



· 综述 ·

十足目异尾次目线粒体基因组比较分析及重排研究进展

龚理*, 张莹, 韦丽明, 鲁鑫婷, 刘炳舰, 刘立芹, 吕振明

(浙江海洋大学海洋科学与技术学院, 海洋生物种质发掘与利用

国家地方联合工程研究中心, 浙江舟山 316022)

摘要: 近年来, 线粒体基因组被广泛应用于物种鉴定、群体遗传、系统演化及适应性进化等领域。十足目异尾次目是一类体型介于虾类和蟹类之间高度特化的甲壳动物, 在海洋生物系统演化研究中具有十分重要的意义。然而, 与短尾次目相比, 人们对异尾次目线粒体基因组关注度明显不足; 迄今为止对该类群线粒体基因组及基因重排现象仍缺乏系统全面的了解。本研究综述了异尾次目线粒体基因组的研究现状, 并对 GenBank 数据库已公布的 26 种异尾次目线粒体基因组全序列进行了比较分析, 总结了该类群线粒体基因组的基本特征。在此基础上, 首次分析了该类群线粒体基因组常见的重排类型及可能的重排机制。比较发现异尾次目线粒体基因组均发生了重排, 表现为 15 种不同重排类型; 这些重排事件都可以用复制-随机丢失模型和线粒体内重组模型进行合理的解释。综述还对重排现象在异尾次目系统发育中的应用进行了探讨, 以期对异尾次目线粒体基因组进化及系统发育研究提供科学依据。

关键词: 异尾次目; 十足目; 线粒体基因组; 基因重排; 系统发育

中图分类号: S 968.1

文献标志码: A

绝大多数后生动物线粒体基因组是大小为 15~20 kb 的环状 DNA, 通常包含 37 个基因, 即 13 个蛋白质编码基因 (PCG)、2 个核糖体 RNA (rRNA) 基因和 22 个转运 RNA (tRNA) 基因, 另外还有 1 个长的非编码区 (又称控制区或 AT-rich 区)^[1]。近年来, 随着分子生物学技术不断向经典分类学领域渗透, 线粒体基因组在进化分类学领域得到广泛应用, 包括物种鉴定、物种和群体地理格局演化、生物适应性进化以及系统发育等^[2-5]。

一般而言, 脊椎动物的线粒体基因组排序比较稳定, 发生基因重排的几率比较低, 如龚理等^[6]综述了鱼类线粒体基因组发生重排的几率在 4%

左右; 相对而言, 无脊椎动物的线粒体基因组中普遍存在着不同规模的基因重排现象, 头足类^[7]、双壳类^[8]、棘皮动物^[9]和节肢动物^[10]等类群的线粒体基因组都存在丰富的基因重排类型。例如目前 GenBank 数据库中公布的 164 种短尾次目 (Brachyura) [甲壳纲 (Crustacea) 十足目 (Decapoda)] 中就有 78 种线粒体基因组存在 24 种不同类型的基因重排现象, 发生基因重排的比例高达 48%。然而, 与短尾次目相比, 目前异尾次目 (Anomura) 线粒体基因组全序列数据明显不足 (仅 35 种, 其中 9 种存在序列注释有误或者序列不全等问题), 迄今为止对该类群线粒体基因组及基因重排现象

收稿日期: 2022-03-25 修回日期: 2022-06-05

资助项目: 浙江省省属高校基本科研业务费专项 (2021JZ003)

通信作者: 龚理 (照片), 从事海洋生物适应性进化方面研究, E-mail: gongli1027@163.com



仍缺乏较系统的了解。因此, 为更好地了解异尾次目线粒体基因组的基本特征, 本文针对已报道的线粒体基因组全序列进行了比较分析, 并对该类群线粒体基因组常见的重排类型、重排可能的机制及重排现象在系统发育中的应用进行了探讨, 以期全面揭示线粒体基因重排与系统发育之间的联系及基因重排潜在的生物学意义奠定理论基础。

1 异尾次目概述

异尾次目隶属于节肢动物门 (Arthropoda) 甲壳亚门 (Crustacea) 软甲纲 (Malacostraca) 十足目 (Decapoda) 腹胚亚目 (Pleocyemata), 是一类体型介于虾类和蟹类之间高度特化的甲壳动物。根据形态特征异尾次目可分为 3 个主要类群, 铠甲虾型 (squat lobster form)、蟹型 (crab-like form) 和寄居蟹型 (hermit form), 其中寄居蟹型又分为对称寄居蟹类型 (symmetrical hermit form) 和不对称寄居蟹类型 (asymmetrical hermit form)。异尾次目物种生境十分丰富, 在潮间带、红树林、深海热液、淡水河流和陆地上等均有分布^[11]。除营自由生活外, 异尾次目物种还与其他生物进行共生, 如寄居蟹科 (Paguridae) 可以与海葵目 (Actiniaria) 共生, 瓷蟹科 (Porcellanidae) 可以和多毛类共生等。此外, 异尾次目中的一些种还具有较高的经济价值, 如我国北方海域盛产的大寄居蟹 (*Pagurus ochotensis*)、用于饲料加工的刺铠甲虾 (*Munida gregaria*) 以及名贵的堪察加拟石蟹 (*Paralithodes camtschaticus*) (即帝王蟹) 等。

2 异尾次目分类及系统进化研究进展

异尾次目的分类一直以来都饱受争议^[12-14]。19 世纪至 20 世纪上半叶, 异尾次目的分类主要基于成虫的形态学特征 (如口器、触角和腹部等); 从 20 世纪 10 年代开始, 分子生物学手段结合形态学方法用于重新评估异尾次目分类和系统发育研究^[15-17]。按照目前的分类系统, WoRMS (<https://www.marinespecies.org/>) 将现存的异尾次目分为辉虾总科 (Aegloidea)、柱螯虾总科 (Chirostyloidea)、铠甲虾总科 (Galatheaidea)、蝉蟹总科 (Hippoidea)、石蟹总科 (Lithodoidea)、澳洲寄居蟹总科 (Lomisoidea) 和寄居蟹总科 (Paguroidea) 共 7 总科 20 科 335 属, 超过 2 500 种。虽然当前异尾次目的单系性已被广泛接受, 但其科、属和种之间的内部亲缘关系仍不确定, 且一直具有争议^[18-21]。例如关

于寄居蟹和石蟹之间的进化问题, Boas^[22-23] 于 19 世纪末首次提出石蟹是从寄居蟹进化而来的观点, 这在当时也得到了 Bouvier^[24-25] 的支持; 到了 20 世纪末, Cunningham 等^[26] 基于 16S *rRNA* 序列构建的分子系统树提出由寄居蟹向石蟹进化的假说, 即“Hermit to King”假说, 该假说随后被广泛接受^[27]。但同时期的形态分类学家, 如 McLaughlin 等^[28] 发现石蟹幼体的腹板形态和钙化过程均不支持“Hermit to King”假说, 而是支持相反的演化途径, 即“King to Hermit”假说。近年来, 越来越多的分子系统发育树支持“Hermit to King”假说。Tsang 等^[16] 利用 5 个核蛋白编码基因对异尾次目的系统发育关系进行了分析, 首次提出异尾次目中的铠甲虾型和蟹型种类都是从对称型寄居蟹祖先平行演化而来, 支持“Hermit to King”假说; Bracken-Grissom 等^[29] 基于 2 个线粒体基因 (16S *rRNA* 和 12S *rRNA*) 和 3 个核基因片段 (H3、18S *rRNA* 和 28S *rRNA*), 同时结合形态特征以及化石信息对异尾次目类群进行了系统发育关系重建, 结果同样支持“Hermit to King”假说; 刘昕明^[30] 基于形态特征和线粒体 16S *rRNA* 基对我国南海近海及周边海域 74 种异尾次目进行物种鉴定及系统发育分析, 认为门螯寄居蟹科是通过尾部的去钙化向“不对称型寄居蟹”(如活额寄居蟹科和寄居蟹科) 演化, 再通过短尾化逐步演化成“蟹型”(如石蟹科), 结果也支持“Hermit to King”假说。

3 异尾次目比较线粒体基因组学研究

截止 2021 年 12 月 31 日, GenBank 已公布异尾次目 12 科 26 种的线粒体基因组全序列数据 (除去存在问题的 9 种全序列数据: LC222526、LC222533、LC222524、LC222528、LC222534、NC_011013、NC_024202、NC_021458、NC_039112), 其中寄居蟹总科 13 种, 铠甲虾总科 5 种, 柱螯虾总科 3 种, 石蟹总科 2 种, 辉虾总科、蝉蟹总科和澳洲寄居蟹总科各 1 种 (表 1)。

3.1 基因组大小及碱基组成特点

与大多数后生动物线粒体基因组相似, 异尾次目 26 个物种的线粒体基因组均为双链闭合环状分子, 编码 37 个基因, 包括 13 个蛋白质编码基因, 2 个 rRNA 基因, 22 个 tRNA 基因, 此外基因组还包括 1 个富含 AT 的控制区。13 个蛋白质编码基因包括 7 个 NADH 脱氢酶亚基 (*ND1* ~ *ND6*)

表 1 已公布异尾次目线粒体基因组全序列数据及基因重排信息表

物种名 species name	科 family	总科 superfamily	长度/bp length	登录号 accession no.	重排类型 rearrangement type	参考文献 references
长吻辉虾 <i>Aegla longirostri</i>	辉虾科 Aegliidae	辉虾总科 Aegloidea	15 387	MF457407	移位、倒置	[31]
/	异胸虾科 Sternostylidae	柱螯虾总科 Chirostyloidea	16 423	KY352237	移位、倒置	[31]
<i>Sternostylus investigatoris</i>						
/	异胸虾科 Sternostylidae	柱螯虾总科 Chirostyloidea	16 504	KY352238	移位、倒置	[31]
<i>Sternostylus rogeri</i>						
基瓦虾 <i>Kiwa tyleri</i>	基瓦科 Kiwaidae	柱螯虾总科 Chirostyloidea	16 865	NC_034927	移位、倒置	[32]
澳洲寄居蟹 <i>Lomis hirta</i>	澳洲寄居蟹科 Lomisidae	澳洲寄居蟹总科 Lomisoidea	17 239	KY352239	移位、倒置	[31]
毛氏门螯寄居蟹 <i>Pylocheles mortensenii</i>	门螯寄居蟹科 Pylochelidae	寄居蟹总科 Paguroidea	15 093	KY352242	移位、倒置	[31]
日本寄居蟹 <i>P. japonicus</i>	寄居蟹科 Paguridae	寄居蟹总科 Paguroidea	16 401	LC222532	移位、倒置	[33]
相似寄居蟹 <i>P. similis</i>	寄居蟹科 Paguridae	寄居蟹总科 Paguroidea	17 100	MK673512	移位、倒置	未发表
黑体寄居蟹 <i>P. nigrofascia</i>	寄居蟹科 Paguridae	寄居蟹总科 Paguroidea	15 423	NC_042412	移位、倒置	[34]
堪察加拟石蟹 <i>P. camtschaticus</i>	石蟹科 Lithodidae	石蟹总科 Lithodoidea	16 720	NC_020029	移位、倒置	[35]
扁足拟石蟹 <i>P. platypus</i>	石蟹科 Lithodidae	石蟹总科 Lithodoidea	16 883	NC_042240	移位、倒置	[36]
长手寄居蟹 <i>P. longicarpus</i>	寄居蟹科 Paguridae	寄居蟹总科 Paguroidea	15 630	NC_003058	移位、倒置	[37]
椰子蟹 <i>Birgus latro</i>	陆寄居蟹科 Coenobitidae	寄居蟹总科 Paguroidea	16 411	NC_045091	移位、倒置	[38]
短腕陆寄居蟹 <i>Coenobita brevimanus</i>	陆寄居蟹科 Coenobitidae	寄居蟹总科 Paguroidea	16 393	NC_050386	移位、倒置	[39]
橙红陆寄居蟹 <i>Coenobita perlatus</i>	陆寄居蟹科 Coenobitidae	寄居蟹总科 Paguroidea	16 447	KY352234	移位、倒置	[31]
灰白陆寄居蟹 <i>Coenobita rugosus</i>	陆寄居蟹科 Coenobitidae	寄居蟹总科 Paguroidea	16 427	KY352235	移位、倒置	[31]
澳洲陆寄居蟹 <i>Coenobita variabilis</i>	陆寄居蟹科 Coenobitidae	寄居蟹总科 Paguroidea	16 421	KY352236	移位、倒置	[31]
下齿细螯寄居蟹 <i>Clibanarius infraspinus</i>	活额寄居蟹科 Diogenidae	寄居蟹总科 Paguroidea	16 504	NC_025776	移位、倒置	[40]
鳞纹真寄居蟹 <i>Dardanus arrosor</i>	活额寄居蟹科 Diogenidae	寄居蟹总科 Paguroidea	16 592	MW147148	移位、倒置	[41]
红星真寄居蟹 <i>Dardanus aspersus</i>	活额寄居蟹科 Diogenidae	寄居蟹总科 Paguroidea	16 916	MW715812	移位、倒置	[41]
/	管须蟹科 Albuneidae	蝉蟹总科 Hippoidea	15 596	KY352240	移位、倒置	[31]
<i>Stemonopa insignis</i>						
铠甲虾 <i>M. gregaria</i>	刺铠虾科 Munididae	铠甲虾总科 Galattheoidea	16 326	NC_030255	移位	[42]
劳盆拟刺铠虾 <i>Munidopsis lauensis</i>	刺铠虾科 Munididae	铠甲虾总科 Galattheoidea	17 483	MH717895	移位	[43]
威氏拟刺铠虾 <i>Munidopsis verrilli</i>	刺铠虾科 Munididae	铠甲虾总科 Galattheoidea	17 896	MH717896	移位	[43]
红斑新岩瓷蟹 <i>Neopetrolisthes maculatus</i>	瓷蟹科 Porcellanidae	铠甲虾总科 Galattheoidea	15 324	NC_020024	移位	[44]
哈氏岩瓷蟹 <i>Petrolisthes haswelli</i>	瓷蟹科 Porcellanidae	铠甲虾总科 Galattheoidea	15 348	NC_025572	移位	[45]

注: / 该物种无中文名。

Notes: / The species lacks a Chinese name.

和 ND4L), 3 个细胞色素 C 氧化酶亚基 (COI ~ COIII), 2 个 ATP 合成酶亚基 (ATP6 和 ATP8) 和一个细胞色素 b 脱辅基酶 (Cyt b); 2 个 rRNA 基因

分别编码大亚基 16S (16S rRNA) 和小亚基 12S (12S rRNA); 22 个 tRNA 基因中的 18 个 (A、C、D、E、F、G、H、I、K、M、N、P、Q、R、T、

V、W、Y)各自转运1种氨基酸,而丝氨酸(S)和亮氨酸(L)均由2个tRNA转运。控制区在线粒体基因组中十分重要,主要用于调控DNA的复制和转录^[46-47];它是线粒体基因组中变异速率最快的区域,其最主要的特征是富含串联重复序列且AT含量特别高。26种异尾次目线粒体基因组中

各自的蛋白质编码基因、rRNA基因和tRNA基因的序列长度均相对保守,但是线粒体基因组全长却相差很大(15 093~17 896 bp),这主要因为控制区有着显著的长度变异(100~2 036 bp)(图1);基因间隔区长度差异在一定程度上也影响了线粒体基因组全长异质性。

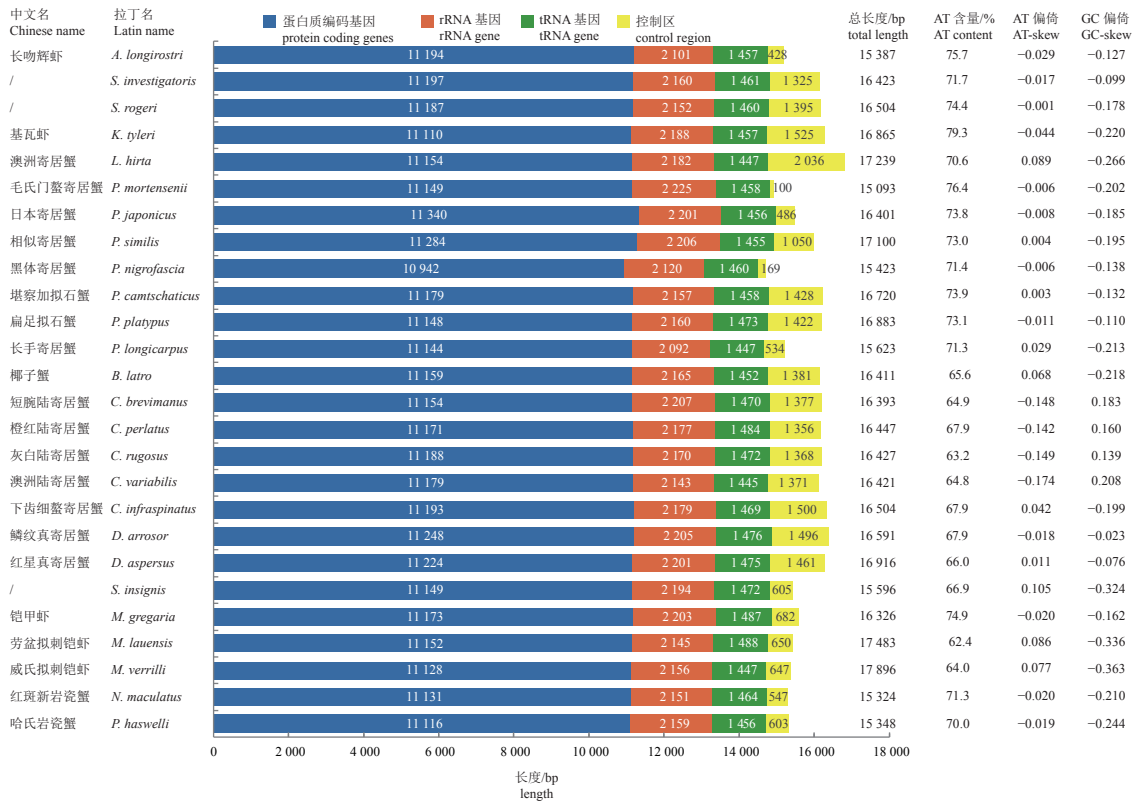


图 1 26 种异尾次目线粒体基因组中蛋白质编码基因、rRNA 基因、tRNA 基因、控制区和线粒体基因组全长以及线粒体基因组 AT 含量、AT 偏倚和 GC 偏倚

/ 表示该物种无中文名; 下同。

Fig. 1 The lengths of PCG, rRNA, tRNA, control region and the whole mitogenome among 26 Anomuran species, and the AT content, AT-skew and GC-skew of the whole mitogenome sequences

/ The species lacks a Chinese name; the same below.

26 种异尾次目线粒体基因组的 AT 碱基含量为 62.4%~79.3%, 呈现出明显的 AT 偏向性(图 1), 这与绝大多数短尾次目线粒体基因组特征一致^[48-49]。AT 偏倚(AT-skew)有正值也有负值,但其绝对值都很小,表明 A、T 两种碱基含量相差并不明显;相反,虽然 GC 偏倚(GC-skew)也同样存在正负值,但其绝对值都较大,表明 G 碱基和 C 碱基相差明显(图 1)。

3.2 蛋白质编码基因

26 种异尾次目线粒体基因组中, 13 个蛋白质编码基因密码子具有以下特点: COI、COII、

COIII、Cyt b、ND2 和 ND4L 等 6 个基因均以 ATN 作为起始密码子; ATP6、ATP8、ND1、ND4、ND5 和 ND6 等 6 个基因的起始密码子包括 ATN 和 GTG; ND3 基因的起始密码子除了 ATN 和 GTG 之外, 还有 TTG 这种不常见的类型。需要注意的是, 辉虾科长吻辉虾(MF457407)的 COI 基因以 AAA(Lys)作为起始密码子, 石蟹科堪察加拟石蟹(NC_020029)、刺铠甲科铠甲虾(NC_030255)和瓷蟹科红斑新岩瓷蟹(NC_020024)的 COI 基因均以 ACG(Thr)作为起始密码子, 刺铠甲科铠甲虾(NC_030255)的 ND1 基因以 TTT

(Phe) 作为起始密码子, 我们认为这些罕见的起始密码子很有可能是错误注释的结果; 当然也有观点认为以上这些不常见的起始密码子可在转录后通过 RNA 编辑作用转换成正常的起始密码子 (Met), 然后翻译成特定的蛋白质^[50], 但是该观点还需要通过更多的实验数据来证实。终止密码子使用情况显示, 12 个蛋白质编码基因 (*ATP6*、*ATP8*、*COI*、*COII*、*COIII*、*Cyt b*、*ND1*、*ND2*、*ND3*、*ND4L*、*ND4* 和 *ND5*) 均以 TAN 或不完整的 TA 或 T 作为终止密码子; *ND6* 基因的终止密码子除了常见的 TAN 和不完整的 T 之外, 还有 GAC 这种不常见的类型。不完整的终止密码子在后生动物线粒体基因组中很常见, 研究者推测其可在转录后通过多聚腺苷酸作用补全为完整的终止密码子进而完成转录终止^[51]。需要提醒的是, 寄居蟹科长手寄居蟹 (NC_003058) 的 *ND4* 基因以 TG 作为终止密码子, 这是错误注释的结果。

之前有研究指出 GC 偏倚的正负值可以用来指示基因所在的编码链, 例如在短尾次目线粒体基因组中 GC 偏倚为正值时代表该蛋白编码基因由轻链编码, GC 偏倚为负值时代表该蛋白编码基因由重链编码^[52]。但是该现象在异尾次目线粒体基因组中不适用, 如 26 个异尾次目物种的 *ATP8* 基因均由重链编码, 但是 GC 偏倚值有正值也有负值; *ND5* 基因均由轻链编码, 但是 GC 偏倚同样既有正值又有负值 (图 2)。

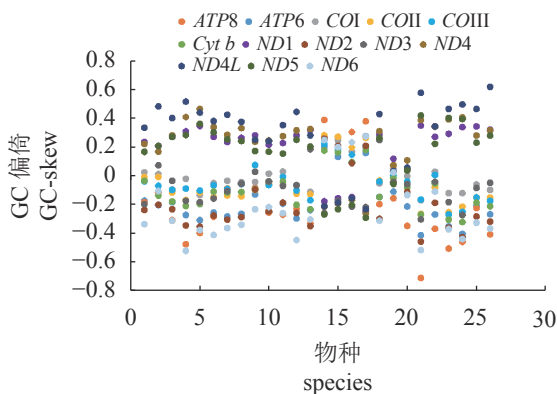


图 2 异尾次目 13 个蛋白质编码基因的 GC 偏倚
横轴数字对应的物种顺序同表 1。

Fig. 2 The GC-skew values of 13 PCGs of Anmoura
Figure on the abscissa indicates the species as listed in Tab.1.

3.3 tRNA、rRNA 基因和控制区

26 种异尾次目线粒体基因组中, 不同 tRNA 基因的长度为 47~78 bp, 但是相同基因的长度在

不同物种之间变化不大。tRNA 的二级结构通常为三叶草形, 包含 4 个臂 (氨基酸接受臂、DHU 臂、反密码子臂和 TΨC 臂) 和 4 个环 (D 环、反密码子环、TΨC 环和一个可变环)。26 种异尾次目线粒体基因组中, 绝大多数的 *S₁* 都缺少 DHU 臂, 其余 21 个 tRNA 均能折叠形成典型的三叶草结构。*S₁* 的 DHU 臂缺失现象在后生动物线粒体基因组中很常见^[39, 53-54]。rRNAs 的长度为 2 092~2 225 bp, 在不同物种之间相差不大。控制区是线粒体基因组中进化速率最快的区域, 也是导致线粒体基因组全长差异最主要的因素; 最短的控制区仅 100 bp (毛氏门螯寄居蟹), 最长的控制区有 2 036 bp (澳洲寄居蟹)。为了更好地比较异尾次目控制区序列变异情况, 我们选取了所有长度大于 600 bp 的控制区序列 (20 条) 进行了比较分析。虽然研究人员在两爬类^[55]、鸟类^[56]、鱼类^[57] 和哺乳类^[58] 等脊椎动物线粒体控制区中发现了多个保守序列块, 但是本研究中控制区序列高度变异, 在 20 种异尾次目线粒体基因组中未发现明显的保守序列。很多物种控制区具有串联重复序列^[59-61], 因此我们对 26 种异尾次目控制区的串联重复序列进行了统计, 结果显示, *S. investigatoris*、基瓦虾、澳洲寄居蟹、相似寄居蟹、堪察加拟石蟹、扁足拟石蟹和长手寄居蟹的控制区存在串联重复序列, 而其余的 19 种控制区均不存在串联重复序列 (图 3)。最长的重复单元为 119 bp (澳洲寄居蟹, 重复 2.6 次), 最多的重复次数为 11.0 次 (堪察加拟石蟹, 重复单元为 12 bp) (图 3)。值得注意的是, 堪察加拟石蟹和扁足拟石蟹的控制区几乎在同一位置共享相同的串联重复序列, 其余物种的控制区中则无类似的现象。异尾次目线粒体基因组全长差异一方面是由于串联重复单元和串联重复数存在显著的异质性, 另一方面是除串联重复序列外, 控制区其他结构也存在较大差异, 这也是导致异尾次目控制区不存在明显保守序列的主要原因。

3.4 选择压力

目前, 广泛使用非同义突变率 (dN) 和同义突变率 (dS) 的比值 (dN/dS, 也用 ω 来表示) 来评估基因受到的选择压力。当 $\omega > 1$ 时, 认为基因受到正选择; 当 $\omega = 1$ 时, 认为基因受到中性选择; 当 $\omega < 1$ 时, 认为基因受到负 (纯化) 选择^[62]。通过比较分析异尾次目线粒体蛋白编码基因的 dN、dS 以及 ω 值的大小, 我们发现 13 个蛋白编码基因在

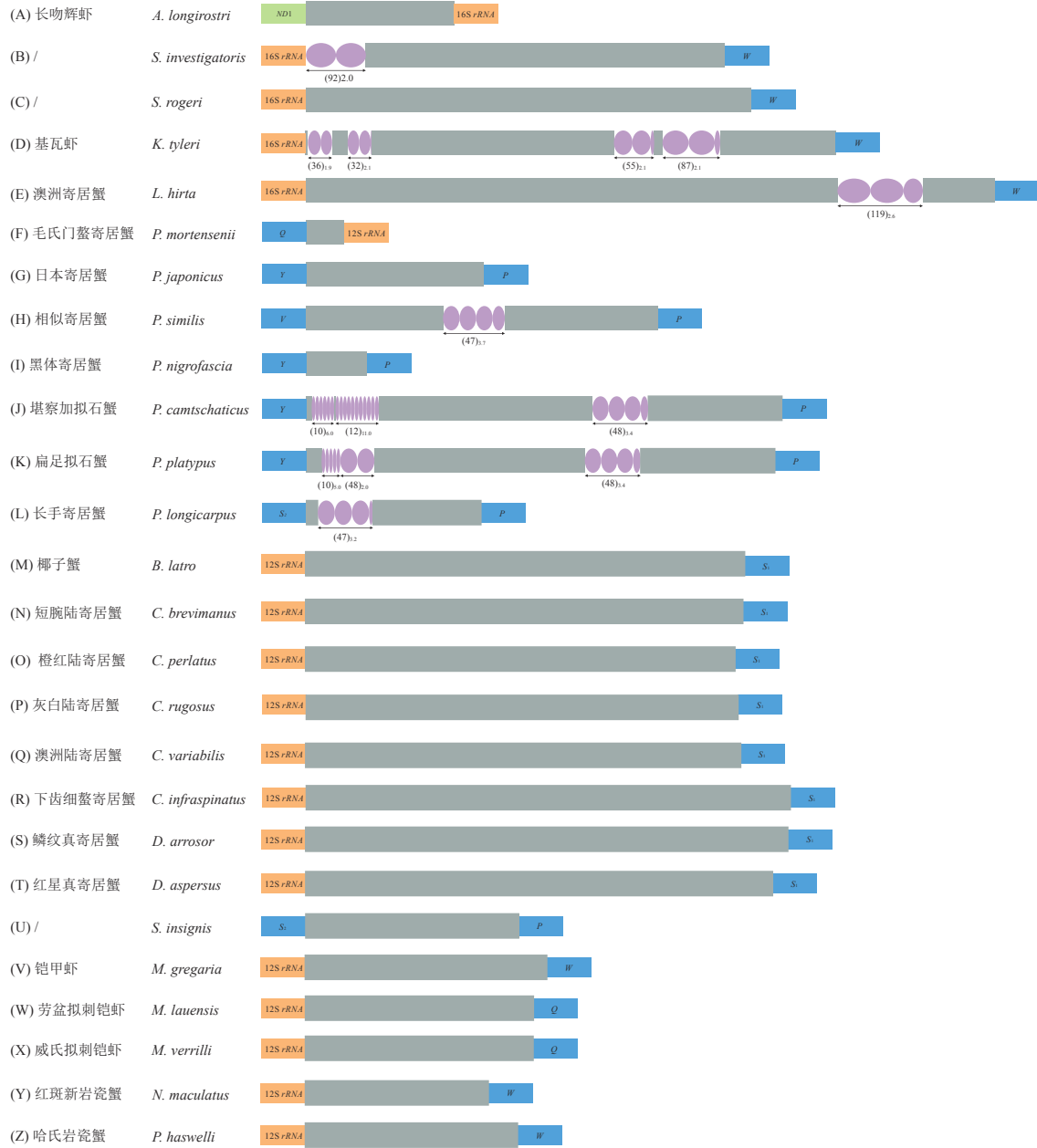


图3 26种异尾次目线粒体基因组中控制区的结构

紫色椭圆表示串联重复单元, 其余区域显示在浅灰色框中; 串联重复单元以(重复基序)_{拷贝数}的格式显示。

Fig. 3 Organization of the CRs in 26 Anomuran mitogenomes

Purple ellipses indicate the tandem repeat units, the remaining regions are shown in light gray boxes; the tandem repeat units are displayed in the format of (repeat motif)_{copy number}.

进化过程中都受到纯化选择 ($\omega < 1$) (图4), 其中 *ATP8* 基因的 ω 值最高 (0.850), 表明其在遗传进化中大多数为无害的中性选择, 承受的自然选择压力较弱; *COI* 基因的 ω 值最低 (0.130), 表明该基因受蛋白编码功能束缚承受强烈的自然选择压力, 从而保证其编码的蛋白质功能正常, 意味着 *COI* 基因对异尾次目类群的生存进化有着重要的作用。异尾次目进化过程中 *ATP8* 基因和 *COI* 基

因分别承受最弱和最强的自然选择压力, 这一现象同时也存在于脊索动物^[63]、节肢动物^[64] 和软体动物^[65] 等的线粒体基因组中。

4 异尾次目线粒体基因重排

4.1 重排类型

NCBI 数据库中后生动物发生重排的线粒体

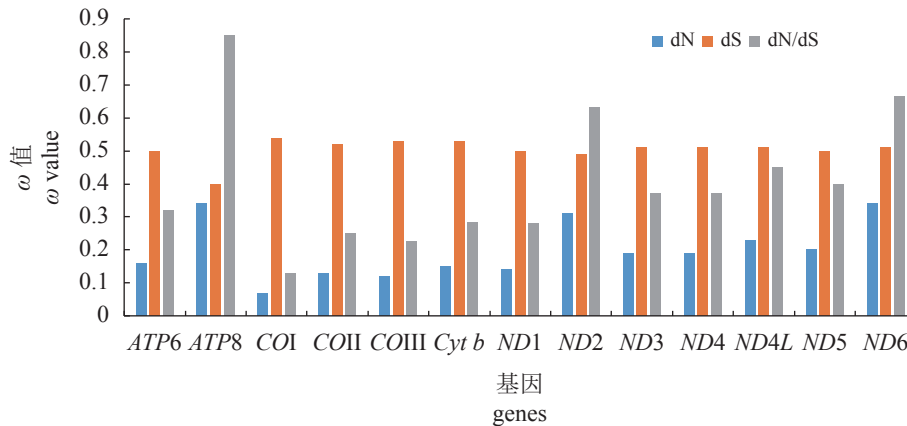


图 4 异尾次目线粒体基因组蛋白质编码基因 (PCGs) 的 dN/dS 分析

Fig. 4 The ratios of nonsynonymous and synonymous substitutions rates (dN/dS) in PCGs of Anomuran mitogenomes

基因组可分为以下 3 种主要重排类型：(1) 滑移 (shuffling)：基因在同一条链上从原来位置移到相邻位置 (一般不跨越蛋白基因)；(2) 移位 (translocation)：基因从原来位置跨过几个基因 (通常包括蛋白质编码基因) 转座到不同的位置；(3) 倒置 (inversion)：基因从某一条链编码转换到另外一条链编码。通过比较分析 NCBI 目前已公布的 26 种异尾次目线粒体基因组排序，我们发现该类群线粒体基因组均发生了大规模的基因重排，并且只涉及移位和倒置 2 种重排类型，本研究仅对这 2 种重排类型进行分析。

移位 (translocation) 26 种发生重排的异尾次目线粒体基因组均存在移位现象 (表 1)。分析发现大部分移位现象同时发生在 2 个 (或以上) 基因，单个基因发生移位的概率较低。如在石蟹总科和多数寄居蟹科线粒体基因组中，基因簇 (*G-ND3-A*)、*I* 和 *M* 一起移动到 *D* 的上游；陆寄居蟹科和活额寄居蟹科线粒体基因组中基因簇 (*G-ND3-A*) 和 *S*₁ 一起移动到 CR 的下游；少数柱螯虾总科线粒体基因组中 *G* 和 *A* 一起移动到 *COII* 的上游等 (图 5)。

倒置 (inversion) 26 种发生重排的异尾次目线粒体基因组中，发生倒置现象的种类有 21 种 (约 81%) (表 1)。例如门螯寄居蟹科线粒体基因组中的 *C* 和 *Q* 均由轻链编码转变为重链编码；陆寄居蟹科和活额寄居蟹科线粒体基因组中的 *Y* 由轻链编码转变为重链编码，而 *W* 则由重链编码转变为轻链编码；寄居蟹科、柱螯虾总科、石蟹总科、辉虾总科、蝉蟹总科和澳洲寄居蟹总科线粒体基因组中的 *L*₁ 由轻链编码转变为重链编码等 (图 5)。

异尾次目线粒体基因组发生重排的过程中，

很少只涉及单一的重排类型，一般都会同时涉及多种重排类型，且移位现象通常会伴随着倒置现象。例如活额寄居蟹科和陆寄居蟹科线粒体基因组中的基因簇 (*G-ND3-A*) 在发生移位的同时，这三个由重链编码的基因倒置成了轻链编码，从而变成了 *A-ND3-G* 排序；柱螯虾总科和澳洲寄居蟹总科线粒体基因组中的基因簇 (*16S-V-12S*) 在发生移位的同时，这三个由轻链编码的基因倒置成了重链编码，从而变成了 *12S-V-16S* 排序；门螯寄居蟹科线粒体基因组中的基因簇 (*16S-V*) 在发生移位的同时，由轻链编码转变成了重链编码 (图 5)。

与泛甲壳动物 (Pancrustacea) 线粒体基因组的原始排列相比，异尾次目线粒体基因组经历了大规模的基因重排，呈现出多种重排模式。根据 2 种亮氨酸 (*L*₁、*L*₂) 所处位置及其所在编码链特征，我们将这些重排类型总结为 15 种重排模式 (图 5)。

模式 1~4 共享特征。*L*₂ 位于重链且 *L*₁ 位于轻链，其中模式 1、2 和 4 都存在于铠甲虾总科线粒体基因组中，模式 3 存在于寄居蟹总科门螯寄居蟹科线粒体基因组中。与甲壳类动物祖先基因排列相比，模式 1 中基因簇 (*G-ND3-A*)、(*M-ND2*) 和 *I* 移位到 *K* 和 *D* 之间，最终形成一个排序为 (*G-ND3-I-M-A-ND2*) 的基因簇；同时 *P* 从 *ND6* 的上游移位到 *ND1* 的上游，*Q* 移位到 *W* 和 *C* 之间。模式 2 中除了新基因簇 (*G-ND3-A-I-M-ND2*) 的排序略有差异，其余重排与模式 1 完全一致。模式 3 与模式 2 共享同一种 (*G-ND3-A-I-M-ND2*) 排序，不同的是 *CR*、*Q* 和 *C* 移位到 16S *rRNA* 和 12S *rRNA* 之间，同时伴随着 *Q* 和 *C* 基因倒置 (从轻链编码变为重链编码)；此外，*V* 从 16S *rRNA* 的下游移位到 *W* 的上游，同时伴随着 *V* 倒置 (从轻链

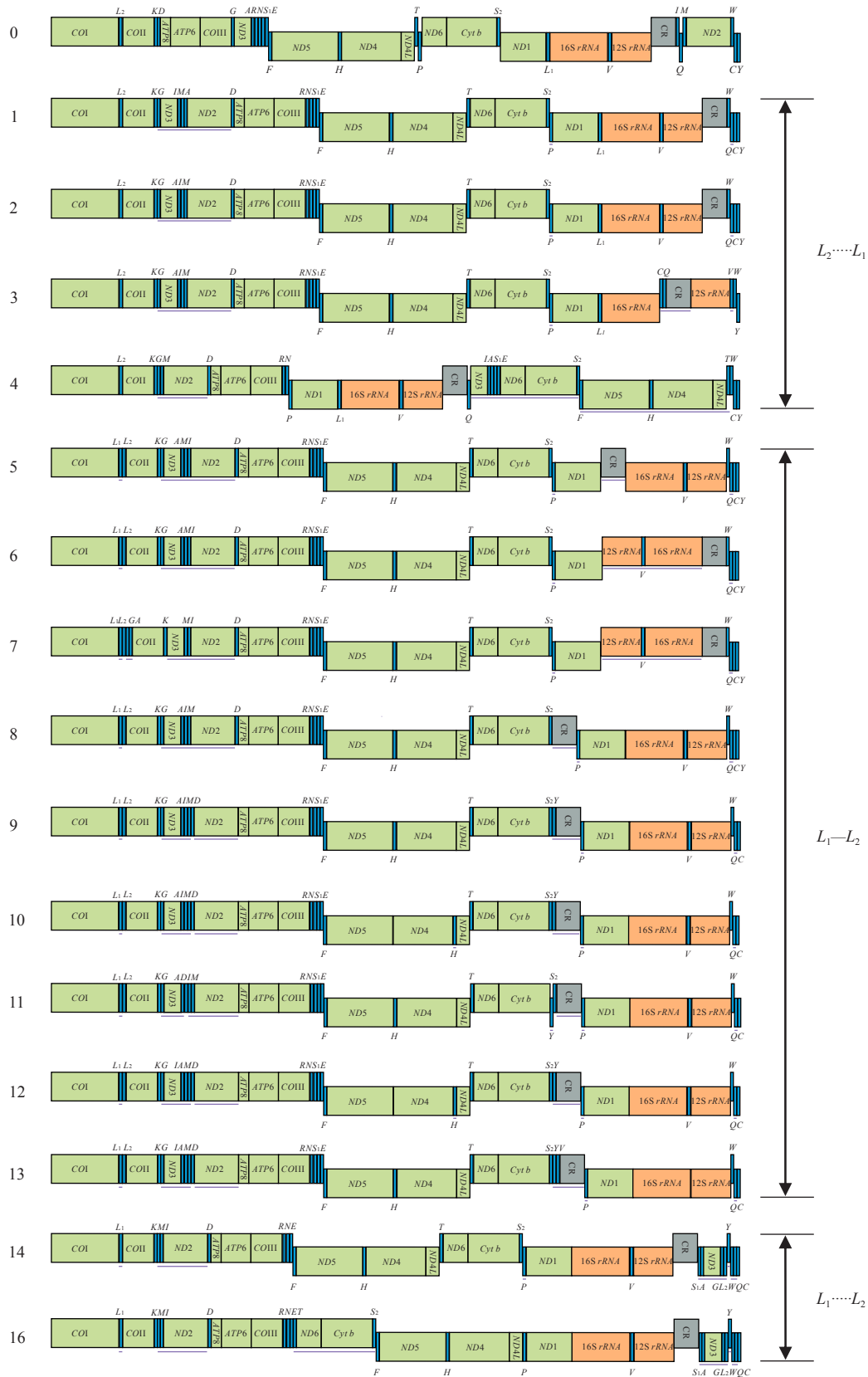


图5 26种异尾次目线粒体基因重排模式(1~15)和甲壳类动物祖先基因的排列(0)

Fig. 5 Gene rearrangement patterns of 26 species of the Anomura (1-15) and the ancestral gene arrangement of crustaceans (0)

编码转变为重链编码)。模式 4 与前 3 种模式有明显区别, 其 *G* 和基因簇 (*M-ND2*) 移位到 *K* 和 *D* 基因之间, 基因簇 (*ND3-A-S₁-E*)、(*ND6-Cyt b-S₂*) 和 *I* 移位到 *Q* 的下游, 最终形成一个排序为 (*ND3-I-A-S₁-E-ND6-Cyt b-S₂*) 的基因簇, 同时基因簇 (*F-ND5-H-ND4-ND4L-T*) 移位到 *W* 的上游。

模式 5~13 共享特征。 L_2 位于重链, L_1 从 *ND1* 的下游移位到 *COI* 的下游, 同时通过倒置从轻链编码转变为重链编码。模式 5 存在于辉虾总科线粒体基因组中, 其基因簇 (*G-ND3-A*)、(*M-ND2*) 和 *I* 移位到 *K* 和 *D* 之间, 最终形成一个排序为 (*G-ND3-A-M-I-ND2*) 的基因簇, 同时 *P* 从 *ND6* 的上游移位到 *ND1* 的上游, *CR* 从 12S *rRNA* 的下游移位到 16S *rRNA* 的上游, *Q* 移位到 *W* 和 *C* 之间。模式 6 和 7 都存在于柱螯虾总科线粒体基因组中, 两者排序相差不大。模式 6 的基因簇 (*G-ND3-A*)、(*M-ND2*) 和 *I* 移位到 *K* 和 *D* 之间, 最终形成一个排序为 (*G-ND3-A-M-I-ND2*) 的基因簇, 同时 *P* 从 *ND6* 的上游移位到 *ND1* 的上游, 由轻链编码的基因簇 (16S-*V*-12S) 通过倒置变成了由重链编码的基因簇 (12S-*V*-16S)。模式 7 中除 *G* 和 *A* 的位置略有区别外, 其余排序跟模式 6 完全一致。模式 8 存在于蝉蟹总科线粒体基因组中, 其基因簇 (*G-ND3-A-I-M-ND2*) 与模式 6 (*G-ND3-A-M-I-ND2*) 略有不同; 此外其 *P* 和 *CR* 移位到 S_2 和 *ND1* 之间, *Q* 移位到 *W* 和 *C* 之间。模式 9 存在于石蟹总科线粒体基因组中, 其基因簇 (*G-ND3-A-I-M*) 与前面几种模式略有不同, 同时 *ND2* 从 *M* 的下游移位到 *D* 的下游 *P*、*CR* 和 *Y* 移位到 S_2 和 *ND1* 之间, 伴随着 *Y* 倒置现象 (从轻链编码转变为重链编码), *Q* 移位到 *W* 和 *C* 之间。模式 10~13 均存在于寄居蟹总科寄居蟹科线粒体基因组中, 这 4 种排序差别不大, 都存在 *Y- CR- P* 移位到 *ND1* 上游以及 *Q* 移位到 *W* 和 *C* 之间的现象; 不同的是 (*A-I-M-D*) 基因簇排序以及 *H* 基因位置的不同, 其中模式 10 和 12 的 *H* 基因位置与绝大多数基因组排序不同, 它们的 *H* 基因位于 *ND3* 的下游, 而不是绝大多数基因组 (包括模式 11 和 13) 典型的 *ND5-H-ND4* 排序; 模式 10~13 分别是 *A-I-M-D*、*A-D-I-M* 和 *I-A-M-D* 排序 (模式 12 和 13 共享该排序)。

模式 14 和 15 共享特征。 L_1 从 *ND1* 的下游移位到 *COI* 的下游, 通过倒置从轻链编码转变为重链编码, 同时 L_2 从 *COI* 的下游移位到 *G* 的下游,

通过倒置从重链编码转变为轻链编码。模式 14 同时存在于寄居蟹总科陆寄居蟹科和活额寄居蟹科线粒体基因组中, 模式 15 仅存在于活额寄居蟹科的红星真寄居蟹基因组中。2 种重排模式中, (*M-ND2*) 基因簇和 *I* 移位到 *K* 和 *D* 基因之间, 最终形成一个排序为 (*M-I-ND2*) 的基因簇, 该基因簇排序与模式 5 和 7 一致; 此外, (*G-ND3-A-S₁*) 基因簇从 *COIII* 的下游移位到 *CR* 的下游, 同时这 4 个基因发生倒置, 均从重链编码转变为轻链编码, 形成新的基因簇 (*S₁-A-ND3-G*); 基因簇 (*W-C-Y*) 的排序通过移位和倒置变成了 (*Y-W-C*), 其中 *Y* 和 *W* 分别由原来的轻链和重链编码变成了重链和轻链编码, 该现象仅存在于这 2 种模式中。这两种模式排序基本一致, 不同之处在于模式 15 的 (*T-ND6-Cyt b-S₂*) 基因簇从 *ND4L* 的下游移位到 *E* 的下游, 该现象为模式 15 所特有。

通过比较分析以上线粒体基因组重排特征, 我们发现在异尾次目线粒体基因组中存在一些高发的重排区域或基因, 例如 *WANCY* 基因簇、*IQM* 基因簇、*ND6* 基因、控制区 (*CR*) 及其邻接基因等, 这些重排区域或基因也将成为以后 mtDNA 研究的热点。

4.2 重排可能的机制

迄今, 用于解释线粒体基因组基因重排现象的机制或模型主要有 6 种, 包括复制-随机丢失 (tandem duplication and random loss)^[66]、线粒体内的重组 (intramitochondrial recombination)^[67]、复制-非随机丢失 (tandem duplication and non-random loss)^[68]、tRNA 基因错误起始引发的复制 (tRNA miss-priming)^[69]、二聚体基因组非随机丢失 (dimer-mitogenome and non-random loss)^[70] 和双复制随机丢失 (double replications and random loss)^[71]。通过比较分析异尾次目线粒体基因组重排特征, 我们发现这些重排现象都可以用复制-随机丢失和线粒体内的重组两种重排机制进行合理的解释, 下面就这两种重排机制分别展开阐述。

复制-随机丢失 该模型假设, 由于线粒体复制过程中发生错误, 通过滑链错配 (slipped-strand mispairing) 或者非精确终止 (imprecise termination) 产生基因的重复; 随后, 由于自然选择的作用, 重复的基因发生随机丢失, 从而导致基因重排^[66]。异尾次目线粒体基因组中的短距离移位现象都可以用复制-随机丢失模型来解释。

图 5 中第 14 种基因重排模式在异尾次目线粒体基因组中是最常见的类型, 这里我们以该种重排模式为例, 推测其最可能的重排机制及可能的重排过程。首先 4 个基因簇 (*G-ND3-A-R-N-S₁-E*)、(*P-ND6-Cyt b-S₂*)、(*I-Q-M-ND2*) 和 (*W-C-Y*) 通过串联复制分别形成 4 个二聚体 (*G-ND3-A-R-N-S₁-E*) - (*G-ND3-A-R-N-S₁-E*)、(*P-ND6-Cyt b-S₂*) - (*P-ND6-Cyt b-S₂*)、(*I-Q-M-ND2*) - (*I-Q-M-ND2*) 和 (*W-C-Y*) - (*W-C-Y*)。基于基因组最简原则, 复制的基因中一般只有一份拷贝具有活性, 多余的拷贝则会由于功能丧失而从基因组中删除。因此以上 4 个二聚体发生随机丢失, (*G-ND3-A-R-N-S₁-E*) - (*G-ND3-A-R-N-S₁-E*)、(*P-ND6-Cyt b-S₂*) - (*P-ND6-Cyt b-S₂*)、(*I-Q-M-ND2*) - (*I-Q-M-ND2*) 和 (*W-C-Y*) - (*W-C-Y*), 形成了新的基因排序 (*G-ND3-R-N-E-A-S₁*)、(*ND6-Cyt b-S₂-P*)、(*Q-M-I-ND2*) 和 (*C-W-Y*) (图 6)。

线粒体内的重组 该模型假设, 当一个完整的线粒体基因组 2 个位点同时断裂, 断裂形成的片段在原处重新接回原基因组时有 3 种可能: (a) 大环和小环; (b) 未变化的基因组; (c) 含有一个倒转片段的基因组^[67]。基因组重组的关键在于双链的断裂和重新连接, 如果基因组中发生断裂的位点多于 2 处且断裂的位点不是在原处连接, 情况则会变得更加复杂, 就会出现一个或多个发生距离移位的基因, 并同时伴随基因倒置现象。例如第 14 种基因重排模式中通过复制-随机丢失形成的新基因簇 (*G-ND3-R-N-E-A-S₁*), 其中 4 个基因 (*G-ND3-A-S₁*) 移动到控制区的下游并发生倒置形成刚好相反的顺序 (*S₁-A-ND3-G*), 剩余的 3 个基因 (*R-N-E*) 则保留在原来的位置, 可能的解释是 *ND3* 与 *R* 以及 *E* 与 *A* 之间的链发生断裂, 同时 *G* 与其上游的 *COIII*、*S₁* 与其下游的 *F*、*CR* 和 *I* 等 3 处位点也发生断裂, 随后 *ND3* 与 *A* 之间的链重新连接形成 (*G-ND3-A-S₁*) 基因簇, 该基因簇作为整体在与 *CR* 连接时发生倒置, 原来由重链编码的基因全部变成轻链编码, 于是形成刚好相反的基因簇顺序 (*S₁-A-ND3-G*) 整合到基因组中; 与此同时, *R* 与 *COIII*、*E* 与 *F* 之间的链重新连接, 则保证了 *R-N-E* 3 个基因停留在原来的位置 (图 6)。异尾次目线粒体基因组中其他长距离移位和倒置现象同样也可以用线粒体内重组模型来解释。

5 基因重排在异尾次目系统发育中的应用

早期研究认为线粒体基因组的结构, 尤其是

基因的排列顺序是高度保守的^[72]。但是, 随着线粒体基因组全序列数据的不断增加, 越来越多的重排现象被报道^[73-75]。研究表明, 这些重排现象中包含了对系统发育有用的信息, 已有不少学者建议将其应用到系统发育研究中^[31, 76-77]。如近年来不少学者针对短尾次目基因重排与系统发育开展了相关研究, 结果发现, 在系统进化树中互为姐妹类群关系的弓蟹科 (*Varunidae*) 和大眼蟹科 (*Macrophthalmidae*) 物种共享相同的基因重排模式, 这提示了基因排序在一定程度上可以为系统发育提供线索^[5, 52, 78]; Zhang 等^[76] 在溪蟹科 (*Potamidae*) 线粒体基因组中发现了 9 种不同的基因重排模式, 作者进一步对基因重排和系统发育之间的关系进行分析, 结果发现, 线粒体基因组的排序信息可以为近溪蟹亚科 (*Potamiscinae*) 内部的系统发育关系提供强有力的支持; Akasaki 等^[79] 通过比较分析蛸亚纲 (*Coleoidea*) 线粒体基因组中的基因重排类型, 提出八腕目 (*Octopoda*) 应该是该亚纲中最原始的类群, 这一结论也与基于线粒体基因所构建的系统发育树结果一致; Yuan 等^[80] 通过对 5 种樱蛤总科 (*Tellinoidea*) 物种基因重排和系统发育关系的比较研究, 建议在分类学上将缢蛭属 (*Sinonovacula*) 置于竹蛭总科 (*Solenioidea*) 而非樱蛤总科。

虽然目前关于异尾次目线粒体基因组的研究还不够系统, 但是也有学者对该类群基因重排与系统发育之间的关系进行了研究。Tan 等^[31] 比较分析了已有异尾次目和短尾次目 (*Brachyura*) 线粒体基因组全序列后提出基因重排信息可以用来进行异尾次目系统发育研究, 肯定了将线粒体基因重排用于系统发育分析的潜在价值。该研究在 22 个异尾次目物种中就发现了 13 种不同的基因重排模式, 重排模式的多样化大大增加了基于重排信息来解决内部系统发育关系的可能性。如该研究中基于线粒体基因组序列构建的贝叶斯树 (*BI tree*) 无法确定隶属于澳洲寄居蟹的澳洲寄居蟹属和隶属于辉虾总科的辉虾属之间的亲缘关系, 但是基于重排信息能够确定澳洲寄居蟹总科和柱螯虾总科有着最近的亲缘关系, 两者再与辉虾总科形成姐妹群关系, 这一发现与本研究中基于线粒体基因组序列构建的最大似然树 (*ML tree*) 以及其他学者的研究结果是一致的^[17, 29]。此外, 基于线粒体基因组序列所构建的系统发育树将活额寄居蟹科和陆寄居蟹科置于异尾次目的基部, 但是基于重排信息提出了将蝉蟹总科作为异尾次目原始类群

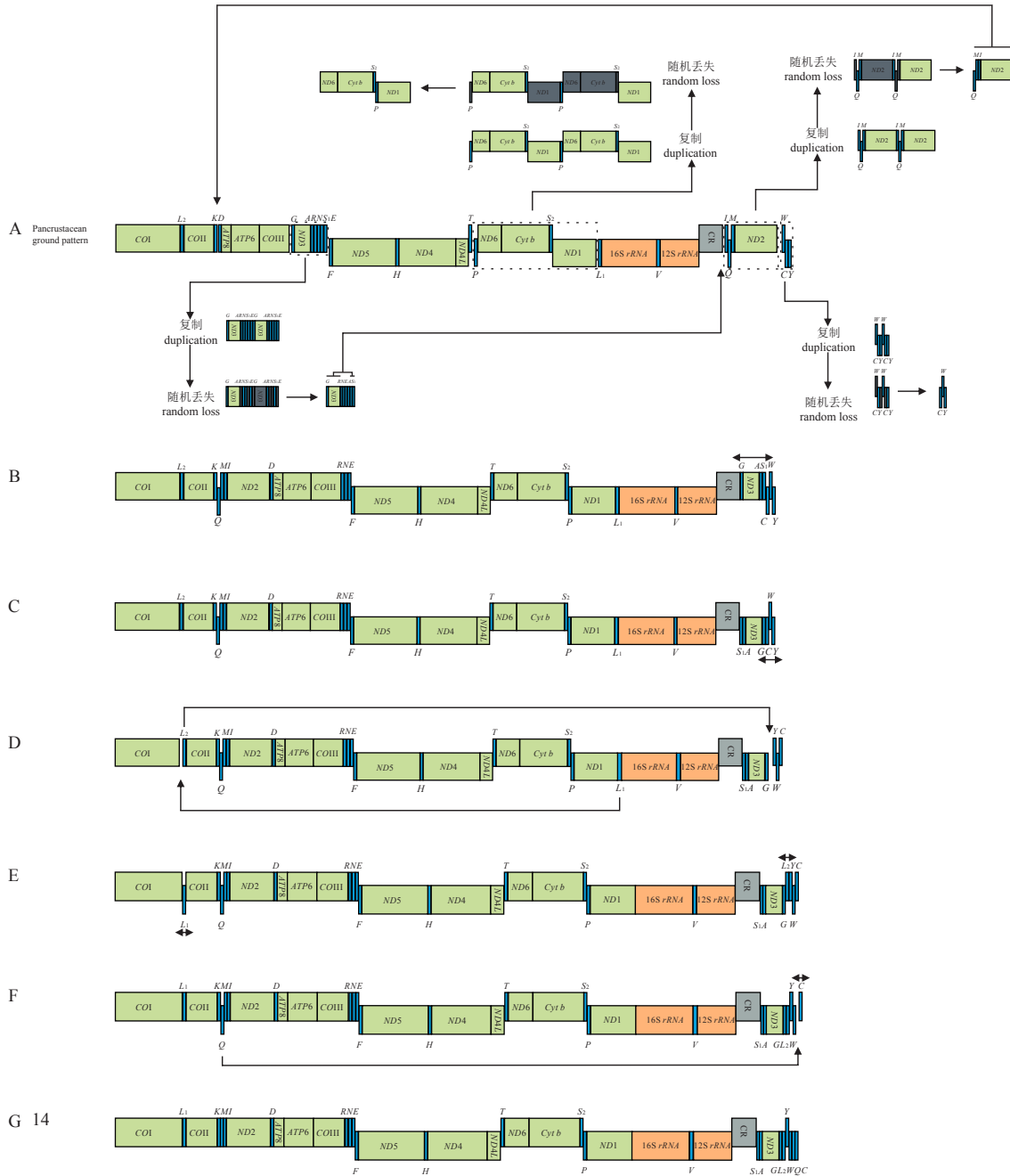


图 6 推测从甲壳类动物祖先基因排列演变到第 14 种基因重排模式的中间步骤

A. 甲壳类动物祖先线粒体基因组的复制-随机丢失和移位, 复制的基因块用虚线框表示, 丢失的基因用灰色标记; B. 倒置; C. 倒置; D. 移位; E. 倒置; F. 移位和倒置; G. 第 14 种基因重排模式的最终基因顺序。

Fig. 6 Inferred intermediate steps between the ancestral gene arrangement of crustaceans and the fourteenth gene rearrangement pattern

A. Tandem duplication-random loss and translocation in the ancestral mitogenome of crustaceans; the duplicated gene block is represented by a dotted box and the lost genes are labeled with gray; B. inversion; C. inversion; D. translocation; E. inversion; F. translocation and inversion; G. the final gene order of the fourteenth gene rearrangement pattern.

的假设, 该假设与 Tsang 等^[16]的研究观点一致。

线粒体基因组排序一定程度上反映了线粒体分子进化信息, 在解决某些具有争议的系统发育关系上具有潜在价值^[31, 76]。但是, 线粒体基因重

排的进化方式又不完全同于分子序列本身, 因为线粒体基因能否发生重排取决于线粒体控制区调控或者核质互作等因素^[71, 81-82]。十足目中同属、同科甚至近源物种共享同一种线粒体基因重排模

式, 表明这些近缘物种可能共享同一套调控机制。探究线粒体调控和核质双重作用与线粒体基因重排之间的联系, 为更好地理解系统进化以及适应性进化具有重要的指示意义。

6 总结

异尾次目有 2500 余种, 是甲壳动物中物种数十分丰富的一个类群, 在进化上占有十分重要的地位。近年来, 线粒体基因组全序列越来越多地被应用到物种分类及系统发育研究中, 为解决长期存在的争议问题提供了非常有效的信息。然而, 目前 GenBank 数据库中仅有 12 科 26 种异尾次目线粒体基因组全序列被公布, 相对数目庞大的异尾次目类群来说, 这严重阻碍了其分类和系统发育等方面的研究。因此, 研究人员今后需在高效获取线粒体基因组全序列的基础上, 依托生物信息学方法, 对异尾次目线粒体基因组的基本特征、常见的重排类型、重排可能的机制等问题开展深入研究, 以期为全面揭示基因重排与系统发育之间的联系及基因重排潜在的生物学意义奠定理论基础。此外, 关于线粒体基因重排的调控机制及其生物学意义也是备受生物学家关注的科学问题, 而目前该方面的研究还有待进一步深入。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] Benson G. Tandem repeats finder: a program to analyze DNA sequences[J]. *Nucleic Acids Research*, 1999, 27(2): 573-580.
- [2] Zeng L, Wen J, Fan S G, *et al.* Species identification of fish maw (Porcupinefish) products sold on the market using DNA sequencing of 16S *rRNA* and *CO I* genes[J]. *Food Control*, 2018, 86: 159-162.
- [3] Sanchez G, Tomano S, Yamashiro C, *et al.* Population genetics of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the Northern Humboldt Current System based on mitochondrial and microsatellite DNA markers[J]. *Fisheries Research*, 2016, 175: 1-9.
- [4] Zhang B, Wu Y Y, Wang X, *et al.* Comparative analysis of mitochondrial genome of a deep-sea crab *Chaceon granulatus* reveals positive selection and novel genetic features[J]. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2020, 38(2): 427-437.
- [5] Wang Q, Tang D, Guo H Y, *et al.* Comparative mitochondrial genomic analysis of *Macrophthalmus pacificus* and insights into the phylogeny of the Ocypodoidea & Grapsoidea[J]. *Genomics*, 2020, 112(1): 82-91.
- [6] 龚理, 时伟, 司李真, 等. 鱼类线粒体DNA重排研究进展[J]. *动物学研究*, 2013, 34(6): 666-673.
- Gong L, Shi W, Si L Z, *et al.* Rearrangement of mitochondrial genome in fishes[J]. *Zoological Research*, 2013, 34(6): 666-673 (in Chinese).
- [7] Jiang L H, Kang L S, Wu C W, *et al.* A comprehensive description and evolutionary analysis of 9 Loliginidae mitochondrial genomes[J]. *Hydrobiologia*, 2018, 808(1): 115-124.
- [8] Wu X Y, Li X L, Li L, *et al.* New features of Asian *Crassostrea* oyster mitochondrial genomes: a novel alloacceptor tRNA gene recruitment and two novel ORFs[J]. *Gene*, 2012, 507(2): 112-118.
- [9] Arndt A, Smith M J. Mitochondrial gene rearrangement in the sea cucumber genus *Cucumaria*[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 1998, 15(8): 1009-1016.
- [10] Liu Q N, Xin Z Z, Zhu X Y, *et al.* A transfer RNA gene rearrangement in the lepidopteran mitochondrial genome[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2017, 489(2): 149-154.
- [11] Macpherson E, Segonzac M. Species of the genus *Munidopsis* (Crustacea, Decapoda, Galatheidae) from the deep Atlantic Ocean, including cold-seep and hydrothermal vent areas[J]. *Zootaxa*, 2005, 1095(1): 1-60.
- [12] Lemaitre R, McLaughlin P A. Recent advances and conflicts in concepts of anomuran phylogeny (Crustacea: Malacostraca)[J]. *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 2009, 67(2): 119-135.
- [13] McLaughlin P A, Holthuis L B. Anomura versus *Anomala*[J]. *Crustaceana*, 1985, 49(2): 204-209.
- [14] Ah Yong S T, Schnabel K E, Macpherson E. Phylogeny and fossil record of marine squat lobsters[M]//Poore G C B, Ah Yong S, Taylor J. *The Biology of Squat Lobsters*. Museum Victoria: CSIRO Publishing, 2011: 73-104.
- [15] Schnabel K E, Ah Yong S T, Maas E W. Galatheoidea are not monophyletic - molecular and morphological phylogeny of the squat lobsters (Decapoda: Anomura) with recognition of a new superfamily[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2011, 58(2): 157-168.
- [16] Tsang L M, Chan T Y, Ah Yong S T, *et al.* Hermit to

- king, or hermit to all: multiple transitions to crab-like forms from hermit crab ancestors[J]. *Systematic Biology*, 2011, 60(5): 616-629.
- [17] Ah Yong S T, Schnabel K E, Maas E W. Anomuran phylogeny: new insights from molecular data[M]//Martin J W, Crandall K A, Felder D L. Decapod Crustacean Phylogenetics. Boca Raton: CRC Press, 2009: 399-414.
- [18] Schnabel K E, Ah Yong S T. A new classification of the Chirostyloidea (Crustacea: Decapoda: Anomura)[J]. *Zootaxa*, 2010, 2687(1): 56-64.
- [19] Ah Yong S T, Baba K, Macpherson E, *et al.* A new classification of the Galatheoidea (Crustacea: Decapoda: Anomura)[J]. *Zootaxa*, 2010, 2676(1): 57-68.
- [20] McLaughlin P A, Lemaitre R, Sorhannus U. Hermit crab phylogeny: a reappraisal and its “fall-out”[J]. *Journal of Crustacean Biology*, 2007, 27(1): 97-115.
- [21] McLaughlin P A, Lemaitre R. A new classification for the Pylochelidae (Decapoda: Anomura: Paguroidea) and descriptions of new taxa[J]. *Raffles Bulletin of Zoology*, 2009, 20 Suppl 1: 159-231.
- [22] Boas J E V. Wissenschaftliche Mittheilungen. 1. *Lithodes* und *Pagurus*[J]. *Zoologischer Anzeiger*, 1880, 3: 349-352.
- [23] Boas J E V. Studier over decapodernes slaegt-skabsforhold[J]. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter, Naturvidenskabelig og Matematisk Afdelig*, 1880, 6: 25-210.
- [24] Bouvier E L. Sur la transformation des paguriens en crabes anomoures de la sous-famille des lithodines[J]. *Compte Rendu Hebdomadaire Des Seances De Academie Des Sciences*, 1894, 119: 350-352.
- [25] Bouvier E L. La transformation des Bernards l’Ermite en Lithodes[J]. *Naturaliste*, 1897, 2(19): 41-43.
- [26] Cunningham C W, Blackstone N W, Buss L W. Evolution of king crabs from hermit crab ancestors[J]. *Nature*, 1992, 355(6360): 539-542.
- [27] Gould S J. We are all monkeys' uncles[J]. *Natural History*, 1992, 101(6): 14-20.
- [28] McLaughlin P A, Lemaitre R. Carcinization in the Anomura—fact or fiction? I. Evidence from adult morphology[J]. *Contributions to Zoology*, 1997, 67(2): 79-123.
- [29] Bracken-Grissom H D, Cannon M E, Cabezas P, *et al.* A comprehensive and integrative reconstruction of evolutionary history for Anomura (Crustacea: Decapoda)[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2013, 13(1): 1-29.
- [30] 刘昕明. 南海近岸异尾类甲壳动物分类学研究和异尾类系统发育关系初探 [D]. 青岛: 中国科学院大学 (中国科学院海洋研究所), 2020.
- Liu X M. Primery Study on the taxonomy and phylogeny of the Anomura from the South China Sea coast[D]. Qingdao: University of Chinese Academy of Sciences (Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences), 2020 (in Chinese).
- [31] Tan M H, Gan H M, Lee Y P, *et al.* ORDER within the chaos: insights into phylogenetic relationships within the Anomura (Crustacea: Decapoda) from mitochondrial sequences and gene order rearrangements[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2018, 127: 320-331.
- [32] Zhang D S, Zhou Y D, Cheng H, *et al.* The complete mitochondrial genome of a yeti crab *Kiwa tyleri* Thatje, 2015 (Crustacea: Decapod: Anomura: Kiwaidae) from deep-sea hydrothermal vent[J]. *Mitochondrial DNA Part B*, 2017, 2(1): 141-142.
- [33] Sultana Z, Asakura A, Kinjo S, *et al.* Molecular phylogeny of ten intertidal hermit crabs of the genus *Pagurus* inferred from multiple mitochondrial genes, with special emphasis on the evolutionary relationship of *Pagurus lanuginosus* and *Pagurus maculosus*[J]. *Genetica*, 2018, 146(4-5): 369-381.
- [34] Gong L, Jiang H, Zhu K H, *et al.* Large-scale mitochondrial gene rearrangements in the hermit crab *Pagurus nigrofascia* and phylogenetic analysis of the Anomura[J]. *Gene*, 2019, 695: 75-83.
- [35] Kim S, Choi H G, Park J K, *et al.* The complete mitochondrial genome of the subarctic red king crab, *Paralithodes camtschaticus* (Decapoda, Anomura)[J]. *Mitochondrial DNA*, 2013, 24(4): 350-352.
- [36] Feng L, Yang J, Han Q Y, *et al.* The complete mitochondrial genome of the blue king crab, *Paralithodes platypus* (Decapoda: Lithodidae)[J]. *Conservation Genetics Resources*, 2018, 10(4): 689-691.
- [37] Hickerson M J, Cunningham C W. Dramatic mitochondrial gene rearrangements in the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Crustacea, anomura)[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2000, 17(4): 639-644.
- [38] Veldsman W P, Wang Y Q, Niu J J, *et al.* Characterization of the complete mitochondrial genome of a coconut crab, *Birgus latro* (Linnaeus, 1767)(Decapoda: Anomura: Coenobitidae), from Okinawa, Japan[J]. *Journal of Crustacean Biology*, 2020, 40(4): 390-400.

- [39] Gong L, Lu X T, Wang Z F, *et al.* Novel gene rearrangement in the mitochondrial genome of *Coenobita brevis* (Anomura: Coenobitidae) and phylogenetic implications for Anomura[J]. *Genomics*, 2020, 112(2): 1804-1812.
- [40] Gan H Y, Gan H M, Tan M H, *et al.* The complete mitogenome of the hermit crab *Clibanarius infraspinus* (Hilgendorf, 1869), (Crustacea: Decapoda: Diogenidae) - a new gene order for the Decapoda[J]. *Mitochondrial DNA Part A*, 2016, 27(6): 4099-4100.
- [41] Zhang Y, Meng L, Wei L M, *et al.* Different gene rearrangements of the genus *Dardanus* (Anomura: Diogenidae) and insights into the phylogeny of Paguroidea[J]. *Scientific reports*, 2021, 11(1): 21833.
- [42] Lee C W, Song J H, Min G S, *et al.* The complete mitochondrial genome of squat lobster, *Munida gregaria* (Anomura, Galatheoidea, Munididae)[J]. *Mitochondrial DNA Part B*, 2016, 1(1): 204-206.
- [43] Sun S E, Sha Z L, Wang Y R. The complete mitochondrial genomes of two vent squat lobsters, *Munidopsis lauensis* and *M. verrilli*: novel gene arrangements and phylogenetic implications[J]. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(22): 12390-12407.
- [44] Shen H, Braband A, Scholtz G. Mitogenomic analysis of decapod crustacean phylogeny corroborates traditional views on their relationships[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2013, 66(3): 776-789.
- [45] Tan M H, Gan H M, Lee Y P, *et al.* The complete mitogenome of the porcelain crab *Petrolisthes haswelli* Miers, 1884 (Crustacea: Decapoda: Anomura)[J]. *Mitochondrial DNA Part A*, 2016, 27(6): 3983-3984.
- [46] Clayton D A. Replication of animal mitochondrial DNA[J]. *Cell*, 1982, 28(4): 693-705.
- [47] Clayton D A. Replication and transcription of vertebrate mitochondrial DNA[J]. *Annual Review of Cell Biology*, 1991, 7: 453-478.
- [48] Wang Z Q, Shi X J, Guo H Y, *et al.* Characterization of the complete mitochondrial genome of *Uca lacteus* and comparison with other Brachyuran crabs[J]. *Genomics*, 2020, 112(1): 10-19.
- [49] Lu X T, Gong L, Zhang Y, *et al.* The complete mitochondrial genome of *Calappa bilineata*: the first representative from the family Calappidae and its phylogenetic position within Brachyura[J]. *Genomics*, 2020, 112(3): 2516-2523.
- [50] Wilson K, Cahill V, Ballment E, *et al.* The complete sequence of the mitochondrial genome of the crustacean *Penaeus monodon*: are malacostracan crustaceans more closely related to insects than to branchiopods?[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2000, 17(6): 863-874.
- [51] Ojala D, Montoya J, Attardi G. tRNA punctuation model of RNA processing in human mitochondria[J]. *Nature*, 1981, 290(5806): 470-474.
- [52] Zhang Y, Gao Y, Gong L, *et al.* Mitochondrial genome of *Episesarma lafondii* (Brachyura: Sesarmidae) and comparison with other sesarmid crabs[J]. *Journal of Ocean University of China*, 2021, 20(6): 1545-1556.
- [53] Gong L, Liu B J, Liu L Q, *et al.* The complete mitochondrial genome of *Terapon jarbua* (Centrarchiformes: Terapontidae) and comparative analysis of the control region among eight Centrarchiformes species[J]. *Russian Journal of Marine Biology*, 2019, 45(2): 137-144.
- [54] Wang X Y, Huang Y, Liu N, *et al.* Seven complete mitochondrial genome sequences of bushtits (Passeriformes, Aegithalidae, *Aegithalos*): the evolution pattern in duplicated control regions[J]. *Mitochondrial DNA*, 2015, 26(3): 350-356.
- [55] Jiang L C, Zhang M, Deng L, *et al.* Characteristics of the mitochondrial genome of *Rana omeimontis* and related species in Ranidae: gene rearrangements and phylogenetic relationships[J]. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(23): 12817-12837.
- [56] Lima N C B, Soares A E R, Almeida L G D P, *et al.* Comparative mitogenomic analyses of Amazona parrots and Psittaciformes[J]. *Genetics and Molecular Biology*, 2018, 41(3): 593-604.
- [57] Zhang Z C, Cheng Q Q, Ge Y S. The complete mitochondrial genome of *Rhynchocypris oxycephalus* (Teleostei: Cyprinidae) and its phylogenetic implications[J]. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(13): 7819-7837.
- [58] Shan W J, Tursun M, Zhou S Y, *et al.* Complete mitochondrial genome sequence of *Lepus yarkandensis* Günther, 1875 (Lagomorpha, Leporidae): Characterization and phylogenetic analysis[J]. *ZooKeys*, 2021, 1012: 135-150.
- [59] Wang W Q, Huang Y X, Bartlett C R, *et al.* Characterization of the complete mitochondrial genomes of two species of the genus *Aphaena* Guérin-Méneville (Hemiptera: Fulgoridae) and its phylogenetic implications[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- 2019, 141: 29-40.
- [60] Li N, Hu G L, Hua B Z. Complete mitochondrial genomes of *Bittacus strigosus* and *Panorpa debilis* and genomic comparisons of Mecoptera[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2019, 140: 672-681.
- [61] Zhou M, Yu J J, Li B, *et al.* The complete mitochondrial genome of *Budorcas taxicolor tibetana* (Artiodactyla: Bovidae) and comparison with other Caprinae species: insight into the phylogeny of the genus *Budorcas*[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2019, 121: 223-232.
- [62] Yang Z H, Bielawski J P. Statistical methods for detecting molecular adaptation[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, 15(12): 496-503.
- [63] Li Z H, Li M, Xu S N, *et al.* Complete mitogenomes of three carangidae (Perciformes) fishes: genome description and phylogenetic considerations[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(13): 4685.
- [64] Ma L Y, Liu F F, Chiba H, *et al.* The mitochondrial genomes of three skippers: insights into the evolution of the family Hesperidae (Lepidoptera)[J]. *Genomics*, 2020, 112(1): 432-441.
- [65] Yang H R, Zhang J E, Xia J, *et al.* Comparative characterization of the complete mitochondrial genomes of the three apple snails (Gastropoda: Ampullariidae) and the phylogenetic analyses[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(11): 3646.
- [66] Moritz C, Brown W M. Tandem duplications in animal mitochondrial DNAs: variation in incidence and gene content among lizards[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1987, 84(20): 7183-7187.
- [67] Poulton J, Deadman M E, Bindoff L, *et al.* Families of mtDNA re-arrangements can be detected in patients with mtDNA deletions: duplications may be a transient intermediate form[J]. *Human Molecular Genetics*, 1993, 2(1): 23-30.
- [68] Lavrov D V, Boore J L, Brown W M. Complete mtDNA sequences of two millipedes suggest a new model for mitochondrial gene rearrangements: duplication and non-random loss[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2002, 19(2): 163-169.
- [69] Cantatore P, Gadaleta M N, Roberti M, *et al.* Duplication and remoulding of tRNA genes during the evolutionary rearrangement of mitochondrial genomes[J]. *Nature*, 1987, 329(6142): 853-855.
- [70] Luo H R, Kong X Y, Chen S X, *et al.* Mechanisms of gene rearrangement in 13 bothids based on comparison with a newly completed mitogenome of the threespot flounder, *Grammatobothus polyophthalmus* (Pleuronectiformes: Bothidae)[J]. *BMC Genomics*, 2019, 20(1): 792.
- [71] Shi W, Miao X G, Kong X Y. A novel model of double replications and random loss accounts for rearrangements in the Mitogenome of *Samariscus latus* (Teleostei: Pleuronectiformes)[J]. *BMC Genomics*, 2014, 15(1): 352.
- [72] 王钢锋, 吴乃虎. 动物线粒体基因组的结构与功能[J]. *中国生物工程杂志*, 1991, 11(2): 20-26.
- Wang G F, Wu N W. Structure and function of animal mitochondrial genome[J]. *China Biotechnology*, 1991, 11(2): 20-26 (in Chinese).
- [73] Kong X Y, Dong X L, Zhang Y C, *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.
- [74] Verkuil Y I, Piersma T, Baker A J. A novel mitochondrial gene order in shorebirds (Scolopacidae, Charadriiformes)[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2010, 57(1): 411-416.
- [75] Xie G L, Köhler F, Huang X C, *et al.* A novel gene arrangement among the Stylommatophora by the complete mitochondrial genome of the terrestrial slug *Meghimatium bilineatum* (Gastropoda, Arionoidea)[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2019, 135: 177-184.
- [76] Zhang Z, Xing Y H, Cheng J J, *et al.* Phylogenetic implications of mitogenome rearrangements in East Asian potamiscine freshwater crabs (Brachyura: Potamidae)[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2020, 143: 106669.
- [77] Smith M J, Arndt A, Gorski S, *et al.* The phylogeny of echinoderm classes based on mitochondrial gene arrangements[J]. *Journal of Molecular Evolution*, 1993, 36(6): 545-554.
- [78] Wang Q, Wang J, Wu Q, *et al.* Insights into the evolution of Brachyura (Crustacea: Decapoda) from mitochondrial sequences and gene order rearrangements[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2021, 170: 717-727.

- [79] Akasaki T, Nikaido M, Tsuchiya K, *et al.* Extensive mitochondrial gene arrangements in coleoid Cephalopoda and their phylogenetic implications[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2006, 38(3): 648-658.
- [80] Yuan Y, Li Q, Yu H, *et al.* The complete mitochondrial genomes of six heterodont bivalves (Tellinoidea and Solenoidea): variable gene arrangements and phylogenetic implications[J]. *PLoS One*, 2012, 7(2): e32353.
- [81] Shi W, Gong L, Wang S Y, *et al.* Tandem duplication and random loss for mitogenome rearrangement in *Symphurus* (Teleost: Pleuronectiformes)[J]. *BMC genomics*, 2015, 16(1): 355.
- [82] 严庆丰, 管敏鑫. 线粒体疾病与核基因-线粒体基因的表达调控[J]. *生命科学*, 2008, 20(4): 496-505.
- Yan Q F, Guan M X. Nuclear genes and mitochondrial genes associated with mitochondrial diseases[J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2008, 20(4): 496-505 (in Chinese).

Progress in comparative analysis and rearrangement of Anomuran (Crustacea: Decapoda) mitogenomes

GONG Li*, ZHANG Ying, WEI Liming, LU Xinting,
LIU Bingjian, LIU Liqin, LÜ Zhenming

(National and Provincial Joint Engineering Research Center of Exploration and Utilization of Marine Aquatic Genetic Resources, School of Marine Science and Technology, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316022, China)

Abstract: Due to the features of maternal inheritance, simple structure, conserved organization, small genome size, and high mutation rate, the mitochondrial genome (mitogenome) has been widely employed in population genetics, comparative genomics, and phylogenetic studies. The body type of Anomura (Crustacea: Decapoda) is between shrimps and crabs, which is of great significance in the study of system evolution. Compared with Brachyura, the closest relative, there has been a significant lack of attention to the study of Anomuran mitogenomes. So far, the mitogenome and gene rearrangement of this group have not been systematically and comprehensively understood. In this study, the research history and development on Anomuran mitogenomes have been briefly reviewed. We compared 26 Anomuran mitogenomes published in GenBank and summarized the fundamental features of these mitogenomes. The common rearrangement types and possible mechanisms of Anomuran mitogenomes were further analyzed. Using the ancestral gene arrangement of crustaceans as a reference, we summarized the mitogenomes of 26 Anomuran species into 15 rearrangement patterns. Gene rearrangement analysis of these mitogenomes showed that only two types of rearrangements were found, including translocation and inversion. Besides, we found that all these rearrangements can be reasonably explained by two rearrangement mechanisms, tandem duplication/random loss and intramitochondrial recombination. Finally, the application of rearrangement in the phylogeny of this taxon was discussed.

Key words: Anomura; Decapoda; mitogenome; gene rearrangement; phylogenetic analysis

Corresponding author: GONG Li. E-mail: gongli1027@163.com

Funding projects: The Fundamental Research Funds for the Provincial Universities of Zhejiang (2021JJZ003)