

马 宁, 鲍顺淑, 连青龙, 等. 辣椒花器官发育相关 *PAP3* 基因的克隆与生物信息学分析[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(7): 52–55.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.07.014

辣椒花器官发育相关 *PAP3* 基因的克隆 与生物信息学分析

马 宁¹, 鲍顺淑¹, 连青龙¹, 沈火林²

(1. 农业部规划设计研究院, 北京 100125; 2. 中国农业大学农学与生物技术学院, 北京 100193)

摘要: *AP3* 基因属于 MADS-box 基因家族中控制花器官发育的 B 类基因, 与 PI 基因一起参与控制植物花瓣和雄蕊的形成。克隆到了辣椒控制花器官发育的 *PAP3* 基因 (GenBank 登录号: HM104635), 该基因全长 929 bp, 编码 226 个氨基酸, 具有典型的 MADS 结构域和 K 结构域; 与其他 6 种植物同源基因比对显示, 它们的氨基酸序列相似性在 82%~91% 之间; 系统进化树分析表明, *PAP3* 属于 MADS-box 基因家族中的 AP3/PI 亚族成员, 与辣椒花器官发育相关。

关键词: 辣椒; *PAP3* 基因; 花器官发育; 生物信息学

中图分类号: S641.303.2 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2016)07-0052-03

AP3 基因均属于 MADS-box 基因家族中控制花器官发育的 B 类基因。参与调控高等植物花器官发育的 MADS-box 基因是近年来植物发育生物学的热点, 目前已经在多种作物上克隆到 B 类基因^[1-2]。经研究表明, B 类基因参与花瓣、雄蕊的形成。在丧失功能的突变体中, 萼片代替第 2 轮花瓣, 第 3 轮雄蕊转变为心皮^[3-4], 植物 B 类基因结构属于植物 MADS-box 基因家族, 含有相同的 4 个区域: MADS 结构域、K 结构域、I 结构域和 C 结构域。启动子表达特性的分析显示, *AP3* 基因启动子为花器官特异表达启动子^[5]。最新研究表明, *AP3* 基因的表达形式取决于编码转录因子的分生组织特征基因 *LEAFY*、*API*, 并且配合着不寻常的花器官活动, 编码了 F-BOX 蛋白^[6-8]。*AP3* 在拟南芥花瓣、雄蕊的整个发育过程中均有表达, 但是在非花组织中不表达^[9-11]。

本研究从实验室已经构建的辣椒不育系和恢复系的差减 cDNA 文库中获得辣椒恢复基因诱导的 EST 片段 TA288^[12], 利用 RACE (rapid-amplification of cDNA ends) 技术进行全长 cDNA 克隆, 获得了辣椒花器官发育 *PAP3* 基因的全长, 并利用 RT-PCR 技术、Northern blot 技术检测了该基因在辣椒不同材料、不同器官上及小孢子发育的不同时期的表达量差异, 以期阐明辣椒花器官发育的分子调控机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以辣椒细胞质雄性不育系 121A 及其相应的恢复系 121C 为试验材料 (笔者所在实验室育种材料)。2012 年春季在中国农业大学上庄实验站大棚内常规种植。在开花期, 取 121C

花瓣已开始变白的花蕾, 剥取花药后立即用液氮冷冻并在 -70℃ 保存备用, 用于基因全长克隆。

1.2 总 RNA 的提取及基因的全长克隆

总 RNA 的提取依照 SV Total RNA Isolation System kit (美国 Promega 公司) 操作说明书进行。基因全长克隆采用 RACE 技术, 按照 Smart Race cDNA Amplification Kit (美国 Clontech 公司) 试剂盒说明书进行。根据实验室已经获得的 EST 片段分别设计 3' 端、5' 端特异引物 (5'-TGAGTGTGCGAATGATTGCTGGGGGTTT-3')、(5'-ACCCCCAGCAATCATTTCGCACACTCAAA-3') 进行 cDNA 末端快速扩增 (RACE)。扩增产物采用北京鼎国生物技术有限责任公司的 DNA 凝胶回收试剂盒回收。插入 pGEM-T Easy 载体 (美国 Promega 公司), 热激法转化到 *E. coli* DH5 α 感受态细胞 (中国天根公司) 中, 在氨苄青霉素平板上进行阳性克隆筛选, 送交三博远志生物技术有限公司测序。测序结果在 NCBI 网站上进行 Blast 比对, 用 DNAMAN 软件进行序列分析, 用 MEGA 4.1 软件构建系统进化树。

2 结果与分析

2.1 辣椒 *PAP3* 基因的克隆与序列分析

在已经构建的辣椒 CMS 诱导表达的 cDNA 文库中, 筛选到 EST 序列 TA288, 经 Blast 比对分析表明, 该片段与植物花器官发育 *AP3* 基因序列有较高的同源性, 推测其为辣椒花器官发育 MADS-box 基因之一, 进而设计特异引物序列进行 3'、5'RACE 扩增, 分别获得 752 bp 的 3' 端序列、625 bp 的 5' 端序列。利用 DNAMAN 软件去除 2 端载体序列和重叠部分, 将 2 段序列进行拼接, 得到长度为 929 bp 的基因全长序列, 命名为 *PAP3* (GenBank 登录号: HM104635)。用特异性引物在基因组 DNA 和 cDNA 上同时扩增 *PAP3* 基因, 琼脂糖凝胶结果显示条带完全相同, 测序后分析序列完全相同 (图 1)。

PAP3 基因包含 678 bp 的开放阅读框, 编码 1 个含 226 个氨基酸的蛋白质, 推测的分子量为 75.9 ku, 推测的等电点为 4.97。蛋白结构域分析表明, *PAP3* 蛋白含有典型的 MADS

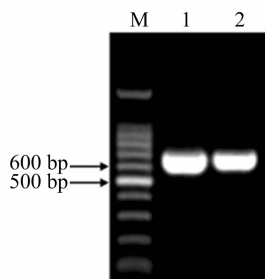
收稿日期: 2015-05-22

基金项目: 国家自然科学基金青年科学基金 (编号: 31401896)。

作者简介: 马 宁 (1986—), 女, 山东招远人, 博士, 工程师, 从事蔬菜遗传育种研究。E-mail: maning_225@163.com。

通信作者: 沈火林, 博士, 教授, 主要从事蔬菜遗传育种研究。
E-mail: SHL1606@126.com。

结构域(氨基酸序列第 2~61 位)和 K 结构域(氨基酸序列第 86~176)2 个保守结构域(图 2、图 3)。由此推测:*PAP3* 基因应属于 MADS-box 基因家族 II 型基因。



M—100 bp DNA Ladder; 1—cDNA 扩增条带;

2—基因组 DNA 扩增条带

图1 辣椒恢复系基因组DNA、cDNA PCR 扩增检测*PAP3*基因结果

```

1 [ATG]CTCGTGGGAAAATTCAGATCAAGAAAATGAAAACCAAAACAAATAGGCAAGTGACT
  M A R G K I Q I K K I E N Q I N R Q V I
61 TATTTCAAGAGAAGAAATGGACTTTTCAAGAAGGCTAATGAACCTTACTGTTCTTTGTTAT
  A K V S I V M I S S T G K L H E F I S P
121 GCTAAAGTTTCAATTGTCATGATTTCCTAGTACGGCAAACCTCATGAATTTATAAGTCCA
  Y S K R R R N G L F K K A N E L T V L C D
181 TCTATCAGCAACGAATTTGTCGATCTGTACCAAAAGACTGTGTTGGGGTTGATCTTTGG
  S I T T I K Q L F D L Y Q K T V G V D L W
241 AACTCCCCACTATGAGAAAATGCAAGAGCAATTAAGGAAGCTAAAGGATGTCATAGGAAT
  N S H Y E K M Q E Q L R K L K D V N R N
301 CTACGAAAAGAGATAAGGCAAAGGATGGGAGAAAGCTTAAATGATCGAATATGACGAG
  L R K E I R Q R M G E S L N D L N Y E Q
361 TTGGAAGAACTCATGGAATAATGTTGACAAATTCCTGTAAGCTTATTCGTGAAGAAAGTAC
  L E E L M E N Y D N S L K L I R E R K Y
421 AAGGTGATTGGCAATCAGATTGAACATACAAGAAGAGGTTAGGAATGTGGAAGAAATA
  K Y L S N Q I E J Y K K K Y E N V E E I
481 CATAGAAATCTTCTGCTTGAATTTGATGCAAGACAAGAGGATCCTTATGGTGGATTAGTT
  H R N L L L L E F D S R Q E D E Y G G L V
541 GAGCAGGAAGGAGACTACAACCTCTGTGCTTGGATTCCCAAAATGGTGGAGGGGCTCGTATA
  E Q S G D Y N S V L G F P N G G A R I
601 TTAGCCCTTACGCCCTTCAACCAAAATCATCATCATCTTCACAGTGGAGGAGGATCTGATATT
  L A L R L Q P N H H H L H S G G S D I
661 ACTACTTTTGGTCTAGGTTGATCAGTAGTAATTAATTAACCTTATTGTGATATTATTATG
  T T F G L G *
721 ATTTGCCCTAGCTATTATTAGTATATTAAATGTTTCTAAATAACCACATGCAATGTTTCTTT
  781 CATTGGACATGCATGAAACTCATGTCCTCTCTACTTTTGGCTTAATTCAGTGTTTAAAC
  841 CTAAACAAAAAATTACTCTATGGTTTTTGGATATATTGAAGTGTTATGTATCTTTTAAATG
  901 TTTAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAA
  
```

ATG 为起始密码子; TGA 为终止密码子; 实线区为 MADS 结构域; 虚线区为 K 结构域

图3 *PAP3* 基因核苷酸序列及其推导出的氨基酸序列

(NP_191002) 基因聚为一类, 属于 MADS-box 基因家族中的 AP3/PI 亚族成员, 为植物花器官发育 B 类功能基因。

3 讨论

与其他作物相比, 在辣椒中大多数的 MADS-box 基因仍未被克隆及研究, 本试验通过 RACE 技术克隆了辣椒花器官发育相关的 1 个 MADS-box 基因 *PAP3*。氨基酸序列分析和蛋白结构域分析表明, *PAP3* 基因含有典型的 MADS-box 区域、K-box 区域, N 端的保守性高于 C 端。并且与番茄的 TAP3 (NM_001247148)、拟南芥 (NP191002) 具有很高的序列同源性, 因此属于 MADS-box 基因家族。

系统树分析表明, *PAP3* 基因属于 MADS-box 基因家族中的 AP3/PI 亚家族成员, 为 ABC 花发育模型理论中的 B 功能基因, 控制植物花瓣和雄蕊的发育^[13-17]。与 API 亚家族相比, 对 AP3/PI 亚家族的研究比较深入。在这个亚家族的进化过程中主要发生了 2 次基因重复事件。1 次基因重复事



图2 *PAP3* 在辣椒中的保守区域

2.2 *PAP3* 氨基酸序列同源性比较与系统进化树分析

由图 4 可以看出, 氨基酸序列的 5' 端保守性较高, 而 3' 端保守性较低, 这是 MADS-box 基因的典型特征。这 6 个序列是从 NCBI 上下载, 并用 DNAMAN 软件进行分析的, 分别为番茄 (NM_001247148)、矮牵牛 (Q07472)、马铃薯 (X67508)、曼陀罗 (AEM60197)、风茄 (DQ539405)、烟草 (X96428) 序列。

在拟南芥中与花发育相关的 MADS-box 基因分为 5 个亚族: AP1、AP3/PI、AG、AGL2 和孤儿亚族。以拟南芥中的 5 个亚族作为对照, 选取其中一些典型基因对 *PAP3* 基因进行系统进化树分析, 图 5 结果表明, *PAP3* 基因与拟南芥 AP3

件发生在现存的被子植物产生之前, 产生了 AP3/DEF、PI/GLO 这 2 个进化系; 随后, AP3/DEF 进化系中又发生了 1 次基因重复事件, 发生在核心真双子叶植物基部, 相似于 euAPI 重复的位置, 结果产生 TM6、euAP3 进化系。在这个亚家族里, 经历基因重复后, 在拟南芥中产生了 AP3、PI 基因, 金鱼草中产生了 DEF、GLO 基因^[18-20]。

本研究表明, *PAP3* 基因属于 MADS-box 基因家族中控制花瓣和雄蕊发育的 B 功能基因, 今后可通过继续深入研究 *PAP3* 基因的功能, 最终为阐明辣椒花器官发育的分子调控机制奠定基础。

参考文献:

- [1] Tsai W C, Lee P F, Chen H I, et al. *PeMADS6*, a GLOBOSA/PISTILLATA-like gene in *Phalaenopsis equestris* involved in petaloid formation, and correlated with flower longevity and ovary development[J]. Plant & Cell Physiology, 2005, 46(7): 1125-1139.

HM 1046345	MARGKIQ IKK	IENQTNFQUTYSKPFNGLFKKANSLTFLCDAKUS	IVHISSTGKLNHFISF	60
NM_001247148	MARGKIQ IKK	IENQTNFQUTYSKPFNGLFKKANSLTFLCDAKUS	IVHISSTGKLNHFISF	60
Q07472	MARGKIQ IKK	IENQTNFQUTYSKPFNGLFKKANSLTFLCDAKUS	IVHISSTGKLNHFISF	60
X67508	MARGKIQ IKK	IENQTNFQUTYSKPFNGLFKKANSLTFLCDAKUS	IVHISSTGKLNHFISF	60
AEM60197	IENQTNFQUTYSKPFNGLFKKANSLTFLCDAKUS	IVHISSTGKLNHFISF	51
DQ539405	IENQTNFQUTYSKPFNGLFKKANSLTFLCDAKUS	IVHISSTGKLNHFISF	51
X96428	MARGKIQ IKK	IENQTNFQUTYSKPFNGLFKKANSLTFLCDAKUS	IVHISSTGKLNHFISF	60
HM 1046345	SHTTKQLFDLYQKTVGV	LSSTCYEKHQEQQLPKL	KDNPMLPKEIRQPMGEISLNDLNEQ	120
NM_001247148	SHTTKQLFDLYQKTVGV	LSSTCYEKHQEQQLPKL	KDNPMLPKEIRQPMGEISLNDLNEQ	120
Q07472	SHTTKQLFDLYQKTVGV	LSSTCYEKHQEQQLPKL	KDNPMLPKEIRQPMGEISLNDLNEQ	120
X67508	SHTTKQLFDLYQKTVGV	LSSTCYEKHQEQQLPKL	KDNPMLPKEIRQPMGEISLNDLNEQ	120
AEM60197	SHTTKQLFDLYQKTVGV	LSSTCYEKHQEQQLPKL	KDNPMLPKEIRQPMGEISLNDLNEQ	111
DQ539405	SHTTKQLFDLYQKTVGV	LSSTCYEKHQEQQLPKL	KDNPMLPKEIRQPMGEISLNDLNEQ	111
X96428	SHTTKQLFDLYQKTVGV	LSSTCYEKHQEQQLPKL	KDNPMLPKEIRQPMGEISLNDLNEQ	120
HM 1046345	LEELFENVDSNLKLIPEPK	QVIGNQISTNKKQVENVVEIDPMLLLEFDFARQEDPYG	GLV	180
NM_001247148	LEELFENVDSNLKLIPEPK	QVIGNQISTNKKQVENVVEIDPMLLLEFDFARQEDPYG	GLV	180
Q07472	LEELFENVDSNLKLIPEPK	QVIGNQISTNKKQVENVVEIDPMLLLEFDFARQEDPYG	GLV	179
X67508	LEELFENVDSNLKLIPEPK	QVIGNQISTNKKQVENVVEIDPMLLLEFDFARQEDPYG	GLV	180
AEM60197	LEELFENVDSNLKLIPEPK	QVIGNQISTNKKQVENVVEIDPMLLLEFDFARQEDPYG	GLV	171
DQ539405	LEELFENVDSNLKLIPEPK	QVIGNQISTNKKQVENVVEIDPMLLLEFDFARQEDPYG	GLV	170
X96428	LEELFENVDSNLKLIPEPK	QVIGNQISTNKKQVENVVEIDPMLLLEFDFARQEDPYG	GLV	179
HM 1046345	QREGDYSGLGTFNCCG	ARHLARLQPN.....KQGLMSGGGSDITTFGLG		226
NM_001247148	QREGDYSGLGTFNCCG	PRHLARLQPNNTY.....KQGLMSGGGSDITTFALG		228
Q07472	QREGDYSGLGTFNCCG	NRHLARLQPNMKQPMKQGLMSGGGSDITTFALG		230
X67508	QREGDYSGLGTFNCCG	NRHLARLQPNNM.....KQGLMSGGGSDITTFALG		228
AEM60197	QREGDYSGLGTFNCCG	AGHLARLQPNHNM.....KQGLMSGGGSDITTFALG		212
DQ539405	QREGDYSGLGTFNCCG	PRHLARLQPN.....KQGLMSGGGSDITTFGLA		214
X96428	QREGDYSGLGTFNCCG	PRHLARLQPNQPM.....KQGLMSGGGSDITTFALG		227

HM104635、NM_001247148、Q07472、X67508、AEM60197、DQ539405、X96428分别对应辣椒、番茄、矮牵牛、马铃薯、曼陀罗、凤茄、烟草。黑色阴影部分为保守的氨基酸序列，灰色部分为非保守的氨基酸序列，空格部分为有差异的区域

图4 PAP3基因预测的氨基酸序列与其他物种 MADS-box 基因氨基酸序列比对结果

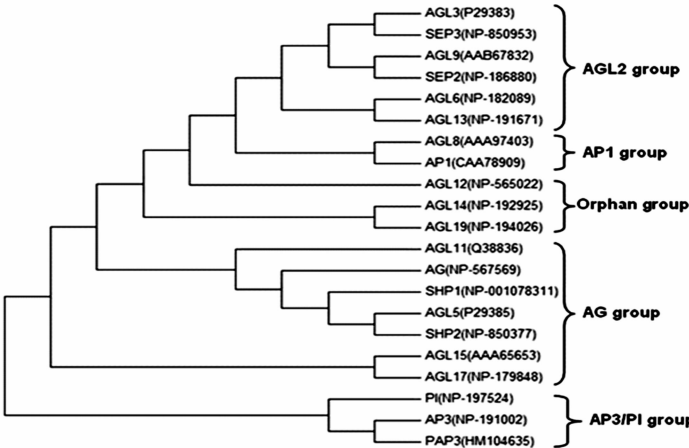


图5 PAP3和相关蛋白的系统进化树分析

[2]Vandenbussche M,Zethof J,Royaert S,et al. The duplicated B – class heterodimer model;whorl – specific effects and complex genetic interactions in *Petunia hybrida* flower development[J]. The Plant Cell, 2004,16(3):741 – 754.

[3]Preston J C,Hileman L C. SQUAMOSA – PROMOTER BINDING PROTEIN 1 initiates flowering in *Antirrhinum majus* through the activation of meristem identity genes[J]. The Plant Journal,2010,62(4):704 – 712.

[4]Shindo C,Lister C,Crevillen P,et al. Variation in the epigenetic silencing of FLC contributes to natural variation in *Arabidopsis* vernalization response[J]. Genes & Development,2006,20(22):3079 – 3083.

[5]Verdonk J C,Shibuya K,Loucas H M,et al. Flower – specific expression of the *Agrobacterium tumefaciens* isopentenyltransferase gene results in radial expansion of floral organs in *Petunia hybrida*[J]. Plant Biotechnology Journal,2008,6(7):694 – 701.

[6]Chae E,Tan Q K,Hill T A,et al. An arabidopsis f – box protein acts as a transcriptional co – factor to regulate floral development[J]. Development,2008,135(7):1235 – 1245.

[7]Liu Y,Schiff M,Dinesh – Kumar S P. Virus – induced gene silencing in tomato[J]. Plant Journal,2002,31(6):777 – 786.

[8]Xu G,Ma H,Nei M,et al. Evolution of F – box genes in plants;different modes of sequence divergence and their relationships with functional diversification[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2009,106(3):835 – 840.

[9]Elitzur T,Vrebalov J,Giovannoni J J,et al. The regulation of MADS – box gene expression during ripening of banana and their regulatory interaction with ethylene[J]. Journal of Experimental Botany,2010,61(5):1523 – 1535.

[10]Colombo M,Masiero S,Vanzulli S,et al. AGL23,a type I MADS – box gene that controls female gametophyte and embryo development in *Arabidopsis*[J]. The Plant Journal,2008,54(6):1037 – 1048.

刘子金,杨小波,林泽钦,等. 10 种藤黄科植物遗传多样性的 ISSR 分析[J]. 江苏农业科学,2016,44(7):55-58.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.07.015

10 种藤黄科植物遗传多样性的 ISSR 分析

刘子金^{1,2}, 杨小波^{1,2}, 林泽钦^{1,2}, 吴庭天^{1,2}, 周 韬^{1,2}, 李东海^{1,2}, 岑举人^{1,2}

(1. 海南大学热带作物种质资源保护与开发利用教育部重点实验室, 海南海口 570228; 2. 海南大学园艺园林学院, 海南海口 570228)

摘要:运用内部简单重复序列(inter-simple sequence repeat, ISSR)分子标记对采自海南省的 10 种藤黄科植物进行遗传多样性分析,结果显示:(1)从 100 条 ISSR 引物中筛选出 8 条能扩增出清晰条带且多态性明显的引物;8 条引物扩增出 331 条条带,其中多态性位点有 106 个,多态性比例为 100%,平均每条引物扩增位点数为 13.25 个。(2)材料间的遗传相似系数范围为 0.407 8~0.699 0,平均为 0.562 2。以 0.620 0 作为最低遗传相似系数,将 10 种藤黄科植物划分为 5 大类:①铁力木;②菲岛福木、单花山竹子、山竹子;③多花山竹子、越南黄牛木、黄牛木;④岭南山竹子;⑤红厚壳、薄叶红厚壳。研究结果首次从分子水平揭示了藤黄科植物的遗传多样性,为合理地引种、驯化、保护、利用藤黄科植物野生资源提供了重要的参考依据和数据支持。

关键词:藤黄科;ISSR;遗传多样性;聚类分析;相似系数

中图分类号:S567.1*90.32 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2016)07-0055-04

藤黄科(Guttiferae)属双子叶植物纲五桠果亚纲,是一个热带科。我国有 8 属 87 种藤黄科植物,分别隶属于 3 亚科,几乎遍布全国各地^[1],海南省主要有黄牛木属、红厚壳属、铁力木属、藤黄属等。近年来,随着人们对藤黄科植物研究的不断深入,从中分离出大量黄酮类化合物^[2]、咕吨酮类化合物^[3-4]、萜类化合物^[5]等。药理研究表明:藤黄科植物药用活性成分具有抗肿瘤^[6]、抗艾滋病^[7]、抗菌^[8]等多种生物活性,

极具研究和开发价值。因此,对藤黄科植物进行深入研究具有重要意义。

内部简单重复序列(inter-simple sequence repeat, ISSR)是由 Zietkiewicz 等在 1994 年提出的一种新型分子标记技术^[9],用于检测简单重复序列(SSR)间的 DNA 序列差异,具有比随机扩增多态 DNA(RAPD)更高的可重复性、稳定性^[10]。同时,该试验操作简单、快速、高效,不需要繁琐的构建文库、设计引物、杂交、同位素显示等步骤,而且 ISSR 标记可以揭示整个基因组的一些特征,并呈孟德尔式遗传。目前,ISSR 技术已在品种鉴定^[11]、遗传作图^[12-13]、遗传多样性^[14-15]等研究中得到了广泛应用^[16]。本研究利用 ISSR 技术对采自海南省的 10 种藤黄科植物进行亲缘关系、遗传多样性分析,以期对藤黄科植物种质资源的收集、鉴定、保护和利用提供理论基础。

收稿日期:2015-06-16

基金项目:海南省自然科学基金(编号:20153155);海南大学博士科研启动基金(编号:kyqd1420)。

作者简介:刘子金(1991—),男,河南新乡人,硕士研究生,主要从事热带药用植物资源及其活性物质研究。E-mail:1097717416@qq.com。

通信作者:岑举人,博士,讲师,主要从事热带药用植物资源及其活性物质研究。E-mail:240729735@qq.com。

[11]Tsaftaris A, Pasentsis K, Makris A, et al. The study of the E-class SEPALLATA3-like MADS-box genes in wild-type and mutant flowers of cultivated saffron crocus (*Crocus sativus* L.) and its putative progenitors[J]. Journal of Plant Physiology, 2011, 168(14): 1675-1684.

[12]郭 爽,沈火林,杨文才,等. 利用抑制消减杂交技术分离辣椒细胞质雄性不育育性恢复相关 EST[J]. 园艺学报, 2009, 36(10): 1443-1449.

[13]Becker A, Theissen G. The major clades of MADS-box genes and their role in the development and evolution of flowering plants[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2003, 29(3): 464-489.

[14]Kim S H, Mizuno K, Fujimura T. Isolation of MADS-box genes from sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) expressed specifically in vegetative tissues[J]. Plant & Cell Physiology, 2002, 43(3): 314-322.

[15]Li H L, Wang Y, Guo D, et al. Three MADS-box genes of *Hevea brasiliensis* expressed during somatic embryogenesis and in the laticifer

cells[J]. Molecular Biology Reports, 2011, 38(6): 4045-4052.

[16]Mathew R, Rosenthal A, Fellows K, et al. MADS-box gene family in rice: genome-wide identification, organization and expression profiling during reproductive development and stress[J]. BMC Genomics, 2007, 8: 242.

[17]Zhang B, Su X, Zhou X. A MADS-box gene of *Populus deltoides* expressed during flower development and in vegetative organs[J]. Tree Physiology, 2008, 28(6): 929-934.

[18]Whipple C J, Ciceri P, Padilla C M, et al. Conservation of B-class floral homeotic gene function between maize and *Arabidopsis*[J]. Development, 2004, 131(24): 6083-6091.

[19]Aoki S, Uehara K, Imafuku M, et al. Phylogeny and divergence of basal angiosperms inferred from APETALA3- and PISTILLATA-like MADS-box genes[J]. Journal of Plant Research, 2004, 117(3): 229-244.

[20]刘菊华,徐碧玉,张 静,等. MADS-box 转录因子的相互作用及对果实发育和成熟的调控[J]. 遗传, 2010, 32(9): 893-902.