

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2012.00635

真菌类过氧化物酶体增殖因子 *PEX11* 基因家族生物信息学研究

张昕^{1,2}, 姜华², 王艳丽², 张震², 毛雪琴², 柴荣耀², 邱海萍², 杜新法², 王教瑜², 孙国昌²

1. 杭州师范大学生命与环境科学学院, 杭州 310036;

2. 浙江省植物有害生物防控重点实验室-省部共建国家重点实验室培育基地, 浙江省农业科学院植物保护与微生物研究所, 杭州 310021

摘要: *PEX11* 基因家族成员是参与过氧化物酶体增殖调控的关键因子, 文章利用生物信息学方法对 26 种代表性真菌的 *PEX11* 基因家族成员进行了检索和进化分析。研究发现: (1)26 种真菌中共有 66 个可能的 *PEX11p*。酵母类真菌有 1 个或 2 个 *PEX11p*, 而大多数丝状真菌中包含 2 到 3 个, 其中子囊菌中 *PEX11p* 的个数偏多, 个别种类达到 5 个; (2)真菌 *PEX11p* 可分为 3 类, 大多数真菌含有类型 I 和类型 III 的 *PEX11p*, 类型 II 是盘菌亚门真菌所特有的, 可能与类型 I 和类型 III 在功能上有冗余; (3)通过 MEME 分析, 发现 *PEX11p* 含有多个保守区域, 其中 C 末端的 Motif8 具有很高的保守性, 推测可能对 *PEX11p* 发挥功能具有重要作用。文章对进一步研究真菌 *PEX11p* 的进化与功能以及过氧化物酶体的增殖具有重要意义。

关键词: 真菌; 过氧化物酶体; *PEX11* 基因家族; 生物信息学; 进化分析

Bioinformatic research of the family of *PEX11*, peroxisome proliferous factor in fungus

ZHANG Xin^{1,2}, JIANG Hua², WANG Yan-Li², ZHANG Zhen², MAO Xue-Qin², CHAI Rong-Yao², QIU Hai-Ping², DU Xin-Fa², WANG Jiao-Yu², SUN Guo-Chang²

1. College of Life and Environment Sciences, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036, China;

2. State Key Laboratory Breeding Base for Zhejiang Sustainable Pest and Disease Control, Institute of Plant Protection Microbiology, Zhejiang Academy of Agricultural sciences, Hangzhou 310021, China

Abstract: The family members of *PEX11* are key factors involved in regulation of peroxisome proliferation. Sixty-six *PEX11p* candidates of *PEX11* gene family from 26 representative fungal species were obtained and analyzed by bioinformatic strategies. In most filamentous fungi, 2 or 3 potential *PEX11ps* were found, in contrast with 1 or 2 in yeast species.

收稿日期: 2011-08-18; 修回日期: 2011-10-24

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 30900933; 30970082; 31170136)资助

作者简介: 张昕, 硕士研究生, 专业方向: 真菌分子生物学。E-mail: aaazxaaa@qq.com

通讯作者: 王教瑜, 博士, 副研究员, 研究方向: 真菌分子生物学。E-mail: jiaoyuwang1@gmail.com

孙国昌, 博士, 研究员, 研究方向: 植物真菌病害。E-mail: sungc@zaas.org

网络出版时间: 2012-3-16 03:52:02

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20120424.1144.007.html>

Compared with other fungal species, the Ascomycetes tend to have more PEX11ps, and even 5 in several individuals. The data of phylogenetic analysis and protein structure indicated that all of the PEX11ps were divided into 3 groups: I, II, and III. The members of group I and group III existed in most species, while those in group II were found only in Pezizomycotina. By MEME analysis, 5-6 conserved motifs were found in each PEX11ps. Among them, motif 8 in C-terminal had the most conservation, indicating that this motif probably plays a key role in maintaining the proper function of PEX11p.

Keywords: fungus; peroxisome; *PEX11* gene family; bioinformatics; phylogenetic analysis

过氧化物酶体(Peroxisome, P)普遍存在于真核细胞中,是具有多种功能的单层膜细胞器^[1]。P参与了许多生命活动的重要过程,如脂肪酸的氧化、活性氧降解、乙醛酸循环、光呼吸调节等。此外,P对丝状真菌中 β -内酰胺类抗生素的生物合成也有着重要作用。同时,植物与病原菌互作的调节、醇类代谢都与P密切相关^[2-6]。据报道,P的产生主要有3种方式:即从内质网(Endoplasmic reticulum, ER)上以出芽方式形成P;前P通过伸长及分裂产生新的P;伴随着细胞分裂,母细胞中的P分配到子细胞中^[7,8]。细胞中多余的P以及失去功能的P会通过选择性的自噬机制进行降解^[9]。此外,P的数量、大小及所含酶的种类与含量会随着生物种类、细胞类型、生长阶段、生长环境和亚细胞环境的变化而发生改变^[10-11],这个过程通常被称为P的动态变化^[12]。细胞内P的动态变化与生物的正常生命活动息息相关,P的异常变化将导致生物体代谢及生长障碍^[8]。

P的生物合成、增殖及生物学功能的正常发挥需要众多的由*PEX*基因编码并被称为过氧化物酶生成蛋白(Peroxins)的参与^[13,14]。目前鉴定的过氧化物酶生成蛋白已超过32种^[15]。其中,*PEX11*基因是最早鉴定出调控P伸长和增殖的关键基因^[16]。研究表明,*PEX11*基因属于目前成员最多的*PEX*基因家族^[5],该家族在不同物种间的成员数目存在显著差异^[17],如在人类、小鼠等哺乳动物中,含有3个PEX11p相关的蛋白,即PEX11 α 、PEX11 β 和PEX11 γ ^[18]。在拟南芥、水稻等植物中,已经发现了5种PEX11p的同源蛋白^[5]。而关于真菌类*PEX11*基因家族的组成相对复杂,通常含有1~5个PEX11p^[14]。*PEX11*基因家族成员具有促进P极化、膜的伸长、P的分裂及调控P数量平衡等保守的功能^[19]。其中,植物的5种*PEX11*

基因家族成员可以分为两类,第一类蛋白(PEX11c、PEX11d、PEX11e)的氨基酸序列几乎完全相同,并且C末端具有保守的氨基酸序列(KXKXX),被认为是内质网识别序列,有助于外被体结合;而第二类蛋白(PEX11a、PEX11b)的同源性只有50%左右^[20]。

真菌是真核生物的重要类群,真菌类*PEX11*基因家族的研究对于探讨过氧化物酶体的功能及动态变化具有重要意义。目前已有大量关于酵母、植物、哺乳动物P的研究^[21],而其他真菌中关于P的研究较少^[22]。本文选取26种具有代表性的真菌,对其*PEX11*基因家族成员进行了检索,预测了基因结构和蛋白结构,分析了保守序列及其进化与功能。本研究对进一步深入研究*PEX11*基因家族成员之间的进化功能及过氧化物酶体增殖机制具有重要意义。

1 材料和方法

1.1 真菌类 *PEX11* 基因家族序列的获得

本研究共计选择26种真菌为研究对象^[22,23](表1),不同类真菌*PEX11*基因家族成员的确定按如下策略获得。以酿酒酵母PEX11p(NP_014494.1)为检索对象,分别在NCBI的Protein数据库(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/protein/>)和BROAD(<http://www.broadinstitute.org>)数据库中进行PEX11家族成员的检索。在NCBI数据库检索时,利用PSI-BLAST策略进行搜索,直至无新蛋白检出。对于部分在NCBI中无相关数据的菌种,采用BROAD提供的Blastp检索蛋白质序列,以 $E=10^{-4}$ 为阈值,获得相关候选蛋白。所有候选蛋白利用PFAM(<http://pfam.sanger.ac.uk/>)和Interproscan工具(<http://www.ebi.ac.uk/Tools/pfa/iprscan/>)进行结构域分析,挑选具有PEX11p或PEX11p相似结构域的蛋白作为不同真菌PEX11基

因家族成员。不同类真菌的 *PEX11* 基因家族的相似性分析由NCBI数据库Blastp分析完成。所有真菌类 *PEX11p* 对应的基因组序列和CDS序列分别在BROAD和NCBI数据库获取。拟南芥和水稻的 *PEX11* 基因家族成员相关序列分别根据文献[10, 24]获得。

1.2 多序列联配和系统进化树构建

利用 mafft6.849(<http://mobyle.pasteur.fr/cgi-bin/portal.py#forms::mafft>)程序中的 FFT-NS-i 方法对所有 *PEX11* 基因家族的蛋白序列进行多序列联配分析, 其中 gap opening penalty 为 3.0, offset value 选择 0.2, 其他参数采用默认设置。所获得序列联配结果利用 MEGA5 软件进行进化分析。采用邻接算法(Neighbor-Joining)进行系统进化树构建。

1.3 基因结构分析

PEX11 基因家族成员的基因结构分析利用在线工具 GSDS(<http://gsds.cbi.pku.edu.cn/chinese.php>) 进行, 并绘制基因结构图[25]。利用PLALIGN在线工具(<http://fasta.bioch.virginia.edu>)对所有 *PEX11* 基因家族成员进行基因内重复序列分析。

1.4 跨膜螺旋结构、信号肽及保守序列预测

利用 TMHMM Server v. 2.0(<http://www.cbs.dtu.dk/services/TMHMM-2.0>)程序对本研究中的所有 *PEX11p* 序列进行跨膜螺旋结构预测。信号肽以及剪切位点预测利用 SignalP 3.0 Server(<http://www.cbs.dtu.dk/services/SignalP>)进行。使用 MEME 数据库(http://meme.nbcr.net/meme4_6_1/cgi-bin/meme.cgi)进行保守序列预测, 其中 Motifs 的最大数量分别设置为 10, 其他参数采用默认值。

2 结果与分析

2.1 *PEX11* 基因家族序列

经过数据库检索及结构域比对分析, 在 26 种真菌中共确定 66 个 *PEX11p*, 在模式植物水稻和拟南芥中共发现 10 个 *PEX11p*(表 1)。其中, 酵母类真菌多含有 1 个 *PEX11p*, 而大多数丝状真菌中包含 2 个或 3 个 *PEX11p*, 而子囊菌中 *PEX11p* 的个数较多, 个别种类达到 5 个, 如 *G. zeae* 等。除了 *G. zeae* 含有

5 个 *PEX11p*, 其他植物病原菌和动物病原菌多含有 2 个或 3 个 *PEX11p*, 而腐生菌含有 1~4 个 *PEX11p*。Blastp 分析表明真菌类 *PEX11p* 均表现出较高的序列相似性, 尤其在近源物种中, 序列相似性可达 90%以上, 如 Ss.*PEX11-1* 和 Bf.*PEX11-2* 等。

2.2 多序列联配和系统进化分析

对所获得真菌类及部分植物的 *PEX11p* 序列进行多序列联配(图 1), 结果表明 *PEX11p* 含有多个保守序列。与 Opalinski 等[26]预测 *PEX11p* 序列 C 末端存在多个 α 螺旋区域一致(图 1 中 H1、H2、H3), 本研究发现除 Ss.*PEX11-2* 可能不具有 H2 区域, Ci.*PEX11-2* 不具有这 3 个区外, 大部分真菌类 *PEX11p* 在 C 端存在类似 α 螺旋区域。

系统进化分析表明真菌类 *PEX11p* 大致可以分为 3 类(图 2A)。类型 I 为本研究中所有真菌所含有, 除 *A. oryzae*、*G. zeae* 和 *R. oryzae* 3 个物种各含有两个类型的 *PEX11p*, 其他所有真菌均含有一个类型的 *PEX11p*。类型 II 在所研究真菌内分布仅次于类型 I, 大部分真菌都含有 III 型 *PEX11p*, 其中 17 种真菌都含有一个, 5 种真菌含有两个。类型 II 的 *PEX11p* 只特异存在于子囊菌门盘菌亚门的真菌, 包括 *A. oryzae* 等 10 种盘菌各含 1 个 II 型 *PEX11p*。对不同分类地位真菌 *PEX11p* 系统拓扑结构分析表明, 同一亚门真菌的每种类型 *PEX11p* 在进化树中均能聚成一簇, 表明同一亚门的真菌 *PEX11p* 具有高度的保守性, 而不同亚门的真菌 *PEX11p* 在进化上表现出了明显的分化。同时, 在不同真菌物种中发现了 18 对直系同源蛋白, 它们可能是由同一祖先基因进化而来, 保留了原始蛋白典型的功能; 在相同物种中还发现了 5 对旁系同源蛋白, 可能是同一物种由基因复制产生的蛋白, 并进化出新功能。植物的 *PEX11p* 主要可以分为两类, 并且与真菌的 *PEX11p* 差异性较大。

2.3 *PEX11* 基因结构分析

PEX11 家族成员基因的结构分析表明不同物种的 *PEX11* 基因含有 0~6 个不等的内含子(图 3), 并且

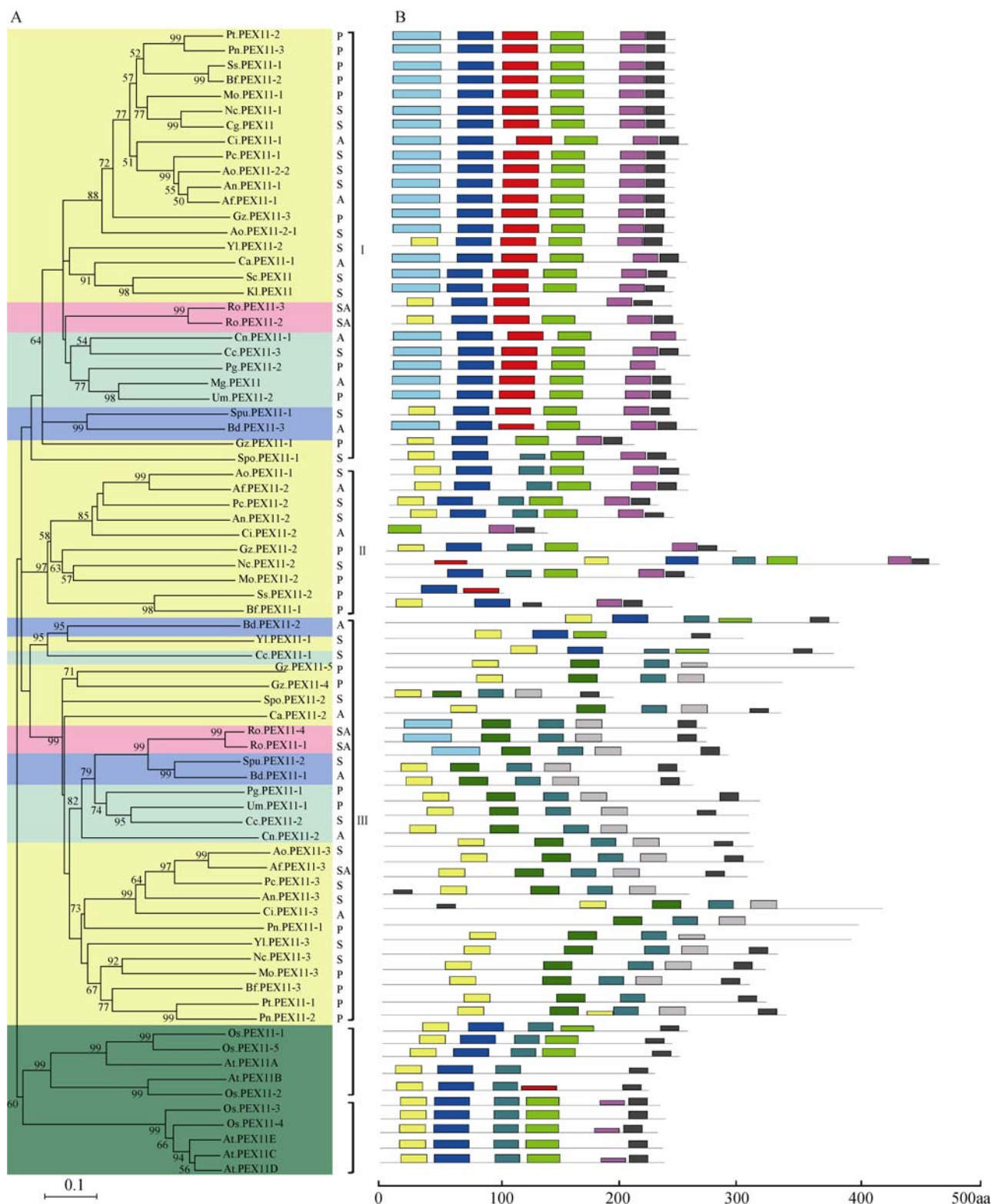
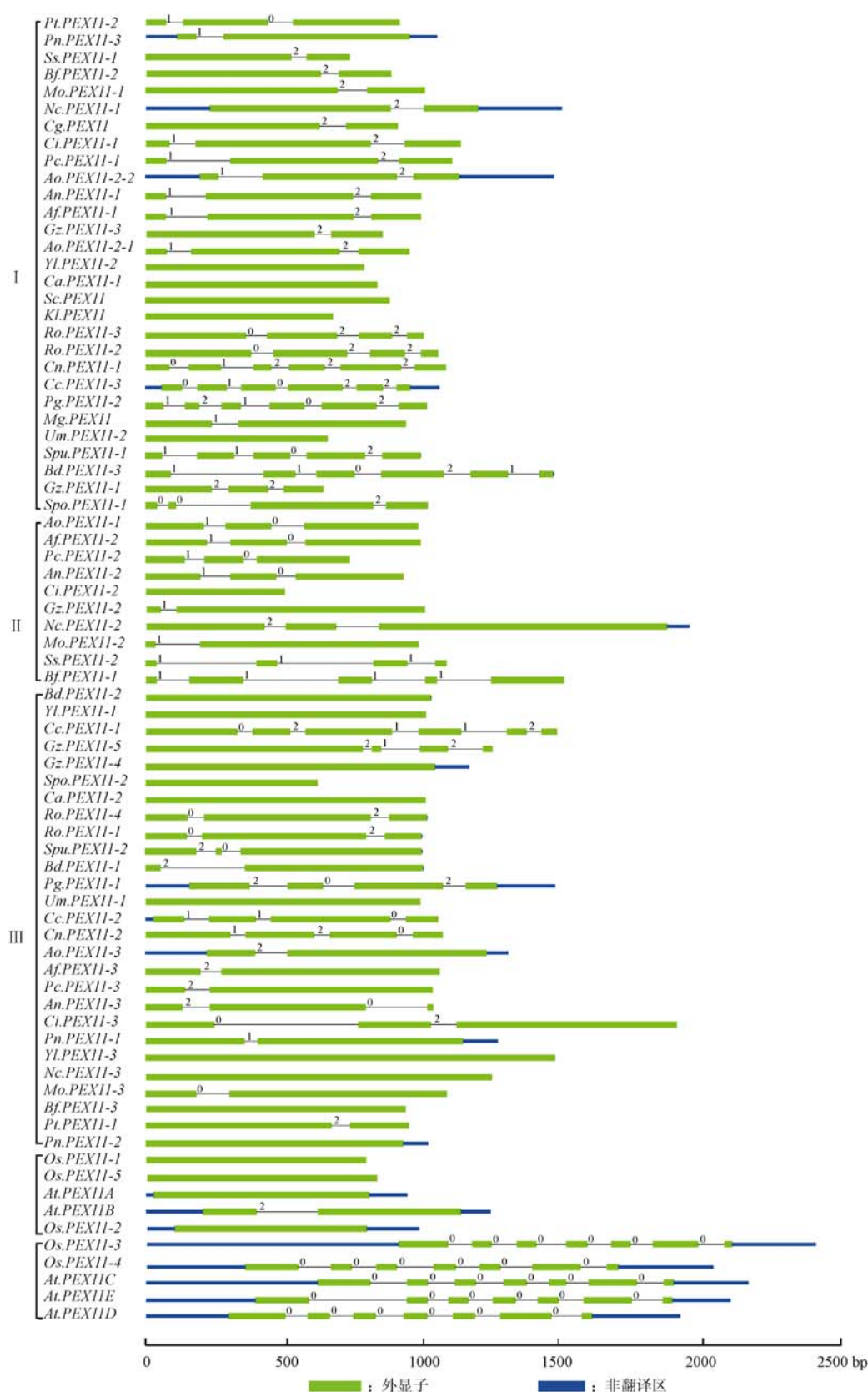


图 2 不同物种中 *PEX11* 基因家族蛋白的系统进化和结构分析

A: *PEX11p* 的系统进化树(黄色: 子囊菌门; 粉色: 接合菌门; 浅绿色: 担子菌门; 蓝色: 壶菌门; 绿色: 被子植物门; S: 腐生菌; P: 植物病原菌; A: 动物病原菌)。蛋白名称见表 1。

B: *PEX11p* 的结构(青色: Motif1; 蓝色: Motif2; 红色: Motif3; 紫色: Motif4; 黄色: Motif5; 绿色: Motif6; 深绿色: Motif7; 灰色: Motif8; 深绿色: Motif9; 浅灰色: Motif10)

图 3 不同物种中 *PEX11* 基因家族的基因结构

0、1、2：内含子相位。基因名称见表 1。

大小及相位也具有差异性,且部分 *PEX11* 基因不含有内含子,可能是起源于逆转录转座事件。其中子囊菌多含有 1 个内含子,担子菌多含有 2 个内含子,接合菌和壶菌通常含有多个内含子。同一物种中不同类型 *PEX11* 基因所含的内含子也具有明显差异,真菌 3 种类型的 *PEX11p* 均含有不等的内含子,而植物类型 的 *PEX11p* 几乎不含内含子,类型 的 *PEX11p* 均含有 6 个 0 相位的较小的内含子,且含有对称外显子,表明在外显子复制中可以成功复制,不会造成阅读框的推移。与植物 *PEX11* 基因相比,真菌 *PEX11* 基因所含的内含子较小,长度一般比外显子短。其中,除了 *Ci.PEX11-2* 不含有内含子,其他类型 的 *PEX11* 基因均含有 1 个或 2 个内含子。真菌的 *PEX11* 基因结构与植物的基因结构和编码模式差异性较大,可能导致其蛋白结构和功能分化,可以推断在真菌到高等植物的漫长的生物进化过程中,*PEX11* 基因家族成员的基因结构表现出了明显的进化差异性。

2.4 跨膜螺旋结构、信号肽及保守序列分析

TMHMM 数据库跨膜螺旋结构分析表明,部分 *PEX11* 基因家族成员具有跨膜螺旋结构。同一物种的 *PEX11p* 也是部分具有跨膜结构,可能游离在基质中或悬在 P 膜上发挥功能,这种 *PEX11p* 亚细胞定位的不同可能与 *PEX11* 家族成员功能分化有关。

SignalP 信号肽预测发现只有植物及 3 种子囊菌 (*G.zeae*、*P.chrysogenum* 和 *C.immitis*) 的部分 *PEX11p* 具有可能的信号肽及剪切位点,它们可能是分泌蛋白或者与分泌蛋白类似,在核糖体中翻译后通过内质网转运到 P 中;而大多数不具有信号肽的 *PEX11* 蛋白可能是通过 P 膜定位信号(Pex19BS)转运到 P 中,或者在翻译后通过其他机制直接被 P 吸收利用。表明 *PEX11p* 可能具有不同的合成转运机制。

MEME 分析显示在 *PEX11* 基因家族蛋白中发现了多个进化保守的 Motif。从蛋白结构图(图 2B)中发
发现:(1)大多数 *PEX11p* 含有 5 个或 6 个 Motif,极少数 *PEX11* 蛋白含有 4 个以下的 Motif,只有 Nc.*PEX11-2p* 含有 7 个 Motif。(2)大部分类型 的 *PEX11p* 的特有 6 个保守区域,即 Motif1、Motif2、Motif3、Motif4、Motif6 和 Motif8;另外, Motif5、

Motif7、Motif9 和 Motif10 是类型 的 *PEX11p* 所特有的;而类型 的 *PEX11p* 含有的保守序列与类型 和类型 有部分重叠。(3)在每种类型的真菌 *PEX11p* 中,植物病原菌、动物病原菌和腐生菌分别具有类似的蛋白结构。(4)位于 C 末端的 Motif8 具有高度保守性(XXXVGGXXGXXSSXXX),可能对 *PEX11p* 正常发挥代谢功能具有重要作用。

3 讨 论

由于酿酒酵母 *PEX25p*、*PEX27p* 的 C 末端与 *PEX11p* 具有一定的同源性, Rottensteiner 等^[3]把 *S.cerevisiae* 的 *PEX11p*、*PEX25p* 和 *PEX27p* 归于 *PEX11* 基因家族。Yan 等^[2]发现很多物种的 *PEX11p* 与 Sc.*PEX25p* 和 Sc.*PEX27p* 的保守性很差。通过检索,我们发现除了

S.cerevisiae、*K.lactis* 和 *C.albicans* 3 种酵母,其他物种中不含有 *PEX25p* 和 *PEX27p*,可能是由于酵母类真菌的某些特殊生理过程依赖于 *PEX25p* 和 *PEX27p*,而其他真菌的 *PEX11p* 可能在进化过程中出现功能分化,*PEX25p* 和 *PEX27p* 发生丢失或者采用多个 *PEX11* 基因的策略来完成 *PEX25p* 和 *PEX27p* 的相关功能,因此在本研究中我们主要对 *PEX11p* 进行了分析。

在所有检索的真菌种类中,几乎都含有类型 和类型 的 *PEX11p*,推测这两个基因可能是多数真菌代谢过程所必需的;而类型 的 *PEX11p* 是子囊菌门盘菌亚门的真菌所特有,可能是在进化过程中出现的一个在功能上与类型 和类型 在冗余的拷贝,以适应盘菌亚门真菌所处的更加复杂多变的环境。同一真菌含有不同类型的 *PEX11p*,表明同一物种的 *PEX11p* 序列具有差异性,可能会产生不同的生物功能或者在功能上相互协调,通过共有的 Motif 来完成保守的功能,同时不同的 Motif 又可以使 *PEX11p* 在不同的代谢环境中发挥不同的功能,或者在物种进化之前 *PEX11p* 已经表现出了多样化;而不同真菌的部分 *PEX11p* 由于序列高度保守在进化树中位于同一类,可见不同真菌的 *PEX11p* 存在保守性,可能具有高度保守的进化功能。植物与真菌的 *PEX11p*,以及不同亚门真菌的 *PEX11p* 之间具

有明显的进化差异性, 表明伴随着物种进化, PEX11p 也发生了明显的进化。

有研究认为PEX11p通过二聚化来实现增殖活性^[17]。根据Nayidu等^[24]的研究, 我们推测PEX11pN末端的保守区域H1、H2和H3可能主要调节PEX11p的低聚化。其中H1和H2可能参与蛋白定位以及膜形状的改变, 或者与其他蛋白相互作用^[26]。位于N末端大约46~74aa位点H3与Motif2序列相似, 在不同物种中具有较高的保守性, Opalinski等近期通过大量研究证明该保守区域可以形成两亲性带正电荷的螺旋结构, 并插入到脂质双分子层, 从而与带负电荷的P膜结合并使膜产生不对称性改变其弯曲度, 最终促使P伸长和分裂^[26, 27]。H3区域的螺旋活性与PPARs等核激素受体的脂类结合区域类似^[28], 可能对PEX11p功能的发挥具有重要作用。C末端的Motif8具有很高的保守性, PEX11p可能通过其与分裂因子Fis1直接结合并相互影响, 从而形成PEX11p-Fis1-DRP1三元复合体, 抑制PEX11p同源二聚化, 最终调控P的伸长和分裂增殖过程^[28, 29]。PEX11p的C末端疏水区域可能在PEX11p运输及正确插入到P膜中也发挥作用^[20]。

参考文献(References):

- [1] Veenhuis M, Salomons FA, van Der Klei IJ. Peroxisome biogenesis and degradation in yeast: a structure/function analysis. *Microsc Res Tech*, 2000, 51(6): 584–600. DOI
- [2] Spröte P, Brakhage AA, Hynes MJ. Contribution of peroxisomes to penicillin biosynthesis in *Aspergillus nidulans*. *Eukaryot Cell*, 2009, 8(3): 421–423. DOI
- [3] Rottensteiner H, Stein K, Sonnenhol E, Erdmann R. Conserved function of *pex11p* and the novel *pex25p* and *pex27p* in peroxisome biogenesis. *Mol Biol Cell*, 2003, 14(10): 4316–4328. DOI
- [4] Hayashi M, Nishimura M. Entering a new era of research on plant peroxisomes. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6(6): 577–582. DOI
- [5] Orth T, Reumann S, Zhang XC, Fan JL, Wenzel D, Quan S, Hu JP. The PEROXIN11 protein family controls peroxisome proliferation in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2007, 19(1): 333–350. DOI
- [6] Parsons M, Furuya T, Pal S, Kessler P. Biogenesis and function of peroxisomes and glycosomes. *Mol Biochem Parasitol*, 2001, 115(1): 19–28. DOI
- [7] Yan MD, Rayapuram N, Subramani S. The control of peroxisome number and size during division and proliferation. *Curr Opin Cell Biol*, 2005, 17(4): 376–383. DOI
- [8] Titorenko VI, Terlecky SR. Peroxisome metabolism and cellular aging. *Traffic*, 2011, 12(3): 252–259. DOI
- [9] Oku M, Sakai Y. Peroxisomes as dynamic organelles: autophagic degradation. *FEBS J*, 2010, 277(16): 3289–3294. DOI
- [10] Hu JP. Molecular basis of peroxisome division and proliferation in plants. *Int Rev Cell Mol Biol*, 2010, 279: 79–99. DOI
- [11] Muench DG, Mullen RT. Peroxisome dynamics in plant cells: a role for the cytoskeleton. *Plant Sci*, 2003, 164(3): 307–315. DOI
- [12] Huybrechts SJ, van Veldhoven PP, Brees C, Mannaerts GP, Los GV, Franssen M. Peroxisome dynamics in cultured mammalian cells. *Traffic*, 2009, 10(11): 1722–1733. DOI
- [13] Thoms S, Erdmann R. Dynamin-related proteins and Pex11 proteins in peroxisome division and proliferation. *FEBS J*, 2005, 272(20): 5169–5181. DOI
- [14] Kiel JAKW, Veenhuis M, van der Klei IJ. PEX genes in fungal genomes: common, rare or redundant. *Traffic*, 2006, 7(10): 1291–1303. DOI
- [15] Mullen RT, Flynn CR, Trelease RN. How are peroxisomes formed? The role of the endoplasmic reticulum and peroxins. *Trends Plant Sci*, 2001, 6(6): 256–261. DOI
- [16] Marshall PA, Krimkevich YI, Lark RH, Dyer JM, Veenhuis M, Goodman JM. Pmp27 promotes peroxisomal proliferation. *J Cell Biol*, 1995, 129(2): 345–355. DOI
- [17] Krikken AM, Veenhuis M, van der Klei IJ. Hansenula polymorpha pex11 cells are affected in peroxisome retention. *FEBS J*, 2009, 276(5): 1429–1439. DOI
- [18] Li X, Baumgart E, Dong GX, Morrell JC, Jimenez-Sanchez G, Valle D, Smith KD, Gould SJ. PEX11alpha is required for peroxisome proliferation in response to 4-phenylbutyrate but is dispensable for peroxisome proliferator-activated receptor alpha-mediated peroxisome proliferation. *Mol Cell Biol*, 2002, 22(23): 8226–8240. DOI
- [19] Kobayashi S, Tanaka A, Fujiki Y. Fis1, DLP1, and Pex11p coordinately regulate peroxisome morphogenesis. *Exp Cell Res*, 2007, 313(8): 1675–1686. DOI
- [20] Koch J, Pranjic K, Huber A, Ellinger A, Hartig A, Kragler F, Brocard C. PEX11 family members are membrane

- elongation factors that coordinate peroxisome proliferation and maintenance. *J Cell Sci*, 2010, 123(Pt 19): 3389–3400.
- [21] Mast FD, Fagarasanu A, Knoblauch B, Rachubinski RA. Peroxisome biogenesis: something old, something new, something borrowed. *Physiology (Bethesda)*, 2010, 25(6): 347–356. [DOI](#)
- [22] Kovalchuk A, Driessen AJ. Phylogenetic analysis of fungal ABC transporters. *BMC Genomics*, 2010, 11: 177. [DOI](#)
- [23] James TY, Kauff F, Schoch CL, Matheny PB, Hofstetter V, Cox CJ, Celio G, Gueidan C, Fraker E, Miadlikowska J, Lumbsch HT, Rauhut A, Reeb V, Arnold AE, Amtoft A, Stajich JE, Hosaka K, Sung GH, Johnson D, O'Rourke B, Crockett M, Binder M, Curtis JM, Slot JC, Wang Z, Wilson AW, Schussler A, Longcore JE, O'Donnell K, Mozley-Standridge S, Porter D, Letcher PM, Powell MJ, Taylor JW, White MM, Griffith GW, Davies DR, Humber RA, Morton JB, Sugiyama J, Rossman AY, Rogers JD, Pfister DH, Hewitt D, Hansen K, Hambleton S, Shoemaker RA, Kohlmeyer J, Volkmann-Kohlmeyer B, Spotts RA, Serdani M, Crous PW, Hughes KW, Matsuura K, Langer E, Langer G, Untereiner WA, Lücking R, Budel B, Geiser DM, Aptroot A, Diederich P, Schmitt I, Schultz M, Yahr R, Hibbett DS, Lutzoni F, McLaughlin DJ, Spatafora JW, Vilgalys R. Reconstructing the early evolution of fungi using a six-gene phylogeny. *Nature*, 2006, 443(7113): 818–822. [DOI](#)
- [24] Nayidu NK, Wang L, Xie WB, Zhang CJ, Fan CZ, Lian XM, Zhang QF, Xiong LZ. Comprehensive sequence and expression profile analysis of *PEX11* gene family in rice. *Gene*, 2008, 412(1–2): 59–70. [DOI](#)
- [25] 郭安源, 朱其慧, 陈新, 罗静初. GSDS: 基因结构显示系统. *遗传*, 2007, 29(8): 1023–1026. [DOI](#)
- [26] Opaliński Ł, Kiel JA, Williams C, Veenhuis M, van der Klei IJ. Membrane curvature during peroxisome fission requires Pex11. *EMBO J*, 2011, 30(1): 5–16. [DOI](#)
- [27] McMahon HT, Gallop JL. Membrane curvature and mechanisms of dynamic cell membrane remodelling. *Nature*, 2005, 438(7068): 590–596. [DOI](#)
- [28] Barnett P, Tabak HF, Hetteema EH. Nuclear receptors arose from pre-existing protein modules during evolution. *Trends Biochem Sci*, 2000, 25(5): 227–228. [DOI](#)
- [29] Drin G, Antonny B. Amphipathic helices and membrane curvature. *FEBS Lett*, 2010, 584(9): 1840–1847. [DOI](#)

•综合信息•

《水稻分子育种技术指南》

生命科学实验指南系列 钱前 著

出版时间: 2012 年 3 月 书号: 978-7-03-033039-0

装帧: 平装 开本: 16 开 定价: ¥98.00

本书系统地介绍了水稻农艺性状和生理特性及鉴定、遗传资源评价、经典(分子)遗传分析法等系列基本操作技术、水稻杂交法、常规育种方法、分子育种方法、育种技术的发展和变迁。展示了水稻功能基因组和功能基因/标记的最新进展。阐述了表型和基因(P-G)在分子水平的有机结合及 PG 应用技术。反映了水稻分子育种技术平台建设方面获得的成果。全书共分 4 部分 13 章, 各章节前后呼应, 又独立成章, 是一本涵盖了等多方面理论和实际操作技术的最新参考书。

科学出版社 科学销售中心 联系人: 周文宇 电话: 010-64022646 010-64017321

<http://shop.sciencepress.cn/>; E-mail: zhouwenyu@mail.sciencep.com