

## 维氏气单胞菌 MreB 蛋白的结构分析及其系统发育学意义

沈清清<sup>1\*</sup> 刘芳<sup>2</sup> 陈红惠<sup>2</sup>

(1. 文山学院 环境与资源学院 云南 文山 663000)

(2. 文山学院 化学与工程学院 云南 文山 663000)

**摘要:**【目的】认识维氏气单胞菌 MreB 蛋白的各级结构, 研究 MreB 蛋白的保守性与作为分子标记工具的可靠性。【方法】应用 ProtParam、PredictProtein 和 SWISS-MODEL 等在线软件分别分析蛋白的一级结构及理化性质, 预测蛋白二级、三级结构; 利用 ClustalX 2.0、ESpript 3.0 和 MEGA 6 等软件对几类细菌中的 MreB 蛋白进行氨基酸序列比对分析和系统发育学研究。【结果】维氏气单胞菌 MreB 蛋白是由 346 个氨基酸组成的酸性蛋白, 主要定位于细胞膜上; 蛋白二级结构主要由  $\alpha$ -螺旋、扩展长链和无规则卷曲结构构成, 其中无规则卷曲所占比例最高; 同源建模的结果显示蛋白的三级结构中含有 12 个  $\alpha$ -螺旋结构、5 个  $\beta$ -折叠结构、8 个  $\beta$ -发夹结构、22 个  $\beta$ -转角和 4 个  $\gamma$ -转角。【结论】获得了维氏气单胞菌 MreB 蛋白详细的理化信息, 同源建模构建的模型具有合理的空间结构, PROCHECK 评分较高, 为实验研究提供了一定的结构基础; MreB 蛋白具有保守位点与结构保守性, 属高保守蛋白, 且变异度适宜, 可作为分子标记工具应用于细菌的分类鉴定。

**关键词:** 蛋白, 结构, 同源建模, 比对分析, 进化

## Structural analysis and phylogenetic implication of MreB protein in *Aeromonas veronii*

SHEN Qing-Qing<sup>1\*</sup> LIU Fang<sup>2</sup> CHEN Hong-Hui<sup>2</sup>

(1. College of Environment and Resources, Wenshan University, Wenshan, Yunnan 663000, China)

(2. College of Chemistry and Engineering, Wenshan University, Wenshan, Yunnan 663000, China)

**Abstract:** [Objective] To understand all-level structures of *Aeromonas veronii* MreB protein, and study the conservation of MreB protein and its reliability as a molecular marker. [Methods] Online software such as ProtParam, PredictProtein and SWISS-MODEL were used to analyze the primary structure and physicochemical properties of the protein, and predict its secondary and tertiary structures. Amino acid sequence comparative analysis and phylogenetic study were done on MreB proteins in several types of bacteria through software like ClustalX 2.0, ESpript 3.0 and MEGA 6. [Results] MreB protein of *Aeromonas veronii* is an acidic protein composed of 346 amino acids, which is mainly located in the cell membrane. Secondary structure of the protein mainly consists of  $\alpha$ -helices, extended long chains

基金项目: 文山学院科学研究基金项目(No. 11WSY01); 云南省教育厅科学研究基金项目(No. 2014Y473)

\*通讯作者: 391291180@qq.com

收稿日期: 2014-10-10; 接受日期: 2014-12-03; 优先数字出版日期(www.cnki.net): 2014-12-05

and random coil structures, of which random coils share the highest proportion. The results of homology modeling reveal that the tertiary structure of the protein contains 12  $\alpha$ -helical structures, 5  $\beta$ -folded structures, 8  $\beta$ -hairpin structures, 22  $\beta$ -turns and 4  $\gamma$ -turns. **[Conclusion]** Detailed physicochemical information on *Aeromonas veronii* MreB protein is obtained. The model built by homology modeling presents a reasonable spatial structure, and receives a relatively high PROCHECK score, which provides some structural basis for experimental research. Moreover, with conserved sites and structural conservation, MreB protein belongs to a highly conserved protein with appropriate variability. Therefore, it can be used as a molecular marker tool in the classification and identification of bacteria.

**Keywords:** Protein, Structure, Homology modeling, Comparative analysis, Evolution

长期以来人们认为细胞骨架蛋白是真核细胞所特有的成分, 原核细胞中不存在该类蛋白, 但近二十年来, 人们在原核生物中陆续发现了在结构和功能上与 3 种真核骨架蛋白(肌动蛋白、微管蛋白和中间丝)相类似的蛋白, MreB 就是其中之一, 它与真核生物肌动蛋白丝类似性较高, 具有决定细胞形态、调控染色体分离、维持生物活性和调控细胞壁合成等方面的功能, 目前在许多细菌如肺炎克雷伯菌(*Klebsiella pneumoniae*)、解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)和大肠埃希氏菌(*Escherichia coli*)等菌<sup>[1]</sup>中均发现了 MreB 蛋白的存在。

维氏气单胞菌(*Aeromonas veronii*)为气单胞菌属革兰氏阳性杆菌, 是一种人-鱼共患致病菌, 危害性强, 能引发人类腹泻、脑膜炎和败血症等疾病, 因对该菌预防和治疗难度较大, 至今仍缺乏有效的防治手段, 目前一些西方国家已将其作为食品安全的检疫项目<sup>[2-11]</sup>。2012 年 Hadi 等<sup>[12]</sup>报道了维氏气单胞菌中也存在 MreB 蛋白, 且该蛋白对维氏气单胞菌细胞形态建成与维持具有关键性作用, 一旦 MreB 蛋白结构发生解体, 维氏气单胞菌的生存与活性将受到不可逆转的扼制。这一发现对维氏气单胞菌的防治提供了新的启示: 如果能阻碍 MreB 蛋白的表达或使其蛋白结构解体势必抑制其正常生长, 因此对维氏气单胞菌 MreB 蛋白化学结构详细信息的解析将有助于寻找阻碍蛋白表达或降解蛋白的方法与途径, 以及为相关防治药物设计提供重要参考。但目前 MreB 蛋白的三维晶体结构尚未获

得, 因此本研究利用生物信息学手段对 MreB 蛋白的一级、二级结构进行研究与分析, 通过同源建模的原理对该蛋白的三级结构进行预测, 旨在为实验研究提供一定的结构基础; 另外, 近年来蛋白组学研究的发展表明氨基酸序列比 DNA 序列更为保守, 能为物种的进化提供更为可靠的信息, 因此对不同物种 MreB 蛋白同源性进行比较并分析维氏气单胞菌与其他几种微生物的进化关系, 以期对 MreB 蛋白在系统发育学研究中的应用奠定理论基础和参考价值。

## 1 分析材料

分析材料全部来源于美国生物信息中心(National Center for Biotechnology information) Protein 数据库; MreB (*Aeromonas veronii* bv. sobria) 登录号: AFF60301。

## 2 方法

### 2.1 MreB 蛋白的结构分析

**2.1.1 蛋白一级结构分析:** 利用瑞士 ExPASy 网站上的生物信息学软件 ProtParam 分析 MreB 蛋白的氨基酸总数、分子量、等电点和亲水性等参数; 利用在线工具 PSORT 预测蛋白的亚细胞定位。

**2.1.2 蛋白二级结构分析:** 将序列提交到欧洲分子生物学实验室提供的 PredictProtein 服务器<sup>[13]</sup>预测 MreB 的二级结构, 分析蛋白的局部结构元件。

**2.1.3 蛋白三级结构预测与分析:** 将序列提交至瑞士生物信息学研究所(SIB)建立的蛋白质分析专家系统 ExPASy, 利用 SWISS-MODEL 服务器对 MreB

蛋白进行同源建模, 获得该蛋白的三级结构及相关参数; 再利用加利福尼亚大学洛杉矶分校(UCLA)在线工具 Structural Analysis and Verification Server 对该蛋白的三级结构的可信度与合理性进行评估 (PROCHECK)。

## 2.2 氨基酸序列比对与系统发育分析

将序列输入 NCBI 的网页中, 从 GenBank 中 BLAST 出与维氏气单胞菌 MreB 蛋白相似性在 53% 以上、覆盖率在 95% 以上的蛋白, 选择不同物种来源的 MreB 蛋白, 使用 ClustalX 2.0 进行比对, 之后再利用蛋白及核酸分析工具 ESript 3.0 美化与分析多重比对序列图。根据比对结果用 MEGA 6 构建系统进化树。Bootstrap 分析中使用 1 000 次重复计算 NJ 树的支持率。

## 3 结果与分析

### 3.1 MreB 氨基酸组成及理化性质分析

维氏气单胞菌 MreB 蛋白由 346 个氨基酸组成, 含 19 种氨基酸, 其中甘氨酸(Gly)含量最高为 10.7%, 其次是缬氨酸(Val)含量为 9.8% 和丙氨酸(Ala)含量为 9.2%, 不含色氨酸(Trp)、吡咯赖氨酸

(Pyl)和硒氨酸(Sec)。酸性氨基酸残基总数为 45, 碱性氨基酸总数为 35; 分子量为 37.06 kD, 理论等电点 PI 为 5.24; 分子式为  $C_{1628}H_{2646}N_{456}O_{502}S_{13}$ , 原子总数是 5 245; 其疏水性平均值(GRAVY)为 0.013。PSORT 的分析结果表明在维氏气单胞菌中 MreB 蛋白主要定位于细胞膜上, 其概率值为 11.9%。

### 3.2 MreB 二级结构预测与分析

利用 SOPMA 服务器预测 MreB 蛋白的二级结构, 结果如图 1 所示, MreB 二级结构主要由  $\alpha$ -螺旋(Alpha helix)、扩展长链(Extended strand)和无规则卷曲(Random coil) 3 种结构构成, 其中  $\alpha$ -螺旋占 34.39%, 扩展长链占 19.08%, 无规则卷曲占 46.53%, 表明  $\alpha$ -螺旋和无规则卷曲是 MreB 蛋白的主要成分。

### 3.3 MreB 的同源建模及分析

经过计算筛选, SWISS-MODEL 为预测 MreB 蛋白的三级结构选择了 3 个模板, PDB id 分别为 2wus、4cze 和 1jcg, 3 个模板预测的模型评估结果显示 4cze 蛋白为最佳模板如图 2A 所示。预测出的三维模型如图 2B 所示, 该模型含有 12 个  $\alpha$ -螺旋

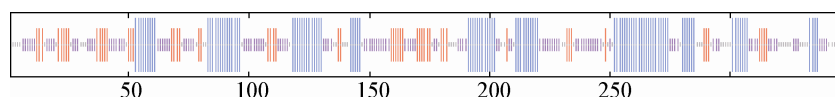


图 1 MreB 二级结构分析

Figure 1 Secondary structure analysis of the MreB protein

注: 横轴表示氨基酸位置; 蓝色:  $\alpha$ -螺旋; 红色: 扩展长链。

Note: Horizontal axis indicates amino acid site. Blue: Alpha helix; Red: Extended strand.

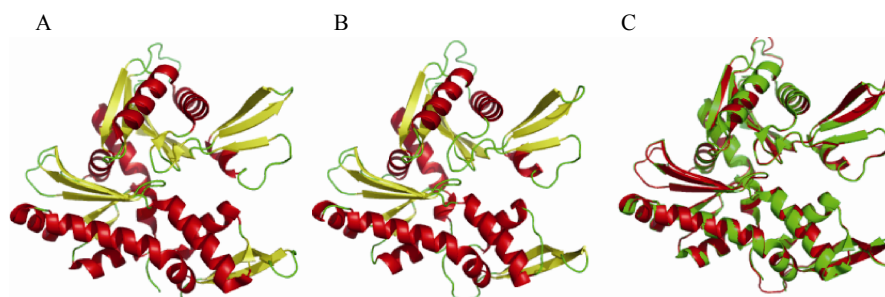


图 2 MreB 蛋白的三维结构

Figure 2 Three-dimensional structure of the MreB protein

注: A: 模板; B: 预测模型; C: A (绿)与 B (红)的叠合比较图形。

Note: A: The template; B: The prediction model; C: The superposition of the two model, A (green) and B (red).

结构, 由 128 个氨基酸组成, 占 36%; 5 个  $\beta$ -折叠结构, 由 98 个氨基酸残基组成, 占 28%; 另外还含有 8 个  $\beta$ -发夹结构, 22 个  $\beta$ -转角和 4 个  $\gamma$ -转角。将预测模型与模板 4cze 图形进行叠合处理, 如图 2C 所示, 两者折叠模式一致, 核心结构差别不大, 仅有少量环区构象存在细微差异, 序列同一性为 48%, 覆盖率为 93%, 覆盖范围为 10–333; PROCHECK 检测结果如图 3 所示, 100% 的氨基酸残基落在允许区, 其中 95.2% 落在最适区, 4.0% 落在附加区, 0.7% 落在宽容区。以上结果表明通过 SWISS-MODEL 构建的 MreB 蛋白三维结构符合立体化学规则, 有较高的合理性与可靠性, 属高质量模型(落于最适区的氨基酸残基数>90%)。

### 3.4 MreB 与同源蛋白氨基酸序列比对及保守性分析

NCBI 数据库中 BLAST 搜索结果显示维氏气

单胞菌 MreB 蛋白具有高度保守性, 属于 Sugar kinase/HSP70/actin 超家族。将 7 个物种即 *Aeromonas veronii* (登录号: AFF60301.1)、*Aeromonas hydrophila* (登录号: WP\_017778502.1)、*Oceanimonas smirnovii* (登录号: WP\_019935063.1)、*Glaciecola pallidula* (登录号: WP\_006012812.1)、*Haemophilus influenza* (登录号: P44474.1)、*Caulobacter vibrioides* (登录号: 4CZE\_A)、*Escherichia coli* (登录号: P0A9X4.1) 的 MreB 蛋白与另外 3 个物种即 *Geobacillus* sp. (登录号: C5D4U1.1)、*Bacillus pumilus* (登录号: A8FFD2.1) 和 *Bos Taurus* (登录号: 2QW9\_A) 的热休克(HSP70)蛋白氨基酸序列进行比对, 结果如图 4 所示, MreB 蛋白主要含有核酸粘附位点、 $Mg^{2+}$  粘附位点和 RodZ 相关位点, 这些位点的氨基酸残基均具有高度的保守性。氨基酸序列比对结果显示细菌的 MreB 同源性较高, 与同一属的细菌相似性达 96% 以上, 与其他细菌相似性达 56%–93% 之间, 另外与同属一个超家族的 HSP70 蛋白含有 25% 以上的同源序列。将图 5 所列出的 7 种细菌即 AFF60301.1 到 P0A9X4.1 的 MreB 蛋白的三级结构进行叠合比对, 发现几种 MreB 蛋白三级结构也极为相似, 仅少数表面环区构象存在细微差异。

### 3.5 MreB 蛋白的系统发育学分析

将维氏气单胞菌 MreB 蛋白氨基酸序列键入 GenBank 数据库中进行检索, 将检索结果中分属于发光杆菌属(*Photobacterium* sp.)、邻单胞菌属(*Plesiomonas* sp.)、埃希氏菌属(*Escherichia* sp.)、弧菌属(*Vibrio* sp.)、噬琼胶菌属(*Agarivorans* sp.)、铁单胞菌属(*Ferrimonas* sp.)、甲苯单胞菌属(*Tolomonas* sp.)、气单胞菌属(*Aeromonas* sp.) 共 14 个菌种的 MreB 蛋白序列构建系统发育树, 进行系统进化分析, 结果如图 6 所示, 整棵进化树明显分为两支, 弧菌科中的发光杆菌属、邻单胞菌属和弧

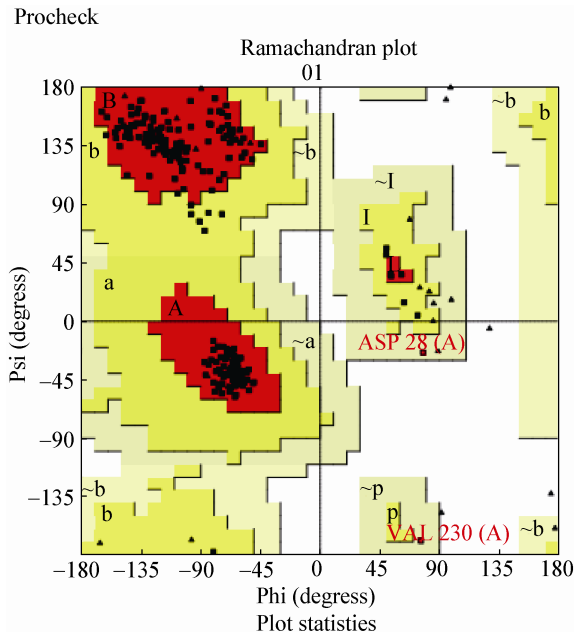


图 3 MreB 蛋白氨基酸残基二面角分布图

Figure 3 Ramachandran plot of the MreB protein

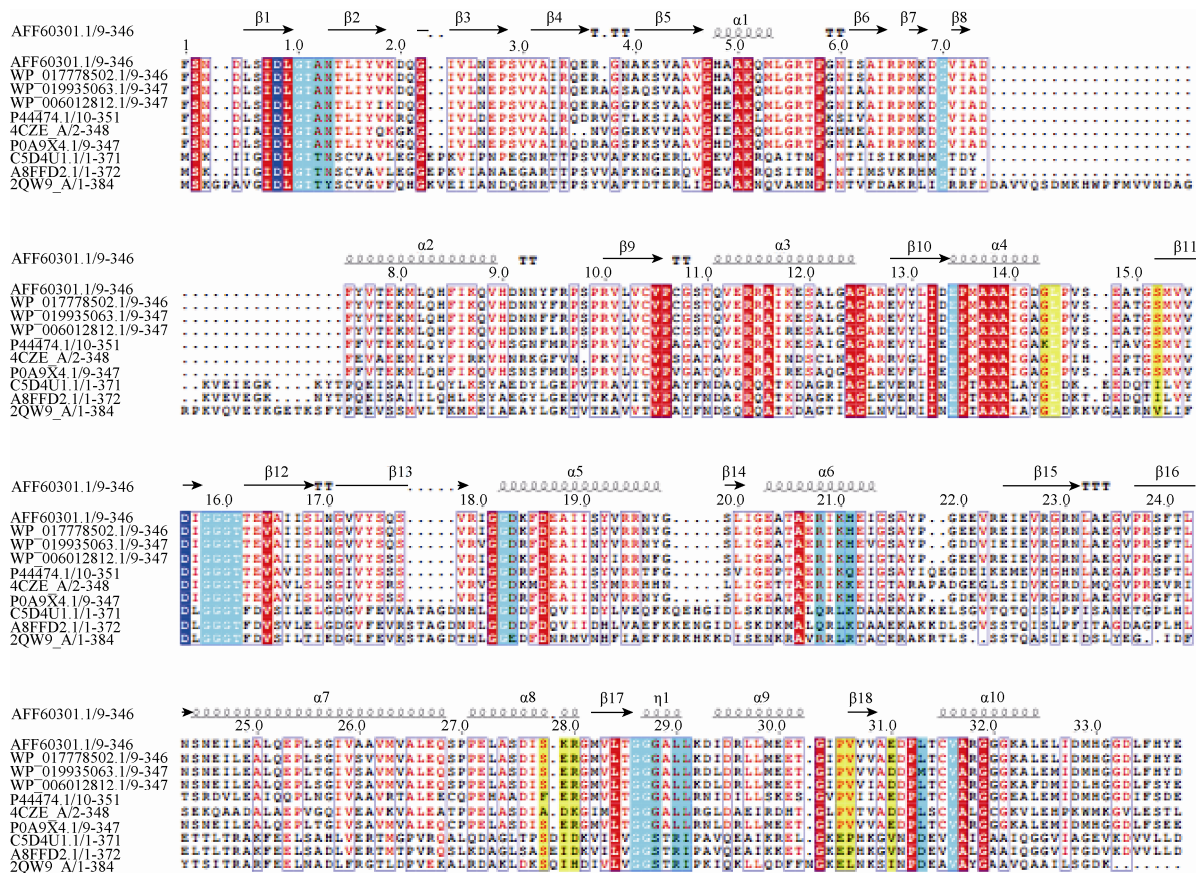


图4 蛋白氨基酸序列比对

Figure 4 Amino acid residue sequence alignment of proteins

注: AFF60301.1 到 P0A9X4.1 为 MreB 蛋白, C5D4U1.1 到 2QW9\_A 为热休克(HSP70)蛋白, 完全保守的残基用红色阴影表示, 核酸粘附位点用浅蓝色阴影表示,  $Mg^{2+}$  粘附位点用深蓝色阴影表示, RodZ 相关位点用黄色阴影表示。

Note: AFF60301.1 to P0A9X4.1 are MreB protein. C5D4U1.1 to 2QW9\_A are heat shock protein (HSP70) protein. Amino acids completely conserved are shaded in red, nucleotide binding site are shaded in light blue,  $Mg^{2+}$  binding site are shaded in deep blue, RodZ interaction site are shaded in yellow.



图5 MreB 蛋白晶体结构、同源建模结构的叠合比较  
Figure 5 Superposition of crystal structures and homolog models of 7 MreB proteins

注: 不同的分子用不同颜色表示。

Note: Different structures are drawn with different colors.

菌属以及肠杆菌科中的埃希氏菌属同属于第一分支, 而噬琼胶菌属、铁单胞菌属、甲苯单胞菌属、气单胞菌属同属于第二分支, 其中维氏气单胞菌与同属的另外两个菌种即 *Aeromonas diversa* 和 *Aeromonas hydrophila* 亲缘关系最近。整棵树明显将传统分类法下同一科系的菌种聚集在同一分支下, 同时也将不同科系的菌种区分聚类。表明 MreB 蛋白进化上保守性较高, 变异度适宜, 能够较好的用于研究含 MreB 蛋白细菌的分子系统发育与进化关系, 可以在科属级水平上将细菌进行归类。

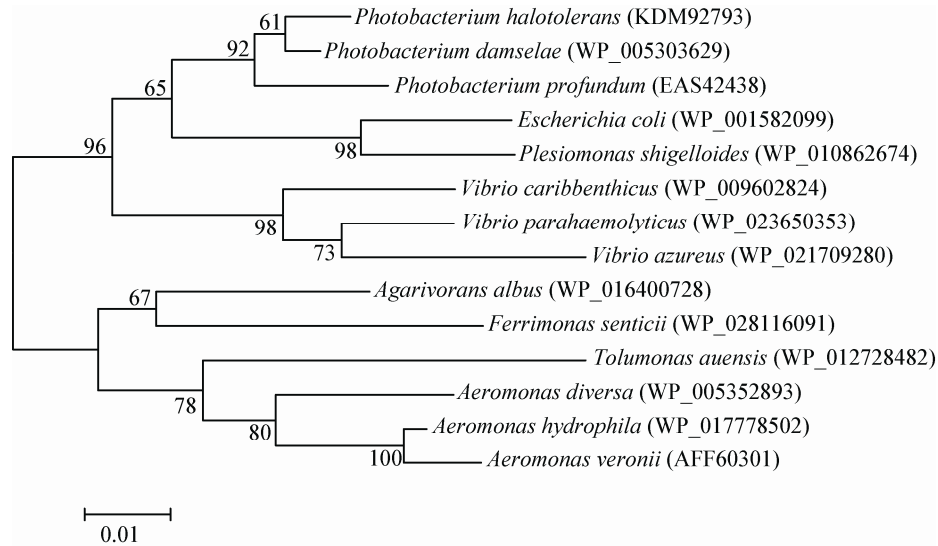


图 6 MreB 蛋白系统发育树分析  
Figure 6 Analysis of phylogenetic tree of the MreB protein

#### 4 讨论

分析蛋白的结构是后基因组计划中一个重要的研究内容,研究蛋白的结构能帮助人类认识蛋白的功能和生物学意义,对生物学、医学和药学领域的发展具有举足轻重的作用<sup>[14-15]</sup>。尽管近年来 X 射线晶体衍射和核磁共振技术(NMR)有了很大进步,但目前蛋白质空间结构的测定速度进展仍较缓慢,大部分蛋白的晶体结构尚未解析,因此应用计算机技术预测蛋白高级结构并利用生物信息学分析蛋白性质已成为一种快速且具较高可信度的解析蛋白的方法<sup>[16]</sup>。目前国内已有一些学者开始应用 ProtParam、SWISS-MODEL、Swiss Pdb-Viewer、Protscale 和 HNN 等在线工具或软件对蛋白进行分析与结构预测<sup>[17-21]</sup>,均获得了详实可靠的蛋白分析数据,大幅提高了蛋白的解析效率。本研究通过一系列蛋白分析软件也获得了 MreB 蛋白一、二级结构相关理化性质与组成的详细信息;另外,由于蛋白数据库中筛出的 MreB 蛋白晶体模板相似性较高(50%以上)<sup>[22-25]</sup>,因此保证了建模后的模型质量,PROCHECK 评估分数高,模型符合质量要求,表明预测出的三维模型具有较高可信度。值得注意的是,由于蛋白结构性质和作用途径极其复杂,软件

分析与预测结果并不能作为最为确切的结论,但无疑本研究结果为进一步实验验证提供了参考与指导,具有重要的意义与价值。

细菌为原核生物,缺乏复杂的表型结构,因此过去利用细菌表型特征对细菌进行分类鉴定与进化研究的传统方法存在较大偏差,直到 20 世纪 70 年代之后,随着核酸测序技术的发展,人们开始利用 16S rDNA 作为分子标记对细菌进行分子鉴定与系统发育研究,使得细菌相关研究取得了较大进展,到目前 16S rDNA 分子标记技术已成为研究菌种鉴定和分类的一种成熟的技术手段<sup>[26-27]</sup>。然而 20 世纪 90 年代,人们发现基因除了可发生纵向转移外也存在水平转移的现象,并且在不同物种或同一物种之间都可发生水平转移,如果仍仅依靠 16S rDNA 作为唯一的分子鉴定指标已明显缺乏说服力与可靠性<sup>[28-29]</sup>,因此把 16S rDNA 与其他的分子指标结合进行系统学研究才是客观且可信度更高的研究方法。肌动蛋白作为真核生物中广泛存在的一类蛋白,因具有高度保守性,一直被科研人员作为研究生物进化的常用工具,人们在细菌中发现细胞骨架蛋白类似物之后也逐渐认识到这些蛋白同样也属氨基酸序列与结构高度保守的蛋白质<sup>[28,30-35]</sup>,

具备作为分子指标的特性, 本文对几种细菌 MreB 蛋白氨基酸序列比对及系统发育学分析研究的结果, 也充分证实了 MreB 是一种保守性较高的蛋白质, 可在科属级水平上将细菌进行明确的分类鉴定。

## 5 结论

通过一系列的蛋白分析软件对维氏气单胞菌 MreB 蛋白进行了研究, 根据蛋白一级结构的氨基酸组成及理化性质进行了分析, 确定其为酸性蛋白; 预测了该蛋白的二级结构, 表明  $\alpha$ -螺旋和无规则卷曲结构是其主要结构; 同源建模预测的三级结构评估分数较高, 能基本反映出 MreB 蛋白真实的空间构象。通过对几个物种中存在的 MreB 蛋白的氨基酸序列进行比对及系统进化分析后, 结果表明 MreB 蛋白进化上具有较高的保守性, 适合应用于细菌科属级水平的分子系统发育与进化关系研究。

## 参考文献

- [1] De Maayer P, Chan WY, Venter SN, et al. Genome sequence of *Pantoea ananatis* LMG20103, the causative agent of eucalyptus blight and dieback[J]. *Journal of Bacteriology*, 2010, 192(11): 2936-2937
- [2] Hickman-Brenner FW, Macdonald KL, Steigerwalt AG, et al. *Aeromonas veronii*, a new ornithine decarboxylase-positive species that may cause diarrhea[J]. *Journal of Clinical Microbiology*, 1987, 25(8): 900-906
- [3] Zhang LX, Zhang L, Du BF. One *aeromonas veronii* was isolated from sputum of patients with severe pneumonia[J]. *Chinese Journal of Nosocomiology*, 2008, 18(5): 680 (in Chinese)  
张丽霞, 张立, 杜佰凤. 重症肺炎患者痰中培养出维氏气单胞菌1例[J]. *中华医院感染学杂志*, 2008, 18(5): 680
- [4] Joseph SW, Carnahan AM, Brayton PR, et al. *Aeromonas jandaei* and *Aeromonas veronii* dual infection of a human wound following aquatic exposure[J]. *Journal of Clinical Microbiology*, 1991, 29(3): 565-569
- [5] Wu TL, Dan XF, Meng QF, et al. Advances in *Aeromonas veronii*[J]. *Chinese Journal of Veterinary Drug*, 2011, 45(7): 41-44 (in Chinese)  
吴同奎, 单晓枫, 孟庆峰, 等. 维氏气单胞菌研究进展[J]. *中国兽药杂志*, 2011, 45(7): 41-44
- [6] Zhou G, Xie J, Zhou QL, et al. The pathogenicity and drug-resistance of *Aeromonas veronii* in difference ecological niche from *Megalobrama amblycephala* culture pond[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2012, 40(5): 192-196 (in Chinese)  
周光, 谢骏, 周群兰, 等. 团头鲂养殖池塘维氏气单胞菌的致病性耐药性及在不同生态位间的差异[J]. *江苏农业科学*, 2012, 40(5): 192-196
- [7] Gong Q, Gao SQ, San XF, et al. Isolation and identification of pathogenic *Aeromonas veronii* from *Cyprinus carpio*[J]. *Chinese Journal of Preventive Veterinary Medicine*, 2010, 32(12): 981-983 (in Chinese)  
龚倩, 高淑琴, 单晓枫, 等. 框镜鲤致病性维氏气单胞菌的分离鉴定[J]. *中国预防兽医学报*, 2010, 32(12): 981-983
- [8] Wang ZH. Development and application of Loop-Mediated isothermal amplification for detection of *Aeromonas veronii*[D]. Ya'an: Master's Thesis of Sichuan Agricultural University, 2013 (in Chinese)  
王子浩. 致病性维氏气单胞菌 LAMP 方法的建立与应用[D]. 雅安: 四川农业大学硕士学位论文, 2013
- [9] Huang WM, Wang L, Ji GZ, et al. Identification and drug sensitivity of bacterial *Aeromonas veronii* and *A. media* isolated from Chinese sucker *Myxocyprinus asiaticus*[J]. *Fisheries Science*, 2013, 32(4): 210-214 (in Chinese)  
黄文明, 王利, 冀国桢, 等. 胭脂鱼维氏气单胞菌和中间气单胞菌的鉴定及药物敏感性[J]. *水产科学*, 2013, 32(4): 210-214
- [10] Xu XL, Shao P, Cui KK, et al. Identification of bacterial pathogens isolated from the diseased *Xiphophorus hellerii*[J]. *Freshwater Fisheries*, 2014, 44(1): 66-72 (in Chinese)  
徐晓丽, 邵蓬, 崔宽宽, 等. 剑尾鱼烂鳃、烂尾病菌的分离鉴定[J]. *淡水渔业*, 2014, 44(1): 66-72
- [11] Zhao M, Wang KY, Wang J, et al. Tetracycline antibiotics resistance and its genetic determinants in *Aeromonas veronii* isolated from channel catfish[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2014, 38(2): 386-392 (in Chinese)  
赵敏, 汪开毓, 王均, 等. 斑点叉尾鮰源维氏气单胞菌对四环素类抗生素的耐药性及耐药基因的检测[J]. *水生生物学报*, 2014, 38(2): 386-392
- [12] Hadi N, Yang Q, Barnett TC, et al. Bundle-forming pilus locus of *Aeromonas veronii* bv. sobria[J]. *Infection and Immunity*, 2012, 80(4): 1351-1360
- [13] Rost B, Yachdav G, Liu J. The PredictProtein server[J]. *Nucleic Acids Research*, 2004, 32(Web Server): W321-W326
- [14] Berman HM, Westbrook J, Feng Z, et al. The protein data bank[J]. *Nucleic Acids Research*, 1999, 28(1): 235-242
- [15] Brenner SE, Levitt M. Expectations from structural genomics[J]. *Protein Science*, 2000, 9(1): 197-200
- [16] Peng QS, Hu M. Approaches for 3D protein structure similarity comparison—a survey[J]. *Journal of Computer-aided Design & Computer Graphics*, 2006, 18(10): 1465-1471 (in Chinese)  
彭群生, 胡敏. 蛋白质三维结构相似性比较方法综述[J]. *计算机辅助设计与图形学学报*, 2006, 18(10): 1465-1471
- [17] Lu ZC, Wang BP, Li ZX. Structure analysis and homology modeling of Cra c 8 protein from *Crangon crangon*[J]. *Food science*, 2012, 33(9): 177-181 (in Chinese)  
陆宗超, 王邦平, 李振兴. 褐虾过敏原 Cra c 8蛋白的结构分析和同源建模[J]. *食品科学*, 2012, 33(9): 177-181
- [18] Yuan XH, Wang YC, Qu ZY, et al. Novel rapid molecular modeling method based on evolutionary tree for human adenovirus hexon proteins family[J]. *Chemical Journal of Chinese Universities*, 2011, 32(8): 1838-1844 (in Chinese)  
袁晓辉, 王迎晨, 曲章义, 等. 进化树指导的腺病毒六邻体家族蛋白的快速建模[J]. *高等学校化学学报*, 2011, 32(8): 1838-1844
- [19] Wang SJ, Lin HP, Li SK. Structure analysis and homology modeling of NOS protein from Mud Crab *Scylla paramamosain*[J]. *Journal of Shantou University (Natural Science Edition)*, 2013, 28(2): 39-44 (in Chinese)  
王世佳, 林浩鹏, 李升康. 拟穴青蟹(*Scylla paramamosain*) NOS 蛋白结构分析及同源建模[J]. *汕头大学学报: 自然科学版*, 2013, 28(2): 39-44
- [20] Zhang XM, Li PL. Quorum sensing in class II

- bacteriocin-producing lactic acid bacteria and its application—A review[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2011, 51(9): 1152-1157 (in Chinese)
- 张香美, 李平兰. 产 II 类细菌素乳酸菌群体感应及其应用[J]. *微生物学报*, 2011, 51(9): 1152-1157
- [21] Zhang Y, Mao CQ. Sequence analysis and structure modeling study of acyl-ACP desaturase from *Flavobacterium psychrophilum*[J]. *Journal of Biology*, 2014, 31(4): 50-54 (in Chinese)
- 张远, 茆灿泉. 嗜冷黄杆菌酰基-Acp 去饱和酶(AAD)的序列分析和结构建模[J]. *生物学杂志*, 2014, 31(4): 50-54
- [22] van den Ent F, zoré T, Bharat TA, et al. Bacterial actin MreB forms antiparallel double filaments[J]. *ELife*, 2014, 3: e02634
- [23] van den Ent F, Johnson CM, Persons L, et al. Bacterial actin MreB assembles in complex with cell shape protein RodZ[J]. *The EMBO Journal*, 2010, 29(6): 1081-1090
- [24] Favini-Stabile S, Contreras-Martel C, Thielens N, et al. MreB and MurG as scaffolds for the cytoplasmic steps of peptidoglycan biosynthesis[J]. *Environmental Microbiology*, 2013, 15(12): 3218-3228
- [25] Roeben A, Kofler C, Nagy I, et al. Crystal structure of an archaeal actin homolog[J]. *Journal of Molecular Biology*, 2006, 358(1): 145-156
- [26] Brown JR, Doolittle WF. Archaea and the prokaryote-to-eukaryote transition[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 1997, 61(4): 456-502
- [27] Woese CR. Bacterial evolution[J]. *Microbiological Reviews*, 1987, 51(2): 221-271
- [28] Zhang B, Dong XZ. Partial sequence homology of FtsZ in phylogenetics analysis of lactic acid bacteria[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2005, 45(5): 661-664 (in Chinese)
- 张斌, 东秀珠. FtsZ 蛋白同源性分析在乳酸菌系统学研究中的应用[J]. *微生物学报*, 2005, 45(5): 661-664
- [29] Shen QQ, Hu ZY. Research in horizontal gene transfer from eukaryote to prokaryote[J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2014, 42(10): 51-55 (in Chinese)
- 沈清清, 胡展玉. 基因从真核生物向原核生物水平转移的研究进展[J]. *贵州农业科学*, 2014, 42(10): 51-55
- [30] Wang X, Lutkenhaus J. FtsZ ring: the eubacterial division apparatus conserved in archaeobacteria[J]. *Molecular Microbiology*, 1996, 21(2): 313-319
- [31] Zeaiter Z, Liang Z, Raoult D. Genetic classification and differentiation of bartonella species based on comparison of partial ftsZ gene sequences[J]. *Journal of Clinical Microbiology*, 2002, 40(10): 3641-3647
- [32] Figge RM, Divakaruni AV, Gober JW. MreB, the cell shape-determining bacterial actin homologue, co-ordinates cell wall morphogenesis in *Caulobacter crescentus*[J]. *Molecular Microbiology*, 2004, 51(5): 1321-1332
- [33] Chen XY, Wang ZP, Yang LY. The structure and function of prokaryotic cytoskeleton[J]. *Chinese Journal of Cell Biology*, 2006, 28(5): 699-703 (in Chinese)
- 陈晓燕, 汪志平, 杨灵勇. 原核细胞骨架蛋白的结构与功能[J]. *细胞生物学杂志*, 2006, 28(5): 699-703
- [34] Egelman EH. Actin's prokaryotic homologs[J]. *Current Opinion in Structural Biology*, 2003, 13(2): 244-248
- [35] Usmanova A, Astier C, Mejean C, et al. Coevolution of actin and associated proteins: an alpha-actinin-like protein in a cyanobacterium (*Spirulina platensis*)[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 1998, 120(4): 693-700