

# 花斑无须鲀(*Ageneiosus marmoratus*) 全基因组微卫星分布特征研究

苏孟园<sup>1,2</sup>, 杨汶珊<sup>1,2</sup>, 唐荣叶<sup>1,2</sup>, 徐杰杰<sup>1,2</sup>, 王 涛<sup>1,2</sup>, 尹绍武<sup>1,2</sup>

(1. 南京师范大学海洋科学与工程学院, 江苏 南京 210023)

(2. 江苏省特色水产育种与绿色高效养殖技术工程研究中心, 江苏 南京 210023)

**[摘要]** 根据 NCBI 已公布的花斑无须鲀全基因组序列, 利用 MISA 软件对花斑无须鲀全基因组的 6 种完整型微卫星进行筛选并分析其分布特征。结果如下: 在花斑无须鲀全基因组(约 1.03Gb)中符合条件的微卫星序列共 336 037 个, 丰度为 326 个/Mb。微卫星总长度为 7 720 686 bp, 占花斑无须鲀全基因组的 0.75%。其中二碱基类型的微卫星数目最多, 为 145 318 个, 占微卫星总数的 43.24%, 其次分别为单碱基(37.12%)、三碱基(11.00%)、四碱基(7.39%)、五碱基(1.04%)和六碱基(0.21%)。花斑无须鲀全基因组微卫星中的优势碱基类别按照数量从高到低排列依次为 A、AC、AG、AT、AAT、AAAT、TATC、AAG、AAC 和 TGA, 共有 305 243 个, 占微卫星总数的 90.84%, A、T 碱基在微卫星中占绝对优势。

**[关键词]** 花斑无须鲀, 微卫星, 基因组, 分布特征

**[中图分类号]** S917 **[文献标志码]** A **[文章编号]** 1672-1292(2021)02-0065-07

## Microsatellite Distribution in the Whole Genome of *Ageneiosus marmoratus*

Su Mengyuan<sup>1,2</sup>, Yang Wenshan<sup>1,2</sup>, Tang Rongye<sup>1,2</sup>, Xu Jiejie<sup>1,2</sup>, Wang Tao<sup>1,2</sup>, Yin Shaowu<sup>1,2</sup>

(1. School of Marine Science and Engineering, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China)

(2. Jiangsu Province Engineering Research Center for Aquatic Animals Breeding  
and Green Efficient Aquacultural Technology, Nanjing 210023, China)

**Abstract:** According to the complete genome sequence of *Ageneiosus marmoratus* published on NCBI, the microsatellites of the whole genome of *Ageneiosus marmoratus* are screened and analyzed by using MISA software. The results are as follows: there are 336 037 microsatellite sequences in the whole genome of *Ageneiosus marmoratus* (about 1.03 Gb), and the abundance is 326/Mb. The total length of microsatellites is 7 720 686 bp, accounting for 0.75% of the whole genome. Among them, the number of microsatellites with two bases is the most, which is 145 318, accounting for 43.24% of the total number of microsatellites, followed by single base (37.12%), triple base (11.00%), four base (7.39%), five base (1.04%) and six base (0.21%). The dominant base types of microsatellites in the whole genome of *Ageneiosus marmoratus* are A, AC, AG, AT, AAT, AAAT, TATC, AAG, AAC and TGA, with a total of 305 243, accounting for 90.84% of the total number of microsatellites.

**Key words:** *Ageneiosus marmoratus*, microsatellite, genome, distribution characteristics

微卫星(microsatellite)是指以 1~6 个碱基为基本单位重复串联组成的 DNA 序列<sup>[1]</sup>, 在真核、原核生物以及病毒基因组中均广泛分布<sup>[2-3]</sup>。微卫星具有共显性遗传、多态性信息丰富和易于检测等特点, 在物种保护<sup>[4-5]</sup>、种质资源评价<sup>[6]</sup>、种群遗传多样性研究<sup>[7-12]</sup>、亲缘关系鉴定<sup>[13]</sup>及物种鉴定<sup>[14]</sup>等方面的应用越来越广泛。

花斑无须鲀(*Ageneiosus marmoratus*)隶属于脊椎动物亚门(Vertebrata)、辐鳍鱼纲(Actinopterygii)、鲀

收稿日期: 2020-10-06.

基金项目: 江苏省农业重大新品种创制项目(PZCZ201742)、江苏省重点研发计划(现代农业)重点项目(BE2017377)、江苏省农业科技自主创新资金项目(CX(19)2034)、南京师范大学大学生创新创业训练计划项目。

通讯作者: 王涛, 副教授, 研究方向: 水生经济动物遗传改良与良种选育. E-mail: seawater88@126.com

形目(Siluriformes)、项鳍鲶科(Auchenipteridae)、无须鲶属(*Ageneiosus*),主要分布于南美洲秘鲁、阿根廷、圭亚那、厄瓜多尔以及苏里南淡水流域的底层水域,适宜的水体 pH 为 6.5,适宜温度为 23~26 ℃,体长可达 18.5 cm,可作为观赏鱼类<sup>[15]</sup>.与鲶鱼类大多具有发达的须不同,花斑无须鲶的两颌无须,是在基因组水平上研究胡须形成发展机制并以此揭示脊椎动物生理学重要过程的一个理想的自然模型,目前以花斑无须鲶为模型在无须机制这一方面的研究已取得了一定的进展<sup>[16]</sup>.保护、开发花斑无须鲶遗传资源并对花斑无须鲶基因组进行进一步的研究有重要意义.

目前国内外对于花斑无须鲶这一物种的研究相对较少,对于花斑无须鲶遗传资源的保护重视程度不够.迄今为止,花斑无须鲶微卫星相关的研究尚未见报道.本研究根据 NCBI 已公布的花斑无须鲶全基因组序列,利用生物信息学软件对花斑无须鲶全基因组微卫星丰度及分布情况进行分析,旨在为花斑无须鲶遗传资源的保护与开发、遗传多样性研究及与鲶形目中其他物种微卫星特征比较分析提供数据基础.

1 研究方法

1.1 花斑无须鲶基因序列的获取

花斑无须鲶全基因组序列从 NCBI 数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/71451>)下载,基因组总长度约 1.03 Gb,所有序列均以 FASTA 格式保存.

1.2 数据处理

利用微卫星筛选软件 MISA(<http://pgrc.ipk-gatersleben.de/misa/>)对花斑无须鲶全基因组中符合条件的微卫星进行搜索.考虑到对微卫星软件参数设置的不同会造成微卫星分析结果存在差异,根据前期工作积累的经验<sup>[17-18]</sup>,采取默认参数设定得到的分析结果最优,即单碱基重复类型的最小拷贝数设置为 10,二碱基、三碱基、四碱基、五碱基、六碱基重复类型的最小拷贝数分别设置为 6、5、5、5、5.用 Excel 对搜索结果中 6 种碱基重复类型的完整型微卫星进行统计分析,将可循环的微卫星序列以及各自互补的序列归为一类,例如,对于 AAC 重复拷贝类别,ACA、CAA、TTG、TGT 和 GTT 可与其归为一类.总体来说,单碱基包括 A 和 C 类别,共 2 类;二碱基包括 AT、AC、AG 和 CG 类别,共 4 类;三碱基包括 AAC、AAG、AAT、ACC、CTG、TGA、CAG、GAG、CAT 和 GGC 类别,共 10 类;四碱基、五碱基、六碱基分类方法相同且由于类型较多在此不一一列举.

2 结果与分析

2.1 花斑无须鲶各类型微卫星重复序列的分布特征

在 1.03 Gb 花斑无须鲶全基因组序列中,共筛选出符合条件的完整型微卫星共 336 037 个,丰度为 326 个/Mb,微卫星序列总长度为 7 720 686 bp,占基因组总长度的 0.75%,密度为 7 496 bp/Mb.

在所统计的 6 种重复类型的微卫星中,数量最多的为二碱基,其余依次为单碱基、三碱基、四碱基、五碱基和六碱基(见图 1).微卫星序列长度分布情况及所占比例基本与微卫星数目分布情况相同(见图 2).各类型微卫星数量、长度、丰度及密度的变化趋势也是按照从二碱基、单碱基、三碱基、四碱基、五碱基到六碱基逐渐递减(见表 1).

表 1 花斑无须鲶全基因组中不同类型微卫星统计  
Table 1 Different types of microsatellite sequences in *A. marmoratus* genome

重复类型	数量	总长度/bp	丰度/(个/Mb)	密度/( bp/Mb)
单碱基	124 729	1 570 326	121	1 525
二碱基	145 318	4 147 410	141	4 027
三碱基	36 967	1 064 292	36	1 033
四碱基	24 820	789 232	24	766
五碱基	3 488	125 120	3	121
六碱基	715	24 306	1	24

2.2 花斑无须鲶 6 种微卫星中各重复拷贝类别分布情况

如表 2 所示,在微卫星重复类型相同的情况下,不同重复拷贝类别的微卫星数目也存在很大差异.

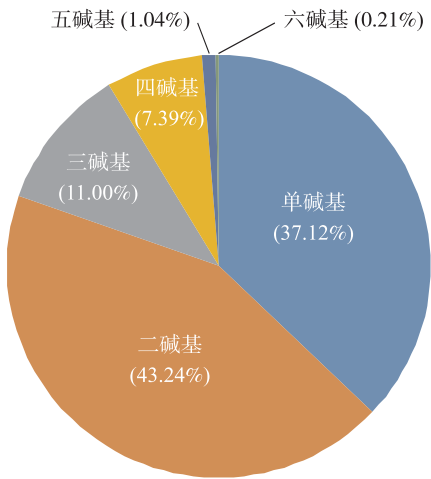


图 1 花斑无须鲢全基因组微卫星各重复类型数目占比  
Fig. 1 Distribution of number of SSRs repeat types in *A. marmoratus* genome

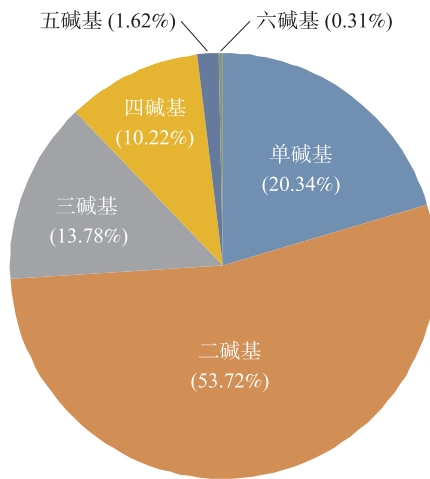


图 2 花斑无须鲢全基因组微卫星各重复类型长度占比  
Fig. 2 Distribution of length of SSRs repeat types in *A. marmoratus* genome

表 2 花斑无须鲢各类型微卫星中前 3 种优势碱基类别及占比

Table 2 The three dominant base types and proportions in each microsatellite of *A. marmoratus*

SSR 类型	类别	占比/%	SSR 类型	类别	占比/%
单碱基	A(121 751)	97.61	四碱基	AAAT(4 998)	20.14
	C(2 978)	2.39		TATC(4 925)	19.84
二碱基	AC(95 256)	65.55		TCTG(1 738)	7.00
	AG(30 591)	21.05	五碱基	AATAT(416)	11.93
	AT(19 367)	13.33		AATAG(233)	6.68
三碱基	AAT(18 465)	49.95		ATTCT(230)	6.59
	AAG(3 534)	9.56	六碱基	AAATGT(49)	6.85
	AAC(3 217)	8.70		AAGTCT(35)	4.90

注:括号内数字表示微卫星数量.

单碱基重复中拷贝类别为 A 的微卫星数量占绝对优势,C 拷贝类别微卫星数量则相对较少. 二碱基中重复类别为 AC 的微卫星数量最多,接下来依次为 AG、AT,CG 拷贝类别微卫星数量最少. 三碱基重复中拷贝类别为 AAT 的微卫星数量最多,其次分别为 AAG、AAC,GGC 类别微卫星数目最少. 四碱基重复中数量最多的拷贝类别为 AAAT,其次是 TATC 类别,其余重复拷贝类别微卫星数量较少,在此不一一列举,其中 GGCC 拷贝类别在统计中未发现. 五碱基重复中数量最多的拷贝类别为 AATAT,其次分别为 AATAG、ATTCT,其余重复拷贝类别数量较少. 六碱基重复类型中各拷贝类别总体分布较为分散且数量均较少,无优势拷贝类别.

花斑无须鲢基因组序列筛选出的微卫星中出现次数最多的前 10 种拷贝类别均出自除五碱基和六碱基以外的其他 4 种重复类型,总微卫星数量为 305 243 个,占筛选出的全部微卫星数量的 90.84%,从拷贝类别可以看出有明显的 A、T 优势(见表 3).

表 3 花斑无须鲢出现次数最多的 10 种重复拷贝类别

Table 3 Top 10 repeated copy categories in *A. marmoratus*

SSR 核心重复类型	SSR 出现次数	SSR 核心重复类型	SSR 出现次数
A	121 751	AAAT	4998
AC	95 256	TATC	4925
AG	30 591	AAG	3534
AT	19 367	AAC	3217
AAT	18 465	TGA	3139

2.3 花斑无须鲢全基因组微卫星核心拷贝数分布情况

花斑无须鲢基因组微卫星核心拷贝数在 5-4 158 次范围均有分布,分布范围较大,其中集中分布在 5-32 次之间的微卫星共有 330 150 个,占微卫星总数的 98.25%.

如图 3 所示,单碱基类型微卫星的核心拷贝数主要集中在 10–25 次,共有 122 383 个,占该类型微卫星总数的 98.12%;以拷贝数为 10 的微卫星数量最多,共 44 325 个,占该类型微卫星总数的 35.54%。二碱基类型微卫星的核心拷贝数主要集中在 6–30 次之间,共 138 034 个,占比为 94.99%;以拷贝数为 6 的微卫星数量最多,占该类型微卫星总数的 16.49%。三碱基类型微卫星的核心拷贝数主要集中在 5–20 次之间,共有 35 165 个,占比为 95.13%;以拷贝数为 5 的微卫星数量最多,占该类型微卫星总数的 27.57%。四碱基类型的核心拷贝数主要集中在 5–20 次之间,共有 24 396 个,占比为 98.29%;以拷贝数为 5 的微卫星数量最多,占该类型微卫星总数的 32.61%。五碱基类型的核心拷贝数主要集中在 5–14 次之间,共有 3 320 个,占比为 95.18%;以拷贝数为 5 的微卫星数量最多,占该类型微卫星总数的 44.47%。六碱基类型的核心拷贝数主要集中在 5–7 次之间,共有 665 个,占比为 93.01%;以拷贝数为 5 的微卫星数量最多,占该类型微卫星总数的 64.48%。6 种重复类型微卫星数量最多的拷贝数均是对应类型设定的最小重复次数。总体上,随着核心拷贝数的增加,6 种微卫星数量呈下降趋势。

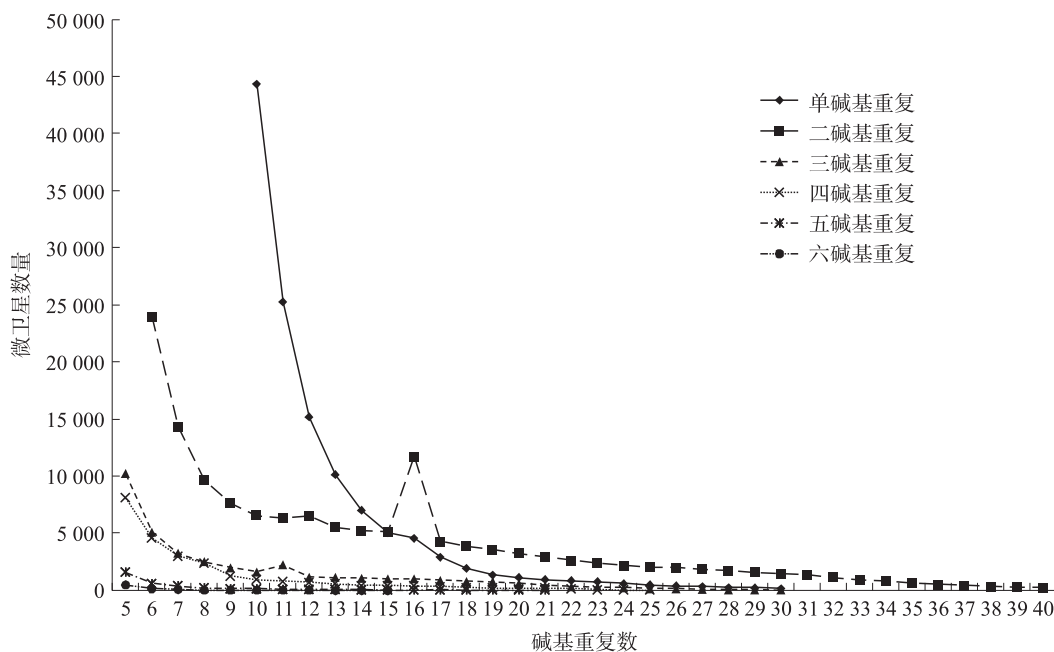


图 3 花斑无须鲈微卫星各重复类型中重复类别拷贝数分布

Fig. 3 Distribution of different microsatellite repetitions in *A. marmoratus*

### 3 讨论

#### 3.1 花斑无须鲈全基因组中微卫星含量分析

本研究利用生物信息软件在全基因组范围对花斑无须鲈的微卫星分布情况进行研究,相比于使用磁珠富集、锚定 PCR、FIASCO 等技术对微卫星进行筛选,本研究所利用的方法能够大批量搜索 SSR 标记,对于物种构建遗传连锁图谱、分子标记的开发等有重要意义。筛选得到的微卫星序列长度占基因组总长度的 0.75%,这与已公布的鲈形目红鳍东方鲈 (*Takifugu rubripes*) 微卫星含量 (0.77%)<sup>[19]</sup> 相似,但小于人类 (*Homo sapiens*) (3%)<sup>[20]</sup>、食蟹猴 (*Macaca fascicularis*) (0.89%)<sup>[21]</sup> 以及黄颡鱼 (*Pelteobagrus fulvidraco*) (1.8%)<sup>[17]</sup> 微卫星含量,而与普通鸬鹚 (*Phalacrocorax carbo*) (0.23%)<sup>[22]</sup> 以及红原鸡 (*Gallus gallus*) (0.49%)<sup>[23]</sup> 微卫星含量相比又较大。这表明不同物种基因组中微卫星含量不尽相同,且与物种间亲缘关系的远近没有直接关系。甘丽萍等通过对 6 种鳞翅目昆虫全基因组长度与微卫星含量进行分析比较时发现微卫星数量与基因组长度之间不存在正比关系<sup>[24]</sup>。Hancock 则推测微卫星含量与染色体长度存在联系,随着染色体长度的增加,微卫星含量相应增加<sup>[25]</sup>。

#### 3.2 花斑无须鲈 6 种微卫星分布情况分析

花斑无须鲈全基因组微卫星中的优势重复类型为二碱基重复,这与已公布的黄颡鱼<sup>[17]</sup>、红鳍东方鲈<sup>[19]</sup>、大鼠 (*Rattus norvegicus*)<sup>[26]</sup>、果蝇 (*Drosophila melanogaster*)<sup>[27]</sup> 和蜜蜂 (*Apis mellifera*)<sup>[28]</sup> 的微卫星优

势类型结果一致,而红原鸡<sup>[23]</sup>、绿尾虹雉(*Lophophorus lhuysii*)<sup>[29]</sup>、普通鸬鹚<sup>[22]</sup>、四川山鹧鸪(*Arborophila rufipectus*)<sup>[30]</sup>、牛(*Bos taurus*)<sup>[31]</sup>、绵羊(*Ovis aries*)<sup>[31]</sup>和猪(*Sus scrofa*)<sup>[32]</sup>则是单碱基类型占优势。此外,二斑叶螨(*Tetranychus urticae*)<sup>[33]</sup>、酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)<sup>[34]</sup>以及德国小蠊(*Blattella germanica*)<sup>[35]</sup>的优势重复类型为三碱基重复,蚊子(*Anopheles gambiae*)<sup>[36]</sup>则是六碱基重复占优势。这表明,物种之间的优势微卫星类型并不是统一的。崔建洲等认为二碱基重复类型为物种优势碱基类型的现象较为普遍<sup>[19]</sup>,花斑无须鲢的微卫星分布特征支持了这一观点。且根据花斑无须鲢6种微卫星的分布情况,尽管二碱基重复类型占优势,但单碱基重复类型的微卫星数目占微卫星总数的37.12%,其他类型微卫星都相对较少,这基本符合微卫星数量会随着重复基本单位的增加而减少的规律<sup>[37]</sup>。

### 3.3 花斑无须鲢不同重复类别微卫星特征分析

花斑无须鲢单碱基中A类别占绝对优势,占比为97.61%,在已报道的黄颡鱼<sup>[17]</sup>、人类<sup>[20]</sup>、红原鸡<sup>[23]</sup>和中华按蚊(*Anopheles sinensis*)<sup>[38]</sup>等大多数物种中都存在相同的现象。

二碱基重复类型中数量最多的类别是AC,这与已公布的黄颡鱼<sup>[17]</sup>、红鳍东方鲀<sup>[19]</sup>、普通鸬鹚<sup>[22]</sup>、蚊子<sup>[36]</sup>、大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)<sup>[39]</sup>和美丽硬仆骨舌鱼(*Scleropages formosus*)<sup>[40]</sup>相同,其次分别为AG和AT,而CG类别最少。对于二碱基重复类型中AC与CG类别数量差距如此悬殊的现象,在研究者普遍认为DNA复制过程中会产生滑移而形成微卫星的基础上<sup>[41]</sup>,推测可能是由于连接AT的双键比连接CG的三键更易断裂,因此更易造成碱基滑动,从而导致AT类别比CG类别在数量上更具优势。

三碱基重复类型中数量最多的类别是AAT,这与已公布的黄颡鱼<sup>[17]</sup>、人类<sup>[20]</sup>、红鳍东方鲀<sup>[19]</sup>、普通鸬鹚<sup>[22]</sup>和恒河猴(*Macaca mulatta*)<sup>[42]</sup>相一致。有研究表明,6种重复类型微卫星中,在基因编码区中三碱基重复类型发现的最多<sup>[43]</sup>,推测三碱基重复类型微卫星在生物性状的表达中起着更重要的作用,且在人类基因组中三碱基重复与某些遗传疾病关系密切<sup>[44]</sup>,例如亨廷顿病的患病风险会随着(CAG)<sub>n</sub>核心拷贝数的增加而增大,根据这一规律,可通过分析该序列长度从而预测个体患病风险以及患病情况<sup>[45]</sup>。因此,通过对花斑无须鲢三碱基重复类型微卫星与该种鱼患病情况建立联系,可能会对鱼类疾病的研究有所帮助。

四、五、六碱基重复类型中数量最多的类别分别为AAAT、AATAT和AAATGT,未发现GGCC类别的微卫星。从出现次数最多的前10种类别微卫星可以看出花斑无须鲢基因组微卫星碱基含量存在明显的A、T碱基优势。研究表明,物种中出现的微卫星数量与基因组中A、T碱基含量的高低呈正相关,与C、G含量负相关<sup>[46]</sup>。对于A、T碱基含量丰富的一种解释是基因组序列中的CpG发生甲基化,这会使得胞嘧啶(C)非常容易通过脱氨基作用而转变为胸腺嘧啶(T),因而C/G碱基数量减少的同时A/T碱基数量增加<sup>[47-48]</sup>。

### 3.4 花斑无须鲢全基因组微卫星核心拷贝数分析

在花斑无须鲢全基因组微卫星中,除二碱基和三碱基有少许波动外,总体上,随着拷贝数增加微卫星数量减少。这与黄颡鱼<sup>[17]</sup>、红原鸡<sup>[23]</sup>、中华按蚊<sup>[38]</sup>和虎皮鹦鹉(*Melopsittacus undulatus*)<sup>[49]</sup>等绝大多数物种的微卫星分布规律相同。对于这种现象有以下解释,Wierdl等在对微卫星序列的突变率进行研究时发现,对于GT序列,长度为105 bp时的突变率是长度为15 bp时突变率的500倍,据此得出结论认为微卫星的稳定性会随着长度的增加而降低,微卫星长度越长越不稳定,而微卫星数量也会减少<sup>[50]</sup>;Leopoldino等认为微卫星的突变率随着拷贝数的增加而增大<sup>[51]</sup>,因此微卫星核心拷贝数越大微卫星发生突变的概率就越大,该微卫星数量就会减少;Ellegren研究认为,在基因座上,长等位基因倾向于变得更短,从而抑制了微卫星长度变长的趋势<sup>[52]</sup>。因此,一般情况下核心序列拷贝数较多的微卫星数目较少。

## 4 结论

综上所述,在对花斑无须鲢全基因组微卫星分布情况进行研究得出如下结论:基因组中微卫星含量与物种间亲缘关系并不存在直接联系;优势重复类型为二碱基重复验证了物种多以二碱基重复为优势类型的规律;各重复类别微卫星都表现出明显的A、T优势;随着拷贝数的增加,微卫星数量减少。本研究对花斑无须鲢遗传多样性的研究以及不同物种间微卫星分布特征的对比分析等提供了基础资料。



## [参考文献](References)

- [1] HAMADA H, PETRINO M G, KAKUNAGA T. A novel repeated element with Z-DNA-forming potential is widely found in evolutionarily diverse eukaryotic genomes[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1982, 79(7): 6465–6469.
- [2] TAUTZ D. Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers[J]. *Nucleic Acids Research*, 1989, 17(16): 6463–6471.
- [3] 杨纪青, 袁磊, 陈洪萍. 烟草丛顶病毒完整基因组上微卫星分布[J]. *湖北农业科学*, 2011, 50(3): 603–605.
- [4] 乔麦菊, 冉江洪, 张和民. 微卫星标记在大熊猫研究中的应用进展[J]. *兽类学报*, 2019, 39(1): 103–110.
- [5] 刘旭, 丁由中. 分子生物学技术应用于野生动物保护及扩散研究概况[J]. *野生动物学报*, 2019, 40(2): 497–501.
- [6] 王丰, 张猛, 沈玉帮, 等. 青鱼微卫星标记的开发与特性分析[J]. *动物学杂志*, 2019, 54(1): 57–65.
- [7] 沙航, 罗相忠, 邹桂伟, 等. 长江中游鳊群体的微卫星遗传多样性分析[J]. *淡水渔业*, 2020, 50(4): 12–17.
- [8] 田玉苗, 盛清宇, 袁立成, 等. 长白山北部西伯利亚局域种群间的基因流[J]. *野生动物学报*, 2020, 41(3): 551–559.
- [9] 阮惠婷, 徐姍楠, 李敏, 等. 飘鱼微卫星位点的筛选及珠江流域5个地理群体的遗传多样性分析[J]. *水生生物学报*, 2020, 44(3): 501–508.
- [10] 商鹏, 郭新颖, 张健, 等. 藏马微卫星标记遗传多样性研究[J]. *中国农业大学学报*, 2019, 24(9): 98–104.
- [11] 黄承勤, 黄英毅, 黄欣, 等. 湖栖鳊虎鱼微卫星 DNA 标记的开发与群体遗传多样性分析[J]. *动物学杂志*, 2020, 55(1): 61–76.
- [12] 王豆, 许冠, 王洪永, 等. 中国圈养林麝微卫星 DNA 多样性研究[J]. *兽类学报*, 2019, 39(6): 599–607.
- [13] 朱克诚, 宋岭, 刘宝锁, 等. 黄鳍棘鲷家系亲缘关系鉴定[J]. *水产学报*, 2020, 44(3): 351–357.
- [14] 袁耀华, 耿广耀, 杨淑慧, 等. 非洲企鵝微卫星 DNA 的筛选及其遗传多样性分析[J]. *野生动物学报*, 2019, 40(3): 664–669.
- [15] FAO-FIES. Aquatic sciences and fisheries information system (ASFIS) species list[EB/OL]. [2020-08-13]. <https://www.fao.org/fishery/collection/asfis/en>.
- [16] ZHOU T, LI N, JIN Y L, et al. Chemokine C-C motif ligand 33 is a key regulator of teleost fish barbel development[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(22): 5018–5027.
- [17] 徐杰杰, 郑翔, 李杰, 等. 黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)全基因组微卫星分布特征研究[J]. *基因组学与应用生物学*, 2020, 39(12): 5488–5498.
- [18] 徐杰杰, 郑翔, 张鑫宇, 等. 4种河鲀全基因组微卫星分布特征分析研究[J/OL]. *基因组学与应用生物学*: 1–11 [2020-08-13]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1369.q.20191126.1019.002.html>.
- [19] 崔建洲, 申雪艳, 杨官品, 等. 红鳍东方鲀基因组微卫星特征分析[J]. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2006, 36(2): 249–254, 272.
- [20] SUBRAMANIAN S, MISHRA R K, SINGH L. Genome-wide analysis of microsatellite repeats in humans; their abundance and density in specific genomic regions[J]. *Genome Biology*, 2003, 4(2): R13.
- [21] 涂飞云, 刘俊, 韩卫杰, 等. 食蟹猴全基因组微卫星分布特征分析[J]. *野生动物学报*, 2018, 39(2): 400–404.
- [22] 黄杰, 刘磊, 杨波, 等. 普通鸬鹚基因组微卫星分布规律研究[J]. *野生动物学报*, 2020, 41(1): 108–114.
- [23] 黄杰, 杜联明, 李玉芝, 等. 红原鸡全基因组中微卫星分布规律研究[J]. *四川动物*, 2012, 31(3): 358–363.
- [24] 甘丽萍, 田辉, 唐恒, 等. 6种鳞翅目昆虫全基因组 SSR 分布规律[J/OL]. *基因组学与应用生物学*: 1–10 [2020-09-15]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1369.Q.20190906.1548.004.html>.
- [25] HANCOCK J M. Simple sequences and the expanding genome[J]. *BioEssays: News and Reviews in Molecular, Cellular and Developmental Biology*, 1996, 18(5): 421–425.
- [26] 涂飞云, 刘晓华, 杜联明, 等. 大鼠全基因组微卫星分布特征研究[J]. *江西农业大学学报*, 2015, 37(4): 708–711.
- [27] SCHUG M D, WETTERSTRAND K A, GAUDETTE M S, et al. The distribution and frequency of microsatellite loci in *Drosophila melanogaster*[J]. *Molecular Ecology*, 1998, 7(1): 57–70.
- [28] 魏朝明, 孔光耀, 廉振民, 等. 蜜蜂全基因组中微卫星的丰度及其分布[J]. *昆虫知识*, 2007, 44(4): 501–504.
- [29] 崔凯, 岳碧松. 绿尾虹雉全基因组微卫星分布规律研究[J]. *四川动物*, 2018, 37(5): 533–540.
- [30] 黄杰, 周瑜, 刘与之, 等. 基于 454 GS FLX 高通量测序的四川山鸬鹚基因组微卫星特征分析[J]. *四川动物*, 2015, 34(1): 8–14.
- [31] 戚文华, 蒋雪梅, 肖国生, 等. 牛和绵羊全基因组微卫星序列的搜索及其生物信息学分析[J]. *畜牧兽医学报*, 2013,

- 44(11):1724-1733.
- [32] 戚文华,蒋雪梅,肖国生,等. 猪全基因组中微卫星分布规律[J]. 畜牧与兽医,2014,46(8):9-13.
- [33] 汪自立,黄杰,杜联明,等. 二斑叶螨和肩突硬蜱基因组微卫星分布规律研究[J]. 四川动物,2013,32(4):481-486.
- [34] KATTI M V, RANJEKAR P K, GUPTA V S. Differential distribution of simple sequence repeats in eukaryotic genome sequences[J]. Molecular Biology and Evolution,2001,18(7):1161-1167.
- [35] 王晨,杜联明,李鹏,等. 德国小蠊全基因组中微卫星分布规律[J]. 昆虫学报,2015,58(10):1037-1045.
- [36] 余泉友,李斌,李关荣,等. 蚊子全基因组中微卫星的丰度及其分布(英文)[J]. 生物化学与生物物理进展,2005,32(5):435-441.
- [37] BENNETT P. Demystified microsatellites[J]. Molecular Pathology,2000,53(4):177-183.
- [38] 王小婷,张玉娟,何秀,等. 中华按蚊全基因组微卫星的鉴定、特征及分布规律[J]. 昆虫学报,2016,59(10):1058-1068.
- [39] HUANG J, LI Y Z, DU L M, et al. Genome-wide survey and analysis of microsatellites in giant panda(*Ailuropoda melanoleuca*), with a focus on the applications of a novel microsatellite marker system[J]. BMC Genomics,2015,16:61.
- [40] 段永楠,刘奕,胡隐昌,等. 美丽硬仆骨舌鱼全基因组微卫星分布规律特征[J]. 中国农学通报,2019,35(23):152-158.
- [41] SCHLOTTERER C, TAUTZ D. Slippage synthesis of simple sequence DNA[J]. Nucleic Acids Research,1992,20(2):211-215.
- [42] XU Y T, HU Z X, WANG C, et al. Characterization of perfect microsatellite based on genome-wide and chromosome level in Rhesus monkey(*Macaca mulatta*) [J]. Gene,2016,592(2):269-275.
- [43] MORGANTE M, HANAFEY M, POWELL W. Microsatellites are preferentially associated with nonrepetitive DNA in plant genomes[J]. Nature Genetics,2002,30(2):194-200.
- [44] PEARSON C E, SINDEN R R. Trinucleotide repeat DNA structures; dynamic mutations from dynamic DNA [J]. Current Opinion in Structural Biology,1998,8(3):321-330.
- [45] 罗文永,胡骏,李晓方. 微卫星序列及其应用[J]. 遗传,2003,25(5):615-619.
- [46] SCHLOTTERER C. Genome evolution;are microsatellites really simple sequences? [J]. Current Biology,1998,8(4):132-134.
- [47] GALLIE D R. The cap and poly(A) tail function synergistically to regulate mRNA translational efficiency[J]. Genes Development,1991,5(11):2108-2116.
- [48] BIRD A P. CpG-rich islands and the function of DNA methylation[J]. Nature,1986,321(6067):209-213.
- [49] 黄杰,原宝东,杨承忠. 虎皮鹦鹉全基因组中微卫星分布规律研究[J]. 野生动物学报,2017,38(3):422-426.
- [50] WIERDL M, DOMINSKA M, PETES T D. Microsatellite instability in yeast;dependence on the length of the microsatellite[J]. Genetics,1997,146(3):769-779.
- [51] LEOPOLDINO A M, PENA S D J. The mutational spectrum of human autosomal tetranucleotide microsatellites[J]. Human Mutation,2003,21(1):71-79.
- [52] ELLEGREN H. Heterogeneous mutation processes in human microsatellite DNA sequences [J]. Nature Genetics,2000,24(4):400-402.

[责任编辑:严海琳]