

# 云南栎[木衣]TCP 基因家族全基因组鉴定与表达分析

张宝月<sup>1,2</sup>, 刘国平<sup>1,2</sup>, 田金红<sup>1,2</sup>, 王大玮<sup>1,2\*</sup>

1 西南林业大学 西南山地森林资源保育与利用教育部重点实验室, 云南 昆明 650224

2 西南林业大学 云南省高校林木遗传改良与繁育重点实验室, 云南 昆明 650224

张宝月, 刘国平, 田金红, 王大玮. 云南栎[木衣]TCP 基因家族全基因组鉴定与表达分析[J]. 生物工程学报, 2025, 41(2): 809-824.

ZHANG Baoyue, LIU Guoping, TIAN Jinhong, WANG Dawei. Genome-wide identification and expression analysis of TCP gene family in *Docynia delavayi* (Franch.) Schneid.[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2025, 41(2): 809-824.

**摘要:** 云南栎[木衣] (*Docynia delavayi* (Franch.) Schneid.) 作为一种经济林果树, 具有较高药用和食用价值。TCP (Teosinte branched1/Cycloidea/Proliferating cell factor) 基因家族在植物整个生长发育过程中发挥着重要的作用。为探讨云南栎[木衣]TCP 基因家族在其生长发育过程中的作用, 本研究利用生物信息学方法对云南栎[木衣]TCP 基因家族进行了全基因组鉴定, 并分析了其在种子萌发和果实发育不同时期的表达水平。结果显示, 云南栎[木衣]共有 18 个 DdeTCP 基因, 不均匀地分布在 11 条染色体上。系统进化分析结果显示, DdeTCP 在 Class I 中有 3 个成员, Class II 类有 15 个成员, 表明 DdeTCP 家族成员间出现了功能分化。基因表达模式分析显示, *AtTCP14* 同源基因 *DdeTCP11* 在种子萌发前期具有较高的表达水平, 表明其可能在种子萌发时期发挥重要作用。此外, 聚类在 Class I 中的 *DdeTCP16* 在果实成熟期表达量较高, 推测其可能与果实成熟有关。本研究为进一步探索 DdeTCP 基因家族在云南栎[木衣]生长发育过程中的功能奠定了基础。

**关键词:** 云南栎[木衣]; 转录组; TCP 基因家族; 生物信息学; 表达分析

资助项目: 云南省基础研究计划(202401AS070042); 国家自然科学基金(32060350); 西南林业大学林业创新项目(LXXK-2023Z01); 云南省“万人计划”青年拔尖人才项目(YNWR-ONBJ-2020-230)

This work is supported by the Yunnan Fundamental Research Project (202401AS070042), the National Natural Science Foundation of China (32060350), the Forestry Innovation Program of Southwest Forestry University (LXXK-2023Z01), and the Fund of Ten-thousand Talent Plans for Young Top-notch Talents of Yunnan Province (YNWR-ONBJ-2020-230).

\*Corresponding author. E-mail: wangdawei@swfu.edu.cn

Received: 2024-06-17; Accepted: 2024-09-11; Published online: 2024-09-12

## Genome-wide identification and expression analysis of TCP gene family in *Docynia delavayi* (Franch.) Schneid.

ZHANG Baoyue<sup>1,2</sup>, LIU Guoping<sup>1,2</sup>, TIAN Jinhong<sup>1,2</sup>, WANG Dawei<sup>1,2\*</sup>

1 Key Laboratory of Ministry of Education for Conservation and Utilization of Mountain Forest Resources in Southwest China, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China

2 Key Laboratory for Forest Genetic and Tree Improvement & Propagation in Universities of Yunnan Province, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China

**Abstract:** *Docynia delavayi* (Franch.) Schneid. is an economic fruit plant with high medicinal and edible values. The TCP gene family plays a vital role in plant growth and development. To explore the function of the TCP gene family in the growth and development of *D. delavayi*. In this study, the TCP gene family (DdeTCP) members were identified from the *D. delavayi* genome and their expression levels at different stages of seed germination and fruit development were analyzed. The results showed that a total of 18 DdeTCP genes were identified from the *D. delavayi* genome, with uneven location on 11 chromosomes. The phylogenetic tree showed that the 18 DdeTCPs could be classified into class I (3) and class II (15), suggesting that functional differentiation occurred among the DdeTCP family members. *DdeTCP11* highly homologous to *AtTCP14* was highly expressed in the early stage of seed germination, which suggested that this gene played a key role in seed germination. In addition, *DdeTCP16* in class I had a high expression level during the fruit ripening stage, which indicated that it might be related to fruit ripening. The findings lay a foundation for probing into the roles of the DdeTCP gene family in the growth and development of *D. delavayi*.

**Keywords:** *Docynia delavayi* (Franch.) Schneid.; transcriptome; TCP gene family; bioinformatics; expression analysis

云南柃[木衣] [*Docynia delavayi* (Franch.) Schneid.] 为蔷薇科 (Rosaceae) 柃[木衣] 属 (*Docynia*) 植物, 主要分布在我国云南、贵州、四川等地区。云南柃[木衣] 具有较高的食用和药用价值, 广受当地人民喜爱<sup>[1-2]</sup>, 其根、茎、叶和果实均可入药, 有消炎、舒经活血、疏肝止痛、清热消毒等功效<sup>[3]</sup>。此外, 果实还含有丰富的多酚和黄酮类等生物活性物质, 具有抗氧化、抗肿瘤和降血糖等药效<sup>[4-5]</sup>。云南柃[木衣] 的营养和药用价值极高, 是一种极具开发利用价值的经济林果树。迄今为止, 对云南柃[木衣] 的研究主要涉及分子生物学研究<sup>[6-8]</sup>、鲜食型优树选择<sup>[9]</sup>、优化 RNA 和 DNA 提取方法<sup>[10-11]</sup>、

建立多种 PCR 反应体系<sup>[12-13]</sup>, 或使用 SSR 分子标记方法系统地分析其遗传多样性<sup>[14-15]</sup>, 极大地推动了其分子育种工作。

TCP (Teosinte branched1/Cycloidea/Proliferating cell factor) 是植物特有的一类转录因子, 其包含 1 个由 59 个氨基酸组成的碱性螺旋-环-螺旋 (basic-Helix-Loop-Helix, bHLH) 保守结构域。根据结构域的差异可以将 TCP 基因家族分为 2 类: Class I 和 Class II, Class II 又可以分为 CIN 和 CYC/TB1, 其中 CIN 在植物中普遍存在, 而 CYC/TB1 是被子植物所特有。Class I 和 Class II 家族的差别在于 Class I 的 TCP 的碱性区域缺失了 4 个氨基酸残基。近年来, 已有研究表明 TCP

基因家族成员在植物的生长发育、激素调节及逆境胁迫响应及防御中发挥关键作用。如参与调控多种植物激素的信号转导、合成运输,以适应外界环境对植物生长发育的影响<sup>[16]</sup>,参与激素信号转导过程中的蛋白互作(SAP11、MYB 等)以提升植物的抗逆性<sup>[17]</sup>,具有重要的研究价值。

此外,TCP 基因家族还被发现能够参与调控植物种子萌发、叶片及花粉发育、细胞周期调节及细胞衰老等生长发育过程<sup>[18]</sup>。在 2 个亚家族中,Class I 亚族基因的调控作用主要表现为促进植物生长发育。例如,拟南芥 *AtTCP14* 和 *AtTCP15* 对种子萌发起到促进作用<sup>[19]</sup>,*AtTCP20* 在调节生长以及叶片衰老过程中具有重要作用<sup>[20-21]</sup>;柑橘 *CiTCP* 参与了柑橘果实成熟的过程<sup>[22]</sup>;在草莓中 *FvTCP9* 和 *FaMYC1* 相互作用促进花青素的积累,促进果实成熟<sup>[23]</sup>。相比之下,Class II 亚族基因的作用比较复杂,也分化得更多,大多表现在抑制植物生长和细胞增殖<sup>[24]</sup>。例如在非洲菊、百脉根和金鱼草中 *CYC* 基因会抑制植物中花器官的形成,并最终影响花的对称性<sup>[25]</sup>;拟南芥 II 型 TCP 家族成员 *AtTCP4* 通过抑制细胞的增殖从而促进叶片的衰老<sup>[21,26]</sup>;玉米 TB1 具有抑制侧枝生长和调控花序形成的作用<sup>[27]</sup>。

鉴于 TCP 基因家族在植物生长发育过程中的重要作用,本研究利用生物信息学方法对云南柊[木衣]的 TCP 基因家族进行鉴定与分析,并对 DdeTCPs 在种子萌发和果实发育时期的表达模式进行分析,以期为后续挖掘 DdeTCPs 在云南柊[木衣]生长发育中的功能提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 DdeTCPs 的鉴定及其理化性质分析

从拟南芥数据库(<http://www.arabidopsis.org>)中获取 24 个 AtTCP 基因家族成员的蛋白序

列。利用 TBtools 软件<sup>[28]</sup>中 BLAST 工具进行本地 Blast 对比,将相似度 $\geq 30\%$ 且  $E \leq 10^{-5}$  的序列确定为云南柊[木衣]最初的候选 TCP 蛋白。将云南柊[木衣]TCP 蛋白序列提交 NCBI 中的 CD-search 搜索工具查找 TCP 特殊结构域,其中包含 TCP 特殊结构域的序列被认定为 TCP 蛋白。分别利用在线软件 EXPASY (<http://web.expasy.org/protparam/>)和 WOLFP SORT (<https://wolfsort.hgc.jp/>)预测其基本理化性质和亚细胞定位。最后,根据云南柊[木衣]基因组注释信息,使用 TBtools 软件<sup>[28]</sup>的 Synteny Visualization 进行 DdeTCPs 基因组内共线性关系和 Ka/Ks Calculator 进行复制基因对的 Ka/Ks 值分析。

### 1.2 DdeTCPs 系统进化分析

利用软件 MEGA 将 18 条云南柊[木衣]TCP 蛋白序列和 24 条拟南芥 TCP 蛋白序列进行多序列比对,将比对好的文件利用 IQ tree 软件 (<https://www.iqtree.org>)构建系统发育进化树<sup>[29]</sup>。参考拟南芥 TCP 系统发育树的分支对云南柊[木衣]TCP 成员进行分组,再利用 Fig Tree v1.4.3、Adobe Illustrator 软件对系统发育树进行调整。

### 1.3 DdeTCPs 序列特征及保守结构域分析

将 18 个 DdeTCPs 蛋白序列通过 MEGA 软件进行多序列比对。利用软件 Jalview 对云南柊[木衣]TCP 家族成员的序列特征进行可视化分析。利用 MEME (<http://meme-suite.org/tools/meme>)进行蛋白的保守基序分析,将 motif 数量设置为 10,从其基因组注释文件中获取 DdeTCPs 基因结构数据,最后利用 TBtools 软件<sup>[28]</sup>展示 DdeTCPs 基因结构和保守基序情况。

### 1.4 DdeTCPs 启动子顺式作用元件分析

利用 TBtools 软件<sup>[28]</sup>从云南柊[木衣]基因组注释文件中提取 DdeTCPs 基因上游 2 000 bp

的启动子序列,并在 Plant Care 网站(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>)上对 DdeTCPs 基因家族中的顺式作用元件进行分析,再用 TBtools 软件<sup>[28]</sup>进行数据处理。

### 1.5 DdeTCPs 与其他物种共线性分析

选择 4 个具有代表性的蔷薇科物种[白梨(*Pyrus bretschneideri*)、月季(*Rosa chinensis*)、苹果(*Malus domestica*)、桃子(*Prunus persica*)]和 2 个模式植物[拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和杨树(*Populus trichocarpa*)]与云南柃[木衣]TCP 基因家族进行共线性分析,利用 TBtools 软件<sup>[28]</sup>分析物种间共线性关系并绘图。

### 1.6 DdeTCPs 基因的表达分析

课题组前期已完成对云南柃[木衣]种子萌发的 5 个不同阶段(S1-S5:干种、吸胀、萌动、发芽、成苗)和果实发育的 7 个不同时期(15、30、60、90、120、150、180 d)的转录组测序。从此测序数据中提取 18 个 DdeTCPs 基因的 FPKM 值(fragments per kilobase million),用函数  $\text{Log}_2(\text{FPKM}+1)$  进行均一化处理,最后利用 TBtools 软件<sup>[28]</sup>绘制热图。为进一步验证表达量,本

研究随机挑选了 6 个 DdeTCPs 基因进行实时荧光定量聚合酶链反应(real-time quantitative polymerase chain reaction, RT-qPCR)验证。以 *Actin* 基因作为内参基因,参考 Wang 等<sup>[30]</sup>的方法进行 RT-qPCR 分析。基因的引物序列信息如表 1 所示。

## 2 结果与分析

### 2.1 DdeTCPs 理化性质分析

从全基因组数据库中共鉴定出 18 个云南柃[木衣]TCP 家族成员,根据其在染色体上的位置命名为 *DdeTCP1*–*DdeTCP18*。理化性质预测结果显示,DdeTCP 相对分子质量在 16.64–69.76 kDa 范围内;氨基酸长度差异较大,在 147–620 aa 之间;脂肪系数的差异较小,范围在 54.82–78.24 之间;等电点范围是 5.53–10.07,大多数蛋白为碱性蛋白,且具有良好的亲水性;亚细胞定位预测结果显示,DdeTCPs 均定位在细胞核内(表 2)。

### 2.2 DdeTCPs 染色体定位及共线性分析

染色体定位结果显示,18 个 DdeTCPs 基因

表 1 云南柃[木衣]TCP 基因 RT-qPCR 引物

Table 1 RT-qPCR primers of TCP family genes in *Docynia delavayi*

Gene ID	Gene Number		Primer sequence (5'→3')
Dder-R30-4242217.1	<i>DdeTCP6</i>	F	AGGAGGAGGAAGGAAAACGG
		R	GGAAAGAACGGAGGGTTGGTATT
Dder-R113-22724151.1	<i>DdeTCP16</i>	F	TAAGGACCGACACAGCAAGG
		R	CAGTAGAGAAGGAGGCGGGA
Dder-R50-5345289.1	<i>DdeTCP3</i>	F	CTTCTCGGGTTGTCCTCCTC
		R	CCGAAGTGTGATGTCCGTGA
Dder-R4-5838673.1	<i>DdeTCP11</i>	F	TTACCCACCGCCGTTCTTAC
		R	CTGACCTGTTTCTGGGGCTT
Dder-R107-3209171.1	<i>DdeTCP8</i>	F	TCACCAGAATCAGAGCCAGC
		R	GTTACCCGAATCTCCGACC
Dder-R98-5976826.1	<i>DdeTCP7</i>	F	AAAGCTATGCACCCGATCCC
		R	TTGCTCCATGCCACCATTCT
Reference gene	<i>Actin</i>	F	CTGCGTTAGCCCCAAGTAGC
		R	GGACCTGATTCATCGTATTCTGC

表 2 DdeTCP 基因家族成员信息

Table 2 The characteristics of DdeTCP gene family members

Gene name	Gene ID	Amino acids (aa)	Molecular weight	Theoretical pI	Instability index	Aliphatic index	Grand average of hydropathicity (GRAVY)	Sub-cellular localization
<i>DdeTCP1</i>	Dder-R73-20182313.1	301	32 179.03	5.53	59.35	67.18	-0.526	Nucleus
<i>DdeTCP2</i>	Dder-R26-4620908.1	620	69 756.57	7.35	63.09	54.82	-0.927	Nucleus
<i>DdeTCP3</i>	Dder-R50-5345289.1	518	56 768.14	8.20	60.47	57.36	-0.852	Nucleus
<i>DdeTCP4</i>	Dder-R66-2494502.1	377	42 020.45	8.74	45.55	61.80	-0.762	Nucleus
<i>DdeTCP5</i>	Dder-R66-1928140.1	439	50 145.54	7.44	53.26	58.86	-1.029	Nucleus
<i>DdeTCP6</i>	Dder-R30-4242217.1	383	41 859.11	6.76	46.61	70.31	-0.758	Nucleus
<i>DdeTCP7</i>	Dder-R98-5976826.1	349	38 289.78	6.65	50.90	57.36	-0.747	Nucleus
<i>DdeTCP8</i>	Dder-R107-3209171.1	482	52 600.45	7.49	62.60	57.78	-0.837	Nucleus
<i>DdeTCP9</i>	Dder-R107-4957077.1	384	43 692.72	9.14	55.11	62.71	-0.861	Nucleus
<i>DdeTCP10</i>	Dder-R107-7246531.1	147	16 643.84	10.07	50.34	73.61	-0.903	Nucleus
<i>DdeTCP11</i>	Dder-R4-5838673.1	222	24 323.61	6.66	65.20	78.24	-0.476	Nucleus
<i>DdeTCP12</i>	Dder-R36-2755543.1	477	53 131.99	9.05	46.17	60.21	-0.843	Nucleus
<i>DdeTCP13</i>	Dder-R32-2344972.1	373	41 448.99	8.49	46.20	62.76	-0.708	Nucleus
<i>DdeTCP14</i>	Dder-R32-1773561.1	472	53 532.37	6.81	46.41	56.23	-0.923	Nucleus
<i>DdeTCP15</i>	Dder-R113-2742717.1	410	45 595.41	8.93	35.46	59.32	-0.847	Nucleus
<i>DdeTCP16</i>	Dder-R113-22724151.1	283	30 071.11	8.07	47.24	60.39	-0.737	Nucleus
<i>DdeTCP17</i>	Dder-R68-2644934.1	380	41 798.84	6.65	51.58	65.21	-0.821	Nucleus
<i>DdeTCP18</i>	Dder-R28-5351560.1	349	38 191.45	6.13	49.19	55.96	-0.755	Nucleus

家族成员不均匀地分布在 11 条不连续的染色体上, 其中 10 号染色体上个数是最多的。DdeTCPs 基因组内共线性结果显示(图 1), 共有 18 对(14 个)基因存在共线性关系, 属于片段复制。存在 1 个 DdeTCP 基因同时和多个 DdeTCPs 基因存在共线性关系的情况, 例如 *DdeTCP12* 同时与 *DdeTCP14*、*DdeTCP15* 和 *DdeTCP5* 存在共线性关系。Ka/Ks 值分析结果显示(表 3), 只有 15 对基因存在 Ka/Ks 值且均小于 1, 最大值为 0.643 (*DdeTCP17-DdeTCP6*), 最小值为 0.132 (*DdeTCP4-DdeTCP6*)。

### 2.3 DdeTCPs 系统进化树构建

系统发育进化树结果显示, DdeTCPs 可以分为 2 大亚类, 分别是 Class I 亚家族的 proliferating cell factor (PCF), 另一个 Class II 亚族又分为 CINCINNATA (CIN) 和 cycloidea/teosinte branched1 (CYC/TB1)。其中 PCF 只含

有 3 个 DdeTCPs 基因; CIN 含有成员最多, 有 11 个; CYC/TB1 亚组中 DdeTCPs 基因成员有 4 个(图 2)。研究表明 *AtTCP14* 对种子萌发起到促进作用<sup>[31]</sup>, 推测与其聚类在同一分支的 DdeTCPs 可能有类似的功能。

### 2.4 DdeTCPs 基因结构域多序列比对分析

云南柃[木衣]TCP 蛋白保守结构域预测结果表明, 在 59 个残基的 TCP 结构域中, basic 区域保守性最强, Helix 区域保守性较差, loop 区域变化较大。在 DdeTCPs 蛋白保守结构域中, 精氨酸(R)、亮氨酸(L)和天冬氨酸(D)含量丰富(图 3)。Class I 类中 *DdeTCP1*、*DdeTCP11*、*DdeTCP16* 少了 4 个氨基酸残基, 满足分类特点。

### 2.5 DdeTCPs 蛋白保守基序分析

由图 4A 可知, *DdeTCP2* 和 *DdeTCP14* 含 3 个外显子、*DdeTCP9* 含 5 个、*DdeTCP3* 含 2 个,

其余基因只含 1 个外显子。蛋白保守结构域分析结果显示(图 4B、4C), motif 1 存在于所有 DdeTCP 蛋白中,除 DdeTCP1 和 DdeTCP11 外, motif 1 和 motif 2 都以组合的形式出现。DdeTCP5 和 DdeTCP18 含有完全相同的 5 个 motif 序列; DdeTCP12 和 DdeTCP15 含有完全

相同的 6 个 motif。在 DdeTCP 蛋白 Class II 类中, motif 4 与 motif 1 和 motif 2 以组合的形式出现; motif 9 仅存在于蛋白 DdeTCP12 和 DdeTCP15 中; CYC/TB1 亚组的 4 个蛋白中, 都仅含有 motif 1、motif 2、motif 3 和 motif 10, 保守基序保持一致。

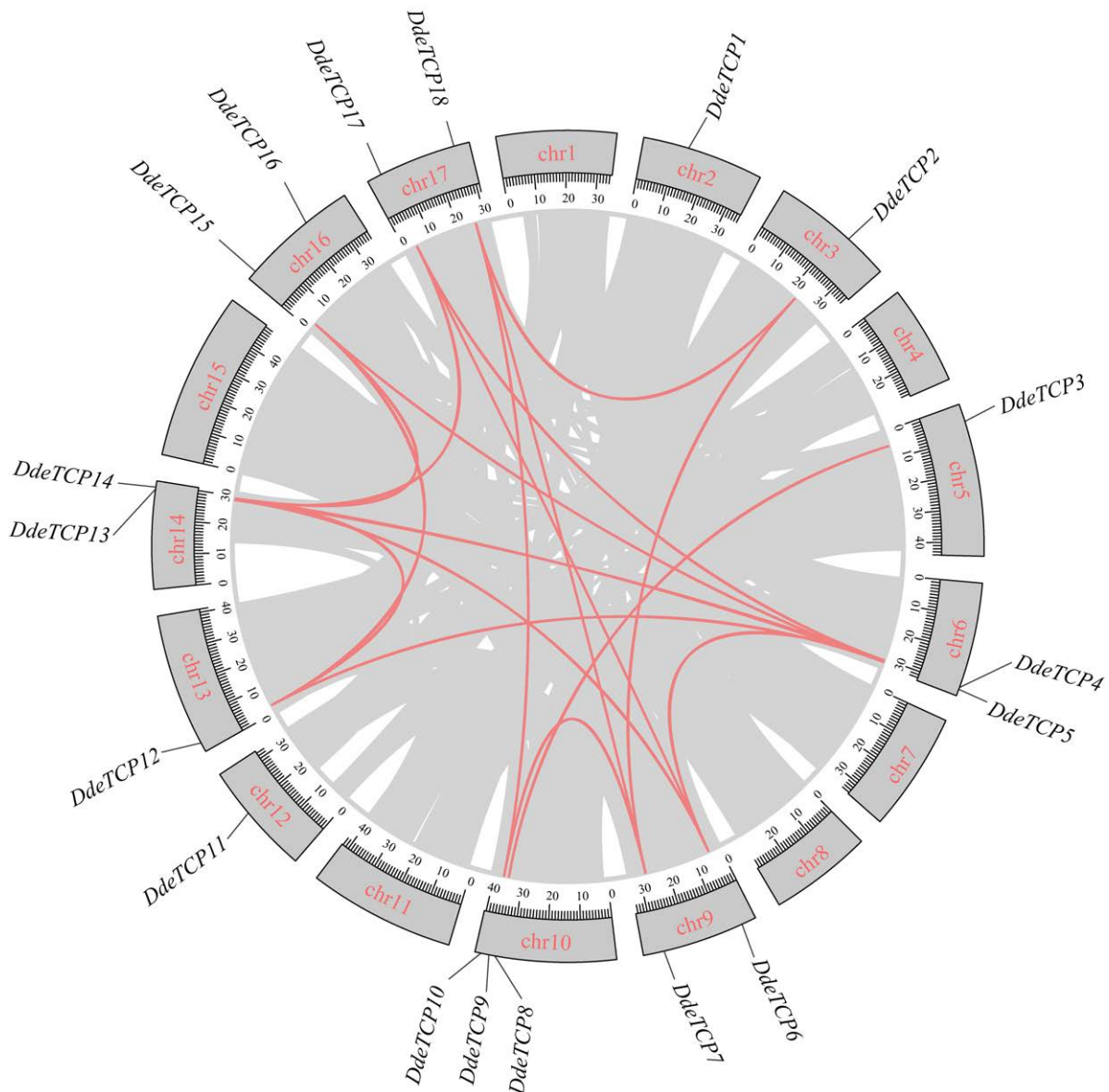


图 1 云南柃[木衣]TCP 基因家族成员的共线性关系 染色体上的刻度条表示染色体的长度(Mb)。红线连接的基因具有共线性关系。

Figure 1 Collinearity analysis of TCP gene family members in *Docynia delavayi*. Scale bar on chromosome shows the length of the chromosome (Mb). The genes connected by red lines have a collinear relationship.

表 3 云南柃[木衣]TCP 同源基因对的 Ka/Ks 分析

Table 3 Ka/Ks analysis of the TCP homologous gene pairs from *Docynia delavayi*

Duplicated Pairs	Ka	Ks	Ka/Ks	Purifying selection	Duplicated type
<i>DdeTCP13-DdeTCP6</i>	0.560 7	2.542 8	0.220 515 302	Yes	Segmental
<i>DdeTCP17-DdeTCP6</i>	0.055 1	0.085 8	0.642 765 694	Yes	Segmental
<i>DdeTCP4-DdeTCP6</i>	0.554 0	4.182 2	0.132 457 855	Yes	Segmental
<i>DdeTCP8-DdeTCP3</i>	0.029 7	0.200 3	0.148 317 429	Yes	Segmental
<i>DdeTCP13-DdeTCP17</i>	0.526 9	2.457 1	0.214 441 059	Yes	Segmental
<i>DdeTCP13-DdeTCP4</i>	0.038 8	0.118 3	0.328 066 076	Yes	Segmental
<i>DdeTCP12-DdeTCP15</i>	0.075 8	0.164 6	0.460 476 078	Yes	Segmental
<i>DdeTCP14-DdeTCP15</i>	0.601 6	2.708 6	0.222 103 492	Yes	Segmental
<i>DdeTCP9-DdeTCP7</i>	0.689 1	4.009 4	0.171 864 299	Yes	Segmental
<i>DdeTCP18-DdeTCP7</i>	0.042 5	0.209 8	0.202 782 626	Yes	Segmental
<i>DdeTCP2-DdeTCP7</i>	0.398 1	2.197 1	0.181 217 580	Yes	Segmental
<i>DdeTCP18-DdeTCP2</i>	0.416 8	1.956 6	0.213 016 708	Yes	Segmental
<i>DdeTCP9-DdeTCP18</i>	0.689 7	2.539 9	0.271 535 840	Yes	Segmental
<i>DdeTCP17-DdeTCP4</i>	0.535 5	3.058 0	0.175 121 836	Yes	Segmental
<i>DdeTCP14-DdeTCP5</i>	0.100 2	0.198 5	0.504 955 563	Yes	Segmental

## 2.6 DdeTCPs 启动子元件分析结果

启动子顺式作用元件分析结果显示(图 5), 18 个 DdeTCPs 基因含有较多种类的顺式作用元件, 共有 309 个。包括 MYBHv1 结合位点(MYBHv1 binding site) 33 个、玉米蛋白代谢调控(zein metabolism regulation) 7 个、昼夜节律控制(circadian control) 4 个、胚乳表达(endosperm expression) 4 个、生长素响应(auxin-responsive) 9 个、防御和逆境响应(defense and stress responsiveness element) 9 个等。其中光响应(light responsive)是 DdeTCP 基因家族成员启动子中最丰富的顺式作用元件, 共有 167 个, 在 *DdeTCP14* 启动子中含有最多(11 个);其次脱落酸响应(abscisic acid responsiveness)元件有 59 个;茉莉酸甲酯响应(MeJA-responsiveness)元件有 44 个。而创伤响应(wound-responsive)元件仅存在于 *DdeTCP6* 和 *DdeTCP17* 启动子中, 细胞周期调控(cell cycle regulation)元件仅存在于 *DdeTCP18* 的启动子中。总的来说, 这些元件与 DdeTCPs 在生长发育、逆境响应和激素调节等方面的作用有关。

## 2.7 DdeTCPs 物种间共线性分析

物种间共线性分析结果显示(图 6), 白梨和云南柃[木衣]、苹果和云南柃[木衣]之间的同源基因对相同(63 对), 其次是杨树(40 对)、桃子(33 对)、月季(32 对)和拟南芥(25 对), 表明 TCP 在白梨、苹果和云南柃[木衣] 3 个物种间仍具有较高的相似性与保守性。

## 2.8 DdeTCPs 在种子萌发和果实发育过程中的表达分析

在种子萌发时期 DdeTCP 基因除 *DdeTCP10* 无表达, 其余的 17 个 DdeTCP 基因均有一定的表达且有较大差异, 呈现 3 种表达模式(图 7A), 其中 *DdeTCP11* 在吸胀期表达量达到峰值, 并在后 3 个时期中持续下降; 第 II 组有 7 个基因(*DdeTCP4/5/6/9/12/15/17*)在发芽期表达量达到峰值; 第 III 组中 4 个 TCP 基因(*DdeTCP2/8/16/18*)在干种期表达量较低, 后 4 个时期呈持续上升趋势; 3 个 TCP 基因(*DdeTCP3/7/13*)在萌动期表达量最高; 另外 *DdeTCP1* 和 *DdeTCP14* 基因在前 4 个时期表达量有所波动, 并在成苗期达到峰值; 只有 *DdeTCP11* 在种子萌发前期表达量

高, 随后持续下降。

在果实发育过程中, 仅有 11 个 *DdeTCP* 基因有表达, 可分为 2 种表达模式(图 7B), 其中第 I 组的 3 个基因(*DdeTCP3/9/16*)在前 90 d 表达量较低, 后 90 d 呈持续上升趋势; *DdeTCP17*

基因在第 60 天表达量达到峰值, 并在后 3 个时期中持续下降; 其余 TCP 基因(*DdeTCP1/2/6/7/8/11/18*)在前期阶段呈现出高表达量, 并随着时间的推移其表达量逐渐下降。

随机挑选 6 个 *DdeTCP* 基因进行 RT-qPCR

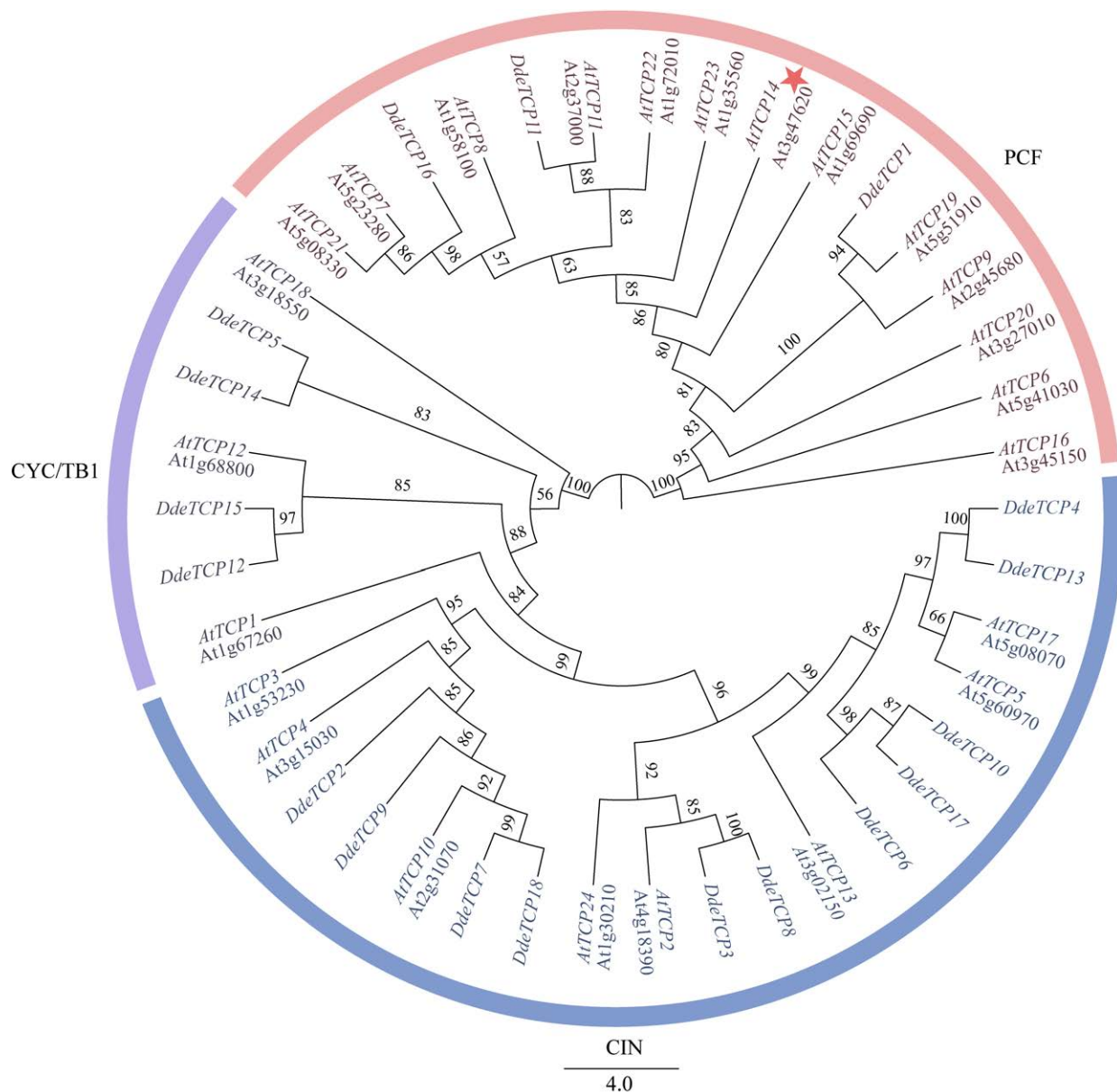


图 2 云南柃[木衣]与拟南芥 TCP 家族系统发育进化分析 星号基因在种子萌发阶段具有代表性, 不同颜色代表不同分支。

Figure 2 Phylogenetic evolution analysis of the TCP family in *Docynia delavayi* and *Arabidopsis thaliana*. Asterisked genes are representative at the seed germination stage and clades are shown in different colors.



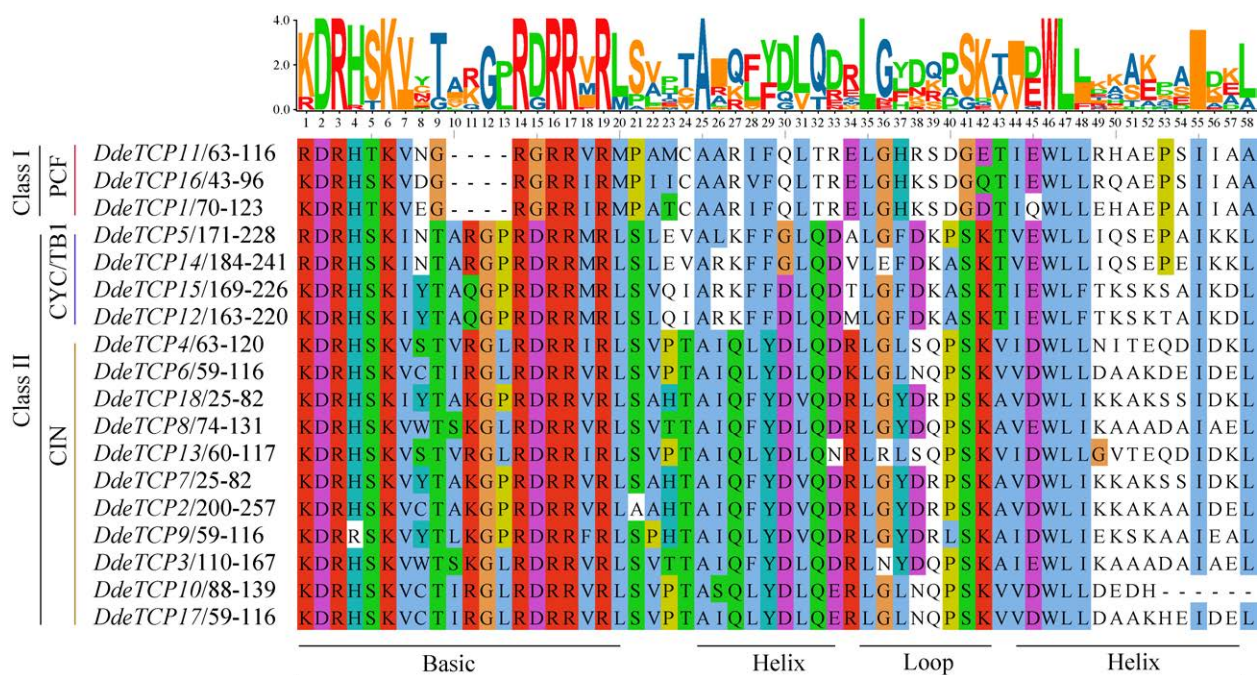


图3 DdeTCP 家族蛋白保守结构域序列比对

Figure 3 Sequence alignment of conserved domains of DdeTCP family proteins.

检测, 结果显示其表达模式均与转录组数据基本一致, 说明转录组数据较为可靠(图 7C、7D)。

### 3 讨论与结论

TCP 基因家族广泛参与了种子萌发<sup>[31]</sup>、叶片、花和果实发育<sup>[32]</sup>等植物生长发育过程。近年来, 植物基因组数据陆续发表, 极大地推动了植物遗传学领域的研究进展。随着这些数据资源的不断丰富, 越来越多植物的 TCP 基因家族被鉴定出来<sup>[33-35]</sup>。本研究中, 云南柃[木衣]共鉴定出 18 个 DdeTCP 基因, 比金银花(17 个)<sup>[35]</sup>、菠萝(9 个)<sup>[36]</sup>多, 较拟南芥(24 个)<sup>[37]</sup>、苹果(52 个)<sup>[33]</sup>、茶树(37 个)<sup>[38]</sup>、葡萄(19 个)<sup>[34]</sup>数量少, 这可能与 TCP 基因在不同物种间基因组大小、基因扩张程度不同有关<sup>[35]</sup>。对云南柃[木衣]基因家族进行了亚细胞定位预测, DdeTCP 主要集中在细胞核上, 这与草莓<sup>[39]</sup>和茶树<sup>[27]</sup>中的研究结果相符。通过系统进化树分析发现,

DdeTCP 被分为 Class I 和 Class II 这 2 类, DdeTCP 基因在 Class II 类中数量最多。Class II 抑制植物生长和细胞增殖, 因此推测聚类在 Class II 中的 DdeTCP 基因在云南柃[木衣]中也可能有类似作用<sup>[40]</sup>。在保守基序分析中 class I 类 DdeTCP 基因均含有 motif 1, class II 类基因 DdeTCP 均含有 motif 1、motif 2 和 motif 4, 这验证了分类的准确性。

顺式作用元件是转录调控过程中的重要组成部分, 参与调节多种生长发育机制<sup>[36]</sup>。本研究中发现 DdeTCP 含有光响应元件最多, 推测 DdeTCP 基因的转录受光周期调控, 从而调节植物对外界环境变化的响应。并且含有大量生长发育和激素响应顺式作用元件, 表明 DdeTCP 基因家族可能参与相关调节植物的生长和发育的调节途径。另外, 有研究表明 TCP 基因家族参与逆境胁迫响应过程, 在水稻中 TCP 基因 *PCF5* 可以提高水稻对于干旱和盐胁迫的耐受性<sup>[41]</sup>;

高粱中的 *TCP7* 也参与逆境胁迫响应过程<sup>[42]</sup>。而云南杉[木衣]中有 11 个 TCP 基因含有逆境胁迫相关顺式作用元件, 因此推测 *DdeTCP* 基因也参与逆境胁迫响应过程。

在基因家族扩张的过程中, 片段复制和串联复制是主要的基因复制事件<sup>[43]</sup>。本研究共发现 18 对片段复制基因但未发现串联复制, 推测 *DdeTCP* 基因家族的扩张以片段复制为主要

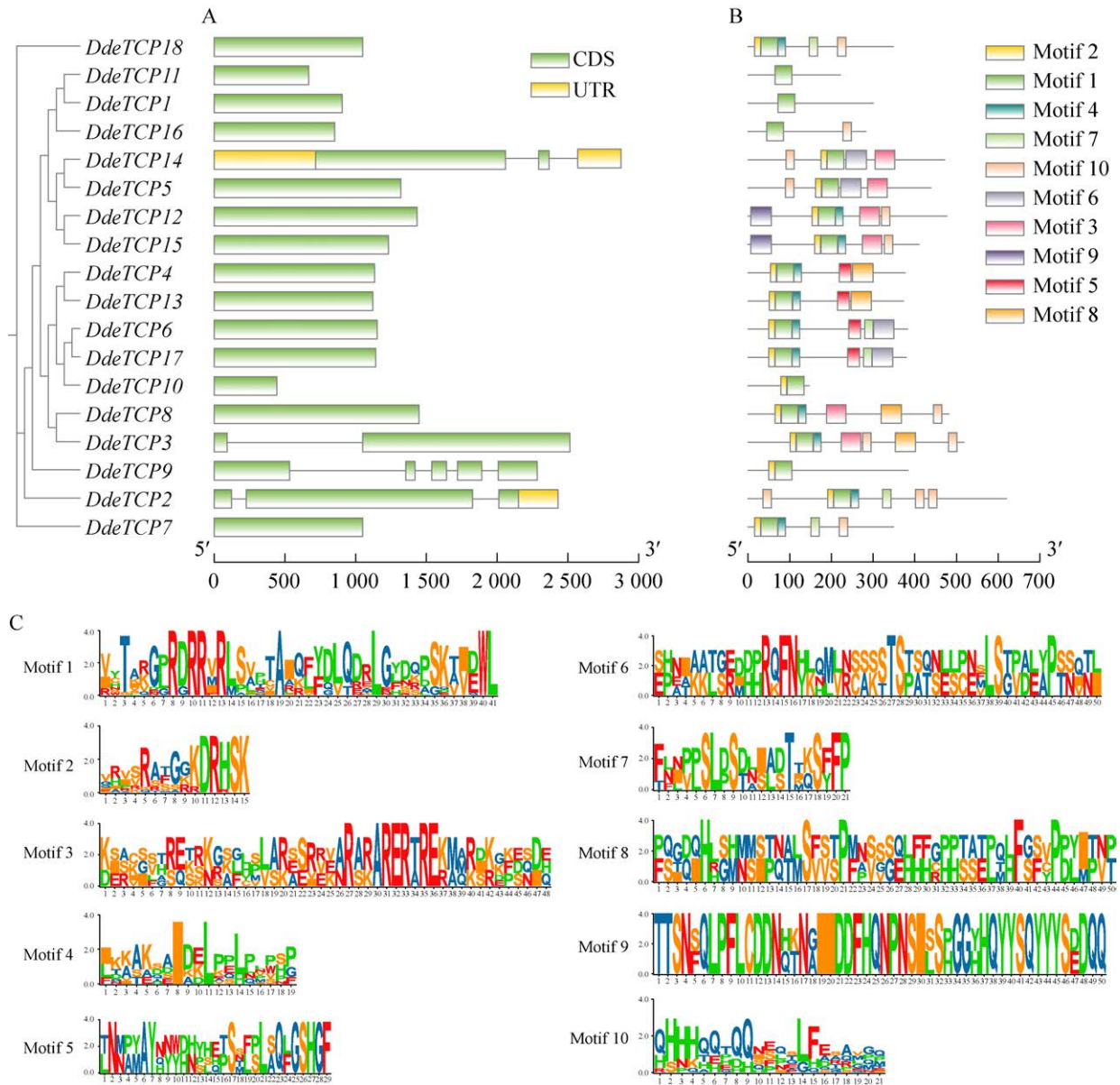


图 4 *DdeTCP* 基因结构(A)、蛋白保守结构域(C)及分布(B) 外显子、内含子和 UTR 分别用绿色框、黑线和黄色框表示; *DdeTCP* 蛋白中的保守基序由彩色框表示; 5'和 3'表示蛋白质合成的方向。

Figure 4 *DdeTCP* gene structure (A), protein-conserved structural domains (B) and the conserved sequences of *DdeTCP* (C). Exons, introns, and UTRs are indicated with green boxes, black lines and yellow boxes, respectively. Conserved motifs in the *DdeTCP* proteins are indicated by colored boxes. 5' and 3' refer to the direction of protein synthesis.

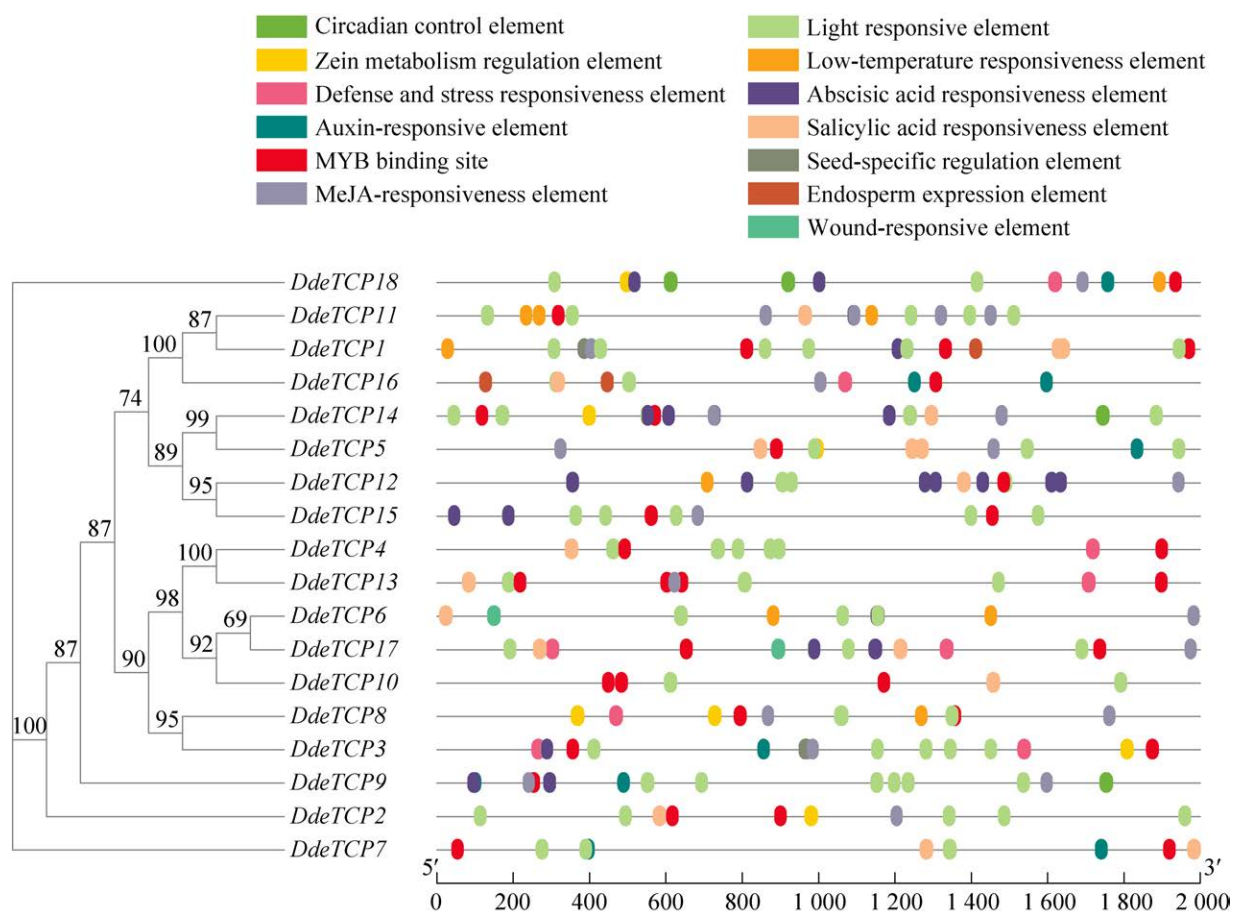


图5 DdeTCP 基因家族启动子顺式作用元件分析 黑线上的不同颜色模块代表不同的启动子元件。  
Figure 5 Analysis of DdeTCP gene family promoter cis-acting elements. Different color models on the black lines mean elements of the promoter.

驱动力<sup>[25]</sup>。18 对片段复制 DdeTCP 基因中只有 15 对 DdeTCP 基因有 Ka/Ks 值且均小于 1, 表明 DdeTCP 基因家族在进化过程中经历了明显的纯化选择<sup>[25]</sup>。其中有 2 对 DdeTCP 基因 (*DdeTCP17-DdeTCP6*, *DdeTCP14-DdeTCP5*) 的 Ka/Ks 值大于 0.5, 这可能由于它们在基因复制事件后又经历了快速进化<sup>[25]</sup>。另外在物种间共线性分析结果表明, 苹果和白梨与云南柃[木衣]之间共线基因对相对较多, 说明 TCP 基因家族在这 3 个物种进化过程中积累了较少的突变, 导致具有共享特征的保守片段较多<sup>[44]</sup>。

通过云南柃[木衣]和拟南芥的系统发育分

析与转录组数据相结合, 可以初步预测 DdeTCP 的功能<sup>[45]</sup>。前期的研究表明拟南芥 *AtTCP14* 对种子萌发起到促进作用<sup>[31]</sup>, 与其聚类的 *DdeTCP11* 在种子萌发前期呈现较高的表达水平, 表明 *DdeTCP11* 基因也可能在云南柃[木衣]种子萌发过程中发挥重要作用。*AtTCP14* 不仅受激素刺激调控种子萌发<sup>[31]</sup>, 还通过直接激活茎尖细胞周期基因的表达来促进茎的生长<sup>[46]</sup>。不同的是, 本研究中 *DdeTCP11* 仅仅在种子萌发前期表达高, 而在种子萌发后期几乎不表达, 表明其可能没有参与云南柃[木衣]苗期茎生长过程的调控。此外, *DdeTCP11* 在果实发育

第 60 天表达量达到峰值, 随后逐渐降低, 推测 *DdeTCP11* 基因也可能参与云南柃[木衣]果实发育的调控。有研究发现 TCP 的 2 大分支中 Class I 类亚家族成员在多数果实中被发现与果

实的成熟发育有关<sup>[34,47]</sup>。聚类在 Class I 类中 *DdeTCP16* 基因在果实成熟时期呈现较高的表达水平, 因此推测 *DdeTCP16* 基因可能参与云南柃[木衣]果实成熟。

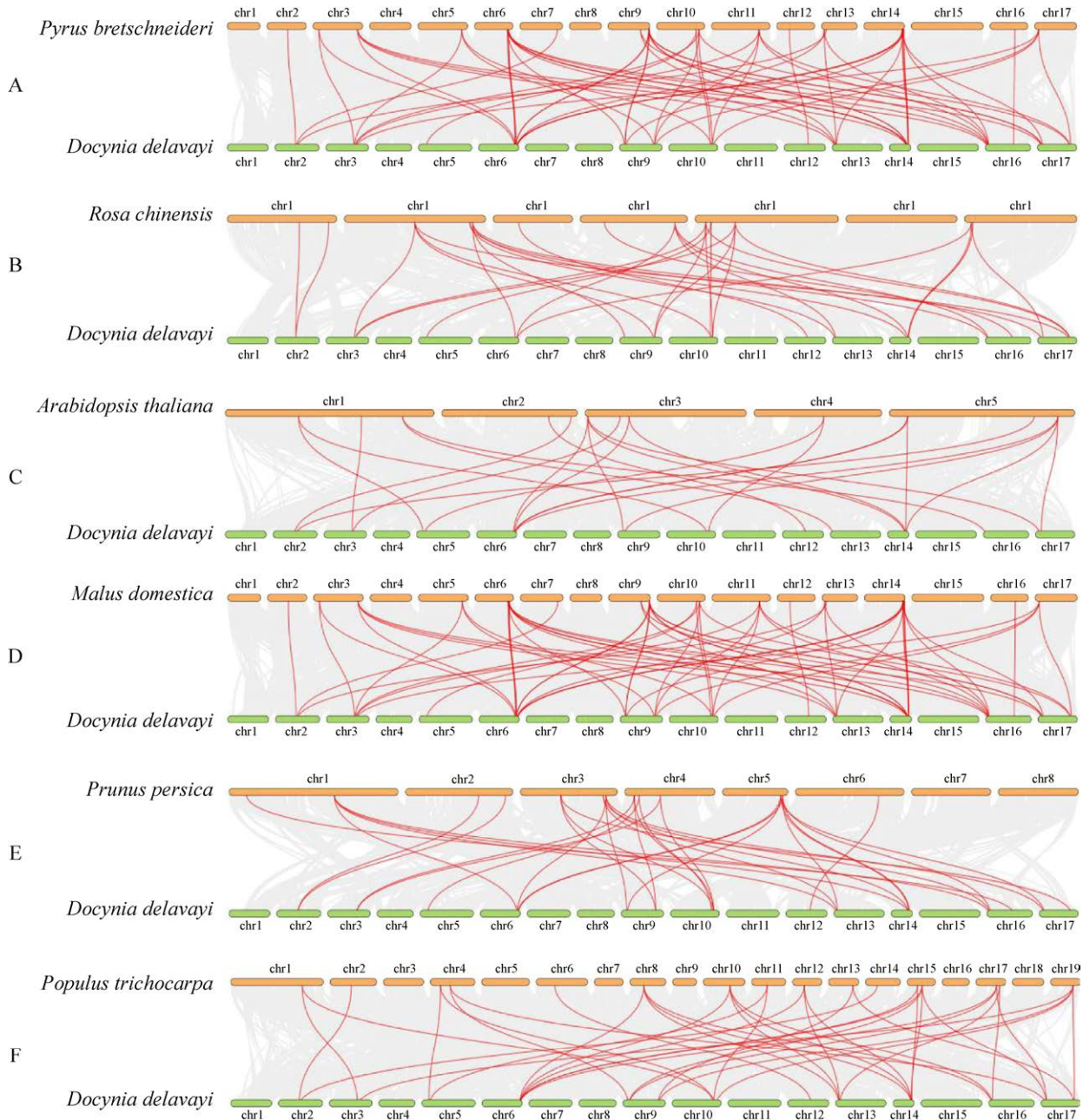


图 6 云南柃[木衣]与 6 种典型植物 TCP 的共线性分析

Figure 6 Collinearity analysis of TCP between *Docynia delavayi* and six typical plant species. Gray lines in the background indicate the collinear blocks within *Docynia delavayi* and other plant genomes, whereas the orthologous TCP gene pairs are highlighted through red lines.

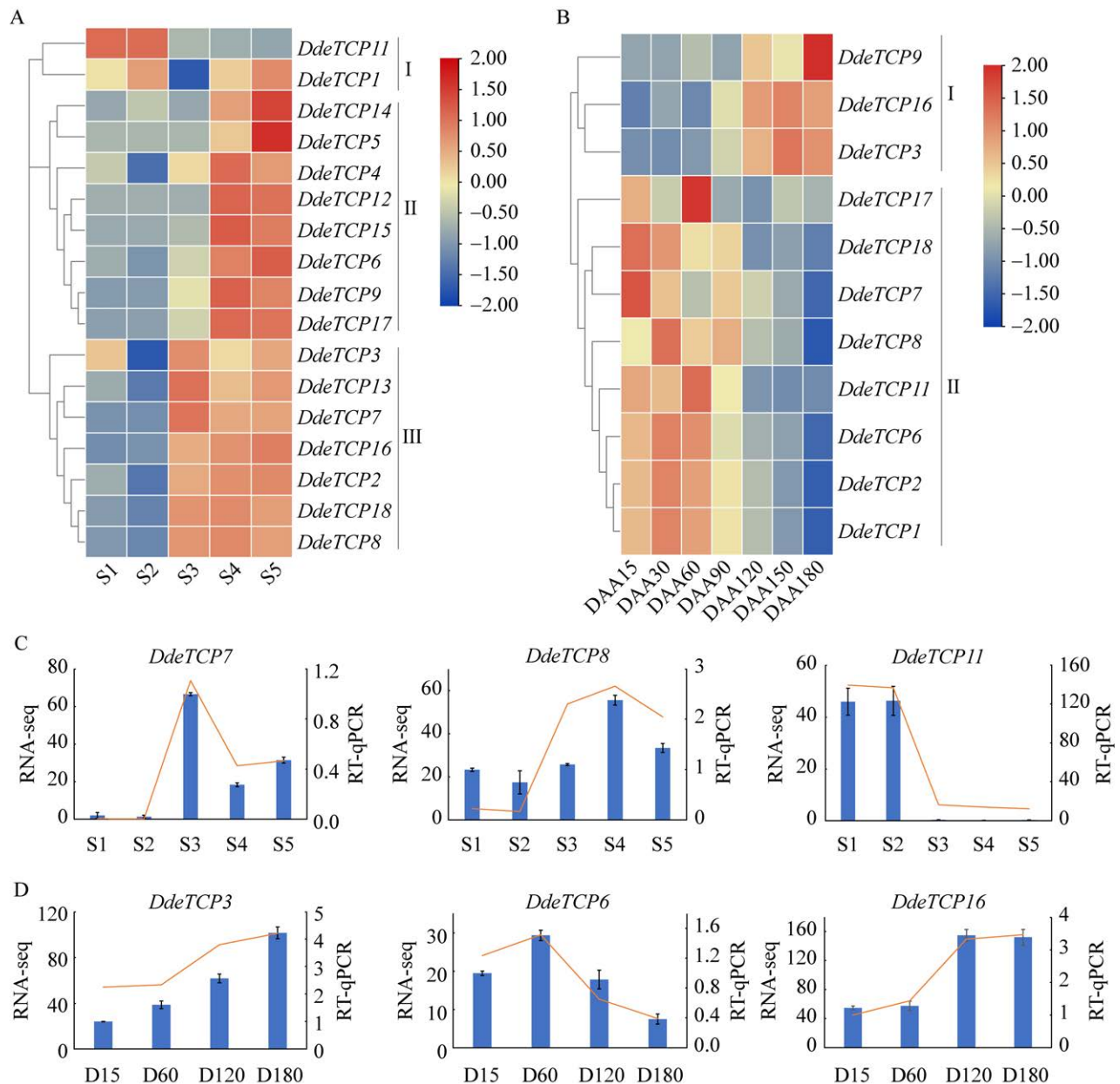


图 7 DdeTCP 基因的表达量热图和 RNA-seq 及 RT-qPCR 分析 A、C: 种子萌发时期。B、D: 果实发育时期。S1–S5 代表干种、吸胀、萌动、发芽、成苗这 5 个时期。

Figure 7 Heat map of DdeTCP gene expression and fluorescence quantitative RT-qPCR. A, C: seed germination period. B, D: fruit development period. S1–S5 represent the five stages of dry seed, imbibition, germination, germination and seedling formation.

在云南柃[木衣]中, MADS-box、R2R3-MYB 和 bHLH 家族成员相继被鉴定, 并联合转录组数据对与生长发育、果皮着色相关的基因进行初步挖掘, 为其分子育种奠定了基础<sup>[6-8]</sup>。其中,

以云南柃[木衣]不同果皮颜色的果实为材料, 分别发现与果皮着色相关的 3 个 DdeR2R3-MYB 和 2 个 DdebHLH 基因<sup>[7-8]</sup>。前期研究发现 TCP 可作为 MADS-box 家族成花基因的靶基因, 从而

调控植物成花时间<sup>[48]</sup>。在本研究中, *DdeTCP11* 与 *DdeMADS60/75* 基因<sup>[6]</sup>均在种子萌发前期呈现较高的表达水平, 推测 TCP 也可能作为 MADS 家族的靶基因从而参与调控种子的萌发。此外, 本研究还分析了 TCP 基因在果实发育过程中的表达水平, 初步推断 *DdeTCP16* 基因可能参与云南柃[木衣]果实成熟, 为进一步研究 TCP 家族成员在云南柃[木衣]生长发育中的功能奠定了理论基础。

## REFERENCES

- [1] ZHAO XP, SHU GW, CHEN LY, MI X, MEI ZN, DENG XK. A flavonoid component from *Docynia delavayi* (Franch.) Schneid. represses transplanted H22 hepatoma growth and exhibits low toxic effect on tumor-bearing mice[J]. *Food and Chemical Toxicology*, 2012, 50(9): 3166-3173.
- [2] XIA X, CHEN C, YANG L, WANG YC, DUAN AN, WANG DW. Analysis of metabolites in young and mature *Docynia delavayi* (Franch.) Schneid. leaves using UPLC-ESI-MS/MS[J]. *PeerJ*, 2022, 10: e12844.
- [3] 刘刚, 吴京, 朱明君, 张晓喻, 张宏. 云南柃[木衣]叶提取物片段抗氧化活性及成分分析[J]. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2014, 39(9): 73-81.  
LIU G, WU J, ZHU MJ, ZHANG XY, ZHANG H. On evaluation of antioxidant activities and screening of potential antioxidant compounds from *Docynia delavayi* (Franch.) Schneid. leaves[J]. *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science Edition)*, 2014, 39(9): 73-81 (in Chinese).
- [4] 李学玲, 张建强, 郑琰, 陈云兰, 黄竹珺. 大果柃依总黄酮的提取与抗氧化性研究[J]. *云南化工*, 2018, 45(12): 58-62.  
LI XL, ZHANG JQ, ZHENG Y, CHEN YL, HUANG ZJ. Study on extraction, identification and antioxidant activity of flavonoids from *Docynia delavayi* (Franch.) Schneid.[J]. *Yunnan Chemical Technology*, 2018, 45(12): 58-62 (in Chinese).
- [5] 王安娜, 彭小伟, 阚欢, 王大玮, 胡祥, 刘云. 云南柃依黄酮提取及其抗氧化、降血糖活性研究[J]. *食品工业科技*, 2023, 44(2): 232-240.  
WANG AN, PENG XW, KAN H, WANG DW, HU X, LIU Y. Extraction of flavonoids from *Docynia delavayi* and their antioxidant and hypoglycemic activities[J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2023, 44(2): 232-240 (in Chinese).
- [6] 王溪唯, 陈璨, 王大玮. 云南柃[木衣]MADS-box 基因家族鉴定与表达分析[J]. *生物工程学报*, 2023, 39(7): 2897-2913.  
WANG XW, CHEN C, WANG DW. Identification and expression analysis of MADS-box gene family in *Docynia delavayi* (Franch.) Schneid.[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2023, 39(7): 2897-2913 (in Chinese).
- [7] 田金红, 亚华金, 王玉昌, 杨利华, 王大玮. 云南柃[木衣]R2R3-MYB 转录因子鉴定与表达分析[J]. *中南林业科技大学学报*, 2023, 43(4): 144-155.  
TIAN JH, YA HJ, WANG YC, YANG LH, WANG DW. Identification and expression analysis of R2R3-MYB transcription factors in *Docynia delavayi*[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2023, 43(4): 144-155 (in Chinese).
- [8] 亚华金, 田金红, 沈莲文, 王大玮. 云南柃[木衣]bHLH 转录因子家族鉴定与分析[J]. *西南农业学报*, 2024, 37(9): 2003-2011.  
YA HJ, TIAN JH, SHEN LW, WANG DW. Identification and analysis of bHLH transcription factors family in *Docynia delavayi*[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2024, 37(9): 2003-2011 (in Chinese).
- [9] 徐璠, 刘宇, 杨林, 田金红, 李婧婷, 马海涛, 李恩良, 王大玮. 鲜食型云南柃[木衣]优树选择[J]. *植物遗传资源学报*, 2023, 24(3): 903-910.  
XU L, LIU Y, YANG L, TIAN JH, LI JT, MA HT, LI EL, WANG DW. Plus tree selection of fresh *Docynia delavayi* (Franch.) Schneid.[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24(3): 903-910 (in Chinese).
- [10] 张新洛, 彭劲谕, 王玉昌, 王大玮. 云南柃(木衣)总 DNA 提取方法比较及 SSR 反应体系优化[J]. *云南农业大学学报(自然科学)*, 2022, 37(6): 1064-1070.  
ZHANG XL, PENG JY, WANG YC, WANG DW. Comparison of extraction methods of total DNA and optimization of SSR reaction systems from *Docynia delavayi*[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 2022, 37(6): 1064-1070 (in Chinese).
- [11] 慈晓彤, 石辰, 王大玮, 沈莲文, 何承忠, 蔡年辉, 段安安. 云南柃[木衣]叶片总 RNA 提取方法的比较与改进[J]. *西北林学院学报*, 2020, 35(3): 95-99.  
CI XT, SHI C, WANG DW, SHEN LW, HE CZ, CAI NH, DUAN AA. Comparison and improvement of total RNA extraction methods from *Docynia delavayi* leaves[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2020, 35(3): 95-99 (in Chinese).
- [12] 陈璨, 石辰, 王大玮, 彭劲谕, 段安安. 云南柃(木衣)SRAP-PCR 反应体系的建立及引物筛选[J]. *云南农业大学学报(自然科学)*, 2021, 36(6): 1037-1043.  
CHEN C, SHI C, WANG DW, PENG JY, DUAN AA. Establishment of SRAP-PCR reaction system on *Docynia delavayi* (Franch.) Schneid. and selection of primers[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 2021, 36(6): 1037-1043 (in Chinese).
- [13] 刘宇, 朱泽莉, 彭劲谕, 王大玮, 段安安. 云南柃[木衣]ISSR-PCR 反应体系的建立及引物筛选[J]. *分子植物育种*, 2023, 21(21): 7097-7104.

- LIU Y, ZHU ZL, PENG JY, WANG DW, DUAN AA. Establishment of ISSR-PCR reaction system of *Docynia delavayi* (Franch.) Schneid. and primers screening[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2023, 21(21): 7097-7104 (in Chinese).
- [14] LI LX, OU WL, WANG YC, PENG JY, WANG DW, XU S. Comparison of genetic diversity between ancient and common populations of *Docynia delavayi* (Franch.) Schneid.[J]. *Gene*, 2022, 829: 146498.
- [15] PENG JY, SHI C, WANG DW, LI SZ, ZHAO XL, DUAN AN, CAI NH, HE CZ. Genetic diversity and population structure of the medicinal plant *Docynia delavayi* (Franch.) Schneid. revealed by transcriptome-based SSR markers[J]. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, 2021, 21: 100294.
- [16] NICOLAS M, CUBAS P. TCP factors: new kids on the signaling block[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2016, 33: 33-41.
- [17] PECHER P, MORO G, CANALE MC, CAPDEVIELLE S, SINGH A, MacLEAN A, SUGIO A, KUO CH, LOPES JRS, HOGENHOUT SA. *Phytoplasma* SAP11 effector destabilization of TCP transcription factors differentially impact development and defence of *Arabidopsis* versus maize[J]. *PLoS Pathogens*, 2019, 15(9): e1008035.
- [18] 刘璇, 陈虞超, 郭生虎, 钟楠, 石磊, 甘晓燕. 芦竹 TCP 家族的基因鉴定与盐胁迫下的表达分析[J]. *草业科学*, 2024, 41(10): 2316-2329.
- LIU X, CHEN YC, GUO SH, ZHONG N, SHI L, GAN XY. Gene identification and expression analysis of TCP family of *Arundo donax* L. under salt stress. *Pratacultural Science*, 2024, 41(10): 2316-2329 (in Chinese).
- [19] RESENTINI F, FELIPO-BENAVENT A, COLOMBO L, BLÁZQUEZ MA, ALABADÍ D, MASIERO S. TCP14 and TCP15 mediate the promotion of seed germination by gibberellins in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Molecular Plant*, 2015, 8(3): 482-485.
- [20] TAKEDA T, AMANO K, OHTO MA, NAKAMURA K, SATO S, KATO T, TABATA S, UEGUCHI C. RNA interference of the *Arabidopsis* putative transcription factor *TCP16* gene results in abortion of early pollen development[J]. *Plant Molecular Biology*, 2006, 61(1/2): 165-177.
- [21] DANISMAN S, van der WAL F, DHONDT S, WAITES R, de FOLTER S, BIMBO A, van DIJK ADJ, MUINO JM, CUTRI L, DORNELAS MC, ANGENENT GC, IMMINK RGH. *Arabidopsis* class I and class II TCP transcription factors regulate jasmonic acid metabolism and leaf development antagonistically[J]. *Plant Physiology*, 2012, 159(4): 1511-1523.
- [22] 周延培, 张雅剑, 伊华林. 柑橘 TCP 家族生物信息学及表达谱分析[J]. *果树学报*, 2016, 33(5): 513-522.
- ZHOU YP, ZHANG YJ, YI HL. Bioinformatics identification and expression analysis of the *Citrus* TCP gene family[J]. *Journal of Fruit Science*, 2016, 33(5): 513-522 (in Chinese).
- [23] XIE YG, MA YY, BI PP, WEI W, LIU J, HU Y, GOU YJ, ZHU D, WEN YQ, FENG JY. Transcription factor FvTCP9 promotes strawberry fruit ripening by regulating the biosynthesis of abscisic acid and anthocyanins[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 146: 374-383.
- [24] 杜洋, 张智韦, 陆爽, 刘雪, 李大勇, 徐朝阳, 王晨晨, 张彬, 许立新. 菊苣 TCP 基因家族鉴定与分析[J]. *草地学报*, 2024: 1-17.
- DU Y, ZHANG ZW, LU S, LIU X, LI DY, XU ZY, WANG CC, ZHANG B, XU LX. Chicory TCP gene family identification and analysis[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2024: 1-17 (in Chinese).
- [25] ZHAO Y, SU XQ, WANG XY, WANG MN, CHI XJ, AAMIR MANZOOR M, LI GH, CAI YP. Comparative genomic analysis of TCP genes in six Rosaceae species and expression pattern analysis in *Pyrus bretschneideri*[J]. *Frontiers in Genetics*, 2021, 12: 669959.
- [26] SCHOMMER C, PALATNIK JF, AGGARWAL P, CHÉTELAT A, CUBAS P, FARMER EE, NATH U, WEIGEL D. Control of jasmonate biosynthesis and senescence by miR319 targets[J]. *PLoS Biology*, 2008, 6(9): e230.
- [27] 周祺赢, 韩月华, 祝悦, 陈赛, 李先文, 彭波, 袁红雨. 茶树 TCP 家族的全基因组鉴定及其表达分析[J]. *园艺学报*, 2019, 46(10): 2021-2036.
- ZHOU QY, HAN YH, ZHU Y, CHEN S, LI XW, PENG B, YUAN HY. Genome-wide identification, classification and expression analysis of TCP gene family in tea plant[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2019, 46(10): 2021-2036 (in Chinese).
- [28] CHEN CJ, CHEN H, ZHANG Y, THOMAS HR, FRANK MH, HE YH, XIA R. TBtools: an integrative toolkit developed for interactive analyses of big biological data[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(8): 1194-1202.
- [29] MINH BQ, SCHMIDT HA, CHERNOMOR O, SCHREMPF D, WOODHAMS MD, von HAESLER A, LANFEAR R. IQ-TREE 2: new models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2020, 37(5): 1530-1534.
- [30] WANG YC, SONG YY, WANG DW. Transcriptomic and metabolomic analyses providing insights into the coloring mechanism of *Docynia delavayi*[J]. *Foods*, 2022, 11(18): 2899.
- [31] TATEMATSU K, NAKABAYASHI K, KAMIYA Y, NAMBARA E. Transcription factor AtTCP14 regulates embryonic growth potential during seed germination in *Arabidopsis thaliana*[J]. *The Plant Journal*, 2008, 53(1): 42-52.
- [32] KIEFFER M, MASTER V, WAITES R, DAVIES B. TCP14 and TCP15 affect internode length and leaf shape in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal*, 2011, 68(1): 1-11.

- 147-158.
- [33] 张士刚. 苹果 TCP 转录因子家族生物信息学分析[J]. 山东农业科学, 2014, 46(5): 12-17.  
ZHANG SG. Bioinformatics analysis of TCP transcription factor family in apple[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2014, 46(5): 12-17 (in Chinese).
- [34] LENG XP, WEI HR, XU XZ, GHUGE SA, JIA DJ, LIU GS, WANG YZ, YUAN YB. Genome-wide identification and transcript analysis of TCP transcription factors in grapevine[J]. BMC Genomics, 2019, 20(1): 786.
- [35] 谭政委, 郭水柱, 苏小雨, 孙瑶, 余永亮, 李磊, 张利超, 许兰杰, 鲁丹丹, 安素妨, 李春明, 梁慧珍, 王子君. 全基因组水平金银花 TCP 基因家族的鉴定及表达模式分析[J]. 中草药, 2024, 55(5): 1665-1676.  
TAN ZW, GUO SZ, SU XY, SUN Y, YU YL, LI L, ZHANG LC, XU LJ, LU DD, AN SF, LI CM, LIANG HZ, WANG ZJ. Genome-wide analysis of TCP gene family and their expression pattern analysis in *Lonicera japonica*[J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2024, 55(5): 1665-1676 (in Chinese).
- [36] 阮城城, 胡福初, 罗志文, 王祥和, 郭利军, 李玉静, 范鸿雁, 韩冰, 陈哲, 张治礼. 菠萝 TCP 基因家族的鉴定及成花诱导阶段的表达谱分析[J]. 果树学报, 2020, 37(11): 1623-1635.  
RUAN CC, HU FC, LUO ZW, WANG XH, GUO LJ, LI YJ, FAN HY, HAN B, CHEN Z, ZHANG ZL. Genome-wide identification of pineapple TCP gene family and analysis of expression profile in flower induction stage[J]. Journal of Fruit Science, 2020, 37(11): 1623-1635 (in Chinese).
- [37] YAO X, MA H, WANG J, ZHANG DB. Genome-wide comparative analysis and expression pattern of TCP gene families in *Arabidopsis thaliana* and *Oryza sativa*[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2007, 49(6): 885-897.
- [38] SHANG XW, HAN ZL, ZHANG DY, WANG Y, QIN H, ZOU ZW, ZHOU L, ZHU XJ, FANG WP, MA YC. Genome-wide analysis of the TCP gene family and their expression pattern analysis in tea plant (*Camellia sinensis*)[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 840350.
- [39] 张志强, 卢世雄, 马宗桓, 周琪, 何红红, 陈佰鸿, 毛娟. 草莓 TCP 转录因子家族生物信息学鉴定及基因表达分析[J]. 西北植物学报, 2020, 40(12): 2031-2043.  
ZHANG ZQ, LU SX, MA ZH, ZHOU Q, HE HH, CHEN BH, MAO J. Bioinformatics identification and expression analysis of TCP transcription factor family in strawberry[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2020, 40(12): 2031-2043 (in Chinese).
- [40] 齐香玉, 李新茹, 陈双双, 冯景, 陈慧杰, 金玉妍, 苗艳华, 邓衍明. 茉莉花 TCP 基因家族全基因组鉴定及其表达分析[J]. 华北农学报, 2024, 39(1): 63-71.  
QI XY, LI XR, CHEN SS, FENG J, CHEN HJ, JIN YY, MIAO YH, DENG YM. Genome-wide identification of TCP gene family in *Jasminum sambac* and expression analysis involved in flower development and pollen-pistil interaction[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2024, 39(1): 63-71 (in Chinese).
- [41] ZHOU M, LI DY, LI ZG, HU Q, YANG CH, ZHU LH, LUO H. Constitutive expression of a miR319 gene alters plant development and enhances salt and drought tolerance in transgenic creeping bentgrass[J]. Plant Physiology, 2013, 161(3): 1375-1391.
- [42] FRANCIS A, DHAKA N, BAKSHI M, JUNG KH, SHARMA MK, SHARMA R. Comparative phylogenomic analysis provides insights into TCP gene functions in *Sorghum*[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 38488.
- [43] CANNON SB, MITRA A, BAUMGARTEN A, YOUNG ND, MAY G. 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.
- [44] ZOU QC, DONG Q, TIAN DQ, MAO LH, CAO XR, ZHU KY. Genome-wide analysis of TCP transcription factors and their expression pattern analysis of rose plants (*Rosa chinensis*)[J]. Current Issues in Molecular Biology, 2023, 45(8): 6352-6364.
- [45] TIAN JH, SHU JX, XU L, YA HJ, YANG L, LI SG, WANG DW. Genome-wide identification of R2R3-MYB transcription factor family in *Docynia delavayi* (Franch.) Schneid. and its expression analysis during the fruit development[J]. Food Bioscience, 2023, 54: 102878.
- [46] GASTALDI V, NICOLAS M, MUÑOZ-GASCA A, CUBAS P, GONZALEZ DH, LUCERO L. Class I TCP transcription factors TCP14 and TCP15 promote axillary branching in *Arabidopsis* by counteracting the action of Class II TCP BRANCHED1[J]. New Phytologist, 2024, 243(5): 1810-1822.
- [47] PARAPUNOVA V, BUSSCHER M, BUSSCHER-LANGE J, LAMMERS M, KARLOVA R, BOVY AG, ANGENENT GC, de MAAGD RA. Identification, cloning and characterization of the tomato TCP transcription factor family[J]. BMC Plant Biology, 2014, 14: 157.
- [48] DANISMAN S. TCP transcription factors at the interface between environmental challenges and the plant's growth responses[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1930.