

DOI: 10.12264/JFSC2025-0144

汤氏角灯鱼线粒体全基因组及灯笼鱼科系统发育分析

王景奇¹, 刘乙蒙¹, 刘必林^{1, 2, 3, 4}, 刘洋^{1, 5}, 王丛丛^{1, 2, 3, 4, 5*}

1. 上海海洋大学海洋生物资源与管理学院, 上海 201306;
2. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306;
3. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;
4. 农业农村部大洋渔业可持续利用重点实验室, 上海 201306;
5. 临港新片区海洋生物医药科技创新型平台, 上海 201306

摘要: 灯笼鱼科(Myctophidae)在海洋浮游鱼类群落中占据重要地位。为丰富灯笼鱼科鱼类数据库, 提高该科物种鉴定准确性, 本研究对灯笼鱼科角灯鱼属(*Ceratoscopelus*)的汤氏角灯鱼(*Ceratoscopelus townsendi*)进行线粒体全基因组测序、组装及注释, 并基于此开展了系统发育分析。结果表明, 汤氏角灯鱼线粒体基因组全长 17780 bp, 包含 37 个编码基因及一个非编码区, 基因分布于轻链(L 链)和重链(H 链), 存在基因重叠与间隔现象, 其结构与其他灯笼鱼科鱼类线粒体基因组相同。碱基组成分析显示其呈 AT 偏倚, 密码子使用频率前五位分别为 CCC(P)、CCU(P)、CUC(L)、CUU(L)和 CAC(H)。蛋白质编码基因总长占基因组 57.9%, 密码子使用存在偏好性, 且各基因碱基偏倚性不同。tRNA 基因分布于 H 链和 L 链, 部分有双拷贝现象, rRNA 基因位于特定位置且有相应碱基含量特征。灯笼鱼科鱼类线粒体的 13 个蛋白编码基因(protein-coding genes, PCGs)的 Ka/Ks 均小于 1, 表现出纯化选择。系统发育分析表明, 汤氏角灯鱼与同属的马德拉角灯鱼(*Ceratoscopelus maderensis*)聚为一支, 且与虹灯鱼属(*Bolinichthys*)鱼类关系较近, 这一结果明确了汤氏角灯鱼在灯笼鱼科的系统发育地位。本研究丰富了灯笼鱼科鱼类线粒体基因组信息, 为后续该科鱼类的物种鉴定、系统发育分析及多样性研究提供了重要数据支撑。

关键词: 汤氏角灯鱼; 线粒体基因组; 系统发育分析; 基因结构; 碱基组成

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2025)12-1808-14

灯笼鱼科(Myctophidae)鱼类因身体上有形似灯笼能发光的小圆形发光器而得名。其体型通常较小, 延长且侧扁, 是海洋中深层水域物种多样性最高的鱼类类群之一^[1], 涵盖 34 属逾 250 种, 其生物量占全球中层鱼类总量的 75%^[2]。灯笼鱼科在大洋食物链中占据中层生态位, 夜间它们集群上浮至表层水域捕食浮游生物和小型无脊椎动物^[3-6], 通过摄食和排泄活动将碳元素从表层带到深海, 对海洋碳循环起关键作用。同时也被大型海洋哺乳类和海鸟捕食^[7-8], 是维持海洋生态系统能量流动的重要中间环节。近年来, 随着西

北太平洋渔业资源开发的深入, 灯笼鱼科鱼类凭借其丰富的资源储量^[9]与较高的蛋白质含量^[10]展现出巨大的商业开发潜力。

正确的物种鉴定是实现海洋鱼类资源可持续开发和高效利用的科学基础^[11]。传统灯笼鱼科物种鉴定主要依赖发光器, 鳍条等形态特征^[12-13], 但这些特征在捕捞过程中易损坏脱落, 且灯笼鱼科同属鱼类形态学相近, 易导致鉴定误差。而 DNA 条形码技术不依赖样本外形完整性, 可对形态模糊或高度相似样本进行精确鉴定。该技术需依托完整 DNA 序列数据库, 其中线粒体全基因

收稿日期: 2025-06-05; 修订日期: 2025-07-15.

基金项目: 农业农村部公海渔业资源综合科学调查专项(D-8025-24-5002).

作者简介: 王景奇, 男, 硕士, 研究方向为海洋生物学. E-mail: 2673076828@qq.com

*通信作者: 王丛丛, 副教授, 研究方向为环境 DNA 和种群遗传多样性. E-mail: ccwang@shou.edu.cn

组测序因覆盖编码区和非编码区, 具备单倍体遗传、无重组和进化速率适中等特性, 在物种分类鉴定与进化研究中得到广泛应用。但其结果仍需结合核基因组数据与形态学证据加以验证, 以获得更全面和可靠的结论。目前已有学者对七星底灯鱼 (*Benthosema pterotum*)^[14] 和卡氏电灯鱼 (*Electrona carlsbergi*)^[15] 等灯笼鱼科物种开展了线粒体全基因组测序与系统发育分析, 这些研究为后续灯笼鱼科物种鉴定和分子进化研究提供了数据基础, 对灯笼鱼科的生物资源评估与种群遗传学研究提供了重要资源。

西北太平洋是我国远洋渔业的核心作业海域。由于亲潮寒流与黑潮暖流的交汇作用^[16], 该海域饵料生物丰富, 形成多种经济鱼类的渔场^[17-18]。汤氏角灯鱼 (*Ceratoscopelus townsendi*) 隶属于灯笼鱼科角灯鱼属 (*Ceratoscopelus*), 广泛分布于西北太平洋海域, 与其他灯笼鱼科鱼类在该海域海洋生态系统的运转中扮演着关键角色。然而目前针对汤氏角灯鱼在分子生物学层面以及系统进化地位的研究较为匮乏, 尚未开展对其遗传信息的相关分析工作。根据美国国家生物技术信息中心 (NCBI) 数据库, 近十余年来已上传约 60 种灯笼鱼科鱼类的线粒体序列数据。尽管数量已有显著增加, 但与该科数百种已知物种的丰富多样性相比, 高质量的线粒体全基因组信息仍然相对匮乏, 在一定程度上制约了分子鉴定的精确性及进化历史构建的可靠性。

本研究利用高通量测序技术获得了汤氏角灯鱼的线粒体全基因组序列, 并对其蛋白编码基因的 AT 偏斜值和密码子使用频率进行分析, 以揭示其基因组特征。在此基础上, 结合数据库中其他灯笼鱼科物种的线粒体序列, 构建系统发育树, 以明确汤氏角灯鱼在灯笼鱼科中的系统进化地位。本研究不仅补充了灯笼鱼科的线粒体基因组数据, 也为该科物种鉴定、系统发育分析及西北太平洋海域的生物资源评估和管理提供重要数据支撑。

1 材料与方法

1.1 样本采集

本实验汤氏角灯鱼样本由上海海洋大学“崧

航”号科考船于 2022 年 6—7 月采集于西北太平洋海域, 随后立即保存于 -80°C 冰箱运回实验室。从灯笼鱼样本较为丰富的 5 个采样站点中, 选取 T33 站点 ($162^{\circ}00'23''\text{E}$, $41^{\circ}59'48''\text{N}$, 图 1) 作为本研究采样站点。所有汤氏角灯鱼 (图 2) 经现场分拣后, 立即保存于 -80°C 冰箱运回实验室。剪取样本尾部肌肉 20 mg, 采用改进酚-氯仿法进行基因组 DNA 提取, 产物经 0.8% 琼脂糖凝胶电泳检测后, 送至上海迈浦生物信息科技有限公司测序。

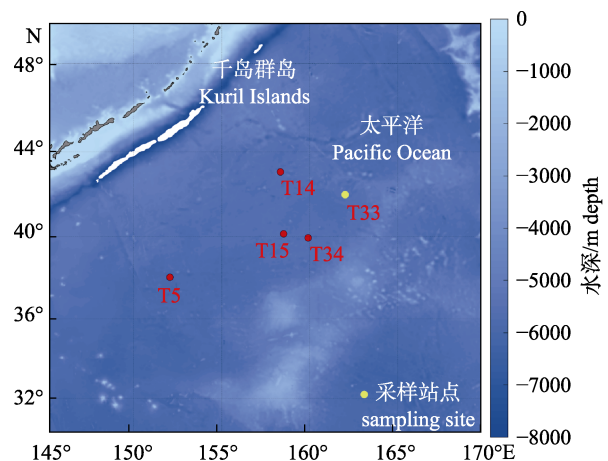


图 1 采样站点信息图

Fig. 1 Sampling sites



图 2 汤氏角灯鱼

Fig. 2 *Ceratoscopelus townsendi*

1.2 汤氏角灯鱼线粒体全基因组测序、组装

DNA 样品送至上海迈浦生物信息科技有限公司进行高通量测序。样品检测合格后, 用超声破碎法将基因组 DNA 随机打断成 350 bp 的片段, 对 DNA 片段末端进行修复, 在 3' 端加 A 碱基和测序接头。之后对选择的片段进行 PCR 扩增, 对产物进行纯化并去除接头污染后, 完成测序文库的构建。文库经质检合格后基于 SBS (sequencing by synthesis, 边合成边测序) 技术和 Illumina HiSeq

平台进行双向测序, 针对鱼类线粒体测序深度为 403 ×, 样本实测数据量为 5 G。过滤测序数据中的低质量读数 and 接头序列。使用 DBG (De-Brunijn-Graph) 算法读取二代数据, 利用 SPAdes v3 软件对线粒体全基因组进行组装并生成圈图, 借助 Geneious Prime 软件完成基因的定

位和注释, 最后通过进一步与 GenBank 数据库中已公布的灯笼鱼科鱼类线粒体全基因组序列进行人工比对校正。

1.3 线粒体基因组注释及结构分析

使用 MEGA 软件对 NCBI 下载的灯笼鱼科鱼类线粒体全基因组(表 1)进行比对, 同时结合

表 1 已有灯笼鱼科线粒体全基因组信息

Tab. 1 The studied Myctophidae complete mitochondrial genomes informations

属名 genus	种名 species	序列号 GenBank no.
裸灯鱼属 <i>Gymnoscopelus</i>	尼氏裸灯鱼 <i>Gymnoscopelus nicholsi</i>	AP012250.1
克灯鱼属 <i>Krefflichthys</i>	安氏克灯鱼 <i>Krefflichthys anderssoni</i>	AP012236.1
炬灯鱼属 <i>Lampadena</i>	发光炬灯鱼 <i>Lampadena luminosa</i>	OP035240.1
	杨氏炬灯鱼 <i>Lampadena yaquinae</i>	AP012257.1
珍灯鱼属 <i>Lampanyctus</i>	鳄珍灯鱼 <i>Lampanyctus crocodilus</i>	AP012258.1
	麦氏珍灯鱼 <i>Lampanyctus macdonaldi</i>	AP012241.1
	天纽珍灯鱼 <i>Lampanyctus tenuiformis</i>	OP057084.2
叶灯鱼属 <i>Lobianchia</i>	日本叶灯鱼 <i>Lobianchia gemellarii</i>	AP012242.1
灯笼鱼属 <i>Myctophum</i>	金光灯笼鱼 <i>Myctophum affine</i>	AP002922.1
	粗鳞灯笼鱼 <i>Myctophum asperum</i>	AP012234.1
	闪光灯灯笼鱼 <i>Myctophum nitidulum</i>	AP012255.1
	东方灯笼鱼 <i>Myctophum orientale</i>	AP012254.1
	斑点灯笼鱼 <i>Myctophum punctatum</i>	AP012239.1
短鳃灯鱼属 <i>Nannobranchium</i>	布氏短鳃灯鱼属 <i>Nannobranchium bristori</i>	OP057083.2
	宽鳍短鳃灯鱼属 <i>Nannobranchium ritteri</i>	AP012247.1
尖吻背灯鱼属 <i>Notolychnus</i>	尖吻背灯鱼 <i>Notolychnus valdiviae</i>	AP012229.1
背灯鱼属 <i>Notoscopelus</i>	尾棘背灯鱼 <i>Notoscopelus caudispinosus</i>	AP012256.1
	长体背灯鱼 <i>Notoscopelus elongatus</i>	AP012262.1
	日本背灯鱼 <i>Notoscopelus japonicus</i>	AP012252.1
	闪光背灯鱼 <i>Notoscopelus resplendens</i>	NC_083188.1
壁灯鱼属 <i>Stenobranchius</i>	白身臂灯鱼 <i>Stenobranchius leucopsarus</i>	ON005617.1
标灯鱼属 <i>Symbolophorus</i>	长体标灯鱼 <i>Symbolophorus californiensis</i>	AP012246.1
太宁灯鱼属 <i>Taaningichthys</i>	后臀太宁灯鱼 <i>Taaningichthys minimus</i>	AP012244.1
泰勒灯鱼属 <i>Tarletonbeania</i>	细泰勒灯鱼 <i>Tarletonbeania crenularis</i>	ON005618.1
尾灯鱼属 <i>Triphoturus</i>	墨西哥尾灯鱼 <i>Triphoturus mexicanus</i>	NC_037249.1
虹灯鱼属 <i>Bolinichthys</i>	后光虹灯鱼 <i>Bolinichthys distofax</i>	AP012232.1
	眶暗虹灯鱼 <i>Bolinichthys pyrsobolus</i>	AP012261.1
锦灯鱼属 <i>Centrobranchus</i>	椭锦灯鱼 <i>Centrobranchus chaerocephalus</i>	AP012237.1
角灯鱼属 <i>Ceratoscopelus</i>	马德拉角灯鱼 <i>Ceratoscopelus maderensis</i>	AP012259.1
	金鼻眶灯鱼 <i>Diaphus chrysorhynchus</i>	AP012230.1
眶灯鱼属 <i>Diaphus</i>	菲利眶灯鱼 <i>Diaphus phillipsi</i>	OP057059.2
	加州眶灯鱼 <i>Diaphus theta</i>	ON005612.1
	光亮眶灯鱼 <i>Diaphus splendidus</i>	NC_003164.1
明灯鱼属 <i>Diogenichthys</i>	西明灯鱼 <i>Diogenichthys atlanticus</i>	AP012233.1
底灯鱼属 <i>Benthoosema</i>	带底灯鱼属 <i>Benthoosema fibulatum</i>	AP012253.1
	冰底灯鱼 <i>Benthoosema glaciale</i>	AP012264.1
	七星底灯鱼 <i>Benthoosema pterotum</i>	NC_047480.1
电灯鱼属 <i>Electrona</i>	南极电灯鱼 <i>Electrona antarctica</i>	AP012248.1
	卡氏电灯鱼 <i>Electrona carlsbergi</i>	NC_036348.1

NCBI-Blast 工具识别组装所得序列基因结构。使用 SwissProt (<http://www.uniprot.org/>), Pfam (<http://pfam.xfam.org/>) KEGG (<http://www.genome.jp/kegg/>) 和 InterPro (<https://www.ebi.ac.uk/interpro/>)等对蛋白质编码基因进行比对识别; 使用 tRNAscan-SE (<http://lowelab.ucsc.edu/tRNAscan-SE/>) 软件比对 tRNA 基因、预测具体位置; 由于 rRNA 基因的高保守性, 因此使用 Blast 工具将测得序列与同源性较高物种进行比对定位; 使用 Tandem Repeats Finder 软件鉴定控制区位置。

1.4 线粒体基因组碱基组成及选择压力分析

使用 Clustal X 软件比对结果定位线粒体全基因组功能区、保守区与突变区。利用 MEGA 7.0 分别计算汤氏角灯鱼线粒体基因组中各编码基因的碱基组成、密码子使用频率及碱基偏倚。同时为了更好地了解灯笼鱼科物种蛋白质编码基因所受的选择压力强弱, 本研究从灯笼鱼科下选取 10 个物种为代表来研究灯笼鱼科线粒体基因组的选择压力, 这 10 个物种包括角灯鱼属的汤氏角灯鱼 (*Ceratospelus townsendi*), 克灯鱼属的安氏克灯鱼 (*Krefflichthys anderssoni*), 叶灯鱼属的日本叶灯鱼 (*Lobianchia gemellarii*), 短鳃灯鱼属的宽鳍短鳃灯鱼 (*Nannobranchium ritteri*), 泰勒灯鱼属的细泰勒灯鱼 (*Tarletonbeania crenularis*), 虹灯鱼属的后光虹灯鱼 (*Bolinichthys distofax*) 和眶暗虹灯鱼 (*Bolinichthys pyrsobolus*), 电灯鱼属的南极电灯鱼 (*Electrona antarctica*) 和卡氏电灯鱼 (*Electrona carlsbergi*), 灯笼鱼属的金光灯笼鱼 (*Myctophum affine*)。采用 DNAsp 6.0 软件计算它们的同义替换率(Ks)和非同义替换率(Ka)及其比值, 计算不考虑终止密码子。

1.5 灯笼鱼科鱼类系统发育分析

为研究汤氏角灯鱼在灯笼鱼科的系统发育地位, 利用线粒体全基因组进行系统发育分析。选取测序所得汤氏角灯鱼线粒体全基因组以及 NCBI 数据库中 40 种灯笼鱼科鱼类线粒体全基因组作为参考序列, 以大鳞新灯鱼 (*Neoscopelus macrolepidotus*) 为外群, 采用 NJ 法和 ML 法构建系统进化树。使用 MEGA 11 软件对 41 条灯笼鱼科线粒体全基因组序列进行剪切比对构建系统进

化树。

2 结果与分析

2.1 汤氏角灯鱼 mtDNA 基因组结构组成和分布特征

本研究获得汤氏角灯鱼线粒体基因组全长 17780 bp, 整体呈现典型双链环状结构(图 3), 结构高度保守符合典型鱼类线粒体基因组结构, 其中包含 22 个 tRNA; 13 个蛋白质编码基因(protein-coding genes, PCGs): 2 个 ATP 酶亚基(*ATP6*、*ATP8*)、3 个细胞色素 C 氧化酶(*CO I*、*CO II*、*CO III*)、7 个脱氢酶亚基(*ND1*、*ND2*、*ND3*、*ND4*、*ND4L*、*ND5*、*ND6*)和 1 个细胞色素 B (*Cyt b*); 2 个 rRNA (12S rRNA、16S rRNA)共 37 个基因以及一个大的非编码区, 与其他海洋鱼类线粒体基因组典型基因组组成一致。在鱼类线粒体基因组中环状 DNA 分子双螺旋中存在两条链, 其中编码基因较少密度较低称之为轻链(L 链), 编码基因多密度高的称之为重链(H 链)。由表 2 可得在汤氏角灯鱼线粒体全基因组中除 *ND6*、tRNA-Gln、tRNA-Ala、tRNA-Asn、tRNA-Tyr、tRNA-Cys、tRNA-Ser、tRNA-Glu、tRNA-Pro 基因位于 L 链上外, 其余基因均编码于 H 链。此外, 汤氏角灯鱼线粒体基因组中也存在基因重叠与基因间隔现象, 具体表现为 17 个 1~58 bp 的基因间隔以及 8 个 1~8 bp 的基因重叠。17 个基因间隔区中最大间隔出现在 tRNA-Leu 与 *ND1* 间(58 bp), 8 个基因重叠区中最大基因重叠出现在 *CO II* 基因与 tRNA-Lys 间(8 bp)。

2.2 线粒体基因组碱基组成

由表 3 可得, 汤氏角灯鱼线粒体全基因组 A+T 碱基含量占 50.07%, C+G 碱基含量占 49.93%, 呈轻度 A+T 偏倚, 与典型海水鱼类碱基偏倚性一致, 在基因组中 16S rRNA、*CO I*、*CO II*、*ATP6*、*ATP8*、*CO II*、*ND3*、*ND5*、tRNA-Ile、tRNA-Gln、tRNA-Met、tRNA-Trp、tRNA-Ala、tRNA-Asn、tRNA-Tyr、tRNA-Asp、tRNA-Lys、tRNA-Gly、tRNA-His、tRNA-Leu(2)、tRNA-Glu、tRNA-Pro 均呈现 A+T 偏倚, 其中 tRNA-Gly (65.28%)最大; 其余基因呈现 C+G 偏倚, tRNA-Ser(2) (56.10%)最

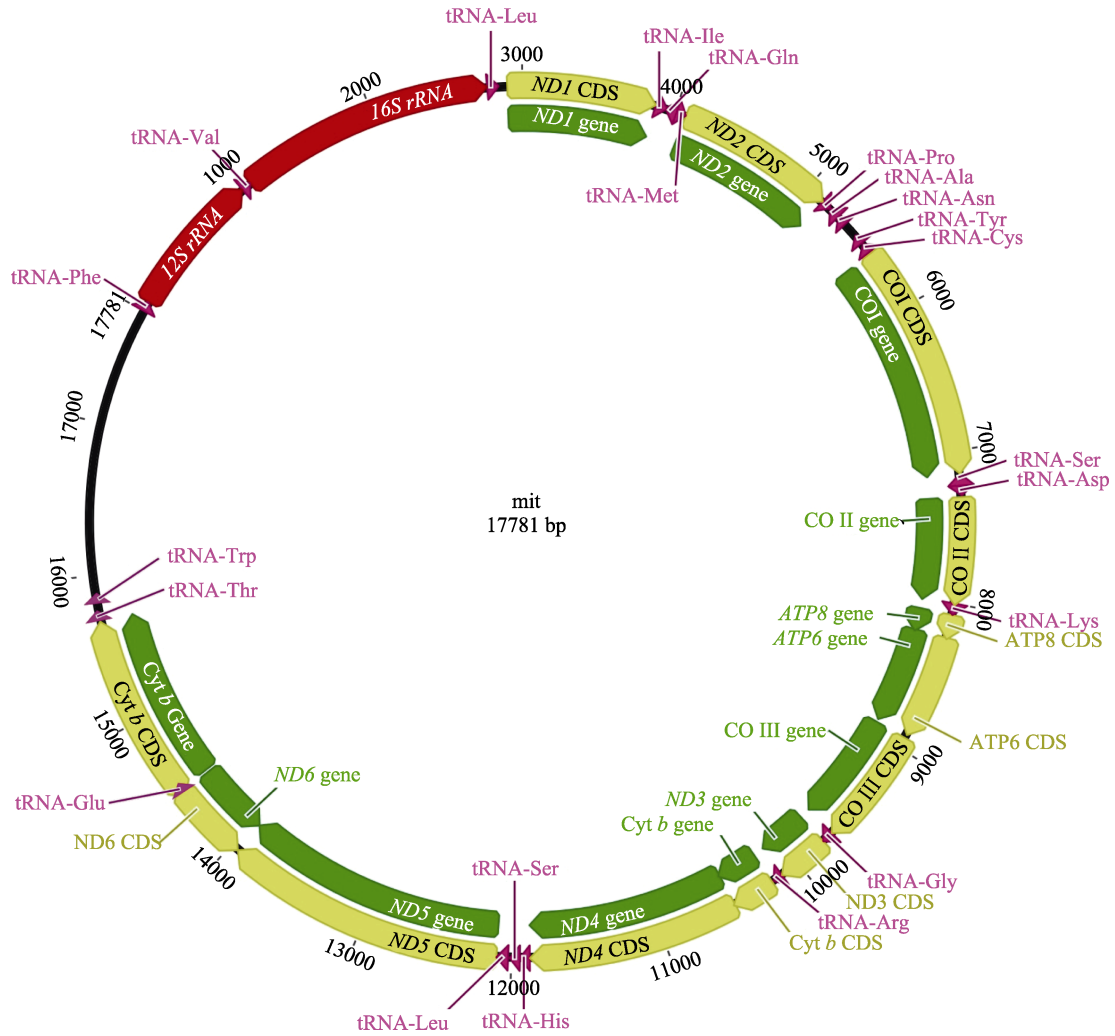


图 3 汤氏角灯鱼线粒体全基因组

Fig. 3 Complete mitochondrial genome of *Ceratoscopelus townsendi*

表 2 汤氏角灯鱼基因位置与起始终止密码子

Tab. 2 Locations and start/stop codons of mitochondrial genes in *Ceratoscopelus townsendi*

基因 gene	位置/bp position	编码链 coding strand	长度/bp length	起始密码子 start codon	终止密码子 stop codon	反密码子 anticodon	基因间隔/bp intergenic length
tRNA-Phe	1-68	H	68			GAA	
12S rRNA	69-1019	H	951	GTG	TAA		
tRNA-Val	1020-1090	H	71			TAC	
16S rRNA	1091-2766	H	1676	ATG	TAG		
tRNA-Leu	2767-2840	H	74			TAA	
ND1	2900-3874	H	975	ATG	TAA		58
tRNA-Ile	3876-3944	H	69			GAT	
tRNA-Gln	3944-4014	L	71			TTG	-1
tRNA-Met	4014-4082	H	69			CAT	-1
ND2	4083-5129	H	1047	ATG	TAG		
tRNA-Trp	5128-5198	H	71			TCA	-2

(待续 to be continued)

(续表 2 Tab. 2 continued)

基因 gene	位置/bp position	编码链 coding strand	长度/bp length	起始密码子 start codon	终止密码子 stop codon	反密码子 anticodon	基因间隔/bp intergenic length
tRNA-Ala	5200–5268	L	69			TGC	1
tRNA-Asn	5270–5342	L	73			GTT	1
tRNA-Tyr	5431–5501	L	71			GTA	8
tRNA-Cys	5507–5572	L	66			GCA	5
CO I	5589–7148	H	1560	GTG	TAA		16
tRNA-Ser	7152–7222	L	71			TGA	3
tRNA-Asp	7226–7293	H	68			GTC	3
CO II	7305–8003	H	699	ATG	TAA		11
tRNA-Lys	7996–8069	H	74			TTT	-8
ATP8	8071–8234	H	164	ATG	TAA		1
ATP6	8229–8912	H	684	ATG	TAA		6
CO III	8930–9715	H	786	ATG	TA(A)		17
tRNA-Gly	9715–9786	H	72			TCC	-1
ND3	9787–10135	H	349	ATG	TGA		
tRNA-Arg	10137–10203	H	67			TCG	1
ND4L	10205–10501	H	297	ATG	TAA		1
ND4	10495–11880	H	1386	ATG	TGA		-7
tRNA-His	11876–11944	H	69			GTG	-5
tRNA-Ser(2)	11944–12014	H	71			GCT	-1
tRNA-Leu(2)	12026–12097	H	72			TAG	11
ND5	12098–13936	H	1839	ATG	TAA		
ND6	13937–14458	L	522	GTG	TAA		
tRNA-Glu	14459–14527	L	69			TCC	
Cyt b	14533–15673	H	1140	ATG	TGA		5
tRNA-Thr	15674–15746	H	73			TGT	
tRNA-Pro	15853–15925	L	73			TGG	6
D-loop	15926–17781		1856				

表 3 汤氏角灯鱼线粒体基因碱基组成

Tab. 3 Base composition of mitochondrial genes of *Ceratoscopelus townsendi*

基因 gene	T(U)	C	A	G	A+T	G+C	总计 total	AT-skew	GC-skew
全基因组 all	24.67	30.95	25.40	18.98	50.07	49.93	17781	0.01	-0.24
tRNA-Phe	17.65	25.00	32.35	25.00	50.00	50.00	68	0.29	0.00
12S rRNA	18.97	28.41	29.66	22.96	48.64	51.36	954	0.22	-0.11
tRNA-Val	19.72	28.17	29.58	22.54	49.30	50.70	71	0.20	-0.11
16S rRNA	19.63	26.97	31.62	21.78	51.25	48.75	1676	0.23	-0.11
tRNA-Leu	24.32	25.68	25.68	24.32	50.00	50.00	74	0.03	-0.03
ND1	27.59	33.95	18.77	19.69	46.36	53.64	975	-0.19	-0.27
tRNA-Ile	24.64	21.74	27.54	26.09	52.17	47.83	69	0.06	0.09
tRNA-Gln	21.13	29.58	29.58	19.72	50.70	49.30	71	0.17	-0.20
tRNA-Met	27.54	24.64	28.99	18.84	56.52	43.48	69	0.03	-0.13
ND2	25.50	36.77	21.20	16.52	46.70	53.30	1047	-0.09	-0.38
tRNA-Trp	16.90	25.35	33.80	23.94	50.70	49.30	71	0.33	-0.03

(待续 to be continued)

(续表 3 Tab. 3 continued)

基因 gene	T(U)	C	A	G	A+T	G+C	总计 total	AT-skew	GC-skew
tRNA-Ala	26.09	27.54	30.43	15.94	56.52	43.48	69	0.08	-0.27
tRNA-Asn	20.55	30.14	30.14	19.18	50.68	49.32	73	0.19	-0.22
tRNA-Tyr	22.54	25.35	32.39	19.72	54.93	45.07	71	0.18	-0.13
tRNA-Cys	24.24	27.27	24.24	24.24	48.48	51.52	66	0.00	-0.06
CO I	28.33	28.97	23.59	19.10	51.92	48.08	1560	-0.09	-0.21
tRNA-Ser	21.13	30.99	28.17	19.72	49.30	50.70	71	0.14	-0.22
tRNA-Asp	25.00	22.06	32.35	20.59	57.35	42.65	68	0.13	-0.03
CO II	24.75	30.47	27.61	17.17	52.36	47.64	699	0.05	-0.28
tRNA-Lys	24.32	24.32	29.73	21.62	54.05	45.95	74	0.10	-0.06
ATP8	23.81	33.93	30.36	11.90	54.17	45.83	168	0.12	-0.48
ATP6	28.07	33.48	23.54	14.91	51.61	48.39	684	-0.09	-0.38
CO III	26.75	31.59	24.08	17.58	50.83	49.17	785	-0.05	-0.28
tRNA-Gly	31.94	18.06	33.33	16.67	65.28	34.72	72	0.02	-0.04
ND3	32.66	30.66	19.48	17.19	52.15	47.85	349	-0.25	-0.28
tRNA-Arg	23.19	26.09	26.09	24.64	49.28	50.72	69	0.06	-0.03
ND4L	26.21	35.17	20.69	17.93	46.90	53.10	290	-0.12	-0.32
ND4	27.01	32.80	22.01	18.18	49.02	50.98	1381	-0.10	-0.29
tRNA-His	30.43	18.84	34.78	15.94	65.22	34.78	69	0.07	-0.08
tRNA-Ser(2)	18.29	35.37	25.61	20.73	43.90	56.10	82	0.17	-0.26
tRNA-Leu(2)	23.61	20.83	33.33	22.22	56.94	43.06	72	0.17	0.03
ND5	25.99	33.33	24.03	16.64	50.03	49.97	1839	-0.04	-0.33
ND6	16.67	33.52	30.46	19.35	47.13	52.87	522	0.29	-0.27
tRNA-Glu	26.09	24.64	36.23	13.04	62.32	37.68	69	0.16	-0.31
Cyt b	27.34	32.87	22.52	17.27	49.87	50.13	1141	-0.10	-0.31
tRNA-Thr	26.03	24.66	21.92	27.40	47.95	52.05	73	-0.09	0.05
tRNA-Pro	24.66	30.14	26.03	19.18	50.68	49.32	73	0.03	-0.22
平均 average	25.02	31.13	25.16	18.69	50.18	49.82	423	0.00	-0.25

大。根据 AT-skew 与 GC-skew 值可得, 线粒体全基因组中 AT-skew 为正值(0.01), GC-skew 为负值(-0.24), 表明线粒体全基因组中整体呈现 AC 碱基偏好。然而整个基因组中不同基因存在不同的碱基偏好, 整个基因组中 2 个 rRNA 基因、CO II 基因、ATP8 基因、ND6 基因与 21 个 tRNA(除 tRNA-Thr)的 AT-skew 均为正值, 偏好 A 碱基, 其余均为负值偏好 T 碱基。而汤氏角灯鱼线粒体基因中, 除 3 个位于重链上的 tRNA [tRNA-Ile、tRNA-Leu(2)、tRNA-Thr]的 GC-skew 为正值, tRNA-Phe 等于 0 外, 其余 GC-skew 均为负值, 呈现 C 碱基偏倚。

2.3 线粒体基因组蛋白质编码基因及密码子使用情况

由表 4 可得, 汤氏角灯鱼线粒体全基因组

PCGs 总长为 10308 bp, 占线粒体全基因组全长的 57.9%。使用最频繁的密码子为 CCC(P)、CCU(P)、CUC(L)、CUU(L), 使用较少的密码子为 GCG(A)、GUG(V)、GGU(G)和 GUU(V), 也可从侧面说明 C 碱基的偏好性。

在所有蛋白质编码基因中 CO I 最长(1560 bp), ND4L 最短(297 bp)。除 12S rRNA、CO I 和 ND6 基因使用 GTG 作为起始密码子外, 其余蛋白质编码基因均使用 ATG 作为起始密码子。CO III 以不完整的 TA(A)为终止密码子, ND2 使用 TAG 作为终止密码子, ND3、ND4 使用 TGA 作为终止密码子, 其余蛋白质编码基因均使用 TAA 作为终止密码子, 与鱼类线粒体基因组普遍使用的终止密码子一致。

表 4 汤氏角灯鱼线粒体编码蛋白密码子使用频率

Tab. 4 Codon usage frequency of mitochondrial-encoded proteins in *Ceratoscopelus townsendi*

氨基酸 amino acid	密码子 codon	使用次数 count	相对同义密码子使用度 relative synonymous codon usage	氨基酸 amino acid	密码子 codon	使用次数 count	相对同义密码子使用度 relative synonymous codon usage
Phe(F)	UUU	81	0.75	Tyr(Y)	UAU	73	0.86
	UUC	134	1.25		UAC	96	1.14
Leu(L)	UUA	112	0.88	His(H)	CAU	99	0.82
	UUG	84	0.66		CAC	143	1.18
	CUU	157	1.24	Gln(Q)	CAA	121	1.08
	CUC	163	1.29		CAG	103	0.92
	CUA	130	1.02	Asn(N)	AAU	80	0.78
	CUG	115	0.91		AAC	125	1.22
	Ile(I)	AUU	81	1.03	Lys(K)	AAA	117
AUC		92	1.16	AAG		121	1.02
AUA		64	0.81	Asp(D)	GAU	52	0.74
Met(M)	AUG	86	1		GAC	88	1.26
	Val(V)	GUU	52	1.03	Glu(E)	GAA	88
GUC		59	1.17	GAG		65	0.85
GUA		53	1.05	Gly(G)	UGU	54	0.83
GUG		37	0.74		UGC	76	1.17
Ser(S)		UCU	109		1.14	GGU	49
	UCC	118	1.23	GGC	98	1.45	
	UCA	102	1.06	GGA	58	0.86	
	UCG	93	0.97	GGG	66	0.97	
	AGU	67	0.7	Trp(W)	UGG	76	1
	AGC	87	0.91		Arg(R)	CGU	59
Pro(P)	CCU	198	1.29	CGC		83	1.3
	CCC	200	1.3	CGA		63	0.99
	CCA	140	0.91	CGG		65	1.02
	CCG	77	0.5	AGA		56	0.88
	Thr(T)	ACU	105	0.97		AGG	56
ACC		149	1.38	*		UAA	109
ACA		119	1.1		UAG	57	0.62
ACG		59	0.55		UGA	111	1.2
Ala(A)		GCU	86	1.16			
	GCC	111	1.49				
	GCA	72	0.97				
	GCG	28	0.38				

注: * 表示终止密码子.

Note: * indicates stop codons.

由表 3 可得, 汤氏角灯鱼线粒体全基因组蛋白质编码基因碱基偏倚性不同, 在 11440 bp 长的蛋白质编码基因中, 总 AT 碱基含量为 49.93%。总 CG 碱基含量为 50.07%, 总体较为均衡, 但是 CG 碱基含量略高于 AT 碱基含量。其中 T 碱基含量

最高的为 *ND3* (32.66%), 含量最低的为 *ND6* (16.67%); C 碱基含量最高的为 *ND2* (36.77%), 含量最低的为 *CO I* (28.97%), 此外可得细胞色素 C 氧化酶的 C 碱基含量均较低; A 碱基含量最高为 *ND6* (30.46%), 含量最低为 *ND1* (18.77%); G 碱基

总体含量较低, 含量最高基因为 *ND1*(19.69%), 含量最低为 *ATP8*(11.9%); AT 碱基含量最高为 *ATP8*(54.17%), 含量最低为 *ND1*(46.36%); CG 碱基含量最高为 *ND1*(53.64%), 最低含量为 *ATP8*(45.83%)。AT 碱基与 CG 碱基含量最高与最低基因为 *ND1* 与 *ATP8*, 与已报道鱼类线粒体全基因组碱基组成一致。由密码子碱基组成可得, 不同密码子对碱基使用有明显偏好性, 第一密码子中碱基含量较为均匀, 但仍可看出 C 偏倚(28.8%)与反 T 偏倚(20%), 第二密码子中 T 碱基含量最高(38%), G 碱基含量最低(13.8%); 第三密码子中 C 碱基含量最高(41.2%)。G 碱基含量最低(13.3%), 呈现明显 C 偏倚与反 G 偏倚。

通过 AT-skew 值与 GC-skew 值计算可知除 *ATP8* 与 CO II 基因 AT-skew 值为正值, 其余 AT-skew 与 GC-skew 值均为负值, 可以看出蛋白质编码基因总体呈现 TC 偏倚。

2.4 线粒体基因组 tRNA 和 rRNA

汤氏角灯鱼 22 个 tRNA 基因长度范围为 66~74 bp, 在 H 链与 L 中均有分布, 其中 tRNA-Leu 与 tRNA-Ser 存在双拷贝现象, 其余 tRNA 基因均为单拷贝形式。12S rRNA 位于 tRNA-Phe 和 tRNA-Val 间长度为 951 bp; 16S rRNA 位于 tRNA-Val 与 tRNA-Leu 中间, 长度为 1676 bp, 均位于 H 链, 前后无基因间隔与基因重叠现象出现。rRNA 基因中 12S rRNA 中 A+T 碱基含量小于 C+G 碱基含量(51.36%), 16S rRNA A+T(51.25%) 碱基含量大于 C+G 碱基含量(48.75%), 两种

rRNA 基因 GC-skew 值相等均为-0.11, 呈现 C 碱基偏倚, AT-skew 值 16S rRNA(0.23)大于 12S rRNA(0.22), 但均大于 0, A 碱基含量较高。

2.5 灯笼鱼科线粒体基因组的选择压力

通过对所选物种的每一个蛋白质编码基因的同义替换值(Ka)和非同义替换值(Ks)以及其比值进行计算。发现 13 个蛋白质编码基因的 Ka/Ks 值在 0.0378(*ND1*)和 0.2100(*ATP8*)之间, 均小于 1, 表现出纯化选择(purify selection)(图 4)。13 个蛋白质编码基因的 Ka/Ks 值由小到大分别为 *ND1*, CO I, CO II, *ND4L*, CO III, *Cyt b*, *ND3*, *ND4*, *ATP6*, *ND5*, *ND2*, *ND6*, *ATP8* 基因(平均值分别为 0.0378, 0.0399, 0.0423, 0.0426, 0.0445, 0.0460, 0.0463, 0.0625, 0.0722, 0.0819, 0.0841, 0.0922, 0.2100), 说明这些基因在进化过程中受到的选择压力逐渐减弱。

2.6 系统发育分析

为进一步探究汤氏角灯鱼的系统发育地位, 基于已报道 21 属 40 种灯笼鱼科鱼类及自测汤氏角灯鱼线粒体全基因组, 以大鳞新灯鱼为外群, 使用 NJ 法和 ML 法构建系统进化树(图 5)。两种建树方法所得系统进化树拓扑结构基本一致, 大多数节点均获得较高的支持率。NJ 进化树有 28 个节点支持率大于 97%, ML 进化树有 23 个节点支持率为 100%, 仅有两个节点的支持率小于 93%。在属级关系方面, 本研究测定的汤氏角灯鱼以 100%的支持率与同属的马德拉角灯鱼(*Ceratoscopelus maderensis*), 以及虹灯鱼属(*Bolinichthys*)的后光虹灯鱼(*Bolinichthys distofax*)

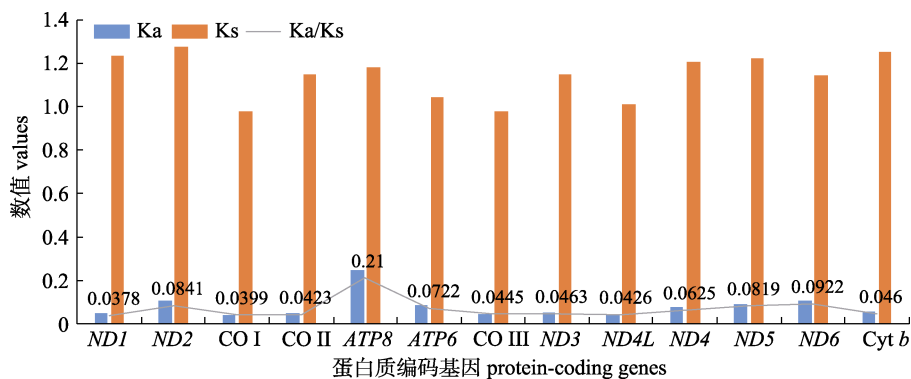


图 4 灯笼鱼科物种蛋白质编码基因选择压力分析

Fig. 4 Selection pressure analysis of protein-coding genes of species in the family Myctophidae

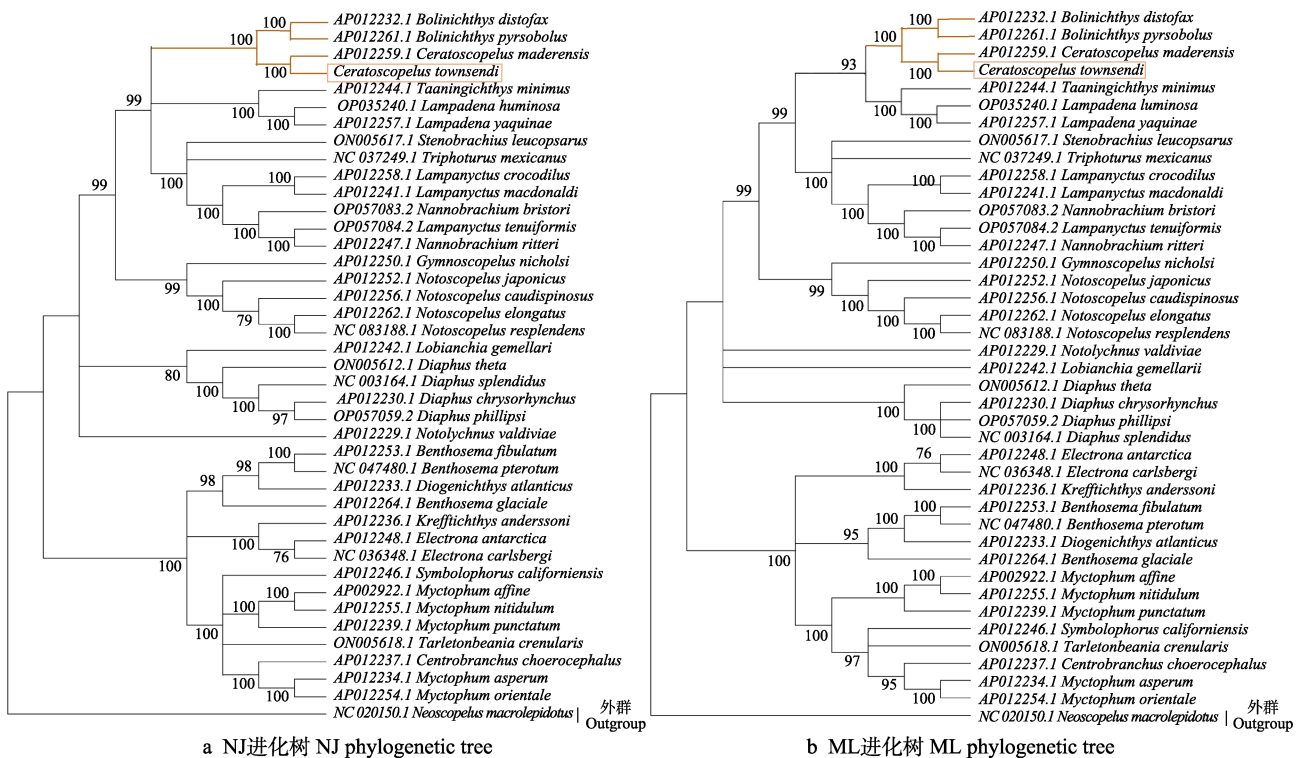


图 5 基于灯笼鱼科线粒体全基因组的系统进化树

Fig. 5 The phylogenetic tree based on complete mitochondrial genome of Myctophidae

和眶暗虹灯鱼(*Bolinichthys pyrsobolus*)聚为一支, 显示角灯鱼属与虹灯鱼属之间具有较近的亲缘关系。除该分支外, 背灯鱼属(*Notoscopelus*)与裸灯鱼属(*Gymnoscopelus*)聚为一支; 灯笼鱼属, 标灯鱼属(*Symbolophorus*), 泰勒灯鱼属与锦灯鱼属(*Centrobranchus*)聚为一支; 克灯鱼属与电灯鱼属聚为一支; 炬灯鱼属(*Lampadena*)与太宁灯鱼属(*Taaningichthys*)聚为一支; 珍灯鱼属(*Lampanyctus*), 短鳃灯鱼属, 壁灯鱼属(*Stenobranchius*)与尾灯鱼属(*Triphoturus*)聚为一支; 明灯鱼属(*Diogenichthys*)与底灯鱼属(*Benthoosema*)聚为一支; 尖吻背灯鱼属(*Notolychnus*)单独为一支。但在叶灯鱼属与眶灯鱼属的系统发育关系上, NJ 进化树显示二者聚为一支, 而 ML 进化树中叶灯鱼属和眶灯鱼属分别单独聚为一支。

3 讨论

3.1 汤氏角灯鱼线粒体基因组特征

线粒体基因组由于进化速率快、结构简单和母系遗传等优点被广泛应用于物种鉴定、系统进化分析等领域。随着测序技术的发展, 越来越多

的鱼类线粒体基因组测序完成^[19-21]。本研究利用高通量测序技术对汤氏角灯鱼线粒体全基因组进行测序, 获得完整的汤氏角灯鱼序列, 其结构特点与灯笼鱼目(Myctophiformes)基因组序列的结构特点一致: DNA 分子双螺旋含有 H 链与 L 链, 链上编辑 37 个基因, 包含 13 个 PCGs、2 个 rRNA、22 个 tRNA 及一个非编码区, 序列高度保守。汤氏角灯鱼线粒体全基因组中 2 个 rRNA 与 22 个 tRNA 基因与其他灯笼鱼科鱼类基因排序一致, 且 12S rRNA 与 16S rRNA 基因前后无基因重叠或基因间隔现象, 符合后生动物基因典型特征^[22]。

由碱基组成分析可得, 汤氏角灯鱼线粒体基因组中 A+T 碱基含量略高于 C+G 碱基含量, 表现出 AT 碱基偏倚性, 与其余海水鱼类碱基组成一致^[23], 但是不同物种碱基含量百分比不同, 造成这种现象的原因可能是在 DNA 复制过程中自然环境或竞争压力引起的碱基突变^[24]。在 tRNA 中, 汤氏角灯鱼各 tRNA 基因位置、碱基数量与灯笼鱼科其他物种相似, 并具有较高同源性。此外本研究还计算了 AT-skew 值与 GC-skew 值用以评估基因间碱基含量差异, 蛋白质编码基因中二数值

大多数为负值,这说明蛋白质编码基因偏好使用 TC 基因,而绝对值越大表示两碱基间差异越明显,汤氏角灯鱼线粒体基因组中 GC-skew 绝对值明显大于 AT-skew 绝对值,表明汤氏角灯鱼线粒体基因组具有明显 C 碱基偏倚,与灯笼鱼科七星底灯鱼和卡氏电灯鱼线粒体基因组呈现显著 C 碱基偏倚且 GC-skew 绝对值显著高于 AT-skew 绝对值的碱基偏倚情况相似。

3.2 选择压力分析

对汤氏角灯鱼偏好密码子分析显示,其密码子使用频率与汤氏角灯鱼线粒体全基因组整体 C 碱基偏倚性一致。前两位密码子均属于脯氨酸,脯氨酸密码子使用频率较高,与脯氨酸可以维持生物体在高盐环境中的细胞渗透压,并提高生物对高盐环境的耐受力密切相关^[25]。而本次实验使用的汤氏角灯鱼均捕获自水深 50~150 m 的西北太平洋次表层。西北太平洋受北赤道流和黑潮影响,盐度随深度增加先升高后减少,存在盐度“次表层最高值”现象^[26]。因此推测汤氏角灯鱼的脯氨酸密码子高出现率与其海水盐度较高的生活环境相关。在遗传学中,通常使用 Ka/Ks 比值推断蛋白质编码基因所受的自然选择压力^[27]。Ka/Ks>1 表明存在正选择作用(positive selection); Ka/Ks=1 表明存在中性进化作用(neutral evolution); Ka/Ks<1 则表明存在纯化选择作用。在本研究中,灯笼鱼科鱼类的 13 个蛋白质编码基因的 Ka/Ks 值均小于 1,表明这 13 个蛋白质编码基因受到纯化选择作用。其中 ATP8 基因 Ka/Ks 值最高,说明其受最弱的选择压力,符合脊椎动物 ATP8 基因承受的选择压力最小的结论^[28]。ATP8 基因作为 ATP 合酶的关键亚基,负责将质子梯度转化为 ATP 并维护膜稳定性。而 NDI 基因的 Ka/Ks 值最低,说明其进化速率最慢,对环境压力的抵抗能力很强。NDI 基因是 NADH 脱氢酶的关键组分,通过驱动质子泵出建立跨膜电化学梯度,为 ATP 合成提供驱动力。当海水盐度骤升引发细胞渗透性失水时,鱼类机体需 NDI 基因提升 ATP 合成效率以驱动 Na⁺/K⁺-ATP 酶维持离子平衡^[29-30],此时二者通过协同作用实现高效供能。因此推测 NDI 基因对灯笼鱼科在西北太平洋进行垂直迁移的盐度骤变适

应性发挥了作用。

3.3 灯笼鱼科的系统发育分析

灯笼鱼科同属鱼类形态相近,且传统形态学鉴定所依赖的发光器在捕捞运输过程中易损坏,因此仅靠形态特征或单基因研究对其进行物种鉴定或者系统发育分析是不严谨的。因此有必要利用线粒体全基因组对灯笼鱼科进行全面准确的系统发育分析。本研究基于线粒体全基因组构建的 NJ 进化树与 ML 进化树显示,汤氏角灯鱼与同属的马德拉角灯鱼,虹灯鱼属的后光虹灯鱼,眶暗虹灯鱼的亲缘关系较近。该结果与 Wisner^[31]基于形态学和 Martin 等^[32]基于分子系统发育分析的研究结论相一致,均认为两者可能起源于共同的祖先,并在中新世海洋环流变化导致的深层水团重组的驱动下发生分化。同时两属在西北太平洋的分布区域高度重叠,也暗示它们共同的起源与扩散路径^[33]。除角灯鱼属与虹灯鱼属外,多个分支的系统发育关系亦与既往研究结果一致。克灯鱼属与电灯鱼属聚为一支,与 Liang 等^[15]基于 13 个灯笼鱼科物种线粒体全基因组的系统发育分析结果一致,卡氏电灯鱼与南极电灯鱼和安氏克灯鱼亲缘关系最近,表明二属在进化上关系密切。本研究所得的系统发育关系总体上与 Christiansen 等^[34]基于 CO I 基因以及 Poulsen 等^[35]基于线粒体全基因组的分析结果一致,仅在叶灯鱼属与眶灯鱼属的分支位置上存在差异。本研究的 ML 进化树显示二者分处独立分支,而 Poulsen 等^[35]的 ML 进化树则显示二者聚为一支。已有的单基因和形态学研究普遍认为两属关系密切^[36-37],因此该差异可能与本研究所采用的眶灯鱼属物种不同,或与数据库中可用序列的可靠性差异有关。此外,长体标灯鱼在 NJ 与 ML 进化树中的系统发育位置存在差异。在 NJ 进化树中,其位于分支顶端,与其他序列的亲缘关系较远;而在 ML 进化树中,则与细泰勒灯鱼和椭锦灯鱼聚合成一支,并聚类于粗鳞灯笼鱼属的支系中。NJ 进化树是基于距离矩阵的聚类模型,对物种的进化速率较为敏感。当某些物种的进化速率显著快于同一分支中的其他物种时,容易产生“长枝吸引”现象(long-branch attraction, LBA),从而影响系统发育关系的准确

性。相比之下, ML 进化树依赖位点替换模型, 具有较强的抗 LBA 能力, 因此在系统发育推断中通常被认为具有更高的可靠性^[38-39]。尽管在部分分支上存在差异, 但两种进化树均显示粗鳞灯笼鱼与细泰勒灯鱼亲缘关系最近。基因检测也表明二者在压力适应相关基因^[40]和视觉退化相关基因^[41]上具有高度同源性, 从分子水平进一步支持了二者的进化亲缘关系。

本研究弥补了汤氏角灯鱼在分子生物学领域的空白, 对灯笼鱼科线粒体基因组数据库进行了补充。通过构建灯笼鱼科系统进化树, 明确了汤氏角灯鱼的系统进化地位, 为灯笼鱼科的物种鉴定与系统发育分析提供了分子和理论依据, 并为西北太平洋灯笼鱼科鱼类的资源管理提供了更多参考。

参考文献:

- [1] Hulley P A. Upper-slope distributions of oceanic lanternfishes (Family: Myctophidae)[J]. *Marine Biology*, 1992, 114(3): 365-383.
- [2] Ju J L, Wang X G, Wu C Y, et al. The relationship between species composition of fish larvae and juveniles and main environment factors in the northern South China Sea in summer[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2023, 32(1): 190-202. [鞠佳丽, 王小谷, 吴尘艳, 等. 南海北部海域夏季仔稚鱼种类组成和主要环境因子的关系[J]. *上海海洋大学学报*, 2023, 32(1): 190-202.]
- [3] Batta-Lona P G, Galindo-Sánchez C E, Arteaga M C, et al. DNA barcoding and morphological taxonomy: Identification of lanternfish (Myctophidae) larvae in the Gulf of Mexico[J]. *Mitochondrial DNA Part A*, 2019, 30(2): 375-383.
- [4] Jin H W, Xue L J, Pan G L, et al. Feeding habits of *Benthosema pterotum* in the East China Sea and southern part of Yellow Sea[J]. *Marine Fisheries*, 2011, 33(4): 368-377. [金海卫, 薛利建, 潘国良, 等. 东海和黄海南部七星底灯鱼摄食习性的研究[J]. *海洋渔业*, 2011, 33(4): 368-377.]
- [5] Dypvik E, Kaartvedt S. Vertical migration and diel feeding periodicity of the skinnycheek lanternfish (*Benthosema pterotum*) in the Red Sea[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2013, 72: 9-16.
- [6] Cohen D L, Beckley L E. Diet and prey selectivity of the mesopelagic lanternfish *Myctophum asperum* from the Perth Canyon, Western Australia[J]. *Ichthyological Research*, 2021, 68(2): 294-302.
- [7] Weng J S, Lee M G, Liu K M, et al. Feeding ecology of juvenile yellowfin tuna from waters southwest of Taiwan inferred from stomach contents and stable isotope analysis[J]. *Marine and Coastal Fisheries*, 2015, 7(1): 537-548.
- [8] miR-Arguimbau J, Navarro J, Balcells M, et al. Feeding ecology of blue whiting (*Micromesistius poutassou*) in the NW Mediterranean: The important role of Myctophidae[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2020, 166: 103404.
- [9] Catul V, Gauns M, Karuppasamy P K. A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2011, 21(3): 339-354.
- [10] Li L N, Zhu W Z, Miao S C. Development and utilization of lantern fish resources[J]. *Fishery Information & Strategy*, 2012, 27(3): 240-245. [李励年, 朱文钊, 缪圣赐. 灯笼鱼资源的开发与利用[J]. *渔业信息与战略*, 2012, 27(3): 240-245.]
- [11] Li R, Wen R D, Li X H, et al. Research progress of DNA barcoding technique in fish biology and conservation biology [J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2024, 36(11): 1439-1449. [李蓉, 温瑞丹, 李晓环, 等. DNA 条形码技术在鱼类生物学和保护生物学中的研究进展[J]. *生命科学*, 2024, 36(11): 1439-1449.]
- [12] Bernal A, Viñas J, Olivar M P. Genetic support for the morphological identification of larvae of Myctophidae, Gonostomatidae, Sternoptychidae and Phosichthyidae (Pisces) from the western Mediterranean[J]. *Scientia Marina*, 2014, 78(4): 461-471.
- [13] Wang L M. The composition of nekton and biological characteristic of main dominant species in Northwestern Pacific Ocean[D]. Xiamen: Third Institute of Oceanography (TIO) of the Ministry of Natural Resources, 2017. [王良明. 西北太平洋游泳动物种类组成及主要优势种的生物学特征[D]. 厦门: 国家海洋局第三海洋研究所, 2017.]
- [14] Zheng L, Xiao Y Y, Duan Y F, et al. Complete mitochondrial genome of the skinnycheek lantern fish *Benthosema pterotum* (Perciformes: Myctophidae) in the East China Sea[J]. *Mitochondrial DNA Part B*, 2020, 5(1): 302-303.
- [15] Liang S Z, Song W, Ma C Y, et al. The complete mitochondrial genome of *Electrona carlsbergi* (Myctophiformes, Myctophidae) with phylogenetic consideration[J]. *Mitochondrial DNA Part B, Resources*, 2018, 3(1): 151-152.
- [16] Han Y S, Jiang W, Xiao Y W, et al. Main change characteristics and influencing factors of tropical cyclones under the background of global change[J]. *Advances in Earth Science*, 2023, 38(5): 515-532. [韩岩松, 姜伟, 肖玉雯, 等. 全球变化背景下热带气旋主要变化特征及影响因素[J]. *地球科学进展*, 2023, 38(5): 515-532.]
- [17] Cury P, Roy C. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1989, 46(4): 670-680.
- [18] Bai X, Gao L, Choi S. Exploring the response of the Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) stock-recruitment relationship to environmental changes under different structural models

- [J]. *Fishes*, 2022, 7(5): 276.
- [19] Shao A H. Purification of mitochondrial DNA and cloning and analysis of the sequences of several important genes from *Takifugu fasciatus*[D]. Suzhou: Soochow University, 2005. [邵爱华. 暗纹东方鲀(*Takifugu fasciatus*)线粒体 DNA 的分离纯化及其几个重要基因的克隆与序列分析[D]. 苏州: 苏州大学, 2005.]
- [20] Pegg G G, Sinclair B, Briskey L, et al. MtDNA barcode identification of fish larvae in the southern Great Barrier Reef—Australia[J]. *Scientia Marina*, 2006, 70(S2): 7-12.
- [21] Yang Y, Song X J, Tang W Q, et al. Complete mitochondrial genome of *Acrossocheilus kreyenbergii*, with phylogenetic analysis of genus *Acrossocheilus*[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2018, 53(2): 207-219. [杨杨, 宋小晶, 唐文乔, 等. 克氏光唇鱼线粒体基因组测定及光唇鱼属的系统发育分析[J]. *动物学杂志*, 2018, 53(2): 207-219.]
- [22] Chen N, Lai X P. Mitochondrial genome evolution in Metazoa: Origin, size and gene arrangement[J]. *Letters in Biotechnology*, 2010, 21(5): 721-726. [陈念, 赖小平. 后生动物线粒体基因组: 起源、大小和基因排列进化[J]. *生物技术通讯*, 2010, 21(5): 721-726.]
- [23] Ward R D, Zemlak T S, Innes B H, et al. DNA barcoding Australia's fish species[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2005, 360(1462): 1847-1857.
- [24] Liu Y P, Hu J Y, Ning Z J, et al. 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.]
- [25] Deng M, Liu R Q, Yang D, et al. Effect of proline on high salt tolerance of razor clam[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2024, 33(1): 77-85. [邓敏, 刘瑞琦, 杨栋, 等. 脯氨酸对缢蛏高盐耐受性的影响[J]. *上海海洋大学学报*, 2024, 33(1): 77-85.]
- [26] Shao Y, Zhang C L, Fan J H, et al. Three-dimensional environmental characteristics of *Sardinops melanostictus* fishery ground based on *in situ* survey data in the Northwestern Pacific[J]. *Marine Fisheries*, 2024, 46(5): 529-539. [邵煜, 张春玲, 范家慧, 等. 西北太平洋远东拟沙丁鱼渔场形成的三维环境特征[J]. *海洋渔业*, 2024, 46(5): 529-539.]
- [27] Yang Z H. *Computational molecular evolution*[M]. Oxford: Oxford University Press, 2006.
- [28] Monnens M, Thijs S, Briscoe A G, et al. The first mitochondrial genomes of endosymbiotic rhabdocoels illustrate evolutionary relaxation of *atp8* and genome plasticity in flatworms[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2020, 162: 454-469.
- [29] van Muilekom D R, Mueller J, Lindemeyer J, et al. Salinity change evokes stress and immune responses in Atlantic salmon with microalgae showing limited potential for dietary mitigation[J]. *Frontiers in Physiology*, 2024, 15: 1338858.
- [30] Cui W X. Construction of transcriptome under salinity stress and research of related functional genes on turbot (*Scophthalmus maximus*)[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2017. [崔文晓. 大菱鲆(*Scophthalmus maximus*)盐度胁迫转录组构建及相关功能基因研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2017.]
- [31] Wisner R L. *The Taxonomy and Distribution of Lanternfishes (Family Myctophidae) of the Eastern Pacific Ocean*[M]. Mississippi, USA: Navy Ocean Research and Development Activity, 1974.
- [32] Martin R P, Olson E E, Girard M G, et al. Light in the darkness: New perspective on lanternfish relationships and classification using genomic and morphological data[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2018, 121: 71-85.
- [33] Hulley P A. Results of the research cruises of FRV 'Walther Herwig' to South America. 58. Family Myctophidae (Osteichthyes, Myctophiformes)[J]. *Arch Fischereiwiss*, 1981, 31(1): 1.
- [34] Christiansen H, Dettai A, Heindler F M, et al. Diversity of mesopelagic fishes in the Southern Ocean—a phylogeographic perspective using DNA barcoding[J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2018, 6: 120.
- [35] Poulsen J Y, Byrkjedal I, Willassen E, et al. Mitogenomic sequences and evidence from unique gene rearrangements corroborate evolutionary relationships of Myctophiformes (Neoteleostei)[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2013, 13: 111.
- [36] Nafpaktitis B G. Taxonomy and distribution of the lanternfishes, Genera *Lobianchia* and *Diaphus* in the North Atlantic[R]. Dana Report. No. 73, 1968: 1-131.
- [37] Kawaguchi K, Shimizu H. Taxonomy and Distribution of the Lanternfishes, Genus *Diaphus* (Pisces, Myctophidae) in the Western Pacific, Eastern Indian Oceans and the Southeast Asian Seas[M]. Tokyo: Ocean Research Institute, University of Tokyo, 1978.
- [38] Felsenstein J. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading[J]. *Systematic Biology*, 1978, 27(4): 401-410.
- [39] Philippe H, Brinkmann H, Lavrov D V, et al. Resolving difficult phylogenetic questions: Why more sequences are not enough[J]. *PLoS Biology*, 2011, 9(3): e1000602.
- [40] Xu H, Fang C C, Xu W J, et al. Evolution and genetic adaptation of fishes to the deep sea[J]. *Cell*, 2025, 188(5): 1393-1408.e13.
- [41] Musilova Z, Cortesi F, Matschner M, et al. Vision using multiple distinct rod opsins in deep-sea fishes[J]. *Science*, 2019, 364(6440): 588-592.

Complete mitochondrial genome assembly of *Ceratoscopelus townsendi* and phylogenetic analysis of the family Myctophidae

WANG Jingqi¹, LIU Yimeng¹, LIU Bilin^{1,2,3,4}, LIU Yang^{1,5}, WANG Congcong^{1,2,3,4,5*}

1. College of Marine Living Resource Sciences and Management, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China;
3. National Distant-water Fisheries Engineering Research Center, Shanghai 201306, China;
4. Key Laboratory of Sustainable Utilization of Oceanic Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China;
5. Marine Biomedical Science and Technology Innovation Platform of Lin-gang Special Area, Shanghai 201306, China

Abstract: The family Myctophidae plays a crucial role in marine pelagic fish communities. *Ceratoscopelus townsendi*, as a member of the genus *Ceratoscopelus*, is an important food source for numerous oceanic economic fish. It also serves as a biological pump connecting the upper and lower ocean layers, playing a key role in the active oceanic carbon cycle and food web of the Northwest Pacific. However, genomic research on this species is limited. To enrich the Myctophidae genomic database and improve species identification accuracy, we sequenced, assembled, and annotated the complete *C. townsendi* mitochondrial genome and conducted a phylogenetic analysis. The results showed that the total mitochondrial genome length was 17780 bp, containing 37 coding genes and 1 non-coding region. These genes were distributed across light (L) and heavy (H) strands, with gene overlaps and intergenic regions. Its genome structure was consistent with that of other Myctophidae species. Base composition analysis revealed an AT bias, with the top five most frequent codons being CCC (P), CCU (P), CUC (L), CUU (L), and CAC (H). The total length of protein-coding genes accounted for 57.9% of the genome, with codon usage preferences and distinct base biases across genes. tRNA genes were distributed on both H and L strands, with some duplications, while rRNA genes occupied specific regions with characteristic base compositions. Ka/Ks ratios of 13 protein-coding genes in the mitochondrial genomes of Myctophidae were all lower than 1, indicating purifying selection. Phylogenetic analysis showed that *C. townsendi* clustered closely with *C. maderensis* and was closely related to *Bolinichthys*, thereby clarifying its phylogenetic position within Myctophidae. This study enriches mitochondrial genomic information for Myctophidae, providing important data to support future research on species identification, phylogenetics, and biodiversity within this family.

Key words: *Ceratoscopelus townsendi*; mitochondrial genome; phylogenetic analysis; gene structure; base composition

***Corresponding author:** WANG Congcong. E-mail: ccwang@shou.edu.cn.