

Hox 基因与昆虫翅的特化

翟宗昭^{1,2}, 杨星科^{1,*}

(1. 中国科学院动物研究所, 北京 100080; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 自从 1978 年 E. B. Lewis 描述了著名的果蝇双胸突变体(*bithorax*)以来, 大量的比较发育遗传学研究为我们揭示了形态进化的遗传基础, 从而使形态进化研究进入了一个新的时代。同时, Hox 基因的研究也成为这一领域的焦点。本文综述了昆虫翅的起源及其特化类群翅的发育遗传学研究的最新进展。一般认为, 原始的有翅昆虫胸腹部多附肢(包括翅); 之后不同的体节受到了不同 Hox 的抑制, 形成两对翅以及前后翅的分化; *Ubx* 的不同表达导致了前后翅的分化, 并且 *Ubx* 负责识别后翅。我们选择翅特化最为显著的 3 个类群——鞘翅目(T2 鞘翅)、双翅目(T3 平衡棒)和捻翅目(T2 平衡棒)结合 Hox 的表达情况讨论了翅的特化机理。目前已知双翅目和鞘翅目的翅的控制模式存在巨大差异, 两种模式的比较研究对于理解翅的形态进化具有重要的意义。但是对捻翅目昆虫的研究则很少。

关键词: 昆虫翅; 起源; 特化; Hox; *Ubx*; 形态进化

中图分类号: Q966 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2006)06-1027-07

Hox genes and insect wing modification

ZHAI Zong-Zhao^{1,2}, YANG Xing-Ke^{1,*} (1. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China; 2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Since 1978, characterization of the homeotic *bithorax* mutations of *Drosophila* has led E. B. Lewis to presage the growth of work on comparative developmental genetics, which focuses mainly on Hox genes, and afterward greatly adds to our understanding of the genetic basis of morphological evolution. Here, we reviewed the latest progress in the origin of insect wing and work on developmental genetics underlying wing modification. According to fossil records, primary insects bear appendages (including wings) on all thoracic and abdominal segments, while modern insects evolve to bear only two pairs of wings on T2 and T3, due to Hox suppression to wing development in other segments. Of the ten arthropod Hox genes known, *Ubx* has hindwing identity, and regulates its targets to make the fore- and hind-wing different in morphology. We especially compared Hox expression pattern of insects with most modified wings in three orders: Coleoptera (forewing to elytra), Diptera (hindwing to haltere) and Strepsiptera (forewing to haltere). Recent studies show that function of *Ubx* in beetle hindwings represents a previously unknown mode of wing diversification in insects. However, more study on Strepsiptera is necessary.

Key words: Insect wing; origin; modification; Hox; *Ubx*; morphological evolution

昆虫是地球上最为繁盛的生物类群, 飞行能力的获得极大地促进了其扩散。关于昆虫翅的起源、形态功能和进化的研究在化石、比较形态学、解剖学等方面都有了很多阶段性成果。近年来, 进化发育生物学研究方法的不断改进, 使我们从分子水平这样一个全新的角度来认识翅的起源并比较的研究昆虫翅的发育和特化机理。Hox 基因(Homeobox

genes)对昆虫体节的决定作用为我们提供了研究这种机理的一个切入点。

进化发育生物学, 就是通常所说的“Evo-Devo”, 是一门研究进化与发育之间关系的学科。它将发育生物学和进化生物学在分子水平上再度联合, 通过研究控制发育基因的进化来研究生物进化机理。其中最成功的是关于 Hox 基因的研究。Hughes 和

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(30330100)

作者简介: 翟宗昭, 男, 1983 年生, 河北邢台人, 博士研究生, 研究方向为昆虫发育遗传学, E-mail: zhaizongzhao@gmail.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: yangxk@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2006-03-03; 接受日期 Accepted: 2006-05-17

Kaufman (2002) 对节肢动物中发现的 10 类 Hox 基因的表达情况进行了详细的总结并对同一 Hox 在不同物种中的表达情况做了对比, 从中可以看到节肢动物形态进化的发育遗传基础。

1 翅的起源

关于昆虫翅的起源在上一个世纪受到了很大的关注。昆虫纲中至今尚保留有无翅类群, 即无翅亚纲 (Apterygota), 他们起源于四亿年前的志留纪或更早; 有翅亚纲 (Pterygota) 似乎是在石炭纪突然出现的, 而最近的一项发现又将翅昆虫出现的时间向前推进了几千万年 (Engel and Grimaldi, 2004)。一般认为有翅昆虫起源于无翅昆虫。翅的起源可能主要受以下两方面的驱动: 1) 由水生到陆生, 足的数量由少到多, 身体发生胸腹分化; 2) 食性与天敌双向选择压力, 使得昆虫的取食从地面向高空发展, 在从高空向地面发生下落运动时, 促进早期可能起滑翔作用的原翅 (prowing) 产生, 进而进化出能用于飞行的翅 (杨星科, 1990)。

首先, 关于翅的形态学起源, 早期受到较多支持的假说主要有两种:

I. 侧背板起源说 (The Paranotal Theory)

侧背板是背板向两侧扩展而成。翅起源于胸部背板侧缘坚硬的外长物, 它逐渐扩大, 与胸部关节相连, 在关节和肌肉连接能够允许强有力的飞行之前, 这一结构首先适应了滑行, 并在滑行中不断得到特化。这个假说得到了大量化石证据和理论支持 (Flower, 1964; 杨星科, 1990)。

II. 侧板起源说 (The Pleuron Theory)

原始昆虫附肢的上基节与体壁结合并与亚基节 (subcoxa) 一起形成了昆虫身体的侧板 (pleuron), 而上基节的外颞叶由于起着呼吸作用, 本身变得又大又宽, 以扩大与空气接触的表面积。而在本身变宽的同时, 开始负责滑翔运动促进原翅形成。原翅发生于 3 个胸节和 9 个腹节。当原翅形成以后, 侧板在原翅基部分化出一行或多行关节, 最后变成支点, 在上肢节足肌的牵拉下, 使原翅变为可动 (Kukalová-Peck, 1983; 杨星科, 1990)。

近年来, 翅的起源的研究多是讨论它由多分节祖先的附肢 (appendage) 进化而来的, 还是一个全新的体壁的外长物 (outgrowth)。研究结果倾向于支持前者, 因为翅和附肢的发生利用了相似的信号通路。主要观点及证据如下。

Morata (2001) 总结了果蝇 *Drosophila* 附肢识别的研究进展。果蝇的附肢主要包括足 (leg)、翅 (wing)、平衡棒 (haltere)、触角 (antenna) 等。成虫足和翅原基细胞 (primordia) 都源自共有的前体细胞库, 翅利用和其他附肢相同的信号通路, 他们都是通过控制体节定位的 Hox 基因和控制背腹轴定位的 *Dpp* 和 *Wg* 应答基因 (如 *Dll* 和 *vg*) 的联合作用来建立它的各种轴向极性。果蝇翅的决定模式和其他附肢相似, 因此翅可能是由附肢进化而来的。

研究者对另一种可能性“翅是从体壁外长物进化而来的”的假说也进行了检验。Averof 和 Cohen (1997) 认为, 这种情况下在甲壳类上肢 (epipod) 中则不可能找到主要负责昆虫翅发育的基因 (wing gene)。他们选取了果蝇的两个翅发育相关基因 *pdm* 和 *ap*, 前者在发育的早期决定果蝇的翅盘 (wing disc) 的命运, 后者决定翅的背腹轴极性。在两种甲壳动物丰年虾 *Artemia franciscana* 和淡水螯虾 *Pacifastacus leniusculus* 中, 研究了两个基因表达蛋白的积累情况。在丰年虾中, 两个蛋白在两个上肢的较末梢部位都被发现, *pdm* 则在一个上肢中被发现。这些数据提供了在解剖上同源的上肢和翅在进化上相关的分子证据 (Averof and Cohen, 1997)。之后, 研究者通过扩大研究范围发现, *pdm* 和 *ap* 在螯肢类 (Chelicerate) 中被认为是甲壳类上肢的同源器官的结构中表达。剑尾目 (Xiphosura) 后体节有附肢, 是现存的螯肢类中最特殊的一类。美洲鲎 *Limulus polyphemus* 的后体节附肢转变成为有气体交换功能的结构——书腮 (book gill)。在蜘蛛 *Cupiennius salei* 中这个结构实现了内在化而进化为书肺 (book lung)。在胚胎发育中, 书腮和书肺二者都表达 *pdm* 和 *ap* 基因。在 *Cupiennius salei* 中, 这两个基因还在吐丝器 (spinneret) 表达, 而吐丝器也被认为是由附肢进化出来的 (Schoppmeier and Damen, 2001; Damen et al., 2002)。

以上的结果显示, 昆虫的翅、甲壳动物的上肢、螯肢类的书腮、蜘蛛的书肺和吐丝器可能是同源器官。但是, 对这些研究结果也是应当谨慎的, 因为这只是对 4 种节肢动物中的两个基因的表达情况的研究 (David and Kaufman, 2005)。

Jockusch 和 Obe (2004) 通过分子标记和组织学实验证实, 拟谷盗 *Tribolium castaneum* 和蝗虫 *Schistocerca americana* 的翅和足的原基细胞并不像果蝇那样是来自于共有的前体细胞库, 认为 *pdm* 和 *ap* 在翅和上肢同时出现显示了它们趋同进化的倾向。

2 昆虫翅的特化及其发育遗传学基础

发育生物学的核心问题是在胚胎发育中受精卵如何实现空间上的决定,从而建成高度结构化的生物体。目前,在分子水平上对许多发育过程都有了新的理解,其中最重要的是对不同物种的同源结构和同源基因的比较研究。通过 Hox 基因对昆虫翅特

化的比较发育遗传学研究是该领域理解较为透彻的内容。

2.1 翅特化的种类及其各自分类地位的描述

昆虫纲主要的翅特化类群举例及其系统发生见图 1,对翅分化的详述见下文。我们将选择在这一系统发生中最为特化的 3 个类群——鞘翅目、双翅目和捻翅目结合 Hox 的表达情况来讨论翅的特化机理。

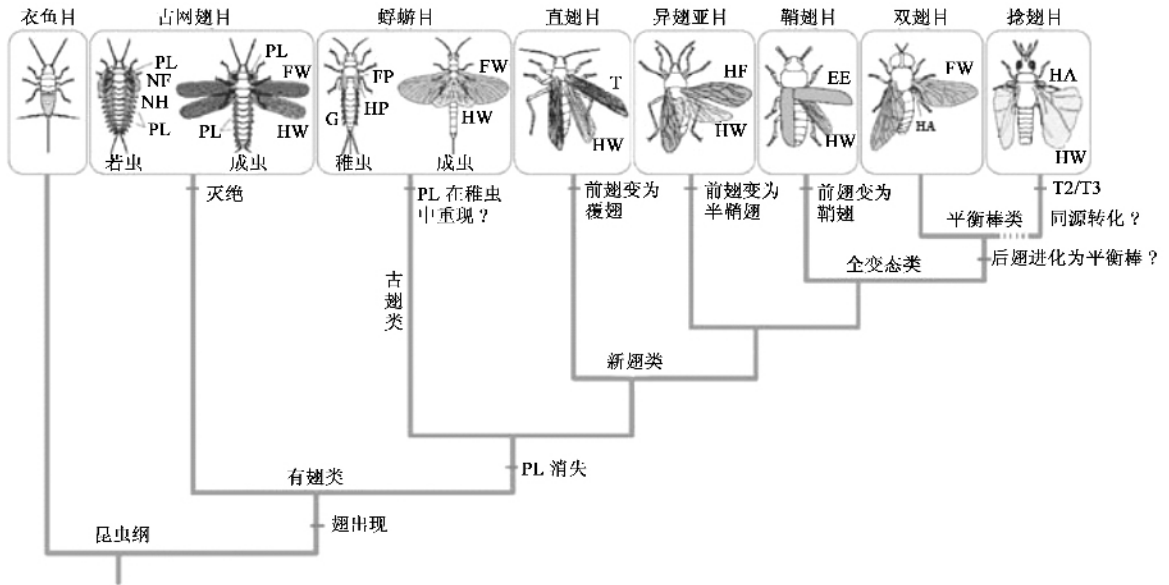


图 1 昆虫纲主要的翅特化类群举例及其系统发生(仿 David and Kaufman, 2005)

Fig. 1 Some of the wing modifications of insects and the phylogeny (After David and Kaufman, 2005)

依据 Wheeler 等(2001)的系统,分支旁的描述为形态进化事件。昆虫纲: Insecta; 有翅类: Pterygota; 古翅类: Palaeoptera; 新翅类: Neoptera; 全变态类: Holometabola; 平衡棒类: Halteria; 衣鱼目: Zygentoma; 古网翅目: Palaeodictyoptera; 蜉蝣目: Ephemeroptera; 直翅目: Orthoptera; 异翅亚目: Heteroptera; 鞘翅目: Coleoptera; 双翅目: Diptera; 捻翅目: Strepsiptera. PL: 侧背板叶 Paranotal lobe; FW: 前翅 Forewing; HW: 后翅 Hindwing; NF: 若虫前翅 Nymphal forewing; NH: 若虫后翅 Nymphal hindwing; FP: 前翅垫 Forewing pad; HP: 后翅垫 Hindwing pad; T: 覆翅 Tegmina; EE: 鞘翅 Elytra; HE: 半鞘翅 Hemelytra; HA: 平衡棒 Haltere; G: 腮 Gills.

2.2 原始昆虫附肢缩减和前后翅的分化

翅的进化促进了昆虫的适应性辐射扩散。化石证据表明,原始的有翅昆虫在其胸部和腹部有许多对翅;最古老的被鉴定为有翅昆虫的化石种在胸部第 2 节(the second thoracic segment, T2)和胸部第 3 节(the third thoracic segment, T3)有原始的翅,在胸部第 1 节(the first thoracic segment, T1)和腹部第 1~9 节(the first to ninth abdominal segment, A1~9)有侧背板叶,并且这些翅在幼期也出现,这与现在的昆虫不同,而且化石种的翅脉也很大(Kukalová-Peck, 1983; David and Kaufman, 2005)。随后有翅昆虫的体节决定发生变化而产生有 3 对、2 对甚至只有 1 对胸部翅的昆虫(Kukalová-Peck, 1983)。Carroll 等(1995)指出,翅的形成并不是由 Hox 基因促进的,而

是在不同的体节受到了不同 Hox 的抑制作用;昆虫背腹侧附肢开始并不受任何 Hox 基因的发育调控,随后才受到了 Hox 的负调节作用。这可能主要是通过翅发育相关基因的顺式作用元件的进化改变而起作用的,同时它也是导致形态进化的最主要途径(Gompel *et al.*, 2005)。在翅脉减少的同时,原始昆虫进化出现代昆虫也经历了翅数目缩减的过程。对其调控机制也有了不小的研究进展。

在果蝇中,Hox 基因沿 A/P (Anterior/Posterior)轴线性排列,每个基因负责相应区域的发育。依据其连锁关系,Hox 分为 *Antp-C* 和 *BX-C* 两个基因簇。以 A/P 方向,*Antp-C* 包括 *lab* (labial), *pb* (proboscipedia), *Dfd* (Deformed), *Scr* (Sex combs reduced) 和 *Antp* (Antennapedia); *BX-C* 包括 *Ubx* (Ultrabithorax) 和 *abd-A*

(abdominal-A) 和 *Abd-B* (Abdominal-B)。具体来说,在果蝇中, *lab* 编码头后节器官和组织; *pb* 在胚胎中似乎并没有明显的作用,但它是决定颚须和口器特征所必不可少的; *Dfd* 控制头部上、下颚节; *Scr* 控制头的后部和前胸的形态,是唯一一个既在头部又在胸部表达的 Hox 基因; *Antp* 控制中胸,在胚胎发育早期,异位表达使触角向足同源转变; *Ubx* 控制中胸至第一腹节的发育,其缺失产生了著名的果蝇双胸突变体; *abd-A* 控制后胸和腹节,抑制腹部产生附肢; *Abd-B* 控制生殖节 (Hughes and Kaufman, 2002)。

胸部 Hox 基因,如 *Antp* 并不是激活翅发育需要的,而实际上几个 Hox 基因都表现出抑制该体节翅发育的作用。*Scr* 在外胚层背侧表达抑制了 T1 翅原基细胞的发育 (Lewis, 1978; Morata, 2001)。原始的无翅昆虫斑衣鱼 *Thermobia*、甲壳动物等足类球鼠妇 *Porcellio scaber* 也出现了相同的表达情况。腹部 Hox 基因, *Ubx* 和 *abd-A* 也明显的抑制其表达区域翅的发育。当腹部缺乏 *abd-A* 时,果蝇翅盘早期的标识基因 *snail* 出现了异常的表达,说明它是受 *abd-A* 抑制的基因 (Carroll et al., 1995)。在乳草长蝽 *Oncopeltus fasciatus* 中, *abd-A* 缺失导致腹部足的异常发育,腹部相应体节背侧也会出现像 T3 一样的色素沉淀 (pigmentation)。这也说明, *abd-A* 缺失解除了对腹部翅发育的抑制 (Angelini et al., 2005)。在拟谷盗中使用 RNAi 抑制 *Ubx* 和 *abd-A* 表达,发现 T2 - A8 的 10 个体节出现了 20 个鞘翅盘 (elytron disc) (Tomoyasu et al., 2005)。

翅使昆虫能够利用空气动力飞行。大多数有翅昆虫在中胸 (T2) 和后胸 (T3) 各有一对翅,分别叫前翅和后翅。不同类群翅的形态差异很大,同一个物种的前后翅也往往有不同的形态 (Tomoyasu et al., 2005)。鞘翅目昆虫的前翅特化为起保护作用的鞘

翅;而双翅目昆虫后翅和捻翅目昆虫前翅,分别特化为平衡棒 (David and Kaufman, 2005)。在果蝇中, *Ubx* 是识别 T3 所必须的,它抑制 T3 翅并促进平衡棒形成 (Morata, 2001)。在鳞翅目昆虫中, *Ubx* 决定后翅的形状和颜色 (Levine, 2002)。Warren 等 (1994) 在蝴蝶 *Precis coenia* 中研究了在非果蝇昆虫前后翅决定的情况。他们发现, *Precis coenia Ubx* 在后翅盘 (hindwing disc) 所在的 T3 有很高水平的积累,但是在前翅盘 (forewing disc) 所在的 T2 没有检测到它的存在。说明鳞翅目和双翅目昆虫虽然翅形态不同,但是他们同样受 *Ubx* 的调控,只是在其下游的靶基因不同 (Weatherbee et al., 1999)。果蝇 T3 的平衡棒盘 (halter disc) 的 *Ubx* 所抑制的几个决定翅发育的基因,在 *Precis coenia* 的前后翅盘的表达情况都与在果蝇的翅盘 T2 的情况相似,这些基因在鳞翅目昆虫前后翅中的相似表达可能是其前后翅形态较一致的原因 (Weatherbee et al., 1999)。 *Precis coenia* 的一个突变体使得 *Ubx* 不能在后翅表达,则后翅区域开始有色素沉淀从而表现出了前翅的特征;相反地,通过病毒载体实现 *Ubx* 在前翅中的组成性表达,后翅的色素沉淀也可以在 *Precis coenia* 的前翅中被诱导 (Weatherbee et al., 1999)。在鞘翅目昆虫中, *Ubx* 同样也是用来识别后翅的 (Tomoyasu et al., 2005)。有了 *Ubx* 的存在,前后翅被赋予了不同的调控机制。

2.3 翅特化的发育遗传学基础

双翅目、鞘翅目和捻翅目昆虫是翅特化最为明显的 3 个类群。双翅目成为研究的焦点,大量的研究是在果蝇上进行的;鞘翅目的拟谷盗也成为另一个非果蝇模式;而在捻翅目的研究则很少,因为捻翅目昆虫习性特殊并且采集和饲养都极其困难 (表 1)。

表 1 三个极端特化类群前后翅控制机理的比较

Table 1 Comparison of most modified wings in three orders

类群 Groups	翅的特化 Wing modification	Hox input		本底规划* Ground-plan*
		膜翅 ME	特化翅 MW	
双翅目 <i>Drosophila</i>	HW-HA	Hox-free (T2)	<i>Ubx</i> (T3)	FW-ME
捻翅目 <i>Strepsiptera</i>	FW-HA	?(T3)	?(T2)	FW-HA?
鞘翅目 <i>Tribolium</i>	FW-EE	<i>Ubx</i> (T3)	Hox-free (T2)	FW-EE

* 本底规划,见下文 Ground-plan of wing, see the following text. ME:膜翅 Membranous wing; MW:特化翅 Modified wing;其他缩写见图 1 See Fig. 1 for other abbreviations. HW-HA:指后翅为平衡棒,余可类推 Meaning hindwing modifies to haltere, and the rest may be deduced by analogy;“?”表示尚不清楚 Unknown.

2.3.1 双翅目昆虫后翅向平衡棒特化.在这个类群

中,后翅特化为起平衡作用的平衡棒。果蝇中, *Ubx*

缺失导致平衡棒转化为翅,而有了两对翅(Lewis, 1978)。许多昆虫的 *Ubx* 都在 T3 表达,这或许是有翅昆虫的祖先特征(Weatherbee *et al.*, 1999; Mohit *et al.*, 2003)。在前翅(T2)表达的唯一 Hox 基因 *Antp* 无论是缺失还是超表达,对翅的形态都没有影响,所以前翅被认为是一种 Hox-free 状态。由于 Hox 基因 *Scr*、*Ubx*、*abd-A* 抑制了 T1 和腹部体节翅的发育,这些体节都没有翅和其他附肢产生(Tomoyasu *et al.*, 2005)。

一般的看法是,*Ubx* 控制平衡棒的形成,而翅是在一种无 *Ubx* 的情况下形成的。大部分实验结果支持这个观点。比如,果蝇的另一个同源异型突变 *Contrabithorax* 翅被转变成了平衡棒,而这种转变伴随着 *Ubx* 在 T2 翅原基细胞中的表达(White and Akam, 1985)。现在已经找出了几个在翅表达而不在平衡棒表达的 *Ubx* 靶基因,这些基因可能是形成翅与平衡棒分化的原因。然而,一些结果也质疑了 *Ubx* 在平衡棒发育中的特异性。翅-平衡棒的转变不仅可以由 *Ubx* 诱导,也可以由决定腹部体节识别的双胸复合体基因(*BX-C*)*abd-A* 和 *Abd-B* 来诱导产生。这说明 Hox 基因在决定附肢上可能并不是特异的。可能是因为附肢没有对 Hox 特异性必需的 *hth/exd* 的功能表达;另一种可能是翅和平衡棒的这种差异是由 *Dpp* 和 *Wg* 应答基因介导的,这些基因在翅中是有活性的,而在平衡棒中则没有。它们在平衡棒中的应答作用被 *Ubx* 阻断,这样平衡棒的形成可能是由于信号通路被抑制而阻断所致(Morata, 2001)。Mohit 等(2003)发现平衡棒盘中 *Vg* 的超表达能够掩盖 *Ubx* 的作用而出现了平衡棒向翅的同源转化。*Ubx* 还抑制 *Wg* 信号蛋白的表达,从而抑制了下游应答基因,而这些应答基因产物则能够形成翅与平衡棒的差别(Weatherbee *et al.*, 1999)。

2.3.2 鞘翅目昆虫前翅特化为鞘翅 :鞘翅目是昆虫纲中最具多样性的一个类群,是动物界最成功的一个类群。迄今全世界已知 36 万多种,占全球已知昆虫总数的 1/3。其主要特征就是前翅特化为鞘翅,起到保护相对柔软的腹部的作用,后翅主要负责飞翔。它的起源和演化对于理解昆虫纲的演化具有重要的意义(葛斯琴等, 2003b)。

鞘翅又是如何决定的呢?Tomoyasu 及其合作者在拟谷盗中用 *Ubx* 的单克隆抗体技术显示,与果蝇相同,*Ubx* 只在成虫盘(imaginal disc)T3 中表达,而不在 T2 中表达;RNAi 抑制 *Ubx* 的功能发现,从 T3 缺失 *Ubx*,出现了两对鞘翅(Tomoyasu *et al.*, 2005);

相似地,*Scr* 突变使 T1 出现了鞘翅样组织的异常表达(即 T1、T2 各为一对鞘翅,T3 为膜翅)(Beeman, 1987; Beeman *et al.*, 1989; Tomoyasu *et al.*, 2005),这说明 *Scr* 抑制 T1 翅的作用在拟谷盗和果蝇中是保守的;而 *Antp* 突变并没有表现出对鞘翅或者后翅识别的明显的影响。从 T3 缺失 *Ubx* 产生了两对鞘翅的拟谷盗个体(T2、T3 均为一对鞘翅),这与果蝇中 Hox 的作用恰恰相反(Tomoyasu *et al.*, 2005)。此外,他们还发现拟谷盗的 *Ubx* 并不像在果蝇的平衡棒中那样抑制下游的靶基因,这些下游靶基因在鞘翅中的表达并不依赖 *Ubx* 的调控。*Ubx* 的原始作用似乎是识别 T3,但是在进化中,伴随着 T2 和 T3 结构在不同类群中不同的特化,不同的靶基因受到了 *Ubx* 的调控作用而形成各自独特的 T3 体节形态。研究发现,在后翅,*Ubx* 使得其下游基因 *spalt*、*iroquois* 和 *achaete-scute* 的表达遵循着在果蝇前翅的表达模式,而使得甲虫的后翅为膜翅状态。*Ubx* 对甲虫翅的决定揭示了一种未知的翅多样化模式(Tomoyasu *et al.*, 2005)。但是目前对于鞘翅的进化起源以及促进其产生的调节机理还不完全清楚。

2.3.3 捻翅目昆虫的同源转化 :捻翅目形态特化,生活史特殊。作为内寄生昆虫,其雄虫具有与双翅目相似的平衡棒。但与鞘翅目和双翅目昆虫不同的是,捻翅目昆虫 T2 是平衡棒,而 T3 是正常飞行作用的翅。捻翅目在昆虫纲中的系统发育地位饱受争议。关于捻翅目的分类地位主要包括以下观点:1) 是其他内生翅类的姐妹群;2) 是鞘翅目大花蚤科的姐妹群;3) 是鞘翅目的姐妹群;4) 是双翅目的姐妹群。一般认为鞘翅目与捻翅目不是姐妹群(葛斯琴等, 2003a);现在的分子和形态学证据支持捻翅目和双翅目的姐妹类群地位,称作平衡棒类(halteria)(Whiting and Wheeler, 1994; Wheeler *et al.*, 2001)。如果平衡棒类的确是一个单系群的话,比较研究这个类群的平衡棒就很有趣。这两个类群的平衡棒是独自进化的吗?是从双翅目的后翅和捻翅目的前翅分别进化而来的吗?这些都是我们非常想知道的问题。但是由于捻翅目昆虫不易获得和饲养上的困难,研究难度相当大。

Whiting 和 Wheeler(1994)推测,在早期捻翅目的 *Ubx* 突变,就像果蝇 *Ubx* 突变得得到双胸复合体(bithorax)和超级双胸复合体(postbithorax)类似,能够导致 *Ubx* 在 T2 而不是在 T3 表达,从而导致与双翅目出现翅和平衡棒的同源异型,但是他们并没有给出实验证据来支持这一观点。Bennett 和他的同事

研究了在一种捻翅目昆虫胚胎中 *Ubx* 表达情况,出乎意料的是, *Ubx* 只在 A1 表达,而并不在 T2 和 T3 表达(David and Kaufman, 2005)。虽然在随后的成虫盘中 *Ubx* 仍有表达的可能性,但是这些数据提示我们捻翅目祖先可能并没有经历同源异型突变。捻翅目昆虫翅的决定似乎有更为复杂的机理。

然而,捻翅目从进化出平衡棒的双翅目昆虫分化出,之后沿着双翅目的体节决定模式进化是有可能的。在这种假说下, *Ubx* 在 T3 体节的缺失表达促成了 T3 翅的表达,而现存的 T2 平衡棒的发育可能被一些在 T2 表达的其他因子激活, *Antp* 可能扮演了这种角色(David and Kaufman, 2005)。这个颇为吸引人的进化问题还需要更多的研究来回答。

3 讨论和展望

通过以上对于几个翅特化类群的发育遗传学分析可以看出,果蝇和蝴蝶的前后翅决定机理比较相似,二者和拟谷盗相差甚远,捻翅目则没有足够的研究结果。但相同的是,无论是双翅目、鳞翅目还是鞘翅目,其后翅在缺失 *Hox* 的情况下的发育模式皆与 T2 翅相同,而这几个类群的结果都显示, T2 翅的发育不需要 *Hox* 作用。因此可以说,在无 *Hox* 情况下,后翅的发育遵循前翅的模式,这种无 *Hox* 情况下的发育模式称为翅发育的本底规划(ground-plan)(Deutsch, 2005)。双翅目和鳞翅目的本底规划是膜翅,而鞘翅目的本底规划则相应的变成了鞘翅,而不是我们通常所说的翅(膜翅)。本底规划可以看成是遗传上的缺省状态(default state),而在许多情况下,遗传上的缺省状态代表了原始的祖先状态。从这一点出发,如果说由于缺失 *Hox* 而使后翅由膜翅变为缺省状态的鞘翅,表明了单系群鞘翅目,鞘翅是古老状态;那么同样不能排除在单系群有翅昆虫,前翅应该具有原始状态的翅(Deutsch, 2005)。而事实上众多的研究都显示, *Hox* 基因的调节作用是后来进化出来的用于抑制原始昆虫胸腹部附肢产生,这样前翅较后翅更加原始这一结论很容易被推断出。这个推论可能有助于我们对有翅昆虫进化关系的理解。

我们一般认为鞘翅要比膜翅更为特化。在现存有翅昆虫中存在许多前翅不同程度硬化的类群,如异翅亚目的半鞘翅、直翅目的覆翅、革翅目(Dermaptera)的革翅等,甚至捻翅目平衡棒(David and Kaufman, 2005)。为什么在其他昆虫中也平行的

出现了类似鞘翅的特化,而且它们似乎是鞘翅目的前翅不完全特化类型?那么,这些类群是不是和鞘翅目昆虫具有相似的前后翅发育机理,这就成为值得思考的进化问题。Deutsch(2005)认为通过膜翅硬化而产生鞘翅可能并不需要付出太多的代价。如果这个观点成立的话,我们将需要重新审视有翅昆虫的分类问题。但是,在足够的研究数据支持这个观点和充分搞清前后翅的发育调节机理之前,应当保持谨慎的态度。

昆虫从无翅到有翅、从有多对翅到两对翅、前后翅又特化出不同的形态,其中包含了许许多多的进化问题。关于昆虫翅的进化是一个说不完的话题,这一问题也吸引了众多研究者的目光,更多的比较发育生物学的研究还在继续。翅作为一个新的结构,能够不依赖 *Hox* 产生,而在产生后的进化中却又受到 *Hox* 的调节而产生各种特化。那么节肢动物进化中其他一些重要的特征,是不是也遵循着这个规律呢?这就是进化生物学家应该关注和解决的问题。

致谢 在本文的完成过程中,本研究组的薛怀君博士给了很大帮助,在此表示感谢。

参考文献(References)

- Angelini DR, Liu PZ, Hughes CL, Kaufman TC, 2005. *Hox* gene functions and interactions in milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* (Heteroptera). *Dev. Biol.*, 287: 440–455.
- Averof M, Cohen SM, 1997. Evolutionary origin of insect wings from ancestral gills. *Nature*, 385: 627–630.
- Beeman RW, Stuart JJ, Haas MS, Denell RE, 1989. Genetic analysis of the homeotic gene complex (HOM-C) in the beetle *Tribolium castaneum*. *Dev. Biol.*, 133: 196–209.
- Beeman RW, 1987. A homeotic gene cluster in the red flour beetle. *Nature*, 327: 247–249.
- Carroll SB, Weatherbee SD, Langeland JA, 1995. Homeotic genes and the regulation and evolution of insect wing number. *Nature*, 375: 58–61.
- Damen W, Saridaki T, Averof M, 2002. Diverse adaptations of an ancestral gill. A common evolutionary origin for wings, breathing organs, and spinnerets. *Curr. Biol.*, 12: 1711–1716.
- David RA, Kaufman TC, 2005. Comparative developmental genetics and the evolution of arthropod body plans. *Ann. Rev. Genet.*, 39: 95–119.
- Deutsch J, 2005. *Hox* and wings. *Bioessays*, 27(7): 673–675.
- Engel MS, Grimaldi DA, 2004. New light shed on the oldest insect. *Nature*, 427: 627–630.
- Flower JW, 1964. On the origin of flight in insects. *J. Insect Physiol.*, 10: 81–88.
- Ge SQ, Yang XK, Cui JZ, Li WZ, 2003a. Discussion on the study of phylogeny of Strepsiptera. *Acta Zootaxon. Sin.*, 28(2): 185–191.

- [葛斯琴, 杨星科, 崔俊芝, 李文柱, 2003a. 捻翅目系统演化关系研究评述. *动物分类学报*, 28(2): 185 - 191]
- Ge SQ, Yang XK, Li WZ, Cui JZ, 2003b. A review of the progress of research on Coleoptera phylogeny. *Acta Zootaxon. Sin.*, 28(4): 599 - 605. [葛斯琴, 杨星科, 李文柱, 崔俊芝, 2003b. 鞘翅目系统演化关系研究进展. *动物分类学报*, 28(4): 599 - 605]
- Gompel N, Prud'homme B, Wittkopp PJ, Kassner VA, Carroll SB, 2005. Chance caught on the wing: cis-regulatory evolution and the origin of pigment patterns in *Drosophila*. *Nature* 433: 481 - 487.
- Hughes CL, Kaufman TC, 2002. Hox genes and the evolution of arthropod body plan. *Evo. Dev.*, 4(6): 459 - 499.
- Jockusch EL, Ober KA, 2004. Hypothesis testing in evolutionary developmental biology: a case study from insect wings. *J. Hered.*, 95: 382 - 396.
- Kukalová-Peck J, 1983. Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. *Can. J. Zool.*, 61: 1618 - 1669.
- Levine M, 2002. How insects lose their limbs. *Nature*, 415: 848 - 849.
- Lewis EB, 1978. A gene controlling segmentation in *Drosophila*. *Nature*, 276: 565 - 570.
- Mohit P, Bajpai R, Shashidhara LS, 2003. Regulation of wingless and vestigial expression in wing and haltere discs of *Drosophila*. *Development*, 130: 1537 - 1547.
- Morata G, 2001. How *Drosophila* appendages develop. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.*, 2: 89 - 97.
- Schoppmeier M, Damen WG, 2001. Double-stranded RNA interference in the spider *Cupiennius salei*: the role of Distal-less is evolutionarily conserved in arthropod appendage formation. *Dev. Genes Evol.*, 211: 76 - 82.
- Tomoyasu Y, Wheeler SR, Denell RE, 2005. Ultrabithorax is required for membranous wing identity in the beetle *Tribolium castaneum*. *Nature*, 433: 643 - 647.
- Warren RW, Nagy L, Selegue J, Gates J, Carroll S, 1994. Evolution of homeotic gene regulation and function in flies and butterflies. *Nature*, 372: 458 - 461.
- Weatherbee SD, Nijhout HF, Grunert LW, Halder G, Galant R, Selegue J, Carroll SB, 1999. Ultrabithorax function in butterfly wings and the evolution of insect wing patterns. *Curr. Biol.*, 9(3): 109 - 115.
- Wheeler WC, Whiting M, Wheeler QD, Carpenter JM, 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics*, 17: 113 - 169.
- White RAH, Akam, ME, 1985. Contrabithorax mutations cause inappropriate expression of ultrabithorax products in *Drosophila*. *Nature*, 318: 567 - 569.
- Whiting MF, Wheeler WC, 1994. Insect homeotic transformation. *Nature*, 368: 696.
- Yang XK, 1990. Origin of insect wing and its theory. *Entomol. Knowledge*, 27(4): 245 - 248. [杨星科, 1990. 昆虫翅的起源及其假说. *昆虫知识*, 27(4): 245 - 248]

(责任编辑: 袁德成)