

基于转录组的金花茶 *PEBP* 基因家族的鉴定及分析

刘合霞, 刁慧玲, 舒杨, 谭肖玲, 韦晓晓, 李妍, 龙开芸, 苏雅萍, 赵娇妹, 李博*

(玉林师范学院生物与制药学院, 广西玉林 537000)

摘要 磷脂酰乙醇胺结合蛋白 (phosphatidyl ethanolamine binding protein, PEBP) 在花的形态建成中具有重要作用, 为了解该基因家族在金花茶开花过程中的调控作用, 通过对金花茶的花瓣转录组测序数据进行生物信息学分析, 从转录组数据库中筛选金花茶 (*Camellia nitidissima*) *PEBP* 基因, 并对其蛋白质性质、功能结构域、进化关系及开花过程中的表达模式进行了分析。结果表明, 金花茶花瓣转录组中共含有 9 个 *PEBP* 基因家族成员, 可以分为 *FT-like*、*TFL1-like*、*MFT-like*、*PEBP-like* 4 个亚基因家族; 该蛋白家族主要由酸性、亲水的稳定蛋白构成, 定位于细胞核中; 该基因家族 Motif 具有一定的保守型, 且所包含的保守基序数目及种类存在一定差异。在金花茶开花过程中, *CnPEBP4* 基因的表达量不断增高, 该基因可能对金花茶花瓣形态建成具有一定的调控作用; 而其他基因家族成员在金花茶花瓣组织中表达量较低或不表达。鉴定获得了金花茶 *PEBP* 基因家族成员的序列和部分功能信息, 为研究金花茶开花调控提供了理论参考, 为金花茶开花调控机理的研究奠定基础。

关键词 *PEBP* 基因家族; 金花茶; 保守基序; 进化分析; 表达量分析

中图分类号 S685.14 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2021)13-0103-05

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2021.13.025



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Transcriptome-wide Identification and Expression Profiling of *PEBP* Gene Family in *Camellia nitidissima*

LIU He-xia, DIAO Hui-ling, SHU Yang et al (College of Biology and Pharmacy, Yulin Normal University, Yulin, Guangxi 537000)

Abstract Phosphatidyl ethanolamine binding protein (PEBP) plays an important role in the formation of flower. In order to know the function of PEBP gene family of *Camellia nitidissima* in blossom, PEBP gene family was selected from the transcriptome database of petal in *Camellia nitidissima* with bioinformatics analysis, and their protein properties, functional domains, evolutionary relationships and expression patterns during flowering were analyzed. The results showed that there were a total of 9 PEBP gene families in the petals transcription of *Camellia nitidissima*, which could be divided into four sub-gene families, such as *FT-like*, *TFL1-like*, *MFT-like*, *PEBP-like*, etc. The protein family is mainly composed of acidic, hydrophilic and stable proteins located in the nucleus. In addition, the Motif of this gene family had a certain conservative type, and there were some differences in the number and types of conservative motifs. During the flowering process of *Camellia nitidissima*, the expression level of *CnPEBP4* gene increases continuously, which may had a certain regulatory effect on the petal morphological formation of *Camellia nitidissima*, but other gene family members showed low or no expression. In this study, the sequence and partial functional information of the PEBP gene family members of *Camellia nitidissima* were identified, which provided theoretical reference for the study of flowering regulation and laid a foundation for the study of flowering regulation mechanism of *Camellia nitidissima*.

Key words PEBP gene family; *Camellia nitidissima*; Conserved motif; Phylogenetic analysis; Expression analysis

在植物分类系统中, 金花茶 (*Camellia nitidissima*) 属于山茶科 (Theaceae) 山茶属 (*Camellia*) 植物, 于 1965 年在我国广西首次被发现, 主要分布于我国广西南部地区及越南北部地区, 是山茶属中唯一具有金黄色花瓣的珍稀植物类群, 素有“茶族皇后”“植物界的大熊猫”的美誉^[1]。金花茶花瓣金黄色, 具有较高的观赏价值, 同时也是一种药食两用植物, 含有茶多酚、茶多糖、黄酮类等生理活性成分, 此外还含有对人体健康有益的多种微量元素, 如锗、锰、有机硒等元素^[2]。金花茶具有清热解毒、利尿消肿等功能, 可用于治疗咽喉肿痛、小便出血、月经失调、高血压、痢疾等疾病, 另外, 现代药理学研究也表明金花茶具有杀菌、抗癌、防治“三高”等作用^[3-5]。金花茶的观赏价值、经济价值及药用价值均较高, 因此对其进行保护、开发和利用具有重要意义^[6-7]。其中, 金花茶的花朵是主要开发利用资源, 被制成各种茶类和保健品, 市场销售良好, 因此研究金花茶开花过程中的调控机制, 了解金花茶开花过程的分子调节机理, 对于金花茶资源进一步的开发

利用具有重要的理论价值。

在高等植物中, 磷脂酰乙醇胺结合蛋白 (Phosphatidyl ethanolamine-binding protein, PEBP) 基因家族广泛存在, 该基因家族具有调控植物开花及株型分化的功能^[8]。*PEBP* 基因可划分为 *FT* (*FLOWERING LOCUS T*)、*TFL1* (*TERMINAL FLOWER 1*) 和 *MFT* (*MOTHER OF FT AND TFL1*)^[9] 等亚基因家族, 不同亚基因家族的功能存在着差别, 如 *MFT* 亚基因家族可调控繁殖器官发育, 其主要在种子中发挥作用; 而 *FT* 和 *TFL1* 亚基因家族在调控开花中发挥作用, *FT* 促进开花, *TFL1* 则抑制开花^[10]。目前, 有关于 *PEBP* 基因在拟南芥中的组成及功能研究较多^[11], 但随着对 *PEBP* 研究的不断深入, 许多不同类别植物的 *PEBP* 基因家族都已被鉴定, 如白云杉 (*Picea glauca*)、挪威云杉 (*Picea abies*)、花旗松 (*Pseudotsugamenziesii*) 等裸子植物^[12], 猕猴桃 (*Actinidia chinensis*)^[13]、大豆 (*Glycine max*)^[14]、杨树 (*Populustremula*)^[15]、葡萄 (*Vitis vinifera*)^[16] 等双子叶植物, 玉米 (*Zea mays*)^[9]、水稻 (*Oryza sativa*)^[17-18] 等单子叶植物。通过对被鉴定出的 *PEBP* 家族成员的结构及功能进行分析, 发现这些物种中 *PEBP* 基因家族成员的同源性较高, 且调控开花的作用机制相似。

目前, 有关于山茶科植物中 *PEBP* 基因的研究报道较少, 只有茶树的 *PEBP* 基因被鉴定及克隆^[19]。随着金花茶

基金项目 玉林师范学院大学生创新创业训练计划项目 (202010606164); 玉林市科学研究与技术开发计划项目“基于大数据技术的玉林市特色经济植物管理平台建设”(玉市科能 20194303)。

作者简介 刘合霞 (1984—), 女, 山东滕州人, 助理研究员, 博士, 从事植物发育生物学研究。* 通信作者, 副教授, 博士, 从事植物资源利用研究。

收稿日期 2020-09-18; **修回日期** 2020-10-23

花芽及花瓣等组织转录组测序的完成,为金花茶 *PEBP* 家族基因的研究提供了有力的资源^[20-21]。该研究通过生物信息学方法对金花茶 *PEBP* 基因家族进行鉴定,分析 *PEBP* 基因家族成员的理化性质、蛋白质保守基序、系统进化关系及开花过程中的表达模式,旨在为进一步了解金花茶 *PEBP* 基因家族成员的组成及其开花调控机理的进一步研究打下基础。

1 材料与方法

1.1 材料 获取已知拟南芥 *PEBP* 基因家族成员的蛋白质序列,这些序列主要通过 NCBI 数据库 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 下载,然后将其作为 Query 序列,以对不同发育时期金花茶花瓣转录组测序所获得的编码序列为目标序列,搜索金花茶转录组中 *PEBP* 基因家族。

1.2 方法

1.2.1 金花茶 *PEBP* 基因家族成员鉴定。 搜索金花茶转录组测序数据中 *PEBP* 基因家族的过程,通过本地 Blast 比对来完成,阈值参数设为 $E < 10^{-5}$; 然后检测候选的蛋白序列是否存在 *PEBP* 蛋白保守结构域,排除不符合要求的基因,该检测过程利用在线软件 NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/>)^[22] 来完成。

1.2.2 金花茶 *PEBP* 蛋白质的理化性质及保守结构元件分析。 对金花茶 *PEBP* 基因家族成员蛋白质的性质,如等电点、脂肪系数、不稳定系数、平均亲水系数、分子量等进行分析,主要通过在线网站 ExPASy (<http://web.expasy.org/prot-param/>)^[23] 完成。同时对蛋白质进行亚细胞定位预测,利用在线工具 MEME (<http://meme-suite.org/>)^[24] 来预测金花茶 *PEBP* 基因家族成员的保守结构元件,其中 Motifs 数量设为 10 个,保守位点宽度为 6~50; *PEBP* 基因家族成员的基因结构和 Motif 序列,通过 TBtools 软件来展示。

1.2.3 金花茶 *PEBP* 基因家族系统进化树的构建。 采用 Neighbor-joining 法,利用 MEGA10 软件^[25],对搜寻获得的金花茶 *PEBP* 蛋白序列,下载获得的水稻和拟南芥 *PEBP* 蛋白质序列构建系统进化树,将 Boot-strap 参数值设定为 1 000,其他参数设为默认值。

1.2.4 金花茶 *PEBP* 基因家族表达模式分析。 利用开花过程中金花茶花瓣转录组测序获得的 *PEBP* 基因家族的表达

量数据来绘制表达量热图^[20],该过程主要使用 R 语言软件来完成。开花过程分为幼蕾期(S1)、初蕾期(S2)、显色期(S3)、半开期(S4)、盛花期(S5)5个时期(图1)^[20]。



图1 金花茶开花过程的5个时期

Fig. 1 Five developmental stages of floral buds

2 结果与分析

2.1 金花茶 *PEBP* 基因家族的鉴定与分析 以拟南芥 *PEBP* 蛋白质序列为 Query 序列进行本地 Blast 比对,搜索金花茶花瓣转录组中的 *PEBP* 基因家族成员,共获得 13 条 *PEBP* 序列,经 CCD 在线数据库分析后,最终鉴定获得 9 个 *PEBP* 基因家族成员。按照转录组中 unigene 的 ID 号,根据从小到大的顺序对金花茶 *PEBP* 基因家族成员进行编号,即 *CnPEBP* 1~*CnPEBP* 9(表1)。对金花茶 *PEBP* 基因编码蛋白的理化性质进行预测分析,结果显示,金花茶 9 个 *PEBP* 基因的编码氨基酸数目及编码蛋白质理论分子量分别为 109~282 个、12.33~28.04 kD; 该蛋白家族的理论等电点为 4.81~8.87,其中 *CnPEBP* 2、*CnPEBP* 3、*CnPEBP* 4、*CnPEBP* 5 及 *CnPEBP* 7 的理论等电点值大于 7,为碱性蛋白;且该蛋白家族的不稳定指数和脂肪系数分别为 32.88~49.82、69.72~90.88,其中有 5 个蛋白的不稳定指数小于 40,为稳定蛋白;除了 *CnPEBP* 6 以外,平均亲水系数均小于 0,说明各蛋白均为亲水性蛋白。对金花茶 *PEBP* 蛋白家族的亚细胞定位预测分析,发现主要包括 3 种类型,即 *CnPEBP* 2 定位于细胞质,*CnPEBP* 1、*CnPEBP* 4、*CnPEBP* 5、*CnPEBP* 6 和 *CnPEBP* 7 定位于细胞核,*CnPEBP* 3、*CnPEBP* 8、*CnPEBP* 9 定位于细胞核及细胞质中。以上对金花茶 *PEBP* 蛋白基本理化特性的分析结果表明, *PEBP* 基因编码的蛋白在氨基酸序列长度和蛋白特性变化上存在一定差异,该蛋白家族主要由酸性、亲水的稳定蛋白构成,且主要定位于细胞核中。

表1 金花茶 *PEBP* 基因家族信息

Table 1 *PEBP* gene family information of *Camellia nitidissima*

基因名称 Gene name	氨基酸数目 Number of aminoacids	分子量 Molecular weight/kD	等电点 pI	不稳定指数 Instability index	脂肪系数 Aliphatic index	平均亲水系数 Grand average of hydropathicity	亚细胞定位 Subcellular localization
<i>CnPEBP</i> 1	173	19.17	5.90	33.32	79.42	-0.560	细胞核
<i>CnPEBP</i> 2	193	21.41	8.12	46.94	90.88	-0.144	细胞质
<i>CnPEBP</i> 3	109	12.33	7.97	44.41	69.72	-0.344	细胞质、细胞核
<i>CnPEBP</i> 4	197	21.66	8.77	35.33	67.26	-0.627	细胞核
<i>CnPEBP</i> 5	170	19.24	7.86	49.35	77.29	-0.305	细胞核
<i>CnPEBP</i> 6	282	28.04	4.81	32.88	83.58	0.215	细胞核
<i>CnPEBP</i> 7	179	20.19	7.74	49.82	79.89	-0.345	细胞核
<i>CnPEBP</i> 8	170	18.47	5.61	35.00	68.94	-0.491	细胞质、细胞核
<i>CnPEBP</i> 9	199	21.52	5.19	34.64	72.66	-0.385	细胞质、细胞核

2.2 金花茶 *PEBP* 保守基序分析 利用 MEME 在线工具对筛选得到的 9 个金花茶 *PEBP* 基因家族成员的保守基序进行分析,发现共有 10 个保守基序存在于 *PEBP* 基因家族中,将其命名为 Motif 1~Motif 10,鉴定的基序长度为 6~50 个氨基酸,每个 *PEBP* 中保守基序的数目为 3~6 个(图 2、3),其中 Motif 7 出现次数最少,只有 2 次,Motif 4、Motif 8 出现 3 次,Motif 2、Motif 5、Motif 6、Motif 9 均出现 4 次,Motif 1 出现 7

次,Motif 3 出现的次数最多,为 9 次。综合 *PEBP* 基因家族进化分析,发现 *PEBP* 蛋白的亚组成员共享 1 个或多个相同的基序,属于同一亚组的 *PEBP* 基因成员表现出相似的 Motif 组成,说明它们在功能上可能具有相似性;此外,有些基序只出现在特定的子群中。金花茶 *PEBP* 基因家族的保守基序分析结果表明,该基因家族 Motif 具有一定的保守型,且所包含的保守基序数目及种类存在一定差异。

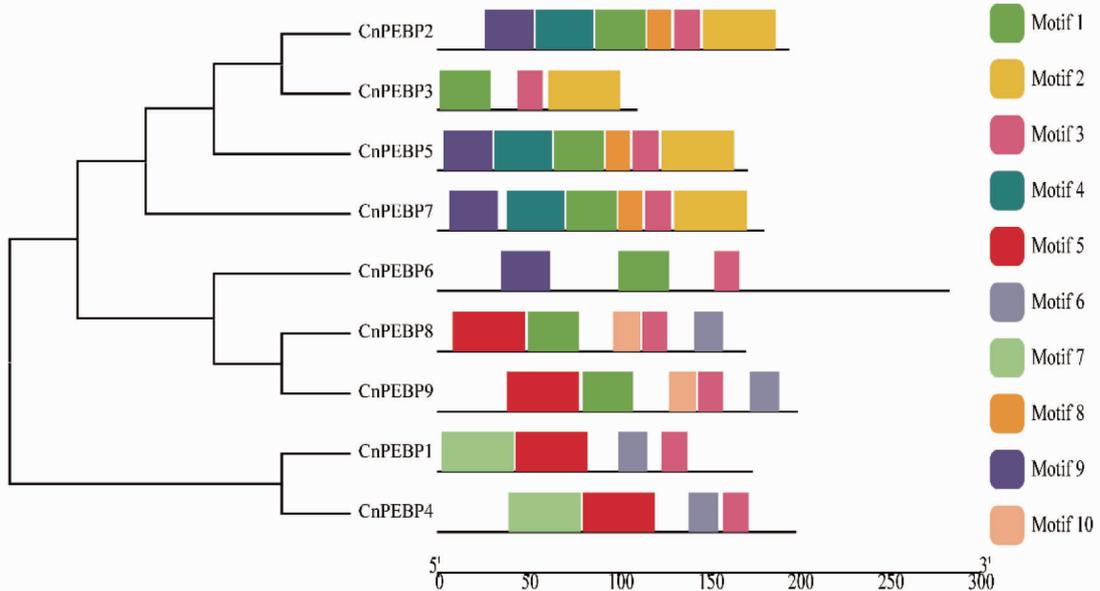


图 2 金花茶 *PEBP* 蛋白保守基序分析

Fig. 2 Distribution of conserved Motifs of *PEBP* gene family members in *Camellia nitidissima*



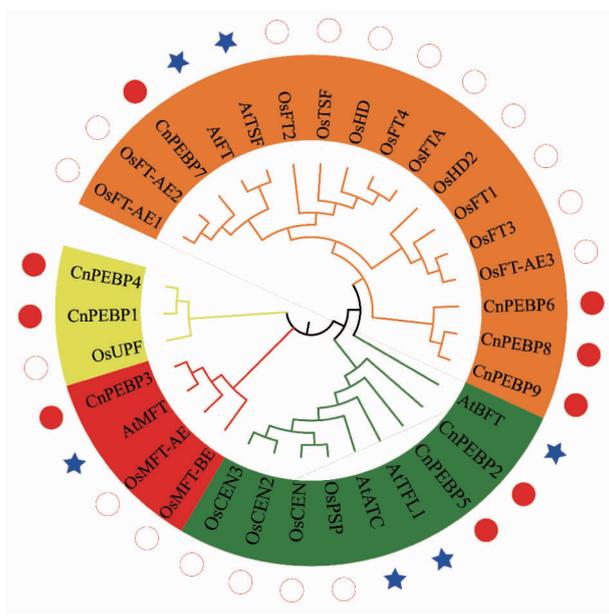
图 3 金花茶 *PEBP* 蛋白保守基序

Fig. 3 Sequence logos of *PEBP* domains in *Camellia nitidissima*

2.3 金花茶 *PEBP* 蛋白系统进化分析 利用金花茶 9 个 *PEBP* 蛋白序列,拟南芥 6 个 *PEBP* 蛋白、水稻 18 个 *PEBP* 蛋白一起构建系统进化树,进而探究金花茶 *PEBP* 基因家族的系统发育关系。研究结果发现(图 4),金花茶 *PEBP* 基因家

族被分为 Class I (*FT-like*)、Class II (*TFL1-like*)、Class III (*MFT-like*)、Class IV (*PEBP-like*) 4 个亚族,每个亚族所含有的基因数分别是 4、2、1、2 个。*FT-like* 亚族包括 CnPEBP 6、CnPEBP 7、CnPEBP 8、CnPEBP 9 蛋白、拟南芥 AtFT 和 AtTSF 蛋白、水稻中发现的 FT 同源蛋白;第 2 个独特的单系分支 (*TFL1-like*) 由金花茶 CnPEBP 2 和 CnPEBP 5 2 个蛋白、拟南芥 AtTFL1、AtATC、AtBFT 蛋白以及水稻中发现的假定同源蛋白组成;*MFT-like* 亚族则包括 CnPEBP 3 蛋白,拟南芥 AtMFT,水稻中发现的 MFT 同源蛋白;第 4 个亚族由含有保守 *PEBP* 蛋白结构域的 CnPEBP 1、CnPEBP 4、水稻 OsUPF 蛋白质组成,该结构域是细菌和古细菌所特有的结构域。另外,系统进化分析还发现,金花茶与拟南芥的亲缘关系较近,与水稻亲缘关系较远,该结果符合植物分类标准。

2.4 金花茶 *PEBP* 基因家族表达分析 为了解金花茶 *PEBP* 基因家族在金花茶花瓣发育过程中的表达情况,对 *PEBP* 基因家族在开花过程中花瓣组织的表达量进行了研究,结果表明,该家族成员存在特异表达模式,主要可以划分为 3 种类型(图 5)。在金花茶开花过程中,CnPEBP 4 表达量不断增高,该基因可能对金花茶花瓣形态建成具有一定的调控作用;CnPEBP 3 与 CnPEBP 7 的表达模式相近,它们在金花茶开花的某个阶段表达量有所提高;而 CnPEBP 1、CnPEBP 2、CnPEBP 5、CnPEBP 6、CnPEBP 8、CnPEBP 9 在各种花瓣组织中表达量较低或不表达,它们的表达模式类似,



注:星号:拟南芥;空心圆形:水稻;实心圆形:金花茶

Note: Star. *Arabidopsis thaliana*; Empty square. *Oryza sativa*; Solid square. *Camellia nitidissima*

图4 金花茶、拟南芥、水稻 PEBP 蛋白的系统进化分析

Fig.4 Phylogenetic analysis of PEBP proteins in *Camellia nitidissima*, *Arabidopsis thaliana* and *Oryza sativa*

结果表明,金花茶 PEBP 基因家族在花瓣发育过程中的表达量存在差异。

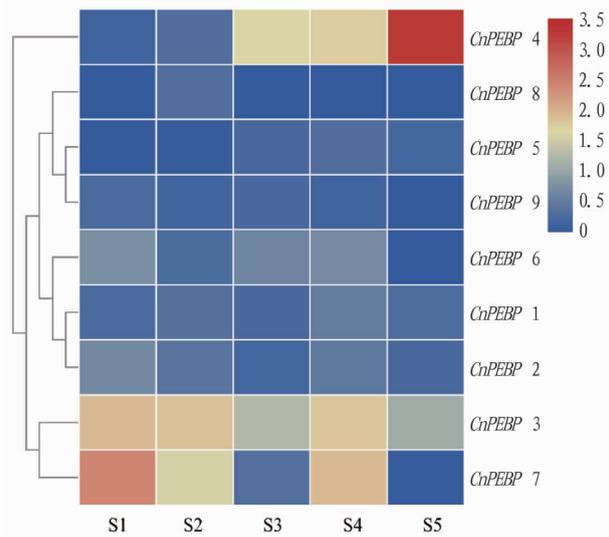


图5 开花过程中金花茶 PEBP 基因家族在花瓣组织的表达谱分析

Fig.5 Expression pattern of PEBP gene family of *Camellia nitidissima* in petal tissues of flowering

3 讨论

PEBP 基因家族在植物的成花转变、花形态建成以及种子发育和萌发中发挥重要作用,该基因家族成员数量在单子叶和双子叶植物中存在较大差异,在单子叶植物中 PEBP 基因数量相对较多^[11]。该研究通过本地数据库 Blast 比对,搜寻得到 9 个金花茶 PEBP 基因家族成员,其成员数目多于葡

萄、黄瓜 (*Cucumis sativus*)、毛果杨 (*Populus trichocarpa*) 等双子叶植物,但远少于小果野蕉 (*Musa acuminata*)、玉米、高粱 (*Sorghum bicolor*) 等单子叶植物^[12]。对金花茶 PEBP 蛋白的理化性质进行预测,发现除了 CnPEBP 6,其余金花茶 PEBP 蛋白均为亲水性蛋白,该特性符合植物 PEBP 蛋白的亲水特征^[26];植物蛋白质不同的亚细胞定位与其生物学功能密切相关,亚细胞定位结果发现金花茶 PEBP 蛋白主要分布于细胞质及细胞核中,与番茄 (*Solanum lycopersicum*)^[27]、拟南芥^[28] 的 PEBP 蛋白亚细胞定位结果类似,与小麦^[26]、龙眼 (*Dimocarpus longan*)^[29] 的 PEBP 蛋白亚细胞定位结果不同。

PEBP 基因家族的系统进化分析表明,大部分植物 PEBP 基因被划分为 FT-like、TFL1-like、MFT-like 3 个亚族^[9]。在该研究中,金花茶的 9 个 CnPEBP 基因则被分成 FT-like、TFL1-like、MFT-like、PEBP-like 4 个亚家族,其中 FT-like 亚家族中成员最多,含有 4 个 CnPEBP 基因,TFL1-like 和 PEBP-like 亚家族成员次之,各含有 2 个 CnPEBP 基因,MFT-like 亚家族成员最少,只有 1 个 CnPEBP 基因。构建的金花茶 PEBP 基因家族系统进化树与陆地棉 (*Gossypium hirsutum*) PEBP 基因家族类似^[30],与许多植物 PEBP 基因家族的划分类型相比,它们都多含了 1 个 PEBP-like 亚家族,并且 2 个物种的 PEBP-like 亚家族均含保守的 PEBP 结构域,该结构域具有细菌和古细菌特有结构域 (PEBP_bacteria and archaea),与大部分植物所含的真核生物特有结构域 (PEBP_eukaryote) 不同。综合金花茶 PEBP 蛋白的理化性质及具有的保守结构域类型进行分析,结果显示,金花茶 TFL1-like 亚家族及 MFL-like 亚家族均为不稳定蛋白;除了 CnPEBP 7,FT-like 亚家族及 PEBP-like 亚族蛋白均为稳定蛋白;稳定蛋白及不稳定蛋白所含的保守结构域类型完全不同,因此认为金花茶 PEBP 蛋白所含保守结构域类型对金花茶 PEBP 蛋白稳定性及亚家族分类有一定的影响。

目前,在多种植物中鉴定了众多 PEBP 基因并对其功能进行了研究,发现亚基因家族的功能各不相同。比如 FT-like 亚基因家族可促进开花,TFL1-like 亚基因家族抑制开花,MFT-like 亚基因家族促进种子萌发^[10]。该研究对金花茶 PEBP 基因家族在开花过程中花瓣组织的表达情况进行了研究,结果发现该家族成员存在特异性表达模式,主要可以划分为 3 种类型。PEBP-like 亚家族基因 CnPEBP 4 在金花茶开花过程中表达量不断增高,根据其表达量推断该基因可能对金花茶花瓣形态建成具有一定的调控作用;MFT-like 亚家族基因 CnPEBP 3 与 FT-like 亚家族基因 CnPEBP 7 的表达模式相近,它们在金花茶开花的某个阶段表达量有所提高;而其余的 PEBP 基因表达量较低或不表达,例如金花茶 TFL1-like 亚家族的基因 CnPEBP 2 和 CnPEBP 5。TFL1 基因具有抑制开花的功能,其 mRNA 水平随着营养生长向生殖生长的过渡会下降,例如,苹果 (*Malus × domestica*)^[31]、日本杏 (*Prunus armeniaca*)^[32]、枇杷 (*Eriobotrya japonica*)^[32] 等蔷薇科植物 TFL1 基因的表达量会随着花芽分化而显著降低,在该研究中金花茶 TFL1-like 亚家族也具有类似的情况,基

因的低表达量对开花过程难以发挥抑制作用,从而保证金花茶能够正常开放。*MFT* 或 *FT* 同源基因在龙眼^[33]、麻风树 (*Jatropha curcas*)^[34] 等植物繁殖器官中中度表达的情况较为常见,类似的同源基因可能具有维持繁殖器官发育的作用^[34-35],因此推断在金花茶开花某个阶段中度表达的 *MFT-like* 亚家族基因 *CnPEBP 3*、*FT-like* 亚家族基因 *CnPEBP 7* 可能也具有维持繁殖器官发育的功能,但具体的生物学功能仍需研究。该研究获取了金花茶 *PEBP* 基因家族成员的序列和部分功能信息,为进一步了解金花茶 *PEBP* 基因家族成员的组成及其开花调控机理打下基础。

参考文献

- [1] 黄昌艳,周主贵,王晓国,等. 金花茶种子萌发与快速繁殖技术研究[J]. 南方农业学报,2016,47(5):611-616.
- [2] 孔桂菊,袁胜涛,孙立. 金花茶药理作用研究进展[J]. 时珍国医国药,2016,27(6):1459-1461.
- [3] DAI L, LI J L, LIANG X Q, et al. Flowers of *Camellia nitidissima* cause growth inhibition, cell-cycle dysregulation and apoptosis in a human esophageal squamous cell carcinoma cell line[J]. Molecular medicine reports, 2016, 14(2):1117-1122.
- [4] WANG W X, LIU H Y, WANG Z N, et al. Phytochemicals from *Camellia nitidissima* Chi inhibited the formation of advanced glycation end-products by scavenging methylglyoxal[J]. Food chemistry, 2016, 205(3):204-211.
- [5] HE D Y, LI X Y, SAI X, et al. *Camellia nitidissima* C. W. Chi: A review of botany, chemistry, and pharmacology[J]. Phytochemistry reviews, 2018, 17(2):327-349.
- [6] 曹芬,樊兰兰. 金花茶研究进展[J]. 中国药业,2013,22(4):95-96.
- [7] 廖美兰,王华新,周修任,等. 广西二十种金花茶观赏价值综合评价[J]. 北方园艺,2015(9):67-70.
- [8] KARLGRÉN A, GYLLENSTRAND N, KÄLLMAN T, et al. Evolution of the *PEBP* gene family in plants: Functional diversification in seed plant evolution[J]. Plant physiology, 2011, 156(4):1967-1977.
- [9] DANILEVSKAYA O N, MENG X, HOU Z L, et al. A genomic and expression compendium of the expanded *PEBP* gene family from maize[J]. Plant physiology, 2008, 146(1):250-264.
- [10] 杜丽,李勇鹏,姚瑶. 成花基因 *FT/TFL1* 基因家族及其对植物成花转变遗传改良的研究进展[J]. 江苏农业科学,2014,42(7):9-12.
- [11] 孙洪波,贾贞,韩天富. *PEBP* 家族基因在植物发育调控中的作用[J]. 植物生理学通讯,2009,45(8):739-747.
- [12] LIU Y Y, YANG K Z, WEI X X, et al. Revisiting the phosphatidylethanolamine-binding protein (*PEBP*) gene family reveals cryptic *FLOWERING LOCUS T* gene homologs in gymnosperms and sheds new light on functional evolution[J]. New phytologist, 2016, 212(3):730-744.
- [13] VARKONYI-GASIC E, MOSS S M A, VOOGD C, et al. Homologs of *FT*, *CEN* and *FD* respond to developmental and environmental signals affecting growth and flowering in the perennial vine kiwifruit[J]. The new phytologist, 2013, 198(3):732-746.
- [14] 张礼凤,徐冉,张彦威,等. 大豆 *PEBP* 基因家族的初步分析[J]. 植物遗传资源学报,2015,16(1):151-157.
- [15] MOHAMED R, WANG C T, MA C, et al. *Populus CEN/TFL1* regulates first onset of flowering, axillary meristem identity and dormancy release in *Populus*[J]. The plant journal, 2010, 62(4):674-688.
- [16] CARMONA M J, CALONJE M, MARTINEZ-ZAPATER J M. The *FT/*

TFL1 gene family in grapevine[J]. Plant molecular biology, 2007, 63(5):637-650.

- [17] TAMAKI S, MATSUO S, WONG H L, et al. Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice[J]. Science, 2007, 316(5827):1033-1036.
- [18] KOJIMA S, TAKAHASHI Y, KOBAYASHI Y, et al. Hd3a, a rice ortholog of the *Arabidopsis FT* gene, promotes transition to flowering downstream of *Hd1* under short-day conditions[J]. Plant and cell physiology, 2002, 43(10):1096-1105.
- [19] 刘莹,郝心愿,郑梦霞,等. 茶树成花机理研究进展[J]. 茶叶科学, 2019, 39(1):1-10.
- [20] ZHOU X W, LI J Y, ZHU Y L, et al. *De novo* assembly of the *Camellia nitidissima* transcriptome reveals key genes of flower pigment biosynthesis[J]. Frontiers in plant science, 2017, 8:1-15.
- [21] LI X L, FAN Z Q, GUO H B, et al. Comparative genomics analysis reveals gene family expansion and changes of expression patterns associated with natural adaptations of flowering time and secondary metabolism in yellow *Camellia*[J]. Functional & integrative genomics, 2018, 18(6):659-671.
- [22] MARCHLER-BAUER A, BO Y, HAN L Y, et al. CDD/SPARCLE: Functional classification of proteins via subfamily domain architectures[J]. Nucleic acids research, 2017, 45(D1):D200-D203.
- [23] WILKINS M R, GASTEIGER E, BAIROCH A, et al. Protein identification and analysis tools in the ExPASy server[J]. Methods in molecular biology, 1999, 112:531-552.
- [24] BAILEY T L, BODEN M, BUSKE F A, et al. MEME SUITE: Tools for motif discovery and searching[J]. Nucleic acids research, 2009, 37:W202-W208.
- [25] KUMAR S, STECHER G, LI M, et al. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms[J]. Molecular biology and evolution, 2018, 35(6):1547-1549.
- [26] 焦义然,陈文焯,杨帆,等. 小麦 *FT* 基因编码蛋白结构及功能的生物信息学分析[J]. 江西农业学报,2018,30(10):1-6.
- [27] 刘新宇,刘杨,葛海燕,等. 茄子开花相关基因 *SmFT* 的克隆和表达分析[J]. 分子植物育种,2015,13(6):1297-1301.
- [28] ABE M, KOBAYASHI Y, YAMAMOTO S, et al. *FD*, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator *FT* at the shoot apex[J]. Science, 2005, 309(5737):1052-1056.
- [29] 林知宝,樊正炎,董妙霞,等. 龙眼 *TFL1* 基因的克隆与表达[J]. 福建农林大学学报(自然科学版),2016,45(3):269-276.
- [30] ZHANG X H, WANG C C, PANG C Y, et al. Characterization and functional analysis of *PEBP* family genes in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. PLoS One, 2016, 11(8):1-20.
- [31] MIMIDA N, KOTODA N, UEDA T, et al. Four *TFL1/CEN*-like genes on distinct linkage groups show different expression patterns to regulate vegetative and reproductive development in apple (*Malus domestica* Borkh.) [J]. Plant and cell physiology, 2009, 50(2):394-412.
- [32] 高用顺,汪以,朱云美,等. *TFL1* 调控蔷薇科植物开花时间的分子机制[J]. 果树学报,2016,33(8):1007-1013.
- [33] CHEN Y K, XU X P, CHEN X H, et al. Seed-specific gene *MOTHER* of *FT* and *TFL1* (*MFT*) involved in embryogenesis, hormones and stress responses in *Dimocarpus longan* Lour. [J]. International journal of molecular sciences, 2018, 19(8):1-21.
- [34] LI C Q, LUO L, FU Q T, et al. Identification and characterization of the *FT/TFL1* gene family in the biofuel plant *Jatropha curcas*[J]. Plant molecular biology reporter, 2015, 33(2):326-333.
- [35] SMART M, RODEN L C. Initiation of flowering in *Protea compacta* × *Protea neriifolia* hybrid 'Carnival' coincides with expression of the *FLOWERING LOCUS T* homologue[J]. Plant molecular biology reporter, 2014, 32(2):372-381.

(上接第97页)

- [8] 梁陈冲,于会民,王月超,等. 甘薯渣的饲用价值及应用[J]. 饲料与畜牧,2012(12):34-36.
- [9] 马金生,吕传会,张霞,等. 黄粉虫繁殖生物学研究[J]. 山东教育学院学报,2001,16(5):81-83.
- [10] 柴培春,张润杰. 饲养密度对黄粉虫幼虫生长发育的影响[J]. 昆虫知

识,2001,38(6):452-455.

- [11] 杨文乐,徐敬明. 不同饲料配方对黄粉虫幼虫生长发育的影响研究[J]. 黑龙江畜牧兽医,2013(21):92-94.
- [12] XU S C, XI Z J, SHEN X J, et al. Feed production for *Tenebrio molitor* L. by fermentation of corn stalks[J]. Animal husbandry and feed science, 2013, 5(21):244-248.