

胡风越,刘廷武,周曼丽,等.二穗短柄草 *Trihelix* 转录因子家族的基因组学分析[J].江苏农业科学,2018,46(18):32-37.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.18.009

二穗短柄草 *Trihelix* 转录因子家族的基因组学分析

胡风越,刘廷武,周曼丽,周颖君,周 芮,杨立明,纪剑辉

(淮阴师范学院生命科学学院,江苏淮安 223300)

摘要: *Trihelix* 转录因子是一类与植物光应答反应、逆境胁迫应答和生长发育调控密切相关的转录调控蛋白家族,首先在植物中被发现。为深入了解 *Trihelix* 转录因子家族,便于植物 *Trihelix* 基因克隆并鉴定其功能,选用禾本科模式植物二穗短柄草,采用生物信息学相关方法,在二穗短柄草中鉴定出 28 个 *Trihelix* 转录因子家族基因,并依据蛋白保守域序列特点将其分为 5 个亚家族(I ~ V),这 28 个 *Trihelix* 转录因子基因在染色体上均有分布且出现部分聚集现象。依据二穗短柄草、水稻、高粱和玉米中聚类分析及染色体区段复制分析所得结果,判断 *Trihelix* 基因家族在二穗短柄草、水稻、高粱和玉米中的进化关系,并推测 *Trihelix* 转录因子家族在物种演变过程中发生了基因的进化。

关键词: 二穗短柄草; *Trihelix*; 转录因子; 生物信息学; 物种演变

中图分类号: Q344⁺.13 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2018)18-0032-06

在植物的转录因子家族中,研究得较为全面的是与逆境相关的转录因子,如 ABF、MYB、NAC、DREB、DOF、WRKY 等转录因子家族,对这些转录因子相关基因的恰当的转化运用,可以提高植物对逆境胁迫的耐受性^[1-6]。*Trihelix* 转录因子是与抗逆相关的转录因子家族之一,目前在拟南芥、水稻、棉花、高粱等植物中均有相关研究。研究显示,拟南芥中有 30 个 *Trihelix* 转录因子,而水稻中含有 31 个^[7]。此外,由于 *Trihelix* 转录因

子在光应答反应、植物生长发育和逆境胁迫中显著的调控作用^[8-12],它们对生产实践中的品种改良应用具有重要意义。二穗短柄草由于具有植株矮小、生育期短、遗传转化率高以及其与小麦基因组相似度高达 95%、能同样感染小麦易感的各种细菌的特点,成为继拟南芥和水稻之后新型模式植物的理想植株,并能有效弥补模式植物水稻的不足^[13-14]。本研究利用生物信息学分析手段,对二穗短柄草 *Trihelix* 转录因子家族基因进行结构特征、进化情况及染色体定位等分析,并对该基因家族在水稻、二穗短柄草以及玉米等物种染色体区段的复制作了分析,以期更全面地了解禾本科植物 *Trihelix* 基因家族。

1 材料与方法

1.1 数据的收集与分析

在植物转录因子数据库(Plant Transcription Factor Database,简称 TFDB)中获取水稻、二穗短柄草、玉米、高粱及拟南芥中的 *Trihelix* 基因序列,随后对相关数据进行整合分析,利用 Pfam 方法在水稻中检测是否存在此家族蛋白的特征结构域,借助同样的方法,完成对 *Trihelix* 特殊结构域的序列筛选,进而得到不同物种 *Trihelix* 蛋白的全部序列^[15]。利用 ExPASy 数据库(<http://www.expasy.org/>)对二穗短柄草 *Trihelix* 蛋白的分子量、染色体位置、等电点等基因组信息进

收稿日期:2017-04-17

基金项目:国家自然科学基金(编号:41501262、31400169);江苏省淮安市科技支撑项目(编号:HAN201604);江苏省高等学校大学生实践创新训练计划(编号:201610323026Y);江苏省自然科学基金(编号:BK20140455);江苏省高等学校自然科学研究重大项目(编号:17KJA180002);江苏高校品牌专业建设工程(编号:PPZY2015A018);江苏省区域现代农业与环境保护协同创新中心;江苏省高校“青蓝工程”。

作者简介:胡风越(1995—),女,江苏扬州人,主要从事水稻分子生物学研究, E-mail:1134741304@qq.com;共同第一作者:刘廷武(1984—),男,博士,副教授,主要从事植物分子生物学研究, E-mail:tingwuliu@163.com。

通信作者:纪剑辉,博士,副教授,主要从事水稻分子生物学研究。 E-mail:jijianhui@hytc.edu.cn。

[8] Zhou Q Y, Tian A G, Zou H F, et al. Soybean WRKY - type transcription factor genes, *GmWRKY13*, *GmWRKY21*, and *GmWRKY54*, confer differential tolerance to abiotic stresses in transgenic *Arabidopsis* plants[J]. Plant Biotechnology Journal, 2008, 6(5):486-503.

[9] Li H, Gao Y, Xu H, et al. *ZmWRKY33*, a WRKY maize transcription factor conferring enhanced salt stress tolerances in *Arabidopsis* [J]. Plant Growth Regulation, 2013, 70(3):207-216.

[10] Shi W, Hao L, Li J, et al. The *Gossypium hirsutum* WRKY gene *GhWRKY39-1* promotes pathogen infection defense responses and mediates salt stress tolerance in transgenic *Nicotiana benthamiana* [J]. Plant Cell Reports, 2014, 33(3):483-498.

[11] Zhou L, Wang N N, Kong L, et al. Molecular characterization of 26 cotton WRKY genes that are expressed differentially in tissues and are induced in seedlings under high salinity and osmotic stress [J]. Plant Cell Tissue and Organ Culture, 2014, 119(1):141-156.

[12] Cai C P, Niu E, Du H, et al. Genome - wide analysis of the WRKY transcription factor gene family in *Gossypium raimondii* and the expression of orthologs in cultivated tetraploid cotton [J]. The Crop Journal, 2014, 2(2/3):87-101.

[13] Dou L, Zhang X, Pang C, et al. Genome - wide analysis of the WRKY gene family in cotton [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2014, 289(6):1103-1121.

行在线分析^[16]。

1.2 保守基序 (motif) 的鉴定与分析

根据 Trihelix 家族保守结构域特点,在 MEME 程序 (<http://meme.nbcr.net/meme/cgi-bin/meme.cgi>) 中,将参数设置成“any”,设定这些基序的长度为 10~200,预期有 20 个基序^[17],来分析其蛋白质保守基序。

1.3 Trihelix 转录因子家族系统进化树的构建

首先对 Trihelix 家族特殊保守结构域的氨基酸进行多序列联配分析,应用 Cluster 3.0 软件分析所得结果,随后借助 Mega 软件 (<http://www.megasoftware.net/>) 对二穗短柄草 Trihelix 保守结构域作进一步分析,Bootstrap 的值设定成 1 000^[18],随后将 Mega 程序分析的结果借助 WebLogo 3.3 软件进行图示化,即可验证转录因子保守域的分析结果。依据二穗短柄草 Trihelix 特殊结构域分析的方法和步骤,采用邻接法构建出水稻、拟南芥、玉米、二穗短柄草和高粱中该家族的系统进化树^[19],发现在不同物种中, Trihelix 家族均主要分为 5 个亚类。这一结果显示,在植物不同物种中, Trihelix 转录因子家族基因仍具有较高的保守性。

1.4 Trihelix 基因家族的染色体区段复制分析

利用植物基因组复制数据库 (PGDD, 网址为 [http://](http://chibba.agtec.uga.edu/duplication/)

chibba.agtec.uga.edu/duplication/) 对所选的 Trihelix 基因各自所在染色体区段的线性复制情况^[20]进行分析,将所有存在染色体复制关系的数据进行整理,借助基因染色体定位软件 MapInspect 完成图示化;此外,按照上述方法将二穗短柄草与水稻、二穗短柄草与高粱、二穗短柄草与玉米的 Trihelix 基因利用植物基因组复制数据库进行线性复制关系分析,相关结果借助 Circos 软件进行图示化^[21],便可直观地看出所需检测的染色体之间的同源性关系。

2 结果与分析

2.1 二穗短柄草 Trihelix 转录因子家族的鉴定

在二穗短柄草基因组数据库中共鉴定出 28 个 Trihelix 转录因子。对其蛋白质大小、分子量、等电点以及染色体位置等基本信息进行分析,结果显示其中氨基酸序列最长的有 975 个,最短的有 128 个,分子量为 14.01~96.63 ku,等电点为 3.976 3~11.578 9。蛋白结构域保守型分析结果显示,氨基酸残基色氨酸 (Trp, 简称 W) - 2、W - 63、半胱氨酸 (Cys, 简称 C) - 99 (2、63、99 分别表示在此氨基酸序列上的第 2、63、99 位) 具有极高保守性 (图 1), 且短柄草所有 Trihelix 转录蛋白中均包含典型的螺旋-环-螺旋保守结构。

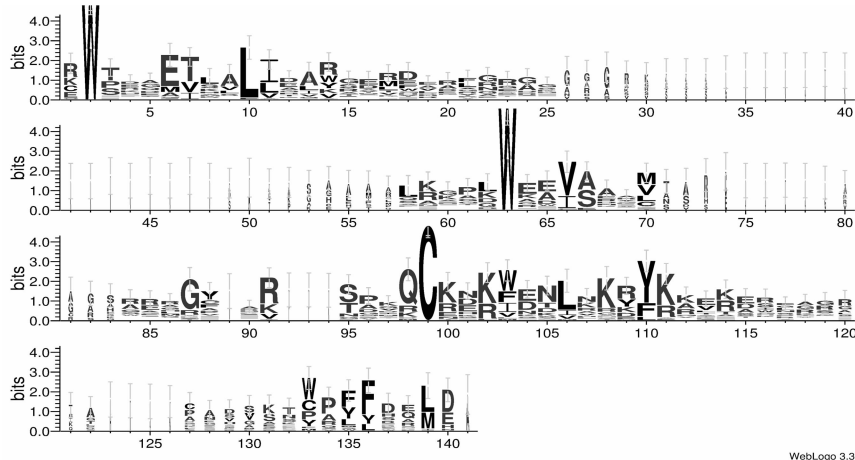


图 1 Trihelix 家族特征结构域在二穗短柄草中的保守性分析

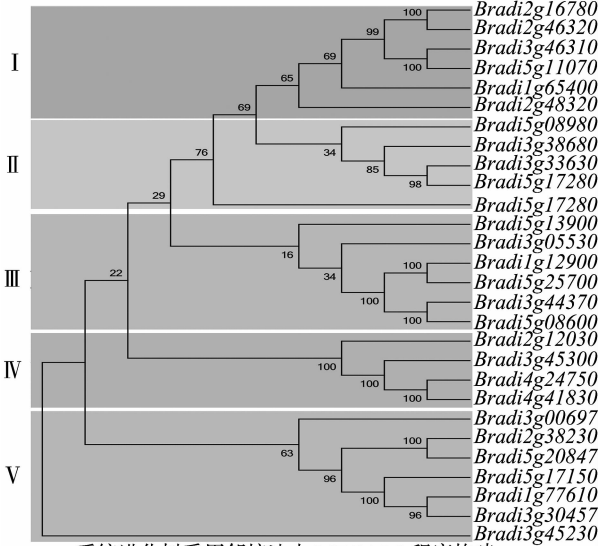
2.2 二穗短柄草 Trihelix 转录因子家族的进化分析

依据 Trihelix 蛋白保守序列特点,在 MEME 程序中采用邻接法构建了二穗短柄草 Trihelix 基因家族的进化树 (图 2), 结果将二穗短柄草 Trihelix 基因家族分为 5 个亚类。在数量分布上,亚家族 IV 中含有最少的 Trihelix 转录因子,而亚家族 V 含有的 Trihelix 转录因子最多;在分支结构上,亚家族 I 和 II 的同源关系相对较近,且可看出在亚家族 V 上的 *Bradi3g45230* 基因与其他 Trihelix 基因的亲缘关系较远。此外,对水稻、拟南芥、二穗短柄草和高粱中的 Trihelix 蛋白进行聚类分析发现, Trihelix 家族均分为 5 个亚类 (I~V) (图 3), 且每个亚类中均有 Trihelix 转录因子分布,由此可清晰地看出各物种中 Trihelix 转录因子之间的同源关系。高粱、玉米的 Trihelix 基因进化距离较长,分别有近 71%、69% 的基因在进化树的末端才分支,因而推测这 2 个物种 Trihelix 基因的进

化较晚,其次是二穗短柄草和拟南芥,最早的是水稻。

2.3 二穗短柄草 Trihelix 家族全长蛋白的结构性分析

基于 MEME 程序的蛋白结构域分析结果显示,二穗短柄草的 28 个 Trihelix 转录因子同样可被分为 5 个亚家族,与上述进化树分析结果一致。就同一亚家族内结构特点分析可知:亚家族 I 中都含有保守基序 Motif2、Motif1 和 Motif5,亲缘关系更为接近的 *Bradi3g46210* 和 *Bradi5g11070* 基因表达蛋白的 C 端都含有 Motif16;亚家族 II 中共有的保守基序与亚家族 I 相比不含有 Motif5;亚家族 III 中均存在 Motif1 和 Motif8;亚家族 IV 的显著特征是含有 1 段由 Motif3、Motif1 和 Motif12 相邻构成的保守序列;亚家族 V 中亲缘关系较近的 *Bradi3g00697*、*Bradi5g17150*、*Bradi1g77610* 和 *Bradi3g30457* 均含有 Motif 3,均与 Motif19 紧密相邻,且后 3 种 Trihelix 转录因子的同源性更高。在不同亚家族之间,根据 Motif 5 和



系统进化树采用邻接法由 MEGA5.0 程序构建。
自举值(Bootstrap)设置为1 000。I~V 表示不同亚家族
图2 二穗短柄草 *Trihelix* 基因进化分析

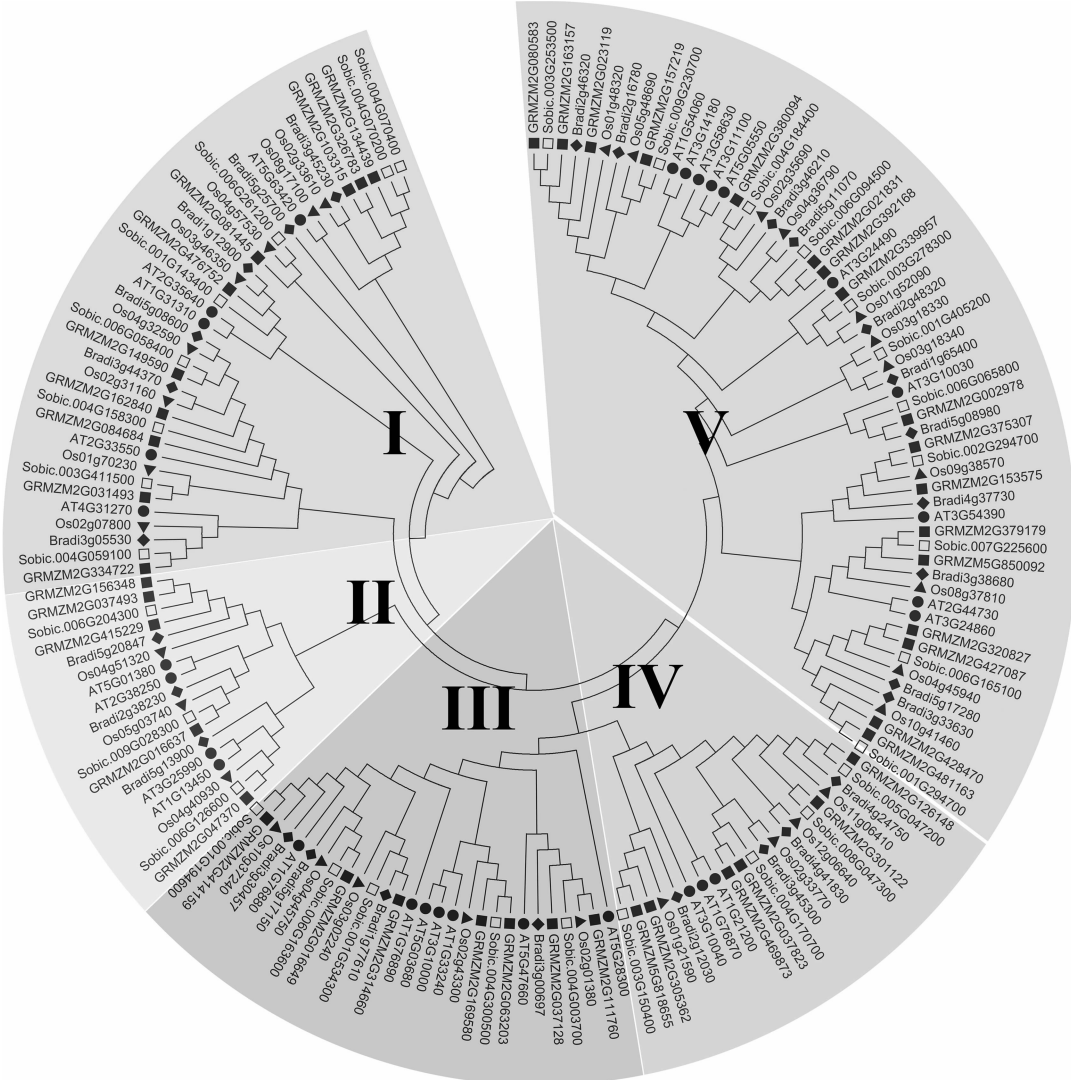
Moti2 判断亚家族 I 和亚家族 II 在系统发生上亲缘关系更接近。此外,在所有 *Trihelix* 转录因子中 Moti1 蛋白序列高度保守(图4)。

2.4 二穗短柄草 *Trihelix* 转录因子家族在染色体上的定位

用 Mapinspect 软件分析图示,可见二穗短柄草的 28 个保守 *Trihelix* 基因在 5 条染色体上均有分布(图 5),在 3 号染色体上分布最多,有 9 个 *Trihelix* 基因,而在 1 号和 4 号染色体上最少,仅有 3 个。并且, *Trihelix* 基因在同一染色体上还存在聚集现象。如在 3 号染色体上 9 个 *Trihelix* 基因聚集在 3 个区段,分别位于 0.27、32、46 Mb 附近;而 5 号染色体上所有 *Trihelix* 基因均聚集在 11~28 Mb 区段,即位于染色体长臂区段。

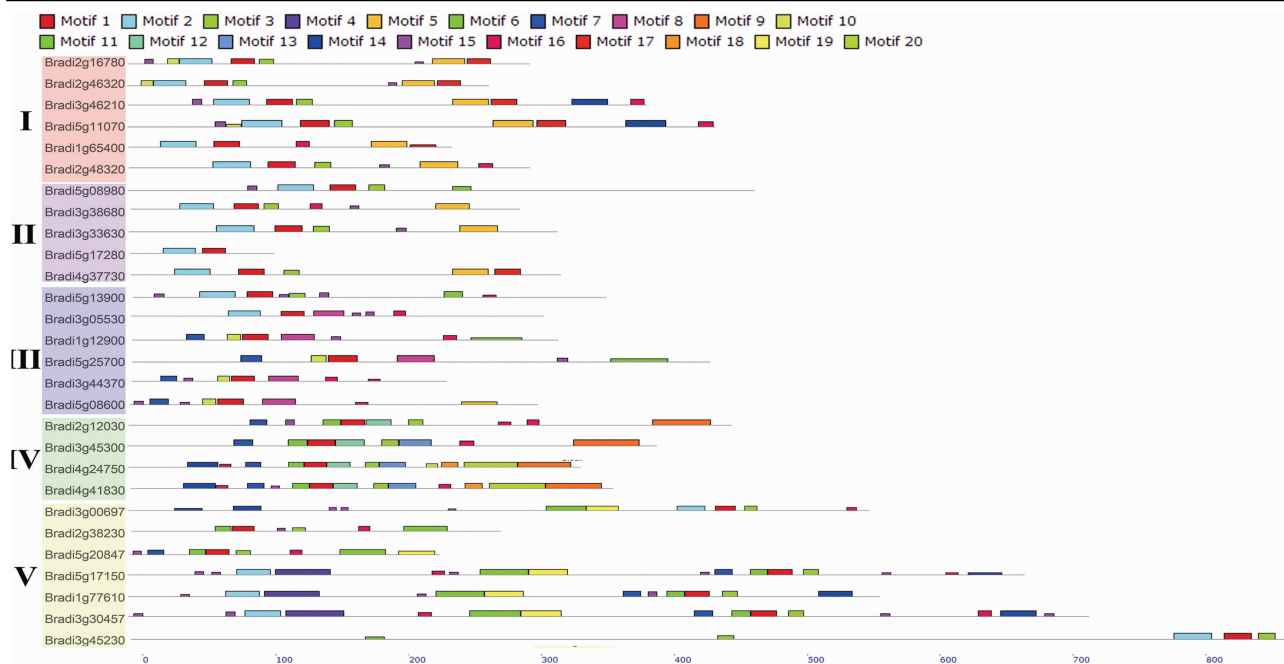
2.5 二穗短柄草 *Trihelix* 转录因子在二穗短柄草、高粱、玉米和水稻中的染色体复制分析

由于高粱、水稻和玉米均为单子叶植物,其相互之间亲缘较近,所以通过比较二穗短柄草与这三者之间的染色体复制情况,可以分析 *Trihelix* 基因在种内和种间的进化轨迹。复制分析结果见图6,可见二穗短柄草的染色体有5对,首先,其



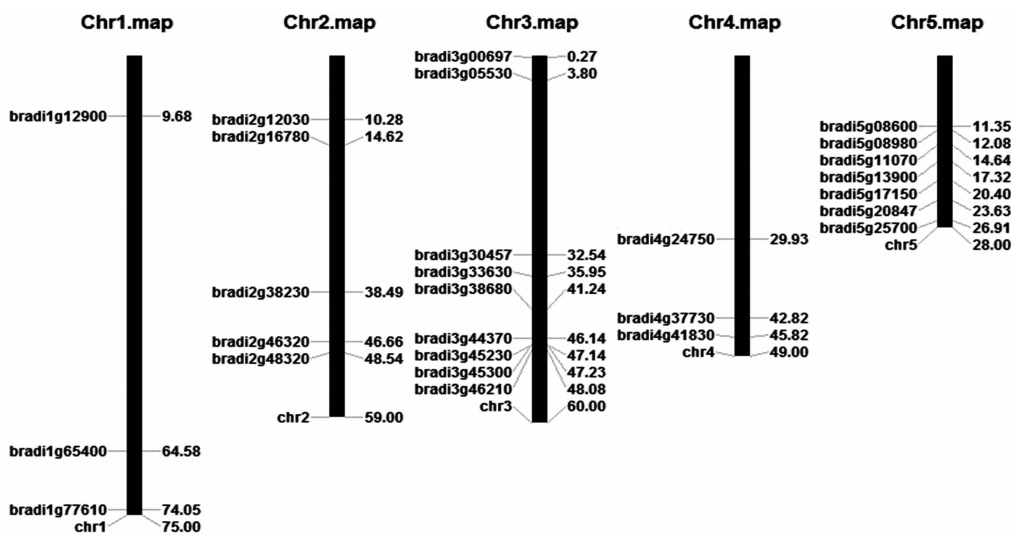
每个 *Trihelix* 基因亚家族用特定颜色表示,每一物种用不同几何图形表示。Bootstrap 值设置为 1 000

图3 *Trihelix* 转录因子在二穗短柄草、拟南芥、玉米、水稻和高粱中的多基因进化分析



图中不同色块代表特定 Trihelix 转录因子蛋白保守基序, 左侧为 I~V 亚家族分类, 对应右侧可分析对比不同亚家族的 Trihelix 转录因子结构特征

图4 基于 MEME 程序的二穗短柄草 Trihelix 转录因子家族的结构域分析



染色体序号在顶部用 Chr1~Chr5 来标注, 每条染色体的左侧标注有二穗短柄草中所有的 Trihelix 基因, 右侧显示 Trihelix 基因的物理位置, 单位为 Mb

图5 二穗短柄草 Trihelix 转录因子家族在染色体上的定位分析

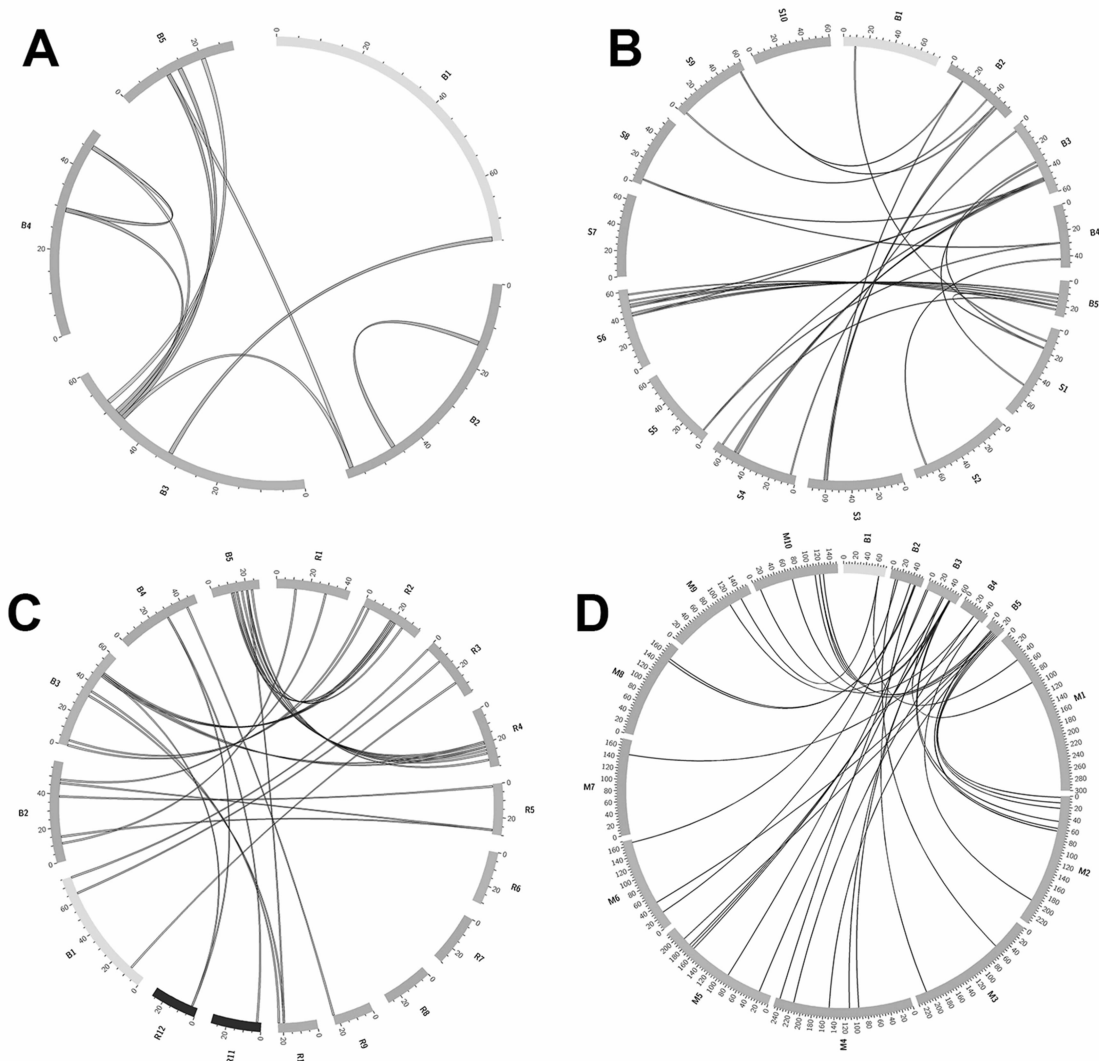
自身同一亚家族的 Trihelix 基因会形成复制关系, 其次, 二穗短柄草与高粱 (10 对染色体)、水稻 (12 对染色体) 和玉米 (10 对染色体) 也形成了线性复制。据此可推测, 在物种进化过程中可能发生了染色体加倍、易位, 以及基因的复制、重排、缺失和一些同源基因的丢失等进化事件。

3 讨论与结论

Trihelix 转录因子又称为 GT 因子家族^[22-23], 因其含有 3 个螺旋环的特殊保守结构而得名, 并且其结构与 MYB 转录因子家族极为相似, 但因连接 helix 的结构不同 (“环”或“转角”) 而造成功能上的差异, 在系统发生上, Trihelix 转录因子

可能来源于 1 个 MYB-like 基因^[24-25]。

Trihelix 转录因子最初只在植物中发现, 后来有研究推测可能在人类和果蝇中也存在, 陆婷婷研究表明, Trihelix 转录因子在动物和植物中有不同的结构, 绝大多数植物 Trihelix 蛋白为单 Trihelix 功能域蛋白, 而动物中单 Trihelix 功能域占少数, 取而代之出现了 3 个 Trihelix 功能域蛋白和 6 个 Trihelix 功能域蛋白, 且多伴有其他功能域如 SCAN 功能域 [由 C₂H₂ 锌指蛋白家族成员 SRE-ZBP、Ctfin51、AW-1 (ZNF174) 和 Number 18 组成], 以辅助调节动物的生长代谢过程^[26]。而在功能上, 植物中 Trihelix 转录因子主导光应答、植物生长发育中的蛋白表达调控以及抗干旱、耐盐、冷害、病害等逆境



A—*Trihelix* 基因在二穗短柄草基因组内的染色体线性复制分析；B—*Trihelix* 基因在二穗短柄草和高粱基因组中的染色体线性复制分析；C—*Trihelix* 基因在二穗短柄草和水稻基因组中的染色体线性复制分析；D—*Trihelix* 基因在二穗短柄草和玉米基因组中的染色体线性复制分析。在以上 4 种比较中，发生复制的 *Trihelix* 基因均用连线表示。二穗短柄草的 5 对染色体用 B1 ~ B5 表示，高粱的 10 对染色体用 S1 ~ S10 表示，水稻的 12 对染色体用 R1 ~ R12 表示，玉米的 10 对染色体用 M1 ~ M10 表示

图6 二穗短柄草 *Trihelix* 转录因子在二穗短柄草、高粱、水稻和玉米中染色体复制分析

胁迫应答相关^[11,27-28]，动物中 *Trihelix* 蛋白辅助调控生长代谢，具体功能仍待探索。

本研究通过对二穗短柄草 *Trihelix* 转录因子的生物信息学分析，共鉴定出 5 个亚家族共 28 个 *Trihelix* 转录因子基因，水稻中是 5 个亚类 31 个 *Trihelix* 转录因子基因，二穗短柄草中 *Trihelix* 转录因子数量虽不及水稻，但从聚类分析结果来比较，仍具有较高的相似性。水稻、高粱和玉米 *Trihelix* 多基因进化关系构建结果同时表明，*Trihelix* 在物种间的进化晚于在物种内的进化；此外，依据 *Trihelix* 转录因子在系统进化树上的进化距离，推测 *Trihelix* 在高粱和玉米中的进化最晚，在二穗短柄草和拟南芥中次之，最早是在水稻中，但此结论需要进一步研究证实。

综上，通过对单子叶禾本科模式植物二穗短柄草的生物信息学研究，分析其 *Trihelix* 转录因子家族基因的鉴定、结构特征、进化特点、染色体定位及复制情况，从而对禾本科植物的 *Trihelix* 转录因子有更全面的了解，为小麦等其他未测序物

种的基因功能分析奠定了基础。

参考文献：

[1] Zou M J, Guan Y C, Ren H B, et al. A bZIP transcription factor, OsABI5, is involved in rice fertility and stress tolerance [J]. Plant Molecular Biology, 2008, 66 (6) : 675 - 683.

[2] Fujita Y, Fujita M, Satoh R, et al. AREB1 is a transcription activator of novel ABRE - dependent ABA signaling that enhances drought stress tolerance in Arabidopsis [J]. Plant Cell, 2005, 17 (12) : 3470 - 3488.

[3] Yanagisawa S, Schmidt R J. Diversity and similarity among recognition sequences of Dof transcription factors [J]. Plant Journal, 1999, 17 (2) : 209 - 214.

[4] Liu L Q, Zhu K, Yang Y F, et al. Molecular cloning, expression profiling and trans - activation property studies of a DREB2 - like gene from chrysanthemum (*Dendranthema vestitum*) [J]. Journal of Plant Research, 2008, 121 (2) : 215 - 226.

- [5] Rosinski J A, Atchley W R. Molecular evolution of the Myb family of transcription factors; evidence for polyphyletic origin[J]. Journal of Molecular Evolution, 1998, 46(1): 74–83.
- [6] Hussain S S, Kayani M A, Amjad M. Transcription factors as tools to engineer enhanced drought stress tolerance in plants [J]. Biotechnology Progress, 2011, 27(2): 297–306.
- [7] Riano – Pachon D M, Correa L G, Mueller – Roeber B. Green transcription factors; a Chlamydomonas overview[J]. Genetics, 2008, 179(1): 31–39.
- [8] Green P J, Yong M H, Cuozzo M, et al. Binding site requirements for pea nuclear protein factor GT – 1 correlate with sequences required for light – dependent transcriptional activation of the *rbcS – 3A* gene[J]. EMBO Journal, 1988, 7(13): 4035–4044.
- [9] Tzafrir I, Pena – Muralla R, Dickerman A, et al. Identification of genes required for embryo development in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2004, 135(3): 1206–1220.
- [10] Zhou D X. Regulatory mechanism of plant gene transcription by GT – elements and GT – factors[J]. Trends in Plant Science, 1999, 4(6): 210–214.
- [11] Fang Y J, Xie K B, Hou X, et al. Systematic analysis of GT factor family of rice reveals a novel subfamily involved in stress responses [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2010, 283(2): 157–169.
- [12] Wang R, Hong G F, Han B. Transcript abundance of *rml1*, encoding a putative GT1 – like factor in rice, is up – regulated by *Magnaporthe grisea* and down – regulated by light [J]. Gene, 2004, 324(1): 105–115.
- [13] 贾海燕, 赵文芳, 马正强. 禾本科新型模式植物二穗短柄草的研究进展[J]. 麦类作物学报, 2009, 29(6): 1123–1128.
- [14] 陈军营, 李香姐, 赵一丹, 等. 新型禾本科模式植物——二穗短柄草[J]. 植物生理学通讯, 2008, 44(4): 781–784.
- [15] Letunic I, Doerks T, Bork P. SMART 7: recent updates to the protein domain annotation resource[J]. Nucleic Acids Research, 2012, 40(Database issue): D302–D305.
- [16] Artimo P, Jonnalagedda M, Arnold K, et al. ExPASy: SIB bioinformatics resource portal[J]. Nucleic Acids Research, 2012, 40(Database issue): W597–W603.
- [17] Bailey T L, Boden M, Buske F A, et al. MEME SUITE: tools for motif discovery and searching[J]. Nucleic Acids Research, 2009, 37(Database issue): W202–W208.
- [18] Tamura K, Peterson D, Peterson N, et al. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods [J]. Molecular Biology and Evolution, 2011, 28(10): 2731–2739.
- [19] Crooks G E, Hon G, Chandonia J M, et al. WebLogo: a sequence logo generator[J]. Genome Research, 2004, 14(6): 1188–1190.
- [20] Lee T H, Tang H, Wang X, et al. PGDD: a database of gene and genome duplication in plants[J]. Nucleic Acids Research, 2013, 41(Database issue): 1152–1158.
- [21] Krzywinski M, Schein J, Birol I, et al. Circos: an information aesthetic for comparative genomics[J]. Genome Research, 2009, 19(9): 1639–1645.
- [22] Green P J, Kay S A, Chua N H. Sequence – specific interactions of a pea nuclear factor with light – responsive elements upstream of the *rbcS – 3A* gene[J]. EMBO Journal, 1987, 6(9): 2543–2549.
- [23] 关秋玲, 陈焕新, 张毅, 等. 植物 GT 元件和 GT 因子的研究进展[J]. 遗传, 2009, 31(2): 123–130.
- [24] Nagano Y. Several features of the GT – factor trihelix domain resemble those of the Myb DNA – binding domain [J]. Plant Physiology, 2000, 124(2): 491–494.
- [25] 李月. 棉花逆境胁迫应答 Trihelix 转录因子的鉴定及功能分析[D]. 石河子: 石河子大学, 2013.
- [26] 陆婷婷. 水稻全长 cDNA 序列的比较分析、相关数据库的构建植物与动物 trihelix 转录因子基因家族的比较研究[D]. 上海: 上海交通大学, 2009.
- [27] Perisic O, Lam E. A tobacco DNA binding protein that interacts with a light – responsive box II element[J]. Plant Cell, 1992, 4(7): 831–838.
- [28] Le Gourriec J, Li Y F, Zhou D X. Transcriptional activation by *Arabidopsis* GT – 1 may be through interaction with TFIIA – TBP – TATA complex[J]. Plant Journal, 1999, 18(6): 663–668.

(上接第 27 页)

- [2] 陈复生, 付承玉, 汪泰初. 动物线粒体基因分子系统学研究进展[J]. 安徽农业科学, 2003, 3(4): 596–598.
- [3] 陈晓勇, 敦伟涛, 赵兴波. 哺乳动物线粒体基因组转录及其调控机制[J]. 中国草食动物科学, 2013, 33(2): 53–58.
- [4] Hatefi Y. The mitochondrial electron transport and oxidative phosphorylation system[J]. Annual Review of Biochemistry, 1985, 54(1): 1015–1069.
- [5] 孙炳松. 若干细胞色素 b 突变体蛋白的性质研究[D]. 上海: 复旦大学, 2000.
- [6] 陈晓勇. 绵羊产羔数性状线粒体基因效应研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2014.
- [7] Thompson J D, Gibson T J, Plewniak F, et al. The CLUSTAL_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools[J]. Nucleic Acids Research, 1998, 25: 4876–4882.
- [8] Tamura K, Stecher G, Peterson D, et al. MEGA 6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6. 0 [J]. Molecular Biology and Evolution, 2013, 30(12): 2725–2729.
- [9] 王菲露, 宋杨. 基于广义回归神经网络的蛋白质二级结构预测[J]. 计算机仿真, 2012, 29(2): 184–187.
- [10] Irwin D M, Koeber T D, Wilson A C. Evolution of the Cytochrome b gene of mammals[J]. Journal of Molecular Evolution, 1991, 32(2): 128–144.
- [11] Schoepp B, Breton J, Parot P, et al. Relative orientation of the hemes of the cytochrome_{b_c} complexes from *Rhodobacter sphaeroides*, *Rhodospirillum rubrum*, and beef heart mitochondria [J]. Journal of Biological Chemistry, 2000, 275(8): 5284–5290.
- [12] 于永亮. 黑格尔七彩神仙鱼的线粒体基因组及与四种人工七彩神仙鱼 *Cytb*、5S rDNA 的比较分析[D]. 上海: 上海海洋大学, 2015.
- [13] 王克夷. 疏水作用和蛋白质[J]. 生命的化学, 1999, 19(5): 233–235.
- [14] Thorton J M. From genome to function [J]. Science, 2001, 292(5524): 2095–2097.
- [15] 刘安芳, 王继文, 朱庆. 家鹅线粒体细胞色素 b 跨膜螺旋结构分析[J]. 畜牧兽医学报, 2006, 37(2): 117–121.
- [16] 梁瑞圆, 陈晓勇, 孙少华, 等. 绵羊 *TFAM* 基因编码蛋白生物信息学分析[J]. 基因组学与应用生物学, 2017, 36(2): 575–581.