

蜱螨线粒体基因组研究进展

袁明龙^{1,2}, 王进军^{2,*}

(1. 兰州大学草地农业科技学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730020;

2. 西南大学植物保护学院, 重庆市昆虫学及害虫控制工程重点实验室, 重庆 400716)

摘要: 蜱螨亚纲包括蜱类和螨类, 是节肢动物中物种多样性最高的类群之一。本文综述了当前已测序的 28 种蜱螨线粒体基因组的研究成果。概括起来, 蜱螨线粒体基因组具有以下特点: (1) 大小变异显著, 其中柑橘全爪螨 *Panonychus citri* 线粒体基因组在目前已测节肢动物中最小(13 077 bp); (2) 一般碱基组成偏向 A 和 T, 但 6 种蜱螨具有相反的 GC-偏斜(正值); (3) 基因组的碱基组成及 A + T 富集区的位置、长度和拷贝数等变异显著, 其中 4 种叶螨的 A + T 含量最高, 其 A + T 富集区在目前已测节肢动物中最短(44 ~ 57 bp); (4) 基因高度重排, 特别是真螨总目的种类, 但重排与高分类阶元无相关性; (5) 真螨总目部分螨类的 tRNA 基因极度缩短, 不能形成经典的三叶草二级结构。作者建议要进一步测定更多蜱螨的线粒体基因组, 验证蜱螨非典型 tRNA 基因的生物学功能性, 分析蜱螨线粒体基因组的分子进化机制, 开展蜱螨线粒体转录组研究等。

关键词: 蜱螨亚纲; 蜱类; 螨类; 线粒体基因组; 基因重排; 分子进化

中图分类号: Q966 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2012)04-0472-10

Progress in the complete mitochondrial genomes of the Acari

YUAN Ming-Long^{1,2}, WANG Jin-Jun^{2,*} (1. State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agricultural Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China; 2. Key Laboratory of Entomology and Pest Control Engineering, College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400716, China)

Abstract: Acari, including ticks and mites, is one of the most diverse group of arthropods. In this paper, we reviewed the research progress in the 28 sequenced complete mitochondrial genomes of acari species. These mitochondrial genomes have several marked features: (1) There is significant variation in the size of mitochondrial genomes among the 28 acari species, and the mitochondrial genome of *Panonychus citri* (13 077 bp) is the smallest among all sequenced arthropods; (2) The base composition of all acari mitochondrial genomes are biased toward A and T, with six species harboring reverse GC-skew values (positive value); (3) The base composition and the position, length, copy number of the A + T-rich regions vary greatly among the 28 acari species, of which four tetranychid species harbor the highest A + T content within acari and the shortest A + T-rich region (44 – 57 bp) among arthropods; (4) High gene rearrangements are found in acari mitochondrial genomes, especially in those of Acariformes, but the rearrangements are not correlated to high taxonomic ranks; (5) The tRNA genes in some species of Acariformes are extremely truncated, presenting atypical cloverleaf structures. We suggest that it is necessary to sequence more acari mitochondrial genomes aiming to investigate whether these tRNA genes lacking both D- and T-arms are functional or not, to analyze the molecular mechanisms of evolution in acari mitochondrial genomes, and to carry out the acari mitochondrial transcriptome studies.

Key words: Acari; ticks; mites; mitochondrial genome; gene rearrangement; molecular evolution

线粒体是真核生物细胞中由双层高度特化的单位膜围成的细胞器, 其主要功能是通过氧化磷酸化

作用合成 ATP, 为细胞各种生理活动提供能量。线粒体的一个显著特点是具有自身的 DNA 和遗传体

基金项目: 国家自然科学基金项目(31171851); 兰州大学中央高校基本科研业务费专项资金项目(lzujbky-2012-91)

作者简介: 袁明龙, 男, 1982 年 9 月生, 甘肃靖远人, 博士, 讲师, 主要从事昆虫分子生态学研究, E-mail: minglongyuan@126.com; yuanml@lzu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: jjwang7008@yahoo.com

收稿日期 Received: 2012-01-05; 接受日期 Accepted: 2012-04-11

系。自 20 世纪 60 年代线粒体基因组发现以来, 由于其分子量相对较小、呈母系遗传、突变率高及在细胞中拷贝多等特点 (Boore, 1999; Elson and Lightowlers, 2006; Gissi *et al.*, 2008), 受到了进化生物学家们的格外青睐, 被广泛用于种群遗传学、谱系地理学、分子进化、种系发生和比较及进化基因组学等多方面的研究 (Boore *et al.*, 2005, 2006; Simon *et al.*, 2006; Beheregaray, 2008; Wang, 2010), 极大地加深了人们对物种进化现象、过程及机制的理解。近年来, 随着技术的日趋成熟以及新一代测序技术的兴起, 越来越多的后生动物的线粒体基因组的测序工作得以完成 (Boore, 2006; Gissi *et al.*, 2008; Nabholz *et al.*, 2010)。线粒体基因组不仅比单个线粒体基因包含更多的序列信息, 而且具有一系列基因组水平的特征, 如基因排序、RNA 基因的二级结构以及复制和转录的控制模式等 (Dowton *et al.*, 2002; Boore, 2006; Masta, 2010)。因此, 线粒体基因组作为 GenBank 数据库中数量最多的“全”基因组序列, 为系统发育框架下解析后生动物基因组的进化机制提供了很好的材料。

蜱螨亚纲 (Acari) 属螯肢动物门 (Chelicerata) 蛛形纲 (Arachnida), 包括蜱类 (ticks) 和螨类 (mites), 分布广、种类多、生活史复杂, 是节肢动物中物种多样性最高的类群之一 (<http://tolweb.org/Acari>), 目前全世界已知约 3 万余种, 实际种类可能近百万种 (Grbic *et al.*, 2007)。目前大多分类学家认为蜱螨亚纲由两个单系群构成, 即真螨总目 (Acariformes 或 Actinotrichida) 和寄螨总目 (Parasitiformes 或 Anactinotrichida) (Dunlop and Alberti, 2008)。许多蜱螨种类是人畜疾病的媒介, 如黑脚硬蜱 *Ixodes scapularis*; 有的是严重危害农作物的害螨, 如二斑叶螨 *Tetranychus urticae*。尽管蜱螨具有重要的医学及经济重要性, 但目前对绝大多数蜱螨的种群遗传及进化知之甚少。研究解析蜱螨线粒体基因组的分子进化机制, 对于推动蜱螨及螯肢动物分子系统学的发展、种群遗传与进化规律的了解等均具有重要意义。据作者对 NCBI 数据库的统计 (截至 2012 年 1 月), 已有 28 种蜱螨完成了全线粒体基因组测序工作。本文依据蜱螨线粒体基因组研究的已有成果, 总结分析了蜱螨线粒体基因组的分子结构特征, 讨论了存在的问题, 并对今后主要的研究方向进行了展望。

1 蜱螨线粒体基因组的分子结构

Black 和 Roehrdanz (1998) 首次报道了六角形硬蜱 *Ixodes hexagonus* 和血红扇头蜱 *Rhipicephalus sanguineus* 这两种硬蜱的全线粒体基因组序列。在目前已测线粒体基因组的 28 种蜱螨中, 真螨总目 (Acariformes) 和寄螨总目 (Parasitiformes) 各占 14 种 (表 1)。与其他后生动物一样, 所有已测蜱螨的线粒体基因组均为一双链裸露的超螺旋共价闭合环状分子, 但更为紧凑, 特别是真螨总目的一些种类, 在目前已测的节肢动物中属于较小的一类。在目前已知蜱螨线粒体基因组中, 柑橘全爪螨 *Panonychus citri* 的线粒体基因组最小 (13 077 bp), 西方盲走螨 *Metaseiulus occidentalis* 的最大 (24 961 bp)。前者相对较小主要是由于蛋白质编码基因、*rrnL* 和 A + T 富集区显著减小 (Yuan *et al.*, 2010), 而后者之大主要是有多个蛋白质编码基因重复 (Jeyapakash and Hoy, 2007)。

与典型的后生动物线粒体基因组相同, 大多数蜱螨线粒体基因组编码 37 个基因, 包括 13 个蛋白质编码基因、2 个 rRNA 基因和 22 个 tRNA 基因, 且仅有一个拷贝。但也有例外: (1) 如早期研究发现西方盲走螨缺少 *nad3* 和 *nad6* 两个基因序列 (Jeyapakash and Hoy, 2007), 但最近其他研究组的研究则发现, 该螨并未丢失 *nad3*, 而是位于 *nad4L* 和 *rrnS* 之间, 且该螨的线粒体基因组似乎没有最初报道的那样大 (Dermauw *et al.*, 2010); (2) 苍白纤恙螨 *Leptotrombidium pallidum* 有两个 *rrnL* (Shao *et al.*, 2005b); (3) *Steganacarus magnus* 仅有 6 个 tRNA 基因, 其余 16 个 tRNA 基因全部丢失 (Domes *et al.*, 2008)。此外, 苍白纤恙螨线粒体基因组中存在一假的核糖体小亚基基因 (*PrrnS*), 但其长度只有功能性 *rrnS* 的一半 (Shao *et al.*, 2005b)。

2 蜱螨线粒体基因组 A + T 富集区

控制区 (control region) 是线粒体基因组中最大的非编码区, 在脊椎动物中负责线粒体 DNA 复制和转录的起始 (Shadel and Clayton, 1997)。在昆虫中, 由于 A + T 含量较高, 控制区也称作 A + T 富集区 (A + T-rich region) (Zhang and Hewitt, 1997)。已测的大多数蜱螨仅有 1 个 A + T 富集区, 但一些种

表 1 已测序的 28 种蜱螨全线粒体基因组概况

Table 1 The information of 28 sequenced complete mitochondrial genomes of Acari species

种类 Species	分类地位 Classification	基因组大小(bp) Genome size	GenBank 登录号 GenBank accession no.	参考文献 References
囊棒恙螨 <i>Ascoschoengastia</i> sp.	真螨总目 Acariformes	16 067	NC_010596	未发表 Unpublished
粉尘螨 <i>Dermatophagoides farinae</i>	真螨总目 Acariformes	14 266	NC_013184	Klimov and O' Connor, 2009
户尘螨 <i>Dermatophagoides pteronyssinus</i>	真螨总目 Acariformes	14 203	NC_012218	Dermauw <i>et al.</i> , 2009
红纤恙螨 <i>Leptotrombidium akamushi</i>	真螨总目 Acariformes	13 698	NC_007601	Shao <i>et al.</i> , 2006
德里纤恙螨 <i>Leptotrombidium deliense</i>	真螨总目 Acariformes	13 731	NC_007600	Shao <i>et al.</i> , 2006
苍白纤恙螨 <i>Leptotrombidium pallidum</i>	真螨总目 Acariformes	16 779	NC_007177	Shao <i>et al.</i> , 2005b
苹果全爪螨 <i>Panonychus ulmi</i>	真螨总目 Acariformes	13 115	NC_012571	Van Leeuwen <i>et al.</i> , 2011
柑橘全爪螨 <i>Panonychus citri</i>	真螨总目 Acariformes	13 077	HM189212	Yuan <i>et al.</i> , 2010
<i>Steganacarus magnus</i>	真螨总目 Acariformes	13 818	NC_011574	Domes <i>et al.</i> , 2008
神泽叶螨 <i>Tetranychus kanzawai</i>	真螨总目 Acariformes	13 092	HM753535	未发表 Unpublished
二斑叶螨 <i>Tetranychus urticae</i>	真螨总目 Acariformes	13 103	NC_010526	Van Leeuwen <i>et al.</i> , 2008
<i>Unionicola foili</i>	真螨总目 Acariformes	14 738	NC_011036	Ernsting <i>et al.</i> , 2009
<i>Unionicola parkeri</i>	真螨总目 Acariformes	14 734	NC_014683	Edwards <i>et al.</i> , 2011
<i>Walchia hayashii</i>	真螨总目 Acariformes	14 857	NC_010595	未发表 Unpublished
袋鼠花蜱 <i>Amblyomma triguttatum</i>	寄螨总目 Parasitiformes	14 740	NC_005963	未发表 Unpublished
软蜱 <i>Carios capensis</i>	寄螨总目 Parasitiformes	14 418	NC_005291	Shao <i>et al.</i> , 2004
褐黄血蜱 <i>Haemaphysalis flava</i>	寄螨总目 Parasitiformes	14 686	NC_005292	Shao <i>et al.</i> , 2004
六角形硬蜱 <i>Ixodes hexagonus</i>	寄螨总目 Parasitiformes	14 539	NC_002010	Black and Roehrdanz, 1998
全环硬蜱 <i>Ixodes holocyclus</i>	寄螨总目 Parasitiformes	15 007	NC_005293	Shao <i>et al.</i> , 2005a
全沟硬蜱 <i>Ixodes persulcatus</i>	寄螨总目 Parasitiformes	14 539	NC_004370	Shao <i>et al.</i> , 2005a
海鸟硬蜱 <i>Ixodes uriae</i>	寄螨总目 Parasitiformes	15 053	NC_006078	Shao <i>et al.</i> , 2005a
西方盲走蜱 <i>Metaseiulus occidentalis</i>	寄螨总目 Parasitiformes	24 961	NC_009093	Jeyaprakash and Hoy, 2007
毛白钝缘蜱 <i>Ornithodoros moubata</i>	寄螨总目 Parasitiformes	14 398	NC_004357	Shao <i>et al.</i> , 2004
猪钝缘蜱 <i>Ornithodoros porcinus</i>	寄螨总目 Parasitiformes	14 378	NC_005820	Mitani <i>et al.</i> , 2004
智利小植绥螨 <i>Phytoseiulus persimilis</i>	寄螨总目 Parasitiformes	16 199	NC_014049	Dermauw <i>et al.</i> , 2010
褐色犬蜱 <i>Rhipicephalus sanguineus</i>	寄螨总目 Parasitiformes	14 710	NC_002074	Black and Roehrdanz, 1998
<i>Stylochyrs rarior</i>	寄螨总目 Parasitiformes	14 899	NC_013474	Swafford and Bond, 2009
狄斯瓦蜱 <i>Varroa destructor</i>	寄螨总目 Parasitiformes	16 477	NC_004454	Navajas <i>et al.</i> , 2002

类具有核苷酸序列几乎一致的多个 A + T 富集区, 如: 褐黄血蜱 *Haemaphysalis flava*、全环硬蜱 *Ixodes holocyclus*、海鸟硬蜱 *Ixodes uriae*、红纤恙螨 *Leptotrombidium akamushi*、德里纤恙螨 *Leptotrombidium deliense*、血红扇头蜱、*Stylochyrs rarior* 和 *Unionicola foili* 等 8 种蜱螨具有 2 个 (Black and Roehrdanz, 1998; Shao *et al.*, 2004, 2005a, 2006); 智利小植绥螨 *Phytoseiulus persimilis* 有 3 个 (Dermauw *et al.*, 2010), 苍白纤恙螨和西方盲走蜱具有 4 个 (Jeyaprakash and Hoy, 2007; Dermauw *et*

al., 2010)。大多数蜱螨的单个 A + T 富集区的长度在 300 ~ 500 bp 之间, 最长的为狄斯瓦蜱 *Varroa destructor* (2 174 bp) (Navajas *et al.*, 2002), 最短的为 4 种叶螨 (44 ~ 57 bp) (Yuan *et al.*, 2010), 也是已测节肢动物中最短的。总 A + T 富集区最长的是苍白纤恙螨 (2 800 bp) (Shao *et al.*, 2005b)。在已报道的昆虫中, A + T 富集区最长的是黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* (4 061 bp), 而最短的是一种虱子 *Heterodoxus macropus*, 该昆虫具有 2 个长度不同的 A + T 富集区 (分别为 73 bp 和 47 bp) (Shao *et*

al., 2001)。

A + T 富集区的相对位置在一些节肢动物中具有极高的变异性,而在一些类群中相对保守,通常位于 *rrnS* 和 *trnI* 两个基因之间 (Zhang and Hewitt, 1997; Saito *et al.*, 2005)。在已测序的 28 种蜚蠊中,除与蝗的基因排序相同的 7 种蜚蠊外,其余蜚蠊 A + T 富集区的位置大多高度变异。例如,在仅有 1 个 A + T 富集区的几种蜚蠊中,户尘螨 *Dermatophagoides pteronyssinus* 和粉尘螨 *D. farinae* 的 A + T 富集区位于 *trnF* 和 *trnS1* 基因之间 (Dermauw *et al.*, 2009; Klimov and O' Connor, 2009), 4 种叶螨的 A + T 富集区位于 *cox1* 和 *nad3* 基因之间 (Van Leeuwen *et al.*, 2008; Yuan *et al.*, 2010), 而狄斯瓦螨的 A + T 富集区位于 *trnC* 和 *rrnS* 基因之间 (Navajas *et al.*, 2002)。 *S. magnus* 的 A + T 富集区位于 *rrnS* 和 *cox1* 基因之间,但由于该螨缺失包括 *trnI* 在内的 16 个 tRNA 基因,因此难以确定该控制区的相对位置是否发生了变异 (Domes *et al.*, 2008)。

研究表明, A + T 富集区包含线粒体基因组复制和转录起点及其控制序列,具有一系列保守的序列元件及二级结构特征 (Zhang *et al.*, 1995; Tsujino *et al.*, 2002; Saito *et al.*, 2005; Oliveira *et al.*, 2007; Carapelli *et al.*, 2008)。在六足动物 A + T 富集区中, T-簇是最为保守的一个序列元件,该序列为复制的起始提供必要的信号识别位点 (Saito *et al.*, 2005)。然而,在已测序的 28 种蜚蠊中,仅智利小植绥螨和柑橘全爪螨的 A + T 富集区存在 T-簇 (Dermauw *et al.*, 2010; Yuan *et al.*, 2010), 且 T-簇的长度均较短 (4 ~ 6 bp)。研究表明,不同的物种的 T-簇长度不同,如弹尾目昆虫 T-簇长为 4 ~ 10 个核苷酸,全变态昆虫的 T-簇往往大于 10 个核苷酸 (Saito *et al.*, 2005; Carapelli *et al.*, 2008)。目前,具有功能的最小 T-簇的大小尚不清楚,但对线粒体 DNA 的复制起始似需长于 10 bp (Saito *et al.*, 2005)。因此,对于 A + T 富集区不具有长 T-簇的物种而言,极有可能是由其他可能的序列或结构 (如茎环二级结构) 为线粒体 DNA 的复制起始提供必要的信号,如东亚飞蝗 *Locusta migratoria* (Saito *et al.*, 2005) 和柑橘全爪螨 (Yuan *et al.*, 2010)。大多数已测蜚蠊的 A + T 富集区均可形成茎环二级结构,并推测该结构参与了线粒体 DNA 的复制起始。此外, A + T 富集区的茎环二级结构的侧翼序列,即 5'端的 TATA 基序 (motif) 和 3'端的 GA(A)T 基

序在节肢动物中高度保守 (Zhang *et al.*, 1995; Black and Roehrdanz, 1998; Kilpert and Podsiadlowski, 2006), 如后沟硬蜱类 (如血红扇头蜱) (Black and Roehrdanz, 1998) 的该基序可能在线粒体 DNA 的复制和转录中具有重要的功能意义 (Zhang *et al.*, 1995)。然而,较为特殊的是大多数蜚蠊种类并无这两个基序 (Domes *et al.*, 2008; Dermauw *et al.*, 2009; Yuan *et al.*, 2010)。

已有的研究表明,一些节肢动物线粒体 A + T 富集区中还存在串联重复序列,这些串联重复序列的重复类型及重复次数的不同导致 A + T 富集区的长度发生显著变化 (Zhang and Hewitt, 1997)。在已测的 28 种蜚蠊中,仅 2 种螨的 A + T 富集区中存在重复序列。狄斯瓦螨的 A + T 富集区中存在以 173 个核苷酸为重复单元的多个重复,致使其长达 2 173 bp (Navajas *et al.*, 2002)。户尘螨的 A + T 富集区中存在 AT 重复类型的微卫星,重复次数在 7 ~ 28 之间 (Dermauw *et al.*, 2009)。这些串联重复序列的出现,通常认为是 DNA 复制过程中的滑链所致 (Levinson and Gutman, 1987)。

3 蜚蠊线粒体基因组的碱基组成

与其他节肢动物相似,已测的 28 种蜚蠊线粒体基因组碱基组成偏向 A 和 T。A + T 含量最高的是真螨总目的 4 种叶螨 (84.3% ~ 85.6%) (Yuan *et al.*, 2010), 最低的为红纤恙螨 (67.5%) (Shao *et al.*, 2006), 其余真螨总目种类的 A + T 含量总体上亦略高于寄螨总目。然而,比较发现, A + T 含量的高低与蜚蠊分类阶元的高低无关。通常 A + T 含量在同科或同属的物种间相近 (Salvato *et al.*, 2008), 但也存在例外,例如,寄螨总目硬蜱属 *Ixodes* 的 4 个种的 A + T 含量相差较大 (72.3% ~ 77.4%) (Yuan *et al.*, 2010)。一般情况下,后生动物线粒体正链的 AT-偏斜为正值,而 GC-偏斜为负值 (Hassanin *et al.*, 2005)。比较发现, 28 种蜚蠊线粒体基因组的 AT-偏斜既有正值,也有负值,平均值为 0.001 ± 0.065 。粉尘螨 (-0.253), 户尘螨 (-0.199), *U. foili* (0.201) 和 *Walchia hayashii* (0.264) 等 4 种蜚蠊的 AT-偏斜程度最为显著,且这 4 种蜚蠊的 A + T 含量也相对较低。对一些昆虫线粒体基因组的研究发现,显著的 AT-偏斜值与低的 A + T 含量具有一定的相关性 (Cameron and Whiting, 2007)。但是,这种相关性并非普遍规律,

即低的 A + T 含量并非意味着 AT-偏斜程度高,例如,恙螨属 *Leptotrombidium* 的 3 个种的 A + T 含量在 28 种蜱螨中最低,但其 AT-偏斜程度亦很低 (Yuan *et al.*, 2010)。

与大多数后生动物线粒体基因组相同,多数蜱螨线粒体基因组的 GC-偏斜为负值,平均值为 -0.126 ± 0.195 。然而,尘螨属 *Dermatophagoides* (Dermauw *et al.*, 2009; Klimov and O' Connor, 2009)、小植绥螨属 *Phytoseiulus* (Dermauw *et al.*, 2010)、瓦螨属 *Varroa* (Navajas *et al.*, 2002) 和全爪螨属 *Panonychus* (Yuan *et al.*, 2010) 等 4 个属的 6 个种,其 GC-偏斜是正值,这与后生动物典型的线粒体基因组 GC-偏斜值相反 (Masta and Boore, 2004; Hassanin *et al.*, 2005; Qiu *et al.*, 2005; Hassanin, 2006; Kilpert and Podsiadlowski, 2006; Podsiadlowski and Bartolomaeus, 2006)。核苷酸组成的链偏向的可能原因是定向突变压力和不对称的复制过程,一个链保持单链状态的时间比另一个链的更长,导致其更易遭到特异性破坏。相反的链偏向可能源于线粒体控制区的倒位 (inversion), 因为控制区包含线粒体 DNA 复制和转录的起始位点。因此,控制区的倒位将产生线粒体 DNA 的不对称突变约束 (asymmetric mutational constraints) 而发生整体逆转 (reversal), 随着时间的推移,最终导致完全相反的链组成偏向 (Hassanin *et al.*, 2005)。柑橘全爪螨线粒体基因组 J-链上的大多数蛋白质基因,其第 3 个密码子位置的四重兼并位点的 GC-偏斜为正值,这与一般模式相反,很可能表明控制区发生了倒位。此外,同属于叶螨科的全爪螨属与叶螨属 *Tetranychus* 的 GC-偏斜值完全相反,因此,柑橘全爪螨相反的链偏向可能发生在全爪螨属从其祖先叶螨科分化出来之后 (Yuan *et al.*, 2010)。

4 蜱螨线粒体基因组重排

后生动物线粒体基因组包含 37 个基因,且具有较快的进化速率,因而理论上具有很大的重排潜力,但从进化尺度讲,线粒体 37 个基因的排序在很长一段进化时间内却保持不变,亲缘关系较近的类群其基因排序更为相似。因此,线粒体基因重排是稀有事件,其为解决后生动物深层次的系统发生关系提供了强有力的工具 (Boore and Brown, 1998)。在蜱螨亚纲特别是真螨总目中,基因重排非常频繁 (Fahren *et al.*, 2007; Domes *et al.*, 2008; Dermauw

et al., 2009, 2010; Masta, 2010; Yuan *et al.*, 2010)。在已测的 28 种蜱螨中,除寄螨总目的 7 种蜱螨与蜚的基因排序 (线粒体基因模式排序) 完全一致外,其余 21 种均发生了基因重排。如狄斯瓦螨的重排仅涉及 tRNA 基因 (Navajas *et al.*, 2002), 有 20 种蜱螨还存在蛋白质编码基因和 (或) RNA 基因的重排。共享基因连接点的数量在总目的种类 (如柑橘全爪螨与血红扇头蜱) 间甚至高于相同总目的种类 (如柑橘全爪螨与户尘螨) 所共享的基因连接点数量。当排除 tRNA 基因仅考虑蛋白质和 rRNA 基因,也发现了相同的情况。因此,大多数蜱螨高度、频繁的基因重排,限制了基因排序在解决蜱螨亚纲高阶元 (如目级水平) 进化关系中的应用 (Yuan *et al.*, 2010)。然而,线粒体基因排序在一些情况下可用于解决蜱螨低阶元 (科和属) 之间的系统发生关系,如在硬蜱科前沟类硬蜱 (prostriate ticks) 和后沟类硬蜱 (metastriate ticks) 的系统发生关系上的运用 (Black and Roehrdanz, 1998; Shao *et al.*, 2004)。

根据位置和转录方向,线粒体基因重排可分为易位 (transposition) 和倒位。易位和倒位发生的位置可远可近,可同时进行,也可单独发生。当多个基因发生易位和 (或) 倒位时,又称为基因洗牌 (gene shuffling)。目前,对线粒体基因重排机制的解释,主要有 4 种模型: 复制-随机删除模型 (duplication-random deletion) (Macey *et al.*, 1997; Boore *et al.*, 1998)、复制-非随机丢失模型 (duplication-nonrandom loss) (Lavrov *et al.*, 2002)、非同源性的基因组内重组 (nonhomologous intragenome recombination) (Dowton and Campbell, 2001) 和非同源性的基因组间重组 (nonhomologous intergenome recombination) (Shao *et al.*, 2005b)。复制-删除模型是指基因组的部分序列在复制过程中,由于滑链错配而发生重复,随后多余的基因被删除或转化为假基因。该模型可很好地解释基因易位现象,能够较好地解释大多脊椎动物线粒体基因重排现象,亦可解释微小牛蜱 *Boophilus microplus* 线粒体基因组中 *trnE* 发生的串联重复以及微小牛蜱和血红扇头蜱大片的基因重排 (Black and Roehrdanz, 1998; Campbell and Barker, 1999)。然而,复制-删除模型无法解释在蜱螨线粒体基因组中频繁发生的基因倒位现象,而重组模型可对此作出较好的解释。事实上,由于蜱螨线粒体基因的高度重排,单个模型往往难以解释其重排机制。而综合运用复

制-删除模型及非同源性的基因组间重组模型,可很好地解释恙螨属 4 个线粒体基因组之间的重排进化现象(Shao *et al.*, 2006)。

5 蜚蠊线粒体 rRNA 基因特征

研究发现,绝大多数蜚蠊及其他节肢动物的 *rrnL* 和 *rrnS* 基因均由 N-链编码(Black and Roehrdanz, 1998; Navajas *et al.*, 2002; Shao *et al.*, 2004, 2005a; Domes *et al.*, 2008; Ernsting *et al.*, 2009; Swafford and Bond, 2009; Edwards *et al.*, 2011)。然而,尘螨属的 2 个种(Dermauw *et al.*, 2009; Klimov and O'Connor, 2009)、恙螨属的 3 个种(Shao *et al.*, 2005b, 2006)、西方盲走螨(Jeyaprakash and Hoy, 2007)、智利小植绥螨(Dermauw *et al.*, 2010)以及 4 种叶螨(Yuan *et al.*, 2010)的 2 个 rRNA 基因均位于 J-链上。需要指出的是,苍白纤恙螨有 2 个 *rrnL*, 其中一个位于 N-链上(Shao *et al.*, 2005b)。通常,基因簇 *rrnS-trnV-rrnL* 在许多后生动物中高度保守(Boore, 1999)。在已测的 28 种蜚蠊中,大多数种类的 *rrnL* 和 *rrnS* 仅相距一个 tRNA 或直接相连(Black and Roehrdanz, 1998; Shao *et al.*, 2005b, 2006; Jeyaprakash and Hoy, 2007; Dermauw *et al.*, 2009; Klimov and O'Connor, 2009; Swafford and Bond, 2009)。然而,狄斯瓦螨的 *rrnL* 和 *rrnS* 间存在 3 个 tRNA 基因和 1 个长度为 2 173 bp 的控制区,而 *S. magnus* (Domes *et al.*, 2008)、蚌螨属 *Unionicola* 的 2 个种(Ernsting *et al.*, 2009; Edwards *et al.*, 2011)、*W. hayashii* 和 *Ascoschoengastia* sp. 等的 *rrnL* 和 *rrnS* 基因中间存在 *nad1* 基因,4 种叶螨则存在 5 个蛋白质编码基因和 5 个 tRNA 基因而相距甚远(Yuan *et al.*, 2010)。

在已测的 28 种蜚蠊中,仅真螨总目的个别种类构建了 *rrnL* 和 *rrnS* 的二级结构。苍白纤恙螨 *rrnL* 和 *rrnS* 丢失了多个茎环二级结构,其长度分别较果蝇 *D. yakuba* 短 23.5% 和 23.4% (Shao *et al.*, 2006)。户尘螨的 rRNA 基因也存在相似的情况,且与苍白纤恙螨的 *rrnL* 和 *rrnS* 的二级结构非常相似(Dermauw *et al.*, 2009; Yuan *et al.*, 2010)。然而, *S. magnus* 的 rRNA 的二级结构与苍白纤恙螨和户尘螨的差别较大,而与昆虫的更为相似(Domes *et al.*, 2008)。4 种叶螨线粒体 rRNA 基因的二级结构,与苍白纤恙螨和户尘螨非常相似,而与 *S.*

magnus 差别也较大。在 *rrnS* 基因的中部,苍白纤恙螨和户尘螨均仅有一个复合螺旋结构(39-40-41-42),但叶螨有 2 个独立的螺旋结构(39 和 42),这与 *S. magnus* 的 *rrnS* 在此处的结构更为相似。

目前,尚不清楚在结构上相对保守的 rRNA 基因,是如何在其大小显著变小的情况下仍能保持正常的生物学功能。有研究指出, rRNA 基因大小的减小与 tRNA 基因丢失 T-臂之间存在某种相关性(Masta, 2000)。在真螨总目的一些种类中,发现了 rRNA 和 tRNA 基因同时减小的现象,如户尘螨(Dermauw *et al.*, 2009)、苍白纤恙螨(Shao *et al.*, 2006)、*S. magnus* (Domes *et al.*, 2008)和 4 种叶螨(Yuan *et al.*, 2010)等。然而,一些研究并不支持该假说,即 tRNA 基因缺失 T-臂并不总意味着 rRNA 基因大小的减小,如腹足纲动物(Yamazaki *et al.*, 1997)。因此, rRNA 基因长度的急剧减小与 tRNA 基因丢失 T-臂,两者同时发生可能只是一种巧合,仅反映出线粒体基因组在“小型化”过程中的两个独立趋势。

6 蜚蠊线粒体 tRNA 基因特征

蜚蠊线粒体 tRNA 基因长度的显著缩短,特别是真螨总目的 tRNA,其平均长度仅为 54.8 ± 1.0 bp,导致部分 tRNA 基因无法形成经典的三叶草二级结构,即:或者缺失 D-臂,或者缺失 T-臂,甚至 D-和 T-臂同时缺失(Yuan *et al.*, 2010)。在螯肢动物类群中,无鞭目(Amblypygi)、盲蛛目(Opiliones)、避日目(Solifugae)和蜚蠊亚纲的寄螨总目等类群的 tRNA 基因具有典型的三叶草二级结构(Masta and Boore, 2004; Shao *et al.*, 2005b, 2006; Masta and Boore, 2008; Dermauw *et al.*, 2009; Klimov and O'Connor, 2009),但在蜘蛛目(Araneae)、蝎目(Scorpiones)、有鞭目(Uropygi)及蜚蠊亚纲的真螨总目等类群中, tRNA 基因缺失 T-臂是非常普遍的特征(Masta and Boore, 2008)。通常, *trnS1* (AGN) 基因缺失 D-臂,是后生动物线粒体基因组的一个典型特征(Wolstenholme, 1992)。然而,其他 tRNA 基因缺失 D-臂较为罕见,例如,在蝎 *Centruroides limpidus* (Davila *et al.*, 2005)、海蜘蛛 *Nymphon gracile* (Podsiadlowski and Braband, 2006)、恙螨属的 3 个种(Shao *et al.*, 2005b, 2006)及尘螨属的 2 个种(Dermauw *et al.*, 2009; Klimov and O'Connor, 2009)已有报道。粉尘螨一些缺少

D-臂的 tRNA 基因(如 *trnA*), 其 T-臂的茎较短(2 ~ 3 bp)且热力学上不稳定, 暗示这些 tRNA 基因实际上可能同时缺少 D-臂和 T-臂(Klimov and O' Connor, 2009)。柑橘全爪螨线粒体基因组中一些 tRNA 基因的 T-臂(如 *trnS2* 和 *trnV*)和 D-臂(*trnY*, *trnR* 和 *trnP*)也很短, 二斑叶螨和苹果全爪螨的 *trnY* 基因较柑橘全爪螨的更短, 仅有 1 bp 的 D-臂, 而苹果全爪螨的 *trnP* 基因同时丢失了 D-臂和 T-臂(袁明龙, 2011)。尽管同时缺少 T-臂和 D-臂的现象极为罕见, 但在其他一些蜱肢动物中亦有报道, 如海蜘蛛 *Achelua bituberculata* (*trnA*) (Park *et al.*, 2007) 和蝎 *C. limpidus* (*trnQ* 和 *trnS1*) (Davila *et al.*, 2005)。

在反密码子茎和氨基酸接受臂上, 核苷酸错配现象在已测的 28 种蜱螨中普遍存在。事实上, 在许多蜱肢动物中亦发现存在氨基酸接受臂上错配的现象(Masta and Boore, 2004; Davila *et al.*, 2005; Dermauw *et al.*, 2009; Klimov and O' Connor, 2009; Edwards *et al.*, 2011), 并推测这些错配的 tRNA 基因可通过转录后的 RNA 编辑而维持其功能(Lavrov *et al.*, 2000; Masta and Boore, 2004)。通常, tRNA 基因的反密码子环为 7 个核苷酸, 但 4 种叶螨的 *trnI* 和户尘螨的 *trnL2* (Dermauw *et al.*, 2009) 的反密码子环均为 8 个核苷酸。这种非典型的反密码子环是比较罕见的, 仅在个别后生动物中有报道, 如蝎 *Mesobuthus gibbosus* (*trnH* 和 *trnN*) (Davila *et al.*, 2005) 和骆驼 *Camelus bactrianus ferus* (*trnS1*) (Cui *et al.*, 2007)。

7 问题与展望

蜱螨线粒体基因组由于频繁的基因重排和高的 A + T 含量, 对其成功测序及正确注释困难较大。通常, 线粒体基因含量及基因排序在低分类阶元(科和属)中高度保守, 但在蜱螨亚纲真螨总目的恙螨属(Shao *et al.*, 2005b, 2006)、尘螨属(Dermauw *et al.*, 2009; Klimov and O' Connor, 2009) 和蚌螨属(Ernsting *et al.*, 2009; Edwards *et al.*, 2011) 中, 属内不同种类间均发现基因含量变异和(或)基因重排现象。当然, 这种属内基因重排现象的存在, 也可能源于不正确的注释。由于已测真螨总目线粒体 tRNA 基因均存在不同程度的序列减短问题, 在缺乏可用于比较分析的近缘物种序列的情况下, 正确地注释这些非典型的 tRNA 基因相当困难, 甚至是

错误的(Klimov and O' Connor, 2009)。因此, 有必要对蜱螨亚纲更多物种的线粒体基因组序列进行测定, 提高蜱螨线粒体基因组注释的准确性, 推动蜱螨线粒体基因组学、种群遗传学及分子系统学研究。

由于真螨总目的线粒体基因组中部分 tRNA 基因缩短, 导致无法形成经典的三叶草二级结构, 部分基因甚至同时丢失了 D-和 T-臂。研究表明, 线虫 *Ascaris suum* 线粒体基因组中缺少 T-臂或 D-臂的 tRNA 基因具有正常的生物学功能(Okimoto *et al.*, 1992), 但同时缺失 D-臂和 T-臂的 tRNA 是否也具有正常的功能, 目前还未见报道。因此, 有必要采用实验的方法(如线粒体转录组分析)进一步研究这些 tRNA 基因是否同时丢失了 D-臂和 T-臂, 如果是, 那么这些 tRNA 基因是否具有正常的生物学功能。此外, 氨基酸接受臂上存在碱基错配的 tRNA 基因, 可通过转录后的 RNA 编辑而维持其功能(Lavrov *et al.*, 2000; Masta and Boore, 2004; Segovia *et al.*, 2011), 但相似的 RNA 编辑机制是否在蜱螨线粒体 tRNA 基因中也存在, 有必要进一步证实。

目前, 对线粒体基因组的研究, 越来越多地涉及到线粒体功能基因组学研究。研究表明, 线粒体基因组序列和结构的变异, 与其对生态环境(如缺氧)适应性进化密切相关。例如, 高原鼠兔 *Ochotona curzoniae* 线粒体基因组编码的基因 *cox1* 和 *cox2* 的氨基酸序列的改变与其对高原的生态适应机制密切相关(Luo *et al.*, 2008); 二斑叶螨和柑橘全爪螨对新型杀螨剂联苯腈抗性的产生, 源于其线粒体基因组编码的蛋白质编码基因 *cob* 的点突变(Van Leeuwen *et al.*, 2008, 2011)。因此, 加强蜱螨线粒体功能基因组学的研究, 对于加深蜱螨适应性进化机制的理解以及制定控制有害蜱螨危害的策略均具有重要意义。

致谢 感谢兰州大学草地农业科技学院李春杰教授和段廷玉副教授对本文的审阅和提出的宝贵意见和建议。

参考文献 (References)

- Beheregaray LB, 2008. Twenty years of phylogeography: the state of the field and the challenges for the southern hemisphere. *Mol. Ecol.*, 17: 3754–3774.
- Black WC, Roehrdanz RL, 1998. Mitochondrial gene order is not conserved in arthropods: prostriate and metastriate tick mitochondrial

- genomes. *Mol. Biol. Evol.*, 15: 1772 – 1785.
- Boore JL, 1999. Animal mitochondrial genomes. *Nucleic Acids Res.*, 27: 1767 – 1780.
- Boore JL, 2006. The use of genome-level characters for phylogenetic reconstruction. *Trends Ecol. Evol.*, 21: 439 – 446.
- Boore JL, Brown WM, 1998. Big trees from little genomes: mitochondrial gene order as a phylogenetic tool. *Curr. Opin. Genet. Dev.*, 8: 668 – 674.
- Boore JL, Lavrov DV, Brown WM, 1998. Gene translocation links insects and crustaceans. *Nature*, 392: 667 – 668.
- Boore JL, Macey JR, Medina M, 2005. Sequencing and comparing whole mitochondrial genomes of animals. *Methods Enzymol.*, 395: 311 – 348.
- Cameron S, Whiting M, 2007. Mitochondrial genomic comparisons of the subterranean termites from the genus *Reticulitermes* (Insecta: Isoptera: Rhinotermitidae). *Genome*, 50: 188 – 202.
- Campbell NJ, Barker SC, 1999. The novel mitochondrial gene arrangement of the cattle tick, *Boophilus microplus*: fivefold tandem repetition of a coding region. *Mol. Biol. Evol.*, 16: 732 – 740.
- Carapelli A, Comandi S, Convey P, Nardi F, Frati F, 2008. The complete mitochondrial genome of the Antarctic springtail *Cryptopygus antarcticus* (Hexapoda: Collembola). *BMC Genomics*, 9: 315.
- Cui P, Ji R, Ding F, Qi D, Gao H, Meng H, Yu J, Hu S, Zhang H, 2007. A complete mitochondrial genome sequence of the wild two-humped camel (*Camelus bactrianus ferus*): an evolutionary history of camelidae. *BMC Genomics*, 8: 241.
- Davila S, Pinero D, Bustos P, Cevallos MA, Davila G, 2005. The mitochondrial genome sequence of the scorpion *Centruroides limpidus* (Karsch 1879) (Chelicerata; Arachnida). *Gene*, 360: 92 – 102.
- Dermauw W, Van Leeuwen T, Vanholme B, Tirry L, 2009. The complete mitochondrial genome of the house dust mite *Dermatophagoides pteronyssinus* (Trouessart): a novel gene arrangement among arthropods. *BMC Genomics*, 10: 107.
- Dermauw W, Vanholme B, Tirry L, Van Leeuwen T, 2010. Mitochondrial genome analysis of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* and a revisit of the *Metaseiulus occidentalis* mitochondrial genome. *Genome*, 53: 285 – 301.
- Domes K, Maraun M, Scheu S, Cameron S, 2008. The complete mitochondrial genome of the sexual oribatid mite *Steganacarus magnus*: genome rearrangements and loss of tRNAs. *BMC Genomics*, 9: 532.
- Dowton M, Campbell NJH, 2001. Intramitochondrial recombination – is it why some mitochondrial genes sleep around? *Trends Ecol. Evol.*, 16: 269 – 271.
- Dowton M, Castro LR, Austin AD, 2002. Mitochondrial gene rearrangements as phylogenetic characters in the invertebrates: the examination of genome ‘morphology’. *Invertebr. Syst.*, 16: 345 – 356.
- Dunlop JA, Alberti G, 2008. The affinities of mites and ticks: a review. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 46: 1 – 18.
- Edwards DD, Jackson LE, Johnson AJ, Ernsting BR, 2011. Mitochondrial genome sequence of *Unionicola parkeri* (Acari: Trombidiformes; Unionicolidae): molecular synapomorphies between closely-related *Unionicola* gill mites. *Exp. Appl. Acarol.*, 54: 105 – 117.
- Elson J, Lightowlers R, 2006. Mitochondrial DNA clonality in the dock: can surveillance swing the case? *Trends in Genetics*, 22: 603 – 607.
- Ernsting B, Edwards D, Aldred K, Fites J, Neff C, 2009. Mitochondrial genome sequence of *Unionicola foili* (Acari: Unionicolidae): a unique gene order with implications for phylogenetic inference. *Exp. Appl. Acarol.*, 49: 305 – 316.
- Fahrein K, Talarico G, Braband A, Podsiadlowski L, 2007. The complete mitochondrial genome of *Pseudocellus pearsei* (Chelicerata: Ricinulei) and a comparison of mitochondrial gene rearrangements in Arachnida. *BMC Genomics*, 8: 386.
- Gissi C, Iannelli F, Pesole G, 2008. Evolution of the mitochondrial genome of Metazoa as exemplified by comparison of congeneric species. *Heredity*, 101: 301 – 320.
- Grbic M, Khila A, Lee KZ, Bjelica A, Grbic V, Whistlecraft J, Verdon L, Navajas M, Nagy L, 2007. Mity model: *Tetranychus urticae*, a candidate for chelicerate model organism. *Bioessays*, 29: 489 – 496.
- Hassanin A, 2006. Phylogeny of Arthropoda inferred from mitochondrial sequences; strategies for limiting the misleading effects of multiple changes in pattern and rates of substitution. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 38: 100 – 116.
- Hassanin A, Leger N, Deutsch J, 2005. Evidence for multiple reversals of asymmetric mutational constraints during the evolution of the mitochondrial genome of Metazoa, and consequences for phylogenetic inferences. *Syst. Biol.*, 54: 277 – 298.
- Jeyaprakash A, Hoy MA, 2007. The mitochondrial genome of the predatory mite *Metaseiulus occidentalis* (Arthropoda: Chelicerata: Acari: Phytoseiidae) is unexpectedly large and contains several novel features. *Gene*, 391: 264 – 274.
- Kilpert F, Podsiadlowski L, 2006. The complete mitochondrial genome of the common sea slater, *Ligia oceanica* (Crustacea, Isopoda) bears a novel gene order and unusual control region features. *BMC Genomics*, 7: 241.
- Klimov PB, O’Connor BM, 2009. Improved tRNA prediction in the American house dust mite reveals widespread occurrence of extremely short minimal tRNAs in acariform mites. *BMC Genomics*, 10: 598.
- Lavrov DV, Boore JL, Brown WM, 2002. Complete mtDNA sequences of two millipedes suggest a new model for mitochondrial gene rearrangements; duplication and nonrandom loss. *Mol. Biol. Evol.*, 19: 163 – 169.
- Lavrov DV, Brown WM, Boore JL, 2000. A novel type of RNA editing occurs in the mitochondrial tRNAs of the centipede *Lithobius forficatus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97: 13738 – 13742.
- Levinson G, Gutman GA, 1987. Slipped-strand mispairing: a major mechanism for DNA sequence evolution. *Mol. Biol. Evol.*, 4: 203 – 221.
- Luo Y, Gao W, Gao Y, Tang S, Huang Q, Tan X, Chen J, Huang T,

2008. Mitochondrial genome analysis of *Ochotona curzoniae* and implication of cytochrome c oxidase in hypoxic adaptation. *Mitochondrion*, 8: 352–357.
- Macey JR, Larson A, Ananjeva NB, Fang Z, Papenfuss TJ, 1997. Two novel gene orders and the role of light-strand replication in rearrangement of the vertebrate mitochondrial genome. *Mol. Biol. Evol.*, 14: 91–104.
- Masta S, Boore J, 2004. The complete mitochondrial genome sequence of the spider *Habronattus oregonensis* reveals rearranged and extremely truncated tRNAs. *Mol. Biol. Evol.*, 21: 893–902.
- Masta SE, 2000. Mitochondrial sequence evolution in spiders: intraspecific variation in tRNAs lacking the TΨC arm. *Mol. Biol. Evol.*, 17: 1091–1100.
- Masta SE, 2010. Mitochondrial rRNA secondary structures and genome arrangements distinguish chelicerates: comparisons with a harvestman (Arachnida: Opiliones: *Phalangium opilio*). *Gene*, 449: 9–21.
- Masta SE, Boore JL, 2008. Parallel evolution of truncated transfer RNA genes in arachnid mitochondrial genomes. *Mol. Biol. Evol.*, 25: 949–959.
- Mitani H, Talbert A, Fukunaga M, 2004. New World relapsing fever *Borrelia* found in *Ornithodoros porcinus* ticks in central Tanzania. *Microbiol. Immunol.*, 48: 501.
- Nabholz B, Jarvis ED, Ellegren H, 2010. Obtaining mtDNA genomes from next-generation transcriptome sequencing: a case study on the basal Passerida (Aves: Passeriformes) phylogeny. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 57: 466–470.
- Navajas M, Le Conte Y, Solignac M, Cros-Arteil S, Cornuet JM, 2002. The complete sequence of the mitochondrial genome of the honeybee ectoparasite mite *Varroa destructor* (Acari: Mesostigmata). *Mol. Biol. Evol.*, 19: 2313–2317.
- Okimoto R, Macfarlane J, Clary D, Wolstenholme D, 1992. The mitochondrial genomes of two nematodes, *Caenorhabditis elegans* and *Ascaris suum*. *Genetics*, 130: 471–498.
- Oliveira M, Azeredo-Espin A, Lessinger A, 2007. The mitochondrial DNA control region of Muscidae flies: evolution and structural conservation in a dipteran context. *J. Mol. Evol.*, 64: 519–527.
- Park SJ, Lee YS, Hwang U, 2007. The complete mitochondrial genome of the sea spider *Achelia bituberculata* (Pycnogonida, Ammotheidae): arthropod ground pattern of gene arrangement. *BMC Genomics*, 8: 343.
- Podsiadlowski L, Bartolomaeus T, 2006. Major rearrangements characterize the mitochondrial genome of the isopod *Idotea baltica* (Crustacea: Peracarida). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 40: 893–899.
- Podsiadlowski L, Braband A, 2006. The complete mitochondrial genome of the sea spider *Nymphon gracile* (Arthropoda: Pycnogonida). *BMC Genomics*, 7: 284.
- Qiu Y, Song D, Zhou K, Sun H, 2005. The mitochondrial sequences of *Heptathela hangzhouensis* and *Ornithoctonus huwena* reveal unique gene arrangements and atypical tRNAs. *J. Mol. Evol.*, 60: 57–71.
- Saito S, Tamura K, Aotsuka T, 2005. Replication origin of mitochondrial DNA in insects. *Genetics*, 171: 1695–1705.
- Salvato P, Simonato M, Battisti A, Negrisolo E, 2008. The complete mitochondrial genome of the bag-shelter moth *Ochrogaster lunifer* (Lepidoptera, Notodontidae). *BMC Genomics*, 9: 331.
- Segovia R, Pett W, Trewick S, Lavrov DV, 2011. Extensive and evolutionarily persistent mitochondrial tRNA editing in velvet worms (Phylum Onychophora). *Mol. Biol. Evol.*, 28: 2873–2881.
- Shadel GS, Clayton DA, 1997. Mitochondrial DNA maintenance in vertebrates. *Annu. Rev. Biochem.*, 66: 409–435.
- Shao R, Aoki Y, Mitani H, Tabuchi N, Barker SC, Fukunaga M, 2004. The mitochondrial genomes of soft ticks have an arrangement of genes that has remained unchanged for over 400 million years. *Insect Mol. Biol.*, 13: 219–224.
- Shao R, Campbell NJH, Barker SC, 2001. Numerous gene rearrangements in the mitochondrial genome of the wallaby louse, *Heterodoxus macropus* (Phthiraptera). *Mol. Biol. Evol.*, 18: 858–865.
- Shao RF, Barker SC, Mitani H, Aoki Y, Fukunaga M, 2005a. Evolution of duplicate control regions in the mitochondrial genomes of metazoa: a case study with Australasian *Ixodes* ticks. *Mol. Biol. Evol.*, 22: 620–629.
- Shao RF, Barker SC, Mitani H, Takahashi M, Fukunaga M, 2006. Molecular mechanisms for the variation of mitochondrial gene content and gene arrangement among chigger mites of the genus *Leptotrombidium* (Acari: Acariformes). *J. Mol. Evol.*, 63: 251–261.
- Shao RF, Mitani H, Barker SC, Takahashi M, Fukunaga M, 2005b. Novel mitochondrial gene content and gene arrangement indicate illegitimate inter-mtDNA recombination in the chigger mite, *Leptotrombidium pallidum*. *J. Mol. Evol.*, 60: 764–773.
- Simon C, Buckley TR, Frati F, Stewart JB, Beckenbach AT, 2006. Incorporating molecular evolution into phylogenetic analysis, and a new compilation of conserved polymerase chain reaction primers for animal mitochondrial DNA. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37: 545–579.
- Swafford L, Bond JE, 2009. The symbiotic mites of some Appalachian Xystodesmidae (Diplopoda: Polydesmida) and the complete mitochondrial genome sequence of the mite *Stylochyrus ravior* (Berlese) (Acari: Mesostigmata: Ologamasidae). *Invertebr. Syst.*, 23: 445–451.
- Tsujino F, Kosemura A, Inohira K, Hara T, Otsuka YF, Obara MK, Matsuura ET, 2002. Evolution of the A + T-rich region of mitochondrial DNA in the melanogaster species subgroup of *Drosophila*. *J. Mol. Evol.*, 55: 573–583.
- Van Leeuwen T, Van Nieuwenhuysse P, Vanholme B, Dermauw W, Nauen R, Tirry L, 2011. Parallel evolution of cytochrome b mediated bifentazate resistance in the citrus red mite *Panonychus citri*. *Insect Mol. Biol.*, 20: 135–140.
- Van Leeuwen T, Vanholme B, Van Pottelberge S, Van Nieuwenhuysse P, Nauen R, Tirry L, Denholm I, 2008. Mitochondrial heteroplasmy and the evolution of insecticide resistance: non-Mendelian inheritance in action. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105:

- 5980 – 5985.
- Wang LJ, 2010. Recognizing the temporal distinctions between landscape genetics and phylogeography. *Mol. Ecol.*, 19: 2605 – 2608.
- Wolstenholme DR, 1992. Animal mitochondrial DNA: structure and evolution. *Int. Rev. Cytol.*, 141: 173 – 216.
- Yamazaki N, Ueshima R, Terrett JA, Yokobori SI, Kaifu M, Segawa R, Kobayashi T, Numachi KI, Ueda T, Nishikawa K, 1997. Evolution of pulmonate gastropod mitochondrial genomes; comparisons of gene organizations of *Euhadra*, *Cepaea* and *Albinaria* and implications of unusual tRNA secondary structures. *Genetics*, 145: 749 – 758.
- Yuan ML, 2011. Population Genetic Structure and Complete Mitochondrial Genome of Citrus Red Mite *Panonychus citri* (Acari: Tetranychidae). PhD Dissertation, Southwest University, Chongqing. [袁明龙, 2011. 柑橘全爪螨种群遗传结构及全线粒体基因组序列分析. 重庆: 西南大学博士学位论文]
- Yuan ML, Wei DD, Wang BJ, Dou W, Wang JJ, 2010. The complete mitochondrial genome of the citrus red mite *Panonychus citri* (Acari: Tetranychidae): high genome rearrangement and extremely truncated tRNAs. *BMC Genomics*, 11: 597.
- Zhang DX, Hewitt GM, 1997. Insect mitochondrial control region: a review of its structure, evolution and usefulness in evolutionary studies. *Biochem. Syst. Ecol.*, 25: 99 – 120.
- Zhang DX, Szymura JM, Hewitt GM, 1995. Evolution and structural conservation of the control region of insect mitochondrial DNA. *J. Mol. Evol.*, 40: 382 – 391.

(责任编辑: 袁德成)