湖南农业大学学报(自然科学版)　2022，48(3)：282–288. DOI：10.13331/j.cnki.jhau.2022.03.005
Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences)

引用格式：
杜杰，雷平，张亮，龙青山，毕世宇，郭照辉，王运生，陈武，刘清术. 短短芽孢杆菌 TetR 基因家族的鉴定及表达模式分析[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版)，2022，48(3)：282–288.
DU J，LEI P，ZHANG L，LONG Q S，BI S Y，GUO Z H，WANG Y S，CHEN W，LIU Q S. Identification and expression analysis of TetR gene family of *Brevibacillus brevis*[J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)，2022，48(3)：282–288.
投稿网址：http://xb.hunau.edu.cn

短短芽孢杆菌 TetR 基因家族的鉴定及表达模式分析

杜杰[1,2]，雷平[1,2]，张亮[3]，龙青山[1,2]，毕世宇[1,2]，郭照辉[1,2]，王运生[3]，陈武[3]，刘清术[1,2*]

(1.湖南省微生物研究院，湖南 长沙 410009；2.湖南省农用微生物应用工程技术研究中心，湖南 长沙 410009；3.湖南农业大学植物保护学院，湖南 长沙 410128)

摘　要：采用生物信息学方法从生防菌短短芽孢杆菌(*Brevibacillus brevis*)X23 全基因组水平鉴定出 13 个 TetR 家族基因，将其命名为 *BbTetR1*、…、*BbTetR13*，对其基本性质、基因结构和高级结构进行分析。结果表明：短短芽孢杆菌 TetR 家族成员在进化上具有保守性，基因序列长度为 477~681 bp，编码的蛋白由 168~226 个氨基酸组成，相对分子质量为 1.9×10^4~2.57×10^4，等电点为 4.84~7.77；其基因家族成员可划分为 3 个亚族，亚族Ⅰ包含 5 个成员，亚族Ⅱ、亚族Ⅲ各包含 4 个成员；所有 BbTetR 蛋白均含有大量 α–螺旋，且这些蛋白的空间结构呈现多样化；转录组分析结果表明，不同的 *BbTetR* 在短短芽孢杆菌不同生长时期的表达模式和表达量差异显著，*BbTetR1*、*BbTetR5*、*BbTetR8* 和 *BbTetR10* 在短短芽孢杆菌不同生长阶段均有较高表达，推测其可能发挥更重要的调控作用。

关　键　词：短短芽孢杆菌；TetR 基因家族；生物信息学；表达模式

中图分类号：Q936; Q78　　**文献标志码**：A　　**文章编号**：1007–1032(2022)03–0282–07

Identification and expression analysis of TetR gene family of *Brevibacillus brevis*

DU Jie[1,2]，LEI Ping[1,2]，ZHANG Liang[3]，LONG Qingshan[1,2]，BI Shiyu[1,2]，GUO Zhaohui[1,2]，WANG Yunsheng[3]，CHEN Wu[3]，LIU Qingshu[1,2*]

(1.Hunan Institute of Microbiology, Changsha, Hunan 410009, China; 2. Hunan Provincial Engineering and Technology Research Center for Agricultural Microbiology Application, Changsha, Hunan 410009, China; 3. College of Plant Protection, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China)

Abstract: In this study, 13 TetR genes (*BbTetR1*,…, *BbTetR13*) at whole genome level of biocontrol bacteria *Brevibacillus brevis* X23 were identified using bioinformatics methods for the first time. The results of basic property, gene structure and high-level structural analysis showed that the members of TetR gene family were conservative in evolution. The length of the gene sequences ranged from 477 to 681 bp, with 168 and 226 amino acids respectively. The molecular weights of the family proteins ranged from 1.9×10^4 to 2.57×10^4 and the isoelectric points were 4.84 to 7.77. According to the phylogenetic tree, TetR genes could be divided into three clades. Group I contained 5 members, group II 4 members, and group III 4 members; All BbTetR proteins contained a large number of α-helixes and their spatial structures were diverse. The results of transcriptome analysis showed that the expression patterns and levels of different *BbTetRs* in different growth stages were significantly different. *BbTetR1*, *BbTetR5*, *BbTetR8* and *BbTetR10* had higher expression in different growth stages of *Bacillus brevis*, suggesting that they may play an important role in protein

收稿日期：2021–06–28　　**修回日期**：2022–05–23
基金项目：国家自然科学基金面上项目(31772216、32000047、31501698)；湖南省重点研发项目(2019NK2192)；湖南省自然科学基金面上项目(2019JJ40169、2019JJ40153、2019JJ40119)；湖南省高新技术产业科技创新引领计划项目(2020NK2006)
作者简介：杜杰(1990—)，男，江苏徐州人，硕士，助理研究员，主要从事微生物分子遗传与功能基因组学研究，dujie543@163.com；*通信作者，刘清术，博士，研究员，主要从事微生物分子生物学研究，volcanoya@126.com

expression regulation.

Keywords: *Brevibacillus brevis*; TetR gene family; bioinformatics; expression analysis

TetR 是一类数量庞大的转录调控因子家族[1]。TetR 基因家族参与生理代谢、抗生素合成、表面渗透压调节等多个重要生命过程的转录调控[2]。

TetR 蛋白通常以同源二聚体的形式结合在 DNA 上[3–7]。每个单体由 1 个 N 端的 DNA 结合域(DBD)和 1 个 C 端的小分子配体结合域(LBD)组成。N 端序列高度保守,具有保守结构域 TetR_N(PFAM 编号 PF00440),而 C 端结合域的氨基酸组成差异相对较大，暗示其结合的小分子配体的结构具有多样性[8]。TetR 蛋白的二级结构保守，含有 9～11 个 α 螺旋，其中前面 3 或 4 个 α 螺旋形成 DBD 结构域，负责结合 DNA；其他螺旋形成一口袋状的 LBD 结构域，用于结合配体，以形成二聚体[9]。研究[10–12]表明，大部分 TetR 蛋白具有转录阻遏的作用，少部分可以作为正调控因子，或同时具有阻遏与激活的双重作用。在配体缺乏的情况下，TetR 同型二聚体可与靶标基因的启动子中的回文序列结合并抑制其转录[13–14]；在配体存在的情况下，配体直接与 TetR 蛋白结合，使其构象发生改变，从靶标基因的启动子上脱离，使靶标基因能够起始转录。每个 TetR 蛋白的配体特征和靶标基因都有其相对的特异性。

TetR 基因在细菌或古菌中广泛存在，在已公布基因组的微生物中有近一半含有注释为 TetR 的基因。除了在染色体上，在某些微生物的质粒中也发现了 TetR 编码基因,其广泛分布可能与基因转移有关[15]。不同物种 TetR 基因家族成员的数量存在很大差异，放线菌中 TetR 基因家族成员的数量较多。

短短芽孢杆菌(*Brevibacillus brevis*)是一类革兰阳性菌，呈杆状，产芽孢，不产生毒素，对环境友好[16]。短短芽孢杆菌在污染物降解和重金属修复等方面都发挥着重要作用[17]。此外，短短芽孢杆菌可产生多种抗菌活性物质，已被广泛用于植物病害的生物防治[18–19]。研究[20–23]发现，TetR 蛋白存在于大肠杆菌、金黄色葡萄球菌、沙雷氏菌、结核杆菌和链霉菌中,但是关于短短芽孢杆菌 TetR 基因家族的相关研究尚少见报道。本研究采用生物信息学方法，鉴定了短短芽孢杆菌 X23 中 TetR 基因家族成员，并对其系统进化、基因结构和基因表达等进行分析,以期为研究 TetR 基因家族在短短芽孢杆菌中的生物学功能提供依据。

1　材料与方法

1.1　材料

短短芽孢杆菌 X23 由湖南农业大学植物保护学院分离并保存。

1.2　方法

1.2.1　短短芽孢杆菌 TetR 家族成员的鉴定

利用 HMMER 3.0(http://hmmer. janelia.org/),通过 Pfam 数据库(http://pfam.sanger. ac.uk/)当中 TetR 保守结构域蛋白序列 PF00440，鉴定短短芽孢杆菌 X23 基因组(登录号 NZ_CP023474.1)中 TetR 基因。将获得的 TetR 基因序列提交 NCBI 在线工具 CDD search(http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi)和 SMART(http://smart.embl. de/)进行保守区域分析,验证候选基因序列是否含有 TetR 家族保守结构域。

1.2.2　短短芽孢杆菌 TetR 基因家族成员的理化性质分析和系统进化分析

利用 ExPASy 的在线工具 ProtParam(https://web.expasy.org/protparam)查询 BbTetR 蛋白的基本性质，包括蛋白质氨基酸数、相对分子质量和等电点等。通过 NCBI 网站(https://www.ncbi.nlm. nih.gov/)下载枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)168(登录号 NC_000964.3) 和解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)DSM7(登录号：NZ_CP053376.1)的全基因组数据,从基因组注释中找出 TetR 基因家族的蛋白质氨基酸序列。利用 MEGA7.0 对短短芽孢杆菌、枯草芽孢杆菌和解淀粉芽孢杆菌的 TetR 蛋白进行系统进化分析[24]；采用邻接法(NJ)构建系统进化树，执行参数 Bootstrap 为 1000 次重复，其他参数为系统默认值,以分析 TetR 蛋白系统间的亲缘关系及进化关系。

1.2.3 短短芽孢杆菌 TetR 基因家族成员的基因结构分析、氨基酸序列比对和高级结构预测

利用在线软件 MEME(http：//meme-suite.org/tools/meme)分析 BbTetR 家族成员保守基序(Motif)信息，最大 Motif 数量参数设置为 10[25]。采用在线软件 Clustal W2(https://www.ebi.ac.uk/Tools/msa/clustalw2/)对鉴定的短短芽孢杆菌 TetR 蛋白质氨基酸序列进行比对。通过 SWISS–MODLE(https://swissmodel.expasy.org/)完成 BbTetR 蛋白高级结构的同源建模，其结构图片的显示和分析采用 Swiss–PdbViewer–4.01 完成[26]。

1.2.4 短短芽孢杆菌 TetR 基因家族在不同培养时期的表达分析

短短芽孢杆菌 X23 转录组测序的采样时间点分别为 12、18、24、30、36 h。将采集的菌体样品迅速转移至液氮冷冻，置于–80 ℃的冰箱保存。参照产品说明书提取 RNA。用 1%琼脂糖凝胶电泳检测总 RNA 纯度及完整性，用分光光度计(NanoDrop ND–2000)进一步检测 RNA 浓度和 $OD_{260/280}$、$OD_{260/230}$。将检测合格的总 RNA 委托深圳华大基因科技有限公司进行转录组测序。从转录组数据中抽取 TetR 基因的表达数据。转录组丰度用 FPKM 值表示，利用 TBtools[27]制作热图。

2 结果与分析

2.1 短短芽孢杆菌 TetR 基因家族鉴定及基本性质分析

根据 Pfam 数据库当中 TetR 基因家族的保守结构域(编号 PF00440)，运用 HMMER 3.0 分析发现，短短芽孢杆菌 X23 基因组中共有 13 个 TetR 基因。将这 13 个 TetR 蛋白氨基酸序列提交在线软件 CDD Search 和 SMART 进行分析，发现所有的序列均包括保守的 TetR_N 结构域；因此，将这 13 个基因归属为 TetR 基因家族成员，并分别命名为 *BbTetR1* 至 *BbTetR13*。基本性质分析结果(表 1)表明，BbTetR 基因序列长度为 477~681 bp，编码的蛋白由 168~226 个氨基酸组成，相对分子质量为 1.9×10^4~2.57×10^4，等电点为 4.84~7.77。

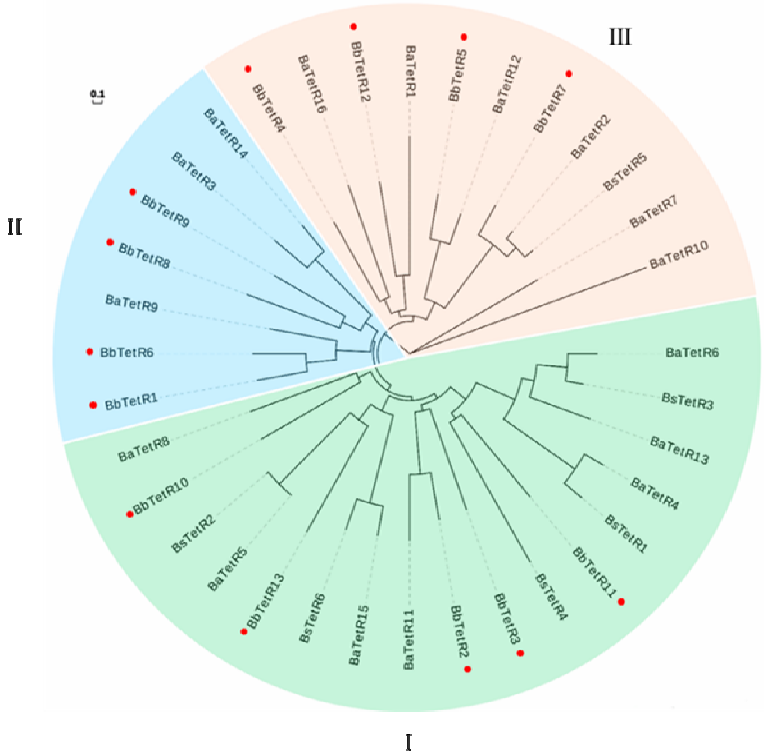
表1 BbTetR基因家族成员的基本特征

Table 1 Basic characteristic of TetR gene family in *Brevibacillus brevis*

基因名称	基因 ID	基因组位置	ORF 长度/bp	氨基酸数量	相对分子质量	等电点
BbTetR1	ATF12741.1	2431255–2431848	594	197	22 700	4.84
BbTetR2	ATF12125.1	1743976–1744545	570	189	21 400	5.21
BbTetR3	ATF15517.1	5520165–5520845	681	226	25 600	5.82
BbTetR4	ATF13221.1	2934284–2934883	600	199	22 700	6.30
BbTetR5	ATF12256.1	1895349–1895939	591	196	22 300	7.77
BbTetR6	ATF15619.1	5644026–5644625	600	199	23 000	5.60
BbTetR7	ATF10838.1	322259–322843	585	194	22 000	4.84
BbTetR8	ATF13211.1	2921624–2922280	657	218	25 700	5.36
BbTetR9	ATF13422.1	3220887–3221549	663	220	24 500	5.51
BbTetR10	ATF14920.1	4841859–4842452	594	197	23 400	5.45
BbTetR11	ATF14007.1	3814018–3814524	477	168	19 000	5.22
BbTetR12	ATF14836.1	4750214–4750771	558	185	21 800	5.74
BbTetR13	ATF14752.1	4646969–4647601	633	210	24 200	5.14

2.2 短短芽孢杆菌 TetR 蛋白的进化分析

将在短短芽孢杆菌中鉴定到的 13 个 TetR 蛋白家族成员与枯草芽孢杆菌和解淀粉芽孢杆菌 TetR 蛋白进行系统进化分析。结果(图 1)表明：来自同一进化分支的 BbTetR 蛋白序列同源性较高；所有 BbTetR 蛋白可分为 3 个亚族，亚族Ⅰ包含 5 个成员，亚族Ⅱ、亚族Ⅲ各包含 4 个成员。BbTetR 家族成员的进化树有多个分支，暗示短短芽孢杆菌的 TetR 蛋白在功能上有多级分化，在菌体生长过程中可能起不同的调控作用。



“•”示短短芽孢杆菌 TetR 蛋白。

图1　短短芽孢杆菌、枯草芽孢杆菌和解淀粉芽孢杆菌TetR蛋白家族基因进化分析结果

Fig.1　Phylogenetic tree of TetR gene family in *Brevibacillus brevis*, *Bacillus subtilis* and *Bacillus amyloliquefaciens*

2.3　短短芽孢杆菌 TetR 基因家族基因结构分析及蛋白质序列比对和高级结构预测

对短短芽孢杆菌 BbTetR 家族成员的保守序列进行了分析。Motif 分析结果(图 2)表明：BbTetR 家族成员含有 1~4 个 Motif，每个都含有保守基序 Motif 1，且 Motif 1 位置相对固定。BbTetR 家族成员含有的 Motif 数量不一，Motif 1 以外其他的 Motif 位置各异，这可能跟 TetR 家族成员在进化过程中的

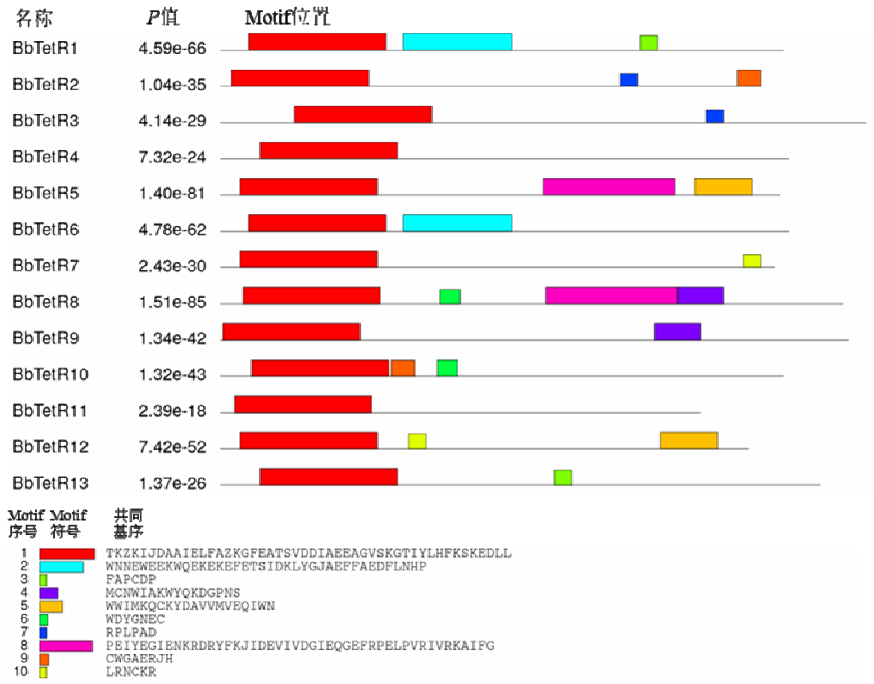


图2　短短芽孢杆菌BbTetR基因家族保守基序分析结果

Fig.2　Analysis result of conserved Motifs of TetR gene family in *Brevibacillus brevis*

多样性有关。氨基酸序列比对结果(图 3)表明，BbTetR 家族成员间的序列相似性和同源性均较低，氨基酸序列差异较大，但是 N 端氨基酸序列均较保守。对高级结构的预测结果(图 4)显示，所有 BbTetR 蛋白均含有大量 α–螺旋，且这些蛋白的空间结构呈现多样化，暗示它们可能在菌体生长代谢过程中有着不同的生物学功能。

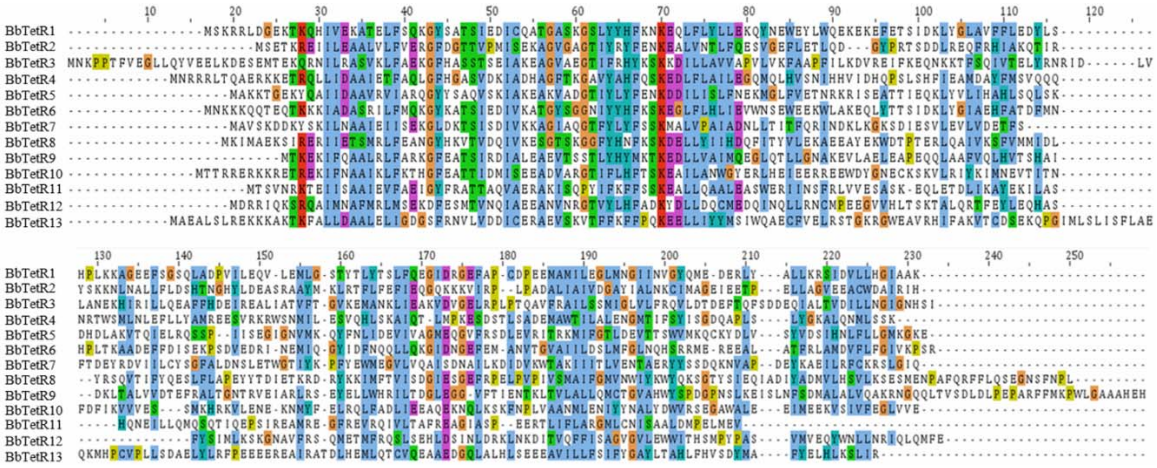


图3 短短芽孢杆菌BbTetR基因家族氨基酸序列比对结果

Fig.3 Alignment result of amino acid sequences of TetR gene family from *Brevibacillus brevis*

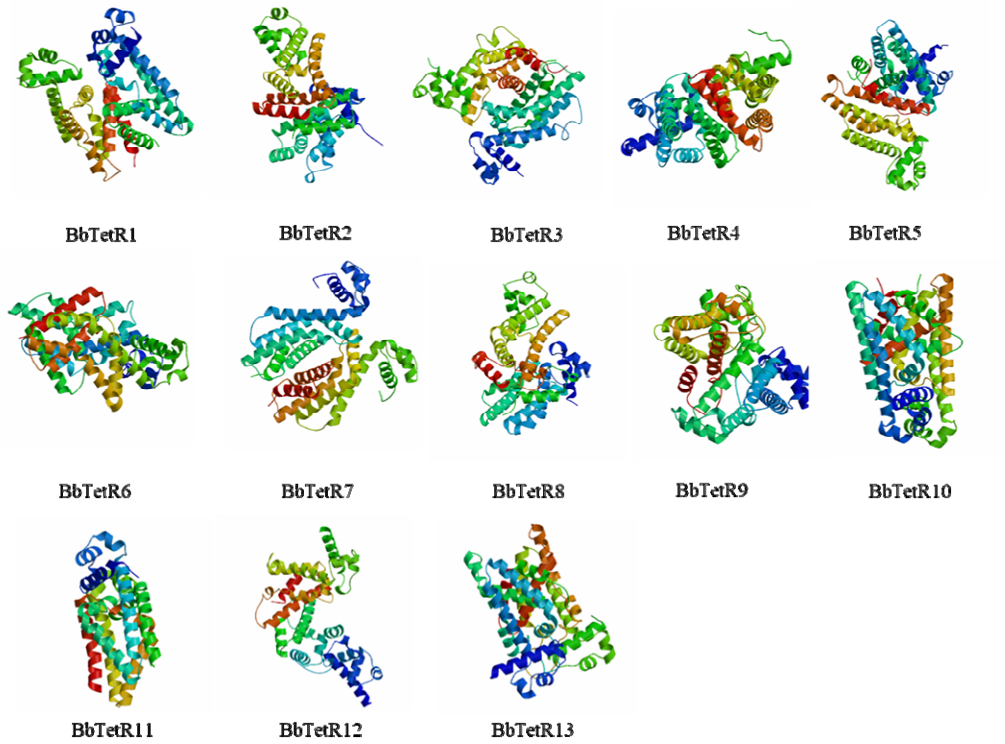


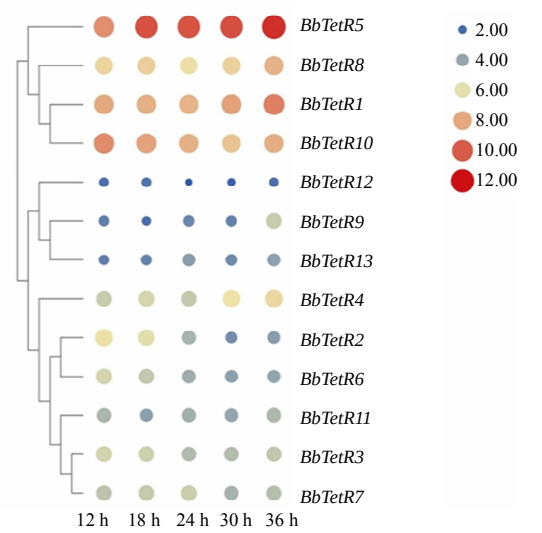
图4 短短芽孢杆菌BbTetR蛋白的高级结构

Fig.4 The tertianry structure of predicted TetR proteins from *Brevibacillus brevis*

2.4 短短芽孢杆菌 TetR 基因家族的表达模式分析

转录组分析结果表明，在短短芽孢杆菌生长过程中所有成员均有表达，但是表达模式和表达量存在较大差别。其中，*BbTetR1*、*BbTetR5*、*BbTetR8* 和 *BbTetR10* 表达较强，是主要家族成员；其他家族成员表达较弱。表达较强的家族成员可能在短短芽孢杆菌的生长过程中起着更为重要的作用。*BbTetR1*、*BbTetR5*、*BbTetR8* 和 *BbTetR10* 在不同培养时间的相对表达量有明显差异(图 5)，且表达模式不同，*BbTetR1*、*BbTetR5*、*BbTetR8* 随着培养时间的增加，表达量逐渐上升，*BbTetR10* 表达模式则相反。BbTetR 基因家族成员在不同时间点的表达具有

显著的差异性，发挥的调控作用也可能不同。



红色示表达水平较高；蓝色示表达水平较低；圆的面积示基因的相对表达量。

图5　短短芽孢杆菌BbTetR基因家族不同培养时间的表达结果

Fig.5　Expression pattern of TetR genes family at different incubation times of *Brevibacillus brevis*

3　结论与讨论

TetR 基因家族是一类重要的转录调控因子大家族，其家族成员广泛参与抗生素生物合成、药物外排、初级代谢等多种生理过程[28]。TetR 一般以二聚体形式发挥作用，二聚体中的每个单体包含 2 个结构域，即 DNA 结合结构域和配体结合结构域。DNA 结合结构域位于 N 端，序列保守；配体结合结构域位于 C 端，序列差异较大，暗示其配体可能具有多样性[2]。TetR 家族成员通常发挥负调控作用。WU 等[29]研究发现，红糖多孢菌中 TetR 家族转录调节因子 SACE_3446 对抗生素红霉素 A 的产生有着负调控作用，敲除该基因后红霉素 A 产量提高了 36%。王国昊等[30]研究发现，假单胞菌 M18 中 TetR 家族转录调控因子 PsrA 可以正调控抗生素吩嗪–1–羧酸(PCA)的合成，这也暗示了 TetR 家族在调控功能中的多样性。近年来，随着微生物基因组测序的不断发展，研究人员在放线菌、链霉菌、分歧杆菌等多种微生物中检测出 *TetR* 基因，但仅有少部分 *TetR* 基因的功能被鉴定。

本研究中，通过对短短芽孢杆菌 X23 进行全基因组生物信息学分析，共鉴定出 13 个 TetR 基因家族成员，不同成员间的理化性质存在差异，它们编码的蛋白氨基酸残基数为 168~226，预测相对分子质量为 1.9×10^4~2.57×10^4，理论等电点为 4.84~7.77。系统进化分析表明，短短芽孢杆菌 BbTetR 基因家族可以分为 3 个亚族，其中亚族Ⅰ包含 5 个成员；亚族Ⅱ、亚族Ⅲ各包含 4 个成员。基因结构分析显示，短短芽孢杆菌 13 个 BbTetR 基因家族成员含有的 Motif 数量和位置存在较大差异，但都含有 TetR 基因家族典型的保守基序 Motif 1。对短短芽孢杆菌在不同培养时间的表达分析表明，13 个 *BbTetR* 基因在不同培养时间均有表达，但是不同基因的表达模式存在差异性，*BbTetR1*、*BbTetR5*、*BbTetR8* 和 *BbTetR10* 表达较强，其他基因呈微弱表达，说明该家族不同基因的表达具有时空特异性，推测其在短短芽孢杆菌生长代谢活动中的功能有多样性，调控强度有区别。但这些 *BbTetR* 基因的具体功能还需要进一步研究鉴定。

参考文献：

[1] RAMOS J L，MARTÍNEZ-BUENO M，MOLINA-HENARES A J，et al. The TetR family of transcriptional repressors[J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews，2005，69(2)：326–356.

[2] CUTHBERTSON L，NODWELL J R. The TetR family of regulators[J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews，2013，77(3)：440–475.

[3] ITOU H，WATANABE N，YAO M，et al. Crystal structures of the multidrug binding repressor *Corynebacterium glutamicum* CgmR in complex with inducers and with an operator[J]. Journal of Molecular Biology，2010，403(2)：174–184.

[4] LE T B K，STEVENSON C E M，FIEDLER H P，et al. Structures of the TetR-like simocyclinone efflux pump repressor，SimR，and the mechanism of ligand-mediated derepression[J]. Journal of Molecular Biology，2011，408(1)：40–56.

[5] MILLER D J，ZHANG Y M，SUBRAMANIAN C，et al. Structural basis for the transcriptional regulation of membrane lipid homeostasis[J]. Nature Structural & Molecular Biology，2010，17(8)：971–975.

[6] ORTH P，SCHNAPPINGER D，HILLEN W，et al. Structural basis of gene regulation by the tetracycline inducible Tet repressor-operator system[J]. Nature Structural Biology，2000，7(3)：215–219.

[7] SCHUMACHER M A，MILLER M C，GRKOVIC S，et al. Structural basis for cooperative DNA binding by two dimers of the multidrug-binding protein QacR[J]. The EMBO Journal，2002，21(5)：1210–1218.

[8] DENG W Y，LI C M，XIE J P. The underling mechanism of bacterial TetR/AcrR family transcriptional repressors[J].

Cellular Signalling，2013，25(7)：1608–1613.

[9] CALIMET N，SCHAEFER M，SIMONSON T. Protein molecular dynamics with the generalized Born/ACE solvent model[J]. Proteins，2001，45(2)：144–158.

[10] HU B，LIDSTROM M. CcrR，a TetR family transcriptional regulator，activates the transcription of a gene of the ethylmalonyl coenzyme A pathway in *Methylobacterium* extorquens AM1[J]. Journal of Bacteriology，2012，194(11)：2802–2808.

[11] KLOOSTERMAN T G，VAN DER KOOI-POL M M，BIJLSMA J J E，et al. The novel transcriptional regulator SczA mediates protection against Zn^{2+} stress by activation of the Zn^{2+}-resistance gene *czcD* in *Streptococcus pneumoniae*[J]. Molecular Microbiology，2007，65(4)：1049–1063.

[12] CHATTORAJ P，MOHAPATRA S S，RAO J L U M，et al. Regulation of transcription by SMU. 1349，a TetR family regulator，in *Streptococcus mutans*[J]. Journal of Bacteriology，2011，193(23)：6605–6613.

[13] GRKOVIC S，BROWN M H，ROBERTS N J，et al. QacR is a repressor protein that regulates expression of the *Staphylococcus aureus* multidrug efflux pump QacA[J]. The Journal of Biological Chemistry，1998，273(29)：18665–18673.

[14] REY D A，NENTWICH S S，KOCH D J，et al. The McbR repressor modulated by the effector substance S-adenosylhomocysteine controls directly the transcription of a regulon involved in sulphur metabolism of *Corynebacterium glutamicum* ATCC 13032[J]. Molecular Microbiology，2005，56(4)：871–887.

[15] SAKAMOTO K，AGARI Y，KURAMITSU S，et al. Phenylacetyl coenzyme A is an effector molecule of the TetR family transcriptional repressor PaaR from *Thermus thermophilus* HB8[J]. Journal of Bacteriology，2011，193(17)：4388–4395.

[16] CHE J M，LIU B，LIN Y Z，et al. Draft genome sequence of biocontrol bacterium *Brevibacillus brevis* strain FJAT-0809-GLX[J]. Genome Announcements，2013，1(2)：e00160-13.

[17] HOU Q H，WANG C Q，HOU X Y，et al. Draft genome sequence of *Brevibacillus brevis* DZQ7，a plant growth-promoting rhizobacterium with broad-spectrum antimicrobial activity[J]. Genome Announcements，2015，3(4)：e00831-15.

[18] MARCHE M G，MURA M E，FALCHI G，et al. Spore surface proteins of *Brevibacillus laterosporus* are involved in insect pathogenesis[J]. Scientific Reports，2017，7：43805.

[19] CHE J M，LIU B，CHEN Z，et al. Identification of ethylparaben as the antimicrobial substance produced by *Brevibacillus brevis* FJAT-0809-GLX[J]. Microbiological Research，2015，172：48–56.

[20] MA D，ALBERTI M，LYNCH C，et al. The local repressor AcrR plays a modulating role in the regulation of *acrAB* genes of *Escherichia coli* by global stress signals[J]. Molecular Microbiology，1996，19(1)：101–112.

[21] KUMAR S，MUKHERJEE M M，VARELA M F. Modulation of bacterial multidrug resistance efflux pumps of the major facilitator superfamily[J]. International Journal of Bacteriology，2013，2013：204141.

[22] GRISTWOOD T，FINERAN P C，EVERSON L，et al. PigZ，a TetR/AcrR family repressor，modulates secondary metabolism via the expression of a putative four-component resistance-nodulation-cell-division efflux pump，ZrpADBC，in *Serratia* sp. ATCC 39006[J]. Molecular Microbiology，2008，69(2)：418–435.

[23] ENGOHANG-NDONG J，BAILLAT D，AUMERCIER M，et al. EthR，a repressor of the TetR/CamR family implicated in ethionamide resistance in mycobacteria，octamerizes cooperatively on its operator[J]. Molecular Microbiology，2004，51(1)：175–188.

[24] 张斌，唐满生. 银杏 ERF 转录因子家族的全基因组学鉴定及表达模式分析[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版)，2020，46(5)：519–526.

[25] 曹丹，刘艳丽，马林龙，等. 茶树 MYC 基因家族生物信息学及其表达特性[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版)，2021，47(3)：291–298.

[26] 曹雪，上官凌飞，于华平，等. 葡萄 SBP 基因家族生物信息学分析[J]. 基因组学与应用生物学，2010，29(4)：791–798.

[27] 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.

[28] 韩晓伟，沈月毛. TetR 家族调控链霉菌次级代谢的机制[J]. 微生物学通报，2013，40(10)：1831–1846.

[29] WU H，WANG Y S，YUAN L，et al. Inactivation of SACE_3446，a TetR family transcriptional regulator，stimulates erythromycin production in *Saccharopolyspora erythraea*[J]. Synthetic and Systems Biotechnology，2016，1(1)：39–46.

[30] 王国昊，魏雪，李赛男，等. 假单胞菌株 M18 psrA 突变株的构建及其对吩嗪–1–羧酸和藤黄绿菌素合成的调控[J]. 微生物学通报，2012，39(3)：291–299.

责任编辑：毛友纯
英文编辑：柳 正