

尖鳍鲟线粒体全基因组的测定及鲟亚科系统发育分析

吴冰倩 张丽 夏深圳 杨圆圆 马玉兰 李志恒 柳方 杨钰盟 朱海林 岳城 郝翠兰

THE COMPLETE MITOCHONDRIAL GENOME OF *GOBIO ACUTIPINNATUS* AND PHYLOGENETIC ANALYSIS OF GOBIONINAE SUBFAMILY

WU Bing-Qian, ZHANG Li, XIA Shen-Zhen, YANG Yuan-Yuan, MA Yu-Lan, LI Zhi-Heng, LIU Fang, YANG Yu-Meng, ZHU Hai-Lin, YUE Cheng, HAO Cui-Lan

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.3724/1000-3207.2025.2025.0111>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

陆川小笠贝线粒体全基因组测序及笠贝科系统发育分析

COMPLETE MITOCHONDRIAL GENOME SEQUENCING OF *LOTTIA LUCHUANA* AND PHYLOGENETIC ANALYSIS OF THE FAMILY LOTTIIDAE

水生生物学报. 2023, 47(8): 1248–1260 <https://doi.org/10.7541/2023.2022.0316>

基于线粒体基因组全序列的鲟形目鱼类(Pisces: Acipenseriformes)的分子系统发育重建

MOLECULAR PHYLOGENY OF ACIPENSERIFORMES BASED ON COMPLETE MITOCHONDRIAL GENOME SEQUENCE

水生生物学报. 2021, 45(3): 487–494 <https://doi.org/10.7541/2021.2020.050>

异尾次目寄居蟹总科线粒体基因组比较分析及系统发育研究

COMPARATIVE ANALYSIS ON COMPLETE MITOGENOME OF PAGUROIDEA (ANOMURA) AND ITS PHYLOGENETIC IMPLICATIONS

水生生物学报. 2024, 48(2): 324–333 <https://doi.org/10.7541/2023.2023.0160>

白纹方蟹线粒体基因组全序列测定及方蟹总科比较分析

THE COMPLETE MITOCHONDRIAL GENOME OF *GRAPSUS ALBOLINEATUS* LATREILLE AND COMPARATIVE ANALYSIS OF GRAPSOIDEA

水生生物学报. 2023, 47(8): 1237–1247 <https://doi.org/10.7541/2023.2022.0259>

基于叶绿体基因组的中国水麦冬科系统发育研究

PHYLOGENY OF JUNCAGINACEAE IN CHINA BASED ON COMPLETE CHLOROPLAST GENOME

水生生物学报. 2025, 49(4): 042516–1–042516–13 <https://doi.org/10.7541/2025.2024.0349>



关注微信公众号，获得更多资讯信息

Wu B Q, Zhang L, Xia S Z, *et al.* The complete mitochondrial genome of *Gobio acutipinnatus* and phylogenetic analysis of gobioninae subfamily [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2026, 50(1): 012608. [吴冰倩, 张丽, 夏深圳, 等. 尖鳍鲃线粒体全基因组的测定及鲃亚科系统发育分析 [J]. 水生生物学报, 2026, 50(1): 012608.]

尖鳍鲃线粒体全基因组的测定及鲃亚科系统发育分析

吴冰倩^{1*} 张丽^{1*} 夏深圳¹ 杨圆圆¹ 马玉兰¹ 李志恒¹ 柳方¹ 杨钰盟¹
朱海林¹ 岳城¹ 郝翠兰^{1,2}

(1. 新疆农业大学动物医学学院, 乌鲁木齐 830052; 2. 新疆草食动物新药研究与创制重点实验室, 乌鲁木齐 830052)

摘要: 为了解尖鳍鲃(*Gobio acutipinnatus*)线粒体基因组特征及其在鲃亚科(Gobioninae)中的系统发育地位, 本研究测定了尖鳍鲃的线粒体全基因组, 分析了其线粒体基因组结构特征, 并基于13个蛋白编码基因的核苷酸序列数据, 构建了鲃亚科分子系统发育树。结果表明, 尖鳍鲃线粒体基因组全长为16608 bp, 由13个蛋白质编码基因、2个rRNA基因、22个tRNA基因、1个非编码区及1个OL区组成; 碱基组成显示AT偏好性(A+T含量54.90%); 其中蛋白编码基因*nad6*及8个tRNA基因(*trnQ*、*trnA*、*trnN*、*trnC*、*trnY*、*trnS2*、*trnE*和*trnP*)位于轻链, 其余28个基因均位于重链; 在22个tRNA基因中, 仅*trnSI*的二级结构缺失DHU臂, 其余tRNA均形成典型三叶草型二级结构, 共检测到57个非标准G-U错配。基于13个蛋白编码基因构建系统发育树显示: 蛇鲃属(*Saurogobio*)嵌入在鲃属内部, 并与中鲃属(*Mesogobio*)和刺鲃属(*Acanthogobio*)形成一个分支。尖鳍鲃(*Gobio acutipinnatus*)与*Gobio occitaniae*、犬首鲃(*Gobio cynocephalus*)、*Gobio lozanoi*、大头鲃(*Gobio macrocephalus*)、高体鲃(*Gobio soldatovi*)、鲃(*Gobio gobio*)等鲃属物种聚为一支。本研究阐明了尖鳍鲃完整的线粒体基因组的结构特征, 明确了其系统发育位置, 为理解该物种在鲃属及鲃亚科中的分类关系提供了关键分子证据。

关键词: 线粒体基因组; 基因测序; 系统发育分析; 尖鳍鲃

中图分类号: Q346⁺.5 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2026)01-012608-11

doi: 10.3724/1000-3207.2025.2025.0111 CSTR: 32229.14.SSSWXB.2025.0111



尖鳍鲃(*Gobio acutipinnatus*)隶属于鲤形目(Cypriniformes)、鲤科(Cyprinidae)、鲃亚科(Gobioninae)、鲃属(*Gobio*), 是一种小型鱼类, 通常栖息于河流和湖泊, 在新疆额尔齐斯河流域分布广泛, 该鱼常与棒花鱼(*Abbottina rivularis*)、麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)等小型鲤科鱼类共存^[1]。鲃亚科(Gobioninae)作为鲤科的重要分支, 共包含30属200余种鱼类, 广泛分布于欧亚大陆的河流与湖泊中, 其形态与生态特征呈现高度多样化^[2]。近年来, 受栖息地破坏及人类活动等影响, 尖鳍鲃种群数量

呈持续性下降趋势, 且体型出现小型化现象^[3]。目前, 国内针对尖鳍鲃的研究多集中在资源现状调查^[4]、寄生虫感染情况^[5]、分子系统发育^[6]、分类学^[7]、繁殖生态学^[8]及遗传多样性^[9]等领域。鲃亚科(Gobioninae)作为鲤科(Cyprinidae)中物种丰富、分布广泛的重要类群, 目前, 该类群有近30属, 200余种^[10], 其物种多样性高、形态变异复杂, 加之部分属间界限模糊, 使得该类群的系统分类与进化研究长期面临挑战。鲃亚科在分类学早期的研究中主要集中在单个或少数几个基因片段, 尽管已有研究基于形

收稿日期: 2025-04-03; 修订日期: 2025-08-20

基金项目: 国家自然科学基金(32403085); 新疆维吾尔自治区重点研发计划(2023B02012); 新疆农业大学大学生创新项目(dxscx2024446)资助 [Supported by the National Natural Science Foundation of China (32403085); Key Research and Development Program for Special Project of Xinjiang (2023B02012); Xinjiang Agricultural University's Undergraduate Innovation Project (dxscx2024446)]

作者简介: 吴冰倩(2002—), 女, 主要研究方向为动物医学。E-mail: 17699061929@163.com; 张丽(1997—), 女, 硕士研究生; 主要研究方向为水生动物保护学。E-mail: 2536772827@qq.com *共同第一作者

通信作者: 郝翠兰, E-mail: haocuilan@126.com

态学或单一基因(如*cox1*、*cytb*)对鲟亚科进行分类修订,但鲟亚科(Gobioninae)内各属间的系统发育关系仍存在争议,传统分类学与分子数据的矛盾凸显了整合多维度数据的必要性^[9]。杨金权^[6]在2005年首次基于*cytb*基因对55种鲟亚科鱼类进行系统发育研究,将该科分为4个谱系:鲟属谱系、鳊属谱系、鲃属谱系和似鲟属谱系,研究推算其分化时间主要在渐新世,属间分化多在中新世早中期,种间分化在中新世晚中期。随后马文文^[10]基于线粒体基因组和15个核基因的研究结果支持Tang等^[1]的分类,但核基因分析将鲟亚科划分为4类谱系,新增铜鱼属+吻鲟属谱系。Zhao等^[11]基于线粒体基因组对15个属的鲟亚科进行研究,估算鲟亚科分化始于古新世,属间分化多在始新世。杨金权^[6]对蛇鲟属(*Saurogobio*)进行研究支持其独立成属,而Chen^[12]的分子证据暗示蛇鲟属(*Saurogobio*)的*Saurogobio dabryi*与鲟属的*Gobio gobio*具有较高的相似性,其可能嵌入鲟属内部。尽管已有研究利用多个线粒体基因联合构建系统树^[5],基于13个蛋白质编码基因(PCGs)的系统发育分析显著提升了拓扑结构的解析度^[10],但因所选基因数量有限或类群覆盖不全,导致关键分支的支持率不足(如鲟属内种间关系),其系统发育关系仍需进一步探究。

线粒体全基因组因其母系遗传、进化速率快及基因结构简单等特点,与核基因相比,线粒体基因组因其结构保守、母系遗传等特点,是研究物种进化与亲缘关系的理想工具^[13]。其13个蛋白质编码基因的协同进化模式为系统发育重建提供高分辨率数据,是研究物种起源、进化关系及遗传多样性的重要工具,被广泛应用于鱼类系统进化研究。随着分子生物学技术的发展,鱼类线粒体基因组被广泛应用于系统发育研究,并已覆盖多个目级类群^[14-17],经NCBI检索,目前硬骨鱼纲(Osteichthyes)已公开17786条线粒体全基因组,涉及近60个目,其中鲟亚科线粒体全基因组已公布230条,共151个物种。

本研究对尖鳍鲟的线粒体全基因组序列进行测定和注释,阐明了尖鳍鲟线粒体基因组的基本结构及密码子偏好性,揭示鲟亚科进化中的保守性与特异性,并联合已有的鲟亚科鱼类的线粒体基因组,采用2种方法(最大似然法和贝叶斯法)重新构建分子系统发育树,旨在为额尔齐斯河流域尖鳍鲟的系统进化、分类鉴定和遗传多样性保护提供参考。

1 材料与方法

1.1 取样和储存

尖鳍鲟采集于中国新疆的额尔齐斯河的哈巴

河支流(48°06'N, 86°24'E)。利用形态学对该物种进行鉴定。将肌肉组织保存在95%乙醇中,放置-20℃保存至提取DNA。所有动物采集程序均经新疆农业大学实验动物福利伦理委员会批准(第2023045号)。

1.2 DNA的提取和测序

基因组DNA提取、测序及注释由南京派森诺基因技术有限公司(南京)完成。尖鳍鲟线粒体基因组序列利用第二代测序技术(Next generation sequencing, NGS)并基于Illumina NovaSeq测序平台完成,基因文库采用全基因组鸟枪法(Whole genome shotgun, WGS)构建^[17]。采用PE150(双端150 bp)测序模式,经数据质控与过滤后,获得约3 Gb(Gigabase)的有效测序数据,数据覆盖度与均一性满足后续生物信息学分析要求。

尖鳍鲟线粒体基因文库插入大小为400 bp的目标片段。原始测序数据经FastQC工具进行质量评估,采用AdapterRemoval和SOAPec分别进行数据过滤和校正。分别采用SPAdes v3.9.0和A5-miseq两种组装工具进行全基因组重构,通过参数比对筛选最优组装结果。候选序列通过NCBI核酸数据库进行BLASTn同源比对以鉴定线粒体基因组组分。使用Pilon软件进行碱基校正。基因组注释通过MITOS在线分析平台(<http://mitos.bioinf.uni-leipzig.de/index.py>)完成,其中遗传密码参数设定为脊椎动物第2套密码子系统,其他设置按MITOS设置的默认参数设置。在MITOS中下载22个tRNA基因的二级结构用于后续功能解析。

1.3 参数分析

尖鳍鲟线粒体基因组图谱在在线工具OGDRAW(<https://chlorobox.mpimp-golm.mpg.de/OGDraw.html>)上绘制,碱基偏斜值根据以下公式计算:GC偏斜=[G-C]/[G+C];AT偏斜=[A-T]/[A+T]。尖鳍鲟线粒体tRNA基因二级结构的预测由在线软件tRNAscan-SE(<http://trna.ucsc.edu/tRNAscan-SE/>)完成。相对同义密码子使用量(RSCU)由CodonW(version.1.4.2)分析^[18]。

1.4 鲟亚科鱼类系统发育分析

采用最大似然法(Maximum likelihood, ML)和贝叶斯法(Bayesian analysis, BI)构建分子系统发育树。为增强目标分支的分辨率,删除部分未注释物种及序列高度相似的近缘物种,从NCBI数据库下载89种鲤科鱼类代表性物种的线粒体全基因组数据,其中鲟亚科涵盖所有属的代表性物种62种,以河鲈(*Perca fluviatilis*)和白梭吻鲈(*Sander lucioperca*)为外类群。系统发育分析采用与魏念文等^[19]

结果指出亮氨酸1 (Leu1)、丙氨酸(Ala)、苏氨酸(Thr)、异亮氨酸(Ile)、甘氨酸(Gly)和缬氨酸(Val)的使用最为频繁, 半胱氨酸(Cys)是使用最少的氨基酸(图 3), RSCU值最高的密码子是CGA, 最低的密码子是GCG。前27个密码子(GCG、UUG、UCG、ACG、AAG、CCG、CAG、UGG、AGU、GAU、

GGU、CAC、ACU、CGU、CCU、GAG、CUG、AUG、CGC、GUG、CGG、GCU、AAU、UGU、AUG、CUC、GUC)的RSCU值均高于1, 其中以G结尾的有14个。最后17个密码子(GCA、GAA、AUA、GAC、CAC、UCC、GGA、GCC、AAA、CAA、UGA、GUA、CCA、UCA、ACA、CUA、

表 1 尖鳍鲷线粒体基因组特征

Tab. 1 Characteristics of the mitochondrial genome of *Gobio acutipinnatus*

基因 Gene	编码链 Strand	位置 Position	长度 Length (bp)	起始密码子 Initiationcodon	终止密码子 Stopcodon	反密码子 Anticodon	基因间隔 Intergenicnucleotide
<i>trnF</i>	H	1—69	69			GAA	2
<i>rrnS</i>	H	70—1027	958				19
<i>trnV</i>	H	1030—1101	72			TAC	
<i>rrnL</i>	H	1121—2795	1675				1
<i>trnL2</i>	H	2796—2871	76			TAA	4
<i>nad1</i>	H	2873—3847	975	ATG	TAG		—2
<i>trnI</i>	H	3852—3923	72			GAT	1
<i>trnQ</i>	L	3922—3992	71			TTG	
<i>trnM</i>	H	3994—4062	69			CAT	—2
<i>nad2</i>	H	4063—5109	1047	ATG	TAG		2
<i>trnW</i>	H	5108—5178	71			TCA	1
<i>trnA</i>	L	5181—5249	69			TGC	1
<i>trnN</i>	L	5251—5323	73			GTT	—2
OL	H	5325—5355	31				2
<i>trnC</i>	L	5354—5421	68			GCA	1
<i>trnY</i>	L	5424—5494	71			GTA	
<i>cox1</i>	H	5496—7046	1551	GTG	TAA		3
<i>trnS2</i>	L	7047—7117	71			TGA	13
<i>trnD</i>	H	7121—7192	72			GTC	
<i>cox2</i>	H	7206—7896	691	ATG	T(AA)		1
<i>trnK</i>	H	7897—7972	76			TTT	—7
<i>atp8</i>	H	7974—8138	165	ATG	TAA		—1
<i>atp6</i>	H	8132—8815	684	ATG	TAA		—1
<i>cox3</i>	H	8815—9599	785	ATG	TA(A)		
<i>trnG</i>	H	9599—9669	71			TCC	—1
<i>nad3</i>	H	9670—10020	351	ATG	TAA		
<i>trnR</i>	H	10020—10089	70			TCG	—7
<i>nad4l</i>	H	10090—10386	297	ATG	TAA		3
<i>nad4</i>	H	10380—11758	1379	ATG	TA(A)		
<i>trnH</i>	H	11762—11830	69			GTG	1
<i>trnS1</i>	H	11831—11899	69			GCT	
<i>trnL1</i>	H	11901—11973	73			TAG	—4
<i>nad5</i>	H	11974—13809	1836	ATG	TAG		
<i>nad6</i>	L	13806—14327	522	ATG	TAA		4
<i>trnE</i>	L	14328—14396	69			TTC	
<i>cob</i>	H	14401—15541	1141	ATG	T(AA)		—1
<i>trnT</i>	H	15542—15613	72			TGT	11
<i>trnP</i>	L	15613—15682	70			TGG	
NCR	H	15683—16608	926				

CGA)的RSCU值均小于1, 以A结尾的有13个(图4)。

细胞中的信使核糖核酸(mRNA)由脱氧核糖核酸(DNA)转录而来, 是蛋白质翻译的模板。相对同义密码子使用频率(RSCU)可用于衡量遗传密码子的使用偏好, 以揭示从 mRNA模板翻译出的同义密码子的相对频率。为进一步研究鮡亚科成员密码子的使用偏好, 构建鮡亚科与其他亚科的相对同义密码子使用频率(RSCU)的分层聚类图和热图, 直接反映密码子使用模式的差异, RSCU值=1, 表示密码子使用率无偏; RSCU值>1, 使用频率较高; RSCU值<1, 使用频率则较低, 树状图显示样本间的相似性。前27个密码子的RSCU值均高于1, 其中以G结尾的有14个。最后17个密码子的RSCU值均小于1, 其中以A结尾的有13个(图5)。

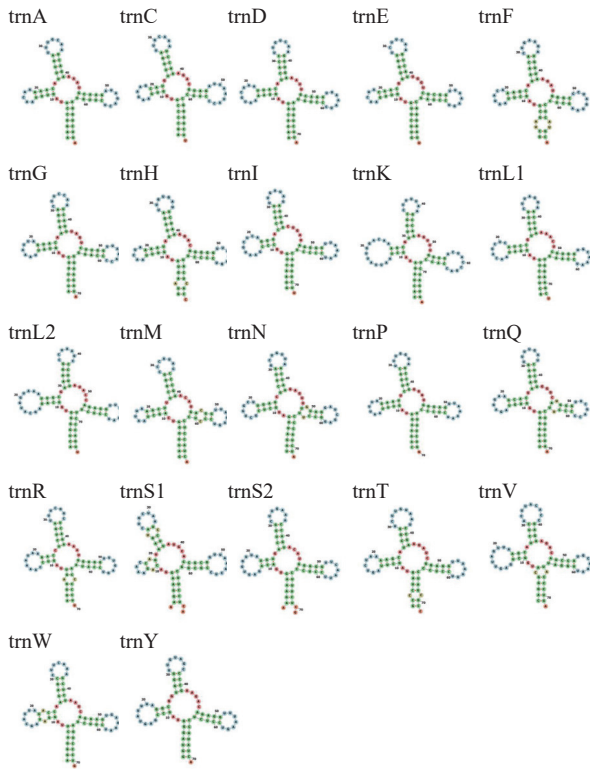


图2 尖鳍鮡线粒体基因组22个tRNA的二级结构预测

Fig. 2 Prediction of the secondary structure of 22 tRNAs in the mitochondrial genome of *Gobio acutipinnatus*

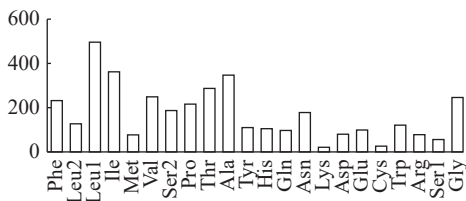


图3 尖鳍鮡线粒体基因组的密码子分布

Fig. 3 Codon distribution of the mitochondrial genome of *Gobio acutipinnatus*

在62种鮡亚科线粒体基因组中共鉴定出4种终止密码子类型, 包括典型的TAA和TAG终止密码子及T(AA)终止密码子和TA(A)终止密码子。ATG作为起始密码子, 在绝大多数线粒体基因中占主导地位, 表明翻译起始的高效性。4个基因(*nad1*、*nad2*、*cox3*和*nad5*)具有TAG终止密码子, 6个基因(*cox1*、*atp8*、*atp6*、*nad3*、*nad4l*、*nad6*)具有TAA终止密码子, 2个基因(*cox2*和*cytb*)具有T(AA)终止密码子, 其余2个基因(*cox3*和*nad4*)具有TA(A)密码子(图6)。

2.5 系统发育关系

本研究以河鲈(*Perca fluviatilis*)和白梭吻鲈(*Sander lucioperca*)为外类群, 基于13个蛋白编码基因对89个鲤科鱼类构建系统发育树。鲤科主要分为两大分支, 其中鮡亚科(Gobioninae)和鲈亚科(Sarcocheilichthyinae)互为姐妹支, 且所有鮡亚科物种聚为一支, 支持鮡亚科物种的单系性。另外在鮡亚科内部, 第一分支包括中鮡属(*Mesogobio*)、鮡属(*Gobio*)、蛇鮡属(*Saurogobio*)、刺鮡属(*Acanthogobio*), 其中罗马诺鮡属(*Romanogobio*)的*Romanogobio ciscaucasicus*嵌入该分支, 蛇鮡属(*Saurogobio*)的*Saurogobio dabryi*嵌入在鮡属内部; 第二分支仅包括异鳔鳅属(*Xenophysogobio*)与鳅属(*Gobiobotia*), 第三分支由蛇鮡属(*Saurogobio*)、似鮡属(*Pseudogobio*)、棒花鱼属(*Abbottina*)、小鳔鮡属(*Microphysogobio*)、片唇鮡属(*Platysmacheilus*)、琵琶湖鮡属(*Biwia*)、罗马诺鮡属(*Romanogobio*)组成。本研究测定的尖鳍鮡(*Gobio acutipinnatus*)与*Gobio occitaniae*、犬首鮡(*Gobio cynocephalus*)、*Gobio lozanoi*、大头鮡(*Gobio macrocephalus*)、高体鮡(*Gobio soldatovi*)、鮡(*Gobio gobio*)等鮡属物种

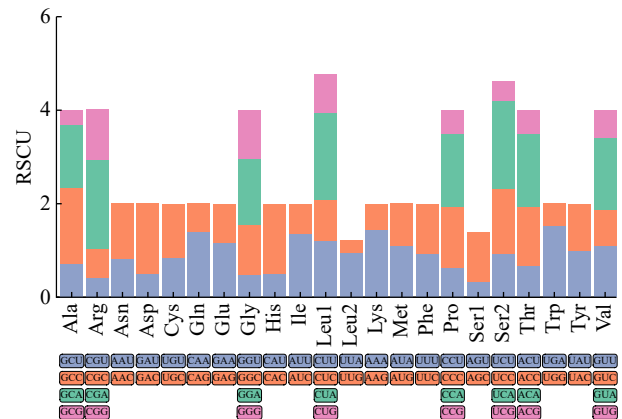


图4 尖鳍鮡线粒体基因组蛋白质编码基因的相对同义密码子使用(RSCU)

Fig. 4 Relative synonymous codon usage (RSCU) of protein-coding genes in mitochondrial genome of *Gobio acutipinnatus*

聚为一支, 支持率为1 (图 7)。

3 讨论

3.1 尖鳍鲃线粒体基因组的碱基组成

本研究首次报道了尖鳍鲃(*Gobio acutipinnatus*)的线粒体全基因组结构特征。尖鳍鲃线粒体基因组大小为16608 bp, 包含37个典型基因及非编码区, 与多数硬骨鱼类线粒体基因组的保守结构一致。碱基组成的分布特征不仅反映了物种的进化历程, 还与基因表达调控、DNA复制修复机制及环境适应性密切相关。研究结果指出尖鳍鲃线粒体基因组的A+T含量(54.9%)显著高于G+C含量(45.1%), 且各组分的碱基含量呈现出明显的AT偏好性。保长虹等^[21]对青海湖裸鲤和花斑裸鲤线粒体基因组比较结果指出青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii*)线粒体基因组的GC含量为44.01%。刘玉萍等^[22]在2023年指出银色裂腹鱼线粒体基因组的A+T含量高于G+C含量, 表现出明显的AT偏好性, 这一现象在其他裂腹鱼类中同样存在。同时, 谢佳燕等^[23]也发现2种食蚊鱼属入侵鱼类线粒体基因组的总GC含量均小于46.00%, 呈现明显的AT偏好性。尖鳍鲃线粒体基因组的A+T含量与已报道的银色裂腹鱼(*Schizothorax argentatus*)^[22]、大鼻吻鲃(*Rhinogobio nasutus*)^[24]、麦鱼(*Rhinogobius* sp.)^[25]和墨脱新光唇鱼(*Neolissochilus hexagonolepis*)^[5]等鱼类线粒体的A+T含量均具有一定的相似性, 符合脊椎动物线粒体基因组普遍存在的AT偏向性特征。造成这种碱基偏好性的原因可能与复制和转录过程中的自然突变和选择压力等因素有关^[22], 也可能与线粒体DNA (mtDNA)的突变速率高、修复机制有限^[26]

skii)线粒体基因组的GC含量为44.01%。刘玉萍等^[22]在2023年指出银色裂腹鱼线粒体基因组的A+T含量高于G+C含量, 表现出明显的AT偏好性, 这一现象在其他裂腹鱼类中同样存在。同时, 谢佳燕等^[23]也发现2种食蚊鱼属入侵鱼类线粒体基因组的总GC含量均小于46.00%, 呈现明显的AT偏好性。尖鳍鲃线粒体基因组的A+T含量与已报道的银色裂腹鱼(*Schizothorax argentatus*)^[22]、大鼻吻鲃(*Rhinogobio nasutus*)^[24]、麦鱼(*Rhinogobius* sp.)^[25]和墨脱新光唇鱼(*Neolissochilus hexagonolepis*)^[5]等鱼类线粒体的A+T含量均具有一定的相似性, 符合脊椎动物线粒体基因组普遍存在的AT偏向性特征。造成这种碱基偏好性的原因可能与复制和转录过程中的自然突变和选择压力等因素有关^[22], 也可能与线粒体DNA (mtDNA)的突变速率高、修复机制有限^[26]

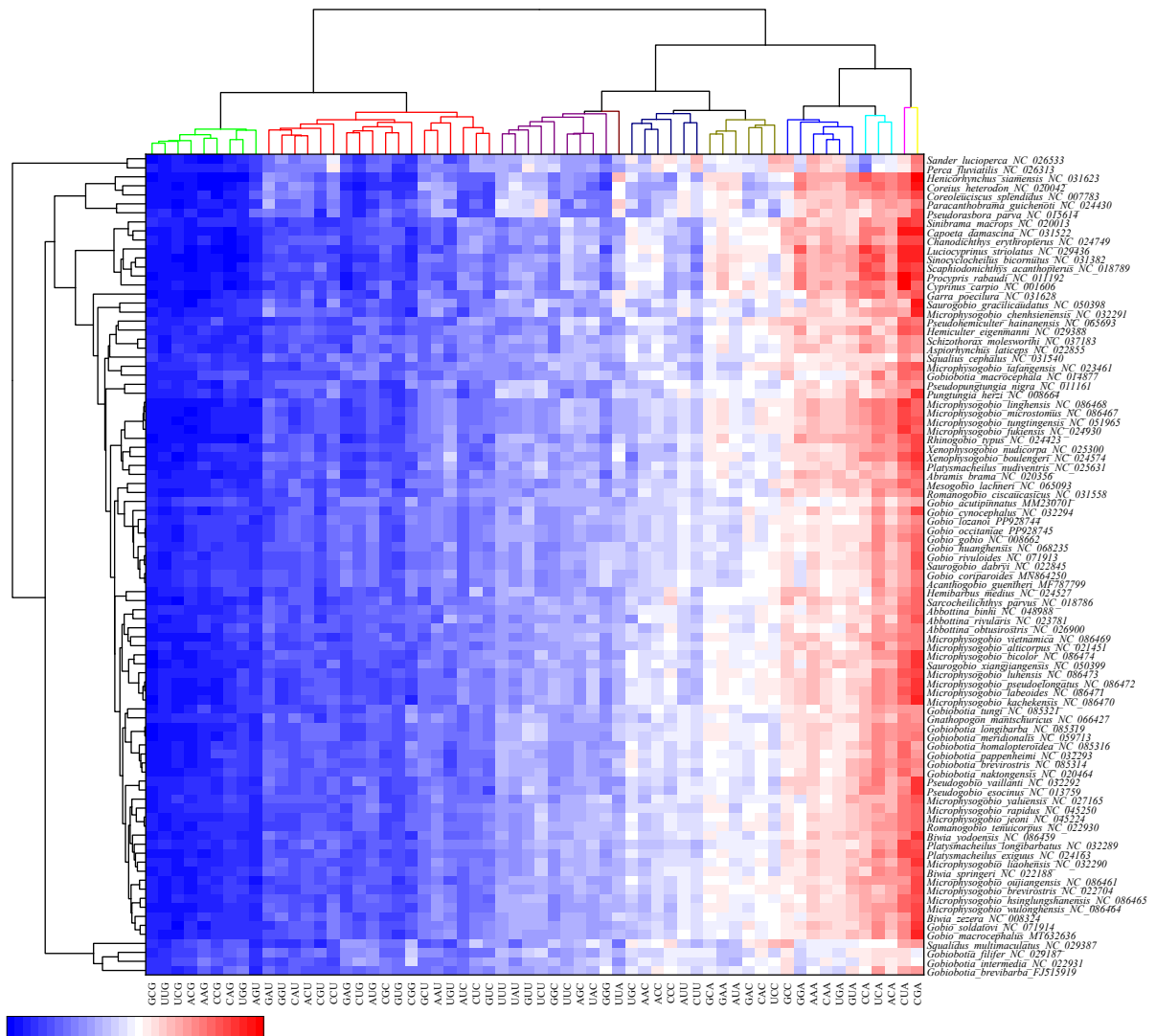


图 5 鲃亚科与其他亚科鱼类的相对同义密码子使用频率(RSCU)的分层聚类 and 热图

Fig. 5 Hierarchical clustering and heat maps of relative synonymous codon usage (RSCU) among Gobioninae and other Subfamily

Red denotes RSCU>1, white denotes RSCU=1 and blue denotes RSCU<1

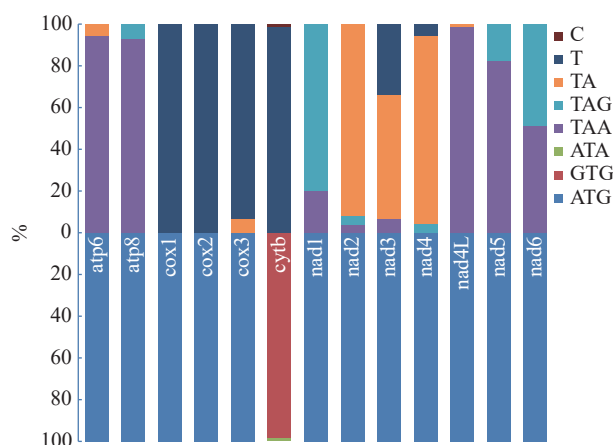


图6 鲃亚科线粒体基因组中起始密码子和终止密码子的使用率
Fig. 6 Usage rates of start and stop codons of 13 PCGs in Gobioninae

直方图展示了起始密码子(下)和终止密码子(上)的使用频率
The histogram shows the use frequency of the start codon (below) and stop codon (upper)

及复制链的不对称性有关^[27],也可能受到选择压力的影响。

3.2 尖鳍鲃的蛋白质编码基因

蛋白质编码基因是指基因组中能够通过转录和翻译过程合成蛋白质的DNA序列,是生物体遗传信息传递和功能表达的核心单位。尖鳍鲃线粒体基因组的13个蛋白质编码基因中有4个基因(*cox3*、*nad4*、*cox2*、*cytb*)出现了不完全终止子T-, Hwang等^[28]指出*Pseudopungtungia nigra*的线粒体基因的蛋白质编码基因*cox2*、*cox3*、*cytb*中出现不完全终止密码子TA-/T-;麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)的线粒体基因组的*nad1*、*nad2*、*cox2*、*cox3*、*nad3*、*nad4*、*nad6*和*cytb*基因的终止密码子为TA-/T-^[29]。由此可以看出不完全终止子(T-或TA-)在脊椎动物线粒体基因组中很常见^[30],可能是在转录后多聚腺苷的酸化导致密码子继续发挥作用而最终形成不完全密码子^[31]。

3.3 尖鳍鲃的tRNA二级结构

tRNA(转运RNA)是翻译过程中关键的功能分子,负责将特定氨基酸转运至核糖体,并通过反密码子与mRNA密码子精准配对,确保蛋白质合成的准确性^[12]。其功能高度依赖其二级结构的稳定性,典型的三叶草型结构由四个主要区域组成:受体臂(结合氨基酸)、DHU臂(含二氢尿嘧啶环,参与tRNA折叠)、反密码子臂(识别mRNA密码子)及TΨC臂(与核糖体结合相关)^[32]。尖鳍鲃线粒体基因组的22个tRNA基因中,除*trnS1*缺失DHU臂外,其余tRNA基因的二级结构均呈现典型的三叶草结构,

本研究结果与兰州鲃和太平洋鲃线粒体基因组的tRNA二级结构预测一致^[33, 34],研究指出这种缺失DHU臂的tRNA可以调整结构形态,并不会影响其进入核糖体及携带并转运氨基酸等功能。研究证实*trnS1*基因缺失DHU臂这种情况在硬骨鱼类中较为常见^[35]。

尖鳍鲃线粒体tRNA基因中还存在57对非标准碱基错配,共包含G-U、A-C、A-A、U-U和U-C等5种错配方式,其中G-U配对占比最高(61.4%)。魏念文等^[19]指出额尔齐斯河东方欧鲃线粒体基因组tRNA基因中共有28对U-G错配;Hao等^[36]指出贝加尔雅罗鱼的tRNA中包含29对非标准的G-U配对及其他类型的13个错配,湖拟鲤的tRNA中包含32对非标准的G-U配对及其他类型的11个错配。由此可以看出,tRNA基因的G-U错配现象可能在脊椎动物线粒体中较为常见,这可能与通过形成弱键维持二级结构的稳定性,或通过降低突变压力来平衡功能与进化可塑性,但缺失DHU臂以及非标准碱基配对现象在某些情况下是否影响tRNA的二级结构和功能,仍需进一步研究验证。

3.4 尖鳍鲃密码子使用偏好性

相对同义密码子使用度(Relative Synonymous Codon Usage, RSCU)是衡量同义密码子使用偏好性的核心指标,其定义为某一密码子在实际使用频率与其理论随机使用频率的比值。RSCU值>1表示该密码子的使用频率高于随机预期,<1则表示使用频率低于随机预期^[37]。在本研究中,尖鳍鲃线粒体基因组蛋白编码基因的密码子使用呈显著偏好,亮氨酸(Leu1)、丙氨酸(Ala)等氨基酸使用频率较高,而半胱氨酸(Cys)使用最少。RSCU值最高的密码子是CGA,最低的密码子是GCG,RSCU值高于1的密码子大多以G结尾,而RSCU值<1的密码子(如GCA、GAA,13/17)大多以A结尾,且密码子第二位点的AT含量(58.9%)显著高于其他位点。杨培灿等^[5]指出墨脱新光唇鱼线粒体基因密码子RSCU值最高的为2.72,最低的为0;第3位以A或T(U)结尾的密码子使用频率普遍偏高,密码子RSCU值>2.00的共有4个,即CUA(L)、UCA(S)、CCA(P)、CGA(R),且均以A结尾^[5],这种偏好性可能与tRNA丰度或翻译效率相关,或与物种特异性适应或基因表达调控机制差异相关,也可能反映线粒体基因组在进化过程中对突变偏好的适应性。高偏好性密码子(如CGA)可能通过提高翻译效率和准确性,帮助尖鳍鲃适应其生态环境。

3.5 鲃亚科系统发育分析

基于13个PCGs构建的系统发育树结果指出所

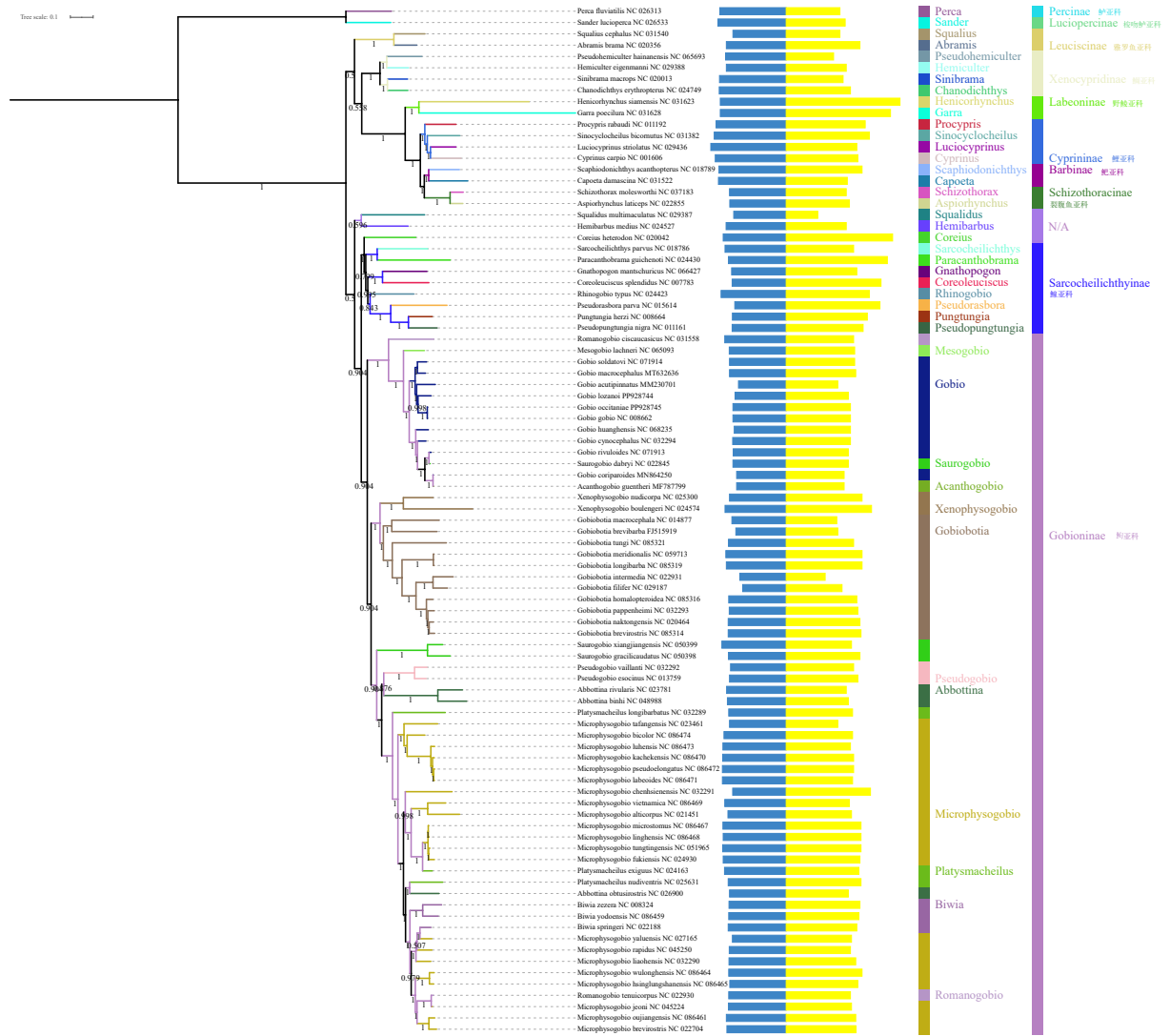


图 7 基于13个蛋白编码基因及BI、ML方法构建的系统发育树

Fig. 7 Phylogenetic tree constructed by BI and ML methods based on 13 PCGs

物种名称后为GenBank登录号, 统计支持显示在分支旁边; 黄色柱状图为线粒体基因组的A+T组成, 蓝色柱状图为GC偏斜(均为负值); 分类学显示在右侧: 属和亚科

Species name are followed by the GenBank accession number, statistical support are shown next to the branches, and the tree scale is included in the figure; The blue bars correspond to GC skew (all are negative) and the yellow bars correspond to the A+T composition of entire mitochondrial genome; Taxonomic identification is shown on the right: Genus and subfamilies

有鲷亚科物种聚为一支, 第一分支以中鲷属(*Mesogobio*)、鲷属(*Gobio*)、蛇鲷属(*Saurogobio*)、刺鲷属(*Acanthogobio*)为主, 第二分支由异鳔鳅鲷属(*Xenophysogobio*)和鳅鲷属(*Gobiobotia*)组成; 其余属鱼类聚为第三支。这与Tang等^[38]通过联合基因(*RAG1*、*RH*、*cytb*和*cox1*基因)构建的*Gudgeons*系统发育关系的结果一致, 但本研究发现两个嵌套现象, 蛇鲷属的*Saurogobio dabryi*嵌入鲷属的分支, 罗马诺鲷属(*Romanogobio*)的物种被嵌套在两个不同的分支中; 何欢等^[39]也发现鲷亚科有嵌套现象, 如棒花鱼属鱼类的钝吻棒花鱼嵌套在片唇鲷属内部。以上结果揭示了鲤科鱼类内部的系统发育中

仍存在较多嵌套现象, 说明部分属的物种分子进化关系比传统分类更为复杂, 仍然需要进一步研究。另外, 尖鳍鲷是中亚-东亚区系过渡带的重要指示物种, 系统进化树显示尖鳍鲷与似鲷类物种的紧密聚类现象, 该结果支持了乐佩琦和俞利荣^[40]、李雪娟等^[41]提出的“东亚似鲷类由北向南扩散”假说, 为鲤科鱼类地理扩散提供了分子证据。综上所述, 本研究通过比较基因组学与系统发育分析, 揭示了鲷亚科物种的分子进化特征及其单系性支持证据, 为鲤科鱼类分类与中亚鱼类生物地理研究提供了新见解。

(作者声明本文符合出版伦理要求)

参考文献:

- [1] Tang K L, Agnew M K, Hirt M V, *et al.* Systematics of the subfamily danioninae (Teleostei: Cypriniformes: Cyprinidae) [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2010, **57**(1): 189-214.
- [2] Howes G J: Systematics and Biogeography: An Overview [M]//Winfield I J, Nelson J S (Eds.), *Cyprinid Fishes: Systematics, Biology and Exploitation*, Stuttgart: Springer Nature, 1991: 1-33.
- [3] Present situation and rational development of fish resources in China section of Irtysh River [J]. *Reservoir Fisheries*, 2005, **26**(1): 48-50. [阿达可白克·可尔江. 额尔齐斯河中国段鱼类资源现状及合理开发 [J]. 水利渔业, 2005, **26**(1): 48-50.]
- [4] Xie C X, Guo Y, Li Y F, *et al.* Investigation on Water Ecological Environment and Fishery Resources of Cross-Border Rivers in Xinjiang [M]. Beijing: Science Press, 2021: 1-402. [谢从新, 郭焱, 李云峰, 等. 新疆跨境河流生态环境与渔业资源调查: 额尔齐斯河 [M]. 北京: 科学出版社, 2021: 1-402.]
- [5] Yang P C, Han X K, Zhang C. Mitochondrial genome structure and phylogenetic analysis of *Neolissochilus hexagonolepis* [J]. *Genomics and Applied Biology*, 2025, **44**(2): 1-17. [杨培灿, 韩学凯, 张驰. 墨脱新光唇鱼线粒体全基因组测序与系统发育分析 [J]. 基因组学与应用生物学, 2025, **44**(2): 1-17.]
- [6] Yang J Q. Molecular phylogeny, evolutionary process and biogeography of the gobioninae (Pisces: Cyprinidae) [D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 2005: 17-26. [杨金权. 鲃亚科鱼类分子系统发育、演化过程及生物地理学研究 [D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2005: 17-26.]
- [7] An C T. A study on the integrated taxonomy of the genus *Megalobrama* (Cyprinidae: Gobioninae) in China [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2020. [安长廷. 中国广义鳊属鱼类(鲤科: 鲃亚科)整合分类学研究 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2020.]
- [8] Zeng Y, Xiong X Q. Research progress on reproductive ecology of the gudgeons [J]. *Journal of China West Normal University (Natural Sciences)*, 2018, **39**(02): 111-116. [曾燊, 熊小琴. 鲃亚科鱼类繁殖生态学研究进展 [J]. 西华师范大学学报(自然科学版), 2018, **39**(02): 111-116.]
- [9] Gu Q H, Fang D D, Cheng Q Q, *et al.* Genetic diversity of *culterinae* in China: a summary and prospectiveness [J]. *Journal of Henan Normal University (Natural Science Edition)*, 2017, **45**(4): 79-80+82-86. [顾钱洪, 方冬冬, 程清清, 等. 中国鲃亚科鱼类遗传多样性研究进展 [J]. 河南师范大学学报(自然科学版), 2017, **45**(4): 79-80+82-86.]
- [10] Ma W W. Phylogenetic evolution of gobioninae (Teleostei: Cyprinidae) inferred from mitochondrial genomes and reduced representation genomes [D]. Xinxiang: Henan Normal University, 2021. [马文文. 基于线粒体基因组和简化基因组数据的鲃亚科系统演化研究 [D]. 新乡: 河南师范大学, 2021.]
- [11] Zhao J, Xu D, Zhao K, *et al.* The origin and divergence of Gobioninae fishes (Teleostei: Cyprinidae) based on complete mitochondrial genome sequences [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2016, **32**(1): 32-9.
- [12] Chen A H. Studies on molecular phylogeny of the Gobioninae (Teleostei: Cyprinidae) [D]. Shanghai: Fudan University, 2014. [陈安慧. 鲃亚科鱼类的分子系统发育关系研究 [D]. 上海: 复旦大学, 2014.]
- [13] Tzamelis I. The evolving role of mitochondria in metabolism [J]. *Trends in Endocrinology and Metabolism*, 2012, **23**(9): 417-419.
- [14] Zhu C Y, Hu Z Y, Zhang J, *et al.* Study on the Mitochondrial genome structure and phylogeny of *Takifugu xanthopterus* [J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2024, **39**(5): 503-511. [朱春月, 胡宗云, 张健, 等. 黄鳍东方鲀线粒体基因组结构及系统发育研究 [J]. 福建农业学报, 2024, **39**(5): 503-511.]
- [15] Cheng P L, Yu D, Liu H S, *et al.* Molecular phylogenetic reconstruction of sturgeon family (Pisces: *Acipenseriformes*) based on the complete mitochondrial genome sequence [J]. *Chinese Journal of Hydrobiology*, 2021, **45**(3): 487-495. [程佩琳, 俞丹, 刘焕章, 等. 基于线粒体基因组全序列的鲟形目鱼类(Pisces: *Acipenseriformes*)的分子系统发育重建 [J]. 水生生物学报, 2021, **45**(3): 487-495.]
- [16] Wang K J, Jiang Y, Xu Y J, *et al.* Complete mitochondrial genome sequence of *Pseudocaranx dentex* and phylogenetic analysis of Carangidae [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2022, **46**(11): 2017-2027. [王开杰, 姜燕, 徐永江, 等. 黄带拟鲈线粒体基因组测序及鲈科鱼类系统发育分析 [J]. 水产学报, 2022, **46**(11): 2017-2027.]
- [17] Zeng S, Chen X, Zhong S, *et al.* Study on the mitochondrial genome and phylogeny of *Rhinogobius changtinentis* [J]. *Fisheries Research*, 2005, **47**(4): 395-407. [曾圣, 陈小红, 钟琬, 等. 长汀吻虾虎鱼线粒体基因组及系统发育研究 [J]. 渔业研究, 2005, **47**(4): 395-407.]
- [18] Yang W L. Growth differences and mitochondrial genome measurement and analysis of *Monopterus albus* with different body colors [D]. Jingzhou: Yangtze University, 2024. [杨文林. 不同体色黄鳝的生长差异及线粒体基因组的测定与分析 [D]. 荆州: 长江大学, 2024.]
- [19] Wei N W, Liu Y J, Shi C X, *et al.* Species identification and phylogenetic analysis of the parasitic *Dactylogyrus* of *Abramis brama Orientalis* [J]. *China Animal Husbandry & Veterinary Medicine*, 2023, **50**(7): 2876-2887. [魏念文, 刘彦君, 石彩霞, 等. 东方欧鳊寄生指环虫种类鉴定及系统发育分析 [J]. 中国畜牧兽医, 2023, **50**(7): 2876-2887.]

- [20] Xiang C Y, Gao F, Jakovlić I, *et al.* Using PhyloSuite for molecular phylogeny and tree-based analyses [J]. *iMeta*, 2023, **2**(1): e87.
- [21] Bao C H, Li Z N, Guai Q, *et al.* Comparison and phylogenetic analysis of mitochondrial genomes between *Gymnocypris przewalskii* and *Gymnocypris eckloni* [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2023, **38**(3): 213-226. [保长虹, 李昭楠, 关却多杰, 等. 青海湖裸鲤和花斑裸鲤线粒体基因组比较及其系统进化分析 [J]. 华北农学报, 2023, **38**(3): 213-226.]
- [22] Liu Y P, Hu J Y, Ning Z J, *et al.* Tianyan. Mitochondrial genome sequence characteristics and phylogenetic analysis of *Schizothorax argentatus* [J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2023, **39**(7): 2965-2985. [刘玉萍, 胡建勇, 宁子君, 等. 银色裂腹鱼线粒体基因组序列特征与系统进化分析 [J]. 生物工程学报, 2023, **39**(7): 2965-2985.]
- [23] Xie J Y, Chen Y, Sun H Y. Codon bias in the mitochondrial genomes of two invasive *Gambusia* species [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2024, **55**(8): 2514-2522. [谢佳燕, 陈玥, 孙赫英. 2种食蚊鱼属入侵鱼类线粒体基因组密码子偏好性分析 [J]. 南方农业学报, 2024, **55**(8): 2514-2522.]
- [24] Wang C W, Mu A J, Wang J X, *et al.* Genetic diversity and phylogenetic relationship of *Rhinogobio nasutus* in the upper reaches of the Yellow River based on mitochondrial *cytb* and *CO I* genes [J]. *Genomics and Applied Biology*, 2024, **43**(S2): 1826-1835. [王彩雯, 穆爱娟, 王吉祥, 等. 基于线粒体 *Cytb* 及 *CO I* 基因的黄河上游大鼻吻鲃 (*Rhinogobio nasutus*) 遗传多样性与系统发育关系分析 [J]. 基因组学与应用生物学, 2024, **43**(S2): 1826-1835.]
- [25] Bao M, Xi Y W, Hai S R, *et al.* The analysis of complete mitochondrial genome sequences and gene organization of *Rhinogobius* sp. (Perciformes, Gobiidae) [J]. *Hebei Fisheries*, 2023(9): 20-27. [鲍鸣, 奚业文, 海思娆, 等. 麦鱼线粒体基因组序列测定与结构特征分析 [J]. 河北渔业, 2023(9): 20-27.]
- [26] An J, Nam C H, Kim R, *et al.* Mitochondrial DNA mosaicism in normal human somatic cells [J]. *Nature Genetics*, 2024, **56**(8): 1665-1677.
- [27] Gomes-Dos-Santos A, Vilas-Arrondo N, Machado A M, *et al.* Mitochondrial replication's role in vertebrate mtDNA strand asymmetry [J]. *Open Biology*, 2023, **13**(12): 230181.
- [28] Hwang D S, Lee W O, Lee J S. Complete mitochondrial genome of the freshwater gudgeon, *Pseudopungtungia nigra* (Cypriniformes, Gobioninae) [J]. *Mitochondrial DNA*, 2014, **25**(1): 1-2.
- [29] Xu W, Geng L W, Xu M, *et al.* Mitochondrial DNA sequence of *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae: Gobioninae) [J]. *Mitochondrial DNA Part A*, 2016, **27**(1): 416-417.
- [30] Wu X D, Xiao W, Lian Z Q, *et al.* The cloning and sequence analysis of the mitochondrial cytochrome *b* gene of *Silurus lanzhouensis* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2014, **38**(4): 772-779. [吴旭东, 肖伟, 连总强, 等. 兰州鲃线粒体 *Cytb* 基因的克隆与序列分析 [J]. 水生生物学报, 2014, **38**(4): 772-779.]
- [31] Ojala D, Montoya J, Attardi G. tRNA punctuation model of RNA processing in human mitochondria [J]. *Nature*, 1981, **290**(5806): 470-474.
- [32] Li X Q, Luo L F, Liu C Q. Abnormal preference of synonymous codons for protein secondary structural types [J]. *Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2003, **19**(4): 441-444. [李晓琴, 罗辽复, 刘次全. 同义密码子的反常蛋白质二级结构偏好性 [J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2003, **19**(4): 441-444.]
- [33] Lian Z Q, Gun S B, Li L, *et al.* Sequencing and analysis of the complete mitochondrial genome of *Silurus lanzhouensis* based on next generation sequencing technologies [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2017, **41**(2): 334-345. [连总强, 滚双宝, 李力, 等. 基于第二代测序技术兰州鲃线粒体基因组全序列测定与分析 [J]. 水生生物学报, 2017, **41**(2): 334-345.]
- [34] Mao M G, Gu J, Liu R T, *et al.* Analysis of complete mitochondrial genome sequences of *Gadus macrocephalus* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2019, **43**(1): 17-26. [毛明光, 顾杰, 刘瑞婷, 等. 太平洋鳕线粒体全基因组测序及结构特征分析 [J]. 水生生物学报, 2019, **43**(1): 17-26.]
- [35] Cheng Y, Wang R, Sun Y, *et al.* The complete mitochondrial genome of the small yellow croaker and partitioned Bayesian analysis of Sciaenidae fish phylogeny [J]. *Genetics and Molecular Biology*, 2012, **35**(1): 191-199.
- [36] Hao C, Liu Y, Wei N, *et al.* The complete mitochondrial genomes of the *Leuciscus baicalensis* and *Rutilus rutilus*: a detailed genomic comparison among closely related species of the Leuciscinae subfamily [J]. *Gene*, 2023(877): 147535.
- [37] Zhang R, Bai Y, Hu J, *et al.* Complete mitochondrial genomes and phylogenetic analysis of native and non-native fishes in a national key wetland of China [J]. *Frontiers in Environmental Science*, 2024: 12.
- [38] Tang K L, Agnew M K, Chen W J, *et al.* Phylogeny of the gudgeons (Teleostei: Cyprinidae: Gobioninae) [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2011, **61**(1): 103-124.
- [39] He H, Li Y H, Cao K, *et al.* Taxonomy and phylogenetic relationships of the genus *Abbottina* fishes in the subfamily gobioninae [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2017, **41**(4): 843-852. [何欢, 李玉火, 曹恺, 等. 鲃亚科棒花鱼属鱼类的分类与系统发育关系 [J]. 水生生物学报, 2017, **41**(4): 843-852.]
- [40] Yu L R, Le P Q. Origin and evolution of the pseudogobiini fishes in eastern Asia [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*,

- 1996, **20**(1): 1-7. [乐佩琦, 俞利荣. 东亚似鲈类鱼类的起源和演化 [J]. 水生生物学报, 1996, **20**(1): 1-7.]
- [41] Li X J, Yang J, Wang J H, *et al.* Methods and software tools for mitochondrial genome assembly and annotation [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2013, **50**(1): 298-304. [李雪娟, 杨婧, 王俊红, 等. 线粒体基因组数据的分析方法和软件 [J]. 应用昆虫学报, 2013, **50**(1): 298-304.]

THE COMPLETE MITOCHONDRIAL GENOME OF *GOBIO ACUTIPINNATUS* AND PHYLOGENETIC ANALYSIS OF GOBIONINAE SUBFAMILY

WU Bing-Qian¹, ZHANG Li¹, XIA Shen-Zhen¹, YANG Yuan-Yuan¹, MA Yu-Lan¹, LI Zhi-Heng¹, LIU Fang¹,
YANG Yu-Meng¹, ZHU Hai-Lin¹, YUE Cheng¹ and HAO Cui-Lan^{1,2}

(1. College of Veterinary Medicine, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China; 2. Xinjiang Key Laboratory of New Drug Research and Development for Herbivorous, Urumqi 830052, China)

Abstract: *Gobio acutipinnatus* is a native and unique fish species in the Irtysh River Basin, as an important food source for carnivorous fish, it plays a crucial role in maintaining the biodiversity and ecological balance of the region. In order to understand the mitochondrial genome of *G. acutipinnatus* and clarify its phylogenetic position in the subfamily Gobioninae, we sequenced its complete mitochondrial genome and constructed a molecular phylogenetic tree of Gobioninae based on nucleotide sequences of 13 protein-coding genes. The results showed that the complete mitochondrial genome of *G. acutipinnatus* was 16608 bp in length, consisting 13 protein-coding genes, 2 rRNA genes, 22 tRNA genes, 1 non-coding region, and 1 origin of light-strand replication (OL) region. The base composition exhibits a significant AT preference (A+T=54.90%). Except for the protein-coding gene *nad6* and 8 tRNA genes (*trnQ*, *trnA*, *trnN*, *trnC*, *trnY*, *trnS2*, *trnE*, and *trnP*) located outside the light chain, the remaining 28 genes were all located in the heavy chain. Among the 22 tRNA genes, only *trnSI* gene lacked the DHU arm, while the other tRNAs could fold into the standard cloverleaf secondary structure, with a total of 57 G-U mismatches pairs. The phylogenetic tree (based on 13 protein-coding genes) revealed that the genus *Saurogobio* was embedded within *Gobio*, together with *Mesogobio* and *Acanthogobio*, they formed a branch. *Gobio acutipinnatus* clustered with *Gobio occitaniae*, *Gobio cynocephalus*, *Gobio lozanoi*, *Gobio macrocephalus*, *Gobio soldatovi*, and *Gobio gobio* within the genus *Gobio*. This study is the first to clarify the structural characteristics of the complete mitochondrial genome of *G. acutipinnatus* and determine its phylogenetic position, providing key molecular evidence for understanding the taxonomic relationships of this species within the genus *Gobio* and the Gobioninae subfamily.

Key words: Mitochondrial genome; Gene sequencing; Phylogenetic analysis; *Gobio acutipinnatus*