评述

半翅目昆虫线粒体基因组学研究进展

郭仲龙, 袁明龙*

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

* 联系人, E-mail: yuanml@lzu.edu.cn

收稿日期: 2015-09-30; 接受日期: 2015-11-03; 网络版发表日期: 2016-01-15

长江学者和创新团队发展计划(批准号: IRT13019)、高等学校博士学科点专项科研基金(批准号: 20120211120043)和兰州大学大学生创新创业行动计划项目(批准号: 20141073001011 和 20151073001013)资助

摘要 线粒体基因组广泛应用于昆虫系统发育、分子进化、种群遗传学及谱系地理学等众多研究领域. 半翅目是昆虫纲外翅部中最大的一个目, 具有重要的经济意义. 目前, 已对 100 种半翅目昆虫进行了线粒体基因组测序, 其中 81 种在中国完成测序. 本文综述了半翅目昆虫线粒体基因组研究的已有成果, 比较分析了半翅目昆虫线粒体基因组的基本特征, 包括基因组大小、基因含量、基因重排、碱基组成、密码子使用、蛋白质编码基因的进化模式、RNA 基因及非编码区, 并系统总结了线粒体基因组数据在半翅目昆虫系统进化研究中的应用现状. 最后, 针对线粒体基因组的获得、注释和应用过程中存在的问题进行了讨论, 并提出了今后半翅目昆虫线粒体基因组学的研究重点.

关键词 半翅目, 异翅亚目, 线粒体基因组, 基因重排, 分子进化, 系统发育

半翅目(Hemiptera)属于节肢动物门(Arthropoda)昆虫纲(Insecta), 是有翅亚纲(Pterygota)外翅总目(Exopterygota)中最大的一个目. 全世界已知半翅目昆虫的数量超过 6 万种, 分属于约 133 个科^[1]. 目前, 国际上普遍认同将过去的同翅目(Homoptera)与半翅目合并为一个广义的半翅目^[2], 并分为头喙亚目(Auchenorrhyncha)、鞘喙亚目(Coleorrhyncha)、异翅亚目(Heteroptera)和胸喙亚目(Sternorrhyncha)等 4 个亚目. 其中, 异翅亚目的种类最多, 已知 4 万余种^[3]. 鞘喙亚目的种类最少, 仅有一个鞘喙蝽科(Peloridiidae)的 32 个种, 且所有种类均起源于澳大利亚大陆和南美大陆^[4]. 半翅目昆虫具有显著的形态学特征, 如口器均为刺吸式、下唇特化成喙等. 半翅目昆虫的食性非

常多样化, 其中大部分种类为植食性, 是重要的农牧业害虫, 如蚜虫(aphids)^[5,6]和盲蝽蟊(mirids)^[7,8]. 部分类群为肉食性, 如猎蝽(assassin bugs)、姬蝽(damsel bugs)和花蝽(flower bugs)等均为天敌昆虫, 是具有较好利用前景的生物防治资源. 此外, 还有极少数种类为寄生性昆虫, 如臭虫科(Cimicidae)以及引发被称为“美洲新艾滋病”的查加斯病(Chagas disease)的锥蝽亚科(Triatominae)昆虫^[9].

昆虫线粒体基因组是一个共价闭合的环状双链 DNA 分子, 长度通常为 15~18 kb, 并编码 37 个基因, 包括 13 个蛋白质编码基因, 2 个核糖体 RNA 基因(rRNA)和 22 个转运基因 RNA(tRNA)^[10,11]. 此外, 线粒体基因组通常还包括一段长度可变、在转录和复制

引用格式: 郭仲龙, 袁明龙. 半翅目昆虫线粒体基因组学研究进展. 中国科学: 生命科学, 2016, 46: 151–166

Guo Z L, Yuan M L. Research progress of mitochondrial genomes of Hemiptera insects. Sci Sin Vitae, 2016, 46: 151–166, doi: 10.1360/N052015-00229

过程中起调控作用的非编码区,即线粒体控制区(control region)^[10,12,13]。由于该段序列具有较高的A+T含量,因此在昆虫线粒体基因组中,控制区也常被称为A+T富集区。相比单个基因或少数基因而言,线粒体基因组作为一个完整的基因组,对于构建昆虫的系统进化关系具有明显优势。目前,线粒体基因组因具有稳定的基因组成、相对保守排列顺序、母系遗传、极少发生重组等特点,已被广泛应用于分子进化、系统发育、谱系遗传学及种群遗传结构等方面的研究^[10,11,14,15]。近年来,随着分子生物学技术特别是新一代测序技术(next-generation sequencing, NGS)的发展,越来越多的半翅目昆虫获得了线粒体基因组序列,为从基因组水平上研究半翅目昆虫的系统进化关系提供了良好契机。

本文汇总了过去15年间半翅目昆虫线粒体基因组测序的成果,比较分析了半翅目昆虫线粒体基因组的基本特征,分析了目前线粒体基因组数据在半翅目昆虫系统进化研究中的应用现状,并针对线粒体基因组的获得、注释和应用过程中存在的问题进行了讨论,提出了今后半翅目昆虫线粒体基因组学的研究重点。

1 半翅目昆虫线粒体基因组测序现状

相比鳞翅目(Lepidoptera)、双翅目(Diptera)和直翅目(Orthoptera)等昆虫,半翅目昆虫线粒体基因组的测序工作开展相对较晚,直到2001年才获得了猎

蝽(*Triatoma dimidiata*)的全线粒体基因组^[16]。自此,更多的半翅目昆虫线粒体序列陆续发表。尤其是2008年后,随着中国科研人员的加入,半翅目昆虫线粒体基因组测序进入了迸发阶段(图1)。在2008~2015年的8年时间里,共获得了89种昆虫的线粒体基因组,其中81种在中国完成测序。截止2015年5月,美国国立生物技术信息中心(National Center for Biotechnology Information, NCBI)数据库共收录100种半翅目昆虫的线粒体基因组,其中83个为全线粒体基因组,17个近似完整的线粒体基因组(表1,网络版附表1)。

在目前已测线粒体基因组的100种半翅目昆虫中,来自鞘喙亚目的物种最少,仅有鞘喙总科(Peloroidea)的3个种;来自胸喙亚目的有3个总科16个物种;来自头喙亚目的有3个总科21个物种;其余60个线粒体基因组全部来自异翅亚目的6个次目。其中包括蝽次目(Pentatomomorpha)的5个总科28个物种,臭虫次目(Cimicomorpha)的3个总科21个种,蝽蝽次目(Nepomorpha)的5个总科7个种,龟蝽次目(Gerronomorpha)的1个总科2个种,而奇蝽次目(Enicocephalomorpha)和细蝽次目(Leptopodomorpha)均只有1个种。本实验室自2012年以来,陆续获得了斑须蝽(*Dolycoris baccarum*)^[58]、枸杞木虱(*Poratrioza sinica*)^[68]、横纹菜蝽(*Eurydema gebleri*)^[59]、蛛蝽(*Rubiconia intermedia*)^[59]、亚姬蝽蝽(*Corizus tetraspilus*)^[53]和地红蝽(*Pyrrhocoris tibialis*)等6种蝽次目昆虫的线粒体基因组(表1,网络版附表1)。

图1 提交到NCBI的半翅目线粒体基因组数量图

表 1 已测线粒体基因组的半翅目类群及其碱基组成^{a)}

亚目	总科	科	已测线粒体基 因组种数 [*]	(A+T)% ^{**}					参考文献
				PCG-1st	PCG-2nd	PCG-3rd	PCG-total	Mt-total	
头喙亚目 (Auchenorrhyncha)	沫蝉总科 (Cercopoidea)	长盾沫蝉科 (Aphrophoridae)	2(2)	72.21±0.22	67.68±0.14	88.34±0.58	76.08±0.07	77.17±0.26	[17,18]
		沫蝉科(Cercopidae)	6(6)	72.09±1.4	68.32±0.9	85.11±2.92	75.17±1.53	76.42±1.58	[17,19,20]
	叶蝉总科 (Cicadelloidea)	犁胸角蝉科 (Aetalionidae)	1(0)	—	—	—	—	—	[21]
		叶蝉科(Cicadellidae)	2(2)	72.36±0.56	69.49±0.66	88.92±1	76.92±0.3	78.36±0.03	[22], 未发表
		角蝉科(Membracidae)	1(1)	74.18	68.89	87.68	76.92	21.33	未发表
	蜡蝉总科 (Fulgoroidea)	飞虱科(Delphacidae)	4(3)	73.86±2.68	70.21±1.54	82.38±2.71	75.49±0.91	76.77±0.52	[23,24], 未发表
		蛾蜡蝉科(Flatidae)	1(1)	70.22	67.13	83.07	73.47	24.3	[25]
		蜡蝉科(Fulgoridae)	2(2)	71.47±0.92	67.88±0.02	82.53±4.68	73.96±1.86	75.33±1.36	[26,27]
		瓢蜡蝉科(Issidae)	1(1)	73.38	69.3	84	75.56	23.74	[28]
		光翅蜡蝉科(Ricanidae)	1(1)	71.17	68.71	85.13	75	23.93	[26]
鞘喙亚目 (Coleorrhyncha)	鞘喙蜡总科 (Peloridioidea)	鞘喙蜡科(Peloridiidae)	3(3)	65.92±0.47	65.05±0.74	74.01±1.49	68.33±0.87	69.2±0.92	[29,30,31]
异翅亚目 (Heteroptera)	臭虫总科(Cimicoidea)	花蝽科(Anthracoridae)	2(1)	70.94	67.46	89.29	75.9	23.29	[32,33]
		盲蝽科(Miridae)	5(5)	71.46±1.1	68.94±0.46	84.79±2.31	75.07±1.16	76.12±0.99	[34~37], 未发表
	网蝽总科(Naboidea)	网蝽科(Tingidae)	2(2)	72.57±0.01	69.19±0.69	86.95±0.55	76.24±0.05	77.24±0.65	[38,39]
		姬蝽科(Nabidae)	4(4)	68.15±1.85	66.8±1.43	81.6±4.64	72.18±2.6	74.14±1.3	[40,41]
	猎蝽总科 (Reduviidae)	猎蝽科(Reduviidae)	8(7)	67.05±1.57	65.65±0.54	83.08±3.77	71.92±1.79	72.37±1.67	[16,42~48]
	奇蝽总科 (Enicocephaloidea)	奇蝽科 (Enicocephalidae)	1(1)	78.3	72.74	95.07	82.04	18.06	[49]
	龟蝽总科(Gerroidea)	龟蝽科(Gerridae)	1(1)	76.48	76.4	73.68	75.52	24.72	[48]
	尺蝽总科(Hydrometridae)	尺蝽科(Hydrometridae)	1(1)	73.94	71.07	89.16	78.06	21.56	[48]
	跳蝽总科(Saltoidea)	跳蝽科(Saldidae)	1(1)	69.41	66.73	84.72	73.62	25.43	[32]
	潜蝽总科 (Naucoroidea)	潜蝽科(Naucoridae)	1(1)	65.47	65.2	79.68	70.11	29.27	[48]
	蝎蝽总科(Nepoidea)	蝎蝽科(Nepidae)	1(1)	65.27	64.51	80.36	70.04	29.58	[48]
	(Notonectidae)	仰蝽科(Notonectidae)	2(1)	70.14	67.92	89.21	75.76	24.59	[48,50]
	蝽总科 Ochteroidea	蝽科(Gelastocoridae)	1(1)	70.5	67.06	85.05	74.2	26.31	[48]
		蝽科(Ochteridae)	1(0)	—	—	—	—	—	[48]
	固头蝽总科(Pleioidea)	固头蝽科(Pleidae)	1(1)	71.67	68.22	87.42	75.77	76.47	[48]
	扁蝽总科(Aradoidea)	扁蝽科(Aradidae)	3(3)	66.8±2.16	65.39±1.28	78.98±5.61	70.39±3.01	71.32±3.05	[32,51,52]
	缘蝽总科(Coreoidea)	蛛缘蝽科(Alydidae)	2(1)	70.35	67.68	90.04	76.02	23.47	[32,50]
		缘蝽科(Coreidae)	1(1)	70.52	67.69	87.53	75.25	24.96	[32]
	长蝽总科(Lygaeoidea)	姬缘蝽科(Rhopalidae)	3(2)	69.96±0.54	67.16±0.42	87.35±1.63	74.82±0.23	75.3±0.59	[32,53,54]
		跳蝽科(Berytidae)	1(1)	71.92	67.75	90.27	76.64	22.29	[32]
		束蝽科 (Colobathristidae)	1(0)	—	—	—	—	—	[32]
		突眼长蝽科(Malcidae)	1(1)	69.01	67.61	84.02	73.55	25.32	[32,55]
		长蝽科(Lygaeidae)	2(1)	70.2	69.24	79.18	72.87	26.05	[32,56]
	蝽总科 (Pentatomoidea)	兜蝽科(Dinidoridae)	1(0)	—	—	—	—	—	[57]
		蝽科(Pentatomidae)	5(4)	70.44±1.66	67.1±0.84	87.19±2.61	74.91±1.63	75.72±1.6	[32,58~60]
		龟蝽科(Plataspidae)	2(2)	66.02±0.59	65.92±0.91	75.82±0.66	69.25±0.72	70.88±0.63	[32], 未发表
		荔蝽科(Tessaratomidae)	1(1)	67.8	66.03	86.78	73.54	25.98	[61]
		异蝽科(Urostylidae)	1(1)	69.99	68.15	83.95	74.03	24.8	[62]
	红蝽总科 (Pyrrhocoroidea)	大红蝽科(Largidae)	2(1)	74.08	68.91	89.34	77.44	24.06	[32]
		红蝽科(Pyrrhocoridae)	2(2)	70.54±1.52	67.99±0.15	89.48±1.95	76±1.21	76.8±1.26	[32], 未发表
胸喙亚目 (Sternorrhyncha)	粉虱总科 (Aleyrodoidea)	粉虱科(Aleyrodidae)	7(5)	74.99±9.12	72.6±5.04	82.1±7.35	76.56±6.3	78.7±5.37	[27,63]
		蚜总科(Aphidoidea)	6(5)	80.18±0.45	75.66±0.1	94.33±1.1	83.39±0.5	84.27±0.47	[27,64~67], 未发表
		毛管蚜科(Greenideidae)	1(1)	80.65	76.17	94.89	83.9	14.41	[65]
		木虱总科(Psyloidea)	1(0)	—	—	—	—	—	[27]
		个木虱科(Trioziidae)	1(1)	66.49	66.30	77.96	70.25	27.75	[68]

a): 括号中为完整线粒体基因组数; **: 仅计算半翅目昆虫完整线粒体基因组的(A+T)%. PCG-1st: 蛋白质编码基因第 1 位点, PCG-2nd: 蛋白质编码基因第 2 位点, PCG-3rd: 蛋白质编码基因第 3 位点, PCG-total: 蛋白质编码基因 3 个位点, Mt-total: 全线粒体基因组

2 半翅目昆虫线粒体基因组的基本特征

2.1 基因组大小与基因含量

在目前已测全线粒体基因组的 83 种半翅目昆虫中, 最大和最小的线粒体基因组均来自粉虱次目(Aleyrodomorpha)的粉虱科(Aleyrodidae), 其中粉虱(*Neomaskellia andropogonis*)的线粒体基因组最小, 长度为 14496 bp, 而最大的是温室白粉虱(*Trialetodes vaporariorum*), 长度为 18414 bp^[27]. 不同物种间线粒体基因组的大小变异, 主要是由于控制区等非编码区长度差异所致. 例如, 粉虱的控制区大小仅为 96 bp, 而温室白粉虱长达 3725 bp^[27]. 对于 17 个接近完整的半翅目昆虫线粒体基因组而言, 未能测序的位置大多位于控制区及其附近相关基因. 通常, 昆虫线粒体控制区具有 A+T 含量高、含有大量重复序列以及能形成稳定的二级结构等特征, 这些复杂的结构特征均增加了 PCR 扩增及测序难度^[32,41,59,65].

与大多数后生动物线粒体基因组相似, 目前已测的半翅目昆虫全线粒体基因组均为一闭环环状双链 DNA 分子, 并编码 37 个基因, 即 13 个蛋白质编码基因、2 个 rRNA 基因和 22 个 tRNA 基因. 值得一提的是, 来自头喙亚目、胸喙亚目和异翅亚目的 13 种昆虫, 其线粒体基因含量发生了变异, 但仅限于 tRNA 基因的丢失或重复(表 2). 11 种昆虫的 tRNA 基因发生了缺失, 其中粉虱(*N. andropogonis*)缺失的 tRNA 基因最多, 共计 4 个^[27]. 猎蝽(*Brontostoma*

colossus)^[43]和褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)的 tRNA 基因产生了重复^[23]. 棉蚜(*Aphis gossypii*)的 tRNA 基因数目虽未发生改变, 但丢失了 *trnS2*(UCN), 而具有两个 *trnL2*(UUR)^[64].

2.2 基因重排

除鞘喙亚目保留了祖先的基因排序外, 其余 3 个亚目均发生了不同程度的基因重排, 共涉及 5 个总科的 15 个物种(图 2). 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(inversion), 当多个基因发生易位和(或)倒位时, 又称为基因洗牌(gene shuffling)^[69-71]. 分析发现, 异翅亚目的 5 个种和头喙亚目的 3 个种均发生了易位; 胸喙亚目的 7 个种中, 5 个种同时发生了易位和倒位, 可能还涉及基因洗牌. 按照重排涉及的基因进行分类, 异翅亚目 5 个种和胸喙亚目 2 个种的线粒体基因重排均仅涉及 tRNA 基因, 而头喙亚目 3 个种和胸喙亚目其余的 5 个种还发生蛋白质编码基因或 rRNA 基因的大片段重排(图 2).

目前, 对基因重排现象的解释主要有 4 种模型^[69], 即复制-随机删除模型(duplication-random deletion)、复制-非随机丢失模型(duplicationnonrandom loss)、非同源性的基因组内重组(nonhomologous intragenome recombination)、非同源性的基因组间重组(nonhomologous intergenome recombination). 复制-随机删除模型是指部分基因组序列在复制的过程中,

表 2 tRNA 基因的数量变异

亚目	科	物种	数量	缺失	重复
头喙亚目 (Auchenorrhyncha)	叶蝉科(Cicadellidae)	叶蝉(<i>Homalodisca vitripennis</i>)	20	<i>trnR</i> , <i>trnF</i>	
	飞虱科(Delphacidae)	褐飞虱(<i>Nilaparvata lugens</i>)	24	—	<i>trnC</i> , <i>trnC</i>
异翅亚目 (Heteroptera)	猎蝽科(Reduviidae)	猎蝽(<i>Brontostoma colossus</i>)	23	—	<i>trnR</i>
	姬蝽科(Nabidae)	小翅姬蝽(<i>Nabis apicalis</i>)	19	<i>trnI</i> , <i>trnQ</i> , <i>trnM</i>	
	异蝽科(Urostylididae)	红足壮异蝽(<i>Urochela quadrinotata</i>)	20	<i>trnI</i> , <i>trnQ</i>	
胸喙亚目 (Sternorrhyncha)	粉虱科(Aleyrodidae)	粉虱(<i>Aleurochiton aceris</i>)	21	<i>trnI</i>	
		粉虱(<i>Aleurodicus dugesii</i>)	20	<i>trnQ</i> , <i>trnS1</i> (AGN)	
		粉虱(<i>Bemisia afer</i>)	21	<i>trnS2</i> (UCN)	
		粉虱(<i>Neomaskellia andropogonis</i>)	18	<i>trnI</i> , <i>trnA</i> , <i>trnR</i> , <i>trnN</i>	
		粉虱(<i>Tetraleurodes acaciae</i>)	19	<i>trnI</i> , <i>trnN</i> , <i>trnS1</i> (AGN)	
	蚜科(Aphididae)	棉蚜(<i>Aphis gossypii</i>)	22	<i>trnS1</i> (AGN)	<i>trnL2</i> (UUR)
		麦二叉蚜(<i>Schizaphis graminum</i>)	21	<i>trnS1</i> (AGN)	
		豌豆蚜(<i>Acyrtosiphon pisum</i>)	21	<i>trnS1</i> (AGN)	

Arthropod ground pattern

I Q M nad2 W C Y *cox1 L2 cox2 K D* *atp8* *atp6* *cox3 G nad3 A R N S I E F nad5 H nad4 nad4 L T P nad6* *cob S2 nad1 L1 rrnL V rrnS*

Heteroptera

Aradoidea: Aradidae: *Brachyrhynchus hsiaoi*, *Neuroctenus parus*

I Q M nad2 W C Y *cox1 L2 cox2 K D* *atp8* *atp6* *cox3 G nad3 A R N S I E F nad5 H nad4 nad4 L T P nad6* *cob S2 nad1 L1 rrnL V rrnS*

Reduvidae: Reduviidae: *Brontostoma colossus*

I Q M nad2 W C Y *cox1 L2 cox2 K D* *atp8* *atp6* *cox3 G nad3 A R N S I E F nad5 H nad4 nad4 L T P nad6* *cob S2 nad1 L1 rrnL V rrnS*

Pyrrhocoroidea: Pyrrhocoridae: *Dysdercus cingulatus*, *Physopelta gutta*

I Q M nad2 W C Y *cox1 L2 cox2 K D* *atp8* *atp6* *cox3 G nad3 A R N S I E F nad5 H nad4 nad4 L T P nad6* *cob S2 nad1 L1 rrnL V rrnS*

Auchenorrhyncha

Fulgoroidea: Delphacidae: *Nilaparvata lugens*

I Q M nad2 C C C W Y *cox1 L2 cox2 K D* *atp8* *atp6* *cox3 G nad3 A R N S I E F nad5 H nad4 nad4 L nad6 P T* *cob S2 nad1 L1 rrnL V rrnS*

Fulgoroidea: Delphacidae: *Nilaparvata muiri*, *Laodelphax striatellus*

I Q M nad2 C W Y *cox1 L2 cox2 K D* *atp8* *atp6* *cox3 G nad3 A R N S I E F nad5 H nad4 nad4 L nad6 P T* *cob S2 nad1 L1 rrnL V rrnS*

Stemorrhyncha

Aleyrodoidea: Aleyrodidae: *Trialeurodes vaporariorum*

I Q M nad2 W G Y C *cox1 L2 cox2 K D* *atp8* *atp6* *cox3 nad3 A R N S I E F nad5 H nad4 nad4 L T P nad6* *cob S2 nad1 L1 rrnL V rrnS*

Aleyrodoidea: Aleyrodidae: *Aleurochiton dugesii*

I M nad2 W Y C *cox1 L2 cox2 K D* *atp8* *atp6* *cox3 G nad3 A R N* *E F nad5 H nad4 nad4 L T P nad6* *cob S2 nad1 L1 rrnL V rrnS*

Aleyrodoidea: Aleyrodidae: *Aleurochiton aceris*

M nad2 W Y C *cox1 L2 cox2 K D* *atp8* *atp6* *S I E F nad5 H nad4 nad4 L T P nad6* *cob S2 R A nad3 G cox3 N Q nad1 L1 rrnL V rrnS*

Aleyrodoidea: Aleyrodidae: *Bemisia afer*, *Bemisia tabaci*

I M nad2 W Y C *cox1 L2 cox2 K* *atp8* *atp6* *S I E F nad5 H nad4 nad4 L T P nad6* *cob nad1 L1 rrnL V D Q rrnS N R A nad3 G cox3*

Aleyrodoidea: Aleyrodidae: *Neomaskellia andropogonis*

Q M nad2 S W *cox1 L2 cox2* *D atp8* *atp6* *S I E F nad5 H nad4 nad4 L T* *nad6* *cob K nad1 L1 rrnL P nad3 G cox3 C Y rrnS V*

Aleyrodoidea: Aleyrodidae: *Tetraleurodes acaciae*

M nad2 W Y C *cox1 L2 cox2 K* *atp8* *atp6* *E F nad5 H nad4 nad4 L T P nad6* *cob S2 nad1 L1 rrnL rrnS Q V nad3 G cox3 R D A*

图 2 半翅目昆虫重排现象

加横线的基因表示线粒体 N 链编码的基因, 深灰色表示发生了基因倒位, 浅灰色表示发生基因易位或基因洗牌

首先通过滑链错配产生重复的基因, 然后随机删除多余的基因或将其转化为假基因. 相比较而言, 复制-随机删除模型可以很好地解释基因易位、复制起始点附近产生的较小的非编码区、长度异质性、取代速率的极端变异和 tRNA 基因串联重复拷贝等现象^[72,73]. 然而, 复制-随机删除模型无法合理地解释基因倒位现象, 而重组模型可以对此作出较好的解释. 在这些模型中, 复制-随机删除模型已经获得部分证据的支持, 但至今仍然没有一种完美的模型可以解释所有的重排现象. 因此, 对于高度重排的线粒体基因组往往需要多个模型共同解释. 例如, 对飞虱科(Delphacidae)发生的基因易位可以用复制删除模型解释^[27], 而对粉虱科既发生易位又发生倒位的线粒体基因组需要复制-删除模型及重组模型共同解释.

2.3 碱基组成与密码子使用

与大多数昆虫相似, 已测的半翅目昆虫全线粒体基因组的碱基组成均强烈偏向 A 和 T(表 1). 其中, 粉虱(*Aleurodicus dugesii*)的 A+T 含量最高(86.33%), 而鞘喙蝽科的 *Hemiodocus leai* 最低(68.42%). 对亚目、次目及总科的平均 AT 含量比较分析发现: (i) 4 个亚目中, 胸喙亚目的 AT 含量最高(80.97%), 头喙亚目的含量较高(79.69%), 其次为异翅亚目(74.60%), 而鞘喙亚目的含量最低(69.20%); (ii) 胸喙亚目的 3 个总科中, 蚜总科(Aphidoidea)的 AT 含量最高(84.36%), 而木虱总科(Psyloidea)的最低(71.99%); (iii) 头喙亚目的 3 个总科中, 叶蝉总科(Cicadelloidea)的 AT 含量最高(78.52%), 而蜡蝉总科

(Fulgoroidea)的最低(76.09%); (iv) 异翅亚目的 6 个次目中, 奇蝽次目的 AT 含量最高(82.48%), 而蝽次目的最低(73.67%); (v) 一般来说, 同一总科的物种间的碱基含量变异较小, 如蝽总科的 A+T 含量变异小($SD=0.47\%$), 但并非总是如此, 如粉虱科不同物种间 AT 含量差异较大($SD=5.37\%$).

一般情况下, 后生动物线粒体基因组正链的 AT-偏斜为正值, GC-偏斜为负值^[74]. 从亚目、次目、总科等 3 个水平上对半翅目昆虫全线粒体基因组的碱基组成比较分析发现(图 3): (i) 除胸喙亚目正链的 A 较 T 略少(AT-偏斜=-0.01)外, 其余 3 个亚目的碱基偏斜均符合后生动物线粒体基因组的普遍规律; (ii) 头喙亚目的 AT-偏斜和 GC-偏斜均最为强烈, 异翅亚目次之, 而胸喙亚目正反链的碱基组成最为接近; (iii) 胸喙亚目的 3 个总科中, 粉虱总科具有负的 AT-偏斜(-0.13)和正的 GC-偏斜(0.16), 其余 2 个总科的碱基偏斜符合普遍规律; (iv) 头喙亚目的 3 个总科中, 蜡蝉总科的碱基组成偏斜最强(AT-偏斜=0.20, GC-偏斜=-0.21), 沫蝉总科次之(AT-偏斜=0.16, GC-偏斜=-0.19), 而叶蝉总科最弱(AT-偏斜=0.07, GC-偏斜=-0.12); (v) 异翅亚目的 6 个次目中, 蝽次目的偏斜最强(AT-skew=0.17, GC-skew=-0.21), 奇蝽次目正反链的碱基组成最接近(AT-偏斜=0.07, GC-偏斜=-0.14); (vi) 半翅目昆虫的 AT 含量与 AT-偏斜程度存在一定的相关性, 即 AT-偏斜严重的物种往往 A+T 含量相对较低, 这一现象在鳞翅目、等翅目(Isoptera)和蜱螨(Acari)等节肢动物中也有报道^[69,75,76].

分别统计 83 种半翅目昆虫线粒体基因组蛋白质编码基因的密码子使用情况, 计算 4 个亚目的平均相

对同义密码子使用频率(relative synonymous codon usage, RSCU), 统计结果经汇总整理见图 4. 结果表明, (i) 在所有的 20 种密码子中, UUA(L)的相对同义密码子使用频率最高; (ii) 赖氨酸对应 6 种密码子, 其中 UUA 的 RSCU 最高; (iii) 半翅目昆虫线粒体密码子组成偏好 AT, 其表现为以 A 或 T 结尾的密码子数较多, GC 含量丰富的某些密码子未被使用; (iv) 每一同义密码子的 RSCU 在半翅目 4 个亚目间无显著差异.

2.4 蛋白质编码基因及进化速率

除异翅亚目的 *Kleidocerys resedae*、*Nerthra* sp. 和 *Oncopeltus breviscutum* 3 个物种外, 半翅目昆虫 13 个线粒体蛋白质编码基因的 AT 含量总体上略低于整个基因组(表 1). 蛋白质编码基因的第 3 个密码子位置的 AT 含量远高于第 1, 2 密码子位置. 例如, 亚蝽蝽第 3 个密码子位置的 AT 含量高达 86.19%, 而第 1, 2 个密码子位置的 AT 含量分别为 70.34% 和 67.46%. 在半翅目昆虫中, 多数蛋白质编码基因的起始密码子为 ATN, 但是发现部分物种的 *cox1* 和 *nad1* 两个基因以 TTG 和 GTG 作为起始密码子, 这种选择既可以减小基因间隔区, 同时又避免相邻基因发生重叠. 这些特殊的起始密码子在转录成为 mRNA 后经过 RNA 编辑转换成正常的起始密码子, 然后翻译成具有特殊功能的蛋白质^[77]. 终止密码子既有完整的三联体密码子(TAG 和 TAA), 也有不完全的 T 或 TA. 不完全的终止密码子在后生动物线粒体基因组中很常见, 推测在转录后通过向 mRNA 的 3'端添加“A”进行多聚腺苷酸化, 从而转化为完整的终止密码子 TAA 而完成转录终止^[78].

对半翅目 4 个亚目线粒体基因组的蛋白质编码基因进化速率比较分析发现(图 5), *atp8* 的进化速率均最高. Zhang 等人^[23]报道了褐飞虱的 *atp8* 基因仅有 99 bp, 同时发现半翅目的 *atp8* 基因长度变异比其他目的长度变异更大(99~228 bp). *cox1* 是线粒体基因组中进化速率较慢的, 这一观点在在半翅目线粒体中得到验证. 对 4 个亚目的比较发现, 相同的蛋白质编码基因在不同类群中存在显著的差异. 胸喙亚目的蛋白质编码基因进化速率较其他 3 个亚目快, 而异翅亚目相对较慢. 胸喙亚目的 *atp8* 和头喙亚目的 *nad4L* 的 *Ka/Ks* 值大于 1, 表明这两个基因可能受到正选择, 也可能由于选择松弛所致.

图3 半翅目线粒体基因组碱基偏斜(网络版彩图)

图 4 半翅目线粒体基因组相对同义密码子使用频率(RSCU)在 4 个亚目间的比较分析(网络版彩图)

2.5 RNA 基因

后生动物线粒体 *trnS1*(AGN)通常由于缺失 DHU 臂而不具有经典的三叶草二级结构^[10]. 已测的半翅目昆虫线粒体基因组中, *trnS1* 均缺少 DHU 臂. 此外, 在一些半翅目昆虫中, *trnS1* 的反密码子茎的长度由典型的 5 bp 变为 9 bp. 尽管这种现象是非常罕见的, 但在蝽总科(Pentatomoidea)等昆虫中均发现了此种情况^[58,59]. 若将 9 bp 的反密码子茎变为典型的 5 bp, 这不仅导致反密码子茎存在较多碱基错配, 而且 DHU 臂仍然缺失. 因此, 推测 5 bp 的反密码子茎在蝽总科等半翅目昆虫的 *trnS1* 中是不存在的^[59]. 然而, 这种

错配可能是真实存在的, 因为不能排除通过转录后加工而获得正确碱基配对的可能性. 有关 *trnS1* 这种特殊的序列结构特点, 还有待进一步深入研究.

除 *trnS1* 外, 还有部分物种的部分 tRNA 也缺失 DHU 臂. 例如, 2 种飞虱的 *trnS1* 和 *trnS2*(UCN)均缺失 DHU 臂, 且 *trnG* 均缺失 T 臂^[24]. 实际上, 对有些物种预测的 tRNA 基因, 其 DHU 臂比较短且存在错配, 这在热力学上是不稳定的, 暗示着这些 DHU 臂也可能不是真实存在的^[59]. 对线虫(*Caenorhabditis elegans*)^[79]和蜘蛛(*Araneida*)^[80]的线粒体 tRNA 基因研究发现, 通过转录后编辑可使发生错配的碱基恢复

图5 蛋白质编码基因的 K_a 值(A)和 K_a/K_s 值(B)在 4 个亚目间的比较分析(网络版彩图)

正常配对,从而推测线粒体 tRNA 基因缺失 DHU 臂或 T 臂对其功能的正常行使影响不大。

除结构变异外,半翅目线粒体基因组的 tRNA 基因的反密码子也有变异,但目前这种现象仅在盲蝽总科(Miroidea)的 *trnK* 和 *trnS1* 中有报道^[81]。在部分盲蝽中,*trnS1* 的反密码子由 UCG 代替为 UCU,而 *trnK* 的反密码子由 UUC 代替为 UUU。这种反密码子的变异导致了密码子的再分配,AGG 由编码赖氨酸变为编码丝氨酸,但并不是所有盲蝽总科的物种都发生了这种变异,如草盲蝽属(*Lygus*)保留了昆虫传统的遗传密码。这种反密码子变异导致的密码子再分配现象,在其他节肢动物中也有报道^[82,83]。

一般来说,*rrnL* 的二级结构包含 6 个结构域,但节肢动物普遍缺少第 III 结构域。因此半翅目昆虫线粒体 *rrnL* 的二级结构仅包括有 I, II, IV, V, VI 等 5 个结构域,通常约有 44 个茎环结构。已有研究表明,第 IV 结构域和第 V 结构域比较保守,第 I 结构域的 H563,第 IV 结构域的 H1775,第 V 结构域的 H2064, H2507, H2547, H2588 变异较小;第 I 结构域的 H183,第 II 结构域的 H687, H736, H837, H991,第 V 结构域的 H2007, H2347 变异较大^[35,49,53,56,59,65,84]。

核糖体 rRNA 小亚基 *rrnS* 的二级结构通常包括 3 个结构域,由约 26 个茎环结构组成。研究发现, H1047, H1068, H1074, H1113 等茎环结构通常变异较大^[35,49,53,56,59,65,84]。但也有特殊情况存在,例如,在蝽总科和缘蝽总科中, H1047 的序列结构在科内高度保守^[53,59]。除此之外,第 I 结构域的 H47 在近缘物种中变异较大,目前还未发现保守的结构^[49,85]。第 II 结构域的 H673,通常由一个短茎和一个较大的环构成,但也有研究发现该结构为一个长茎和一个非常小的环^[53,59,68]。

2.6 非编码区

半翅目昆虫线粒体基因组结构紧凑,除了编码蛋白质的基因,还存在一些长度不等的非编码区,其中最大的非编码区通常位于 *rrnS* 和 *trnI* 之间,即线粒体控制区。对 83 种已测全线粒体基因组的半翅目昆虫比较分析发现,线粒体控制区具有以下主要特征: (i) 长度变异非常大; (ii) 通常包含多个串联重复序列,可以折叠成茎环二级结构,阻碍复制的进程; (iii) 属内变异小,而属间变异大。总体而言,线粒体控制区的序列与结构变化在半翅目昆虫中的变异非常大,可能仅在一定程度上可用于属及以下分类阶

元的系统进化分析, 如蚜虫^[65].

除控制区外, 半翅目昆虫线粒体基因组还包含一些小的非编码区, 其中一些具有特殊功能. 昆虫线粒体基因组通常在两条链上分别有一个特殊的非编码区, 它们可以通过结合双向转录终止因子(DmTTF), 从而具有终止转录的功能^[86,87]. 其中之一位于 *trnE* 和 *trnF* 之间, 是一段由多个串联重复单元组成的较大的非编码区. 该非编码区在不同物种间的差异很大, 目前仅在蚜虫中有报道^[65,66]. 另一个转录终止因子的结合位点位于 *trnS2* 和 *nad1* 之间, 目前已发现在双翅目、鳞翅目、广翅目(Megaloptera)、脉翅目(Neuroptera)、膜翅目(Hymenoptera)和半翅目等昆虫中广泛存在^[53,59,85,87-89]. 此外, 在 2 种姬蝽的 *trnI* 和 *trnQ* 之间存在一长度变异非常大(221~1539 bp)的非编码区^[41], 但对其功能还未进行研究.

3 昆虫线粒体基因组在半翅目昆虫系统进化研究中的应用

线粒体基因组在分子系统发育研究中有许多独特的优越性, 已成为系统发育研究的重点. 近年来随着其数量的快速增加, 研究人员构建了越来越多基于线粒体基因组的昆虫系统发育关系^[11,14,90-96]. 尽管已有 100 种半翅目昆虫进行了线粒体基因组测序, 但大多研究仅限于对线粒体基因组的基本特征的描述性分析, 仅有部分研究基于线粒体基因组数据开展了亚目^[26,29,91]、次目^[40,43]、总科^[48,53,59,94,97]及科^[59,81]等半翅目多个分类阶元间的系统进化关系研究. 现将基于线粒体基因组的半翅目系统进化研究总结如下:

(1) 同翅目的单系性问题. 长期以来, 半翅目和同翅目都作为两个并列的目对待. 然而近年来形态学和分子学特征数据表明同翅目并不是一个自然的单系类群. 梁爱萍^[2]呼吁国内昆虫学及动物工作者停止使用同翅目目名, 并得到国内学者的广泛认可. 线粒体基因组成为解决这场争论的有利工具. Song 和 Liang^[98]基于 29 个线粒体基因组的蛋白质编码基因构建了半翅目的系统发育树, 结果支持(异翅亚目+(蝉次目+(蜡蝉次目+胸喙亚目)))的系统关系, 表明同翅目为单系群. 在其后续研究中加入了更多的物种, 亦获得了同样的结果^[26,28]. 然而, 这些研究均缺少鞘喙亚目这一重要类群. Cui 等人^[29]和 Li 等人^[91]

加入了鞘喙亚目线粒体基因组, 结果显示同翅目是一个人为的并系类群.

(2) 头喙亚目的单系性问题. 目前对于头喙亚目是否为一个并系类群尚存在较大的争议, 其核心问题是蜡蝉次目(Fulgoromorpha)的分类地位. 基于口器、头部等形态学特征的研究表明, 蜡蝉次目与异翅亚目的亲缘关系更近^[99]. 进一步基于形态学特征和 18S rDNA 的研究认为, 蜡蝉次目与异翅亚目为姐妹群^[100,101]. 总体来说, 形态学的观点认为头喙亚目为单系^[102-105], 而基于 18S rDNA 的分子证据表明其为并系^[99,101,106,107]. Cryan 和 Urban^[108]总结了头喙亚目系统发生关系的形态学证据、分子证据和细菌内共生体证据, 采用多位点数据的系统发育结果对头喙亚目为并系的观点提出了质疑. 线粒体基因组数据的研究支持头喙亚目为并系, 鞘喙亚目与为蜡蝉次目为姐妹群关系^[26,28,29].

(3) 胸喙亚目和异翅亚目的单系性问题. 形态学、少数分子标记等的研究结果表明胸喙亚目为单系群^[100,109], 这与线粒体基因组数据的研究结果一致^[29]. 在 4 个亚目中, 异翅亚目的单系群已经得到了线粒体基因组、形态学、化石及其他分子证据的广泛支持^[3,26,29].

(4) 4 个亚目间系统进化关系. 尽管除头喙亚目外的其余 3 个亚目的单系性已得到了广泛支持, 但 4 个亚目间的系统进化关系仍存在争议. 基于 rDNA 的系统发育研究证明了鞘喙亚目与异翅亚目的亲缘关系较近^[101,108], 但这与基于形态学特征和古生物学的研究结果不一致^[110,111]. 近些年, 越来越多基于线粒体基因组的研究为解决半翅目亚目之间的关系提供了丰富的证据. Lee 等人^[60]率先证明了胸喙亚目与头喙亚目的姐妹群关系, 限于样本数量, 未能对头喙亚目是否为单系进行研究. Song 和 Liang^[98]的研究结果表明异翅亚目最为原始, 胸喙亚目和蜡蝉次目构成姐妹群且最为进化. Cui 等人^[29]首次对半翅目 4 个亚目的线粒体基因组进行分析, 结果表明臭虫次目与异翅亚目的关系更近.

(5) 异翅亚目内各个次目的单系性及系统发育关系. 目前, 国际分类学界普遍将异翅亚目分为 7 个次目, 但是对于每个次目的单系性及次目间的系统进化关系仍存在争议. Wheeler 等人^[109]通过对 18S rDNA 基因和形态学特征的研究, 确立了目前普遍接受的关系: (奇蝽次目+(鞭蝽次目+(蛄蝽次目+(蝽蝽次

目+(细蝽次目+(蝽次目+臭虫次目))))))。此后, Mahner^[112]和 Xie 等人^[101]基于形态学和 18S rDNA 分别提出了各自的分支假说。线粒体基因组的研究结果表明, 蝽次目是异翅亚目中最为进化的类群, 奇蝽次目最为原始, 这与形态学和其他分子证据的结论相同^[49]。Li 等人^[42]基于 5 个次目的线粒体基因组研究提出了不同的观点, 同时提出臭虫次目为并系。2012 年, 作者在增加了奇蝽次目线粒体基因组的基础上, 重新构建了异翅亚目次目间的系统发生关系, 验证了臭虫次目的并系性, 同时证明了奇蝽次目最为原始, 蝽次目与蝽蝽次目最为进化^[49]。但是由于缺乏鞭蝽次目(Dipsocoromorpha)的线粒体基因组数据, 目前仍未能获得整个异翅亚目次目间的系统进化关系。

4 展望

作为分子系统学研究的重要工具, 线粒体基因组在确定昆虫的系统发生关系方面起到了积极的作用, 并成为半翅目昆虫分子系统学研究中重要的分子标记之一。基于线粒体基因组的比较研究结果, 是解决昆虫的系统发生关系的非常有价值的分子依据。然而, 线粒体基因组在解决系统进化方面也存在诸多缺陷和问题。(i) 获得全线粒体基因组序列的半翅目昆虫种类仍较少, 且研究类群不全面;(ii) 序列注释的准确性低, 利用生物信息学进行大规模智能注释技术存在瓶颈;(iii) 进化模型和线粒体序列本身存在缺陷, 计算方法存在不足, 如序列饱和性, 碱基组成异质性, 长枝吸引等。针对面临的以上问题, 对未来半翅目昆虫线粒体基因组学研究提出以下 3 点建议:

4.1 基于新一代测序技术对更多半翅目昆虫进行线粒体基因组测序

增加测序物种的种类和规模, 积累原始数据仍是目前发展昆虫线粒体基因组研究发展的首要任务。主要原因包括:(i) 目前半翅目某些关键类群的测序物种数量非常少, 如奇蝽次目和细蝽次目均只有 1 个种。鞭蝽次目、蚱总科(Coccoidea)、蝉总科(Cicadoidea)等类群还仍未有物种进行测序。(ii) 线粒体基因组作为目前已知最小的基因组, 获得更多线粒体序列能够提供更加全面、丰富的“组学”信息。(iii) 新一代测序技术为开展大规模线粒体基因组的

研究提供了契机, 能够快速、高效地获得大量的全线粒体基因组序列。另外, 新技术的发展使得测序需要的模板量少, 特别适合于古 DNA 的研究, 这对鞘喙亚目灭绝物种的研究开辟了一条新途径。目前基于新一代测序技术已经开展了对鞘翅目^[96,113]、鳞翅目^[90]等昆虫的进行了大规模线粒体基因组测序, 而基于新技术的半翅目昆虫线粒体基因组测序刚刚开始^[23,24,39,43]。然而, 目前的高通量测序技术对于小规模昆虫线粒体基因组的研究费用仍较高, 加之纯的线粒体基因组提取困难, 以及基于长 PCR 的高通量测序通常难以获得线粒体基因组全序列等固有局限性, 因此在今后一段时间内还需结合 Sanger 测序方法。

4.2 提高序列注释的准确性, 推动比较及进化线粒体基因组学研究

随着获得了越来越多的线粒体基因组序列, 对其进行后续的正确注释将至关重要。2004 年开发出了第一款针对线粒体基因组自动化注释网络服务器^[114], 之后有 MOSAS^[115], MITOS^[116]等程序包相继出现。其中 MOSAS 是专门针对昆虫线粒体基因组注释而开发出的程序。线粒体基因组自动化注释工具为大规模注释提供了一个很好的思路, 同时也存在明显的缺陷。目前的软件都是通过与其近缘物种的线粒体基因组进行比较和分析从而定位基因位置, 这种方法很容易造成了基因的起始和终止位置注释错误。例如, DOGMA 需要对 tRNA 和 rRNA 的起始和终止的位置进行验证; MOSAS 仅能在本地运行; MITOS 是目前最先进的注释流程, 但是对于蛋白质编码基因注释的可信度不高。因此, 人工注释仍是目前最常用的方法。虽然人工方法的注释准确度有所提高, 但是效率大大降低。可以预见, 随着大规模线粒体基因组测序工作的开展, 注释的准确性和效率必将成为一个主要矛盾。Cameron^[117]概述了目前昆虫线粒体基因组注释的软件及程序包, 提出对新测得的线粒体基因组注释采用质量控制步骤, 并在以往使用线粒体基因组数据时最好重新进行注释。

4.3 充分利用线粒体基因组数据, 重建半翅目系统进化关系

目前, 几乎所有昆虫所有目均获得了代表性物种的线粒体基因组序列, 并广泛应用于解决从目到

科等各个阶元的系统进化关系^[75,118,119]。尽管转录组、蛋白质组等的发展为研究昆虫的进化带来了新方法、新方案,然而线粒体基因组具有价格低、模板要求低的优势,在未来一段时间内将持续发挥作用^[117]。然而,目前大多数半翅目昆虫线粒体基因组学研究仅限于对其基本特征的描述,而未用于系统发育的研究,表明线粒体基因组还未被充分利用。采用线粒体基因组数据的半翅目系统发育研究,大多基于 13 个蛋白质编码基因的核苷酸序列或(和)氨基酸序列,而仅有少数研究利用了 RNA 基因的序列信息。已有的研究发现, rRNA 的序列数据在半翅目系统发育研究中的价值较少^[26,53,59]。今后还需从 *rrnL* 和 *rrnS* 的二级结构上挖掘有价值的系统发育信息,但目前仅对少数半翅目昆虫构建了 *rrnL* 和 *rrnS* 的二级结构。除了数据集外,系统发育树的构建方法对半翅目昆虫的系统进化研究结果亦具有重要影响。目前,广为使用的系统发育分析方法是贝叶斯推断和最大似然法,

前者应用的软件主要有 MrBayes^[120]等,后者主要有 PhyML^[121]和 RAxML^[122]等。然而,这些基于进化模型的软件,尽管通常较好地克服了最大简约法中长枝吸引的问题,但本身仍存在一些缺陷,如未考虑时间异质性问题等。对于碱基饱和性评价已有比较多的研究,但目前的研究中很少对碱基组成异质性进行评价。PhyloBayes 是目前为数不多的考虑了碱基组成异质性的基于贝叶斯推断的系统发育分析软件,越来越受到研究者的重视并广泛使用。Li 等人^[91]基于 PhyloBayes 构建了副新翅总目(Paraneoptera)的系统进化关系,并讨论了碱基组成异质性对系统发育结构的影响,但该研究仅包含 13 种半翅目昆虫。总之,对线粒体基因组在半翅目昆虫系统进化研究中的价值还未进行系统评价,这是今后需着重努力的方向。同时,还应将线粒体基因组数据与核基因及形态学特征等数据结合起来进行综合分析,共同推动半翅目昆虫的系统进化研究。

参考文献

- 1 McGavin G C. Bugs of the World. New York: Facts on File, 1993. 1–193
- 2 梁爱萍. 关于停止使用“同翅目 Homoptera”目名的建议. 昆虫知识, 2005, 42: 332–337
- 3 Weirauch C, Schuh R T. Systematics and evolution of Heteroptera: 25 years of progress. Annu Rev Entomol, 2011, 56: 487–510
- 4 Kuechler S M, Gibbs G, Burckhardt D, et al. Diversity of bacterial endosymbionts and bacteria-host co-evolution in Gondwanan relict moss bugs (Hemiptera: Coleorrhyncha: Peloridiidae). Environ Microbiol, 2013, 15: 2031–2042
- 5 Tsuchida T, Koga R, Horikawa M, et al. Symbiotic bacterium modifies aphid body color. Science, 2010, 330: 1102–1104
- 6 International Aphid Genomics C. Genome sequence of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. PLoS Biol, 2010, 8: e1000313
- 7 Lu Y, Wu K, Jiang Y, et al. Mirid bug outbreaks in multiple crops correlated with wide-scale adoption of Bt cotton in China. Science, 2010, 328: 1151–1154
- 8 Wu K M, Lu Y H, Feng H Q, et al. Suppression of cotton bollworm in multiple crops in China in areas with Bt toxin-containing cotton. Science, 2008, 321: 1676–1678
- 9 Kappagoda S, Ioannidis J. Prevention and control of neglected tropical diseases: overview of randomized trials, systematic reviews and meta-analyses. B World Health Organ, 2014, 92: 356–366
- 10 Boore J L. Animal mitochondrial genomes. Nucleic Acids Res, 1999, 27: 1767–1780
- 11 Cameron S L. Insect mitochondrial genomics: implications for evolution and phylogeny. Annu Rev Entomol, 2014, 59: 95–117
- 12 Clayton D A. Replication of animal mitochondrial DNA. Cell, 1982, 28: 693–705
- 13 Zhang D X, Szymura J M, Hewitt G M. Evolution and structural conservation of the control region of insect mitochondrial DNA. J Mol Evol, 1995, 40: 382–391
- 14 Simon S, Hadrys H. A comparative analysis of complete mitochondrial genomes among Hexapoda. Mol Phylogenet Evol, 2013, 69: 393–403
- 15 Simon C, Buckley T R, Frati F, et al. 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, 2006, 37: 545–579
- 16 Dotson E M, Beard C B. Sequence and organization of the mitochondrial genome of the Chagas disease vector, *Triatoma dimidiata*. Insect Mol Biol, 2001, 10: 205–215
- 17 Liu J, Bu C P, Wipfler B, et al. Comparative analysis of the mitochondrial genomes of *Callitettixini spittlebugs* (Hemiptera: Cercopidae) confirms the overall high evolutionary speed of the AT-rich region but reveals the presence of short conservative elements at the tribal level. PLoS One, 2014, 9: e109140

- 18 Stewart J B, Beckenbach A T. Insect mitochondrial genomics: the complete mitochondrial genome sequence of the meadow spittlebug *Philaenus spumarius* (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cercopoidae). *Genome*, 2005, 48: 46–54
- 19 Yang H, Liu J, Liang A. The complete mitochondrial genome of *Cosmoscarata bispecularis* (Hemiptera, Cicadomorpha, Cercopoidea, Cercopidae). *Mitochondrial DNA*, 2015, doi: 10.3109/19401736.2014.989503
- 20 Liu J, Liang A. The complete mitochondrial genome of spittlebug *Paphnutius ruficeps* (Insecta: Hemiptera: Cercopidae) with a fairly short putative control region. *Acta Biochim Biophys Sin*, 2013, 45: 309–319
- 21 Liang A P, Gao J, Zhao X. Characterization of the complete mitochondrial genome of the treehopper *Darthula hardwickii* (Hemiptera: Aetalionidae). *Mitochondrial DNA*, 2015, doi: 10.3109/19401736.2015.1015008
- 22 Zhou N, Wang M, Cui L, et al. Complete mitochondrial genome of *Empoasca vitis* (Hemiptera: Cicadellidae). *Mitochondrial DNA*, 2014, doi: 10.3109/19401736.2014.928863
- 23 Zhang K J, Zhu W C, Rong X, et al. The complete mitochondrial genomes of two rice planthoppers, *Nilaparvata lugens* and *Laodelphax striatellus*: conserved genome rearrangement in Delphacidae and discovery of new characteristics of *atp8* and tRNA genes. *BMC Genomics*, 2013, 14: 417
- 24 Zhang K J, Zhu W C, Rong X, et al. The complete mitochondrial genome sequence of *Sogatella furcifera* (Horváth) and a comparative mitogenomic analysis of three predominant rice planthoppers. *Gene*, 2014, 533: 100–109
- 25 Song N, Liang A P. The complete mitochondrial genome sequence of *Geisha distinctissima* (Hemiptera: Flatidae) and comparison with other hemipteran insects. *Acta Biochim Biophys Sin*, 2009, 41: 206–216
- 26 Song N, Liang A P, Bu C P. A molecular phylogeny of Hemiptera inferred from mitochondrial genome sequences. *PLoS One*, 2012, 7: e48778
- 27 Thao M L, Baumann L, Baumann P. Organization of the mitochondrial genomes of whiteflies, aphids, and psyllids (Hemiptera, Sternorrhyncha). *BMC Evol Biol*, 2004, 4: 25
- 28 Song N, Liang A P, Ma C A. The complete mitochondrial genome sequence of the planthopper, *Sivaloka damnosus*. *J Insect Sci*, 2010, 10: 76
- 29 Cui Y, Xie Q, Hua J, et al. Phylogenomics of Hemiptera (Insecta: Paraneoptera) based on mitochondrial genomes. *Syst Entomol*, 2013, 38: 233–245
- 30 Gao J, Liang A. The complete mitochondrial genome of *Hemiodocus leai* (Hemiptera: Coleorrhyncha: Peloridiidae). *Mitochondrial DNA*, 2014, doi: 10.3109/19401736.2014.953074
- 31 Santos-Garcia D, Latorre A, Moya A, et al. Small but powerful, the primary endosymbiont of moss bugs, *Candidatus Evansia muelleri*, holds a reduced genome with large biosynthetic capabilities. *Genome Biol Evol*, 2014, 6: 1875–1893
- 32 Hua J M, Li M, Dong P Z, et al. Comparative and phylogenomic studies on the mitochondrial genomes of Pentatomomorpha (Insecta: Hemiptera: Heteroptera). *BMC Genomics*, 2008, 9: 610
- 33 Du B Z, Niu F F, Wei S J. The complete mitochondrial genome of the predatory bug *Orius sauteri* (Poppius)(Hemiptera: Anthocoridae). *Mitochondrial DNA*, 2014, doi: 10.3109/19401736.2014.915537
- 34 Wang Y, Li H, Xun H, et al. Complete mitochondrial genome sequence of the plant bug *Adelphocoris fasciaticollis* (Hemiptera: Heteroptera: Miridae). *Mitochondrial DNA*, 2015, doi: 10.3109/19401736.2014.880898
- 35 Wang P, Li H, Wang Y, et al. The mitochondrial genome of the plant bug *Apolygus lucorum* (Hemiptera: Miridae): presently known as the smallest in Heteroptera. *Insect Sci*, 2014, 21: 159–173
- 36 Roehrdanz R, Cameron S L, Toutges M, et al. The complete mitochondrial genome of the tarnished plant bug, *Lygus lineolaris* (Heteroptera: Miridae). *Mitochondrial DNA*, 2014, doi: 10.3109/19401736.2013.869689
- 37 Dai X, Xun H, Chang J, et al. The complete mitochondrial genome of the plant bug *Nesidiocoris tenuis* (Reuter)(Hemiptera: Miridae: Bryocorinae: Dicyphini). *Zootaxa*, 2012, 3554: 30–44
- 38 Yang W, Yu W, Du Y. The complete mitochondrial genome of the sycamore lace bug *Corythucha ciliata* (Hemiptera: Tingidae). *Gene*, 2013, 532: 27–40
- 39 Kocher A, Guilbert É, Lhuillier É, et al. Sequencing of the mitochondrial genome of the avocado lace bug *Pseudacysta perseae* (Heteroptera, Tingidae) using a genome skimming approach. *C R Biol*, 2015, 338: 149–160
- 40 Li H, Liu H Y, Cao L M, et al. The complete mitochondrial genome of the damsel bug *Alloeorhynchus bakeri* (Hemiptera: Nabidae). *Int J Biol Sci*, 2012, 8: 93–107
- 41 Li H, Liu H Y, Song F, et al. Comparative mitogenomic analysis of damsel bugs representing three tribes in the family Nabidae (Insecta: Hemiptera). *PLoS One*, 2012, 7: e45925
- 42 Li H, Gao J Y, Liu H Y, et al. The architecture and complete sequence of mitochondrial genome of an assassin bug *Agriosphodrus Dohrni* (Hemiptera: Reduviidae). *Int J Biol Sci*, 2011, 7: 792–804

- 43 Kocher A, Kamilari M, Lhuillier E, et al. Shotgun assembly of the assassin bug *Brontostoma colossus* mitochondrial genome (Hemiptera, Reduviidae). *Gene*, 2014, 552: 184–194
- 44 Li H, Gao J, Cai W. Complete mitochondrial genome of the assassin bug *Oncocephalus breviscutum* (Hemiptera: Reduviidae). *Mitochondrial DNA*, 2015, 26: 674–675
- 45 Zhao G, Li H, Song F, et al. The complete mitochondrial genome of an assassin bug *Peirates arcuatus* (Hemiptera: Reduviidae). *Mitochondrial DNA*, 2015, doi: 10.3109/19401736.2013.867438
- 46 Zhao G, Li H, Zhao P, et al. Comparative mitogenomics of the assassin bug genus *Peirates* (Hemiptera: Reduviidae: Peiratinae) reveal conserved mitochondrial genome organization of *P. atromaculatus*, *P. fulvescens* and *P. turpis*. *PLoS One*, 2015, 10: e0117862
- 47 Gao J, Li H, Truong X L, et al. Complete nucleotide sequence and organization of the mitochondrial genome of *Sirthena flavipes* (Hemiptera: Reduviidae: Peiratinae) and comparison with other assassin bugs. *Zootaxa*, 2013, 3669: 1175–5334
- 48 Hua J, Li M, Dong P, et al. Phylogenetic analysis of the true water bugs (Insecta: Hemiptera: Heteroptera: Nepomorpha): evidence from mitochondrial genomes. *BMC Evol Biol*, 2009, 9: 134
- 49 Li H, Liu H, Shi A M, et al. The complete mitochondrial genome and novel gene arrangement of the unique-headed bug *Stenopirates* sp. (Hemiptera: Enicocephalidae). *PLoS One*, 2012, 7: e29419
- 50 Tang M, Tan M, Meng G, et al. Multiplex sequencing of pooled mitochondrial genomes—a crucial step toward biodiversity analysis using mito-metagenomics. *Nucleic Acids Res*, 2014, 42: e166–e166
- 51 Shi A M, Li H, Bai X S, et al. The complete mitochondrial genome of the flat bug *Aradacanthia heissi* (Hemiptera: Aradidae). *Zootaxa*, 2012, 3238: 23–38
- 52 Li H, Shi A, Song F, et al. Complete mitochondrial genome of the flat bug *Brachyrhynchus hsiaoi* (Hemiptera: Aradidae). *Mitochondrial DNA*, 2014, doi:10.3109/19401736.2013.867437
- 53 Yuan M L, Zhang Q L, Guo Z L, et al. The complete mitochondrial genome of *Corizus tetraspilus* (Hemiptera: Rhopalidae) and phylogenetic analysis of Pentatomomorpha. *PLoS One*, 2015, 10: e0129003
- 54 Hua J M, Dong P Z, Li M, et al. The analysis of mitochondrial genome of *Stictopleurus subviridis* Hsiao (Insecta: Hemiptera-Heteroptera: Rhopalidae). *Acta Zootaxonom Sin*, 2009, 34: 1–9
- 55 Li T, Yi W, Zhang H, et al. Complete mitochondrial genome of the birch catkin bug *Kleidocerys resedae resedae*, as the first representative from the family Lygaeidae (Hemiptera: Heteroptera: Lygaeoidea). *Mitochondrial DNA*, 2014, doi: 10.3109/19401736.2014.908372
- 56 Li T, Gao C, Cui Y, et al. The complete mitochondrial genome of the stalk-eyed bug *Chauliops fallax* Scott, and the monophyly of Malcidae (Hemiptera: Heteroptera). *PLoS One*, 2013, 8: e55381
- 57 Liu L, Li H, Song F, et al. The mitochondrial genome of *Coridius chinensis* (Hemiptera: Dinidoridae). *Zootaxa*, 2012, 3537: 29–40
- 58 Zhang Q L, Yuan M L, Shen Y Y. The complete mitochondrial genome of *Dolycoris baccarum* (Insecta: Hemiptera: Pentatomidae). *Mitochondrial DNA*, 2013, 24: 469–471
- 59 Yuan M L, Zhang Q L, Guo Z L, et al. Comparative mitogenomic analysis of the superfamily Pentatomoidea (Insecta: Hemiptera: Heteroptera) and phylogenetic implications. *BMC Genomics*, 2015, 16: 460
- 60 Lee W, Kang J, Jung C, et al. Complete mitochondrial genome of brown marmorated stink bug *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae), and phylogenetic relationships of hemipteran suborders. *Mol Cells*, 2009, 28: 155–165
- 61 Song W, Li H, Song F, et al. The complete mitochondrial genome of a tessaratomid bug, *Eusthenes cupreus* (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomomorpha: Tessaratomidae). *Zootaxa*, 2013, 3620: 260–272
- 62 Dai Y T, Li H, Jiang P, et al. Sequence and organization of the mitochondrial genome of an urostylidid bug, *Urochela quadrinotata* Reuter (Hemiptera: Urostylididae). *Entomotaxonomia*, 2012, 34: 613–623
- 63 Wang H L, Xiao N, Yang J, et al. The complete mitochondrial genome of *Bemisia afer* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Mitochondrial DNA*, 2014, doi: 10.3109/19401736.2013.873921
- 64 Zhang S, Luo J, Wang C, et al. Complete mitochondrial genome of *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae). *Mitochondrial DNA*, 2014, doi: 10.3109/19401736.2014.919474
- 65 Wang Y, Huang X L, Qiao G X. Comparative analysis of mitochondrial genomes of five aphid species (Hemiptera: aphididae) and phylogenetic implications. *PLoS One*, 2013, 8: e77511
- 66 Zhang B, Ma C, Edwards O, et al. The mitochondrial genome of the Russian wheat aphid *Diuraphis noxia*: large repetitive sequences between *trnE* and *trnF* in aphids. *Gene*, 2014, 533: 253–260
- 67 Zhang B, Zheng J, Liang L, et al. The complete mitochondrial genome of *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae). *Mitochondrial DNA*, 2014, doi: 10.3109/19401736.2014.926498
- 68 Zhang Q L, Guo Z L, Yuan M L. The complete mitochondrial genome of *Poratrioza sinica* (Insecta: Hemiptera: Psyllidae). *Mitochondrial*

- DNA, 2014, doi: 10.3109/19401736.2014.913164
- 69 袁明龙, 王进军. 蜚蠊线粒体基因组研究进展. 昆虫学报, 2012, 55: 472–481
- 70 魏书军. 膜翅目线粒体基因组的特征与进化及其在系统发育研究中的应用. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学, 2009. 1–248
- 71 魏书军, 陈学新. 昆虫比较线粒体基因组学研究进展. 应用昆虫学报, 2011, 6: 1573–1585
- 72 Boore J L, Lavrov D V, Brown W M. Gene translocation links insects and crustaceans. Nature, 1998, 392: 667–668
- 73 Macey J R, Larson A, Ananjeva N B, et al. Two novel gene orders and the role of light-strand replication in rearrangement of the vertebrate mitochondrial genome. Mol Biol Evol, 1997, 14: 91–104
- 74 Hassanin A, Léger N, Deutsch J. Evidence for multiple reversals of asymmetric mutational constraints during the evolution of the mitochondrial genome of Metazoa, and consequences for phylogenetic inferences. Syst Biol, 2005, 54: 277–298
- 75 Cameron S L, Lambkin C L, Barker S C, et al. A mitochondrial genome phylogeny of Diptera: whole genome sequence data accurately resolve relationships over broad timescales with high precision. Syst Entomol, 2007, 32: 40–59
- 76 Salvato P, Simonato M, Battisti A, et al. The complete mitochondrial genome of the bag-shelter moth *Ochrogaster lunifer* (Lepidoptera, Notodontidae). BMC Genomics, 2008, 9: 331
- 77 Clary D, Wolstenholme D. The mitochondrial DNA molecular of *Drosophila yakuba*: nucleotide sequence, gene organization, and genetic code. J Mol Evol, 1985, 22: 252–271
- 78 Yokobori S I, Pääbo S. Polyadenylation creates the discriminator nucleotide of chicken mitochondrial tRNA Tyr. J Mol Biol, 1997, 265: 95–99
- 79 Okimoto R, Macfarlane J, Clary D, et al. The mitochondrial genomes of two nematodes, *Caenorhabditis elegans* and *Ascaris suum*. Genetics, 1992, 130: 471
- 80 Masta S E, Boore J L. Parallel evolution of truncated transfer RNA genes in arachnid mitochondrial genomes. Mol Biol Evol, 2008, 25: 949–959
- 81 Wang Y, Li H, Wang P, et al. Comparative mitogenomics of plant bugs (Hemiptera: Miridae): identifying the AGG codon reassignments between Serine and Lysine. PLoS One, 2014, 9: e101375
- 82 Abascal F, Posada D, Knight R D, et al. Parallel evolution of the genetic code in arthropod mitochondrial genomes. PLoS Biol, 2006, 4: e127
- 83 Abascal F, Posada D, Zardoya R. The evolution of the mitochondrial genetic code in arthropods revisited. Mitochondrial DNA, 2012, 23: 84–91
- 84 Wang Y, Huang X L, Qiao G X. The complete mitochondrial genome of *Cervaphis quercus* (Insecta: Hemiptera: Aphididae: Greenideinae). Insect Sci, 2014, 21: 278–290
- 85 Cameron S L, Whiting M F. The complete mitochondrial genome of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*, (Insecta: Lepidoptera: Sphingidae), and an examination of mitochondrial gene variability within butterflies and moths. Gene, 2008, 408: 112–123
- 86 Roberti M, Polosa P L, Bruni F, et al. DmTTF, a novel mitochondrial transcription termination factor that recognises two sequences of *Drosophila melanogaster* mitochondrial DNA. Nucleic Acids Res, 2003, 31: 1597–1604
- 87 Beckenbach A T. Mitochondrial genome sequences of Nematocera (lower Diptera): evidence of rearrangement following a complete genome duplication in a winter crane fly. Genome Biol Evol, 2012, 4: 89–101
- 88 Beckenbach A T, Stewart J B. Insect mitochondrial genomics 3: the complete mitochondrial genome sequences of representatives from two neuropteroid orders: a dobsonfly (order Megaloptera) and a giant lacewing and an owlfly (order Neuroptera). Genome, 2008, 52: 31–38
- 89 Wei S J, Tang P, Zheng L H, et al. The complete mitochondrial genome of *Evania appendigaster* (Hymenoptera: Evaniidae) has low A+ T content and a long intergenic spacer between *atp8* and *atp6*. Mol Biol Rep, 2010, 37: 1931–1942
- 90 Timmermans M J, Lees D C, Simonsen T J. Towards a mitogenomic phylogeny of Lepidoptera. Mol Phylogenet Evol, 2014, 79: 169–178
- 91 Li H, Shao R, Song N, et al. Higher-level phylogeny of paraneopteran insects inferred from mitochondrial genome sequences. Sci Rep, 2015, 5: 8527
- 92 Mao M, Gibson T, Dowton M. Higher-level phylogeny of the Hymenoptera inferred from mitochondrial genomes. Mol Phylogenet Evol, 2015, 84: 34–43
- 93 Wei S J, Li Q, van Achterberg K, et al. Two mitochondrial genomes from the families Bethyridae and Mutillidae: independent rearrangement of protein-coding genes and higher-level phylogeny of the Hymenoptera. Mol Phylogenet Evol, 2014, 77: 1–10
- 94 Yang X, Cameron S L, Lees D C, et al. A mitochondrial genome phylogeny of owl moths (Lepidoptera: Noctuoidea), and examination of the utility of mitochondrial genomes for lepidopteran phylogenetics. Mol Phylogenet Evol, 2015, 85: 230–237
- 95 Wu L W, Lin L H, Lees D C, et al. Mitogenomic sequences effectively recover relationships within brush-footed butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). BMC Genomics, 2014, 15: 17

- 96 Gillett C P, Crampton-Platt A, Timmermans M J, et al. Bulk *de novo* mitogenome assembly from pooled total DNA elucidates the phylogeny of weevils (Coleoptera: Curculionoidea). *Mol Biol Evol*, 2014, 31: 2223–2237
- 97 Li T, Hua J, Wright A, et al. Long-branch attraction and the phylogeny of true water bugs (Hemiptera: Nepomorpha) as estimated from mitochondrial genomes. *BMC Evol Biol*, 2014, 14: 99
- 98 Song N, Liang A P. Complete mitochondrial genome of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Delphacidae: Hemiptera), with a novel gene order. *Zoolog Sci*, 2009, 26: 851–860
- 99 Campbell B, Steffen-Campbell J, Gill R. Evolutionary origin of whiteflies (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodidae) inferred from 18S rDNA sequences. *Insect Mol Biol*, 1994, 3: 73–88
- 100 Ouvrard D, Campbell B C, Bourgoin T, et al. 18S rRNA secondary structure and phylogenetic position of Peloridiidae (Insecta, Hemiptera). *Mol Phylogenet Evol*, 2000, 16: 403–417
- 101 Xie Q, Tian Y, Zheng L, et al. 18S rRNA hyper-elongation and the phylogeny of Euhemiptera (Insecta: Hemiptera). *Mol Phylogenet Evol*, 2008, 47: 463–471
- 102 Dmitriev D A. Homologies of the head of Membracoidea based on nymphal morphology with notes on other groups of Auchenorrhyncha (Hemiptera). *Eur J Entomol*, 2010, 107: 597
- 103 Bourgoin T. A new interpretation of the homologies of the Hemiptera male genitalia, illustrated by the Tettigometridae (Hemiptera, Fulgoromorpha). 6th Auchenorrhyncha Meeting, Turin, 1988. 113–120
- 104 Yoshizawa K, Saigusa T. Phylogenetic analysis of paraneopteran orders (Insecta: Neoptera) based on forewing base structure, with comments on monophyly of Auchenorrhyncha (Hemiptera). *Syst Entomol*, 2001, 26: 1–13
- 105 D'Urso V. The wing-coupling apparatus of Hemiptera Auchenorrhyncha: structure, function, and systematic value. *Denisia*, 2002, 4: 401–410
- 106 Campbell B C, Steffen-Campbell J D, Sorensen J T, et al. Paraphyly of Homoptera and Auchenorrhyncha inferred from 18S rDNA nucleotide sequences. *Syst Entomol*, 1995, 20: 175–194
- 107 Bourgoin T, Steffen-Campbell J, Campbell B. Molecular phylogeny of Fulgoromorpha (Insecta, Hemiptera, Archaeorrhyncha). The enigmatic Tettigometridae: evolutionary affiliations and historical biogeography. *Cladistics*, 1997, 13: 207–224
- 108 Cryan J R, Urban J M. Higher-level phylogeny of the insect order Hemiptera: is Auchenorrhyncha really paraphyletic? *Syst Entomol*, 2012, 37: 7–21
- 109 Wheeler W C, Schuh R T, Bang R. Cladistic relationships among higher groups of Heteroptera: congruence between morphological and molecular data sets. *Insect Syst Evol*, 1993, 24: 121–137
- 110 Burckhardt D, Bochud E, Damgaard J, et al. A review of the moss bug genus *Xenophyes* (Hemiptera: Coleorrhyncha: Peloridiidae) from New Zealand: systematics and biogeography. *Zootaxa*, 2011, 2923: 1–26
- 111 Shcherbakov D. Origin and evolution of the Auchenorrhyncha as shown by the fossil record. *Stud Hemipteran phylogeny*, 1996, 31–45
- 112 Mahner M. Systema Cryptoceratorum Phylogenetikum (Insecta, Heteroptera). *Zoologica*, 1993, 143: 1–302
- 113 Haran J, Timmermans M J, Vogler A P. Mitogenome sequences stabilize the phylogenetics of weevils (Curculionoidea) and establish the monophyly of larval ectophagy. *Mol Phylogenet Evol*, 2013, 67: 156–166
- 114 Wyman S K, Jansen R K, Boore J L. Automatic annotation of organellar genomes with DOGMA. *Bioinformatics*, 2004, 20: 3252–3255
- 115 Sheffield N C, Hiatt K D, Valentine M C, et al. Mitochondrial genomics in Orthoptera using MOSAS. *Mitochondrial DNA*, 2010, 21: 87–104
- 116 Bernt M, Donath A, Jühling F, et al. MITOS: improved *de novo* metazoan mitochondrial genome annotation. *Mol Phylogenet Evol*, 2013, 69: 313–319
- 117 Cameron S L. How to sequence and annotate insect mitochondrial genomes for systematic and comparative genomics research. *Syst Entomol*, 2014, 39: 400–411
- 118 Zhao F, Huang D Y, Sun X Y, et al. The first mitochondrial genome for the butterfly family Riodinidae (*Abisara fylloides*) and its systematic implications. *Zoolog Res*, 2013, 34: E109–E119
- 119 Zhao J, Li H, Winterton S L, et al. Ancestral gene organization in the mitochondrial genome of *Thyridosmylus langii* (McLachlan, 1870)(Neuroptera: Osmylidae) and implications for lacewing evolution. *PLoS One*, 2013, 8: e62943
- 120 Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, et al. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst Biol*, 2012, 61: 539–542
- 121 Guindon S, Dufayard J F, Lefort V, et al. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0. *Syst Biol*, 2010, 59: 307–321
- 122 Stamatakis A. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 2014, 30: 1312–1313

Research Progress of Mitochondrial Genomes of Hemiptera Insects

GUO ZhongLong & YUAN MingLong

State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agricultural Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Insect mitochondrial genome (mitogenome) has been extensively used in phylogeny, molecular evolution, population genetics and phylogeographics. Hemiptera is the biggest order among Exopterygota and has important economic significance. To date, mitogenomes from 100 hemipterans have been sequenced, of which 81 were sequenced in China. In this study, we reviewed the current results of hemipteran mitogenomes, provided a comparative analysis for general features of hemipteran mitogenomes (including genome size, gene content, gene rearrangement, base composition, codon usage, evolutionary patterns of protein-coding genes, RNA genes and non-coding regions), and summarized the research status of hemipteran systematic evolution based mitogenomic data. Finally, we discussed some problems in mitogenome sequencing, sequence annotation and application in phylogenetic analysis, and prospected the research focuses of hemipteran mitogenomics in the future.

Hemiptera, Heteroptera, mitochondrial genome, gene rearrangement, molecular evolution, phylogeny

doi: 10.1360/N052015-00229