

马李广, 张贺龙, 庞小可, 等. 白菜 bZIP 转录因子基因家族应答春化反应关键基因表达分析[J]. 江苏农业学报, 2022, 38(3): 765-774.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2022.03.023

白菜 bZIP 转录因子基因家族应答春化反应关键基因表达分析

马李广¹, 张贺龙¹, 庞小可¹, 王浩¹, 李广^{1,2}, 汪承刚^{1,2,3}, 袁凌云^{1,2}, 侯金锋^{1,2}, 唐小燕^{1,2}, 陈国户^{1,2,3}

(1.安徽农业大学园艺学院, 安徽省园艺作物育种工程实验室, 安徽 合肥 230036; 2.安徽省皖江蔬菜产业研究院, 安徽 马鞍山 238200; 3.安徽农业大学皖西南综合试验站, 安徽 怀宁 246100)

摘要: 为研究白菜(*Brassica rapa*)碱性亮氨酸拉链(Basic leucine zipper, bZIP)转录因子家族基因(*BrbZIP*)的相关功能, 通过生物信息学分析技术, 鉴定全基因组的 *BrbZIP* 基因家族成员, 并对其染色体分布、进化关系、表达模式及其应答春化反应等进行了分析。白菜 bZIP 转录因子基因家族共有 118 个成员, 在染色体上不均等分布。白菜组织转录组分析结果显示, 大部分 *BrbZIP* 基因在根、茎、叶、花及荚中均有较高的表达丰度, 且具有组织表达特异性; 春化反应转录组、荧光定量 PCR 及相关基因互作网络分析结果表明, 白菜 bZIP 基因家族中应答春化反应相关基因上调与下调表达基因数量差异不大, 相互之间存在复杂的互作网络, 其中 4 个成员(*Bra039631*、*Bra020620*、*Bra004550* 与 *Bra020471*)是应答春化反应的中心节点。

关键词: 白菜; bZIP 转录因子; 基因家族; 春化反应; 生物信息学分析

中图分类号: S634.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2022)03-0765-10

Genome-wide identification of bZIP transcription factor gene family in *Brassica rapa* and its association with vernalization

MA Li-guang¹, ZHANG He-long¹, PANG Xiao-ke¹, WANG Hao¹, LI Guang^{1,2}, WANG Cheng-gang^{1,2,3}, YUAN Ling-yun^{1,2}, HOU Jin-feng^{1,2}, TANG Xiao-yan^{1,2}, CHEN Guo-hu^{1,2,3}

(1. Anhui Provincial Engineering Laboratory of Horticultural Crop Breeding, School of Horticulture, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China; 2. Wanjiang Vegetable Industrial Technology Institute, Maanshan 238200, China; 3. Anhui Southwest Comprehensive Experimental Station of Anhui Agricultural University, Huaining 246100, China)

Abstract: In order to explore the function of basic leucine zipper (bZIP) transcription factor in *Brassica rapa* and its association with vernalization, bioinformation methods were used to identify the *B. rapa* bZIP gene family members. The chromosome location, evolutionary relationship, expression pattern and vernalization response were analyzed through a variety of biological

information softwares. The results revealed that 118 *BrbZIP* transcription factors were unevenly distributed on the chromosomes of *B. rapa*. Transcriptome analysis showed that most of the *BrbZIP* genes had high expression levels in roots, stems, leaves, flowers and pods, and had tissue expression specificity. The results of transcriptome, fluorescence quantitative PCR and interaction network analysis suggested that there was no significant difference in the number of up-regulated and down-regulated genes responding to vernalization

收稿日期: 2021-09-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(31801853); 国家大学生创新创业基金项目(202110364080); 安徽省大学生创新创业基金项目(S202010364238、S202010364239); 安徽省博士后基金项目(2019B320)

作者简介: 马李广(2000-), 男, 广东河源人, 学士, 研究方向为蔬菜种质资源与遗传育种。(E-mail) 1554727563@qq.com。
张贺龙为共同第一作者。

通讯作者: 陈国户, (E-mail) cgh@ahau.edu.cn

in bZIP gene family of *B. rapa*, and the interaction network was complex. Four *BrbZIP* genes were the central nodes in response to vernalization.

Key words: *Brassica rapa*; bZIP transcription factor; gene family; vernalization; bioinformatics analysis

转录因子(Transcription factors, TFs),是一类通过与下游基因启动子顺式元件特异性结合或与其他蛋白质互作来调控基因表达的一类蛋白质。在只存在于真核生物中的转录因子家族中,碱性亮氨酸拉链(Basic leucine zipper, bZIP)家族是转录因子中成员数量最多、最保守的家族之一,在植物生长发育和应答胁迫反应等生物过程中起着重要的调控作用^[1]。

bZIP 蛋白最显著的特征是含有一个保守的 60~80 个氨基酸组成的 bZIP 结构域($N \times 7-R/K \times 9-L \times 6-L$),包括 1 个碱性氨基酸区域和 1 个相邻的亮氨酸拉链区;碱性氨基酸区域位于 C 端,由 16~20 个氨基酸残基组成 $N \times 7-R/K$ 基序,负责与 DNA 启动子区域内特定序列结合;亮氨酸(Leu)拉链区位于 N 端,由亮氨酸或异亮氨酸(Ile)、缬氨酸(Val)组成的七肽重复序列($\times 9-L \times 6-L \times 6-L$),主要作用为 bZIP 蛋白特定识别和形成同源二聚体^[2]。植物 bZIP 蛋白优先与含有 ACGT 核心元件的 DNA 序列结合,特别是 G-box(CACGTG)、C-box(GACGTC)以及 A-box(TACGTA)等元件^[3]。

目前 bZIP 转录因子基因家族已在多个植物基因组中被鉴定出来,如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)^[4]、油菜(*B.napus*)^[5]、麻疯树(*Jatropha curcas*)^[6]、藜麦(*Chenopodium quinoa*)^[7]、杨树(*Populus tremula*)^[8]、猕猴桃(*Actinidia chinensis*)^[9]等。大量研究结果表明,bZIP 转录因子在植物光信号、花的诱导与发育、种子成熟与萌发、非生物和生物胁迫等多个关键生物学过程中起着重要的作用。例如,在拟南芥中,bZIP11 基因可影响根系发育^[10],HY5 基因参与调控根和下胚轴的发育^[11];而 bZIP1 基因与花药发育过程中的水分运动密切相关,其过量表达不利于花粉发育^[12]。小麦(*Triticum aestivum*)bZIP 转录因子 TaGBF 基因调控 CO 及 FT 等基因的表达,影响植物开花^[13]。大豆(*Glycine max*)植株中 FDL19 蛋白与 FT2a、FT5a 相互作用,可影响大豆的开花时间^[14-15]。风疹卷尾草(*Capsella rubella*)TGA4 基因的过表达,可延迟拟南芥开花时间^[16]。编码 bZIP 转录因子的 HY5 基因,在植物幼苗光形态建成期间,对激活光反应基因起着重要的作用^[17]。水稻(*Oryza sativa*)应激激活蛋白激酶 SAPK100 磷酸化 OsbZIP77,导致开花时间提前^[18];OsFD4 基因通

过作用于茎尖分生组织中成花整合因子复合物的形成,促进水稻开花^[19]。因此,bZIP 转录因子在植物开花过程中具有重要的作用。

目前,bZIP 转录因子在植物开花过程中的功能研究,已有一些进展。然而迄今为止,未有白菜 bZIP 转录因子参与春化反应的研究报道。本研究拟对白菜(*B. rapa*)bZIP 基因家族进行系统研究,包括基因家族成员鉴定、蛋白质氨基酸序列分析和系统发育关系、基因的染色体分布、基因组串联复制和片段复制、基因共线性分析等,此外,基于转录组数据及荧光定量 PCR 分析,探讨白菜 bZIP 基因在不同组织中的表达模式及应答春化反应相关基因的表达,为进一步解析白菜 bZIP 基因在春化过程中的功能奠定基础。

1 材料与方法

1.1 数据来源

从白菜基因组数据库(BRAD; <http://brassicadb.cn/>)下载白菜全基因组数据(V1.5)及其注释文件,从 NCBI Sequence Read Archive(SRA)数据库下载白菜不同组织(根、茎、叶、花、荚等)^[20]及春化反应(JWW 材料春化 0 d、25 d、35 d;XBJ 材料春化 0 d、10 d、25 d)^[21]RNA-Seq 原始数据。RNA-Seq 原始数据经过质量控制过滤后,比对至白菜基因组(V1.5)序列,再利用 FeatureCounts 进行有参转录组定量。基因表达丰度采用 FPKM 值进行计算,差异表达基因采用 DESeq 软件包进行计算^[22-23]。

1.2 白菜 bZIP 基因家族成员的鉴定

从白菜基因组数据库(BRAD)下载 bZIP 基因家族候选成员 ID,利用 TBtools 软件^[24]提取白菜 bZIP 基因家族候选基因序列、蛋白质氨基酸序列等信息。使用 Pfam(<http://pfam.xfam.org/>)、SwissProt(<https://www.expasy.org/resources/uniprotkb-swiss-prot>)、SMART(<http://smart.embl-heidelberg.de/>)和 InterProScan(<https://www.ebi.ac.uk/interpro/about/interproscan/>)等数据库鉴定所有候选蛋白质氨基酸序列。对确定 BrbZIP 成员的蛋白质氨基酸序列,利用 MEGA 7.0 软件采用邻接法以及泊松校正与成对删除法,构建系统进化树^[25]。

1.3 白菜 bZIP 家族理化性质及 bZIP 基因组信息分析

采用 ExPasy 工具(https://web.expasy.org/compute_pi/),分析白菜 bZIP 家族的相对分子质量、等电点和长度等理化性质。提取白菜 bZIP 基因家族注释信息,并定位到染色体上,利用 TBtools 工具进行可视化,获得 *BrbZIP* 基因家族成员染色体定位图谱。将白菜 bZIP 基因家族编码的蛋白质氨基酸序列进行 all-BLASTP-all 分析($top < 5, E < 1e^{-5}$)。采用 TBtools 软件中 MCSanX 工具提取共线性基因对,再利用 Circos 工具进行可视化。

1.4 白菜 bZIP 基因家族组织表达分析及其应答春化反应分析

利用白菜不同组织转录组数据^[20],分析 *BrbZIP* 基因家族的组织表达特征。利用白菜春化反应材料转录组数据^[21],分析白菜 bZIP 基因家族应答春化反应。利用 STRING 数据库(<https://string-db.org/>)分析白菜应答春化相关 bZIP 基因互作网络关系。对 *BrbZIP* 基因家族中应答春化反应关键基因,利用荧光定量 PCR 技术分析其在 JWW 不同春化时间材料中的相对表达量^[21]。

2 结果与分析

2.1 白菜 bZIP 基因家族鉴定及其编码的蛋白质理化特性分析

经筛选鉴定,在白菜基因组中共获得 118 个 bZIP 基因家族成员。理化性质分析发现,白菜 bZIP 基因家族开放阅读框(ORF)长度为 273~1 893 bp,编码 90~630 个氨基酸(AA),预测相对分子质量大小在 1.062×10^4 至 6.874×10^4 之间,等电点(pI)范围为 4.80~10.11。对白菜 bZIP 蛋白的等电点与相对分子质量之间进行比较分析,发现酸性与碱性 *BrbZIP* 蛋白数量相差不大,且相对分子质量分布较规律。对白菜 bZIP 蛋白进行亚细胞定位预测分析,结果显示绝大部分白菜 bZIP 蛋白家族成员定位于细胞核内,只有 6 个成员定位于细胞膜、线粒体或叶绿体中,表明白菜 bZIP 蛋白家族的功能主要发生在细胞核中。

2.2 白菜 bZIP 基因家族染色体定位分析

利用白菜基因组注释信息,将白菜 bZIP 基因家族定位于染色体上。结果如图 1 所示,118 个白菜 bZIP 家族基因不均等分布在 10 条染色体上,各染

色体上的基因数量与染色体大小无关。其中,染色体 A09 上的 *BrbZIP* 基因家族数量最多(23 个),染色体 A10 上的 *BrbZIP* 基因家族数量最少(7 个)。此外,白菜 bZIP 家族基因在 A04(Bra016959 与 Bra016953)、A09(Bra007274 与 Bra007276)染色体上各有 1 对基因串联重复,表明白菜 bZIP 家族基因在进化过程中发生了少量的串联重复现象。

2.3 白菜与拟南芥 bZIP 基因家族系统发育分析

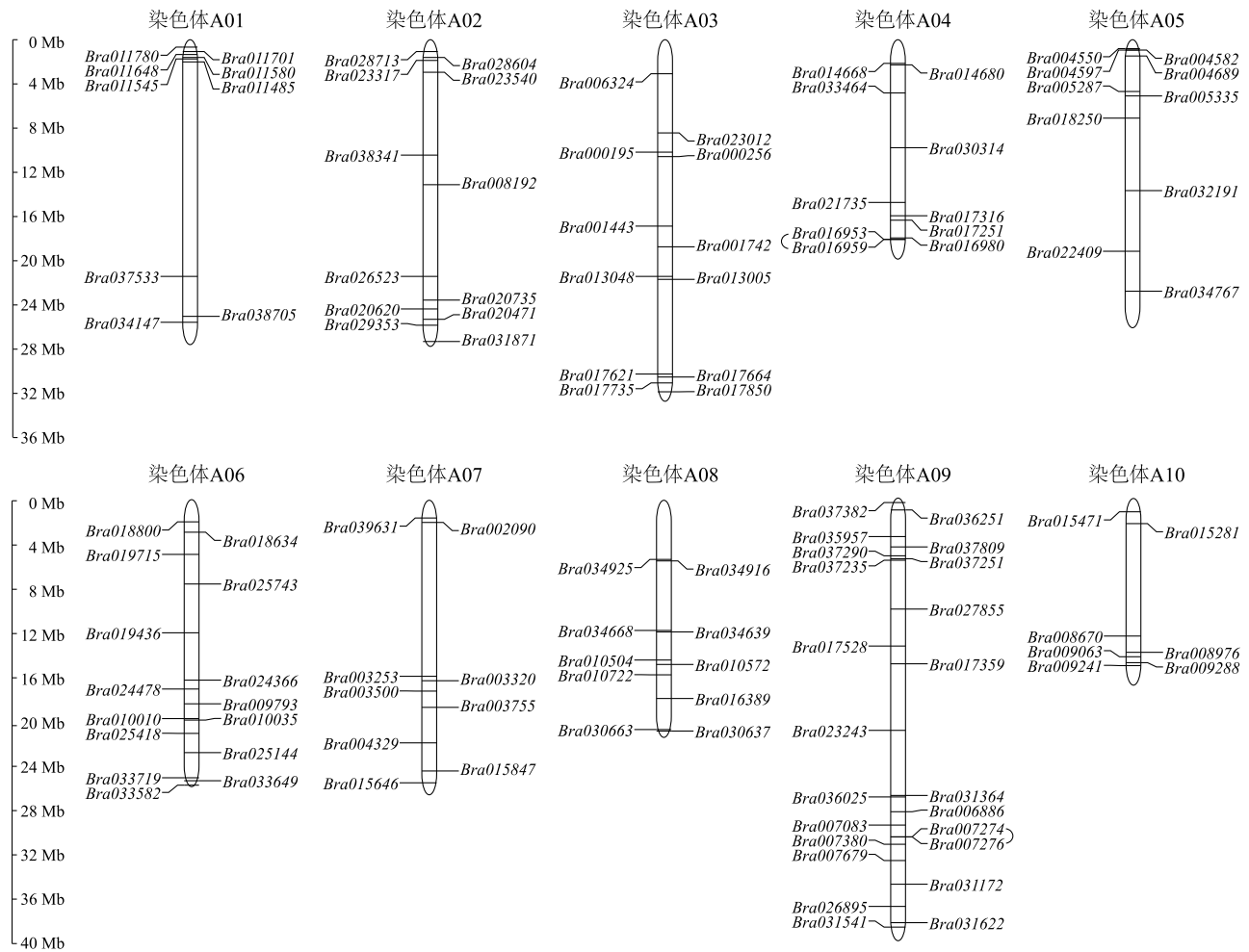
为了确定白菜 bZIP 基因家族成员的进化关系,通过 MEGA-X 软件中 MUSCLE 工具将 118 个白菜 bZIP 基因与 73 个拟南芥 bZIP 基因进行序列分析比对,运用邻接法构建了系统发育树(图 2)。白菜与拟南芥 bZIP 基因家族分成了 5 个大簇(Group A~Group E)、11 个小簇。其中,Group E 的 bZIP 基因数量最多,包括 21 个 *AtbZIP* 基因和 41 个 *BrbZIP* 基因;Group C 的数量最少,仅有 16 个,包括 7 个 *AtbZIP* 基因和 9 个 *BrbZIP* 基因。系统发育树分析结果表明,各簇中白菜和拟南芥 bZIP 基因具有较高的同源性。

2.4 白菜 bZIP 家族基因共线性分析

为了分析白菜 bZIP 家族基因的扩张模式,对其基因复制事件进行了分析。如图 3 所示,118 个白菜 bZIP 家族基因成员之间,有 110 对存在共线性基因对,其中存在着单个基因与多个基因对应的情况,表明白菜 bZIP 家族在发育进化过程中发生了大量的基因复制现象,是白菜 bZIP 基因多样性的主要驱动力。

2.5 白菜 bZIP 家族基因表达模式及响应春化反应分析

为了研究白菜 bZIP 基因在不同组织中的表达模式,利用白菜组织转录组数据分析了 *BrbZIP* 基因在根、茎、叶、花、莢等组织中的表达情况。结果如图 4A 所示,大部分白菜 bZIP 基因在各组织中均有表达,表明这些 bZIP 基因在白菜整个生长发育阶段均有重要的作用。对 FPKM 值大于 500 的 *BrbZIP* 基因进行了维恩分析,发现各组织共有 *BrbZIP* 基因仅 13 个(图 4B)。此外,少数 *BrbZIP* 基因具有较强的组织表达特异性,如 *Bra037809*、*Bra018634*、*Bra031871*、*Bra023540*、*Bra031622* 等主要在根系中表达,*Bra010504*、*Bra004329* 等主要在茎中表达,*Bra025144* 主要在花中表达,而 *Bra009288*、*Bra035957* 等在莢中表现出较高的转录丰度,表明 *BrbZIP* 基因的表达具有组织特异性(图 4)。

图 1 白菜 *bZIP* 基因家族染色体定位Fig.1 Chromosomal localization of *BrbZIP* family genes

我们还利用白菜春化反应转录组数据分析了应答春化的相关 *BrbZIP* 基因,结果如图 5 所示,在白菜 JWW 材料与 XBJ 材料春化转录组数据中,共筛选出 42 个差异表达 *BrbZIP* 基因 (DEGs) (图 5A),这些 DEGs 中,JWW 材料与 XBJ 材料共有 18 个 (图 5B),其中 8 个 DEGs 上调表达,10 个 DEGs 下调表达 (图 5C)。对白菜 JWW 材料与 XBJ 材料中春化相关 *BrbZIP* 基因分别进行表达趋势分析发现,共有 5 个显著富集趋势 ($P < 0.05$)。在 JWW 材料中,18 个 *BrbZIP* 基因随春化时间延长,转录丰度逐渐增大,其中 12 个 *BrbZIP* 基因在春化 25 d 时表达量最大 (Profile 6)、6 个 *BrbZIP* 基因在春化 35 d 时表达量最大 (Profile 7);10 个 *BrbZIP* 基因随春化时间延长转录丰度逐渐降低 (Profile 1)。在 XBJ 材料中,16 个 *BrbZIP* 基因随春化时间延长,转录丰度逐渐增大,在春化 10 d 时表达量最大 (Profile 6);7 个

BrbZIP 基因随春化时间延长转录丰度逐渐降低 (Profile 0)。在 JWW 材料与 XBJ 材料共有模块 6 (Profile 6) 中,共有 9 个 *BrbZIP* 基因 (图 6),表明这些 *BrbZIP* 基因在白菜春化反应中具有重要的作用。

2.6 白菜 *bZIP* 家族应答春化相关基因互作网络分析

为了进一步研究白菜春化应答 *BrbZIP* 基因的相互作用,利用 STRING 数据库对 JWW 材料与 XBJ 材料中共有 18 个应答春化 *BrbZIP* 基因进行互作网络分析 (图 7)。结果显示 18 个 *BrbZIP* 基因中有 11 个与其他基因有相互作用关系,且互作网络表现出复杂的相关性,其中 *Bra039631* (*AtbZIP2*)、*Bra020620* (*AtbZIP63*)、*Bra004550* (*AtbZIP55*)、*Bra020471* (*AtbZIP9*) 基因在互作网络中是应答春化反应的中心节点,表明其在应答春化反应调控网络中具有重要的作用。

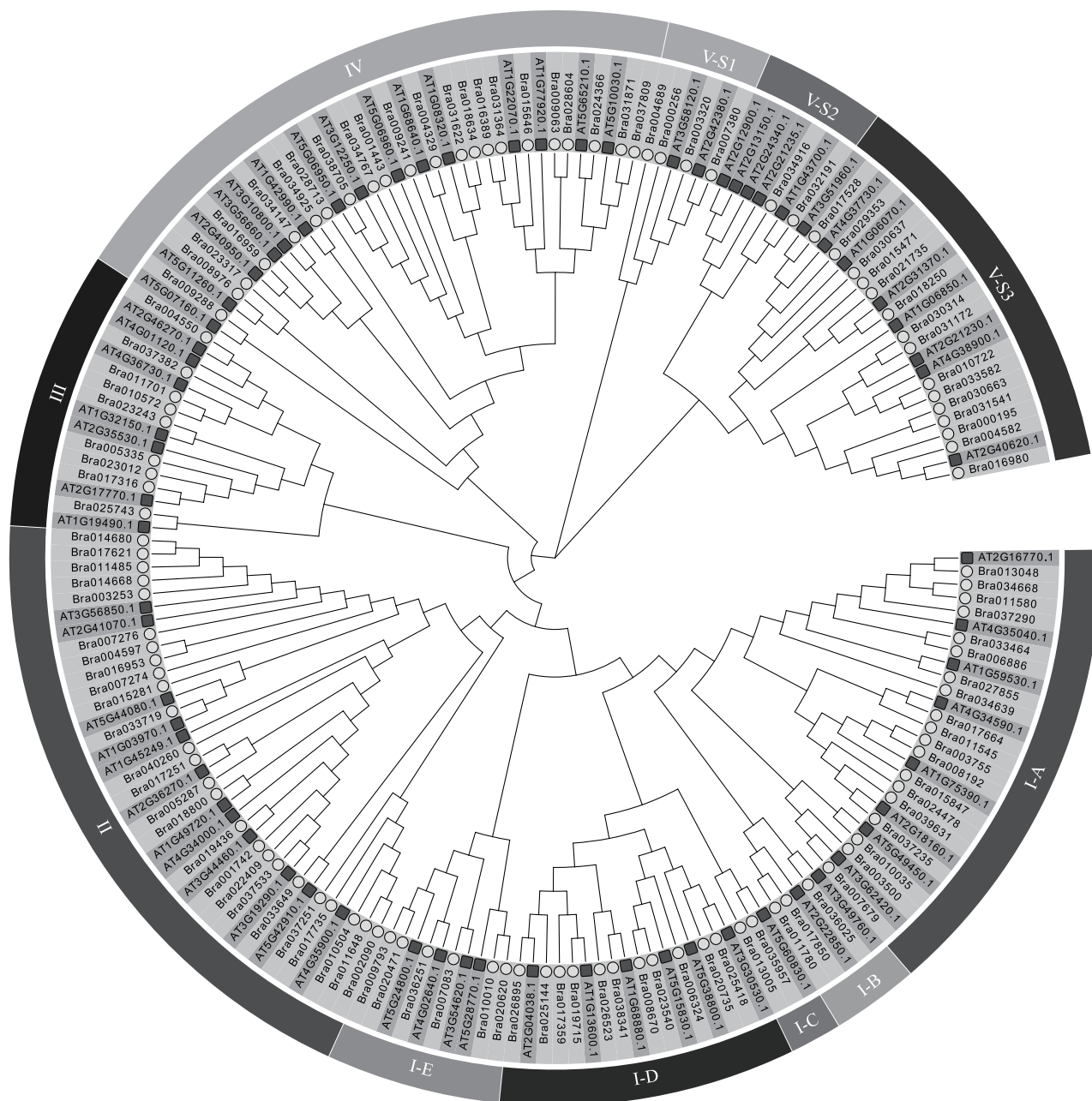
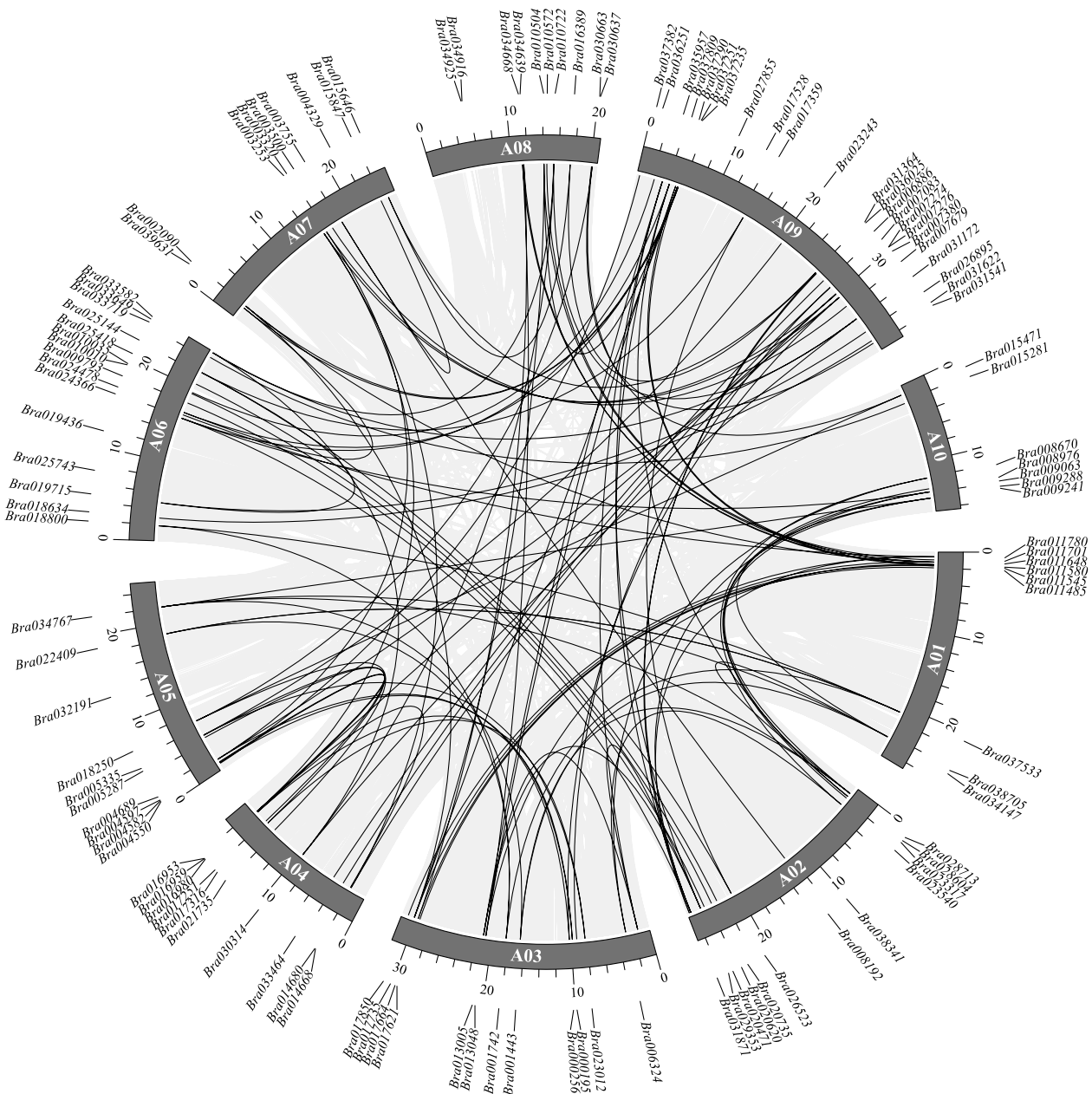


Fig.2 Phylogenetic tree of *bZIP* gene family in *Brassica rapa* and *Arabidopsis thaliana*

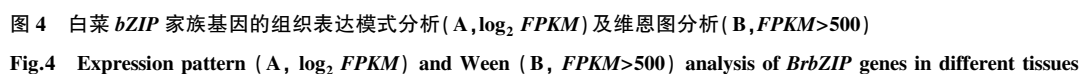
化前。以上结果表明,上述 *BrbZIP* 基因为白菜春化应答基因,在白菜春化过程中具有重要的作用。

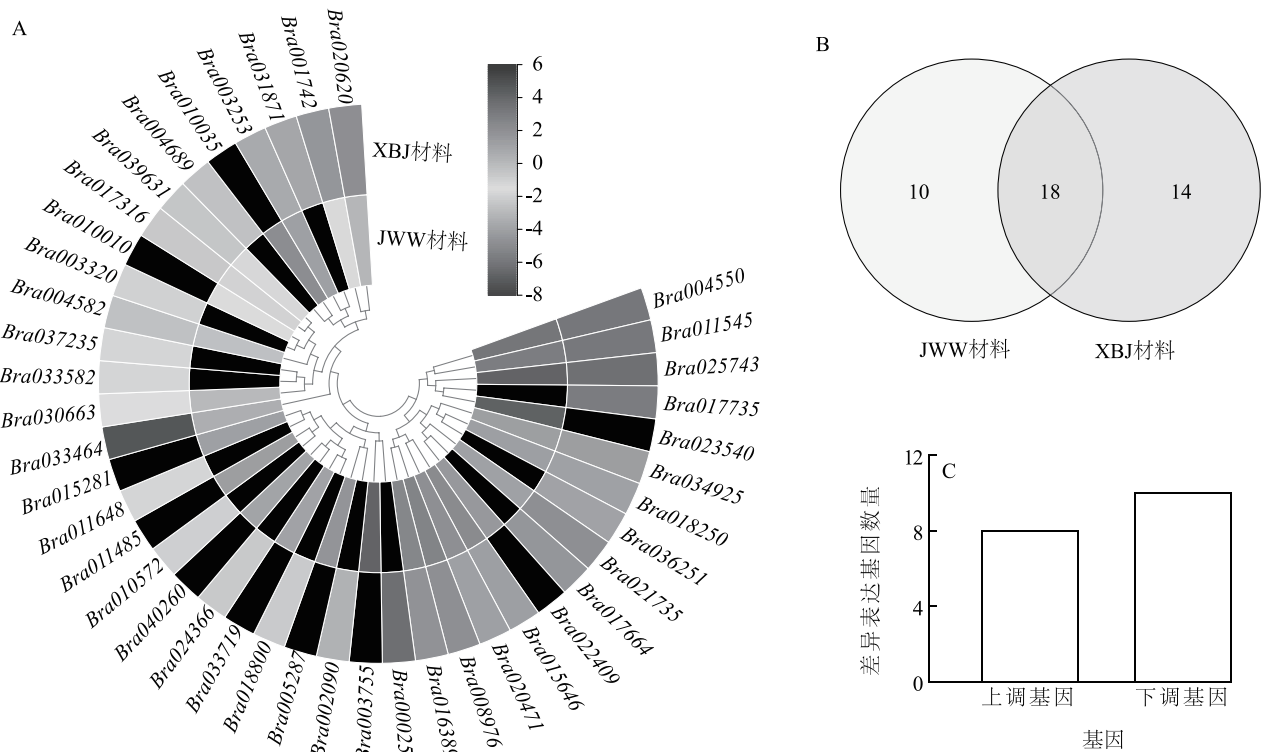
bZIP 转录因子基因家族是植物中数量比较多的基因家族,不同植物家族成员数量不等,但在进化上比较保守^[3]。本研究经过严格筛选鉴定,从白菜

图3 白菜 *bZIP* 家族基因复制事件Fig.3 Replication events *bZIP* family genes in *B. rapa*

基因组中获得 118 个 *bZIP* 基因,数量是拟南芥 *bZIP* 成员的 1.6 倍,与白菜 *PRX* 家族基因数量比值类似^[23],表明 *BrbZIP* 家族基因成员在白菜基因组倍化过程中,同样发生了基因丢失事件。通过系统发育树分析将已鉴定的白菜与拟南芥 *bZIP* 基因成员分为 5 大簇 11 个小簇,与拟南芥根据结构分组的结果类似^[4],表明白菜与拟南芥的 *bZIP* 基因在进化上是保守的。

在物种进化过程中,基因家族通常经历串联复制或大规模的片段复制,以维持家族较大规模^[8, 26]。白菜经历过 2 次全基因组复制,及 1 次全基因组三倍化事件^[27]。然而,白菜 118 个 *bZIP* 基因只有 2 对串联重复,数量显著少于油菜 (247 个成员,15 个基因复制对)^[5],但白菜基因组内共线性基因对高达 110 组,表明基因复制事件在芸薹属作物进化中的复杂性,以及在 *bZIP* 基因家族扩展中的重





A: 白菜 *bZIP* 基因应答春化反应 DEGs 表达分析; B: 白菜 *bZIP* 基因应答春化反应 DEGs 韦恩图分析; C: 白菜春化相关 *bZIP* 基因上调与下调差异表达基因数量。

图5 白菜 *bZIP* 家族基因应答春化反应分析

Fig.5 Analysis of *BrbZIP* genes responding to vernalization

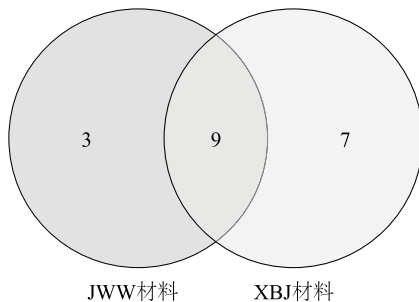
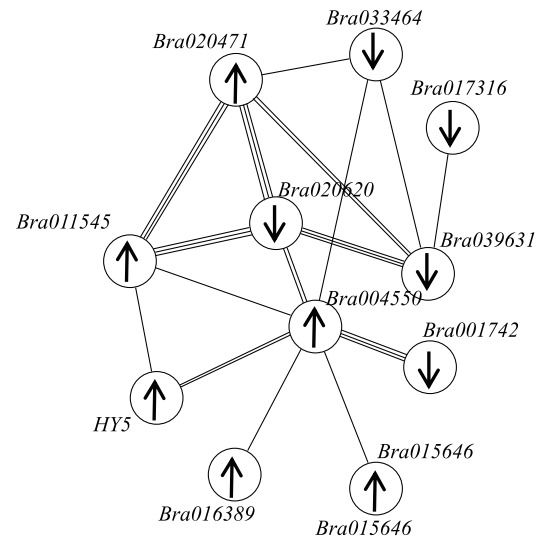


图6 白菜 *bZIP* 基因应答春化反应 DEGs 表达趋势 Profile 6 韦恩图分析

Fig.6 Ween analysis on profile 6 of DEGs expression trends of *bZIP* genes responding to vernalization in *Brassica rapa*

要性^[5, 28]。此外,通过组织表达模式分析也发现,一些重复的 *BrbZIP* 的转录水平也相似,这可能与它们高度相似的结构和顺式调控元件有关。

对于多基因家族来说,基因表达分析常常为功能预测提供有用的线索。本研究利用白菜组织转录组数据^[20]分析了 *BrbZIP* 在各组织中的表达模式。结果表明,大部分 *BrbZIP* 在白菜根、茎、叶、花、荚中



向上箭头表示上调表达,向下箭头表示下调表达。

图7 白菜 *bZIP* 家族春化相关基因互作网络

Fig.7 The interaction network of vernalization-related *BrbZIP* genes in Chinese cabbage

均有较高的表达丰度,且在根组织中高表达丰度基因数量最多,这可能与根部应答逆境相关^[1];在各

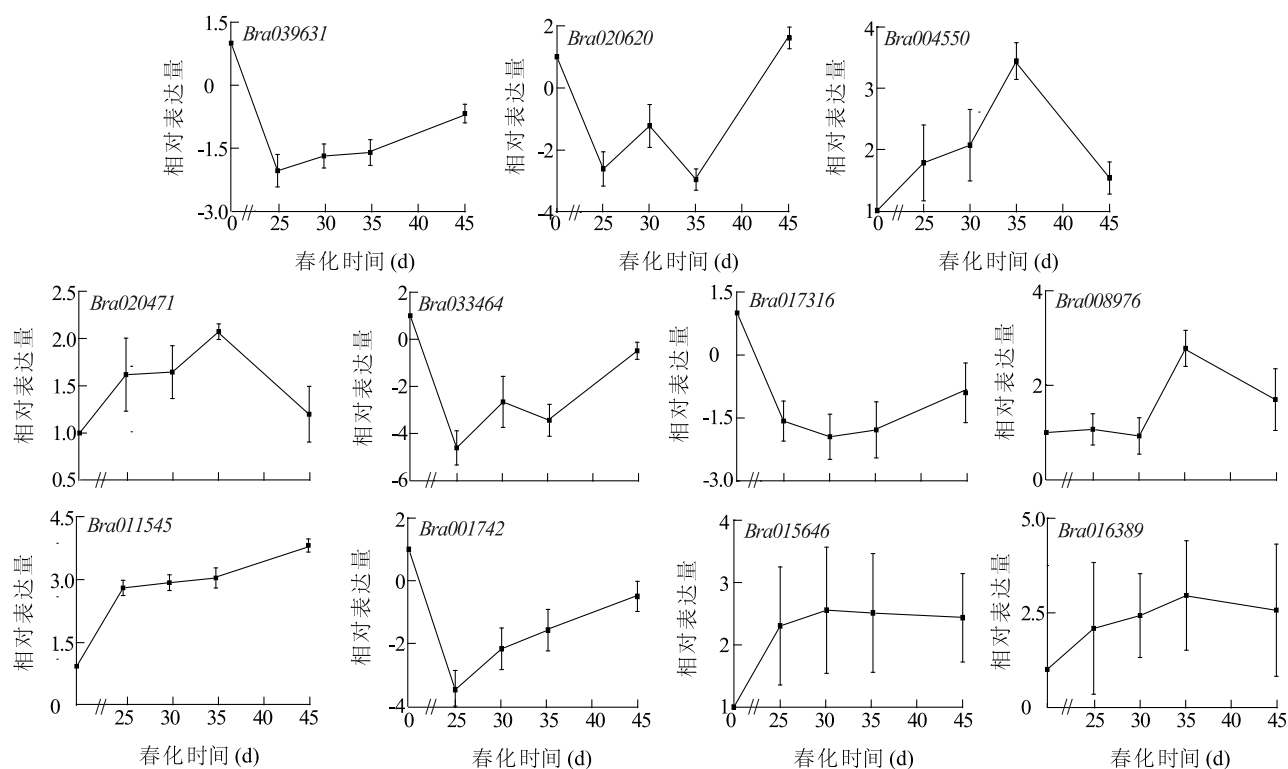


图8 白菜 bZIP 家族应答春化反应关键基因相对表达量

Fig.8 Relative expression of the key *BrbZIP* genes related to vernalization

组织高表达丰度($FPKM>500$)的 *BrbZIP* 基因中,各组织仅共有 13 个 *BrbZIP* 基因,说明大部分 *BrbZIP* 基因具有组织表达特异性,且这些组成型表达 *BrbZIP* 基因在白菜生长发育过程中具有重要的作用^[8]。

由于目前对 *bZIP* 基因应答春化反应的调控作用知之甚少,我们探讨了 *bZIP* 基因在白菜幼苗春化反应中的表达模式。比较春化前后样本的表达数据^[21],结果显示白菜 *bZIP* 家族基因中应答春化反应表达有上调也有下调,结果与大麦(*Hordeum vulgare*)中类似^[29]。在白菜两个材料中应答春化反应 *bZIP* 基因有 42 个,共有差异表达基因 18 个,其中上调基因 8 个,下调基因 10 个,表明这些基因与春化反应密切相关。为了了解它们的功能,对白菜 18 个春化应答关键 *bZIP* 基因进行了基因互作网络分析及荧光定量 PCR 分析,发现这些基因表现出较复杂的互作关系,其中下调表达基因 *Bra039631* 与 *Bra020620*,及上调表达基因 *Bra004550* 与 *Bra020471* 作为互作网络的中心节点,在白菜应答春化过程中发挥着重要作用。

参考文献:

- [1] 魏瑞敏,郑井元,刘峰,等. 辣椒 *bZIP* 家族基因的鉴定与表达分析[J]. 园艺学报, 2018, 45(8): 1535-1550.
- [2] LI D, FU F, ZHANG H, et al. Genome-wide systematic characterization of the *bZIP* transcriptional factor family in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) [J]. BMC Genomics, 2015, 16(1): 771.
- [3] WOLFGANG D L, SNOEK B, BEREND S, et al. The *Arabidopsis bZIP* transcription factor family-an update [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2018, 45: 36-49.
- [4] JAKOBY M, WEISSHAAR B, DRÖGE-LASER W, et al. *bZIP* transcription factors in *Arabidopsis* [J]. Trends in Plant Science, 2002, 7(3): 106-111.
- [5] YAN Z, XU D, JIA L, et al. Genome-wide identification and structural analysis of *bZIP* transcription factor genes in *Brassica napus* [J]. Genes, 2017, 8(11): 288.
- [6] WANG Z, ZHU J, YUAN W, et al. Genome-wide characterization of *bZIP* transcription factors and their expression patterns in response to drought and salinity stress in *Jatropha curcas*[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2021, 181: 1207-1223.
- [7] LI F, LIU J, GUO X, et al. Genome-wide survey, characterization, and expression analysis of *bZIP* transcription factors in *Che-*

- nopodium quinoa* [J]. BMC Plant Biology, 2020, 20(1): 405.
- [8] ZHAO K, CHEN S, YAO W, et al. Genome-wide analysis and expression profile of the *bZIP* gene family in poplar [J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(122): 122.
- [9] JIN M, GAN S, JIAO J, et al. Genome-wide analysis of the *bZIP* gene family and the role of *AchnABFI* from postharvest kiwifruit (*Actinidia chinensis* cv. Hongyang) in osmotic and freezing stress adaptations [J]. Plant Science, 2021, 308: 110927.
- [10] CHRISTOPH W, LORENZO P, JEBASINGH S, et al. The *Arabidopsis bZIP11* transcription factor links low-energy signalling to auxin-mediated control of primary root growth [J]. PLoS Genetics, 2017, 13(2): e1006607.
- [11] OYAMA T, SHIMURA Y, OKADA K. The *Arabidopsis HY5* gene encodes a *bZIP* protein that regulates stimulus-induced development of root and hypocotyl [J]. Genes Development, 1997, 11(22): 2983-2995.
- [12] HOU X, HU W, SHEN L, et al. Global identification of *DELLA* target genes during *Arabidopsis* flower development [J]. Plant Physiology, 2008, 147(3): 1126-1142.
- [13] 徐伟. 小麦 *bZIP* 基因 *TaGBF* 参与植物开花调控机制研究 [D]. 济南: 山东大学, 2015.
- [14] NAN H, CAO D, ZHANG D, et al. *GmFT2a* and *GmFT5a* redundantly and differentially regulate flowering through interaction with and upregulation of the *bZIP* transcription factor *GmFDL19* in soybean [J]. PLoS One, 2014, 9(5): e97669.
- [15] TAKESHIMA R, NAN H, HARIGAI K, et al. Functional divergence between soybean *FLOWERING LOCUS T* orthologues, *FT2a* and *FT5a*, in post-flowering stem growth [J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(15): 3941-3953.
- [16] LI M, HUA W, YUAN Y, et al. *Capsella rubella TGA4*, a *bZIP* transcription factor, causes delayed flowering in *Arabidopsis thaliana* [J]. Archives of Biological Sciences, 2015, 68: 141.
- [17] 周波, 王宇, 孙梅, 等. 津田芜菁 *bZIP* 蛋白 *HY5* cDNA 的克隆及表达特性 [J]. 分子植物育种, 2008, 6(1): 59-64.
- [18] LIU X, LI Z, HOU Y, et al. Protein interactomic analysis of SAPKs and ABA-inducible *bZIPs* revealed key roles of *SAPK10* in rice flowering [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(6): 1427.
- [19] CERISE M, GIAUME F, GALLI M, et al. *OsFD4* promotes the rice floral transition via florigen activation complex formation in the shoot apical meristem [J]. New Phytologist, 2020, 229(1): 429-443.
- [20] TONG C, WANG X, YU J, et al. Comprehensive analysis of RNA-seq data reveals the complexity of the transcriptome in *Brassica rapa* [J]. BMC Genomics, 2013, 14: 689.
- [21] DAI Y, ZHANG S, SUN X, et al. Comparative transcriptome analysis of gene expression and regulatory characteristics associated with different vernalization periods in *Brassica rapa* [J]. Genes, 2020, 11(4): 392.
- [22] CHEN G, WANG J, WANG H, et al. Genome-wide analysis of proline-rich extension-like receptor protein kinase (PERK) in *Brassica rapa* and its association with the pollen development [J]. BMC Genomics, 2020, 21: 401.
- [23] 陈国户, 王浩, 李广, 等. 白菜 *PRX* 基因家族的鉴定与生物信息学分析 [J]. 浙江大学学报, 2020, 46(6): 677-686.
- [24] CHEN C, 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.
- [25] 孙宇, 刘志鑫, 叶子, 等. 杧果 *RAV* 基因家族的全基因组分析 [J]. 江苏农业学报, 2021, 37(4): 957-967.
- [26] CANNON S, MITRA A, BAUMGARTEN A, et al. The roles of segmental and tandem gene duplication in the evolution of large gene families in *Arabidopsis thaliana* [J]. BMC Plant Biology, 2004, 4: 10.
- [27] CHENG F, MANDÁKOVÁ T, WU J, et al. Deciphering the diploid ancestral genome of the mesohexaploid *Brassica rapa* [J]. The Plant Cell, 2013, 25: 1541-1554.
- [28] FLAGEL L, WENDEL J. Gene duplication and evolutionary novelty in plants [J]. New Phytologist, 2009, 183(3): 557-564.
- [29] POURABED E, GOLMOHAMADI F, MONFARED P, et al. Basic leucine zipper family in barley: genome-wide characterization of members and expression analysis [J]. Molecular Biotechnology, 2015, 57(1): 12-26.

(责任编辑: 张震林)