

研究报告

Research Report

毛竹NAC转录因子家族生物信息学分析

黎帮勇[✉], 胡尚连[✉], 曹颖[✉], 徐刚[✉]

西南科技大学植物细胞工程实验室, 四川省生物质资源利用与改性工程技术研究中心, 绵阳, 321010

[✉] 通讯作者, hushanglian@126.com; [✉] 作者

计算分子生物学, 2015 年, 第 4 卷, 第 5 篇 doi: 10.5376/cmb.cn.2015.04.0005

收稿日期: 2015 年 05 月 20 日 接受日期: 2015 年 05 月 20 日 发表日期: 2015 年 05 月 20 日

© 2015 BioPublisher 生命科学中文期刊出版平台

本文首次发表在《基因组学与应用生物学》印刷版 2015 年, 第 34 卷, 第 08 期上。现依据版权所有人授权的许可协议, 采用 [Creative Commons Attribution License](#) 协议对其进行授权, 再次发表与传播。只要对原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

摘要 NAC 转录因子是植物特有的一类转录因子, 在植物对非生物胁迫、激素信号应答以及器官形成中发挥重要作用。到目前为止, 毛竹 NAC 转录因子很少被研究, 为进一步研究毛竹 NAC 转录因子家族, 本文利用生物信息学方法, 对 125 条毛竹 NAC 蛋白序列的系统发生、氨基酸组成、理化性质以及二级和三级结构进行预测和分析。系统进化树分析结果表明, 125 条毛竹 NAC 蛋白被划分为 17 个亚族, 毛竹 NAC 结构域中包含 8 个保守的 NAM 基序, 主要分布在 N 端的。不同亚族的毛竹 NAC 蛋白在氨基酸数目以及氨基酸序列间的疏水性存在一定的差异, 二级结构主要由随机卷曲构成, α -螺旋和 β -转角在所有毛竹 NAC 蛋白中均有分布, 且在各亚族中没有明显的差异。125 条毛竹 NAC 蛋白的三级结构绝大部分相似。本研究结果为毛竹 NAC 基因家族功能的进一步研究提供了理论依据。

关键词 毛竹; NAC 基因家族; 生物信息学

Bioinformatics Analysis of NAC Gene Family in Moso Bamboo

Li Bangyong[✉], Hu Shanglian[✉], Cao Ying[✉], Xu Gang[✉]

LabofPlantCellEngineeringSouthwestUniversityofScienceandTechnology, EngineeringResearch Center for BiomassResource Utilization and Modification of Sichuan Province, Mianyang, 621010

[✉] Corresponding author, hushanglian@126.com; [✉] Authors

Abstract NAC transcription factors are plant-specific and play important roles in plant development processes, response to abiotic stress, hormone signaling and organogenesis. However, to date, little is known about the NAC genes in Moso Bamboo. Hence, bioinformatics method was used to quantity amino acid composition, physical and chemical characteristics, as well as secondary and tertiary structures. In this study, a total of 125 amino acid sequences were clustered into 17 groups. Among these, Moso Bamboo NAC domain contained 8 conserved NAM motifs which were mainly distributed in the N terminal. The difference about the numbers of amino acids and amino acid sequence of hydrophobic were discovered in different subtribe Moso Bamboo NAC proteins. The secondary structure of 125 predicted NAC proteins was mainly random coil, while alpha helix and beta turn scattered in the whole protein sequence. However, similar tertiary structures were found in NAC proteins. Overall, our work has laid a solid foundation for further function of this important NAC gene family in Moso Bamboo.

Keywords Moso Bamboo, NAC transcription factor, Bioinformatics

NAC (NAM/ATAF/CUC)转录因子家族是植物特有的一类转录因子,广泛分布于陆生植物中,其N端具有高度保守的NAC结构域,C端则呈现出高度多样性。迄今为止,在很多植物中均有NAC转录因子被发现,如拟南芥(Duval et al.,2002)、巴西橡胶树(康桂娟等,2014)、水稻(Kusano et al.,2005)

和矮牵牛(Souer et al.,1996)等。研究表明,NAC转录因子具有多种功能,在植物对多种生物和非生物胁迫响应中发挥作用,如激素调控与信号转导(Kim et al.,2008; He et al.,2005)、植物的衰老(Guo et al.,2006; Balazadeh et al.,2010; Uauy et al.,2006)、细胞分裂(Kim et al.,2006)、枝顶端分生组织发育

(Nikovics et al.,2006)和参与生物胁迫中植物的防御响应(Delessert et al.,2005; Lin et al.,2007)等。

毛竹(*Phyllostachys edulis*)属散生型竹种,具有经济收益大、用途广、成材早、生长快等优点,并且在中国南方地区分布较广,是重要的森林资源(袁宗胜等,2014),目前,毛竹是竹类植物中的模式竹种,但因其自身特性以及现代技术手段的局限性等限制了对毛竹生长发育等分子机理的深入研究,如成熟组培体系的缺乏、基因组数量庞大、毛竹秆型高大和经典分子生物学手段的局限性(陈云霞等,2011)。随着毛竹基因组测序的完成和序列释放,以及生物信息学方法的日趋成熟(Peng.,2013),在基因组水平上对毛竹中编码重要功能的基因进行预测和分析成为可能。本研究利用转录因子公共数据库资源,运用各种生物信息学分析软件对毛竹 NAC 转录因子进行分析和功能预测,将其与模式植物拟南芥 NAC 蛋白序列进行序列比对,并且分析了毛竹 NAC 转录因子的理化性质以及蛋白结构,为进一步研究毛竹 NAC 转录因子奠定基础。

1 结果与分析

1.1 毛竹 NAC 转录因子家族鉴定

根据从 Plant TFDB(<http://planttfdb.cbi.pku.edu.cn>)得到的 125 条毛竹 NAC 蛋白候选序列。经过 NCBI 在线保守域结构分析,得出 125 条毛竹蛋白候选序列均含有 NAM 结构域,都属于 NAC 家族成员之一。这为将来毛竹 NAC 家族的研究奠定了基础。

1.2 毛竹 NAC 蛋白系统发生树的构建

为评估毛竹中 NAC 基因的进化关系,利用 MEGA5.05 软件对毛竹 NAC 和拟南芥 NAC 基因家族编码的氨基酸序列进行进化分析,构建系统发生树(图 1)。结果表明,125 个毛竹 NAC 蛋白被分成 17 个亚族(图 1)。在这 17 个亚族中,第 16 亚族中的毛竹 NAC 成员数量最多,为 18 个;第 11 亚族也较多,有 16 个;第 3 亚族中数量最少,只有 1 个。在第 10 亚族中拟南芥 NAC 转录因子较为密集,但毛竹 NAC 转录因子只有 1 条,这说明该毛竹 NAC 转录因子与其它毛竹 NAC 转录因子进化关系较远。有些亚族之间的分支较短且相隔很近,说明这些亚族中的 NAC 转录因子在进化历史中发生变异的较小,可以推测这些 NAC 的功能可能相似,除第 17 亚族外,各个亚族中都含有拟南芥 NAC 蛋

白质,但是数目却不同,这说明进化是向多个方向发展。

1.3 毛竹 NAC 蛋白的保守基序分析

通过 MEME 在线分析得出,毛竹 NAC 蛋白具有 8 个保守基序(图 2),且在大多数毛竹 NAC 转录因子中都有分布,属于高保守基序。基序 1 为 LPPGFRFHPTDEEL;基序 2 为 P[KR]GE[KR]T[DN]W[VI]MHEYRL;基序 3 为 FF[SC]P[RK]DRKYP[NT]GSR[TP]NR;基序 4 为 DL[YN][KR][FC][ED]PWDLPEK[AS]_x;基序 5 为 YWKATGKD[RK]P[IV];基序 6 为 [VI]GMKKTLVFY_x;基序 7 为 S_{xx}[KL][DE][ED]WV[LV]C[RK][VI][FY]KK[SK]G_{xxx}K;基序 8 为 KTLVY_xG,这 8 个保守基序几乎位于从 N 到 C 端开始 500 个氨基酸残基内,PH01000143G0710 的保守基序几乎在整个编码框的中部,从第 1 亚族到第 10 亚族和第 14、15、16 亚族毛竹 NAC 蛋白的保守基序大部分相似,表明这些亚族中的成员进化关系较近,而第 11、12、13 亚族的保守基序的长度差别很大,特别是第 17 亚族的毛竹 NAC 蛋白只含有 2 个保守基序,且结构也相对简单,说明这些亚族进化关系较远。

1.4 毛竹 NAC 蛋白一级结构预测

对毛竹 NAC 蛋白结构特性进行分析得出,不同亚族 NAC 蛋白在氨基酸组成、等电点、蛋白质分子量等均有差异。具体范围如下:其等电点为 4.55~10.85,蛋白质分子量为 10.67kD~228.67kD。PH01000083G0130 的氨基酸数目最少(93 个),其分子量为 10.67kD;PH01000820G0540 的氨基酸数目最多(2070 个),其分子量为 228.67kD。疏水性是决定蛋白质三级结构构想的重要因素之一,许多转录因子利用其疏水性区域与其他蛋白相互作用(Jiang et al.,2010)。疏水性的负值越大表示越亲水,正值越大表示越疏水,两性氨基酸的疏水值主要介于 0.5~-0.5,分析结果表明,125 条毛竹 NAC 的氨基酸序列中有 65 条亲疏水值是负值且小于-0.5,可以推出大部分毛竹 NAC 蛋白质是亲水蛋白质,两性蛋白质的数量大概占毛竹总 NAC 的 40%以上,疏水蛋白质最少。125 条毛竹 NAC 基因的内含子个数在 5 个以下的居多。PH01002245G0380、PH01001669G0130、PH01001438G0360、PH01003917G0070 没有内含子,最多的是



图 1 毛竹与拟南芥 NAC 转录因子系统进化树

Figure 1 Phylogenetic tree of the amino acid sequence of NAC transcription factor in Moso Bamboo and *Arabidopsis thaliana*

PH01000820G0540, 有 18 个之多。

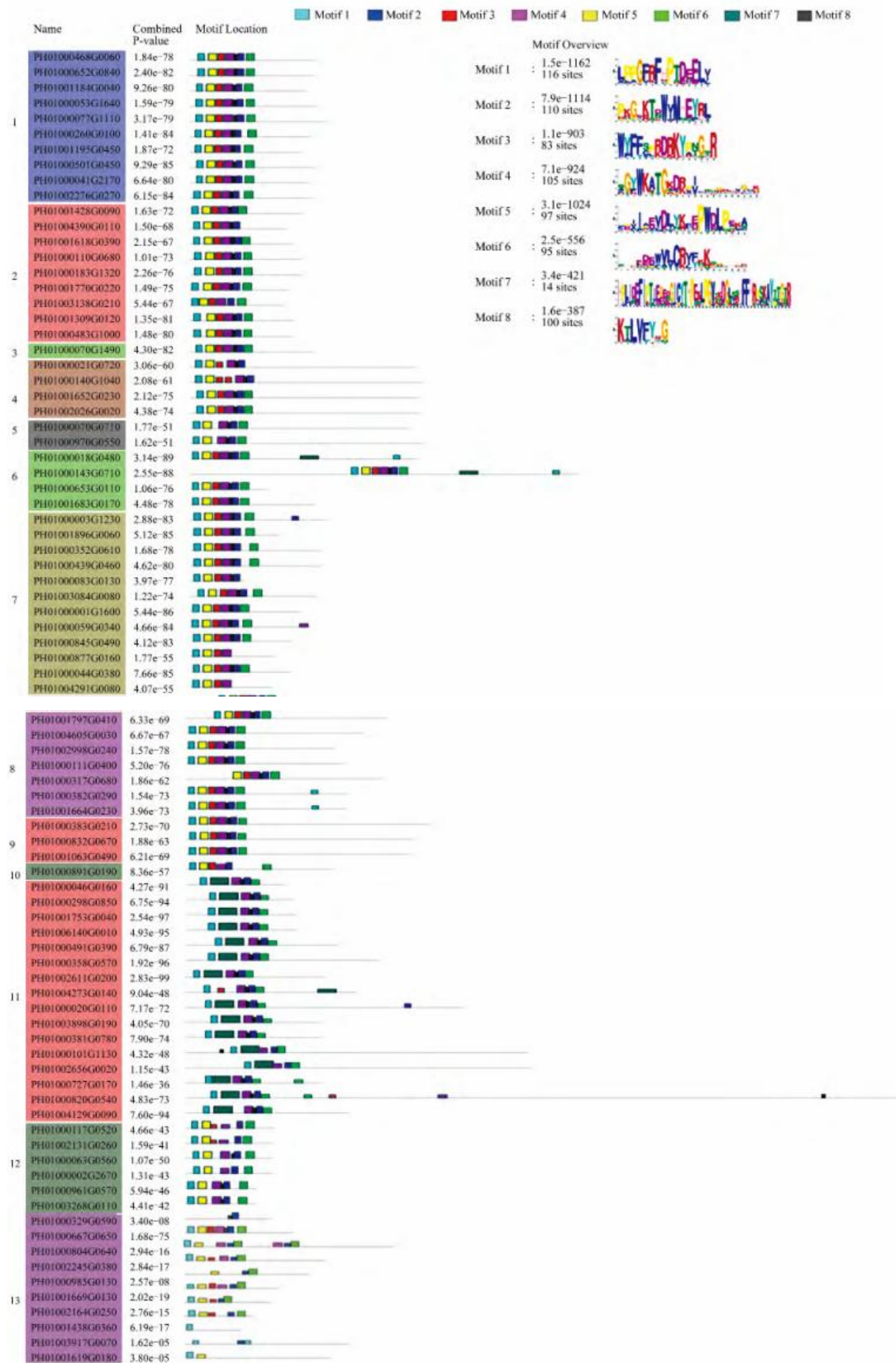
1.5 毛竹 NAC 蛋白二级结构预测

蛋白质二级结构是多肽链中有规则重复的构象, 限于主链原子的局部空间排列, 通过肽链的折叠和盘绕形成稳定的空间结构, 形成具有一定理化特性的功能蛋白。因此, 对毛竹 NAC 转录因子的二级结构进行预测很有必要, 利用 SOPMA 程序对 125 条毛竹 NAC 家族蛋白质的二级结构进行预测和分析, 结果表明 125 条毛竹 NAC 家族蛋白质二

级结构几乎都以无规则卷曲为主要构成原件, 所占比例为范围为 31.9%-59.5%, 而 α 螺旋 (14.9%-42.6%)、 β 转角 (4.7%-12.9%) 散布于整个蛋白质中。

1.6 毛竹 NAC 家族蛋白质三级结构预测

蛋白质三级结构是在二级结构或者超二级结构甚至结构域的基础上, 进一步盘绕, 折叠, 依靠氨基酸侧链之间的疏水相互作用, 氢键, 范德华力和静电作用维持的特定空间结构。利用在线蛋白质



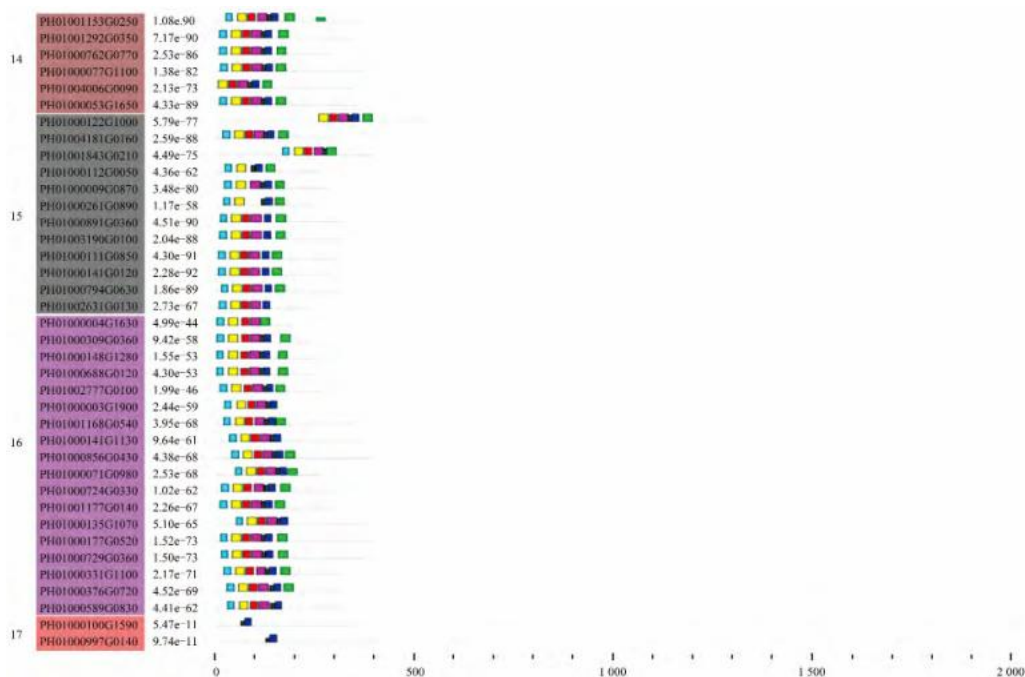


图 2 毛竹 NAC 蛋白保守基序

Figure 2 The NAC proteins conservative motif of Moso Bamboo

同源引擎 Phyre 对毛竹 125 个 NAC 蛋白的氨基酸序列进行蛋白质三级结构预测, 结果显示, 125 个毛竹 NAC 蛋白的三级结构大部分相似。由图 3 可以看每个亚族中有代表性的 NAC 蛋白质的三级结构特征, PH01000501G0450、PH01000070G1490、PH01002026G0020、PH01001683G0170、PH01004605G0030、PH01001063G0490、PH01000002G2670 和 PH01000071G0980 的 α 螺旋、 β 折叠都分别是 3 个和 7 个; PH01000110G0680 和 PH01001619G0180 的分别是 4 个和 7 个; PH01000070G0710、PH01001896G0060、PH01000009G0870 和 PH01000891G0190 的分别是 3 个和 6 个; PH01000100G1590 的 α 螺旋、 β 折叠最少, 分别是 2 个和 6 个。由此得出, 所有毛竹 NAC 蛋白的 α 螺旋、 β 折叠数目差异不大, 虽然有些毛竹 NAC 蛋白的 α 螺旋、 β 折叠数目相同, 但是蛋白质的三级结构是由 α 螺旋、 β 折叠、无规则卷曲等共同构成的, 他们的长度不相同, 必然会导致相应蛋白的三级结构有差异。

2 讨论

植物转录因子的研究不仅是当前生物科学研究领域的热点, 而且是功能基因组学研究的重要内容之一。转录因子通过控制下游基因的表达来调节各种生理活动(孙欣等, 2011)。目前, 已从多种高

等植物中分离出一系列与调控干旱(Tran et al.,2004; Hu et al.,2006)、高盐(Nakashima et al.,2007)、激素(Collinge et al.,2001; Delessert et al.,2005; McGrath et al.,2005; Jensen et al.,2007)、发育相关(刘翠芳等, 2010)及病原反应(Bu et al.,2008)的转录因子。NAC 转录因子在植物对各种生物和非生物胁迫中起作用, 也在植物生长发育过程中扮演着重要角色。本研究首次对毛竹 NAC 基因家族进行分析。分析得出, 125 个毛竹 NAC 基因编码蛋白中亲水蛋白和两性氨基酸几乎各占一半; 其编码蛋白二级结构中的 α -螺旋、 β -转角和无规则卷曲以及三级结构中的蛋白质折叠的空间构象具有较高的保守性, 在其它物种的 NAC 蛋白结构分析中也发现了这个规律(陈云霞, 2011; 李乐等, 2011; 刘翠芳等, 2010)。

本研究也对毛竹 NAC 基因功能进行了初步分析和预测, 根据已被验证功能的拟南芥 NAC 蛋白在图 1 的位置可以初步得出, 毛竹 NAC 基因功能可能具有多样性, 如亚族 1 中的毛竹 NAC 基因与拟南芥 CUC2(AT5G53950)(Aida et al., 1997)、ANAC092(AT5G39610)(Balazadeh et al.,2010)聚为一族, 可能与植物衰老、顶端分生组织的形成及器官边界的建立有关; 亚族 2 和亚族 4 与拟南芥 NAC1/2(Kunieda et al.,2008; Wang et al.,2009)聚为

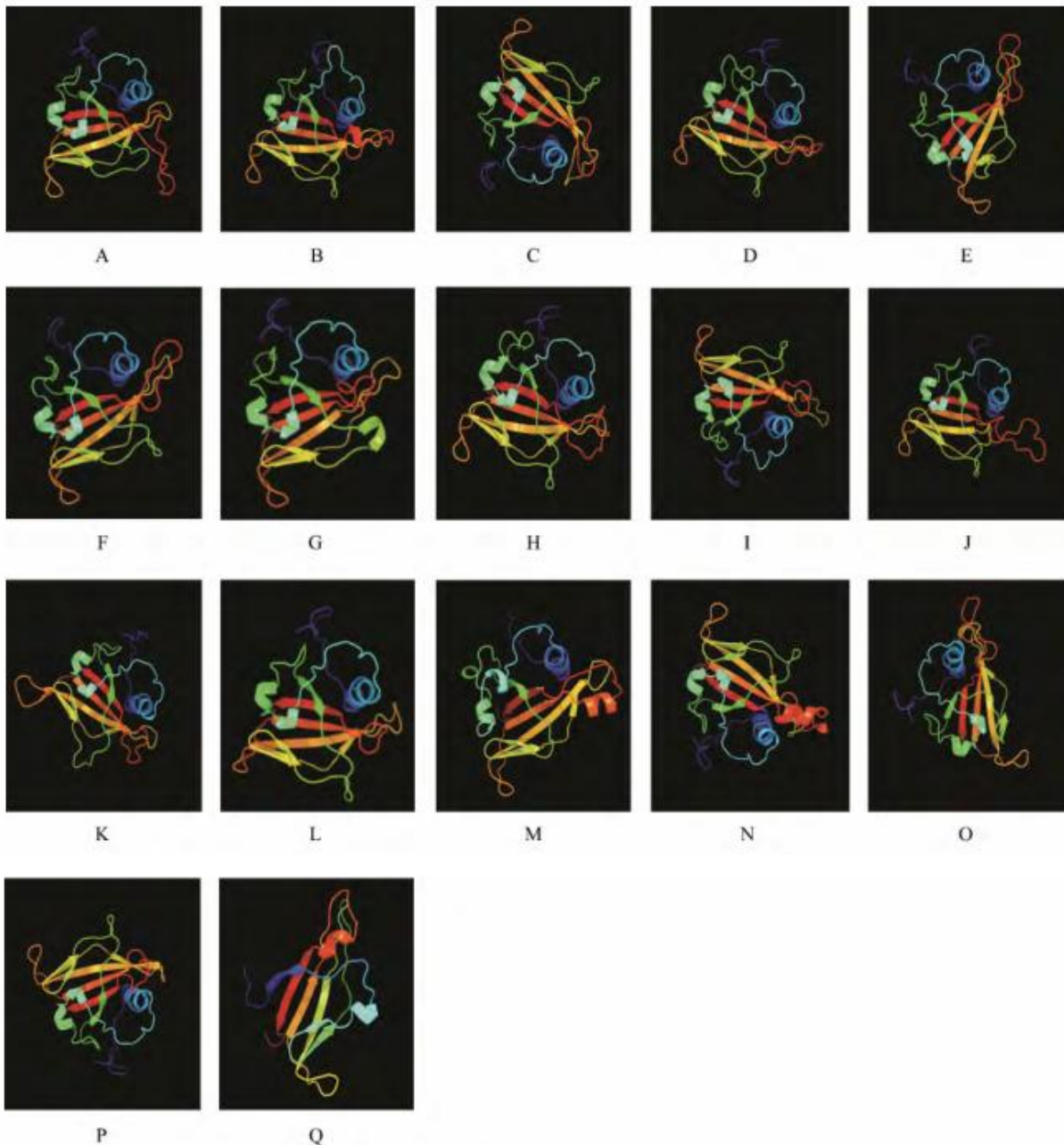


图 3 17 个代表性的毛竹 NAC 蛋白质三级结构

注: A: PH01000501G0450 (亚族 1); B: PH01000110G0680 (亚族 2); C: PH01000070G1490 (亚族 3); D: PH01002026G0020 (亚族 4); E: PH01000070G0710 (亚族 5); F: PH01001683G0170 (亚族 6); G: PH01001896G0060 (亚族 7); H: PH01004605G0030 (亚族 8); I: PH01001063G0490 (亚族 9); J: PH01000891G0190 (亚族 10); K: PH01004273G0140 (亚族 11); L: PH01000002G2670 (亚族 12); M: PH01001619G0180 (亚族 13); N: PH01000762G0770 (亚族 14); O: PH01000009G0870 (亚族 15); P: PH01000071G0980 (亚族 16); Q: PH01000100G1590 (亚族 17)

Figure 3 tertiary structure of 17 typical Moso bamboo NAC protein

Note: A: PH01000501G0450 (subfamily 1); B: PH01000110G0680 (subfamily 2); C: PH01000070G1490 (subfamily 3); D: PH01002026G0020 (subfamily 4); E: PH01000070G0710 (subfamily 5); F: PH01001683G0170 (subfamily 6); G: PH01001896G0060 (subfamily 7); H: PH01004605G0030 (subfamily 8); I: PH01001063G0490 (subfamily 9); J: PH01000891G0190 (subfamily 10); K: PH01004273G0140 (subfamily 11); L: PH01000002G2670 (subfamily 12); M: PH01001619G0180 (subfamily 13); N: PH01000762G0770 (subfamily 14); O: PH01000009G0870 (subfamily 15); P: PH01000071G0980 (subfamily 16); Q: PH01000100G1590 (subfamily 17)

一族, 可能与植物激素和信号转导有关; 亚族 3 与拟南芥 CUC3(AT1G76420)(Vroemen et al.,2003) 聚为一族, 可能顶端分生组织的形成及器官边界的建立有关; 亚族 7 与拟南芥 ANAC012(AT1G32770)(Ko et al.,2007; Yokotani et al.,2009)、VND1(AT2G18060)(Xiao et al.,2007) 聚为一族, 可能与植物次生生长有关; 亚族 8 与 NTL8(AT2G27300)(Kim et al.,2008) 聚为一族, 可能参与植物调控与信号转导反应; 亚族 9 与 NTL6(AT3G49530)(Seo et al.,2010)聚为一族, 可能参与生物胁迫中的植物防御反应; 亚族 10 与 NTM1(AT4G01540)(Kim et al.,2006) 聚为一族, 可能参与植物细胞分裂; 亚族 12 与 XND1(AT5G64530)(Zhao C et al.,2008)亚族可能与植物次生生长有关; 亚族 14 亚族与 AtNAP(AT1G69490)(Guo et al.,2006)可能与植物衰老相关; 亚族 15 与 AtNAM(AT1G52880)(Duval et al.,2002)、ATAF1(AT1G01720)(Yokotani et al.,2009) 聚为一族, 功能最多, 可能参与植物对高盐和干旱胁迫响应,生物胁迫中的植物防御反应, 还可能与顶端分生组织形成有关。但在有些亚族中拟南芥 NAC 基因的功能还没有验证, 如亚族 5、6、11、13、16、17。当然, 毛竹 NAC 基因的具体生物学功能仍需要科学研究来证明。总之, 本研究为毛竹 NAC 转录因子的生物学功能分析及其调控提供了理论依据。

3 材料与方法

3.1 毛竹 NAC 蛋白质序列检索

从 Plant TFDB (<http://plantfdb.cbi.pku.edu.cn>) 下载毛竹 NAC 蛋白候选序列。利用 NCBI 提供的在线软件 Conserved Domain Search (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi>) 对候选序列有无 NAC 保守域进行分析, 将具有 NAC 保守域的相关毛竹 NAC 蛋白保留以便进一步研究。

3.2 毛竹 NAC 蛋白质系统发生树的构建

运用 MEGA5.05 内置的 Clustal W 程序对拟南芥中 110 个 NAC 蛋白质与毛竹中 125 个假定 NAC 蛋白质(下载自 <http://plantfdb.cbi.pku.edu.cn>)进行氨基酸序列比对分析。基于多序列比对分析结果, 利用 MEGA5.05 软件中 ML(maximum likelihood)方法构建系统发生树, 重复次数 1000 次, 其他参数使用系统默认值。以拟南芥和水稻 NAC 分类

(OOKA H et al.,2003)为依据, 对毛竹 NAC 蛋白质进行分类。

3.3 毛竹 NAC 蛋白质的保守基序的鉴定和结构预测

利用 Meme 4.9.1 (<http://meme.nbcr.net/meme/cgi-bin/meme.cgi>) 在线平台进行毛竹 NAC 蛋白中保守基序(motif)分析, 最大 motif 检索数值定为 12。采用 ExPASy 提供的在线 ProtParam 软件(李乐, 许红亮, 杨兴露, 2011) (<http://web.expasy.org/protparam/>) 对获得的毛竹 NAC 蛋白质进行一级结构特性的分析; 利用 SOPMA 程序 (https://npsa-prabi.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=npsa_sopma.html)对 125 个毛竹 NAC 家族蛋白质二级结构进行预测, 预测分析 α 螺旋、 β 转角以及无规卷曲; 三级结构采用 Phyre2.0(<http://www.sbg.bio.ic.ac.uk/~phyre2/html/page.cgi?id=index>)进行建模。运用竹子基因组数据库 (<http://www.MosoBamboogdb.org/>)中的可视化在线工具 (<http://www.MosoBamboogdb.org/cgi-bin/gb2/gbrowse/MosoBamboogdb/>)分析每条毛竹 NAC 基因的内含子分布情况。

作者贡献

黎帮勇是本实验的主要完成人, 完成数据分析和论文初稿的写作; 通讯作者胡尚连是本实验的构思者及负责人, 负责实验设计与指导以及论文修改。曹颖在各种分析软件的使用上提供帮助与指导。徐刚在文中的英文翻译上给予帮组。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究得到国家自然科学基金青年基金项目(31400257, 31400333)、四川省“十二五”重点公关资助项目(2011YZGG-10)、四川省应用基础研究基金资助项目(2013JY0182)、四川省生物质资源利用与改性工程技术研究中心基金资助(12zxsk07, 13zxsk01)和西南科技大学研究生创新基金资助(15ycx087)。感谢西南科技大学植物细胞工程实验室的各位老师以及研究生在实验过程中给予的帮助和支持。

参考文献

Aida M., Ishida T., Fukaki H., Fujisawa H., and Tasaka M., 1997, Genes involved in organ separation in Arabidopsis:

- an analysis of the cup-shaped cotyledon mutant, *Plant Cell Online*, 9(6): 841-857
- Balazadeh S., Siddiqui H., Allu A.D., Matallana-Ramirez L.P., Caldana C., Mehrnia M., Zanor M., Koehler B., and Mueller-Roeber B., 2010, A gene regulatory network controlled by the NAC transcription factor ANAC092/AtNAC2/ ORE1 during salt-promoted senescence, *The Plant Journal*, 62(2): 250-264
- Balazadeh S., Kwasniewski M., Caldana C., Mehrnia M., Zanor M.I., Xue G.P., and Mueller-Roeber B., 2011, ORS1, an H₂O₂-responsive NAC transcription factor, controls senescence in *Arabidopsis thaliana*, *Molecular Plant*, 4(2):346-360
- Bu Q.Y., Jiang H.L., Li C.B., Zhai Q.Z., Zhang J.Y., Wu X.Q., Sun J.Q., Xie Q., and Li C.Y., 2008, Role of the *Arabidopsis thaliana* NAC transcription factors ANAC019 and ANAC055 in regulating jasmonic acid-signaled defense responses, *Cell Research*, 18(7): 756-767
- Chen Y.X., Wei Q., Kuai B.K., and Ding Y.L., 2011, Isolation and function analysis of NYE genes in Moso, *Zhiwu Shengli Xuebao (Plant Physiology Journal)*, 47(12): 1201-1206 (陈云霞, 魏强, 蒯本科, 丁雨龙, 2011, 毛竹中 NYE 基因的分 离及功能分析, *植物生理学报*, 47(12): 1201-1206)
- Collinge M., and Boller T., 2001, Differential induction of two potato genes, *Stprx2* and *StNAC*, in response to infection by *Phytophthora infestans* and to wounding, *Plant Molecular Biology*, 46(5): 521-529
- Duval M., Hsieh T.F., Kim S.Y., and Thomas T.L., 2002, Molecular characterization of AtNAM: a member of the *Arabidopsis* NAC domain superfamily, *Plant Molecular Biology*, 50 (2): 237-248
- Delessert C., Kazan K., Wilson I.W., van Der Straeten D., Manners J., Dennis E.S., and Dolferus R., 2005, The transcription factor ATAF2 represses the expression of pathogenesis-related genes in *Arabidopsis*, *Plant Journal*, 43(5): 745-757
- Guo Y., and Gan S., 2006, AtNAP, a NAC family transcription factor, has an important role in leaf senescence, *The Plant Journal*, 46(4): 601-612
- He X.J., Mu R.L., Cao W.H., Zhang Z.G., Zhang J.S., and Chen S.Y., 2005, AtNAC2, a transcription factor downstream of ethylene and auxin signaling pathways, is involved in salt stress response and lateral root development, *Plant Journal*, 44(6): 903-916
- Hu H.H., Dai M.Q., Yao J.L., Xiao B.Z., Li X.H., Zhang Q.H., and Xiong L.Z., 2006, Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103 (35): 12987-12992
- Jensen M.K., Rung J.H., Gregersen P.L., Gjetting T., Fuglsang A. T., Hansen M., Joehnk N., Lyngkjaer M.F., and Collinge D. B., 2007, The HvNAC6 transcription factor: a positive regulator of penetration resistance in barley and *Arabidopsis*, *Plant Molecular Biology*, 65(1-2): 137-150
- Jiang Y., and Chen Q.B., 2010, Bioinformatic analysis of CBF1 transcription factors from the plants, *Linye Kexue (Scientia Silvae Sinicae)*, 46(6):43-50 (蒋瑶, 陈其兵, 2010, 植物 CBF1 转录因子的生物信息学分析, *林业科学*, 46(6):43-50)
- Kang G.J., Li Y., and Zeng R.Z., Molecular cloning and expression analysis of HbNAC33 from *Hevea brasiliensis* Müll. Arg., *Jiyinzuxue Yu Yingyong Shengwuxue (Genomics and Applied Biology)*, 33(4): 845-852 (康桂娟, 黎瑜, 曾日中, 2014, 巴西橡胶树 HbNAC33 基因的克隆和表达分析, *基因组学与应用生物学*, 33(4): 845-852)
- Kim S.Y., Kim S.G., Kim Y.S., Seo P.J., Bae M., Yoon H.K., and Park C.M., 2006, Exploring membrane-associated NAC transcription factors in *Arabidopsis*: implications for membrane biology in genome regulation, *Nucl. Acids. Res.*, 35 (1): 203-213
- Kim S.G., Lee A.K., Yoon H.K., and Park C.M., 2008, A membrane-bound NAC transcription factor NTL8 regulates gibberellic acid-mediated salt signaling in *Arabidopsis* seed germination, *Plant Journal*, 55(1): 77-88
- Kim S.Y., Kim S.G., Kim Y.S., Seo P.J., Bae M., Yoon H.K., and Park C.M., 2006, Exploring membrane-associated NAC transcription factors in *Arabidopsis*: implications for membrane biology in genome regulation, *Nucleic Acids Research*, 35(1): 203-213
- Ko J.H., Yang S.H., Park A.H., Lerouxel O., and Han K.H., 2007, ANAC012, a member of the plant specific NAC transcription factor family, negatively regulates xylary fiber development in *Arabidopsis thaliana*, *Plant Journal*,

- 50(6): 1035-1048
- Kunieda T., Mitsuda N., Ohme-Takagi M., Takeda S., Aida M., Tasaka M., Kondo M., Nishimura M., and Hara-Nishimura L., 2008, NAC family proteins NARS1/NAC2 and NARS2/ NAM in the outer integument regulate embryogenesis in Arabidopsis, *Plant Cell*, 20(10): 2631-2642
- Kusano H., Asano T., Shimada H., and Kadowaki K., 2005, Molecular characterization of ONAC300, a novel NAC gene specifically expressed at early stages in various developing tissues of rice, *Molecular Genetics and Genomics*, 272(6): 616-626
- Li L., Xu H.L., Yang X.L., Li Y.X., and Hu Y.K., 2011, Genome-wide identification, classification and expression analysis of LEA gene family in soybean, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 44(19): 3945-3954 (李乐, 许红亮, 杨兴露, 李雅轩, 胡英考, 2011, 大豆 LEA 基因家族全基因组鉴定, 分类和表达, *中国农业科学*, 44 (19): 3945-3954)
- Lin R.M., Zhao W.S., Meng X.B., Wang M., and Peng Y.L., 2007, Rice gene OsNAC19 encodes a novel NAC-domain transcription factor and responds to infection by *Magnaporthe grisea*, *Plant Science*, 172(1): 120-130
- Liu C.F., Zou J., and Chen X.B., 2010, Advances in DREB transcription factors and plant abiotic stress tolerance, *Shengwu- jishu Tongbao (Biotechnology Bulletin)*, 2010(10): 26-30, 48 (刘翠芳, 邹杰, 陈信波, DREB 转录因子与植物非生物胁迫抗性研究进展, *生物技术通报*, 2010(10): 26-30, 48)
- McGrath K.C., Dombrecht B., Manners J.M., Schenk P.M., Edgar C.I., Maclean D.J., Scheible W.R., Udvard M.K., and Kazan K., 2005, Repressor- and activator-type ethylene response factors functioning in jasmonate signaling and disease resistance identified via a genome-wide screen of Arabidopsis transcription factor gene expression, *The Plant Physiol.*, 139(2): 949-959
- Nakashima K., Tran L.S.P., Van Nguyen. D., Fujita M., Maruyama K., Todaka D., Ito Y., Hayashi N., Shinozaki K., and Yamaguchi-Shinozaki K., 2007, Functional analysis of a NAC-type transcription factor OsNAC6 involved in abiotic and biotic stress-responsive gene expression in rice, *The Plant Journal*, 51(4): 617-630
- Nikovics K., Blein T., Peaucelle A., Ishida T., Morin H., Aida M., and Laufs P., 2006, The balance between the MIR164A and CUC2 genes controls leaf margin serration in Arabidopsis, *The Plant Cell*, 18(11): 2929-2945
- Ookan H., Satoh K., Doi K., Nagata T., Otomo Y., Murakami K., Matsubara K., Osato N., Kawai J., Carninci P., Hayashizaki Y., Suzuki K., Kojima K., Takahara Y., Yamamoto K., and Kikuchi S., 2003, Comprehensive analysis of NAC family genes in *Oryza sativa* and *Arabidopsis thaliana*, *DNA Research*, 10(6): 239-247
- Peng Z.H., Lu Y., Li L.B., Zhao Q., Feng Q., Gao Z.M., Lu H.Y., Hu T., Yao N., Liu K.Y., Li Y., Fan D., Guo Y., Li W., Lu Y., Weng Q., Zhou C., Zhang L., Huang T., Zhao Y., Zhu C., Liu X., Yang X., Wang T., Miao K., Zhuang C., Cao X., Tang W., Liu G., Liu Y., Chen J., Liu Z., Yuan L., Liu Z., Huang X., Lu T., Fei B., Ning Z., Han B., and Jiang Z., 2013, The draft genome of the fast-growing non-timber forest species moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla*), *Nature Genetics*, 45(4): 456-461
- Seo P.J., Kim M.J., Park J.Y., Kim S.Y., Jeon J., Lee Y.H., Kim J., and Park C.M., 2010, Cold activation of a plasma membrane-tethered NAC transcription factor induces a pathogen resistance response in Arabidopsis, *Plant Journal*, 61(4): 661-671
- Souer E., van Houwelingen A., Kloos D., Mol J., and Koes R., 1996, The novel apical meristem gene of *Petunia* is required for pattern formation in embryos and flowers and is expressed at meristem and primordia boundaries, *Cell*, 85(2): 159-170
- Sun X., Shanguan L.F., Fang J.G., Song C.N., Wang C., and Mu Q., 2011, Bioinformatics analysis of the NAC transcription factor family in Grapevine, *Jiyinzhexue Yu Yingyong Shengwuxue (Genomics and Applied Biology)*, 30(2): 229-242 (孙欣, 上官凌飞, 房经贵, 宋长年, 王晨, 慕茜, 2011, 葡萄 NAC 转录因子家族生物信息学分析, *基因组学与应用生物学*, 30(2): 229-242)
- Tran L.S., Nakashima K., Sakuma Y., Simpson S.D., Fujita Y., Maruyama K., Fujita M., Seki M., Shinozaki K., and Yamaguchi-Shinozaki K., 2004, Isolation and functional analysis of Arabidopsis stress inducible NAC transcription factors that bind to a drought responsive cis-element in the early responsive to dehydration stress 1 promoter, *The*

- Plant Cell, 16(9): 2481-2498
- Uauy C., Distelfeld A., Fahima T., Blechl A., and Dubcovsky J., 2006, A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat, *Science*, 314(5803): 1298-1301
- Vroemen C.W., Mordhorst A.P., Albrecht C., Kwaaitaal M.A., and de Vries S.C., 2003, The CUP-SHAPED COTYLEDON3 gene is required for boundary and shoot meristem formation in Arabidopsis, *Plant Cell Online*, 15(7): 1563-1577
- Wang X.E., Basnayake B.M., Zhang H.J., Li G.J., Li W., Virk N., Mengiste T., and Song F.M., 2009, The Arabidopsis ATAF1, a NAC transcription factor, is a negative regulator of defense responses against necrotrophic fungal and bacterial pathogens, *Molecular Plant-Micobe Interactions*, 22(10): 1227-1238
- Xiao B., Huang Y., Tang N., and Xiong L.Z., 2007, Over-expression of a LEA gene in rice improves drought resistance under the field conditions, *Theor. Appl. Genet.*, 115(1): 35-46
- Yokotani N., Ichikawa T., Kondou Y., Matsui M., Hirochika H., Iwabuchi M., and Oda K., 2009, Tolerance to various environmental stresses conferred by the salt-responsive rice gene ONAC063 in transgenic Arabidopsis, *Planta*, 229 (5): 1065-1075
- Yuan Z.S., Liu F., and Zhang G.F., 2014, Characteristics of endo-phytic bacteria isolated from mosobamboo rhizome and their 16S rDNA diversity, *Jiyinzuxue Yu Yingyong Sheng-wuxue (Genomics and Applied Biology)*, 33(5): 1019-1024 (袁宗胜, 刘芳, 张国防, 2014, 毛竹竹鞭内生细菌的特征及 16S rDNA 多样性分析, *基因组学与应用生物学*, 33(5): 1019-1024)
- Zhao C., Avci U., Grant E.H., Haigler C.H., and Beers E.P., 2008, XND1, a member of the NAC domain family in Arabidopsis thaliana, negatively regulates lignocellulose synthesis and programmed cell death in xylem, *Plant Journal*, 53 (3): 425-436