

甘蓝型油菜 *PWWP* 基因家族鉴定及其对盐胁迫的响应

刘兰熙^{1,2}, 陈金^{1,2}, 刘博宇^{1,2}

(1. 湖南农业大学 生物科学技术学院, 作物表观遗传调控与发育湖南省重点实验室, 长沙 410128; 2. 岳麓山实验室, 长沙 410128)

摘要: *PWWP* 结构域蛋白是一类广泛存在于真核生物中的表观遗传调控因子, 在转录调控、DNA 修复和染色质重塑等方面发挥着重要作用。最新研究表明, *PWWP* 家族成员与植物应对盐胁迫密切相关。为探究甘蓝型油菜 (*Brassica napus* L.) 中 *PWWP* 结构域蛋白家族的序列特征、进化关系及该家族如何响应盐胁迫, 该研究利用生物信息学方法对该家族成员进行全基因组鉴定, 分析其染色体定位、蛋白质理化性质、系统进化、保守基序、顺式作用元件、共线性, 并采用实时荧光定量 PCR (qRT-PCR) 方法检测 120 mmol·L⁻¹ NaCl 处理后种子萌发过程中各成员的表达量变化。结果表明: (1) 甘蓝型油菜中共发现 43 个 *PWWP* 家族成员, 其中 22 个位于 A 基因组上, 记作 *BnaPWWP1*-*BnaPWWP22*, 另外 21 个位于 C 基因组上, 记作 *BnaPWWP23*-*BnaPWWP43*。(2) 编码蛋白的氨基酸数目为 177~1383, 分子量为 19 688.44~149 901.99 Da, 等电点 pI 为 4.7~10.01, 均为亲水性蛋白, 88.27% 定位于细胞核。(3) 系统发生树显示甘蓝型油菜、拟南芥、甘蓝以及白菜中的 *PWWP* 家族成员可以分为 7 个亚家族, 且同亚族成员在保守基序、保守结构域及基因结构上表现出高度相似性。(4) 启动子顺式作用元件分析共鉴定出 29 种顺式元件, 其中 22 类分属生长发育、植物激素和非生物胁迫响应, ARE、ABRE、CGTCA-motif 和 TGACG-motif 为出现频次最高、覆盖基因最广的核心元件。(5) 盐胁迫下, 5 个 *PWWP* 家族成员表达量显著增加, 其中 *BnaPWWP10*、*BnaPWWP11*、*BnaPWWP24* 上调显著, 且其启动子区富含盐胁迫相关顺式作用元件。综上所述, 该研究系统分析了 *BnaPWWP* 基因家族, 发现了在甘蓝型油菜种子萌发时参与盐胁迫响应的若干 *BnaPWWP* 基因, 为进一步研究 *BnaPWWP* 基因在油菜应对盐胁迫中的功能奠定了基础。

关键词: 甘蓝型油菜, *PWWP* 基因家族, 生物信息学分析, 盐胁迫, 表达分析

中国分类号: Q943 **文献标识码:** A **文章编号:**

Genome-wide identification of the *PWWP* gene family and its response to salt stress in *Brassica napus*

LIU Lanxi^{1,2}, CHEN Jin^{1,2}, LIU Boyu^{1,2}

(1. College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Key Laboratory of Crop Epigenetic Regulation and Development in Hunan Province, Changsha 410128, China; 2. Yuelushan Laboratory, Changsha 410128, China)

Abstract: *PWWP* domain proteins are epigenetic regulators widely present in eukaryotes. They play important roles in transcriptional regulation, DNA repair, and chromatin remodeling. Recent studies have shown that *PWWP* family members are closely associated with plant salt stress responses. To investigate the sequence characteristics, evolutionary relationships, and salt stress responses of the *PWWP* domain protein family in *Brassica napus*, this study used bioinformatics methods to identify the family members at the whole-genome level. The study analyzed their chromosomal locations, protein physicochemical properties, phylogeny, conserved motifs, *cis*-acting elements, and synteny. Real-time quantitative PCR (qRT-PCR) was used to detect the expression changes of all members during seed germination under 120 mmol·L⁻¹ NaCl treatment. The results were as follows: (1) A total of 43 *PWWP*

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (31971834); 国家重点研发计划项目子课题 (2022YFD1200400-3); 湖南省教育厅科学研究重点项目 (25A0222)。

第一作者: 刘兰熙 (2005—), 学士, 主要从事植物分子生物学研究, (E-mail) 3170005630@qq.com。

***通信作者:** 刘博宇, 博士, 讲师, 主要从事作物表观遗传调控研究, (E-mail) liuboyu560@outlook.com。

family members exist in *Brassica napus*. Among them, 22 members are located on the A genome and are designated *BnaPWWP1-BnaPWWP22*, while the other 21 members are located on the C genome and are designated *BnaPWWP23-BnaPWWP43*. (2) The encoded proteins range in length from 177 to 1 383 amino acids, with molecular weights from 19 688.44 to 149 901.99 Da and isoelectric points from 4.7 to 10.01. All proteins are hydrophilic, and 88.27% of them are predicted to localize in the nucleus. (3) A phylogenetic tree showed that the *PWWP* family members from *Brassica napus*, *Arabidopsis thaliana*, *Brassica oleracea*, and *Brassica rapa* can be divided into seven subfamilies. Members within the same subfamily share highly similar conserved motifs, conserved domains, and gene structures. (4) Promoter *cis*-acting element analysis identified 29 types of elements. Among them, 22 types are associated with growth and development, plant hormones, and abiotic stress responses. ARE, ABRE, CGTCA-motif, and TGACG-motif are the core elements with the highest frequency and the widest gene coverage. (5) Under salt stress, the expression of five *PWWP* family members increased significantly. Among them, *BnaPWWP10*, *BnaPWWP11*, and *BnaPWWP24* are notably up-regulated, and their promoter regions are rich in salt stress-related *cis*-acting elements. In summary, this study systematically analyzes the *BnaPWWP* gene family and identifies several *BnaPWWP* genes that participate in the salt stress response during seed germination in *Brassica napus*. These findings lay a foundation for further study of the functions of *BnaPWWP* genes in rapeseed under salt stress.

Key words: *Brassica napus*, *PWWP* gene family, bioinformatics analysis, salt stress, expression analysis

PWWP 结构域最初在组蛋白甲基转移酶 WHSC1 (wolf-hirschhorn syndrome candidate1 综合征候选蛋白 1) 中发现 (Stec et al., 1998), 其命名源于该结构域中保守的脯氨酸-色氨酸-色氨酸-脯氨酸 (Pro-Trp-Trp-Pro) 基序。PWWP 结构域包含约 100~150 个氨基酸, 其编码基因广泛存在于真核生物基因组中, 但目前尚未在原核生物中发现 (Rona et al., 2016)。结构研究表明, PWWP 结构域拥有一个保守的“芳香笼”(Aromatic cage) 结构, 可通过阳离子- π 相互作用特异性识别组蛋白甲基化赖氨酸 (Methyl-lysine), 并能协同结合组蛋白和 DNA, 这使得 PWWP 结构域具有核小体结合能力和染色质定位功能 (Qin & Min, 2014)。

含有 PWWP 结构域的蛋白在与染色质相关的表观遗传调控中发挥重要作用 (Scheid et al., 2021)。人类中此类蛋白的突变与多种疾病相关 (Min & Liu, 2021), 如 NSD3、MSH6、ZMYND11 突变分别导致乳腺癌、子宫内膜癌及 RNA 聚合酶 II 转录延伸异常 (He et al., 2013; Li et al., 2013; Wen et al., 2014)。PWWP 结构域蛋白在动物与真菌中发挥着染色质重塑、DNA 损伤修复以及代谢调节等生物学作用 (Ponne et al., 2025; Yu et al., 2025)。相比之下, 植物中 PWWP 结构域蛋白的研究报道相对较少, 目前主要集中于生长发育及开花时间调控领域。Zhou 等 (2018) 在模式植物拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中鉴定出 3 个具有 PWWP 结构域蛋白, 分别命名为 PDP1、PDP2 和 PDP3, 它们可通过结合 FVE (*FVE* gene, 拟南芥开花调控因子 FVE) 和 MSI5 (MULTICOPY SUPPRESSOR OF IRA1 5, IRA1 多重抑制因子 5) 来抑制 *FLC* (FLOWERING LOCUS C) 转录而加速开花, 在长日照或短日照下, *pdp1*、*pdp2* 和 *pdp3* 突变体均表现为极度晚花。拟南芥 PWWP 结构域-多梳蛋白互作因子 (PWO) 家族在调控植物发育过程中发挥关键作用。研究表明, PWO 蛋白能维持 H3K27me3 (H3 lysine 27 trimethylation, H3 赖氨酸 27 三甲基化) 抑制状态并且决定了它在细胞核内的分布, 进而影响染色质高级结构组装 (Yang et al., 2024)。拟南芥 PWO1 能够与多梳抑制复合体 2 (PRC2) 的所有 3 个组蛋白甲基转移酶亚基互作, 进而延迟开花 (Hohenstatt et al., 2018)。最新研究发现, 拟南芥 PWO 结构域蛋白 HUA2 作为 H3K36me3 阅读器, 通过促进 *FLC* 和 *MAF1* 转录激活过程中的组蛋白乙酰化修饰, 从而抑制植物过早开花 (Xie et al., 2025)。Seo 和 Jang (2025) 利用正向遗传学方法获得了一个水稻 (*Oryza sativa* L.) 耐盐性增强株系 *sit13*, 该株系中存在一个带有双 PWWP 结构域编码基因 *OsPWWP4*, 在其中一个 PWWP 结构域处发生了一次从鸟嘌呤 (G) 到胸腺嘧啶 (T) 的单碱基替换, 使得该位点后序列无法被翻译成氨基酸。这是植物中首次报道 PWWP 结构域与盐胁迫相关。从茶树中克隆的 *CsSDG36* 基因编码含 PWWP、SET 等结构域的蛋白, 其过表达通过促进水分流失、增加活性氧积累和提高气孔密度, 削弱了植株的渗透胁迫耐受性, 并影响气孔发育相关基因的表达, 表明 *CsSDG36*

是茶树干旱响应的负调控因子 (Chen et al., 2021)。综上所述, PWWP 结构域蛋白是一类与表观遗传密切相关的蛋白家族, 除开在植物生长发育调控中起重要作用外, 其在非生物胁迫中的潜在功能也逐渐被研究者发现, 因此在逆境胁迫领域对其进一步深入和细致的研究十分必要。

甘蓝型油菜 (*Brassica napus* L.) 是我国主要油料作物之一, 也是优质的食用植物油来源 (关志林等, 2024)。在我国湖南、江西等地区, 油菜种植遵循“稻-稻-油”三熟制栽培模式, 因此需要选育早花早熟品种从而保证产量; 而在北方、西部等盐渍土壤区域, 需要选育耐盐碱的油菜品种, 从而通过扩大油菜种植面积而提高产量 (刘自刚等, 2017; 丁富功等, 2020)。目前研究表明, PWWP 结构域蛋白编码基因在植物开花时间调控和盐胁迫响应中起着重要作用, 但目前该家族基因在甘蓝型油菜中还未得到鉴定、功能分析和验证。基于此, 本研究以甘蓝型油菜为研究对象, 依托拟南芥和芸苔属基因组数据库, 采用生物信息学与实时荧光定量 PCR (qRT-PCR) 相结合的方法, 通过全基因组鉴定、进化分析、结构预测及盐胁迫下的表达检测, 拟探究以下科学问题: (1) 甘蓝型油菜 PWWP 基因家族在盐胁迫响应中发挥何种功能; (2) 其成员的结构特征、启动子调控元件与盐胁迫下的表达变化之间如何关联, 进而参与耐盐调控机制。围绕上述科学问题, 具体研究内容包括: 鉴定该家族成员数量, 分析其在染色体上的分布、蛋白理化性质、保守基序及基因结构特征; 预测启动子区顺式作用元件, 评估其与盐胁迫、激素响应及生长发育的相关性; 检测种子萌发期在 $120\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理下 PWWP 家族成员的表达变化, 筛选可能参与耐盐调控的候选基因。以期为深入解析甘蓝型油菜 PWWP 基因的生物学功能及油菜耐盐遗传改良提供理论依据与候选基因。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本试验所用材料为甘蓝型油菜品种“中双 11 号” (ZS 11), 来源于湖南农业大学作物表观遗传调控与发育湖南省重点实验室。挑选颗粒大而饱满的种子, 每组 20 粒, 在 26°C 温室条件中, 16 h/8 h (光/暗) 光周期下, 实验组用浓度为 $120\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 浸泡 24 h, 对照组用蒸馏水处理, 实验重复 3 次, 液氮冷冻后置于 -80°C 的超低温冰箱中保存。

1.2 基因家族成员鉴定与理化性质分析

甘蓝型油菜、甘蓝 (*Brassica oleracea*) 和白菜 (*Brassica rapa*) 的全基因组序列、基因注释和蛋白序列文件在 BnIR 数据库 (<https://yanglab.hzau.edu.cn/BnIR/download?module=genomics>) 下载, 拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 蛋白序列从 TAIR 数据库 (<https://www.arabidopsis.org/download/list?dir=Proteins>) 下载。在 Interpro 数据库 (<https://www.ebi.ac.uk/interpro/download/Pfam/>) 获取 Pfam-A.hmm 文件及 PWWP 家族成员保守结构域的隐马尔可夫模型 (PF00855)。利用 TBtools- II 软件的 Simple HMM Search 功能, 设定 E-value $< e^{-10}$ 为阈值初步筛选 (刘蓉等, 2024)。利用 NCBI-CDD 网站 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>) 和 SMART 网站 (<https://smart.embl.de/>) 验证, 最终确定甘蓝型油菜、甘蓝、白菜和拟南芥 PWWP 基因家族成员, 并对甘蓝型油菜 PWWP 基因家族成员按染色体位置命名为 *BnaPWWP1* -*BnaPWWP43*。采用 TBtools- II 软件计算上述蛋白的氨基酸数量、分子量、等电点、不稳定系数、脂肪族指数及疏水指数; 利用 WOLF PSORT 网站 (<https://wolfpsort.hgc.jp/>) 预测亚细胞定位 (胡国瑾等, 2026)。

1.3 系统进化树构建与染色体定位

使用 TBtools- II 将甘蓝型油菜、甘蓝、白菜和拟南芥的 PWWP 蛋白序列拼接后构建系统进化树, 设置 Bootstrap 值为 1 000 (Qiao et al., 2024), 并利用 ChiPlot 网站 (<https://www.chiplot.online/circleTree.html>) 进行美化 (Xie et al., 2023)。利用 TBtools- II 软件绘制 *BnaPWWP* 基因的染色体定位图谱 (杨杰等, 2024)。

1.4 保守基序、结构域及基因结构分析

采用 TBtools- II 软件 Simple MEME Wrapper 工具, 设定保守基序最大数量为 20, 完成序列保守基序注释结果。利用 NCBI-CDD 在线保守结构域数据库 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>) 完成基因保守结构域的预测。运用 TBtools- II 软件 Gene Structure View 分析工具绘制综合图谱 (袁媛, 2026)。

1.5 启动子顺式作用元件分析与共线性分析

提取 *BnaPWWP* 家族基因上游 2 000 bp 序列作为启动子，利用 PlantCARE 网站进行顺式作用元件分析，通过 TBtools-II进行可视化（Chen et al., 2024）。采用 TBtools-II软件中 MCScanX 程序对甘蓝型油菜、甘蓝及白菜的 *PWWP* 基因进行共线性分析，并分别实现物种内与物种间的可视化。

1.6 蛋白同源建模与相互作用网络分析

采用 SWISS-MODEL 在线工具（<https://swissmodel.expasy.org/interactive>）进行同源建模（Tiwari et al., 2021）。利用 STRING 数据库（<https://cn.string-db.org/>）获得甘蓝型油菜 *PWWP* 家族成员之间的互作图谱（Li et al., 2023）。

1.7 甘蓝型油菜 RNA 提取及实时荧光定量 PCR

利用Trizol法从甘蓝型油菜组织中提取总RNA后用1%琼脂糖凝胶电泳检测其完整性以及用BioTek Epoch酶标仪测定其浓度及纯度。选取合适高质量的RNA样本，使用诺唯赞（Vazyme）HiScript II Q RT SuperMix for qPCR 试剂盒进行逆转录得到 cDNA 作为模板。根据甘蓝型油菜数据网站（<https://yanglab.hzau.edu.cn/BnIR/>），设计qRT-PCR引物（表1），采用诺唯赞ChamQ Universal SYBR qPCR Master Mix试剂盒进行qRT-PCR反应。每个样本设置3次生物学重复与3次技术重复，以 $2^{-(\Delta\Delta CT)}$ 法计算各基因相对表达量，结果使用Excel软件进行汇总与可视化分析（姜玲等，2024）。

表 1 qRT-PCR引物序列
Table 1 Primer sequences in qRT-PCR

基因名称	登录号	上游引物	下游引物
Gene name	Accession number	Upstream primer	Downstream primer
<i>BnaPWWP1</i>	BnaA01T0410200ZS	TCAGGGACGGAAACCACAG	TAGTTTGACCGGTATGCAGG
<i>BnaPWWP2</i>	BnaA02T0009900ZS	TCATCCGTTGCGTCCAAAAAGG	AGTCTCGACTCTCTCATAAGC
<i>BnaPWWP3</i>	BnaA02T0390500ZS	CCCAAAGACCTATGCTTAGG	GACGGCTTGTAAGTTACTGG
<i>BnaPWWP4</i>	BnaA03T0313600ZS	CTTGTTCTTGTGTAGGGAAGG	CTCACAAACATCAGCTCATCAG
<i>BnaPWWP5</i>	BnaA03T0402700ZS	AGTACCGTCCGGTCATTTTC	GTGGCCGAAAGAAATTGTCTG
<i>BnaPWWP6</i>	BnaA03T0500900ZS	AGGAGTGAAGAAGAAGCTATCC	GCTTTACATAGACATGGCACC
<i>BnaPWWP7</i>	BnaA04T0003100ZS	ATCAAAGCATGCACGGAGATC	TGTCTGTCCTGATATCGTGG
<i>BnaPWWP8</i>	BnaA04T0204300ZS	TCCGAAAGGACCAATAGTCC	TCTGCAGTCACTCTAAACAGAGG
<i>BnaPWWP9</i>	BnaA05T0170800ZS	AGGATTGAGAAGAGCACTTCTG	CACTCATACGAGAAACCAGG
<i>BnaPWWP10</i>	BnaA05T0344400ZS	TCAAGATGGATCGTGTGACC	CCTTCACTGCTTCGTTTATCC
<i>BnaPWWP11</i>	BnaA05T0488900ZS	TGTTCAATTCTCCGGCAGATC	TTATCCCGCTGTGTGCTTGT
<i>BnaPWWP12</i>	BnaA06T0022000ZS	TAGAGCCCGATGAAATTCAGG	ACTGGATGGTGGCTCTTAAGT
<i>BnaPWWP13</i>	BnaA06T0040800ZS	ATGAAACCACGCTACGTTCC	AGATACCAATCTGGTTCCTCTG
<i>BnaPWWP14</i>	BnaA06T0169500ZS	AAAGAGGAGATGCCCAACAG	TCAAGAAGAAGAAGAAGAGCTAGG
<i>BnaPWWP15</i>	BnaA06T0380400ZS	TTAGCTTGGGAGCTACAACAG	TCAACCACTCCAAATCCGTC
<i>BnaPWWP16</i>	BnaA07T0172900ZS	GGTTAAGAACGCTGGGATAAAGG	CGGTCTTTGAATCGACTCTTC
<i>BnaPWWP17</i>	BnaA07T0217700ZS	TGAGTCCTTTGCCGAATCTG	GGAATAGGTGTCAGGAAAGC
<i>BnaPWWP18</i>	BnaA07T0222400ZS	ATTACACGCCGGATTTTGAGG	TCTCTCATTGCTACTGGAGC
<i>BnaPWWP19</i>	BnaA09T0057300ZS	TGCCACCAATTCTTCCTCTC	AACAAGCCCGTCACATTAGC
<i>BnaPWWP20</i>	BnaA09T0679400ZS	TTATGCAACTTGTGTCGTCCTG	GGTGGGACAAACTTCGCAG
<i>BnaPWWP21</i>	BnaA10T0099000ZS	TGGGGTAAATCTGGGAAGAAC	ATCATCAAACGGCTGGTTACC
<i>BnaPWWP22</i>	BnaA10T0255100ZS	AGATATCTACACAGCGGTCTG	TGTAACCGTAAGAGAGCCTG
<i>BnaPWWP23</i>	BnaC01T0505200ZS	ATCCGGTTGAAGTCCAAGTC	TAGTTTGACCGGTATGCAGG
<i>BnaPWWP24</i>	BnaC02T0007300ZS	CTCAAGTTTGCTAGCTCAGG	TGTAACTCAGAAGAGAAGGTCC

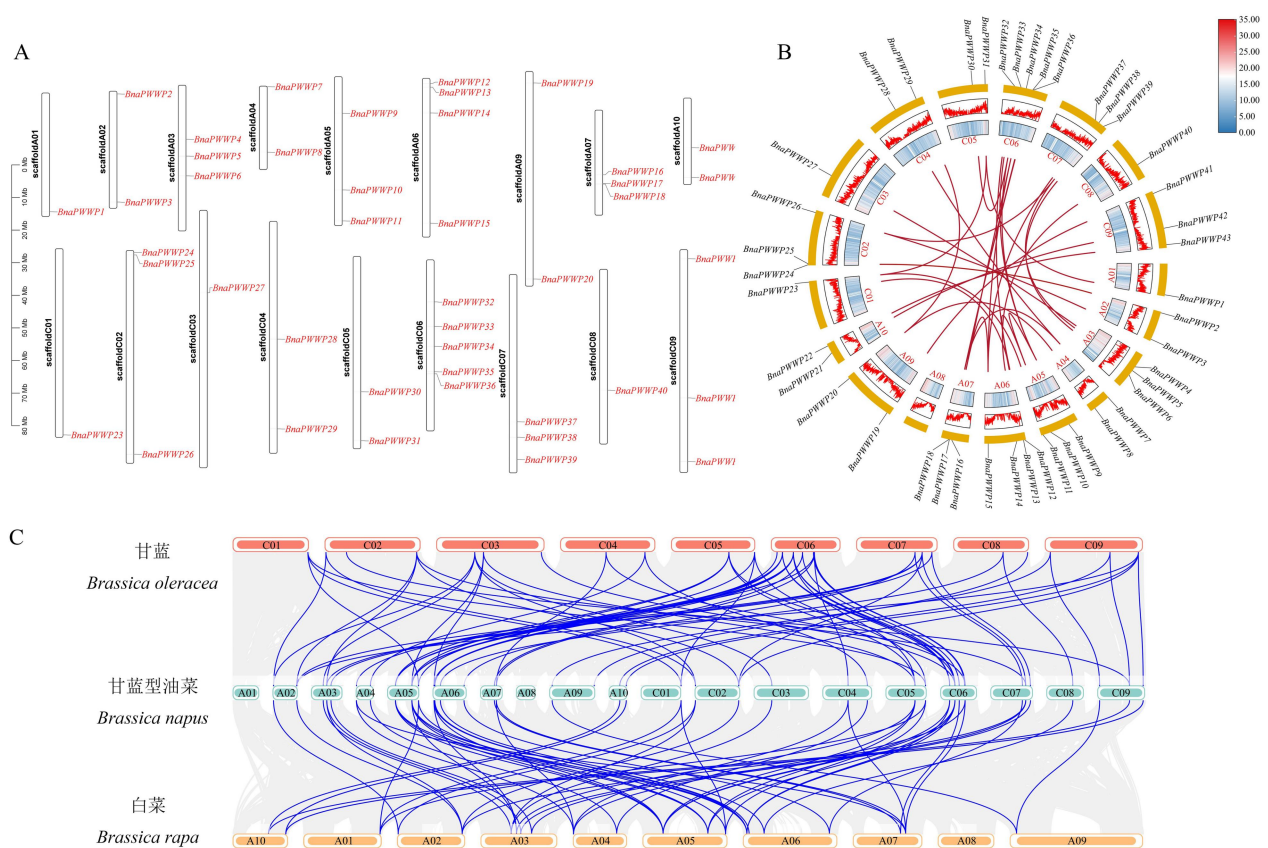
<i>BnaPWWP25</i>	BnaC02T0017600ZS	ACTGAGAAGGTTCTAGCGAG	TGTGTCTCTGAACGGTTTTG
<i>BnaPWWP26</i>	BnaC02T0522000ZS	CCCAAAGACCTATGCTTAGG	GACGGCTAGTAAGTTACTGG
<i>BnaPWWP27</i>	BnaC03T0376200ZS	GAGAGTAGCAAACCAGATGC	TCTTTCAAGTCCCTCGACTC
<i>BnaPWWP28</i>	BnaC04T0257500ZS	TCCGGACAACCATATGACAG	GAATGATGACTCCACCTGTG
<i>BnaPWWP29</i>	BnaC04T0510300ZS	AGGTGTCACAGATGAATACACC	GTGATTAATCAGGTGGGCAATG
<i>BnaPWWP30</i>	BnaC05T0370400ZS	GAGTAGTGATGAGCGAAACAG	CTCATCTTTTCCAACAAGGAGG
<i>BnaPWWP31</i>	BnaC05T0547200ZS	ATGACTGCATTGAGAAGGTGG	ACCCTAGACACAACCATTCTC
<i>BnaPWWP32</i>	BnaC06T0059700ZS	CCTGTAAGTGGCAGCTAAAAGG	CGATGTTGTGTTTGTCTTGCTG
<i>BnaPWWP33</i>	BnaC06T0114400ZS	TTAAAGGGAAGAGGAACTCAAGG	CACTTTCAGCGGTATACAAGC
<i>BnaPWWP34</i>	BnaC06T0164900ZS	GAAGCAGGAATTTTCAGGAGC	GTTCTCTAGTGAAGACTCGAAGG
<i>BnaPWWP35</i>	BnaC06T0232500ZS	GCTGCAGAGCAAAAAAGTGG	CATACAGCACACCTTTCAGTC
<i>BnaPWWP36</i>	BnaC06T0239300ZS	ATTACACGCCGGATTTTGAGG	TCTCTCATTGCTACTGGAGC
<i>BnaPWWP37</i>	BnaC07T0310300ZS	TTAGCTTGGGAGCTACAACAG	TCAACCACTCCAAATCCGTC
<i>BnaPWWP38</i>	BnaC07T0374400ZS	CACTGGCGATCAAATTGTCC	GGTTGATAGCTCATTGTCACTG
<i>BnaPWWP39</i>	BnaC07T0479300ZS	ATACCGAGTTTGAAACGGTGC	ACTAGTAGCTTTCTCCTTCCTG
<i>BnaPWWP40</i>	BnaC08T0286100ZS	CTCAAAAGAGTCGATGCCTTC	CGGCTGTAATCTGAAACTCAC
<i>BnaPWWP41</i>	BnaC09T0044600ZS	GTTGGACGGTGAAGAAAACCTC	TTGGTGAGAGATGTCTCCTG
<i>BnaPWWP42</i>	BnaC09T0356100ZS	GAATGAAAGGGACTATGCATGG	ATCAAACGGTTGGTTACCAGC
<i>BnaPWWP43</i>	BnaC09T0568900ZS	CCATATCCAGTATTGCAACAGG	AAGGGTAAGGATGAGGAAAGG

2 结果与分析

2.1 甘蓝型油菜 *PWWP* 基因家族基因的染色体定位及共线性分析

在甘蓝型油菜中共鉴定出 43 个 *PWWP* 基因，按染色体定位命名为 *BnaPWWP1*-*BnaPWWP43*。他们不均匀分布在 18 个染色体上。有 22 个基因定位在 A 组，有 21 个基因定位在 C 组。其中 C06 染色体分布 *PWWP* 基因数量最多，高达 6 个，而 A01、C01、C03、C08 染色体仅有一个 *PWWP* 基因，A08 染色体上没有 *PWWP* 基因分布；多数基因分布于染色体两端和中部，A07 染色体上 *BnaPWWP17* 和 *BnaPWWP18* 存在串联重复现象（图 1：A）。

为了进一步了解 *PWWP* 基因家族的扩张方式以及其在进化中是否保守，我们从物种内部以及物种之间进行共线性研究。物种内部研究表明，在甘蓝型油菜中，有 30 对 *PWWP* 基因是彼此共线（图 1：B）。甘蓝型油菜与白菜和甘蓝 *PWWP* 家族成员开展共线性研究发现，甘蓝型油菜与甘蓝之间有 62 对共线性基因，甘蓝型油菜与白菜之间有 58 对共线性基因（图 1：C）。这表明 3 个物种基因组在进化中保留了较高的基因顺序一致性，也印证了油菜 A、C 亚基因组与祖先种白菜、甘蓝之间的共线性关系。



A. *BnaPWWP* 家族成员染色体定位；B. *BnaPWWP* 家族种内共线性分析；C. 甘蓝型油菜、甘蓝及白菜 *PWWP* 基因家族成员的种间共线性分析。

A. Chromosomal localization of members in the *naPWWP*; B. Intraspecific collinearity analysis of *BnaPWWP*; C. Interspecific collinearity analysis of *PWWP* gene family members among *Brassica napus*, *B. oleracea*, and *B. rapa*.

图 1 甘蓝型油菜 *PWWP* 基因家族成员染色体定位分析及物种间共线性分析

Fig. 1 Chromosomal localization analysis and interspecies collinearity analysis of *PWWP* gene family members in *Brassica napus*

2.2 甘蓝型油菜 *PWWP* 家族蛋白氨基酸理化性质分析及亚细胞定位

通过理化性质分析可知，甘蓝型油菜 *PWWP* 家族成员编码的蛋白质大小介于 177（*BnaPWWP39*）到 1 383（*BnaPWWP26*）个氨基酸之间，这表明此家族蛋白分子大小变化较大，分子量介于 19 688.44 Da（*BnaPWWP39*）到 149 901.99 Da（*BnaPWWP26*）不等，预测的 pI 范围为 4.7~10.01，其中有 19 个为酸性蛋白（pI<7），24 个为碱性蛋白（pI>7），不稳定系数为 44.92（*BnaPWWP6*）~66.8（*BnaPWWP13*），脂族系数为 52.2（*BnaPWWP1*）~87.02（*PWWP33*）；在疏水预测中，*BnaPWWP* 成员蛋白均表现亲水性。亚细胞定位预测表明有 38 个蛋白质定位在细胞核（Nucleus）、3 个定位在叶绿体（Chloroplast）、1 个定位在细胞质（Cytoplasm）、1 个定位在内质网（Endoplasmic Reticulum），由此表明，此家族蛋白主要定位于细胞核，占比 88.37%（表 2）。

表 2 代表性 BnaPWWP 家族成员的蛋白质理化性质及亚细胞定位预测

Table 2 Prediction of physicochemical properties and subcellular localization of representative BnaPWWP family proteins

蛋白 Protein	氨基酸数量 Number of amino acids	分子量 Molecular weight (Da)	等电点 Theoretical pI	不稳定系 数 Instability index	脂肪族系 数 Aliphatic index	疏水指数 Grand average of hydropathicity	亚细胞定位 Subcellular localization
BnaPWWP1	568	64 104.63	6.94	55.96	52.2	-1.09	细胞核 Nucleus
BnaPWWP6	920	103 470.85	9.03	44.92	70.36	-0.486	叶绿体 Chloroplast
BnaPWWP9	528	57 876.18	9.78	53.93	78.26	-0.605	细胞质 Cytoplasm
BnaPWWP10	604	64 891.08	8.83	49.35	72.78	-0.597	细胞核 Nucleus
BnaPWWP11	741	83 302.34	7.15	59.22	56.6	-0.992	细胞核 Nucleus
BnaPWWP13	399	45 899.24	4.7	66.89	70.05	-0.738	叶绿体 Chloroplast
BnaPWWP20	1 025	116 235.35	8.3	45	73.82	-0.513	细胞核 Nucleus
BnaPWWP24	408	45 314.76	6.1	47.09	60.74	-0.57	细胞核 Nucleus
BnaPWWP26	1 383	149 901.99	8	62.22	61.55	-0.802	细胞核 Nucleus
BnaPWWP29	1 040	117 264.46	8.2	46.63	74.78	-0.483	细胞核 Nucleus
BnaPWWP30	613	66 170.66	9.21	52.02	71.26	-0.649	细胞核 Nucleus
BnaPWWP33	905	101 121.55	9.01	48.12	87.02	-0.453	内质网 Endoplasmic Reticulum
BnaPWWP36	1 338	147 922.99	5.4	55.22	60.79	-0.833	细胞核 Nucleus
BnaPWWP37	522	58 939.35	6.07	45.53	74.06	-0.659	叶绿体 Chloroplast
BnaPWWP38	1 276	137 683.99	8.48	61.53	61.2	-0.806	细胞核 Nucleus
BnaPWWP39	177	19 698.44	10.01	45.93	69.38	-0.702	细胞核 Nucleus
BnaPWWP43	1 361	146 668.64	8.96	57.9	61.22	-0.791	细胞核 Nucleus

2.3 甘蓝型油菜 *PWWP* 家族成员系统进化关系分析

为探讨甘蓝型油菜 *PWWP* 家族的进化关系，本研究在甘蓝型油菜、甘蓝、白菜和拟南芥中分别鉴定出 43 个、21 个、20 个和 19 个 *PWWP* 家族成员（图 2）。基于上述物种的蛋白序列构建系统发育树，将其分为 7 个亚家族。其中，Family5 亚家族中 *BnaPWWP* 成员最多，含有 16 个，占家族 55.17%；Family1、Family2、Family3、Family4 和 Family6 亚家族中 *BnaPWWP* 家族成员分布最少，均为 3 个；此外，Family7 亚家族包含 11 个 *BnaPWWP* 家族成员，占比 45.83%。拟南芥和甘蓝 *PWWP* 基因在 Family1-Family7 亚家族均有分布，白菜除 Family3 外均有分布。这结果支持甘蓝型油菜由白菜与甘蓝杂交异源多倍化的起源假说。各亚家族内成员呈现明显的物种特异性聚类，提示基因复制后功能保守。

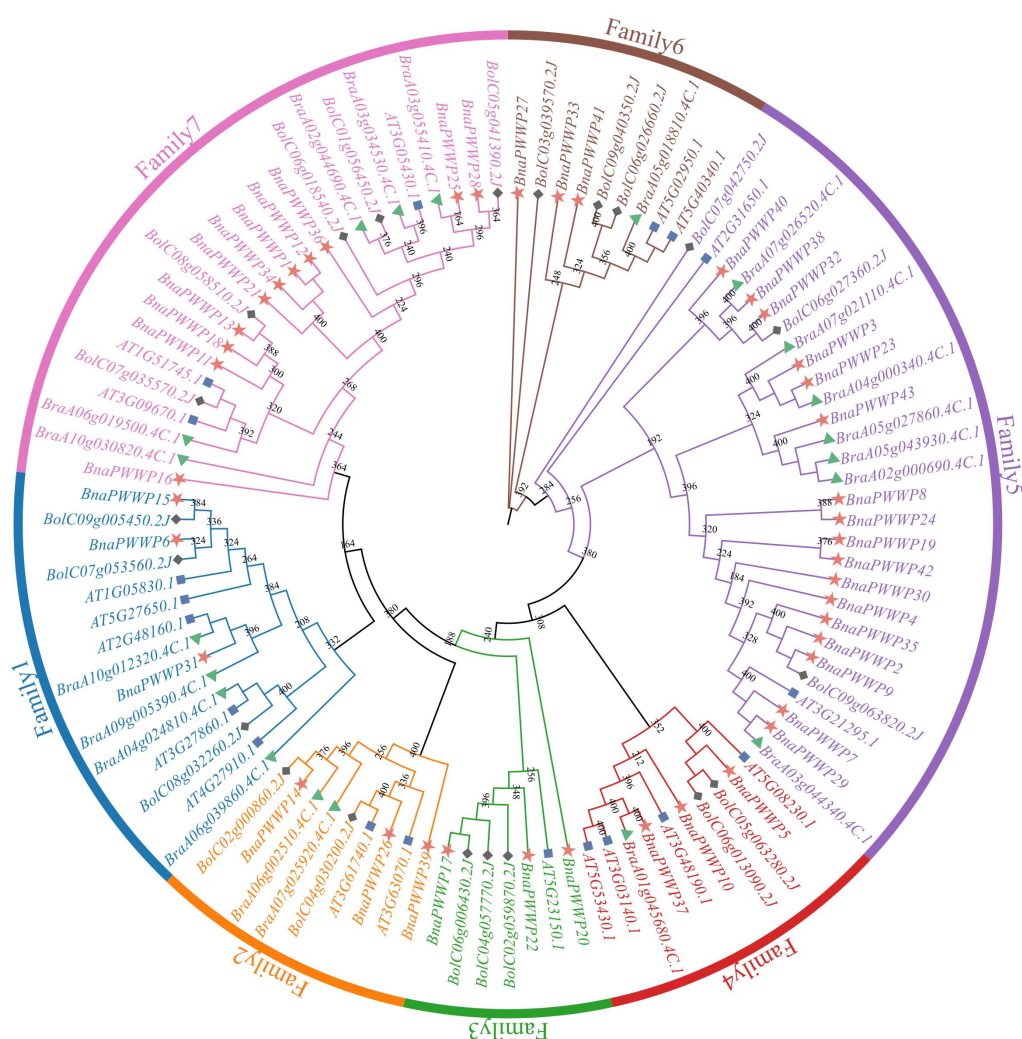


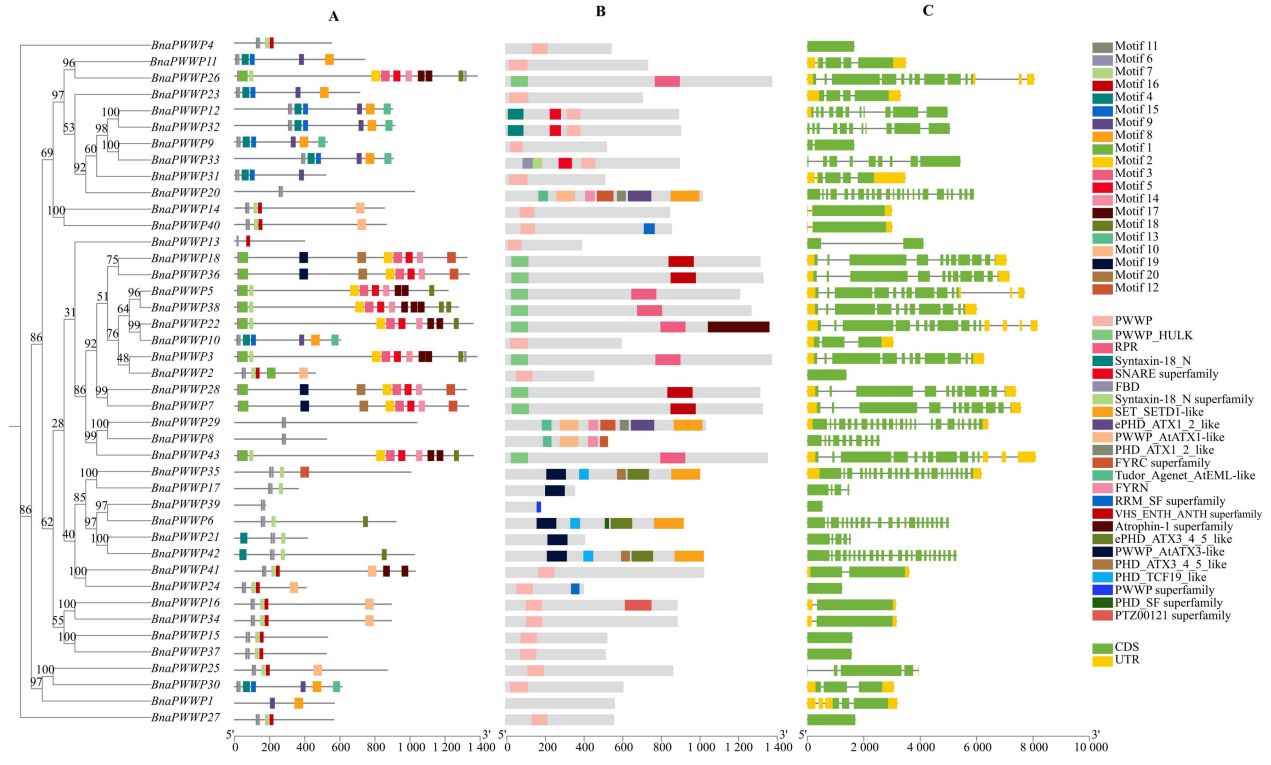
图 2 甘蓝型油菜、白菜、甘蓝和拟南芥 *PWWP* 基因的系统进化分析

Fig. 2 Phylogenetic analysis of the *PWWP* gene in *Brassica napus*, *B. rapa*, *B. oleracea*, and *Arabidopsis thaliana*

2.4 甘蓝型油菜 *PWWP* 家族成员保守基序、保守结构域和基因结构分析

为分析甘蓝型油菜 *PWWP* 家族成员的序列特征，鉴定出 20 个保守基序，除 *BnaPWWP1* 外，其余成员均含有 Motif11，表明 Motif11 高度保守。部分成员（*BnaPWWP2* 等 12 个成员）同时包含 Motif7、Motif11 和 Motif16 及 1~2 个保守结构域。另一部分（*BnaPWWP9* 等 7 个成员）包含 Motif4、Motif8、Motif9、Motif11 和 Motif15，而 *BnaPWWP31* 缺失 Motif8，推测为进化过程中片段缺失，丢失了编码 Motif8 的 DNA 序列。*BnaPWWP3* 等 10 个成员含有包含 Motif1、Motif2、Motif3、Motif5 和 Motif14 及 *PWWP_HULK*

保守结构域，其中 6 个还包含 RPR 保守结构域，4 个含 VHS_ENTH_ANTH_superfamily（图 3）。亲缘关系相近的亚家族成员在保守基序与结构域组成上高度保守，不同基序的差异可能参与物种进化分支分化。基因结构分析发现，所有 *BnaPWWP* 基因均含有外显子，部分成员含 2~5 个内含子，提示其核心功能保守且内含子参与表达调控。



A. 保守基序; B. 保守结构域; C. 基因结构。
A. Conserved Motif; B. Conserved structure domain; C. Gene structure.

图 3 甘蓝型油菜 *PWWP* 基因家族保守基序、保守结构域和基因结构分析

Fig. 3 Analysis of conserved motifs, conserved domains, and gene structure of the *PWWP* gene family in *Brassica napus*

2.5 甘蓝型油菜 *PWWP* 家族成员启动子顺式作用元件分析

启动子顺式作用元件分析结果显示，共鉴定出 29 种顺式作用元件（图 4），除去功能不确定元件和光响应元件，剩余 22 种可分为 3 个大类，即生长发育响应、植物激素响应和非生物胁迫响应元件（图 5）。发育相关元件（AACA motif、CAT-box、CCAAT-box、GCN4 motif、O2-site、HD-Zip 1、circadian、MBSI）负责调控光合作用、胚乳发育、分生组织分化及组织特异性表达等相关功能。植物激素响应元件包括脱落酸（ABA）响应元件（ABRE）、生长素响应元件（AuxRR-core、TGA-element）、茉莉酸甲酯（MeJA）响应元件（CGTCA-motif 和 TGACG-motif）、赤霉素响应元件（GARE-motif、P-box 和 TATC-box）和水杨酸响应元件（TCA-element），非生物胁迫响应元件包括低温响应元件（LTR）、干旱响应元件（MBS）、防御与胁迫响应元件（TC-rich repeats）、厌氧胁迫响应元件（ARE）和热胁迫响应元件（AT-rich element）。其中，ABRE、MBS、TC-rich repeats、LTR 是与盐胁迫相关的元件（Wang et al., 2021; 杜国宁等, 2022; Ling et al., 2023）。结合元件数量分布图可知，ARE、ABRE、CGTCA-motif、TGACG-motif 是总频次最高、覆盖基因数最广的核心元件，表明 *BnaPWWP* 家族基因的表达调控以非生物胁迫响应和激素（脱落酸和茉莉酸甲酯）信号调控为核心，同时部分基因参与生长发育调控，为后续解析 *BnaPWWP* 家族基因的功能与调控网络提供了重要的顺式作用元件依据。



图 4 甘蓝型油菜 *PWWP* 基因家族成员启动子顺式元件特征分析

Fig. 4 Analysis of *cis*-acting elements in the promoters of *BnaPWWP* gene family members

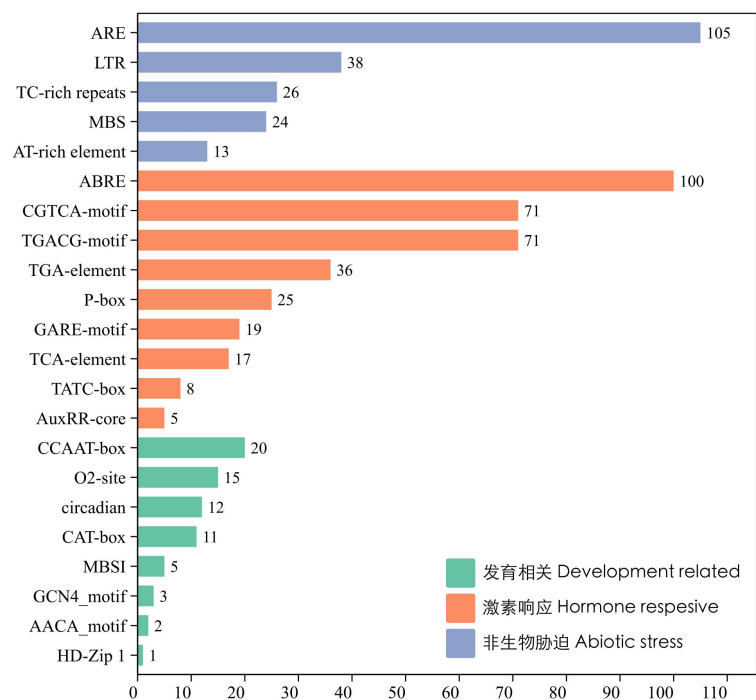


图 5 *BnaPWWP* 家族基因发育相关、激素响应及非生物胁迫响应顺式作用元件总频次

Fig. 5 Total frequency of *cis*-acting elements related to development, hormone response, and abiotic stress

2.6 甘蓝型油菜 PWWP 家族成员蛋白互作网络分析与同源建模

通过 STRING 数据库构建甘蓝型油菜 PWWP 家族成员的蛋白质相互作用网络，结果（图 6）显示，BnaPWWP 家族部分成员形成了一个以 6 个核心蛋白为中心的高度连通网络模块。其中，BnaPWWP8、BnaPWWP20、BnaPWWP29、BnaPWWP36、BnaPWWP38、BnaPWWP43 节点间连线密集，相互连接程度高，构成了网络的核心骨架，提示这些蛋白之间存在广泛的协同调控关系，可能是家族功能的核心节点；而 BnaPWWP33 仅与 BnaPWWP43 存在单一互作连线，位于网络外围，表明其与核心成员的互作关联较弱，功能相对独立。此外，大部分该家族成员，在该置信度阈值下未被纳入互作网络，反映其与核心蛋白的互作关系缺乏足够的证据支持，功能可能较为单一。

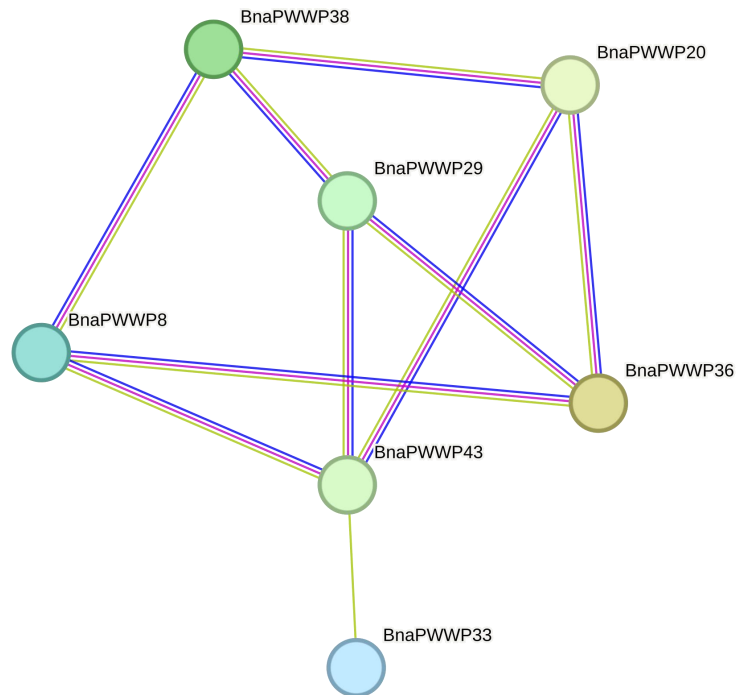


图 6 甘蓝型油菜 PWWP 家族成员间的蛋白质相互作用网络

Fig. 6 Interaction network of BnaPWWP family proteins

利用 SWISS-MODEL 在线工具，我们获得了一条高质量甘蓝型油菜 PWWP 蛋白三维结构预测模型。该模型最突出特点是，它主体部分是一个典型的 PWWP 结构域并且有一个非常明确的由保守芳香族氨基酸组成的“芳香笼”，如图 7 所示。这一结果的成功建模，不仅验证了目标蛋白属于 PWWP 结构域蛋白家族，也为下一步研究它如何通过结合特定组蛋白修饰从而影响染色质结构以及基因转录提供重要依据。

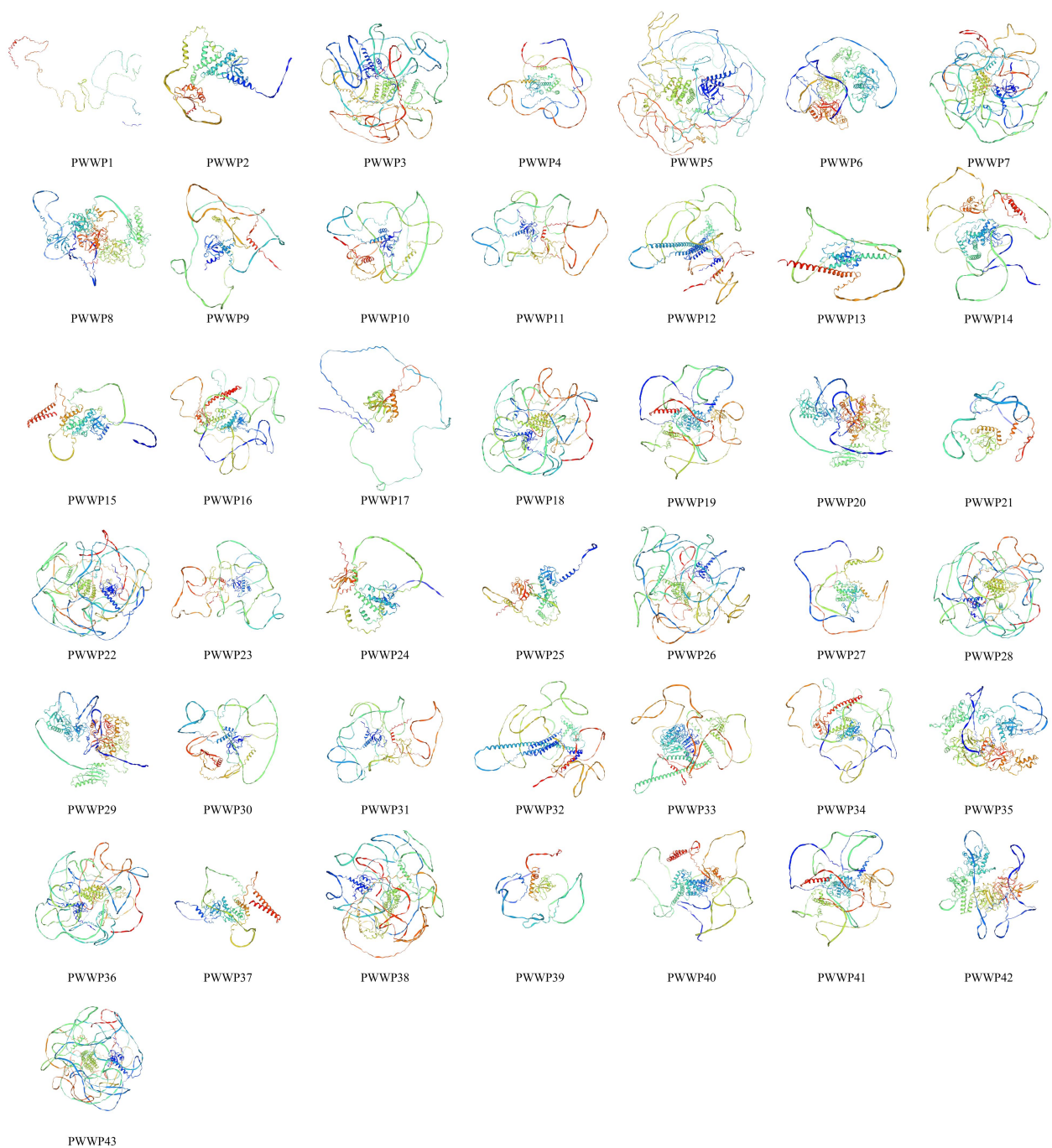


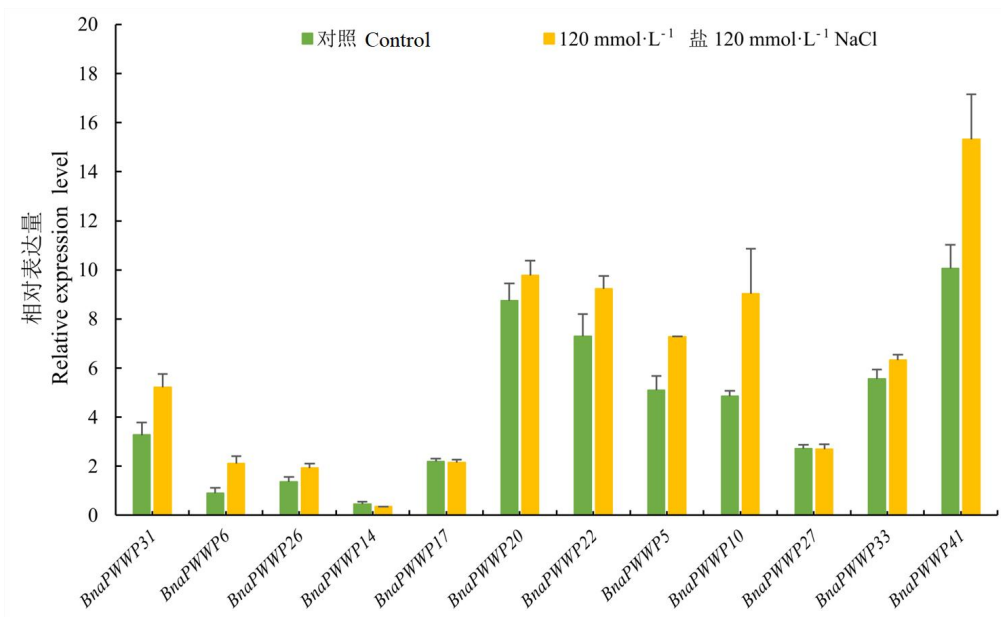
图 7 BnaPWWP 蛋白质三级结构预测

Fig. 7 Tertiary structure prediction of BnaPWWP proteins

2.7 盐胁迫下甘蓝型油菜 *PWWP* 家族基因表达分析

qRT-PCR 结果显示，盐胁迫下甘蓝型油菜种子中有 5 个 *PWWP* 基因表达量显著上调，分别是 *BnaPWWP6*、*BnaPWWP10*、*BnaPWWP11*、*BnaPWWP24* 和 *BnaPWWP30*；表达量下调的基因有 7 个，分别是 *BnaPWWP8*、*BnaPWWP9*、*BnaPWWP14*、*BnaPWWP17*、*BnaPWWP27*、*BnaPWWP29* 和 *BnaPWWP32*，我们推测此类基因被抑制表达以减少能量消耗，将资源分配给耐盐相关基因，所以呈现下调趋势。不同亚家族中基因表达量也存在差异，Family1、Family4 和 Family7 中均存在 1 个表达量显著提升的基因，Family5 存在 2 个，而 Family2、Family3 和 Family6 中表达量差异不明显（图 8、图 9 和图 10）。综上，甘蓝型油

菜 *PWWP* 家族基因显著响应盐胁迫，其中 *BnaPWWP6*、*BnaPWWP10*、*BnaPWWP11*、*BnaPWWP24* 和 *BnaPWWP30* 作为上调基因，可能是连接盐胁迫信号与种子萌发过程的关键纽带。



BnaPWWP31 和 *BnaPWWP6* 为亚家族 1；*BnaPWWP26* 和 *BnaPWWP14* 为亚家族 2；*BnaPWWP17*、*BnaPWWP20* 和 *BnaPWWP22* 为亚家族 3；*BnaPWWP5* 和 *BnaPWWP10* 为亚家族 4；*BnaPWWP27*、*BnaPWWP33* 和 *BnaPWWP41* 为亚家族 6。

BnaPWWP31 and *BnaPWWP6* belong to subfamily 1; *BnaPWWP26* and *BnaPWWP14* belong to subfamily 2; *BnaPWWP17*, *BnaPWWP20* and *BnaPWWP22* belong to subfamily 3; *BnaPWWP5* and *BnaPWWP10* belong to subfamily 4; *BnaPWWP27*, *BnaPWWP33* and *BnaPWWP41* belong to subfamily 6.

图 8 盐胁迫下甘蓝型油菜 *PWWP* 亚家族 1、2、3、4、6 在种子萌发期的表达量

Fig. 8 Expression levels of *PWWP* subfamily 1, 2, 3, 4, and 6 in *Brassica napus* during seed germination under salt stress

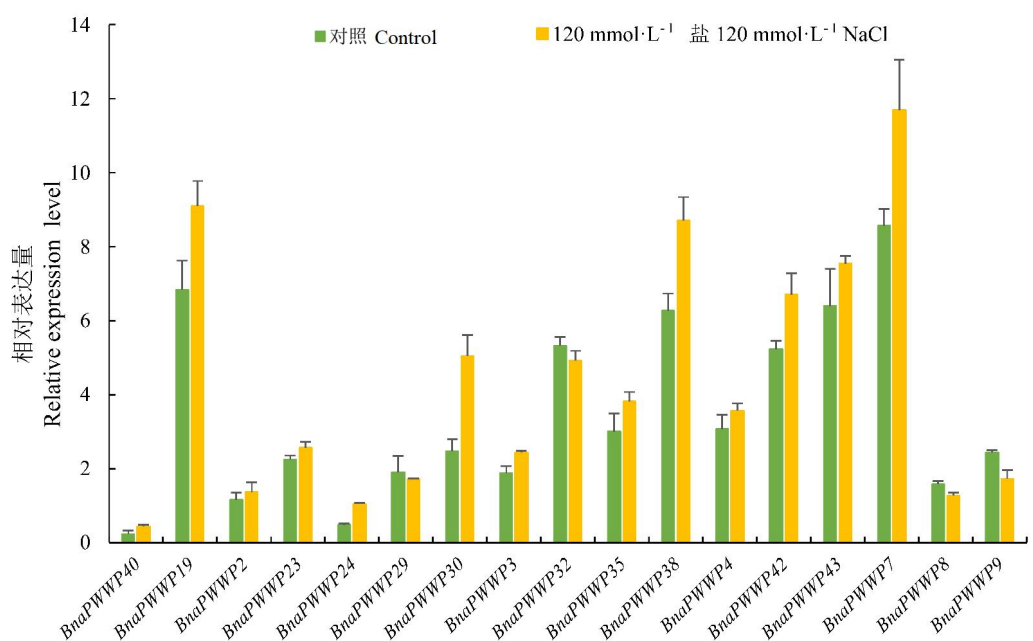


图 9 盐胁迫下甘蓝型油菜 *PWWP* 亚家族 5 在种子萌发期的表达量

Fig. 9 Expression levels of *PWWP* subfamily 5 in *Brassica napus* during seed germination under salt stress

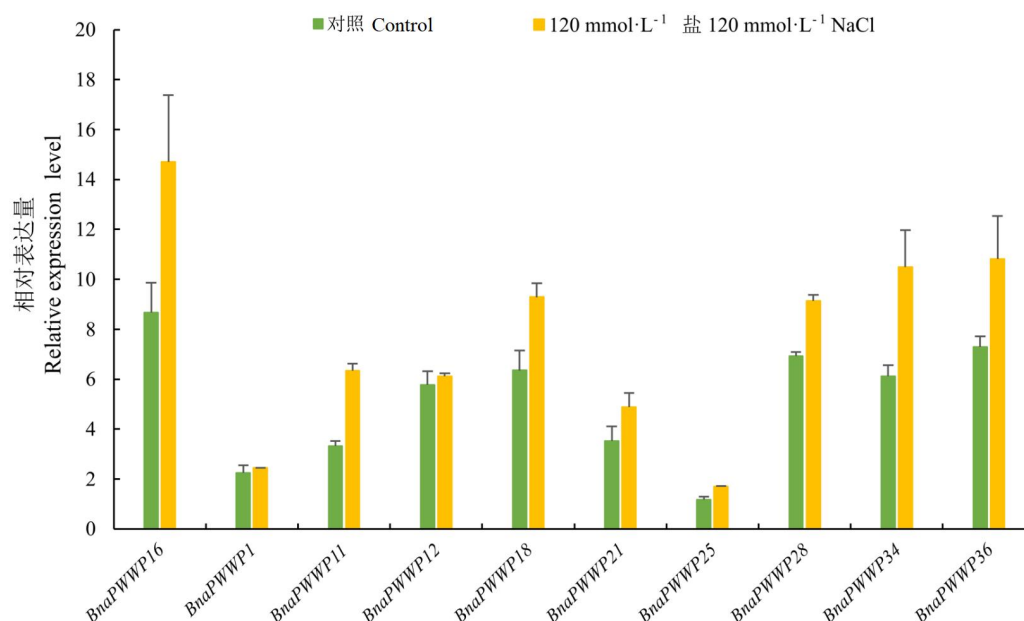


图 10 盐胁迫下甘蓝型油菜 *PWWP* 亚家族 7 在种子萌发期的表达量

Fig. 10 Expression levels of *PWWP* subfamily 7 in *Brassica napus* during seed germination under salt stress

3 讨论与结论

作为表观遗传调控的重要方式之一，组蛋白修饰在植物响应逆境胁迫中起着重要的作用（Yu et al., 2025）。*PWWP* 结构域是真核生物中高度保守的染色质结合模块，在表观遗传调控过程中作为分子阅读器特异性识别组蛋白修饰信号（Huang et al., 2024）。植物 *PWWP* 结构域蛋白研究长期集中在植物生长发育调控方向。近期，在茶树和水稻中的研究表明，*PWWP* 结构域蛋白高度参与了植物响应非生物胁迫的生物过程（Chen et al., 2021; Seo and Jang 2025）。上述发现为进一步探究与植物表观遗传调控相关的 *PWWP* 结构域蛋白功能带来了启发，其研究结果在农作物抗逆方向具有潜在的应用价值。尽管如此，目前在作物中对 *PWWP* 结构域蛋白的研究除水稻外还极少。

油菜是我国种植面积最大、总产最高的一类油料作物，在保障食用油供给方面发挥重要作用（李谷成等，2024）。利用盐碱地种植油菜，扩大油菜种植面积，对保障我国食用油供给安全具有重要意义。然而，盐碱地中的高盐胁迫是限制油菜生长与产量的关键逆境因子，发掘并解析耐盐相关基因的响应机制，是开展耐盐油菜分子育种的重要前提。因此，本研究对我国广泛种植的甘蓝型油菜中 *PWWP* 结构域蛋白家族进行了系统的分析和验证。首先，我们在全基因组水平上共鉴定出 43 个甘蓝型油菜 *PWWP* 家族成员，其中 22 个位于 A 亚基因组，21 个位于 C 亚基因组，表明该家族在异源四倍体化过程中未发生大规模的不对称丢失。蛋白质理化性质分析显示，这些蛋白质的氨基酸数目、分子量、等电点差异较大，均为亲水性蛋白，88.27% 定位于细胞核，与其作为核内染色质结合因子的功能预期一致。系统进化分析将 43 个成员划分为 7 个亚家族，同一亚家族内的成员在保守基序、结构域组成及基因结构上高度保守，暗示它们可能具有功能上的相似性。此外，同源建模成功构建了其中一个 BnaPWWP 蛋白的三维结构，模型清晰地呈现了由保守芳香族氨基酸构成的“芳香笼”，这是 *PWWP* 结构域特异性识别甲基化组蛋白的核心结构基础（Qin & Min, 2016）。上述结果系统阐明了甘蓝型油菜 *PWWP* 基因家族的基本特征。

启动子区域的顺式作用元件是基因转录调控的重要分子基础（Fueyo et al., 2022）。据此，本研究系统解析了甘蓝型油菜 *PWWP* 基因家族启动子区的顺式元件组成。结果显示，ARE（厌氧胁迫响应元件）、ABRE（脱落酸响应元件）、CGTCA-motif 和 TGACG-motif（茉莉酸甲酯响应元件）是总频次最高、覆盖基因数最广的核心元件。这暗示甘蓝型油菜 *PWWP* 家族基因的转录极有可能受盐胁迫、干旱、低温等多种非生物逆境及 ABA、MeJA 等胁迫相关内源激素的协同调控。ABA 作为植物盐胁迫应答通路中的关键信

号物质，可通过调控下游转录因子与 SOS 通路离子转运蛋白的表达，维系胞内 Na^+/K^+ 离子平衡（Yang & Guo, 2018）。*BnaPWWP* 基因启动子普遍富集 ABRE 顺式元件，预示该家族成员可能依托 ABA 依赖型信号通路参与植株盐胁迫应答。同时，CGTCA-motif、TGACG-motif 在启动子区高频分布，也暗示 *PWWP* 家族基因还可能参与茉莉酸信号介导的抗逆调控过程。

为进一步探究哪些 *BnaPWWP* 基因真实响应了盐胁迫，本研究分析了 *BnaPWWP* 基因家族在种子萌发期盐胁迫（ $120 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ）下的表达变化。qRT-PCR 结果显示，43 个 *BnaPWWP* 基因中有 5 个（*BnaPWWP6*、*BnaPWWP10*、*BnaPWWP11*、*BnaPWWP24*、*BnaPWWP30*）表达量显著上调超两倍，7 个显著下调。这一结果暗示，*PWWP* 家族成员在盐胁迫响应中具有功能分化，可能分别执行激活或抑制下游耐盐基因的角色。为深入解析 *PWWP* 家族成员对盐胁迫的响应机制，本研究进一步分析了上述 5 个上调表达基因启动子区的顺式作用元件组成。结果表明，*BnaPWWP10*、*BnaPWWP11* 和 *BnaPWWP24* 的启动子区域富含多个盐胁迫相关元件（ABRE、MBS、TC-rich repeats、LTR）。具体而言，*BnaPWWP10* 和 *BnaPWWP11* 各含有 2 个 ABRE、2 个 TC-rich repeats 和 2 个 LTR；*BnaPWWP24* 则含有 5 个 ABRE 和 2 个 TC-rich repeats。这些元件的存在与其在盐胁迫下显著上调的趋势相符合，表明它们可能通过脱落酸依赖或者非依赖的方式参与盐碱胁迫响应过程中。其中，ABRE 元件是 ABA 信号通路的核心顺式作用元件，其数量与基因对 ABA 及盐胁迫的响应强度呈正相关（Nakashima & Yamaguchi-Shinozaki, 2013）。*BnaPWWP24* 启动子中多达 5 个 ABRE 元件的存在，提示该基因可能对 ABA 信号尤为敏感。另外，*BnaPWWP6* 和 *BnaPWWP30* 也受到盐胁迫诱导而显著上调表达，但是其启动子区域没有检测到典型的盐胁迫相关元件，暗示它们可能通过其他间接途径响应盐胁迫。

最终，基于启动子元件分析以及 qRT-PCR 结果，我们共筛选出 3 个与盐胁迫响应高度相关的家族成员，分别是 *BnaPWWP10*、*BnaPWWP11* 和 *BnaPWWP24*，从转录调控层面上为培育耐盐碱甘蓝型油菜提供了潜在目标基因。本研究为后续深入解析甘蓝型油菜 *BnaPWWP* 基因家族的功能与调控机制提供了重要基础。尽管如此，上述基因在甘蓝型油菜耐盐过程中的作用机理仍需通过分子生物学和基因工程的方法进一步探索。

参考文献：

- Chen J D, Wan H P, Zhao H X, et al., 2024. Identification and expression analysis of the Xyloglucan transglycosylase/hydrolase (*XTH*) gene family under abiotic stress in oilseed (*Brassica napus* L.) [J]. BMC Plant Biology, 24(1).
- Chen Q H, Guo L H, Yuan Y W, et al., 2021. Ectopic overexpression of histone H3K4 methyltransferase CsSDG36 from tea plant decreases hyperosmotic stress tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 22:5064.
- Ding F G, Lu Y F, Kang Z, et al., 2020. Effects of mixed salt-alkali stress on seed germination and seedling growth of *Brassica napus* [J]. Journal of Yangtze University (Natural Science Edition), 17(3): 73-80. [丁富功, 卢奕霏, 康珍, 等, 2020. 混合盐碱胁迫对油菜种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. 长江大学学报(自然科学版), 17(3): 73-80.]
- Du G N, Xiang J, Lin S Y, et al., 2022. Analysis of the salt-stress responsive element of the promoter of peanut small GTP binding protein gene *AhRabG3f* [J]. Chinese Journal of Biotechnology, 38(8): 2989-2998. [杜国宁, 相杰, 林顺钰, 等, 2022. 花生小GTP结合蛋白基因 *AhRabG3f* 启动子的盐胁迫响应元件分析 [J]. 生物工程学报, 38(8): 2989-2998.]
- Fueyo R, Judd J, Feschotte C, et al., 2022. Roles of transposable elements in the regulation of mammalian transcription [J]. Nature Reviews Molecular Cell Biology, 23(7): 481-497.
- Guan Z L, Gu J W, Jiao Y S, et al., 2024. Research progress and breeding application of functional genomics in rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 46(6): 1187-1202. [关志林, 顾建伟,

- 焦禹顺, 等, 2024. 油菜功能基因组学研究进展及其育种应用 [J]. 中国油料作物学报, 46(6): 1187-1202.]
- He C, Li F, Zhang J, et al., 2013. The methyltransferase NSD3 has chromatin-binding motifs, PHD5-C5HCH, that are distinct from other NSD (Nuclear Receptor SET Domain) family members in their histone H3 recognition [J]. Journal of Biological Chemistry, 288(7): 4692-4703.
- Hohenstatt M L, Mikulski P, Komarynets O, et al., 2018. The PWWP-DOMAIN INTERACTOR OF POLYCOMBS1 interacts with Polycomb-Group proteins and histones and regulates *Arabidopsis* flowering and development [J]. Plant Cell, 30(1): 117-133.
- Hu G J, Zeng S H, Du M Y, et al., 2026. Genome-wide identification and expression analysis of the *GPAT* family in *Saussurea medusa* [J]. Guihaia, 46(1): 123-136. [胡国瑾, 曾思恒, 杜明阳, 等, 2026. 水母雪兔子 *GPAT* 家族全基因组鉴定及表达分析 [J]. 广西植物, 46(1): 123-136.]
- Huang Y, Li B, Wu Z, et al., 2024. Inhibitors targeting the PWWP domain-containing proteins [J]. European Journal of Medicinal Chemistry, 280: 116965.
- Jiang L, Yang X F, Peng M, et al., 2024. Identification and expression pattern analysis of soybean *TrxG* gene family [J]. Guihaia, 44(12): 2222-2231. [姜玲, 阳小凤, 彭明, 等, 2024. 大豆 *TrxG* 基因家族鉴定及表达模式分析 [J]. 广西植物, 44(12): 2222-2231.]
- Li F, Mao G, Tong D, et al., 2013. The histone mark H3K36me3 regulates human DNA mismatch repair through its interaction with MutS α [J]. Cell, 153(3): 590-600.
- Li G C, Niu Q C, Leng B F, et al., 2024. The decade of rapeseed industry in the new era: development and its path choice [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 46(2): 228-235. [李谷成, 牛秋纯, 冷博峰, 等, 2024. 新时代十年: 我国油菜产业发展与路径选择 [J]. 中国油料作物学报, 46(2): 228-235.]
- Li Y L, Xiao L, Zhao Z, et al., 2023. Identification, evolution and expression analyses of the whole genome-wide *PEBP* gene family in *Brassica napus* L. [J]. BMC Genomic Data, 24(1): 27.
- Ling L, Li M, Chen N, et al., 2023. Genome-wide analysis and expression of the *GRAS* transcription factor family in *Avena sativa* [J]. Genes, 14(1): 164.
- Liu R, Tian M Y, Li G Z, et al., 2024. Identification and induced-expression analysis of *REVEILLE* family in *Brassica napus* L. [J]. Biotechnology Bulletin, 40(6): 161-171. [刘蓉, 田闵玉, 李光泽, 等, 2024. 甘蓝型油菜 *REVEILLE* 家族鉴定及诱导表达分析 [J]. 生物技术通报, 40(6): 161-171.]
- Liu Z G, Wang Z J, Fang Y, et al., 2017. Effect of salt stress on seed germination and seedling physiology of winter rapeseed (*Brassica rapa* L.) [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 39(3): 351-359. [刘自刚, 王志江, 方圆, 等, 2017. NaCl 胁迫对白菜型冬油菜种子萌发和幼苗生理的影响 [J]. 中国油料作物学报, 39(3): 351-359.]
- Min J, Liu K, 2021. Structures of chromatin modulators in complex with nucleosome [J]. Current Opinion in Chemical Biology, 63: 105-114.
- Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K, 2013. ABA signaling in stress-response and seed development [J]. Plant Cell Reports, 32(7): 959-970.
- Ponne S, Chinnadurai R K, Kumar R, et al., 2025. PWWP 2A/B: prominent players in the proteomic landscape [J]. Gene, 942.
- Qiao P, Zhao M, Zhao J, et al., 2024. Unveiling the camelina MBOAT gene family: Phylogenetic insights and regulatory landscape [J]. Gene, 936: 149085.
- Qin S, Min J, 2014. Structure and function of the nucleosome-binding PWWP domain [J]. Trends in Biochemical Sciences, 39(11): 536-547.
- Rona G B, Eleutherio E C A, Pinheiro A S, 2016. PWWP domains and their modes of sensing DNA and histone methylated lysines [J]. Biophysical Reviews, 8(1): 63-74.

- Scheid R, Chen J, Zhong X, 2021. Biological role and mechanism of chromatin readers in plants [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 61: 102008.
- Seo H U, Jang C S, 2025. Mutation of a gene with PWWP domain confers salt tolerance in rice [J]. *Plant Molecular Biology*, 115(3): 63.
- Stec I, Wright T J, van Ommen G J, et al., 1998. *WHSCI*, a 90 kb SET domain-containing gene, expressed in early development and homologous to a *Drosophila* dysmorphia gene maps in the Wolf-Hirschhorn syndrome critical region and is fused to *IgH* in t(1;14) multiple myeloma [J]. *Human Molecular Genetics*, 7(7): 1071-1082.
- Tiwari S, Muthamilarasan M, Lata C, et al., 2021. Genome-wide identification and expression analysis of *Arabidopsis* GRAM-domain containing gene family in response to abiotic stresses and PGPR treatment [J]. *Journal of Biotechnology*, 321: 7-14.
- Wang X, Niu Y, Zheng Y, 2021. Multiple functions of MYB transcription factors in abiotic stress responses [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(11): 6125.
- Wen H, Li Y, Xi Y, et al., 2014. ZMYND11 links histone H3.3K36me3 to transcription elongation and tumour suppression [J]. *Nature*, 508(7495): 263.
- Xie J, Chen Y, Cai G, et al., 2023. Tree Visualization By One Table: A web application for visualizing, modifying and annotating phylogenetic trees [J]. *Nucleic Acids Research*, 51(W1): W587-W592.
- Xie Q, Li Z, Zhao W, et al., 2025. Association of the PWWP-domain protein HUA2 and the H3K36 methylation in flowering time control [J]. *Plant Journal*, 123(5): e70461.
- Yang J, Gong L L, Xu T, et al., 2024. Identification and expression analysis of the *TST* gene family in grapes [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 44(4): 612-623. [杨杰, 龚丽丽, 徐涛, 等, 2024. 葡萄 *TST* 基因家族鉴定及表达分析 [J]. *西北植物学报*, 44(4): 612-623.]
- Yang T, Wang D, Luo L, et al., 2024. PWOs repress gene transcription by regulating chromatin structures in *Arabidopsis* [J]. *Nucleic Acids Research*, 52(21): 12918-12929.
- Yang Y Q, Guo Y, 2018. Unraveling salt stress signaling in plants [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 60(9): 796-804.
- Yu M H, Liao W C, Wu K Q, 2025. Histone methylation in plant responses to abiotic stresses [J]. *Journal of Experimental Botany*, 76(17): 4771-4786.
- Yu P, Ye S, Zhou M, et al., 2025. PWWP domain-containing protein Crf4-3 specifically modulates fungal azole susceptibility by regulating sterol C-14 demethylase ERG11 [J]. *mSphere*, 10(1): e0070324.
- Yuan Y, Dong J B, Xu Y J, et al., 2026. Identification and expression analysis of *C3H* gene family during low-temperature germination of *Fritillaria taipaiensis* seeds [J]. *Guihaia*, 46(1): 110-122. [袁媛, 董家帮, 徐艳姣, 等, 2026. 太白贝母种子低温萌发过程中 *C3H* 基因家族鉴定及表达分析 [J]. *广西植物*, 46(1): 110-122.]
- Zhou J, Liu Z, Li Y, et al., 2018. *Arabidopsis* PWWP domain proteins mediate H3K27 trimethylation on *Flc* and regulate flowering time [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 60(5): 362-368.