文章编号:1000-7423(2014)-05-0388-05

【综述】

顶复门线粒体基因组结构的研究进展

黎雪梅[1]，李小兵[2,3]，黄伟[1*]

【提要】 线粒体是一种在所有真核细胞中普遍存在的细胞器，它对一系列的细胞代谢及信号传递过程中起着重要作用。顶复门（Apicomplexa）包含了许多单细胞真核生物，其中部分寄生虫具有非常重要的临床和经济学意义。最近的研究表明，顶复门寄生虫线粒体基因组结构存在多样性，故可作为理解线粒体基因组演化的重要生物模型之一。本文综述了部分具有代表性的顶复门寄生虫的线粒体基因组结构，强调了它们线粒体基因组的结构特点及其演变过程，并概述了其核线粒体 DNA 和顶质体 DNA。

【关键词】 顶复门；寄生虫；线粒体基因

中图分类号：R382 文献标识码：A

Research Progress on Mitochondrial Genome Structure in the Phylum Apicomplexa

LI Xue-mei[1]，LI Xiao-bing[2,3]，HUANG Wei[1*]

（**1** ***Department of Veterinary Medicine***，***Rongchang Campus***，***Southwest University***，***Chongqing*** **402460**，***China***；**2** ***Key Laboratory of Aquatic Biodiversity and Conservation***，***Institute of Hydrobiology***，***Chinese Academy of Sciences***，***Wuhan*** **430072**，***China***；**3** ***University of Chinese Academy of Sciences***，***Beijing*** **100049**，***China***）

【**Abstract**】 Mitochondria are ubiquitous organelles in all eukaryotic cells which are essential for a series of cellular processes and signal transduction. The phylum Apicomplexa includes series of unicellular eukaryotes and some of them are clinically or economically important parasites. Recent studies have demonstrated that apicomplexan parasites′ mitochondrial genomes exhibit remarkably diverse structures and they are ideal biological models to comprehend the evolution of mitochondrial genomes. This paper summarizes the mitochondrial genome structure of some representative apicomplexan, highlights their structure characteristics along with evolution process, and briefly describes their nuclear mitochondrial DNA and nuclear plastid DNA.

【**Key words**】 Apicomplexa；Parasite；Mitochondrial genome

* Corresponding author，E-mail：cqhw66@163.com

线粒体在细胞代谢、凋亡及信息传递等过程中扮演着重要角色。1981年，Anderson等[1]报道了人类16.5 kb的线粒体基因组全序列。目前已有2 000余个真核物种的线粒体基因组完整序列已得到确定。大部分脊椎动物的线粒体基因组为15～20 kb的环形分子，其中37个基因相同[2]。脊椎动物的线粒体基因组结构高度保守，而原生生物的线粒体基因组（线粒体基因组）却十分多样。这是因为不同原生生物群体之间的进化距离较大。Gray等[3]发现原生生物的线粒体基因组既有环形也有线形，大小为6～69 kb，基因数为4～100个。最小的线粒体基因组发现于顶复门血孢子虫亚目（Haemosporina）疟原虫属（*Plasmodium*）的寄生虫中[4-6]。

顶复门是一大类原生生物，它与色虫门（Chromerida）、双鞭毛虫门（Dinoflagellata）和纤毛虫门（Ciliophora）的亲缘关系相近[7]。顶复门包含5 000多个物种，多数是临床及经济学上重要的病原体[8]，包括疟原虫（*Plasmodium*）、巴贝虫（*Babesia*）、泰勒虫（*Theileria*）、艾美球虫（*Eimeria*）、弓形虫（*Toxoplasma*）和隐孢子虫（*Cryptosporidium*）等。

顶复门的线粒体基因组仅有3个编码蛋白的基因：细胞色素c氧化亚酶Ⅰ和Ⅲ（*cox1*和*cox3*），以及细胞色素b（*cytb*），且含19个高度片段化的核糖体RNA（rRNA）基因片段[9]。本文就顶复门寄生虫之间线粒体基因组结构多样性及其演变、顶复门寄生虫的核

作者单位：1 西南大学荣昌校区动物医学系，重庆 402460；2 中国科学院水生生物研究所，水生生物多样性与保护重点实验室，武汉 430072；3 中国科学院大学，北京 100049

* 通讯作者，E-mail：cqhw66@163.com

内、外基因组，以及核线粒体DNA和顶质体DNA作一综述。

1　线粒体基因组结构

顶复门的线粒体基因组形状为串联体或单体线性形式，代表种类分别为疟原虫、艾美球虫和梨浆虫。

1.1　*疟原虫属与白细胞球虫属*　Preiser等[10]发现疟原虫属具有最小的线粒体基因组，为约6 kb的环形或串联形重复线性元件。恶性疟原虫（*P. falciparum*）和约氏疟原虫（*P. yoelii*）核基因组的此元件拷贝数分别约为20和150个[4]。该6 kb元件只编码3种线粒体编码蛋白基因（*cox1*，*cox3*和*cytb*）和高度片段化的大亚基（LSU）rRNA和小亚基（SSU）rRNA基因[11]。这两种rRNA基因分裂成许多rRNA片段。Hikosaka等[6]从23种疟原虫中确定了其中的20个片段，发现这23种疟原虫的线粒体基因组序列高度保守，且完整线粒体基因组序列的成对序列相似性很高，为84%～99%；Feagin等[12]在恶性疟原虫线粒体全基因组中，还鉴定到8种可能的RNA片段。但是，至今尚无1个转运RNA（tRNA）基因得到确定。Kazuyuki等[13]从非洲、东南亚和大洋洲的患者体内分离疟原虫，并研究了其种内线粒体基因组单核苷酸多态性（SNP），结果发现，其线粒体基因组存在遗传多样性。Jesse等[14]研究了亚洲、非洲、美洲和中东等地的间日疟原虫（*P. vivax*）线粒体基因组，也发现其存在遗传多样性。

白细胞球虫属与疟原虫属亲缘关系很近，是一种不会形成疟色素的鸟类寄生虫。Perkins等[5]对3种白细胞球虫柯氏白细胞球虫（*Leucocytozoon caulleryi*）、燕雀白细胞球虫（*L. fringillinarum*）和大白细胞球虫（*L. majoris*）的完整线粒体基因组序列进行测序后发现，这3种白细胞球虫的线粒体基因组功能高度保守。此外，它们的线粒体基因组的大小和结构与疟原虫一致[15]。

近年来，Raabe等[16]确定了大部分恶性疟原虫线粒体基因组转录间隔区的情况。其中一些转录区还被确定为LSU和SSU rRNA基因片段。虽然疟原虫属和白细胞球虫属的其他转录间隔区的功能尚未知晓，但它们的大小和核苷酸序列几乎完全相同[12]。因此，这些高度保守的序列区可能用于编码功能RNA。

1.2　*巴贝虫属和泰勒虫属*　巴贝虫属和泰勒虫属与疟原虫属亲缘关系较近，可将它们分为3类，分别为巴贝虫类、泰勒虫类和古梨形虫类。Criado-Fornelio等[17]研究发现这些群体有独特的系统发育过程及其生命周期。古梨形虫类是巴贝虫类和泰勒虫类的姊妹组。目前可从10种巴贝虫和泰勒虫中得到巴贝虫属和泰勒虫属全线粒体基因组的序列，且它们的线粒体基因组为线性结构。田鼠巴贝虫（*Babesia microti*）、罗氏巴贝虫（*B. rodhaini*）、牛巴贝虫（*B. bovis*）、二联巴贝虫（*B. bigemina*）、驽巴贝虫（*B. caballi*）和吉氏巴贝虫（*B. gibsoni*）属于巴贝虫类，它们的线粒体基因组结构高度保守[18,19]。巴贝虫类的线粒体基因组包含3个编码蛋白的基因，为*cox*1、*cox*3和*cytb*，与疟原虫相似，但基因序列和转录方向与疟原虫不同。巴贝虫属和泰勒虫属的线粒体LSU rRNA基因的降解规律类似于恶性疟原虫。

与巴贝虫类相比，泰勒虫类的线粒体基因组有着显著不同[19]。东方泰勒虫（*Theileria orientalis*）线粒体基因组，除了具有与巴贝虫类寄生虫相似的3个蛋白编码基因、6个LSU rRNA基因片段及末端反转重复（TIR）外，还在长3.0 kb、包含*cox3*基因和4个LSU rRNA基因片段的中央区域出现了反转。而且，在这个反转序列边界附近有一小段插入序列，因此东方泰勒虫线粒体比巴贝虫类寄生虫基因组略长（6.7 kb）。马泰勒虫（*T. equi*）的线粒体基因组与吉氏巴贝虫、东方泰勒虫以及二联巴贝虫的线粒体基因组均不相同。首先，马泰勒虫线粒体基因组为8.2 kb，比其他3种虫的线粒体基因组长1.5～1.6 kb；其次，马泰勒虫线粒体基因组的TIR序列稍大，并包含*cox*3和2个LSU rRNA基因片段（LSU1和LSU6）；再次，马泰勒虫线粒体基因组的蛋白质编码基因以及rRNA基因片段与其他3种的线粒体基因组共线性很少。

古梨形虫类的线粒体基因组结构与巴贝虫类和泰勒虫类的显著不同[20]。田鼠巴贝虫和罗氏巴贝虫属于古梨形虫类，分别有11.1 kb和6.9 kb的单体线性线粒体基因组。它们的3个编码蛋白基因和6个LSU rRNA基因片段类似于其他巴贝虫属和泰勒虫属。其中，值得一提的是，Hikosaka等[20]研究发现，田鼠巴贝虫和罗氏巴贝虫线粒体基因组具有两对独特的反转重复序列（IR），分别是IR-A和IR-B，两者间的反转触发装置产生了4种不同的线粒体基因组结构。Emmanuel等[21]通过不同的分子手段研究了田鼠巴贝虫的线粒体基因组，结果也表明该虫的线粒体基因组有4种不同的结构特征。

总之，巴贝虫属和泰勒虫属的线粒体基因组形状为单体线性，大小范围为6.6～11.1 kb。与疟原虫属和白细胞球虫属相反，巴贝虫属和泰勒虫属的基因组结构呈现高度多样化。

1.3　*艾美球虫属*　Hikosaka等[19]于2010年报道了可导致禽类肠道球虫病的柔嫩艾美球虫（*Eimeria tenella*）线粒体的完整基因组，该研究尚属艾美球虫属中首次

报道线粒体基因组完整序列的相关性研究。柔嫩艾美球虫线粒体基因组包含1个约6.2 kb环形重复线性元件，与疟原虫线粒体基因组相似。它的线粒体基因组有3种编码蛋白基因和20个rRNA基因片段，但柔嫩艾美球虫与疟原虫属之间的线粒体基因组序列排列非常不同。Lin等[22]报道了5种艾美球虫的完整线粒体基因组序列，分别为堆形艾美球虫（*E. acervulina*）、毒害艾美球虫（*E. necatrix*）、巨型艾美球虫（*E. maxima*）、早熟艾美球虫（*E.praecox*）和布氏艾美球虫（*E.brunette*），以上皆为家养鸡体内分离到的虫体线粒体基因组序列。这5种艾美球虫的线粒体基因组大小为6.1～6.2 kb，上述6种艾美球虫（包括柔嫩艾美球虫）的线粒体基因组结构非常保守。Tian等[23]首次对从兔体内分离的大型艾美球虫（*E. magna*）进行了全线粒体DNA测序，并与家养鸡中的7种艾美球虫的基因组大小和结构进行了比较。大型艾美球虫的全线粒体基因组大小为6 249 bp，包括了3个编码蛋白基因（*cox1*、*cox3*和*cytb*）、12个LSU rRNA基因片段和7个SSU rRNA基因片段，无tRNA基因。3个编码蛋白基因（*cox*1、*cox*3和*cytb*）的假定翻译方向与鸡的7种艾美球虫相同。Ogedengbe等[24]对和缓艾美球虫（*E. mitis*）线粒体全基因组进行了测序，发现其基因组长6 408 bp，有3个蛋白基因（*cox1*、*cox3*和*cytb*）、13个LSU rRNA基因片段和10个SSU rRNA基因片段，并标注出了和缓艾美球虫的核糖体片段，分别为LSU/15（RNA6）、SSU/9（RNA5）、SSU/1（RNA14）和RNA7。

1.4 弓形虫属 Kissinger等[25]完成了刚地弓形虫（*Toxoplasma gondii*）的基因组测序，但未确定它的完整线粒体基因组序列。弓形虫的核基因组中存在*cytb*和*cox*1基因的缩短复制，但这些缩短复制的基因更类似于假基因，可能正是由于这些假基因的存在，给线粒体基因组的测序造成困难。此外，刚地弓形虫的线粒体基因组至少含*cytb*基因，因为仅在线粒体中发现了*cytb*的mRNA[26]。

1.5 隐孢子虫属 隐孢子虫属（*Cryptosporidium*）是顶复门进化中最早的分支系之一。Abrahamsen等[27]和Xu等[28]分别完成了微小隐孢子虫（*C. parvum*）和人隐孢子虫（*C. hominis*）基因组的测序，在上述基因组中未发现线粒体DNA复制和转录过程中所需的核基因。而隐孢子虫属的测序小组在他们的数据库中尚未找到任何相关的线粒体DNA序列[28]。而除了苹果酸醌氧化还原酶和ATP合成酶的α和β亚基外，微小隐孢子虫和人隐孢子虫基因组均缺少其他三羧酸循环和氧化磷酸化的酶[29]。但是，隐孢子虫属具有一个微小的、双膜界线明显的残余线粒体（现在一般称之为纺锤剩体）[30]，可被线粒体伴侣蛋白60（Cpn60）[31]和线粒体热休克蛋白70（HSP70）[32]免疫定位识别，这两种蛋白是真核生物线粒体的组成蛋白。这个纺锤剩体可能缺少基因组DNA，但代谢能力较强[33]。

2 线粒体基因组结构的演变

顶复门寄生虫的线粒体基因组结构以串联体或单体线性形式存在。自从在艾美球虫属、疟原虫属和白细胞球虫属中发现串联的线粒体DNA后，它们共同祖先的线粒体基因组可能是串联形式。从艾美球虫属、疟原虫属和白细胞球虫属中线粒体DNA的串联模式可推知，巴贝虫属和泰勒虫属的线粒体基因组亦可能源于该谱系，但由于它们线粒体基因组结构的多样性和复杂性，其具体进化轨迹仍需深究[9]。

疟原虫属、白细胞球虫属和艾美球虫属的线粒体基因组功能是高度保守的[6,22]。在一般情况下，线粒体基因组会呈现缺失现象[34]。疟原虫和白细胞球虫线粒体基因组是迄今为止已知最小的，仅6 kb。可能是由于结构上的限制导致其线粒体基因组结构的高度保守，从而可以避免基因组序列减少和重排造成的负面影响。此外，可能是由于进化距离短造成了它们的结构高度保守，无足够时间累积来发生重排。

3 核线粒体DNA和顶质体DNA

顶复门寄生虫具有最小的线粒体基因组，而线粒体基因组缩减的因素之一可能与线粒体基因组非编码区的转换有关[35]。Lopez等[36]将核DNA中与线粒体DNA同源的称为核线粒体DNA（nuclear mtDNA，NUMT）。2001年，Bensasson等[37]已在超过82个物种中检测到核线粒体DNA。Hikosaka等[6]在柔嫩艾美球虫中发现了核线粒体DNA，而在恶性疟原虫、牛巴贝虫、微细泰勒虫（*T. parva*）和环形泰勒虫（*T. annulata*）的核基因组中未找到核线粒体DNA。弓形虫线粒体基因组序列尚未被确定，但刚地弓形虫核基因组中可能存在核线粒体DNA，因为其核基因组中发现了*cytb*和*cox1*基因，而迄今所有已知的顶复门寄生虫线粒体基因组中至少均含有*cytb*和*cox1*基因。此外，Hikosaka等[38]对5种顶复门的寄生虫顶质体进行研究后发现，柔嫩艾美球虫和刚地弓形虫的核基因组中存在顶质体DNA（nuclear apicoplast DNA，NUPT）（表1）。

4 展望

截至目前，在顶复门、色虫门、纤毛虫门和双鞭毛虫门中，顶复门寄生虫的线粒体基因组结构多样性

表1 顶复门原虫基因组的核线粒体DNA和顶质体DNA数量

虫种	核线粒体 DNA 基因数	顶质体 DNA 基因数
恶性疟原虫	0	0
牛巴贝虫	0	0
微细泰勒虫	0	0
柔嫩艾美球虫	21	28
刚地弓形虫	ND	10

注：ND表示状态未知。

最高，尤其是巴贝虫属和泰勒虫属的线粒体基因组差别很大，体积也较小。由此可见，顶复门寄生虫线粒体基因组是研究线粒体基因组结构演化（包括线粒体基因组减少）的理想模型[39]。目前，线粒体基因组多样性的演化仍需进一步探讨，故进行顶复门线粒体基因组结构演化的生物学意义方面的研究将颇为有趣。最近研究表明，顶复门寄生虫线粒体基因组的祖先形式可能是串联体结构[14]。为了弄清顶复门线粒体基因组的进化轨迹，还需进一步分析弓形虫属的线粒体基因组，与顶复门寄生虫亲缘关系相近的藻类，如珊瑚的一种共生体*Chromera velia*和CCMP3155（未描述种），及所有囊泡虫类中广泛的原生生物[40]。顶复门寄生虫线粒体基因组具有高度片段化的rRNA基因，Feagin等[12]将27个恶性疟原虫rRNA片段分配到了大肠埃希菌rRNA的特定区域中（共2 037个核苷酸），结果表明，这些恶性疟原虫的所有rRNA基因片段可充当线粒体核糖体蛋白的支架。然而，目前尚未完全确定恶性疟原虫和其他顶复门寄生虫线粒体的核糖体蛋白基因之间的确切联系，要阐明线粒体rRNA基因片段和小rRNA基因片段的功能机制，还需对顶复门线粒体核糖体功能进行深入研究，而这方面研究成果可能为分子生物学领域的发展注入新的活力。

参 考 文 献

[1] Anderson S, Bankier AT, Barrell BG, *et al*. Sequence and organization of the human mitochondrial genome[J]. Nature, 1981, 290(5806): 457-465.

[2] Boore JL. Animal mitochondrial genomes[J]. Nucleic Acids Res, 1999, 27(8): 1767-1780.

[3] Gray MW, Lang BF, Burger G. Mitochondria of protists[J]. Annu Rev Genet, 2004, 38: 477-524.

[4] Vaidya AB, Arasu P. Tandemly arranged gene clusters of malarial parasites that are highly conserved and transcribed [J]. Mol Biochem Parasit, 1987, 22(2-3): 49-257.

[5] Perkins SL. Molecular systematics of the three mitochondrial protein-coding genes of malaria parasites: corroborative and new evidence for the origins of human malaria[J]. Mitochondr DNA, 2008, 19(6): 471-478.

[6] Hikosaka K, Watanabe YI, Kobayashi F, *et al*. Highly conserved gene arrangement of the mitochondrial genomes of 23 *Plasmodium* species[J]. Parasitol Int, 2011, 60(2): 175-180.

[7] Fast NM, Xue L, Binghum S, *et al*. Re-examining alveolate evolution using multiple protein molecular phylogenies[J]. J Eukaryot Microbiol, 2002, 49(1): 30-37.

[8] Levine LD. The Protozoan Phylum Apicomplexa[M]. Boca Raton: CRC Press, 1988.

[9] Hikosaka K, Nakai Y, Watanabe Y, *et al*. Concatenated mitochondrial DNA of the coccidian parasite *Eimeria tenella* [J]. Mitochondrion, 2011, 11(2): 273-278.

[10] Preiser PR, Wilson RJ, Moore PW, *et al*. Recombination associated with replication of malarial mitochondrial DNA [J]. EMBO J, 1996, 15(3): 684-693.

[11] Feagin JE, Mericle BL, Werner E, *et al*. Identification of additional rRNA fragments encoded by the *Plasmodium falciparum* 6 kb element[J]. Nucleic Acids Res, 1997, 25(2): 438-446.

[12] Feagin JE, Harrell MI, Lee JC, *et al*. The fragmented mitochondrial ribosomal RNAs of *Plasmodium falciparum* [J]. PLoS One, 2012, 7(6): 1-20.

[13] Kazuyuki T, Thibaut J, Shun H, *et al*. *Plasmodium falciparum* mitochondrial genetic diversity exhibits solation-by-distance patterns supporting a sub-Saharan African origin[J]. Mitochondrion, 2013, 13(6): 630-636.

[14] Jesse ET, Andreína P, David J, *et al*. The evolutionary history of *Plasmodium vivax* as inferred from mitochondrial genomes: parasite genetic diversity in the Americas [J]. Mol Biol Evol, 2013, 30(9): 2050-2064.

[15] Omori S, Sato Y, Hirakawa S, *et al*. Two extra chromosomal genomes of *Leucocytozoon caulleryi*: complete nucleotide sequences of the mitochondrial genome and existence of the apicoplast genome[J]. Parasitol Res, 2008, 103(4): 953-957.

[16] Raabe CA, Sanchez CP, Randau G, *et al*. A global view of the nonprotein-coding transcriptome in *Plasmodium falciparum* [J]. Nucleic Acids Res, 2010, 38(2): 608-617.

[17] Criado-Fornelio A, Martinez-Marcos A, Buling-Sarana A, *et al*. Molecular studies on *Babesia*, *Theileria* and *Hepatozoon* in southern Europe. Part Ⅱ. phylogenetic analysis and evolutionary history [J]. Vet Parasitol, 2003, 114(3): 173-194.

[18] Brayton KA, Lau AO, Herndon DR, *et al*. Genome sequence of *Babesia bovis* and comparative analysis of apicomplexan hemoprotozoa[J]. PLoS Pathog, 2007, 3(10): 1401-1413.

[19] Hikosaka K, Watanabe Y, Tsuji N, *et al*. Divergence of the mitochondrial genome structure in the apicomplexan parasites, *Babesia* and *Theileria*[J]. Mol Biol Evol, 2010, 27(5): 1107-1116.

[20] Hikosaka K, Tsuji N, Watanabe Y, *et al*. Novel type of linear mitochondrial genomes with dual flip-flop inversion system in apicomplexan parasites, *Babesia microti* and *Babesia rodhaini*[J]. BMC Genomics, 2012, 13: 622.

[21] Emmanuel C, Amina D, Aprajita G, *et al*. Whole genome mapping and re-organization of the nuclear and mitochondrial genomes of *Babesia microti* isolates[J]. PLoS One, 2013, 8(9): 1-12.

[22] Lin RQ, Qiu LL, Liu GH, *et al*. Characterization of the complete mitochondrial genomes of five *Eimeria* species from domestic chickens[J]. Gene, 2011, 480(1-2): 28-33.

[23] Tian SQ, Cui P, Fang SF, *et al*. The complete mitochondrial genome sequence of *Eimeria magna* (Apicomplexa: Coccidia)[J]. Mitochondrial DNA, 2013, 11(11): 1-2.

[24] Ogedengbe ME, Hafeez MA, Barta JR. Sequencing the complete mitochondrial genome of *Eimeria mitis* strain USDA 50(Apicomplexa: Eimeriidae) suggests conserved start positions for mtCOI- and mtCOⅢ-coding regions [J]. Parasitol Res, 2013, 112(12): 4129-4136.

[25] Kissinger JC, Gajria B, Li L, *et al*. Accessing the *Toxoplasma gondii* genome[J]. Nucleic Acids Res, 2003, 31(1): 234-236.

[26] Pino P, Foth BJ. Mitochondrial translation in absence of local tRNA aminoacylation and methionyl tRNA Met formylation in Apicomplexa[J]. Mol Microbiol, 2010, 76(3): 706-718.

[27] Abrahamsen MS, Templeton TJ, Enomoto S, *et al*. Complete genome sequence of the apicomplexan, *Cryptosporidium parvum* [J]. Science, 2004, 304(5669): 441-445.

[28] Xu P, Widmer G, Wang Y, *et al*. The genome of *Cryptosporidium hominis*[J]. Nature, 2004, 431: 1107-1112.

[29] Mogi T, Kita K. Diversity in mitochondrial metabolic pathways in parasitic protists *Plasmodium* and *Cryptosporidium* [J]. Parasitol Int, 2010, 59(3): 305-312.

[30] Putignani L, Tait A, Smith HV, *et al*. Characterization of a mitochondrion-like organelle in *Cryptosporidium parvum*[J]. Parasitology, 2004, 129(1): 1-18.

[31] Riordan CE, Ault JG, Langreth SG, *et al*. *Cryptosporidium parvum* Cpn60 targets a relict organelle[J]. Curr Genet, 2003, 44(3): 138-147.

[32] Slapeta J, Keithly S. *Cryptosporidium parvum* mitochondrial-type HSP70 targets homologous and heterologous mitochondria[J]. Eukaryot Cell, 2004, 3(2): 483-494.

[33] 林立鹏. 家蚕微孢子虫纺锤剩体相关基因的鉴定及其蛋白定位研究[D]. 重庆：西南大学，2012.

[34] Andersson SG, Kurland CG. Reductive evolution of resident genomes [J]. Trends Microbiol, 1998, 6(7): 263-268.

[35] Berg OG, Kurland CG. Why mitochondrial genes are most often found in nuclei?[J]. Mol Biol Evol, 2000, 17(6): 951-961.

[36] Lopez JV, Yuhki N, Masuda R, *et al*. A recent transfer and tandem amplication of mitochondrial DNA to the nuclear genome of the domestic cat[J]. J Mol Evol, 1994, 39(2): 174-190.

[37] Bensasson D, Zhang D, Hartl DL, *et al*. Mitochondrial pseudogenes: evolution's misplaced witnesses[J]. Trends Ecol Evol, 2001, 16(6): 314-321.

[38] Hikosaka K, Kita K, Tanabe K. Diversity of mitochondrial genome structure in the phylum Apicomplexa [J]. Mol Biochem Parasit, 2013, 118(1): 26-33.

[39] Janouskovec J, Horak A, Obornik M, *et al*. A common red algal origin of the apicomplexan, dinoflagellate, and heterokont plastids[J]. PNAS, 2010, 107(24): 10949-10954.

[40] Waller RF, Jackson CJ. Dinoflagellate mitochondrial genomes: stretching the rules of molecular biology[J]. Bioessays, 2009, 31(2): 237-245.

（收稿日期：2014-03-27　　编辑：瞿麟平）

（上接第 387 页）

dra[J]. Comp Biochem Physiol A, 2007, 147(4): 911-919.

[27] Stewart Jr RL. Overwintering ecology and physiology of *Amblyomma americanum* and *Dermacentor variabilis* (Acari:Ixodidae) in Central Ohio[D]. Columbus: The Ohio State University, 1998.

[28] 陶云霞，严绍颐. 动物抗低温机制的研究 [J]. 中国生物工程杂志，1990，10(1)：26-30.

[29] Denlinger DL. Relationship between Cold Hardiness and Diapauses [M]//Lee RE Jr, Denlinger DL. Insects at Low Temperature. New York: Chapman & Hall, 1991: 174-198.

[30] Lee RE Jr, Baust JG. Cold-hardiness in the Antarctic tick, *Ixodes uriae*[J]. Physiol Zool, 1987, 60: 499-506.

[31] Hill CA, Gutierrez JA. Analysis of the expressed genome of the lone star tick, *Amblyomma americanum*(Acari:Ixodidae) using an expressed sequence tag approach [J]. Micro Comp Genomics, 2000, 5(2): 89-101.

[32] Neelakanta G, Sultana H, Fish D, *et al*. *Anaplasma phagocytophilum* induces *Ixodes scapularis* ticks to express an antifreeze glycoprotein gene that enhances their survival in the cold [J]. J Clin Invest, 2010, 120(9): 3179-3190.

[33] Neelakanta G, Hudson AM, Sultana H, *et al*. Expression of *Ixodes scapularis* antifreeze glycoprotein enhances cold tolerance in *Drosophila melanogaster*[J]. PLoS One, 2012, 7(3): e33447.

[34] Denlinger DL, Lee RE Jr. Low Temperature Biology of Insects [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2010: 59-342.

[35] Belozerov VN. Diapause and quiescence as two main kinds of dormancy and their significance in life cycles of mites and ticks (Chelicerata:Arachnida:Acari), Part 1. Acariformes[J]. Acarina, 2008, 16(2): 79-130.

[36] Hodkova M, Hodek I. Temperature regulation of supercooling and gut nucleation in relation to diapause of *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera)[J]. Cryobiology, 1997, 34(1): 70-79.

[37] Goto M, Sekine Y, Outa H, *et al*. Relationships between cold hardiness and diapause, and between glycerol and free amino acid contents in overwintering larvae of the oriental corn borer, *Ostrinia furnacalis*[J]. J Insect Physiol, 2001, 47(2): 157-165.

[38] Liu J, Liu Z, Zhang Y, *et al*. Biology of *Dermacentor silvarum* (Acari:Ixodidae) under laboratory conditions[J]. Exp Appl Acarol, 2005, 36(1-2): 131-138.

[39] 罗建勋，殷宏，刘光远，等. 我国牛羊梨形虫病病原的收集与鉴定[J]. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志，2006，24(Suppl)：S48-S53.

[40] 危芙蓉，兰勤娴，朱丹，等. 中国部分地区警犬体表寄生蜱的巴贝虫感染情况调查 [J]. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志，2012，30(5)：390-392.

（收稿日期：2014-04-09　　编辑：瞿麟平）