85.43                   | −0.251                                    |
| PeYUCCA16       | 457                           | 52147.09                   | 5.61      | 43.24                      | 85.67                   | −0.361                                    |
| PeYUCCA17       | 399                           | 44585.34                   | 8.88      | 41.46                      | 89.65                   | −0.242                                    |



续上表

| 蛋白名称<br>Protein | 氨基酸数量<br>Number of amino acid | 分子量<br>Molecular weight/Da | 等电点<br>pI | 不稳定指数<br>Instability index | 脂肪系数<br>Aliphatic index | 平均亲水指数<br>Grand average of hydropathicity |
|-----------------|-------------------------------|----------------------------|-----------|----------------------------|-------------------------|-------------------------------------------|
| PeYUCCA18       | 542                           | 61 911.37                  | 7.57      | 45.29                      | 86.48                   | -0.18                                     |
| PeYUCCA19       | 260                           | 29 366.12                  | 5.62      | 37.73                      | 80.46                   | -0.345                                    |
| PeYUCCA20       | 430                           | 48 033.36                  | 9.36      | 47.03                      | 84.72                   | -0.237                                    |
| PeYUCCA21       | 363                           | 41 357.16                  | 9.25      | 38.59                      | 85.62                   | -0.23                                     |
| PeYUCCA22       | 305                           | 35 045.45                  | 8.69      | 39.78                      | 81.77                   | -0.216                                    |
| PeYUCCA23       | 488                           | 55 653.62                  | 5.65      | 50.21                      | 76.6                    | -0.449                                    |
| PeYUCCA24       | 424                           | 47 483.77                  | 8.70      | 49.26                      | 87.1                    | -0.191                                    |
| PeYUCCA25       | 424                           | 47 495.97                  | 8.64      | 48.26                      | 84.15                   | -0.124                                    |
| PeYUCCA26       | 440                           | 48 908.67                  | 8.59      | 44.73                      | 87.07                   | -0.122                                    |
| PeYUCCA27       | 388                           | 42 840.19                  | 8.20      | 37.54                      | 81.88                   | -0.173                                    |
| PeYUCCA28       | 340                           | 37 800.42                  | 7.63      | 32.03                      | 89.35                   | -0.094                                    |
| PeYUCCA29       | 386                           | 42 561                     | 8.37      | 34.48                      | 85.08                   | -0.145                                    |

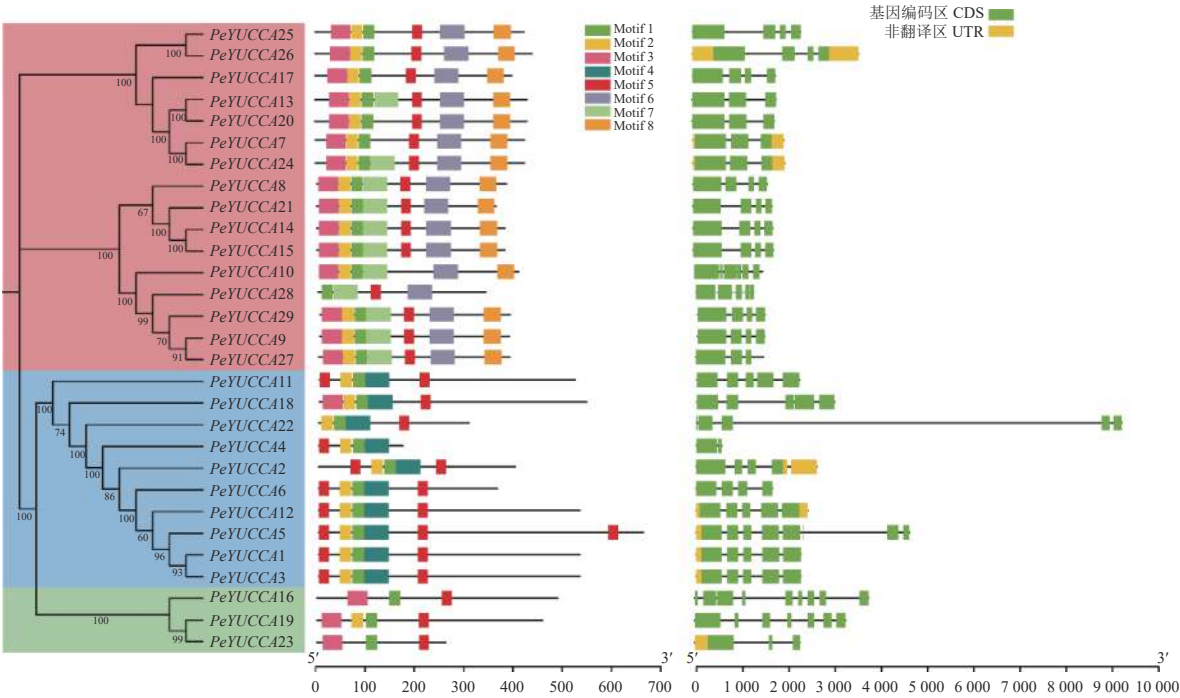


图 2 百香果 YUCCA 基因家族基因结构和保守基序

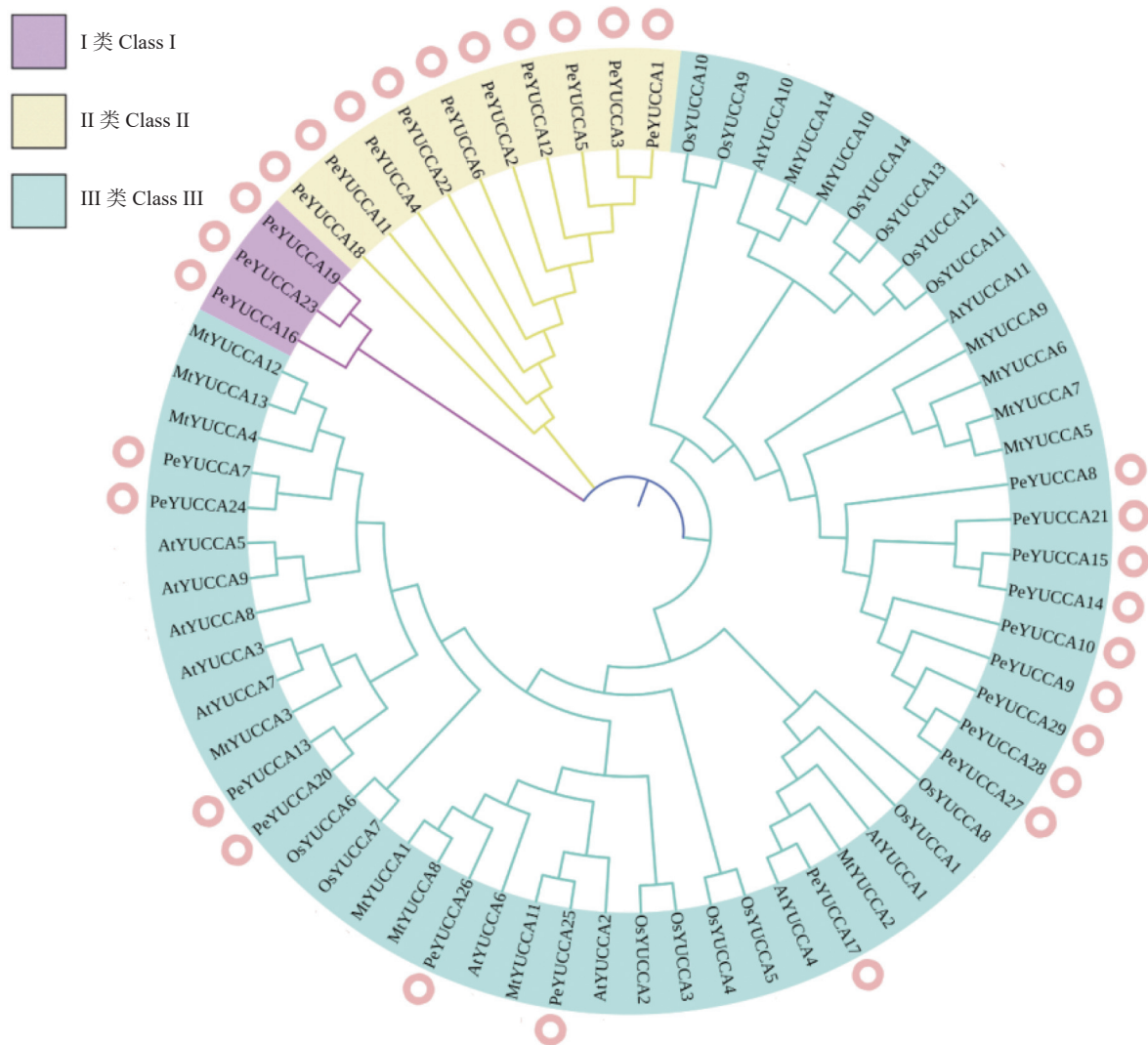
Fig. 2 Structure and conserved motif of YUCCAs in passion fruit

香果的 YUCCA 家族共 68 个成员的蛋白序列建立系统进化树，结果如图 3 所示，YUCCA 家族可以划分为 3 大分支 Class I、Class II 和 Class III，多数百香果 YUCCA 蛋白单独聚集在 Class I 和 Class II 上，剩余百香果 YUCCA 蛋白跟拟南芥及苜蓿聚集在 Class III 上，如 PeYUCCA17 和 AtYUCCA4 蛋白聚集在 Class III 的分支上，PeYUCCA25 和 MtYUCCA11 蛋白聚为一支，说明百香果 YUCCA 和拟南芥及苜蓿有着较近的亲缘关系，跟水稻的亲缘关系相对最远。

另外可以发现，PeYUCCA19 和 PeYUCCA23 蛋白聚为一支，PeYUCCA1 和 PeYUCCA3 蛋白聚为一支，这些 PeYUCCA 蛋白有着较短的进化距离，说明 PeYUCCA19 和 PeYUCCA23 蛋白、PeYUCCA1 和 PeYUCCA3 蛋白的亲缘关系更为接近。

2.5 百香果 YUCCA 基因家族成员启动子顺式作用元件

启动子顺式作用元件结果显示：百香果 YUCCA 基因家族成员的启动子区域包含多种顺式作用元件，如脱落酸诱导元件、水杨酸诱导元件、赤霉素



Pe: 百香果; At: 拟南芥; Os: 水稻; Mt: 苜蓿。  
Pe: *P. edulis* Sims; At: *Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh; Os: *Oryza sativa* Linn; Mt: *Medicago truncatula*.

图 3 拟南芥、水稻、苜蓿和百香果 *YUCCA* 蛋白的基因家族进化树  
Fig. 3 Evolution tree of *YUCCAs* in At, Os, Mt, and passion fruit

诱导元件、生长素响应元件和茉莉酸甲酯响应元件。这些元件提示 *YUCCA* 基因可能在响应多种植物激素时发挥作用，参与生长和发育过程。除 *PeYUCCA19* 之外，其他 28 个 *YUCCA* 基因家族成员都含有厌氧诱导元件，表明 *YUCCA* 基因家族可能在低氧条件下发挥一定的作用，可能与根部或其他组织的适应性生长有关。同时有 27 个 *YUCCA* 基因家族成员含有酸响应作用元件，表明 *YUCCA* 基因家族的表达可能受到酸性环境的调控，可能与酸性环境下的生长发育过程有关（图 4）。此外，还存在光响应作用元件、胁迫元件、低温响应元件以及防御和应激响应元件，表明 *YUCCA* 基因家族可能在植物的光周期和应对不利环境胁迫时发挥作用。

2.6 百香果 *YUCCA* 基因家族表达模式

百香果 *YUCCA* 基因家族表达模式分析结果

（图 5）显示：*PeYUCCA6*、*PeYUCCA11* 和 *PeYUCCA16* 在台农百香果和黄金百香果叶片中呈现较低表达或者不表达，*PeYUCCA1*、*PeYUCCA3*、*PeYUCCA5* 和 *PeYUCCA6* 在台农百香果叶片中的表达量高于黄金百香果。*PeYUCCA23* 在台农百香果叶片和黄金百香果的叶片表达量均最高，推测该基因对百香果叶片的发育有较大影响。

2.7 IAA 处理对百香果 *YUCCA* 基因家族成员表达的影响

为了解百香果 *YUCCA* 基因对 IAA 的响应情况，利用 qRT-PCR 技术，选择与拟南芥亲缘关系最近的 6 个百香果 *YUCCA* 基因家族成员进行表达量分析。结果（图 6）显示：IAA 处理下百香果叶片中 5 个基因（*PeYUCCA7*、*PeYUCCA13*、*PeYUCCA17*、*PeYUCCA24* 和 *PeYUCCA26*）表达量呈现显著上升。

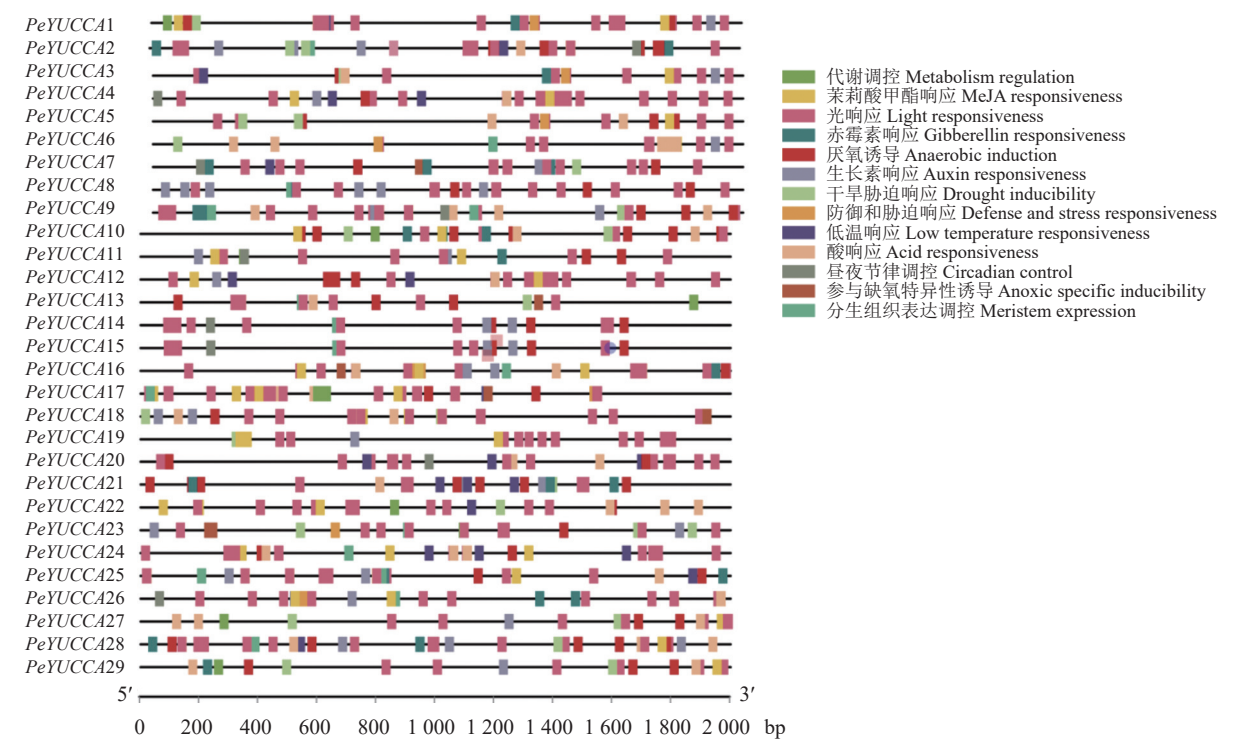
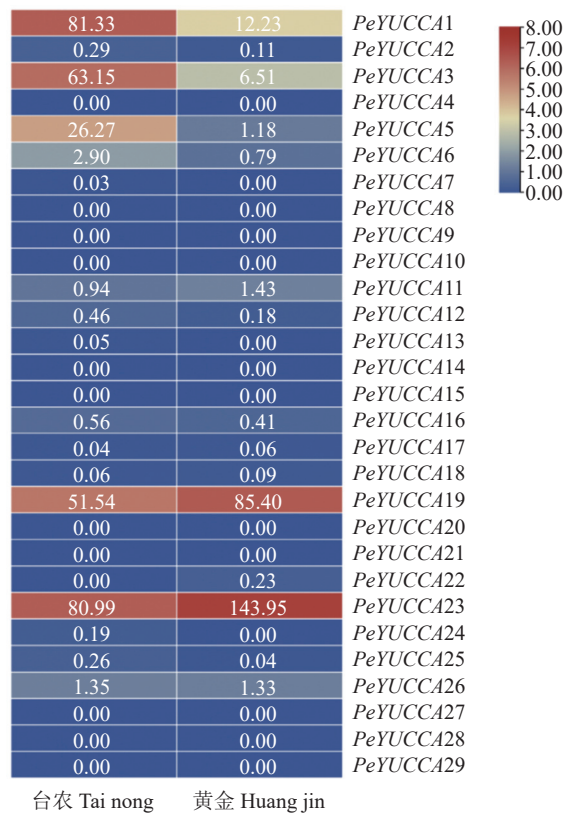


图 4 百香果 *YUCCA* 基因启动子的顺式作用元件预测

Fig. 4 Predicted *cis*-acting elements of *YUCCA* promoter in passion fruit



台农 Tai nong      黄金 Huang jin

图 5 *YUCCA* 基因在台农百香果和黄金百香果叶中的表达量

Fig. 5 *YUCCA* expressions in Tainon and Golden Passion Fruits

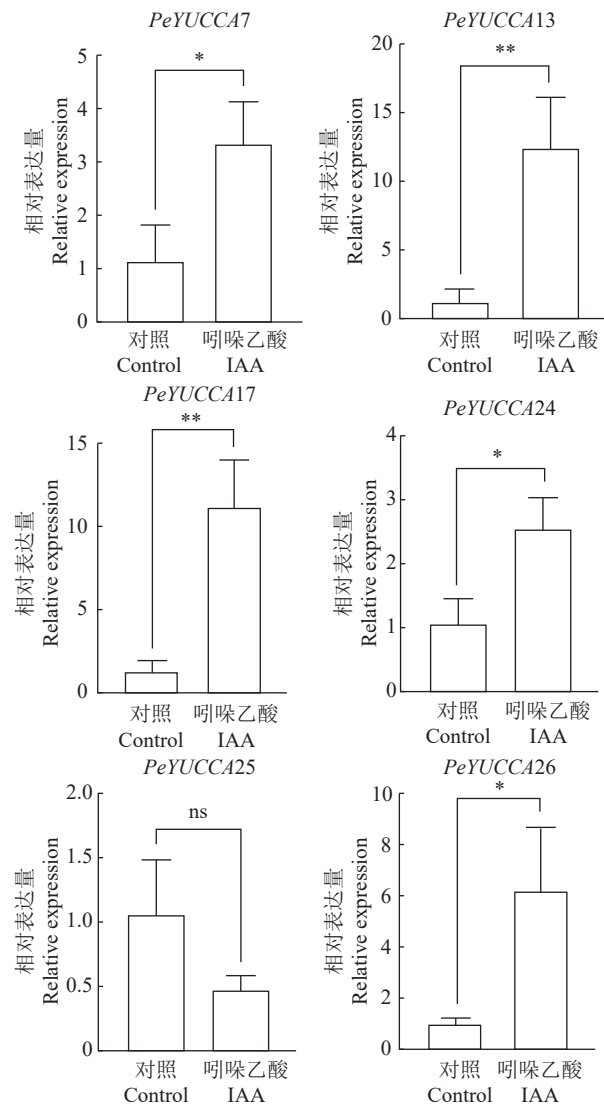
3 讨论

*YUCCA* 基因编码是植物内源生长素生物合成途

径中的关键酶，在植物的生长发育、植株体型形成、组织器官分化以及响应环境刺激等方面发挥重要作用，已成为植物生物学领域的重要研究课题之一<sup>[21]</sup>。近年来的研究表明 *YUCCA* 基因参与了植物根部的生长素分布和根发育的调控机制，并讨论了其在根发育中的重要性，强调了该基因在根部生长和架构中的作用。例如，过表达 *YUCCA1* 基因可导致水稻出现不定根，侧根的数量明显增多<sup>[22–23]</sup>。同时，研究发现 *YUCCA* 基因在根发育的早期表达水平较低，在根生长的中后期发挥着重要的调控作用，尤其是不定根形成后表达显著上调<sup>[24]</sup>。至今，在百香果属植物中尚未有 *YUCCA* 基因相关的研究报道，因此，在百香果属植物中鉴定和研究 *YUCCA* 基因具有重要的研究意义。*YUCCA* 基因通常为多基因成员家族，如在拟南芥、草莓 (*Fragaria raananassa* Duch.) 等植物中均是多基因家族，在百香果属植物中亦存在多基因家族情况。本研究从百香果中共鉴定到 29 个 *YUCCA* 基因，基因数量多于拟南芥 (14 个)，推测百香果在生长发育的进化过程中可能出现了该家族基因大量复制现象，导致数量远远超出模式植物拟南芥。

由于目前西番莲科中除了百香果外还未有其他物种基因组信息进行了破译，因此本研究仅进行了百香果 *YUCCA* 家族成员与拟南芥、水稻等模式物种 *YUCCA* 家族成员的聚类分析。研究表明，百香果基





\*、\*\*分别表示在 0.05 水平差异显著和 0.01 水平差异极显著。ns 代表无显著性差异。  
\* and \*\* indicate significant difference at 0.05 level and extremely significant difference at 0.01 level; ns means no significant difference.

图 6 IAA 处理后 *YUCCA* 基因的表达量分析  
Fig. 6 *YUCCA* expressions after IAA treatment

因家族分为三大类 Class I、Class II 和 Class III，AtYUCCA4 和 PeYUCCA17 蛋白聚集在同一支上，而 AtYUCCA1、AtYUCCA4 蛋白双突变体显示拟南芥在开花期间的植物器官受到阻碍，未能形成完整的开花器官<sup>[25]</sup>，推测 PeYUCCA17 蛋白可能与百香果花器官发育有关。YUCCA11 启动子区转座子插入可能会导致桃果实性状硬化<sup>[26]</sup>；MtYUCCA11 和 PeYUCCA25 蛋白聚集在一支，推测 PeYUCCA25 蛋白可能与百香果的果实硬化有关；聚类在同一支上的基因成员大多具有相似数量的 motif，在蛋白结构上存在保守性以及功能相似性。

通过 qRT-PCR 技术分析植物生长调节剂 IAA 对百香果 *YUCCA* 基因家族的影响，结果显示在 100

$\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  IAA 处理下，除 *PeYUCCA25* 基因外，其余 5 个基因表达量均显著上升，表明百香果 *PeYUCCA* 基因家族成员可能参与了生长素响应进程而参与植物生长发育过程，同样拟南芥和水稻的 *YUCCA* 基因家族成员也表现出对植物生长调节剂 IAA 的调控浓度和时间不同的表达模式差异<sup>[27]</sup>，推测认为这种差别可能与组织的特异性以及生长素依赖性转录和转录后的调节模式有关。

启动子顺式作用元件分析发现百香果 *YUCCA* 基因家族成员的启动子上包含一个或多个激素类诱导元件，而激素在植物开花过程中发挥重要作用。如在低温情况下赤霉素能够促进拟南芥开花<sup>[28]</sup>，甜荞 (*Fagopyrum esculentum* Moench) 中喷施 6-BA 可以使开花时间提前，提高开花株数和结实率<sup>[29]</sup>。综上，百香果 *YUCCA* 基因家族的潜在多功能性，使得它们可能在植物的生长、发育和适应性响应中发挥关键作用，并且受到多种植物激素和环境因素的调控，这对于进一步研究 *YUCCA* 基因在百香果中的功能和调控机制提供了重要线索。

参考文献：

[1] 贾利霞, 齐艳华. 生长素代谢、运输及信号转导调控水稻粒型研究进展 [J]. *植物学报*, 2022, 57 (3): 263–275.  
JIA L X, QI Y H. Advances in the regulation of rice(*Oryza sativa*)grain shape by auxin metabolism, transport and signal transduction [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2022, 57(3): 263–275. (in Chinese)  
[2] 李中华. 多组学数据揭示棉花纤维发育转换期的遗传调控机制和重要代谢物 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2021.  
LI Z H. Multiomics data reveal the genetic regulation mechanism and important metabolites of cotton fiber development transition period[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2021. (in Chinese)  
[3] 莫福磊, 束艺, 陈秀玲, 等. 基于全基因组的番茄 YUCCA 基因家族生物信息学分析 [J]. *分子植物育种*, 2020, 18 (10): 3159–3163.  
MO F L, SHU Y, CHEN X L, et al. Bioinformatics analysis of tomato *YUCCA* gene family based on whole genome [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18(10): 3159–3163. (in Chinese)  
[4] 刘华彬, 张秦莹, 门淑珍. *YUCCA* 基因家族在拟南芥胚胎发育过程中的表达模式研究 [J]. *南开大学学报 (自然科学版)*, 2017, 50 (4): 1–7.  
LIU H B, ZHANG Q Y, MEN S Z. The expression patterns of *YUCCA* during embryo development in *Arabidopsis* [J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Nankaiensis*, 2017, 50(4): 1–7. (in Chinese)  
[5] 李莉萍. 西番莲综合开发利用研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 2012, 40 (28): 13840–13843,13846.  
LI L P. Research progress of comprehensive development and utilization of passionflower [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2012, 40(28): 13840–13843,13846. (in Chinese)  
[6] LI C B, XIN M, LI L, et al. Characterization of the aromatic profile of

- purple passion fruit (*Passiflora edulis* Sims) during ripening by HS-SPME-GC/MS and RNA sequencing [J]. *Food Chemistry*, 2021, 355: 129685.
- [7] FONSECA A M A, GERALDI M V, JUNIOR M R M, et al. Purple passion fruit (*Passiflora edulis* f. *edulis*): A comprehensive review on the nutritional value, phytochemical profile and associated health effects [J]. *Food Research International*, 2022, 160: 111665.
- [8] XU M X, LI A D, TENG Y, et al. Exploring the adaptive mechanism of *Passiflora edulis* in Karst areas via an integrative analysis of nutrient elements and transcriptional profiles [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 185.
- [9] XIA Z Q, HUANG D M, ZHANG S K, et al. Chromosome-scale genome assembly provides insights into the evolution and flavor synthesis of passion fruit (*Passiflora edulis* Sims) [J]. *Horticulture Research*, 2021, 8: 14.
- [10] CHENG Y F, DAI X H, ZHAO Y D. Auxin biosynthesis by the *YUCCA* flavin monooxygenases controls the formation of floral organs and vascular tissues in *Arabidopsis* [J]. *Genes & Development*, 2006, 20(13): 1790–1799.
- [11] YAMAMOTO Y, KAMIYA N, MORINAKA Y, et al. Auxin biosynthesis by the *YUCCA* genes in rice [J]. *Plant Physiology*, 2007, 143(3): 1362–1371.
- [12] LI W L, ZHAO X Y, ZHANG X S. Genome-wide analysis and expression patterns of the *YUCCA* genes in maize [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2015, 42(12): 707–710.
- [13] ZHAO B L, HE L L, JIANG C, et al. Lateral Leaflet Suppression 1 (LLS1), encoding the MtYUCCA1 protein, regulates lateral leaflet development in *Medicago truncatula* [J]. *The New Phytologist*, 2020, 227(2): 613–628.
- [14] 袁美同, 李绍信, 纪丕钰, 等. 梨 *YUCCA* 基因家族的鉴定与生物信息学分析 [J]. 分子植物育种, 2021, 19 (19): 6328–6337.
- YUAN M T, LI S X, JI P Y, et al. Identification and bioinformatics analysis of *YUCCA* gene family in *Pyrus* [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(19): 6328–6337. (in Chinese)
- [15] 李志谦, 邹东方, 李靖雯, 等. 葡萄 *YUCCA* 家族基因的鉴定及在穗梗褪绿过程中的表达分析 [J]. 河南农业大学学报, 2022, 56 (2): 254–261.
- LI Z Q, ZOU D F, LI J W, et al. Genome-wide identification of *YUCCA* gene family in grape and expression analysis during rachis degreening [J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2022, 56(2): 254–261. (in Chinese)
- [16] 张倩倩, 田守蔚, 张洁, 等. 西瓜 *YUCCA* 基因家族鉴定及在果实成熟过程中的表达分析 [J]. 中国蔬菜, 2019, (3): 21–29.
- ZHANG Q Q, TIAN S W, ZHANG J, et al. Identification of *YUCCA* gene family and expression analysis during watermelon fruit ripening process [J]. *China Vegetables*, 2019(3): 21–29. (in Chinese)
- [17] ZHANG Y Y, MAO Q S, MA R J, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the PpYUCCA gene family in weeping peach trees (*Prunus persica* 'Pendula') [J]. *Horticulturae*, 2022, 8(10): 878.
- [18] MA D N, DONG S S, ZHANG S C, et al. Chromosome-level reference genome assembly provides insights into aroma biosynthesis in passion fruit (*Passiflora edulis*) [J]. *Molecular Ecology Resources*, 2021, 21(3): 955–968.
- [19] 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.
- [20] 何锐杰, 方庭, 余伟军, 等. 西番莲查尔酮合成酶 (CHS) 基因家族全基因组鉴定及表达模式 [J]. 应用与环境生物学报, 2022, 28 (4): 1066–1075.
- HE R J, FANG T, YU W J, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the *CHS* gene family in passion fruit [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2022, 28(4): 1066–1075. (in Chinese)
- [21] TRIPATHI P, TAYADE R, MUN B G, et al. Silicon application differentially modulates root morphology and expression of *PIN* and *YUCCA* family genes in soybean (*Glycine max* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 842832.
- [22] 梁栋. IAA 和 BR 参与干旱胁迫影响烟草侧根发育的研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2021.
- LIANG D. Study on IAA and BR participating in drought stress affecting tobacco lateral root development [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2021. (in Chinese)
- [23] 李真. 毛白杨 PtoWOX11/12a 基因的抗逆功能研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.
- LI Z. Functional characterization of A PtoWOX11/12a gene in stress resistance of *Populus tomentosa* [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2017. (in Chinese)
- [24] 李孟湛. SAUR15 调控植物侧根及不定根发育的功能及分子机理研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2022.
- LI M Z. Functions and molecular mechanisms of SAUR15 in regulating development of plant lateral and adventitious roots [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2022. (in Chinese)
- [25] 阚东阳, 柯学, Walid Ghidan, 等. 拟南芥图克克隆快速初定位系统的建立 [J]. 西南农业学报, 2018, 31 (9): 1765–1771.
- KAN D Y, KE X, WALID G, et al. Establishment of rapid initial localization system of *Arabidopsis* based on map-based cloning [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2018, 31(9): 1765–1771. (in Chinese)
- [26] 丁义峰. 生长素相关基因调控桃果实成熟分子机制研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2018.
- DING Y F. Molecular mechanism of auxin related genes regulating peach fruit ripening [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2018. (in Chinese)
- [27] ABEL S, NGUYEN M D, THEOLOGIS A. The PS-IAA4/5-like family of early auxin-inducible mRNAs in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Journal of Molecular Biology*, 1995, 251(4): 533–549.
- [28] YAMAGUCHI N, WINTER C M, WU M F, et al. Gibberellin acts positively then negatively to control onset of flower formation in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2014, 344(6184): 638–641.
- [29] 金晓蕾. 外源激素对甜养开花结实的影响及调控机制研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2019.
- JIN X L. Effect and regulation mechanism of exogenous hormones on flowering and fruiting in common buckwheat [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2019. (in Chinese)

(责任编辑: 张梅)