

七鳃鳗遗传多样性与演化研究进展

林斌彬 张子平** 王艺磊* 张雅芝

(集美大学水产学院 水产科学技术与食品安全省高校重点实验室 厦门 361021)

摘要: 七鳃鳗(Petromyzonidae)是目前已知最古老的脊椎动物中惟一的幸存者。对其资源保护和演化发育生物学的研究正日益受到重视。本文从染色体、蛋白质和 DNA 水平总结近年来七鳃鳗遗传多样性与演化方面的研究进展。重点介绍了限制性酶切片长度多态性、DNA 随机扩增多态性、DNA 扩增片段长度多态性、微卫星 DNA 标记等技术及线粒体 DNA 和功能基因研究应用于七鳃鳗种群遗传多样性、遗传分化、遗传结构、种质鉴定与渔业资源管理及系统进化等方面的新进展。

关键词: 七鳃鳗;遗传多样性;演化

中图分类号: Q951 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2009)01-159-08

Genetic Diversity and Evolution of Lamprey

LIN Bir-Bin ZHANG Zi-Ping** WANG Yi-Lei* ZHANG Ya-Zhi

(The Key Laboratory of Science and Technology for Aquaculture and Food Safety, Fisheries College, Jimei University, Xiamen 361021, China)

Abstract: Lamprey is a modern representative of the ancient jawless vertebrates. Studies on its natural resource protection and evolution have received increasing attention in recent years. In this paper, the progress of genetic diversity and systematic evolution of lamprey have been reviewed at of level chromosome, protein and DNA. The emphasis of the paper concentrates of RFLP, RAPD, AFLP, SSR, mtDNA and functional genes in the study of genetic diversity, genetic differentiation, genetic structure, germplasm identification, fisheries resources and systematic evolution in lamprey.

Key words: Lamprey; Genetic diversity; Evolution

七鳃鳗隶属于圆口纲(Cyclostomata)七鳃鳗目(Petromyzoniformes)七鳃鳗科(Petromyzonidae)。广泛分布于寒、温带的淡水和近海水域,包括非寄生、淡水寄生及洄游寄生种类。全世界现存七鳃鳗目包括 1 科 3 亚科 11 属 48 种,其中有 32 个种栖息于淡水,18 个种营寄生生活。我国有 1 属 3 种,均分布在东北,即东北七鳃鳗(*Lampetra morii*)、雷氏七鳃鳗(*L. reissneri*)和日本七鳃鳗(*L. japonica*),其中日本七鳃鳗是我国惟一的海淡水洄游种类。七鳃鳗的外形特征与蛇、黄鳝(*Monopterus albus*)相似,体呈鳗形,尾部侧扁。头的两侧各在眼睛之后有一行 7 个分离的鳃孔,鳃孔与眼睛排成一直行,外观上形成 8 个像眼睛的点,故也通称八目鳗。七鳃鳗

的脂肪含量高,为名贵食用鱼类,其蛋白质、维生素 A、D 的含量也都较高。七鳃鳗还可入药,具有很高的药用价值^[1]。近年来,由于产卵场和幼体的生活环境遭到了严重破坏,加上水质污染影响生存环境,部分七鳃鳗资源量急剧下

基金项目 福建省人事厅“百千万人才工程”基金项目;集美大学创新团队基金项目(2008A001);

*通讯作者, E-mail: ylwang@jmu.edu.cn;

第一作者介绍 林斌彬,女,硕士;研究方向:水产养殖与生物技术; E-mail: binlinlin@jmu.edu.cn.

**目前地址:美国德克萨斯州立大学化学与生化系(Current address: Department of Chemistry and Biochemistry, Texas State University, San Marcos, Texas 78666, USA).

收稿日期:2008-06-10,修回日期:2008-11-25

降,遗传多样性遭到严重破坏,有些种类已处于濒危状态。因此研究七鳃鳗的遗传多样性对七鳃鳗的资源保护具有重要意义。

七鳃鳗是已知最古老的脊椎动物中惟一的幸存者,三十多亿年前就已存在,在系统进化过程中几乎没有形态学上的变化,故有活化石之称。七鳃鳗作为联系无脊椎动物与脊椎动物之间的重要桥梁,反映了无脊椎动物的进化历史。同时,作为脊椎动物最直接的祖先,七鳃鳗又是脊椎动物演化发育生物学研究的重要模式动物。这方面的研究在 19 世纪初就开始受到了广泛重视^[2],尤其是对七鳃鳗的遗传多样性和系统演化关系的研究最为突出。本文主要从染色体水平、蛋白质水平及 DNA 水平 3 个层次上简要概述国内外在该领域的研究进展。

1 研究进展

1.1 染色体水平 脊椎动物的起源与演化是生命科学中备受关注的课题之一。现在被广泛接受的理论是,脊椎动物的祖史物种通过全基因组水平的染色体加倍,为生物的演化创新提供了物质基础,使得与无脊椎动物的结构有显著不同的脊椎动物(具有脊索、背神经管、鳃裂和分节的肌肉等)得以产生^[3]。故此,七鳃鳗作为已知最古老的脊椎动物中惟一的幸存者,研究它的染色体对于探讨脊椎动物的起源与演化有重大意义。Sasaki 和 Potter 等研究雷氏七鳃鳗(*Eutosphenum Lampetra reissneri*)和短头七鳃鳗(*Mordacia mordax*)的染色体^[4,5],观察到染色体数目在不同种类间有较大的变化, $2n = 60 \sim 168$ 。到目前为止,有 10 多种七鳃鳗的染色体被研究报道,结果表明,北半球的七鳃鳗具有极高的染色体数目 $2n = 142 \sim 168$,且大多数是端部或近端部着丝点染色体;南半球七鳃鳗则具有相对低的染色体数目 $2n = 60 \sim 156$,且多数是中部或亚中部着丝点染色体^[6]。然而,由于七鳃鳗的染色体数目多且体积非常小,进行核型分析有很大困难,所以这方面的研究进展不大。但是上述的研究结果已为脊椎动物起源的染色体倍增学说提供了部分证据。另外,从一

些学者提出的硬骨鱼类发生过特异的染色体倍增的假说^[7]得到启示,我们还认为,七鳃鳗中一些种类的染色体数目是另一些种类染色体数目的两倍甚至更多,可能表明在七鳃鳗的演化中除了发生过与脊椎动物的起源有关的全基因组水平的染色体倍增之外,还发生过七鳃鳗特异的染色体倍增。当然这仍需进一步的研究以证实我们的看法。

1.2 蛋白质水平 蛋白质(酶)多态性研究主要是运用蛋白质电泳技术从基因的表达产物——蛋白质水平探讨遗传变异。鱼类的蛋白质遗传多样性的研究主要集中在同工酶(等位酶)、血清蛋白、血红蛋白、肌肉蛋白等,其中同工酶分析技术应用较为广泛。但国内关于七鳃鳗同工酶方面报道并不多,仅见李淑兰^[8]等通过聚丙烯酰胺凝胶电泳研究了乳酸脱氢酶在雷氏七鳃鳗 5 种不同组织中的表达。而该技术在国内外应用于七鳃鳗遗传多样性的研究已较为普遍。Engelhorn 等^[9]测定了 17 种等位酶在普氏七鳃鳗(*Lampetra planeri*)、福氏七鳃鳗(*L. fluviatilis*)、乌克兰七鳃鳗(*Eudontomyzon mariae*)和海七鳃鳗(*Petromyzon marinus*)的多态性分布,发现了 16 个种间特异性位点,可用于种间鉴别。Krueger 等^[10]和 Peter 等*利用淀粉水平凝胶电泳对海七鳃鳗群体遗传结构进行了研究,发现不同地理群体间在多个多态位点上有显著差异,并且在东部存在 3 个显著分化的族群:第一个是洄游性群体;第二个是上游四大湖(苏必利尔湖、休伦湖、密歇根湖和伊利湖)的群体;第三个是安大略湖和 3 个纽约州湖泊的群体。Wright 等^[11]对海七鳃鳗整个自然分布区内 53 个地理群体的遗传结构进行了全面研究,发现不同群体间等位基因频率差异显著,不同水系间的差异显著大于水系内部不同地理群体间的差异。伊利湖和安大略湖间的生殖隔离表明不同湖间的群体迁移有限。Ward 等^[12]在

* Peter J H. Commercial fishing in Lake Huron, 1800 - 1915: the exploitation and decline of whitefish and lake trout. MA Thesis, University of Western Ontario, London, 1981, 164.

普氏七鳃鳗中应用聚丙烯酰胺凝胶电泳技术确定了 30 个等位酶位点,每个位点的平均杂和度为 0.076 ± 0.031 ,这与其他脊椎动物所记载的相关数据有很高的相似性。Yamazaki 等^[13]利用等位酶电泳分析了来自欧亚东部不同区域的叉牙七鳃鳗的亲缘关系,结果显示来自俄罗斯阿穆尔河(即黑龙江)上游的雷氏叉牙七鳃鳗(*Lethenteron reissneri*)与来自鄂毕流域、勒拿流域、阿穆尔河中部、库页岛和北海道的黑尾叉牙七鳃鳗(*L. kessleri*)亲缘关系较近,它们与来自日本群岛和南韩半岛的雷氏叉牙七鳃鳗北部与南部类型(*Lethenteron* sp. N northern form 和 *Lethenteron* sp. S southern form)亲缘关系较远。阿穆尔河上游雷氏叉牙七鳃鳗的躯体肌节数(63~76)与黑尾叉牙七鳃鳗的躯体肌节数(64~73)非常接近,却与来自日本群岛和南韩半岛的雷氏叉牙七鳃鳗北部(51~66)和南部类型(49~62)的躯体肌节数有显著差异。据此, Yamazaki 等^[13]提出,来自阿穆尔河上游的雷氏叉牙七鳃鳗与黑尾叉牙七鳃鳗应具有相同的分类地位,可称为雷氏叉牙七鳃鳗混合种;在日本叉牙七鳃鳗(*L. japonicum*)、雷氏叉牙七鳃鳗混合种与雷氏叉牙七鳃鳗北部类型之间的亲缘关系较密切;而雷氏叉牙七鳃鳗南部类型与叉牙七鳃鳗(*Lethenteron*)、七鳃鳗(*Lampetra*)、楔齿七鳃鳗(*Entosphenus*)等其他种类之间亲缘关系较远。同时,根据遗传和形态上的差异,应将来自日本群岛和南韩半岛的雷氏叉牙七鳃鳗北部与南部类型分为两个独立的种。将日本叉牙七鳃鳗、雷氏叉牙七鳃鳗混合种、雷氏叉牙七鳃鳗北部类型作为单源群,用简约法重新构建的分子树显示,过去提出的七鳃鳗的非寄生种起源于寄生种的理论可能需要重新探讨。另外,雷氏叉牙七鳃鳗南部类型可能是叉牙七鳃鳗、七鳃鳗以及楔齿七鳃鳗的直接祖先。

1.3 DNA 水平 近年来,DNA 分子标记技术迅速发展,相继建立了限制性酶切片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)、随机扩增多态性 DNA(random amplified polymorphic DNA, RAPD)、扩增片段长度多态性

(amplified fragment length polymorphism, AFLP)、微卫星 DNA(microsatellite DNA)和线粒体 DNA(mitochondrial DNA, mtDNA)等专门技术,已成为七鳃鳗遗传多样性研究的主要手段。七鳃鳗 mtDNA 和功能基因研究则使脊椎动物系统演化关系的研究更进一步得到拓展。

1.3.1 RFLP 研究 RFLP 技术为 Grodzicker 等 1974 年所创建^[14],1980 年 Bostein 首先提出了利用 RFLP 作为标记构建遗传图谱^[15],开创了直接应用 DNA 多态性发展遗传标记的新阶段。Docker 等^[16]利用筛选出的 5 个 RFLP 标记对太平洋七鳃鳗(*Entosphenus tridentatus*)线粒体基因片段(*ND2* 和 *ND5*)进行遗传变异研究。他们用 2 种或 3 种限制性内切酶酶切 *ND2* 和 *ND5* 基因,并扩增酶切片段。这两个片段在 1 246 个样品中分别检测到了 18 个变异位点和 29 个单倍型(haplotypes)。这些标记可用于其他地理种群遗传分化的研究。

1.3.2 RAPD 研究 RAPD 由 Williams 等于 1990 年发明^[17]。RAPD 已被广泛用于遗传多样性分析和基因作图。但因其受反应条件影响较大,故而重复性较差。Mejia 等^[18]从 8 个引物组合中产生了 88 个 RAPD 标记用于墨西哥的双生七鳃鳗(*Lampetra geminis*)5 个种群 77 个样品的遗传多样性分析。数据分析表明种群内遗传差异显著,而种群间缺乏遗传变异,这可能与该七鳃鳗种群具有低 DNA 变化率这一特征有关。由于不同种类七鳃鳗的幼体难以从形态学上进行鉴别, Yamazaki 等^[19]利用 4 种日本的七鳃鳗,即日本叉牙七鳃鳗、黑尾叉牙七鳃鳗、来自北部和南部的两种叉牙七鳃鳗和太平洋七鳃鳗成体样品同时进行 RAPD 分析,他们成功地从 65 个 RAPD 标记中筛选出 7 个具有太平洋七鳃鳗种的特异性的 RAPD 标记。并证实过去曾报道有太平洋七鳃鳗成体存在的位于日本本州岛东部的那珂川也有太平洋七鳃鳗幼体的存在,提示了该河流是太平洋七鳃鳗可能的定居点之一。

1.3.3 AFLP 研究 AFLP 结合了 RFLP 技术的可靠性和 RAPD 技术的高效性。已在物种的遗传多样性、高密度遗传图谱的构建、遗传育种操

作效应监测、种质鉴定、基因的定位及分离、系统分类和进化等方面得到了广泛应用。Lin 等^[20]采用 7 对选择性引物对 8 个地理群体,即分别来自美国 John Day River (JD)、Klamath River (KLA)、Moose River Weir (MRW)、Willamette River (WR)、North Fork Toutle River (NFT)、Rogue River (RR)、Deschutes River (DR) 7 条河流和日本的 Naka River (NR) (即那珂川) 的太平洋七鳃鳗,共 218 个个体的 DNA 进行 AFLP 扩增。结果表明,这些七鳃鳗的遗传变异大多数来自于群体内个体间,群体间遗传变异不大;运用 Structure 软件对不同群体的个体重新进行遗传分组,结果显示不同的群体中存在着频繁的群体间杂交与基因渗透;聚类分析结果显示太平洋东北部的 6 个群体之间差异明显小于它们与日本 (NR) 和阿拉斯加 (MRW) 两个地理距离相距较远的群体间的差异。据文献调查,此项研究是第一个用 AFLP 研究七鳃鳗地理群体遗传学的成功报道。

1.3.4 微卫星 DNA 研究 微卫星 DNA 系指以 2~6 个核苷酸为基本单位串联重复平均分布于整个基因组的 DNA 序列,又称短串联重复 (short tandem repeat, STR) 或简单重复序列 (simple sequence repeats, SSRs)。由于该技术具有丰度高、多态性高、为共显性标记、选择中性、可自动检测等优点,已成为研究种群遗传学以及种间相互关系最有效的遗传标记之一。目前七鳃鳗微卫星标记的开发还较为有限。Bryan 等^[21]开发了海七鳃鳗的 10 个微卫星标记,其中 6 个微卫星标记是直接由海七鳃鳗获得的,另外 4 个微卫星标记是利用相近物种中已开发的微卫星引物对获得的。Bryan 等^[22]进一步利用其中 8 个海七鳃鳗微卫星标记研究北美大湖区海七鳃鳗的入侵模式及遗传多样性。结果显示,由于北美地区邻近湖泊物种之间的相互侵入,导致了较低的基因多样性,遗传差异小。Filcek 等^[23]利用 7 个微卫星标记分析了 4 种七鳃鳗,即海七鳃鳗、美洲溪七鳃鳗 (*Lampetra appendix*)、北方溪七鳃鳗 (*Ichthyomyzon fossor*) 和银七鳃鳗 (*I. unicuspis*) 的遗传差异,结果显示,

后三者有很高的相似性。Takeshima 等^[24]从墨西哥的叉牙七鳃鳗北部类型开发了 17 个微卫星标记,其中 Pma2 来自海七鳃鳗,另有 9 个微卫星标记可用于日本叉牙七鳃鳗及叉牙七鳃鳗南部类型的遗传多样性研究。此外,笔者所在的实验室开发了太平洋七鳃鳗的 11 个微卫星标记*,其中 9 个是利用近源种的 SSR 引物开发的,这些微卫星标记用于研究来自太平洋 7 个地区^[20]的太平洋七鳃鳗群体 210 个个体的遗传结构,仅 5 对 SSR 引物具有较好的多态、较强的特异性,结果表明 7 个太平洋七鳃鳗群体的杂合度均较高,不同地理群体两两之间的 F_{st} 值及 Nei's 遗传距离分析显示,阿拉斯加的群体与其他群体之间的 F_{st} 值较高,出现了较明显的遗传分化,这与本实验室中 AFLP 技术的分析结果吻合。这些标记是七鳃鳗亲缘关系分析的有效工具。预计还可在七鳃鳗的遗传多样性、高密度遗传图谱的构建等方面得到进一步的应用。

1.3.5 mtDNA 研究 mtDNA 已广泛用于七鳃鳗种群遗传学和进化遗传学的研究。Docker 等^[25]测定了七鳃鳗属 mtDNA 细胞色素 *b* 基因和 ND3 基因全序列,根据序列进行了 11 种七鳃鳗的分子进化分类研究。认为在采用 mtDNA 序列进行分子进化分析时,应该综合考虑物种的繁殖模式及生态特点。Rodríguez-Muñoz 等^[26]利用 mtDNA 研究来自北美和西班牙河流的海七鳃鳗群体遗传,结果表明,来自这两个地区的海七鳃鳗在溯河洄游产卵时无交叉。Waldman 等^[27]拟通过 mtDNA 多态分析技术来确定海七鳃鳗是否为安大略湖土著种,试图为该物种的资源管理模式提供参考。Yamazaki 等^[28]通过比较两种叉牙七鳃鳗北部类型和南部类型 mtDNA 细胞色素氧化酶亚基序列,找出了可用于分类鉴定的遗传差异。

有学者也利用 mtDNA 进行七鳃鳗的系统进化分类与有颌类起源的研究。这是一个在生

* 林斌彬. 太平洋七鳃鳗遗传多样性的分析. 厦门:集美大学硕士学位论文, 2007.

物学界长久以来广受重视的问题,如盲鳗、七鳃鳗及有颌脊椎动物之间的关系等。目前存在两种假说,一种为圆口类理论,即七鳃鳗与盲鳗属同一圆口分化支,有颌类是它们的姐妹支;另一个为脊椎动物理论,即七鳃鳗与有颌类同属脊椎动物分化支,盲鳗是它们的姐妹支。Delarbre 等^[29~33]先后测定了无颌类福氏七鳃鳗、大西洋盲鳗 (*Myxine glutinosa*) 和蒲氏粘盲鳗 (*Eptatretus burgeri*) 及有颌类小点猫鲨 (*Scyliorhinus canicula*) mtDNA 全序列,拟通过这些序列的比较分析解决目前有颌类相互关系学说的争论。但是通过 3 种计算方法却发现,基于这些 mtDNA 全序列构建的演化树既不支持圆口类理论,也不支持脊椎动物理论,无法解决它们之间的演化问题。故此,该作者认为需通过核基因组序列的比较研究才能解决有颌类起源的问题。Lee 等^[34]测定了海七鳃鳗线粒体基因组的全序列,分析了该种线粒体基因组基因的组成情况,发现编码蛋白质的基因其顺序和转录方向与其他脊椎动物线粒体中的状况基本一致,表明脊椎动物线粒体基因组的结构在脊椎动物进化的早期就已建立。

1.3.6 功能基因演化研究 由于七鳃鳗的重要进化地位,通过对七鳃鳗功能基因的分析研究可使我们更深入地了解脊椎动物的起源和演化。Sower 等^[35]通过基因的结构和免疫细胞化学分析认为海七鳃鳗中只存在一种类促性腺激素 (gonadotropin hormone beta-like, GTH-like) 蛋白,演化树分析该基因与卵泡刺激素 (follicle stimulating hormone, FSH) 和黄体生成素 (luteinizing hormone, LH) 不聚成一支,推测它与 FSH 及 LH 同样起源于一种原始的糖蛋白,并非 FSH 和 LH 的祖先。Kawakoshi 等^[36]对来源于 6 种不同的鱼,包括 3 种七鳃鳗:澳大利亚阔口七鳃鳗 (*Geotria australis*)、日本叉牙七鳃鳗及海七鳃鳗,3 种粘盲鳗:大西洋盲鳗、新西兰粘盲鳗 (*Eptatretus cirrhatius*) 和褐副盲鳗 (*Paramyxine atami*) 的心脏或脑中的一个编码 C-型促尿钠多肽 (C-type natriuretic peptide, CNP-4) 基因的分子系统学进行分析,发现该基因是

促尿钠多肽家族的祖始基因。Moriyama 等^[37]的研究发现,从海七鳃鳗的脑垂体克隆到的生长激素基因是生长激素/催乳素/生长催乳素基因家族中的祖先基因,且第五外显子的结构组成也反映了这一祖先基因的结构。并认为在脊椎动物的进化早期刺激生长的内分泌机制已经建立。

一般认为,适应性免疫系统是脊椎动物特有的。随着基因组计划的实施及生物信息学的发展,七鳃鳗免疫基因的研究更是为了解适应性免疫的起源与演化问题提供了可能。许多学者在七鳃鳗的淋巴样细胞中证实有与 T 细胞受体 (T cell receptor, TCR)、白细胞分化群 4 (cluster of differentiation 4, CD4)、CD45、CD8、CD98、抗原处理相关转运体蛋白 (transporter associated with antigen processing, TAAP)、T 细胞受体磷脂酰肌醇-3 激酶 (B-cell adaptor for phosphoinositide 3-kinase, BCAP) 和前 B 细胞基因 (pre-B lymphocyte gene, *VpreB*) 等免疫相关基因的同源基因的表达。Klein 领导的研究小组在七鳃鳗适应性免疫系统的演化研究中贡献突出。该小组^[38]从海七鳃鳗类淋巴细胞的转录产物中鉴定出 TCR 和 CD4 的同源基因。这两个基因具有适应性免疫抗原受体基因序列的基本特征,推测其可能是 TCR 基因和 CD4 基因的祖先基因。由于 CD45 在有颌类脊椎动物中系受体型蛋白酪氨酸激酶,在淋巴细胞的发育和活化中发挥重要作用。他们^[39]以海七鳃鳗为模型从基因结构、剪切位点、多态性和系统发生等角度,探讨 CD45 基因的演化。在海七鳃鳗淋巴细胞中发现 CD45 免疫因子的表达,该基因缺乏编码该蛋白胞外部分的外显子,且只有 1 个结构域,不同于哺乳动物中含 2~3 个型纤维连接蛋白结构域;该基因的转录子由于不同的剪切方式存在许多变异体。这些变异体有许多在其他脊椎动物中未曾报道过。这些变异体的多态位点不仅存在于编码蛋白分子胞质外部分的基因片段还存在于编码蛋白分子胞质区部分的基因片段;系统发生学分析推测该基因的始祖基因可能在体腔动物从假体腔动物分化

出来之前就已经存在。该研究小组^[40]从海七鳃鳗的 cDNA 文库中还获得了与哺乳类的 ATP 结合盒 B9 (ATP-binding cassette B9: ABCB9)、TAP1 和 TAP2 蛋白高度相似的 ABCB 转运因子 (Pema-ABCB9), 它们在主要组织相容性复合体分子的抗原呈递过程中发挥作用。该基因在内含子和外显子的组成上与 TAP 相似, 在单倍体基因组中是单拷贝的, 其进化速度比 TAP1 和 TAP2 基因慢 4~10 倍。此外, 该研究小组^[41]还在类淋巴细胞中发现了 BCAP 同源基因。BCAP 是脊椎动物 B 淋巴受体细胞中的一个重要的适应性免疫基因, 可使抗原受体结合的蛋白质酪氨酸磷酸化, 从而调控下游的效应分子。其他的研究小组^[42]也从海七鳃鳗的 cDNA 文库中筛选出与哺乳动物 B 淋巴受体的适应性免疫基因 (*VpreB*) 在结构上具有同源性的基因。这些成果提示着七鳃鳗可能存在适应性免疫系统的原始形式。随着研究的深入, 相信从七鳃鳗会获得更多的证据与信息来揭示脊椎适应性免疫应答的起源和演化。刘岑杰等^[43]对包括七鳃鳗在内的无颌类脊椎动物适应性免疫系统的进化也做了很好的综述。

2 展 望

综上所述, 七鳃鳗遗传多样性与演化方面的研究近年来已取得了一系列进展, 在同工酶、mtDNA、和 cDNA 基因序列等水平的研究方面都积累了丰富的资料。但应用 AFLP、SSR, 特别是单核苷酸多态性分析 (single nucleotide polymorphism, SNP) 等分子标记评估种群的遗传多样性和系统演化的研究较少, 还有待进一步完善和提高。目前我国在七鳃鳗种群遗传学方面的研究相对滞后, 缺乏对我国几种七鳃鳗地理种群遗传多样性及遗传结构等的系统研究。鉴于七鳃鳗在遗传、发育演化及渔业资源保护和管理研究领域的重要理论价值与实践意义, 应加强对我国不同地理群体七鳃鳗的种群遗传结构、遗传分化、种间及种内群体间遗传结构的时空动态分布、种群间的遗传关系等遗传多样性研究; 要建立七鳃鳗种质资源基因库, 并且在

此基础上, 积极开展七鳃鳗分子标记、遗传进化、系统分类、基因定位、构建遗传图谱等工作, 为长期合理利用我国七鳃鳗资源奠定良好基础。

目前, 在美国 NIH 的资助下, 加州理工学院、华盛顿大学圣路易斯和密歇根州立大学等已经对海七鳃鳗的全基因组和 EST 进行了大规模测序 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/viewer.fcgi?db=nucest&id=116025037>)。近期我国学者^[44]也开展了日本七鳃鳗肝 EST 的测序, 随着七鳃鳗基因组拼接成功和大量 EST 的功能确认, 在七鳃鳗遗传和演化方面的研究步伐将大大加快。

参 考 文 献

- [1] Close D A, Jackson A D, Conner B P, et al. Traditional ecological knowledge of Pacific Lamprey (*Entosphenus tridentatus*) in northeastern Oregon and southeastern Washington from indigenous peoples of the confederated tribes of the umatilla Indian reservation. *Journal of Northwest Anthropology*, 2004, **38**(2): 141~162.
- [2] Janvier P, Lund R. *Hardistiella montanensis* n gen et sp (Petromyzontidae) from the Lower Carboniferous of Montana with remarks on the affinities of the lampreys. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1983, **2**: 407~413.
- [3] Dehal P, Boore J L. Two rounds of whole genome duplication in the ancestral vertebrate. *PLoS Biology*, 2005, **3**(10): e314.
- [4] Sasaki M, Hitotsumachi S. Notes on the chromosomes of a freshwater lamprey, *Entosphenum reissneri* (Cyclostomata). *Chromosome Information Service*, 1967, **8**: 22~24.
- [5] Potter I C, Robirsen E S, Walton S M. The mitotic chromosomes of the lamprey *Mordacia mordax* (agnatha: Petromyzonidae). *Cellular and Molecular Life Sciences*, 1968, **24**: 966~967.
- [6] 王迎春, 张利民. 日本七鳃鳗染色体数目的研究. 烟台师范学院学报, 1990, **6**(1): 71~72.
- [7] Meyer A, Van de Peer Y. From 2R to 3R: evidence for a fish-specific genome duplication (FSGD). *Bioessays*, 2005, **7**(9): 937~945.
- [8] 李淑兰, 弭晓菊. 瑞氏七鳃鳗乳酸脱氢酶 (LDH) 同工酶凝胶电泳分析. 生物技术, 1996, **6**(6): 18~20.
- [9] Engelhorn R, Schreiber A. Allozyme polymorphisms and biochemical-genetic taxon markers in Lampreys (*Lampetra*, *Eudontomyzon*, *Petromyzon*). *Biochemical Genetics*, 1997, **35**: 233~249.

- [10] Krueger C C. Detection of variability at isozyme loci in sea lamprey, *Petromyzon marinus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1980, **37**: 1 630 ~ 1 634.
- [11] Wright J, Krueger C C, Brüssard P F, *et al.* Sea lamprey (*Petromyzon marinus*) populations in northeast North America: genetic differentiation and affinities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1985, **42**: 776 ~ 784.
- [12] Ward R D, McAndrew B J, Wallis G P. Enzyme variation in the brook lamprey, *Lampetra planeri* (Bloch), a member of the vertebrate group Agnatha. *Genetica*, 1981, **55**: 67 ~ 73.
- [13] Yamazaki Y, Yokoyama R, Nishida M, *et al.* Taxonomy and molecular phylogeny of *Lethenteron lampreys* in eastern Eurasia. *Journal of Fish Biology*, 2006, **68**: 251 ~ 269.
- [14] Welsh J, McClelland M. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. *Nucleic Acids Research*, 1990, **18** (24): 7 213 ~ 7 218.
- [15] Botstein D R, White R L, Skolnick M, *et al.* Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphism. *American Journal of Human Genetics*, 1980, **32**: 314 ~ 331.
- [16] Docker M F, Haas G R, Godman D H, *et al.* PCR-RFLP markers detect 29 mitochondrial haplotypes in Pacific lamprey (*Entosphenus tridentatus*). *Molecular Ecology Notes*, 2006, **4**: 350 ~ 353.
- [17] Williams J G K, Kubelik A R, Livak K J, *et al.* DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research*, 1990, **18**: 6 531 ~ 6 535.
- [18] Mejia O, Polaco O J, Gerardo Z. Genetic diversity of Mexican brook lamprey *Lampetra (Tetrapleurodon) geminis* (Alvarez del Villar, 1966). *Genetica*, 2004, **122**: 325 ~ 333.
- [19] Yamazaki Y, Fukutomi N, Oda N, *et al.* Occurrence of larval Pacific lamprey *Entosphenus tridentatus* from Japan, detected by random amplified polymorphic DNA (RAPD) analysis. *Ichthyological Research*, 2005, **52**: 297 ~ 301.
- [20] Lin B B, Wang Y L, Zhang Z P, *et al.* AFLP assessment of genetic diversity in Pacific lamprey. *North American Journal of Fisheries Management*, 2008, **28**: 1 182 ~ 1 193.
- [21] Bryan M B, Libants S V, Warrillow J A, *et al.* Polymorphic microsatellite markers for the landlocked sea lamprey, *Petromyzon marinus*. *Conservation Genetics*, 2003, **4**: 113 ~ 116.
- [22] Bryan M B, Zalinski D, Filcek K B, *et al.* Patterns of invasions and colonization of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in North America as revealed by microsatellite genotypes. *Molecular Ecology*, 2005, **14**: 3 757 ~ 3 773.
- [23] Filcek K B, Gilmore S A, Scribner K T, *et al.* Discriminating lamprey species using multilocus microsatellite genotypes. *North American Journal of Fisheries Management*, 2005, **25**: 502 ~ 509.
- [24] Takeshima H, Yokoyama R, Nishida M, *et al.* Isolation and characterization of microsatellite loci in the threatened brook lamprey *Lethenteron* sp. N. *Molecular Ecology Notes*, 2005, **5**: 812 ~ 814.
- [25] Docker M F, Youson J H, Beamish R J, *et al.* Phylogeny of the lamprey genus *Lampetra* inferred from mitochondrial cytochrome *b* and *ND3* gene sequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1999, **56**: 2 340 ~ 2 349.
- [26] Rodríguez-Muñoz R, Waldman J R, Grunwald C, *et al.* Absence of shared mitochondrial DNA haplotypes between sea lamprey from North American and Spanish rivers. *Journal of Fish Biology*, 2004, **64**: 783 ~ 787.
- [27] Waldman J R, Grunwald C, Roy N K, *et al.* Mitochondrial DNA analysis indicates sea lamprey (*Petromyzon marinus*) indigenous to Lake Ontario. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2004, **133**: 950 ~ 960.
- [28] Yamazaki Y, Goto A, Nishida M. Mitochondrial DNA sequence divergence between two cryptic species of *Lethenteron*, with reference to an improved identification technique. *Journal of Fish Biology*, 2003, **62** (3): 591 ~ 609.
- [29] Delarbre C, Barriol V, Tillier S, *et al.* The main features of the craniate mitochondrial DNA between the *ND1* and the *CO* genes were established in the common ancestor to the lancelet. *Molecular Biology and Evolution*, 1997, **14**: 807 ~ 813.
- [30] Delarbre C, Spruyt N, Delmarre C, *et al.* The complete nucleotide sequence of the mitochondrial DNA of the dogfish, *Scyliorhinus canicula*. *Genetics*, 1998, **150** (1): 331 ~ 344.
- [31] Delarbre C, Escrivá H, Gallut C, *et al.* The complete nucleotide sequence of the mitochondrial DNA of the agnathan *Lampetra fluviatilis*: bearings on the phylogeny of cyclostomes. *Molecular Biology and Evolution*, 2000, **17** (4): 519 ~ 529.
- [32] Delarbre C, Rasmussen A S, Arnason U, *et al.* The complete mitochondrial genome of the hagfish *Myxine glutinosa*: unique features of the control region. *Journal of Molecular Evolution*, 2001, **53**: 634 ~ 641.
- [33] Delarbre C, Gallut C, Barriol V, *et al.* Complete mitochondrial DNA of the hagfish, *Eptatretus burgeri*: the comparative analysis of mitochondrial DNA sequences strongly supports the cyclostome monophyly. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2002, **22**: 184 ~ 192.
- [34] Lee W J, Kocher T D. Complete sequence of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) mitochondrial genome: a unique gene order and significance for the inference of early vertebrate phylogeny. *Genetics*, 1995, **139**: 873 ~ 887.

- [35] Sower S A, Moriama S, Kasahara M, *et al.* Identification of sea lamprey GTH beta-like cDNA and its evolutionary implications. *General & Comparative Endocrinology*, 2006, **148** (1) : 22 ~ 32.
- [36] Kawakoshi A, Hyodo S, Nozaki M, *et al.* Identification of a natriuretic peptide (NP) in cyclostomes (lamprey and hagfish) : CNP-4 is the ancestral gene of the NP family. *General & Comparative Endocrinology*, 2006, **148** (1) : 41 ~ 47.
- [37] Moriama S, Oda M, Takahashi A, *et al.* Genomic structure of the sea lamprey growth hormone-encoding gene. *General & Comparative Endocrinology*, 2006, **148** : 33 ~ 40.
- [38] Pancer Z, Mayer W E, Klein J, *et al.* Prototypic T-cell receptor and CD4-like coreceptor expressed in lymphocytes of the agnathan sea lamprey. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, **101** : 13 273 ~ 13 278.
- [39] Uinuk-Ool T S, Nikolaidis N, Sato A, *et al.* Organization, alternative splicing, polymorphism, and phylogenetic position of lamprey CD45 gene. *Immunogenetics*, 2005, **57** (8) : 607 ~ 617.
- [40] Uinuk-Ool T S, Mayer W E, Sato A, *et al.* Identification and characterization of a TAP-family gene in the lamprey. *Immunogenetics*, 2003, **55** (1) : 38 ~ 48.
- [41] Uinuk-Ool T, Mayer W E, Sato A, *et al.* Lamprey lymphocyte-like cells express homologs of genes involved in immunologically relevant activities of mammalian lymphocytes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2002, **99** : 14 356 ~ 14 361.
- [42] Cannon J P, Haire R N, Pancer Z, *et al.* Variable domains and a VpreB-like molecule are present in a jawless vertebrate. *Immunogenetics*, 2005, **56** (12) : 924 ~ 929.
- [43] 刘岑杰, 黄惠芳, 马飞等. 无颌类脊椎动物适应性免疫系统的进化. *遗传*, 2008, **30** (1) : 13 ~ 19.
- [44] Zhu L N, Dai Y L, Ma F, *et al.* ESTs analyses of *Lampetra japonica* liver and comparison transcriptome with the jawed vertebrates. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2008, **51** (1) : 27 ~ 37.

《动物学杂志》第十届编辑委员会

主 编: 马 勇

副主编: 宋延龄 赵 勇 彭景榘 徐延恭 顾亦农(常务)

编 委:(以姓氏笔画为序)

马 勇 马建章 王祖望 王跃招 王德华 方盛国 计 翔 孙青原 孙悦华
 刘逸发 许木启 李 宁 李 明 李进华 李枢强 李新正 张正旺 张春光
 张树义 张瑾峰 吴孝兵 陈佩惠 **宋大祥** 宋延龄 宋林生 杨 光 杨增明
 孟安明 宛新荣 郑光美 赵 勇 费 梁 钟文勤 桂建芳 夏国良 顾亦农
 徐存拴 徐宏发 徐延恭 曹 焯 彭贤锦 彭景榘 蒋志刚 魏辅文

责任编辑: 顾亦农 梁 冰