

引用格式:

李秀敏, 董轩, 汤冰倩, 杨慧萍, 陈莹, 熊程, 邹学校, 刘峰. 辣椒 WOX 基因家族的鉴定及表达分析[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2023, 49(3): 291–297.

LI X M, D X, TANG B Q, YANG H P, CHEN Y, XIONG C, ZOU X X, LIU F. Identification and analysis of WOX gene family in pepper[J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 2023, 49(3): 291–297.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



辣椒 WOX 基因家族的鉴定及表达分析

李秀敏¹, 董轩², 汤冰倩¹, 杨慧萍¹, 陈莹¹, 熊程^{2,3,4}, 邹学校^{1,2,3,4}, 刘峰^{1,2,3,4*}

(1.湖南大学生物学院隆平分院, 湖南 长沙 410125; 2.湖南农业大学园艺学院, 湖南 长沙 410128; 3.园艺作物种质创新与新品种选育教育部工程研究中心, 湖南 长沙 410128; 4.蔬菜生物学湖南省重点实验室, 湖南 长沙 410128)

摘要: 利用辣椒的全基因组数据从辣椒中鉴定出了 10 个 WOX 基因, 并按照其在染色体上的分布顺序命名为 *CaWOX1*、*CaWOX2*、*CaWOX3*、…、*CaWOX10*, 对它们的理化性质、染色体定位、与番茄的进化关系、蛋白保守基序、组织表达水平及在高温(42 °C)、低温(10 °C)胁迫下的表达水平进行分析。结果表明: 辣椒 WOX 基因家族各成员的理化性质差异较大, 10 个家族成员编码的氨基酸长度为 127~318 aa, 蛋白相对分子质量为 14 740~36 070, 开放阅读框长度为 384~957 bp, 蛋白理论等电点(PI)为 5.66~10.01; 在染色体上的分布较为均匀, 大部分分布在染色体的两端; 系统进化树分析表明, 辣椒 WOX 基因家族可分为现代、中间、古代 3 支, 与番茄进化关系一致; 蛋白保守基序显示, 除 *CaWOX3* 外, 其余蛋白都含有 Motif1 与 Motif2, 且二者总是紧密相连出现; 组织表达水平分析表明, 除了部分 *CaWOXs* 具有特异性表达模式外, 大部分成员在组织中不表达或弱表达; 高温、低温处理能够刺激或抑制 WOX 基因家族成员的表达。

关键词: 辣椒; WOX 基因家族; 生物信息学; 基因表达

中图分类号: S641.3; Q786

文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2023)03-0291-07

Identification and analysis of WOX gene family in pepper

LI Xiumin¹, DONG Xuan², TANG Bingqian¹, YANG Huiping¹, CHEN Ying¹,
XIONG Cheng^{2,3,4}, ZOU Xuexiao^{1,2,3,4}, LIU Feng^{1,2,3,4*}

(1.Longping Branch, College of Biology, Hunan University, Changsha, Hunan 410125, China; 2.College of Horticulture, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China; 3.ERC for Germplasm Innovation and New Variety Breeding of Horticultural Crops, Changsha, Hunan 410128, China; 4.Key Laboratory for Vegetable Biology of Hunan Province, Changsha, Hunan 410128, China)

Abstract: In this study, 10 WOX genes were identified from pepper by using the whole genome data of pepper and were named as *CaWOX1*, *CaWOX2*, *CaWOX3*, ..., *CaWOX10* according to their distribution order on the chromosomes. The physical and chemical properties, chromosome location, evolutionary relationship with tomato, protein conserved motif, tissue expression level and expression level under high and low temperature stress were analyzed. The results showed that the physical and chemical properties of each member were quite different. The lengths of amino acids encoded by the 10 genes were 127-318 aa, the relative molecular masses of the proteins were 14 740-36 070, the open reading frame lengths were 384-957 bp, and the theoretical isoelectric points of the proteins were 5.66-10.01. The distribution on the

收稿日期: 2022-08-22

修回日期: 2023-05-10

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFD1000300); 湖南省教育厅项目(19B271); 中国博士后基金项目(2021M701177); 湖南省教育厅重点项目(20A259)

作者简介: 李秀敏(1997—), 女, 福建三明人, 硕士研究生, 主要从事辣椒果实发育研究, M929989171@163.com; *通信作者, 刘峰, 博士, 研究员, 主要从事辣椒种质资源重要性状功能基因挖掘及新种质创制研究, liufengrich@126.com

chromosome were more uniform, mainly localizing at the both ends of the chromosome. Phylogenetic tree analysis showed that the WOX gene could be divided into three branches: modern, middle and ancient, which was consistent with the evolutionary development of tomato. Protein conserved motifs showed that except for CaWOX3, the proteins contained Motif1 and Motif2, which were always closely linked. Tissue expression level analysis showed that most members were not expressed or weakly expressed in tissues except for some CaWOXs with specific expression patterns. High temperature and low temperature treatment could stimulate or inhibit the expression of WOX gene family members.

Keywords: pepper; WOX gene family; bioinformatics; gene expression

WOX (WUSCHEL-related homeobox)是一类存在于植物中的特异性转录因子家族,是HB蛋白超家族中的1个亚家族^[1]。该家族成员均含有1段由60~66个氨基酸组成的同源异型结构域,该结构域可被特定DNA序列编码,并在精确时刻调目标基因的表达^[2-4]。作为同源域转录因子,WOX家族成员在植物的发育过程中发挥重要作用^[5],具有维持不同类型分生组织活性、调节植物器官形成、控制细胞增殖和分化等功能^[6-9]。在模式植物拟南芥中共鉴定出了15个WOX成员,其中WUS、WOX5在维持干细胞的动态平衡中发挥重要作用^[10];WOX1、WOX3冗余地参与了叶片边缘和平板分生组织活性的调控^[11];WOX13则通过诱导AP2/ERF类转录因子WINDs和细胞壁修饰酶基因的表达,在创伤触发的愈伤组织形成和器官重连中发挥重要功能^[12]。在番茄中,WOX1的同源基因SILAMI对叶片扩张具有保守功能,对次生小叶的形成也具有调节作用^[13]。而属于中间进化支的WOX9和WOX11可通过介导细胞分裂素通路调控百合腋生珠芽的形成^[14]。

辣椒是一年生或有限多年生茄科作物,在农业生产中占有重要地位。辣椒的全基因组测序已经完成^[15],为辣椒功能基因的研究提供了依据。但关于辣椒中WOX基因家族的研究尚少见报道。本研究中,笔者利用生物信息学方法对辣椒中的WOX家族成员进行鉴定,并对其基本性质、染色体定位、系统发育关系、保守基序、组织表达模式以及在低温和高温胁迫下的表达情况进行分析,旨在为辣椒生长发育的研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料为高世代自交系辣椒‘6421’,由湖南省农业科学院蔬菜研究所提供。

1.2 方法

1.2.1 辣椒WOX基因家族的鉴定及理化性质分析

从Zunla-1基因组数据库(<http://peppersequence.>

<https://solgenomics.net/>)、茄科基因组数据库(<https://solgenomics.net/>)中分别提取出辣椒、番茄的WOX基因家族蛋白序列,对其进行筛选过滤,最终鉴定出10个辣椒WOX基因家族成员。运用ExPASy (<http://web.expasy.org/protparam/>)对CaWOXs编码的蛋白相对分子质量、理论等电点、氨基酸长度等进行预测分析。

1.2.2 辣椒WOX家族成员在染色体上的定位分析

从Zunla-1基因组数据库(<http://peppersequence.>
<https://solgenomics.net/>)中获取辣椒WOX转录基因家族成员的染色体定位信息,利用mg2c在线软件(http://mg2c.iask.in/mg2c_v2.0/)绘制染色体定位图,根据基因在染色体上的分布顺序命名辣椒WOX成员。

1.2.3 辣椒WOX基因家族与番茄的进化关系分析

运用MUSCLE(multiple protein sequence alignment)对辣椒、番茄的蛋白序列进行多序列比对;用邻接算法(NJ)计算番茄和辣椒蛋白序列之间的亲缘关系;通过iTOL (<https://itol.embl.de/>)绘制辣椒与番茄之间的系统发育进化树。

1.2.4 辣椒WOX蛋白保守基序的预测

根据预测到的蛋白序列,利用MEME (<https://meme-suite.org/meme/>)对辣椒WOX转录因子家族成员的保守基序进行预测分析。

1.2.5 辣椒WOX基因家族在组织器官中的表达分析

以高世代自交系辣椒‘6421’为材料,采集其根、茎及不同发育时期的叶、花和果实样品,将完全开放的花分为花瓣、带柱头的子房和雄蕊3部分,将结果10d以后的果实分为果肉、种子和胎座3部分。对所有样品进行转录组测序分析,根据Z-score归一化FPKM表达值绘制热图^[16]。

1.2.6 辣椒WOX基因家族在高温和低温胁迫下的表达分析

为探究辣椒‘6421’在高温、低温条件下的表达情况,对40日龄幼苗进行42℃的高温胁迫和10℃的低温胁迫处理。分别收集在正常生长温度(CK)

和胁迫温度下处理 1、1.5、3、6、12、24 h 后植株的叶片和根系组织, 提取其 RNA 进行转录组测序, 分析转录组数据的差异表达, 并通过 Z-score 归一化 FPKM 表达值绘制热图^[16]。

2 结果与分析

2.1 辣椒 WOX 基因家族的鉴定及理化性质

采用生物信息学方法, 从 Zunla-1 基因组数据库中鉴定出 10 个 WOX 基因家族成员, 并按照其在染色体上的排列顺序, 将 10 个家族成员分别命名为 *CaWOX1*、*CaWOX2*、*CaWOX3*、…、*CaWOX10*。

对预测到的辣椒 WOX 基因家族成员的基本信息及蛋白理化性质进行分析。结果(表 1)表明, 这 10 个家族成员的氨基酸大小差异较大, 其中 *CaWOX5* 为最长的 WOX 基因, 其开放阅读框长度为 957 bp; *CaWOX10* 是最短的 WOX 基因, 其开放阅读框长度只有 384 bp。10 个家族成员编码的氨基酸长度为 127~318 aa, 蛋白相对分子质量为 14 740~36 070。除此之外, 不同成员的蛋白理论等电点(PI)也存在一定的差异, 范围为 5.66~10.01, 其中酸性蛋白和碱性蛋白数量各占总数的一半。可见, 辣椒 WOX 基因家族的各成员的理化性质差异较大。

表 1 辣椒 WOX 基因基本信息及蛋白理化性质

Table 1 Basic information of WOX genes and physicochemical properties of proteins in pepper

基因名称	基因登录号	染色体	起始位置	终止位置	开放阅读框/bp	氨基酸长度/aa	蛋白相对分子质量	等电点
<i>CaWOX1</i>	Capana00g000091	Chr00	197697473	197698055	504	167	19 710	6.21
<i>CaWOX2</i>	Capana00g000667	Chr00	283811648	283812415	549	182	21 090	9.46
<i>CaWOX3</i>	Capana02g001854	Chr02	134660415	134662068	858	285	31 430	6.23
<i>CaWOX4</i>	Capana02g002439	Chr02	145046983	145049506	828	275	30 700	5.66
<i>CaWOX5</i>	Capana02g002594	Chr02	147826970	147828583	957	318	36 070	6.16
<i>CaWOX6</i>	Capana04g000583	Chr04	9293139	9295161	699	232	26 670	8.93
<i>CaWOX7</i>	Capana06g000434	Chr06	6348561	6350210	714	237	26 830	6.43
<i>CaWOX8</i>	Capana06g000476	Chr06	6955245	6956674	555	184	21 440	10.01
<i>CaWOX9</i>	Capana11g000671	Chr11	26568224	26570160	588	195	22 690	9.43
<i>CaWOX10</i>	Capana11g000682	Chr11	27108492	27108875	384	127	14 740	9.72

2.2 辣椒 WOX 家族成员染色体定位

图 1 显示了 10 个 WOX 家族成员在染色体上的分布情况, 其中 Chr00 表示染色体位置未知。对不同成员染色体定位的分析结果表明, 这 10 个 WOX 基因仅分布在 0、2、4、6、11 这 5 条染色体上, 其中, 2 号染色体上分布的基因最多, 含 *CaWOX3*、*CaWOX4*、*CaWOX5*, 位于染色体末端的 134~147 Mb; 0 号染色体上有 *CaWOX1*、*CaWOX2* 基因,

分布于 197~283 Mb; 4 号染色体仅包含 *CaWOX6* 基因, 且位于染色体上端的 9 Mb 附近; *CaWOX7*、*CaWOX8*、*CaWOX9*、*CaWOX10* 均存在于染色体上端部位, 其中 *CaWOX7*、*CaWOX8* 位于 6 号染色体上端的 6 Mb 附近, *CaWOX9*、*CaWOX10* 则位于 11 号染色体的 26~27 Mb。可见, 辣椒 WOX 基因家族成员在染色体上的分布相对均匀, 且大部分分布在染色体的两端。

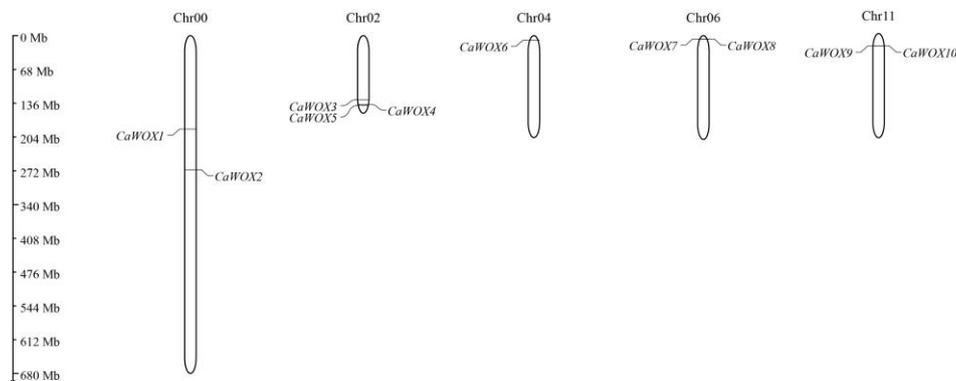


图 1 辣椒 WOX 家族成员的染色体定位

Fig.1 Chromosome mapping of members of the WOX family in pepper

2.3 辣椒 WOX 基因家族与番茄的进化关系

为了更好地理解辣椒 WOX 基因家族和模式生

物番茄的同源进化关系,采用邻接算法(NJ)生成系统发育树(图2)。参照番茄 WOX 基因的分组情况^[17],

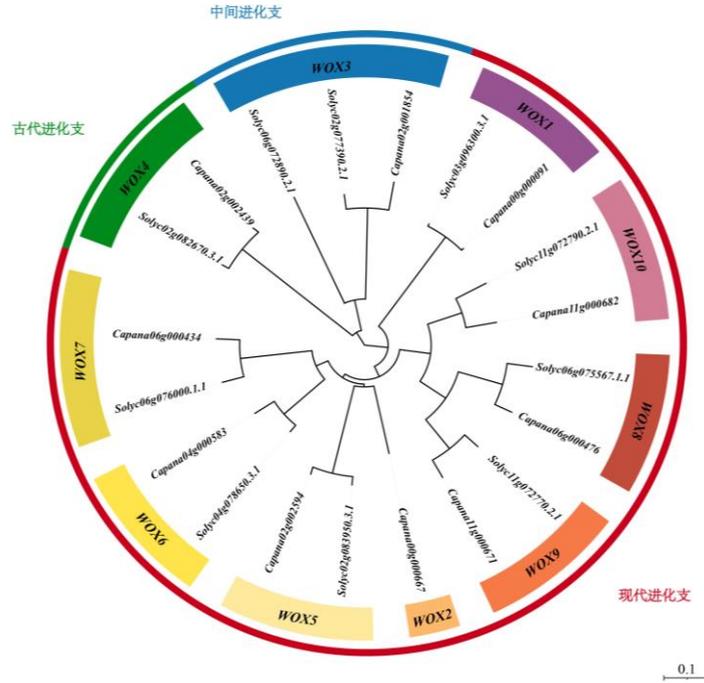


图2 辣椒与番茄 WOX 基因家族的系统发育进化树

Fig.2 Phylogenetic tree of WOX gene family in pepper and tomato

将辣椒 WOX 家族基因分为现代、中间、古代3支。古代进化支、中间进化支均只含有1个 WOX 亚家族;现代进化支有8个 WOX 基因。除 WOX2 外,其余的亚家族均含有至少1个番茄 WOX 成员。

基序预测分析,结果(图3)发现,每条蛋白序列所包含的基序数量及种类都不相同,这些差异可能揭示这些蛋白功能的多样性。在所有的蛋白序列中, CaWOX3 所含的保守基序数量最少,仅含有1个 Motif6,最多的是 CaWOX5 和 CaWOX8,含有6个保守基序。除去 CaWOX3 外,其余蛋白均含有

2.4 辣椒 WOX 蛋白保守基序的预测

对辣椒 WOX 转录因子家族成员进行蛋白保守

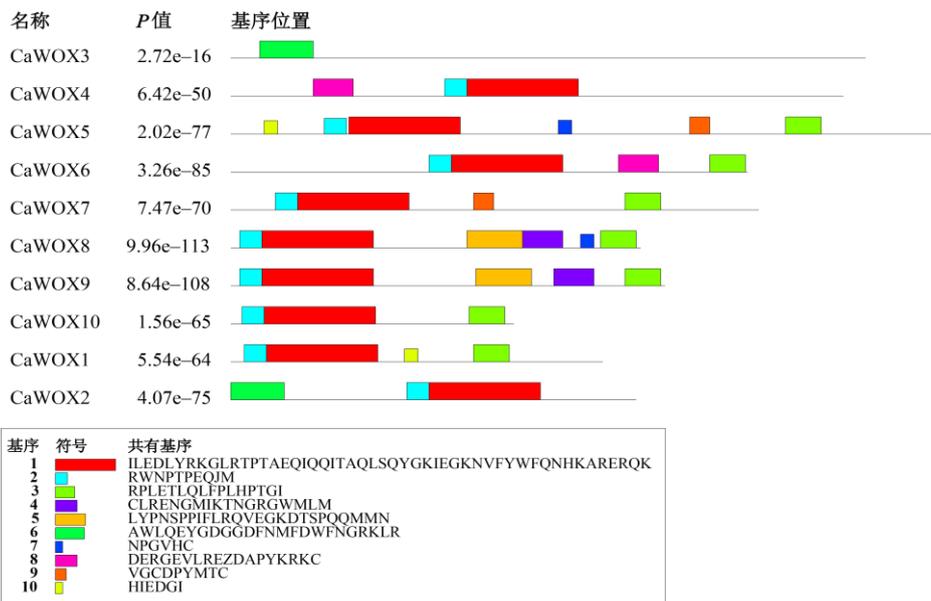


图3 辣椒 WOX 家族基因编码蛋白保守基序的预测结果

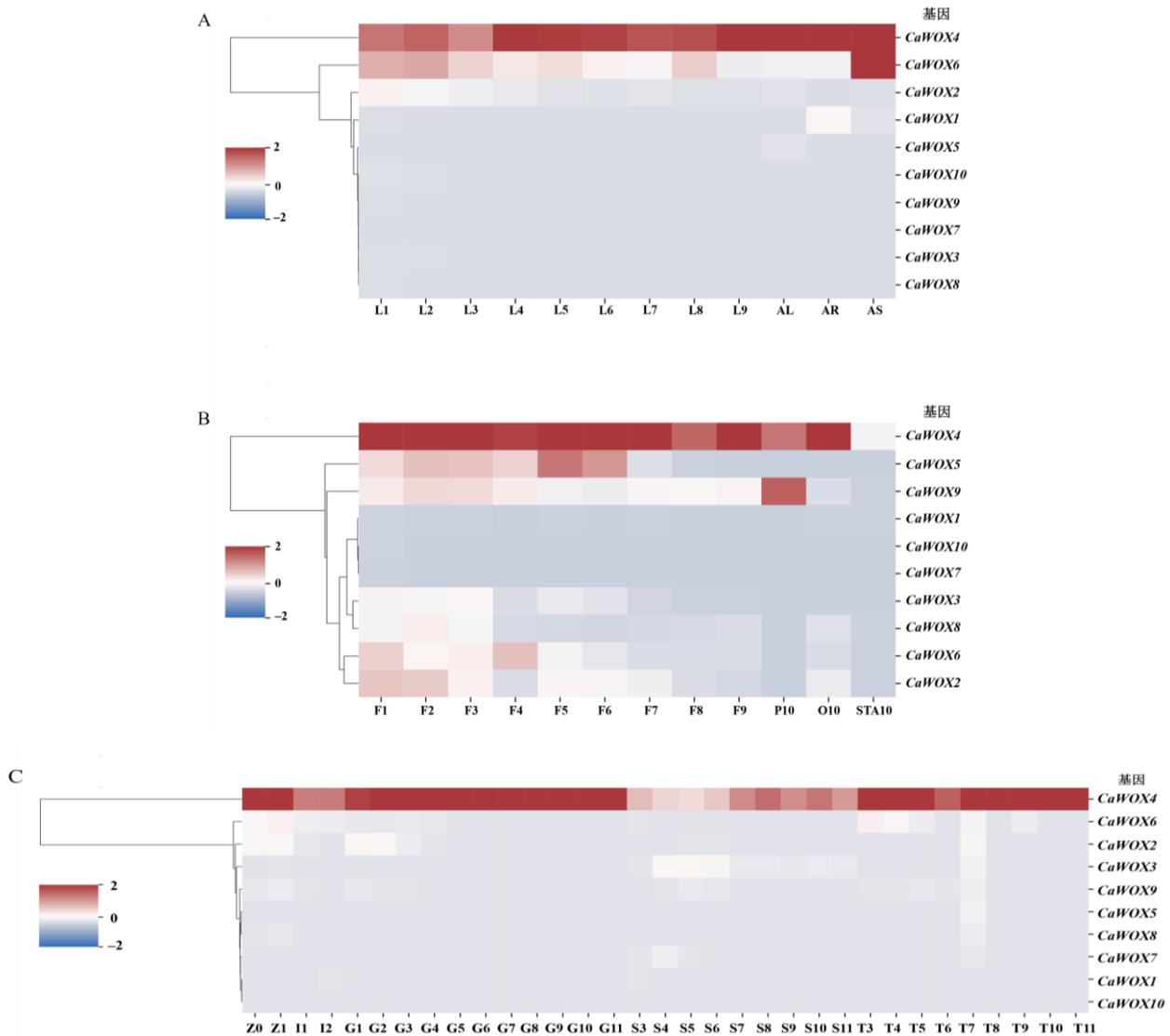
Fig.3 Prediction result of conserved motifs of the proteins encoded by the WOX family genes in pepper

Motif1 与 Motif2, 且它们总是紧密相邻, Motif2 比 Motif1 更靠近 N 端, 而 Motif3 是继 Motif1 和 Motif2 外出现频率较高的基序, 说明它们在绝大多数的成员中是保守的。此外, Motif4、Motif5 在蛋白序列上总是一起出现, 且排列顺序相同。

2.5 辣椒 WOX 基因家族在组织器官中的表达

为探究不同时期、不同组织器官中辣椒 WOX 家族基因的表达情况, 对 WOX 家族基因在辣椒的根、茎及不同发育时期的叶、花和果实的相对表达量进行分析, 并制作热图。结果(图 4)显示, 只有

CaWOX4 在根、茎和不同发育时期的叶片、花蕾、果实中均有表达, 且在各个时期的相对表达量几乎均高于其他基因的。相同时期, *CaWOX4* 在果肉和胎座中的相对表达量明显高于种子中的, 说明 *CaWOX4* 的表达具有特异性。*CaWOX6* 在茎中的相对表达量最高; *CaWOX5* 在 20 d 的花蕾中的表达水平较高; *CaWOX9* 在花瓣中的相对表达量最高; *CaWOX2* 在花蕾等器官早期发育过程中有微弱表达; *CaWOX1* 则仅在根、茎中有微弱表达。



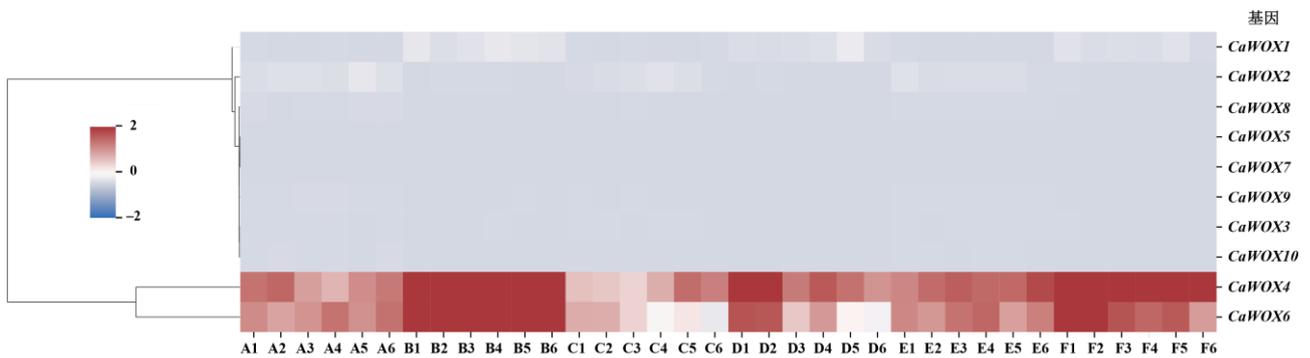
A: L 为叶片; 1~9 分别代表新叶出现后的第 2、5、10、15、20、25、30、40、50 天; AL、AR、AS 分别为成熟的叶、根、茎。B: F 为花蕾, P 为花瓣; O 为子房; STA 为雄蕊; 1~10 分别代表花蕾出现后的第 2、5、10、15、20、25、30、40、50、60 天。C: G 为果肉; S 为种子; T 为胎座; I 为早期的种子与胎座; 1~11 分别代表开花后的第 10、15、20、25、30、35、40、45、50、55、60 天; Z0、Z1 分别为授粉后第 3、7 天的含果肉种子胎座的整果。

图 4 辣椒 WOX 家族基因在各组织的表达
 Fig.4 Tissue expression of WOX family genes in pepper

2.6 辣椒 WOX 基因家族在高温和低温胁迫下的表达

为探究不同时长高温和低温胁迫处理下辣椒 WOX 基因家族成员的表达情况,对处理后辣椒叶片和根部的基因表达进行分析。从图 5 可以看出,在辣椒的 WOX 家族成员中,只有 *CaWOX1*、*CaWOX2*、*CaWOX4* 和 *CaWOX6* 这 4 个基因在叶片或根中有表达。正常生长条件下,*CaWOX4* 和 *CaWOX6* 在叶片和根中的相对表达量显著高于其他基因的,其中,

在根中的相对表达量最高。*CaWOX1* 和 *CaWOX2* 只在叶片或根中表达。*CaWOX4* 在高温处理的辣椒叶片中的相对表达量随处理时间的增加呈先降后升再降趋势;在低温处理的叶片中表现为后期升高,与高温处理下根中的相对表达量的变化趋势相反。叶片中 *CaWOX6* 的相对表达量在高温胁迫下与处理时长呈负相关,在低温胁迫下无明显变化;根中 *CaWOX6* 的相对表达量随高温、低温胁迫处理时间的增加而降低。



A1、A2、A3、A4、A5、A6 分别为正常生长温度处理 1、1.5、3、6、12、24 h 的叶片; B1、B2、B3、B4、B5、B6 分别为正常生长温度处理 1、1.5、3、6、12、24 h 的根; C1、C2、C3、C4、C5、C6 分别为高温胁迫处理 1、1.5、3、6、12、24 h 的叶; D1、D2、D3、D4、D5、D6 分别为高温胁迫处理 1、1.5、3、6、12、24 h 的根; E1、E2、E3、E4、E5、E6 分别为低温胁迫处理 1、1.5、3、6、12、24 h 的叶; F1、F2、F3、F4、F5、F6 分别为低温胁迫处理 1、1.5、3、6、12、24 h 的根。

图 5 辣椒 WOX 家族成员在低温和高温胁迫下的表达

Fig.5 Expression of WOX family members in pepper under low or high temperature stress

3 结论与讨论

WOX 基因家族成员能够通过编码 WOX 蛋白来调控细胞的分裂、分化,从而影响植物的生长发育^[5,18]。随着植物全基因组测序技术的不断完善,WOX 基因家族成员也在不同植物中被陆续鉴定出来。在模式植物拟南芥中共鉴定出了 15 个 WOX 成员^[4];在水稻^[19]、玉米^[19]、籼箕柳^[20]、小麦^[1]、番茄^[21]中分别鉴定出 13、21、15、14、10 个 WOX 成员。本研究中,笔者采用生物信息学方法在辣椒中鉴定出了 10 个 WOX 基因家族成员,这与番茄中的 WOX 基因数相同,可能与二者均属于茄科植物,亲缘关系较近有关^[22]。对 10 个 *CaWOX* 基本信息进行分析,发现大部分成员的理化性质相差较大,这可能预示了 WOX 基因在植物发育中发挥的功能不同。鉴于 WOX 基因具有一定的保守性,通过邻接法构建了辣椒、番茄的系统发育树,根据番茄的分支特点,将辣椒 WOX 成员聚为古代、中间和现代 3 个分支,除 *WOX2* 外,其余的亚家族均含有至

少 1 个番茄 WOX 成员。推测辣椒 WOX 基因家族在进化过程中受到外界环境或其他因素的影响,产生了一些适应性的变化,最终形成新的成员。

鉴于基因的表达模式能够反映其功能^[23],对不同生育时期辣椒 WOX 基因家族在根、茎、叶、花和果实的表达模式进行分析,结果显示,除了部分 *CaWOX* 具有组织特异性外,大多数的基因在组织中不表达或表达水平较低,*CaWOX4* 在除雄蕊外的其他组织器官中均有较高表达。在拟南芥中 *CaWOX4* 的同源基因 *AtWOX13* 被报道是调控花转换和根、果实发育的关键基因,推测 *CaWOX4* 在根、花和果实发育中可发挥重要作用^[24-25]。*CaWOX6* 在茎中的相对表达量最高,推测其功能可能与拟南芥中的同源基因 *AtWOX4* 的功能相似(参与原形成层的发育调控)^[26]。在高温、低温胁迫处理中发现,只有 *CaWOX1*、*CaWOX2*、*CaWOX4* 和 *CaWOX6* 在叶片或根中的相对表达量随处理时间的增加发生了变化。与对照相比,在高温胁迫下 *CaWOX4* 和 *CaWOX6* 的相对表达量都出现了一定的下调,表

明高温对这 2 个基因具有负调控作用, 进一步说明外界环境对 *CaWOXs* 有着一定的影响, 但这些基因的分子调控机制及潜在功能还需进一步研究探讨。

参考文献:

- [1] LI Z, LIU D, XIA Y, et al. Identification of the WUSCHEL-related homeobox (WOX) gene family, and interaction and functional analysis of *TaWOX9* and *TaWUS* in wheat[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(5): 1581.
- [2] 吕有军, 杨卫军, 赵兰杰, 等. 棉花 WOX 转录因子家族基因的全基因组鉴定与分析[J]. *华北农学报*, 2017, 32(2): 21–31.
- [3] GEHRING W J, AFFOLTER M, BÜRGLIN T. Homeodomain proteins[J]. *Annual Review of Biochemistry*, 1994, 63: 487–526.
- [4] VAN DER GRAAFF E, LAUX T, RENSING S A. The WUS homeobox-containing (WOX) protein family[J]. *Genome Biology*, 2009, 10(12): 248.
- [5] HAO Q N, ZHANG L, YANG Y Y, et al. Genome-wide analysis of the WOX gene family and function exploration of *GmWOX18* in soybean[J]. *Plants*, 2019, 8(7): 215.
- [6] TVOROGOVA V E, KRASNOPEROVA E Y, POTSENKOVSKAIA E A, et al. What does the WOX say? review of regulators, targets, partners[J]. *Molekuliarnaia Biologiya*, 2021, 55(3): 362–391.
- [7] ZUO J R, NIU Q W, FRUGIS G, et al. The WUSCHEL gene promotes vegetative-to-embryonic transition in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal*, 2002, 30(3): 349–359.
- [8] HONDA E, YEW C L, YOSHIKAWA T, et al. *LEAF LATERAL SYMMETRY1*, a member of the WUSCHEL-RELATED HOMEBOX3 gene family, regulates lateral organ development differentially from other paralogs, *NARROW LEAF2* and *NARROW LEAF3* in rice[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2018, 59(2): 376–391.
- [9] JHA P, OCHATT S J, KUMAR V. WUSCHEL: a master regulator in plant growth signaling[J]. *Plant Cell Reports*, 2020, 39(4): 431–444.
- [10] NARDMANN J, WERR W. The invention of WUS-like stem cell-promoting functions in plants predates leptosporangiate ferns[J]. *Plant Molecular Biology*, 2012, 78(1/2): 123–134.
- [11] ZHANG Z J, RUNIONS A, MENTINK R A, et al. A WOX/auxin biosynthesis module controls growth to shape leaf form[J]. *Current Biology*, 2020, 30(24): 4857–4868.e6.
- [12] IKEUCHI M, IWASE A, ITO T, et al. Wound-inducible WUSCHEL-RELATED HOMEBOX 13 is required for callus growth and organ reconnection[J]. *Plant Physiology*, 2022, 188(1): 425–441.
- [13] WANG C Q, ZHAO B L, HE L L, et al. The WOX family transcriptional regulator SILAM1 controls compound leaf and floral organ development in *Solanum lycopersicum*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(5): 1822–1835.
- [14] HE G R, CAO Y W, WANG J, et al. WUSCHEL-related homeobox genes cooperate with cytokinin to promote bulbil formation in *Lilium lancifolium*[J]. *Plant Physiology*, 2022, 190(1): 387–402.
- [15] KIM S, PARK M, YEOM S I, et al. Genome sequence of the hot pepper provides insights into the evolution of pungency in *Capsicum* species[J]. *Nature Genetics*, 2014, 46(3): 270–278.
- [16] LIU F, YU H Y, DENG Y T, et al. PepperHub, an informatics hub for the chili pepper research community[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(8): 1129–1132.
- [17] 李晓旭, 刘成, 李伟, 等. 番茄 WOX 转录因子家族的鉴定及其进化、表达分析[J]. *遗传*, 2016, 38(5): 444–461.
- [18] DOLZBLASZ A, NARDMANN J, CLERICI E, et al. Stem cell regulation by *Arabidopsis* WOX genes[J]. *Molecular Plant*, 2016, 9(7): 1028–1039.
- [19] ZHANG X, ZONG J, LIU J H, et al. Genome-wide analysis of WOX gene family in rice, sorghum, maize, *Arabidopsis* and poplar[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2010, 52(11): 1016–1026.
- [20] WANG X L, BI C W, WANG C Y, et al. Genome-wide identification and characterization of WUSCHEL-related homeobox (WOX) genes in *Salix suchowensis*[J]. *Journal of Forestry Research*, 2019, 30(5): 1811–1822.
- [21] LI X X, HAMAYAT M, LIU C, et al. Identification and characterization of the WOX family genes in five *Solanaceae* species reveal their conserved roles in peptide signaling[J]. *Genes*, 2018, 9(5): 260.
- [22] 魏瑞敏, 谢玲玲, 欧阳娴, 等. 辣椒 ARF 基因家族的鉴定与表达分析[J]. *西北植物学报*, 2017, 37(6): 1047–1058.
- [23] 李宁, 沈瑶, 夏碧波, 等. 辣椒基因组中 XTH 基因家族的鉴定与表达特征分析[J]. *热带作物学报*, 2018, 39(2): 317–324.
- [24] DEVEAUX Y, TOFFANO-NIOCHE C, CLAISSE G, et al. Genes of the most conserved WOX clade in plants affect root and flower development in *Arabidopsis*[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2008, 8: 291.
- [25] ROMERA-BRANCHAT M, RIPOLL J J, YANOFSKY M F, et al. The WOX13 homeobox gene promotes replum formation in the *Arabidopsis thaliana* fruit[J]. *The Plant Journal*, 2013, 73(1): 37–49.
- [26] JI J B, SHIMIZU R, SINHA N, et al. Analyses of *WOX4* transgenics provide further evidence for the evolution of the WOX gene family during the regulation of diverse stem cell functions[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2010, 5(7): 916–920.

责任编辑: 毛友纯
英文编辑: 柳 正