

阿拉伯岩芥 AP2 基因家族的生物信息学分析

付春^{1,2}, 刘晓伟^{1,2}, 王玲^{1,2}, 江纳³, 杨瑶君^{1,2} (1. 乐山师范学院竹类病虫害防控与资源开发四川省重点实验室, 四川乐山 614000; 2. 乐山师范学院生命科学学院, 四川乐山 614000; 3. 乐山师范学院数学与信息科学学院, 四川乐山 614000)

摘要 AP2 基因作为一种调控植物花发育的功能基因, 参与花分生特性建立。利用生物信息学方法对阿拉伯岩芥 AP2 蛋白的理化性质、高级结构和系统进化关系等进行了详细的预测和分析。结果表明, 除了成员 AA40G00375、AA54G00162 为稳定蛋白, 其余 AP2 蛋白均为不稳定蛋白, 且大多数蛋白定位在细胞核。只有成员 AA8G00350 属于分泌蛋白, 其余均为非分泌蛋白, 且均不属于跨膜蛋白。磷酸化位点分析表明 AP2 蛋白的生物功能主要是通过丝氨酸(Ser)位点进行磷酸化来实现的。AP2 蛋白的二级结构以无规则卷曲为主, 各个成员的二级结构元件组成含量大小排列顺序为无规则卷曲> α -螺旋>延伸链> β -转角。其中 14 个 AP2 蛋白成员有 2 个保守结构域, 其余均有 1 个保守结构域。系统进化树表明阿拉伯岩芥 AP2 基因家族与拟南芥、小麦有较近的亲缘关系。这些结果可为进一步研究其生物学功能提供一定的参考依据。

关键词 阿拉伯岩芥; AP2 基因; 生物信息学

中图分类号 Q 943.2 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2020)08-0114-10

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2020.08.028



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Bioinformatics Analysis of AP2 Gene Family in *Aethionema arabicum*

FU Chun^{1,2}, LIU Xiao-wei^{1,2}, WANG Ling^{1,2} et al (1. Sichuan Key Laboratory of Bamboo Disease and Pests Control and Resources Development, Leshan Normal University, Leshan, Sichuan 614000; 2. College of Life Science, Leshan Normal University, Leshan, Sichuan 614000)

Abstract AP2 gene, as a functional gene regulating plant flower development, is involved in the establishment of floral meristems. The physico-chemical properties, advanced structure and phylogenetic relationship of AP2 proteins from *Aethionema arabicum* were predicted and analyzed in detail by bioinformatics. The study shows that apart from the stable proteins AA40G00375 and AA54G00162, the other AP2 proteins are unstable, and most of them were located in the nuclear. Only member AA8G00350 belongs to secretory proteins, the rest are non-secretory proteins, and they are not transmembrane proteins. Analysis of phosphorylation sites shows that the biological function of AP2 protein is mainly achieved by phosphorylation of serine (Ser) site. The secondary structure of AP2 protein is dominated by random coil, and the content of secondary structural elements of each member is presented in the order of random coil > alpha helix > extended strand > beta turn. Fourteen members of AP2 protein have two conserved domains, and the rest have one conserved domain. Phylogenetic tree shows that AP2 gene family of *A. arabicum* is closely related to that of *Arabidopsis thaliana*, *Triticum urartu*. These results provides some references for further study of its biological function.

Key words *Aethionema arabicum*; AP2 gene; Bioinformatics

阿拉伯岩芥(*Aethionema arabicum*)是十字花科岩芥菜属半灌木植物, 短周期, 快速开花的一年生植物, 较适合生长在砂质土壤中, 喜热植物^[1-2]。阿拉伯岩芥是在 4—6 月完成其生命周期, 在陡峭的上坡上缺少植被覆盖, 阿拉伯岩芥可以承受强紫外线的照射, 在炎热的夏季, 寒冷的冬季它都可以比其他植物表现更好, 具有耐旱和耐寒的特点^[3-4]。果实异形性被定义为同一花序上产生的果实和种子的大小、颜色、形状、休眠与萌发都不同^[5]。短周期和异态表型可能是其适应不可测的本地环境的生长趋势^[5]。GLS 是十字花科植物中防御病原体 and 食草动物的一套新的代谢产物, 除了它们的防御功能, GLS 也可以作为引诱剂, 通常用于芥末味和抗癌基因活性研究, 对于增加十字花科植物的多样性有一定的价值^[6]。

在植物的体内存在大量的转录因子^[7], 转录因子(transcription factor)指能够与基因启动子区的顺式作用元件(Cis-acting element)相互作用, 进而激活或抑制目标基因转录的一类蛋白, 也被称为反式作用因子^[8]。转录因子不仅在植物的生长发育、形态建成等方面发挥着重要作用, 而且在

植物抗逆性及次生代谢等方面也起着重要的调控作用。转录因子根据其 DNA 结构域的不同, 被划分为 bZIP、MYB、AP2/EREBP、WRKY 和 NAC 等几个大家族^[9-10]。作为植物最大转录因子家族之一, AP2/EREBP 转录因子广泛存在于植物中。AP2/EREBP 家族又被分为 5 个亚族: AP2、ERF、RAV、CBF/DREB 和 Soloist^[11-12]。AP2 转录因子家族成员至少含有一段 60 个左右氨基酸构成的 AP2 保守结构域^[13-14]。除了在拟南芥、水稻、玉米和番茄等植物中, 还在蓝藻、线虫和病毒中也发现了具有 AP2 结构域和位点特异核酸内切酶的蛋白。所以有人认为当今植物中的 AP2 基因起源于细菌或者病毒基因的横向转移, AP2 结构域可能来自后来进化为叶绿体的原始蓝细菌的内共生^[15]。AP2 转录因子可通过响应乙烯、赤霉素、脱落酸、细胞分裂素和生长素的调节^[16-24], 直接或间接参与种子发育过程、花和果实等器官的形态建成等植物发育的多个进程^[25-26]; 除了初生代谢, AP2 转录因子还在植物次生代谢尤其是在调控药用植物主要药用活性成分(如青蒿素、紫杉醇和木质素)合成方面效果显著^[27]。同时, 有报道称拟南芥 AP2 基因具有正向调节抗灰霉病的功能, AP2 基因在植物应对高盐、干旱、缺氧、低温等非生物胁迫方面具重要功能, 为植物的耐受性研究提供新契机^[28-37]。

鲜见关于阿拉伯岩芥 AP2 基因家族生物信息学方面的报道。该研究利用生物信息学方法对阿拉伯岩芥 AP2 基因

基金项目 四川省科技厅项目(17ZZ019); 乐山师范学院人才启动项目(XJR17005)。

作者简介 付春(1984—), 男, 江西高安人, 讲师, 博士, 从事经济植物的生物信息学研究。刘晓伟(1998—), 男, 内蒙古赤峰人, 从事植物分子生物学研究。付春与刘晓伟为共同第一作者。

收稿日期 2019-08-30; **修回日期** 2019-09-11

编码的蛋白质进行分析,预测蛋白的理化性质、亚细胞定位、保守结构域、亲水性/疏水性、信号肽、跨膜结构域、磷酸化修饰、二级结构、三级结构和系统进化等,以期为进一步研究阿拉伯岩芥 AP2 的生物学功能以及调节机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料 通过植物转录因子数据库 (PlantTFDB <http://plantfdb.cbi.pku.edu.cn/index.php>), 查找并下载所有关于阿拉伯岩芥 AP2 基因蛋白序列和拟南芥 AP2 基因蛋白序列, 以及二穗短柄草 (*Brachypodium distachyon*) AP2 家族成员 Bradi4g30617.1, 玉米 (*Zea mays*) AP2 家族成员 GRMZM2G141219_P02, 小麦 (*Triticum urartu*) AP2 家族成员 Traes_5BL_B6C71B544.1, 印度水稻 (*Oryza sativa* subsp. *Indica*) AP2 家族成员 BGIOGA030783-PA, 甘蓝 (*Brassica oleracea*) AP2 家族成员 XP_013638688.1, 白菜 (*Brassica rapa*) AP2 家族成员 XP_009149048.1 的蛋白序列, 用于后续的生物信息学分析。

1.2 方法

1.2.1 理化性质分析及亚细胞定位。应用在线工具软件 ExPASy-ProtParam tool (<https://web.expasy.org/protparam/>) 对阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白进行氨基酸数、分子量、等电点 (pI) 等理化性质的分析; 利用在线软件 CELLO v.2. (<http://cello.life.nctu.edu.tw/cgi/main.cgi>) 进行亚细胞定位预测^[38-46]。

1.2.2 信号肽和跨膜结构域预测。利用 SignalP3.0Server (<http://www.cbs.dtu.dk/services/SignalP-3.0/>) 预测分析蛋白是否存在信号肽, 是否属于分泌蛋白; 利用 TMHMM Server v.2.0 (<http://www.cbs.dtu.dk/services/TMHMM/#opennewwindow>) 对其进行跨膜结构域预测分析^[47-52]。

1.2.3 磷酸化位点预测、亲疏水性及保守结构预测。用 NetPhos3.1Server (<http://www.cbs.dtu.dk/services/NetPhos/>) 进行磷酸化预测, 以进一步了解目标蛋白的细胞生理活动及调控机制; 利用在线软件 ExPASy-ProtScale (<https://web.expasy.org/protscale/>) 进行亲水性/疏水性分析; 使用 NCBI Conserved Domain Search (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi>) 预测保守结构域, 探究其结构域特点^[53-58]。

1.2.4 二级结构和三级结构预测分析。二级结构的预测利用 NPS[®] SOPMA secondary structure prediction (https://npsa-prabi.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=npsa_sopma.html); 利用 PHYRE2 Protein Fold Recognition Server (<http://www.sbg.bio.ic.ac.uk/~phyre2/html/page.cgi?id=index>) 进行三级结构预测, 通过两者预测以了解蛋白质的结构组成^[59-63]。

1.2.5 保守基序和系统进化树建构。利用 Mega7.0 软件中 Neighbor-Joining 方法构建进化树, 其中进行 1 000 次 Bootstrap 分析, 以使得分枝的结果更加全面可靠; 利用 MEME 4.12.0 (<http://meme-suite.org/tools/meme>) 分析保守基序。以

此对基因的亲缘关系进行探究^[64-70]。

2 结果与分析

2.1 阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白的理化性质分析及亚细胞定位 对阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白的理化性质进行分析, 在 AP2 基因编码蛋白中只有 AA386G00002 和 AA91G00006 的氨基酸数目相同, 为 307 aa。AP2 基因编码蛋白中最长的是 AA26G00748, 为 578 aa; 最短的是 AA60G00285, 为 216 aa; 平均长度为 415.7 aa。分子量为 24.821~63.181。AP2 蛋白中有 9 个成员的等电点大于 7, 其余均小于 7, 其中最大的是 AA91G00006, 为 9.38; 最小的是 AA55G00050, 为 5.16。说明该家族中含有大量的酸性氨基酸。20 个成员中成员带负电荷的残基总数等于带正电荷的残基总数, 只有 AA32G00857, 显示电中性; 其余有 11 个成员的带负电荷的残基总数大于带正电荷的残基总数, 显示带负电荷; 有 8 个成员带正电荷的残基总数大于带负电荷的残基总数, 显示带正电荷。不稳定系数表明 AA40G00375、AA54G00162 为稳定蛋白, 其余均为不稳定蛋白 (不稳定系数小于 40 的为稳定蛋白)。脂肪族氨基酸可以反映蛋白质的热稳定性, 该家族脂肪族氨基酸指数分布在 51.29 (AA32G00857)~73.07 (AA8G00350), 说明该基因家族蛋白成员的热稳定性差异较大 (表 1)。

亚细胞定位分析表明, 阿拉伯岩芥 AP2 蛋白有 1 个成员的亚细胞仅存在于细胞质, 是成员 AA54G00162。有 2 个成员 (AA31G00833、AA60G00285) 的亚细胞在细胞核和线粒体都有存在, 还有 2 个成员 (AA55G00050、AA8G00012) 的亚细胞存在于细胞核和细胞质, 其余 15 个成员的亚细胞都只存在于细胞核 (表 1)。

2.2 阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白的保守结构域和疏水性/亲水性预测 对阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白的保守结构域进行预测分析发现 14 个成员有 2 个保守结构域, 有 6 个成员 AA19G00471、AA16G00088、AA91G00006、AA8G00350、AA60G00285、AA8G00012 只有 1 个保守结构域, 除了成员 AA386G00002 含有保守结构域片段最短, 为 40 个氨基酸构成的保守结构域, 成员 AA30G00284 含有保守结构域片段较短, 为 53 个氨基酸构成的保守结构域, 其余每个成员至少含有一段 60 个左右的氨基酸构成的保守结构域, 根据保守结构域表现形式以及数目的不同, 将 AP2 基因编码蛋白分成 5 类 (表 2、图 1)。

疏水性/亲水性分析表明 AP2 蛋白成员中最大疏水性数值在 1.156~2.233, 最大亲水性数值在 -3.633~-2.467。成员 AA8G00350 上有最大数值 2.233, 成员 AA44G00651 上有最小数值 -3.633, 根据氨基酸分值越低亲水性越强和分值越高疏水性越强的规律可以看出, 在成员 AA44G00651 上第 162 位赖氨酸 (Lys) 亲水性最强, 在成员 AA8G00350 上第 52 位的苯丙氨酸 (Phe) 疏水性最强, 而就整体而言, 亲水性峰值相对疏水性峰值较多, 较密集。因此, AP2 蛋白表现为亲水性, 可认为 AP2 蛋白为亲水蛋白 (表 3)。

表1 阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白序列的特性分析

Table 1 Characteristic analysis of AP2 encoding protein sequence in *A.arabicum*

阿拉伯岩芥 基因 ID <i>Aethionema</i> <i>arabicum</i> gene ID	拟南芥 基因 ID <i>Arabidopsis</i> <i>thaliana</i> gene ID	理化性质 Physicochemical property							亚细胞定位 Subcellular localization
		氨基酸数 Number of amino acids	等电点 pI	分子量 Molecular weight//kD	带负电 残基总数 Total number of negatively charged residues	带正电 残基总数 Total number of positively charged residues	不稳定指数 Instability index	脂肪指数 Fat index	
AA26G00748	AT3G20840.1 AT1G51190.1	578	5.95	63.132	56	44	48.81	60.00	细胞核
AA2G00186	AT1G51190.1 AT3G20840.1	558	6.02	61.895	57	44	48.76	56.18	细胞核
AA30G00232	AT4G36920.1 AT4G36920.2	412	6.35	46.095	50	45	49.85	53.30	细胞核
AA30G00284	AT4G37750.1	463	6.6	51.227	45	42	57.72	60.69	细胞核
AA31G00833	AT1G16060.1 AT1G79700.2 AT1G79700.1 AT1G16060.2	335	8.35	37.745	46	48	46.61	58.96	细胞核/线粒体
AA32G00857	AT2G28550.3 AT2G28550.1	472	7.06	51.761	55	55	56.7	51.29	细胞核
AA37G00143	AT1G16060.1	329	6.18	37.441	48	44	57.29	59.03	细胞核
AA386G00002	AT4G25470.1 AT4G25480.1 AT4G25490.1 AT5G51990.1	307	8.58	34.497	39	44	53.76	67.75	细胞核
AA40G00375	AT5G17430.1	528	6.44	58.639	53	49	39.22	55.8	细胞核
AA44G00309	AT5G10510.2 AT5G10510.3 AT5G10510.1 AT5G65510.1	565	6.27	63.181	59	49	48.57	57.77	细胞核
AA44G00651	AT5G57390.1	454	8.99	49.722	41	47	57.78	59.78	细胞核
AA54G00162	AT1G33760.1	352	5.46	40.075	51	42	39.51	66.88	细胞质
AA55G00050	AT5G51990.1 AT4G25470.1 AT4G25480.1 AT4G25490.1	373	5.16	41.463	63	51	60.45	69.17	细胞核/细胞质
AA5G00136	AT5G61600.1	463	9.08	52.408	59	65	57.58	72.66	细胞核
AA19G00471	AT2G41710.1 AT2G41710.2 AT2G41710.3	422	8.54	46.300	52	56	50.77	63.41	细胞核
AA16G00088	AT5G60120.1 AT5G60120.2 AT2G28550.2 AT2G28550.1 AT2G28550.3	400	6.33	43.805	53	49	49.28	62.92	细胞核
AA91G00006	AT3G54990.1 AT2G39250.1	307	9.38	34.611	33	42	62.11	64.23	细胞核
AA8G00350	AT5G60120.1 AT5G60120.2	554	7.72	60.960	54	55	48.8	73.07	细胞核
AA60G00285	AT2G39250.1	216	9.17	24.821	25	31	63.89	71.81	细胞核/线粒体
AA8G00012	AT5G67180.1 AT4G36920.1 AT4G36920.2	226	6.38	24.906	30	28	48.59	63.94	细胞核/细胞质

2.3 阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白的信号肽分析 对 AP2 基因编码蛋白的信号肽进行预测分析发现, C 值最大切割点在第 24 个氨基酸位置, 分值为 0.454, 综合剪切点分值 (Y 值) 最高值在第 24 个氨基酸位置, 分值为 0.450, 信号肽最大分值 (S 值) 在第 12 个氨基酸位置, 为 0.922, 因此判断成员 AA8G00350 有信号肽, 属于分泌性蛋白 (图 2)。其余成员均

无信号肽, 为非分泌蛋白。

2.4 阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白的跨膜结构域分析 对阿拉伯岩芥 AP2 蛋白序列的跨膜结构域分析发现该基因家族的蛋白成员 AA8G00350、AA55G00050、AA91G00006 有跨膜现象, 尤其是成员 AA8G00350 可以看到从第 5 个氨基酸到第 29 个氨基酸之间有一个明显跨膜区, 但是并没有形成跨

膜域,所以推测成员 AA8G00350 不属于跨膜蛋白。其余的成员均没有跨膜区域,因此,AP2 基因编码蛋白的 20 个成员都不属于跨膜蛋白。

2.5 阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白的磷酸化位点预测分析 对阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白的氨基酸序列的磷酸化位点分析发现,在 AP2 基因编码的蛋白 20 个成员中共含有 692 个丝氨酸(Ser)磷酸化位点,297 个苏氨酸(Thr)磷酸化位点,93 个酪氨酸(Tyr)磷酸化位点。其中成员 AA32G00857 丝氨酸(Ser)磷酸化位点最多,为 53 个,最有可能的磷酸化位点是 158 位的丝氨酸(Ser),数值为 0.998;成员 AA5G00136 苏氨酸(Thr)磷酸化位点最多,为 27 个,最有可能的磷酸化位点是 344 位的丝氨酸(Ser),数值为 0.997;成员 AA26G00748 酪氨酸(Tyr)磷酸化位点最多,为 11 个,最有可能的磷酸化位点是 279 位的丝氨酸(Ser),数值为 0.997;成员 AA26G00748 的磷酸化位点总数最多,为 81 个;成员 AA8G00012 和 AA60G00285 的磷酸化位点总数最少,为 29 个。整体成员数据分析表明蛋白主要是通过丝氨酸(Ser)位点进行磷酸化来实现功能的(表 4)。

表 2 阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白的保守结构域数目及位置

Table 2 Number and location of conserved domain of AP2 encoding protein in *A.arabicum*

基因 ID Gene ID	保守结构域数目 Conserved domain number	保守结构域位置 Conserved domain location
AA26G00748	2	Y ₂₈₉ -V ₃₅₂ , I ₁₈₉ -K ₂₅₈
AA2G00186	2	Y ₂₈₅ -V ₃₄₈ , I ₁₈₅ -K ₂₅₄
AA30G00232	2	K ₂₂₆ -E ₂₈₉ , Q ₁₃₄ -E ₁₉₅
AA30G00284	2	H ₃₀₄ -V ₃₆₀ , S ₂₄₉ -K ₃₀₂
AA31G00833	2	S ₁₄₈ -S ₂₀₉ , S ₅₀ -G ₁₁₉
AA32G00857	2	K ₂₅₁ -S ₃₁₄ , Q ₁₅₉ -E ₂₂₁
AA37G00143	2	S ₁₄₅ -S ₂₀₆ , Y ₄₈ -E ₁₁₆
AA386G00002	2	Y ₅₇ -S ₁₁₅ , Y ₂₆₇ -D ₃₀₇
AA40G00375	2	Y ₂₈₃ -V ₃₄₆ , I ₁₈₃ -N ₂₅₂
AA44G00309	2	I ₂₆₀ -K ₃₂₉ , I ₃₅₉ -V ₄₂₃
AA44G00651	2	Y ₂₉₂ -V ₃₅₅ , I ₁₉₂ -S ₂₆₁
AA54G00162	2	S ₂₀₀ -E ₂₅₈ , S ₁₉ -E ₈₃
AA55G00050	2	P ₂₀₉ -S ₂₆₉ , F ₁₇ -L ₇₄
AA5G00136	2	H ₁₀₁ -S ₁₆₅ , H ₃₈₀ -P ₄₃₈
AA19G00471	1	I ₇₄ -Y ₁₄₁
AA16G00088	1	Q ₁₆₃ -E ₂₂₅
AA91G00006	1	Q ₉₄ -Y ₁₅₄
AA8G00350	1	Q ₂₂₅ -E ₂₈₇
AA60G00285	1	N ₁₀₁ -Q ₁₆₃
AA8G00012	1	K ₇₃ -E ₁₃₆

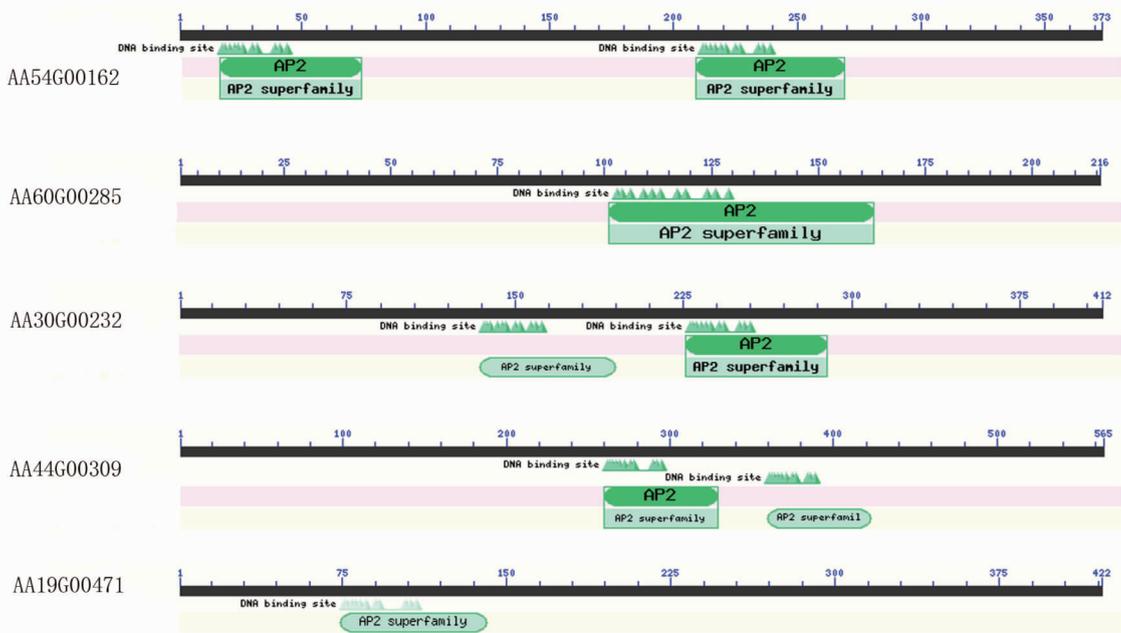


图 1 阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白的保守结构域分析

Fig.1 Analysis of conserved domain of AP2 encoding protein in *A.arabicum*

2.6 阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白的二级结构和三级结构预测分析 对阿拉伯岩芥 AP2 蛋白的二级结构和三级结构预测分析表明,AP2 蛋白的二级结构都以无规则卷曲为主,各个成员的二级结构元件组成含量大小排列顺序都表现为无规则卷曲> α -螺旋>延伸链> β -转角。其中 α -螺旋在蛋白二级结构中占比最多的是成员 AA55G00050 (35.66%),占比最少的是成员 AA44G00651 (19.60%);延伸链在蛋白二级结构中占比最多的是成员 AA60G00285 (27.78%),占比最少的是成员 AA37G00143 (6.08%); β -转角在蛋白二级结构中占比最多的是成员 AA30G00284 (8.21%);无规则卷曲在蛋白

二级结构中占比最多的是成员 AA386G00002 (64.82%),占比最少的是 AA60G00285 (41.67%) (图 3)。

对阿拉伯岩芥 AP2 蛋白的三级结构预测分析发现,所有成员都以 α -螺旋较为突出,且可分为 10 个组(I~X),其中 IV 组含有 3 个成员 (AA16G00088, AA60G00285, AA44G00309), IX 组含有 1 个成员 (AA30G00284),其余各组均含有 2 个成员。三级结构中含有 α -螺旋元件最多的是 VI 组 (AA8G00012, AA31G00833)、VIII 组 (AA54G00162, AA37G00143)、IX 组 (AA30G00284)、X 组 (AA44G00651, AA2G00186),含有 3 个 α -螺旋元件;最少的是 I 组 (AA19G00471, AA91G00006)、II 组

(AA5G00136,AA30G00232)(图4)。

表3 阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白的疏水性/亲水性分析

Table 3 Hydrophobicity/hydrophilicity analysis of AP2 encoding protein in *A.arabicum*

基因 ID Gene ID	最大疏水性 Maximum hydrophobicity		最大亲水性 Maximum hydrophilicity	
	氨基酸序号 Amino acid No.	分值 Score	氨基酸序号 Amino acid No.	分值 Score
AA26G00748	147	1.478	442	-3.256
AA2G00186	141	1.656	62	-3.333
AA30G00232	344	2.211	16	-3.311
AA30G00284	411	1.844	229	-3.333
AA31G00833	26	1.689	37	-3.456
AA32G00857	439	2.067	152	-2.833
AA37G00143	188	1.767	34	-3.522
AA386G00002	159	1.778	50	-2.811
AA40G00375	105	1.156	149	-3.544
AA44G00309	200	1.456	511	-3.500
AA44G00651	137	1.444	162	-3.633
AA54G00162	307	1.322	6	-2.467
AA55G00050	291	1.589	164	-3.100
AA5G00136	260	1.478	99	-3.489
AA19G00471	373	1.456	102	-3.289
AA16G00088	67	1.678	81	-3.356
AA91G00006	8	1.333	22	-3.200
AA8G00350	52	2.233	217	-2.767
AA60G00285	24	1.778	15	-3.211
AA8G00012	204	1.500	194	-2.478

表4 阿拉伯岩芥 AP2 基因编码的蛋白氨基酸序列的磷酸化修饰预测

Table 4 Phosphorylation sites prediction of amino acids of AP2 encoding protein in *A.arabicum*

基因 ID Gene ID	丝氨酸 Serine		苏氨酸 Threonine		酪氨酸 Tyrosine		磷酸化位点数量 Number of phosphorylation site//个		
	位置 Location	最大数值 Maximum value	位置 Location	最大数值 Maximum value	位置 Location	最大数值 Maximum value	丝氨酸(S) Serine	苏氨酸(T) Threonine	酪氨酸(Y) Tyrosine
AA16G00088	294	0.997	293	0.989	256	0.625	33	9	1
AA19G00471	164	0.997	55	0.974	270	0.912	33	21	8
AA26G00748	279	0.997	321	0.941	545	0.902	46	24	11
AA2G00186	275	0.997	178	0.900	82	0.962	44	21	7
AA30G00232	133	0.998	11	0.958	23	0.984	29	14	2
AA30G00284	90	0.998	216	0.964	147	0.878	45	19	8
AA31G00833	8/233/237	0.998	278	0.978	132	0.959	24	15	6
AA32G00857	158	0.998	169	0.942	20	0.956	53	13	4
AA37G00143	8	0.998	11	0.872	129	0.973	25	12	3
AA386G00002	23/233	0.991	37	0.947	29	0.912	18	10	4
AA40G00375	248/273/446	0.997	211	0.951	250	0.959	34	15	9
AA44G00309	350	0.997	270	0.855	400	0.871	50	20	8
AA44G00651	282	0.997	179	0.955	425	0.874	50	19	5
AA54G00162	313	0.996	232	0.928	165	0.971	26	6	5
AA55G00050	85	0.998	37	0.968	329	0.943	24	12	1
AA5G00136	344	0.997	29	0.966	444	0.880	44	27	3
AA60G00285	100	0.997	111	0.942	134	0.875	19	6	4
AA8G00012	195	0.996	65	0.903	41	0.835	17	11	1
AA8G00350	184	0.994	355	0.963	318	0.963	46	11	1
AA91G00006	93/177	0.998	172	0.984	187	0.890	32	12	2

1组成员(AA16G00088、AA8G00350、AA91G00006、AA60G00285)主要含有 motif1、motif2、motif3 这3种元件;第2组成员

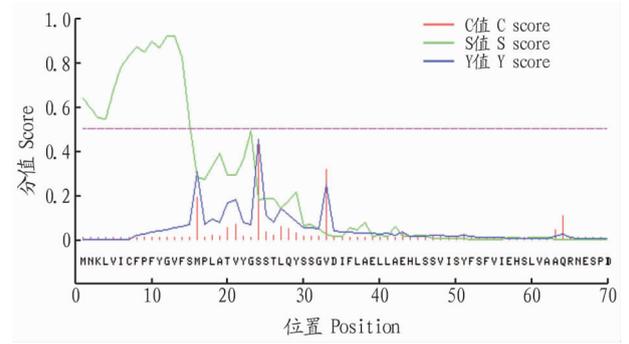


图2 阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白的信号肽预测

Fig.2 Prediction of signal peptides of AP2 encoding protein in *A.arabicum*

2.7 阿拉伯岩芥 AP2 基因序列结构特点 利用 MEME5.0.4 软件对 20 个阿拉伯岩芥 AP2 蛋白氨基酸序列进行 motif 查找,设置 motif 数目为 10,其余参数为默认值。可知 motif1、motif2、motif3、motif4 这 4 种元件是普遍存在于 20 个成员之中的,YRG 和 RAYD 元件都已被证实参与了 DNA 或其他转录因子的结合^[71]。由此可知,motif1、motif2、motif3、motif4 是阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白的重要组件。对其生命活动的调控机制起着重要的作用。由进化关系和基序特点可以将阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白 20 个成员分为 7 个组。第

(AA8G00012、AA30G00232、AA32G00857) 主要含有 motif1、motif3、motif5;第 3 组成员(AA5G00136、AA54G00162、AA386G00002、

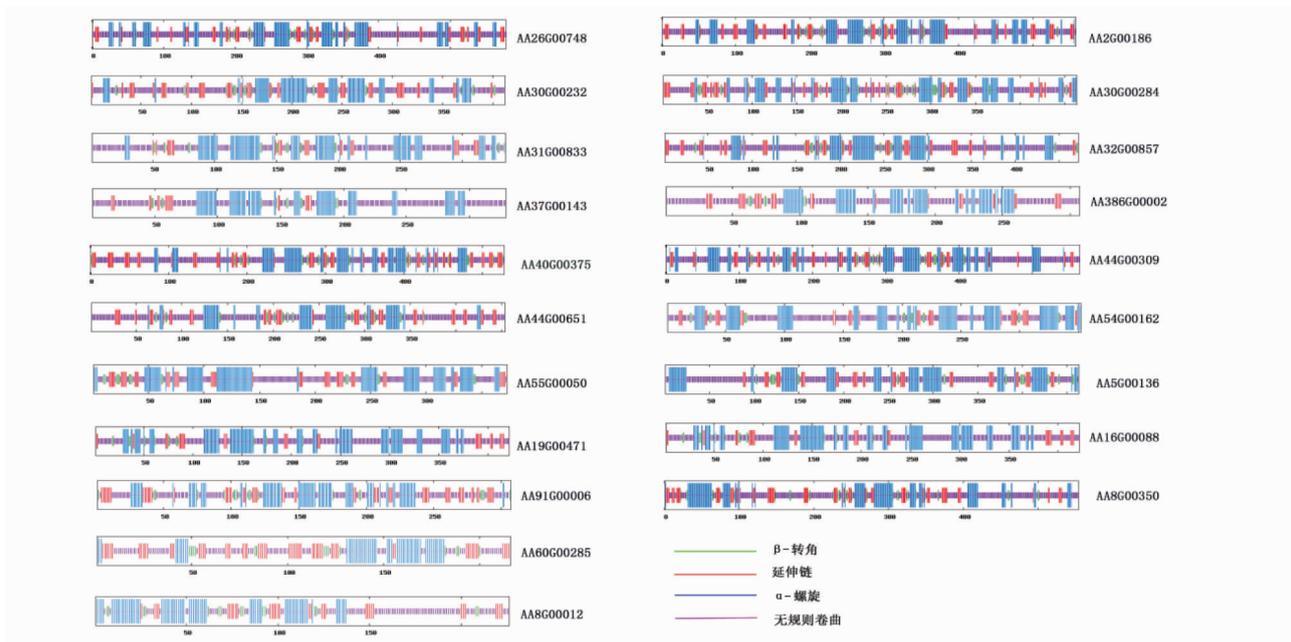


图 3 阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白的二级结构预测

Fig.3 Prediction of secondary structure of AP2 encoding protein in *A.arabicum*

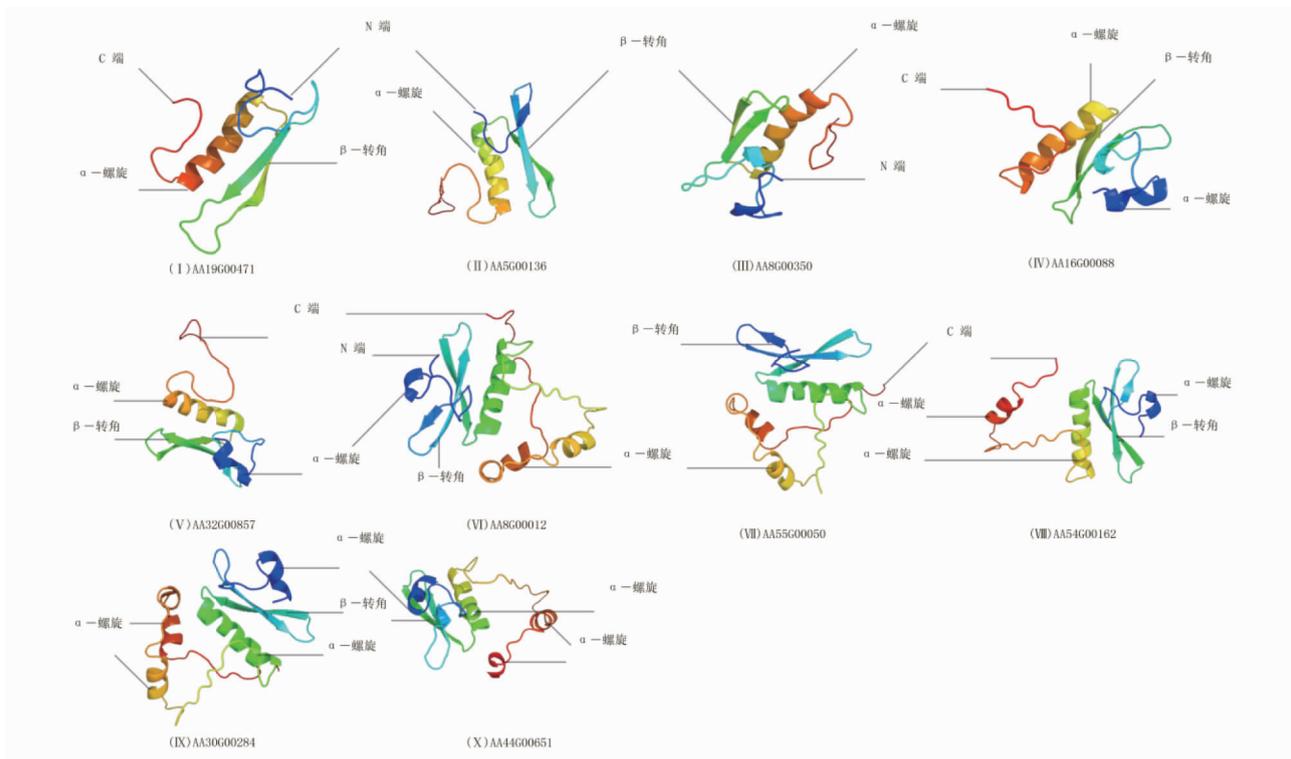


图 4 蛋白结构域区三级结构预测

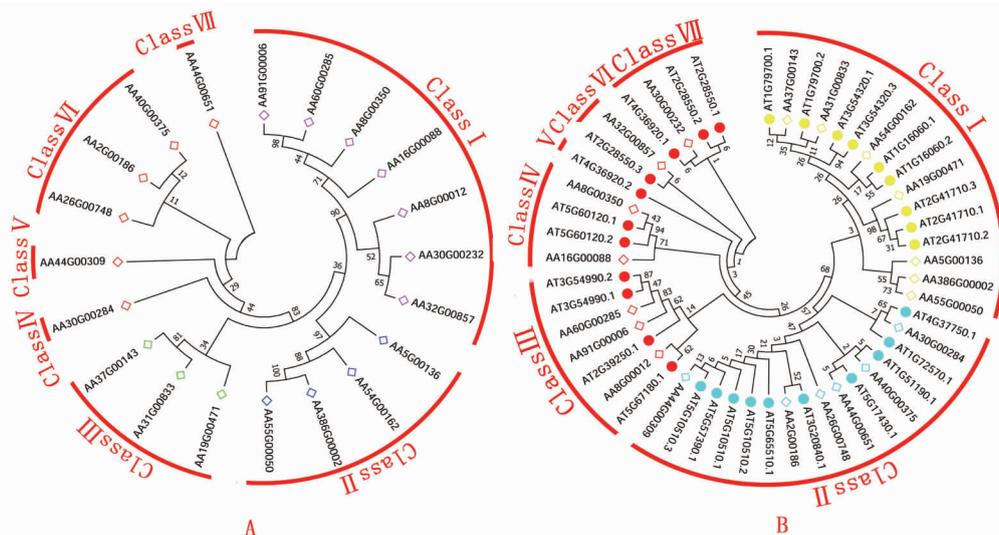
Fig.4 Prediction of tertiary structure of protein domain

AA55G00050)主要含有 motif1、motif7;第 4 组成员 (AA19G00471、AA31G00833、AA3G00143) 主要含有 motif2、motif4、motif6、motif3、motif5、motif1、motif9;第 5 组 (AA30G00284) 和第 6 组 (AA44G00309) 都分别只有 1 个成员;第 7 组成员 (AA40G00375、AA26G0048、AA2G00186、AA44G00651) 含有 motif1、motif2、motif3、motif4、motif5、motif6、motif8、motif10 共 8 个元件,是 7 组中含元件数量最多的 1 组。这 7 个组的成员

都高度保守,且各组成员之间基序基本一致(图 5、6)。
2.8 阿拉伯岩芥 AP2 基因系统进化树构建 对阿拉伯岩芥 AP2 基因家族的所有蛋白成员系统发育进化关系分析表明,阿拉伯岩芥 AP2 蛋白家族分为 7 组,组 I 有 7 个成员,成员数最多,组 II 有 4 个成员,组 III 和组 VI 有 3 个成员,其余组都只有 1 个成员。第 VII 组成员 AA44G00651 是最原始的一支,第 I 组成员 AA91G00006 和 AA60G00285 是距离原始亲缘最

亲缘关系最远;从双子叶植物与单子叶植物分类分析,阿拉伯岩芥亦是与拟南芥和小麦亲缘关系最近,然而与印度水稻

的亲缘关系最远,可能与它们分别属于单双子叶植物有关(图8)。



注:A为阿拉伯岩芥 AP2 基因家族所有蛋白成员;B为阿拉伯岩芥与拟南芥 AP2 基因家族所有蛋白成员

Note: A is AP2 family of *A.arabicum*; B is AP2 family of *A.arabicum* and *A.thaliana*

图7 AP2 蛋白系统发育树

Fig.7 AP2 phylogenetic tree

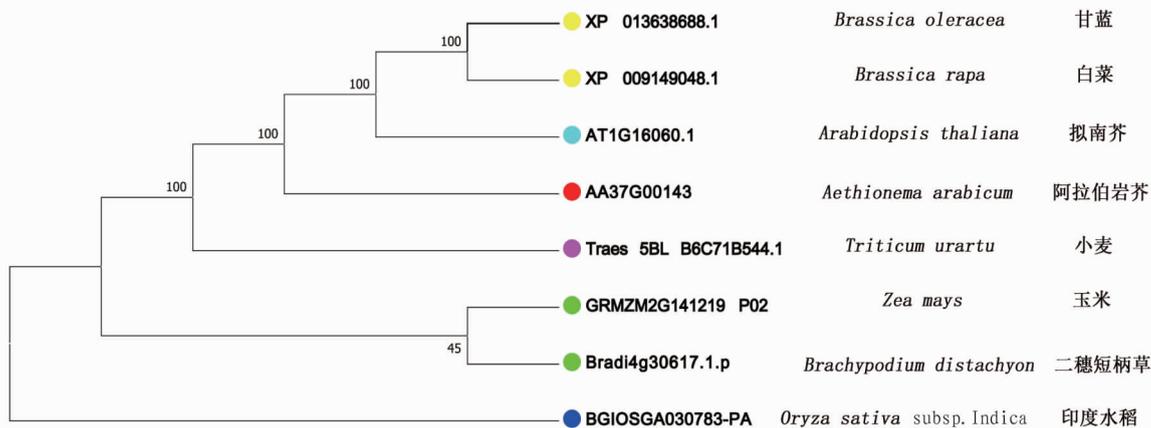


图8 多物种 AP2 基因系统进化树

Fig.8 Phylogenetic tree of AP2 genes in multiple species

3 讨论与结论

郭慧等^[8]对甘蓝 AP2/ERF 转录因子的研究分析表明甘蓝 AP2 蛋白质结构为不稳定性蛋白。该研究中阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白之间存在差异性,且为不稳定蛋白,这与郭慧等^[8]对甘蓝 AP2 蛋白结构研究结果相同。谢藤等^[72]对新疆紫草 AP2/ERF 转录因子进行生物信息学分析表明其亚细胞定位存在于细胞核,不存在跨膜域,不属于分泌蛋白。该研究表明阿拉伯岩芥 AP2 蛋白亚细胞主要存在于细胞核,跨膜域分析显示所有编码蛋白都不属于跨膜蛋白,成员 AA8G00350 属于分泌蛋白,跨膜域分析与谢藤等^[72]的研究结果相同,但亚细胞定位分析和信号肽分析结果与其不同,不同的原因可能与不同物种蛋白的结构组成存在差异性有关。赵金玲等^[73]对杨树 AP2/ERF 基因家族性质的研究表明杨树 AP2/ERF 家族蛋白二级结构都以随机卷曲为主,其二

级结构特点与阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白的二级结构特点相似,都以不规则卷曲结构为主,且阿拉伯岩芥 AP2 蛋白各个成员的二级结构元件组成含量大小排列顺序都表现为不规则卷曲> α -螺旋>延伸链> β -转角,模拟生成三级结构的图像与二级结构预测的结果相一致。不同物种之间其 AP2 家族成员数量各有不同,例如拟南芥为 30 个,玉米为 54 个,甘蓝为 43 个。但是不同物种之间的 AP2 基因具有一定的保守性,都含有特定的 AP2 结构域^[30,71]。该研究显示阿拉伯岩芥 AP2 基因编码蛋白 20 个成员都含有 AP2 保守结构域,其中 14 个成员有 2 个保守结构域,其余均只有 1 个保守结构域。植物为了克服生长发育中不利影响,自身会在体内形成各种应答机制,有些蛋白会在非生物胁迫下作为保护因子调控植物细胞的稳定,进而提升其抗逆性^[71,74]。该研究中阿拉伯岩芥 AP2 蛋白整体成员表现为亲水性蛋白,这可能是利

于阿拉伯岩芥增强抗逆性的因素。YRG 和 RAYD 元件都已被证实参与了 DNA 或其他转录因子的结合。研究证实, AP2 中的一个转录因子 WXP1 与苜蓿和拟南芥的抗旱性都有关^[71,75-77]。基因序列对比表明阿拉伯岩芥 AP2 基因序列含有 YRG 元件和 RAYD 元件, 推测阿拉伯岩芥抗干旱功能也与其有关。庄静^[78]对白菜与拟南芥进行研究分析建构进化树表明, 白菜与拟南芥有较近的亲缘关系。该研究中阿拉伯岩芥与多个物种建构系统进化树表明阿拉伯岩芥 AP2 基因家族与拟南芥、小麦等都有较近的亲缘关系, 完善了庄静^[78]的系统进化分析结果。

该研究结果表明, 阿拉伯岩芥 AP2 基因家族编码蛋白不同成员之间存在差异, 其中只有成员 AA40G00375、AA54G00162 为稳定蛋白, 其余均为不稳定蛋白, 其大多数蛋白的亚细胞定位以细胞核为主, 只有成员 AA8G00350 属于分泌蛋白, 其余为非分泌蛋白, 且所有蛋白为亲水性蛋白, 不属于跨膜蛋白, 都含有至少 1 个 AP2 结构域, 通过丝氨酸位点进行磷酸化来实现功能。其二级结构较整齐, 都以无规则卷曲为主, 各个成员的二级结构元件组成含量大小排列顺序都表现为无规则卷曲> α -螺旋>延伸链> β -转角, 三级结构的图像与二级结构预测的结果相一致。阿拉伯岩芥 AP2 基因家族与拟南芥、白菜、玉米、小麦等都有较近的亲缘关系, 其中阿拉伯岩芥成员 AA37G00143 与拟南芥成员 AT1G16060.1 和小麦成员 Traes_5BL_B6C71B544.1 的亲缘关系最近, 与印度水稻的亲缘关系最远。阿拉伯岩芥与拟南芥的亲缘关系最近, 可能与其同属于十字花科有关, 而与印度水稻的亲缘关系最远, 可能与它们分别属于单双子叶植物有关。该研究结果为进一步研究阿拉伯岩芥 AP2 基因家族在其生长发育过程中的生物学功能提供了一定的参考依据。

参考文献

- [1] 汤宾, 李玉军, 赵燕, 等. 十字花科植物 17 个物种 PIN3 基因的系统进化分析[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2017, 43(4): 366-371.
- [2] LYSAK M A, MANDÁKOVÁ T, SCHRANZ M E. Comparative paleogenomics of crucifers: Ancestral genomic blocks revisited[J]. Current opinion in plant biology, 2016, 30: 108-115.
- [3] BIBALANI G H, TAHERI E A. Checklist of the flora of Shanjan protected area, East Azerbaijan Province, NW Iran[J]. African journal of traditional, complementary and alternative medicines, 2013, 10(6): 415-421.
- [4] LENSER T, GRAEBER K, CEVIK Ö S, et al. Developmental control and plasticity of fruit and seed dimorphism in the *Aethionema arabicum* [J]. Plant physiology, 2016, 172(3): 1691-1707.
- [5] IMBERT E. Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism [J]. Perspectives in plant ecology evolution and systematics, 2002, 5(1): 13-36.
- [6] EDGER P P, HEIDEL-FISCHER H M, BEKAERT M, et al. The butterfly plant arms—race escalated by gene and genome duplications [J]. Proceedings of the national academy of sciences, 2015, 112(27): 8362-8366.
- [7] 邓浪, 沈兵琪, 王连春, 等. ‘红阳’猕猴桃全基因组 AP2/EREBP 转录因子生物信息学分析[J]. 果树学报, 2017, 34(7): 790-805.
- [8] 郭慧, 金司阳, 刘寒, 等. 甘蓝 AP2/ERF 转录因子的克隆和生物信息学分析[J]. 中国药师, 2017, 20(1): 6-10.
- [9] 徐志军, 刘洋, 徐磊, 等. 玉米转录因子 NF-YB 基因家族的生物信息学分析[J]. 分子植物育种, 2019, 17(12): 3807-3816.
- [10] LICAUSI F, OHME-TAKAGI M, PERATA P. APETALA2/Ethylene Responsive Factor (AP2/ERF) transcription factors: Mediators of stress responses and developmental programs [J]. New phytologist, 2013, 199(3): 639-649.
- [11] 赵利锋, 柴团耀. AP2/EREBP 转录因子在植物发育和胁迫应答中的作

- 用[J]. 植物学报, 2008, 25(1): 89-101.
- [12] 崔喜艳, 陈众峰, 陈展宇. AP2/ERF 转录因子对植物非生物胁迫应答的研究进展[J]. 吉林农业大学学报, 2015, 37(4): 417-423.
- [13] 吴素瑞, 高珂, 刘璇, 等. AP2/ERF 转录因子调控药用植物活性成分生物合成的研究进展[J]. 中草药, 2016, 47(9): 1605-1613.
- [14] 孙滨, 占小登, 曹立勇, 等. 水稻 AP2/ERF 转录因子的研究进展[J]. 农业生物技术学报, 2017, 25(11): 1860-1869.
- [15] 魏海超, 刘媛, 豆明珠, 等. 大豆 AP2/ERF 基因家族的分子进化分析[J]. 植物生理学报, 2015, 51(10): 1706-1718.
- [16] WU Z J, LI X H, LIU Z W, et al. Transcriptome-based discovery of AP2/ERF transcription factors related to temperature stress in tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. Functional & integrative genomics, 2015, 15(6): 741-752.
- [17] BRESSAN R, BOHNERT H, ZHU J K. Abiotic stress tolerance: From gene discovery in model organisms to crop improvement [J]. Molecular plant, 2009, 2(1): 1-2.
- [18] 张麒, 陈静, 李俐, 等. 植物 AP2/ERF 转录因子家族的研究进展[J]. 生物技术通报, 2018, 34(8): 1-7.
- [19] 秦捷, 王武, 左开井, 等. AP2 基因家族的起源和棉花 AP2 转录因子在抗病中的作用[J]. 棉花学报, 2005, 17(6): 48-52.
- [20] MAGNANL E, SJÖLANDER K, HAKE S. From endonucleases to Transcription factors: Evolution of the AP2 DNA binding domain in plants [J]. The plant cell, 2004, 16(9): 2265-2277.
- [21] KONG X P, TIAN H Y, YU Q Q, et al. PHB3 maintains root stem cell niche identity through ROS-responsive AP2/ERF transcription factors in *Arabidopsis* [J]. Cell reports, 2018, 22(5): 1350-1363.
- [22] GU C, GUO Z H, HAO P P, et al. Multiple regulatory roles of AP2/ERF transcription factor in angiosperm [J]. Botanical studies, 2017, 58(1): 1-8.
- [23] JISHA V, DAMPANABOINA L, VADASSERY J, et al. Overexpression of an AP2/ERF type transcription factor *OsEREBP1* confers biotic and abiotic stress tolerance in rice [J]. PLoS One, 2015, 10(6): 1-24.
- [24] LIU Z N, KONG L J, ZHANG M, et al. Genome-wide identification, phylogeny, evolution and expression patterns of AP2/ERF genes and cytokinin response factors in *Brassica rapa* ssp. *pekinensis* [J]. PLoS One, 2013, 8: 1-15.
- [25] 徐倩, 殷学仁, 陈昆松. 基于乙烯受体下游转录因子的果实品质调控机制研究进展[J]. 园艺学报, 2014, 41(9): 1913-1923.
- [26] YU Y, DUAN X B, DING X D, et al. A novel AP2/ERF family transcription factor from *Glycine soja*, GsERF71, is a DNA binding protein that positively regulates alkaline stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. Plant molecular biology, 2017, 94(1): 509-530.
- [27] WUDDINEH W A, MAZAREI M, TURNER G B, et al. Identification and molecular characterization of the switchgrass AP2/ERF transcription factor superfamily, and overexpression of *PoERF001* for improvement of biomass characteristics for biofuel [J]. Frontiers in bioengineering and biotechnology, 2015, 3: 1-21.
- [28] KITOMI Y, ITO H, HOBO T, et al. The auxin responsive AP2/ERF transcription factor *CROWN ROOTLESS5* is involved in crown root initiation in rice through the induction of *OsRR1*, a type-A response regulator of cytokinin signaling [J]. Plant journal, 2011, 67(3): 472-484.
- [29] 闻可心, 刘雪梅. AP2 功能基因在植物花发育中的重要作用[J]. 生物技术通报, 2010(2): 1-7.
- [30] 张计育, 王庆菊, 郭忠仁. 植物 AP2/ERF 类转录因子研究进展[J]. 遗传, 2012, 34(7): 835-847.
- [31] 季爱加, 罗红梅, 徐志超, 等. 药用植物转录因子 AP2/ERF 研究与展望[J]. 科学通报, 2015, 60(14): 1272-1284.
- [32] DOSSA K, WEI X, LI D H, et al. Insight into the AP2/ERF transcription factor superfamily in sesame and expression profiling of DREB subfamily under drought stress [J]. BMC Plant Biology, 2016, 16(1): 1-16.
- [33] LIU Q, KASUGA M, SAKUMA Y, et al. Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature-responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis* [J]. The plant cell, 1998, 10(8): 1391-1406.
- [34] XU Z S, CHEN M, LI L C, et al. Functions and application of the AP2/ERF transcription factor family in crop improvement [J]. Journal of integrative plant biology, 2011, 53(7): 570-585.
- [35] SAKUMA Y, LIU Q, DUBOUZET J G, et al. DNA-binding specificity of the ERF/AP2 domain of *Arabidopsis* DREBs, transcription factors involved in dehydration- and cold-inducible gene expression [J]. Biochemical and biophysical research communications, 2002, 290(3): 998-1009.

- [36] LI H, WANG Y, WU M, et al. Genome-wide identification of AP2/ERF transcription factors in cauliflower and expression profiling of the ERF family under salt and drought stresses [J]. *Frontiers in plant science*, 2017, 8: 946.
- [37] MAWLONG I, ALI K, SRINIVASAN R, et al. Functional validation of a drought-responsive AP2/ERF family transcription factor-encoding gene from rice in *Arabidopsis* [J]. *Molecular breeding*, 2015, 35(8): 1-14.
- [38] PARK C S, GO Y S, SUH M C. Cuticular wax biosynthesis is positively regulated by WRINKLED4, an AP2/ERF-type transcription factor, in *Arabidopsis* stems [J]. *The plant journal*, 2016, 88(2): 257-270.
- [39] THAMILARASAN S K, PARK J I, JUNG H J, et al. Genome-wide analysis of the distribution of AP2/ERF transcription factors reveals duplication and *CBFs* genes elucidate their potential function in *Brassica oleracea* [J]. *BMC Genomics*, 2014, 15(1): 1-13.
- [40] WANG X H, HAN H Y, YAN J, et al. A new AP2/ERF transcription factor from the oil plant *Jatropha curcas* confers salt and drought tolerance to transgenic tobacco [J]. *Applied biochemistry and biotechnology*, 2015, 176(2): 582-597.
- [41] YANG Y Q, DONG C, LI X, et al. A novel AP2/ERF transcription factor from *Stipa purpurea* leads to enhanced drought tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant cell reports*, 2016, 35(11): 2227-2239.
- [42] 周媛媛, 董晓静, 吕娅, 等. 拟南芥分子生物学研究进展 [J]. *中国农学通报*, 2018, 34(30): 56-62.
- [43] 蔡洋, 王秉钧, 桑园园, 等. 大白菜 YUCCA 基因家族的鉴定与生物信息学分析 [J]. *江苏农业科学*, 2019, 47(3): 49-54.
- [44] 袁明月, 楼轶, 张竞, 等. 禾谷镰刀菌 AP 蛋白家族的生物信息学分析 [J/OL]. *基因组学与应用生物学*, 2019-03-01 [2019-08-16]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1369.Q.20190301.0942.002.html>.
- [45] 张书芹, 乐愉, 武斐, 陆地棉 GRF 基因家族的鉴定和生物信息学分析 [J]. *分子植物育种*, 2019, 17(12): 3817-3824.
- [46] 白羽聪, 李翔宇, 程占超, 等. 毛竹 PIN 基因家族的鉴定与生物信息学分析 [J]. *分子植物育种*, 2019, 17(16): 5238-5247.
- [47] 逢洪波, 潘英杰, 李嘉琦, 等. 向日葵 Hsp70 基因家族成员的全基因组鉴定与生物信息学分析 [J]. *分子植物育种*, 2019, 17(18): 5918-5929.
- [48] 郭栋, 杜娟, 周宝元, 等. 玉米 CCT 基因家族的鉴定与生物信息学分析 [J]. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(4): 1001-1010.
- [49] 狄建军, 孙佳欣, 杨智慧, 等. 蓖麻 PLA2 α 基因启动子的克隆及生物信息学分析 [J]. *分子植物育种*, 2019, 17(15): 4961-4966.
- [50] 何焱, 李忠玥, 李卿, 等. 藏药翼首草角鲨烯合成酶的生物信息学分析 [J/OL]. *基因组学与应用生物学*, 2019-01-14 [2019-08-16]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1369.q.20190111.1501.002.html>.
- [51] 赵思华, 尹晗, 吕昊哲, 等. 大豆 *GmTAA1-1* 基因的生物信息及时空表达分析 [J]. *分子植物育种*, 2019, 17(21): 6946-6952.
- [52] 吴桂梅, 赵小峰, 汪瑶, 等. 大鼠单核细胞趋化蛋白-1 基因的生物信息学分析 [J]. *安徽农业科学*, 2019, 47(1): 93-95.
- [53] 张西燕, 付玉荣, 伊正君. 结核分枝杆菌 PE₄PGRS47 蛋白的生物信息学分析 [J]. *中国病原生物学杂志*, 2019, 14(1): 44-49.
- [54] 徐小钦, 杜雪, 李国勤, 等. 白羽王鸽卵清蛋白关联蛋白 Y 基因 (*OVALY*) 克隆与生物信息学分析 [J]. *浙江农业学报*, 2019, 31(5): 704-708.
- [55] 冯立娟, 尹燕雷, 杨雪梅, 等. 石榴查尔酮合成酶蛋白的生物信息学分析 [J]. *山东农业科学*, 2019, 51(2): 7-12.
- [56] 宋雪, 秦彩艳, 霍金龙, 等. 版纳微型猪近交系 CPN10 克隆、亚细胞定位、组织表达和生物信息学分析 [J]. *云南农业大学学报*, 2019, 34(2): 255-262.
- [57] 姜铮, 王芳, 何湘, 等. 蛋白质磷酸化修饰的研究进展 [J]. *生物技术通讯*, 2009, 20(2): 233-237.
- [58] 李杰, 杭柏林, 宁春妹, 等. 牛源 cathelicidin 类抗菌肽的生物信息学分析 [J]. *河南科技学院学报 (自然科学版)*, 2019, 47(1): 40-45.
- [59] 龙芳, 李绍鹏, 李茂富. 7 种植物 ALAD 基因的生物信息学分析 [J]. *基因组学与应用生物学*, 2013, 32(6): 802-814.
- [60] 韩长志. 禾谷炭疽菌 RGS 蛋白生物信息学分析 [J]. *微生物学通报*, 2014, 41(8): 1582-1594.
- [61] 宋志忠, 杨晓瑛, 金曼, 等. 杨树基因组 AMT 转运蛋白的生物信息学特性 (英文) [J]. *基因组学与应用生物学*, 2011, 30(6): 641-648.
- [62] 郭淑, 罗红梅, 陈士林. 灵芝 *GLUGT1* 基因的全长 cDNA 克隆和生物信息学分析 [C] // 中药与天然药高峰论坛暨全国中药和天然药物学术研讨会论文集. 北京: 中国药学会, 2012.
- [63] 刘金鸽. 拟南芥 *AIDPBF4* 基因克隆及生物信息学分析与表达研究 [D]. 兰州: 兰州理工大学, 2013.
- [64] 张加强, 刘慧春, 周江华, 等. 植物赤霉素氧化酶 *GA2Ox* 基因的生物信息学分析 [J]. *分子植物育种*, 2019, 17(15): 4986-5002.
- [65] 皮博艺, 阮颖, 黄勇. 植物串联 CCCH 锌指蛋白 RR-TZF 家族研究进展及生物信息学分析 [J]. *分子植物育种*, 2019, 17(7): 2171-2177.
- [66] 唐跃辉, 包欣欣, 王健, 等. 小桐子 *Dof* 基因家族生物信息学与表达分析 [J]. *江苏农业学报*, 2019, 35(1): 15-25.
- [67] 王雁, 王小贝, 陈海江, 等. 桃 GLV 多肽受体 *PpRGI* 基因家族的生物信息学及表达分析 [J]. *园艺学报*, 2019, 46(5): 855-863.
- [68] 袁梦如, 杨杨, 张磊, 等. 沙柳 *SpsTAC2* 基因克隆、生物信息学及组织特异表达分析 [J]. *分子植物育种*, 2019, 17(7): 2144-2151.
- [69] 王丽珊. 拟南芥和水稻 Cel 基因家族的生物信息学分析 [J]. *闽西职业技术学院学报*, 2019, 21(1): 101-106.
- [70] 郭娟, 彭秋菊, 余明明, 等. 辣椒生育酚环化酶 (TC) 基因克隆和生物信息学分析 [J]. *分子植物育种*, 2019, 17(10): 3171-3179.
- [71] 阮先乐, 张杰, 张福丽, 等. 甘薯 AP2 基因家族的生物信息学分析 [J]. *分子植物育种*, 2017, 15(6): 2066-2072.
- [72] 谢腾, 王升, 周良云, 等. 新疆紫草 AP2/ERF 转录因子的电子克隆和生物信息学分析 [J]. *中国中药杂志*, 2014, 39(12): 2251-2257.
- [73] 赵金玲, 姚文静, 王升级, 等. 杨树 AP2/ERF 转录因子家族生物信息学分析 [J]. *东北林业大学学报*, 2015, 43(10): 21-29.
- [74] 张丽丽, 李博, 谭燕华, 等. 玉米转录因子基因 *ZmASR* 家族的生物信息学分析 [J]. *分子植物育种*, 2016, 14(4): 803-811.
- [75] OKAMURO J K, CASTER B, VILLARROEL R, et al. The AP2 domain of *APETALA2* defines a large new family of DNA binding proteins in *Arabidopsis* [J]. *Proceedings of the national academy of sciences*, 1997, 94(13): 7076-7081.
- [76] ZHANG J Y, BROECKLING C D, BLANCAFLOR E B, et al. Overexpression of *WXP1*, a putative *Medicago truncatula* AP2 domain-containing transcription factor gene, increases cuticular wax accumulation and enhances drought tolerance in transgenic alfalfa (*Medicago sativa*) [J]. *Plant journal*, 2005, 42(5): 689-707.
- [77] LIN R C, PARK H J, WANG H Y. Role of *Arabidopsis* RAP2.4 in regulating light- and ethylene-mediated developmental processes and drought stress tolerance [J]. *Molecular plant*, 2008, 1(1): 42-57.
- [78] 庄静. 大白菜和甘蓝型油菜 AP2/ERF 家族转录因子的克隆与分析 [D]. 南京: 南京农业大学, 2009.

(上接第 105 页)

- [15] SAWABE T, TANAKA R, IQBAL M M, et al. Assignment of *Alteromonas elyakovii* KMM 162 (T) and five strains isolated from spot-wounded fronds of *Laminaria japonica* to *Pseudoalteromonas elyakovii* comb. nov. and the extended description of the species [J]. *Int J Syst Evol Microbiol*, 2000, 50(1): 265-271.
- [16] 葛辉, 何丽斌, 林琪, 等. 福建海区网箱养殖刺参“腐皮综合症”病原分析与鉴定 [J]. *福建水产*, 2012, 34(2): 105-110.
- [17] 孟庆国, 吴刘记, 吴信忠, 等. 养殖刺参溃疡病病原学研究 [J]. *水产科学*, 2006, 25(12): 635-639.
- [18] PUJALTE M J, SITJÀ-BOBADILLA A, MACIÁN M C, et al. Occurrence and virulence of *Pseudoalteromonas* spp. in cultured gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) and European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). Molecular and phenotypic characterisation of *P. undina* strain U58 [J]. *Aquaculture*, 2007, 271: 47-53.
- [19] 乔迁, 韩娜娜, 陈超, 等. 致病性假交替单胞菌的分离鉴定及药敏特性研究 [J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(26): 14224-14226, 14232.