

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2013.00847

虱目裂化线粒体基因组研究进展

董文鸽^{1,2}, 郭宪国^{1,2}, 金道超¹, 薛士鹏³, 秦凤², Simon Song⁵, Stephen C. Barker⁴, Renfu Shao⁵

1. 贵州大学昆虫研究所, 贵州省山地农业病虫害重点实验室, 贵阳 550025;
2. 大理学院病原与媒介生物研究所, 大理 671000;
3. 南阳医学高等专科学校, 南阳 473061;
4. 昆士兰大学生物与化学学院寄生虫学研究室, 昆士兰, 澳大利亚;
5. 阳光海岸大学科学教育学院种群生态学研究中心, 昆士兰, 澳大利亚

摘要: 虱目是哺乳类和鸟类体表的专性寄生虫。在虱科、阴虱科、长角鸟虱科和兽羽虱科的某些寄生虱种中发现了线粒体基因组裂化现象, 其线粒体基因组裂化成了多个环状的线粒体染色体, 如体虱(*Pediculus humanus*)、头虱(*pediculus capitis*)和阴虱(*Phthirus pubis*)的线粒体基因组分别裂化形成 20 个、20 个和 14 个微环染色体。微环染色体可能是基因删除和同源重组的结果, 关于线粒体基因组裂化的具体原因和机制, 目前并不清楚, 推测可能是进化选择或随机遗传漂变的结果或与线粒体单链 DNA 结合蛋白的缺失有关。鉴于线粒体基因组裂化研究对于深入理解线粒体的起源和进化方面具有重要意义, 文章以虱目裂化线粒体基因组为主线, 列举了动物裂化线粒体基因组和裂化特征, 阐述了虱目裂化线粒体基因组的研究现状, 分析了虱目线粒体基因组裂化的类型、原因和机制, 并对该领域未来的研究方向进行了展望。

关键词: 虱目; 线粒体基因组; 染色体进化; 基因组裂化

Understanding mitochondrial genome fragmentation in parasitic lice (Insecta: Phthiraptera)

DONG Wen-Ge^{1,2}, GUO Xian-Guo^{1,2}, JIN Dao-Chao¹, XUE Shi-Peng³, QIN Feng², Simon Song⁵, Stephen C. Barker⁴, Renfu Shao⁵

1. The Provincial Key Laboratory for Agricultural Pest Management of Mountainous Region, Institute of Entomology, Guizhou University, Guiyang 550025, China;
2. Institute of Pathogens and Vectors, Dali University, Dali 671000, China;
3. Nanyang Medical College, Nanyang 473061, China;

收稿日期: 2013-01-03; 修回日期: 2013-02-07

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 81260259), 贵州省科技创新人才队伍建设专项(编号: [2009]4003)和国际合作项目: 动物裂化线粒体基因组的进化和功能研究(编号: DP120100240)资助

作者简介: 董文鸽, 博士研究生, 专业方向: 蜱螨学与节肢动物进化生物学。E-mail: dongwenge2740@sina.com

通讯作者: 金道超, 博士, 教授, 研究方向: 蜱螨学与节肢动物进化生物学。E-mail: dcjin@gzu.edu.cn

致谢: 西南大学植物保护学院魏丹丹博士提供本文图 2, 昆士兰科技大学科学技术学院(Faculty of Science & Technology, Queensland University of Technology)的 Stephen L Cameron 博士提供图 3 和图 4, 他们还对本文撰稿提出了许多宝贵意见和建议, 在此一并致以衷心感谢。

网络出版时间: 2013-4-24 16:37:57

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20130424.1637.002.html>

4. Parasitology Section, School of Chemistry and Molecular Biosciences, University of Queensland, Queensland, Australia;

5. Genecology Research Centre, Faculty of Science, Education and Engineering, University of the Sunshine Coast, Maroochydore, Queensland, Australia

Abstract: Lice are obligate ectoparasites of mammals and birds. Extensive fragmentation of mitochondrial genomes has been found in some louse species in the families Pediculidae, Pthiridae, Philopteridae and Trichodectidae. For example, the mt genomes of human body louse (*Pediculus humanus*), head louse (*Pediculus capitis*), and public louse (*Pthirus pubis*) have 20, 20 and 14 mini-chromosomes, respectively. These mini-chromosomes might be the results of deletion and recombination of mt genes. The factors and mechanisms of mitochondrial genome fragmentation are currently unknown. The fragmentation might be the results of evolutionary selection or random genetic drift or it is probably related to the lack of mtSSB (mitochondrial single-strand DNA binding protein). Understanding the fragmentation of mitochondrial genomes is of significance for understanding the origin and evolution of mitochondria. This paper reviews the recent advances in the studies of mitochondrial genome fragmentation in lice, including the phenomena of mitochondrial genome fragmentation, characteristics of fragmented mitochondrial genomes, and some factors and mechanisms possibly leading to the mitochondrial genome fragmentation of lice. Perspectives for future studies on fragmented mt genomes are also discussed.

Keywords: Phthiraptera; mitochondrial genome; chromosome evolution; genome fragmentation

虱目(Phthiraptera)属于节肢动物门(Arthropoda)昆虫纲(Insecta),是哺乳类和鸟类体表的专性寄生虫,有4个亚目:钝角亚目(Amblycera)、丝角亚目(Ischnocera)、象虱亚目(Rhyncophthirina)和虱亚目(Anoplura)。虱亚目种类通常称为吸虱(sucking lice),一般寄生在哺乳类动物。其他3个亚目则统称为羽虱(Chewing lice),一般寄生在鸟类^[1~4]。

近年的研究发现,部分虱目线粒体基因组的结构、碱基组成、基因排列等具有其自身的特殊性^[5~8],部分虱种的线粒体基因组呈现出剧烈的裂化现象(Extensive fragmentation),形成多个微环线粒体染色体(Minicircular mitochondrial chromosomes,或mini-chromosomes),这种裂化后形成的多个环状或线状线粒体基因组称为裂化线粒体基因组(Fragmented mitochondrial genome)。虱目裂化线粒体基因组的发现,弥补了对线粒体基因组传统认识的不足和缺陷,为全面认识真核生物线粒体基因组揭开了新的一页。结合近几年的一系列研究成果,本文对虱目裂化线粒体基因组的研究进展进行了简要综述。

1 裂化线粒体基因组和裂化特征

节肢动物典型的线粒体基因组通常包含13个蛋白质编码基因(*cob*、*cox1*、*cox2*、*cox3*、*atp6*、*atp8*、*nad1*、*nad2*、*nad3*、*nad4*、*nad4L*、*nad5*和*nad6*),22

个tRNA基因和2个rRNA基因(共37个基因)以及非编码的D-loop控制区(AT-富集区),其基因排列方式极为紧凑,编码效率高,蛋白质编码基因无内含子,几乎没有基因间隔序列(图1A)^[6]。某些寄生虱种的线粒体基因组则不同于上述典型结构,而是裂化为多个微环线粒体染色体,如体虱(*Pediculus humanus*)(图1B)、头虱(*Pediculus capitis*)和阴虱(*Pthirus pubis*)的线粒体基因组分别裂化成20个、20个和14个微环染色体^[6,9]。

裂化线粒体基因组的变异并不仅仅局限于虱目,其他一些真核生物中也存在此裂化变异,目前已在两侧对称动物中的中生动物(Mesozoa)、线虫(Nematodes)、轮虫(Rotifer)和啮总目(Psocodea)中相继发现了裂化线粒体基因组(图2)^[10~15]。非两侧对称动物也存在裂化线粒体基因组且显示出比两侧对称动物更多的多样性,其裂化线粒体基因组染色体数目的差异很大^[13,16~18],此外,在植物^[19]、真菌^[20]、刺胞动物^[21]、原生生物的水藻(Algae)^[22]、纤毛虫(Ciliates)^[23]、鞭毛虫(Flagellates)^[17]和寄生变形毛菌^[24]等中也发现存在裂化线粒体基因组。

真核生物线粒体基因组裂化特征的差异体现在许多方面,Shao等^[6]和魏丹丹^[25]认为主要有:(1)线粒体染色体的拓扑结构(线状或环状);(2)线粒体染色体的数量;(3)线粒体染色体序列的长度;(4)每

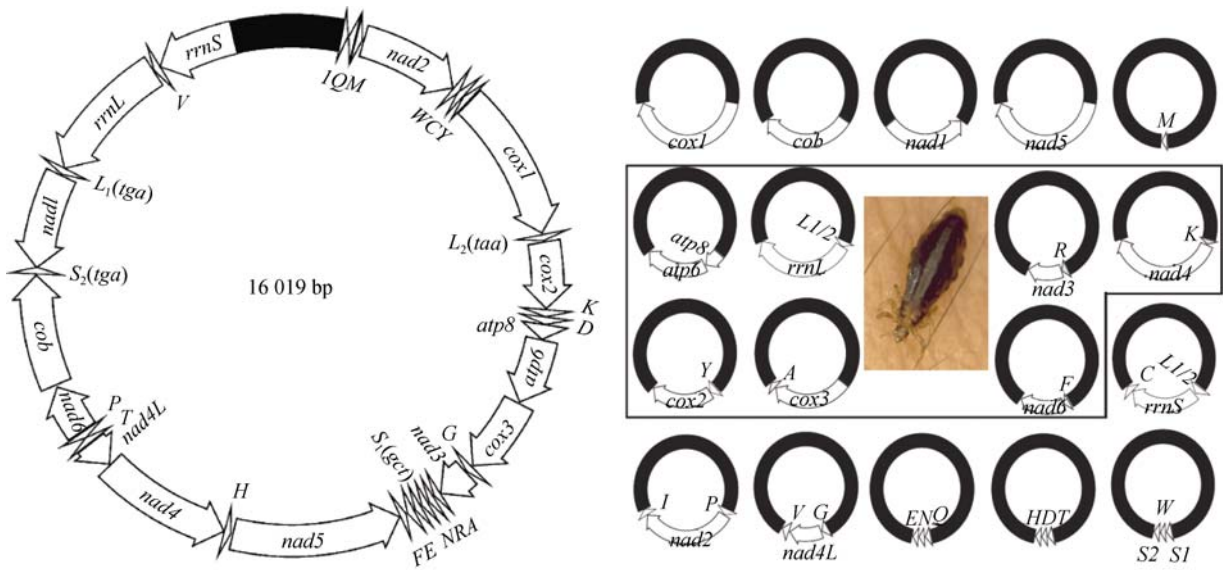


图 1 节肢动物典型的线粒体基因组结构图(以雅库巴果蝇为例)(A)和体虱(*Pediculus humanus*)线粒体基因组结构图(B) [6]

个线粒体染色体上的基因排序; (5) 每个线粒体染色体上的基因含量。

裂化线粒体基因组已经在不同的生物类群被发现。多细胞动物的典型环状线粒体基因组含有 37 个基因 [50], 魏丹丹 [25] 根据体虱等动物裂化线粒体的研究认为, 在某些极端情况下形成的模糊线粒体小环可能很不稳定, 尚不能算作严格意义上的裂化线粒体基因组。严格意义上的裂化线粒体基因组, 至少应该具备以下条件: (1) 至少裂化为 2 个环, 极限环裂数为 37 个, 且典型线粒体染色体主环结构已经被小环取代; (2) 每个线粒体染色体环上基因的转录方向趋于一致; (3) 每个线粒体染色体环上都应具备非编码区, 且该非编码区在各个环间具有很高的序列相似性, 至少应具备相似的二级结构; (4) 不同的小环之间拥有一段相似度很高的序列作为转录和复制的信息位点; (5) 每个小环必须至少具有一个完整功能的基因。

2 虱目裂化线粒体基因组的研究现状

在种类繁多的昆虫纲, 线粒体基因组裂化现象仅在啮总目(Psocodea)中有报道, 其中, 虱目中最为普遍。据 Shao 等 [6] 报道, 体虱的线粒体基因组裂化成了 18 个微环染色体, 线粒体基因组的 37 个基因分散在 18 个微环染色体上, 每一个微环染色体有 1~3 个基因加一个高度保守的非编码区(图 1B)。

2012 年, Shao 等 [9] 又一次报道了头虱 (*P. capitis*) 和阴虱 (*P. pubis*) 的线粒体基因组分别裂化成 20 个和 14 个微环染色体, 并更正了体虱的线粒体基因组也包含 20 个微环染色体。Cameron 等 [14] 从 10 种寄生虱中发现有 6 种寄生虱的线粒体基因组发生了裂化, 这 6 种寄生虱分别属于长角鸟虱科(Phloptoridae)的 4 个属(*Ibidoecus*, *Anaticola*, *Phlopterus* 和 *Quadriceps*), Gonioididae 科的 1 个属(*Coloceras*)和兽羽虱科 Trichodectidae 的 1 个属(*Damalinia*)。在 Cameron 等所报道的线粒体基因组裂化的 6 个属中, *Ibidoecus* 属(14 908 bp, 登录号 JN122005) 和 *Coloceras* 属(14 868 bp, 登录号 JN122000)具有完整的线粒体基因组序列, 包括蛋白编码基因、rRNA 和 tRNA 基因(图 3) [14]; 另外 4 个属的微环染色体仅仅是典型线粒体 37 个基因的一个子集(图 4) [14], 其中 *Anaticola* 属有 18 个基因(8 188 bp, 登录号 JN121999)、*Phlopterus* 属有 6 个基因(3 721 bp, 登录号 JN122006)、*Quadriceps* 属有 6 个基因(2 553 bp, 登录号 JN21998)、*Damalinia* 属(有 3 个微环)中的每一个微环仅包含 1 个蛋白编码基因或者是 1 个 rRNA 基因加 1 个 tRNA (2 079, 2 083, 2 306 bp; 登录号: JN122002, JN122003, JN122004)(图 4) [14]。相反, 与吸虱亲缘关系很近的部分羽虱却仍固守着典型的动物线粒体基因组, 如鸽虱(*Campanulotes bidentatus*)和叫鸭虱(*Bothriometopus macrocnemis*) 仍固守着典型的动物线粒体

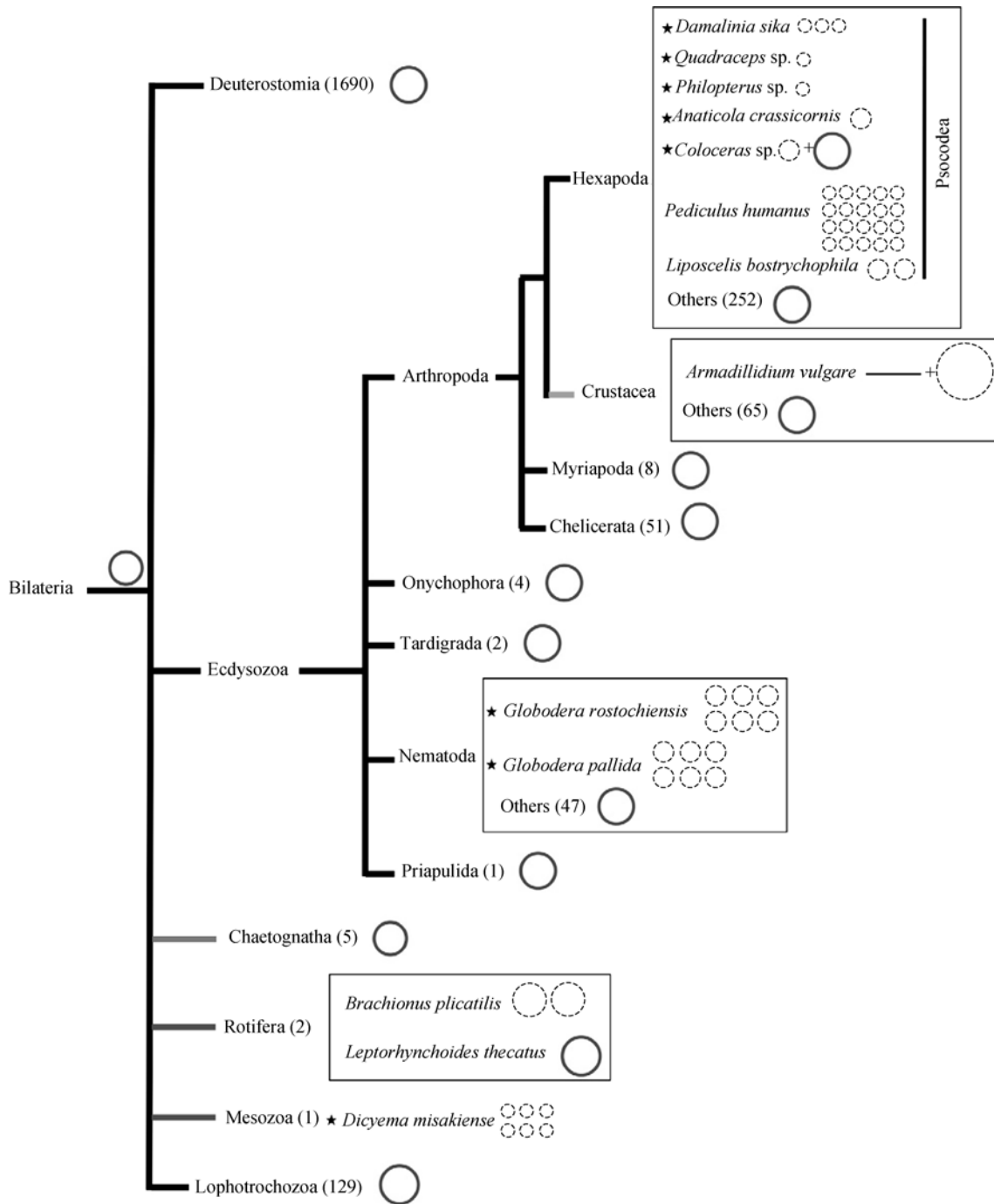


图 2 2627 种两侧对称动物线粒体染色体的结构图^[15]

实线环表示典型的动物线粒体染色体，虚线环表示非典型的线粒体染色体(包括裂化线粒体染色体)；普通卷甲虫(*Armadillidium vulgare*)有 1 个线性线粒体染色体加一个环状线粒体染色体。括号中的数字为已知整个基因序列的物种数。星号表示部分线粒体基因组。

基因组^[26-27]。显然，探讨虱目线粒体基因组的变异进化是一个非常有趣的问题。

3 虱目线粒体基因组裂化的类型和原因

关于虱目裂化线粒体基因组的类型，Cameron

等^[14]将其分成 3 类：(1)具有全长线粒体基因的异质微环(Heteroplasmic minicircles)，目前主要见于 *Coloceras* 属，如图 3 所示；(2)具有短的、简单控制区的多基因微环染色体(Multigene chromosomes)，目前主要见于 *Anaticola*、*Philopterus* 和 *Quadriceps*

3 个属, 如图 4 所示; (3) 具有长的、复杂控制区的多基因染色体环, 主要见于 *Damalinia* 属以及由 Shao 等^[6]报道的体虱, 如图 4 所示。

目前关于导致虱目产生裂化线粒体染色体的原因尚不清楚。Shao 等^[6]曾推测, 线粒体基因组裂化可能与其吸食血液的生活习性有关。但是随着线粒体基因组裂化现象相继在啮食羽毛的长角鸟虱科 (Philopteridae) 有 4 个属、取食皮屑的兽鸟虱科 (Trichodectidae) 有 1 个属中被报道^[28, 29]; 而在其它寄生性吸血虱类, 如袋鼠虱 (*Heterodoxus macropus*) 及其他吸血性节肢动物, 如蚊、锥蝽和蜱中都没有发现裂化线粒体基因组^[30-33], 说明这种推测并不正确。Rand 认为^[34], 随机遗传漂变也可能是线粒体基因组裂化的原因之一, 他认为裂化线粒体基因组的结构具备进化上的选择优势, 基因在这些基因组上具有更高的表达效率。Landweber 据现有研究认为^[25, 35], 之所以有如此奇异的遗传结构出现, 是因

一些遗传系统 (Genetic system) 具有进化新征 (Evolutionary novelty) 之源泉的作用, 例如, 构建复旧或重组 (Module recycling or shuffling) 可不破坏原有基因或不需复制即可产生新的基因产物, 另一种可能的原因是基于遗传背景的返祖现象 (Atavism)。缩减进化 (Reductive evolution) 也可能是推动基因组裂化的原因之一, 例如原生动物的基因组缩减可引起染色体内重排 (Intrachromosome rearrangement) 或基因重叠 (Overlapping genes)。也有学者认为, 基因组裂化可能是纯粹的随机事件 (Pure chance)^[36], 但这种解释有点牵强, 因为越来越多的研究表明, 线粒体基因组裂化现象不是偶然的、随机的事件, 而在某些类群动物中会频繁出现, 如寄生虱中已经有 6 个属的线粒体基因组出现了裂化现象, 这种看似随机的进化事件背后, 很可能隐藏着一种生物进化的普遍性机制。

有学者认为, 线粒体单链 DNA 结合蛋白 (mito-

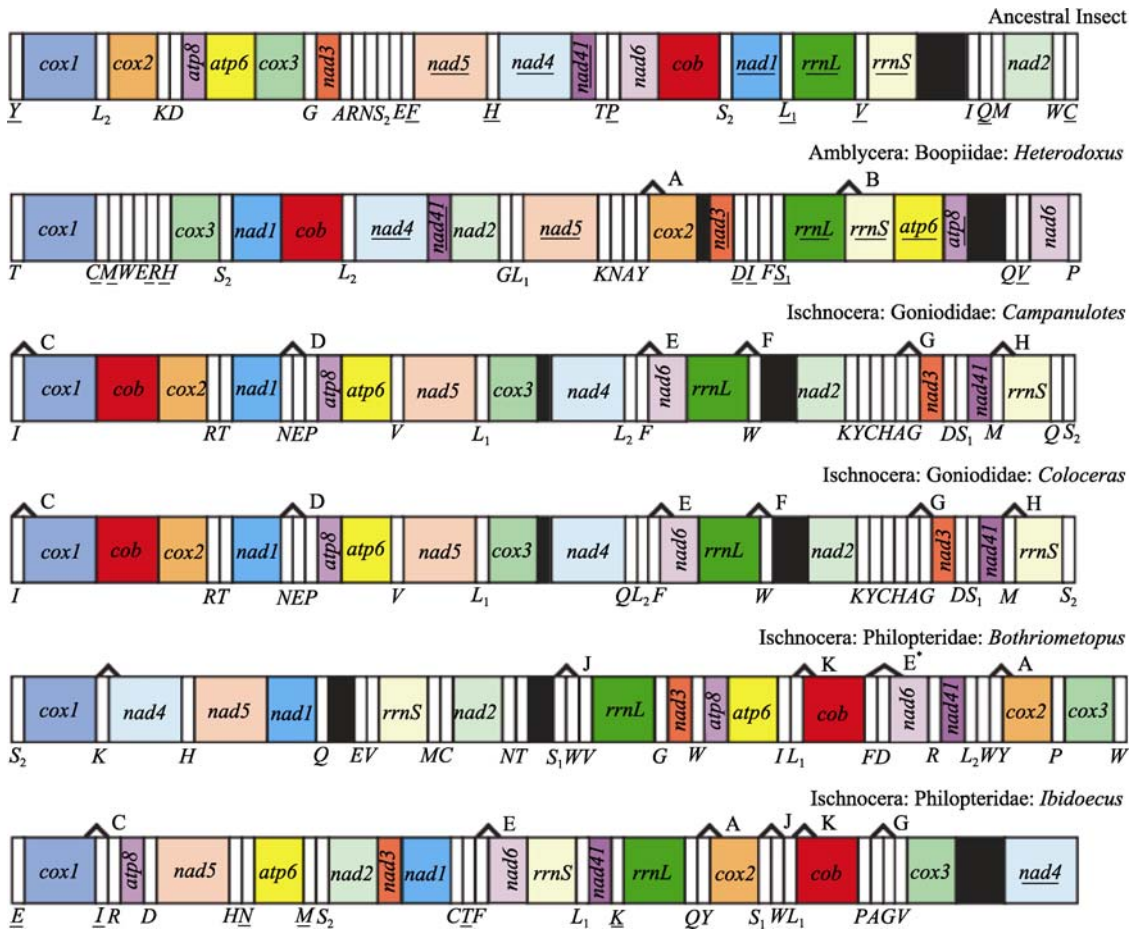


图 3 虱目线粒体基因组的完整基因组^[14]

chondrial single-strand DNA binding protein, mtSSB) 的缺失, 似乎更有可能解释线粒体基因组为什么发生了裂化。单链 DNA 结合蛋白的重要功能之一是在复制阶段保护 DNA [37], 因此, 一旦线粒体单链 DNA 结合蛋白缺失, 线粒体基因组就无法被完整复制 [5, 14]。线粒体单链结合蛋白的缺失可能引起寄生虫基因发生高频置换 [38, 39], 甚至形成多环。而且, 线粒体单链结合蛋白缺失也有助于多环的保留。但是, 线粒体单链结合蛋白缺失的解释也有一些牵强, 以啮虫目中的虱虱为例 [25, 38], 首先是关于体虱 mtSSB 蛋白的

丢失与否问题, 基因无法被检测到并不等于该基因的丢失, 有些基因的核苷酸序列变异很大, 与其他同源基因的相似度很低, 因而基于核苷酸序列的 Blast 比对很难对这一类基因进行鉴定。当遇到这种情况时, 利用氨基酸序列或根据蛋白质疏水性亲和图与同源基因进行比对才更加可靠; 其次, 即使某些基因丢失后, 其他相关基因会代替其行驶功能; 再者, mtSSB 蛋白的丢失无法解释较大的线粒体染色体环(7~8 kb)的复制 [15], 因为在没有 mtSSB 蛋白的情况下, mtDNA 复制的产物大小仅在 2 kb 左右 [14]。

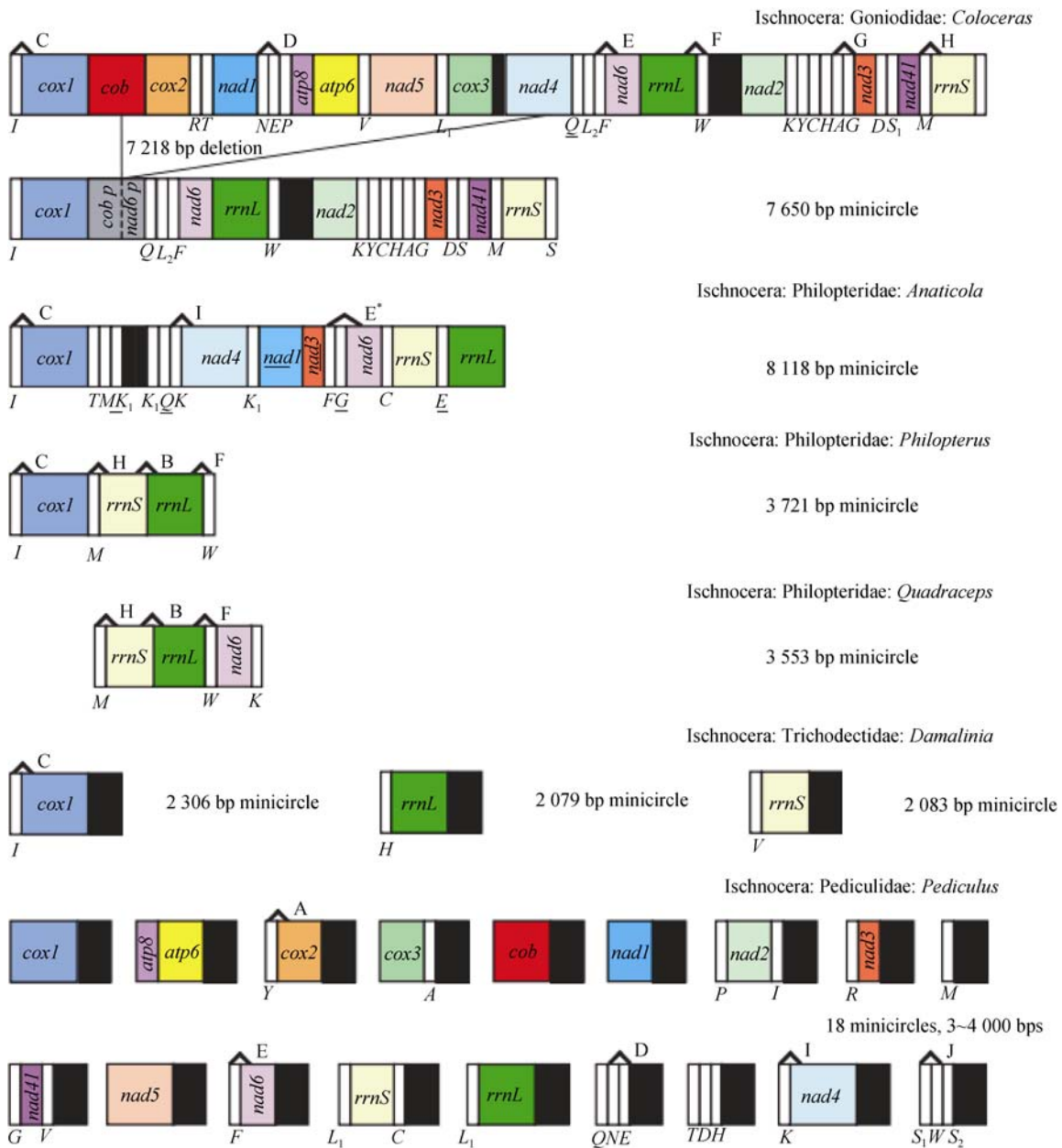


图 4 虱目微环线粒体基因组的基因图 [14]

还有学者认为裂化线粒体染色体的形成是选择的结果, 动物倾向于选择小而紧凑的线粒体基因组^[36], 这种选择可以从多个方面获得支持, 如: 在进化过程中许多线粒体基因组的基因被转移到核基因组或者丢失^[40]; 线粒体基因组基因缺少内含子, 间隔区很小、甚至重叠; tRNA 基因缺失等^[41~44]。

4 虱目线粒体基因组裂化的机制

怎样解释线粒体基因组的裂化现象? 已有学者提出, 线粒体基因组裂化中微环的产生可能是由于基因删除和同源重组的结果^[45~46]。体虱线粒体基因组是已知的最小的昆虫基因组, 其线粒体染色体更紧凑^[7]。有的学者假设, 当不同大小的线粒体染色体共存时, 与典型的大环线粒体染色体相比, 选择可能更青睐于小环的线粒体染色体^[36]。

对寄生虱 *Coleceras* 属的羽虱线粒体基因组的研究发现, 大环线粒体基因组可以发生线粒体基因或基因区块的随机删除^[14]。Coloceras 属一种羽虱的线粒体基因组同时存在典型的大环和具有控制区的小环^[14], 在 *Philopterus* 属和 *Quadriceps* 属的羽虱中则发现有缺乏控制区的线粒体染色体小环, 但它们只具有功能基因^[14]。如不具备转录和复制机制, 缺乏控制区的线粒体染色体小环是不能表现其功能的。而典型大环和具有控制区的小环同时存在时, 由于两个环可共享转录和复制机制, 二者的基因可同时进行转录, 且小环线粒体基因的转录和复制效率更高, 从而具有相对选择优势。概之, 大环 mtDNA 在随机删除事件后可能形成与大环同时存在的一个或多个小环的 mtDNA, 其中具有控制区的小环可将延续存在并在进化过程中被优先选择, 而缺乏控制区的小环则将在进化过程中被淘汰。

DNA 复制过程中常出现两份相同基因的现象, 其中一个不能实现其原有功能而成为假基因, 基因删除事件将对假基因的剔除过程发挥控制作用。对环腹蜂科 *Figitidae* 的 *Anacharis* 属昆虫和无肺蝶螈科 *Plethodontidae* 的蝶螈等动物的研究表明, DNA 的非精确复制、滑链错配、分子内重组 (Intramolecular recombination) 等均可能产生同一个线粒体基因的两个相同拷贝, 但一个为功能基因拷贝, 另一个为非功能基因拷贝 (假基因)^[48]。Shao 等对人体虱裂化线粒体的研究还证实, 线粒体微环染色体之间甚至存在同源和非同源重组, 同一个微环有相同基因的重

复拷贝——功能基因和非功能基因 (假基因), 且另一个微环有此基因的非功能拷贝^[8]。Wei 等对嗜卷书虱裂化线粒体基因组研究也发现了这一现象^[15]。Cameron 等通过对虱目 10 个种微环线粒体基因组的研究认为, 进化过程中重复基因 (多余基因) 或假基因的删除在该类群是普遍现象^[14], 可以认为这也是产生微环的主要成因。Gibson 等对马铃薯白线虫 *Globodera pallida* 和马铃薯金线虫 *Globodera rostochiensis* 的 6 个线粒体亚基因组的研究发现, 重复介导的重组 (Repeat-mediated recombination) 事件将导致大的删除, 这种重复介导的删除 (Repeat-mediated deletion) 结果也可能只留下非功能基因片段^[49]。

迄今为止, 关于裂化线粒体形成原因和机制的上述种种解释, 都不能充分证明裂化线粒体基因组形成的真正原因, 都存在一定的缺陷。线粒体基因组裂化的真正原因和机制可能是多种因素综合作用的结果, 而单独强调某一个方面的作用可能难以获得满意的解释。

5 展望

国内在虱目裂化线粒体基因组研究方面还是一个空白, 目前尚未检索到此类文献报道。虱目裂化线粒体基因组的发现以及对裂化原因和机制的深入探索, 对理解线粒体的起源和进化以及物种形成和进化都具有重要意义。裂化现象还提醒人们在对一个物种进行全线粒体基因组测序时, 应慎重考虑“丢失”的基因, 因为这些基因可能并没有真正丢失, 而是存在于其他的线粒体染色体上, 只是没有被发现而已; 当已经知道所研究物种的线粒体基因组存在裂化现象时, 需谨慎对待序列拼接和组装, 避免假基因的干扰^[25]。虽然迄今为止的研究还不能完整地回答线粒体基因组裂化的原因, 但对虱目及其与虱目亲缘关系较近物种的线粒体基因组染色体裂化的研究, 对进一步探索线粒体基因组裂化的原因和机制均具有重要意义。到目前为止, 虱目中只有少数虱种进行了线粒体全基因组测序、基因裂化和分子机制方面的研究, 还有很多虱目的线粒体基因组有待进一步研究, 虱目裂化线粒体基因组的研究将进一步丰富真核生物线粒体基因组数据, 这对深入揭示线粒体基因组的一系列科学奥秘具有十分重要的理论意义和学术价值, 同时也将在线粒体基

基因组研究方面开辟一个新的研究领域。

参考文献(References):

- [1] Barker SC. Phylogeny and classification, origins, and evolution of host associations of lice. *Int J Parasitol*, 1994, 24(8): 1285–1291. [DOI](#)
- [2] Price RD, Hellenenthal RA, Palma RL, Johnson KP, Clayton DH. The chewing lice: world checklist and biological overview. Illinois: Illinois Natural History Survey Special Publication, 2003: 1–501. [DOI](#)
- [3] Kim KC, Ludwig HW. The family classification of the Anoplura. *Syst Entomol*, 1978, 3(3): 249–284. [DOI](#)
- [4] Kim KC, Ludwig HW. Parallel evolution, cladistics, and classification of parasitic Psocodea. *Ann Entomol Soc Am*, 1982, 75(5): 537–548. [DOI](#)
- [5] Korhonen JA, Pham XH, Pellegrini M, Falkenberg M. Reconstitution of a minimal mtDNA replisome *in vitro*. *EMBO J*, 2004, 23(12): 2423–2429. [DOI](#)
- [6] Shao R, Kirkness EF, Barker SC. The single mitochondrial chromosome typical of animals has evolved into 18 minichromosomes in the human body louse, *Pediculus humanus*. *Genome Res*, 2009, 19(5): 904–912. [DOI](#)
- [7] Kirkness EF, Haas BJ, Sun WL, Braig HR, Perotti MA, Clark JM, Lee SH, Robertson HM, Kennedy RC, Elaik E, Gerlach D, Kriventseva EV, Elisk CG, Graur D, Hill CA, Veenstra JA, Walenz B, Tubio JM, Ribeiro JM, Rozas J, Johnston JS, Reese JT, Popadic A, Tojo M, Raoult D, Reed DL, Tomoyasu Y, Kraus E, Mittapalli O, Margam VM, Li HM, Meyer JM, Johnson RM, Romero-Severson J, Vanzee JP, Alvarez-Ponce D, Vieira FG, Aguadé M, Guirao-Rico S, Anzola JM, Yoon KS, Strycharz JP, Unger MF, Christley S, Lobo NF, Seufferheld MJ, Wang N, Dasch GA, Struchiner CJ, Madey G, Hannick LI, Bidwell S, Joardar V, Caler E, Shao R, Barker SC, Cameron S, Bruggner RV, Regier A, Johnson J, Viswanathan L, Utterback TR, Sutton GG, Lawson D, Waterhouse RM, Venter JC, Strausberg RL, Berenbaum MR, Collins FH, Zdobnov EM, Pittendrigh BR. Genome sequences of the human body louse and its primary endosymbiont provide insights into the permanent parasitic lifestyle. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(27): 12168–12173. [DOI](#)
- [8] Shao RF, Barker SC. Chimeric mitochondrial minichromosomes of the human body louse, *Pediculus humanus*: evidence for homologous and non-homologous recombination. *Gene*, 2011, 473(1): 36–43. [DOI](#)
- [9] Shao RF, Zhu XQ, Barker SC, Herd K. Evolution of extensively fragmented mitochondrial genomes in the lice of humans. *Genome Biol Evol*, 2012, 4(11): 1088–1101. [DOI](#)
- [10] Watanabe KI, Bessho Y, Kawasaki M, Hori H. Mitochondrial genes are found on minicircle DNA molecules in the mesozoan animal Dicyema. *J Mol Biol*, 1999, 286(3): 645–650. [DOI](#)
- [11] Armstrong MR, Blok VC, Phillips MS. A multipartite mitochondrial genome in the potato cyst nematode *Globodera pallida*. *Genetics*, 2000, 154(1): 181–192. [DOI](#)
- [12] Gibson T, Blok VC, Dowton M. Sequence and characterization of six mitochondrial subgenomes from *Globodera rostochiensis*: multipartite structure is conserved among close nematode relatives. *J Mol Evol*, 2007, 65(3): 308–315. [DOI](#)
- [13] Suga K, Welch DBM, Tanaka Y, Sakakura Y, Hagiwarak A. Two circular chromosomes of unequal copy number make up the mitochondrial genome of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Mol Biol Evol*, 2008, 25(6): 1129–1137. [DOI](#)
- [14] Cameron SL, Yoshizawa K, Mizukoshi A, Whiting MF, Johnson KP. Mitochondrial genome deletions and minicircles are common in lice (Insecta: Phthiraptera). *BMC Genomics*, 2011, 12: 394. [DOI](#)
- [15] Wei DD, Shao RF, Yuan ML, Dou W, Barker SC, Wang JJ. The multipartite mitochondrial genome of *Liposcelis bostrychophila*: insights into the evolution of mitochondrial genomes in bilateral animals. *PLoS One*, 2012, 7(3): e33973. [DOI](#)
- [16] Smith DR, Kayal E, Yanagihara AA, Collins AG, Pirro S, Keeling PJ. First complete mitochondrial genome sequence from a box jellyfish reveals a highly fragmented, linear architecture and insights into telomere evolution. *Genome Biol Evol*, 2011, 4(1): 52–58. [DOI](#)
- [17] Marande W, Lukes J, Burger G. Unique mitochondrial genome structure in diplomonads, the sister group of kinetoplastids. *Eukaryot Cell*, 2005, 4(6): 1137–1146. [DOI](#)
- [18] Marande W, Burger G. Mitochondrial DNA as a genomic jigsaw puzzle. *Science*, 2007, 318(5849): 415. [DOI](#)
- [19] Sugiyama Y, Watase Y, Nagase M, Makita N, Yagura S, Hirai A, Sugiura M. The complete nucleotide sequence and multipartite organization of the tobacco mitochondrial genome: comparative analysis of mitochondrial genomes in higher plants. *Mol Genet Genomics*, 2005, 272(6): 603–615. [DOI](#)
- [20] Burger G, Lang BF. Parallels in genome evolution in mitochondria and bacterial symbionts. *IUBMB Life*, 2003, 55(4–5): 205–212. [DOI](#)
- [21] Voigt O, Erpenbeck D, Wörheide G. A fragmented metazoan organellar genome: The two mitochondrial chromosomes of *Hydra magnipapillata*. *BMC Genomics*, 2008, 9: 350. [DOI](#)
- [22] Fan JS, Lee RW. Mitochondrial genome of the colorless green alga *Polytomella parva*: two linear DNA molecules with homologous inverted repeat termini. *Mol Biol Evol*, 2002, 19(7): 999–1007. [DOI](#)

- [23] Nosek J, Tomáška L, Fukuhara H, Suyama Y, Kováč L. Linear mitochondrial genomes: 30 years down the line. *Trends Genet*, 14(5): 184–188. [DOI](#)
- [24] Burger G, Gray MW, Lang BF. Mitochondrial genomes: anything goes. *Trends Genet*, 2003, 19(12): 709–716. [DOI](#)
- [25] 魏丹丹. 书虱种群遗传多样性及线粒体基因组进化研究. 博士学位论文, 2012, 重庆: 西南大学. [DOI](#)
- [26] Cameron SL, Johnson KP, Whiting MF. The mitochondrial genome of the screamer louse *Bothriometopus* (Phthiraptera: Ischnocera): Effects of extensive gene rearrangements on the evolution of the genome. *J Mol Evol*, 2007, 65(5): 589–604. [DOI](#)
- [27] Covacin C, Shao R, Cameron S, Barker SC. Extraordinary number of gene rearrangements in the mitochondrial genomes of lice (Phthiraptera: Insecta). *Insect Mol Biol*, 2006, 15(1): 63–68. [DOI](#)
- [28] Sinclair AN, Butler RW, Picton J. Feeding of the chewing louse *Damalinia ovis* (Schrank) (Phthiraptera: Trichodectidae) on sheep. *Vet Parasitol*, 1989, 30(3): 233–251. [DOI](#)
- [29] Johnson KP, Clayton DH. The biology, ecology, and evolution of chewing lice. In: Price RP, Hellenthal RA, Palma RL, eds. The chewing lice: World Checklist and Biological Overview. Champaign: Illinois Natural History Survey Special Publication, 2003: 449–476. [DOI](#)
- [30] Shao RF, Campbell NJH, Barker SC. Numerous gene rearrangements in the mitochondrial genome of the wallaby louse, *Heterodoxus macropus* (Phthiraptera). *Mol Biol Evol*, 2001, 18(5): 858–865. [DOI](#)
- [31] Beard CB, Hamm DM, Collins FH. The mitochondrial genome of the mosquito *Anopheles gambiae*: DNA sequence, genome organization, and comparisons with mitochondrial sequences of other insects. *Insect Mol Biol*, 1993, 2(2): 103–124. [DOI](#)
- [32] Dotson EM, Beard CB. Sequence and organization of the mitochondrial genome of the Chagas disease vector, *Triatoma dimidiata*. *Insect Mol Biol*, 2001, 10(3): 205–215. [DOI](#)
- [33] Black WC, Roehrdanz RL. Mitochondrial gene order is not conserved in arthropods: prostriate and metastrait tick mitochondrial genomes. *Mol Biol Evol*, 1998, 15(12): 1772–1785. [DOI](#)
- [34] Rand MR. “Why genomes in pieces?” revisited: Sucking lice do their own thing in mtDNA circle game. *Genome Res*, 2009, 19(5): 700–702. [DOI](#)
- [35] Landweber LF. Why genomes in pieces? *Science*, 2007, 318(5849): 405–407. [DOI](#)
- [36] Lang BF, Gray MW, Burger G. Mitochondrial genome evolution and the origin of eukaryotes. *Annu Rev Genet*, 1999, 33: 351–397. [DOI](#)
- [37] Pestryakov PE, Lavrik OI. Mechanisms of single-stranded DNA-binding protein functioning in cellular DNA metabolism. *Biochemistry (Moscow)*, 2008, 73(13): 1388–1404. [DOI](#)
- [38] Johnson KP, Mockford EL. Molecular systematics of psocomorpha (Psocoptera). *Syst Entomol*, 2003, 28(3): 409–416. [DOI](#)
- [39] Yoshizawa K, Johnson KP. Phylogenetic position of Phthiraptera (Insecta: Paraneoptera) and elevated rate of evolution in mitochondrial 12S and 16S rDNA. *Mol Phylogenet Evol*, 2003, 29(1): 102–114. [DOI](#)
- [40] Mikac KM, FitzSimmons NN. Genetic structure and dispersal patterns of the invasive psocid *Liposcelis decolor* (Pearman) in Australian grain storage systems. *Bull Entomol Res*, 2010, 100(5): 521–527. [DOI](#)
- [41] Lavrov DV. Key transitions in animal evolution: a mitochondrial DNA perspective. *Integr Comp Biol*, 2007, 47(5): 734–743. [DOI](#)
- [42] Yuan ML, Wei DD, Wang BJ, Dou W, Wang JJ. The complete mitochondrial genome of the citrus red mite *Panonychus citri* (Acari: Tetranychidae): high genome rearrangement and extremely truncated tRNAs. *BMC Genomics*, 2010, 11: 597. [DOI](#)
- [43] Helfenbein KG, Fourcade HM, Vanjani RG, Boore JL. The mitochondrial genome of *Paraspadella gotoi* is highly reduced and reveals that chaetognaths are a sister group to protostomes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(29): 10639–10643. [DOI](#)
- [44] Domes K, Maraun M, Scheu S, Cameron SL. The complete mitochondrial genome of the sexual oribatid mite *Steganacarus magnus*: genome rearrangements and loss of tRNAs. *BMC Genomics*, 2008, 9: 532. [DOI](#)
- [45] Melov S, Lithgow GJ, Fischer DR, Tedesco PM, Johnson TE. Increased frequency of deletions in the mitochondrial genome with age of *Caenorhabditis elegans*. *Nucleic Acids Res*, 1995, 23(8): 1419–1425. [DOI](#)
- [46] Fauron C, Casper M, Gao Y, Moore B. The maize mitochondrial genome: dynamic, yet functional. *Trends Genet*, 1995, 11(6): 228–235. [DOI](#)
- [47] Dowton M, Austin AD. Evolutionary dynamics of a mitochondrial rearrangement “Hot Spot” in the Hymenoptera. *Mol Biol Evol*, 1999, 16(2): 198–309. [DOI](#)
- [48] Muller R, Boore J. Molecular mechanisms of extensive mitochondrial gene rearrangement in *Plethodontid salamanders*. *Mol Biol Evol*, 2005, 22(10): 2104–2112. [DOI](#)
- [49] Gibson T, Blok VC, Phillips MS, Hong G, Kumarasinghe D, Riley IT, Dowton M. The Mitochondrial Subgenomes of the Nematode *Globodera pallida* Are Mosaics: Evidence of Recombination in an Animal Mitochondrial Genome. *Journal of Molecular Evolution*, 2007, 64: 463–471.
- [50] Boore, JL. Animal mitochondrial genomes. *Nucleic Acids Research*, 1999. 27(8): 1767–1780.