DOI: 10.3969/j.issn.2097-583X.2026.04.011 文章编号：2097-583X(2026)04-0597-09

桃*NF-Y*基因家族成员鉴定及果实发育期表达分析

李 博，石运鹏，闫雨蒙，王冰心，连晓东，张海朋，
王小贝，郑先波，冯建灿，侯 楠*，谭 彬*

（河南农业大学 园艺学院/河南省桃种质资源创新与利用工程技术研究中心，河南 郑州 450046）

摘 要：核因子Y(nuclear factor Y, NF-Y)也被称为血红素激活蛋白(heme activator protein, HAP)或CCAAT结合因子(CCAAT-binding factor, CBF)，在植物生长发育中起着关键作用，而关于桃基因家族的系统性研究较为匮乏。基于“中油14号”桃全基因组数据筛选获得桃*NF-Y*基因家族成员，利用生物信息学方法对其进化关系、染色体分布、蛋白理化性质与基因结构进行系统分析。同时，利用qRT-PCR技术检测*PpNF-Y*基因家族在“中油14号”桃果实不同发育时期的表达水平。结果显示，在桃全基因组中共鉴定到24个*NF-Y*基因，不均匀地分布在8条染色体上，其编码蛋白含121～366个氨基酸，分为3个亚族，均含有*NF-Y*保守基序。qRT-PCR分析结果显示，24个*PpNF-Y*基因在“中油14号”桃果实发育过程中呈现差异化表达模式：*PpNF-YA4*、*PpNF-YA9*和*PpNF-YB8*基因表达水平呈现先升后降；*PpNF-YA3*等14个基因表达水平随果实发育持续降低；*PpNF-YC2*和*PpNF-YC3.2*基因表达水平在果实发育后期显著上调；*PpNF-YA7*等4个基因在整个果实发育期表达水平无显著差异。该研究结果为后续进一步研究其在桃果实成熟过程中的功能奠定了基础。

关键词：*PpNF-Y*；转录因子；“中油14号”；基因家族；表达分析

中图分类号：S662.1 **文献标志码：**A **开放科学(资源服务)标识码(OSID)：**

Identification of *NF-Y* gene family members and expression analysis during fruit development in *Prunus persica*

Li Bo, Shi Yunpeng, Yan Yumeng, Wang Bingxin, Lian Xiaodong, Zhang Haipeng, Wang Xiaobei, Zheng Xianbo, Feng Jiancan, Hou Nan*, Tan Bin*

(Research Center of Peach Germplasm Enhancement and Utilization of Henan Province/School of Horticulture, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450046, China)

Abstract: Nuclear factor Y (NF-Y), also known as heme activator protein (HAP) or CCAAT-binding factor (CBF), plays pivotal roles in plant growth and development. However, systematic studies on the *NF-Y* gene family in peach (*Prunus persica*) remain scarce. The *NF-Y* gene family members were identified from the genome-wide data of peach cultivar "Zhongyou 14", and comprehensive bioinformatics analyses were performed on their phylogenetic relationships, chromosomal distribution, protein physicochemical properties, and gene structures. Furthermore, the expression profiles of *PpNF-Y* genes at different fruit developmental stages of "Zhongyou 14" were examined using quantitative real-time PCR (qRT-PCR). A total of 24 *PpNF-Y* gene family members were identified in the peach genome, unevenly distributed across eight chromosomes, encoding proteins of 121-366 amino acids. These members were classified into three subfamilies, all of which contained conserved NF-Y motifs.

收稿日期：2026-08-01；**修回日期：**2026-08-31；*.**通信联系人，**E-mail：nanhou@henau.edu.cn；btan@henau.edu.cn

基金项目：河南省高等学校重点科研项目(24A210009)；河南省重点研发专项项目(251111112900)；河南省自然科学基金青年科学基金项目(B类)(262300421119)；河南省现代农业产业技术体系建设专项(HARS-22-09-G1)

作者简介：李 博(2002—)，男，河南南阳人，硕士研究生，主要从事桃果实成熟机理解析研究；侯 楠(1993—)，女，陕西西安人，副教授，博士，硕士生导师，主要从事桃果实成熟机理解析研究；谭 彬(1981—)，女，河南许昌人，教授，博士，博士生导师，主要从事桃种质资源与分子遗传育种研究。

引用格式：李博，石运鹏，闫雨蒙，等. 桃*NF-Y*基因家族成员鉴定及果实发育期表达分析[J]. 信阳师范大学学报(自然科学版)，2026，39(4)：597-605.

Li Bo, Shi Yunpeng, Yan Yumeng, et al. Identification of *NF-Y* gene family members and expression analysis during fruit development in *Prunus persica*[J]. Journal of Xinyang Normal University (Natural Science Edition), 2026, 39(4): 597-605.

Expression analysis revealed that the 24 *PpNF-Y* genes exhibited differential expression patterns during fruit development in the peach cultivar "Zhongyou 14". Among them, *PpNF-YA4*, *PpNF-YA9*, and *PpNF-YB8* showed a biphasic expression trend, with transcript levels initially increasing and then decreasing. Fourteen genes, including *PpNF-YA3*, displayed a continuous decline in expression throughout fruit development. In contrast, *PpNF-YC2* and *PpNF-YC3.2* were significantly up-regulated at the later stages of fruit development. Meanwhile, four genes, including *PpNF-YA7*, exhibited no significant changes in expression levels across the entire fruit developmental period. These findings provide a foundation for further studies on the functional roles of these genes in peach fruit ripening.

Key words: *PpNF-Y*; transcription factor; "Zhongyou 14"; gene family; expression analysis

0　引言

桃(*Prunus persica* L.)原产于中国,是重要的温带果树之一,其具有悠久的栽培历史和丰富的种质资源[1]。我国桃主产省中早熟、中熟和晚熟品种栽培面积比例约为44:32:24,其中,早熟桃占比最高;河南、湖北、浙江等部分产区早熟品种比重甚至超过60%[2]。桃属于典型的呼吸跃变型果实,采收后迅速启动乙烯介导的后熟进程,果肉快速软化、腐烂变质,损耗率高达25%~50%[3],严重制约其食用品质与商品价值。因此,挖掘桃成熟关键基因,对于桃成熟期的调控和耐储运品种的选育具有重要意义。

NF-Y转录因子也被称为血红素激活蛋白(heme activator protein, HAP)或CCAAT结合因子(CCAAT-binding factor, CBF),在植物的生长发育及逆境响应中发挥核心作用[4]。NF-Y转录因子由3个不同的亚基(NF-YA、NF-YB和NF-YC)组成,其发挥调控功能主要是通过组装成异源三聚体复合物进而结合基因启动子的CCAAT盒,调控下游基因表达[4]。*NF-Y*基因不仅广泛参与植物的胚胎发育、种子的形成和萌发、根的形态建成、开花和光合作用等生长发育过程,还可以响应干旱、高温和高盐等胁迫[5]。在胚胎发育方面,*AtLEC1*和*AtL1L*参与拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)胚胎形成,调节植物由胚胎向成体的转变[6]。在水稻(*Oryza sativa*)中,*OsNF-YC12*参与种子贮藏物质的积累;*OsNF-YB1*调控胚乳发育和水稻灌浆;*OsNF-YC10*调节种子的大小[7]。在开花调控方面,拟南芥*AtABF3/4*可以与*AtNF-YC3/4/9*互作,在干旱条件下促进*SOC1*基因的表达,使植物提前开花[8];在被子植物中,多个NF-YC亚基已被鉴定为开花时间的调节因子[9],例如,欧洲油菜(*Brassica napus*)中*BnNF-YC2*在蒴果期表现出显著活性,凸显了NF-YCs在花发育中的重要性及其在提高作物生产力方面的应用潜力[10]。此外,在小麦(*Triticum aestivum* L.)中,过表达*TaNF-YB2*通过调节气孔运动、叶片保水能力、渗透调节物质积累和活性氧(Reactive Oxygen Species, ROS)稳态维持,增强植物耐旱能力[11];在水稻中过表达*OsNF-YB1*通过调节根系结构和水分利用效率增强抗旱性[12];在玉米(*Zea mays* L.)中,过表达*ZmNF-YC16*增强了玉米对盐碱胁迫的耐受性[13]。有研究发现NF-Y转录因子在果实发育方面也具有潜在作用,例如,黄瓜(*Cucumis sativus* L.)果实发育过程中,特定的*NF-Y*基因表现出动态表达模式:*CsNF-YA1*、*CsNF-YA3*、*CsNF-YA6*和*CsNF-YC7*上调,而*CsNF-YB4*、*CsNF-YB11*、*CsNF-YC4*和*CsNF-YC5*下调[14];番茄(*Solanum lycopersicum* L.)中存在59个*NF-Y*基因,其中有21个*NF-Y*基因的表达与果实成熟相关[15]。

尽管NF-Y转录因子家族在多个物种中已有较多研究报道,但在桃中的系统性研究仍较为匮乏,其功能研究主要聚焦于非生物胁迫,是否调控果实成熟尚不明确。基于此,本研究对桃*NF-Y*基因家族进行了系统的全基因组鉴定,并对其在桃果实发育过程中的表达水平进行分析,为后续深入研究其生物学功能及分子育种提供了理论支持。

1　材料与方法

1.1　试验材料

试验材料选用河南农业大学毛庄科教园区的“中油14号”桃果实,分别采集果实的S1、S2、S3、S4共4个时期的果肉组织,提取RNA用于qRT-PCR分析。

1.2　*PpNF-Y*基因家族成员鉴定

为鉴定桃*NF-Y*基因家族成员,采用本团队组装的“中油14号”桃全基因组文件[16]及TAIR数

据库（https://www.arabidopsis.org/）中的拟南芥*NF-Y*基因家族蛋白序列，并使用TBtools中的BLASTP功能进行比对，设置*E*-value＜10^{-5}。同时，从Pfam数据库中获取了保守结构域（PF00808和PF02045）的隐马尔可夫模型文件，用于保守结构域的辅助识别。进一步利用TBtools的BLAST功能，结合该模型对候选序列进行结构域验证与二次比对，从而准确鉴定出桃中的*NF-Y*家族基因。

1.3　*PpNF-Y*基因家族成员的进化树构建

使用MEGA 11.0软件构建系统发育进化树，将拟南芥和苹果的NF-Y蛋白序列与桃NF-Y蛋白序列进行比对，选择邻接法，Bootstrap重复次数设为1000。采用iTOL（https://itol. embl. de/upload.cgi）在线网站绘制系统发育进化树。

1.4　*PpNF-Y*基因家族成员染色体定位及共线性分析

采用TBtools对全部*PpNF-Y*基因家族成员进行染色体定位。使用TBtools软件的One Step MCScanX-Super Fast程序比对桃的全基因组序列，用Advanced Circos程序可视化桃NF-Y共线性结果。

1.5　蛋白理化性质分析

对鉴定出的PpNF-Y蛋白，利用ExPASy在线平台的ProtParam工具计算其理论相对分子质量、等电点、不稳定系数、平均亲水性等理化参数。通过SOPMA在线平台对PpNF-Y蛋白的二级结构进行预测，包括α-螺旋结构、延伸链结构、β-转角结构、无规卷曲结构等类型。

1.6　*PpNF-Y*基因家族成员基因结构分析

下载保存本团队前期获得的“中油14号”桃全基因组注释文件[16]，使用TBtools软件的BioSequence Structure Illustrator程序分析桃*NF-Y*基因结构。采用NCBI（https://www.ncbi.nlm.nih. gov/Structure/bwrpsb. cgi）在线网站分析*PpNF-Y*基因的保守结构域；使用MEME（http://meme-suite.org/tools/meme）在线网站分析PpNF-Y蛋白序列的保守基序。

1.7　*PpNF-Y*基因家族成员在桃不同果实发育时期表达模式分析

采用通用植物RNA提取试剂盒（多糖/多酚）（广州美基生物科技有限公司）提取“中油14号”桃不同发育时期果肉组织RNA，使用HiScript III All-in-one RT SuperMix Perfect for qPCR反转录试剂盒（南京诺唯赞生物科技股份有限公司）对RNA进行反转录，获取cDNA。利用NCBI Primer-Blast设计*PpNF-Y*基因家族特异定量引物（表1），并由杭州有康生物科技有限公司合成。以合成的cDNA为模板，进行qRT-PCR反应，每个样品设置3个技术重复。以*PpGAPDH*为内参基因，反应体系总体积10 μL：2×SupRealQ Purple Universal SYBR qPCR Master Mix（U＋），5 μL；模板cDNA，2 μL；上、下游引物各0.5 μL；ddH_2O补齐。基因相对表达量采用$2^{-\Delta\Delta C_T}$法计算，利用GraphPad Prism 10.1.2软件进行数据统计与图表绘制。

2　结果与分析

2.1　*PpNF-Y*基因家族成员系统进化树分析

采用TBtools软件中的BLASTP比对功能和HMM工具，以36个AtNF-Y蛋白序列为检索对象，从桃基因组中筛选获得24个蛋白序列。根据拟南芥（At）、苹果（Md）、桃（Pp）NF-Y家族的蛋白序列，使用MEGA 11.0软件构建系统发育进化树，将所有PpNF-Ys分为3个亚族（A—C），分别为PpNF-YAs、PpNF-YBs、PpNF-YCs（见图1）。

由进化树分析可知，PpNF-YA分支结构简单，包含PpNF-YA3、PpNF-YA4、PpNF-YA5、PpNF-YA7、PpNF-YA9、PpNF-YA10等6个成员，其中PpNF-YA3和PpNF-YA5同源性最高；B族成员最多，主要分为4个亚族，有PpNF-YB2、PpNF-YB3.1、PpNF-YB3.2、PpNF-YB4、PpNF-YB5.1、PpNF-YB5.2、PpNF-YB6、PpNF-YB7.1、PpNF-YB7.2、PpNF-YB8、PpNF-YB9、PpNF-YB10共12个成员；C族包含PpNF-YC1、PpNF-YC2、PpNF-YC3.1、PpNF-YC3.2、PpNF-YC4、PpNF-YC6共6个成员，其中PpNF-YC2和PpNF-YC4的同源性最高。

2.2　*PpNF-Y*基因家族成员的染色体定位及共线性分析

对24个*PpNF-Y*基因进行染色体定位，发现24个*PpNF-Y*基因不均匀地分布在桃的8条染色体上（图2）。其中，4号染色体上分布的基因数量最多，包括8个基因，约占基因总数的33.3%，而8号染色体上的基因数量最少，约占基因总数的4.2%。为进一步探究*PpNF-Y*基因的复制事件，对24个*PpNF-Y*家族成员进行共线性分析。结果显示，12个*PpNF-Y*基因经历了片段重复事件，形成了6对同源基因（图2）。这6对同源基因分别定位于不同染色体上。此外，该家族中未检测到串联复制事件。上述结果表明片段重复是推动*PpNF-Y*基因家族扩张的主要方式。

表 1　qRT-PCR 定量引物序列

Tab. 1　Primer sequences for qRT-PCR

基因名称	正向引物(5′～3′)	反向引物(5′～3′)
PpGAPDH	GACTTCATTGGTGACAGCAGGT	CGGGATTTAGAGAGTGGATGC
PpNF-YA3	CAGGCTCAGCTCAGCTACAT	GTGAGAGGGGTAGCCAGAGA
PpNF-YA4	GATCCATGGTTCAGGGCACA	CTTGCTGTCACCAAACGTGG
PpNF-YA5	GAATTCGTCACTGCTGTCGC	CCTGAGAACCTGCGATCCTG
PpNF-YA7	CCCCTCCACAAGTTGGAACA	GCAATGGAACTCCTGCTTGC
PpNF-YA9	AGCCCACTCGTCACAATCTG	ATGAGTCTGGAAGCAGCCAC
PpNF-YA10	AAGGGACGCAAGTTGGTGAT	GAGTACACGCTGGTCACCTC
PpNF-YB2	GCAGCAACATCTCAACACTTC	TCCTGCTGTTGCTGTTGTCC
PpNF-YB3.1	CGACGCTAAGGTTCGAGGAG	CGCCTGCACTATCCTTGTCT
PpNF-YB3.2	TGGCAGCGCGTGACAAG	CATCTGATGAAACCCGCTCC
PpNF-YB4	GAGCAGCGGCCAAGATATGA	CTACCTGCAGGCCTTGTTGA
PpNF-YB5.1	AGAATTGGAAGGAGAGAAGGCG	TCCTTGGTGGTGACAGTTCG
PpNF-YB5.2	AAGACTACACCGGCCCATTG	TCGGGGTTGTTGTTATCCTTGT
PpNF-YB6	CCTCCGTCATGAGAAGCGAT	GATGATGAAAAGCAGCCGCC
PpNF-YB7.1	CAAAGATTGGAACAAAGGCAGC	AGCGGCTATGAAAGATGGCT
PpNF-YB7.2	GGAGGGTGAGAAGACTGCTG	ACATGTTCATCCCAGGTGCAT
PpNF-YB8	TCGACCCCCTTAAGGTTTACC	CCTCCTTGGGAGAAAGAACCT
PpNF-YB9	GCCCCTCACTCTTTTCCTCC	AACATCCCAGGACCATGCTG
PpNF-YB10	GGACTATATTGAGCCCCTCCG	CCCTGATGAACAAACTGCTGTG
PpNF-YC1	GACACTGCACAAAGACGACG	TGGCAAGAATCCGAAACCAA
PpNF-YC2	TAAGGCTACAATCCCGGTGG	ACGGCATGAAAGCCATAGGT
PpNF-YC3.1	CCGGTTGGAAGTTCGACTGA	CTGTTGCTGTGGCCATGTTG
PpNF-YC3.2	ATACTGCTACATGCCGCCTC	TCTGATGGTGACTGCTGCTG
PpNF-YC4	GTGCCGTACTACTATCCGCC	CCCATACGACCCATCATCCG
PpNF-YC6	TGCCAGGGCAATTATGCAGG	AGTCACGTGCGATGGAGTTC

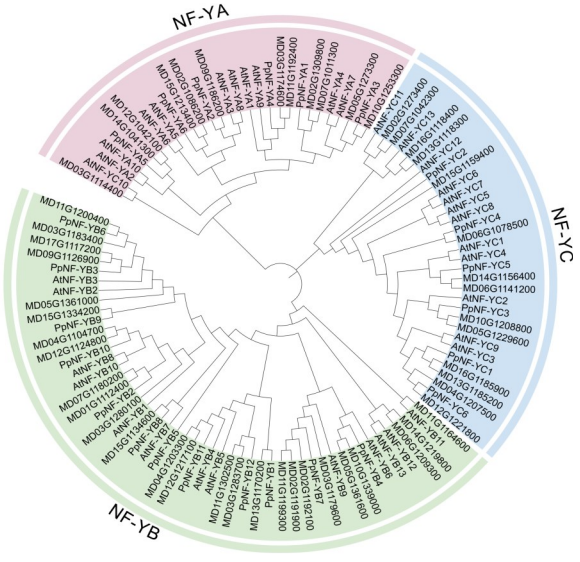


图 1　桃、拟南芥和苹果 *NF-Y* 基因家族系统进化树

Fig. 1　Phylogenetic tree of the *NF-Y* genes in *Prunus persica*, *Arabidopsis thaliana*, and *Malus domestica*

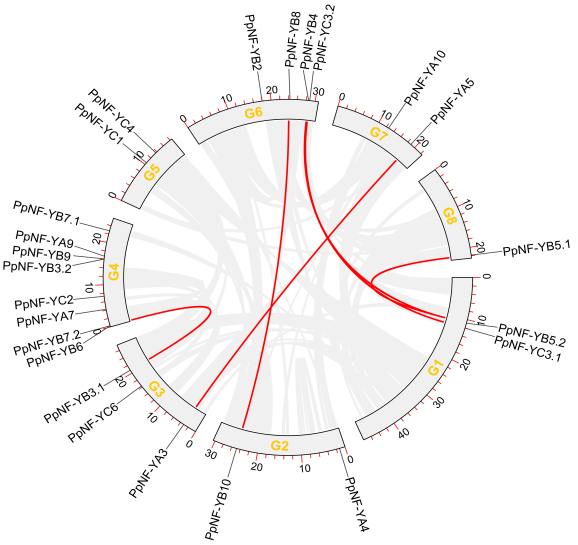


图 2　*PpNF-Y* 基因家族染色体定位及共线性分析

Fig. 2　Chromosomal localization and collinearity analysis of the *PpNF-Y* gene family

2.3　*PpNF-Y*基因家族成员蛋白理化性质分析

对鉴定出的24个*PpNF-Y*家族蛋白进行蛋白理化性质分析（表2），发现其氨基酸序列长度存在明显差异，氨基酸数目为121～366个，最短为PpNF-YC1（121 aa），最长为PpNF-YA3（366 aa）；相对分子质量介于13.26～40.62 kDa之间，其中PpNF-YC1的相对分子质量最小（13.26 kDa），PpNF-YA3的相对分子质量最大（40.62 kDa）；等电点（pI）范围为5.14～9.43，分布在酸性至碱性区间；不稳定系数跨度较大，介于33.85～74.95之间。在分析的家族成员中，仅有PpNF-YB3.1（39.95）、PpNF-YB6（34.17）、PpNF-YB3.2（33.85）和PpNF-YB4（37.96）的不稳定系数低于40，其余20个成员均大于40，这表明该家族大多数蛋白质性质不稳定。该家族蛋白质的所有成员均表现为亲水特性，其亲水性平均系数均为负值，分布在－1.156～－0.257的范围内，其中PpNF-YB5.2的亲水性最强（－1.156），PpNF-YC1的亲水性相对最弱（－0.257）。此外，所有成员蛋白的脂肪族指数变化范围在43.45～77.36之间，数值分布较为离散，其中PpNF-YC1最高（77.36），PpNF-YA9最低（43.45）。

2.4　*PpNF-Y*基因家族成员结构分析

为系统分析PpNF-Y的蛋白结构和功能，对其蛋白保守结构域进行分析。结果（图3a）显示，PpNF-YA亚家族所有成员均含有CBFB_NF-YA结构域，该结构域为NF-YA亚家族的标志性结构域，主要参与DNA顺式元件识别与结合；PpNF-YB亚家族成员均含有HFD_NF-YB结构域，隶属于HAP5超家族，是介导NF-YB与NF-YC蛋白互作的核心区域。PpNF-YC亚家族成员中只有PpNF-YC3.2含有HAP5 superfamily结构域，其余成员均含有HFD_NF-YC-like结构域，与HFD_NF-YB结构域共同形成组蛋白折叠域，参

表2　*PpNF-Y*基因家族成员蛋白理化性质分析

Tab. 2　Analysis of physicochemical properties of the *PpNF-Y* gene family member proteins

蛋白名称	氨基酸数目	相对分子量/kDa	理论等电点	不稳定系数	脂肪族指数	亲水性平均系数
PpNF-YA3	366	40.62	8.94	50.97	65.79	－0.587
PpNF-YA4	344	37.66	8.32	50.92	53.92	－0.909
PpNF-YA5	348	38.88	8.60	58.51	68.10	－0.643
PpNF-YA7	202	22.12	7.90	74.95	57.08	－0.957
PpNF-YA9	351	38.16	6.71	60.06	43.45	－1.086
PpNF-YA10	321	35.35	9.43	43.39	58.97	－0.637
PpNF-YB2	313	34.88	9.25	43.52	56.10	－0.975
PpNF-YB3.1	137	15.04	5.75	39.95	68.39	－0.722
PpNF-YB3.2	199	21.40	6.66	33.85	53.92	－0.854
PpNF-YB4	172	19.11	5.41	37.96	71.63	－0.712
PpNF-YB5.1	176	19.91	6.66	45.10	62.10	－0.932
PpNF-YB5.2	163	18.55	5.62	40.72	58.71	－1.156
PpNF-YB6	269	29.40	6.49	34.17	62.12	－0.573
PpNF-YB7.1	230	25.92	6.20	42.45	64.87	－0.958
PpNF-YB7.2	254	29.77	9.00	40.13	55.71	－0.939
PpNF-YB8	175	18.96	5.28	47.63	55.26	－0.883
PpNF-YB9	249	26.76	6.44	57.45	56.18	－0.626
PpNF-YB10	180	19.18	5.27	51.80	61.33	－0.694
PpNF-YC1	121	13.26	7.82	58.08	77.36	－0.257
PpNF-YC2	280	31.40	5.76	72.47	68.36	－0.629
PpNF-YC3.1	260	28.87	5.89	61.83	71.35	－0.527
PpNF-YC3.2	262	29.17	5.96	61.34	66.34	－0.589
PpNF-YC4	237	25.97	5.14	57.95	67.97	－0.523
PpNF-YC6	211	24.53	5.37	64.01	72.56	－0.605

与 NF-Y 异源三聚体组装。蛋白保守基序分析结果(图 3b)显示,PpNF-Y 家族共有 11 个保守基序(Motif 1—Motif 11),保守基序沿 5′～3′方向排列,位置相对稳定;PpNF-Y 成员虽没有完全统一的基序,但是各亚家族内部表现出较好的一致性。除 PpNF-YB3.1 和 PpNF-YB7.2 外,Motif 2 在其他所有成员中均存在。此外,各亚家族基序组成具有明显特征:Motif 4 和 Motif 9 特异性存在于 PpNF-YA 亚家族;Motif 1 为 PpNF-YB 与 PpNF-YC 亚家族共有;Motif 3 在 PpNF-YB 亚家族中完全保守;而 Motif 5 在 PpNF-YC 亚家族中呈高度保守分布,仅 PpNF-YC6 缺失。

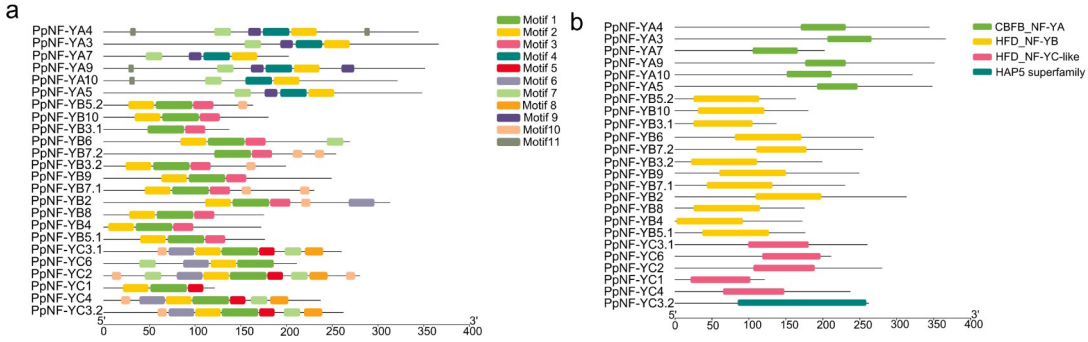


图 3　*PpNF-Y* 基因家族保守结构域及保守基序

Fig. 3　Conserved domain and motifs analysis of the *PpNF-Y* gene family

注　a. *PpNF-Y* 基因家族保守结构域分布;b. *PpNF-Y* 基因家族 motif 分布。

2.5　PpNF-Y 蛋白的二级结构

对 PpNF-Y 家族蛋白二级结构统计分析(表 3)发现,该家族二级结构元包含 α-螺旋结构、延伸链结构、无规卷曲结构,全部蛋白成员均不包含 β-转角结构。其中无规卷曲结构占比最高,α-螺旋结构占比次之,延伸链结构占比最低,且 PpNF-YA、PpNF-YB 和 PpNF-YC 亚家族的二级结构存在明显分化。PpNF-YA 亚家族 α-螺旋结构占比偏低,无规卷曲占比普遍超过 78%;PpNF-YB、PpNF-YC 亚家族 α-螺旋结构占比显著上升,延伸链结构大多以短片段形式零散分布,部分 PpNF-YB 成员不存在延伸链结构。

2.6　*PpNF-Y* 基因家族成员的表达分析

为探究 *PpNF-Y* 基因家族成员在“中油 14 号”桃果实发育过程中的表达模式,对 24 个 *PpNF-Y* 基因进行 qRT-PCR 试验(见图 4)。结果显示,*PpNF-YA4*、*PpNF-YA9* 和 *PpNF-YB8* 基因表达水平呈现先升高后降低的趋势;*PpNF-YB3.2* 基因表达水平则呈现先下降后升高的趋势,且在果实发育前期和后期表达量较高;*PpNF-YA3*、*PpNF-YA5*、*PpNF-YA10*、*PpNF-YB2*、*PpNF-YB3.1*、*PpNF-YB4*、*PpNF-YB5.1*、*PpNF-YB5.2*、*PpNF-YB6*、*PpNF-YB7.1*、*PpNF-YB7.2*、*PpNF-YC1*、*PpNF-YC4* 和 *PpNF-YC6* 基因表达水平随果实发育逐渐降低;而 *PpNF-YC2* 和 *PpNF-YC3.2* 的表达水平在发育后期(S3/S4)显著上调;*PpNF-YA7*、*PpNF-YB9*、*PpNF-YB10* 和 *PpNF-YC3.1* 在整个果实发育期表达水平无显著差异。

3　讨论

桃果实生长发育过程中受到很多因素的影响,例如激素、转录因子、营养物质和环境条件,进而影响其品质与产量。*NF-Y*(Nuclear Factor-Y)基因家族是植物中特有的一类关键转录调控因子,在植物的生长发育过程中发挥重要作用[4]。在桃中鉴定到 24 个 *PpNF-Y* 成员,与柑橘中的 22 个 NF-Y 成员和西瓜中的 25 个 NF-Y 成员数量相近,但明显少于苹果中的 51 个 NF-Y 成员[17-19]。不同物种间 NF-Y 家族成员数量的差异,可能归因于基因组大小的差异以及进化过程中基因复制事件的类型和发生频率。

PpNF-Y 基因家族成员仅存在片段复制,未发生串联复制事件,而苹果基因组曾发生较近的全基因组复制事件[20],这可能是由于苹果 NF-Y 家族成员数量明显高于桃。*PpNF-Y* 基因家族由 A—C 共 3 个亚族组成,包含 6 个 NF-YAs、12 个 NF-YBs、6 个 NF-YCs,与苹果中 11 个 NF-YAs、26 个 NF-YBs、14 个 NF-YCs 的亚族成员分布结构相似[19]。不同亚族的蛋白结构域组成具有高度特异性:A 亚族成员均携带 CBFB_NF-YA 结构域,B 亚族含有典型的 HFD_NF-YB 结构域,而 C 亚族则包含 HFD_NF-YC-like 与 HAP5 superfamily 两种结

表3　PpNF-Y蛋白的二级结构

Tab. 3　Secondary structure analysis of the PpNF-Y protein

蛋白名称	α-螺旋结构占比/%	延伸链结构占比/%	β-转角结构占比/%	无规卷曲结构占比/%	模型全局质量评估值
PpNF-YA3	12.46	5.39	0.00	82.15	0.52
PpNF-YA4	9.30	4.36	0.00	86.34	0.50
PpNF-YA5	14.08	4.31	0.00	81.61	0.50
PpNF-YA7	17.33	3.96	0.00	78.71	0.62
PpNF-YA9	9.69	4.84	0.00	85.47	0.53
PpNF-YA10	14.02	4.76	0.00	81.31	0.50
PpNF-YB2	22.68	0.00	0.00	77.32	0.56
PpNF-YB3.1	38.69	0.00	0.00	61.31	0.76
PpNF-YB3.2	34.67	2.01	0.00	63.32	0.72
PpNF-YB4	39.53	2.33	0.00	58.14	0.76
PpNF-YB5.1	40.91	5.11	0.00	53.98	0.72
PpNF-YB5.2	46.30	1.85	0.00	51.85	0.77
PpNF-YB6	30.11	0.37	0.00	69.52	0.57
PpNF-YB7.1	33.88	0.00	0.00	66.12	0.61
PpNF-YB7.2	26.38	11.42	0.00	62.20	0.52
PpNF-YB8	37.21	0.00	0.00	62.79	0.76
PpNF-YB9	27.71	0.80	0.00	71.49	0.65
PpNF-YB10	52.52	2.88	0.00	44.60	0.81
PpNF-YC1	54.55	4.13	0.00	41.32	0.80
PpNF-YC2	27.86	2.86	0.00	69.29	0.68
PpNF-YC3.1	30.38	2.31	0.00	67.31	0.69
PpNF-YC3.2	30.92	1.91	0.00	67.18	0.71
PpNF-YC4	33.33	2.11	0.00	64.56	0.68
PpNF-YC6	46.45	3.79	0.00	49.76	0.72

构域，其中只有PpNF-YC3.2含有HAP5 superfamily结构域。HFD_NF-YC-like是关键保守位点残缺的HAP5 superfamily成员，先前的报道也显示苹果NF-YCs中包含这两种结构域[21]。保守基序分析共鉴定出11种基序，与苹果NF-Y蛋白中鉴定出的12个保守基序分布特征高度一致[22]，进一步证实了NF-Y家族在进化过程中的保守性。与此同时，不同亚族间的基序组成亦呈现出明显分化，例如，C亚族普遍缺失Motif 3与Motif 4，而A亚族多数成员含有Motif 9，这与小麦(*Triticum aestivum* L.)、大豆(*Glycine max*)、毛竹(*Phyllostachys edulis* (*Carrière*) J. *Houzeau*)的研究结果相似[23-25]。

蛋白质二级结构预测结果显示，所有PpNF-Y家族蛋白成员均不含β-转角结构，无规卷曲占比最高，α-螺旋和延伸链占比在不同亚族中存在差异。PpNF-YA亚家族α-螺旋占比偏低，在9.30%～17.33%之间，蛋白主体为大范围柔性卷曲，这与苹果中报道的NF-YAs呈现出典型的(α-螺旋)-连接区-(α-螺旋)的三维结构相似[26]；PpNF-YB、PpNF-YC亚家族α-螺旋结构占比显著上升，结构稳定的PpNF-YB、PpNF-YC亚基介导蛋白亚基相互组装，二者协同形成功能性三聚体，这与拟南芥NF-Y三聚体结构结果相似[27]。

NF-Y家族成员在果实成熟过程中呈现多样化的表达，分别干扰*SlNF-YA1*、*SlNF-YA8*和*SlNF-YA9*可以抑制番茄果实成熟[28]。本研究中*PpNF-Y*基因家族成员在桃果实发育不同阶段亦呈现出不同的表达模式。根据表达趋势，这些基

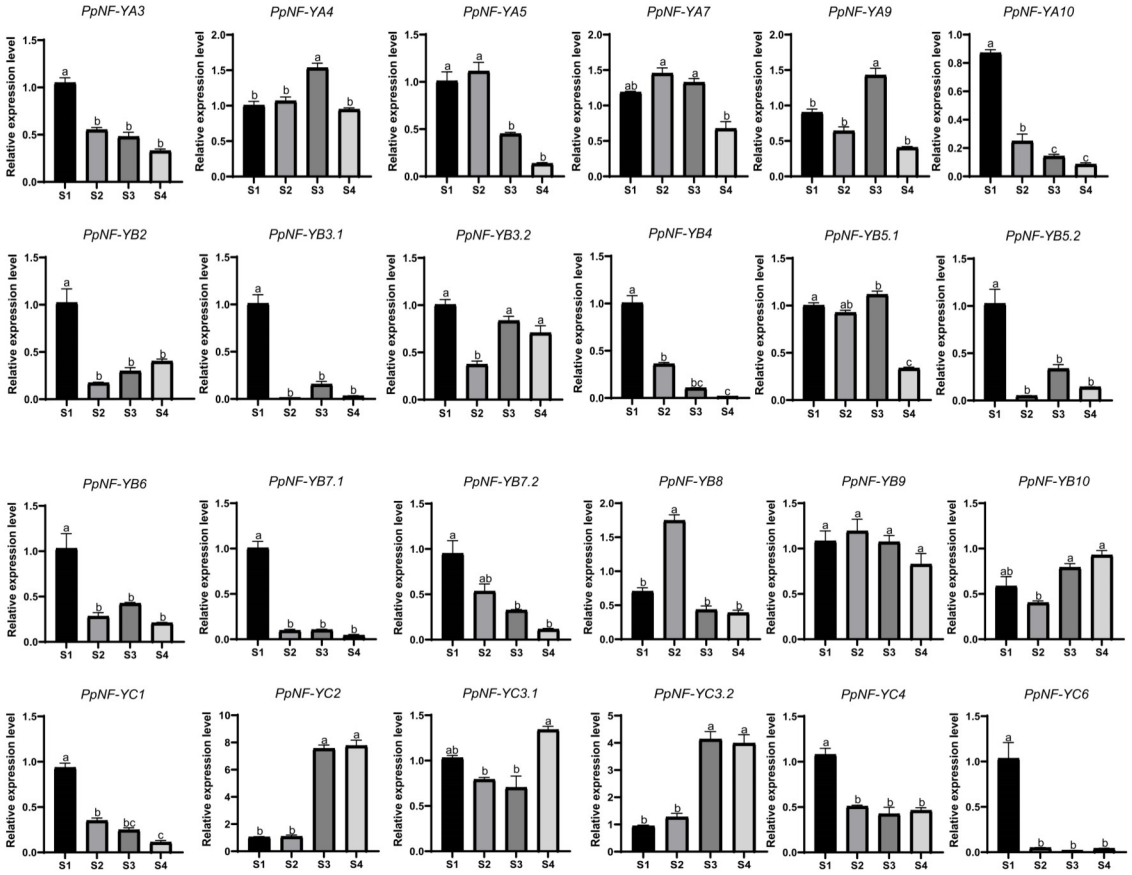


图 4　*PpNF-Y* 基因在“中油 14 号”桃果实不同发育时期的相对表达量

Fig. 4　Relative expression of the *PpNF-Y* genes during different fruit developmental stages of “Zhongyou 14”

注　S1.第一次快速膨大期;S2.硬核期;S3.第二次快速膨大期;S4.果实成熟期;不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

因可大致分为 4 类：1)先升后降型，比如 *PpNF-YA4*、*PpNF-YB8* 和 *PpNF-YA9*；2)持续稳定型，如 *PpNF-YA7*、*PpNF-YB9*、*PpNF-YB10* 和 *PpNF-YC3.1*，在整个果实发育期表达水平无显著差异，暗示其可能不直接参与成熟调控；3)后期上调型，包括在 S3/S4 阶段显著上调的 *PpNF-YC2* 和 *PpNF-YC3.2*，这些基因可能在果实成熟启动和发育进程中发挥更重要作用；4)持续下降型，如 *PpNF-YA3*、*PpNF-YA5*、*PpNF-YB7.1*、*PpNF-YB7.2*、*PpNF-YC4* 和 *PpNF-YC6*，随果实发育期表达水平持续下降，暗示其可能不参与成熟调控或抑制果实成熟。

值得注意的是，来自同一亚家族的 *PpNF-YC3.2* 与 *PpNF-YC1*、*PpNF-YC4* 和 *PpNF-YC6* 的表达水平在果实发育后期呈现出相反的表达模式，这说明同一亚族中保守结构域的差异可能导致基因功能的差异。*PpNF-Y* 基因家族成员在桃果实发育过程中呈现出明显的功能分化，表明不同成员可能通过差异化的表达策略参与果实成熟调控。

4　结论

本研究从桃全基因组中系统鉴定出 24 个 *PpNF-Y* 基因家族成员，分为 A、B、C3 个亚族，包含 6 个 NF-YAs、12 个 NF-YBs 和 6 个 NF-YCs。通过共线性分析明确了片段复制是 *PpNF-Y* 基因家族扩张的主要途径。qRT-PCR 分析结果显示，24 个 *PpNF-Y* 基因在“中油 14 号”桃果实发育过程中呈现差异表达模式：其中，3 个基因(*PpNF-YA4*、*PpNF-YA9*、*PpNF-YB8*)的表达水平呈先升后降，14 个基因(*PpNF-YA3*、*PpNF-YA5* 等)的表达水平持续下调，*PpNF-YC2*、*PpNF-YC3.2* 在成熟期显著上调，4 个基因(*PpNF-YA7*、*PpNF-YB9* 等)表达稳定。本研究为后续开展 *PpNF-Y* 基因家族成员调控桃果实成熟的功能研究提供了理论依据。

参考文献：

[1] 张瑜，姜全，郭继英，等．国家桃草莓种质资源圃(北京)的桃种质资源收集保存与创新利用进展[J]．果树学报，2025，42(11)：2558-2565.

[2] 徐磊，陈超．中国桃产业经济分析与发展趋势[J]．果树学报，2023，40(1)：133-143.

[3] Spadaro D，Droby S．Development of biocontrol products for postharvest diseases of fruit：the importance of elucidating the mechanisms of action of yeast antagonists[J]．Trends in Food Science & Technology，2016，47：39-49.

[4] 李世贵，马瑞，王芳芳，等．植物NF-Y转录因子研究进展[J]．植物生理学报，2021，57(2)：248-256.

[5] 宋秋明，李大勇，张慧娟，等．植物NF-Y转录因子的生物学功能及其研究进展[J]．植物生理学报，2015，51(5)：623-632.

[6] Huang Mingkun，Hu Yilong，Liu Xu，et al．Arabidopsis LEAFY COTYLEDON1 mediates postembryonic development via interacting with PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR4[J]．The Plant Cell，2015，27(11)：3099-3111.

[7] 熊雨飞．水稻种子特异表达核因子Y(NF-Y)转录因子的功能和分子机理研究[D]．武汉：华中农业大学，2019：107-110.

[8] Keumbi H，Hendry S，Zeeshan N，et al．Arabidopsis ABF3 and ABF4 transcription factors act with the NF-YC complex to regulate SOC1 expression and mediate drought-accelerated flowering[J]．Molecular Plant，2019，12(4)：489-505.

[9] Kim S K，Park H Y，Jang Y H，et al．OsNF-YC2 and OsNF-YC4 proteins inhibit flowering under long-day conditions in rice[J]．Planta，2016，243(3)：563-576.

[10] Liang Mingxiang，Yin Xiangzhen，Lin Zhongyuan，et al．Identification and characterization of NF-Y transcription factor families in Canola (*Brassica napus* L.)[J]．Planta，2014，239(1)：107-126.

[11] Zhao Yingjia，Ma Chunying，Zheng Mengjing，et al．Transcription factor TaNF-YB2 interacts with partners TaNF-YA7/YC7 and transcriptionally activates distinct stress-defensive genes to modulate drought tolerance in *T. aestivum* [J]．BMC Plant Biology，2024，24(1)：705.

[12] Chen Miao，Zhao Yujuan，Zhuo Chunliu，et al．Overexpression of a *NF-YC* transcription factor from bermudagrass confers tolerance to drought and salinity in transgenic rice[J]．Plant Biotechnology Journal，2015，13(4)：482-491.

[13] Wang Yimeng，Jiao Peng，Wang Chunlai，et al．ZmNF-YC16，a maize NF-Y transcription factor，enhances plant growth and regulates tolerance to saline-alkali stress[J]．Plant and Soil，2026，521(2)：2001-2021.

[14] Chen Lianghai，Zhou Yong，Lai Wei，et al．In silico identification and expression analysis of nuclear factor Y (Nf-Y) transcription factors in cucumber[J]．Agronomy，2020，10(2)：236.

[15] 李珊，许蕙金兰，朱本忠，等．番茄NF-Y转录因子生物信息学分析及其与RIN共同调控果实成熟研究[J]．食品科学，2017，38(22)：1-7.

[16] Lian Xiaodong，Zhang Haipeng，Jiang Chao，et al．De novo chromosome-level genome of a semi-dwarf cultivar of Prunus persica identifies the aquaporin PpTIP2 as responsible for temperature-sensitive semi-dwarf trait and PpB3-1 for flower type and size[J]．Plant Biotechnology Journal，2022，20(5)：886-902.

[17] Pereira S L S，Martins C P S，Sousa A O，et al．Genome-wide characterization and expression analysis of Citrus NUCLEAR FACTOR-Y (NF-Y) transcription factors identified a novel NF-YA gene involved in drought-stress response and tolerance[J]．PLoS One，2018，13(6)：e0199187.

[18] 江思雨．西瓜NF-Y家族基因的鉴定、表达模式和功能研究[D]．杭州：浙江大学，2019：35-36.

[19] Gao Cai，Wei Pengyan，Xie Zushu，et al．Genomic identification of the *NF-Y* gene family in apple and functional analysis of MdNF-YB18 involved in flowering transition[J]．Molecular Breeding，2024，45(1)：4.

[20] Li Wei，Chu Chong，Zhang Taikui，et al．Pan-genome analysis reveals the evolution and diversity of Malus[J]．Nature Genetics，2025，57(5)：1274-1286.

[21] Qu Yanjie，Wang Yaping，Zhu Jun，et al．Genomic organization，phylogenetic comparison，and differential expression of the nuclear factor-Y gene family in apple (Malus domestica)[J]．Plants，2020，10(1)：16.

[22] Gao Xiang，Wang Hongtao，Yuan Penghao，et al．MdNF-YB14，an apple *NF-Y* transcription factor，acts as a positive regulator of drought tolerance[J]．Plant Cell Reports，2026，45(3)：59.

[23] 董秀春．小麦春化相关基因*TaVRN2*和*NF-Y*家族基因*TaNF-YB3*的分离与功能分析[D]．泰安：山东农业大学，2011：84-86.

[24] 冯苗苗，姜涛，赵炳硕，等．元宝枫NF-Y基因家族的鉴定分析[J]．河北林业科技，2025(2)：9-15，28.

[25] 王思雨，傅鹰，周明兵．毛竹NF-Y家族基因的鉴定与表达分析[J]．核农学报，2018，32(8)：1513-1527.

[26] 王寻，冯资权，由春香，等．苹果NF-YA转录因子家族的生物信息学和表达分析[J]．植物生理学报，2021，57(1)：69-84.

[27] Chaves-Sanjuan A，Gnesutta N，Gobbini A，et al．Structural determinants for NF-Y subunit organization and NF-Y/DNA association in plants[J]．The Plant Journal，2021，105(1)：49-61.

[28] Li Shan，Li Ka，Ju Zheng，et al．Genome-wide analysis of tomato NF-Y factors and their role in fruit ripening[J]．BMC Genomics，2016，17(1)：36.

责任编辑：王　萍　任长江