

# 辣椒 NAC 家族成员鉴定及其编码基因在 NaCl 胁迫下的表达分析

黄畋柳<sup>1</sup>, 张锐<sup>2</sup>, 贺迎骁<sup>1</sup>, 杨蓉芝<sup>1</sup>, 宋威威<sup>1</sup>, 赖钟雄<sup>1</sup>, 李宁<sup>3,①</sup>, 刘生财<sup>1,①</sup>

[1. 福建农林大学园艺植物生物工程研究所, 福建 福州 350002; 2. 福建省(山区)作物遗传改良与创新利用重点实验室, 福建 三明 365500; 3. 湖北省农业科学院经济作物研究所 蔬菜种质创新与遗传改良湖北省重点实验室, 湖北 武汉 430064]

**摘要:** 基于辣椒(*Capsicum annuum* Linn.) 品种‘Zunla-1’全基因组数据,对辣椒 NAC 家族成员进行鉴定和生物信息学分析,并对 250 mmol·L<sup>-1</sup>NaCl 胁迫 0,3 和 72 h 辣椒盐敏感自交系 XWHJ-M 和耐盐自交系 H1023 叶中 NAC 基因的表达情况进行分析。结果表明:本研究鉴定出 102 个 NAC 家族成员,命名为 CaNAC001 至 CaNAC102。这些家族成员的氨基酸残基数、理论相对分子量、理论等电点和不稳定指数存在较大差异,均为亲水蛋白,且 98% 的家族成员没有跨膜结构域。亚细胞定位结果显示:91 个家族成员位于细胞核,其他家族成员位于细胞质。辣椒和拟南芥[*Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh.]的 NAC 家族成员可分成 15 组。辣椒 NAC 家族成员最多含有 15 个 motif,多数成员含有 motif3 和 motif5,且仅含有 NAM 结构域。辣椒 NAC 基因最多含有 6 个内含子,且这些基因分布在 13 条染色体上。有 54 对辣椒和拟南芥的 NAC 基因存在共线性。辣椒 NAC 家族成员互作网络有 ATM、MYB46、NTL 等 10 个核心蛋白,且多数成员间无互作关系。辣椒 NAC 基因启动子共有 19 种顺式作用元件,包括调节激素信号通路、非生物胁迫相关和生长发育相关顺式作用元件。基因表达谱热图显示:2 个自交系叶中 NAC 基因的相对表达量在不同胁迫时间存在较大差异,并且 CaNAC014、CaNAC020、CaNAC026、CaNAC075 和 CaNAC078 基因的相对表达量在 2 个自交系间差异较大。综上所述,辣椒 NAC 家族成员较为保守,且与拟南芥 NAC 家族成员的同源性较高,辣椒 NAC 基因能够参与调节激素响应和非生物胁迫响应等生理过程。

**关键词:** 辣椒; NAC 家族; 生物信息学分析; NaCl 胁迫; 基因表达

中图分类号: Q946-33; S641.3 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2023)04-0012-13

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2023.04.02

## Identification of NAC family members of *Capsicum annuum* and analysis on expressions of their coding genes under NaCl stress

HUANG Tianliu<sup>1</sup>, ZHANG Rui<sup>2</sup>, HE Yingxiao<sup>1</sup>, YANG Rongzhi<sup>1</sup>, SONG Weiwei<sup>1</sup>, LAI Zhongxiong<sup>1</sup>, LI Ning<sup>3,①</sup>, LIU Shengcai<sup>1,①</sup> (1. Institute of Horticultural Plant Bioengineering, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. Fujian Key Laboratory of Crop Genetic Improvement and Innovative Utilization for Mountain Area, Sanming 365500, China; 3. Hubei Key Laboratory of Vegetable Germplasm Innovation and Genetic Improvement, Cash Crops Research Institute, Hubei Academy of Agricultural Sciences, Wuhan 430064, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2023, 32(4): 12-24

**Abstract:** Based on the whole genome data of *Capsicum annuum* Linn. cultivar ‘Zunla-1’, identification and bioinformatics analysis were conducted for NAC family members of *C. annuum*, and the expression patterns of NAC genes in leaves of salt-sensitive inbred line XWHJ-M and salt-tolerant inbred line H1023

收稿日期: 2022-12-09

基金项目: 福建省科技计划项目(2022N0036); 福建省(山区)作物遗传改良与创新利用重点实验室开放课题资助项目(2022SKF03); 福建农林大学经济作物种业工程服务队项目(11899170125)

作者简介: 黄畋柳(1998—),女,壮族,广西西林人,硕士研究生,主要从事蔬菜生物技术与生物育种研究。

①通信作者 E-mail: li\_ning@hbaas.com; 1215698900@qq.com

引用格式: 黄畋柳,张锐,贺迎骁,等. 辣椒 NAC 家族成员鉴定及其编码基因在 NaCl 胁迫下的表达分析[J]. 植物资源与环境学报, 2023, 32(4): 12-24.

of *C. annuum* under 250 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl stress for 0, 3, and 72 h were analyzed. The results show that 102 NAC family members are identified in this research, namely CaNAC001 to CaNAC102. There are great differences in amino acid residue number, theoretical relative molecular mass, theoretical isoelectric point, and instability index of these family members, all of them are hydrophilic proteins, and there is no transmembrane domain in 98% of these family members. The subcellular localization result shows that 91 family members are localized in cell nucleus, while the other family members are localized in cytoplasm. The NAC family members of *C. annuum* and *Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh. can be divided into 15 groups. The NAC family members of *C. annuum* contain up to 15 motifs, most members contain motif3 and motif5, and only contain NAM domain. NAC genes of *C. annuum* contain up to 6 introns, and these genes are distributed in 13 chromosomes. There are collinearities of 54 pairs of NAC genes of *C. annuum* and *A. thaliana*. There are 10 core proteins including ATM, MYB46, NTL, etc. in interaction network of NAC family members of *C. annuum*, and there is no interaction between most members. There are 19 types of *cis*-acting elements in promoters of NAC genes of *C. annuum*, including hormone signal pathway regulatory, abiotic stress related, and growth and development related *cis*-acting elements. The heat map of gene expression profile shows that there are great differences in relative expression levels of NAC genes in leaves of the two inbred lines among different stress times; in addition, there are great differences in relative expression levels of *CaNAC014*, *CANAC020*, *CaNAC026*, *CaNAC075*, and *CANAC078* between the two bred lines. Overall, NAC family members of *C. annuum* are relatively conserved, and there are high homologies between them and NAC family members of *A. thaliana*; the NAC genes of *C. annuum* can participate in regulation of biological processes, such as hormone response, abiotic stress response, etc.

**Key words:** *Capsicum annuum* Linn.; NAC family; bioinformatics analysis; NaCl stress; gene expression

非生物胁迫(包括低温、高温、干旱、洪涝、高盐等)不利于植物的生存和生长发育,会造成农作物大幅减产<sup>[1]</sup>。当植物遭受非生物胁迫时,体内会产生大量有害物质,破坏细胞膜结构,导致细胞生理功能受损,致使机体的代谢、生长发育、光合作用等生理过程受阻。研究发现,许多植物在进化过程中形成了应对非生物胁迫的机制<sup>[1]</sup>。NAC 转录因子是植物特有的一类转录调控因子<sup>[2]</sup>,在植物生长发育和应对环境胁迫的复杂信号通路中具有重要作用<sup>[3]</sup>。NAC 转录因子可与顺式作用元件结合,调控下游基因的表达,从而提高植物对多种非生物胁迫的耐受性<sup>[4-10]</sup>,其编码基因已成为提高植物抗逆性的候选基因。

辣椒 (*Capsicum annuum* Linn.) 为茄科 (Solanaceae) 辣椒属 (*Capsicum* Linn.) 一年生或有限多年生植物,是中国重要的蔬菜和辛辣调味品<sup>[11]</sup>,在食品、饲料、化妆品等领域应用广泛<sup>[12-14]</sup>。然而,辣椒在栽培过程中易遭受低温、干旱、盐碱等胁迫伤害<sup>[15-16]</sup>,植株的正常生长发育受到抑制,产量和品质受到较大影响。近年来,辣椒抗逆相关基因功能研究越来越受到人们的关注<sup>[17-19]</sup>。相关研究表明:辣椒 *NAC46* 基因能够响应多种胁迫因子,可通过调控活性氧(ROS)含量提高植株对于干旱和盐胁迫的抗性<sup>[20]</sup>,并且该基因的表达受低温诱导,过表达 *NAC46* 基因能够增强拟南芥 [*Arabidopsis thaliana* (Linn.)

Heynh.] 抵御低温的能力<sup>[21]</sup>。然而,迄今为止,辣椒 NAC 基因功能尚未完全清楚,这在一定程度上阻碍了基于 NAC 基因的辣椒抗逆性育种进程。

鉴于此,笔者基于辣椒品种‘Zunla-1’全基因组数据对辣椒 NAC 家族成员进行鉴定和生物信息学分析,并比较了 250 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 胁迫下辣椒盐敏感自交系 XWHJ-M 和耐盐自交系 H1023 叶中 NAC 基因的表达情况,以期明确辣椒 NAC 家族成员组成,为辣椒 NAC 家族成员功能研究和耐盐育种工作提供参考依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 基因组数据来源

在茄科作物基因组学在线网站 (SGN, <https://solgenomics.net/>) 下载辣椒品种‘Zunla-1’全基因组数据,在拟南芥数据库 (TAIR, <https://www.arabidopsis.org/>) 下载拟南芥全基因组数据<sup>[22]</sup>。

### 1.2 方法

1.2.1 辣椒 NAC 家族成员鉴定及理化性质分析 在 Pfam 数据库 (<http://pfam.xfam.org/>) 中查找并下载 NAC 结构域 (代码 PF02365) 的 HMM 文件<sup>[23]</sup>,利用 TBtools 软件<sup>[24]</sup>初筛辣椒 NAC 家族成员,利用 NCBI 数据库 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 分析 E-value

值小于等于  $1 \times 10^{-5}$  的成员是否含有完整的 NAC 结构域<sup>[25]</sup>, 将具有完整 NAC 结构域的成员判定为辣椒 NAC 家族成员。

利用 ExPASy 在线网站 (<https://web.expasy.org/protparam/>) 分析各家族成员的理化性质, 用 GRAVY 值预测蛋白疏水性<sup>[26]</sup>; 利用 SignalP-5.0 在线网站 (<https://services.healthtech.dtu.dk/services/SignalP-5.0/>) 预测各家族成员是否存在信号肽<sup>[27]</sup>; 利用 DeepTMHMM 在线网站 (<https://dtu.biolib.com/DeepTMHMM>) 预测各家族成员的跨膜结构; 利用 WoLF PSORT 在线网站 (<https://www.genscript.com/wolf-psort.html>) 对各家族成员进行亚细胞定位预测<sup>[28]</sup>。

**1.2.2 辣椒 NAC 家族成员序列和结构特征分析** 采用前述方法鉴定拟南芥 NAC 家族成员; 利用 MEGA X 软件中的最大似然法 (maximum likelihood, ML)<sup>[29]</sup> 构建辣椒和拟南芥 NAC 家族成员的系统进化树 (bootstrap 值设为 1 000); 利用 iTOL 在线网站 (<https://itol.embl.de/tree/>) 美化系统进化树<sup>[30]</sup>。

利用 TBtools 软件<sup>[24]</sup> 对辣椒 NAC 基因进行结构分析; 利用 MEME 在线软件 (<https://meme-suite.org/meme/tools/meme>) 分析辣椒 NAC 家族成员的保守基序, 基序基数设为 20, 其他参数均为默认值, 获得 MEME.XML 文件; 利用 NCBI 数据库的 CDD 工具 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/cdd/>) 预测辣椒 NAC 家族成员的结构域<sup>[31]</sup>, 下载 hitdata 文件; 利用 TBtools 软件将基因结构及蛋白保守基序和结构域结果进行可视化。

**1.2.3 辣椒 NAC 基因染色体定位和共线性分析** 基于辣椒基因组 GFF 文件, 利用 TBtools 软件绘制辣椒 NAC 基因染色体定位图<sup>[32]</sup>, 并对辣椒和拟南芥 NAC 基因进行共线性分析。

**1.2.4 辣椒 NAC 家族成员互作网络预测分析** 以拟南芥为参考, 利用 STRING 在线网站 (<https://cn.string-db.org/>) 中的 multiple sequences 模块预测辣椒 NAC 家族成员间及其与拟南芥 NAC 家族成员间的互作网络, 以 medium confidence (0.400) 为最小互作分数。

**1.2.5 辣椒 NAC 基因启动子顺式作用元件分析** 利用 TBtools 软件中的 GXF sequences Extract 模块在辣椒 GFF 文件中提取辣椒 NAC 基因起始位点上游 2 000 bp 的序列 (即启动子序列)<sup>[33]</sup>; 利用 PlantCARE 软件 (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 预测启动子的顺式作用元

件; 利用 PlantTFDB 在线网站 (<http://planttfdb.cbi.pku.edu.cn/>) 预测启动子上转录因子的结合位点<sup>[34]</sup>, 所有参数均为默认值; 利用 TBtools 软件进行可视化。

**1.2.6 NaCl 胁迫下辣椒 NAC 基因的表达分析** 选择株高 8.5~9.0 cm、基径 0.2 cm 的当年生辣椒耐盐自交系 H1023 和盐敏感自交系 XWHJ-M 植株进行 NaCl 胁迫实验, 每个自交系 100 株。样株均种植在上口径 10.5 cm、下口径 8.0 cm、高 7.5 cm 的花盆中, 每盆 2 株, 栽培基质为 V(营养土): V(蛭石): V(珍珠岩)=3:1:1。将 250 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl 溶液浇入栽培基质中, 每盆 50 mL。在温室大棚内进行胁迫实验, 棚内温度 25℃~30℃、空气相对湿度 70%~80%, 自然光照。实验设置 3 次重复, 分别在 NaCl 胁迫 0、3 和 72 h 采集植株基部向上完全展开的第 3 枚叶, 采用 Illumina 测序技术进行转录组测序分析, 将辣椒 NAC 基因的相对表达量进行均一化处理, 并利用 TBtools 软件绘制表达谱热图。

## 2 结果和分析

### 2.1 辣椒 NAC 家族成员鉴定及理化性质分析

本研究在辣椒全基因组中共鉴定出 102 个 NAC 家族成员, 命名为 CaNAC001 至 CaNAC102。分析结果 (附表 1) 表明: 这些家族成员的氨基酸残基数、理论相对分子质量、理论等电点和不稳定指数存在较大差异。各 CaNAC 家族成员的氨基酸残基数为 100~1 033, 其中, CaNAC087 的氨基酸残基数最多, CaNAC003 的氨基酸残基数最少。各 CaNAC 家族成员的理论相对分子质量为 3 396.38~107 653.20, 其中, CaNAC087 的理论相对分子质量最大, CaNAC025 的理论相对分子质量最小。各 CaNAC 家族成员的理论等电点为 pI 4.32~pI 9.96, 其中, CaNAC087 的理论等电点最大, CaNAC016 的理论等电点最小。102 个 CaNAC 家族成员中, 67 个家族成员的理论等电点小于 pI 7, 35 个家族成员的理论等电点大于 pI 7, 且仅有 13 个家族成员的理论等电点大于 pI 9。各 CaNAC 家族成员中, CaNAC096 的不稳定指数最小 (18.62), CaNAC087 的不稳定指数最大 (140.31), 其中, 73 个家族成员的不稳定指数大于 35, 29 个家族成员的不稳定指数小于 35。102 个 CaNAC 家族成员的 GRAVY 值均为负数, 说明这些 CaNAC 蛋白均为亲水蛋白。除 CaNAC005 外, 其他家族成员均无信号肽。

跨膜结构分析结果表明:98%的 CaNAC 家族成员没有跨膜结构域,仅 CaNAC053 和 CaNAC088 各有 1 个跨膜结构域,分别在 369~391 和 382~404 位氨基酸区域存在跨膜螺旋。

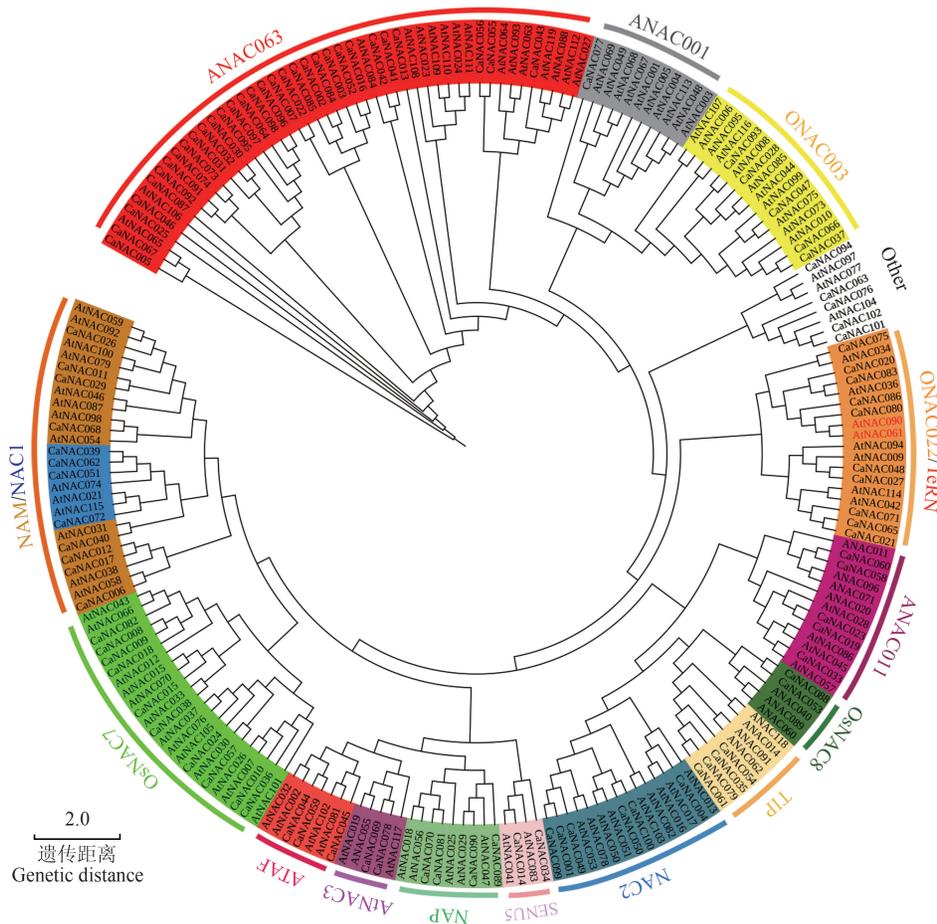
亚细胞定位结果表明:91 个 CaNAC 家族成员位于细胞核,其他家族成员位于细胞质。

### 2.2 辣椒 NAC 家族成员序列和结构特征分析

将辣椒 102 个 NAC 家族成员和拟南芥 113 个 NAC 家族成员进行同源性比对,并构建系统发育树,结果见图 1。由图 1 可见:辣椒和拟南芥的 NAC 家族成员被分成 15 组,其中 14 组对应 NAC 家族的 14 个亚族,剩余 1 组未聚类到任一亚族中。辣椒 NAC 家族成员分散在 15 组中,且各组的 CaNAC 数量不等,最少 1 个、最多 31 个。每组均包含辣椒和拟南芥的 NAC 家族成员,说明辣椒和拟南芥 NAC 家族成员的同源性较高。

基因结构分析结果(图 2-A)表明:102 个 CaNAC 基因的上游和下游均无非翻译区,并且这些基因均含有数量不等的外显子和内含子。其中, CaNAC094 基因内含子数量最多(6); CaNAC019、CaNAC023、CaNAC028、CaNAC035、CaNAC047、CaNAC049、CaNAC054、CaNAC093、CaNAC100 基因内含子数量次之(均为 5); CaNAC041、CaNAC042、CaNAC099 基因内含子数量较多(均为 4); CaNAC004、CaNAC034、CaNAC050、CaNAC053、CaNAC058、CaNAC060、CaNAC066、CaNAC088 基因内含子均为 3 个;含有 2 个内含子的 CaNAC 基因最多,有 47 个,占 CaNAC 基因总数的 46.1%;含有 1 个内含子 and 不含内含子的 CaNAC 基因较多,分别有 14 和 20 个,各占 CaNAC 基因总数的 13.7%和 19.6%。

保守基序分析结果(图 2-B)表明:CaNAC002、CaNAC084 的保守基序数量相同且最多,均有 15 个;



Ca: 辣椒 *Capsicum annuum* Linn.; At: 拟南芥 *Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh.

图 1 辣椒和拟南芥 NAC 家族成员的系统发育树  
Fig. 1 Phylogenetic tree of NAC family members of *Capsicum annuum* Linn. and *Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh.

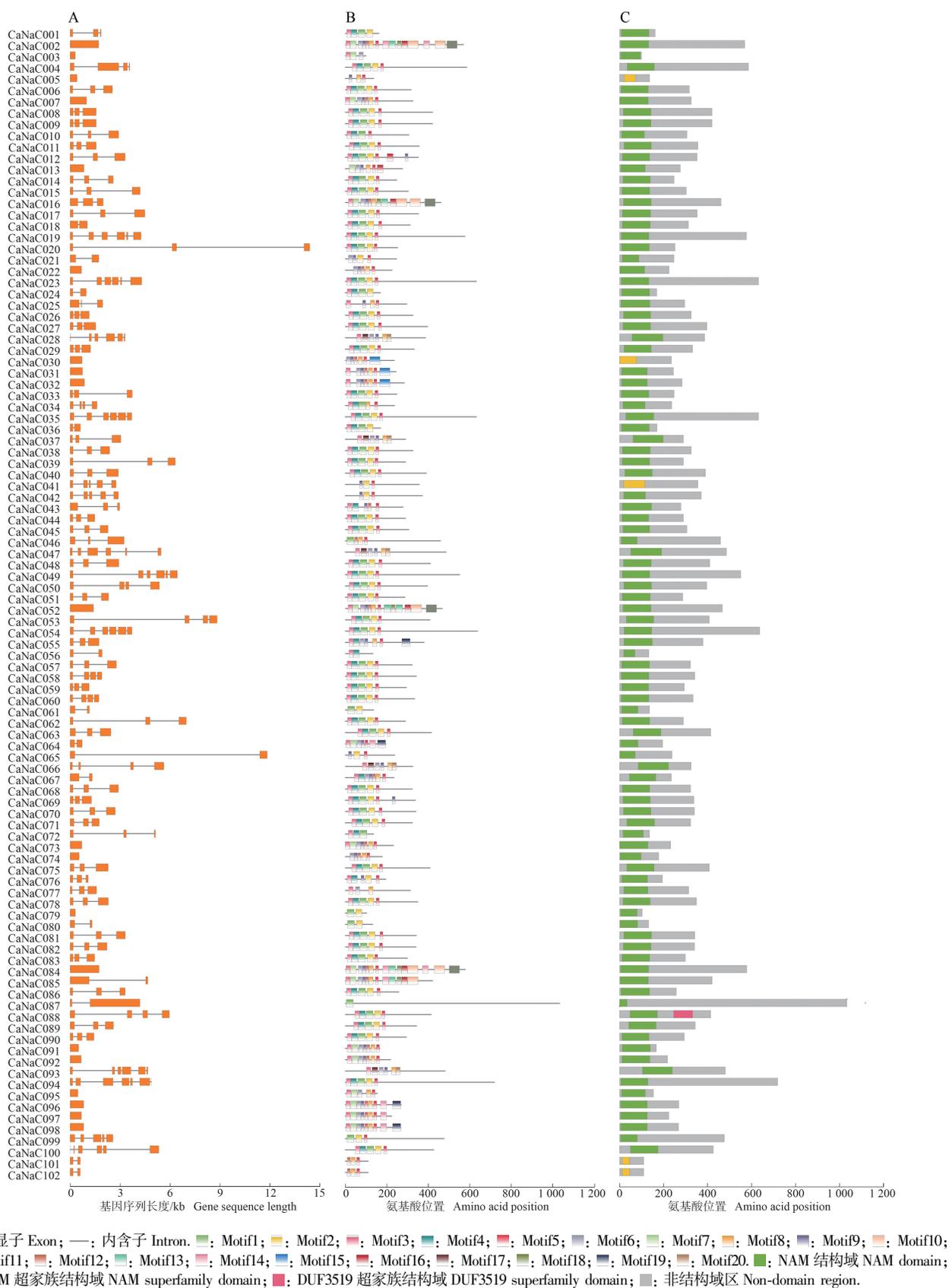


图 2 辣椒 NAC 家族成员的基因结构 (A)、保守基序 (B) 和结构域 (C) 分析

Fig. 2 Analyses on gene structures (A), conserved motifs (B), and domains (C) of NAC family members of *Capsicum annuum* Linn.

CaNAC016、CaNAC052、CaNAC085 的保守基序数量较多, 分别有 12、13 和 12 个。并且, 这 5 个 CaNAC 的保守基序排列顺序和长度较为相似, 说明这 5 个 CaNAC 家族成员的同源性较高。CaNAC087 的保守基序数量最少, 仅 1 个, 即 motif1。值得注意的是, 近 60% 的 CaNAC 含有 motif3、motif4 和 motif5, 其中 85 个 CaNAC 包含 motif3, 84 个 CaNAC 包含 motif5, 说明 CaNAC 家族成员的保守性较强。

蛋白结构域预测结果(图 2-C)表明: CaNAC005、CaNAC030、CaNAC041、CaNAC101、CaNAC102 含有 NAM superfamily 结构域, 说明这 5 个 CaNAC 具有 NAM superfamily 结构域的相似功能; CaNAC088 不仅含有 NAM 结构域, 还含有 DUF3519 superfamily 结构域, 说明 CaNAC088 不仅含有与 NAM 结构域相同的功能, 而且含有功能未知的 DUF3519 蛋白相似的功能; 剩余 96 个 CaNAC 仅含有 NAM 结构域, 说明这 96 个家族成员仅具有 NAM 结构域的同或相似功能。

### 2.3 辣椒 NAC 基因染色体定位和共线性分析

染色体定位结果(图 3)显示: 102 个 CaNAC 基因

分布在 13 条染色体上, 其中, Chr06 染色体上的基因最多, 有 12 个; 其次是 Chr01 和 Chr03 染色体, 各有 11 个基因; Chr08 和 Chr09 染色体上的基因数量最少, 均只有 4 个。另外, Chr01、Chr06、Chr07 和 Chr11 染色体上臂和下臂的基因聚集成簇, Chr03 和 Chr04 染色体上臂的基因聚集成簇, Chr02、Chr08 和 Chr12 染色体下臂的基因聚集成簇, 而 Chr00、Chr05、Chr09 和 Chr10 染色体上的基因分布分散。

共线性分析结果(图 4)表明: 有 54 对辣椒和拟南芥的 NAC 基因存在共线性。辣椒染色体中, Chr06 染色体上的共线性基因最多(10); 拟南芥染色体中, Chr5 染色体上的共线性辣椒多个 NAC 基因也与拟南芥单一 NAC 基因存在共线性基因最多(19)。另外, 辣椒 Chr08 和 Chr09 染色体上没有与拟南芥存在共线性的 NAC 基因。值得注意的是, 拟南芥多个 NAC 基因与辣椒单一 NAC 基因存在共线性, 如 *AtNAC018*、*AtNAC025*、*AtNAC055* 和 *AtNAC117* 基因均与 *CaNAC069* 基因存在共线性; 辣椒多个 NAC 基因也与拟南芥单一 NAC 基因存在共线性, 如 *CaNAC069*

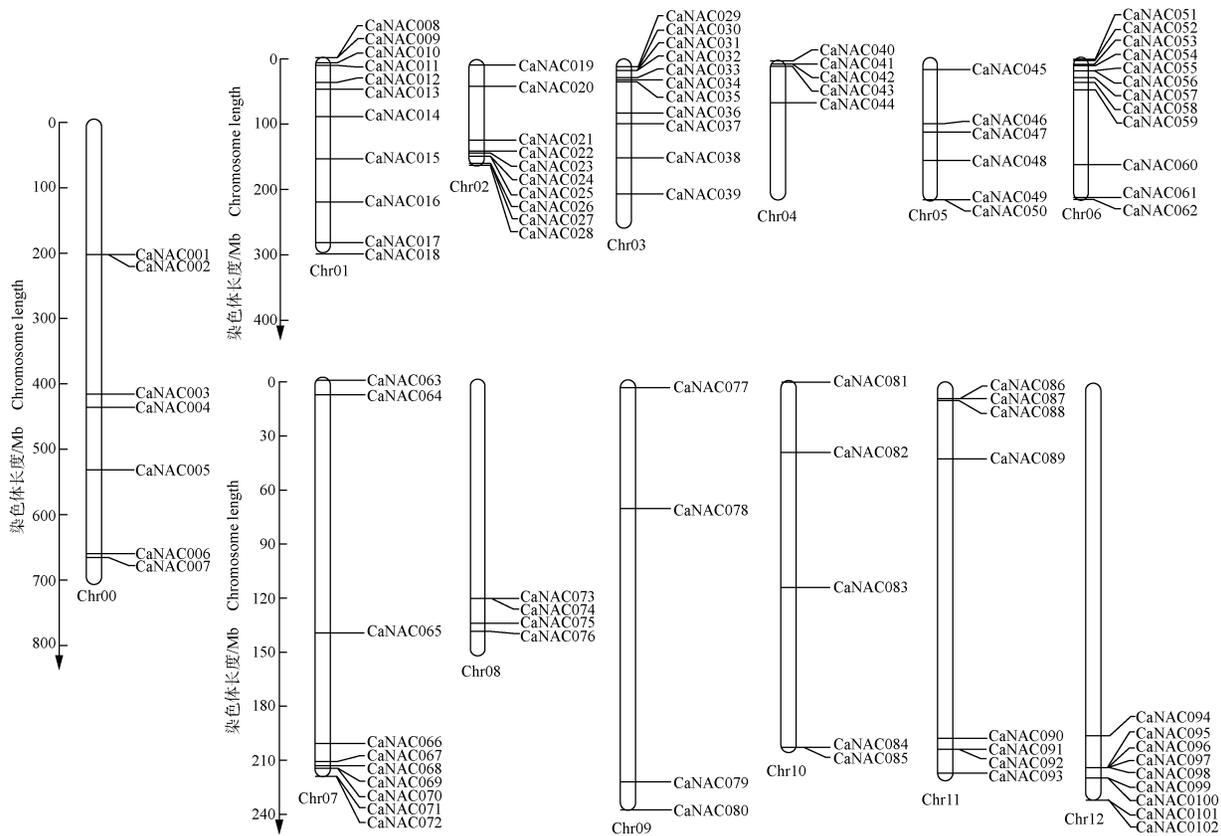
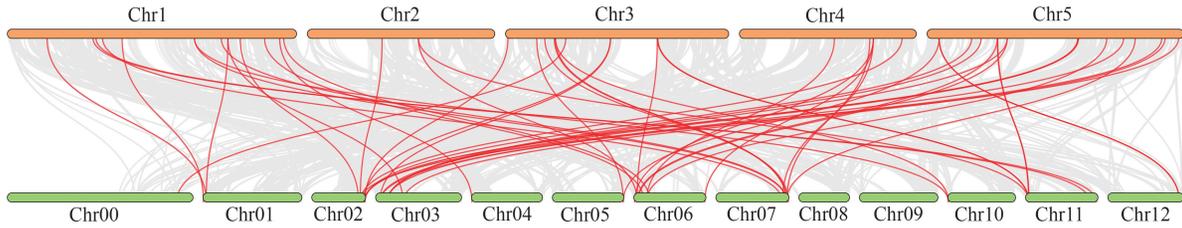


图 3 辣椒 NAC 家族基因的染色体定位  
Fig. 3 Chromosome localization of NAC family genes of *Capsicum annuum* Linn.

和 *CaNAC081* 基因与 *AtNAC018* 基因存在共线性。说明辣椒和拟南芥 *NAC* 基因的同源性较高, *NAC* 基因扩增可能发生在辣椒和拟南芥分化之前。

### 2.4 辣椒 *NAC* 家族成员互作预测分析

蛋白互作预测结果(图 5)显示:预测获得的蛋白互作网络有 *ATM*、*MYB46*、*AT3G13010*、*AT3G13020*、



—: 拟南芥 *Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh.; —: 辣椒 *Capsicum annuum* Linn. 灰线示 2 种植物基因组的共线性区 The gray lines show the collinearity regions in genomes of the two species; 红线示 2 种植物存在共线性的 *NAC* 基因 The red lines show the *NAC* genes of the two species with collinearity.

图 4 辣椒和拟南芥 *NAC* 家族基因共线性分析

Fig. 4 Collinearity analysis on *NAC* family genes of *Capsicum annuum* Linn. and *Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh.

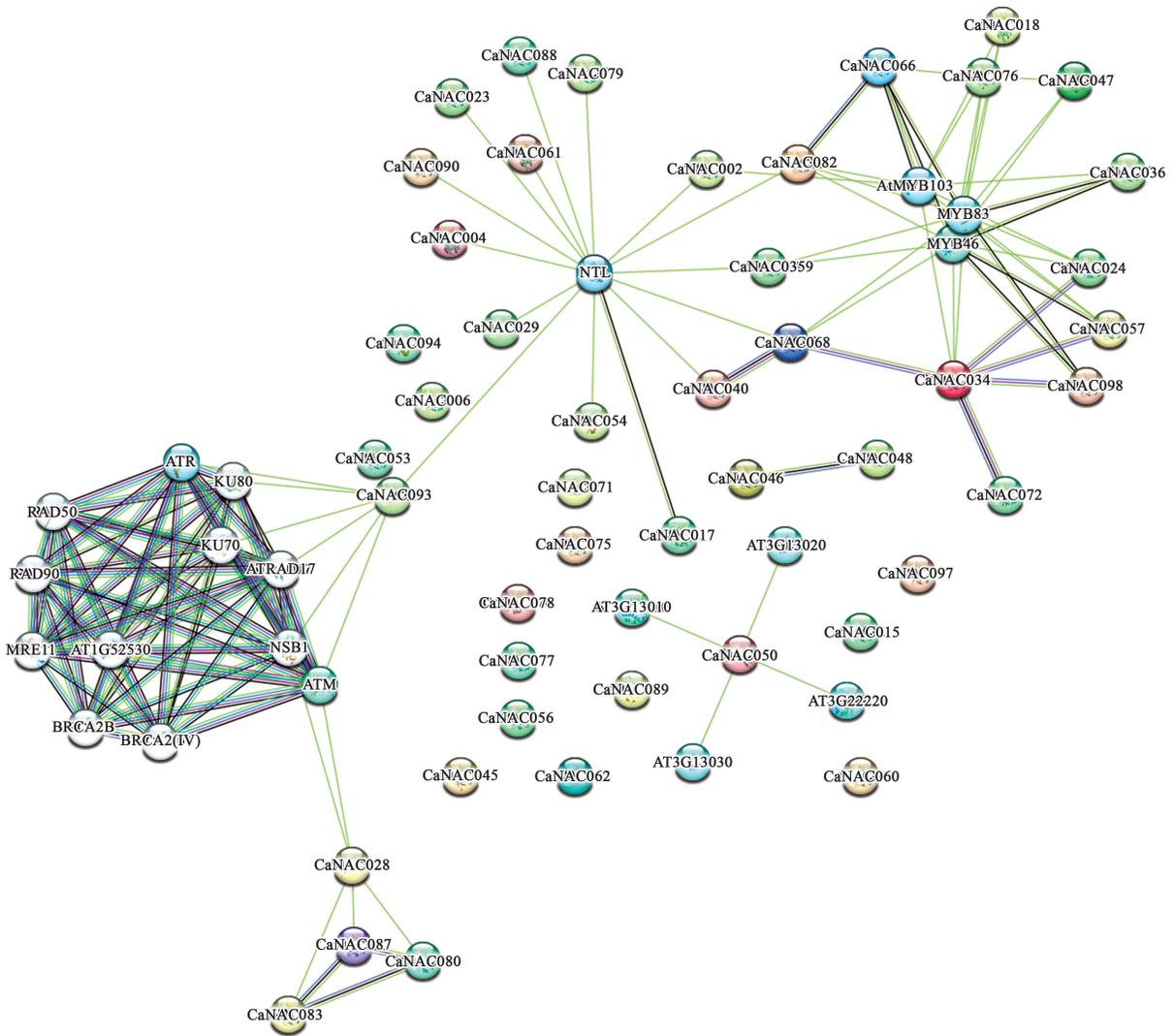


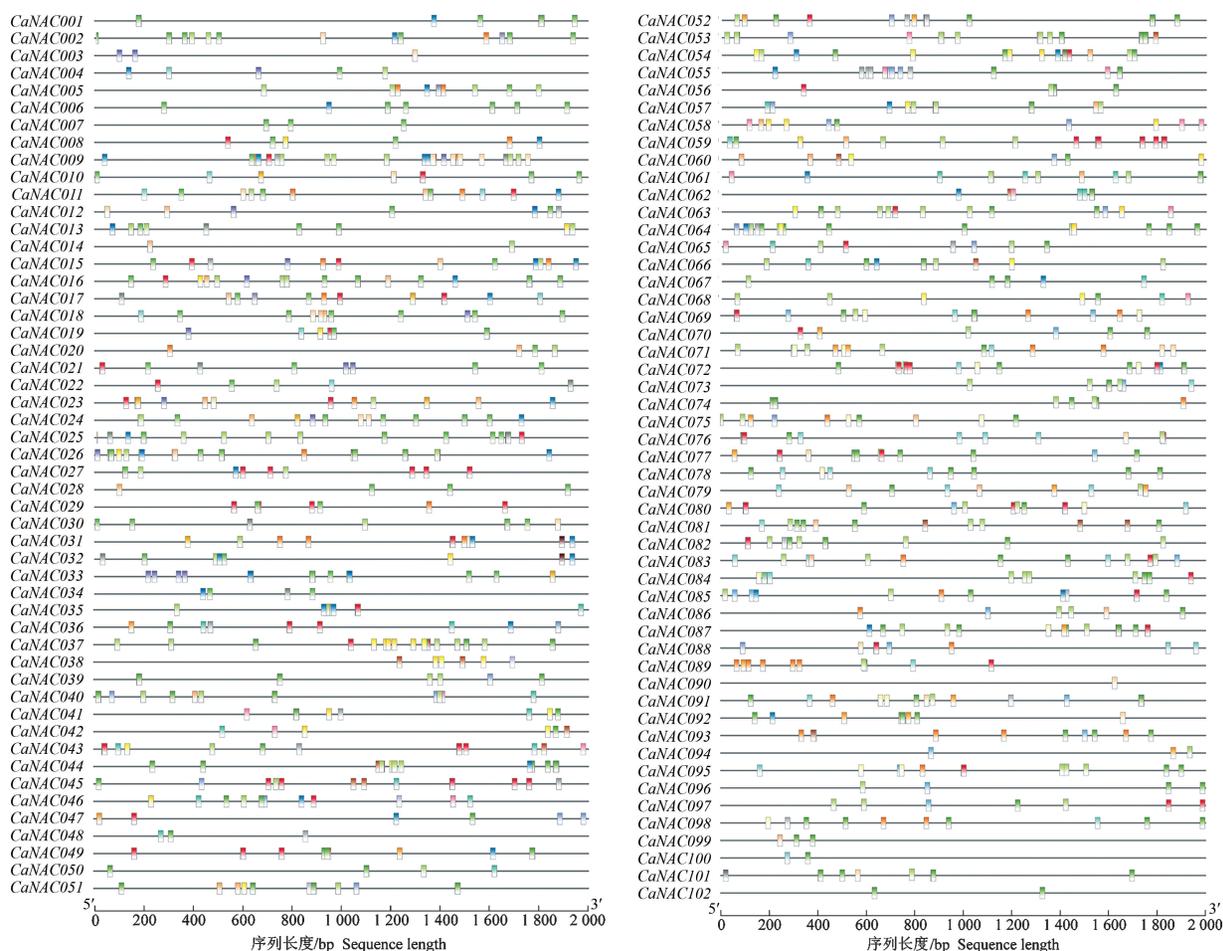
图 5 辣椒和拟南芥 *NAC* 家族成员互作网络

Fig. 5 Interaction network of *NAC* family members of *Capsicum annuum* Linn. and *Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh.

AT3G13030、AT3G22220、ATR、MYB83、AtMYB103、NTL 共 10 个核心蛋白, 这些蛋白与 CaNAC 家族成员存在较强的互作关系, 说明 CaNAC 家族成员与 MYB 转录因子、蛋白质转运体活性有较强的互作关系, 同时部分成员受丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶影响, 与 ATR 存在互作关系; CaNAC050 与 hAT 转座子超家族蛋白 (AT3G13010、AT3G13020、AT3G13030、AT3G22220) 也存在互作关系。总体来看, 多数 CaNAC 家族成员间不存在互作关系, 仅少数 CaNAC 家族成员间的互作关系较强。

## 2.5 辣椒 NAC 基因启动子顺式作用元件分析

启动子顺式作用元件分析结果(图 6)表明: 辣椒 102 个 NAC 基因的启动子共有 19 种顺式作用元件, 其中, 调节激素信号通路顺式作用元件有生长素响应元件、脱落酸响应元件、茉莉酸甲酯响应元件、赤霉素响应元件、水杨酸响应元件, 非生物胁迫相关顺式作用元件有光响应元件、防御和胁迫响应元件、参与缺氧特异性诱导的类似增强剂的元件、低温响应元件、干旱诱导的 MYB 结合位点, 生长发育相关顺式作用元件有种子特异性调控元件、昼夜节律控制调控元



■: 光响应元件 Light responsive element; ■: 生长素响应元件 Auxin responsive element; ■: 干旱诱导的 MYB 结合位点 MYB binding site involved in drought inducibility; ■: 防御和胁迫响应元件 Defense and stress responsive element; ■: 脱落酸响应元件 Abscisic acid responsive element; ■: 种子特异性调控元件 Seed specific regulatory element; ■: 茉莉酸甲酯响应元件 MeJA responsive element; ■: 赤霉素响应元件 Gibberellin responsive element; ■: 低温响应元件 Low temperature responsive element; ■: 玉米胶蛋白代谢调控元件 Zein metabolism regulatory element; ■: MYBHv1 结合位点 MYBHv1 binding site; ■: 参与胚乳表达的顺式作用元件 Cis-acting element involved in endosperm expression; ■: 水杨酸响应元件 Salicylic acid responsive element; ■: 昼夜节律控制调控元件 Circadian control regulatory element; ■: 参与缺氧特异性诱导的类似增强剂的元件 Enhancer like element involved in anoxic specific inducibility; ■: 机械损伤响应元件 Wound responsive element; ■: 细胞周期调控元件 Cell cycle regulatory element; ■: 与类黄酮生物合成基因调控相关的 MYB 结合位点 MYB binding site involved in flavonoid biosynthetic genes regulation; ■: 分生组织特异性激活调控元件 Meristem specific activation regulatory element.

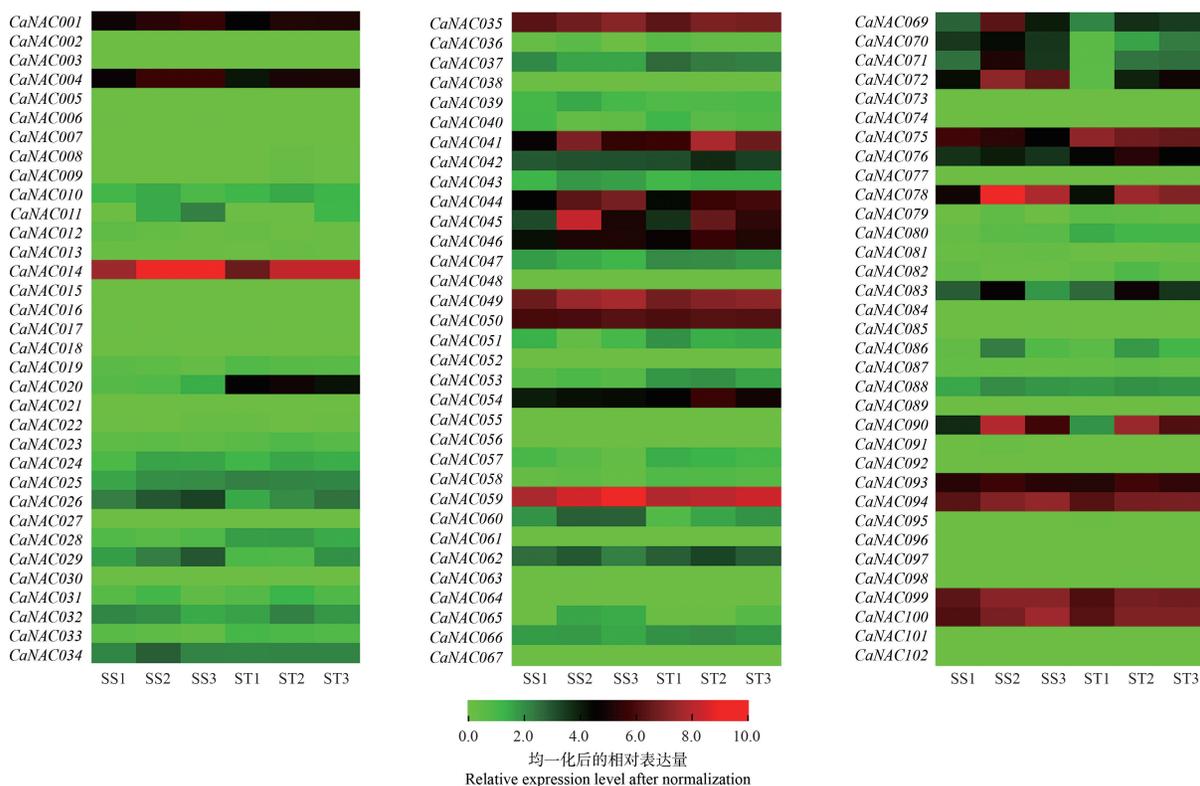
图 6 辣椒 NAC 基因启动子顺式作用元件分析  
Fig. 6 Analysis on cis-acting elements of NAC gene promoters of *Capsicum annuum* Linn.

件、细胞周期调控元件、玉米胶蛋白代谢调控元件、MYBHv1 结合位点、参与胚乳表达的顺式作用元件、机械损伤响应元件、与类黄酮生物合成基因调控相关的 MYB 结合位点、分生组织特异性激活调控元件。综合来看,每个辣椒 *NAC* 基因的启动子都包含多个与调节激素信号通路和非生物胁迫相关的顺式作用元件,表明辣椒 *NAC* 基因可参与调节激素信号通路和非生物胁迫响应。并且,每个辣椒 *NAC* 基因的启动子包含多个顺式作用元件,说明这些基因具有多个调控功能。

## 2.6 辣椒 *NAC* 基因在 NaCl 胁迫下的表达分析

基因表达谱热图(图7)显示:辣椒2个自交系叶

中 *NAC* 基因的相对表达量在 NaCl 胁迫不同时间存在较大差异。2个自交系的 *CaNAC041*、*CaNAC045*、*CaNAC069*、*CaNAC078*、*CaNAC090* 基因在不同 NaCl 胁迫时间的表达模式相同,均表现为在胁迫3h明显上调、在胁迫72h明显下调。2个自交系的 *CaNAC001*、*CaNAC004*、*CaNAC014*、*CaNAC026*、*CaNAC044*、*CaNAC049*、*CaNAC059*、*CaNAC094*、*CaNAC100* 基因在不同 NaCl 胁迫时间的表达水平均上调,但 *CaNAC075* 基因的表达水平下调。与 XWHJ-M 相比,H1023 中 *CaNAC020* 和 *CaNAC075* 基因的相对表达量较高,而 *CaNAC014*、*CaNAC026* 和 *CaNAC078* 基因的相对表达量则较低。



SS1,SS2,SS3: 依次代表 XWHJ-M 受 NaCl 胁迫 0、3 和 72 h Representing XWHJ-M at 0,3, and 72 h of NaCl stress in turn; ST1,ST2,ST3: 依次代表 H1023 受 NaCl 胁迫 0、3 和 72 h Representing H1023 at 0, 3, and 72 h of NaCl stress in turn.

图7 250 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 胁迫下辣椒盐敏感自交系 XWHJ-M 和耐盐自交系 H1023 叶中 *NAC* 基因的表达谱热图

Fig. 7 Heat map of expression profile of *NAC* genes in leaves of salt sensitive inbred line XWHJ-M and salt-tolerant inbred line H1023 of *Capsicum annuum* Linn. under 250 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl stress

## 3 讨论和结论

近年来,随着越来越多物种全基因组测序工作的陆续完成,多种植物 *NAC* 家族成员被鉴定出来,其

中,拟南芥有 117 个<sup>[35]</sup>,白菜 (*Brassica rapa* var. *glabra* Regel) 有 188 个<sup>[36]</sup>,烟草 (*Nicotiana tabacum* Linn.) 有 152 个<sup>[37]</sup>,水稻 (*Oryza sativa* Linn.) 有 151 个<sup>[38]</sup>,玉米 (*Zea mays* Linn.) 有 87 个<sup>[39]</sup>,丹参 (*Salvia miltiorrhiza* Bunge) 有 84 个<sup>[40]</sup>,莲 (*Nelumbo nucifera*

Gaertn.)有82个<sup>[41]</sup>。本研究基于辣椒品种‘Zunla-1’全基因组数据鉴定出102个NAC家族成员,数量明显少于拟南芥、白菜、烟草、水稻等植物,这可能是由于不同植物的基因组大小和基因复制方式不同或者辣椒基因组中没有大规模的片段复制且相对保守。

本研究结果显示:102个CaNAC可分成15组,其中14组对应NAC家族的14个亚族;并且,每组中的家族成员数量存在较大差异,各家族成员的功能也存在差异。相关研究表明:拟南芥NAC2亚族基因参与植物氧化应激反应<sup>[42]</sup>,NAM亚族及NAC1亚族基因与拟南芥的形态发生有关<sup>[43]</sup>,而ATAF和AtNAC3亚族基因参与拟南芥的应激反应<sup>[44]</sup>。从系统发育树看,辣椒和拟南芥NAC家族成员的同源性较高,由此推测,辣椒的这些亚族基因可能具有相似的功能。值得注意的是,辣椒大部分NAC基因启动子包含能够响应生长素、脱落酸、茉莉酸甲酯、赤霉素和水杨酸的顺式作用元件,表明辣椒NAC基因能够参与调节外源激素响应,但具体响应机制有待进一步研究。

相关研究表明:NAC基因能够参与植物对多种非生物胁迫的响应。例如:CaNAC55基因可参与辣椒对盐害、干旱等非生物胁迫的响应<sup>[18]</sup>;沉默CaNAC083基因后辣椒的耐高温能力增强,而过表达该基因则使植株的耐高温能力减弱<sup>[45]</sup>。本研究对NaCl胁迫0、3和72h辣椒盐敏感自交系XWHJ-M和耐盐自交系H1023叶中NAC基因的表达水平进行了分析,结果显示:与XWHJ-M相比,H1023中CaNAC020和CaNAC075基因的相对表达量较高,而CaNAC014、CaNAC026和CaNAC078基因的相对表达量较低,据此认为这些基因可能在辣椒响应NaCl胁迫中发挥重要作用。

综上所述,辣椒的102个NAC家族成员均为亲水蛋白,多数成员无跨膜结构域且较为保守,并且主要定位于细胞核,且与拟南芥NAC家族成员的同源性较高。辣椒NAC基因能够参与调节激素响应和非生物胁迫响应等生理过程,其中,CaNAC014、CaNAC020、CaNAC026、CaNAC075和CaNAC078基因可能在辣椒响应盐胁迫过程中发挥重要作用。

#### 参考文献:

- [1] 权梦萍,徐佳慧,尹佳茗,等.油菜素内酯调控植物响应非生物逆境胁迫的生理机制[J].植物保护学报,2023,50(1):22-31.
- [2] OOKA H, SATOH K, DOI K, et al. Comprehensive analysis of NAC family genes in *Oryza sativa* and *Arabidopsis thaliana*[J]. DNA Research, 2003, 10(6): 239-247.
- [3] 张忠鑫,郭夕雯,汪泽文,等.欧李NAC基因家族的鉴定及表达分析[J].果树学报,2023,40(2):206-222.
- [4] LU X, ZHANG X F, DUAN H, et al. Three stress-responsive NAC transcription factors from *Populus euphratica* differentially regulate salt and drought tolerance in transgenic plants [J]. Physiologia Plantarum, 2018, 162(1): 73-97.
- [5] REDILLAS M C F R, JEONG J S, KIM Y S, et al. The overexpression of *OsNAC9* alters the root architecture of rice plants enhancing drought resistance and grain yield under field conditions [J]. Plant Biotechnology Journal, 2012, 10(7): 792-805.
- [6] 李小兰,胡玉鑫,杨星,等.非生物胁迫相关NAC转录因子的结构及功能[J].植物生理学报,2013,49(10):1009-1017.
- [7] 樊艳,王星斗,黄娟娟,等.杨树ERF、MYB和NAC转录因子家族基因耐盐胁迫表达特性分析[J].植物生理学报,2021,57(8):1668-1678.
- [8] 张雪梅,姚文静,赵凯,等.杨树NAC7转录因子基因应答盐胁迫表达[J].东北林业大学学报,2017,45(8):6-9.
- [9] 王会文,范军强,路晓明,等.白菜型冬油菜NAC基因家族鉴定及表达分析[J].江苏农业学报,2022,38(5):1315-1329.
- [10] 李宝昌,陈岳,张涵,等.黄瓜CsNAC032基因的克隆及盐胁迫响应分析[J].江苏农业科学,2022,50(18):60-65.
- [11] TANJA C, JASMINA R, STELA J, et al. Quality of pepper seed by-products: a review[J]. Foods, 2022, 11(5): 748.
- [12] 李巧玲.辣椒中有效成分的提取及利用[J].山西食品工业,2003(3):30-32.
- [13] 张庆银,王子凡,王丹丹,等.基于主成分分析法的加工辣椒自交系筛选与品质指标分析[J].蔬菜,2022(7):17-21.
- [14] YING H, WANG Z, ZHANG Y, et al. Capsaicin induces apoptosis in human osteosarcoma cells through AMPK-dependent and AMPK-independent signaling pathways [J]. Molecular and Cellular Biochemistry, 2013, 384(1): 229-237.
- [15] ZHANG Z R, ZHU R R, JI X H, et al. Genome-wide characterization and expression analysis of the *HD-ZIP* gene family in response to salt stress in pepper [J]. International Journal of Genomics, 2020, 20(1): 1-15.
- [16] 刘雪梅,王悦,李玮琦,等.辣椒miR169及其靶基因的生物信息学分析[J].江苏农业学报,2021,37(6):1510-1515.
- [17] 张杰,陈兴浩,庞丁玮,等.毛果杨OSCA基因家族的鉴定及其在盐胁迫下的表达分析[J].分子植物育种,2022,20(13):4323-4330.
- [18] 吴荡,刁卫平,王述彬,等.辣椒CaNAC55基因克隆与表达分析[J].西北植物学报,2021,41(7):1120-1126.
- [19] 王子雨.辣椒CaNAC035基因上游调控因子CabHLH79的鉴定及其调控机理的研究[D].杨凌:西北农林科技大学,2022:1-2.
- [20] MA J, WANG L Y, DAI J X, et al. The NAC-type transcription factor CaNAC46 regulates the salt and drought tolerance of transgenic *Arabidopsis thaliana*[J]. BMC Plant Biology, 2021, 21

- (1): 11.
- [21] HOU X M, ZHANG H F, LIU S Y, et al. The NAC transcription factor CaNAC064 is a regulator of cold stress tolerance in peppers [J]. *Plant Science*, 2020, 291: 110346.
- [22] 鲍俊华, 李珂, 王程程, 等. 苹果全基因组 AHK 家族成员鉴定及表达分析[J]. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2021, 46(9): 65-74.
- [23] 温小蕙. 甘菊头状花序上舌状花和管状花发育调控网络的构建[D]. 北京: 北京林业大学, 2020: 93-107.
- [24] CHEN C J, CHEN H, ZHANG Y, et al. TBtools: an integrative toolkit developed for interactive analyses of big biological data[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(8): 1194-1202.
- [25] 刘婷婷, 李晓曼, 张晓辉, 等. 萝卜全基因组中 *SPL* 基因家族成员的鉴定与分析[J]. *植物遗传资源学报*, 2021, 22(4): 1145-1156.
- [26] 韩建霞, 曹喜兵, 刘海芳, 等. 白花泡桐 TCP 家族分析及其对丛枝病和干旱的响应[J]. *森林与环境学报*, 2022, 42(4): 337-345.
- [27] 申龙斌, 秦于玲, 刘子记, 等. 黄灯笼辣椒 *CcCASPI* 基因的克隆与 VIGS 载体构建[J]. *分子植物育种*, 2022, 20(20): 6742-6749.
- [28] 范正阳, 吴秋桢, 张春渝, 等. 香蕉 PRMT 家族全基因组鉴定及 *PRMT5* 进化分析[J]. *江西农业大学学报*, 2022, 44(3): 569-582.
- [29] 郝青婷, 高伟, 闫虎斌, 等. 绿豆 *WRKY* 基因家族的全基因组鉴定及生物信息学分析[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2023, 51(5): 59-71, 81.
- [30] 贺玉梅. 辣椒 BTB 蛋白家族基因鉴定及相关基因响应疫霉菌侵染和非生物胁迫的功能研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020: 16-31.
- [31] 周士钊, 罗婷, 刘莉, 等. 苔藓 NAC 基因家族的生物信息学分析[J]. *基因组学与应用生物学*, 2022, 41(4): 822-833.
- [32] 林欢, 段伟科, 周怡, 等. 辣椒 *CDPK* 基因家族的鉴定、进化与表达分析[J]. *核农学报*, 2021, 35(1): 7-17.
- [33] 刘司瑜, 林艺灵, 王令宇, 等. 石榴 *ATG* 基因家族鉴定及其在非生物胁迫下的表达模式分析[J]. *植物资源与环境学报*, 2022, 31(5): 37-49.
- [34] 任伟超, 米要磊, 孟祥霄, 等. 人参 NAC 基因家族成员的鉴定与表达分析[J]. *世界科学技术: 中医药现代化*, 2021, 23(9): 3376-3387.
- [35] KIM Y S, KIM S G, PARK J E, et al. A membrane-bound NAC transcription factor regulates cell division in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2006, 18(11): 3132-3144.
- [36] 陈国户, 庞小可, 李广, 等. 白菜 NAC 基因家族全基因组鉴定及其应答春化反应的表达分析[J]. *南京农业大学学报*, 2022, 45(4): 656-665.
- [37] RUSHTON P J, BOKOWIEC M T, HAN S C, et al. Tobacco transcription factors; novel insights into transcriptional regulation in the Solanaceae[J]. *Plant Physiology*, 2008, 147(1): 280-295.
- [38] NURUZZAMAN M, MANIMEKALAI R, SHARONI A M, et al. Genome-wide analysis of NAC transcription factor family in rice [J]. *Gene*, 2010, 465: 30-44.
- [39] WANG G R, YUAN Z, ZHANG P Y, et al. Genome-wide analysis of NAC transcription factor family in maize under drought stress and rewatering[J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2020, 26(4): 705-717.
- [40] 李海燕, 刘天壤, 陈佳惠, 等. 丹参 NAC 基因家族全基因组鉴定及表达研究[J]. *中国现代中药*, 2023, 25(3): 499-512.
- [41] SONG H Y, LIU YAN L, DONG G Q, et al. Genome-wide characterization and comprehensive analysis of NAC transcription factor family in *Nelumbo nucifera*[J]. *Frontiers in Genetics*, 2022, 13: 901833.
- [42] DE CLERCQ I, VERNEIRSEN V, VAN AKEN O, et al. The membrane-bound NAC transcription factor ANAC013 functions in mitochondrial retrograde regulation of the oxidative stress response in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(9): 3472-3490.
- [43] AIDA M, ISHIDA T, FUKAKI H, et al. Genes involved in organ separation in *Arabidopsis*: an analysis of the *cup-shaped cotyledon* mutant[J]. *The Plant Cell*, 1997, 9(6): 841-857.
- [44] COLLINGE M, BOLLER T. Differential induction of two potato genes, *Stprx2* and *StNAC*, in response to infection by *Phytophthora infestans* and to wounding[J]. *Plant Molecular Biology*, 2001, 46(5): 521-529.
- [45] 胡慧芳, 王子雨, 潘潇潇, 等. 辣椒转录因子 CaNAC083 对高温胁迫的响应[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2023, 51(3): 121-131.

(责任编辑: 佟金凤)

附表1 辣椒 NAC 家族成员的理化性质

Supplementary table 1 Physicochemical properties of NAC family members of *Capsicum annuum* Linn.

登录号 Accession number	蛋白名 Protein name	氨基酸残基数 Amino acid residue number	理论相对分子质量 Theoretical relative molecular mass	理论等电点 Theoretical isoelectric point (pI)	不稳定指数 Instability index	GRAVY 值 GRAVY value	信号态 <sup>1)</sup> Signal peptide <sup>1)</sup>
Capana00g000168	CaNAC001	162	19 189.98	9.82	32.00	-0.925	-
Capana00g000175	CaNAC002	569	64 509.12	4.44	47.09	-0.566	-
Capana00g001681	CaNAC003	100	11 800.47	8.42	29.29	-0.701	-
Capana00g001918	CaNAC004	586	65 836.02	4.80	44.93	-0.603	-
Capana00g003238	CaNAC005	137	16 085.25	6.90	63.03	-0.647	+

续附表1 Supplementary table 1 (Continued)

登录号 Accession number	蛋白名 Protein name	氨基酸残基数 Amino acid residue number	理论相对分子质量 Theoretical relative molecular mass	理论等电点 Theoretical isoelectric point (pI)	不稳定指数 Instability index	GRAVY 值 GRAVY value	信号态 <sup>1)</sup> Signal peptide <sup>1)</sup>
Capana00g004670	CaNAC006	317	36 117.29	6.01	41.26	-0.724	-
Capana00g004843	CaNAC007	326	37 025.52	5.09	47.97	-0.601	-
Capana01g000033	CaNAC008	420	48 049.16	6.30	54.28	-0.862	-
Capana01g000034	CaNAC009	420	48 049.16	6.30	54.28	-0.862	-
Capana01g000515	CaNAC010	306	35 389.52	6.21	53.86	-0.795	-
Capana01g000650	CaNAC011	356	39 653.04	7.08	33.60	-0.376	-
Capana01g001228	CaNAC012	352	39 194.70	7.20	43.54	-0.765	-
Capana01g001521	CaNAC013	276	31 709.64	5.39	31.61	-0.476	-
Capana01g002000	CaNAC014	248	28 339.10	9.59	41.55	-0.766	-
Capana01g002406	CaNAC015	303	34 931.85	7.79	36.78	-0.865	-
Capana01g003266	CaNAC016	461	52 269.00	4.32	49.60	-0.513	-
Capana01g004120	CaNAC017	353	39 912.81	8.98	43.64	-0.820	-
Capana01g004489	CaNAC018	313	35 941.19	6.11	46.28	-0.793	-
Capana02g000057	CaNAC019	577	66 017.32	5.09	47.38	-0.708	-
Capana02g000302	CaNAC020	252	29 078.84	6.11	47.23	-0.682	-
Capana02g001393	CaNAC021	247	28 046.12	8.84	36.04	-0.898	-
Capana02g002153	CaNAC022	225	26 139.36	7.70	50.25	-0.965	-
Capana02g002277	CaNAC023	632	72 567.51	5.89	43.65	-0.615	-
Capana02g002612	CaNAC024	169	19 724.36	9.03	32.90	-0.788	-
Capana02g002682	CaNAC025	296	3 396.38	6.60	57.08	-0.706	-
Capana02g003352	CaNAC026	326	37 304.05	7.58	44.92	-0.771	-
Capana02g003374	CaNAC027	397	44 841.20	6.14	43.73	-0.570	-
Capana02g003557	CaNAC028	387	43 104.01	5.03	44.87	-0.744	-
Capana03g000802	CaNAC029	332	38 094.91	7.08	30.27	-0.674	-
Capana03g000991	CaNAC030	236	26 385.19	4.61	27.14	-0.697	-
Capana03g001014	CaNAC031	245	27 958.60	5.15	29.92	-0.550	-
Capana03g001027	CaNAC032	284	32 040.93	4.90	28.97	-0.558	-
Capana03g001525	CaNAC033	248	28 742.10	5.02	55.72	-0.775	-
Capana03g001657	CaNAC034	237	27 052.17	6.16	42.05	-0.695	-
Capana03g001780	CaNAC035	632	69 859.68	4.88	38.45	-0.589	-
Capana03g002541	CaNAC036	170	19 745.75	9.03	28.83	-0.513	-
Capana03g002678	CaNAC037	290	33 066.60	8.46	48.61	-0.657	-
Capana03g003003	CaNAC038	326	36 997.55	6.73	43.82	-0.667	-
Capana03g003315	CaNAC039	290	33 344.58	5.86	47.06	-0.650	-
Capana04g000051	CaNAC040	390	44 111.53	6.28	29.54	-0.618	-
Capana04g000414	CaNAC041	356	39 531.59	4.91	46.51	-0.769	-
Capana04g000417	CaNAC042	371	40 958.12	4.67	56.14	-0.662	-
Capana04g000587	CaNAC043	279	31 122.00	5.72	48.61	-0.384	-
Capana04g001537	CaNAC044	290	33 316.91	8.10	49.60	-0.610	-
Capana05g000569	CaNAC045	306	34 941.42	6.96	37.23	-0.694	-
Capana05g001292	CaNAC046	459	51 265.68	5.81	49.97	-0.934	-
Capana05g001365	CaNAC047	486	53 960.31	6.45	48.75	-0.739	-
Capana05g001593	CaNAC048	410	46 210.93	6.64	51.08	-0.561	-
Capana05g002476	CaNAC049	551	61 611.87	4.69	40.20	-0.479	-
Capana05g002477	CaNAC050	396	44 636.37	5.41	52.75	-0.629	-
Capana06g000136	CaNAC051	287	33 371.42	5.67	38.86	-0.669	-
Capana06g000341	CaNAC052	467	53 668.32	4.64	50.71	-0.635	-
Capana06g000625	CaNAC053	408	45 904.68	9.00	48.64	-0.565	-
Capana06g000752	CaNAC054	637	70 106.05	4.77	37.43	-0.505	-
Capana06g001075	CaNAC055	379	42 935.65	5.23	45.53	-0.781	-
Capana06g001093	CaNAC056	133	15 362.09	4.77	55.89	-0.628	-
Capana06g001387	CaNAC057	322	37 593.68	5.85	46.51	-0.937	-

续附表1 Supplementary table 1 (Continued)

登录号 Accession number	蛋白名 Protein name	氨基酸残基数 Amino acid residue number	理论相对分子质量 Theoretical relative molecular mass	理论等电点 Theoretical isoelectric point (pI)	不稳定指数 Instability index	GRAVY 值 GRAVY value	信号态 <sup>1)</sup> Signal peptide <sup>1)</sup>
Capana06g001560	CaNAC058	342	38 473.75	5.49	48.39	-0.634	-
Capana06g001739	CaNAC059	294	33 666.26	6.26	54.98	-0.660	-
Capana06g002441	CaNAC060	334	37 909.19	5.38	42.92	-0.708	-
Capana06g002936	CaNAC061	136	15 874.93	9.45	29.11	-1.000	-
Capana06g003012	CaNAC062	290	33 382.69	5.88	46.61	-0.575	-
Capana07g000058	CaNAC063	415	47 216.46	5.41	44.95	-0.745	-
Capana07g000215	CaNAC064	196	22 845.61	4.67	23.17	-0.588	-
Capana07g001015	CaNAC065	238	26 973.29	9.55	40.81	-0.709	-
Capana07g001769	CaNAC066	325	36 572.43	7.22	34.36	-0.582	-
Capana07g002072	CaNAC067	235	27 477.44	9.29	38.25	-0.763	-
Capana07g002159	CaNAC068	323	36 227.70	8.80	43.87	-0.531	-
Capana07g002219	CaNAC069	338	37 663.34	6.91	44.35	-0.538	-
Capana07g002220	CaNAC070	340	37 991.59	8.56	42.84	-0.734	-
Capana07g002471	CaNAC071	323	37 193.62	7.15	50.78	-0.805	-
Capana07g002485	CaNAC072	136	15 524.62	8.69	53.73	-0.642	-
Capana08g000884	CaNAC073	232	26 851.41	6.76	34.74	-0.803	-
Capana08g000885	CaNAC074	178	20 635.32	6.32	31.84	-0.915	-
Capana08g001727	CaNAC075	408	46 311.27	6.64	55.77	-0.787	-
Capana08g001999	CaNAC076	195	22 354.70	4.70	57.20	-0.668	-
Capana09g000105	CaNAC077	314	36 503.61	5.09	38.07	-0.929	-
Capana09g000936	CaNAC078	350	39 616.84	9.11	32.70	-0.644	-
Capana09g002022	CaNAC079	103	11 994.65	9.78	28.79	-0.837	-
Capana09g002444	CaNAC080	132	15 275.47	9.46	30.73	-0.631	-
Capana10g000063	CaNAC081	342	39 042.67	8.52	36.10	-0.837	-
Capana10g000683	CaNAC082	341	39 079.38	6.00	44.68	-0.784	-
Capana10g001138	CaNAC083	299	34 394.14	6.22	39.33	-0.472	-
Capana10g002356	CaNAC084	578	65 162.82	4.40	47.56	-0.542	-
Capana10g002363	CaNAC085	421	48 316.66	5.54	44.77	-0.773	-
Capana11g000328	CaNAC086	258	29 664.62	8.53	51.69	-0.622	-
Capana11g000329	CaNAC087	1 033	107 653.20	9.96	140.31	-1.099	-
Capana11g000346	CaNAC088	414	46 589.52	8.86	49.47	-0.731	-
Capana11g000795	CaNAC089	344	40 339.15	6.07	31.67	-0.900	-
Capana11g001813	CaNAC090	294	33 846.25	7.05	31.38	-0.642	-
Capana11g001932	CaNAC091	167	19 896.75	9.55	20.16	-1.085	-
Capana11g001935	CaNAC092	218	25 620.88	6.21	31.10	-0.989	-
Capana11g002231	CaNAC093	481	54 720.15	5.27	49.84	-0.764	-
Capana12g002058	CaNAC094	719	79 497.29	4.68	40.07	-0.289	-
Capana12g002348	CaNAC095	154	18 037.93	9.57	44.32	-0.803	-
Capana12g002352	CaNAC096	269	31 407.02	5.00	18.62	-0.850	-
Capana12g002357	CaNAC097	224	26 750.13	8.89	30.45	-1.126	-
Capana12g002360	CaNAC098	268	31 171.79	4.90	19.02	-0.816	-
Capana12g002456	CaNAC099	476	52 876.41	4.60	32.05	-0.556	-
Capana12g002457	CaNAC100	426	47 627.66	5.35	53.60	-0.619	-
Capana12g002917	CaNAC101	110	12 963.46	4.52	25.28	-0.703	-
Capana12g002918	CaNAC102	110	12 963.46	4.52	25.28	-0.703	-

<sup>1)</sup> +: 有信号肽 With signal peptide; -: 无信号肽 Without signal peptide.