

烟草胚胎发育晚期丰富蛋白家族的全基因组鉴定与分析

吴辉¹, 耿伟博¹, 宗浩², 刘文涛², 高强², 徐后娟¹, 侯欣^{1*}, 唐恒^{1*}

(1. 山东农业大学植物保护学院, 山东泰安 271018; 2. 山东省临沂烟草有限公司, 山东临沂 276000)

摘要 在烟草中鉴定了 45 个 *LEA* 家族成员与 7 个亚组。系统发育分析表明, *NtLEA* 家族成员之间具有较高的同源性, 染色体分析显示, *NtLEA* 家族成员在染色体分布上偏好性较小; *NtLEA* 家族成员结构上具有相似性。通过对烟草 *LEA* 基因家族进行全基因组的鉴定与分析, 为进一步阐明 *NtLEA* 作用和提高烟草在非生物胁迫下的抗性提供基础。

关键词 *LEA* 基因家族; 烟草; 抗逆性; 生物信息学

中图分类号 Q943.2 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2021)13-0098-05

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2021.13.024

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Genome Wide Identification and Analysis of Abundant Protein Family in Late Embryonic Development of Tobacco

WU Hui¹, GENG Wei-bo¹, ZONG Hao² et al (1. College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018; 2. Linyi Tobacco Limited Company of Shandong Province, Linyi, Shandong 276000)

Abstract In this study, 45 *LEA* gene family members and 7 subgroups were identified in tobacco. Phylogenetic analysis showed that the members of the *NtLEA* family had high homology. Chromosome analysis showed that the members of *NtLEA* gene family had less preference in chromosome distribution. In addition, *NtLEA* family members are similar in structure. In this study, we conducted a bioinformatics analysis of the tobacco *LEA* gene family, which is helpful in understanding its resistance and genetic breeding in tobacco.

Key words *LEA* gene family; Tobacco; Stress resistance; Bioinformatics

胚胎发育晚期丰富蛋白(late embryogenesis abundant, *LEA*)是在高等植物胚胎发育后期、伴随着脱水干燥过程形成的一类低分子量(大部分为 10~30 kD)的蛋白质^[1-2]。*LEA* 蛋白最早在棉花的胚胎发育后期分离得到^[3], 进一步研究表明, *LEA* 蛋白在其他植物组织(根、幼苗、芽)也具有丰富的表达^[4-5]。*LEA* 蛋白基因家族成员是具有重复的氨基酸基序和倾向于 α 螺旋结构的亲水性蛋白^[6], 同时亚细胞定位分析表明, *LEA* 蛋白主要位于细胞核和细胞质^[7]。根据 *LEA* 蛋白质序列的同源性与其特异性将其划分为 7 个不同的组, 分别为 *LEA1*、*LEA2*、*LEA3*、*LEA4*、*LEA5*、*dehydrin* 和 *SMP*(种子成熟蛋白), 但目前缺乏明确的 *LEA* 蛋白的通用分类标准^[1,8]。

LEA 蛋白在植物正常生长以及在干旱、盐碱、寒冷等非生物胁迫下保护过程中发挥着重要作用^[9], 同时也可以作为分子伴侣来抵抗细胞损伤^[10]。前人研究表明, *LEA* 基因家族是 ABA 依赖和非依赖信号通路的主要下游基因, 其中大多数在小麦幼苗的抗冻性中起到协同调控的作用^[11]。将松树 *LEA* 基因导入大肠杆菌, 大肠杆菌表现出更强的耐盐性、耐热性和活力, 说明 *LEA* 蛋白在胁迫下对细胞起保护作用^[12]。另外, 谷子中的 *LEA_1* 亚家族中的 5 种 *LEA* 蛋白在干旱胁迫过程中发挥着重要作用^[13]。将小麦 *LEA*(*WCOR410*) 基因在草莓中表达, 转基因草莓叶片的抗寒性得到显著提高^[14], 而将大麦的 *LEA*(*HVA1*) 转入水稻与小麦后能显著提高其耐盐性和抗寒性^[15-16]。

目前, 已有大量关于 *LEA* 基因结构与功能的报道, 同时

在多种植物中 *LEA* 基因家族得到鉴定, 如欧洲油菜^[17]、毛果杨^[18]、小麦^[19]、玉米^[20]、黄瓜^[21]等。然而, 目前仍缺乏对烟草 *LEA* 基因家族进行全基因组分析与鉴定。烟草是世界上重要的经济作物, 也是科研中重要的模式作物。随着测序技术和比较基因组学的发展, 大量植物基因组被释放、大量植物基因功能被鉴定, 对利用模式信息进行作物改良奠定了良好的基础^[22]。该研究基于烟草 K326 基因组信息, 对烟草 *LEA* 基因家族进行理化性质分析、染色体定位、系统进化与基因结构分析, 以期对烟草 *LEA* 基因家族调控和功能研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 数据来源 烟草 K326 数据(基因组序列文件、基因组注释文件与蛋白质序列文件)下载于茄科基因组数据库(<ftp://ftp.solgenomics.net/>)。拟南芥 *LEA* 基因家族蛋白质序列文件下载于拟南芥信息资源数据库(<http://www.arabidopsis.org/>)。

1.2 烟草 *LEA* 基因家族的鉴定及理化性质分析 以拟南芥 *LEA* 基因家族为模板, 利用 BLASTp(设置(E-value<1e⁻⁵))进行多重序列比对, 得到候选烟草 *LEA* 基因家族成员(*NtLEA*)候选成员。利用 NCBI 数据库 CD-Search(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi>)工具对 *NtLEA* 候选成员进行保守域鉴定, 最终确定 *NtLEA* 基因家族成员。利用蛋白质分析工具 ExPASy(<http://cn.expasy.org/tools>)对 *NtLEA* 家族成员进行蛋白质长度(aa)、分子量(MW)、等电点(pI)和亲水性的均值(GRAVY)预测。

1.3 烟草 *LEA* 基因家族染色体定位 利用烟草 K326 基因组注释文件确定 *NtLEA* 染色体位置, 利用 Mapchart 2.3.2 进行染色体定位作图。

1.4 烟草 *LEA* 基因家族系统进化及基因结构分析 利用

基金项目 中国烟草总公司山东省公司面上项目(201931)。
作者简介 吴辉(1997—), 男, 山东济南人, 硕士研究生, 研究方向: 资源利用与植物保护。*通信作者: 侯欣, 副教授, 博士, 从事烟草栽培学研究; 唐恒, 讲师, 博士, 硕士生导师, 从事烟草育种研究。
收稿日期 2020-10-05

ClustalW 软件对 *NiLEA* 基因家族成员进行序列联配。将联配结果导入 MEGA X^[23] 中,利用邻位相接法(NJ)构建 *NiLEA* 进化树。默认的自举值(Bootstrap analysis)设置为 1 000 个重复,其他参数均设置为默认值。利用在线工具 GSDS 2.0 (<http://gsds.cbi.pku.edu.cn/>)进行基因结构分析。

2 结果与分析

2.1 烟草基因组 *LEA* 的鉴定及系统发育 以拟南芥的全部 *LEA* 基因家族成员为模板,利用 BLASTP 与 NCBI 的 CD-Search 功能确定烟草中 45 个 *NiLEA* 家族成员,并根据系统

发育分析命名为 *NiLEA*_1~*NiLEA*_45。利用 NJ 法对 45 个 *NiLEA* 基因家族成员进行系统进化树的构建(图 1),并根据 *NiLEA* 家族的结构域将 *NiLEA* 家族成员分成 7 个亚组:*LEA*_1(*NiLEA*_1~*NiLEA*_8)、*LEA*_2(*NiLEA*_9~*NiLEA*16)、*LEA*_3(*NiLEA*_17~*NiLEA*_20)、*LEA*_4(*NiLEA*_21~*NiLEA*23)、*LEA*_5(*NiLEA*_24~*NiLEA*_26)、*Dehydrin*(*NiLEA*_27~*NiLEA*_36)、*SMP*(*NiLEA*_37~*NiLEA*_45),并且 7 亚组的数量分别是 8、8、4、3、3、10、9 个,其中 *NiLEA*_37 和 *NiLEA*_40 同源性最高,共同位于 *SMP* 亚组中。

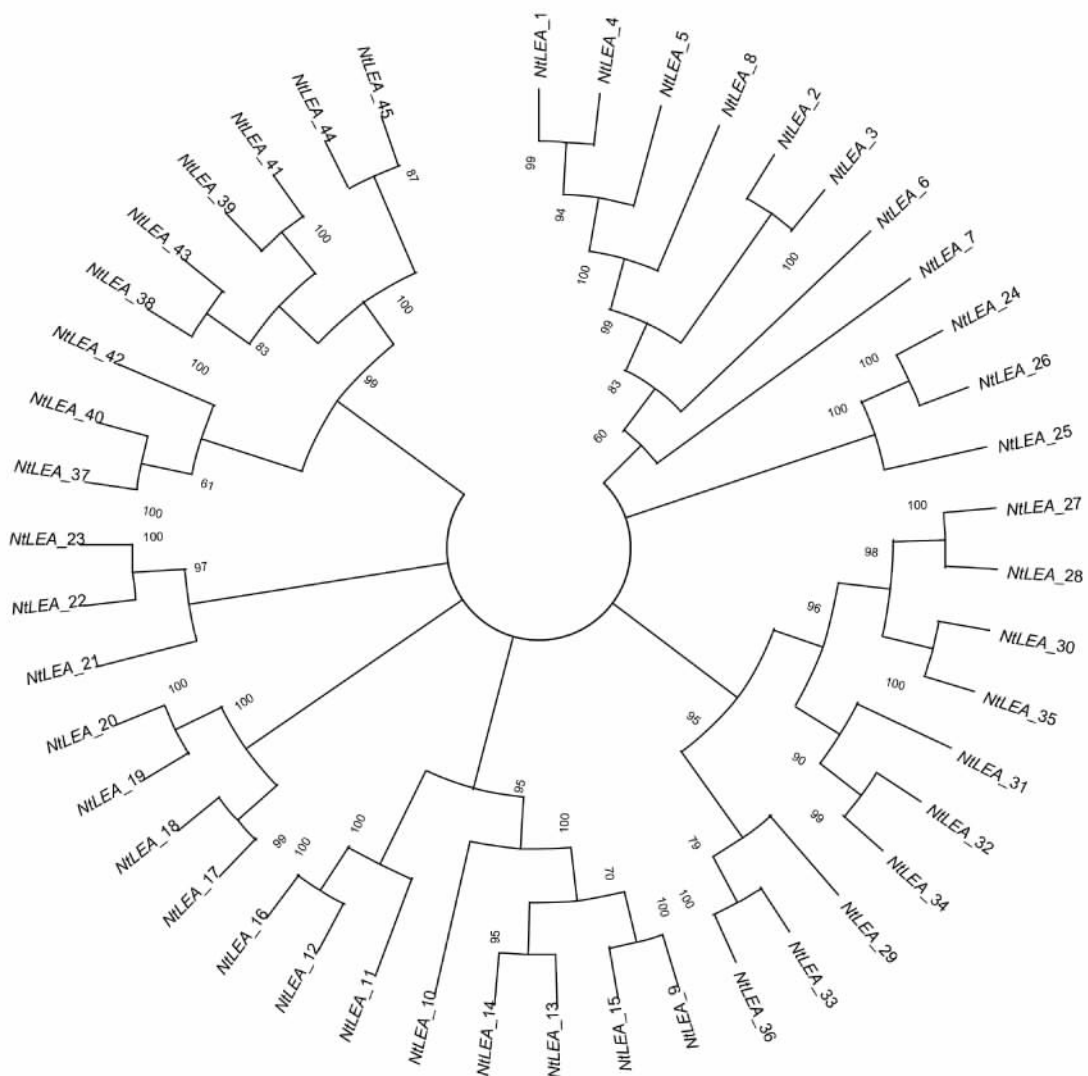


图 1 *NiLEA* 基因家族系统进化树

Fig. 1 Phylogenetic tree analysis of *NiLEA* gene family

2.2 *NiLEA* 基因家族的分子特征 利用 ExPASy,对 *NiLEA* 家族成员进行基本信息和理化性质进行分析,结果见表 1。45 个 *NiLEA* 家族成员平均长度为 198 aa (76~460 aa);平均分子量为 21.24 kD(8.02~49.31 kD);*LEA* 1~7 个亚组的平均等电点分为 8.49、4.89、10.07、5.87、5.36、6.41、5.94。亲水性最大值为 0.061,其余均为负值,说明大部分 *NiLEA* 家族蛋白质大部分为亲水性蛋白质。

2.3 *NiLEA* 基因家族染色体信息 根据 *NiLEA* 基因家族鉴定结果信息,利用 Mapchart 2.3.2 进行染色体定位作图。经软件分析可知,45 个 *NiLEA* 基因家族成员分布在 41 条染色体区段上(图 2)。

2.4 *NiLEA* 基因家族的基因结构 为了研究 *NiLEA* 基因家族的进化分组以及结构的特异性,利用 GSDS 在线软件对 *NiLEA* 基因的 CDS、内含子等进行可视化展示(图 3)。结果

显示,45 个 *NiLEAs* 基因家族成员具有结构的相似性,同时 7 个亚组具有差异性。45 个 *NiLEAs* 基因家族的 CDS 结构具有 1~3 个,内含子数量为 0~2 个。LEA_1、LEA_2、LEA_3、LEA_4、LEA_5、dehydrin 中 CDS 的数量大都为 2 个,其中 *NiLEA_11* 与 *NiLEA_16* 含 1 个 CDS。*SMP* 亚家族 CDS 数量均为 3 个。

表 1 *NiLEA* 基因家族信息
Table 1 Family information of *NiLEAs* gene

命名 Name	基因编号 Gene number	氨基酸长度 Amino acid length//aa	分子量 MW kD	等电点 PI	亲水性平 均值 GRAVY
<i>NiLEA_1</i>	Nitab4. 5_0001538g0030. 1	156	16. 03	9. 30	-0. 871
<i>NiLEA_2</i>	Nitab4. 5_0002343g0050. 1	145	14. 46	9. 26	-0. 580
<i>NiLEA_3</i>	Nitab4. 5_0000105g0110. 1	145	14. 45	8. 96	-0. 666
<i>NiLEA_4</i>	Nitab4. 5_0000105g0070. 1	156	16. 15	9. 43	-0. 829
<i>NiLEA_5</i>	Nitab4. 5_0008334g0020. 1	156	16. 17	8. 00	-0. 972
<i>NiLEA_6</i>	Nitab4. 5_0001209g0030. 1	132	14. 08	5. 66	-0. 845
<i>NiLEA_7</i>	Nitab4. 5_0008428g0010. 1	126	13. 36	9. 33	-0. 759
<i>NiLEA_8</i>	Nitab4. 5_0000324g0100. 1	148	15. 59	8. 01	-0. 928
<i>NiLEA_9</i>	Nitab4. 5_0000915g0090. 1	169	18. 64	4. 75	-0. 128
<i>NiLEA_10</i>	Nitab4. 5_0004481g0030. 1	168	18. 77	4. 86	-0. 405
<i>NiLEA_11</i>	Nitab4. 5_0005148g0040. 1	319	35. 61	5. 53	-0. 429
<i>NiLEA_12</i>	Nitab4. 5_0000348g0040. 1	320	35. 79	4. 89	-0. 429
<i>NiLEA_13</i>	Nitab4. 5_0010695g0040. 1	168	18. 39	4. 60	-0. 099
<i>NiLEA_14</i>	Nitab4. 5_0000915g0100. 1	168	18. 32	4. 96	-0. 084
<i>NiLEA_15</i>	Nitab4. 5_0003501g0080. 1	169	18. 62	4. 67	-0. 121
<i>NiLEA_16</i>	Nitab4. 5_0003681g0020. 1	320	35. 89	4. 82	-0. 406
<i>NiLEA_17</i>	Nitab4. 5_0007333g0010. 1	98	10. 42	9. 84	-0. 379
<i>NiLEA_18</i>	Nitab4. 5_0000116g0500. 1	98	10. 52	9. 99	-0. 451
<i>NiLEA_19</i>	Nitab4. 5_0002820g0100. 1	108	11. 88	10. 28	-0. 474
<i>NiLEA_20</i>	Nitab4. 5_0004367g0080. 1	93	10. 30	10. 16	-0. 511
<i>NiLEA_21</i>	Nitab4. 5_0011622g0020. 1	254	28. 18	5. 63	-1. 152
<i>NiLEA_22</i>	Nitab4. 5_0000680g0110. 1	442	47. 14	6. 01	-0. 997
<i>NiLEA_23</i>	Nitab4. 5_0006314g0010. 1	460	49. 31	5. 96	-1. 044
<i>NiLEA_24</i>	Nitab4. 5_0006808g0010. 1	112	11. 94	5. 54	-1. 305
<i>NiLEA_25</i>	Nitab4. 5_0003391g0040. 1	76	8. 02	5. 00	-1. 146
<i>NiLEA_26</i>	Nitab4. 5_0000261g0150. 1	114	12. 20	5. 54	-1. 344
<i>NiLEA_27</i>	Nitab4. 5_0003883g0030. 1	167	17. 67	6. 81	-1. 289
<i>NiLEA_28</i>	Nitab4. 5_0000723g0150. 1	176	18. 60	6. 67	-1. 211
<i>NiLEA_29</i>	Nitab4. 5_0000588g0250. 1	212	24. 17	5. 28	-1. 566
<i>NiLEA_30</i>	Nitab4. 5_0003234g0100. 1	196	21. 61	6. 44	-1. 302
<i>NiLEA_31</i>	Nitab4. 5_0003313g0050. 1	178	18. 43	6. 06	-1. 181
<i>NiLEA_32</i>	Nitab4. 5_0009648g0020. 1	143	15. 28	6. 76	-1. 301
<i>NiLEA_33</i>	Nitab4. 5_0001506g0100. 1	220	25. 06	5. 75	-1. 318
<i>NiLEA_34</i>	Nitab4. 5_0000136g0200. 1	127	14. 00	8. 06	-1. 336
<i>NiLEA_35</i>	Nitab4. 5_0005796g0030. 1	187	21. 08	6. 32	-1. 533
<i>NiLEA_36</i>	Nitab4. 5_0003603g0070. 1	204	22. 86	5. 96	-1. 520
<i>NiLEA_37</i>	Nitab4. 5_0002840g0100. 1	185	19. 17	8. 76	-0. 454
<i>NiLEA_38</i>	Nitab4. 5_0001342g0060. 1	274	27. 30	4. 50	-0. 337
<i>NiLEA_39</i>	Nitab4. 5_0001342g0040. 1	265	27. 11	4. 59	-0. 208
<i>NiLEA_40</i>	Nitab4. 5_0002361g0210. 1	208	21. 66	8. 64	-0. 560
<i>NiLEA_41</i>	Nitab4. 5_0000316g0020. 1	261	26. 57	4. 59	-0. 283
<i>NiLEA_42</i>	Nitab4. 5_0000332g0120. 1	164	17. 11	5. 67	0. 061
<i>NiLEA_43</i>	Nitab4. 5_0000316g0030. 1	274	27. 25	4. 53	-0. 343
<i>NiLEA_44</i>	Nitab4. 5_0017718g0010. 1	406	44. 09	7. 68	-0. 171
<i>NiLEA_45</i>	Nitab4. 5_0003617g0020. 1	260	26. 64	4. 50	-0. 229

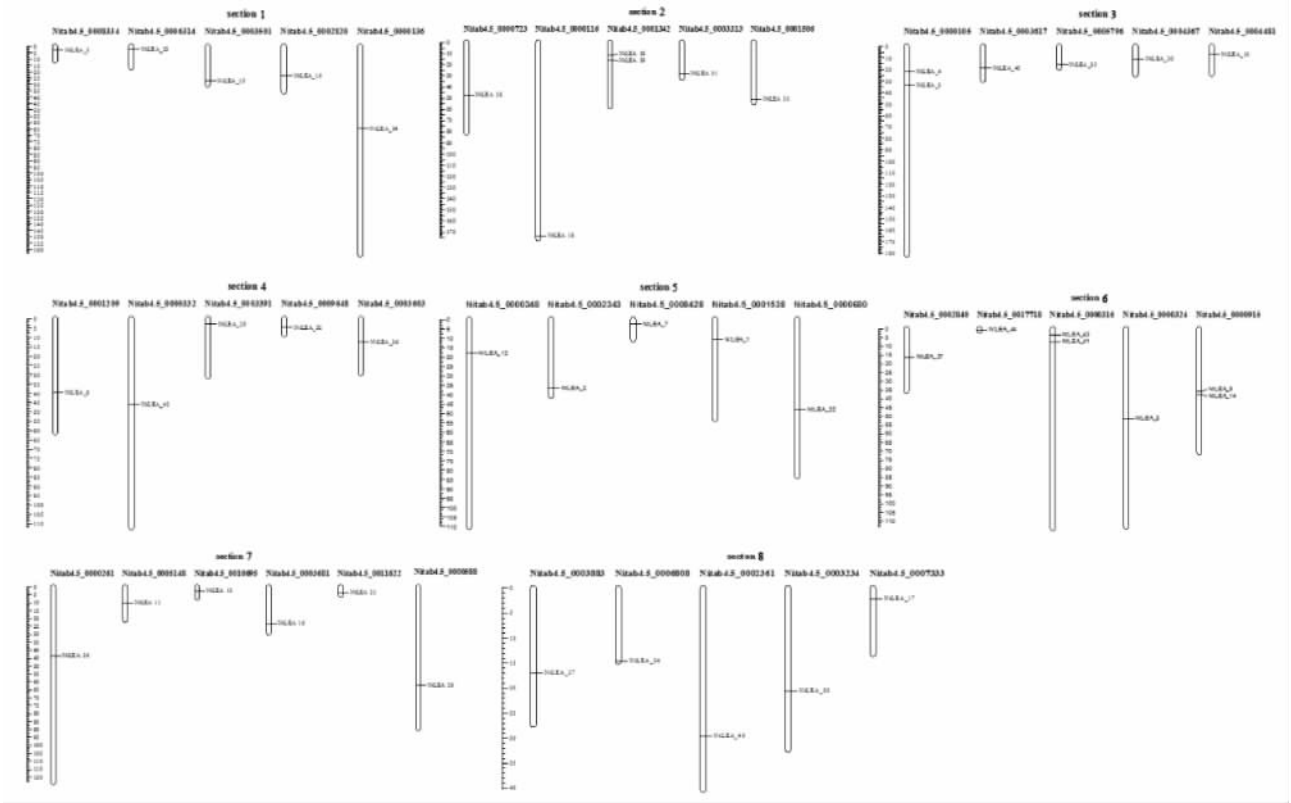


图 2 *NtLEA* 基因家族成员染色体分布
Fig.2 Chromosome distribution of *NtLEA* family genes

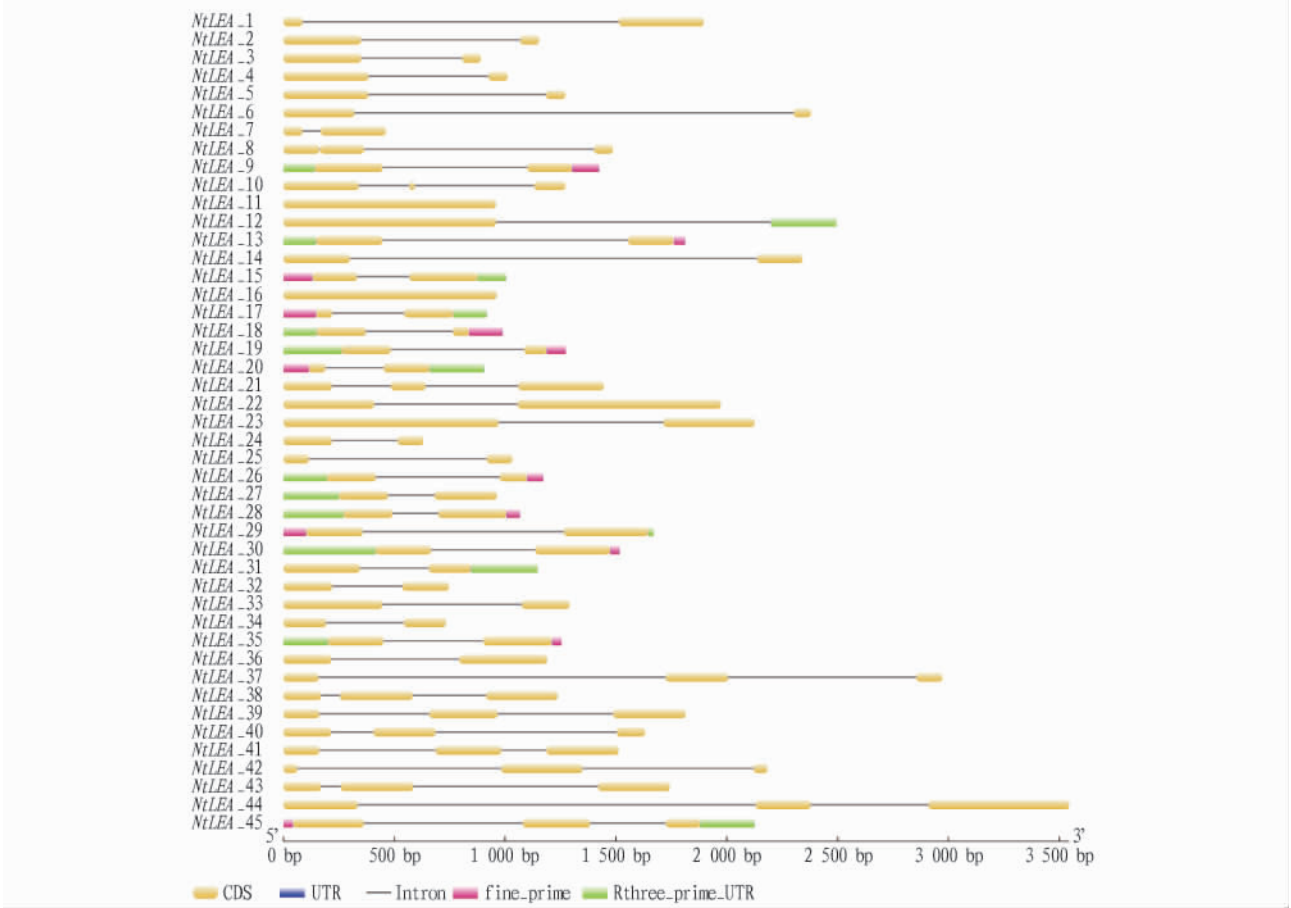


图 3 *NtLEA* 基因结构分析
Fig.3 Gene structure analysis of *NtLEA* family

3 讨论

越来越多的证据证明基因家族在植物的代谢、发育中起着不可或缺的作用。LEA 蛋白在植物界中广泛存在,其编码基因在被子植物、裸子植物、苔藓植物、蕨类植物、藻类中均有克隆,甚至在部分动物、酵母、细菌及真菌中也有发现^[24]。该研究采用生物信息学方法对烟草 *LEA* 基因家族进行家族成员的鉴定、系统发育分析、分子特征的鉴定、染色体定位和基因结构分析。结果表明,在烟草中共鉴定出 45 个 *NiLEA* 基因家族成员,分布在 *LEA* 所有的亚组当中,共 7 个亚组。相同亚组中 *NiLEA* 成员具有进化的相近性,其中 *NiLEA*₃₇ 和 *NiLEA*₄₀ 进化关系最近。同时,相同的 *LEA* 亚组成员具有高同源性与相似的分子特征(等电点、分子量等)。*NiLEA* 基因家族在染色体上分布广泛、偏好性较小,同时具有相似的基因结构,说明 *NiLEA* 基因家族具有功能的特异性与相似性。LEA 蛋白在植物正常生长以及在干旱、盐碱、寒冷等非生物胁迫下保护过程中发挥着重要作用^[9]。*NiLEA* 家族蛋白具有亲水性的特点,可能与烟草对干旱等胁迫的应答有关。烟草胚胎发育晚期丰富蛋白家族基因可能是重要的抗性基因,研究烟草胚胎发育晚期丰富蛋白及相关基因,对烟草抗性育种具有重要意义。

参考文献

- [1] DURE L, CROUCH M, HARADA J, et al. Common amino acid sequence domains among the LEA proteins of higher plants [J]. *Plant Mol Biol*, 1989, 12(5): 475-486.
- [2] GALAU G A, HUGHES D W, DURE L. Absciscic acid induction of cloned cotton late embryogenesis-abundant (*Lea*) mRNAs [J]. *Plant Mol Biol*, 1986, 7(3): 155-170.
- [3] DURE L, GREENWAY S C, GALAU G A. Developmental biochemistry of cottonseed embryogenesis and germination: Changing messenger ribonucleic acid populations as shown by *in vitro* and *in vivo* protein synthesis [J]. *Biochemistry*, 1981, 20(14): 4162-4168.
- [4] GEORGE S, USHA B, PARIDA A. Isolation and characterization of an atypical LEA protein coding cDNA and its promoter from drought-tolerant plant *Prosopis juliflora* [J]. *Appl Biochem Biotechnol*, 2009, 157(2): 244-253.
- [5] OLVERA-CARRILLO Y, CAMPOS F, REYES J L, et al. Functional analysis of the group 4 late embryogenesis abundant proteins reveals their relevance in the adaptive response during water deficit in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2010, 154(1): 373-390.
- [6] TUNNACLIFFE A, HINCHA D K, LEPRINCE O, et al. LEA Proteins: Versatility of form and function [M]//LUBZENS E, CERDA J, CLARK M. Sleeping beauties-dormancy and resistance in harsh environments. Berlin: Springer, 2010: 91-108.
- [7] CANDAT A, PASZKIEWICZ G, NEVEU M, et al. The ubiquitous distribution of late embryogenesis abundant proteins across cell compartments in *Arabidopsis* offers tailored protection against abiotic stress [J]. *Plant Cell*,

- 2014, 26(7): 3148-3166.
- [8] HUNAUULT G, JASPARD E. LEAPdb: A database for the late embryogenesis abundant proteins [J]. *BMC Genom*, 2010, 11: 1-9.
- [9] ALTUNOGLU Y C, BALOGLU P, YER E N, et al. Identification and expression analysis of *LEA* gene family members in cucumber genome [J]. *Plant Growth Regul*, 2016, 80(2): 225-241.
- [10] UMEZAWA T, FUJITA M, FUJITA Y, et al. Engineering drought tolerance in plants: Discovering and tailoring genes to unlock the future [J]. *Curr Opin Biotechnol*, 2006, 17(2): 113-122.
- [11] KOBAYASHI F, TAKUMI S, NAKATA M, et al. Comparative study of the expression profiles of the *Cor/Lea* gene family in two wheat cultivars with contrasting levels of freezing tolerance [J]. *Physiol Plant*, 2004, 120(4): 585-594.
- [12] GAO J, LAN T. Functional characterization of the late embryogenesis abundant (LEA) protein gene family from *Pinus tabulaeformis* (Pinaceae) in *Escherichia coli* [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 1-10.
- [13] WANG Y J, HE L, HOU R, et al. Identification and the response to osmotic stress of *LEA_1* gene family in *Setaria italica* [J]. *Mol Plant Breed*, 2018, 16(12): 3801-3807.
- [14] HOUE M, DALLAIRE S, N'DONG D, et al. Overexpression of the acidic dehydrin WCOR 410 improves freezing tolerance in transgenic strawberry leaves [J]. *Plant Biotechnol J*, 2004, 2(5): 381-387.
- [15] SIVAMANI E, BAHIELDIN A, WRAITH J M, et al. Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barley *HVA1* gene [J]. *Plant Sci*, 2000, 155(1): 1-9.
- [16] XU D P, DUAN X L, WANG B Y, et al. Expression of a late embryogenesis abundant protein gene, *HVA1*, from barley confers tolerance to water deficit and salt stress in transgenic rice [J]. *Plant Physiol*, 1996, 110(1): 249-257.
- [17] LIANG Y, XIONG Z Y, ZHENG J X, et al. Genome-wide identification, structural analysis and new insights into late embryogenesis abundant (LEA) gene family formation pattern in *Brassica napus* [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 1-17.
- [18] LAN T, GAO J, ZENG Q Y. Genome-wide analysis of the LEA (late embryogenesis abundant) protein gene family in *Populus trichocarpa* [J]. *Tree Genet Genomes*, 2013, 9(1): 253-264.
- [19] LIU H, XING M Y, YANG W B, et al. Genome-wide identification of and functional insights into the late embryogenesis abundant (LEA) gene family in bread wheat (*Triticum aestivum*) [J]. *Sci Rep*, 2019, 9(1): 1-11.
- [20] LI X, CAO J. Late Embryogenesis Abundant (LEA) gene family in maize: Identification, evolution, and expression profiles [J]. *Plant Mol Biol Report*, 2016, 34(1): 15-28.
- [21] ALTUNOGLU Y C, BALOGLU P, YER E N, et al. Identification and expression analysis of *LEA* gene family members in cucumber genome [J]. *Plant Growth Regul*, 2016, 80(2): 225-241.
- [22] SUNARPI, HORIE T, MOTODA J, et al. Enhanced salt tolerance mediated by AtHKT1 transporter-induced Na⁺ unloading from xylem vessels to xylem parenchyma cells [J]. *Plant J*, 2005, 44(6): 928-938.
- [23] KUMAR S, TAMURA K, NEI M. MEGA: Molecular evolutionary genetics analysis software for microcomputers [J]. *Comput Appl Biosci*, 1994, 10(2): 189-191.
- [24] BATTAGLIA M, OLVERA-CARRILLO Y, GARCIAARRUBIO A, et al. The enigmatic LEA proteins and other hydrophilins [J]. *Plant Physiol*, 2008, 148(1): 6-24.

(上接第 94 页)

- [3] 廖红梅, 高超, 韩承义, 等. 宁德市大黄鱼成鱼养殖成本收益分析 [J]. *上海海洋大学学报*, 2012, 21(1): 139-144.
- [4] 廖凯, 张英丽, 杨正勇, 等. 中国花鲈不同养殖模式经济效益比较研究 [J]. *上海海洋大学学报*, 2018, 27(4): 508-514.
- [5] 左大妮, 黄赛斌. 河蟹生态养殖模式经济效益对比分析: 以上海崇明为例 [J]. *中国渔业经济*, 2020, 38(1): 105-110.
- [6] 袁媛, 袁永明, 代云云, 等. 我国罗非鱼主产区池塘养殖模式生产成本及经济效益分析 [J]. *江苏农业科学*, 2016, 44(2): 470-474.
- [7] 杨德利, 王严, 黄一民, 等. 大菱鲆工厂化养殖成本收益分析 [J]. *湖南农业科学*, 2010(20): 41-43.
- [8] 王静, 车斌, 孙琛, 等. 我国南美白对虾不同养殖模式的成本收益分析 [J]. *中国渔业经济*, 2018, 36(6): 70-76.

- [9] 袁新华, 苟颖. 我国淡水养殖生产成本收益变动分析 [J]. *中国渔业经济*, 2010, 28(3): 118-124.
- [10] 贺艳辉, 袁永明, 张红燕, 等. 我国罗非鱼的高效养殖模式 [J]. *江苏农业科学*, 2012, 40(12): 249-251.
- [11] 黄书培, 杨正勇. 不同养殖规模下大菱鲆工厂化养殖经济效益分析 [J]. *广东农业科学*, 2011, 38(16): 113-116.
- [12] 张婉君. 营运资金管理绩效评价体系设计 [J]. *财会月刊*, 2010(5): 74-75.
- [13] 康保超, 雷莹, 张亚楠, 等. 南美白对虾两种养殖模式下的经济效益比较分析 [J]. *中国渔业经济*, 2014, 32(6): 64-69.
- [14] 刘景景, 张静宜, 袁航. 淡水鱼养殖成本收益调查与分析 [J]. *中国渔业经济*, 2017, 35(1): 18-27.
- [15] 钱超. 商品鱼基地吨鱼塘技术经济分析 [J]. *淡水渔业*, 2002, 32(6): 36-38.