

鱼类线粒体基因组研究进展

周传江,马爱喆,汪曦,杨长幸,李箜,张常青,朱国超,顾钱洪

(河南师范大学 水产学院;河南省水产动物养殖工程技术研究中心;
水产动物疾病控制河南省工程实验,河南 新乡 453007)

摘要:线粒体基因组(mitochondrial genome DNA, mtDNA)具有严格的母系遗传且能进行自我复制,并且在世代传递过程中不易发生重组、进化速率较快等优点,因此 mtDNA 广泛应用于系统进化、种群遗传、适应性进化等领域中.本文对鱼类 mtDNA 研究做了详细阐述,系统总结了近年来鱼类 mtDNA 结构与特征、线粒体的起源与演化、种群遗传、适应性进化、鱼类条形码物种识别等研究进展,以期对相关研究有一定参考价值.

关键词:线粒体基因组(mtDNA);系统进化;种群遗传;条形码;适应性进化

中图分类号:Q951.3

文献标志码:A

1 线粒体基因组及其结构

1.1 线粒体基因组

线粒体广泛存在于真核生物细胞内,线粒体基因组(mtDNA)结构较简单,多拷贝,易分离,且具有很高的专一性、独特性,具有独立复制的能力.MtDNA 有自身独特的蛋白质编码基因、rRNA 和 tRNA 基因,在同一个体内为单倍体,严格的母系遗传(个别例外);部分物种^[1]存在种内重排,无内含子,非编码序列少(D-loop 除外).MtDNA 是真核细胞较小而又较易纯化的复制单元.mtDNA 在每个细胞大约有 1 000~10 000 个拷贝,且一般无组织特异性,mtDNA 不仅是研究 DNA 结构与 DNA 复制、转录的良好模型,也是研究真核细胞核酸与蛋白质合成等基础问题的理想模型系统.它还是一个具有快速进化和慢速进化 DNA 区域的镶嵌分子,能够设计保守性引物进行扩增,便于阐明不同分类水平系统发育演化的相关问题^[2].

1.2 线粒体基因组结构

动物 mtDNA 是一个闭合双链环状 DNA 分子,长度大致为 15~20 kb,如鱼类 mtDNA 长度为 15~20 kb,约占总 DNA 含量的 1%^[3],双链 3'端多是串联重复序列,是一段具有二级结构的高度保守性控制区域,控制线粒体 DNA 的复制和转录.这一区域在核 DNA 上有同源区.它与转座、错配表达和线粒体基因异质(heteroplasmy)相关.mtDNA 包含约 22 个 tRNAs、2 个 rRNAs、13 个疏水性蛋白质多肽和包括 2 段非编码区域.

13 个蛋白多肽包括了与线粒体内膜相结合的酶复合体的亚单位:细胞色素 b (cytochrome b, Cytb)、2 个 ATP 酶的亚单位(ATP synthase FO subunit; ATPase6, ATPase8)、3 个细胞色素 c 氧化酶的亚单位(cytochrome c oxidase subunit; COI, COII, COIII)、7 个 NADH 还原酶复合体的亚单位(NADH dehydrogenase subunit; ND-1, -2, -3, -4, 4L, -5 和 -6),这 13 个蛋白多肽是线粒体内膜呼吸链的组分.

2 个 rRNA 基因分别为 12S rRNA(12S ribosomal RNA)和 16S rRNA 一般位于 tRNA-Phe 和 tRNA-Leu (UUR) 基因之间.rRNA 基因的二级结构很保守,形成多个大小不一的茎环结构.rRNA 二级结构环的

收稿日期:2018-09-18;修回日期:2018-10-18.

基金项目:国家自然科学基金项目(31401964; 31872199);河南省科技厅科技攻关重点项目(162102310443; 182102110046; 182102110007; 182102110237; 172102310751);河南省教育厅重点项目(16A240005);河南省高校科技创新团队支持计划(14IRTSTHN013).

作者简介(通信作者):周传江(1980-),河南南阳人,河南师范大学副教授,博士,研究方向为渔业资源与环境, E-mail: chuanjiang88@163.com.

核苷酸代替率高于茎,并且 C-T 转换较常见。

在线粒体基因组内存在着两条特殊的非编码区,其中一段为控制区(control region),又叫作 D-环区(displacement-loop region,D-loop),除此之外另一段为 L-链复制起始区。D-loop 区所在的位置是整个线粒体基因组序列长度变异最大的区域,通常多位于 tRNA-Pro 与 tRNA-Phe 基因之间,也包含有部分保守区域。L-链复制起始区长度约为 30~50 bp,位于 tRNA-Asn 与 tRNA-Cys 基因片段之间,该段在空间结构上可发生折叠形成茎环结构。总体上,非编码区一般包含有 H-链复制起始区 OH,保守序列区段(conserved sequence blocks,CSBI,CSBII,CSBIII),L-链启动子(L-strand promoter,LSP),H-链启动子(H-strand promoter,HSP)及终止结合序列(termination associated sequences,TAS)。

1.3 鱼类线粒体基因结构

鱼类线粒体基因结构同大多数动物线粒体基因结构基本一致,多数鱼类 mtDNA 有 22 个 tRNAs、2 个 rRNA 基因、13 个蛋白编码基因和 2 个非编码区,且各个基因的位置相对保守,多数鱼类各基因的排列位置^[4-8]。但也有报道鱼类 mtDNA 发现基因重排现象,如 Kong^[9] 研究发现半舌滑塌(*Cynoglossus semilaevis*)线粒体基因组控制区发生基因易位,tRNAGln 基因发生了倒置,tRNAIle 基因发生了滑移重排现象,导致 tRNAIle 基因滑移到 tRNAGln 基因的 3'端。另外,河川沙塘鳢(*Odontobutis potamophila*)线粒体基因组也发生了基因重排现象^[10]。Satoh^[11] 等对 250 种鱼类的线粒体基因进行研究,发现 95%鱼类的 COI 基因起始密码子是 GTG。鱼类的 ND5、ND6 和 COI 基因的终止密码子为完整终止密码子,其他编码基因均为不完整终止密码子(如 TA-,T-)。鱼类 mtDNA 控制区分 3 个区段:终止序列区(extended terminal associated sequences, ETAS)包括 1-8 个拷贝的与 DNA 复制终止相关的序列,谭围^[12] 研究发现笛鲷鱼类的终止序列区段有两段不相连保守的终止结合序列 TAS(TACATA 与 ATGTAT)形成稳定的发卡结构,用来完成 DNA 复制的终止;整个控制区最为保守区域中央保守区(central conserved domain CD)和含有与 mtDNA 复制起始相关单元的保守序列区(conserved sequence block, CSB)^[13]。Satoh^[11] 等发现多数鱼类的线粒体基因 CSB 区域均有 CSB-D 和 CSB-I,而一些鱼类则出现 CSB-II 和 CSB-III 区域部分或完全缺失。大多数鱼类的 13 个蛋白编码基因除了 ND6 位于 L 链,其余的 12 个位于 H 链。硬骨鱼类的 13 个蛋白编码基因中的 12 个都是以 ATG 起始,但多数鱼类 COI 基因的起始密码子是 GTG^[14, 15]。

2 线粒体基因组的起源、演化

早期关于线粒体及其基因组起源有多个假说^[16, 17]。目前,内共生假说已经普遍的被多数学者接受。内共生假说认为早在 15 亿年前具有独立新陈代谢能力的好氧细菌被原始真核生物吞噬,经过消化、融合、共生形成一个具有独立遗传系统和氧化分解能力的一个共生体。在共生过程中演变成线粒体^[18, 19]。然而在早期,内共生学说受到了多位学者的质疑,Lynn 等首次对线粒体进行了数十年的大量系统研究,使得线粒体(和叶绿体)起源于内共生假说成为普遍接受的正统学说。目前有更多证据证明这一假说,如 20 世纪 60 年代发现线粒体自身有 DNA 和其独有的 RNA 翻译系统^[18]。随着分子生物学技术发展,克隆、基因测序、mtDNA 特征的研究等强有力地支持线粒体起源于 α -变形菌门的一个亚群^[20]。

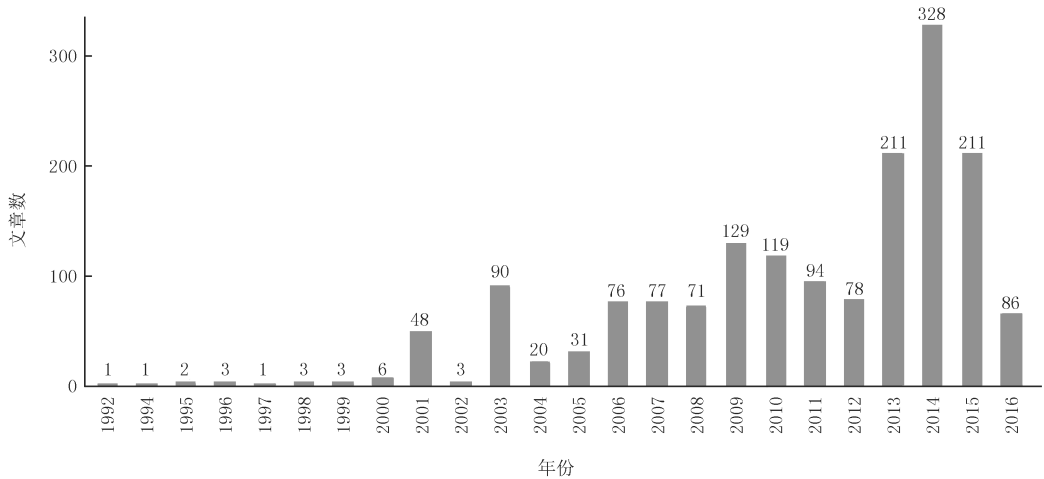
一些哺乳类动物线粒体基因的全测序首次发现 mtDNA 独立遗传的遗传学功能^[21]。这些研究建立了一种模型,证明编码参与线粒体电子传递反应链的小分子蛋白质和 ATP 合成酶,以及核糖体 RNA(rRNA)和转运 RNA(tRNA)构成线粒体独立的翻译系统。

mtDNA 是母性遗传,具有基因较保守,与核 DNA 比较序列相对较小,序列变异相对快等优点,因此,mtDNA 在演化和系统发育研究中具有一定的优点。动物 mtDNA 的平均进化速率是单拷贝核 DNA 的 1-2 倍,但 mtDNA 进化速率在谱系间、基因间以及基因内部都不同,且同种动物线粒体的 13 个蛋白编码基因、12S rRNA 和 16S rRNA 基因的进化速度均不同,因此不同功能片段的 mtDNA 适用于分析不同的分类单位水平。Saccone 等^[22] 分析了哺乳动物 mtDNA 不同功能片段的保守程度,通过比较得出 ATP8 是变异最大

的基因,其次是 ATP6 基因,而比较保守的是 12S rRNA 和 16S rRNA 基因.而 Miya^[23]从系统发育表现对硬骨鱼类的线粒体 13 个蛋白编码基因进行研究,ND4L,ND6 和 ATPase8 的进化速率最快,ND5,ND4,COIII 和 COI 最为保守.陈姝君等^[24]分析了硬骨鱼 mtDNA 不同基因功能片段的保守程度,结合其综合 dt 值得出进化速率最快的基因片段包括:16S rRNA,ND2,ND4,12S rRNA,ND6,ND5,中等的有 Cytb,COII,COIII,ND1,COI,而 ND3,ND4L,ATPase6,ATPase8 为较为保守的一组.申欣^[25]等对真鲨目和鳐形目的 10 种软骨鱼类线粒体基因组特征分析,结果显示在软骨鱼不同群体之间的遗传多样性分析中 ND4 和 ND5 是最理想的分子标记基因.

3 鱼类线粒体基因组研究及应用

截至 2018 年 2 月,Mitochondrial Genome Database of Fish(Mitofish <http://mitofish.aori.u-tokyo.ac.jp>)数据库共收录 2551 个物种的鱼类线粒体全基因组序列.其中 28%是鲤形目鱼类,有 5%属于分类地位不明确的鱼类.鱼类线粒体全基因组研究起步较晚于哺乳动物和节肢动物.随着 Sanger 测序法日臻成熟及二代和三代测序技术不断完善,线粒体全基因组测序变得容易而快速.从 2006 年起,鱼类线粒体全基因组的发表文章数量快速增加(图 1),2014 年,关于鱼类线粒体全基因组的文章有超过 300 篇发表,远远超过前几年发表文章的数量.大多数文章被发表在一些主流杂志并提出了许多重要和有趣的科学问题.



统计数据来自于 Mitofish 和 National Center for Biotechnology Information databank (NCBI). 用 Mitofish 录入鱼类线粒体全基因组序列的登录号在 NCBI PubMed 数据库查询发表文章题目和发表年限.

图 1 鱼类线粒体基因全序列历年发表文章的数量

The analysis data from the Mitofish and the National Center for Biotechnology Information databank (NCBI) website. We use the accession number of fish complete mitochondrial gene which from mitofish database to search for the title and publication date of the article in the NCBI PubMed database.

Fig. 1 The number of the published articles of the whole fish mitochondrial gene per year.

3.1 系统进化研究中的应用

系统发育学(Phylogenetics)研究的是有机体的进化关系.系统发育树(Phylogenetic tree)就是描述有机体各个类群进化顺序的拓扑结构.早期的系统发育分析方法主要通过化石和现存物种的生理、形态特征来构建系统发育关系.随着分子生物学的发展和应用,我们对基因和蛋白质的认识不断增加,逐渐形成了以 DNA 或蛋白质序列等生物大分子遗传信息来研究物种进化关系的学科,即分子系统发育学(Molecular phylogenetics).而由于线粒体基因是母系遗传,且序列变异迅速,因此在系统进化研究中得到广泛的应用.美洲鱖属是鲤科鱼类的一个亚属,该物种生态多样化但形态保守. Joseph^[26]利用 mtDNA 的 Cytb 基因对美洲鱖属(*Notropis*)的 24 个物种进行系统进化关系分析,尤其是对 14 个存在争议的物种进行系统进化分析.莫斯科

的食草鳊属(*Algansea*)鱼类的分类进化关系一直是不确定的,由于其高水平的种内形态变异,导致许多对 *Algansea* 进行的系统发育分析存在一定的不足,Perezrodriguez^[27]利用 Cytb 基因和第一个核糖体蛋白 S7 基因做分子标记对莫斯科的 *Algansea* 进行系统发育分析,贝叶斯结果显示 *Algansea* 是一个单系群,并和 *Agosia chrysogaster* 为姐妹类群.鲤形目是现生淡水鱼类中最大的一个目,5 个科有超过 3 400 个物种,Saitoh^[28]等利用 53 个鲤形目鱼类的线粒体基因的 5 个分区进行贝叶斯分析,分析鲤形目更高一级的系统发育关系.Kusuma^[29]等利用 COI、Cytb、RAG1 和 opsin 基因对印度尼西亚爪哇岛的波鱼属(*Rasbora*)鱼类进行系统发育关系分析,并划分了其东部与西部分布界线.

结合形态学和 mtDNA 特征分析用于重建物种的系统发育关系,特别是基于 mtDNA 全基因组重建的系统发育关系,在解决物种起源和分歧问题上提供了较好的遗传学证据.Miya^[30]等选择 100 个几乎能完全代表高等硬骨鱼所有类群(除了鲈鱼目鱼类)的线粒体全基因序列进行分析,重建高等硬骨鱼类的系统发育关系.Kappas^[31]分析了鲈形目的 62 条 mtDNA,建立系统发育关系树,并对其进行了分化时间的估算.Zhou^[32]利用青藏高原及其附属水系鮡科鱼类的 mtDNA 和核基因进行系统发育分析及进化历史推测,并认为鮡科鱼类可作为理想群体模型来推断该地区的地质发展历史.刘思情等^[33]利用 ND4、ND5 及两个基因间的 3 个 tRNA 基因联合序列作为分子标记分析鳅超科鱼类系统发育关系得出,条鳅类和平鳍鳅类在鳅超科鱼类中关系更为亲近,Vaillantellidae 处于更基部位置,成为一个独立的分支.赵金良^[34]等分析了几种鳊类鱼类的 DNA 控制区域,得到翘嘴鳊、大眼鳊、斑鳊、暗鳊、波纹鳊、长体鳊构成一支鳊类鱼群,长体鳊未单独成一支聚入鳊鱼群内,因此应该更名为 *Siniperca roulei*,而翘嘴鳊与大眼鳊为姐妹种,中国少鳞鳊属于另一支少鳞鳊属.Li^[35]等测得 8 种小丑鱼(*Amphiprion*)的线粒体全基因组,并用 Cytb 分析其系统发育关系,结果认为海葵鱼亚科鱼类为一支单系类群,棘颊雀鲷(*Premnas biaculeatus*)应该属于双锯鱼属,棘颊雀鲷和海葵亚科鱼类(同属于双锯鱼属鱼类)为祖先类群的小丑鱼.Zhu^[36]测得并注释了五带锦鱼(*Thalassoma quinquevittatum*)的线粒体基因组,并基于线粒体 13 个蛋白基因和氨基酸数据集的分析,探讨了五带锦鱼及其在隆头鱼科的系统进化地位,研究得出五彩带鱼与三斑海猪鱼(*Halichoeres trimaculatus*)、黄尾海猪鱼(*H. chrysus*)、黑尾海猪鱼(*H. melanurus*)聚为一支,锦鱼属与海猪鱼属的关系较近.

3.2 在种群遗传中的应用

基因频率的改变和影响基因频率的因素如迁移、突变、选择、遗传漂变等决定着种内和种间的遗传变异.而种群遗传研究的是描述种内遗传变异的程度和解释这种遗传变异的变化^[37].目前分子遗传基因标记在研究鱼类种群遗传得到了广泛的应用.Salzbunger^[38]总结了东非丽鱼科(Cichlidae)种群遗传学和分子系统发育学的最新研究进展,整合了近几年一些利用线粒体基因进化最快的控制区基因研究的分子数据及研究结果,发现性别选择在小异域种群甚至是同域种群物种形成过程中发挥着重要作用,丽鱼科鱼类的演化作为一种理想的系统演化模型可以成功地检验许多进化和生态的基本问题.Wang^[39]研究了中国青岛、舟山以及日本爱知县、香川县 4 个地点 77 尾青鳞小沙鱼(*Sardinella zunasi*)个体线粒体 D-loop 区,共检测到 69 种单倍型,爱知群体和香川群体共享一个单倍型.单倍型频率表明青岛群体的遗传多样性水平最丰富,舟山群体的遗传多样性水平相对较低.

目前对鱼类遗传多样性的研究中,16S rRNA、D-loop 区和 COI 序列应用于鱼类种群遗传结构研究,D-loop 区因其缺乏编码的压力,进化速度最快,积累了碱基的替换、缺失、插入、重复等突变等优点作为分子标记在种群遗传学分析中得到广泛应用.Zheng^[40]等利用 D-loop 区部分序列分析舟山海域带鱼种群遗传结构,结果显示金塘、沈家门、定海三个带鱼种群的种群内个体差异大于种群间的差异水平,表明舟山海域各区域间不存在显著的遗传分化.Ferreira^[41]等利用线粒体基因的 D-loop 区作为分子标记研究了巴西珠母丽鱼(*Geophagus brasiliensis*)的种群遗传结构.而 Yang^[42]等测定了长江流域和珠江流域的 96 尾大鳍鲮(*Mystus macropterus*)的 Cytb 基因,并分析了长江流域群体和珠江流域群体的大鳍鲮种群遗传结构.Ju^[43]等用 123 条 Cytb 基因分析了内地、台湾、日本子陵虾虎鱼的种群遗传结构,发现子陵虾虎鱼 mtDNA 的遗传多样

性水平低于其它淡水虾虎鱼,推测这可能与其洄游生活方式有关.Fang^[44]等用 Cytb 和控制区序列对额尔齐斯河和阿穆尔河的江鳕(*Lota lota*)进行研究,发现中国境内的江鳕种群多样性水平偏低,阿穆尔河流域的江鳕具有较高的种间差异.Kumar 等^[45]用 Cytb 基因分析了印度的双斑魮(*Ompok bimaculatus*)的种群遗传结构和系统发育关系,结果发现该研究所用的 24 个双斑魮群体没有共享一个单倍型,表明其具有较高的种群遗传多样性.

3.3 用于种类鉴定的条形码研究

地球上估计有 1~10 亿个物种,至 2017 年 8 月 21 日鱼类有效种有 32 723 个(台湾鱼类资料库 http://fishdb.sinica.edu.tw/AjaxTree/tree_mobi.php).物种的鉴定仍然是一项艰巨而耗时的任务,物种鉴定主要以形态学为基础,但是形态学分类方法有一定的局限.物种的表型可塑性和遗传可变性容易影响种群的鉴定,形态学鉴定在一定程度上受性别和发育阶段的限制,多数群体普遍存在隐存分类单元,形态学分类无法鉴定隐存种,而且分类学家队伍的不断缩减使传统分类学的发展面临巨大挑战.因此作为一种解决途径的 DNA 条形码技术(DNA Barcoding)得到了广泛关注.

DNA 条形码技术是通过对于一个目标基因的 DNA 序列进行分析从而进行物种鉴定的技术.2003 年,Herbert^[46]发现利用 COI 基因的一段长为 648 bp 的片段,成功地在核苷酸水平上区分物种,并且认为利用 COI 基因从分子演化的角度提供一种快速、简便、有效的分类方法,这种方法即是逐渐发展起来的 DNA 条形码技术.Herbert^[47]在 2004 年利用 COI 基因对北美不同的 260 个物种的 667 个鸟类进行分类与鉴别,与传统分类学的分类结果一致,进一步验证了 DNA 条形码技术结果的可靠性.近年来已有研究表明,COI 基因是许多鱼类^[48, 49]分类与鉴别的理想 DNA 条形码.Nwani^[50]利用线粒体的 COI 基因对尼日利亚淡水鱼进行分类鉴定.FISH-BOL 组织目前已经收集了 116 147 个条形码,利用 COI 对 32 257 个目标物种 DNA 条形码数据进行测序分析,已获得 11 234 个物种的 DNA 条形码.由于幼鱼和鱼卵受形态限制很难对其进行分类和鉴别,Graham G^[51]利用线粒体基因高突变区的 COI 基因作为 DNA 条形码成功实现对大堡礁珊瑚礁幼鱼的分类鉴别.该研究为鱼类生物学家和分类学家提供一种对鱼类幼体和鱼卵进行分类鉴定的方法,利用成年鱼的 DNA 条形码样本对未知幼鱼和鱼卵进行分类鉴定.Chen^[52]用线粒体基因 COI 序列作为 DNA 条形码,分析了中国东沙群岛和南海珊瑚礁栖息地的海洋鱼类仔鱼群体多样性并建立了幼鱼的形态模型.Chen^[53]通过对怒江 46 个物种的 1 139 个鱼类样本的 mtDNA 进行多种方法分析得到了 43 个可操作的进化单元(OTUS),建立了可靠的 DNA 条形码库,并重新阐明了当地鱼类的物种多样性.Decru^[54]对刚果东北部通过形态学方法分类的 206 个物种的 821 个鱼类样本的 COI 基因序列进行分析,发现仅依靠形态学方法对物种分类鉴定存在着较多问题,认为 DNA 条形码技术将会有助于建立一个比较可靠的分类目录.

3.4 适应性进化研究

鱼类在生活环境发生改变时会产生一系列相应的改变以适应新的生存环境,如在进化过程中体型^[32]和体色^[55]上发生改变,而相应的细胞、分子和基因组也发生了改变.Thomas^[56]阐述了鲷鱼模型的形成,在生态选择、性别选择和基因冲突选择压力下,鲷鱼的牙齿形状、下颚形状、体色类型、视觉灵敏度等发生的适应性变化.高海拔的低氧作为一种选择压力,促进了一些生物的进化.裂腹鱼有体略侧扁或近似圆筒形身体很好地适应了急流环境的形态特征,Li^[57]等基于线粒体基因的研究分析了裂腹鱼对高原环境的适应.Yang^[58]等基于对转录组研究了裂腹鱼的高原适应,由于线粒体在 ATP 合成和能量代谢过程中发挥着重要的作用,低氧高压强烈的环境压力迫使其发生变化,且线粒体基因的母性遗传,基因一般较为保守,与核 DNA 比较相对较小,序列变异也较为迅速等优点,可用于物种适应性进化研究.近几年,在一些鱼类中发现线粒体基因发生了适应性进化.Ma^[55]对分布在青藏高原及其周边的鲢科鱼类的线粒体基因研究,发现鳊鱼类的 Ka/Ks 值比非鳊鱼类要高,并且鳊鱼类共同祖先的 COI 基因受到强烈的正向选择作用,而且在其他鳊鱼类的特化类群中也发现了这种正向选择变化,说明鳊鱼类线粒体基因对高海拔环境的适应性进化,促进了该类群的高原适应性.Sun^[59]等对 401 种硬骨鱼的线粒体全基因组进行了比较分析,并对线粒体编码蛋白基因

进行适应性进化检测发现热带鱼的 dN/dS 要明显大于寒带鱼,洄游鱼类要小于不洄游鱼类,但是没有在核基因的研究中检测到这种变化趋势。

鱼类体重和温度的改变,在一定程度上跟体内新陈代谢速率有关.Estabrook^[60]基于对北美鲤科鱼类的 Cytb 基因序列的分析,研究体重和温度的变化与体内新陈代谢速率和分子替换速率的关系.研究表明:体型小的鱼类生活在较温暖的水域有较快的新陈代谢速率和分子替换速率,从而基于 mtDNA 水平说明鱼类对体重和温度改变的适应.Consuegra^[61]利用 454 测序方法对 20 个代表整个欧洲范围的大西洋鲑鱼样品的线粒体基因组测序并分析,发现正向选择的一些突变通常涉及一些功能性的改变,mtDNA 一些序列的突变和氨基酸属性的改变通常影响到氧化磷酸化途径从而影响鱼类的新陈代谢功能的变化。

4 鱼类线粒体研究展望

随着分子生物学技术、生物信息学的发展和多种新策略的应用,高通量测序技术(High-throughput-sequencing, HTS)目前得到了许多研究者的应用.与传统的 Sanger 测序技术相比,高通量测序技术能够一次获得大量的完整线粒体基因,大大减少了人工操作的工作量,节省测序费用和测序周期,且在某种程度上加大了对多位点方法在完整线粒体基因测序的应用.另外,高通量测序技术需要的模板量少,特别适合于古 DNA 的研究,这对灭绝物种的研究开辟了一条新途径.目前高通量技术已广泛地应用于人^[62]、哺乳动物^[63]、线虫动物^[64]、刺胞动物^[65]、软体动物^[66]、节肢动物^[67, 68]、脊椎动物^[69]、被子植物^[70]、鱼类等线粒体基因组全序列的获得.利用高通量测序对鱼类基因进行测序,对研究其基因功能提供方便.Wang 等^[71]利用高通量测序技术对草鱼基因进行测序,利用草鱼基因蓝图对草鱼的进化和草食食性的适应进行研究.高通量测序技术的发展有助于获取更多的鱼类线粒体基因,对鱼类线粒体多态性研究(SNP)、线粒体转录组研究及从基因组水平上研究鱼类的系统演化关系提供了良好契机。

参 考 文 献

- [1] Xia Y, Zheng Y, Murphy R W, et al. Intraspecific rearrangement of mitochondrial genome suggests the prevalence of the tandem duplication-random loss (TDLR) mechanism in *Quasipaa boulengeri*[J]. BMC Genomics, 2016, 17(1): 965-972.
- [2] Gray M W. Origin and evolution of mitochondrial DNA[J]. Annual Review of Cell Biology, 1989, 5(1): 25-50.
- [3] 陈四海, 区又君, 李加儿. 鱼类线粒体 DNA 及其研究进展[J]. 生物技术通报, 2011, 3: 13-20.
- [4] 邵爱华, 杜建, 陈葵, 等. 暗纹东方鲀线粒体基因组核核苷酸全序列测定与分析[J]. 动物学杂志, 2010, 45(5): 18-28.
- [5] 梁宏伟, 李林, 李忠, 等. 基于 mtDNA 全序列的南方大口鲈进化分析[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2011, 39(11): 80-88.
- [6] Peng Z G, Wang J, He S P. The complete mitochondrial genome of the helmet catfish *Cranoglanis boudierus* (Siluriformes: Cranoglanididae) and the phylogeny of otophysan fishes[J]. Gene, 2006, 376(2): 290-297.
- [7] Yan S X, Xiong M H, Que Y F, et al. The complete mitochondrial genome of *Glyptothorax sinense* (Siluriformes, Sisoridae)[J]. Mitochondrial DNA, 2014, 27(2): 886-887.
- [8] Liang H W, Hu G F, Li Z, et al. Mitochondrial DNA sequence of yellow catfish (*Pelteobagrus fulvidraco*)[J]. Mitochondrial DNA, 2012, 23(3): 170-172.
- [9] Kong X, Bonen L, Dong X, et al. A novel rearrangement in the mitochondrial genome of tongue sole, *Cynoglossus semilaevis*: Control region translocation and a tRNA gene inversion[J]. Genome, 2009, 52(12): 975-984.
- [10] 李强, 刘至治, 顾珈宁. 河川沙塘鳢线粒体基因组重排机制及分子标记筛选[J]. 中国水产科学, 2015, 22(5): 858-866.
- [11] Satoh TP, Miya M, Mabuchi K, et al. Structure and variation of the mitochondrial genome of fishes[J]. BMC Genomics, 2016, 17(1): 719-729.
- [12] 谭围, 郭昱嵩, 王中锋, 等. 笛鲷鱼类的线粒体 DNA 控制区结构及其系统发育分析[J]. 海洋学报, 2010, 32(1): 139-144.
- [13] 刘红艳, 余来宁, 张繁荣. 鱼类线粒体 DNA 控制区的分子结构及应用进展[J]. 水生态学杂志, 2008, 28(2): 4-8.
- [14] Li L, Liang H W, Li Z, et al. Sequence and phylogeny analysis of the complete mitochondrial genome of *Pelteobagrus vachelli*[J]. Hereditas, 2011, 33(6): 627-635.
- [15] 陈敦学, 李玉珑, 宾石玉, 等. 翘嘴鲮线粒体基因组全序列的克隆与特征分析[J]. 广西师范大学学报, 2011, 29: 111-116.

- [16] Cavalier-Smith T. The origin of eukaryotic and archaeobacterial cells[J]. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1987, 503(1): 17-54.
- [17] Gray M, Doolittle W. Has the endosymbiont hypothesis been proven? [J]. *Microbiological Reviews*, 1982, 46(1): 1-42.
- [18] Gray M W. Mitochondrial evolution[J]. *Cold Spring Harbor Perspective in Biology*, 2012, 4: a011403.
- [19] Pennisi E. Modern symbionts inside cells mimic organelle evolution[J]. *Science*, 2014, 346: 532-533.
- [20] 陈星, 沈永义, 张亚平. 线粒体 DNA 在分子进化研究中的应用[J]. *动物学研究*, 2012, 33(6): 566-573.
- [21] Anderson S, Bankier A T, Barrell B G, et al. Sequence and organization of the human mitochondrial genome[J]. *Nature*, 1981, 290(5806): 457-465.
- [22] Saccone C, Giorgi C D, Gissi C, et al. Evolutionary genomics in metazoa: The mitochondrial DNA as a model system[J]. *Gene*, 1999, 238(1): 195-209.
- [23] Miya M, Nishida M. Use of mitogenomic information in teleostean molecular phylogenetics: A tree-based exploration under the maximum-parsimony optimality criterion[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2000, 17(3): 437-455.
- [24] 陈姝君, 赫崇波, 木云雷, 等. 硬骨鱼类线粒体基因系统发育信息效率分析[J]. *中国水产科学*, 2008, 15(1): 12-21.
- [25] 申欣, 田美, 孟学平, 等. 10 种软骨鱼类线粒体基因组特征分析[J]. *渔业科学进展*, 2011, 32(3): 26-32.
- [26] Bielawski J P, Gold J R. Phylogenetic relationships of cyprinid fishes in subgenus *Notropis* inferred from nucleotide sequences of the mitochondrially encoded cytochrome b gene[J]. *Copeia*, 2001, 3: 656-667.
- [27] Perez-Rodriguez R, Dominguez-Dominguez O, Perez Ponce de Leon G, et al. Phylogenetic relationships and biogeography of the genus *Algansea Girard* (Cypriniformes: Cyprinidae) of central Mexico inferred from molecular data[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2009, 9(1): 223-233.
- [28] Saitoh K, Sado T, Mayden R L, et al. Mitogenomic evolution and interrelationships of the Cypriniformes (Actinopterygii: Ostariophysi): The first evidence toward resolution of higher-level relationships of the world's largest freshwater fish clade based on 59 whole mitogenome sequences[J]. *Journal of Molecular Evolution*, 2006, 63(6): 826-841.
- [29] Kusuma W E, Ratmuangkhwang S, Kumazawa Y. Molecular phylogeny and historical biogeography of the Indonesian freshwater fish *Rasbora lateristriata* species complex (Actinopterygii: Cyprinidae): Cryptic species and west-to-east divergences[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2016, 12(105): 212-223.
- [30] Miya M, Takeshima H, Endo H, et al. Major patterns of higher teleostean phylogenies: A new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2003, 26(1): 121-138.
- [31] Kappas I, Vittas S, Pantzartzi C N, et al. A time-calibrated mitogenome phylogeny of catfish (Teleostei: Siluriformes) [J]. *PLoS One*, 2016, 11(12): e0166988.
- [32] Zhou C, Wang X, Gan X, et al. Diversification of Sisorid catfishes (Teleostei: Siluriformes) in relation to the orogeny of the Himalayan Plateau[J]. *Science Bulletin*, 2016, 61(13): 991-1002.
- [33] Liu S Q, Zhang J B, Tang Q Y, et al. Phylogenetic relationships among Cobitoidea based on mitochondrial ND4 and ND5 gene sequences [J]. *Zoological Research*, 2010, 31: 221-229.
- [34] Zhao J L, Wang W W, Li S F, et al. Structure of the mitochondrial DNA control region of the finperce fish and their phylogenetic relationship[J]. *Acta Genetica Sinica*, 2006, 33(9): 793-799.
- [35] Li J, Chen X, Kang B, et al. Mitochondrial DNA genomes organization and phylogenetic relationships analysis of eight Anemonefishes (Pomacentridae: Amphiprioninae) [J]. *PLoS One*, 2015, 10: e0123894.
- [36] Zhu K, Wu N, Sun X, et al. Characterization of complete mitochondrial genome of fives tripe wrasse (*Thalassoma quinquevittatum*, Lay & Bennett, 1839) and phylogenetic analysis[J]. *Gene*, 2017, 598: 71-78.
- [37] Ciftci Y, Okumus I. Fish population genetics and applications of molecular markers to fisheries and aquaculture; 1- Basic principles of fish population genetics[J]. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2002, 2: 145-155.
- [38] Salzburger W, Meyer A. The species flocks of East African cichlid fishes: Recent advances in molecular phylogenetics and population genetics[J]. *Naturwissenschaften*, 2004, 91(6): 277-290.
- [39] Wang M L, Zhang X M, Yang T Y, et al. Genetic diversity in the mtDNA control region and population structure in the *Sardinella zunasi* Bleeker[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2008, 7: 4384-4392.
- [40] Zheng W J, Du Y C, Lin J, et al. Genetic diversity analysis of *Trichurus lepturus* in Zhoushan based on mitochondrial DNA D-loop region partial sequences[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2015, 39: 6-16.
- [41] Ferreira D G, Galindo B A, Frantini-Silva W, et al. Genetic structure of a Neotropical sedentary fish revealed by AFLP, microsatellite and mtDNA markers: A case study[J]. *Conservation Genetics*, 2014, 16: 151-166.

- [42] Yang L, Mayden R L, He S P. Population genetic structure and geographical differentiation of the Chinese catfish *Hemibagrus macropterus* (Siluriformes, Bagridae): Evidence for altered drainage patterns[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2009, 51: 405-411.
- [43] Ju Y M, Wu J H, Kuo P H, et al. Mitochondrial genetic diversity of *Rhinogobius giurinus* (Teleostei: Gobiidae) in East Asia[J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2016, 69: 60-66.
- [44] Fang H H, Zhang J L, Song N, et al. Population genetic structure and geographical differentiation of burbot (*Lota lota*) in china[J]. *Genetika*, 2013, 49: 1202-1211.
- [45] Kumar R, Pandey B K, Sarkar U K, et al. Population genetic structure and geographic differentiation in butter catfish, *Ompok bimaculatus*, from Indian waters inferred by cytochrome b mitochondrial gene[J]. *Mitochondrial DNA Part A*, 2016, 28: 442-450.
- [46] Hebert P D, Ratnasingham S, deWaard J R. Barcoding animal life: Cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species[J]. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2003, 270(Suppl 1): S96-S99.
- [47] Hebert P D N, Stoeckle M Y, Zemplak T S, et al. Identification of birds through DNA barcodes[J]. *PLoS Biology*, 2004, 2: e312.
- [48] Ward R D, Zemplak T S, Innes B H, et al. DNA barcoding Australia's fish species[J]. *Philosophical Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2005, 360: 1847-1857.
- [49] Savolainen V, Cowan R S, Vogler A P, et al. Towards writing the encyclopedia of life: An introduction to DNA barcoding[J]. *Philosophical Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2005, 360(1462): 1805-1811.
- [50] Nwani C D, Becker S, Braid H E, et al. DNA barcoding discriminates freshwater fishes from southeastern Nigeria and provides river system-level phylogeographic resolution within some species[J]. *Mitochondrial DNA*, 2011, 22 Suppl 1: 43-51.
- [51] Pegg G G, Sinclair B, Briskey L, et al. MtDNA barcode identification of fish larvae in the southern Great Barrier Reef, Australia[J]. *Scientia Marina*, 2006, 70: 6-17.
- [52] Chen I S, Shao K T, Chen Y C, et al. DNA barcoding of coastal larval fish communities of Dongsha Island, south China sea revealed by mitochondrial CO I sequences[J]. *Marine Science and Technology*, 2013, 21: 6-15.
- [53] Chen W T, Ma X H, Shen Y J, et al. The fish diversity in the upper reaches of the Salween River, Nujiang River, revealed by DNA barcoding[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 17437-17447.
- [54] Decru E, Moelants T, De Gelas K, et al. Taxonomic challenges in freshwater fishes: A mismatch between morphology and DNA barcoding in fish of the north-eastern part of the Congo basin[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2016, 16(1): 342-352.
- [55] Ma X H, Kang J L, Chen W T, et al. Biogeographic history and high-elevation adaptations inferred from the mitochondrial genome of glyptosternoid fishes (Sisoridae, Siluriformes) from the southeastern Tibetan Plateau[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2015, 15(1): 233-243.
- [56] Kocher T D. Adaptive evolution and explosive speciation: The cichlid fish model[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2004, 5(4): 288-298.
- [57] Li Y L, Ren Z M, Shedlock A M, et al. High altitude adaptation of the schizothoracine fishes (Cyprinidae) revealed by the mitochondrial genome analyses[J]. *Gene*, 2013, 517(2): 169-178.
- [58] Yang L, Wang Y, Zhang Z L, et al. Comprehensive transcriptome analysis reveals accelerated genic evolution in a Tibet fish, *Gymnodiptychus pachycheilus*[J]. *Genome Biology and Evolution*, 2015, 7(1): 251-261.
- [59] Sun Y B, Shen Y Y, Irwin D M, et al. Evaluating the roles of energetic functional constraints on teleost mitochondrial-encoded protein evolution[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2010, 28(1): 39-44.
- [60] Estabrook G F, Smith G R, Dowling T E. Body mass and temperature influence rates of mitochondrial DNA evolution in north american cyprinid fish[J]. *Evolution*, 2007, 61(5): 1176-1187.
- [61] Consuegra S, John E, Verspoor E, et al. Patterns of natural selection acting on the mitochondrial genome of a locally adapted fish species[J]. *Genetics Selection Evolution*, 2015, 47(1): 47-58.
- [61] Gunnarsdottir E D, Li M, Bauchet M, et al. High-throughput sequencing of complete human mtDNA genomes from the Philippines[J]. *Genome Research*, 2011, 21(1): 1-11.
- [63] Gibb G C, Condamine F L, Kuch M, et al. Shotgun mitogenomics provides a reference phylogenetic framework and timescale for living Xenarthrans[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2016, 33(3): 621-642.
- [64] Jex A R, Hu M, Littlewood D T J, et al. Using 454 technology for long-PCR based sequencing of the complete mitochondrial genome from single *Haemonchus contortus* (Nematoda)[J]. *BMC Genomics*, 2008, 9(1): 11-18.
- [65] Smith D R, Kayal E, Yanagihara A A, et al. First complete mitochondrial genome sequence from a box Jellyfish reveals a highly fragmented linear architecture and insights into telomere evolution[J]. *Genome Biology and Evolution*, 2012, 4(1): 52-58.
- [66] Groenenberg D S, Pirovano W, Gittenberger E, et al. The complete mitogenome of *Cylindrus obtusus* (Helicidae, Ariantinae) using Illumina next generation sequencing[J]. *BMC Genomics*, 2012, 13(1): 114-123.
- [67] Pons J, Bauzà-Ribot M M, Jaume D, et al. Next-generation sequencing, phylogenetic signal and comparative mitogenomic analyses in

- Metacrangonyctidae (Amphipoda:Crustacea)[J].BMC Genomics,2014,15(1):1-16.
- [68] Johansson M L,Sremba A L,Feinberg L R,et al.The mitochondrial genomes of *Euphausia pacifica* and *Thysanoessa raschii* sequenced using 454 next-generation sequencing, with a phylogenetic analysis of their position in the Malacostracan family tree[J].Molecular Biology Reports,2012,39(9):9009-9021.
- [69] Alexander A,Steel D,Slikas B,et al.Low diversity in the mitogenome of sperm whales revealed by next-generation sequencing[J].Genome Biology and Evolution,2013,5(1):113-129.
- [70] Uribeconvers S,Duke J R,Moore M J,et al.A long PCR-based approach for DNA enrichment prior to next-generation sequencing for systematic studies[J].Applications in Plant Sciences,2014,2(1):1300063.
- [71] Wang Y P,Lu Y,Zhang Y,et al.The draft genome of the grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) provides insights into its evolution and vegetarian adaptation[J].Nature Genetics,2015,47(6):625-631.

Progress on Fish Mitochondrial Genome

Zhou Chuanjiang, Ma Aizhe, Wang Xi, Yang Changxing, Li Zheng, Zhang Changqing, Zhu Guochao, Gu Qianhong

(College of Fisheries; Engineering Technology Research Center of Henan Province for Aquatic Animal Cultivation;
Engineering Lab of Henan Province for Aquatic Animal Disease Control, Henan Normal University, Xinxiang 453007, China)

Abstract: Mitochondrial DNA (mtDNA) has a series of advantages, such as strict maternal inheritance, self-replication capabilities, rare occurrence gene recombination between different generations and fast evolution. So it always apply to systemic evolutions, population genetics and adaptive evolution research. This review comprehensively summarized fish mtDNA study in recent year, including origins and evolution of the mitochondria, latest research of the structure and characteristics, population genetic, adaptive evolution and species identification with barcoding of fish mtDNA. It can provide certain reference value for the subsequent research.

Keywords: mtDNA; phylogenetic; population genetic; barcoding; adaptive evolution

[责任编辑 王凤产]