

李丽莎,李祥龙,周荣艳,等. *MC1R* 基因编码区的系统发育分析和正选择位点检测 [J]. 江苏农业科学,2016,44(3):44-48.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.03.011

MC1R 基因编码区的系统发育分析和正选择位点检测

李丽莎¹, 李祥龙^{1,2}, 周荣艳¹, 李兰会¹, 张永改¹, 马梦云¹, 张秀玲¹

(1. 河北农业大学,河北保定 071001;2. 河北科技师范学院,河北秦皇岛 066004)

摘要:黑素皮质素受体 1 (*melanocortin 1 receptor*, *MC1R*) 基因在黑色素细胞的表达上发挥重要作用,并与皮肤色素沉积密切相关。*MC1R* 基因的选择压力分析对识别重要的功能位点具有深远影响。为研究不同动物 *MC1R* 基因在进化过程中是否受到正选择作用,基于位点模型对 *MC1R* 基因进行研究。结果表明,动物 *MC1R* 基因主要经历中性漂变和纯化选择作用,并且发现 *MC1R* 基因受到正选择作用的是编码 29、191、253、304 氨基酸的位点。本研究从分子进化的角度为 *MC1R* 基因调控黑色素的形成提供了一个新的思路。

关键词:*MC1R*; 分子进化; 亲缘关系; 系统发育; 正选择

中图分类号: Q756 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2016)03-0044-04

黑素皮质素受体 1 (*melanocortin 1 receptor*, *MC1R*) 基因,也称为促黑素细胞激素受体 (*MSHR*) 基因,该基因只有 1 个编码区,由扩展位点 (*extension locus*, *E*) 编码,是控制动物黑色素合成的一个重要基因。哺乳动物的 *MC1R* 一般由 310 个氨基酸组成,有 7 个跨膜结构域,是 G 蛋白耦合受体-黑素皮质素受体 (*melanocortin receptor*, *MCRs*) 的家族成员之一^[1],该基因在黑色素细胞的表达上发挥重要作用,并与皮肤色素沉积密切相关。*MC1R* 与 α -促黑素 (α -*melanocyte stimulating hormone*, α -*MSH*) 和肾上腺皮质激素 (*ACTH*) 结合,增强了腺苷酸环化酶的活性,使环腺苷酸水平提高,进而提高酪氨酸激酶 (*TYR*) 表达,从而形成黑色素^[2]。它们之间的结合使动物毛色或羽色的调控得以正常进行。目前,已知一些 *MC1R* 基因变异引起腺苷酸环化酶活化能力不同,并且与小鼠、牛、马、狐狸、家鸡等动物中的皮毛差异有关^[3-4]。许多哺乳动物有着同源特征的 *MC1R* 基因已被描述,而对于鸟类来讲, *MC1R* 基因色素性状的调控机理与哺乳动物相同^[5],因此 *MC1R* 基因通过控制真黑色素的数量来控制哺乳动物毛色及鸟类羽色,某些动物疾病的发生也与 *MC1R* 基因有关^[6]。

正选择 (*positive selection*) 也称为达尔文选择 (*Darwinian selection*),是指将具有提高个体适合度的有利突变的等位基因在某个群体中固定下来的选择作用,从而适应不同的生存环境^[7]。对正选择的研究能更好地理解生物物种的进化过程。从基因水平上来检测适应性进化,这既有利于揭示生物的进化史,同时加深对该基因的结构和功能变异的理解^[8]。

随着对 *MC1R* 基因的进一步深入研究,全面检测 *MC1R* 基因位点将对动物品种多样性的保护和利用提供依据。对 *MC1R* 基因的研究已经数年,传统研究大多集中在 *MC1R* 基

因的结构、生物学功能和作用机理,往往忽略对其结构、功能和作用机理起决定作用的基因序列的研究。在这些序列中蕴藏着大量的生物信息,对今后 *MC1R* 基因的深入研究提供重要依据和参考。本研究对 21 种动物 *MC1R* 基因编码区进行分子进化分析,以期明确该基因在动物演化过程中是否发生了正选择作用,从而更加深入了解 *MC1R* 基因。

1 材料与方法

1.1 序列数据

本研究利用已有的 *MC1R* 基因序列数据进行研究,所有的数据来源于 NCBI 网站 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) GenBank 数据库,下载 20 种哺乳动物 45 条 *MC1R* 基因的编码区 (963 bp),再加上 1 条原鸡 (AY220303.1 *Gallus gallus*) 序列作为外群,总共 21 个物种 46 条 *MC1R* 基因序列 (表 1)。

1.2 方法

1.2.1 序列分析 利用 Clustal W 2.1 软件对 *MC1R* 基因的蛋白序列进行联配,再通过 Pal2nal^[9] 在线工具生成密码子多序列比对,生成序列文件。使用 Bioedit 7.0 软件^[10] 对序列进行编辑并分别保存成 FASTA 格式和 PHY 格式的文件。用 MEGA 6.0 软件^[11] 将比对序列转化成 NEXUS 格式用于贝叶斯算法来构建系统发育树。利用 DAMBE 软件^[12] 进行碱基替代饱和度检验 (*test of substitution saturation*),以确定序列是否适合建树,若建树所用的序列没有达到饱和,则可以建树并进行系统发育分析,若达到饱和则无建树的必要。通过该软件将比对后序列转化成 PAML 格式用于选择压力分析。

1.2.2 系统发育树的构建 通过 PAUP4.0^[13] 和 Modeltest 3.7^[14] 计算出符合该序列的核苷酸最佳替换模型。基于赤池信息量准则 (*Akaike Information Criterion*, *AIC*) 选出的模型为 TIM3 + I + G,其参数结果用于 MrBayes 软件^[15] 的计算,利用贝叶斯算法来构建 *MC1R* 基因的系统发育树。贝叶斯算法是基于最大似然法 (*Maximum Likelihood*, *ML*) 和贝叶斯推理法 (*Bayesian Inference*, *BI*) 的系统发生分析程序,其后验概率 (*posterior probabilities*) 通过 3 条热链 (*heated chain*) 和 1 条冷链 (*cold chain*) 运行 1 000 000 代估计, MCMC (*Markov Chain*

收稿日期:2015-01-27

基金项目:河北省现代农业产业技术体系蛋鸡产业创新团队项目;河北省高校创新团队领军人才培养计划 (编号: LJRC004)。

作者简介:李丽莎, (1989—), 河北唐山人, 硕士研究生, 研究方向为动物遗传育种与繁殖。E-mail: 15131276262@163.com。

通信作者:李祥龙, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事动物遗传育种研究。E-mail: lixianglong@yahoo.com。

表 1 不同物种 *MCIR* 基因的序列来源

物种	序列数(个)	登录号
小家鼠(<i>Mus musculus</i>)	2	AB177608.1,NM_008559.2
加纳小家鼠(<i>Mus mattheyi</i>)	1	AB306323.1
亚洲家鼠(<i>Rattus tanezumi</i>)	2	AB576596.2,AB626606.1
褐家鼠(<i>Rattus rattus</i>)	2	AB762758.1,AB762759.1
拉布拉多白足鼠(<i>Peromyscus maniculatus</i>)	1	GQ337977.1
家马(<i>Equus caballus</i>)	2	AF288357.1,NM_001114534.1
瘤牛(<i>Bos indicus</i>)	6	KJ466908.1,KJ466909.1,KJ466910.1,KJ466918.1,KM103645.1,KM103649.1
牦牛(<i>Bos grunniens</i>)	4	FJ624479.1,KF790932.1,FJ624480.1,KF790933.1
家牛(<i>Bos Taurus</i>)	2	KJ466916.1,KJ466911.1
印度水牛(<i>Bubalus bubalis</i>)	2	GQ359870.1,GQ359886.1
岩羚羊(<i>Rupicapra rupicapra</i>)	1	JX868511.1
中华白海豚(<i>Sousa chinensis</i>)	1	JF504936.1
亚马逊白海豚(<i>Sotalia fluviatilis</i>)	1	JF504937.1
矮鳍海豚(<i>Orcaella heinsohni</i>)	1	JF504938.1
羊驼(<i>Lama pacos</i>)	3	FJ502229.1,FJ502230.1,FJ847232.1
双峰驼(<i>Camelus bactrianus</i>)	1	AB495001.1
野猪(<i>Sus scrofa</i>)	5	GQ900668.1,GQ900670.1,FJ665474.1,FJ665476.1,FJ665477.1
人(<i>Homo sapiens</i>)	6	AF326275.1,AY225228.1,AF153431.1,AB241551.1,AB598378.1,KC984193.1
家猫(<i>Felis catus</i>)	1	AY237395.1
细腰猫(<i>Herpailurus yaguarondi</i>)	1	AY237399.1
原鸡(<i>Gallus gallus</i>)	1	AY220303.1

Monte Carlo)分析中命令 mcmc Samplefreq = 100,其含义为每 100 代保存 1 棵树,直至 average standard deviation of split frequencies 值小于 0.01(该值代表 2 个独立分析当前的相似程度)可认为达到平衡。丢弃老化样本(sump burnin = 2 500)后由剩余样本来构建合意树(Majority consensus tree,Bayesian tree)。获得的系统发育树可通过 Treeview 软件^[16]来观看。

1.2.3 正选择位点的检测 Codeml 程序在估算蛋白质编码序列同义替换和非同义替换速率以及检测序列是否经受正选方面被广泛使用。本研究利用 Codeml 程序来进行位点模型(site models)分析,以检测基因在进化过程中所经受的选择压力的变化^[13]。位点模型都是基于选择压力参数 ω (编码蛋白质的核苷酸的非同义突变 d_n 与同义突变 d_s 的比值)来衡量分子进化受到选择压力的方向和量度。若 $\omega > 1$,即非同义突变被固定的速率远远大于同义突变,表明该位点受到正选择压力作用,位于正选择压力作用下的变异有利于新变异体的生存,同时该密码子被称为正选择位点^[17-19],而 $\omega = 1$ 和 $\omega < 1$ 分别表示基因在进化过程中经历了中性选择和负选择。其中,位点模型^[20-21]假设不同位点的进化速率不同,但在系统发育树的不同分枝上没有差别。参考以下 6 种模型:(1)模型 M0(单一速率模型)假设不同位点进化速率相同;(2)模型 M1a(中性选择模型)假设存在一部分保守位点,此时 $\omega < 1$ 且其在序列中所占比例为 p_0 ,另一部分为中性选择位点,此时 $\omega = 1$ 且其在序列中所占比例为 $p_1 = 1 - p_0$;(3)模型 M2a(正选择模型)是在 M1a 模型的基础上加入正选择位点的比例即 $p_2 = 1 - p_1 - p_0$;(4)模型 M3(离散模型)假设 p_0 、 p_1 和 p_2 分别表示负选择、中性选择和正选择,其对应的选择压力参数分别是 ω_0 、 ω_1 和 ω_2 ;(5)模型 M7(Beta 分布模型)假设 $0 < \omega < 1$;(6)模型 M8(Beta - ω 分布模型)假设一部分位点的 $\omega > 1$ 。利用似然比检验(Likelihood ratio test,LRT)来比较零假设和备择假设模型:M0 与 M3、M1a 与 M2a 和 M7 与 M8 的

最大似然值对数差的 2 倍($2\Delta\ln L$),再由改良后的 χ^2 分布进行似然比检验,由 P 值来判断备择假设是否成立。

2 结果与分析

2.1 不同物种 *MCIR* 基因的碱基替代饱和度检验

因为进化中转换发生的频率要高于颠换,更容易经受替换和饱和效应的影响,并且饱和效应会直接影响到系统发育分析结果的可信度^[22],所以在系统发育分析中检测碱基替代的饱和度是至关重要的。因为编码序列中的三联体密码子第 2 个编码位置通常是保守的,而第 3 个密码子位置具有兼并性且对核苷酸同义替换有很大的贡献。普遍认为这是中性理论的微观证据。如果第 3 个密码子位置处替代达到饱和度,那么序列将会失去进化信号,则以此编码序列来研究基于进化机制的结论可信度不高^[23]。本研究使用 DAMBE 软件在 F84 模型下检测碱基替代的饱和性,分别利用密码子 3 个位置处核苷酸转化数(s)和颠换数(v)对遗传距离作图,从图 1 可以看出,结果均接近线性回归。表明碱基替换未达到饱和,因此可以进行系统发育分析。

2.2 不同物种 *MCIR* 基因的系统发育分析

本研究在 GenBank 数据库进行检索和筛选,共获得 21 种动物 46 条 *MCIR* 基因的编码区序列:小家鼠、牦牛、人、野猪、家马和家马等等。利用贝叶斯方法构建系统发育树,利用原鸡的 *MCIR* 基因编码区序列作为外类群,建树结果见图 2。

由 *MCIR* 基因构建的系统发育树主要分成 2 大分支。一支为牦牛、瘤牛、家牛、印度水牛、野猪、家马、岩羚羊、羊驼、双峰驼、中华白海豚、亚马逊白海豚、矮鳍海豚、家猫、细腰猫 14 种物种,其中瘤牛、牦牛、家牛、印度水牛、岩羚羊、中华白海豚、亚马逊白海豚和矮鳍海豚 8 个物种之间亲缘关系较近,而家马、羊驼、双峰驼、野猪、家猫和细腰猫 6 个物种间亲缘关系较近;另一支为小家鼠、加纳小家鼠、亚洲家鼠、褐家鼠、拉布

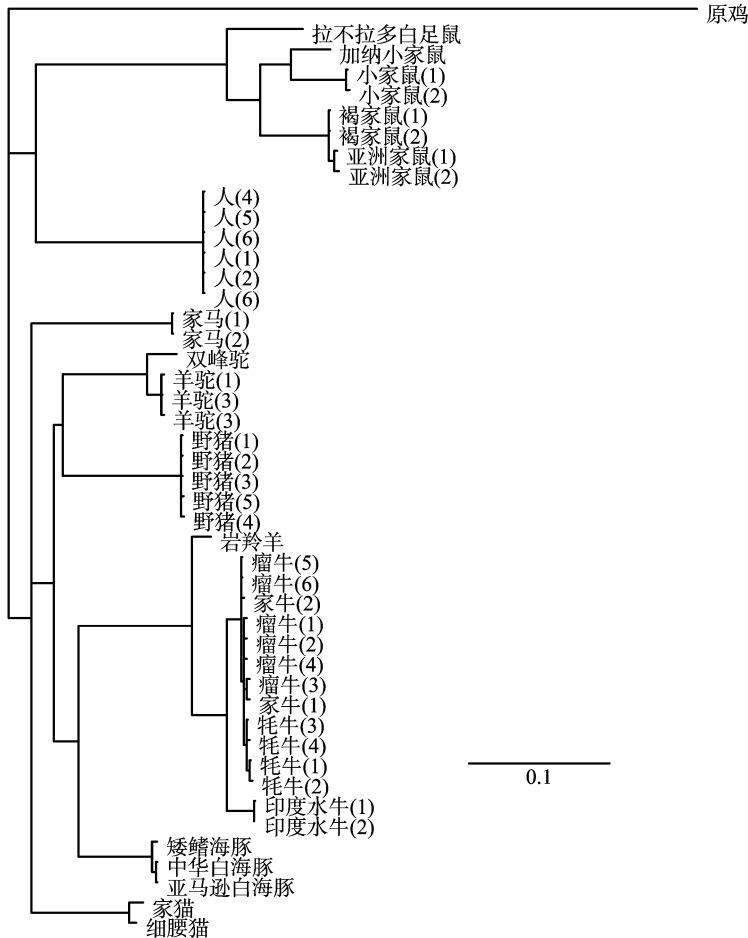
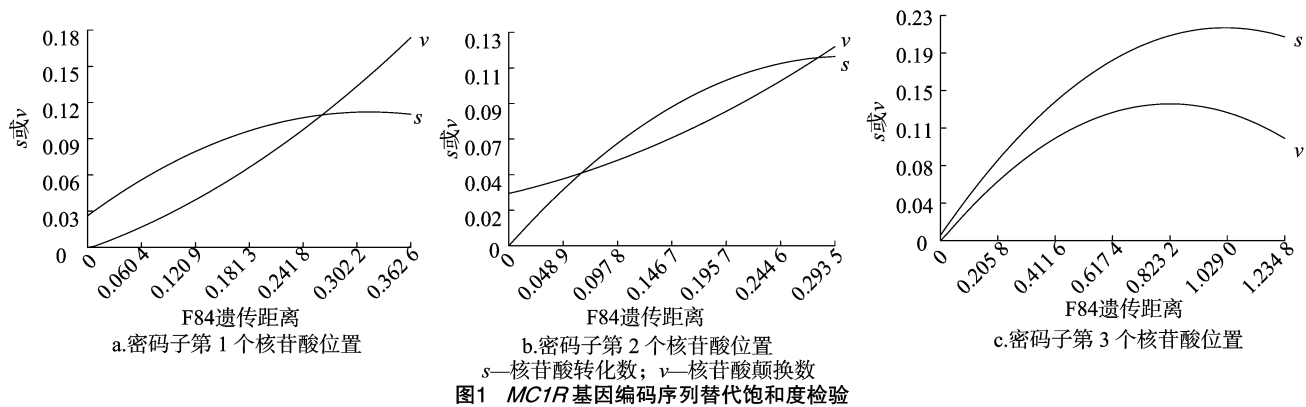


图2 不同物种 *MC1R* 基因的系统发育树

拉多白足鼠、人 6 种物种, 其中小家鼠、加纳小家鼠、亚洲家鼠、褐家鼠和拉布拉多白足鼠 5 个物种之间亲缘关系较近。原鸡与哺乳动物之间区别明显。由此可见, 动物 *MC1R* 基因构建的系统发育树能很好的反应不同物种之间的亲缘关系。

2.3 正选择位点分析

通过 MrBayes 软件构建动物 *MC1R* 基因的系统发育树后, 利用 PAML 4 软件分析 *MC1R* 基因在进化过程中所经受的选择压力(表 2)。第 1 对模型 M0 和 M3 似然比检验结果显示 $2\Delta\ln L = 169.42$, $df = 4$, $P < 0.01$ 。因此模型 M3 显著优于模型 M0, 说明位点间承受的选择压力具有异质性。模型 M3 的 3 类密码子位点所对应的 ω 值分别为 0.035 30,

0.279 60 和 31.853 85, 由于 ω_2 对应的 p_2 为 0, 因此不存在正选择位点。第 2 对模型 M1a 和 M2a 似然比检验结果显示 $2\Delta\ln L = 0$, $df = 2$, $P = 1.00$ 。因此备择假设模型 M2a 不成立, 但并不推荐该模型为参考标准。第 3 对模型 M7 和 M8 似然比检验结果显示 $2\Delta\ln L = 6.18$, $df = 2$, $P = 0.045$ 。因此备择假设模型 M8 成立, 其 $\omega = 1.501 4 > 1$, 表明 *MC1R* 基因受到选择压力, 存在正选择位点(29W, 191L, 253L, 304L)。

本研究用于检测正选择位点的 3 对模型发现 *MC1R* 基因编码的氨基酸位点在进化过程中所经受中性选择和纯化选择作用比例较高, 但有 4 个氨基酸进化受到正选择作用的驱动。

表 2 参数估计和位点模型似然比结果

模型	自由参数 数目	最大似然 值得对数	参数估计			似然比检验	自由度	2ΔlnL	概率	正向选择 点 BEB
M0	91	-5 624. 68	$\omega = 0. 099\ 72$			M0/M3	4	169. 42	$P < 0. 01$	None
M3	95	-5 539. 97	$p_0 = 0. 679\ 447$ $\omega_0 = 0. 035\ 30$	$p_1 = 0. 320\ 53$ $\omega_1 = 0. 279\ 60$	$p_2 = 0. 000\ 00$ $\omega_2 = 31. 583\ 85$					
M1a	92	-5 564. 36	$p_0 = 0. 903\ 21$ $\omega_0 = 0. 077\ 22$	$p_1 = 0. 096\ 79$ $\omega_1 = 1. 000\ 00$		M1a/M2a	2	0	$P = 1. 00$	None
M2a	94	-5 564. 36	$p_0 = 0. 903\ 21$ $\omega_0 = 0. 077\ 22$	$p_1 = 0. 096\ 79$ $\omega_1 = 1. 000\ 00$	$p_2 = 0. 058\ 49$ $\omega_2 = 1. 000\ 00$					
M7	92	-5 533. 94	$p = 0. 546\ 28$ $q = 3. 930\ 12$			M7/M8	2	6. 18 *	$P = 0. 045$	
M8	94	-5 530. 85	$p_0 = 0. 969\ 89$ $q = 5. 798\ 62$	$p = 0. 669\ 98$ $\omega_2 = 1. 501\ 4$	$p_1 = 0. 030\ 11$					29W, 191L, 253L, 304L

注:2ΔlnL; M0、M3 和 M1Aa、M2a 及 M7、M8 模型间 lnL 差值的 2 倍,“*”表示似然比显著。

3 讨论与结论

在进化过程中,基因的复制过程所产生的遗传变异会造成功能分歧,随后纯化选择将功能固定下来。少数位点甚至单个位点的核苷酸替代都能改变其编码的蛋白质功能。而整个基因大多数位点都处于纯化选择或中性选择的进化状态,以至于少数位点的正选择信息会被大多数位点所稀释,从而导致正选择信息被整体湮没^[24]。现代分子适应性进化分析多以 d_N/d_S 的比值来衡量选择压力。若 $\omega > 1$,且两两模型之间差异显著,则表明编码序列在对应的位点经受正选择作用。与传统方法相比,这种基于最大似然法所估计的正选择检测方法,可把长期由纯化选择和中性选择作用掩盖下的正选择位点识别出来,反应出更高的灵敏度^[25]。

本研究采用位点模型来检测选择压力,结果表明,在 21 种动物中只检测到了 4 个正选择位点,可见 *MC1R* 基因编码的蛋白从整体水平上主要受中性漂变和纯化选择的作用。推测可能是由以下 2 个原因:(1)*MC1R* 基因所编码的蛋白功能重要,氨基酸序列较为保守。(2)*MC1R* 基因序列进化历史悠久,且其较短的序列只能提供较少的可检测位点,这样也难以检测出适应性进化信号^[26]。

适应性进化从整体水平上了解了动物 *MC1R* 基因在进化过程中所经受的选择作用,同时也分析了不同物种之间亲缘关系的远近。对于亲缘关系较近的物种,选择压力小;而亲缘关系较远的物种选择压力较大且基因序列较保守。*MC1R* 基因作为控制动物毛色形成的主效基因,经证实其变异可作为许多哺乳动物黑、红毛色性状的变化的主要原因^[27],该基因功能改变会表现出褐黑色素的红色或黄色性状,反之会表现出真黑色素的黑色或棕色性状^[28]。

本研究针对 *MC1R* 基因编码区进行分子进化分析,发现 *MC1R* 基因编码的蛋白从整体水平上主要受中性漂变和纯化选择的作用,对于正选择作用的分析,共检测到 4 个正选择位点,这些位点对探讨 *MC1R* 基因编码蛋白功能的改变提供了重要依据,从分子进化的角度为 *MC1R* 基因调控黑色素的形成提供了一个新的思路。

参考文献:

[1] 甘海云,李建斌,王红梅,等. 黑素皮质激素受体 1 基因与牛的毛

色[J]. 家畜生态学报,2007,28(3):99-102.
[2] 杨永升,李 宁,邓学梅,等. 黑素皮质素受体 1——哺乳动物黑色素形成中的关键基因[J]. 遗传,2004,26(4):544-550.
[3] Sazanov A, Masabanda J, Ewald D, et al. Evolutionarily conserved telomeric location of BBC1 and MC1R on a microchromosome questions the identity of MC1R and a pigmentation locus on chromosome 1 in chicken[J]. Res Dec, 1998, 8:651-654.
[4] Hunt G, Rot H J, van Oost B A. Identification of a premature stop codon in the melanocyte-stimulating hormone receptor gene(MC1R) in Labrador and Golden retrievers with yellow coat color[J]. Animal Genetics, 2000, 31(3):194-199.
[5] Boissy R E, Nordlund J J, Rheins L A. Molecular basis of congenital hypopigmentary disorders in humans: a review[J]. Pigment Cell Research, 1997, 10:21-24.
[6] Leal-Klevezas D S, Martínez-Vázquez I O, López-Merino A, et al. Single-step PCR for detection of *Brucella* spp. from blood and milk of infected animals[J]. Journal of Clinical Microbiology, 1995, 33(12):3087-3090.
[7] Shimizu K K, Purugganan M D. Evolutionary and ecological genomics of arabidopsis[J]. Plant Physiology, 2005, 138(2):578-584.
[8] Nei M, Kumar S. Molecular evolution and phylogenetics[M]. New York: Oxford University Press Inc, 2000.
[9] Suyama M, Torrents D, Bork P. PAL2NAL: robust conversion of protein sequence alignments into the corresponding codon alignments[J]. Nucleic Acids Research, 2006, 34:W609-W612.
[10] Hall T A. Bioedit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT[J]. Nucleic Acids Symp Ser, 1999, 41:95-98.
[11] Tamura K, Dudley J, Nei M, et al. MEGA4: molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4. 0 [J]. Molecular Biology and Evolution, 2007, 24:1596-1599.
[12] Xia X, Xie Z. DAMBE: data analysis in molecular biology and evolution[J]. Journal of Heredity, 2001, 92:371-373.
[13] Yang Z H. PAML 4: phylogenetic analysis by maximum likelihood[J]. Molecular Biology and Evolution, 2007, 24(8):1586-1591.
[14] Posada D, Crandall K A. MODELTEST: testing the model of DNA substitution[J]. Bioinformatics, 1998, 14(9):817-818.
[15] Ronquist F, Huelsenbeck J P. MrBayes 3: bayesian phylogenetic inference under mixed models[J]. Bioinformatics, 2003, 19(12):1572-1574.

彭佳佳,刘克林,刘丽娅,等.红掌佛焰苞数字基因表达谱及关键基因表达水平分析[J].江苏农业科学,2016,44(3):48-52.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.03.012

红掌佛焰苞数字基因表达谱及关键基因表达水平分析

彭佳佳^{1,2},刘克林³,刘丽娅⁴,吕学华⁴,杨哲²,李佩愉²,刘春²,明军²,袁素霞²,平吉成¹,张黎¹

(1.宁夏大学农学院,宁夏银川 750001;2.中国农业科学院蔬菜花卉研究所,北京 100081;
3.北京市大东流苗圃,北京 102211;4.河北省平泉县林木种苗管理站,河北平泉 067000)

摘要:以红掌佛焰苞 S5(盛花期:红色)、S8(衰老期:绿色)时期为试验材料进行数字基因表达谱(digital gene expression profiling,DGE)测序,分别得到 12 766 374 条(1.28 G)、18 583 390 条(1.86 G)可分析序列(clean reads),被成功注释有差异表达的基因序列 2 316 条。为探究红掌佛焰苞颜色变化过程中关键基因的表达水平,将差异基因定位在花青素生物合成途径 11 条表达量变化的序列上,并通过实时荧光定量 PCR 对其中的 4 条序列进行检验,验证了 DGE 测序结果的准确性。同时研究这 4 个序列在红掌佛焰苞生长过程中的表达水平,结果表明:在佛焰苞发育初期,3 条序列相对表达量逐渐增高,1 条在 S2 时期降低,但均在 S3 时期达到最高或较高值;在 S4、S5、S6、S7、S8 时期,随着佛焰苞的成熟,4 条序列表达量大体上均逐渐下降,在 S8 衰老期表达量最低。研究结果证明了这 4 条基因序列是红掌佛焰苞花色形成中的关键基因,S3 时期是花青素生物合成的高峰期。

关键词:数字基因表达谱;红掌佛焰苞;花青素;基因表达水平;基因序列;关键基因;花色变化;关键酶

中图分类号:S682.03 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2016)03-0048-05

红掌(*Anthurium andraeanum*)为天南星科花烛属多年生常绿草本植物,原产于中美洲、南美洲热带地区^[1],以其花色丰富艳丽的心形佛焰苞片和持久的花期广受消费者喜爱。花

色是花卉重要的观赏性状,花色的形成主要是由不同类型花色素在花瓣中的积累决定的^[2]。Iwata 等研究表明,红掌花青素主要有花色苷、花葵苷 2 种,并且花色与这 2 种色素苷的比例有关^[3]。花青素在花瓣的生长发育过程中会发生一系列变化,其合成也受相关合成酶基因的转录水平所控制^[4-6]。

数字基因表达谱(DGE)是利用新一代高通量测序技术对某物种的特定组织在特定状态下基因的表达量变化情况进行检测的结果,现已被广泛应用于基础科学研究、医学研究和药物研发等领。通过 DGE 可以筛选出有差异表达的基因序列信息,研究基因表达量的变化是调控细胞生命活动过程的核心机制^[7]。

红掌佛焰苞在生长发育过程中会由红色逐渐变为绿色,

收稿日期:2015-01-19

基金项目:农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室资助项目;中国农业科学院与北京市大兴区科技合作项目(编号:20130109);北京市科技计划研发攻关项目(编号:YLHH201400111)。

作者简介:彭佳佳(1990—),女,宁夏银川人,硕士研究生,主要从事红掌花卉育种栽培研究。E-mail:pengjiajia1990@163.com。

通信作者:张黎,教授,主要从事花卉育种栽培研究,E-mail:zhang_li9988@163.com;刘春,研究员,主要从事红掌花卉育种栽培研究,E-mail:liuchun@caas.cn。

[16]Page M R D. TreeView:an application to display phylogenetic trees on personal computers [J]. Computer Applications in the Biosciences,1996,12(4):357-358.

[17]Choisy M,Woelk C H,Gue G J,et al. Comparative study of adaptive molecular evolution in different human immunodeficiency virus groups and subtype[J]. Journal of Virology,2004,78(4):1962-1970.

[18]Zhang C Y,Ding N,Chen K P,et al. Complex positive selection pressures drive the evolution of HIV-1 with different co-receptor tropisms[J]. Science China:Life Sciences,2010,53(10):1204-1214.

[19]许慧琳,张文彤,赵耐青,等. H2N2 亚型人甲型流感病毒 HA1 序列进化正选择位点研究[J]. 中华流行病学杂志,2007,28(4):385-389.

[20]Nielsen R,Yang Z. Likelihood models for detecting positively selected amino acid sites and application to the HIV-1 envelope gene [J]. Genetics,1998,148(3):929-936.

[21]Yang Z. Maximum likelihood estimation on large phylogenies and analysis of adaptive evolution in human influenza virus A [J]. Journal of Molecular Evolution,2000,51(5):423-432.

[22]吕雪梅,王应祥,张亚平. 蜂猴线粒体细胞色素 b 基因变异特点及系统发育分析[J]. 动物学研究,2001,22(2):93-98.

[23]梁国明,刘桂琼,姜勋平. 反刍动物 PRNP 基因进化机制研究 [C]//中国畜牧兽医学会养羊学分会全国养羊生产与学术研讨会论文集,2010.

[24]姬广超,王明辉,高会江,等. 哺乳动物 MT 基因的进化选择与功能分歧[J]. 东北农业大学学报,2010(9):82-88.

[25]Yang Z H. Inference of selection from multiple species alignments [J]. Current Opinion in Genetics & Development,2002,12(6):688-694.

[26]Yang Z. Computational molecular evolution[M]. New York:Oxford University Press,2006.

[27]Schmutz S M,Moker J S,Berryere T G,et al. An SNP is used to map MC1R to dog chromosome 5 [J]. Animal Genetics,2001,32(1):43-44.

[28]Newton J M,Wilkie A L,He L,et al. Melanocortin 1 receptor variation in the domestic dog [J]. Mammalian Genome,2000,11(1):24-30.