

厦门大学博硕士论文摘要库

学校编码: 10384

分类号 \_\_\_\_ 密级 \_\_\_\_

学号: 21620100153875

UDC \_\_\_\_

厦门大学  
博士 学位 论文

线虫寄生基因的演化分析以及寄生基因筛选  
鉴定方法的建立

Evolutionary Analysis of Parasitism Genes in Nematodes and The  
Construction of A Method for Selecting and Identifying  
Parasitism Genes

作者姓名 杨一子

指导教师姓名: 罗大民 教授

专业名称: 动物学

论文提交日期: 2013 年 7 月

论文答辩时间: 2013 年 9 月

学位授予日期:

答辩委员会主席: \_\_\_\_\_

评 阅 人: \_\_\_\_\_

2013 年 7 月

## 厦门大学学位论文原创性声明

本人呈交的学位论文是本人在导师指导下, 独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考其他个人或集体已经发表的研究成果, 均在文中以适当方式明确标明, 并符合法律规范和《厦门大学研究生学术活动规范(试行)》。

另外, 该学位论文为 (罗大民教授) 课题 (组) 的研究成果, 获得 (血  
-肠屏障穿越: 组织蛋白酶 B 样半胱氨酸蛋白酶起什么关键作用) 课题 (组)  
经费或实验室的资助, 在 (罗大民教授) 实验室完成。(请在以上括号内填  
写课题或课题组负责人或实验室名称, 未有此项声明内容的, 可以不作特  
别声明。)

声明人 (签名):

2013 年 7 月 25 日

# 厦门大学学位论文著作权使用声明

本人同意厦门大学根据《中华人民共和国学位条例暂行实施办法》等规定保留和使用此学位论文，并向主管部门或其指定机构送交学位论文(包括纸质版和电子版)，允许学位论文进入厦门大学图书馆及其数据库被查阅、借阅。本人同意厦门大学将学位论文加入全国博士、硕士学位论文共建单位数据库进行检索，将学位论文的标题和摘要汇编出版，采用影印、缩印或者其它方式合理复制学位论文。

本学位论文属于：

- ( ) 1. 经厦门大学保密委员会审查核定的保密学位论文，于  
年   月   日解密，解密后适用上述授权。  
( √ ) 2. 不保密，适用上述授权。

(请在以上相应括号内打“√”或填上相应内容。保密学位论文应是已经厦门大学保密委员会审定过的学位论文，未经厦门大学保密委员会审定的学位论文均为公开学位论文。此声明栏不填写的，默认为公开学位论文，均适用上述授权。)

声明人(签名)：

2013年7月25日

# 目录

<b>摘要.....</b>	<b>I</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>III</b>
<b>第一章 前言.....</b>	<b>1</b>
1.1 对寄生基因的认识.....	1
1.2 对寄生基因的定义.....	3
1.3 寄生基因的命名.....	3
1.4 寄生基因的类别.....	5
1.5 寄生基因的演化机制.....	9
1.6 寄生基因的生物信息学分析.....	10
<b>第二章 寄生基因结构域树的建立.....</b>	<b>12</b>
2.1 引言.....	12
2.2 数据来源及处理.....	14
2.3 结果和讨论.....	15
<b>第三章 类水平基因转移的系统发生不一致分析.....</b>	<b>37</b>
3.1 引言.....	37
3.2 系统发生不一致分析.....	38
3.3 结果和讨论.....	38
<b>第四章 基因复制和物种形成检测分析.....</b>	<b>48</b>
4.1 引言.....	48
4.2 基因复制和物种形成分析.....	48
4.3 结果和讨论.....	49
<b>第五章 寄生基因与其它同源基因功能分化关键性氨基酸的筛选分析.....</b>	<b>57</b>
5.1 引言.....	57
5.2 寄生基因与其它同源基因功能分化关键性氨基酸的筛选分析.....	57
5.3 结果和讨论.....	58
<b>第六章 细菌基因在直系同源组中的分配.....</b>	<b>66</b>
6.1 引言.....	66
6.2 细菌基因在直系同源组中的分配.....	66

6.3 结果和讨论.....	68
<b>第七章 寄生基因筛选鉴定方法的建立.....</b>	<b>79</b>
7.1 引言.....	79
7.2 T-REX 软件分析结果评估算法的设计.....	81
7.3 结果和讨论.....	89
<b>第八章 总结与展望.....</b>	<b>93</b>
<b>参考文献.....</b>	<b>95</b>
<b>附录 I 直系同源组、结构域及其相关结构域树.....</b>	<b>103</b>
<b>附录 II 全部结构域树演化分枝图总览.....</b>	<b>107</b>
<b>附录 III 寄生基因、代表性 HGT-like PIs、基因复制及物种形成事件.....</b>	<b>169</b>
<b>附录 IV 在普通计算机上应用 OrthoMCLV1.4 软件构建包含细菌基因直系 同源组的方案.....</b>	<b>189</b>
<b>附录 V 发表文章目录.....</b>	<b>191</b>
<b>致谢.....</b>	<b>192</b>

## Contents

<b>Chinese Abstract.....</b>	<b>I</b>
<b>English Abstract.....</b>	<b>III</b>
<b>Chapter One Preface.....</b>	<b>1</b>
1.1 Understanding in Parasitism Gene.....	1
1.2 Concept of Parasitism Gene.....	3
1.3 Nomenclature of Parasitism Genes.....	3
1.4 Categories of Parasitism Genes.....	5
1.5 Evolutionary Mechanisms of Parasitism Genes.....	9
1.6 Bioinformatics Analyses of Parasitism Genes.....	10
<b>Chapter Two Construction of Domain Trees of Parasitism Genes.....</b>	<b>12</b>
2.1 Introduction.....	12
2.2 Data Sources and Data Processing.....	14
2.3 Results and Discussion.....	15
<b>Chapter Three Analysis of HGT-like Phylogenetic Incongruences.....</b>	<b>37</b>
3.1 Introduction.....	37
3.2 Analysis of Phylogenetic Incongruences.....	38
3.3 Results and Discussion.....	38
<b>Chapter Four Analysis of Gene Duplications and Speciations.....</b>	<b>48</b>
4.1 Introduction.....	48
4.2 Analysis of Gene Duplications and Speciations.....	48
4.3 Results and Discussion.....	49
<b>Chapter Five Selection Analysis of Amino Acid Residues to Be Crucially Characterized in Functional Divergence of Parasitism Genes and Their Homologs .....</b>	<b>57</b>
5.1 Introduction.....	57
5.2 Selection Analysis of Amino Acid Residues to Be Crucially Characterized in Functional Divergence of Parasitism Genes and Their Homologs.....	57
5.3 Results and Discussion.....	58
<b>Chapter Six Assignments of Bacterial Proteins to Orthologous Groups....</b>	<b>66</b>
6.1 Introduction.....	66
6.2 Assignments of Bacterial Proteins to Orthologous Groups.....	66
6.3 Results and Discussion.....	68
<b>Chapter Seven Construction of A Method for Selecting and Identifying Parasitism Genes.....</b>	<b>79</b>
7.1 Introduction.....	79

7.2 Algorithm Design for Evaluation of T-REX Results.....	81
7.3 Results and Discussion.....	89
Chapter Eight Summary and Prospect.....	93
References.....	95
Appendix I Orthologous Groups, Domains and Their Associated Trees... Appendix II Cladograms of All Domain Trees.....	103
Appendix III Parasitism Genes, Representative HGT-like PIs, Duplications and Speciations.....	107
Appendix IV Plan of Constructing Orthologous Groups Containing Bacterial Genes Using OrthoMCLV1.4 on Ordinary Computers....	169
Appendix V List of Publications.....	189
Thanks.....	191
	192

## 摘要

寄生基因是一些参与寄生物种的寄生过程并协助其完成生活史的基因。研究寄生基因对于揭示寄生关系起源和演化历程有着关键性的意义，能够为寄生线虫的演化及其宿主选择提供重要的线索。以往研究显示水平基因转移、基因复制和适应是三种可能导致寄生基因演化和产生的机制。这些演化机制的作用得到了很多研究结果的支持，其中水平基因转移(HGT)可能发挥了十分重要的作用。在本文中，我们采用分子演化领域的多种生物信息学研究方法对已知寄生基因的演化历程以及这些基因的预测识别开展了一定的研究。

寄生基因演化历史是寄生基因研究的一个重点。我们通过 PhyML 软件构建了 141 棵寄生基因编码蛋白质的结构域树，其有 79 棵结构域树具有寄生基因编码蛋白质的结构域。对这些结构域树的观察发现了两类在树中广泛存在、与寄生基因演化有联系的线索。一类线索明显与基因复制有关，而另一类线索则指向能导致基因系统发生不一致的机制。例如水平基因转移、对宿主的适应以及先适应假说中的先适应。此外，我们还发现一些寄生基因的出现不能用已知机制来解释。

根据上面发现的两类线索，我们分别通过 T-REX 软件和 ETE 工具包开展了类水平基因转移的系统发生不一致分析以及基因复制和物种形成检测分析。结果显示先适应假说中的先适应机制可能与水平基因转移一样在寄生基因演化的历程中扮演至关重要的角色。相较之下，基因复制对寄生基因演化的作用没有这两种机制那么重要。另外，物种形成机制可能也在一部分寄生基因演化过程中发挥了一定的作用。同时我们还发现特殊自由生活线虫 (*Pristionchus pacificus*) 能够作为许多寄生线虫包括根瘤线虫在内物种的一个良好的模式生物。这些物种中的寄生基因也许可以通过特殊自由生活线虫 (*Pristionchus pacificus*) 基因特征来加以描述。类似地，黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 也因为其与扁虫寄生基因演化的紧密关系而被重视。

与此同时，我们还通过 DIVERGE 软件开展了寄生基因与其它同源基因功能分化的关键性氨基酸的筛选分析。结果显示 DIVERGE 软件支持的三种筛选方法(Gu99、Gu2001 和 TyII) 都无法在寄生基因和正常同源基因之间找到普遍性的氨基酸转变规律，而这三种方法的分析涵盖了目前已知的全部同源基因功能分化类型。由于经常在同源基因功能分化中发挥作用，30 多个可能与寄生基因和其它同源基因功能分化有关联的氨基酸纵列的转变模式被记录下来，也不能找到普遍性转变规律。这种情况也许可以用 DIVERGE

方法的适用性来加以解释，也可能是寄生基因与同源基因的功能分化本质特征决定的。

考虑到细菌序列可以在寄生基因研究中发挥重要的作用，我们依靠 OrthoMCL-DB 数据库网络服务将 20 种细菌物种及谱系序列成功地分配给了该数据库的多个直系同源组和数千条单一序列上，并且通过共有蛋白质序列评估了 OrthoMCL-DB 直系同源组和 HelmCoP 直系同源组之间的一致性水平。结果表明 20 个细菌物种模式菌株的共 72443 条蛋白质序列被分配到了该数据库的 9084 个直系同源组和 4702 个单一蛋白质序列上。共有序列的随机抽样分析也显示出 OrthoMCL-DB 直系同源组和 HelmCoP 直系同源组之间的一致性水平比较高。

基于各类分析结果，最后我们设计了 T-REX 软件分析结果的评估算法来评估和识别重要的系统发生不一致事件，并通过此算法对 20 棵结构域树进行了寄生基因的预测识别。结果显示预测结果还是比较准确的。以此算法为基础，我们还构思了寄生基因筛选识别的完整分析流程，从而达到了从类水平基因转移系统发生不一致分析结果中筛选识别重要事件，预测许多寄生基因存在可能性的根本目的。根据测试结果，大约 60% 至 70% 的寄生基因能够通过这种分析从直系同源组中预测出来。本文研究为今后利用生物信息学方法对寄生基因开展研究开辟了新的视野。

**关键词：** 线虫；寄生基因；演化机制

## Abstract

Parasitism gene refers to a series of genes that play roles in the parasitic process and help parasites to complete their life cycle. Researches in parasitism gene have critical significances for revealing the origin of parasitism and the following evolutionary process and thus these researches are able to provide important evidences for the evolution of parasitic nematodes and even their choice of host species. Previous studies indicated that horizontal gene transfer, gene duplication and adaptation are three likely mechanisms causing the evolution and occurrence of parasitism genes. These mechanisms received many supports from results of multiple researches, and among them horizontal gene transfer (HGT) may play a very important role for the evolution of many parasitism genes. In this study, we used multiple research methods to study evolutionary histories of parasitism genes and how to select and identify these genes.

Evolutionary history of parasitism gene is a hotspot in nematode research. We constructed 141 domain trees using PhyML , and identified parasitism genes were discovered on 79 trees of them. After observing these trees, two type of clues widespread found in trees, and they were closely related to evolutions of parasitism genes. One type of clues was obviously associated with gene duplication, whereas another type of clues was closely related to multiple evolutionary mechanisms leading to phylogenetic incongruences in domain trees, such as HGT, adaptation to host, and pre-adaptation described in pre-adaptation hypothesis. Moreover, we also discovered that occurrences some parasitism genes cannot be explained by currently known mechanisms.

According to the aforementioned clues, we performed analysis of HGT-like phylogenetic incongruences and analysis of duplications & speciation sequentially using T-REX webserver and ETE toolkit respectively. The results showed that pre-adaptation may play more important role on the evolution of parasitism gene than duplication, and its contribution may be as critical as that of HGT. Furthermore, speciations may also affect the evolution of some parasitism genes. Meanwhile, we also found that a special free-living nematode, namely *Pristionchus pacificus*, could be a good model organism for many parasitic nematodes including root-knot nematodes. Parasitism genes in these species might be described through properties of *Pristionchus pacificus* genes. Similarly, Fruitfly *Drosophila melanogaster* was highlighted as well due to its close relationship with parasitism genes in flatworms.

At the same time, we also performed a computational analysis of amino acids responsible for functional divergences of parasitism genes and homologs using DIVERGE software. The results indicated that three selection methods (Gu99, Gu2001, and TyII) supported by DIVERGE cannot detect general conversion pattern between parasitism genes and their normal homologs, and the analyses using these methods contained all known functional divergences between homologs. Moreover, conversion patterns of amino acid in more than 30 columns were observed and recoded for the reason that they often play roles in functional divergences of homologs, but we still cannot find any general pattern. This result might contribute to method applicability in DIVERGE analysis, or could be determined by nature of function divergence between parasitism genes and other genes.

Considering important roles of bacterial sequences in researches of parasitism genes, we

assigned bacterial sequences from 20 types strains of multiple species to orthologous groups and single sequences in OrthoMCL-DB by using a web tool in this database. We also evaluated the consistency level between groups in OrthoMCL-DB and groups in HelmCoP. The results illustrated that a total of 72443 sequences from 20 types stains were assigned to 9084 groups and 4702 single sequences successfully in OrthoMCL-DB. Random sampling of common sequences also suggested that there is a quite high consistency level between groups of these two databases.

Based on all results, we finally designed an evaluation algorithm of T-REX analysis results to evaluate and identify important events causing phylogenetic incongruence. Consequently, we managed to identify parasitism genes in 20 domain trees through this algorithm. As a result, most identifications were fairly correct. According to this algorithm, we also built a completed pipeline for selecting and identifying parasitism genes, so that we are able to select and identify many parasitism genes in results from HGT-like PIs analysis, and in turn to predict the likelihood of occurrences of these genes. According to the test results, approximately 60% to 70% of all parasitism genes can be identified from orthologous groups by using this analysis. This study might open a new prospect for application of bioinformatics methods in researches of parasitism genes.

**Key Words:** Nematode; Parasitism Gene; Evolutionary Mechanism

## 第一章 前言

### 1.1 对寄生基因的认识

人们对寄生的起源一直缺乏足够的了解，而这在一定程度上阻碍了寄生线虫研究的进一步深入发展。为了解决这个问题，若干种科研手段被应用到研究中。其中之一就是提出关于寄生演化的假说并设计方法通过一系列统计和实验分析来验证假说。提出的假说中一些是关于寄生基因的。在线虫演化的过程中寄生基因被赋予了独特的系统发生地位和生物学功能。这些特点决定了寄生基因能够为寄生线虫的演化历程提供关键性的线索。为此，研究人员花费了大量的时间精力在识别、鉴定和分类寄生基因上。在 1998 年第一个线虫寄生基因  $\beta$ -1,4-内切葡聚糖酶被鉴定识别之后<sup>[1]</sup>，数以百计的寄生基因和寄生基因的候选基因陆续被辨识出来。在 2001 年至 2003 年期间，至少有 48 个基因被认为南方根结线虫 (*Meloidogyne incognita*) 寄生基因的候选基因<sup>[2,3]</sup>，而在 2003 年至 2004 年间又有 60 多个基因被识别为大豆孢囊线虫 (*Heterodera glycines*) 寄生基因的候选基因<sup>[4,5,6]</sup>。种类众多的寄生基因具有各种各样的功能，它们帮助寄生线虫入侵宿主组织，抵抗宿主免疫系统，改变宿主细胞新陈代谢过程，为寄生虫提供合适的食物来源等等。这些基因与线虫寄生生活密切相关，是线虫适应寄生生活的最典型的演化特征之一。

寄生基因一般是通过其编码的蛋白质发挥其独特的作用。对这些蛋白质及相关 mRNA 和 cDNA 的分析，比如表达序列标签分析、高效液相色谱、二维聚丙烯酰胺凝胶电泳、RNA 指纹图谱、抑制消减分析、cDNA 文库构建以及 cDNA-AFLP 等等<sup>[7,8]</sup>，使研究人员可以从多种角度全方位准确了解寄生基因的表达状况、特征和功能。寄生基因的研究通常需要结合多种生物技术而开展，这些技术的快速发展和创新应用为人们了解寄生基因起到了重要的推动作用。上面谈到大量寄生基因的候选基因的鉴别过程就是这些生物技术综合运用的最成功的例子之一。研究人员通过对线虫食管腺细胞的细胞质进行微抽提而构建了 cDNA 文库。在测序之后这个文库的数据被用于预测和识别分泌性信号肽，而这种分析能够说明基因产物是否由分泌产生的<sup>[9]</sup>。同时，mRNA 原位杂交分析被用于验证基因是否是腺体特异表达的<sup>[7]</sup>。生物技术与生物信息学方法的紧密结合，也推动了寄生基因研究的深入发展。例如，2005 年 Vanholme 和同事在鉴定甜菜孢囊线虫 (*Heterodera schachtii*) 的分泌性蛋白时，设计了一整套基于 EST 簇和 EST 单体的信

息学分析流程，并通过此流程在 2662 条 EST 序列的基础上成功鉴定出 50 条分泌性蛋白的编码序列<sup>[10]</sup>。这些研究说明随着基因组技术和生物信息学技术的发展，大规模高通量的研究分析也可以实现。

随着寄生基因的数据不断增多，人们对寄生基因信息的需求也不断增加。遗憾的是，目前还没有寄生基因的专门数据库，同样也还没有汇总已知所有寄生基因信息数据的专业站点。2007 年 Mitchum 等人汇总了以往研究在胞囊线虫和根瘤线虫中鉴定的寄生基因<sup>[7]</sup>（表 1.1）。2008 年应喜娟对全部已知寄生基因整理并分成了 8 种主要类别<sup>[11]</sup>。这些工作使人们对寄生基因有了比较全面的整体性的认识。

**表 1.1 胞囊线虫和根瘤线虫的寄生基因及数量**

**Table 1.1 Cyst, root-knot nematode parasitism genes and their amounts**

类别	物种拉丁名	数量	类别	物种拉丁名	数量
$\beta$ -1,4-内切葡聚糖酶	<i>Globodera rostochiensis</i>	2	纤维素结合结构域的蛋白	<i>Meloigoyne incognita</i>	1
	<i>Globodera tabacum</i>	2		<i>Heterodera glycines</i>	1
	<i>Heterodera glycines</i>	6		<i>Heterodera schachtii</i>	1
	<i>Heterodera schachtii</i>	2	多聚半乳糖醛酸酶	<i>Meloigoyne incognita</i>	1
	<i>Meloigoyne incognita</i>	3	细胞壁松弛蛋白	<i>Globodera rostochiensis</i>	1
果胶裂解酶	<i>Globodera rostochiensis</i>	1	$\beta$ -1,4-内切木聚糖酶	<i>Meloigoyne incognita</i>	1
	<i>Heterodera glycines</i>	1	膜联蛋白	<i>Heterodera glycines</i>	1
	<i>Heterodera schachtii</i>	1	几丁质酶	<i>Heterodera glycines</i>	1
	<i>Meloigoyne javanica</i>	1		<i>Heterodera schachtii</i>	1
	<i>Meloigoyne incognita</i>	2	阿拉伯糖半乳聚糖内切-1,4- $\beta$ -半乳糖苷酶	<i>Heterodera schachtii</i>	1
分支酸变位酶	<i>Meloigoyne javanica</i>	1	信号肽	<i>Heterodera glycines</i>	2
	<i>Heterodera glycines</i>	2		<i>Heterodera schachtii</i>	2
	<i>Globodera pallida</i>	1		<i>Globodera rostochiensis</i>	2
	<i>Meloigoyne incognita</i>	2		<i>Meloigoyne incognita</i>	1
RAN 结合蛋白	<i>Globodera rostochiensis</i>	3	泛素延伸蛋白	<i>Heterodera glycines</i>	2
	<i>Globodera pallida</i>	1		<i>Heterodera schachtii</i>	2
	<i>Globodera mexicana</i>	1			
富含半胱氨酸的小分子蛋白	<i>Heterodera glycines</i>	1	其它泛素化途径组分	<i>Heterodera glycines</i>	2
无毒蛋白	<i>Globodera pallida</i>	1	钙网蛋白	<i>Meloigoyne incognita</i>	1
类毒液过敏原蛋白	<i>Heterodera glycines</i>	2	磷酸酶	<i>Meloigoyne incognita</i>	1
	<i>Heterodera schachtii</i>	2			
	<i>Meloigoyne incognita</i>	1			

资料来源： Mitchum 等 Application of biotechnology to understand pathogenesis in nematode plant pathogens. In:

*Biotechnology and Plant Disease Management*. 2007, CABI, London, UK.

## 1.2 寄生基因的定义

寄生基因与寄生虫生活史密切相关，而且研究人员一直致力于鉴定识别寄生基因。但是究竟怎样的基因才是寄生基因，也就是寄生基因的定义问题，一直没有得到很好的解决。2000 年 Davis 等人将线虫的寄生基因描述为一些独特演化的、可能是从其它成功的寄生生物那里获得或者修改后得到的基因，能够有助于线虫在宿主中寄生<sup>[12]</sup>。2007 年 Baum 等人通过寄生的分子遗传机制来揭示寄生基因的概念，并提出那些能够使线虫感染植物的“遗传决定物”就是寄生基因<sup>[13]</sup>。2008 年应喜娟通过寄生基因的概念与基因编码蛋白相结合的方式来形容寄生基因。她认为一些排泄性和分泌性的蛋白质与寄生虫的寄生生活史紧密相联，因此这些蛋白质被称为寄生蛋白质。编码寄生蛋白质的基因就是寄生基因<sup>[11]</sup>。此外，一些实验室还制定了在植物寄生线虫的基因中筛选寄生基因的候选基因的标准。比如在寄生过程中基因是否是发育性表达的，基因是否表达在化学感受器和咽腺细胞中，以及基因编码的蛋白质是否能被预测为分泌性蛋白质<sup>[9]</sup>。这些说法和方法在很多情况下都被证实是正确而行之有效的。但是，它们仍然不能为寄生基因提供足够好的定义。依据这些说法，人们无法知道寄生基因编码的寄生蛋白质与一般意义的分泌性蛋白质有多大的差别，也不能知道寄生基因究竟是如何独特演化的。数量众多、来源广泛的寄生基因使以前的研究人员提出了比较笼统、概括性的提法。随着寄生基因研究的不断发展，这些提法已经不能满足准确描述寄生基因的基本属性的需要。寄生基因需要有一个明确清晰的、在深层次的分子水平上描述其根本属性的定义。此外，尽管寄生基因通常被视为是那些帮助寄生虫完成生活史的基因，这种帮助实际上指的是寄生基因功能所带来的意义。因此，在以后的研究中为寄生基因提出新的定义，需要对寄生基因的功能、意义以及相关属性做更加严格的区分。

## 1.3 寄生基因的命名

寄生基因的命名与普通基因命名是相同的，由拉丁字母、阿拉伯数字和简单几种标点符号如中划线、下划线和点号等组成。某些物种如人类的基因名是不含有标点符号的<sup>[14]</sup>。文献中报导的寄生基因名称如细胞壁水解酶基因 Gr-Eng-1 等都遵循着这种规则。在本论文中，为了便于分析，寄生基因名和其它基因名沿用了其编码蛋白质异形体的名称，都是经过对 HelmCoP 数据库基因编码蛋白质异形体（isoform）名称的适当修改后得到的名称，以确保每个名称是唯一的，并且需要使名称长度最长不超过 10 个字符，所

以没有遵循一般基因名称全部字母均为小写形式而蛋白质序列则是第一个字母大写的一般规则。每个名称的前两个或三个字符是大写拉丁字母，代表此基因所属种属。秀丽隐杆线虫(*Caenorhabditis elegans*)的情况是例外，其异形体名称有多种形式，修改后基因名没有加上统一的物种标志。马来布鲁线虫(*Brugia malayi*)基因名的修改也是特殊的，是根据 HelmCoP 数据库的 John Martin 提供的名称转换表进行的，用基因位点名称表示。

在名称中，随后由阿拉伯数字单独组成的字符串或者由阿拉伯数字、拉丁字母和下划线组成的字符串代表此基因独有的识别名称。全部 18 种 HelmCoP 物种的基因编码异形体名称按如表 1.2 例子所示的规则进行修改。

**表 1.2 全部 18 种 HelmCoP 物种的基因名称修改示例**

**Table 1.2 Modification examples of gene names of all 18 HelmCoP species**

物种拉丁名及中英文名	HelmCoP 原基因编码异形体名称	修改后的基因名称
<i>Homo sapiens</i> 人、Human	ENSP00000284562	HS00284562
<i>Mus musculus</i> 小家鼠、House mouse	ENSMUSP0000004136	MM00004136
<i>Arabidopsis thaliana</i> 拟南芥、Thale cress	At1g10370.1	AT110370_1
<i>Glycine max</i> 大豆、Soybean	Glyma08g01690.1	GM801690_1
<i>Drosophila melanogaster</i> 黑腹果蝇、Fruit fly	FBpp0082046	DM0082046
<i>Saccharomyces cerevisiae</i> 酿酒酵母、Brewer's yeast	YIR038C	SCYIR038C
<i>Caenorhabditis elegans</i> 秀丽隐杆线虫、Roundworm	Y1H11.2	Y1H11_2
<i>Caenorhabditis brenneri</i> 无中文名、No common name	CBN14802	CBN14802
<i>Caenorhabditis briggsae</i> 布里吉沙耶隐杆线虫、 No common name	CBG22411	CBG22411
<i>Caenorhabditis japonica</i> 无中文名、No common name	CJA17340	CJA17340
<i>Caenorhabditis remanei</i> 无中文名、No common name	CRE11845	CRE11845

Degree papers are in the "[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)". Full texts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to [etd@xmu.edu.cn](mailto:etd@xmu.edu.cn) for delivery details.

厦门大学博硕士论文数据库