

参薯 *BBR-BPC* 基因家族的挖掘和特征分析

赵奥特^{1#}, 林慧婷¹, 张宇霆¹, 黄小龙³, 吴文墙³, 夏 薇^{1,2*}, 黄东益^{1,2*}

(1. 海南大学 热带农林学院, 海南 儋州 571737 中国; 2. 海南大学 三亚南繁研究院, 海南 三亚 572025 中国;
3. 海南大学 生命健康学院, 海南 海口 570228 中国)

摘要: 为了解参薯 (*Dioscorea alata*) 中 *BBR-BPC* 基因家族对其生长发育的调控作用, 对参薯 *BBR-BPC* 基因家族的基因结构、系统进化、保守基序和编码蛋白理化性质进行分析, 同时对 *BBR-BPC* 蛋白二级、三级结构进行预测, 并验证了 *BBR-BPC* 基因与 *DELLA* 基因之间的互作关系。通过 HMMsearch 和 BLAST 分析, 共在参薯基因组鉴定了 6 个 *BBR-BPC* 家族成员。这些基因蛋白特性存在差别明显, 且存在可变剪切, 共检测到 10 个剪接本。亚细胞定位分析发现, 参薯 *BBR-BPC* 家族在细胞核内均有定位。Da4BBR-BPC2 与参薯 DaDELLA2 的酵母双杂互作结果表明, Da4BBR-BPC2 与 DaDELLA2 存在互作关系, 且发生在 *DaDELLA2* 基因的 N 端。

关键词: *DaBBR-BPC* 基因; *DaDELLA2*; 赤霉素; 酵母双杂; 生物信息分析

中图分类号: S539 文献标志码: A 文章编号: 1674-7054(2026)03-0390-09

赵奥特, 林慧婷, 张宇霆, 等. 参薯 *BBR-BPC* 基因家族的挖掘和特征分析[J]. 热带生物学报 (中英文), 2026, 17(3): 390–398. DOI: 10.15886/j.cnki.rdsxb.20250026 CSTR: 32425.14.j.cnki.rdsxb.20250026



参薯 (*Dioscorea alata*) 为多年生缠绕藤本植物, 其原产地分布于非洲、东南亚及南美洲热带地区^[1]。中国规模化种植区集中在海南、云南、广西等地, 具有重要的经济价值^[2-3]。该物种的典型特征是形成肉质变态茎器官——块茎, 通过储藏蛋白与淀粉的协同积累完成形态建成^[4]。植物会受到多种胁迫, 减产的主要因素是高温和干旱造成的^[5]。同时植物为应对非生物胁迫进化形成了特定的代谢通路和调控系统。在维持正常生长发育节律、协调抗逆反应及病害防御机制, 以及介导细胞信号传导网络对基因表达的调控等方面具有关键作用^[6]。比如 *BBR-BPC* 成员在玉米 (*Zea mays*) 中的表达水平受温度、干旱等胁迫调控^[7]。通过基因表达调控提高参薯的抗旱、抗高温性等对参薯种植有着深远意义, 在提高产量的同时扩大种植范围。Plant-specific Barley B Recombinant/Basic Penta Cysteine (*BBR/BPC*) 家族成员是植物特异性 GAGA 基序结合因子 (GAF), 控制生长和繁殖的

多个发育过程^[8]。GAGA 基序结合因子 (GAF) 在许多多细胞生物体中具有不可或缺的正常生长和发育功能^[9], 在动物中, Trithorax like (Trl) 和 Pipsqueak (Psq) 蛋白家族是通过 DNA 环或与多梳抑制 DNA 元件 (polycomb repressive element, PRE) 处的组蛋白修饰复合物的物理相互作用影响基因表达的 GAF^[10-11]。尽管动物和植物蛋白构成不相关的蛋白质家族^[12-13], 但很早就提出它们在 PREs 中可能具有相同的分子功能^[14]。*BBR/BPC* 经常在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 基因的启动子中发现^[15-16], 在拟南芥基因组中 GA 重复序列的普遍性相吻合, *BBR-BPC* 调节广泛的同源基因以维持芽顶端分生组织的大小^[17], 根发育^[15, 18], 胚珠的发育转变^[15, 19-22]。*BPC* 基因功能缺陷引发拟南芥多维度发育表型: 植株呈现显著矮化、叶片尺寸缩减伴顶端卷曲、胚珠发育异常等性状^[15]。近年研究发现, *BBR-BPC* 转录因子家族在植物生长发育调控、非生物胁迫应答及激素信号



收稿日期: 2025-02-04

修回日期: 2025-02-22

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32160470, 32160472); 海南省海南大学 2023 年研究生创研课题 (Qhys2023-266)

*第一作者: 赵奥特 (1993—), 男, 海南大学热带农林学院 2022 级硕士研究生。E-mail: 15266256139@163.com

*通信作者: 夏薇 (1983—), 女, 教授。研究方向: 分子生物学和遗传育种。E-mail: saizjxiawei@hainanu.edu.cn
黄东益 (1969—), 男, 教授, 博士生导师。研究方向: 遗传育种。E-mail: hdongyi@hainanu.edu.cn

转导过程中发挥重要作用。参薯作为重要的粮经兼用作物,其 *BBR-BPC* 基因家族的系统研究尚未见报道。

本研究用生物信息学分析参薯的基因结构,找到水稻 (*Oryza sativa*)、拟南芥等模式植物的 *BBR-BPC* 蛋白序列,构建系统进化树,同时对参薯 *BBR-BPC* 的保守基序和表达模式进行分析。最后构建酵母双杂交相关载体,用酵母双杂交实验验证参薯 *BBR-BPC* 与参薯 *DELLA2* 的互作。

1 材料与方 法

1.1 试验材料 ‘参薯 70 号’材料来自海南大学热带农林学院薯蓣实验室。PGBKT7-*DELLA2* 相关载体由本实验室保存。本研究采用诺唯赞生物公司(南京)的 FastPure 系列试剂盒完成 DNA 凝胶回收、质粒提取等分子实验。DL2000 Plus DNA Marker、2×Rapid *Taq* Master Mix、2×Phanta Flash Master Mix 也购买自诺唯赞生物公司(南京)。

1.2 参薯 *BBR-BPC* 基因鉴定与进化分析 多维度验证解析参薯 *BBR-BPC* 基因家族进化特征。基于拟南芥数据库 (<https://www.arabidopsis.org/>) 与 NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 数据库中获取拟南芥 *BBR-BPC* 蛋白序列、参薯 *BBR-BPC* 蛋白序列和现有参薯蛋白序列进行 BLAST 比对,去除重复序列。整合 Phytozome v13 (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>) 平台中拟南芥、水稻、玉米、马铃薯 (*Solanum tuberosum*) 和新几内亚薯 (*Dioscorea rotundata*) 等物种的 *BBR-BPC* 蛋白序列构建多物种比对。为了进一步确定 *BPC* 基因成员,从 Pfam 数据库 (<http://pfam.xfam.org/>) 中获得 SRF-TF 结构域 (pfam accession: PF00319) 的隐马尔可夫模型 (HMMER),对参薯和其他 5 种上述物种的蛋白质进行搜索并进行 BLAST 分析,核酸序列进行了多序列比对。得到的结果用 MEGA v7.0 基于邻接法 (NJ) 构建系统发育树 (Bootstrap=1 000)。使用 ExPASy-ProtParam (<https://web.expasy.org/protparam/>) 系统预测目标蛋白理化参数。

1.3 参薯 *BBR-BPC* 保守基序分析 通过 CD-Search (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>) 分析 6 个 *DaBBR-BPC* 的共同保守结构。通过 MEME Suite (<https://meme-suite.org/meme/tools/meme>) 预测参薯 *BBR-BPC* 保守基序

位置。通过在线网站 SOMPA (<http://www.prabi.fr/>) 和 SWISS-MODEL (<https://swissmodel.expasy.org>) 预测蛋白结构。

1.4 参薯 *BBR-BPC* 亚细胞定位预测 参薯 *BBR-BPC* 蛋白亚细胞定位分析使用在线软件 WoLF PSORT (<https://wolfpsort.hgc.jp/>)。

1.5 参薯 *Da4BBR-BPC2*、*Da5BBR-BPC* 和 *Da18BBR-BPC* 与 *DaDELLA2* 蛋白互作检测 *Da4BBR-BPC2*、*Da5BBR-BPC* 和 *Da18BBR-BPC* 无内含子,利用 CTAB 法提取‘参薯 70 号’DNA,以大薯 DNA 为模板扩增 *Da4BBR-BPC2*、*Da5BBR-BPC* 和 *Da18BBR-BPC*。将 *Da4BBR-BPC2*、*Da5BBR-BPC* 和 *Da18BBR-BPC* 构建到 PGADT7 载体上。分别命名为 PGADT7-*Da4BBR-BPC2*、PGADT7-*Da5BBR-BPC*、PGADT7-*Da18BBR-BPC*。

将对照组 PGBKT7-53+PGADT7-T 和 PGBKT7-lam+PGADT7-T 和实验组 1 (PGBKT7-*DaDELLA2*//*DaDELLA2-N*/*DaDELLA2-0.6K*/*DaDELLA2-1.2k*/*DaDELLA2* 突变体+PGADT7-*Da4BBR-BPC2*) 和实验组 2 (PGBKT7-*DaDELLA2*/*DaDELLA2* 突变体+PGADT7-*Da5BBR-BPC*、PGBKT7-*DaDELLA2*/*DaDELLA2* 突变体+PGADT7-*Da18BBR-BPC*) 分别转入酵母感受态 AH109,涂板在 SD/-Leu/-Trp 二缺板,30 °C 恒温培养 2 ~ 3 d。

验证获得阳性菌液后,将 OD₆₀₀ 调至 0.2 后稀释 10、10²、10³ 倍,分别取实验组一以及相关对照组菌液 3.5 μL 点于 SD/-Leu/-Trp、SD/-Leu/-Trp/-His/-Ade + 75 mmol·L⁻¹ 3-AT、SD/-Leu/-Trp/-His/-Ade、固体板上。取实验组二和对照组菌液 3.5 μL 点于 SD/-Leu/-Trp、SD/-Leu/-Trp/-His/-Ade + 75 mmol·L⁻¹ 3-AT 固体培养基上,倒置于 30 °C 恒温培养箱培养 3 ~ 5 d。

2 结果与分析

2.1 参薯 *BBR-BPC* 基因鉴定与进化分析 通过 HMMsearch 和 BLAST 分析以及 Phytozome v13 网站上下载拟南芥等模式植物 *BBR-BPC* 的表达序列,进行分析去除重复序列后在参薯基因组中鉴定了 6 个 *BBR-BPC* 家族成员,并分别命名为 *Da4BBR-BPC1*、*Da4BBR-BPC2*、*Da5BBR-BPC*、*Da11BBR-BPC*、*Da14BBR-BPC* 和 *Da18BBR-BPC*,它们的基因长度范围为 801 ~ 1 110 bp,氨基酸长

度为 267 ~ 370 aa(表 1)。

使用 CD-Search 搜索 *DaBBR-BPC* 基因的保守结构域,并对 *DaBBR-BPC* 基因家族进行进化关系的分析。结果显示,6 个 *DaBBR-BPC* 基因均含有共同的保守结构 GAGA_bind(PF07859)。不同 *DaBBR-BPC* 转录因子的蛋白序列和理化性质存

在较大差异(表 2),结果显示,*DaBBR-BPC* 基因家族分子质量为 29 907.27 ~ 41 683.46 kDa; 该家族蛋白理论等电点介于 9.39 ~ 9.84,具有典型碱性特征;亲水性分析显示平均系数均为负值,表明其亲水特性;不稳定指数(II)均高于 40,提示为不稳定蛋白;脂肪系数在 57.43 ~ 68.24。

表 1 *DaBBR-BPC* 基因的结构信息

Tab. 1 Structural information of the *DaBBR-BPC* gene

基因编号 Gene ID	基因名称 Gene name	基因长度/bp Gene length	氨基酸数/aa Number of amino acids
<i>Dioal.04G123900.1</i>	<i>Da4BBR-BPC1</i>	1 110	370
<i>Dioal.04G156300.1</i>	<i>Da4BBR-BPC2</i>	822	274
<i>Dioal.05G205200.1</i>	<i>Da5BBR-BPC</i>	801	267
<i>Dioal.11G001300.1</i>	<i>Da11BBR-BPC</i>	954	318
<i>Dioal.14G132600.1</i>	<i>Da14BBR-BPC</i>	1 005	335
<i>Dioal.18G083600.1</i>	<i>Da18BBR-BPC</i>	816	272

表 2 *DaBBR-BPC* 基因理化性质分析

Tab. 2 Analysis of physicochemical properties of *DaBBR-BPC* gene

基因名称 Gene name	分子量/kDa Molecular Weight	等电点 Theoretical <i>pI</i>	亲水性平均系数 Grand average of hydrophobicity	不稳定指数 Instability index	脂肪系数 Aliphatic index
<i>Da4BBR-BPC1</i>	41 683.46	9.49	-0.798	52.92	63.62
<i>Da4BBR-BPC2</i>	30 292.57	9.82	-0.720	43.17	60.15
<i>Da5BBR-BPC</i>	29 907.27	9.77	-0.723	50.43	61.76
<i>Da11BBR-BPC</i>	35 429.32	9.39	-0.695	53.21	68.24
<i>Da14BBR-BPC</i>	37 730.96	9.62	-0.851	41.35	58.93
<i>Da18BBR-BPC</i>	30 231.76	9.84	-0.669	49.61	57.43

根据 Phytozome v13 网站下载的参薯、拟南芥和马铃薯等植物的蛋白序列,用 MEGA7 进行多序列比对,并构建相关系统进化树。从图 1 可知,在拟南芥中,有 7 个广泛表达的成员(BPC1-7),拟南芥基因组序列编码的 7 个 BPC 分为 3 类,即 I 类(BPC1 ~ 3)、II 类(BPC4 ~ 6)和 III 类(BPC7)。除了被认为是假基因的 BPC5 外,它们都是普遍表达的转录激活因子和抑制因子^[15, 19]。根据拟南芥 *BPC* 基因家族分类,把参薯 *BBR-BPC* 亚家族也分为 3 类,*Da5BBR-BPC* 和 *Da18BBR-BPC* 为 I 类,*Da4BBR-BPC1*、*Da11BBR-BPC* 和 *Da14BBR-BPC* 为 II 类,*Da4BBR-BPC2* 为 III 类。

2.2 参薯 BBR-BPC 蛋白保守基序的分析与研究 基于 MEME Suite 对参薯 *BBR-BPC* 进行保守基序解析(图 2)。结果显示,核心基序(motif1/2/5/9)在 6 个家族成员中呈现完全保守性。

2.3 参薯 BBR-BPC 蛋白亚细胞定位预测 结果显示(表 3),*Da4BBR-BPC1*、*Da4BBR-BPC2*、*Da5BBR-BPC*、*Da11BBR-BPC*、*Da14BBR-BPC*、*Da18BBR-BPC* 在细胞核中都有分布;*Da11BBR-BPC*、*Da14BBR-BPC* 在细胞质中有分布,*Da4BBR-BPC1*、*Da11BBR-BPC* 和 *Da18BBR-BPC* 在叶绿体中有分布;*Da4BBR-BPC1*、*Da11BBR-BPC*、*Da14BBR-BPC* 和 *Da18BBR-BPC* 在线粒体中有

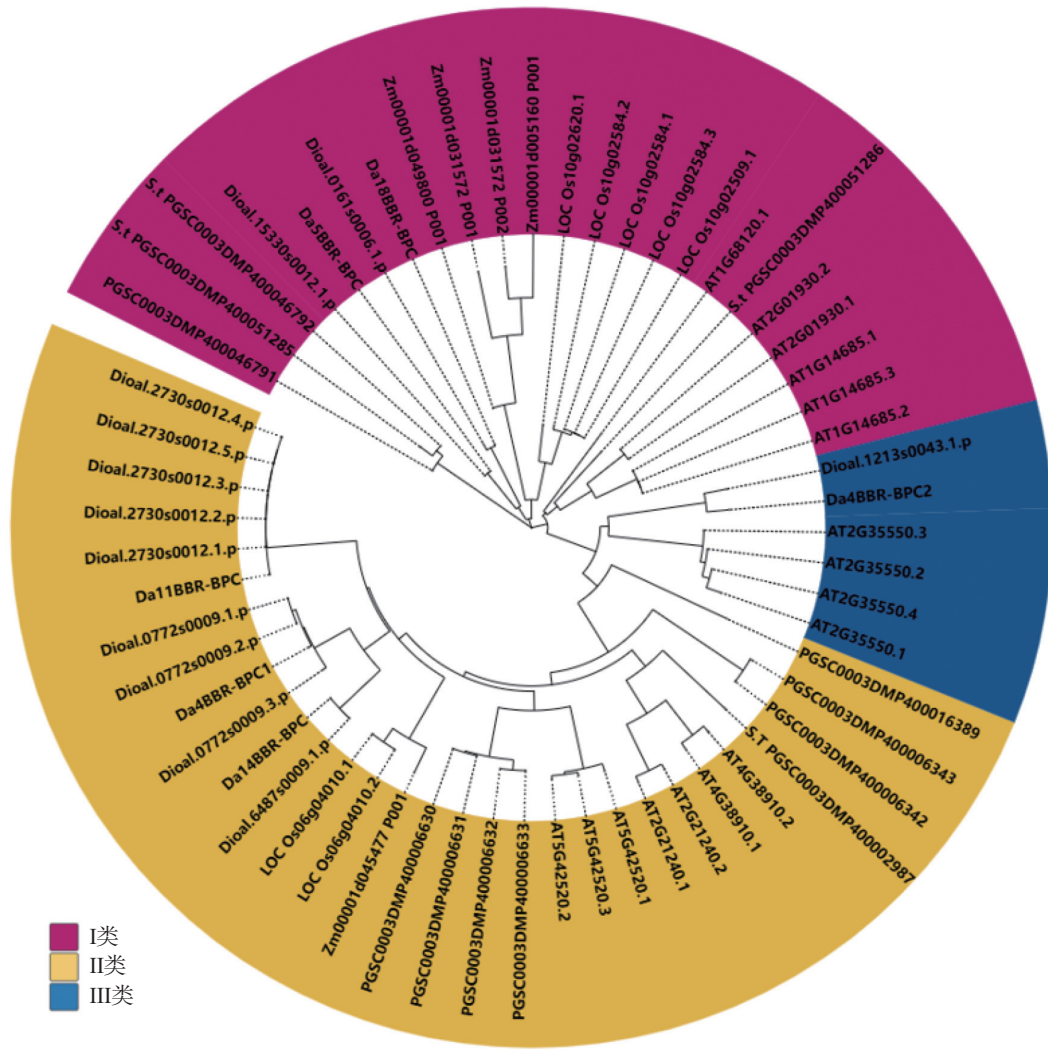


图 1 *BBR-BPC* 基因家族系统进化树分析
Fig. 1 Phylogenetic tree analysis of *BBR-BPC* gene family

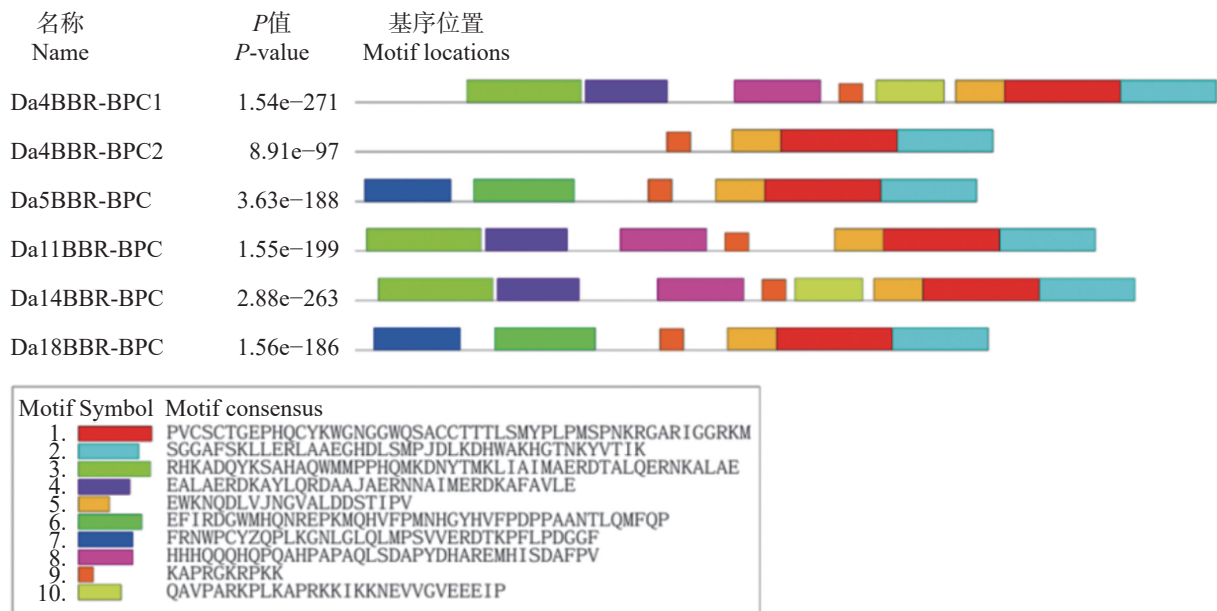


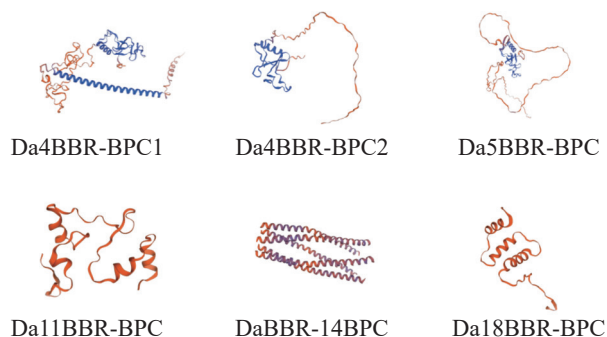
图 2 保守基序在参薯 *BBR-BPC* 蛋白上的分布
Fig. 2 Distribution of conserved motifs on *Dioscorea alata* BBR-BPC protei

表 3 *DaBBR-BPC* 亚细胞定位预测Tab. 3 Subcellular localization prediction of *DaBBR-BPC*

基因名称 Gene name	细胞核 Nucleus	细胞质 Cytoplasm	叶绿体 Chloroplast	线粒体 Mitochondria
<i>Da4BBR-BPC1</i>	8.0	0	4	1
<i>Da4BBR-BPC2</i>	14.0	0	0	0
<i>Da5BBR-BPC</i>	14.0	0	0	0
<i>Da11BBR-BPC</i>	7.5	4	1	1
<i>Da14BBR-BPC</i>	8.0	2	0	3
<i>Da18BBR-BPC</i>	11.0	0	1	1

表 4 *DaBBR-BPC* 蛋白二级结构分析Tab. 4 Secondary structure analysis of *DaBBR-BPC* protein

名称 Name	α -螺旋/% Alpha helix	β -折叠 Beta sheet	β -转角/% Beta turn	无规则卷曲/% Random coil	延伸链/% Extended strand
<i>Da4BBR-BPC1</i>	57.03	0	3.24	34.86	4.86
<i>Da4BBR-BPC2</i>	29.2	0	3.65	60.22	6.93
<i>Da5BBR-BPC</i>	21.72	0	3.00	68.54	6.74
<i>Da11BBR-BPC</i>	53.14	0	3.46	38.68	4.72
<i>Da14BBR-BPC</i>	64.18	0	2.69	30.45	2.69
<i>Da18BBR-BPC</i>	21.32	0	4.04	66.91	7.72

图 3 *DaBBR-BPC* 蛋白三级结构预测Fig. 3 Prediction of tertiary structure of *DaBBR-BPC* protein

2.5 参薯 *Da4BBR-BPC2*、*Da5BBR-BPC*、*Da18BBR-BPC* 和 *DaDELLA2* 蛋白互作检测

基于实验室前期建立的 $75 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 3-AT 浓度下抑制参薯 DELLA2 蛋白自激活体系, 将对照组和实验组分别转入酵母感受态 AH109, 验证阳性菌液后将 OD_{600} 调至 0.2, 采用梯度稀释点板法, 稀释后点板。结果显示(图 4), *PGBKT7-DaDELLA2/DaDELLA2-N+PGADT7-Da4BBR-BPC2* 转化后的

分布; *Da4BBR-BPC2* 分布在细胞核中, 在细胞质、叶绿体和线粒体中均没有分布; *Da11BBR-BPC* 在细胞核、细胞质、叶绿体和线粒体中均有分布。

2.4 *DaBBR-BPC* 蛋白结构预测 通过生物信息学分析平台 SOMPA 和 SWISS-MODEL 对 *DaBBR-BPC* 蛋白进行结构预测。二级结构解析表明(表 4), 无规则卷曲(30.45% ~ 68.54%)和 α -螺旋(21.32% ~ 64.18%)构成主要结构元件, 两者合计占比超过 88%, 而延伸链(2.69% ~ 7.72%)和 β -转角(2.69% ~ 4.04%)比例较低, 未见 β -折叠结构。三级结构建模显示(图 3), 6 个家族成员具有高度保守的空间构象。

酵母菌能在 $75 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 3-AT 的四缺板上长出。结果表明, *DaDELLA2* 与 *Da4BBR-BPC2* 存在互作, 且互作位置发生在 *DaDELLA2* 蛋白的 N 端。同理将对照组和实验组二转入酵母感受态 AH109; 验证阳性菌液后调节 OD_{600} 至 0.2, 并分别稀释后点于相应的固体板上。酵母菌生长结果显示(图 5), *PGADT7-Da5BBR-BPC*、*PGADT7-Da18BBR-BPC* 与 *DaDELLA2* 也存在互作。

3 讨论

碱性五半胱氨酸(BPC)转录因子的植物特异性家族参与植物发育各个方面, 包括胚胎发育、根生长和开花^[15, 20]。大麦(*Hordeum vulgare*)B 重组/碱性五半胱氨酸(BBR-BPC)蛋白家族是与 GAGA 基序结合的最小转录因子之一^[23-24]。黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)GAGA 因子(dGAF)与这 2 种类型的 Chromatin-associated proteins (CAP) 相互作用以调节同源框基因^[25]。*CsGAox* 基因启动子的候选转录因子 BBR/BPC 和 GRAS

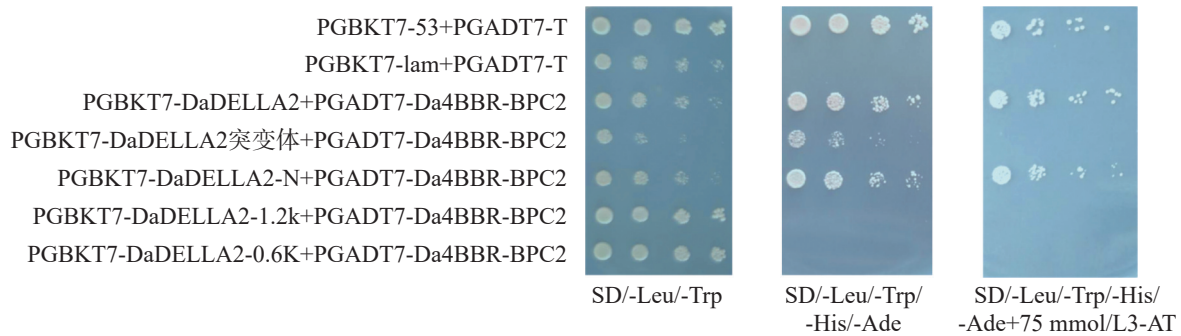


图4 DaDELLA2 和 Da4BBR-BPC2 蛋白互作检测

Fig. 4 Detection of DaDELLA2 and Da4BBR-BPC2 protein interaction

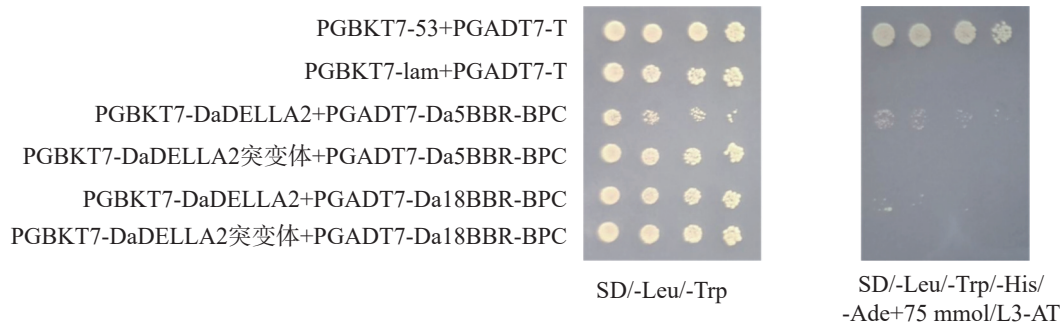


图5 DaDELLA2 和 Da5BBR-BPC、Da18BBR-BPC 蛋白互作检测

Fig. 5 Detection of DaDELLA2 and Da5BBR-BPC、Da18BBR-BPC protein interaction

(赤霉素不敏感区)^[26]。研究发现, *BBR-BPC* 的基因在植物中基因组数量较少, 在单子叶参薯、水稻等作物中存在 6~8 个 *BBR-BPC* 基因, 有的作物甚至更少^[27]。

BBR-BPC 可能是调控草地早熟禾(*Poa pratensis*)根茎发育的关键转录因子^[27]。*BBR-BPC* 是 NAC (NAM、ATAF1/2 和 CUC2) 的潜在 TFs, 在干旱胁迫条件下, 参与百香果(*Passiflora edulis*)的调控^[28]。*BBR/BPC* TF 家族的标志是存在 1 个具有 5 个半胱氨酸残基的保守 C 端区域^[27]。*BBR-BPC* 是预测的 RNAi (DCL、AGO 和 RDR) 相关基因的关键转录调节因子, 小麦(*Triticum aestivum*) RNAi 基因对干旱和高温胁迫有显著反应^[29]。*BPCs* 可以通过结合 GA 基序来调节靶基因的表达, 表明 *BPCs* 的表达模式可能影响其时空调控^[22]。在椰子(*Cocos nucifera*)中, 同一类 Cn*BPCs* 的表达模式也非常相似, 从而确保了它们的功能角色重叠^[22], 研究表明, *BPC* 基因具有功能冗余性^[15]。本研究分析参薯的 *BBR-BPC* 家族, 结果发现 6 个 *DaBBR-BPC* 基因, 它们均含有共同的保守结构域 GAGA_bind (PF07859), 且不同 *DaBBR-BPC* 转录因子的蛋白序列和理化性质存在差异, 但均属于碱性、亲水性, 属不稳定蛋白。*Da4BBR-BPC2* 只分布在细胞

核中, *Da11BBR-BPC* 在细胞核、细胞质、叶绿体和线粒体中均有分布。

参薯营养价值丰富、色泽鲜艳、口感俱佳, 是人们喜爱的一种食品^[30]。赤霉素 (Gibberellin, GA) 在块茎发育过程中的作用被广泛研究, 赤霉素的应用促进了匍匐茎的伸长并抑制了块茎的形成^[31]。同时, 植物赤霉素信号传导途径中的负调控蛋白为 DELLA 蛋白^[32]。在赤霉素信号转导通路中, DELLA 蛋白作为植物特异性调控因子展现出双重核心功能: 其一通过动态负反馈调节机制, 直接作用于赤霉素生物合成关键酶编码基因及其受体基因的转录活性, 从而精准维持胞内赤霉素稳态; 其二通过激活 E2/E3 泛素连接酶复合体及相关转录调控因子的生物合成, 有效增强泛素-蛋白酶体降解级联反应中的负调控元件活性^[33]。通过酵母实验发现, *DaDELLA2* 与 *Da4BBR-BPC2*、*Da5BBR-BPC* 和 *Da18BBR-BPC* 存在互作关系, 且在与 *Da4BBR-BPC2* 酵母实验结果中发现, *Da4BBR-BPC2* 发生在 *DaDELLA* 的 N 端, 表明参薯中的 *BBR-BPC* 基因对 *DELLA2* 起到调控作用。*BPCs* 与其他转录因子和染色质重塑蛋白的相互作用进一步复杂化了其调控机制^[34-35]。所以, *BBR-BPC* 家族和赤霉素在参薯生长调控和结薯过程中有着重

要的作用, 研究它们之间的关系有利于更好地调控参薯的生殖生长, 从而产生更高的经济效益。

参考文献:

- [1] 索宁宁, 张艳芳, 高圆丽, 等. 山药块茎膨大期淀粉积累及淀粉合成相关基因表达分析[J]. *中国瓜菜*, 2023, 36(3): 69–76. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1673-2871.2023.03.012>
- [2] 夏薇, 吴文婧, 许云, 等. 大薯种质资源多样性研究进展[J]. *植物生理学报*, 2017, 53(5): 781–784.
- [3] 张青, 赵景梅, 黄东益, 等. 大薯病程相关蛋白 1(PR1) 基因及其启动子序列的克隆与分析[J]. *分子植物育种*, 2018, 16(7): 2078–2084.
- [4] 刘林娅, 黄亚成, 黄小龙, 等. 薯蓣植物块茎特异蛋白 Dioscorin 的研究进展[J]. *植物学报*, 2016, 51(2): 274–280. <https://doi.org/10.11983/CBB15072>
- [5] Zhu J K. Abiotic stress signaling and responses in plants [J]. *Cell*, 2016, 167(2): 313–324. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.029>
- [6] 龚蓉. 水稻 OsGBP 转录因子家族基因的功能研究及雌雄配子不育基因 MFS 的定位与功能分析 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2018.
- [7] 赵东波, 管培燕, 郭智慧, 等. 玉米 BBR-BPC 基因家族全基因组鉴定及表达分析[J]. *玉米科学*, 2023, 31(3): 58–66.
- [8] Lee Y C, Tsai P T, Huang X X, et al. Family members additively repress the ectopic expression of BASIC PENTACYSSTEINE3 to prevent disorders in *Arabidopsis circadian* vegetative development [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 919946. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.919946>
- [9] Theune M L, Bloss U, Brand L H, et al. Phylogenetic analyses and GAGA-motif binding studies of BBR/BPC proteins lend to clues in GAGA-motif recognition and a regulatory role in brassinosteroid signaling [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 466. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00466>
- [10] Mishra K, Chopra V S, Srinivasan A, et al. Trl-GAGA directly interacts with *Lola* like and both are part of the repressive complex of Polycomb group of genes [J]. *Mechanisms of Development*, 2003, 120(6): 681–689. [https://doi.org/10.1016/S0925-4773\(03\)00046-7](https://doi.org/10.1016/S0925-4773(03)00046-7)
- [11] Ogiyama Y, Schuettengruber B, Papadopoulos G L, et al. Polycomb-dependent chromatin looping contributes to gene silencing during *Drosophila* development [J]. *Molecular Cell*, 2018, 71(1): 73–88. <https://doi.org/10.1016/j.molcel.2018.05.032>
- [12] Lang D, Weiche B, Timmerhaus G, et al. Genome-wide phylogenetic comparative analysis of plant transcriptional regulation: a timeline of loss, gain, expansion, and correlation with complexity [J]. *Genome Biology and Evolution*, 2010, 2: 488–503. <https://doi.org/10.1093/gbe/evq032>
- [13] Wanke D, Hohensxtatt M L, Dynowski M, et al. Alanine zipper-like coiled-coil domains are necessary for homotypic dimerization of plant GAGA-factors in the nucleus and nucleolus [J]. *PLoS One*, 2011, 6(2): e16070. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016070>
- [14] Santi L, Wang Y, Stile M R, et al. The GA octodinucleotide repeat binding factor BBR participates in the transcriptional regulation of the homeobox gene *Bkn3* [J]. *Plant Journal*, 2010, 34(6): 813–826.
- [15] Monfared M M, Simon M K, Meister R J, et al. Overlapping and antagonistic activities of BASIC PENTACYSSTEINE genes affect a range of developmental processes in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2011, 66(6): 1020–1031. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04562.x>
- [16] Hecker A, Brand L H, Peter S, et al. The *Arabidopsis* gaga-Binding factor basic pentacysteine6 recruits the polycomb-repressive complex1 component like heterochromatin protein1 to *Gaga* DNA motifs [J]. *Plant Physiology*, 2015, 168(3): 1013–1024. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00409>
- [17] Simonini S, Kater M M. Class I BASIC PENTACYSSTEINE factors regulate *HOMEBOX* genes involved in meristem size maintenance [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(6): 1455–1465. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru003>
- [18] Mu Y, Zou M, Sun X, et al. BASIC PENTACYSSTEINE proteins repress ABSCISIC ACID INSENSITIVE4 expression via direct recruitment of the polycomb-repressive complex 2 in *Arabidopsis* root development [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2017, 58(3): 607–621.
- [19] Meister R J, Williams L A, Monfared M M, et al. Definition and interactions of a positive regulatory element of the *Arabidopsis* INNER NO OUTER promoter [J]. *Plant Journal*, 2004, 37(3): 426–438. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01971.x>
- [20] Kooiker M, Airolidi C A, Losa A, et al. BASIC PENTACYSSTEINE1 a GA binding protein that induces conformational changes in the regulatory region of the homeotic *Arabidopsis* gene *SEEDSTICK* [J]. *The Plant Cell*, 2005, 17(3): 722–729. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.030130>
- [21] Simonini S, Roig-villanova I, GREGIS V, et al. Basic pentacysteine proteins mediate *MADS* domain complex binding to the DNA for tissue-specific expression of target genes in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2012, 24(10): 4163–4172. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.103952>
- [22] Wu J, Mohamed D, Dowhanik S, et al. Spatiotemporal restriction of *FUSCA3* expression by class I BPCs promotes ovule development and coordinates embryo and endosperm growth [J]. *The Plant Cell*, 2020, 32(6): 1886–1904. <https://doi.org/10.1105/tpc.19.00764>

- [23] Lao Z, Mao J, Chen R, et al. Genome-wide identification and characterization of BASIC PENTACYSTEINE transcription factors and their binding motifs in coconut palm [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1491139. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1491139>
- [24] Wai A H, Divya D, Park J I, et al. Genome wide identification of BBP/BPC transcription factor in tomato and its expression profiling in response to abiotic stress [J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2024, 18(6): 759–776. <https://doi.org/10.1007/s11816-024-00927-z>
- [25] Berger N, Dubreucq B. Evolution goes *GAGA*: *GAGA* binding proteins across Kingdoms [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Gene Regulatory Mechanisms*, 2012, 1819(8): 863–868. <https://doi.org/10.1016/j.bbagrm.2012.02.022>
- [26] Sun H, Pang B, Yan J, et al. Comprehensive analysis of cucumber gibberellin oxidase family genes and functional characterization of *CsGA20ox1* in root development in *Arabidopsis* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(10): 3135. <https://doi.org/10.3390/ijms19103135>
- [27] Sahu A, Singh R, Verma P K. Plant BBR/BPC transcription factors: unlocking multilayered regulation in development, stress and immunity [J]. *Planta*, 2023, 258(2): 31. <https://doi.org/10.1007/s00425-023-04188-y>
- [28] Yang Q, Li B, Rizwan H M, et al. Genome-wide identification and comprehensive analyses of *NAC* transcription factor gene family and expression analysis under *Fusarium kyushuense* and drought stress conditions in *Passiflora edulis* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 972734. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.972734>
- [29] Akond Z, Rahman H, Ahsan M A, et al. Comprehensive *In silico* analysis of RNA silencing-related genes and their regulatory elements in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *BioMed Research International*, 2022, 2022: 4955209. <https://doi.org/10.1155/2022/4955209>
- [30] 程文杰. 大薯种质资源遗传多样性分析 [D]. 海口: 海南大学, 2010.
- [31] Kumar D, Wareing P F. Factors controlling stolon development in the potato plant [J]. *New Phytologist*, 1972, 71(4): 639–648. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1972.tb01274.x>
- [32] Li W, Zhang J, Sun H, et al. FveRGA1, encoding a DELLA protein, negatively regulates runner production in *Fragaria vesca* [J]. *Planta*, 2018, 247(4): 941–951. <https://doi.org/10.1007/s00425-017-2839-9>
- [33] Zentella R, Zhang Z L, Park M, et al. Global analysis of DELLA direct targets in early gibberellin signaling in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(10): 3037–3057. <https://doi.org/10.1105/tpc.107.054999>
- [34] Li S, Sun M, Miao L, et al. Multifaceted regulatory functions of CsBPC2 in cucumber under salt stress conditions [J]. *Horticulture Research*, 2023, 10(5): 142–154.
- [35] Zhao H, Wan S, Huang Y, et al. The transcription factor MdBPC2 alters apple growth and promotes dwarfing by regulating auxin biosynthesis [J]. *The Plant Cell*, 2024, 36(3): 585–604. <https://doi.org/10.1093/plcell/koad297>

Identification and characteristic analysis of *BBR-BPC* gene family in greater yam (*Dioscorea alata* L.)

Zhao Aote^{1#}, Lin Huiting¹, Zhang Yuting¹, Huang Xiaolong³,
Wu Wenqiang³, Xia Wei^{1,2*}, Huang Dongyi^{1,2*}

(1. School of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Danzhou, Hainan 571737, China; 2. Sanya Institute of of Breeding and Multiplication, Hainan University, Sanya, Hainan 57205, China; 3. College of Life Sciences, Hainan University, Haikou, 570228, China)

Abstract: In order to understand the regulatory role of the *BBR-BPC* gene family in the growth and development of *Dioscorea alata* (greater yam), we analyzed the gene structure, phylogenetic evolution, conserved motifs, and physicochemical properties of the *BBR-BPC* gene family in greater yam. We also predicted the secondary and tertiary structures of BBR-BPC proteins and verified the interaction between the *BBR-BPC* gene and the DELLA gene. Through HMMsearch and BLAST analyses, we identified six members of the *BBR-BPC* family in the greater yam genome. These gene proteins exhibited significant differences and alternative splicing events, with a total of 10 splice variants detected. Subcellular localization analysis revealed that all members of the *BBR-BPC* family in greater yam are located in the nucleus. The yeast two-hybrid interaction results between Da4BBR-BPC2 and DaDELLA2 indicate that there is an interaction between Da4BBR-BPC2 and DaDELLA2, occurring at the N-terminus of the *DaDELLA2* gene.

Keywords: *DaBBR-BPC* gene; *DaDELLA2*; Gibberellin; Yeast two-hybrid; Bioinformatics analysis

(责任编辑: 潘学峰)