

鱼类线粒体 DNA 重排研究进展

龚理^{1,2}, 时伟¹, 司李真^{1,2}, 孔晓瑜^{1,*}

1. 中国科学院南海海洋研究所 海洋生物资源可持续利用重点实验室, 广东 广州 510301

2. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 一般认为鱼类线粒体基因组在结构上具有高度的保守性, 但是通过分析 NCBI 数据库中的 1 255 种鱼类线粒体基因组全序列 (截至 2013 年 11 月 3 日), 发现 ~52 种鱼线粒体基因组发生了重排。进一步的分析发现这些重排具有 3 种类型: 滑移 (shuffling)、移位 (translocation) 和倒置 (inversion), 并多发生于 WANCY 基因簇、IQM 基因簇、ND6 基因、控制区 (D-loop) 及其邻接基因等区域。该文根据已报道的 4 种常见的解释重排的模型: 复制-随机丢失 (duplication-random loss)、复制-非随机丢失 (duplication-nonrandom loss)、线粒体内的重组 (intramitochondrial recombination) 以及由 tRNA 基因错误起始引起的复制 (tRNA miss-priming model) 解释了鱼类重排产生的可能机制, 并探讨了重排现象在鱼类系统发生研究中的应用, 以期为鱼类线粒体的进化研究提供科学依据。

关键词: mtDNA; 移位; 滑移; 倒置; 基因重排; 系统发生

中图分类号: Q332 **文献标志码:** A **文章编号:** 0254-5853-(2013)06-0666-08

Rearrangement of mitochondrial genome in fishes

Li GONG^{1,2}, Wei SHI¹, Li-Zhen SI^{1,2}, Xiao-Yu KONG^{1,*}

1. Key Laboratory of Marine Bio-resources Sustainable Utilization, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Generally, the mitochondrial genome is characterized by the property of highly conserved organization. After comparing the 1,255 fish complete mitogenome sequences deposited in GenBank (as of Nov. 3, 2013), approximately 52 complete mitogenomes are found to have been rearranged. Of these species, three types of rearrangement—shuffling, translocation, and inversion—have been found. Further analysis shows that the sites of the rearrangements occur frequently in WANCY cluster, IQM cluster, ND6 gene, control region (D-loop) and its adjacent genes. Based on the four models that explain the gene rearrangements commonly adopted by scientists, we attempted to infer the possible mechanisms for the three types of gene rearrangement as well as the application of gene rearrangement in phylogenetic studies.

Keywords: mtDNA; Translocation; Shuffling; Inversion; Gene rearrangement; Phylogenesis

鱼类线粒体基因组 (mtDNA) 通常为结构高度紧凑的双链闭合环状分子, 长 15~20 kb。一般包括 13 个蛋白质编码基因、2 个 rRNA 基因及 22 个 tRNA 编码基因, 两个主要的非编码区: 一个是和线粒体复制和转录起始相关的控制区 (D-loop), 另一个是轻链复制起始区 (O_L)。mtDNA 的两条链分别为重链 H 和轻链 L, 其中 L 链仅编码 ND6 和 8 个 tRNA, 其余基因皆由 H 链编码 (Boore, 1999)。

近年来, 随着分子生物学技术不断向经典分类学领域渗透, 以及鱼类 mtDNA 研究技术不断成熟, mtDNA 作为分子标记在鱼类系统学研究领域被广泛应用, 例如在种群识别、谱系生物地理、进化与系统发育等研究领域 (Bartlett & Davidson, 1991; Dunz & Schlieffen, 2013; Mabuchi et al, 2004; Miya et al, 2003)。一般来说, 鱼类线粒体基因组结构, 尤其是在基因排列顺序上具有高度的保守

收稿日期: 2013-08-19; 接受日期: 2013-11-08

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30870283, 31071890, 41206134)

*通信作者 (Corresponding author), E-mail: xykong@scsio.ac.cn

第一作者简介: 龚理 (1988-), 男, 博士, 从事鱼类系统学与分子进化研究。E-mail: gongli1027@163.com

性,但是,随着鱼类 mtDNA 全序列数据的逐渐增加,不断有关于线粒体发生重排的报道(Gong et al, 2013; Inoue et al, 2003; Ishikawa et al, 2000; Ki et al, 2008; Kong et al, 2009; Mabuchi et al, 2004; Miya, 1999; Sammler et al, 2011),不过这些报道大都很分散,迄今对鱼类 mtDNA 重排现象还没有比较系统的研究。本文就已报道的鱼类线粒体基因组中发生的基因重排现象进行了系统的分类整理,并对 mtDNA 重排模型、可能的发生机制、常见的重排类型及重排现象在系统发生上的应用进行了探讨。

1 mtDNA 重排模型

基因重排现象在多数植物、真菌和原生生物中极为普遍(Baileys et al, 1986; Guerin et al, 1975; Isaac et al, 1985; Temple et al, 1992),但是在以鱼类、两栖类和大多数哺乳动物为代表的脊椎动物中发现较晚(Hoar et al, 2002; Macey et al, 1997; Thyagarajan et al, 1996; Tsaousis et al, 2005)。基因重排有多种形式,根据 mtDNA 可能的重排模型,迄今重排可分为滑移(shuffling)、移位(translocation)、倒置(inversion)三种类型。滑移是指基因在同一条链上从一个位置滑移到相邻位置(滑移的距离都很短,一般不跨越蛋白基因);移位是指基因从原始位置跨过几个基因(通常包括蛋白编码基因)转座到不同的位置;倒置是指基因从一条链编码转换到另外一条链编码(通常都是由轻链编码转变为重链编码),发生倒置的基因在基因组上的排列位置变化不大。从最早提出复制-随机丢失模型(duplication-random loss)至今,不同的研究者针对不同的重排现象,先后提出了新的重排模型。有关线粒体重排模型主要有 4 种假说:复制-随机丢失(duplication-random loss)(Moritz & Brown, 1987)、复制-非随机丢失(duplication-nonrandom loss)(Lavrov et al, 2002)、线粒体内的重组(intramitochondrial recombination)(Poulton et al, 1993)以及由 tRNA 基因错误起始引起的复制(tRNA miss-priming model)(Cantatore et al, 1987; Jacobs et al, 1989)。

1.1 复制-随机丢失模型(duplication-random loss)

Moritz & Brown (1987) 针对蜥蜴的基因排序,首次提出该模型,随后 Macey et al (1997) 和 Boore & Brown (1998) 又分别对该机制做了一定修改和

补充。该模型假设,由于 mtDNA 复制错误,通过滑链错配(slipped-strand mispairing)或者非精确终止(imprecise termination)产生多基因的重复。随后,由于自然选择的作用,随机丢失重复基因中的某个基因,从而形成基因的重排(图 1)。该模型可解释基因片段的插入和缺失、长度异质性和 tRNA 串联重复拷贝等现象,但是该模型只是在 tRNA 中找到了串联重复的例证(Boore, 2000; Dowton et al, 2003; Liu et al, 2005; Mabuchi et al, 2004),对于较大的蛋白编码基因和一些发生倒置的基因重排则难以进行合理的解释。

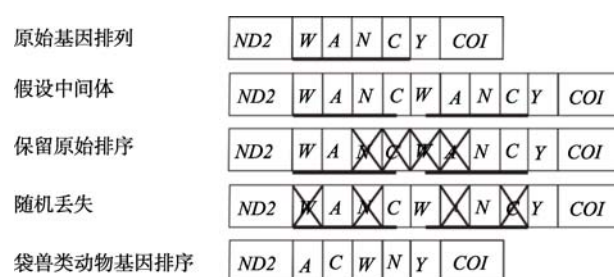


图 1 复制-随机丢失模型(改自 Boore et al, 1998)
Figure 1 Duplication-random loss model(Revised from Boore et al, 1998)

1.2 复制-非随机丢失(duplication-nonrandom loss)

Lavrov et al (2002) 在研究两种千足虫的基因排列时提出该重排模型。首先整个基因组发生串联重复,形成由两个同向排列的单体首尾相接的环状二聚体,随后其中一套转录启动子失去功能,导致一种转录极性的基因从一个拷贝中丢失,而另一种转录极性的基因则从另一个拷贝中丢失,这样重复的基因就发生丢失。但这种丢失是非随机的,它取决于基因的转录极性和位置(图 2)。该模型能够很好地解释在多足类、双翅目及青鳉(Crossorhombus azureus)等物种中相同极性的基因聚在一起的特殊现象(Beckenbach, 2012; Podsiadlowski et al, 2007; Shi et al, 2013)。

1.3 线粒体内的重组(intramitochondrial recombination)

Poulton et al (1993) 在研究病人线粒体时首次提出了线粒体内重组模型;Lunt & Hyman (1997) 首次报道了一种线虫线粒体 DNA 发生重组的实验证据。该模型假设,当一个完整的线粒体基因组 3 个(或以上)位点同时断裂,断裂形成的片段在重新接回原基因组时若顺序发生变化即可导致基因重排。重组的关键是双链的断裂和重新连接,重

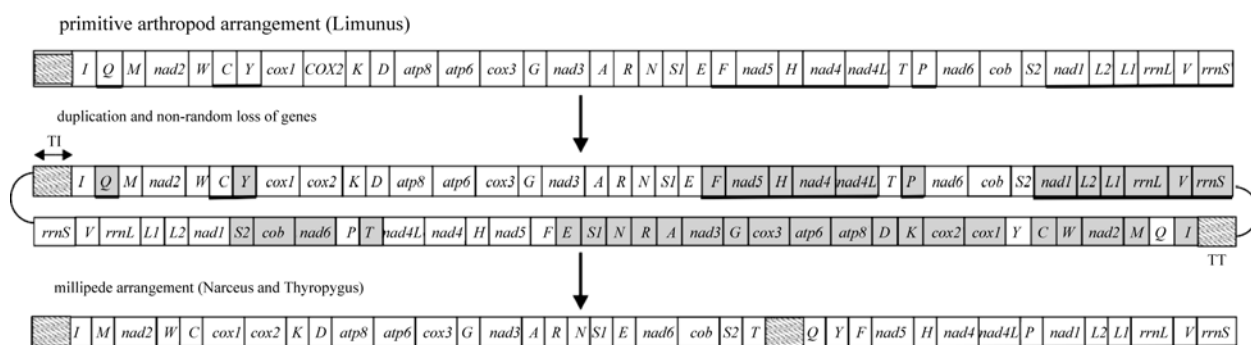


图2 复制-非随机丢失 (改自 Lavrov et al, 2002)

Figure 2 Duplication-nonrandom loss model (Revised from Lavrov et al, 2002)

组产物有3种可能(图3): (a) 大环和小环; (b) 未变化的基因组; (c) 含有一个短的倒转片段的基因组。传统的复制-随机丢失模型不涉及链的断裂, 但基因倒置和大片段基因与其邻接基因间的位置互换等现象若不联系重组就很难进行解释。该模型很好地解释了在半滑舌鲷线粒体基因组中 $tRNA^{Gln}$ 基因倒置及控制区发生远距离移位现象 (Kong et al, 2009)。

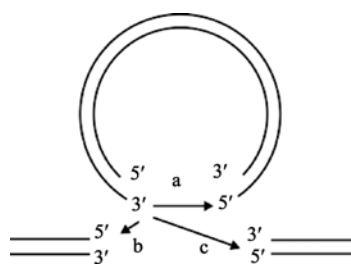


图3 鱼类 mtDNA 重组模型 (改自 Poulton et al, 1993)

Figure 3 Intramitochondrial recombination model

(Revised from Poulton et al, 1993)

1.4 tRNA 基因错误起始引发的复制 (tRNA miss-priming model)

Cantatore et al (1987) 在研究海胆时首次提出由 tRNA 错误起始引发的 mtDNA 复制模型。该模型假设, tRNA 可以作为复制起点引发 mtDNA 复制, 但是在新生的 DNA 链上不能被删除。这样, 到下一个复制周期, 这个 tRNA 就有可能作为模板而被复制 (由 RNA 依赖的 DNA 聚合酶完成), 其结果是该 tRNA 基因就有可能被组并到线粒体基因组的复制起点, 从而导致线粒体复制错误产生的重排现象。目前, 在鱼类线粒体基因组里暂时没有发现较好的证据来支持该模型。

2 鱼类 mtDNA 重排类型及特点

自从 Miya & Nishida (1999) 发现第一例鱼类

tRNA 基因重排以来, 有关鱼类线粒体重排的报道甚少 (Inoue et al, 2003; Ishikawa et al, 2000; Zhuang & Cheng, 2010)。鉴于目前鲈形目研究中发现的倒置重排现象 (Gong et al, 2013; Kong et al, 2009), 我们想进一步了解整个鱼类线粒体重排现象的状况, 因此, 通过对 NCBI 数据库中 1 255 种鱼类线粒体基因组全序列 (截至 2013 年 11 月 3 日, 其中硬骨鱼类 1 219 种, 软骨鱼类 36 种) 的比较, 发现大约 52 种硬骨鱼类线粒体基因组发生了重排, 软骨鱼类未见重排 (表 1)。本研究通过分析这些重排现象, 对其重排类型和可能发生机制进行了研究, 以期鱼类线粒体的进化研究提供科学依据。

2.1 移位 (translocation)

在发现的 52 种具有重排鱼类中, 发生移位现象的种类有 36 种 (~69%)。分析发现移位的基因既可以只发生在控制区、tRNA 基因和蛋白编码基因, 也可以同时发生在两个 (或以上) 的区域。例如控制区发生移位的有宽头深海鼠鳕 (*Bathygadus antrodes*)、密刺角鮟鱇 (*Cryptopsaras couesii*) 和毛杜父鱼 (*Clinocottus analis*), 其部分控制区移位至 16S RNA 和 ND1 基因之间 (Miya et al, 2010; Satoh et al, 2006); tRNA 基因发生移位的有纤钻光鱼 (*Gonostoma gracile*) 的 $tRNA^{Thr}$ 和 $tRNA^{Pro}$ 基因位置发生互换, 同时 $tRNA^{Glu}$ 也移位至 CytB 的 3' 端, 这是鱼类首例 tRNA 基因重排现象 (Miya & Nishida, 1999); 此外, 长尾鲷 (*Coelorinchus kishinouyei*) 的 $tRNA^{Glu}$ 移位到控制区的 5' 端, 月尾鳗 (*Cyema atrum*) 的 $tRNA^{Ile}$ 移位到 $tRNA^{Phe}$ 和 12S RNA 之间等 (Inoue et al, 2010; Miya & Nishida, 1999; Miya et al, 2003); 蛋白编码基因发生移位的有光鳉鱼 (*Porichthys myriaster*) 的 ND2 和 COI

表 1 鱼类线粒体基因重排信息表
Table 1 Information on rearrangement of mitochondrial genome in fishes

分类地位 Classification	名称 Species	GenBank 号 Accession No.	类型 Type	分类地位 Classification	名称 Species	GenBank 号 Accession No.	类型 Type
Anguilliformes	<i>Eurypharynx pelecanooides</i>	NC_005299	移位	Gadiformes	<i>Coelorinchus kishinouyei</i>	NC_003169	移位
	<i>Monognathus jespersenii</i>	NC_013612	移位、倒置	Ophidiiformes	<i>Caraprus bermudensis</i>	NC_004373	...
	<i>Saccopharynx lavenbergi</i>	NC_005298	移位		<i>Galaxiella nigrostriata</i>	NC_008448	...
	<i>Conger myriaster</i>	NC_002761	...	Batrachoidiformes	<i>Porichthys myriaster</i>	NC_006920	...
	<i>Ophisurus macrorhynchus</i>	NC_005802	...	Lophiiformes	<i>Ceratias uranoscopus</i>	NC_013882	...
	<i>Heteroconger hassi</i>	NC_013629	...		<i>Cryptopsaras coesii</i>	NC_013880	...
	<i>Coloconger cadenati</i>	NC_013606	...		<i>Tetrabrachium ocellatum</i>	NC_013879	...
	<i>Paraconger notialis</i>	NC_013630	...	Cyprinodontiformes	<i>Nothobranchius furzeri</i>	NC_011814	...
	<i>Nettastoma parviceps</i>	NC_013625	...		<i>Xenotoca eiseni</i>	NC_011381	滑移
	<i>Leptocephalus sp.</i>	NC_013615	...	Gasterosteiformes	<i>Aulostomus chinensis</i>	NC_010269	移位
	<i>Cyema atrum</i>	NC_013609	...		<i>Aulorhynchus flavidus</i>	NC_010268	滑移
	<i>Facciolella oxyrinchus</i>	NC_013621	...	Scorpaeniformes	<i>Clinocottus analis</i>	NC_013828	移位
	<i>Muraenesox bagio</i>	NC_013614	...	Perciformes	<i>Halichoeres tenuispinis</i>	NC_011191	...
	<i>Myrichthys maculatus</i>	NC_013635	...		<i>Hypoplectrus gemma</i>	NC_013832	...
	<i>Nessorhamphus ingolfianus</i>	NC_013608	...		<i>Pleuragramma antarctica</i>	NC_015652	...
Stomiiformes	<i>Chauliodus sloani</i>	NC_003159	移位、滑移		<i>Morone saxatilis</i>	NC_014353	...
Myctophiformes	<i>Sigmops gracilis</i>	NC_002574	...		<i>Dissostichus eleginoides</i>	NC_018135	...
	<i>Myctophum affine</i>	NC_003163	滑移		<i>Chionodraco myersi</i>	NC_010689	...
	<i>Diaphus splendidus</i>	AP002923	...		<i>Notothenia coriiceps</i>	NC_015653	...
	<i>Myctophum affine</i>	AP002922	...		<i>Scarus schlegelii</i>	NC_011936	滑移
	<i>Myctophum nitidulum</i>	AP012255	...		<i>Trachinops taeniatius</i>	NC_017900	...
	<i>Myctophum orientale</i>	AP012254	...		<i>Chlorurus sordidus</i>	AP006567	...
	<i>Myctophum punctatum</i>	AP012239	...		<i>Odontobutis platycephala</i>	DQ010651	...
	<i>Myctophum asperum</i>	AP012234	...	Pleuronectiformes	<i>Paraplagusia japonica</i>	NC_021376	滑移、倒置
	<i>Bathygadus antrodes</i>	NC_008222	移位		<i>Cynoglossus semilaevis</i>	NC_012825	...
	<i>Bregmaceros nectabanus</i>	NC_008124	...		<i>Cynoglossus abbreviatus</i>	NC_014881	...

物种分类地位采用 Nelson (2006) 分类系统; “...” 代表“同上”。
The species in this table is based on Nelson's (2006) classification system; “...” refers to the same with above.

基因都移至 *ND4* 和 *ND6* 基因之间。研究发现单个基因发生移位的现象比较少见,大部分移位现象同时发生在两个(或以上)基因,例如芒光灯笼鱼(*Myctophum affinec*)、星康吉鳗(*Conger myriaster*)、南极鱼(*Antarctic notothenioids*)等13种鱼的 *ND6* 和 *tRNA^{Glu}* 一起移至控制区内(Inoue et al, 2001; Miya et al, 2003; Zhuang & Cheng, 2010); 隆背壁鱼(*Tetrabrachium ocellatum*)的控制区、*ANCY* 基因簇(*tRNA^{Ala}-tRNA^{Asn}-tRNA^{Cys}-tRNA^{Tyr}*)以及其下游的 *COI* 基因和 *tRNA^{Ser}* 基因一起移至 *tRNA^{Gly}* 的3'端(Miya et al, 2010)。

2.2 滑移(shuffling)

在这些发生重排鱼类中,有18种鱼发生了滑移现象(大概35%)。发生滑移的基因主要位于 IQM (*tRNA^{Ile}-tRNA^{Gln}-tRNA^{Met}*)、WANCY (*tRNA^{Trp}-tRNA^{Ala}-tRNA^{Asn}-tRNA^{Cys}-tRNA^{Tyr}*)以及 HSL(*tRNA^{His}-tRNA^{Ser}-tRNA^{Leu}*)三个基因簇间。例如在 IQM 基因簇发生滑移有灯笼鱼(*Diaphus splendidus*)和鹦嘴鱼(*Chlorurus sordidus*)的 Q 和 M 位置互换(Mabuchi et al, 2004; Miya et al, 2003); 鲱鱼(*Chauliodus sloani*)和芒光灯笼鱼(*Myctophum affine*)等的 C 和 Y 位置发生互换,而条纹粗眼鲈(*Trachinops taeniatus*)则是 N 和 A 位置互换,即经典的 WANCY 基因簇变成 WANYC 或者 WNACY 排序(Miya et al, 2001); 平头沙塘鳢(*Odontobutis platycephala*)的 *tRNA^{His}* 滑移至 *tRNA^{Leu}* 的3'端,经典的 HSL 排序变成 SLH 排序(Ki et al, 2008)等。

2.3 基因倒置(inversion)

根据 GenBank 数据的结果,可以发现许多公布的 mtDNA 全序列中存在 tRNA 倒置现象,但是分析发现绝大多数的倒置现象都是因为注释错误引起的(Kong et al, 2009)。目前为止,仅发现4例倒置现象(大概8%)。已报道发生基因倒置现象的鱼类有半滑舌鳎(*Cynoglossus semilaevis*)和日本须鳎(*Paraplagusia japonica*)两种,其 *tRNA^{Gln}* 基因由轻链编码转变为重链编码,这也是鱼类线粒体基因组中首例倒置现象(Gong et al, 2013; Kong et al, 2009); 此外,分析 GenBank 数据发现短吻三线舌鳎(*Cynoglossus abbreviatus*, GenBank 号: NC_014881)的基因也发生了和以上两种鱼类一样的倒置现象,而杰氏单颌鳎(*Monognathus jespersenii*, GenBank 号: NC_013612)的 *tRNA^{Ala}* 和 *tRNA^{Cys}* 基因均由轻链

编码转变为重链编码。

2.4 多类型重排

基因在发生重排过程中,很少只涉及单类型重排,一般都是几种重排类型同时发生。移位通常伴随着滑移或者倒置,如在以半滑舌鳎(*Cynoglossus semilaevis*)为代表的舌鳎亚科中,大部分控制区移位至 *ND1* 的3'端的,且 Q 基因由正常的轻链编码转变为重链编码,同时伴随着 I 基因滑链现象,导致基因重排(Kong et al, 2009); 鲱鱼(*Chauliodus sloani*)的部分控制区移位至 C 基因的5'端,同时伴随着 C 和 Y 基因滑链,正常的 WANCY 基因簇变成 WANYC 排序(Miya et al, 2003); 此外,杰氏单颌鳎(*Monognathus jespersenii*)、囊鳃鳎(*Sacropharynx lavenbergii*)、宽咽鱼(*Eurypharynx pelecanoides*)等深海底栖鱼类可能由于自然选择的作用,发生多处移位、滑移或者倒置等基因组水平上的重排现象(Inoue et al, 2003, 2010)。

总结以上基因重排现象,不难发现 WANCY 基因簇、IQM 基因簇、*ND6* 基因、控制区(D-loop)及其邻接基因等是基因重排的主要发生区域,且这些区域也将成为以后 mtDNA 研究的热点。

3 鱼类 mtDNA 重排可能的机制

随着 mtDNA 重排现象不断被发现,不同的重排模型先后提出来解释重排的产生。为了更好地理解以上鱼类重排的模型以及各模型之间的异同,我们对其发生的机制进行了推测。这些鱼类的滑移现象用复制随机丢失模型可以得到很好的解释。复制随机丢失过程中一般存在不完全删除,所以重排后会出现由重复基因退化后而产生的假基因或者非编码序列,如鹦嘴鱼 IQM 重排成 IMQ 后, *tRNA^{Gln}* (Q) 基因后面出现了一段类似于 *tRNA^{Met}* (M) 基因的非编码区,即 *tRNA^{Met}* 假基因(ψ M); 鲱鱼的 WANCY 基因簇变成 WANYC 排序之后, *tRNA^{Tyr}* (Y) 基因和 *tRNA^{Cys}* (C) 基因之间出现了一段 94bp 的非编码序列。倒置和长距离的移位可以用重组模型来解释。重组模型不涉及复制和删除,因而不会出现假基因或者长的非编码序列,如半滑舌鳎的控制区从原始位置移位到 *ND1* 和 *tRNA^{Gln}* 基因之间,却没有留下任何重排基因的残迹; 细棘海猪鱼(*Halichoeres tenuispinis*)的 *tRNA^{Trp}* 和 *tRNA^{Ala}* 基因之间插入了移位而来的 *tRNA^{Gly}* 基因,中间仅有 1 bp 基因间隔(GenBank 号: NC_011191)。复制非

随机丢失取决于基因的转录极性和位置,重排过程中相同极性的基因聚在一起,如青缨鲃中除 $tRNA^{Asn}$ 外,所有的轻链编码基因都聚在了控制区附近并保持原有的基因排序 (Shi et al, 2013)。迄今,在鱼类线粒体基因组重排现象中暂时还没有发现可以用由 tRNA 基因不正当起始引发的复制模型来解释的例子,并且对于基因组水平上发生重排的现象,目前则还没有一个比较合适的模型,需要结合多种模型或者提出更合适的模型来解释。

4 基因重排与系统发生

近年来,随着线粒体基因组全序列数据不断积累,越来越多的重排现象被发现。这些重排现象可能含有对系统发育有用的信息,这一点在绝大多数脊椎动物得到了大量证据的支持 (Haring et al, 2001; Inoue et al, 2001, 2003; Kong et al, 2009; Kumazawa & Nishida, 1995, 1999),但是在一些无脊椎动物及少数脊椎动物里面,基因重排并不能作为系统进化的依据 (Dowton & Austin, 1999; Flook et al, 1995; Mindell et al, 1998; Xu et al, 2012)。在鱼类里面,线粒体基因重排为系统发生关系提供了重要的信息,这也可能将成为以后解决具有争议的系统发生关系的有力工具。

Inoue et al (2001) 发现在星康吉鳗 (*Conger myriaster*) mtDNA 中存在基因重排现象,通过测定、对比鳗鲡目另外 22 科的代表物种的 ND5 至 Cytb 区域的基因序列,结果显示有 4 个与星康吉鳗同属一个亚目的物种 mtDNA 基因排列顺序与星康吉鳗相同,表明这 5 个科的动物起源于同一个祖先,该结果在用 12S rRNA 和 Cytb 基因序列进行的系统发生分析中得到了进一步的证实。

Mabuchi et al (2004) 在研究鹦嘴鱼 (*Chlorurus sordidus*) mtDNA 时发现经典的 IQM 顺序变成了 IMQ 顺序,并在此基础上,选择隆头鱼科 (Labridae)

和岩鱼科 (Odacidae) 作外类群构建进化树,结果表明在鹦嘴鱼科 (Scaridae) 的进化过程中都共同出现了基因滑移现象及 $tRNA^{Met}$ 假基因 (ψM)。

Kong et al (2009) 测定了半滑舌鳎 (*Cynoglossus semilaevis*) 的 mtDNA 全序列,并发现了基因重排现象,通过比较带纹条鳎、日本须鳎、中华舌鳎和东方无线鳎 Cytb~12S rRNA 和 ND1~ND2 这两个在半滑舌鳎 mtDNA 中存在重排现象的片段,结果是舌鳎亚科的日本须鳎和中华舌鳎出现重排,而带纹条鳎 (鳎科) 和东方无线鳎 (无线鳎亚科) 基因排序和其他硬骨鱼一样具有经典的基因排序,从而推测舌鳎亚科很可能是一个单系类群,这与形态学上的结果保持一致。

虽然基因重排为鱼类系统进化提供了有用的信息,但是由于现有的重排现象非常有限及研究的类群也较少,目前应用基因重排现象研究鱼类的系统进化还未见报道。并且基因重排不存在分子钟,即在很长的时期内可能没有任何重排发生,而在某段时期则快速变化,因此共享的排列可能是由于存在共同的祖先,也可能是由于发生过量的重排所致,有必要对这两种情况加以区分 (Yi, 2007)。

毋庸置疑,mtDNA 重排蕴涵了物种进化过程中非常重要的遗传信息,基因重排能够非常有效地反映物种遗传分化、系统发生等信息 (Hoarau et al, 2002; Lunt & Hyman, 1997; Meyer, 1994; Stechmann & Schlegel, 1999),但在利用 mtDNA 的重排信息来重建系统进化关系上仍存在很多的制约因素,如何利用好隐藏在基因重排现象背后的遗传信息,这是当前 mtDNA 研究急需解决的问题。由于目前人们对鱼类系统发生重建的研究还不够深入,尤其是对鱼类 mtDNA 重排分子过程和机制缺乏系统的研究以及对倍增序列形成的特殊二级结构在基因删除中的作用等所知无几,因而在这方面的科研工作任重道远。

参考文献:

Baileyserres J, Hanson DK, Fox TD, Leaver CJ. 1986. Mitochondrial genome rearrangement leads to extension and relocation of the cytochrome c oxidase subunit I gene in sorghum. *Cell*, 47(4):567-576.

Bartlett SE, Davidson WS. 1991. Identification of Thunnus tuna species by the polymerase chain reaction and direct sequence analysis of their mitochondrial cytochrome b genes. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences*, 48(2):309-317.

Beckenbach AT. 2012. Mitochondrial genome sequences of Nematocera (lower Diptera):evidence of rearrangement following a complete genome duplication in a winter crane fly. *Genome Biology Evolution*, 4(2):89-101.

Boore JL. 1999. Animal mitochondrial genomes. *Nucleic Acids Research*, 27(8):1767-1780.

Boore JL. 2000. The duplication/random loss model for gene rearrangement exemplified by mitochondrial genomes of deuterostome animals.

Comparative Genomics, **1**:133-147.

Boore JL, Brown WM. 1998. Big trees from little genomes: mitochondrial gene order as a phylogenetic tool. *Current Opinion Genetics Development*, **8**(6):668-674.

Cantatore P, Gadaleta MN, Roberti M, Saccone C, Wilson AC. 1987. Duplication and remoulding of tRNA genes during the evolutionary rearrangement of mitochondrial genomes. *Nature*, **329**(6142):853-855.

Dowton M, Austin AD. 1999. Evolutionary dynamics of a mitochondrial rearrangement "hotspot" in the Hymenoptera. *Molecular Biology Evolution*, **16**(2):298-309.

Dowton M, Castro LR, Campbell SL, Bargon SD, Austin AD. 2003. Frequent mitochondrial gene rearrangements at the hymenopteran nad3-nad5 junction. *Journal of Molecular Evolution*, **56**(5):517-526.

Dunz AR, Schlieffen UK. 2013. Molecular phylogeny and revised classification of the haplotilapiine cichlid fishes formerly referred to as "Tilapia". *Molecular Phylogenetics Evolution*, **68**(1):64-80.

Flook P, Rowell H, Gellissen G. 1995. Homoplastic rearrangements of insect mitochondrial tRNA genes. *Naturwissenschaften*, **82**(7):336-337.

Gong L, Shi W, Wang Z, Miao X, Kong X. 2013. Control region translocation and a tRNA gene inversion in the mitogenome of *Paraplagusia japonica* (Pleuronectiformes: Cynoglossidae). *Mitochondrial DNA*, **24**(6):671-673.

Guerineau M, Grandchamp C, Slonimski PP. 1975. Rearrangement of mitochondrial DNA molecules during the differentiation of mitochondria in yeast: I. —Electron microscopic studies of size and shape. *Biochimie*, **57**(8):917-929.

Haring E, Kruckenhauser L, Gamauf A, Riesing MJ, Pinsker W. 2001. The complete sequence of the mitochondrial genome of *Buteo buteo* (Aves, Accipitridae) indicates an early split in the phylogeny of raptors. *Molecular Biology Evolution*, **18**(10):1892-1904.

Hoarau G, Holla S, Lescasse R, Stam WT, Olsen JL. 2002. Heteroplasmy and Evidence for Recombination in the Mitochondrial Control Region of the Flatfish *Platichthys flesus*. *Molecular Biology and Evolution*, **19**(12):2261-2264.

Inoue JG, Miya M, Tsukamoto K, Nishida M. 2001. Complete mitochondrial DNA sequence of *Conger myriaster* (Teleostei: Anguilliformes): novel gene order for vertebrate mitochondrial genomes and the phylogenetic implications for anguilliform families. *Journal of Molecular Evolution*, **52**(4):311-320.

Inoue JG, Miya M, Miller MJ, Sado T, Hanel R, Hatooka K, Aoyama J, Minegishi Y, Nishida M, Tsukamoto K. 2010. Deep-ocean origin of the freshwater eels. *Biology Letters*, **6**(3):363-366.

Inoue JG, Miya M, Tsukamoto K, Nishida M. 2003. Evolution of the deep-sea gulper eel mitochondrial genomes: large-scale gene rearrangements originated within the eels. *Molecular Biology Evolution*, **20**(11):1917-1924.

Isaac PG, Jones VP, Leaver CJ. 1985. The maize cytochrome oxidase subunit I gene: sequence, expression and rearrangement in cytoplasmic male sterile plants. *EMBO Journal*, **4**(7):1617-1623.

Ishikawa S, Kimura Y, Tokai T, Tsukamoto K, Nishida M. 2000. Gene rearrangement around the control region in the mitochondrial genome of conger eel *Conger myriaster*. *Fisheries Science*, **66**(6):1186-1188.

Jacobs HT, Herbert ER, Rankine J. 1989. Sea urchin egg mitochondrial DNA contains a short displacement loop (D-loop) in the replication origin region. *Nucleic Acids Research*, **17**(22):8949-8965.

Ki JS, Jung SO, Hwang DS, Lee YM, Lee JS. 2008. Unusual mitochondrial genome structure of the freshwater goby *Odontobutis platycephala*: rearrangement of tRNAs and an additional non-coding region. *Journal of Fish Biology*, **73**(2):414-428.

Kong XY, Dong XL, Zhang YC, Shi W, Wang ZM, Yu ZN. 2009. A novel rearrangement in the mitochondrial genome of tongue sole, *Cynoglossus semilaevis*: control region translocation and a tRNA gene inversion. *Genome*, **52**(12):975-984.

Kumazawa Y, Nishida M. 1995. Variations in mitochondrial tRNA gene organization of reptiles as phylogenetic markers. *Molecular Biology Evolution*, **12**(5):759-772.

Kumazawa Y, Nishida M. 1999. Complete mitochondrial DNA sequences of the green turtle and blue-tailed mole skink: statistical evidence for archosaurian affinity of turtles. *Molecular Biology Evolution*, **16**(6):784-792.

Lavrov DV, Boore JL, Brown WM. 2002. Complete mtDNA sequences of two millipedes suggest a new model for mitochondrial gene rearrangements: Duplication and nonrandom loss. *Molecular Biology Evolution*, **19**(2):163-169.

Liu ZQ, Wang YQ, Su B. 2005. The mitochondrial genome organization of the rice frog, *Fejervarya limnocharis* (Amphibia: Anura): a new gene order in the vertebrate mtDNA. *Gene*, **346**: 145-151.

Lunt DH, Hyman BC. 1997. Animal mitochondrial DNA recombination. *Nature*, **387**(6630):247.

Mabuchi K, Miya M, Satoh TP, Westneat MW, Nishida M. 2004. Gene rearrangements and evolution of tRNA pseudogenes in the mitochondrial genome of the parrotfish (Teleostei: Perciformes: Scaridae). *Journal of Molecular Evolution*, **59**(3):287-297.

Macey JR, Larson A, Ananjeva NB, Fang Z, Papenfuss TJ. 1997. Two novel gene orders and the role of light-strand replication in rearrangement of the vertebrate mitochondrial genome. *Molecular Biology Evolution*, **14**(1):91-104.

Meyer A. 1994. DNA technology and phylogeny of fish. In: Genetics and Evolution of Aquatic Organisms. London: Chapman and Hall, 219-249.

Mindell DP, Sorenson MD, Dimcheff DE. 1998. Multiple independent origins of mitochondrial gene order in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **95**(18):10693-10697.

Miya M, Kawaguchi A, Nishida M. 2001. Mitogenomic exploration of higher teleostean phylogenies: a case study for moderate-scale evolutionary genomics with 38 newly determined complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*, **18**(11):1993-2009.

Miya M, Nishida M. 1999. Organization of the mitochondrial genome of a deep-sea fish, *Gonostoma gracile* (Teleostei: Stomiiformes): first example of transfer RNA gene rearrangements in bony fishes. *Marine Biotechnology*, **1**(5):416-426.

Miya M, Pietsch TW, Orr JW, Arnold RJ, Satoh TP, Shedlock AM, Ho HC, Shimazaki M, Yabe M, Nishida M. 2010. Evolutionary history of anglerfishes (Teleostei: Lophiiformes): a mitogenomic perspective. *BMC Evolutionary Biology*, **10**(1):58.

- Miya M, Takeshima H, Endo H, Ishiguro NB, Inoue JG, Mukai T, Satoh TP, Yamaguchi M, Kawaguchi A, Mabuchi K, Shirai SM, Nishida M. 2003. Major patterns of higher teleostean phylogenies: a new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **26**(1):121-138.
- Moritz C, Brown WM. 1987. Tandem duplications in animal mitochondrial DNAs: variation in incidence and gene content among lizards. *Proceedings of the National Academy Sciences of the United States of America*, **84**(20):7183-7187.
- Podsiadlowski L, Kohlhagen H, Koch M. 2007. The complete mitochondrial genome of *Scutigereella causeyae* (Myriapoda: Symphyla) and the phylogenetic position of Symphyla. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **45**(1):251-260.
- Poulton J, Deadman ME, Bindoff L, Morten K, Land J, Brown G. 1993. Families of mtDNA re-arrangements can be detected in patients with mtDNA deletions: duplications may be a transient intermediate form. *Human Molecular Genetics*, **2**(1):23-30.
- Sammler S, Bleidorn C, Tiedemann R. 2011. Full mitochondrial genome sequences of two endemic *Philippine hornbill* species (Aves: Bucconidae) provide evidence for pervasive mitochondrial DNA recombination. *BMC Genomics*, **12**(1):35.
- Satoh TP, Miya M, Endo H, Nishida M. 2006. Round and pointed-head grenadier fishes (Actinopterygii: Gadiformes) represent a single sister group: Evidence from the complete mitochondrial genome sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **40**(1):129-138.
- Shi W, Dong XL, Wang ZM, Miao XG, Wang SY, Kong XY. 2013. Complete mitogenome sequences of four flatfishes (Pleuronectiformes) reveal a novel gene arrangement of L-strand coding genes. *BMC Evolutionary Biology*, **13**(1):1-9.
- Stechmann A, Schlegel M. 1999. Analysis of the complete mitochondrial DNA sequence of the brachiopod *Terebratulina retusa* places Brachiopoda within the protostomes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **266**(1433):2043-2052.
- Temple M, Makaroff CA, Mutschler MA, Earle ED. 1992. Novel mitochondrial genomes in *Brassica napus* somatic hybrids. *Current Genetics*, **22**(3):243-249.
- Thyagarajan B, Padua RA, Campbell C. 1996. Mammalian mitochondria possess homologous DNA recombination activity. *Journal of Biological Chemistry*, **271**(44):27536-27543.
- Tsaousis AD, Martin DP, Ladoukakis ED, Posada D, Zouros E. 2005. Widespread recombination in published animal mtDNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*, **22**(4):925-933.
- Xu XD, Wu XY, Yu ZN. 2012. Comparative studies of the complete mitochondrial genomes of four Paphia clams and reconsideration of subgenus Neotapes (Bivalvia: Veneridae). *Gene*, **494**(1):17-23.
- Yi SV. 2007. Understanding neutral genomic molecular clocks. *Evolutionary Biology*, **34**(3-4):144-151.
- Zhuang X, Cheng CHC. 2010. ND6 gene "lost" and found: evolution of mitochondrial gene rearrangement in Antarctic notothenioids. *Molecular Biology and Evolution*, **27**(6):1391-1403.

