

Ldh-C 基因和鱼类分类

张英培

(上海水产大学养殖系)

摘要 乳酸脱氢酶 (LDH) 在硬骨鱼类中存在一个相当特殊的基因位点 Ldh-C, 它具有明显的组织特异性, 在低等的硬骨鱼中, 它在各种组织均表达; 对于属于同一目的高等真骨鱼, Ldh-C 的表达完全相同, 因其相当稳定对于鱼类分类研究提供了帮助。

乳酸脱氢酶 (LDH) 是迄今了解得较为详尽的一类同功酶, 它不仅对于研究基因调控、组织发育分化和群体遗传有一定意义, 而且, 由于其特殊的进化机制, 使其对于鱼类分类研究可以提供独到的帮助。

在八目鳗等低等鱼类, 一般只存在两个 LDH 基因位点, 即 Ldh-A 和 Ldh-B, 它们各自编码一条独特的肽链 α 和 β , 由这两条多肽

链组成四聚体共可产生五种形式的酶分子 (α_4 、 $\alpha_3\beta$ 、 $\alpha_2\beta_2$ 、 $\alpha\beta_3$ 、 β_4)。在硬骨鱼类, 还存在另外一个基因位点 Ldh-C, 它的表达方式相当特殊: 在较低等的硬骨鱼中, 它在各种组织均表达; 随着分类地位的升高, 它的表达就被限制在某些特定的组织。即在高等真骨鱼类的某些目中, Ldh-C 基因只在眼组织中表达 (电泳图谱中表现为趋向阳极端的酶带)。而另一些目的鱼只

表 1 几类硬骨鱼 Ldh-C 基因表达的方式

种类	鲱鱼目	弓鳍鱼目	鲮丽目	鲱形目	鳊形目	鲤科	吸脂鱼科
表达方式	无特异	无特异	无特异	眼特异	眼特异	肝特异	肝特异

在肝组织中特异表达或占优势表达（电泳图谱中表现为趋向阴极端的酶带）。Ldh-C 的这种特殊表达方式，是在漫长的进化过程中，经过结构基因和调节基因一再突变而形成并固定下来的，因而相当稳定。从大量的研究资料来看，对于属于同一目的高等真骨鱼（除鲤形目）而言，它们的 Ldh-C 基因表达方式是完全相同的（表 1）。

根据遗传学、免疫学、酶促反应动力学和蛋白质顺序分析提供的证据，一般认为 Ldh-A 和 Ldh-B 可能是由同一祖先基因经基因组加倍后，逐渐分化形成的。而 Ldh-C 则是由 Ldh-B 基因重复后，逐渐分化而形成。而且重要的是这个基因重复事件发生的时间与生物进化过程中硬骨鱼产生的时间相一致，而当原始的硬骨鱼沿不同方向进化时，Ldh-C 基因也由无组织特异性表达演变为眼、肝组织特异性表达（图 1）。

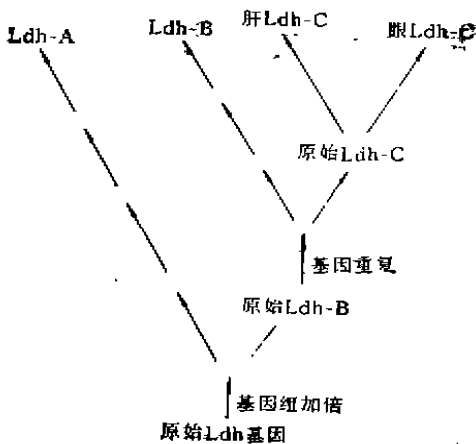


图 1 Ldh-C 基因的演变

根据 Greenwood (1966) 提出的鱼类分类系统，鲱形目 (Gadiformes) 应包括五个亚目；它们是：鲱亚目 (Gadidei)、长尾鲱亚目 (Macrouroiliei)、鲉形目 (Muerolepoidei)、绵鲱亚目 (Zo-

arcoidei) 和 魮鲱亚目 (Ophidioidei)。对于后两个亚目是否应归入鲱形目，学术界意见颇不一致。反对者认为，Greenwood 的鲱形目实际包括了两个种系发生上无关的两个类群，它们之间的种种相似性乃是由进化中的生态趋同 (ecological convergence) 效应所致。支持这种观点的主要证据是后两者的上颌肌肉群和尾骨形态与前三者显著不同。显然，要判断孰是孰非，必须依据种系发生上的有关证据。鉴于 Ldh-C 基因的表达方式与种系发生相关的特性，Shaklee 等 (1981) 研究了鲱形目中三十五种鱼的 Ldh-C 基因的表达方式，结果发现鲱亚目和长尾鲱亚目均为肝特异表达，而绵鲱亚目和魮鲱亚目则均为眼特异表达。这说明这两个类群种系发生上确是无关的，不应将它们都归入鲱形目。

另一个成功地利用 Ldh-C 基因来研究鱼类种系发生的例子是 Kettler 等 (1986a) 对荫鱼科 (Umbridae) 内四个种系发生关系的解释。荫鱼科是狗鱼亚目 (Esocoidei) 中一个比较原始的类群，它共包括五个种，四个分布在北美，一个分布在欧洲。Kettler 等根据北美四个种即 *Novumbra hubbsi*, *Dallia pectoralis*, *Umbrina pygmaea* 和 *Umbrina limi* 中 Ldh-C 基因表达的特性，提出下面的进化关系 (表 2、图 2)：

表 2 荫鱼科内 Ldh-C 基因表达的组织特异性

种	组 织					
	脑	眼	心	肝	肌	胃
<i>U. limi</i>	-	++	-	-	-	-
<i>U. pygmaea</i>	+	++	-	-	-	-
<i>D. Pectoralis</i>	+	+++	+	+	+	-
<i>N. hubbsi</i>	+	+	+	+++	-	+

利用二十七七个基因位点在六种组织表达的差异而得到的基因表达距离 (Kettler, 1986b)

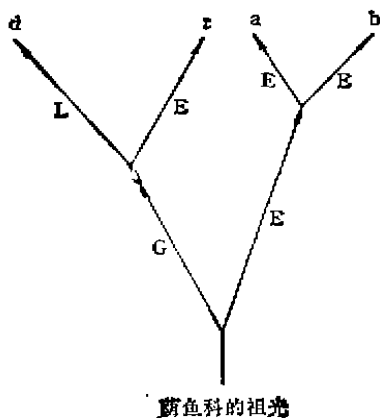


图2 Ldh-C 基因表达方式与鲷鱼科的演变

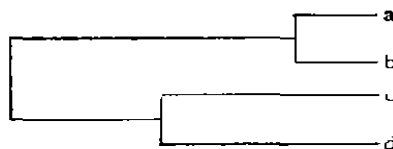


图3 鲷鱼科四个种的种系发生树

G: 天组织特异 L: 肝组织特异 E: 眼组织特异

a *U. limi* b *U. pygmaea* c *D. pectoralis* d *N. hubbsi* (a, b, c, d 对图 2, 3 均适用)

与上述假说一致(图 3)。

从文献报导来看, 利用 Ldh-C 基因以研究鱼类分类还只是近几年的事。这种方法有时对于解决一些分类学上的疑难问题确实非常有用, 从上述两例可窥其一斑。

参 考 文 献

- [1] Kettler, M. K., A. W. Ghent & G. S. Whitt, 1986b. A comparison of polygenies based on structural and tissue expressional differences of enzymes in a family of teleost fishes (Salmoniformes: Umbridae). *Journal of Molecular Evolution*, 3(6): 485-496.
- [2] Kettler, M. K. & G. S. Whitt, 1986a. An apparent progressive and recurrent evolutionary restriction in tissue expression of a gene, the lactate dehydrogenase-C gene, within a family of a bony fish (Salmoniformes: Umbridae). *Journal of Molecular Evolution*, 23: 95-97.
- [3] Shaklee, J. B. & G. S. Whitt, 1981. Lactate dehydrogenase isozymes of gadiformes: Divergent patterns of gene expression indicate a heterogeneous taxon. *Copeia*, (3): 563-578.
- [4] Whitt, G. S., 1984. Genetic, developmental and evolutionary aspects of the lactate dehydrogenase isozyme system. *Cell Biochemistry and Function*, (2): 134-137.