

草菇翻译起始因子 Vv-IF4E 及其共表达转录因子的研究

陈仁良¹ 严俊杰¹ 陶永新^{1,2} 谢斌¹ 张磊¹ 吴塔菊³李少杰^{3*} 谢宝贵^{1*}¹ 福建农林大学生命科学学院菌物研究中心 福建 福州 350002² 福建农林大学园艺学院 福建 福州 350002³ 中国科学院微生物研究所 北京 100101

摘要: 真核翻译起始因子 IF4E (initiation factor 4E) 可通过与 mRNA 的 5' 帽子端结合, 在蛋白质的翻译起始过程中扮演重要角色。草菇 *Volvariella volvacea* 是一种富有商业价值的食用真菌, 其生长发育与蛋白质的合成代谢密切相关。本文通过鉴定草菇编码 IF4E 的基因 (*Vv-IF4E*), 并根据生物信息学和实时荧光定量数据分析 *Vv-IF4E* 及相关转录因子基因表达量的变化规律。结果显示, 草菇 *Vv-IF4E* 基因上游存在较多顺式作用元件, 基因存在 4 种可变剪切体, 只有一种具有翻译起始因子的保守结构域。预测开放阅读框 (ORF) 长度为 3 083bp, 所编码蛋白分子量为 87.1kDa, 存在 35 个磷酸化位点。*Vv-IF4E* 蛋白结构有异于拟南芥 IF4E, 但与皱木耳 *Auricularia delicata* IF4E 相似。实时荧光定量结果表明, *Vv-IF4E* 与转录因子 *YRR1*、*ECM22* 存在极强的共表达规律。

关键词: 草菇, 蛋白质合成, 荧光定量 PCR, 共表达, 皮尔森相关系数

Translation initiation factor Vv-IF4E and its co-expressed transcription factors of *Volvariella volvacea*CHEN Ren-Liang¹ YAN Jun-Jie¹ TAO Yong-Xin^{1,2} XIE Bin¹ ZHANG Lei¹ WU Ta-Ju³
LI Shao-Jie^{3*} XIE Bao-Gui^{1*}¹ Mycological Research Center of Life Science College, Fujian Agricultural and Forestry University, Fuzhou, Fujian 350002, China² College of Horticulture, Fujian Agricultural and Forestry University, Fuzhou, Fujian 350002, China³ Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: A gene (*Vv-IF4E*) encoding translation initiation factor IF4E from *Volvariella volvacea* was identified, and its correlating expression with associated transcription factors was analyzed by bioinformatics and RT-qPCR. Eukaryotic initiation factor 4E (IF4E) can combine with the 5' cap of mRNA, and plays an important role in the translation initiation process of protein synthesis. The results showed that there were many upstream cis-acting elements on *Vv-IF4E*. There were 4 types of alternative splicing

基金项目: 国家重点基础研究发展计划 (973 计划) (2014CB138302); 国家现代农业产业技术体系建设专项资金 (CARS24)

*Corresponding author. E-mail: mrcfafu@163.com, lisj@im.ac.cn

收稿日期: 2015-02-10, 接受日期: 2015-05-26

variants, but only one (*Vv-IF4E*) contained an initiation factor domain. The *Vv-IF4E* coding sequence (CDS) of 3 083bp encoded a protein with a predicted molecular weight of 87.1kDa and 35 phosphorylation sites. The protein structure of *Vv-IF4E* differed from *Arabidopsis thaliana* IF4E, but showed most similarity to that of *Auricularia delicata*. RT-qPCR results indicated that there was a strong co-expression pattern among *Vv-IF4E* and its potential target transcription factors *YRR1* and *ECM22*.

Key words: *Volvariella volvacea*, protein synthesis, RT-qPCR, co-expression, Pearson correlation coefficient

草菇 *Volvariella volvacea* (Bull.) Singer 是中国热带和亚热带地区一种常见的食用菌 (戴玉成等 2010), 该菌是以降解稻草为主的担子菌门, 其子实体的生长发育与其他生物一样均受到基因的表达调控。DNA 的遗传信息通过转录传递给 mRNA, mRNA 通过翻译成蛋白质。蛋白质的生物合成是把 mRNA 中碱基排列顺序转变成肽链中的氨基酸顺序, 这一过程十分复杂, mRNA、tRNA、核糖体、翻译起始因子、翻译延伸因子等参与了合成与调控。翻译起始因子 (IF) 是蛋白质合成的必要组成, 并且起到调控作用, 在细胞核中能促进一些蛋白的 mRNAs 从核转运到胞质, 如周期蛋白 D1 (cyclin D1) (Topisirovic *et al.* 2003)。真核生物的翻译起始因子有 12 种, 其中包括 IF4。IF4 又包括 IF4A、IF4G、IF4E 和 IF4F 等因子, 目前认为 IF4E 是特异性帽结合蛋白, 可识别 mRNA 的 5'端帽子结构, 并可和 IF4A (解旋酶活性) 和 IF4G 共同组成 eIF4F 复合物参与并调控翻译起始 (Ayub *et al.* 2012)。因此, IF4E 不仅是蛋白质合成的重要元件, 又是调控因子, 对生物体中的蛋白合成具有十分重要的作用。

食用菌和其他生物一样, 其生长发育是基因表达的时空调控结果, 这种调控机制仅在模式生物 (酿酒酵母、裂褶菌、鬼伞) 中有相关研究, 在食用菌中鲜有报道。基因表达的第一步是转录, 转录因子是基因表达调控元件之一, 目前真菌中已经鉴定的转录因子有 37 类, 如 Zn2Cys6 (Todd & Andrianopoulos 1997)、C2H2、C2HC 等, 它们协同调控许多代谢过程、环境胁迫的应激以及细胞的分裂分化。

Luo & Xie (2004) 测量了草菇子实体不同生长发育阶段菌丝的大小, 认为在开伞之前子实体的生

长是以细胞数量增加为主, 而从伸长期开始, 则转变为以细胞伸长为主。在生产实践上, 草菇在伸长期之前干物质是不断增加的, 而在破膜进入伸长期和成熟期后干物质几乎没有增长或增长很少。我们在分析草菇不同生长发育阶段的表达谱时, 发现翻译起始因子 IF4E 的表达量在伸长期之前处于高表达, 推测它在细胞生物合成过程中有重要作用。本研究通过定量 PCR 进一步验证该基因的表达, 同时应用生物信息学方法筛选控制该基因表达的转录因子, 以期为草菇品种改良提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试菌株: 草菇单孢菌株PYd15和PYd21, 以及它们的可出菇杂交菌株H1521, 由福建省食用菌种质资源保藏与管理中心提供。

1.1.2 总RNA的提取和cDNA合成: 通过常规方法种植菌株H1521, 出菇时于栽培料面采集菌丝、子实体原基、纽扣期菌柄、蛋形期菌柄、伸长期菌柄和成熟期菌柄。采用OMEGA E.Z.N.A.Plant RNA试剂盒提取各个时期总RNA, 使用TransScript All-in-One First-Strand cDNA Synthesis SuperMix for qPCR试剂盒合成cDNA。

1.2 *Vv-IF4E*基因的结构分析

基于PYd21 (NCBI: PRJNA171553) 全基因组测序的注释数据, 抽提草菇*Vv-IF4E*基因的DNA序列以及全长编码框CDS序列。参照严俊杰等 (2014) 的方法, 应用Zoom软件将基因组reads和转录组reads分别比对到*Vv-IF4E*基因组DNA序列上, 验证此基因序列测序拼接的正确性, 并分析其基因结构 (包括序列全长、内含子、外显子、可变剪切等), 软件

运行参数设定为：1–1 000bp的相邻paired reads距离、Illumina type数据格式、碱基错配值为0，其余参数均为默认值，基于所得数据绘制基因的结构和上游序列顺式作用元件位置等图谱。

1.3 Vv-IF4E蛋白质的结构、磷酸化位点及其进化分析

采用ProtParam (<http://www.expasy.org/>) 分析蛋白质的分子量大小、等电点等理化性质；磷酸化位点预测采用在线网站NetPhos 2.0 server (<http://www.cbs.dtu.dk/services/NetPhos/>) 进行；蛋白质二级结构采用PSIPRED (<http://bioinf.cs.ucl.ac.uk/psipred/>) 分析，三级结构则采用Phyre 2 (<http://www.sbg.bio.ic.ac.uk/phyre2/html/page.cgi?id=index>) 进一步比较分析。在NCBI网站下载有代表性物种的IF4E氨基酸序列，采用InterProtScan (<http://www.ebi.ac.uk/Tools/pfa/iprscan5/>) (Quevillon *et al.* 2005) 对比其结构域位置及长度差异情况。利用ClustalX进行同源比对，参数为默认值，应用MEGA5.0软件包的不加权算术平均数法 (UPGMA) 对数据进行聚类分析，构建树状聚类图 (Tamura *et al.* 2011)。

1.4 Vv-IF4E 基因上游调控序列分析及转录调控因子

真菌转录因子的数据库FTFD (<http://ftfd.snu.ac.kr/>) (Park *et al.* 2008) 对草菇基因组注释，获得锌指结构转录因子基因。同时，从草菇PYd21菌株基因组注释数据抽提Vv-IF4E基因的上游序列，通过酵母基因组数据库SDG (<http://www.yeastgenome.org/>) 获取草菇同源转录因子，结合转录因子数据库YEASTRACT (<http://www.yeasttract.com/>) 获取草菇同源转录因子结合的基序，采用Promoter2.0 (<http://www.cbs.dtu.dk/services/Promoter/>) 分析基因上游序列顺式作用元件的分布、TATA框 (Joshi 1987)、CpG岛 (Bird 1985) 等情况。

1.5 实时荧光定量 PCR 检测基因的表达量

基于对Vv-IF4E基因及其转录因子基因生物信息学分析结果，使用Premier 5.0软件进行RT-qPCR引物设计，并选用GAPDH基因作为内参基因进行试

验 (Tao *et al.* 2013)，引物 (表1) 由上海生工生物工程公司合成。采用TransStart TOP Green qPCR试剂，PCR反应体系及程序按照荧光定量试剂盒的使用说明书进行，退火温度设为59℃，循环数设为40，每个反应进行3个平行试验。相对表达量计算采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法处理。

采用皮尔森相关系数 (Pearson correlation coefficient) 对基因共表达的相关系数进行统计分析。相关系数 0.8 至 1.0 为极强相关，0.6 到 0.8 为强相关，0.4 到 0.6 为中等程度相关，0.2 到 0.4 为弱相关，0.0 到 0.2 为极弱相关或无相关 (Adler & Parmryd 2010；胡健颖和冯泰 2002)。

表 1 荧光实时定量 PCR 所使用的引物

Table 1 Primers used for qRT-PCR in this study

引物 Primer	序列 sequence (5'–3')
GAPDH-F	ATTGGCGTGGTGGTCGTAG
GAPDH-R	ACGGAAACATCAAGGGTAGGG
GME11390-F	TGGGAGATGAGGGTGAGGTT
GME11390-R	GGCTGAAATGGGTGTCTGC
GME1959-F	CCTCCGCCAATCAGACC
GME1959-R	GAGCACCATCGCATTTTGTC
GME910-F	TCATTGTGCCGACATAGCC
GME910-R	GTCAGGCAAGGCAGGAAAG

2 结果与分析

2.1 草菇翻译起始因子 IF4E 基因结构

基于草菇基因组测序数据，从PYd21基因组注释得到一个编码翻译起始因子蛋白Vv-IF4E，基因全长4 571bp，其中开放阅读框 (ORF) 3 083bp、上游的5'非编码区127bp和下游3'非编码区1 360bp。利用基因组测序原始reads对4 571bp长的gDNA序列进行检验，证明了该序列拼接完全正确，并且在2个同核体菌株中序列相同。以验证后的基因序列

作为reference, 利用Zoom软件将转录组原始reads定位到参考序列上, 得到了Vv-IF4E基因的内含子、外显子和可变剪切的位置(图1)。草菇Vv-IF4E基因有8个内含子和9个外显子, 有2个内含子保留的可变剪切位点, 存在4种可变剪切体, 第6个和(或)第8个内含子如果保留, 将会使读码框发生改变而无法翻译, 只有一种可变剪切体(即内含子剪切)具有完整的翻译起始因子保守结构域。

2.2 草菇 IF4E 蛋白质的二级和三级结构分析

草菇 Vv-IF4E 基因编码 808 个氨基酸, 其中含有带负电荷的氨基酸(天冬氨酸、谷氨酸) 95 个、带正电荷氨基酸(精氨酸、赖氨酸) 81 个, 等电点为 5.83。分子量为 87.1kDa, 远大于皱木耳 *Auricularia delicata* IF4E (Ad-IF4E) 的分子量 34.2kDa 和拟南芥 *Arabidopsis thaliana* IF4E (At-IF4E) 的分子量 26.5kDa。草菇 Vv-IF4E 二级结构(图 2A)主要由 18 个 α -螺旋和 6 个 β -折叠组成, α -螺旋在维持 Vv-IF4E 多肽链局部的空间结构起主要作用。另外, 对 Vv-IF4E、Ad-IF4E 和 At-IF4E 的三级结构进行预测和对比(图 2B), 分析发现 Vv-IF4E 和同属于担子菌 Ad-IF4E

比较相似, 但与属于植物的 At-IF4E 相差较大。

2.3 草菇 IF4E 蛋白质的磷酸化位点分析

已有研究报道, IF4E 蛋白质的磷酸化程度影响着它与 mRNA 帽子的结合能力, 它的 Ser 残基被磷酸化后, 可与 mRNA-Cap 结构产生不可逆的静电排斥作用, 而不利于 IF4E 与 Cap 结构相结合, 从而影响蛋白质的合成 (Mckendr *et al.* 2001)。根据草菇 Vv-IF4E、皱木耳 Ad-IF4E 和拟南芥 At-IF4E 的氨基酸序列, 采用 NetPhos 2.0 server 分析其磷酸化位点。结果表明, 共存在 54 个磷酸化位点(图 3), 其中 Ser 残基磷酸化位点多达 35 个, 多于皱木耳(10 个)和拟南芥(9 个), 这表明草菇 IF4E 对 mRNA 帽子具有较强的结合调控能力。

2.4 草菇翻译起始因子 IF4E 系统进化分析

通过 NCBI 下载皱木耳 *Auricularia delicata* XP_007336733.1、拟南芥 *Arabidopsis thaliana* CAB53645.1 等 11 个物种 IF4E 氨基酸序列; InterprotScan5 对比它们的功能结构域, 草菇 IF4E 蛋白明显较其他物种大, 但它们的功能结构域长度相当(图 1, 图 2)。

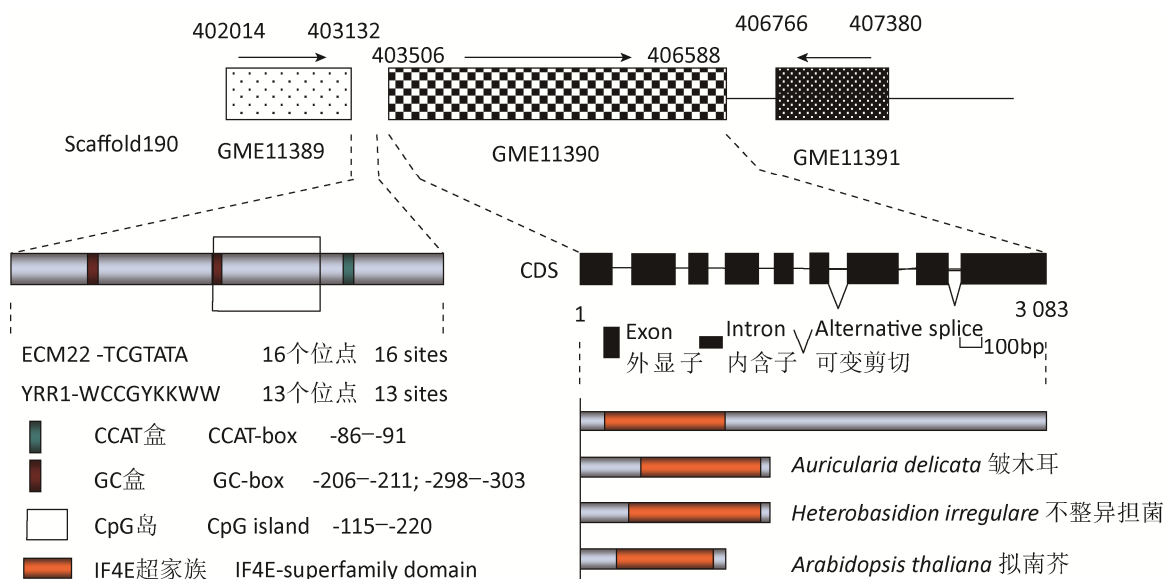


图 1 Vv-IF4E 基因生物信息学分析

Fig. 1 *Volvariella volvacea* gene Vv-IF4E bioinformatics analysis.

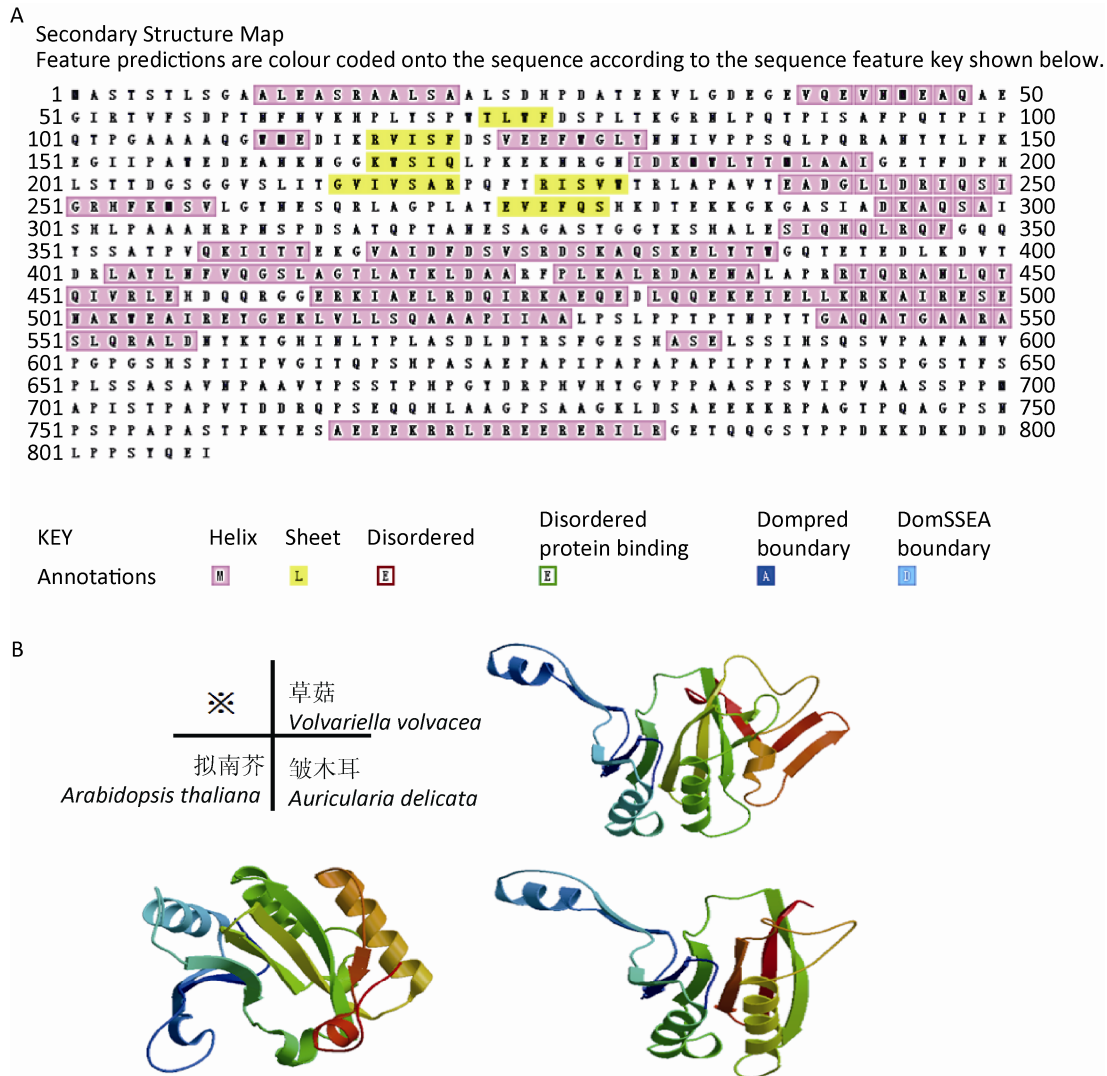


图 2 Vv-IF4E 预测蛋白质的二级 (A) 和三级结构 (B) 比较分析

Fig. 2 Comparison of secondary (A) and tertiary structure (B) analysis of predicted Vv-IF4E protein.

采用 ClustalX 和 MEGA5.0 软件包的不加权算术平均数法 (UPGMA) 进行聚类分析, 草菇 IF4E 基因在进化中与纹缘盔孢伞 *Galerina marginata* KDR85054.1、干朽菌 *Serpula lacrymans* XP_007312210.1、云芝 *Trametes versicolor* XP_008032891.1、不整异担子菌 *Heterobasidion irregulare* XP_009541196.1、皱木耳等担子菌子实体真菌亲缘关系较近, 与半知菌曲霉 *Wallemia ichthyophaga* XP_009266481.1 及植物欧洲油菜

Brassica napus CDY48345.1、污叉丝孔菌 *Dichomitus squalens* XP_007359812.1、烟草 *Theobroma cacao* EOY27850.1、拟南芥亲缘关系较远 (图 4), 这与 IF4E 蛋白三级结构的分析结果一致。

2.5 草菇翻译起始因子 IF4E 基因上游调控序列及潜在的转录因子分析

通过在线分析得到草菇翻译起始因子 Vv-IF4E 基因上游 Zn2Cys6 型转录因子结合的顺式作用元件共 29 个, 其中 16 个 ECM22 结合基序、13 个 YRR1

结合基序 (图 1); *Vv-IF4E* 基因上游序列存在 1 个 CpG 岛。

通过真菌转录因子、酵母 YEASTRACT 数据库和草菇转录因子数据比对筛选, 获得了 12 个可结合在 *Vv-IF4E* 基因上游序列的转录因子, 其中

Zn2Cys6 型转录因子有 2 个, 分别是 YRR1 和 ECM22。YRR1 和 ECM22 的氨基酸组成均具有 CysX₂CysX₆CysX₅₋₁₂CysX₂CysX₆₋₈Cys 基序 (Todd & Andrianopoulos 1997), 此基序中的半胱氨酸与 2 个锌离子结合, 这种特征转录因子为真菌所特有。

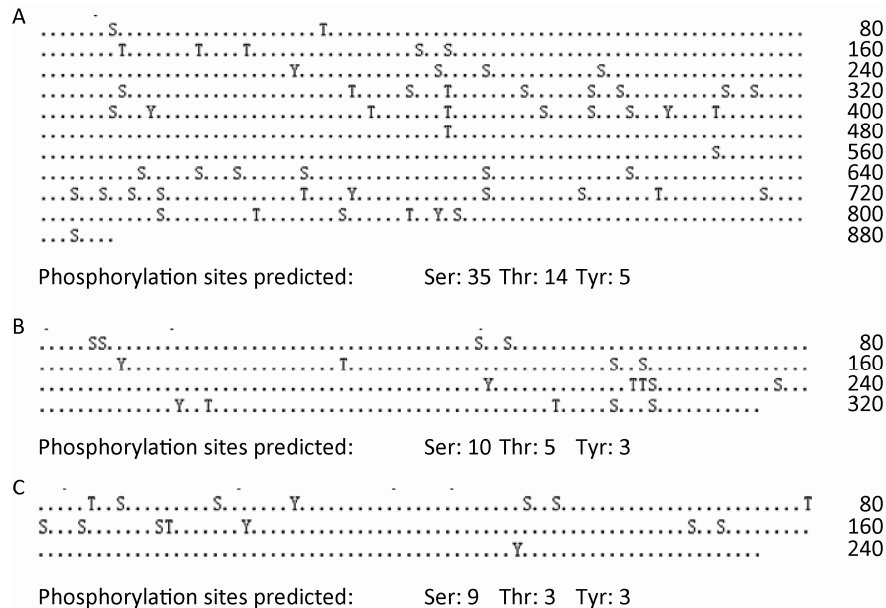


图 3 草菇、皱木耳、拟南芥中 IF4E 氨基酸序列的磷酸化位点比较分析

Fig. 3 Comparison of prediction of phosphorylation sites of *Volvariella volvacea* Vv-IF4E (A) and the IF4E protein of *Auricularia delicata* (B) and that of *Arabidopsis thaliana* (C).

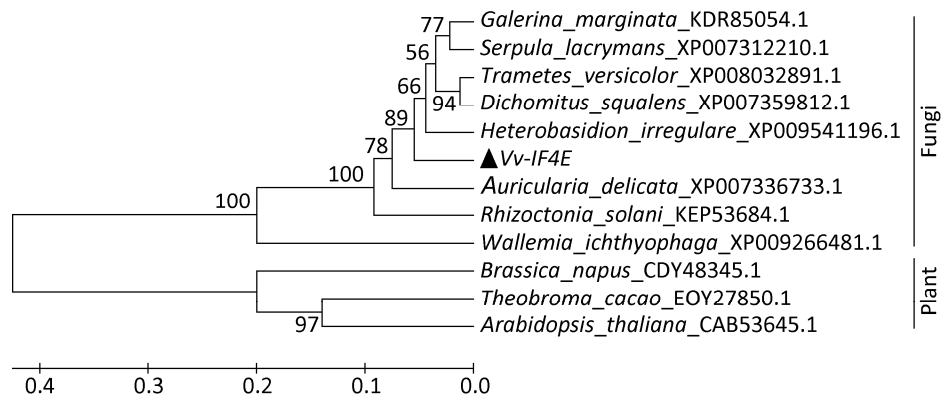


图 4 真菌和植物中 IF4E 系统发育进化分析

Fig. 4 The phylogeny of IF4E in fungi and plant.

进一步对这 2 个转录因子进行序列结构分析, 结果显示: YRR1 开放阅读框 (ORF) 长为 2 463bp, 包含 7 个内含子和 8 个外显子, 编码 820 个氨基酸, 分子量为 89kDa; ECM22 开放阅读框 (ORF) 长仅为 810bp, 包含 6 个内含子和 7 个外显子, 编码 262 个氨基酸, 分子量 28.9kDa。

2.6 草菇翻译起始因子 Vv-IF4E 基因及其转录调控因子的共表达分析

Vv-IF4E 基因的表达可促进蛋白质的生物合成, 增加细胞质, 为细胞分裂、细胞数量增加提供物质基础。Luo & Xie (2004) 的研究表明, 在开伞之前, 子实体的生长是以细胞分裂、细胞数量增加为主, 而在开伞时, 则以细胞伸长为主。RT-qPCR 的结果 (图 5) 显示: 该基因在子实体的原基、纽扣期菌柄、蛋形期菌柄的表达量显著高于菌丝阶段, 也显著高于伸长期和成熟期的菌柄。根据定量 PCR 的检测结果, 我们认为, 草菇在开伞之前 (从原基到蛋形期), Vv-IF4E 高表达, 蛋白质合成增加, 细胞质增加, 通过有丝分裂使细胞数量增加, 子实体生长是以细胞数量增加为生长方式; 而在开伞之后, Vv-IF4E 表达量下调, 子实体的生长转为以细胞伸长为生长方式, 这一结果可以解释 Luo & Xie (2004) 观察到的现象。

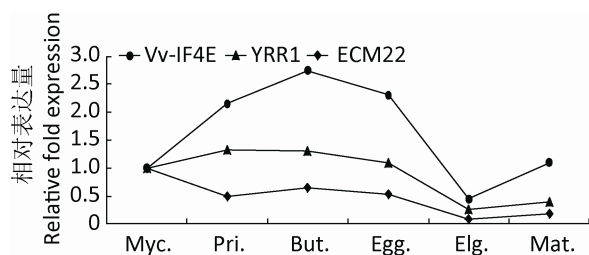


图 5 IF4E 基因及其转录因子表达变化规律 Myc.: 菌丝期; Pri.: 原基期; But.: 纽扣期; Egg.: 蛋形期; Elg.: 伸长期; Mat.: 成熟期。

Fig. 5 The expression change law of *Volvariella volvacea* gene Vv-IF4E and its transcription factors. Myc.: Mycelium stage; Pri.: Primordium stage; But.: Button stage; Egg.: Egg stage; Elg.: Elongation stage; Mat.: Maturation stage.

本研究获得了 2 个能结合在 Vv-IF4E 基因上游调控序列的转录因子 YRR1 和 ECM22, 实时荧光定量检测结果显示 (图 5), 这 2 个转录因子基因与 Vv-IF4E 基因具有紧密的共表达关系, YRR1 与 Vv-IF4E 表达相关系数为 0.956, ECM22 与 Vv-IF4E 为 0.996, YRR1 和 ECM22 为 0.967, 均为极强程度相关。YRR1、ECM22 以及 Vv-IF4E 3 个基因在子实体发育过程中的共表达模式, 进一步证明 YRR1 和 ECM22 对 Vv-IF4E 存在转录调控关系。

3 讨论

草菇翻译起始因子 Vv-IF4E 的基因结构分析显示, 其上游序列存在较多顺式作用元件, 表明基因表达可受众多转录因子调控, 所编码的 Vv-IF4E 与皱木耳、多孔菌等担子菌真菌的亲缘关系较近, 而与半知菌和植物则较远, 且蛋白分子量大小相较于其他物种大, 可能与调控草菇子实体生长发育过程中蛋白储备积累有关。

根据本研究的结果, 我们构建了 IF4E 基因的表达调控机制 (图 6), 推测草菇翻译起始因子 IF4E 的表达受 Zn2Cys6 型转录因子 YRR1 和 ECM22 的调控, 当信号受体接收不同的外界信号 (A、B、C 等) 时, 可通过一系列信号通路 (MEKK、MAPK、MNK 等) 的蛋白激酶激活相应的无活性转录因子, 使其结合到特异的基序 (YRR1-WCCGYKKWW、ECM22-TCGTATA 等), 调控 Vv-IF4E 的表达, 进而提高 mRNA 翻译的效率, 但不影响管家基因 mRNA 的转录和转运; 同时, 翻译起始因子 IF4E 在表达通路后期受到 4E-BPs (IF4E-binding proteins, 起始因子结合蛋白) 的负调控, 从而使蛋白质的翻译终止 (Topisirovic & Sonenberg 2010)。

由于食用菌的遗传转化率较低, 突变体获得比较困难, 它的分子生物学研究还处于比较低的水平。随着基因组、表达谱、转录组、蛋白质组、代谢组等技术的普及, 食用菌子实体形成与发育的分子调控机制已经可以通过组学分析获得基因时空

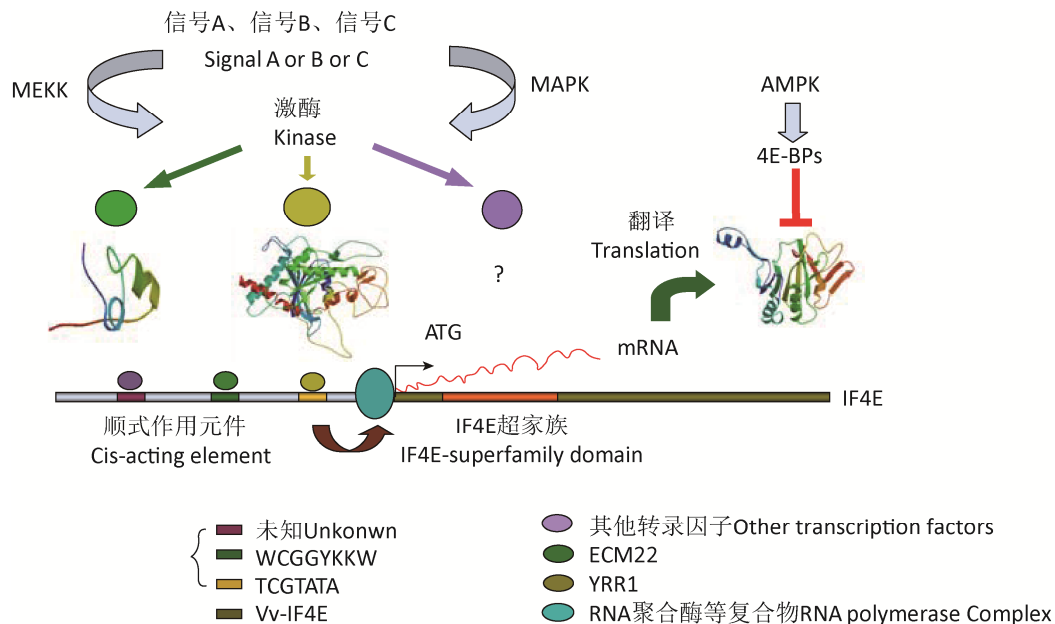


图 6 *IF4E* 的基因表达调控机制

Fig. 6 Regulation mechanism of *IF4E* expression.

特异性表达变化规律、发掘调控基因表达的转录因子，还可以通过建立基因或蛋白的调控网络，发现食用菌自身生长或受环境胁迫所引发的一系列相关基因及其转录调控因子。组学和生物信息学结合将成为食用菌基础理论研究的得力工具。

[REFERENCES]

- Adler J, Parmryd I, 2010. Quantifying colocalization by correlation: the Pearson correlation coefficient is superior to the Mander's overlap coefficient. *Cytometry Part A*, 77(8): 733-742
- Ayub MJ, Lapadula WJ, Hoebeke J, Smulski CR, 2012. Ribosomes from trypanosomatids: unique structural and functional properties. In: Cell-Free Protein Synthesis. Tech Prepress, Croatia. 14-20
- Bird AP, 1985. CpG-rich islands and the function of DNA methylation. *Nature*, 321(6067): 209-213
- Dai YC, Zhou LW, Yang ZL, Wen HA, Bau T, Li TH, 2010. A revised checklist of edible fungi in China. *Mycosystema*, 29: 1-21 (in Chinese)
- Luo LZ, Xie BG, 2004. Stipe cell morpha in different fruit-body development stage of *Volvariella volvacea*. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 23: 61-63
- Hu JY, Feng T, 2002. Practical statistics. Peking University Press, Beijing. 236-237 (in Chinese)
- Joshi CP, 1987. An inspection of the domain between putative TATA box and translation start site in 79 plant genes. *Nucleic Acids Research*, 15(16): 6643-6653
- Mckendr IL, Morley SJ, Pai VM, 2001. Phosphorylation of eukaryotic initiation factor 4E (eIF4E) at Ser209 is not required for protein synthesis *in vitro* and *in vivo*. *FEBS Journal*, 268: 5375-5385
- Park J, Jang S, Kim S, Kong S, Choi J, Ahn K, Kim J, Lee S, Kim S, Park B, Jung K, Kim S, Kang S, Lee YH, 2008. FTFD: an informatics pipeline supporting phylogenomic analysis of fungal transcription factors. *Bioinformatics*, 24: 1024-1025
- Quevillon E, Silventoinen V, Pillai S, Harte N, Mulder N, Apweiler R, Lopez R, 2005. InterProScan: protein domains identifier. *Nucleic Acids Research*, 33: W116-W120
- Tao YX, Xie BG, Yang ZY, Chen ZH, Chen BZ, Deng YJ, Jiang YJ, van Peer AF, 2013. Identification and expression analysis of a new glycoside hydrolase family 55 exo-beta-1, 3-glucanase-encoding gene in *Volvariella volvacea*

- suggests a role in fruiting body development. *Gene*, 527(1): 154-160
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, Kumar S, 2011. MEGA5: molecular evolutionary distance, and maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28(10): 2731-2739
- Todd RB, Andrianopoulos A, 1997. Evolution of a fungal regulatory gene family: the Zn2Cys6 binuclear cluster DNA binding motif. *Fungal Genetics and Biology*, 21: 388-405
- Topisirovic I, Culjkovic B, Cohen N, Perez JM, Skrabanek L, Borden KL, 2003. The proline-rich homeodomain protein, PRH, is a tissue-specific inhibitor of eIF4E-dependent cyclin D1 mRNA transport and growth. *The EMBO Journal*, 22(3): 689-703
- Topisirovic I, Sonenberg N, 2010. 4E-BPs at the crossroads of oncogenic MAPK and AKT signaling. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 23(5): 585-586
- Yan JJ, Guo LX, Zhao JJ, Xie BG, 2014. Sequence characterization and differential expression of a glutathione S-transferase gene *vv-gto1* from *Volvariella volvacea*. *Acta Microbiologica Sinica*, 10: 1171-1177 (in Chinese)
- [附中文参考文献]
- 戴玉成, 周丽伟, 杨祝良, 文华安, 图力古尔, 李泰辉, 2010. 中国食用菌名录. 菌物学报, 29: 1-21
- 胡健颖, 冯泰, 2002. 实用统计学. 北京: 北京大学出版社. 236-237
- 严俊杰, 郭丽羨, 赵静静, 谢宝贵, 2014. 草菇谷胱甘肽 S-转移酶编码基因 (*vv-gto1*) 的序列分析及其差异表达. 微生物学报, 10: 1171-1177