

• 农业生物技术 •

香蕉 *ADA1* 家族成员鉴定及其在生物和非生物胁迫下的表达分析

赵琪琪, 任纹慧, 朱慧菲, 吴秋桢, 张春渝, 许小琼, 罗彬彬, 黄玉吉, 陈裕坤, 林玉玲, 赖钟雄*

福建农林大学 园艺植物生物工程研究所, 福建 福州 350002

赵琪琪, 任纹慧, 朱慧菲, 吴秋桢, 张春渝, 许小琼, 罗彬彬, 黄玉吉, 陈裕坤, 林玉玲, 赖钟雄. 香蕉 *ADA1* 家族成员鉴定及其在生物和非生物胁迫下的表达分析[J]. 生物工程学报, 2024, 40(1): 190-210.

ZHAO Qiqi, REN Wenhui, ZHU Huifei, WU Qiuzhen, ZHANG Chunyu, XU Xiaoqiong, LUO Binbin, HUANG Yuji, CHEN Yukun, LIN Yuling, LAI Zhongxiong. Identification of banana *ADA1* gene family members and their expression profiles under biotic and abiotic stresses[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2024, 40(1): 190-210.

摘要: Spt-Ada-Gcn5-乙酰转移酶(Spt-Ada-Gcn5-acetyltransferase, SAGA)是高度保守的辅助转录起始复合物, 转录接头蛋白-激活的改变/缺失亚基 1 (alteration/deficiency in activation 1, *ADA1*), 也称作组蛋白 H2A 功能互作因子 1 (histone H2A functional interactor 1, *HFI1*), 它是 SAGA 核心模块中的一个亚基, 在植物的生长发育和抗逆性方面发挥着重要的作用。为了解香蕉 *ADA1* 的分子特性, 本研究基于香蕉基因组数据库, 对香蕉 *ADA1* 基因家族成员进行鉴定, 分析其基本理化性质、系统进化、选择压力、启动子顺式作用元件及生物与非生物胁迫下的表达等。结果显示, 香蕉 A、B 及阿宽蕉基因组中分别有 10、6、7 个 *ADA1* 家族成员; 成员均为不稳定的亲水性蛋白, 均保守地含有 SAGA-Tad1 结构域, *MaADA1* 和 *MbADA1* 均可与 SAGA 核心模块中的 SAGA 相关因子 11 (SAGA-associated factor 11, *Sgf11*) 互作; 系统发育显示香蕉 *ADA1* 基因家族成员可划分为 3 个亚族, 进化过程中大多受纯化选择; 香蕉 *ADA1* 基因家族成员的基因结构差异性较大; 香蕉 *ADA1* 基因家族成员含有多个响应激素的作用元件; *MaADA1-1* 可能对香蕉在低温胁迫下的抗性起着重要的作用, *MaADA1* 均响应香蕉枯萎病菌胁迫。本研究表明, *ADA1* 基因家族成员在香蕉中高度保守, 并可能响应生物与非生物胁迫。

关键词: 香蕉; Spt-Ada-Gcn5-乙酰转移酶; 激活的改变/缺失亚基 1; 全基因组鉴定; 胁迫

资助项目: 国家重点研发计划(2019YFD1000901); 国家现代农业产业技术体系(香蕉)专项资金(GARS-31-15); 福建省高原学科建设经费(102/71201801101)

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2019YFD1000901), the Earmarked Fund for China Modern Agricultural Research System of Banana (GARS-31-15), and the Plateau Discipline Construction in Fujian Province (102/71201801101).

*Corresponding author. E-mail: Laizx01@163.com

Received: 2023-03-14; Accepted: 2023-06-06; Published online: 2023-06-09

Identification of banana *ADA1* gene family members and their expression profiles under biotic and abiotic stresses

ZHAO Qiqi, REN Wenhui, ZHU Huifei, WU Qiuzhen, ZHANG Chunyu, XU Xiaoqiong, LUO Binbin, HUANG Yuji, CHEN Yukun, LIN Yuling, LAI Zhongxiong*

Institute of Horticultural Plant Bioengineering, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China

Abstract: The Spt-Ada-Gcn5-acetyltransferase (SAGA) is an ancillary transcription initiation complex which is highly conserved. The ADA1 (alteration/deficiency in activation 1, also called histone H2A functional interactor 1, HFI1) is a subunit in the core module of the SAGA protein complex. ADA1 plays an important role in plant growth and development as well as stress resistance. In this paper, we performed genome-wide identification of banana *ADA1* gene family members based on banana genomic data, and analyzed the basic physicochemical properties, evolutionary relationships, selection pressure, promoter *cis*-acting elements, and its expression profiles under biotic and abiotic stresses. The results showed that there were 10, 6, and 7 family members in *Musa acuminata*, *Musa balbisiana* and *Musa itinerans*. The members were all unstable and hydrophilic proteins, and only contained the conservative SAGA-Tad1 domain. Both MaADA1 and MbADA1 have interactive relationship with Sgf11 (SAGA-associated factor 11) of core module in SAGA. Phylogenetic analysis revealed that banana *ADA1* gene family members could be divided into 3 classes. The evolution of *ADA1* gene family members was mostly influenced by purifying selection. There were large differences among the gene structure of banana *ADA1* gene family members. *ADA1* gene family members contained plenty of hormonal elements. *MaADA1-1* may play a prominent role in the resistance of banana to cold stress, while *MaADA1* may respond to the Panama disease of banana. In conclusion, this study suggested *ADA1* gene family members are highly conserved in banana, and may respond to biotic and abiotic stress.

Keywords: banana; Spt-Ada-Gcn5-acetyltransferase; alteration/deficiency in activation 1; genome-wide identification; stress

Spt-Ada-Gcn5-乙酰转移酶复合体(Spt-Ada-Gcn5-acetyltransferase, SAGA)是一种通用的转录起始辅助因子,在细胞生长发育中发挥着重要作用^[1-3],它还调控许多应激条件下的转录过程^[4],在植物对光、干旱、低温和盐等非生物胁迫的应答中具有重要意义^[1,5]。SAGA复合体在RNA聚合酶II介导的真核基因转录过程中辅助转录起始^[6],最初在酿酒酵母中被发现^[7]。

SAGA复合体由4个模块、19个子单元组成:激活因子结合Tra1(an ATM-related essential gene homologous to human TRRAP)模块,含Tra1;核心模块(*Saccharomyces cerevisiae* transcription factor, SPT),含Ada1、Taf5、Taf6、Taf9、Taf10、Taf12、Spt3、Spt7、Spt8和Spt20;组蛋白乙酰转移酶模块(histone acetyltransferase, HAT),含Ada2、Ada3、Gcn5和Saf29;组蛋白去泛素化

模块(histone deubiquitination, DUB), 含 Sgf11、Sgf73、Sus1 和 Ubp8^[8]。其中, 核心模块可结合 TATA 结合蛋白(TATA box-binding protein, TBP), 对复合物的完整性起着重要作用^[3]。

激活的改变/缺失亚基 1 (alteration/deficiency in activation 1, ADA1)是 SAGA 核心模块中的一个亚基, 维持 SAGA 的稳定结构^[9], 缺失 ADA1 将导致 SAGA 复合体缺少 HAT、Taf12、Spt3 和 Tra1 模块^[9-10]。ADA1 具有组蛋白折叠基序, 可与 SAGA 中 TBP 相关因子(TBP-associated factors, Taf)相互作用产生异源二聚体^[3], 其水平受 Spt 调控。ADA1 突变体对肌醇具有 Spt⁻表型的营养缺陷性, ADA1 菌株无法在缺乏肌醇的培养基上生长; ADA1 突变体在特异性基因转录时表现出的表型缺陷比 ADA2、ADA3 和 Gcn5 突变体更加明显^[11]。大丽轮枝菌(*Verticillium dahliae*)的 VdADA1 通过转录调控影响其毒性及存活率。VdADA1 的突变会导致编码转录因子和分泌蛋白的基因发生改变^[12]。此外, ADA1 还具有修复辐射损伤^[13]、协助 Ubp8 亚基进行核定位^[14]、划定染色质基因沉默边界^[15]等功能。

香蕉营养丰富, 分布于热带和亚热带地区, 它不仅是人们喜闻乐见的日常水果, 也是部分发展中国家的重要粮食来源^[16]。香蕉作为一种典型的三倍体作物, 具有高度不育性。目前, 香蕉主要通过无性繁殖进行生产^[17], 传统的杂交育种技术已经不能满足人们对于香蕉品种高产优质的需求; 此外, 香蕉在生长发育过程中会受到枯萎病、高温和低温等生物及非生物胁迫的影响, 这在一定程度上阻碍了香蕉产业的发展^[18-20], 而解决这些问题的一种方式是用植物生物技术来培育品质更高、抗性更强的香蕉新品种^[21]。ADA1 作为 SAGA 蛋白复合体核心模块中的一个亚基, 在植物的生长过程和抗逆性方面发挥着重要的作用。目前 ADA1 基因

的研究工作主要集中在微生物, 植物中仅有水稻、拟南芥^[22]和菠萝^[23]等少数报道。2015 年 ADA1 基因首次在水稻和拟南芥中得到鉴定^[22]、2016 年研究表明水稻中转录因子 WOXX11 和 ADA2 蛋白互作^[24], 2021 年发布了菠萝 SAGA 的全基因组鉴定和组织特异性表达^[23]。截至目前, ADA1 基因在香蕉中尚未有研究。本研究对小果野蕉、野芭蕉和阿宽蕉的 ADA1 基因家族成员进行鉴定, 并进行启动子顺式作用元件、蛋白互作、染色体定位、共线性分析、保守基序和基因结构等方面的预测, 为研究 ADA1 基因以及 SAGA 复合体在植物中的作用提供了理论参考。

1 材料与amp;方法

1.1 材料

在香蕉基因组数据库 (<https://banana-genome-hub.southgreen.fr/>)中下载香蕉基因组序列和注释文件。从水稻基因组数据库(RAP-DB, <https://rapdb.dna.affrc.go.jp/>)下载 OsADA1 蛋白序列, 从拟南芥基因组数据库(TAIR, <http://arabidopsis.org/>)下载 AtADA1 蛋白序列。在 NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)中下载和香蕉亲缘关系较高的高粱、玉米和二穗短柄草 3 种单子叶植物的 ADA1 序列, 下载葡萄、毛果杨、蒺藜苜蓿和大豆这 4 种双子叶植物的 ADA1 序列。

1.2 方法

1.2.1 香蕉 ADA1 基因家族成员鉴定及蛋白理化性质分析

从 Pfam 数据库(<http://pfam.xfam.org/>)下载 SAGA-Tad1 (PF12767)的隐马氏模型, 用 TBtools 软件筛选, 再用 NCBI CDD search (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/cdd/>)进行验证, 用 TBtools 得到 ADA1 的蛋白编码序列(coding sequence, CDS)和 gDNA 序列。用 ExPASy ProtParam tool ([<http://journals.im.ac.cn/cjbcn>](https://web.</p></div><div data-bbox=)

expasy.org/protparam/)对香蕉 ADA1 的基本理化性质进行预测。用 SOPMA (https://npsa-prabi.ibcp.fr/cgi-bin/secpred_sopma.pl)预测香蕉 ADA1 的二级结构,并用 GraphPad Prism 软件制图。用 SignalP 4.0 Server (<http://www.cbs.dtu.dk/services/SignalP-4.0/>)预测香蕉 ADA1 的信号肽。用 TMHMM Server v.2.0 (<http://www.cbs.dtu.dk/services/TMHMM/>)预测香蕉 ADA1 的跨膜结构。用 CELLO v.2.5 (<http://cello.life.nctu.edu.tw/>)对香蕉 ADA1 的亚细胞定位进行预测。

1.2.2 香蕉 ADA1 基因启动子顺式作用元件预测及染色体定位分析

用 TBtools 提取香蕉 ADA1 转录起始位点上游 2 000 bp 序列,用 PlantCARE (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>)预测启动子顺式作用元件。将香蕉 ADA1 的 ID 和基因组注释文件(gff3 文件)输入 TBtools 进行染色体定位制图。

1.2.3 香蕉 ADA1 基因保守结构域及系统进化关系分析

用 NCBI CDD Search 搜索香蕉蛋白结构域,用 TBtools 将其可视化。用 MEGA 7.0 的 Clustal W 比对法对香蕉、拟南芥、水稻、高粱、玉米、二穗短柄草、葡萄、毛果杨、蒺藜苜蓿和大豆等植物的 77 个 ADA1 的蛋白序列进行多重比对,通过邻近法最大似然树(maximum likelihood tree)构建进化树,bootstrap 设置为 1 000 次进行重复验证,其他参数默认,用 iTOL (<https://itol.embl.de/>)和 AI (Adobe Illustrator CC 2019)美化。

1.2.4 香蕉 ADA1 基因结构和保守基序分析、蛋白互作关系分析

用 GSDS (<http://gsds.cbi.pku.edu.cn/>)对香蕉 ADA1 基因结构进行预测。用 MEME (<http://meme-suite.org/tools/meme>)预测保守基序,参数为 10,其他参数默认,用 TBtools 视图化展示。在

STRING (<https://cn.string-db.org/>)输入香蕉 ADA1 序列,获得香蕉 A 和 B 基因组 ADA1 蛋白互作关系图。

1.2.5 香蕉 ADA1 基因家族成员共线性及选择压力分析

用 Tbtools 对香蕉和水稻的 ADA1 共线性关系进行可视化展示,并对香蕉 A 和 B 基因组进行物种内的预测。用 Simple Ka/Ks Calculator 分析 ADA1 在物种内和物种间的进化选择方式。

1.2.6 香蕉 ADA1 基因在生物和非生物胁迫下的表达分析

转录组分析基于本实验室获得的香蕉转录组测序数据库,对香蕉 ADA1 成员在低温(28 °C 为对照,13、4、0 °C 为处理)^[19]和高温(28 °C 为对照,45 °C 为处理)下以及香蕉枯萎病菌尖孢镰刀菌 f. sp. *cubense* 热带种族 4 (*Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* Tropical Race 4, *Foc*TR4)侵染后的每千个碱基的转录每百万映射读取的片段 (fragments per kilobase of exon model per million mapped reads, FPKM)值筛选,用 TBtools 绘制表达量热图。香蕉 ADA1 成员在 45 °C 下的高温处理结果用 GraphPad Prism 进行显著性差异分析。

2 结果与分析

2.1 香蕉 ADA1 家族成员鉴定及蛋白理化性质分析

经鉴定,香蕉 A 基因组中获得 10 个 *Ma*ADA1 家族成员,按基因所在染色体顺序依次命名为 *Ma*ADA1-1 至 *Ma*ADA1-10。其中 *Ma*ADA1-2 有 3 个成员,*Ma*ADA1-4 和 *Ma*ADA1-7 有 2 个成员,*Ma*ADA1-10 有 4 个成员,同一基因不同成员用字母 a-d 后缀区分。香蕉 B 基因组中获得 6 个 *Mb*ADA1 家族成员,分别命名为 *Mb*ADA1-1 至 *Mb*ADA1-6;阿宽蕉基因组中获得 7 个 *Mi*ADA1 家族成员,根据其在染色体上的

位置依次命名为 *MiADA1-1* 至 *MiADA1-7*。*MaADA1* 基因家族有 10 个成员, 数量较多; 定位于香蕉 A 基因组 10 号染色体上的 *MaADA1-10* 有 4 个成员, *MaADA1-2* 有 3 个成员, *MaADA1-4* 和 *MaADA1-7* 都各有 2 个成员。

蛋白理化性质分析(表 1)发现: 香蕉 ADA1 蛋白的等电点介于 7.54–10.16, 均为碱性蛋白质; 蛋白质长度为 343–533 aa, CDS 编码区序列在 1 200–1 602 bp; 香蕉 ADA1 基因家族成员均无跨膜结构域, 是不稳定的亲水蛋白, 且不参与跨膜运输; 大部分香蕉 ADA1 蛋白定位于细胞外膜和细胞周质, 也有部分定位于细胞质; 香蕉 ADA1 蛋白均不含信号肽, 不是分泌蛋白。香蕉 ADA1 蛋白理化性质相似度高, 较为保守。

氨基酸组成分析(图 1)表明, 香蕉 ADA1 均

含有常见的 20 种氨基酸; 其中, 亮氨酸含量最多, 介于 11.6%–13.9%; 色氨酸含量最少, 介于 0.2%–1.3%; 成员间所含不同氨基酸的比例大致相同。

蛋白质二级结构预测表明(图 2), 香蕉 ADA1 含有 4 种蛋白质二级结构。成员中无规则卷曲(random coil)占比最多, 多数接近 60%, 其次是 α -螺旋(alpha helix)。大多成员的 α -螺旋占比接近 30%。 β -折叠中的延伸链(extended strand)和 β -转角(β -turn, Tt)占比较少, 延伸链占比不足 10%, β -转角不足 5%。

2.2 香蕉 ADA1 基因启动子顺式作用元件分析

启动子顺式作用元件分析(图 3)表明, *MaADA1* 成员含有大量的 CAAT-box、TATA-box 和光响应元件。ADA1 成员响应激素和酸: 87%的成员

表 1 香蕉 ADA1 基因家族成员信息和编码蛋白理化性质分析

Table 1 Basic information of ADA1 family members and physiological and chemical properties of their encoded proteins

Accession No.	Gene name	Rename	Subcellular localization	PI	Length	MW	Instability index (II)	Chromosome	Genomic location	CDS	GRAVY
Ma01_g01000	Ma01_p01000.1	<i>MaADA1-1</i>	OM	9.17	423	47 256.02	53.75	Chr01	712 909; 714 183	1 272	-0.585
Ma03_g05020	Ma03_p05020.1	<i>MaADA1-2a</i>	OM	9.17	409	45 238.68	51.48	Chr03	3 294 540; 3 295 769	1 230	-0.439
	Ma03_p05020.2	<i>MaADA1-2b</i>	OM	9.17	409	45 238.68	51.48	Chr03	3 294 540; 3 295 769	1 230	-0.439
	Ma03_p05020.3	<i>MaADA1-2c</i>	OM	9.17	409	45 238.68	51.48	Chr03	3 294 540; 3 295 769	1 230	-0.439
Ma04_g02260	Ma04_p02260.1	<i>MaADA1-3</i>	OM	9.31	429	47 704.62	45.89	Chr04	1 964 870; 1 966 159	1 290	-0.498
Ma04_g09540	Ma04_p09540.1	<i>MaADA1-4a</i>	PP	9.19	416	46 462.14	50.17	Chr04	6 752 822; 6 754 072	1 251	-0.521
	Ma04_p09540.2	<i>MaADA1-4b</i>	PP	9.19	416	46 462.14	50.17	Chr04	6 752 822; 6 754 072	1 251	-0.521
Ma06_g36650	Ma06_p36650.1	<i>MaADA1-5</i>	OM,CP	9.76	353	39 415.09	56.60	Chr06	35 962 788; 35 963 849	1 062	-0.447
Ma08_g25540	Ma08_p25540.1	<i>MaADA1-6</i>	OM, PP, CP	8.21	410	45 686.11	47.83	Chr08	38 330 317; 38 331 549	1 233	-0.415

(待续)

(续表 1)

Accession No.	Gene name	Rename	Subcellular localization	PI	Length	MW	Instability index (II)	Chromosome	Genomic location	CDS	GRAVY
Ma09_g09200	Ma09_p09200.1	<i>MaADA1-7a</i>	OM, CP	9.61	356	40 066.11	56.24	Chr09	6 104 370; 6 105 416	1 071	-0.421
	Ma09_p09200.2	<i>MaADA1-7b</i>	OM, CP	9.69	354	39 797.75	59.94	Chr09	6 104 370; 6 105 434	1 065	-0.432
Ma09_g21770	Ma09_p21770.1	<i>MaADA1-8</i>	CP	9.08	412	46 153.66	49.24	Chr09	33 692 486; 33 693 724	1 239	-0.619
Ma10_g07360	Ma10_p07360.1	<i>MaADA1-9</i>	PP	8.58	419	46 479.99	80.81	Chr10	21 795 251; 21 796 510	1 260	-0.558
Ma10_g30870	Ma10_p30870.1	<i>MaADA1-10a</i>	PP	8.87	399	44 403.90	52.77	Chr10	37 098 739; 37 099 938	1 200	-0.471
	Ma10_p30870.2	<i>MaADA1-10b</i>	PP	8.87	399	44 403.90	52.77	Chr10	37 098 739; 37 099 938	1 200	-0.471
	Ma10_p30870.3	<i>MaADA1-10c</i>	PP	8.87	399	44 403.90	52.77	Chr10	37 098 739; 37 099 938	1 200	-0.471
	Ma10_p30870.4	<i>MaADA1-10d</i>	PP	8.87	399	44 403.90	52.77	Chr10	37 098 739; 37 099 938	1 200	-0.471
Mba04_g02180	Mba04_g02180.1	<i>MbADA1-1</i>	OM, PP	9.05	464	51 592.92	49.12	Bchr04	2 163 797; 2 167 973	1 395	-0.506
Mba04_g09200	Mba04_g09200.1	<i>MbADA1-2</i>	PP, CP	9.27	415	46 325.21	50.71	Bchr04	7 237 413; 7 238 660	1 248	-0.483
Mba08_g25080	Mba08_g25080.1	<i>MbADA1-3</i>	OM, CP, PP	8.79	460	50 759.96	49.91	Bchr08	38 453 173; 38 455 193	1 383	-0.395
Mba09_g08650	Mba09_g08650.1	<i>MbADA1-4</i>	OM, CP	10.1	414	46 222.26	56.85	Bchr09	6 257 352; 6 267 007	1 245	-0.451
Mba10_g06530	Mba10_g06530.1	<i>MbADA1-5</i>	OM, PP	9.39	533	59 113.53	58.20	Bchr10	25 763 542; 25 772 213	1 602	-0.506
Mba10_g26990	Mba10_g26990.1	<i>MbADA1-6</i>	PP, CP	8.99	394	43 815.21	49.43	Bchr10	41 562 372; 41 563 556	1 185	-0.445
Mi_g001034	Mi_g001034	<i>MiADA1-1</i>	PP	8.92	408	45 369.89	44.46	scaffold106	307 109; 308 332	1 227	-0.478
Mi_g004234	Mi_g004234	<i>MiADA1-2</i>	OM, CP	9.77	343	38 323.85	57.11	scaffold1345	436 474; 437 502	1 032	-0.446
Mi_g006237	Mi_g006237	<i>MiADA1-3</i>	OM	8.96	395	43 821.11	54.00	scaffold1568	325 800; 326 401	1 188	-0.522
Mi_g007810	Mi_g007810	<i>MiADA1-4</i>	PP	8.94	368	41 083.23	48.18	scaffold1720	194 740; 195 265	1 107	-0.386
Mi_g010040	Mi_g010040	<i>MiADA1-5</i>	OM	9.01	379	41 896.92	49.60	scaffold1981	104 345; 104 894	1 140	-0.388
Mi_g016378	Mi_g016378	<i>MiADA1-6</i>	OM, CP	9.75	354	39 677.66	60.86	scaffold284	38 864; 39 928	1 065	-0.417
Mi_g027000	Mi_g027000	<i>MiADA1-7</i>	OM, PP	7.54	385	42 749.55	43.59	scaffold620	961 187; 961 763	1 158	-0.419

CP: Cytoplasm; OM: Outer Membrane; PP: Periplasmic.

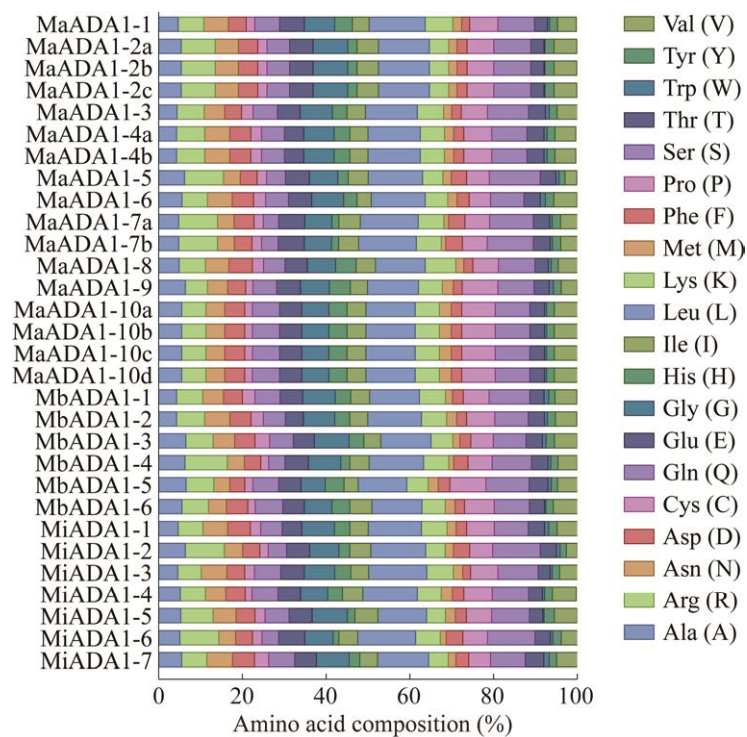


图 1 香蕉 ADA1 氨基酸组成

Figure 1 Composition of amino acids in ADA1.

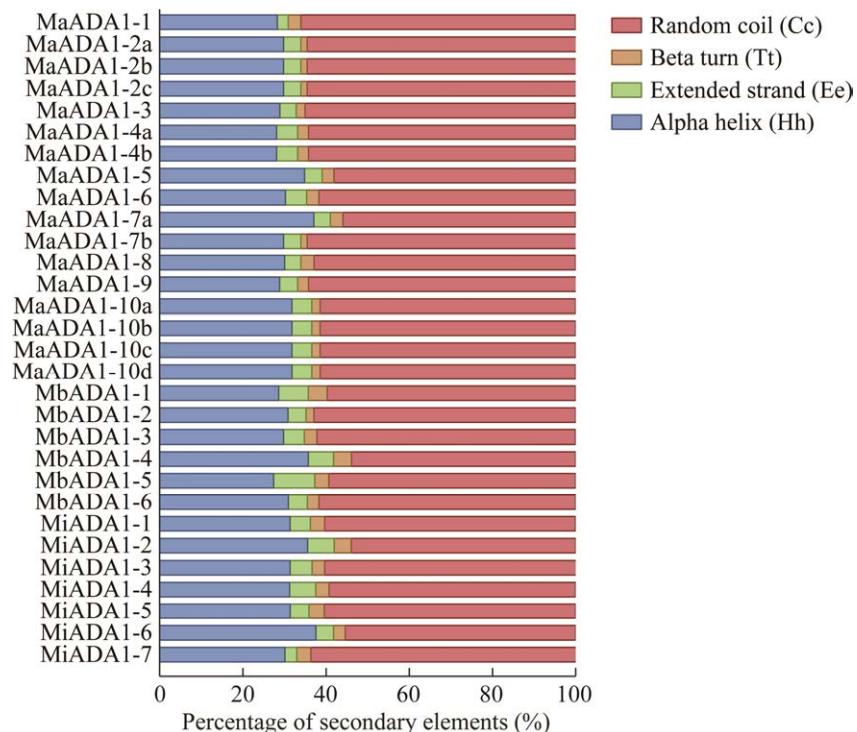


图 2 香蕉 ADA1 二级结构预测

Figure 2 Prediction of secondary structures of ADA1.

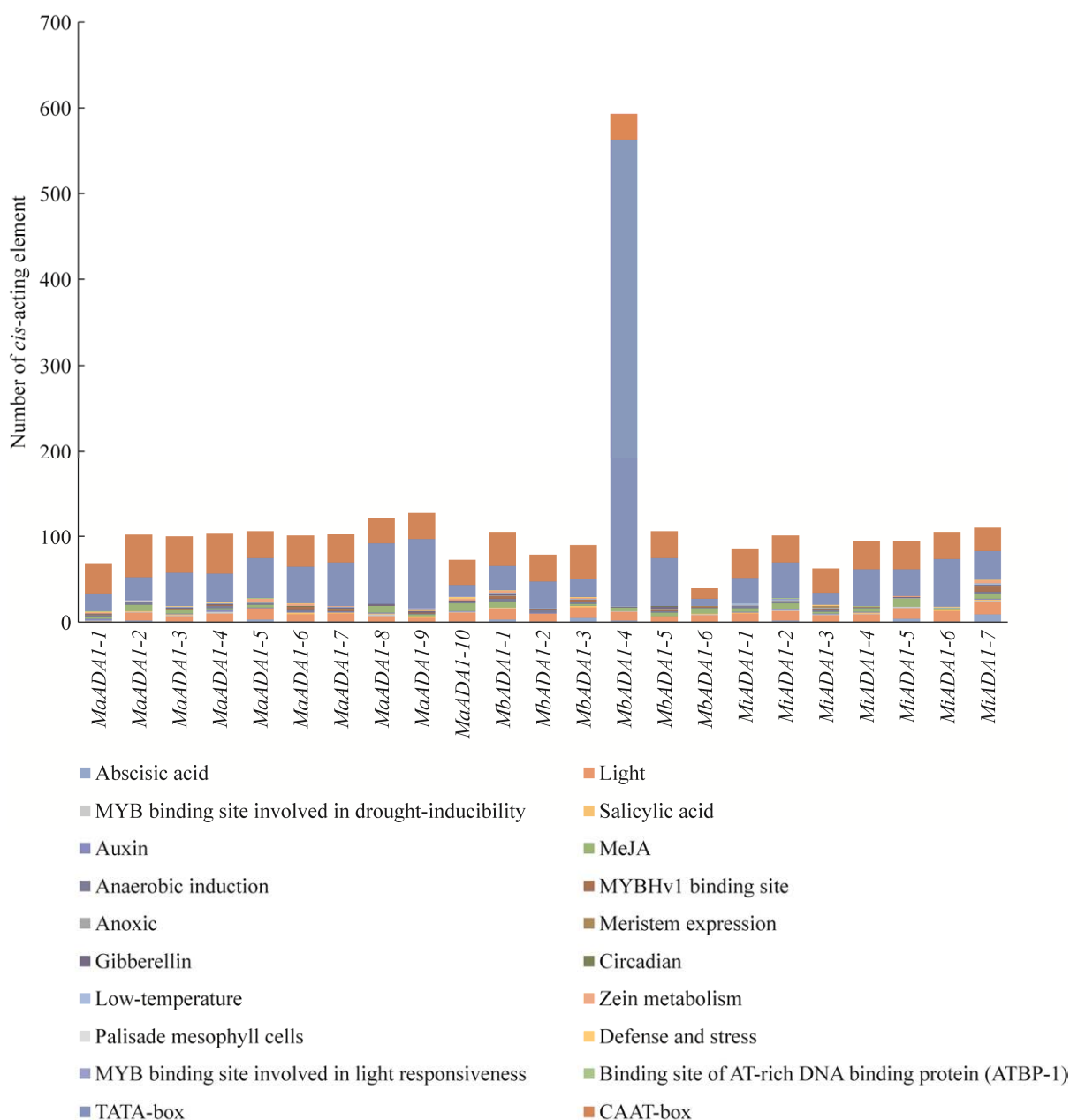


图 3 香蕉 *ADAI* 家族启动子顺式作用元件分析

Figure 3 Analysis of *cis*-acting elements of banana *ADAI* family promoters.

响应茉莉酸甲酯的诱导, 65%成员响应生长素诱导, 52%对赤霉素有响应; 65%对脱落酸有响应, 57%成员对水杨酸有响应。*ADAI* 也积极响应胁迫, 78%成员响应厌氧诱导、35%成员响应厌氧特异性诱导; 57%成员响应低温; 48%成员有防御响应作用元件。此外, *ADAI* 中有 61%

成员含参与干旱诱导的 MYB 结合位点、61%成员含 MYBHv1 结合位点、43%成员含玉米蛋白代谢相关的顺式作用元件, 参与光响应 MYB 结合位点, 分生组织表达、富含 AT 的 DNA 结合蛋白 ATBP-1 以及生物钟的顺式作用元件均分别存在于 30%香蕉 *ADAI* 成员的启动子序列

中。只有 *MaADA1-1* 含有叶肉细胞响应元件，表明其可能在光合作用中具有特殊的作用。

2.3 香蕉 *ADA1* 基因保守结构域及系统进化分析

对水稻、拟南芥、小果野蕉、野芭蕉和阿宽蕉进行保守结构域分析(图 4)，发现它们都含

有 SAGA-Tad1 保守结构域。只有 *OsADA1c-1* 和 *OsADA1c-2* 的保守结构域长度较短，其他 *ADA1* 蛋白的保守结构域长度都无显著差异。

将拟南芥(8)、水稻(4)、小果野蕉(17)、野芭蕉(6)、阿宽蕉(7)、蒺藜苜蓿(2)、大豆(8)、玉米(5)、葡萄(3)、毛果杨(8)、二穗短柄草(4)

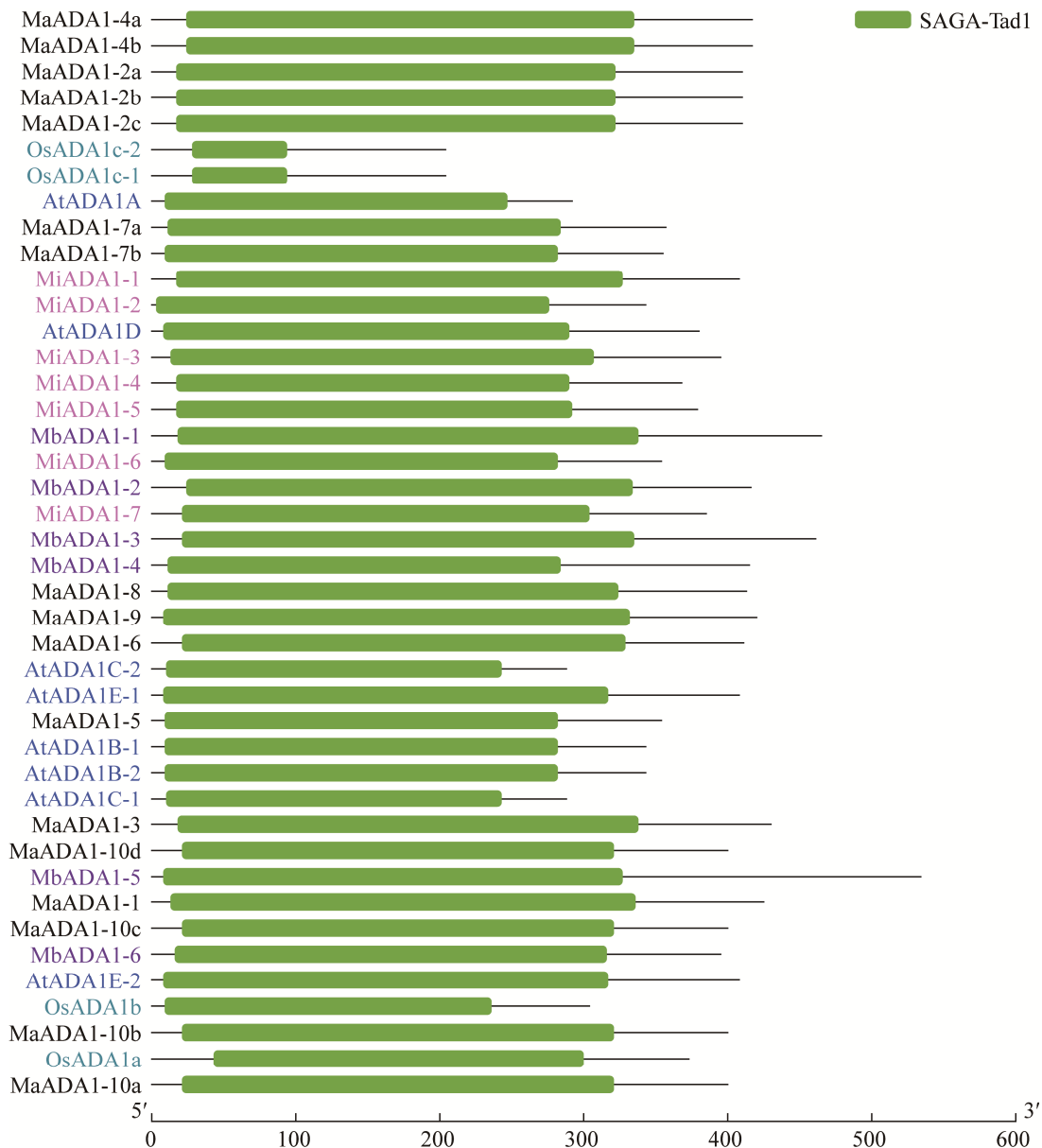


图 4 水稻(*Os*)、拟南芥(*At*)和香蕉 *ADA1* 蛋白保守结构域分析

Figure 4 Analysis of conserved structural domains of *ADA1* protein between *Oryza sativa* (*Os*), *Arabidopsis thaliana* (*At*) and banana.

和高粱(5)共 77 个 ADA1 蛋白序列分为 I、II 和 III 族(图 5)。I、II 和 III 族分别含有 27、29、21 个 ADA1 家族成员, 对应分布 24、0、6 个香蕉 ADA1。香蕉 ADA1 占 I 族成员大多数, 其中非香蕉 ADA1 的 3 个成员分别是玉米 ZmADA1、高粱 SbADA1 和二穗短柄草 BdADA1, I 族植物都

属于单子叶草本植物, 这符合单子叶植物在进化上的一致性。II 族包含大豆 GmADA1、蒺藜苜蓿 MtADA1、毛果杨 PtADA1、葡萄 VvADA1 和拟南芥 AtADA1, II 族均属于双子叶植物。III 族和 I 族一样, 成员均为单子叶植物, 可见 ADA1 在单子叶植物和双子叶植物中分别按照不同的



图 5 拟南芥(*At*)、水稻(*Os*)、蒺藜苜蓿(*Mt*)、大豆(*Gm*)、玉米(*Zm*)、葡萄(*Vv*)、毛果杨(*Pt*)、二穗短柄草(*Bd*)、高粱(*Sb*)和香蕉的 ADA1 蛋白序列的系统进化树

Figure 5 Phylogenetic tree of the ADA1 protein sequence of *Arabidopsis thaliana* (*At*), *Oryza sativa* (*Os*), *Medicago truncatula* (*Mt*), *Glycine max* (*Gm*), *Zea mays* (*Zm*), *Vitis vinifera* (*Vv*), *Populus trichocarpa* (*Pt*), *Brachypodium distachyon* (*Bd*), *Sorghum bicolor* (*Sb*) and banana.

进化方向进化,并且在单子叶植物进化中形成2个不同分支;香蕉 ADA1 与单子叶植物的 ADA1 进化关系较近;香蕉 ADA1 蛋白在进化中更倾向于形成独立的分支,此外和单子叶植物玉米、高粱的亲缘关系较近。

2.4 香蕉 ADA1 保守基序及基因结构分析

为进一步了解 ADA1 基因在香蕉中的保守性,对其保守基序和基因结构进行了分析(图6),*MbADA1* 和 *MiADA1* 均无非翻译区(untranslated region, UTR),可能会影响 ADA1 基因的表达水平。香蕉 A 基因组中,位于同一分支的 ADA1 基因结构较为相近:I族的 *MaADA1-10a*、*MaADA1-10b*、*MaADA1-4a* 和 *MaADA1-4b* 均含有1个外显子和上下游两端的 UTR 区;*MaADA1-2a*、*MaADA1-2b* 和 *MaADA1-5* 均含有1个外显子和1个内含子,且两端都含有 UTR 区。香蕉 ADA1 的基因结构差异性较大,表明其在进化的过程中可能分化出了不同的结构,进而产生一些新的功能。

Motif 1 在所有 ADA1 中均存在,显示出其高度的保守性。除了 OsADA1c-1 和 OsADA1c-2,其余成员的 ADA1 均含有 motif 2、motif 3 和 motif 4,这可能与水稻的2个蛋白 OsADA1c-1 和 OsADA1c-2 较短有关。除 *MiADA1-2* 外,其余香蕉 ADA1 成员均含有 motif 5,这可能是因为阿宽蕉在进化过程中发生了 ADA1 基因片段的丢失^[25]。进化关系相近的基因,其保守基序分布情况也较为相近:同属 III 族的 *MaADA1-5*、*MaADA1-7a*、*MaADA1-7b*、*MbADA1-4* 和 *MiADA1-6* 均缺失 motif 9 和 motif 10。对比5个物种的 ADA1 基因,其中 *MaADA1* 保守基序的一致性较高。*MaADA1-4a*、*MaADA1-4b*、*MaADA1-6*、*MaADA1-3*、*MaADA1-2a*、*MaADA1-2b*、*MaADA1-2c*、*MaADA1-9*、*MaADA1-8* 和 *MaADA1-1* 经搜索均获得了完整的10个基序,表明 ADA1

在小果野蕉进化过程中的保留程度较高。

2.5 香蕉 ADA1 蛋白互作分析

SAGA 复合体功能的发挥依赖于每个蛋白亚基之间的相互作用。因此,研究 ADA1 与其他蛋白的互作关系很有必要。蛋白互作分析(图7)中较为特殊的是:香蕉 A 基因组的 ADA1 各蛋白内部间不存在互作关系,香蕉 B 基因组亦是如此。香蕉 A 基因组中,*MaADA1-7* 和 *MaADA1-5* 均可与 SAGA 相关因子 11 (GSMUA_Achr5P28120_001)相互作用,此蛋白含 Sgf11 的结构域,表明 *MaADA1-7* 和 *MaADA1-5* 可能与 SAGA 的 DUB 模块中 Sgf11 亚基相互作用。香蕉 B 基因组中,*MbADA1-4* 可与 SAGA 相关因子 11 (A0A4S8JZY6)互作,此蛋白含有 SAGA_su_Sgf11 结构域,也属于 Sgf11 家族,进一步证实了香蕉中的 ADA1 与 Sgf11 可能存在互作关系。

2.6 香蕉 ADA1 基因在染色体上的定位

ADA1 基因在香蕉的3个基因组染色体上皆呈现不均匀分布(图8)。在香蕉 A 基因组中,chr10 上定位的 ADA1 基因最多;香蕉 B 基因组和阿宽蕉基因组中 ADA1 的分布情况则较为相似,每个染色体(片段)上均定位一个 ADA1 基因。

2.7 香蕉 ADA1 基因家族成员共线性及选择压力分析

共线性分析显示(图9),水稻和野芭蕉间有1个基因对,野芭蕉和小果野蕉之间有13个基因对,小果野蕉和阿宽蕉之间有2个基因对。野芭蕉和小果野蕉之间的基因对明显多于另两者之间,表明野芭蕉和小果野蕉之间的亲缘关系较近。

物种内共线性表明(图10),*MaADA1* 有5对显著的共线性关系:*MaADA1-1*×*MaADA1-8*、*MaADA1-2c*×*MaADA1-3*、*MaADA1-3*×*MaADA1-10c*、

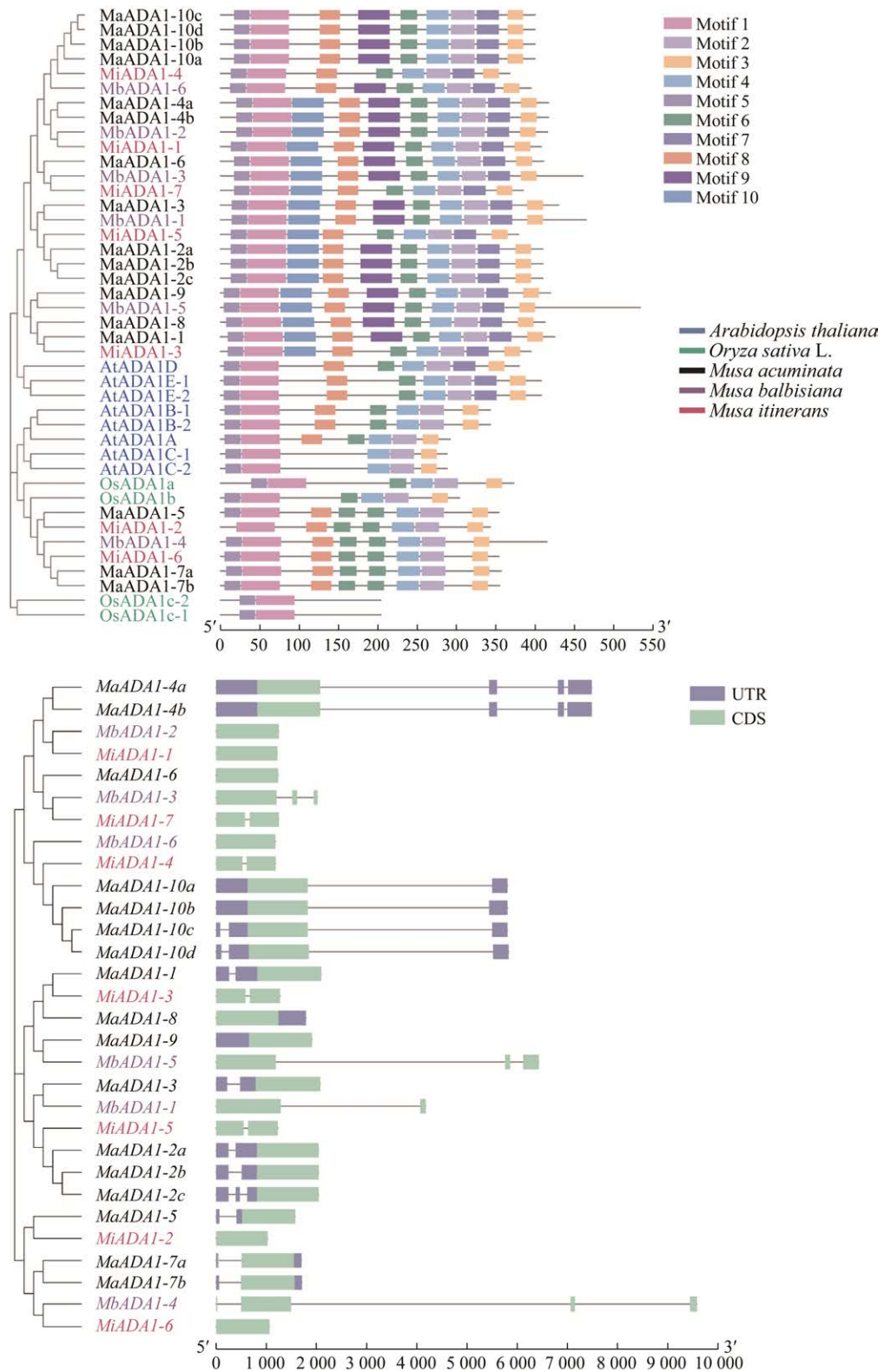


图 6 香蕉 ADA1 家族成员基因结构与保守基序分布

Figure 6 Gene structure and conservative motif distribution of banana ADA1.

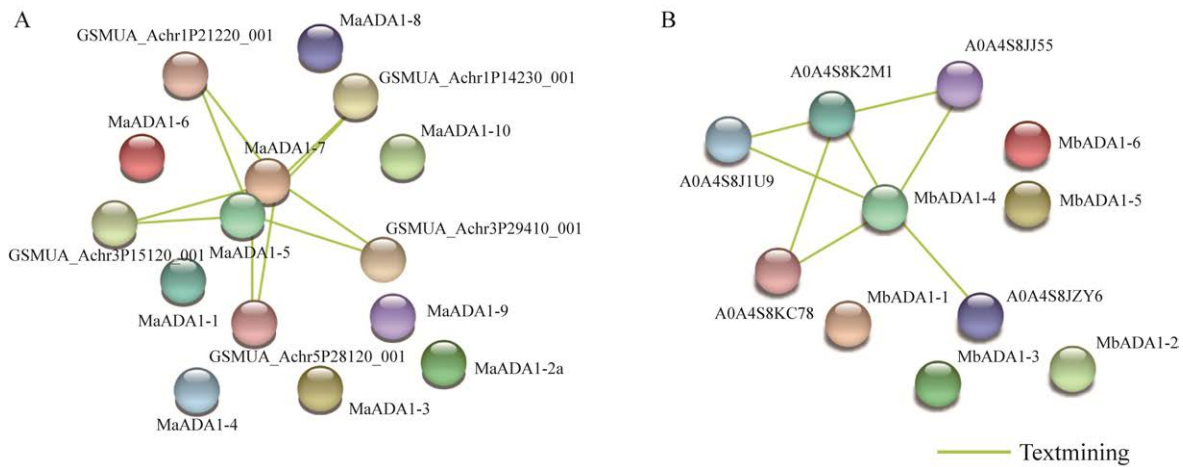


图7 香蕉 ADA1 家族蛋白质互作网络 A: 代表小果野蕉. B: 代表野芭蕉

Figure 7 Protein interaction network of ADA1 family of banana. A: Represents *Musa acuminata*. B: Represents *Musa balbisiana*.

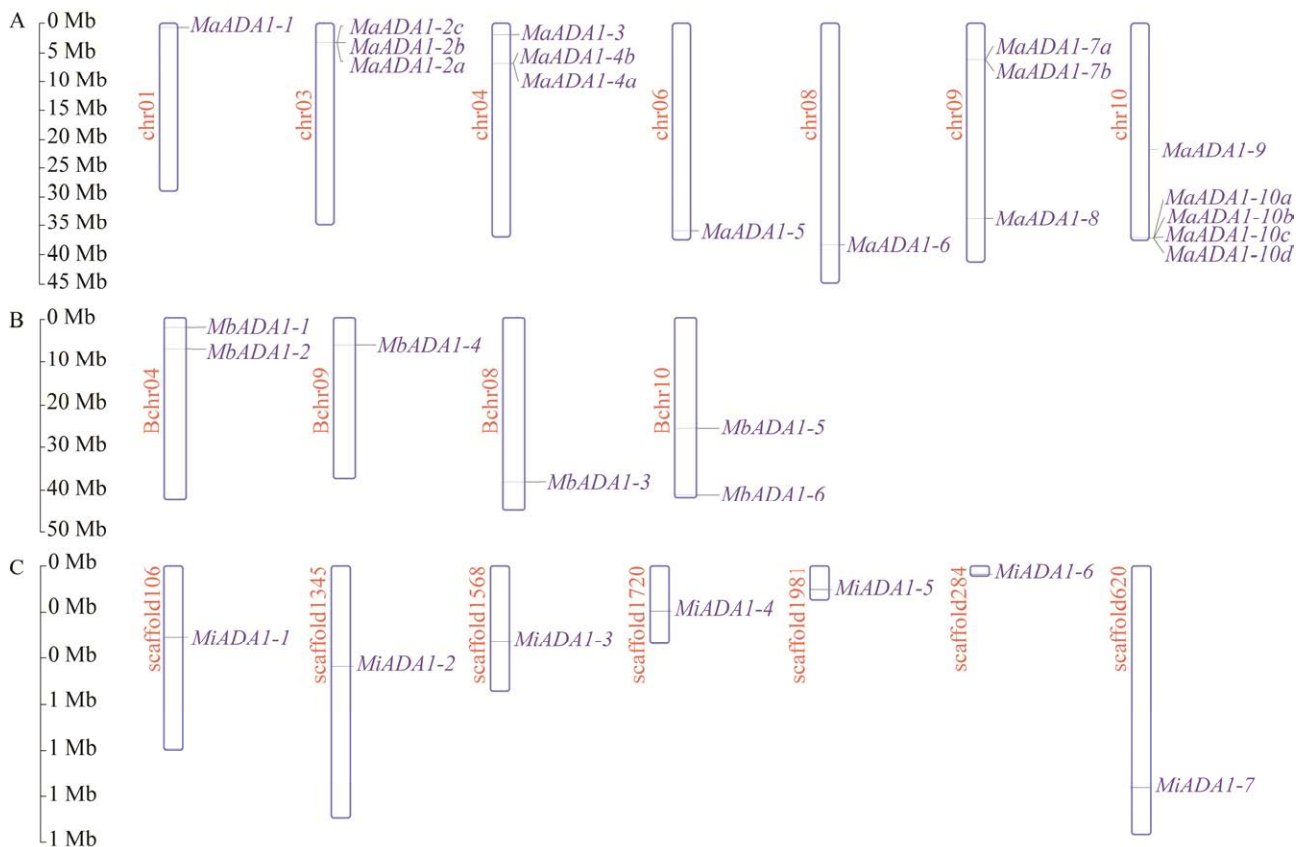


图8 香蕉 ADA1 基因家族染色体定位分析 A: 代表小果野蕉. B: 代表野芭蕉. C: 代表阿宽蕉

Figure 8 Chromosomal location analysis of ADA1 family of banana. A: Represents *Musa acuminata*. B: Represents *Musa balbisiana*. C: Represents *Musa itinerans*.

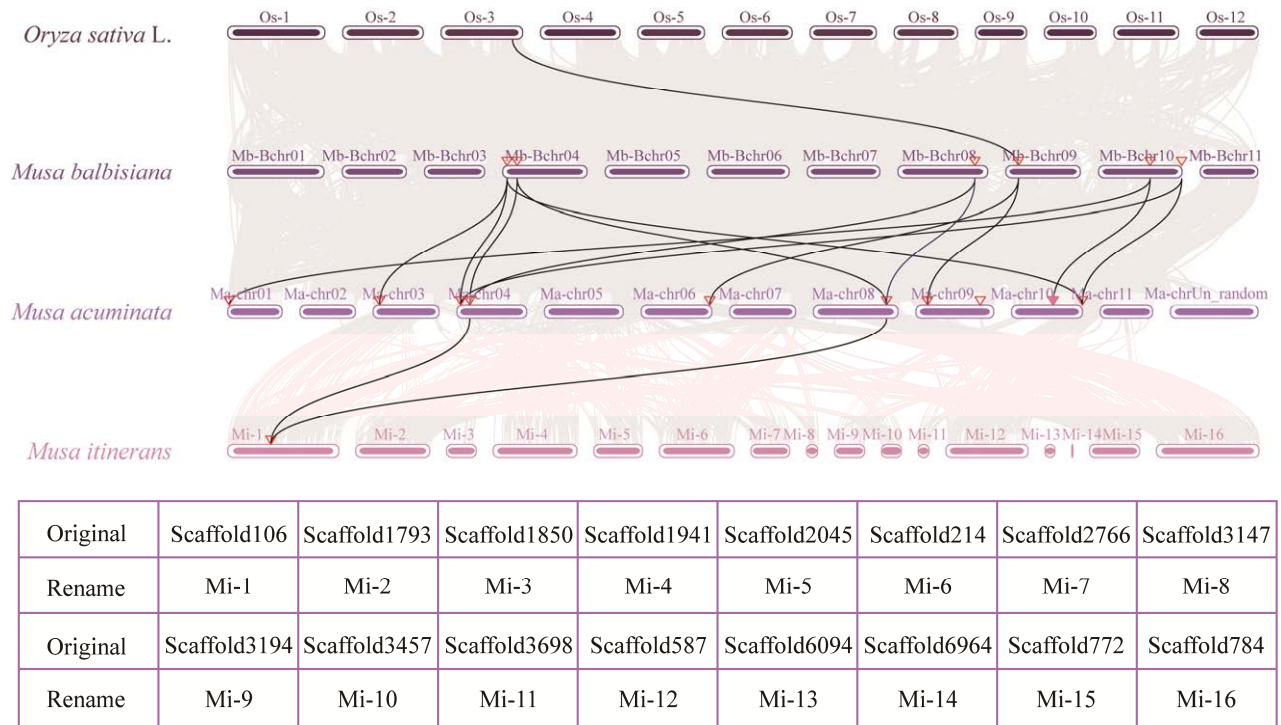
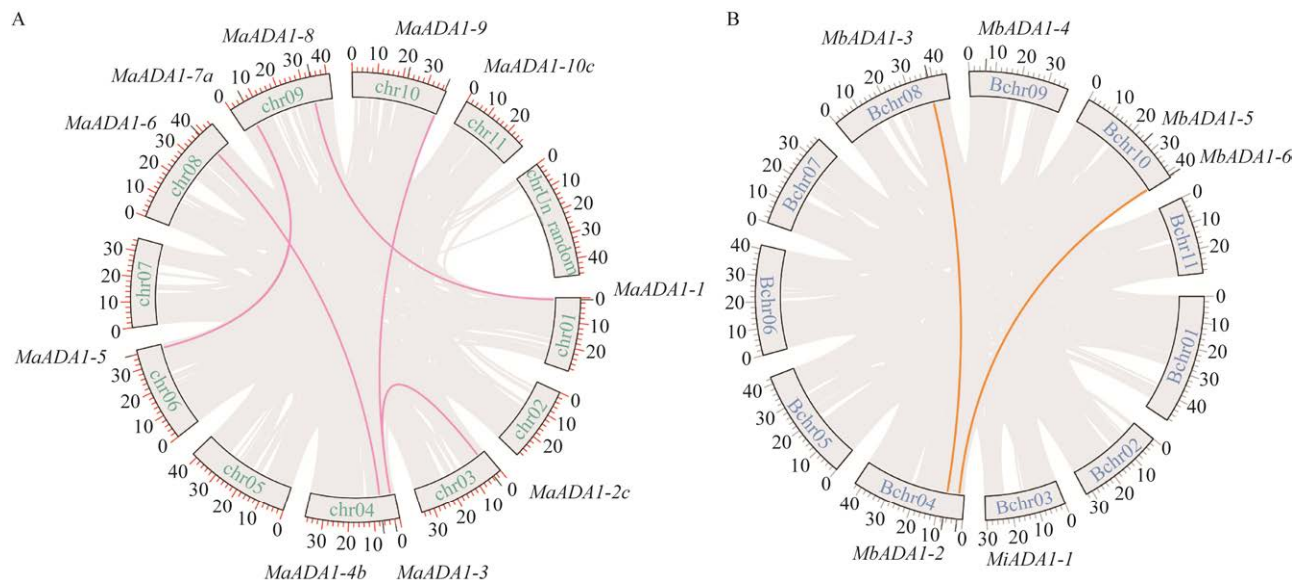


图 9 水稻和香蕉基因间共线性分析

Figure 9 Collinearity analysis between *Oryza sativa* and banana.图 10 香蕉 *ADA1* 基因共线性分析 A: 代表小果野蕉. B: 代表野芭蕉Figure 10 Collinearity analysis of banana *ADA1* genes. A: Represents *Musa acuminata*. B: Represents *Musa balbisiana*.

MaADA1-4b×*MaADA1-6*和*MaADA1-5*×*MaADA1-7a*, *MaADA1* 发生了 5 次复制; *MbADA1* 有 2 对显著的共线性关系: *MbADA1-1*×*MbADA1-3*、*MaADA1-2*×*MaADA1-6*, 发生了 2 次复制。

选择压力分析显示(表 2), 除 *MbADA1-6*×*MaADA1-10c* 的 *Ka/Ks*>1 外, 其他基因对之间的 *Ka/Ks* 值均小于 1, 表明 *ADA1* 的进化大多受纯化选择的影响, 进化过程相对保守。而

表 2 香蕉 *ADA1* 基因的同义突变频率(*Ks*)和非同义突变频率(*Ka*)

Table 2 Synonymous mutation rate (*Ks*) and nonsynonymous mutation rate (*Ka*) of banana *ADA1* genes

Sequence 1	Sequence 2	<i>Ka/Ks</i>
<i>MbADA1-1</i>	<i>MaADA1-2c</i>	0.398 551 3
<i>MbADA1-1</i>	<i>MaADA1-3</i>	0.808 153 4
<i>MbADA1-2</i>	<i>MaADA1-4b</i>	0.411 570 0
<i>MbADA1-2</i>	<i>MaADA1-6</i>	0.389 662 4
<i>MbADA1-1</i>	<i>MaADA1-10c</i>	0.347 012 8
<i>MbADA1-3</i>	<i>MaADA1-4b</i>	0.423 649 6
<i>MbADA1-3</i>	<i>MaADA1-6</i>	0.467 198 6
<i>MbADA1-4</i>	<i>MaADA1-5</i>	0.275 042 8
<i>MbADA1-4</i>	<i>MaADA1-7a</i>	0.732 863 3
<i>MbADA1-5</i>	<i>MaADA1-1</i>	0.423 544 1
<i>MbADA1-6</i>	<i>MaADA1-3</i>	0.342 710 6
<i>MbADA1-5</i>	<i>MaADA1-9</i>	0.515 028 1
<i>MbADA1-6</i>	<i>MaADA1-10c</i>	1.398 988 2
<i>MiADA1-1</i>	<i>MaADA1-6</i>	0.357 755 4
<i>MiADA1-1</i>	<i>MaADA1-4b</i>	0.435 145 6
<i>MiADA1-1</i>	<i>MbADA1-3</i>	0.405 064 7
<i>MiADA1-1</i>	<i>MbADA1-2</i>	0.475 981 3
<i>OsADA1b</i>	<i>MbADA1-4</i>	0.142 129 3
<i>MaADA1-1</i>	<i>MaADA1-8</i>	0.279 614 552
<i>MaADA1-2c</i>	<i>MaADA1-3</i>	0.405 254 154
<i>MaADA1-4b</i>	<i>MaADA1-6</i>	0.378 129 022
<i>MaADA1-3</i>	<i>MaADA1-10c</i>	0.369 685 284
<i>MaADA1-5</i>	<i>MaADA1-7a</i>	0.242 277 589
<i>MbADA1-2</i>	<i>MbADA1-3</i>	0.424 712 422
<i>MbADA1-1</i>	<i>MbADA1-6</i>	0.357 883 763

MbADA1-6 和 *MaADA1-10c* 可能在进化过程中出现非同义突变。

2.8 香蕉 *ADA1* 基因在生物与非生物胁迫下的表达谱

基因表达谱对破译植物的潜在功能非常重要。有关香蕉 A 基因组的研究比另两个基因组更为丰富, 且香蕉 A 基因组是保证香蕉产量的重要研究材料^[25], 故本文采用香蕉 A 基因组转录组进行分析(图 11)。

对 *MaADA1* 在四叶阶段低温胁迫下的基因表达量进行分析(28 °C 的表达量为对照), 结果显示: *MaADA1-2* 和 *MaADA1-8* 在 4 个温度下皆不表达; 13 °C 低温胁迫下, *MaADA1-1* 和 *MaADA1-10* 上调表达; 4 °C 低温胁迫下, *MaADA1-1* 和 *MaADA1-10* 表达上调, *MaADA1-3*、*MaADA1-5* 和 *MaADA1-9* 表达量下调; 在 0 °C 低温胁迫下, *MaADA1-1* 和 *MaADA1-6* 均上调表达。*MaADA1-1* 在 0、4、13 °C 下的表达量均上调, *MaADA1-1* 可能对香蕉在低温胁迫下的抗性起着重要的作用。五叶阶段 *MaADA1* 在 45 °C 高温胁迫下的基因表达量分析表明: *MaADA1-2*、*MaADA1-3*、*MaADA1-4*、*MaADA1-8* 和 *MaADA1-9* 均显著下调表达。

对 *MaADA1* 在根系接种香蕉枯萎病菌 *FocTR4* 后的表达量分析, 发现 *MaADA1-3*、*MaADA1-4* 和 *MaADA1-8* 在香蕉被侵染后上调表达, 其余 7 个 *MaADA1* 均下调表达。它们均对香蕉枯萎病有所响应, *MaADA1* 可能在抵御香蕉枯萎病侵染方面发挥着一定的作用。

3 讨论

组蛋白广泛存在于真核细胞核中, 它可以充当缠绕染色体的线轴, 在防止 DNA 受损、组装核小体、基因表达调控和 DNA 复制中发挥重要作用^[26]。组蛋白的翻译后修饰(protein post-

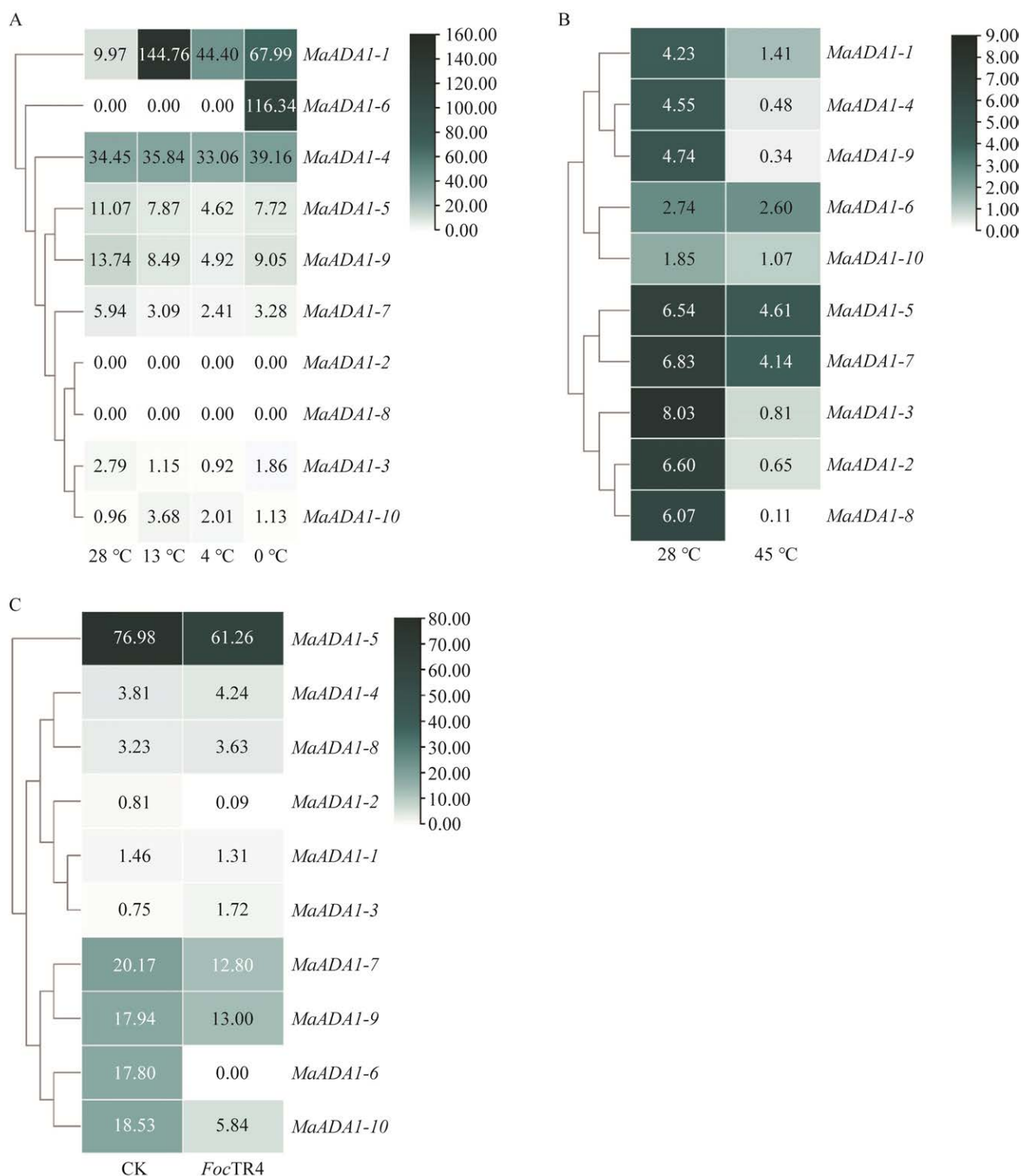


图 11 香蕉 ADA1 家族成员生物胁迫和非生物胁迫下的表达量热图 A: 代表香蕉四叶阶段. B: 代表香蕉五叶阶段. C: 代表香蕉枯萎病菌胁迫

Figure 11 Heatmap for expression of banana ADA1 gene family members under biotic and abiotic stress. A: Represents 4-leaf stage. B: Represents 5-leaf stage. C: Represents the stress of Panama disease.

translational modifications, PTMs)包括甲基化、泛素化和乙酰化等,在基因转录调控中至关重要,是调节基因表达的主要表观遗传方法^[27]。SAGA 蛋白质复合体是一个在酵母、植物和人类中都高度保守的转录起始复合物,在酵母中负责近 10%基因的转录,这些基因多与细胞发育、逆境胁迫和应激诱导有关^[4]。植物中,SAGA 在许多发育转变和环境胁迫反应中发挥着重要作用^[22],它参与了拟南芥开花和生长发育时期转变的调控^[28]。SAGA 核心模块中 ADA1 蛋白亚基的存在保证了其结构的完整性,并促进了 SAGA 对 TBP 和其他基本因子的招募^[9]。ADA1 是新发现的植物乙酰化复合体组分,与低温胁迫响应基因的表达调控密切相关,研究 ADA1 可为了解香蕉响应低温表达调控的机理提供参考^[29]。然而,截至目前,鲜少有对植物 ADA1 基因的研究,关于香蕉 ADA1 成员鉴定及其功能的相关分析尚未出现。本文通过对香蕉基因组的综合分析,鉴定得到 10 个 MaADA1、6 个 MbADA1 和 7 个 MiADA1 成员,并进行了一系列生物信息学分析。

3.1 香蕉 ADA1 基因的进化保守

基因复制事件以及基因组多倍体化在植物进化过程中广泛且反复发生。植物具有固着属性,基因复制事件的发生对于植物进化、功能变化和适应环境具有非常重要的作用^[30]。小果野蕉、野芭蕉和阿宽蕉中分别有 10、6、7 个 ADA1 成员。经鉴定,获得 2 个蕨藜苜蓿 MtADA1、8 个大豆 GmADA1、5 个玉米 ZmADA1、3 个葡萄 VvADA1、8 个毛果杨 PtADA1、4 个二穗短柄草 BdADA1 和 5 个高粱 SbADA1。菠萝中含有一个 AcADA1 蛋白(Aco004909)^[23],小立碗藓(*Physcomitrellapatens*)中含 XP_001758422 和 XP_001769204 这 2 个蛋白^[5]。许多植物 SAGA 复合体的代表基因可能在进化过程中重复,如

ADA1^[22]。在植物进化过程中,香蕉经历 3 次全基因组复制及二倍化和消减之后,A 和 B 基因组在进化上表现出差异,香蕉 A 基因组多数基因家族发生扩张事件^[31-32],这可能是 ADA1 基因数量多于其他成员的原因。共线性分析显示,小果野蕉 ADA1 家族成员存在 5 对复制基因,也可能是造成其成员数量较多的原因。多次复制事件在野芭蕉、阿宽蕉、水稻和拟南芥中较少出现,表明小果野蕉 ADA1 基因功能较为复杂。植物编码 SAGA 基因的大部分结构域在不同生物中都是保守的^[22],其在整个进化过程中都具有保守性。ADA1 是 SAGA 核心模块 SPT 上的亚基,由转录调控相关的 ADA1 基因编码。所有 ADA1 均为不含信号肽和跨膜结构域的不稳定亲水性的碱性蛋白;水稻、拟南芥和香蕉都含有 SAGA-Tad1 结构域,它们的保守结构域在长度和位置上均无显著差异;香蕉中大多数 ADA1 都含有 6-8 个保守基序,而香蕉 A 基因组 17 个序列中有 10 个均含有全部保守基序,表示香蕉 A 基因组的 ADA1 保守性相对较高。系统发育分析显示香蕉 ADA1 与单子叶植物 ADA1 的亲缘关系较近,表明单子叶植物在进化的过程中可能对 ADA1 进行了高度保留,这与 Srivastava 等^[22]研究的 SAGA 蛋白进化上分化为单子叶植物和双子叶植物一致。

植物发生多倍体化事件之后出现大量重复基因,这些基因在进化过程中,也会发生一定的结构和功能上的变化^[25]。基因结构的多样性造就了多样的基因家族,从而使基因产生多种多样的功能^[33]。虽然有 21 个香蕉 ADA1 序列均只含有一个外显子,但是它们在基因结构上变化较大,且香蕉的 3 个基因组间存在差异。香蕉 A 基因组的 MaADA1 均含有 UTR 区,由 1 个外显子、1-2 个内含子组成,而香蕉 B 基因组和阿宽蕉基因组中 ADA1 均不含两端 UTR 区,

且多由 1-2 个外显子构成, 其中 *MbADA1-4* 的长度最长, 并含有 4 个外显子和 3 个内含子, 暗示其可能发挥着不同于其他 *ADA1* 的功能。对比相近基因组间家族成员有利于理解基因组之间的进化方式^[34], 本研究对水稻和香蕉进行了共线性分析, 发现共线基因对的基因结构均具有一致性: *MaADA1-6* 和 *MbADA1-2*、*MbADA1-2* 和 *MiADA1-1* 均只含有 1 个外显子, 无两端 UTR 区, 而水稻和香蕉都属于单子叶植物; 菠萝 SAGA 家族的基因结构变异则与拟南芥相似^[23], 而菠萝和拟南芥都属于双子叶植物。只有 *MaADA1-1* 含有叶肉细胞响应元件, 表明其可能在光合作用中具有特殊的作用, 这可能是香蕉 A 基因组在进化过程中形成的。大多数基因对之间的 *Ka/Ks* 值均小于 1, 表明 *ADA1* 的进化大多受纯化选择的影响, 进化过程相对保守。而 *MbADA1-6* 和 *MaADA1-10c* 可能在进化过程中含有非同义突变, 产生了不一样的功能。

3.2 香蕉 ADA1 蛋白可能与 SAGA 中其他模块互作提高 SAGA 复合体的转录水平

SAGA 的结构和功能完整性依赖于蛋白之间的相互作用。SAGA 核心模块由 10 个蛋白亚基组成, ADA1 蛋白位于核心模块的近 Tral 端^[8]。SAGA 核心模块上有 7 个蛋白并含有 8 个类组蛋白结构域(histone-like fold, HF), 其中一个 HF 结构域位于 ADA1 上。含有 HF 的蛋白形成异源二聚体并进一步组装成类似于组蛋白八聚体的亚模块^[8], 其他 ADA 基因产物也直接或间接地同 ADA1 相互作用。ADA1 作为核心模块成员之一, 对 SAGA 核心结构以及功能的稳定起着至关重要的作用^[11], 如缺失 *ADA1* 的菌株无法在缺乏肌醇的培养基上生长, ADA1 的突变体在特性异性基因转录时会表现出表型缺陷^[11]; 大丽轮枝菌 *VdADA1* 的缺失会导致编码转录因

子和分泌蛋白的基因发生改变, *VdADA1* 突变体在营养生长、分生孢子生成、黑色素合成和毒力等方面均存在缺陷^[12]。

转录起始辅助因子 SAGA 整体可分为上下两个部分, SAGA 中间只通过很小的区域连接, 因此两部分相对活动的自由度较大。不同基因启动子区域的关键元件之间的距离有很大的可变性, SAGA 模块之间的灵活性能适应不同启动子之间距离的变化, 确保它可以在不同的基因组环境发挥功能^[8]。本文预测香蕉 A 和 B 基因组的 ADA1 均与 SAGA 组蛋白去泛素化模块中的 Sgf11 具有互作关系, 它们可能通过相互作用共同促进了 SAGA 转录水平的提高。

白色念珠菌(*Candida albicans*)的 ADA1-5 蛋白失活时, 可减轻嵌合激活剂 GAL4-VPS16 在 SAGA 中的毒性^[35]。此外, ADA1 还可同内切葡聚糖酶(A0A4S8J1U9)、F-box 蛋白(A0A4S8K2M1)和 GPR108-like (A0A4S8JJ55)等互作, 暗示 ADA1 基因可能参与糖苷水解酶催化^[36]、蛋白泛素化和降解以及腺相关病毒(adeno-associated virus, AAV)输入等过程^[37], 可见 ADA1 的功能较为复杂。

3.3 香蕉 ADA1 基因可能在激素响应及生物和非生物胁迫过程中发挥作用

香蕉 ADA1 基因都含有 TAAT-box 和 CAAT-box, 它们在真核生物基因启动子区域具有保守性, 能够调节基因转录。87%的香蕉 ADA1 基因均具有响应茉莉酸甲酯的作用元件, 推测其可能参与茉莉酸甲酯调控的反应。此外, 香蕉 ADA1 基因还含有与酸、厌氧诱导和防御响应相关的作用元件, 推测其能够响应酸、激素调控和胁迫诱导。57%成员响应低温诱导, ADA1 可能在低温胁迫下发挥作用。拟南芥 ADA1 基因也可助其抵御逆境胁迫。定位在拟南芥 2 号染色体 AT2G14850 的 *ADA1a*, 有参与脱

落酸反应性、热应激响应性顺式作用元件、参与防御和应激反应的顺式作用元素以及 MYB 结合过程中参与干旱诱导的位点;拟南芥 *ADA1* 基因经盐胁迫后表达量提高近 8 倍,高温下 *ADA1* 表达也可显著提高,拟南芥其他 SAGA 亚基均表现出不同程度的应对高温和盐胁迫的能力^[22], SAGA 蛋白复合体可助植物抵御逆境胁迫。

转录组学研究对于了解基因功能和表达情况具有重要意义^[38]。本文基于小果野蕉在低温、高温和香蕉枯萎病菌 *FocTR4* 侵染下的转录组数据库绘制了表达量热图:*MaADA1-1*、*MaADA1-10* 在 13 °C 低温时上调表达;*MaADA1-4* 在 4 个温度处理下均有较高表达;*MaADA1-6* 在 28、13、4 °C 均不表达,但在 0 °C 时表达量较高。这表明 *MaADA1* 基因可能在香蕉应对低温胁迫时的抗性具有一定作用。

4 结论

本研究首次在香蕉中对 *ADA1* 基因进行了全基因组鉴定,并分析了其基本理化性质、基因结构、保守基序、启动子顺式作用元件、系统发育情况以及在非生物和生物胁迫下的表达情况。香蕉 A、B 基因组和阿宽蕉基因组中分别鉴定出了 10、6、7 个 *ADA1* 成员,*ADA1* 在香蕉中具有高度保守性;香蕉 *ADA1* 基因可能参与茉莉酸甲酯、脱落酸等激素调控的过程,并可能在香蕉应对低温胁迫时发挥作用;香蕉 *ADA1* 还可能通过蛋白互作提高 SAGA 复合体转录水平。之后可进一步对表达量较高的 *MaADA1-4* 基因进行克隆并构建载体,探究其在生物、非生物胁迫和激素调控下的功能。本研究为探索香蕉抗性育种提供了一定的理论参考,同时也丰富了植物中有关 *ADA1* 基因和 SAGA 蛋白复合体核心模块的研究。

REFERENCES

- [1] 刘高超. 酿酒酵母 SAGA 复合体的三维冷冻电镜结构研究[D]. 北京: 清华大学博士学位论文, 2019.
LIU GC. The 3D structure analysis of yeast SAGA complex by cryo-EM[D]. Beijing: Doctoral Dissertation of Tsinghua University, 2019 (in Chinese).
- [2] HUANG JH, DAI WJ, XIAO DC, XIONG Q, LIU CF, HU J, GE F, YU XL, LI SS. Acetylation-dependent SAGA complex dimerization promotes nucleosome acetylation and gene transcription[J]. *Nature Structural & Molecular Biology*, 2022, 29(3): 261-273.
- [3] HAN Y, LUO J, RANISH J, HAHN S. Architecture of the *Saccharomyces cerevisiae* SAGA transcription coactivator complex[J]. *The EMBO Journal*, 2014, 33(21): 2534-2546.
- [4] HUISINGA KL, PUGH BF. A genome-wide housekeeping role for TFIID and a highly regulated stress-related role for SAGA in *Saccharomyces cerevisiae*[J]. *Molecular Cellular*, 2004, 13(4): 573-585.
- [5] MORAGA F, AQUEA F. Composition of the SAGA complex in plants and its role in controlling gene expression in response to abiotic stresses[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 865.
- [6] STRAHL BD, BRIGGS SD. The SAGA continues: the rise of *cis*- and *trans*-histone crosstalk pathways[J]. *Biochimica et Biophysica Acta Gene Regulatory Mechanisms*, 2021, 1864(2): 194600.
- [7] GRANT PA, DUGGAN L, CÔTÉ J, ROBERTS SM, BROWNELL JE, CANDAU R, OHBA R, OWEN-HUGHES T, ALLIS CD, WINSTON F, BERGER SL, WORKMAN JL. Yeast Gcn5 functions in two multisubunit complexes to acetylate nucleosomal histones: characterization of an *Ada* complex and the SAGA (*Spt/Ada*) complex[J]. *Genes & Development*, 1997, 11(13): 1640-1650.
- [8] WANG HB, DIENEMANN C, STÜTZER A, URLAUB H, CHEUNG ACM, CRAMER P. Structure of the transcription coactivator SAGA[J]. *Nature*, 2020, 577(7792): 717-720.
- [9] WU PY J, WINSTON F. Analysis of Spt7 function in the *Saccharomyces cerevisiae* SAGA coactivator complex[J]. *Molecular and Cellular Biology*, 2002, 22(15): 5367-5379.
- [10] WU PY J, RUHLMANN C, WINSTON F, SCHULTZ P. Molecular architecture of the *S. cerevisiae* SAGA complex[J]. *Molecular Cell*, 2004, 15(2): 199-208.
- [11] HORIUCHI J, SILVERMAN N, PIÑA B, MARCUS

- GA, GUARENTE L. ADA1, a novel component of the ADA/GCN5 complex, has broader effects than GCN5, ADA2, or ADA3[J]. *Molecular and Cellular Biology*, 1997, 17(6): 3220-3228.
- [12] GENG Q, LI H, WANG D, SHENG RC, ZHU H, KLOSTERMAN SJ, SUBBARAO KV, CHEN JY, CHEN FM, ZHANG DD. The *Verticillium dahliae* spt-Ada-Gcn5 acetyltransferase complex subunit Adal is essential for conidia and microsclerotia production and contributes to virulence[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 852571.
- [13] GAME JC, WILLIAMSON MS, BACCARI C. X-ray survival characteristics and genetic analysis for nine *Saccharomyces* deletion mutants that show altered radiation sensitivity[J]. *Genetics*, 2005, 169(1): 51-63.
- [14] NUÑO-CABANES C, GARCÍA-MOLINERO V, MARTÍN-EXPÓSITO M, GAS ME, OLIETE-CALVO P, GARCÍA-OLIVER E, IGLESIA-VAYÁ M, RODRÍGUEZ-NAVARRO S. SAGA-CORE subunit Spt7 is required for correct Ubp8 localization, chromatin association and deubiquitinase activity[J]. *Epigenetics & Chromatin*, 2020, 13(1): 46.
- [15] KAMATA K, SHINMYOZU K, NAKAYAMA JI, HATASHITA M, UCHIDA H, OKI M. Four domains of Adal form a heterochromatin boundary through different mechanisms[J]. *Genes to Cells*, 2016, 21(10): 1125-1136.
- [16] 刘东, 王凯丽, 黄艳. 世界主要热带作物产业发展现状与趋势[J]. *热带农业科学*, 2021, 41(9): 111-116
- LIU D, WANG KL, HUANG Y. Current status and trend of industrial development of major tropical crops in the world[J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2021, 41(9): 111-116 (in Chinese).
- [17] NYINE M, UWIMANA B, SWENNEN R, BATTE M, BROWN A, CHRISTELOVÁ P, HŘIBOVÁ E, LORENZEN J, DOLEŽEL J. Trait variation and genetic diversity in a banana genomic selection training population[J]. *PLoS One*, 2017, 12(6): e0178734.
- [18] 周维, 李佳林, 黄素梅, 覃柳燕, 李朝生, 田丹丹, 龙盛风, 黄曲燕, 韦绍龙. 广西香蕉枯萎病发生现状及防控措施[J]. *福建农业科技*, 2020(5): 46-50.
- ZHOU W, LI JL, HUANG SM, QIN LY, LI CS, TIAN DD, LONG SF, HUANG QY, WEI SL. Occurrence status of banana wilt in Guangxi and its prevention and control measures[J]. *Fujian Agricultural Science and Technology*, 2020(5): 46-50 (in Chinese).
- [19] LIU WH, CHENG CZ, CHEN FL, NI SS, LIN YL, LAI ZX. High-throughput sequencing of small RNAs revealed the diversified cold-responsive pathways during cold stress in the wild banana (*Musa itinerans*)[J]. *BMC Plant Biology*, 2018, 18(1): 308.
- [20] DOSSA K, MMADI MA, ZHOU R, ZHANG TY, SU RQ, ZHANG YJ, WANG LH, YOU J, ZHANG XR. Depicting the core transcriptome modulating multiple abiotic stresses responses in sesame (*Sesamum indicum* L.)[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(16): 3930.
- [21] ORTIZ R, SWENNEN R. From crossbreeding to biotechnology-facilitated improvement of banana and plantain[J]. *Biotechnology Advances*, 2014, 32(1): 158-169.
- [22] SRIVASTAVA R, RAI KM, PANDEY B, SINGH SP, SAWANT SV. Spt-Ada-Gcn5-acetyltransferase (SAGA) complex in plants: genome wide identification, evolutionary conservation and functional determination[J]. *PLoS One*, 2015, 10(8): e0134709.
- [23] PANDEY N, MING R. The SAGA of pineapple: genome-wide identification and tissue-specific expression of Spt-Ada-Gcn5-acetyltransferase (SAGA) complex[J]. *Euphytica*, 2021, 217(12): 1-12.
- [24] ZHOU SL, JIANG W, LONG F, CHENG SF, YANG WJ, ZHAO Y, ZHOU DX. Rice homeodomain protein WOX11 recruits a histone acetyltransferase complex to establish programs of cell proliferation of crown root meristem[J]. *The Plant Cell*, 2017, 29(5): 1088-1104.
- [25] D'HONT A, DENOEUDE F, AURY JM, BAURENS FC, CARREEL F, GARSMEUR O, NOEL B, BOCS S, DROC G, ROUARD M, DA SILVA C, JABBARI K, CARDI C, POULAIN J, SOUQUET M, LABADIE K, JOURDA C, LENGELLÉ J, RODIER-GOUD M, ALBERTI A, et al. The banana (*Musa acuminata*) genome and the evolution of monocotyledonous plants[J]. *Nature*, 2012, 488(7410): 213-217.
- [26] WILLIAMSON WD. Histones and genome integrity[J]. *Frontiers in Bioscience*, 2012, 17(1): 984-995.
- [27] ZHANG YJ, SUN ZX, JIA JQ, DU TJ, ZHANG NC, TANG Y, FANG Y, FANG D. Overview of histone modification[M]//*Histone Mutations and Cancer*. Singapore: Springer Singapore, 2020: 1-16.
- [28] WU CJ, LIU ZZ, WEI L, ZHOU JX, CAI XW, SU YN, LI L, CHEN S, HE XJ. Three functionally redundant plant-specific paralogs are core subunits of the SAGA histone acetyltransferase complex in *Arabidopsis*[J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(7): 1071-1087.
- [29] 刘炜嫻. 基于全转录组学的野生蕉(*Musa itinerans*)

- 低温胁迫响应机制研究[D]. 福建: 福建农林大学博士学位论文, 2018.
- LIU YW. Studies on the responsive mechanism of wild banana (*Musa itinerans*) to low-temperature stress based on the transcription of RNA-seq technology[D]. Fujian: Doctoral Dissertation of Fujian Agriculture and Forestry University, 2018 (in Chinese).
- [30] 于佳祥. 单子叶植物基因组结构和功能的比较基因组研究[D]. 河北: 华北理工大学硕士学位论文, 2016.
- YU JX. Comparison of monocotyledonous genomic structure and function research[D]. Hebei: Master's Thesis of North China University of Science and Technology, 2016 (in Chinese).
- [31] WANG Z, MIAO HX, LIU JH, XU BY, YAO XM, XU CY, ZHAO SC, FANG XD, JIA CH, WANG JY, ZHANG JB, LI JY, XU Y, WANG JS, MA WH, WU ZY, YU LL, YANG YL, LIU C, GUO Y, et al. *Musa balbisiana* genome reveals subgenome evolution and functional divergence[J]. Nature Plants, 2019, 5(8): 810-821.
- [32] 金志强. 香蕉基因组学研究 20 年: 成就与挑战[J]. 热带作物学报, 2020, 41(10): 2003-2012.
- JIN ZQ. Twenty years of genomics research in banana (*Musa L.*): achievements and challenges[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2020, 41(10): 2003-2012 (in Chinese).
- [33] CAO J, SHI F, LIU XG, HUANG G, ZHOU M. Phylogenetic analysis and evolution of aromatic amino acid hydroxylase[J]. FEBS Letters, 2010, 584(23): 4775-4782.
- [34] ZHAO CZ, WAALWIJK C, de WIT PJ, TANG DZ, van der LEE T. Relocation of genes generates non-conserved chromosomal segments in *Fusarium graminearum* that show distinct and co-regulated gene expression patterns[J]. BMC Genomics, 2014, 15(1): 191.
- [35] SELLAM A, ASKEW C, EPP E, LAVOIE H, WHITEWAY M, NANTEL A. Genome-wide mapping of the coactivator Ada2p yields insight into the functional roles of SAGA/ADA complex in *Candida albicans*[J]. Molecular Biology of the Cell, 2009, 20(9): 2389-2400.
- [36] HENRISSAT B, CALLEBAUT I, FABREGA S, LEHN P, MORNON JP, DAVIES G. Conserved catalytic machinery and the prediction of a common fold for several families of glycosyl hydrolases[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1995, 92(15): 7090-7094.
- [37] DUDEK AM, ZABALETA N, ZINN E, PILLAY S, ZENGEL J, PORTER C, SANTOS FRANCESCHINI J, ESTELIEN R, CARETTE JE, ZHOU GL, VANDENBERGHE LH. GPR108 is a highly conserved AAV entry factor[J]. Molecular Therapy, 2020, 28(2): 367-381.
- [38] MILWARD EA, SHAHANDEH A, HEIDARI M, JOHNSTONE DM, DANESHI N, HONDERMARCK H. Transcriptomics[M]//Encyclopedia of Cell Biology. Amsterdam: Elsevier, 2016: 160-165.

(本文责编 陈宏宇)