

昆虫水平基因转移及其研究进展

雷可心¹, 王晓迪¹, 万方浩^{1,2}, 吕志创^{1*}, 刘万学¹

¹中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害综合治理全国重点实验室, 北京 100193;

²中国农业科学院深圳农业基因组研究所, 广东 深圳 518120

摘要: 水平基因转移(horizontal gene transfer, HGT)是生物体获得遗传信息的方式之一,对生物体进化起重要作用。近年来,越来越多昆虫中的水平基因转移现象被报道,如在鳞翅目(如家蚕、甜菜夜蛾、小菜蛾、斜纹夜蛾)、半翅目(如柑橘粉蚧、烟粉虱)、鞘翅目(如咖啡果小蠹、米象、光肩星天牛)、膜翅目(如金小蜂)、双翅目(如果蝇、白纹伊蚊)等昆虫中广泛存在水平转移基因,且不同的水平转移基因对昆虫的营养合成与共生、吸收与消化、毒素产生与解毒、生长和发育、体色改变等方面有着重要作用。本文结合国内外专家学者的相关报道,就HGT的研究步骤与技术方法、评判HGT发生的方法、昆虫HGT的供体与功能几个方面进行了总结和讨论,以期更加深入地了解水平基因转移现象,为探究水平基因转移的作用机制、理解昆虫的进化、遗传和行为、并将水平基因转移应用到农业生产中为农业害虫的绿色防治提供更多思路。

关键词: 水平基因转移; 昆虫; 水平转移基因; 基因功能



开放科学标识码
(OSID 码)

Research advance of horizontal gene transfer in insects

LEI Kexin¹, WANG Xiaodi¹, WAN Fanghao^{1,2}, LÜ Zhichuang^{1*}, LIU Wanxue¹

¹State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; ²Agricultural Genome Institute at Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Shenzhen, Guangdong 518120, China

Abstract: Horizontal gene transfer (HGT) is a method used by organisms to obtain genetic information that plays an important role in their evolution. In recent years, more and more HGT phenomena have been reported in insects, such as in Lepidoptera (e.g., *Bombyx mori*, *Spodoptera exigua*, *Plutella xylostella*, and *Spodoptera litura*), Hemiptera (e.g., *Planococcus citri* and *Bemisia tabaci*), Coleoptera (e.g., *Hypothenemus hampei*, *Sitophilus oryzae*, and *Anoplophora glabripennis*), Hymenoptera (e.g., *Nasonia*), and Diptera (e.g., *Drosophila*, and *Aedes albopictus*). The presence of HGT has been widely reported, and several HGT genes have also been reported. Transferred genes play important roles in nutrient synthesis and symbiosis, absorption and digestion, toxin production and detoxification, growth and development, and body color changes in insects. This paper summarizes and discusses the research steps and technical methods of HGT, the methods for assessing the occurrence of HGT, and the donors and functions of insect HGT to gain a more in-depth understanding of the phenomenon of HGT and contribute to the investigation of the mechanism of HGT; the understanding of the evolution, genetics, and behavior of insects. We hope to gain a deeper understanding of the phenomenon of HGT and provide more ideas for exploring the mechanism of HGT, understanding the evolution, genetics, and behavior of insects, and applying HGT to agricultural production for green pest control.

Key words: horizontal gene transfer; insects; horizontal transfer gene; gene function

水平基因转移(horizontal gene transfer, HGT)通常也被称作横向基因转移(lateral gene transfer, LGT),不同于从亲代直接获得遗传信息的垂直基因转移方式,水平基因转移可以从自然界中亲缘关

系较远的种系甚至其他物种来获得遗传信息。水平基因转移是在细菌、真菌、植物或动物基因组中观察到的普遍现象。通过水平转移基因的传递和整合,转移的基因可以为宿主提供一些有益的特

收稿日期(Received): 2023-02-12 接受日期(Accepted): 2023-05-16

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(32072494); 国家重点研发计划项目(2021YFD1400200、2022YFC2601000)

作者简介: 雷可心,女,硕士研究生。研究方向: 植物检验检疫与生物安全。E-mail: leikexin0326@163.com

* 通信作者(Author for correspondence), 吕志创, E-mail: lvzhichuang@caas.cn

征,包括环境变化期间的原核适应、获得新的功能以及真核生物的适应进化,对生物体进化起重要作用。由于早年分子生物学研究的局限性,微生物、动植物之间的基因水平转移现象在近几年才被大量发现。

水平基因转移在分子水平上普遍起作用。塑造原核生物的进化,是原核生物获得新性状的一个重要机制。原核生物中耐药性的传播和毒力的进化与基因水平转移事件密切相关。1928年,Griffith将无毒性的R型肺炎双球菌与已经加热杀死的有毒性的S型肺炎双球菌同时注入小鼠体内,结果R型菌在小鼠体内转化成了S型菌,导致小鼠死亡,因此认为在被加热杀死的S型菌中,含有某种转化因子(Griffith, 1928)。后续研究表明,这种现象的原因在于S型菌被杀死后,其部分DNA片段通过水平基因转移的方式被整合到R型菌中并表达。该现象是最早发生的水平基因转移事件。随着技术进步,近年来报道的真核生物中的水平基因转移现象日益增多。在真核生物中,由于体细胞和生殖细胞的分化,只有纳入生殖系基因组的外源基因才有可能传给后代。另一方面,真核生物中大部分遗传信息驻留在被核膜包围的细胞核中,与外源基因的交流很少,外源基因整合较为困难。因此,与原核生物相比,发生在真核生物基因组中的水平基因转移事件频率较低,而且多发生于进化的早期阶段。对真核生物中的水平基因转移事件进行鉴定和分析,是阐明生物体内基因功能及基因组进化的重要途径,对于研究基因功能、揭示基因在生物体中的进化历史及了解基因组结构具有重要意义。

昆虫在所有生物种类中的比例超过50%,仅人类已知的就有100万余种,几乎遍布世界的各个角落。随着分子生物学的不断发展,昆虫及其他生物基因组数据的不断积累,不同昆虫的水平基因转移现象被不断报道,利用现代分子生物学技术研究不同昆虫的水平基因转移成为热门。传统的水平基因转移多针对内共生菌与宿主昆虫,随着研究技术的不断改进和对水平基因转移认识的不断深入,利用全基因组水平基因转移技术研究昆虫取得了进展。在最近的研究中,Li *et al.* (2022)系统研究了218种不同昆虫(包括蜉蝣目、直翅目、蜚蠊目、缨翅目、半翅目、膜翅目、鞘翅目、鳞翅目、蚤目、双翅目)的高质量基因组中的HGT,发现它们通过741

个来自非后生动物供体的不同转移,获得了1410个显示不同功能的基因,包括许多以前未报道的水平转移基因。其中鳞翅目昆虫具有最高的HGT获得基因平均数。本文从HGT的研究步骤与技术方法、评判HGT发生的方法、昆虫HGT的供体与昆虫HGT的功能几个方面进行总结,阐述昆虫水平基因转移研究进展。

1 水平基因转移的研究步骤及主要技术方法

HGT研究主要包括三大环节:搜索候选水平转移基因、验证是否为水平转移基因并排除污染片段可能性、水平转移基因的功能探究。搜索是将某种生物的基因序列与基因组数据库进行分析比对,初步筛选出候选水平转移基因;验证包含系统发育关系验证和排除污染序列;功能探究则包括推测基因功能、验证基因功能等试验方面的探究。

HGT研究的一般步骤:首先使用搜索工具BLAST、MUMmer等用于候选水平转移基因的搜索,然后进行系统发育分析确定水平转移基因的进化历程和供体来源,最后进行内含子、侧翼序列、信号肽、表达情况等排除污染序列,确定该基因为水平转移基因。其中,反向PCR技术广泛应用于揭示基因的整合位点,通常采用检测可移动元件如转座子等DNA序列整合到昆虫宿主基因组中的位置(李竹红,1999)。通过反向PCR反应,在转座子两侧扩增并克隆DNA片段的内部,可以识别整合位点上的DNA序列。通过这种方式,已知的转座子或其他可移动元件可被作为标记物,以确定基因的整合位置。最后对水平转移基因的功能进行分析,常用技术手段主要有基因测序、普通PCR、实时荧光定量PCR、RNA干扰、体外表达、酶活验证、基因编辑、Western Blot等(黄羽豪等,2021)。

2 评判水平基因转移发生的方法

目前,大多数评判水平基因转移的方法都基于基因组序列分析。这些方法可大致分为参数化方法和系统发育方法(Ravenhall *et al.*, 2015)。参数化方法搜索与基因组平均值显著不同的基因组部分,系统发育方法检查相关基因的进化历史并识别相互冲突的系统发育。

2.1 参数化方法

推断HGT的参数化方法使用特定于特定物种或分支的基因组序列特征,也称为基因组特征。如

果基因组的片段强烈偏离基因组特征,则为潜在水平转移的迹象。常用的基因组特征包括核苷酸组成 (Daubin *et al.*, 2003)、寡核苷酸频率 (Lawrence & Ochman, 1998) 或基因组的结构特征 (Worning *et al.*, 2000)。这些非典型特征反映了供体的成分倾向,因此可以在受体基因组背景下识别为不同的信号。该方法定量描述基因之间的水平基因转移频率和转移方向,估计转移前后基因的特点,可以更深入地解释基因演化的过程。允许在不进行多个基因组比较的情况下推断外源基因,因此不受系统发育方法的众多变化的影响。然而,随着时间的推移,外来来源的基因组片段与宿主基因组的其余部分受到相同的突变过程的影响,因此两者之间的差异往往会随着时间的推移而消失 (Lawrence & Ochman, 1997)。因此,参数化方法受进化影响,对远古水平转移基因预测受限,同时难以应对复杂的转移事件,如多个基因同时转移的情况。大多数外来基因不能在宿主基因组中长期留存,最终会丢失。因此,在某个时间点,大多数寄居的外源基因可能是最近获得的。参数化方法经常被用于估计最近 HGTs 的基因组尺度影响。

2.2 系统发育方法

系统发育方法检查相关基因的进化历史并识别相互冲突的系统发育,在 HGT 检测中的应用因许多新测序基因组的可用性而得到推进。系统发育方法以 2 种方式检测基因和物种进化历史中的不一致:显式系统发育方法比较基因与物种树之间的一致性,通过重建基因树并将其与参考物种树进行比较;隐式系统发育方法比较进化距离或序列相似性,通过检查与所讨论的基因的进化历史相关的方面来进行比较,例如,跨物种的存在和不存在模式,或意外的短或远的成对进化距离。

显式系统发育方法是将基因树与其相关物种树进行比较。由于推理的不确定性,基因树和物种树之间弱支持差异,但统计学上的显著差异可能提示 HGT 事件。例如,如果来自不同物种的 2 个基因共享基因树中最近的祖先连接节点,但相应的物种在物种树中间隔开,则可以调用 HGT 事件,包括拓扑测试 (Shimodaira, 2002)、基因族谱方法 (Zhaxybayeva *et al.*, 2004, 2006) 等。由于可以潜在确定所涉及的物种、时间和转移方向,显式系统发育方法可产生比参数方法更详细的结果。但该方

法依赖庞大的序列数据,进化树构建繁琐费时。

隐式系统发育方法比较进化距离或序列相似性,包括最常用的基于序列同源性的 BLAST 搜索、基因和物种距离、同源基因分析及多态位点聚类等方法。这种方法中,与平均值相比,与给定参考之间的意外短距离或长距离可能暗示 HGT 事件。由于直接基于进化树的分析方法,不需要进行序列比对和进化树构建,因此隐式系统发育方法往往比显式系统发育方法更简单、快捷。在一项新的研究中, Schaller *et al.* (2021) 遵循 Novichkov *et al.* (2004) 所提出的观点,专注于一种特定类型的内隐系统发育信息,其基本思想是同源基因之间的进化距离大约与它们物种之间的距离成正比。异种基因对和重复基因因此作为异常值出现 (Clarke *et al.*, 2002; Lawrence & Hartl, 1992; Novichkov *et al.*, 2004)。更准确地说,考虑一组物种中的同源基因家族,并将最相似同源基因对的系统发育距离作为它们所处物种之间系统发育距离的函数绘制出来。由于同源基因之间的距离可以预期约成正比于物种之间的距离,同源基因对落在一条回归线上,这条回归线为对应基因和物种对的最后一个共同祖先定义了相等的分化时间。Schaller *et al.* (2021) 引入了后分化时间 (later-divergence-time, LDT) 图作为模型,其顶点对应于按其物种着色的基因。在宽松情景的设置中研究这些图,即包含文献中所有常用的复制-转移-损失情景变体的进化情景。该研究提供了一个多项式时间识别算法以及一个构建解释给定 LDT 的宽松情景的算法,同时提供了一个简单的图编辑方案,可以有效检测隐含在 LDT 图中的 HGT 事件。

3 昆虫 HGT 研究中的供体

水平基因转移也是生物体获得遗传物质的一种方式,在水平基因转移的过程中,供体 (donor) 为此过程提供遗传物质,接受遗传物质的一方则称为受体 (recipient),供体和受体可以是同一物种含有不同遗传信息的差异个体,也可以是亲缘关系较远甚至没有亲缘关系的个体 (付杰, 2014)。

昆虫作为遗传物质的接受者即受体,其水平基因的供体主要有细菌、真菌、病毒、植物以及其他原生动物,其中来自细菌的水平基因转移占昆虫全部水平基因转移比例最大。由图 1 可知,通过取食,植物中的 *BtPMT1* 基因被整合到烟粉虱 *Bemisia*

tabaci (Gennadius) 体内 (Xia *et al.*, 2021); 从真菌转移到豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* (Harris) 的类胡萝卜素生物合成基因有助于红绿多态性 (Moran & Jarvik, 2010); 由寄生蜂介导, 病毒颗粒中的 DNA 随寄生蜂卵整合到鳞翅目宿主细胞 DNA 中 (Gasmi *et al.*, 2015); 利用内共生关系将沃尔巴克氏体 *Wolbachia* 的 DNA 转移到绿豆象 *Callosobruchus ciginensis* L. X 染色体内 (Nikoh *et al.*, 2008); 东亚飞蝗 *Lo-*

custa migratoria manilensis (Meyen) 中的 *MPKL* 基因由原生生物中的双特异性激酶基因整合而来并在光周期滞育中发挥作用 (Hao *et al.*, 2019)。来自细菌的水平基因转移中, 以 *Wolbachia* 为供体的 HGT 报道较为常见, *Wolbachia* 属内共生菌, 是世界上分布最广的共生菌。研究表明, 世界上约有 20% 的昆虫可被 *Wolbachia* 感染, 其生理状态也受到不同程度的影响。

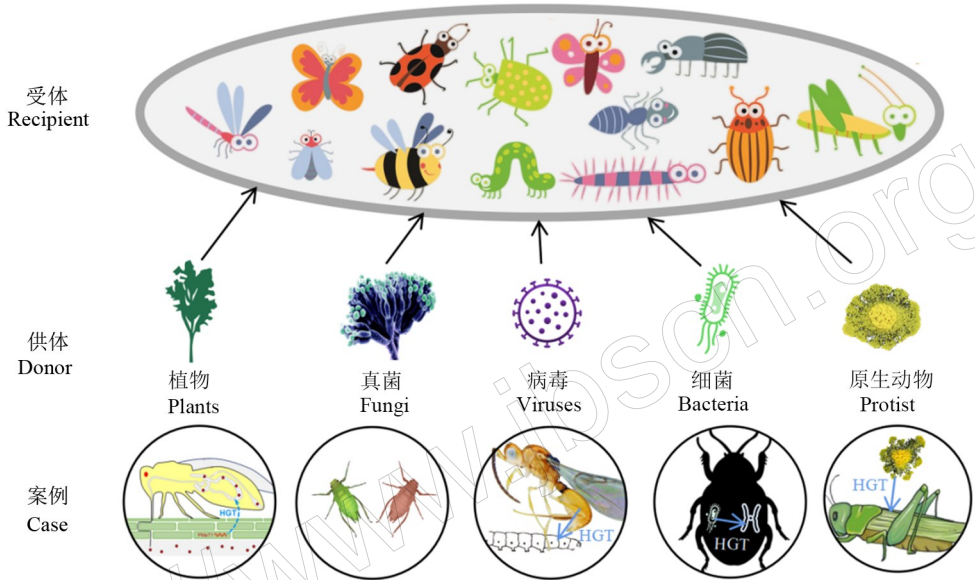


图 1 昆虫水平转移基因五类供体和案例
Fig.1 Five types of donors and cases of insect horizontal transfer genes

内共生菌与昆虫细胞共生, 遗传物质发生水平基因转移的可能性较高, 为了对昆虫内生菌的水平基因转移进行更深入的研究, Hotopp *et al.* (2007) 对果蝇、线虫和黄蜂等多种昆虫进行基因组比较, 发现多数不具有转录活性的外源 DNA 序列转移到昆虫体内, 成为宿主基因组中的假基因, 对宿主基因功能的提供和基因组进化并无显著贡献。Kondo *et al.* (2002) 发现, 内生于鞘翅目昆虫绿豆象体内被称为 wBruAus 的内共生菌, 实际上是通过基因水平转移的方式来源于 *Wolbachia* 属细菌并整合到绿豆象 X 染色体的一个序列。内共生的 *Wolbachia* 属细菌基因组中近 30% 的序列被转移到绿豆象中, 但这些转移到宿主昆虫染色体的 *Wolbachia* 基因倾向于在结构上被破坏、侵蚀和丢失, 不受功能约束, 并且转录无活性, 很可能已经假基因化 (Nikoh *et al.*, 2008)。Nikoh *et al.* (2010) 发现, 豌豆蚜基因组序列存在来源于 *Wolbachia* 属内共生细菌的假基因化的羧肽酶基因 (ψ LdcA)。

昆虫中的水平基因转移事件不仅发生于内共生菌中, 也发生于非内共生菌间, 这些来源于内共生菌的遗传物质影响昆虫的生长发育和生理功能。以家蚕 *Bombyx mori* L. 为例, 家蚕通过水平基因转移获得的多种细菌如沙雷氏菌属 *Serratia*、假单胞杆菌属 *Pseudomonas* 的基因, 对家蚕的生理代谢起重要作用 (Mita *et al.*, 2003)。

昆虫水平转移基因也可以来自于植物。如烟粉虱中存在植物源的水平转移基因 *BtPMT1*, 该基因使粉虱能够中和酚类葡萄糖苷, 使其具有广泛寄主适应性 (Xia *et al.*, 2021)。任君 (2020) 分析了烟粉虱的转录组和基因组, 发现并证明烟粉虱基因组内存在通过水平基因转移途径的植物来源的果胶甲酯酶 (PME) 基因 (命名为 *BtPME*), 该基因以催化、水解果胶生成果胶酸和甲醇, 进而加速植物细胞壁的降解。

4 昆虫水平转移基因的功能

不同的水平转移基因为不同昆虫提供了多种

多样的功能(Liu *et al.*, 2022),包括但不限于营养合成与共生、吸收与消化、毒素产生与解毒、生长和发育、改变体色。黄羽豪等(2021)已经进行了较全面的综述,主要包括以下几方面。

4.1 营养合成与共生

水平转移基因在蚜虫、粉蚧、木虱等昆虫的营养合成与共生方面起不可忽视的作用。粉蚧与细菌共生体保持着密不可分的关系,细菌共生体为其昆虫宿主提供必需的营养物质。大多数假球虫粉蚧具有独特的共生体设置,具有扩大的 β -变形菌共生体(*Candidatus Tremblaya princeps*),其本身含有 γ -变形杆菌共生体。在对甘露粉蚧 *Trabutina man-nipara* (Hemprich & Ehrenberg)的研究中发现,尽管菌内共生体的进化起源不同,但在 2 个系统中,必需氨基酸和维生素的合成以及翻译相关功能以高度相似的方式在共生伙伴之间进行分配(Szabó *et al.*, 2017)。Bublitz *et al.* (2019)认为,粉蚧基因组上水平转移基因与保留在 *Moranella* 基因组上的基因一起工作,仅在 *Moranella* 细胞外围产生肽聚糖层。*MurF* 基因免疫组织化学定位数据显示,昆虫基因组上 HGTs 的蛋白质产物可以特异性靶向 *Moranella* 菌细胞质。这种与细菌共生的现象在蚜虫中也同样存在,蚜虫有一种细菌细胞,这种细胞被特别分化为包涵 *Buchnera* 属的共生细菌,这种细菌已经失去了许多对常见细菌功能至关重要的基因,但在与宿主维持共生关系中发挥着重要作用。许多基因在细菌细胞中特异性高表达,包括氨基酸代谢基因、转运相关基因以及降解细菌细胞壁的假定溶酶菌基因。其中,氨基酸代谢基因的显著上调表明细菌细胞参与了蚜虫与 *Buchnera* 之间的氨基酸交换,这是共生系统中的关键代谢过程(Nakabachi *et al.*, 2005)。此外,真菌来源的水平转移基因在蚜虫的类胡萝卜素生物合成中也发挥着作用(Moran & Jarvik, 2010)。杨梅叶柄瘿木虱 *Pachypsylla venusta* (Osten-Saken)中也存在与共生菌互补的 HGT 基因,其在含有 *Carsonella* 菌的木虱细胞中上调的宿主 *argH* 基因弥补了内共生基因的损失,补全了精氨酸合成通路(Sloan *et al.*, 2014)。Ren *et al.* (2020)研究发现,烟粉虱隐种 MEAM1 的基因组携带的细菌源水平转移基因 *bioA*、*bioD*、*bioB* 可以促进烟粉虱生物素的合成;水平转移基因 *panBC* 和共生菌 *Portiera* 协同促进烟粉虱泛酸合成,相关基因沉

默后,烟粉虱的死亡率提高并且产卵减少。这些结果表明,水平基因转移是驱动昆虫及其细菌内共生体之间共同进化的重要和反复出现的机制。

在一些鳞翅目的昆虫中,水平转移基因维持其营养合成过程。如家蚕以及其他鳞翅目昆虫中的 22 个 HGT 基因主要来自昆虫病原细菌,这些基因涉及糖基水解、氧化还原和氨基酸代谢等功能,对维持正常生命活动起重要作用(Li *et al.*, 2011)。来源于细菌的 *BmKynu* 基因在家蚕色氨酸代谢过程中催化 3-羟基犬尿氨酸(3-Hydroxy-kynurenine, 3-HK)生成 3-羟基邻氨基苯甲酸,而 3-HK 的异常累积会引起家蚕红血突变体(Meng *et al.*, 2009b)。

4.2 消化与吸收

昆虫在取食过程中离不开植物细胞壁消化酶,随着近年来研究的不断深入,越来越多的昆虫通过 HGT 获得的内源性植物细胞壁降解酶和营养吸收基因被发现。Wheeler *et al.* (2013)研究了一个来自肠球菌的糖基水解酶家族 31 基因(*GH31*)的古代鳞翅目 HGT。HGT 与侧翼昆虫基因之间的 PCR 扩增证实,*GH31* 已整合到家蚕基因组中。*DpGH31* 序列中的蛋白质结构域在自然界中较为常见,涉及多种机制,包括初级代谢、糖基化和免疫。通过水平基因转移从细菌和真菌中获得的植物细胞壁降解酶(PCWDEs)可能是中生代食草甲虫多样化的关键,这些酶可以降解植物细胞壁中的主要多糖网络、解毒植物化感化学物质,并以其他方式促进对木本植物的取食。与植物专食相关的基因的扩增和功能分化,包括最初通过真菌和细菌的水平基因转移获得的基因,促进了光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky)、某些其他植食性甲虫以及在较小程度上其他植食性昆虫代谢库的增加、扩展和增强(Mckenna *et al.*, 2016)。果胶是植物生长部分壁中丰富的多糖。Kirsch *et al.* (2022)研究了叶甲虫 *Phaedon cochleariae* (Fabricius)水平获得的果胶消化多半乳糖尿酶(Pectin digesters mostly lactose urase, PGs),发现果胶消化仅与真菌中水平获得的 PG 相关,通过基因复制固定在宿主基因组中,导致功能冗余,更容易获得营养细胞内容物,促进甲虫的发育和存活。分析强调了 PGs 为食草昆虫提供的选择性优势,并证明了 HGT 对叶食甲虫进化成功的影响。

除对细胞壁的消化功能外,昆虫还通过 HGT

促进营养吸收。例如,追踪竹节虫中多聚半乳糖醛酸酶(果胶酶)基因的进化历史,了解到来自 γ -变形杆菌中的聚半乳糖醛酸酶 *GH28* 基因能产生无共生体的果胶酶,从而提高昆虫的消化效率,减少对微生物的依赖(Shelomi *et al.*, 2016)。而黑森瘿蚊 *Mayetiola destructor* (Say) 获得的水平转移基因糖苷水解酶 *MdesGH32* 基因具有很强的菊粉酶和转化酶活性,有助于将植物细胞壁菊粉聚合物分解为单体,并将蔗糖(植物中的主要运输糖)转化为葡萄糖和果糖,便于吸收,形成营养丰富的组织(Subramanyam *et al.*, 2021)。

4.3 毒素产生与解毒

昆虫可以通过水平基因转移获得一些毒素基因来提高抵御天敌的生存适应能力。果蝇寄生蜂 *Leptopilina heterotoma* (Lh) 和 *L. boulardi* (Lb) 是2种倾向于感染2龄黑腹果蝇幼虫的内寄生虫,Lh可以成功寄生在果蝇属的多个物种上,该虫破坏层状细胞、抑制寄主包裹,从而使寄主成功寄生。在Lh中发现了可能来自微生物或原生动物的淋巴腺凋亡相关蛋白 *Lar* 基因,该蛋白通过溶解果蝇的淋巴腺主动抑制果蝇的免疫反应,从而广泛寄生;与此同时,另一种来自共生菌的新型蛋白质(Warm)有助于一种被动策略,它将卵附着在宿主的肠道和其他器官上,导致不完全包裹,帮助专性寄生蜂逃脱宿主的免疫反应(Huang *et al.*, 2021)。糖苷水解酶家族19 (GH19) 几丁质酶从单细胞微孢子虫/*Rozella* 分支水平转移到蝇蛹金小蜂中,其作为一种毒液蛋白可提高寄生率(Martinson *et al.*, 2016)。Li *et al.* (2021) 研究发现,存在于大多数细菌 CWH 酶中的谷氨酸催化结构域也存在于瓢虫中,表明细菌细胞壁水解酶活性的保留和作为细菌毒素的能力。

除了产生毒素,一些解毒基因也可通过 HGT 获得。Daimon *et al.* (2008) 在家蚕中发现来源于细菌的 β -呋喃果糖苷酶(β -fructofuranosidases) 基因 *BmSuc1*, 研究表明,功能性 β -呋喃果糖苷酶基因实际上编码在家蚕基因组中,其产物在家蚕中起消化酶的作用,使家蚕可能避免了桑椹乳中极高浓度的生物碱类糖苷酶抑制物的毒性作用,从而使家蚕能够在桑叶上进食并生长良好。烟粉虱从植物中获得了水平转移基因 *BtPMT1*, 烟粉虱利用该基因代谢对其有害的酚糖类植物次生代谢产物,提高了寄主适应性(Xia *et al.*, 2021)。

4.4 生长发育与繁殖

昆虫获得的水平转移基因,在昆虫生长发育的调控中发挥作用。家蚕中存在通过水平基因转移来源于沙雷氏菌属 *Serratia* 和假单胞杆菌属 *Pseudomonas* 的细菌型几丁质酶基因 *Bmchi-h* 和甘油磷酸二酯磷酸二酯酶基因(Mita *et al.*, 2003)。该细菌型几丁质酶基因 *Bmchi-h* 与家蚕内源性的几丁质酶基因 *BmChitinase* 的 mRNA 时空表达模式相同,并且对家蚕蜕皮期几丁质的降解起重要作用(Daimon *et al.*, 2003)。某些昆虫的 HGT 基因可以帮助昆虫取食。如烟粉虱体内存在植物源的果胶甲酯酶(*BtPME*) 基因可以帮助烟粉虱加速降解植物细胞壁。对 *BtPME* 基因功能的初步研究证明,其能够通过诱导水杨酸(salicylic acid, SA) 途径来应对植物的防御系统,进而促进烟粉虱的取食与生长发育(任君, 2020)。果蝇中的 *oskar* 基因则在生殖细胞形成中发挥关键作用(Blondel *et al.*, 2020)。在东亚飞蝗中发现的类黏菌蛋白激酶 MPKL 促进光周期滞育诱导。此外,MPKL 显著抑制卵巢中 Akt 和 FOXO 的磷酸化水平,并增强活性氧、超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性,而过氧化物酶活性在2种光周期机制下均降低(Hao *et al.*, 2019)。烟粉虱隐种 MEAM1 中存在细菌源水平转移基因 *dapB*、*dapF*、*lysA*, 这些基因可促使烟粉虱合成赖氨酸,沉默这些基因后可降低烟粉虱体内的赖氨酸含量,抑制烟粉虱的生长发育并减少产卵量(Bao *et al.*, 2021)。另外,个别昆虫体内存在影响昆虫雄性求偶的水平转移基因。Li *et al.* (2022) 发现,敲除了水平转移基因 *LOC105383139* (MT-139) 的雄性小菜蛾向雌蛾求爱的次数明显减少,交配水平降低。进一步的研究表明, *LOC105383139* 基因的功能之一是增强雄性的求偶行为,而该基因是由蛾和蝴蝶的最后共同祖先通过 HGT 获得的。这是首次报道水平转移基因与昆虫的求偶行为相关联。

4.5 身体色彩

研究发现,昆虫通过水平基因转移能获得一些改变体色的基因。例如,家蚕的突变株 *lemon* (lem) 中的 SPR 基因(*BmSpr*) 的突变是导致 lem 和 leml 体色不规则的原因(Meng *et al.*, 2009a)。真菌转移到豌豆长管蚜的类胡萝卜素生物合成基因有助于该蚜虫的红绿颜色多态性,影响了它们对天敌的敏感性(Moran & Jarvik, 2010)。

5 结果与展望

根据国内外相关的昆虫 HGT 报道可知,水平基因转移在昆虫群体中广泛存在,并且这些水平转移基因对昆虫的生长、发育、繁殖有着重要的作用。但昆虫与供体生物之间在何种情况下发生水平基因转移、其详细机制、水平基因转移何时进行等仍未知。目前,主要存在 2 种意见:第一种观点认为在远古时候早期生命中已经发生水平基因转移,也就是一个共同的细胞祖先创造出全部现代生物;另一种看法是,除了早期生命,现在已形成明确谱系后的物种也可以轻松地交换基因。目前,通过基因编辑技术人为干预基因转移事件仍然存在一些未知的安全隐患。若第二种观点得到证明,则意味着人为改造基因与自然界自然发生的基因转移相差无二,转基因作物不再引起人们的担忧,人们也可以利用基因敲除某些致病基因来对抗疾病,更放心地将基因编辑技术应用于人类的生产和生活中。不仅如此,昆虫中的水平基因转移是导致抗性产生的因素之一,研究不同昆虫间基因转移情况可以揭示不同昆虫产生抗性的机制和方式,有助于农业防治中的抗虫害策略的制定和实施。昆虫中基因转移的研究也可以为生物防治提供理论基础,通过基因改造等手段提高生物防治的效果。例如,通过基因转移改造生物控制剂,提高其对害虫的杀伤力和生存能力。因此,挖掘昆虫间的水平基因转移现象,探究其传递机制,对于理解昆虫的进化、遗传和行为等方面都具有重要意义。昆虫 HGT 现象研究作为近年昆虫研究的热点,揭开了昆虫适应环境和进化机制的一角。随着生物基因组数据库的逐渐扩大,分子生物学的发展和技术的进步,人们能更清楚地了解昆虫与供体生物之间水平基因转移的机制,并将水平基因转移应用到农业生产中,为农业害虫的绿色防治提供更多思路。

参考文献

- 付杰, 2014. 桑树水平基因转移的鉴定. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学.
- 黄羽豪, 龚森瑞, 李浩森, 庞虹, 2021. 昆虫的水平基因转移研究. *环境昆虫学报*, 43(4): 788-810.
- 李竹红, 刘德培, 梁植权, 1999. 改进的反向 PCR 技术克隆转移基因的旁侧序列. *生物化学与生物物理进展*, 26(6): 600-623.

- 任君, 2020. 烟粉虱水平转移基因果胶甲酯酶的鉴定及功能研究. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院.
- BAO X Y, YAN J Y, YAO Y L, WANG Y B, VISENDI P, SEAL S, LUAN J B, 2021. Lysine provisioning by horizontally acquired genes promotes mutual dependence between whitefly and two intracellular symbionts. *PLoS Pathogens*, 17(11): e1010120.
- BLONDEL L, JONES T E, EXTAVOUR C G, 2020. Bacterial contribution to genesis of the novel germ line determinant *oskar*. *Elife*, 9: e45539.
- BUBLITZ D C, CHADWICK G L, MAGYAR J S, SANDOZ K M, BROOKS D M, MESNAGE S, LADINSKY M S, GARBBER A I, BJORKMAN P J, ORPHAN V J, MCCUTCHEON J P, 2019. Peptidoglycan production by an Insect-Bacterial Mosaic. *Cell*, 179(3): 703-712.
- CLARKE G D P, BEIKO R G, RAGAN M A, CHARLEBOIS R L, 2002. Inferring genome trees by using a filter to eliminate phylogenetically discordant sequences and a distance matrix based on mean normalized BLASTP scores. *Journal of Bacteriology*, 184: 2072-2080.
- DAIMON T, HAMADA K, MITA K, OKANO K, SUZUKI M G, KOBAYASHI M, SHIMADA T, 2003. A *Bombyx mori* gene, *BmChi-h*, encodes a protein homologous to bacterial and baculovirus chitinases. *Insect Biochemistry Molecular Biology*, 33(8): 749-759.
- DAIMON T, TAGUCHI T, MENG Y, KATSUMA S, MITA K, SHIMADA T, 2008. *Beta-fructofuranosidase* genes of the silkworm, *Bombyx mori*: insights into enzymatic adaptation of *B. mori* to toxic alkaloids in mulberry latex. *Journal of Biological Chemistry*, 283(22): 15271-15279.
- DAUBIN V, LERAT E, PERRIERE G, 2003. The source of laterally transferred genes in bacterial genomes. *Genome Biology*, 4(9): 57.
- GASMI L, BOULAIN H, GAUTHIER J, HUA-VAN A, MUSSET K, JAKUBOWSKA A K, AURY J M, VOLKOFF A N, HUGUET E, HERRERO S, DREZEN J M, 2015. Recurrent domestication by lepidoptera of genes from their parasites mediated by bracoviruses. *PLoS Genetics*, 11(9): e1005470.
- GRIFFITH F, 1928. The significance of pneumococcal types. *Journal of Hygiene*, 27(2): 113-159.
- HAO K, ULLAH H, JARWAR A R, NONG X, TU X, ZHANG Z, 2019. Molecular identification and diapause-related functional characterization of a novel dual-specificity kinase gene, *MPKL*, in *Locusta migratoria*. *FEBS Letters*, 593(21): 3064-3074.

- HOTOPP J C D, CLARK M E, OLIVEIRA D C, FOSTER J M, FISCHER P, MUÑOZ TORRES M C, GIEBEL J D, KUMAR N, ISHMAEL N, WANG S, INGRAM J, NENE R V, SHEPARD J, TOMKINS J, RICHARDS S, SPIRO D J, GHEDIN E, SLATKO B E, TETTELIN H, WERREN J H, 2007. Widespread lateral gene transfer from intracellular bacteria to multicellular eukaryotes. *Science*, 317: 1753–1756.
- HUANG J, CHEN J, FANG G, PANG L, ZHOU S, ZHOU Y, PAN Z, ZHANG Q, SHENG Y, LU Y, LIU Z, ZHANG Y, LI G, SHI M, CHEN X, ZHAN S, 2021. Two novel venom proteins underlie divergent parasitic strategies between a generalist and a specialist parasite. *Nature Communications*, 12(1): 234.
- KIRSCH R, OKAMURA Y, HAEGER W, VOGEL H, KUNERT G, PAUCHET Y, 2022. Metabolic novelty originating from horizontal gene transfer is essential for leaf beetle survival. *The Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(40): e2205857119.
- KONDO N, NIKOH N, IJICHI N, SHIMADA M, FUKATSU T, 2002. Genome fragment of *Wolbachia* endosymbiont transferred to X chromosome of host insect. *The Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(22): 14280–14285.
- LAWRENCE J G, HARTL D L, 1992. Inference of horizontal genetic transfer from molecular data: an approach using the bootstrap. *Genetics*, 131: 753–760.
- LAWRENCE J G, OCHMAN H, 1997. Amelioration of bacterial genomes: rates of change and exchange. *Journal of Molecular Evolution*, 44: 383–397.
- LAWRENCE J G, OCHMAN H, 1998. Molecular archaeology of the *Escherichia coli* genome. *The Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(16): 9413–9417.
- LI H S, TANG X F, HUANG Y H, XU Z Y, CHEN M L, DU X Y, QIU B Y, CHEN P T, ZHANG W, ŚLIPINŃSKI A, ESCALONA H E, WATERHOUSE R M, ZWICK A, PANG H, 2021. Horizontally acquired antibacterial genes associated with adaptive radiation of ladybird beetles. *BMC Biology*, 19(1): 7.
- LI Y, LIU Z, LIU C, SHI Z, PANG L, CHEN C, CHEN Y, PAN R, ZHOU W, CHEN X X, ROKAS A, HUANG J, SHEN X X, 2022. HGT is widespread in insects and contributes to male courtship in lepidopterans. *Cell*, 185(16): 2975–2987.
- LI Z W, SHEN Y H, XIANG Z H, ZHANG Z, 2011. Pathogen-origin horizontally transferred genes contribute to the evolution of Lepidopteran insects. *BMC Evolutionary Biology*, 11: 356.
- LIU C, LI Y, CHEN Y, CHEN X X, HUANG J, ROKAS A, SHEN X X, 2023. How has horizontal gene transfer shaped the evolution of insect genomes? *Environmental Microbiology*, 25(3): 642–645.
- MARTINSON E O, MARTINSON V G, EDWARDS R, MRINALINI, WERREN J H, 2016. Laterally transferred gene recruited as a venom in parasitoid wasps. *Molecular Biology and Evolution*, 33(4): 1042–1052.
- MCKENNA D D, SCULLY E D, PAUCHET Y, HOOVER K, KIRSCH R, GEIB S M, MITCHELL R F, WATERHOUSE R M, AHN S J, ARSALA D, BENOIT J B, BLACKMON H, BLEDSOE T, BOWSER J H, BUSCH A, CALLA B, CHAO H, CHILDERS A K, CHILDERS C, CLARKE D J, COHEN L, DEMUTH J P, DINH H, DODDAPANENI H, DOLAN A, DUAN J J, DUGAN S, FRIEDRICH M, GLASTAD K M, GOODISMAN M A, HADDAD S, HAN Y, HUGHES D S, IO-ANNIDIS P, JOHNSTON J S, JONES J W, KUHN L A, LANCE D R, LEE C Y, LEE S L, LIN H, LYNCH J A, MOCZEK A P, MURALI S C, MUZNY D M, NELSON D R, PALLI S R, PANFILIO K A, PERS D, POELCHAU M F, QUAN H, QU J, RAY A M, RINEHART J P, ROBERTSON H M, ROEHRDANZ R, ROSENDALE A J, SHIN S, SILVA C, TORSON A S, JENTZSCH I M, WERREN J H, WORLEY K C, YOCUM G, ZDOBNOV E M, GIBBS R A, RICHARDS S, 2016. Genome of the Asian longhorned beetle (*Anoplophora glabripennis*), a globally significant invasive species, reveals key functional and evolutionary innovations at the beetle-plant interface. *Genome Biology*, 17(1): 227.
- MENG Y, KATSUMA S, DAIMON T, BANNO Y, UCHINO K, SEZUTSU H, TAMURA T, MITA K, SHIMADA T, 2009a. The silkworm mutant *lemon* (*lemon lethal*) is a potential insect model for human sepiapterin reductase deficiency. *Journal of Biological Chemistry*, 284(17): 11698–11705.
- MENG Y, KATSUMA S, MITA K, SHIMADA T, 2009b. Abnormal red body coloration of the silkworm, *Bombyx mori*, is caused by a mutation in a novel kynureninase. *Genes to Cells*, 14(2): 129–140.
- MITA K, MORIMYO M, OKANO K, KOIKE Y, NOHATA J, KAWASAKI H, KADONO-OKUDA K, YAMAMOTO K, SUZUKI M G, SHIMADA T, GOLDSMITH M R, MAEDA S, 2003. The construction of an EST database for *Bombyx mori* and its application. *The Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(24): 14121–14126.
- MORAN N A, JARVIK T, 2010. Lateral transfer of genes from fungi underlies carotenoid production in aphids. *Science*,

- 328: 624–627.
- NAKABACHI A, SHIGENOBU S, SAKAZUME N, SHIRAKI T, HAYASHIZAKI Y, CARNINCI P, ISHIKAWA H, KUDO T, FUKATSU T, 2005. Transcriptome analysis of the aphid bacteriocyte, the symbiotic host cell that harbors an endocellular mutualistic bacterium, *Buchnera*. *The Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(15): 5477–5482.
- NIKOH N, MCCUTCHEON J P, KUDO T, MIYAGISHIMA S Y, MORAN N A, NAKABACHI A, 2010. Bacterial genes in the aphid genome: absence of functional gene transfer from *Buchnera* to its host. *PLoS Genetics*, 6(2): e1000827.
- NIKOH N, TANAKA K, SHIBATA F, KONDO N, HIZUME M, SHIMADA M, FUKATSU T, 2008. *Wolbachia* genome integrated in an insect chromosome: evolution and fate of laterally transferred endosymbiont genes. *Genome Research*, 18(2): 272–280.
- NOVICHKOV P S, OMELCHENKO M V, GELFAND MIKHAIL S, MIRONOV A A, WOLF Y I, KOONIN E V, 2004. Genomewide molecular clock and horizontal gene transfer in bacterial evolution. *Journal of Bacteriology*, 186: 6575–6585.
- RAVENHALL M, ŠKUNCA N, LASSALLE F, DESSIMOZ C, 2015. Inferring horizontal gene transfer. *PLoS Computational Biology*, 11(5): e1004095.
- REN F R, SUN X, WANG T Y, YAO Y L, HUANG Y Z, ZHANG X, LUAN J B, 2020. Biotin provisioning by horizontally transferred genes from bacteria confers animal fitness benefits. *ISME Journal*, 14(10): 2542–2553.
- SCHALLER D, LAFOND M, STADLER P F, WIESEKE N, HELLMUTH M, 2021. Indirect identification of horizontal gene transfer. *Journal of Mathematical Biology*, 83(1): 10.
- SHELOMI M, DANCHIN E G, HECKEL D, WIPFLER B, BRADLER S, ZHOU X, PAUCHET Y, 2016. Horizontal gene transfer of pectinases from bacteria preceded the diversification of stick and leaf insects. *Scientific Reports*, 6: 26388.
- SHIMODAIRA H, 2002. An approximately unbiased test of phylogenetic tree selection. *Systematic Biology*, 51(3): 492–508.
- SLOAN D B, NAKABACHI A, RICHARDS S, QU J, MURALI S C, GIBBS R A, MORAN N A, 2014. Parallel histories of horizontal gene transfer facilitated extreme reduction of endosymbiont genomes in sap-feeding insects. *Molecular Biology and Evolution*, 31(4): 857–871.
- SUBRAMANYAM S, NEMACHECK J A, BERNAL-CRESPO V, SARDESAI N, 2021. Insect derived extra oral GH32 plays a role in susceptibility of wheat to Hessian fly. *Scientific Reports*, 11(1): 2081.
- SZABÓ G, SCHULZ F, TOENSHOFF E R, VOLLAND J M, FINKEL O M, BELKIN S, HORN M, 2017. Convergent patterns in the evolution of mealybug symbioses involving different intrabacterial symbionts. *ISME Journal*, 11(3): 715–726.
- WHEELER D, REDDING A J, WERREN J H, 2013. Characterization of an ancient lepidopteran lateral gene transfer. *PLoS ONE*, 8(3): e59262.
- WORNING P, JENSEN L J, NELSON K E, BRUNAK S, USSERY D W, 2000. Structural analysis of DNA sequence: evidence for lateral gene transfer in *Thermotoga maritima*. *Nucleic Acids Research*, 28(3): 706–709.
- XIA J, GUO Z, YANG Z, HAN H, WANG S, XU H, YANG X, YANG F, WU Q, XIE W, ZHOU X, DERMAUW W, TURLINGS T C J, ZHANG Y, 2021. Whitefly hijacks a plant detoxification gene that neutralizes plant toxins. *Cell*, 184(7): 1693–1705.
- ZHAXYBAYEVA O, GOGARTEN J P, CHARLEBOIS R L, DOOLITTLE W F, PAPKE R T, 2006. Phylogenetic analyses of cyanobacterial genomes: quantification of horizontal gene transfer events. *Genome Research*, 16(9): 1099–1108.
- ZHAXYBAYEVA O, HAMEL L, RAYMOND J, GOGARTEN J P, 2004. Visualization of the phylogenetic content of five genomes using dekapentagonal maps. *Genome Biology*, 5(3): 20.

(责任编辑:郭莹)