

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.2023.02.002

植绥螨科线粒体基因组研究进展

何港贤, 董文鸽*

大理大学病原与媒介生物研究所, 云南省自然疫源性疾病预防控制技术重点实验室, 云南 大理 671000

摘要: 植绥螨科属于囊螨总科, 大部分植绥螨为害螨、害虫的重要天敌, 在农业生产上具有重要的应用价值。其线粒体基因组具有独特特征, 引起了生物学家的广泛关注。本文就植绥螨科线粒体基因组的结构、非编码区、碱基组成、基因重排和 tRNA 的特征进行综述, 其特征有: (1) 植绥螨科中发现了螯肢动物最大的线粒体基因组; (2) 植绥螨科线粒体基因组非编码区的 AT 含量差异大, 编码区的 AT 含量差异小; (3) 植绥螨科线粒体基因组均发生了不同程度的的基因重排; (4) 已测定的植绥螨科部分物种 tRNA 基因二级结构出现了截短和碱基错配的现象, 部分物种的线粒体基因组出现反密码子突变的情况。在今后的研究中应进一步测定植绥螨科关键类群的线粒体基因组, 深入分析植绥螨科出现大量基因重排的原因, 以期能反映植绥螨科的真实进化历程。

关键词: 植绥螨科; 线粒体基因组; 基因重排; 系统发育



开放科学标识码
(OSID 码)

Research progress on mitochondrial genomes of Phytoseiidae

HE Gangxian, DONG Wenge*

*Institute of Pathogens and Vectors, Yunnan Provincial Key Laboratory for Zoonosis Control
and Prevention, Dali University, Dali, Yunnan 671000, China*

Abstract: Phytoseiidae belongs to the superfamily Ascoidea. Most phytoseiid mites are important natural enemies of harmful mites and pests and have important application value in agricultural production. The mitochondrial genome has a unique signature that has attracted extensive attention from biologists. This paper reviews the structure, non-coding regions, base composition, gene rearrangement, and tRNA characteristics of the mitochondrial genome of Phytoseiidae. Its features are as follows: (1) the largest mitochondrial genome of Chelicerata was found in the Phytoseiidae; (2) the AT content of the non-coding regions of the mitochondrial genomes of the Phytoseiidae varies greatly; coding regions are similar; (3) Phytoseiidae mitochondrial genomes have undergone varying degrees of gene rearrangement; (4) the tRNA secondary structure of some species of Phytoseiidae has been truncated and base mismatched; and some phytoseiid mites have anticodon mutations. In future studies, we will increase the sample of the mitochondrial genome determination in key groups of Phytoseiidae and further analyze the reasons for the large number of gene rearrangements in Phytoseiidae to obtain the real evolutionary process of Phytoseiidae species.

Key words: Phytoseiidae; mitochondrial genome; gene rearrangement; phylogenetic

从 1981 年人类线粒体基因组首次被测定, 随后许多动物线粒体基因组测序工作相继展开。线粒体基因组 (mitochondrial DNA, mtDNA) 具有自身遗传体系, 分子质量小、点突变率高、进化速率快, 成为分子进化生物研究的热点。线粒体基因组是共价闭合环状双链 DNA 分子, 其大小在 15~19 kb, 大部分动物线粒体基因组包含 13 个蛋白编码基因 (细胞色素 b 脱辅基酶 *cob*、ATP 合成酶亚基 *atp6* 和 *atp8*、细胞色素 C 氧化酶亚基 *cox1*~3、

NADH 脱氢酶亚基 *nad1*-6 和 *nad4L*)、2 个核糖体 RNA 的基因 (*rrnS* 和 *rrnL*)、22 个转运 RNA 基因 (tRNAs) 和一个非编码区 (non-coding region 或者 NCR) (刘天祥等, 1998)。线粒体基因组是研究动物进化的重要分子标记, 被广泛应用于种群遗传结构、物种鉴定、基因组进化、基因交流、生物地理学和系统发育的研究 (Avice, 1986)。

植绥螨科 Phytoseiidae 隶属于节肢动物门 Arthropoda 螯肢动物亚门 Chelicerata 蛛形纲 Arachni-

收稿日期 (Received): 2022-06-22 接受日期 (Accepted): 2022-09-15

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31660314、32060143)

作者简介: 何港贤, 男, 硕士研究生。研究方向: 病原生物学。E-mail: 3034776186@qq.com

* 通信作者 (Author for correspondence), 董文鸽, E-mail: dongwenge2740@sina.com

da 蜱螨亚纲 Acari 中气门目 Mesostigmata 囊螨总科 Ascoidea, 是自然界常见的天敌类群, 能捕食多种小型吸汁性有害生物, 多数具有生物防治的利用潜力, 以叶螨、细须螨等为食, 也经常捕食蓟马、粉虱、蚜虫等有害昆虫(方小端等, 2014)。由于一些农业害螨对农药产生了抗性, 所以植绥螨作为农业害螨的天敌应用于生物防控具有广泛前景(郝慧华等, 2009)。但植绥螨在亚科和属级阶元的分类上尚未形成一致意见。目前采用较多的分类方法为 Chant & McMurtry (2005) 提出的将植绥螨科分为钝绥螨亚科 Amblyseinae、盲走螨亚科 Typhlodrominae 和植绥螨亚科 Phytoseiinae 约 70 属(朱群, 2007; Demite *et al.*, 2014)。为系统掌握植绥螨科线粒体基因组特征, 了解植绥螨科物种间的真实的进化过程, 本文综述了植绥螨科线粒体基因组的研究现状, 并讨论了当前存在问题及未来研究方向。

1 植绥螨科线粒体基因组的结构

迄今为止, 已测定的 6 种植绥螨科物种为西方盲走螨 *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt)、智利小植绥螨 *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot、尼氏真绥螨 *Euseius nicholsi* (Ehara et Lee)、津川钝绥螨 *Amblyseius tsugawai* Ehara、斯氏钝绥螨 *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot 和 *Neoseiulus womersleyi* (Schicha), 其线粒体基因组大小分别为 24961、16199、15524、15853、16903 和 16385 bp(图 1)。

西方盲走螨线粒体基因组是目前已测定的螯肢动物门线粒体基因组中最大的, 编码区存在 18 个重复的基因和巨大的间隔区 (Jeyaprakash & Hoy, 2007)。Dermauw *et al.* (2010) 重新测定西方盲走螨线粒体基因组(约 20 kb), 怀疑西方盲走螨线粒体基因组存在相同的控制区, 因而出现了 PCR 伪产物。正常情况下, 已测的植绥螨科种的线粒体基因组呈超螺旋共价闭环环状分子, 但在非编码区组装失败的情况下, 则不能组装为环状分子(Zhang *et al.*, 2021)。西方盲走螨与另外 5 种植绥螨线粒体基因组不同的是, 其在扩增完整的线粒体基因组上使用了多种引物进行分段扩增线粒体基因组, 最后组装合成。西方盲走螨完整线粒体基因组分成单一区、重复区和一个小的三重复区。其中单一区包含 35 个基因和 2 个非编码区, 缺失 2 个蛋白编码基因 *nad3* 和 *nad6*, 这是首次在西方盲走螨中出现蛋白编码基因的缺失。而后研究人员发现, 西方

盲走螨的 *nad3* 基因未丢失, 但一直没有找到 *nad6* 基因。西方盲走螨和智利小植绥螨都存在 4 个非编码区(>50 bp), 但西方盲走螨多出了一个大的间隔区, 这可能也是蛋白编码基因丢失的一个原因。在尼氏真绥螨和斯氏钝绥螨中分别只有 21 个 tRNA, 这可能是由于缺失 tRNA 基因, 也可能是线粒体基因组组装过程的失败的原因(Xin *et al.*, 2016; Zhang *et al.*, 2021)。此外, tRNA 的缺失还可能与其非典型的三叶草式二级结构有关, 在分析中易把它忽略, tRNA 数量以及结构情况还需进一步确认。

大多数动物的线粒体基因组呈典型的闭环环状双链结构 DNA 分子, 在双链结构中, 2 条链通常编码 37 个基因, 一条链编码大部分的基因, 也称 J 链、H 链或者重链; 另一条链编码较少的基因, 也称为 N 链、L 链或者轻链(刘静和边讯, 2021)。由于前期对线粒体基因组的研究较少, 陈芬(2011)、王备新和杨莲芳(2002)认为, 线粒体 DNA 具有无间隔区和内含子的优点, 这种观点后来被证实是错误的。随着线粒体基因组研究的深入, 研究人员发现, 很多动物的粒体基因组存在着内含子和间隔区(李宏等, 2013; 张艳芳和董文鸽, 2020)。迄今为止测定的 6 种植绥螨线粒体基因组中, 智利小植绥螨、津川钝绥螨和 *Neoseiulus womersleyi* 的线粒体基因组编码 37 个基因, 而西方盲走螨线粒体基因组编码 53 个基因, 尼氏真绥螨和斯氏钝绥螨的线粒体基因组分别编码 36 个基因(Dermauw *et al.*, 2010; Jeyaprakash & Hoy, 2007; Xin *et al.*, 2016; Zhang *et al.*, 2021)(图 1)。线粒体基因组中每个基因的功能各不相同, 有的基因相对保守, 有的基因则有较高的突变频率。*Cox1*、*cob*、*rrnS* 和 *rrnL* 基因被广泛用作通用引物的基因。*Cox1* 基因有物种特异性, 通常作为条形码做物种鉴定; *cob* 基因进化速度适中, 与高度保守蛋白相关, 在物种特异性上具有较大的优势; *rrnS* 和 *rrnL* 基因种属间差异不大, 进化比较缓慢, 适合进行基因组扩增来获得完整的线粒体基因组。非编码区又称为 D-loop 区, 也可以叫做控制区(control region 或 CR)。非编码区可以分成终止序列区、中央保守区和保守序列区 3 个区段, 由于不编码基因, 在进化过程中受到的选择压力相对较小, 是整个线粒体基因组中序列和长度变异最大的区域。

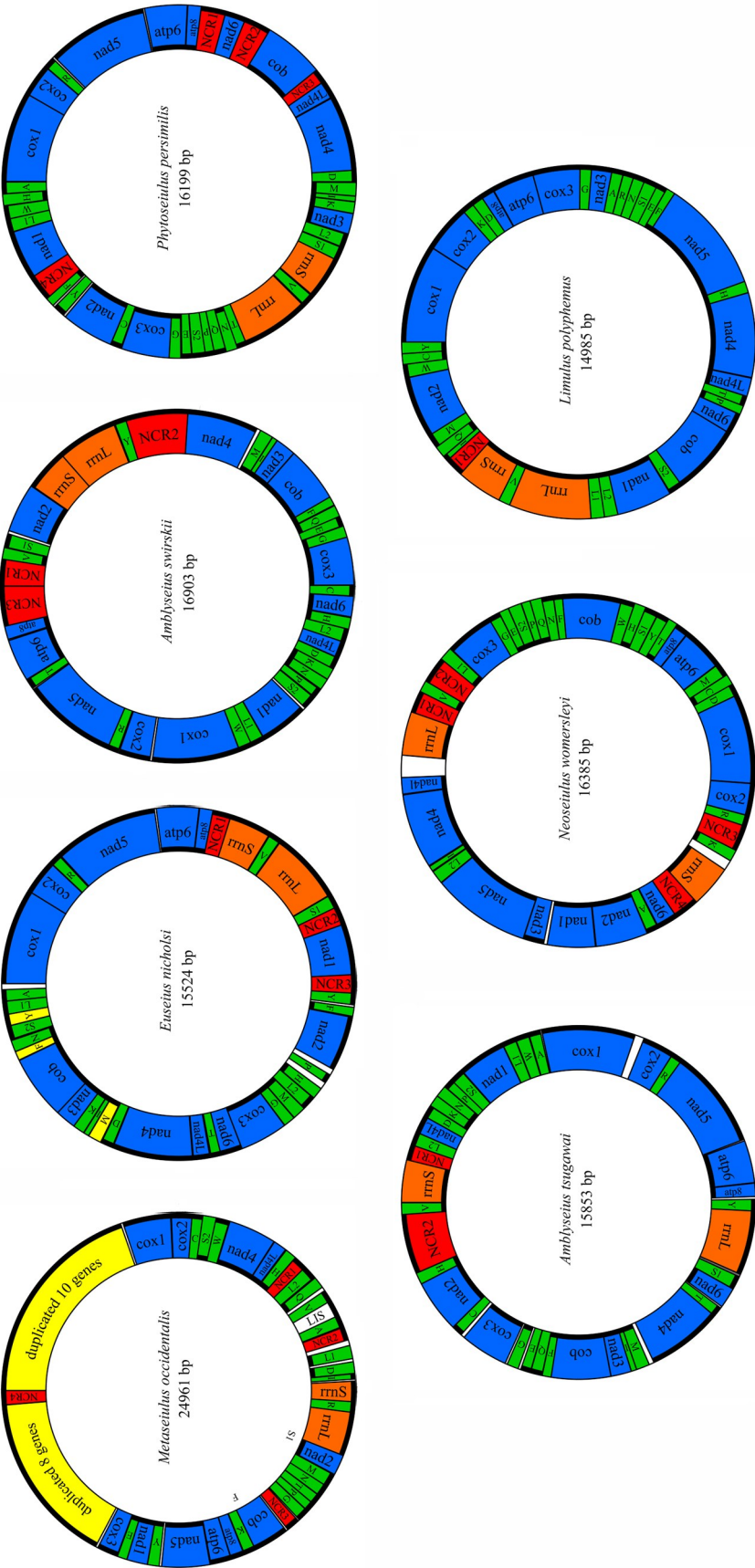


图 1 6 种植缓螨科的线粒体基因组结构图

Fig.1 Map of the mitochondrial genome of six Phytoseiidae

蓝色: 蛋白质编码基因; 绿色: tRNA 基因; 橙色: rRNA 基因; 红色: 重复基因; 黄色: 非编码区; 空白区域: 基因间隔区; LIS: 巨大的间隔区; tRNA 根据 IUPAC-IUB 标准使用相应氨基酸缩写; 粗线表示所在 J 链的基因; 粗线表示所在 N 链的基因。

Blue: PGCs; Green: tRNA gene; Orange: rRNA gene; Red: Noncoding region; Yellow: Noncoding region; Empty space: Intergenic region; LIS: Large intergenic spacer. TRNA according to IUPAC-IUB standard corresponding amino acid abbreviations used a single letter. The thick black line on the outside of the ring indicates the gene in the J chain, the thick black line inside the ring represents the gene in the N chain.

2 植绥螨科线粒体基因组的非编码区

非编码区在线粒体基因组中突变的速度相对较快,主要功能是对线粒体基因复制和表达过程的调控(李爱玲等,2004;袁明龙和王进军,2012)。目前,关于植绥螨科物种非编码区研究尚未报道,本文用 Geneious prime 软件对植绥螨科物种的线粒体基因组进行分析,发现 6 种植绥螨线粒体基因组的非编码区数量存在差异(表 1),且非编码区的大小和 AT 含量也存在一定的差异(表 2),从表 2 中可看出,植绥螨科线粒体基因组非编码区 AT 含量在 69.6%~92.1%,其中非编码区最小的是智利小植绥螨,AT 含量达到了 81.2%,尽管 NCR3 在智利小植绥螨中最小,但它在 4 个非编码区中是较为保

守的,原因是它的 NCR3 中存在着短基序(5'-AGT-GAGA-3')(Dermauw *et al.*,2010),短基序的存在意味着 NCR3 在另外 3 个非编码区中更加保守(图 2)。而斯氏钝绥螨的非编码区 AT 含量在植绥螨科中有着最高值 92.1%和最低值 69.6%,且它的非编码区大小在 6 种植绥螨中是最大的,可能暗示着线粒体基因组非编码区正发生较快的变异,或不断地发生进化。非编码区的高 AT 含量以及物种中存在的多个非编码区可能暗示同一种属的非编码区发生了协同进化(Shao *et al.*,2006)。同时,非编码区的存在能够加快线粒体基因组的复制速率(Jeyapraakash & Hoy,2007),加之不受核基因的调控,使得非编码区更易发生突变,加速了物种的进化。

表 1 植绥螨科物种线粒体基因组 (西方盲走螨未计入重复区域的基因)

种 Species	基因组大小 Genome size/bp	基因数量/个 Number of genes			非编码区数量/个 Number of non-coding regions
		PCGs	rRNAs	tRNAs	
西方盲走螨 <i>Metaseiulus occidentalis</i>	24961	11	2	22	4
智利小植绥螨 <i>Phytoseiulus persimilis</i>	16199	13	2	22	4
尼氏真绥螨 <i>Euseius nicholsi</i>	15524	13	2	21	3
津川钝绥螨 <i>Amblyseius tsugawai</i>	15853	13	2	22	2
斯氏钝绥螨 <i>Amblyseius swirskii</i>	16903	13	2	21	3
<i>Neoseiulus womersleyi</i>	16385	13	2	22	4

表 2 植绥螨科物种非编码区的概况

种 Species	NCR 长度/bp (AT 含量/%) NCR length/bp (AT content/%)			
	NCR1	NCR2	NCR3	NCR4
西方盲走螨 <i>Metaseiulus occidentalis</i>	311 (79.1)	310 (79.4)	311 (79.4)	311 (78.8)
智利小植绥螨 <i>Phytoseiulus persimilis</i>	555 (75.1)	578 (75.1)	112 (81.2)	568 (75.5)
<i>Neoseiulus womersleyi</i>	517 (88.0)	587 (77.7)	572 (77.6)	554 (77.3)
尼氏真绥螨 <i>Euseius nicholsi</i>	386 (78.0)	279 (77.4)	335 (72.2)	
斯氏钝绥螨 <i>Amblyseius swirskii</i>	622 (92.1)	1073 (72.0)	825 (69.6)	
津川钝绥螨 <i>Amblyseius tsugawai</i>	235 (82.1)	888 (78.8)		

7381 ttaatcatat tattttcgt aatatagat aaaaataacc ctgtaataat ttggaatatt
7441 aaacatatc ctaataaaaa tcctagattt catcaataat agatatttga gggcataggt
7501 atataataat tttttattga aatgtttatc ataaatatag cacaaggtaa gaggaaaaaa
7561 gaactccttt atagttaaac ttttttattt agtcaggtta tagtgaga a ttattataat
7621 atttactaat tattttgtta aaaataatta attttaattt taagagtaat aatatttatt

图 2 智利小植绥螨的 NCR3 中存在的短基序
Fig.2 Short motif present in NCR3 of *P. persimilis*

3 植绥螨科线粒体基因组的碱基组成

已测出的大多数节肢动物线粒体基因组的碱基组成 AT 含量较高,植绥螨科也不例外,已测定的植绥螨科线粒体基因组 AT 含量范围在 76.6%~79.8%(表 3),与袁明龙和王进军(2012)和 Salvato

et al. (2008)得出的结论一致。植绥螨科线粒体基因组的高 AT 含量,反映在密码子的使用上是核苷酸 A 和 U 的摆动位置优于 C 和 G,且密码子的缺失以 C 和 G 为主(Dermauw *et al.*,2009)。

植绥螨中也出现了链特异性偏倚,链特异性偏倚的良好指标通过 GC 偏倚 (G% - C%)/(G% +

C%) 和 AT 偏倚 ($A\% - T\% / (A\% + T\%)$) 来反映 (Dermauw *et al.*, 2009; Hassanin, 2006)。GC 偏倚通常在 J 链中是正的, 在 N 链中是负的, 在植绥螨科中情况略有不同(表 3)。从表 3 看出, 西方盲走螨和 *Neoseiulus womersleyi* 的 GC 偏倚和 AT 偏倚与其他植绥螨完全不同, 但这种情况只出现在少数物种中, 如 *U. foili* 的 AT 偏倚为 0.201(袁明龙和王进军, 2012)。此外, *Neoseiulus womersleyi* 与钝绥螨属的 2 个种的偏倚值完全相反, 可以作为 *Neoseiulus womersleyi* 不属于钝绥螨属的一个佐证。

链的特异性偏倚会导致 AT 偏倚和 GC 偏倚的产生, 对于发生 AT 偏倚和 GC 偏倚的机制可以从单链分析, 链偏倚可能与复制和转录 2 个过程有关 (Arabi *et al.*, 2012); 在这 2 个过程中突变偏倚的强度与每个基因处于单链状态的时间长短有关。富

含 TG 的链在单链形式中比其互补链的时间更长, 使得 TG 暴露于更高水平的突变 (Arabi *et al.*, 2012; Brown & Clayton, 2006; Roberti *et al.*, 2006)。AT 偏倚不只出现在植绥螨中, 在真菌中也会出现, Nguyen *et al.* (2020) 对路德类酵母 *Saccharomyces ludwigii* Hansen 线粒体基因组研究表明, 路德类酵母的线粒体基因组中较高的 AT 含量可能导致了 AT 偏倚的发生, 且 GC 偏倚的绝对值一般高于 AT 偏倚的绝对值, 植绥螨中也一样, 对于路德类酵母中出现 AT 偏倚原因可能是缺乏独立核酸内切酶基因或者存在进化机制增加了 AT 含量, 线粒体的温度比细胞其他部分高 10 ℃、线粒体内 dNTP 池与胞质 dNTP 池处于不平衡状态等原因 (Nguyen *et al.*, 2020), 这可能也是植绥螨科线粒体基因组出现 AT 偏倚的原因。

表 3 植绥螨的碱基含量及偏倚情况表
Table 3 Base content and bias of phytoseiid mites

种 Species	AT 含量 AT content/%	Genbank 登录号 Genbank accession number	GC 偏倚 GC skew	AT 偏倚 AT skew
西方盲走螨 <i>Metaseiulus occidentalis</i>	76.9	EF221760	-0.279	0.103
智利小植绥螨 <i>Phytoseiulus persimilis</i>	79.8	GQ222414	0.222	-0.062
尼氏真绥螨 <i>Euseius nicholsi</i>	77.9	KM999989	0.273	-0.109
津川钝绥螨 <i>Amblyseius tsugawai</i>	77.0	MW729376	0.262	-0.104
斯氏钝绥螨 <i>Amblyseius swirskii</i>	79.1	MW729377	0.290	-0.130
<i>Neoseiulus womersleyi</i>	76.6	MW762685	-0.312	0.097

4 植绥螨科线粒体基因组的重排

动物线粒体基因组结构通常很稳定, 排列顺序也相对保守, 因此线粒体基因重排的出现也被称为“罕见基因组改变 (rare genomic changes, RGCs)” (陈志腾和杜予州, 2016)。已测定的 6 种植绥螨线粒体基因组与古老的螯肢动物美洲蜚 *Limulus polyphemus* (L.) 的线粒体基因组 (Lavrov *et al.*, 2000) 相比, 存在大量的基因重排现象(图 3), 可以用断点距离来反映植绥螨科物种线粒体基因组的重排程度。2 个物种间基因排序的断点距离值越大, 则代表物种间线粒体基因组重排程度越高 (刘航瑞, 2017)。

由表 4 可以看出, 植绥螨与假定的祖先类型相比重排程度比较高, 断点距离都大于 30; 而厉螨科 Laelapidae、土革螨科 Ologamasidae 和瓦螨科 Varroidae 的断点距离与祖先类型相比都小于 30, 厉螨科的林氏下盾螨 *Hypoaspis linteyini* Samsinak 与 *Coleolaelaps liui* Samsinak 和植绥螨相比具有相同的断点距离, 狄斯瓦螨、*Stylochyrs rarior* (Berle) 与植绥螨

相比也具有相近的断点距离, 这可能反映了中气门目物种存在的某种亲缘关系。土革螨科的 *Stylochyrs rarior* 与假定的祖先类型蜚相比, 断点距离值只有 5, 表明 *S. rarior* 的重排程度较低。而在 3 个不同国家采的狄斯瓦螨有着不同的断点距离, 说明同一物种线粒体基因组出现了重排, 但重排程度不高, 在某种程度上说明了因地理差异、生存环境的不同导致同一物种向不同方向进化的趋势。

已测定的 6 种植绥螨比较典型的几个基因位置和方向的变化如下: rRNA 在原始节肢动物的线粒体基因组中位于 N 链上且靠近最大的非编码区, 但在西方盲走螨、智利小植绥螨、尼氏真绥螨和斯氏钝绥螨中位于 J 链并且呈倒置状态, 在 *Neoseiulus womersleyi* 中发生了移位, 而在津川钝绥螨中 *rrnL* 基因发生了异位倒置。在线粒体基因组中, 保守的终止七聚体 5'-TGGCAGA-3' 特征序列通常位于 2 个 rRNA 的下游, 被认为是真核生物的终止位点 (Valverde *et al.*, 1994), 但在西方盲走螨的 *rrnS* 基因的上游发现了这个序列 (Jeyaprakash & Hoy,

2007; Shao *et al.*, 2005, 2006), 在另外 5 种植绥螨 基因组频繁的发生基因重组和基因重排。中并未发现此现象,这暗示着西方盲走螨线粒体基

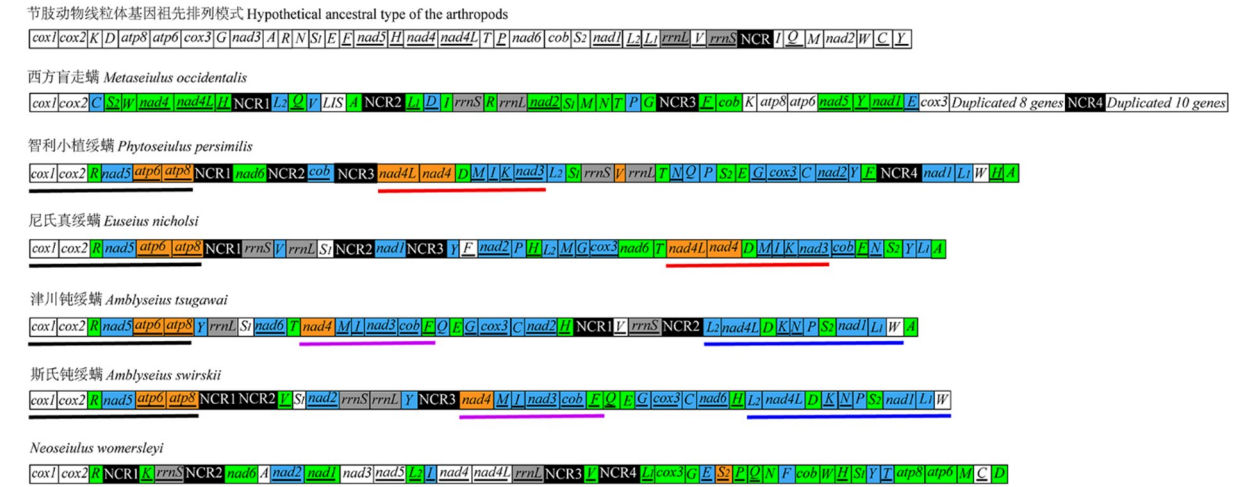


图 3 植绥螨基因排列图与节肢动物祖先的排列图

Fig.3 The gene arrangement of phytoseiid mite and the arrangement of the arthropod ancestor *L. polyphemus*

绿色: 基因移位; 橙色: 基因倒置; 蓝色: 基因异位倒置; 灰色: *rrnS* 和 *rrnL*; 黑色: 非编码区; 彩色线条: 物种相似的基因簇。
Green: Gene shifting; Orange: Gene inversion; Blue: Gene heterotopic inversion; Gray: *rrnS* and *rrnL*;
Black: Noncoding region; Colour line: Species similar gene cluster.

表 4 通过 CREx 所计算出物种之间基因排序的断点距离

Table 4 Breakpoint distance of gene ordering between species calculated by CREx

种 Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1.假定的祖先类型 Putative ancestral type										
2.智利小植绥螨 <i>Phytoseiulus persimilis</i>	31									
3.津川钝绥螨 <i>Amblyseius tsugawai</i>	33	22								
4.斯氏钝绥螨 <i>Amblyseius swirskii</i>	33	25	14							
5. <i>Neoseiulus womersleyi</i>	32	25	30	29						
6. <i>Coleolaelaps c.f. liui</i>	16	32	34	33	32					
7.林氏下盾螨 <i>Hypoaspis linteyini</i>	16	32	34	33	32	4				
8. <i>Stylochyrs rarior</i>	5	31	33	33	32	19	19			
9.狄斯瓦螨 <i>Varroa destructor</i> AJ493124	14	32	34	32	33	18	18	17		
10.狄斯瓦螨 <i>Varroa destructor</i> AY163547	18	33	34	32	34	22	22	19	10	
11.狄斯瓦螨 <i>Varroa destructor</i> AP019523	15	32	34	32	33	18	18	17	2	9

通常在动物线粒体基因组中基因簇 *rrnS-trnV-rrnL* 是比较保守的, 而且在基因 *rrnS* 和 *rrnL* 中一般仅有一个 tRNA 基因或直接相连 (Boore, 1999; Shao *et al.*, 2005, 2006), 但在已测定的植绥螨科线粒体基因组中, 只有智利小植绥螨和西方盲走螨符合上述情况, 其余 4 种植绥螨不符合 (表 5)。植绥螨 *rrnS-trnV-rrnL* 基因簇的改变可能说明植绥螨线粒体基因组时刻发生着基因顺序的改变, 物种进化时刻进行着。虽然 6 种植绥螨线粒体基因组都有各自的排列顺序, 但基因簇 *cox1-cox2-trnR-nad5-atp6-atp8* 在钝绥螨属、智利小植绥螨和尼氏真绥螨中均共享 (图 3), 但是在西方盲走螨和 *Neoseiulus womersleyi* 却无共享基因簇 (Zhang *et al.*, 2021), 表明这

些物种的基因排列存在差异, 也是 *Neoseiulus womersleyi* 不属于钝绥螨属的证据之一。

表 5 植绥螨科部分种的 *rrnS* 和 *rrnL* 中间基因分布

Table 5 *rrnS* and *rrnL* intermediate genes in some species of Phytoseiidae

种 Species	<i>rrnS</i> 和 <i>rrnL</i> 中间基因分布 Distribution of intermediate genes in <i>rrnS</i> and <i>rrnL</i>
津川钝绥螨 <i>Amblyseius tsugawai</i>	17 个基因+CR 17 genes+CR
斯氏钝绥螨 <i>Amblyseius swirskii</i>	CR
<i>Neoseiulus womersleyi</i>	10 个基因+CR 10 genes+CR
尼氏真绥螨 <i>Euseiulus nicholsi</i>	1 个基因+CR 1 gene+CR

5 植绥螨科线粒体基因组 tRNA 的特征

tRNA 基因典型的二级结构理论上认为近似三叶草式结构,在这个结构中有 4 个臂:氨基酸结构臂(AA-arm)、DHC 臂(D-arm, D 臂)、反密码子臂(AC-arm)和 TΨC 臂(T-arm, T 臂)。但在蜱螨类的 tRNA 中,寄螨总目 Parasitiformes [平均长度(62.0±1.3) bp] 和真螨目 Acariformes [平均长度(54.8±1.0) bp] tRNA 的长度都比美洲鲎[(66.3±2.5) bp]的短(Yuan *et al.*, 2010),有一部分 tRNA 基因无法形成三叶草式二级结构,即存在 D 臂缺失、T 臂缺失或者 D 臂和 T 臂都缺失的情况(董彦, 2017; Yuan *et al.*, 2010)。用 tRNAscan-SE 和 ARWEN 可以从基因序列中查找 tRNA 基因并构建二级结构图。

很多动物线粒体基因组丝氨酸 *trnS*₁ (AGN) 基因的 D 臂缺失,所以常被认为是动物的一个祖征(董彦, 2017)。寄螨目的植绥螨科也存在上述 *trnS*₁ (AGN) 基因的 D 臂缺失的现象,智利小植绥螨除了丝氨酸的 D 臂缺失,*trnC* 基因也出现了缺失 D 臂的情况,这种情况较少见(Dermauw *et al.*, 2010)。

Jeyaprakash & Hoy (2007) 发现西方盲走螨的所有 tRNA 基因 T 臂都缺失,这种情况是不同寻常的。通常存在的 TV 替换环是真螨目、蝎目 Scorpiones 等的 tRNA 基因的典型特征。Dermauw *et al.* (2010) 对智利小植绥螨的 tRNA 结构分析表明,所有的 tRNA 二级结构都存在 T 臂,因而对于西方盲走螨 tRNA 基因 T 臂都缺失的情况表示怀疑,通过 tRNA-scan SE,发现参数设置有误,导致 tRNA 结构出现预测错误。通过“Mito/ Chloroplast”设置重复分析,得出西方盲走螨 *trnD*、*trnG*、*trnH*、*trnK*、*trnL*₁、*trnM*、*trnP*、*trnS*₂、*trnT* 和 *trnW* 基因具有完整的 T 臂结构,同时通过 ARWEN 发现,*trnR* 基因也具有典型的三叶草式二级结构,*trnC* 基因在西方盲走螨中同样也出现 D 臂缺失的情况。

通过 ARWEN 的预测分析表明,在尼氏真绥螨的 tRNA 基因中,21 个 tRNA 中,*trnS*₁ 缺失 D 臂,*trnG* 缺失 T 臂。在 *Neoseiulus womersleyi* 的 tRNA 基因中,*trnS*₁ 和 *trnC* 基因的 D 臂缺失,与智利小植绥螨发生的情况一致。它们的 D 臂缺失的现象暗示植绥螨科物种有比较相似的分子特征。而在钝绥螨属的津川钝绥螨和斯氏钝绥螨中,tRNA 基因的

缺失也有相似的情况,即 *trnS*₁ 和 *trnC* 基因缺失 D 臂,在这 2 个种中 *trnG* 基因的 T 臂缺失,不同的是在津川钝绥螨 *trnV* 基因中缺失 T 臂,斯氏钝绥螨的 *trnP* 基因缺失 T 臂。

此外,这 6 种植绥螨 tRNA 的二级结构都存在不同程度的碱基错配现象,如智利小植绥螨 *trnV* 基因的 T 臂 U-U 错配、*trnL*₂ 基因的 D 臂 G-U 错配等;西方盲走螨 *trnC* 基因的密码子臂的 G-U 错配、*trnG* 基因的 D 臂 G-U 错配等;在另外的 4 种植绥螨中也出现了常见的 G-U 错配的情况。对于 tRNA 基因中的碱基错配以及 D 臂或 T 臂的丢失,推测这可能是植绥螨科的共有衍征,尤其是 G-U 错配对于维持 tRNA 的三叶草式二级结构有重要的作用(张丹丽等, 2019)。

除了植绥螨的碱基错配情况,植绥螨的反密码子也出现了突变而使用了非常规的反密码子,如津川钝绥螨的 *trnK* 基因的反密码子由 UUU 突变成了 CUU,斯氏钝绥螨的 *trnF* 基因由 GAA 突变为 AAA 等,推测可能与植绥螨线粒体基因组的基因突变或者基因重排有关,植绥螨物种的线粒体基因组发生剧烈重排,以至于西方盲走螨的大部分 tRNA 基因的平均长度普遍小于节肢动物的平均长度(Jeyaprakash *et al.*, 2007),且 tRNA 基因反密码子也同样出现了变异。

尼氏真绥螨有 21 个 tRNA 基因,与斯氏钝绥螨不同的是,尼氏真绥螨的 *trnC*、*trnE*、*trnQ* 和 *trnW* 基因都丢失了(图 2),并且存在重复的 tRNA 基因(2 个 *trnY*, 2 个 *trnF*, 2 个 *trnM*)。昆虫纲的中国拟短丝蚜 *Siphyluriscus chinensis* Ulmer (*trnK* 重复)、Heptageniidae mayflies *Asionurus* (*trnM* 重复)、角翅弄蝶 *Odontoptilum angulatum* (Felder) (*trnN* 重复) 也出现了 tRNA 的重复和丢失现象(Li *et al.*, 2021; Liu *et al.*, 2021),但在植绥螨中首次出现 tRNA 重复基因,这对于探究蛛形纲与昆虫纲的系统进化有一定的帮助。而蜘蛛目 Araneae 的拟水狼蛛 *Pirata subpiraticus* Boes. et Str. 也存在 tRNA 缺失的现象(Wang *et al.*, 2016)。对于植绥螨科 tRNA 基因的重复和缺失,目前还未有明确的解释,但夏云等(2010)对两栖动物线粒体基因组的研究结果表明,tRNA 的重复和缺失均不会对密码子的使用偏好产生明显影响,而 tRNA 转入和 tRNA 反密码子的摆动可能也是植绥螨 tRNA 基因缺失的一种修补措施。

6 讨论

生物信息学在基因的变异与表达、数据的分析、分子的结构与预测等方面起到了巨大的作用,分析软件和网站的开发应用极大地节省了科研人员的时间,同时也应注意参数设置问题。如在对西方盲走螨的 tRNA 基因结构进行分析时,参数设置有误可能做出与预期不相符的结果。

在 6 种植绥螨中,西方盲走螨比较特殊:一是含有巨大的线粒体基因组;二是线粒体基因组编码较多的基因。此外,在西方盲走螨的 *trnV* 和 *trnA* 基因之间还含有一个巨大的间隔区(390 bp),这在另外 5 种植绥螨中均未见到。这些与众不同的特点可能说明西方盲走螨的线粒体基因组异常活跃,基因重排程度较高(Jeyaprakash & Hoy,2007)。

在组成简单、结构较为紧凑的线粒体基因组中,重叠区和间隔区的存在影响线粒体基因组的大小。6 种植绥螨中也确实存在着基因重叠和基因间隔区,通常来说,基因重叠很少发生在 rRNA 基因和其他基因中(吕璐,2013),但斯氏钝绥螨中却存在着 *rrnL* 和 *trnY* 基因的重叠,重叠长度 16 bp。其他 5 种植绥螨均未出现这一区域的重叠情况,虽然尼氏真绥螨也是 21 个 tRNA 基因,但它存在着其他基因的丢失与另外 3 个基因的重复。虽然斯氏钝绥螨的这一重叠区较小(16 bp),但可能有助于探究 tRNA 基因的数量差异。虽然线粒体基因组间隔区的数量较少,但他们可能和物种的进化存在着某种关联。一般来说,间隔区长度不超过 100 bp,间隔区过长则可能有一定的调控作用(吕璐,2013),但是在西方盲走螨、尼氏真绥螨、津川钝绥螨和 *Neoseiulus womersleyi* 中都存在着长度大于 100 bp 的间隔区,在一些其他物种如半翅目的 *Triatoma dimidiatcr* (Dotson & Beard,2001) 也存在着与西方盲走

螨(390 bp)一样较大的间隔区,大小达到了 314 bp。*Triatoma dimidiatcr* 的线粒体的间隔区被认为可能编码基因,西方盲走螨丢失的 *nad6* 基因可能就在 390 bp 的间隔区,这需要进一步的证实。尼氏真绥螨存在大于 100 bp 的间隔区,也可能是 tRNA 基因丢失的一个原因。而津川钝绥螨和 *Neoseiulus womersleyi* 存在长度大于 100 bp 的间隔区,可能是复制起始的区域。

对于大部分动物线粒体基因组而言,*rrnS* 基因长度小于 *rrnL* 基因,但是在植绥螨中却出现了异常的情况(表 6),*Neoseiulus womersleyi* 的 *rrnS* 基因长度大于 *rrnL* 基因,且 *Neoseiulus womersleyi* 与其他植绥螨的 *rrnL* 基因长度有较大的差异,*rrnL* 基因长度小于植绥螨的 *rrnL* 基因的平均长度。rRNA 基因在线粒体基因组中比较保守,进化速率较慢,也可能是 *Neoseiulus womersleyi* 不属于钝绥螨属的一个佐证。而且 *Neoseiulus womersleyi* 与其他植绥螨具有较少的共享基因簇(Zhang *et al.*,2021)。对于 *Neoseiulus womersleyi* 在植绥螨科中属的分类地位还需进一步研究。对于 *Neoseiulus womersleyi* 中出现的 *rrnS* 基因大于 *rrnL* 基因的罕见情况,是作者注释失误还是物种本身的特征还有待进一步研究,但是 *rrnS* 基因大于 *rrnL* 基因在植绥螨中是首次出现,在 *Neoseiulus womersleyi* 出现大规模重排,且存在较长的 *rrnS* 基因,可能预示着 *Neoseiulus womersleyi* 发生着快速进化。目前已测定的植绥螨科线粒体基因组的物种数量有限,需要对植绥螨科其他种的线粒体基因组进一步测定与分析,比较它们之间的线粒体基因组的特征,从而为系统发育、线粒体基因的研究、科内的种属关联以及植绥螨科的物种进化等问题带来更多的证据。

表 6 植绥螨科物种线粒体基因组 rRNA 的长度
Table 6 rRNA length of mitochondrial genome of Phytoseiidae species

种 Species	<i>rrnS</i> 基因长度 Length of the <i>rrnS</i> gene/bp	<i>rrnL</i> 基因长度 Length of the <i>rrnL</i> gene/bp
智利小植绥螨 <i>Phytoseiulus persimilis</i>	711	1199
西方盲走螨 <i>Metaseiulus occidentalis</i>	742	1192
尼氏真绥螨 <i>Euseius nicholsi</i>	711	1199
津川钝绥螨 <i>Amblyseius tsugawai</i>	739	1193
斯氏钝绥螨 <i>Amblyseius swirskii</i>	720	1164
<i>Neoseiulus womersleyi</i>	695	658

参考文献

- 陈芬, 2011. 基于线粒体 COI 基因和核糖体 ITS 基因的常见钝绥螨(蜱螨亚纲:植绥螨科)系统发育研究. 硕士学位论文. 南昌: 南昌大学.
- 陈志腾, 杜予州, 2016. 昆虫线粒体基因组重排的研究进展. 环境昆虫学报, 38(4): 843–851.
- 董彦, 2017. 瘿螨总科进化线粒体基因组学研究. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学.
- 方小端, 欧阳革成, 卢慧林, 郭明昉, 吴伟南, 2014. 不同防治措施柑橘园植绥螨的类群结构与多样性研究. 环境昆虫学报, 36(2): 133–138.
- 郝慧华, 王伟, 程立生, 2009. 植绥螨在农业害螨防治中的应用及其评价. 现代农业科学, 16(2): 83–86.
- 李爱玲, 张志芳, 潘沈元, 2004. 昆虫线粒体 DNA A+T 富集区的研究及其在分子进化中的应用. 中国蚕业(1): 77–79.
- 李宏, 赵雯, 陈旭, 王荣, 赵小庆, 2013. 线粒体上核糖核蛋白基因内含子与相应编码序列的相互作用分析. 内蒙古大学学报(自然科学版), 44(5): 515–524.
- 刘航瑞, 2017. 缨翅目昆虫比较线粒体基因组学研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业大学.
- 刘静, 边迅, 2021. 直翅目昆虫线粒体基因组的特征及应用. 广西师范大学学报(自然科学版), 39(1): 17–28.
- 刘天祥, 刁兆彦, 董慧琴, 1998. 叶螨线粒体 COI 基因中央区段的 PCR 扩增. 蛛形学报, 7(2): 96–102.
- 吕璐, 2013. 褐飞虱线粒体基因组与适应性进化的研究. 博士学位论文. 武汉: 武汉大学.
- 王备新, 杨莲芳, 2002. 线粒体 DNA 序列特点与昆虫系统学研究. 昆虫知识, 39(2): 88–92.
- 夏云, 彭锐, 郑渝池, 曾晓茂, 2010. 两栖动物线粒体基因组 tRNA 基因重复、丢失及其影响. 应用与环境生物学报, 16(6): 822–827.
- 袁明龙, 王进军, 2012. 蜱螨线粒体基因组研究进展. 昆虫学报, 55(4): 472–481.
- 张丹丽, 张苗苗, 田菁, 李悦锐, 张虎芳, 2019. 蝎蟾次目线粒体基因组 22 个 tRNA 基因的比较研究(半翅目:异翅亚目). 山西农业大学学报(自然科学版), 39(1): 27–34.
- 张艳芳, 董文鸽, 2020. 多板虱属(吸虱亚目:多板虱科)裂化线粒体基因组研究进展. 中国病原生物学杂志, 15(7): 859–864.
- 朱群, 2007. 中国植绥螨分类及高级阶元系统发育研究. 硕士学位论文. 贵阳: 贵州大学.
- ARABI J, JUDSON M L, DEHARVENG L, LOURENCO W R, CRUAUD C, HASSANIN A, 2012. Nucleotide composition of CO I sequences in Chelicerata (Arthropoda): detecting new mitogenomic rearrangements. *Journal of Molecular Evolution*, 74(1/2): 81–95.
- AVISE J C, 1986. Mitochondrial DNA and the evolutionary genetics of higher animals. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*, 312: 325–342.
- BOORE J L, 1999. Animal mitochondrial genomes. *Nucleic Acids Research*, 27(8): 1767–1780.
- BROWN T A, CLAYTON D A, 2006. Genesis and wanderings: origins and migrations in asymmetrically replicating mitochondrial DNA. *Cell Cycle*, 5(9): 917–921.
- CHANT D, MCMURTRY J, 2005. A review of the subfamily *Amblyseiniinae muma* (Acari: Phytoseiidae): part VI. the tribe Euseiini n. tribe, subtribes Typhlodromalina n. subtribe, Euseiina n. subtribe, and Ricoseiina n. subtribe. *International Journal of Acarology*, 31(3): 187–224.
- DERMAUW W, VANHOLME B, TIRRY L, LEEUWEN T V, 2010. Mitochondrial genome analysis of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* and a revisit of the *Metaseiulus occidentalis* mitochondrial genome. *Genome*, 53(4): 285–301.
- DERMAUW W, VAN L 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.
- DEMITE P R, MCMURTRY J A, DE MORAES G J, 2014. Phytoseiidae database: a website for taxonomic and distributional information on phytoseiid mites (Acari). *Zootaxa*, 3795: 571–577.
- DOTSON E M, BEARD C B, 2001. Sequence and organization of the mitochondrial genome of the Chagas disease vector, *Triatoma dimidiata*. *Insect Molecular Biology*, 10(3): 205–215.
- 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. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38(1): 100–116.
- JEYAPRAKASH A, HOY M, 2007. The mitochondrial genome of the predatory mite *Metaseiulus occidentalis* (Arthropoda: Chelicerata: Acari: Phytoseiidae) is unexpectedly large and contains several novel features. *Gene*, 391(1/2): 264–274.
- LAVROV D V, BOORE J L, BROWN W M, 2000. The complete mitochondrial DNA sequence of the horseshoe crab *Limulus polyphemus*. *Molecular Biology and Evolution*, 17(5): 813–824.
- LI R, LEI Z, LI W, ZHANG W, ZHOU C, 2021. Comparative mitogenomic analysis of *Heptageniid mayflies* (Insecta: Ephemeroptera): conserved intergenic spacer and tRNA gene duplication. *Insects*, 12(2): 1–15.

- LIU J, XIAO J, HAO X, YUAN X, 2021. Unique duplication of trnN in *Odontoptilum angulatum* (Lepidoptera: Pyrginae) and phylogeny within Hesperidae. *Insects*, 12(4): 1–14.
- NGUYEN D T, WU B, XIAO S, HAO W, 2020. Evolution of a record-setting AT-rich genome: indel mutation, recombination, and substitution bias. *Genome Biology and Evolution*, 12(12): 2344–2354.
- ROBERTI M, BRUNI F, POLOSA P L, GADALETA M N, CANTATORE P, 2006. The *Drosophila* termination factor DmTTF regulates in vivo mitochondrial transcription. *Nucleic Acids Research*, 34(7): 2109–2116.
- 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.
- SHAO R F, BARKER S C, 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). *Journal of Molecular Evolution*, 63(2): 251–261.
- SHAO R F, MITANI H, BARKER S C, TAKAHASHI M, FUKUNAGA M, 2005. Novel mitochondrial gene content and gene arrangement indicate illegitimate inter-mtDNA recombination in the chigger mite, *Leptotrombidium pallidum*. *Journal of Molecular Evolution*, 60(6): 764–773.
- VALVERDE J R, MACRO R, GARESSE R, 1994. A conserved heptamer motif for ribosomal RNA transcription termination in animal mitochondria. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91(12): 5368–5371.
- WANG Z L, LI C, FANG W Y, YU X P, 2016. The complete mitochondrial genome of wolf spider *Pirata subpiraticus* Boes. et str. (Araneae: Lycosidae). *Mitochondrial DNA Part A DNA Mapping, Sequencing, and Analysis*, 27(3): 1802–1803.
- XIN T R, QUE S Q, ZOU Z W, WANG J, LI L, XIA B, 2016. Complete mitochondrial genome of *Euseius nicholsi* (Ehara et Lee) (Acari: Phytoseiidae). *Mitochondrial DNA Part A DNA Mapping, Sequencing, and Analysis*, 27(3): 2167–2168.
- YUAN M L, WEI D D, WANG B J, DOU W, WANG J J, 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 B, HAVIRD J C, WANG E D, LV J L, XU X N, 2021. Massive gene rearrangement in mitogenomes of phyto-seiid mites. *International Journal of Biological Macromolecules*, 186: 33–39.

(责任编辑:郭莹)