

双壳贝类线粒体基因组结构的比较

宋文涛^{1,2}, 高祥刚¹, 李云峰¹, 刘卫东¹, 刘莹^{1,2}, 赫崇波¹

1. 辽宁省海洋水产科学研究院, 辽宁省海洋水产分子生物学重点实验室, 大连 116023;

2. 辽宁师范大学 生命科学学院, 大连 116029

摘要:利用比较基因组学和生物信息学方法, 比较分析了已登录到GenBank中的14种海产双壳贝类和2种淡水双壳贝类的线粒体基因组的结构特征。结果发现, 双壳贝类线粒体的基因组结构、基因排列顺序均互不相同; 不同目、科和属之间线粒体基因组的大小、基因排列方式以及基因种类也存在明显的差异, 尤其是基因排列方式没有明显的规律。对16种双壳贝类的线粒体基因组全序列、编码基因序列进行系统分析, 分别得到了不同的聚类结果, 即用基因组全序列聚类时, 16种贝类的聚类结果与传统的形态学分类地位基本相同; 而将16种贝类的所有蛋白质编码基因和2个rRNA基因按照一致顺序排列起来进行聚类时, 所得的系统分类情况与这些贝类传统的形态学分类地位相差较大。

关键词: 双壳贝类; 线粒体全基因组; 基因组结构; 多态性

Comparison of mitochondrial genomes of Bivalves

SONG Wen-Tao^{1,2}, GAO Xiang-Gang¹, LI Yun-Feng¹, LIU Wei-Dong¹, LIU Ying^{1,2}, HE Chong-Bo¹

1. Liaoning Ocean and Fisheries Science Research Institute, Liaoning Key Laboratory of Marine Fishery Molecular Biology, Dalian 116023, China;

2. College of Life Sciences, Liaoning Normal University, Dalian 116029, China

Abstract: The structure and organization of mitochondrial genomes of 14 marine bivalves and two freshwater bivalves were analyzed using comparative genomics and bioinformatics methods. The results showed that the organization and gene order of the mitochondrial genomes of these bivalve species studied were different from each other. The size, organization, gene numbers, and gene order of mitochondrial genomes in bivalves at different taxa were different. Phylogenetic analysis using the whole mitochondrial genomes and all the coding genes showed different results- phylogenetic analysis conducted using the whole mitochondrial genomes was consistent with the existing classification and phylogenetic analysis conducted using all coding genes not consistent with the existing classification.

Keywords: Bivalve; mitochondrial genome; organization; tandem repeats; polymorphism

贝类在海洋水产业中占有重要地位, 特别是近20余年来, 双壳贝类的养殖已成为海洋可再生资源开发中的支柱性产业。随着贝类人工育苗技术的成功, 贝类大规模人工养殖业迅速发展, 不可避免地对原有野生种群的遗传背景产生影响, 不同地区的随意引种养殖更使遗传多样性受到了严重的威胁。因此世界各国纷纷加大了对双壳贝类遗传育种、濒危物种的保护等方面的研究^[1,2]。

从分子水平上研究物种的遗传结构特征, 不仅可以了解群体遗传分化水平、物种起源

收稿日期: 2009-02-26; 修回日期: 2009-05-19;

基金项目: 国家海洋公益性行业科技专项 (编号: 200805037), 辽宁省科技重大专项 (编号: 2008203001) 及辽宁省海洋与渔业科研计划项目 (编号: 200801) 资助

作者简介: 宋文涛 (1983-), 男, 硕士研究生, 研究方向: 海洋生物学。E-mail: songwentao1983@yahoo.cn

通讯作者: 赫崇波 (1961-), 男, 博士, 研究员, 硕士生导师, 研究方向: 水产分子遗传学。Tel: 0411-81787087, E-mail: hechongbo@hotmail.com

与系统发生,同时也有利于遗传育种和濒危物种的保护。由于具有结构简单、很少受到序列重排的影响、呈母系遗传等特点,近年来线粒体基因组DNA(mtDNA)成为目前研究物种起源与系统发生^[3]、近缘种和种内群体间遗传分化^[4,5]等多方面的重要手段,具有重要的研究价值。目前,国内外对于脊椎动物线粒体基因组的研究较多,典型脊椎动物线粒体基因组结构已被阐明^[6]。双壳贝类(Bivalvia)等无脊椎动物线粒体基因组的研究进展迅速,目前,GenBank中已公开发表的双壳贝类的线粒体基因组全序列共有16种,海产贝类14种,淡水贝类2种,包括扇贝科(Pectinidae)、缝栖蛤科(Hiatellidae)、灯塔蛸科(Pharellidae)、帘蛤科(Veneridae)、鸟蛤科(Cardiidae)、贻贝科(Mytilidae)、牡蛎科(Ostreidae)和蚌科(Unionidae)。但对已测定的双壳贝类线粒体基因组的序列特点、结构特征,以及各物种间的进化关系的研究并未见报道。

本研究利用比较基因组学和生物信息学方法,对GenBank中的16种双壳贝类的线粒体基因组序列进行了分析,在基因组水平进行了比较研究,以期探讨双壳贝类线粒体基因组的基本特征及各物种间的进化关系。

1 材料和方法

1.1 线粒体基因组序列检索

通过在NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)的Genome中检索到16种双壳贝类(Bivalvia)的线粒体基因组序列。

1.2 基因组全序列分析

对已有的全基因组序列直接进行基因组结构、基因排布、各蛋白质编码基因碱基组成等的分析和统计,并利用绘图软件Photoshop绘制线粒体的编码基因的线性结构图。

1.3 系统进化分析

用ClustalX和MEGA4.0对各编码序列进行比较分析。利用NJ法根据16种双壳贝类的线粒体基因组全序列和蛋白质编码序列(所有蛋白编码基因按相同的顺序排列)分别构建系统关系树。

2 结果与分析

2.1 双壳贝类线粒体基因组序列

截止目前,已测定线粒体基因组全序列的双壳类动物有16种,分别属于6个目、8个科^[6]:即珍珠贝目(Pectinoida)的扇贝科,海螂目(Myoida)的缝栖蛤科,帘蛤目(Veneroida)的灯塔蛸科、帘蛤科和鸟蛤科,贻贝目(Mytiloida)的贻贝科,牡蛎目(Ostreoida)的牡蛎科,以及河蚌目(Unionoida)的蚌科。其中海产双壳贝类14种,淡水贝类2种(表1)。

表1 GenBank中已登录的双壳类线粒体基因组全序列

目	科	种类 ^[7]	登录号	序列长度(bp)	文献或作者
珍珠贝目	扇贝科	虾夷扇贝			
Pectinoida	Pectinidae	<i>Mizuhopecten yessoensis</i>	AB271769	20 414	[8]
		海湾扇贝			
		<i>Argopecten irradians</i>	EU023915	16 221	Petten MGJ & Snyder M
		<i>Placopecten magellanicus</i>	DQ088274	32 115	La Roche J 等

		华贵栉孔扇贝			
		<i>Mimachlamys nobilis</i>	FJ415225	17 963	Xu K 等
贻贝目	贻贝科	贻贝			
Mytiloida	Mytilidae	<i>Mytilus edulis</i>	AY484747	16 740	[9]
		紫贻贝			
		<i>Mytilus galloprovincialis</i>	AY497292	16 744	[10]
		<i>Mytilus trossulus</i>	AY823625	18 652	[11]
帘蛤目	灯塔蛭科	缢蛭			
Veneroida	Pharellidae	<i>Sinonovacula constricta</i>	EU880278	17 225	Zheng RL & Jia LL
	帘蛤科	菲律宾蛤仔			
	Veneridae	<i>Venerupis philippinarum</i>	AB065375	22 676	Okazaki M & Ueshima R
	鸟蛤科				
	Cardiidae	<i>Acanthocardia tuberculata</i>	DQ632743	16 104	[12]
牡蛎目	牡蛎科	美洲牡蛎*			
Ostreoida	Ostreidae	<i>Crassostrea virginica</i>	AY905542	17 244	[13]
		太平洋牡蛎			
		<i>Crassostrea gigas</i>	AF177226	18 224	Kim SH 等
		香港巨牡蛎*			
		<i>Crassostrea hongkongensis</i>	EU266073	16 475	[14]
海螂目	缝栖蛤科	北方钻岩蛤*			
Myoida	Hiatellidae	<i>Hiatella arctica</i>	DQ632742	18 244	[12]
河蚌目	蚌科				
Unionoida	Unionidae	<i>Lampsilis ornata</i>	AY365193	16 060	[15]
		三角帆蚌			
		<i>Hyriopsis cumingii</i>	FJ529186	15 954	Zheng RL & Li JL.

*:中文名称参考文献[7]。

2.2 基因组结构和基因排列

已测定的 16 种双壳贝类的线粒体基因组全长在 15 954~32 115 bp 之间, 其中最长的扇贝科的 *Placopecten magellanicus*, 明显高于其余 3 种扇贝及其他双壳贝类。

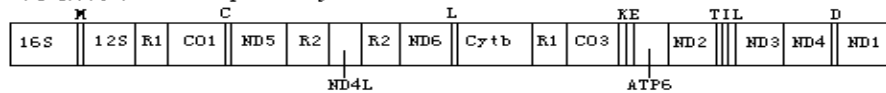
大多数脊椎动物的线粒体基因组(约 16~18 kb)的组成是相对较稳定的, 包括 13 个蛋白质编码基因、22 个 tRNA 基因、2 个 rRNA 基因和 1 个非编码基因控制区(Control region), 而且基因的排布具有一定的规律。但是在双壳贝类各种属之间, 线粒体基因组在基因结构和基因排列方式等方面均显示了极大的多样性(图 1), 这种多样性可能反映了真核细胞不同的进化路线^[16]。16 种贝类线粒体基因组中, 北方钻岩蛤有 13 个蛋白编码基因, 虾夷扇贝具有 11 个蛋白编码基因(缺少 CO II 和 ATP8 基因)外, 其他均有 12 个蛋白编码基因(缺少 ATP8 基因); 在太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)线粒体基因组中存在 3 个 rRNA 基因(2 个 12S rRNA 基因); 各种贝类线粒体 tRNA 的数量存在很大差别。除了海湾扇贝、紫贻贝和香港巨牡蛎线粒体基因组有完整的控制区外, 其他贝类的控制区都没有准确定位。在 14 种海洋贝类中, 除北方钻岩蛤外, 均缺少 ATP8 基因, 仅有 ATP6 基因, 而 2 种淡水双壳贝类则具有 ATP8 基因。推测原因可能是其生存环境条件造成的, 海洋贝类大多生活在海洋浅水岩石或沙质水体底部, 水温较低, 能量代谢水平较低, 从而导致 ATP8 基因编码功能的退化及基因片段的缺

失;而淡水贝类生活在水温较高的陆地淡水区域,能量代谢水平较高。海洋贝类线粒体基因组 $ATP8$ 基因的缺失,对于贝类的进化及基因功能的研究具有特殊的意义。

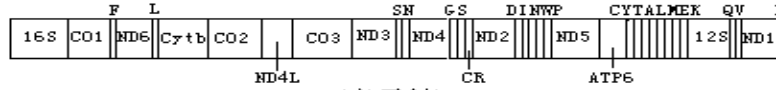
在扇贝科的*P. magellanicus* 线粒体DNA的 $tRNA^{Asn}$ 与 $tRNA^{Glu}$ 之间发现被认为是复制起点的区域,长553 bp,由7个79 bp的重复序列组成。在其他贝类中并没有发现。

虾夷扇贝、海湾扇贝、华贵栉孔扇贝以及*P. magellanicus*同属于扇贝科,但是4种扇贝无论是线粒体基因组序列长度还是各基因排列顺序以及组成都存在很大的差异;而同属于牡蛎科的3种牡蛎,以及同属于贻贝科的3种贻贝,在全基因组长度以及基因排列方面都分别具有很大的相似性。从双壳类这3个属的基因排列比较来看,扇贝科的线粒体基因组变异性最大。因此,对扇贝线粒体基因进行研究是十分必要的。是否由于生存环境变化而改变了双壳贝类线粒体基因组的进化路线,需要进一步的探索和求证。

虾夷扇贝 *Mizuhopecten yessoensis*



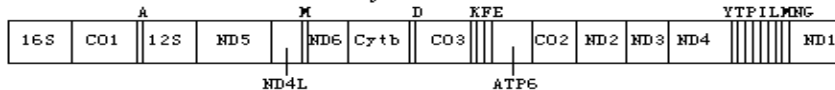
海湾扇贝 *Argopecten irradians*



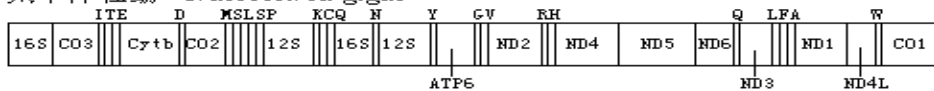
Placopecten magellanicus (扇贝科)



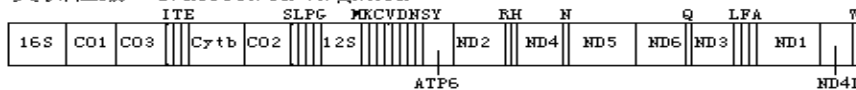
华贵栉孔扇贝 *Mimachlamys nobilis*



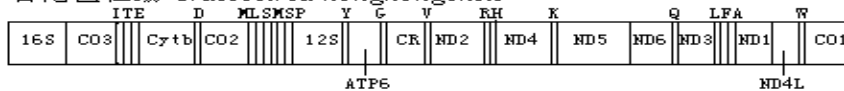
太平洋牡蛎 *Crassostrea gigas*



美洲牡蛎 *Crassostrea virginica*



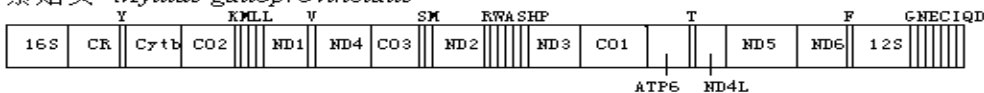
香港巨牡蛎 *Crassostrea hongkongensis*



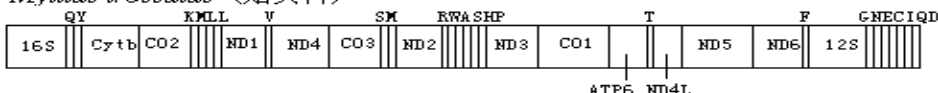
贻贝 *Mytilus edulis*



紫贻贝 *Mytilus galloprovincialis*



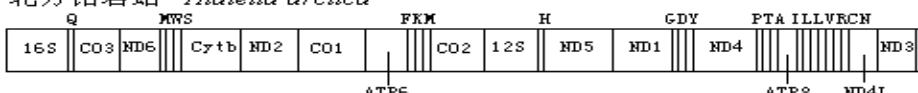
Mytilus trossulus (贻贝科)



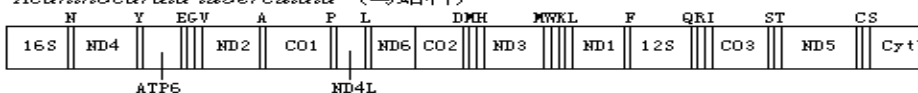
菲律宾蛤仔 *Venerupis philippinarum*



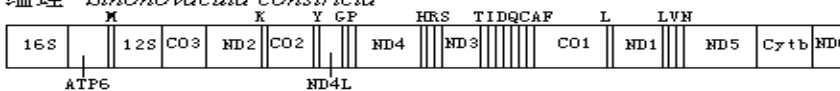
北方钻岩蛤 *Hiatella arctica*



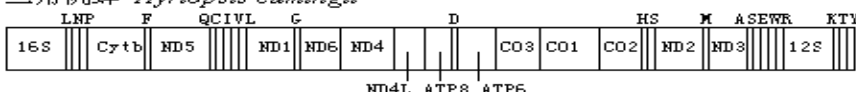
Acanthocardia tuberculata (鸟蛤科)



缢蛏 *Sinonovacula constricta*



三角帆蚌 *Hyriopsis cumingii*



Lampsilis ornata (蚌科)

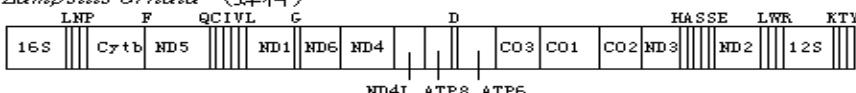


图 1 16 种双壳贝类线粒体基因组线性结构图

ND1-6 和ND4L: NADH 脱氢酶亚基; ATP6和ATP8: ATP 合成酶亚基; COI-III: 细胞色素氧化酶亚基; Cytb: 细胞色素*b* 编码基因; 12S和16S: 12S 和16S rRNA; OL代表复制起点; CR: 控制区。所绘制的线性结构中不包含非编码区, 该结构图并不代表基因组相对长度。

2.3 碱基组成

比较发现, 14种海洋贝类的线粒体全基因组和各基因的碱基组成均表现出高AT、高G含量的偏向(表2), 与后生动物高AT、低G含量的偏向有所不同, 这种现象与鸟类等脊椎动物类似, 在核苷酸组成上偏好于AT 编码^[17]。而2种淡水贝类的碱基组成则与后生动物相似, 表现为高AT、高G含量偏向。

表 2 16 种贝类的线粒体全基因组及各部分的碱基组成

种 名	全基因组		蛋白编码基因		rRNA 基因		tRNA 基因	
	A+T	G	A+T	G	A+T	G	A+T	G
<i>Mizuhopecten yessoensis</i>	55.20	27.97	55.72	28.23	54.88	27.17	50.16	30.72
<i>Argopecten irradians</i>	56.93	26.75	56.67	27.26	58.45	25.63	53.66	27.11
<i>Placopecten magellanicus</i>	55.67	31.09	55.73	31.31	55.92	27.87	50.02	30.85
<i>Mimachlamys nobilis</i>	59.33	26.71	60.19	26.53	59.30	25.49	53.37	28.32
<i>Mytilus edulis</i>	61.84	23.73	60.58	24.54	64.78	21.88	66.64	19.38
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	61.77	23.75	60.55	24.51	64.99	21.77	66.71	19.31
<i>Mytilus trossulus</i>	61.51	23.63	59.61	24.96	65.42	20.71	67.15	19.42
<i>Crassostrea gigas</i>	63.35	21.99	62.96	22.00	61.18	23.34	64.78	20.94
<i>Crassostrea virginica</i>	61.10	22.51	60.19	22.73	61.11	22.90	61.81	22.22
<i>Crassostrea hongkongensis</i>	65.47	20.92	64.58	21.17	60.42	23.25	63.88	21.62
<i>Venerupis philippinarum</i>	69.70	20.54	68.56	21.38	71.78	18.86	69.23	18.92
<i>Hiatella arctica</i>	66.35	21.73	65.87	22.24	65.46	21.81	66.98	19.84
<i>Acanthocardia tuberculata</i>	59.90	23.50	59.50	23.83	62.89	22.34	57.94	24.31
<i>Sinonovacula constricta</i>	67.05	22.48	66.14	23.04	67.88	20.40	66.16	21.39
<i>Lampsilis ornata</i>	62.35	11.70	61.66	10.90	61.92	15.87	64.16	16.14
<i>Hyriopsis cumingii</i>	60.24	12.72	59.50	12.12	60.77	16.24	62.83	17.44

2.4 编码基因密码子

16种双壳贝类编码蛋白序列的起始密码子大致可分为4类: 编码异亮氨酸(Ile)的ATA和ATT, 编码甲硫氨酸(Met)的ATG, 编码缬氨酸(Val)的GTG和编码亮氨酸(Leu)的TTG和CTA。其中, ATG的使用频率最高, 其次是ATA。终止密码子可以分为4类: TAG、TAA、TGA和不完全的T、TA或TG, 其中最常见的是TAA。不完全终止子T、TA和TG, 它们的终止密码子TAA和TGA可能是在mRNA 转录后利用PolyA 尾中A来完成的^[18, 19]。不完全终止子(T或TA)在后生动物线粒体基因组中很常见。同时, 有一些基因存在A、AA、TT等不完全非终止密码子, 推测可能在RNA编辑时也需要插入碱基才能终止氨基酸的合成。

另外, 在 2 种淡水贝类中, 发现了不同于海洋贝类线粒体基因组的特征: 起始密码子CTA 和 ATC 只存在于 2 种淡水贝类的蛋白质编码序列中, 在 14 种海洋贝类中未有发现。而起始密码子 TTA 也只在 2 种淡水贝类和菲律宾蛤仔中发现。同时, 2 种淡水贝类各蛋白质编码基因的最后一个密码子大部分为 AAT、CAT、CAA 等非终止密码子, 基本不存在在不

完全终止密码子。淡水贝类的生存环境与海洋贝类有着极大的不同,这可能是产生不同密码子的主要原因。

2.5 控制区序列

mtDNA控制区(Control region, CR)或称D-Loop区,它是mtDNA复制与转录的关键部位,对mtDNA复制和转录起调控作用,同时D-Loop区是mtDNA中的非编码序列,在进化过程中选择压力相对较小,是mtDNA基因组中序列和长度变异最大、进化速率最高、最具多态的区域。其碱基替换率是mtDNA其他区段的2~5倍^[20, 21]。控制区的这种变异在双壳贝类中得到很好地体现。本文中,除了海湾扇贝、紫贻贝和香港巨牡蛎有完整的控制区外,其他的控制区都没有准确的定位。在虾夷扇贝和*P. magellanicus*中,分别分散存在着4个和1个重复区(Repeat region)。

在紫贻贝D-Loop区发现由AT构成的微卫星序列,而在某些其他贝类中也存在由AT或GT构成的微卫星序列,如菲律宾蛤仔AT、贻贝AT和GT、美洲牡蛎AT、太平洋贻贝GT等。这些短串联重复序列在种间表现出一定的差异,可以以此为基础研究贝类线粒体异质性、特异性分子标记以及线粒体控制区的定位等。

2.6 编码基因保守性分析

分别将16种双壳贝类的12种蛋白编码基因(ATP8除外)和2个rRNA基因序列用ClustalX软件进行排列,并用MEGA4.0软件计算每个基因的平均遗传距离,并根据平均遗传距离的大小,判断各个基因的保守性。即平均遗传距离越小,说明该基因越保守。结果显示(表3),14个编码基因的遗传距离为0.48~14.54,16S rRNA的遗传距离最小,为0.48,ND4L的遗传距离最大,为14.54。16S rRNA、ND1、ND2、CO1以及Cytb基因相对比较保守。ND4L最不保守,ND6、ND3、ATP6、CO2等相对不保守。

表3 16种贝类的线粒体各编码基因间的平均遗传距离

基因	12S	16S	CO1	CO2	CO3	Cytb	ND1	ND2	ND3	ND4	ND4L	ND5	ND6	ATP6
遗传距离	0.94	0.48	0.84	1.34	1.20	0.69	0.76	0.89	2.21	1.35	14.54	1.33	4.02	1.77

2.7 系统进化分析

根据16种贝类的线粒体基因组全序列构建系统关系树(图2)。16种贝类主要分为4大分支:珍珠贝目的扇贝科与海螂目的缝栖蛤科聚为一支,帘蛤目的灯塔蛭科、帘蛤科、鸟蛤科聚为一支,贻贝目的贻贝科和牡蛎目的牡蛎科聚为一支,而河蚌目蚌科的2种淡水贝类聚为一支。

将16种贝类的所有蛋白质编码基因和2个rRNA基因按照一致顺序排列,构建的系统关系树(图3)与线粒体基因组全序列构建系统关系树有所不同。珍珠贝目的扇贝科、帘蛤目的鸟蛤科和贻贝目的贻贝科首先聚为一大类,帘蛤目的灯塔蛭科、帘蛤科和海螂目的缝栖蛤科聚为一支,牡蛎目的牡蛎科和河蚌目的蚌科分别聚为一支。

3 讨论

有关线粒体基因组的遗传与进化是目前最引人注目的问题之一。尽管线粒体DNA仅占整个真核生物总DNA的1%以下,但在物种不同层次的遗传分化研究方面具有独到的优势,也是被研究最为深入和广泛的序列^[22]。Raghava等^[23]指出,由于线粒体基因片段大小适中,种间进化速率较快,对于探索物种系统发育关系极为有效,因此其多态性分析得到了广泛的应用。国外学者还进一步发现,在mtDNA的基因顺序中,由于受到的外界选择压力不同而导致各个区域的进化速率明显不同^[24],研究者可以根据需要解决的对象选择待测分析

序列。在鱼类, 12S rRNA、16S rRNA、ND3、ND6 及 CO1-3(细胞色素氧化酶亚单位)等比较适于种属间至科级以下分类阶元的分类研究, D-Loop 比较适于群体遗传学及近缘种间的

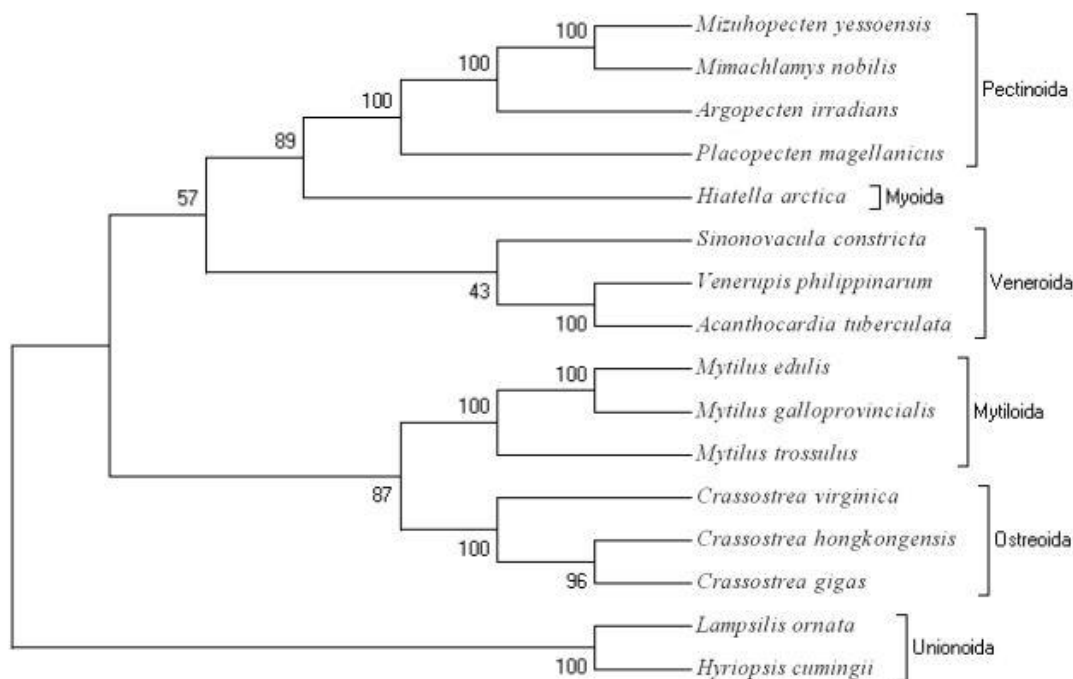


图2 采用NJ法依据线粒体全基因组序列构建的16种双壳贝类聚类图

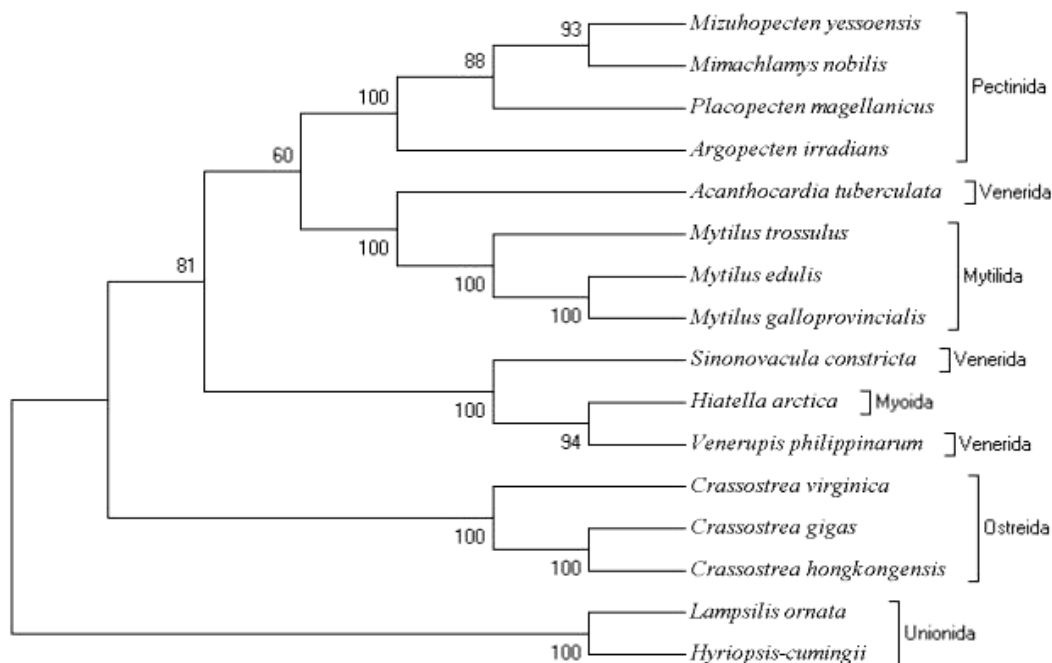


图3 采用NJ法依据编码基因序列构建的16种双壳贝类聚类图

分析研究^[25]。近年来人们开始利用线粒体全基因组序列进行系统学分析, 国际上常采用将线粒体基因组中蛋白编码基因或轻链上蛋白编码基因的氨基酸序列按顺序连接起来构建系统进化树, 分析种间种内的系统进化关系^[26, 27], 目前还未见有利用贝类的线粒体基因组进

行系统进化分析的报道。

本文分别采用16种双壳贝类线粒体全基因组序列、编码基因序列分别构建系统进化树,两种结果所反映系统进化关系有所不同,且全基因组序列反映的系统进化关系与传统的系统分类相一致。需要强调的是,在所研究的所有双壳贝类之间,线粒体全基因组的各编码基因的排列并不是按某一顺序排列,即各种贝类的线粒体基因呈现无序排列。但是基因组全序列的分析结果却与传统的系统分类相一致。相反,将各编码基因按相同的顺序排列起来并进行进化分析,分析结果却与形态学分类不相吻合。这一结果可能表明,虽然生活在不同环境下的同一科属的贝类其基因排列和全基因组长度有着明显差异,但仍具有区别于其他科属贝类的序列特异性。

此外,扇贝科*P. magellanicus*的线粒体基因组全序列长度为32 115 bp,明显大于其余3种扇贝及其他双壳贝类。推测可能与其生活环境有关,文中提到的几种双壳贝类中,它是唯一一种生活在深海的贝类,生存环境比较稳定,进化速率比较低;而其他贝类生存环境条件相对比较动态,为了适应不同的环境条件,线粒体基因组的功能基因也会发生相应的变化,从而导致某些基因组片段的剪切,只保留了必要的功能基因序列。从4种扇贝来看,非编码序列的比例分别为36.22%、17.39%、57.61%和26.52%,推测非功能基因序列的丢失可能是比较进化的特征。由此看出,非编码序列应该具有较高的研究价值。

由于线粒体DNA(mtDNA)复制酶不具备校对能力,无核蛋白保护,选择压力小,更加容易受到遗传漂变的影响,其变异在群体间的分布比例较大^[28],具备了研究群体遗传变异的基础。因此mtDNA 基因序列核苷酸变异的应用越来越受到国内外学者的关注,其核心问题就是分析mtDNA 序列的多态性。目前,绝大多数双壳贝类的mtDNA全序列尚未测定,这对于精确的贝类系统学研究显然是有限的, mtDNA研究已逐渐转向大批量测序及其与核DNA结合共同研究物种的系统进化。

参考文献 (References):

- [1] 包振民, 万俊芬, 王继业, 汪小龙, 王如才. 海洋经济贝类育种研究进展. 青岛海洋大学学报(自然科学版), 2002, 32(4): 567-573.
- [2] 林志华, 包振民, 王如才. 海洋经济贝类分子遗传标记及其应用的研究进展. 中国海洋大学学报, 2007, 37(4): 533-540.
- [3] Saccone C, de Giorgi C, Gisi C, Pesole G, Reyes A. Evolutionary genomics in Metazoa: the mitochondrial DNA as a model system. *Gene*, 1999, 238(1): 195-209.
- [4] 邢晶晶. 分子遗传标记及其技术在水产生物中的研究与应用. 水产学杂志, 2002, 14(2): 61-70.
- [5] Elmerot C, Arnason U, Gojobori T. The mitochondrial genome of pufferfish, *Fugu rubripes*, and ordinal teleostean relationships. *Gene*, 2002, 295(2): 163-172.
- [6] 张莉, 聂刘旺. 龟鳖类线粒体全基因组的比较研究. 生命科学研究, 2007, 11(3): 258-262.
- [7] 张素萍. 中国海洋贝类图鉴. 北京: 海洋出版社, 2008.
- [8] Sato M, Nagashima K. Molecular characterization of a mitochondrial DNA segment from the Japanese scallop (*Patinopecten yessoensis*): demonstration of a region showing sequence polymorphism in the population. *Mar Biotechnol*, 2001, 3(4): 370-379.
- [9] Boore JL, Medina M, Rosenberg LA. Complete sequences of the highly rearranged molluscan mitochondrial genomes of the scaphopod *Graptacme eborea* and the bivalve *Mytilus edulis*. *Mol Biol Evol*, 2004, 21(8): 1492-1503.

- [10] Mizi A, Zouros E, Moschonas N, Rodakis GC. The complete maternal and paternal mitochondrial genomes of the mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis*: Implications for the doubly uniparental inheritance mode of mtDNA. *Mol Biol Evol*, 2005, 22(4): 952–967.
- [11] Breton S, Burger G, Stewart DT, Blier PU. Comparative analysis of gender-associated complete mitochondrial genomes in marine mussels (*Mytilus* spp.). *Genetics*, 2006, 172(2): 1107–1119.
- [12] Dreyer H, Steiner G. The complete sequences and gene organisation of the mitochondrial genomes of the heterodont bivalves *Acanthocardia tuberculata* and *Hiatella arctica* and the first record for a putative atpase subunit 8 gene in marine bivalves. *Front Zool*, 2006, 3: 13.
- [13] Milbury CA, Gaffney PM. Complete mitochondrial DNA sequence of the eastern oyster *Crassostrea virginica*. *Mar Biotechnol*, 2005, 7(6): 697–712.
- [14] Yu Z, Wei Z, Kong X, Shi W. Complete mitochondrial DNA sequence of oyster *Crassostrea hongkongensis*-a case of 'Tandem duplication-random loss' for genome rearrangement in *Crassostrea*. *BMC Genomics*, 2008, 9: 477.
- [15] Serb JM, Lydeard C. Complete mtDNA sequence of the North American freshwater mussel, *Lampsilis ornata* (Unionidae): An examination of the evolution and phylogenetic utility of mitochondrial genome organization in bivalvia (Mollusca). *Mol Biol Evol*, 2003, 20(11): 1854–1866.
- [16] Saccone C, De Giorgi C, Gisi C, Pesole G, Reyes A. Evolutionary genomics in metazoa: the mitochondrial DNA as a model system. *Gene*, 1999, 238(1): 195–209.
- [17] 孙毅, 马飞, 肖冰, 郑俊杰, 袁晓东, 汤敏谦, 王黎, 于业飞, 李庆伟. 鸮形目两种鸟类线粒体基因组全序列测定与比较研究. 中国科学 C 辑, 2004, 34(6): 527–536.
- [18] Ojala D, Montoya J, Attardi G. tRNA punctuation model of RNA processing in human mitochondria. *Nature*, 1981, 290(5806): 470–474.
- [19] Boore JL. Complete mitochondrial genome sequence of the polychaete annelid (*Platynereis dumerilii*). *Mol Biol Evol*, 2001, 18(7): 1413–1416.
- [20] Cann RL, Brown WM, Wilson AC. Polymorphic sites and the mechanism of evolution in human mitochondrial DNA. *Genetics*, 1984, 106(3): 479–499.
- [21] Rosel PE, Haygood MG, Perrin WF. Phylogenetic relationship among the true porpoise (Cetacean: Phocoenidae). *Mol Phylogenet Evol*, 1995, 4(4): 463–474.
- [22] 张国范, 常亚青, 赵艳. 海洋动物线粒体DNA研究进展. 海洋科学, 1997, 1: 25–28.
- [23] Raghava GPS, Solanki RJ, Soni V, Agrawal P. Fingerprinting method for phylogenetic classification and identification of microorganisms based on variation in 16S rRNA gene sequences. *Biotechniques*, 2000, 29(1): 108–116.
- [24] Kennedy P, Nachman MW. Deleterious mutations at the mitochondrial ND3 gene in South American Marsh Rats (*Holochilus*). *Genetics*, 1998, 150(1): 359–368.
- [25] 陈姝君, 赫崇波, 木云雷, 刘卫东, 周遵春, 高祥刚, 丛林林. 硬骨鱼类线粒体基因系统发育信息效率分析. 中国水产科学, 2008, 15(1): 12–23.
- [26] Yamauchi MM, Miya MU, Nishida M. Complete mitochondrial DNA sequence of the Japanese spiny lobster *Panulirus japonicus*. *Gene*, 2002, 295(1): 89–96.
- [27] Elmerot C, Arnason U, Gojobori T. The mitochondrial genome of pufferfish, *Fugu rubripes*, and ordinal teleostean relationships. *Gene*, 2002, 295(2): 163–172.
- [28] Birkyc W, Fuerst P, Marruyama T. Organelle gene diversity under migration, mutation and drift: equilibrium expectations, approach to equilibrium, effects of heteroplasmic cells, and comparison to nuclear genes. *Genetics*, 1998, 121: 613–627.

