

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2008.01108

基因水平转移的评判方法和转移方式研究进展

李志江^{1,2}, 李海权¹, 刁现民^{1,2}

1. 河北省农林科学院谷子研究所, 国家谷子改良中心, 石家庄 050031;

2. 河北师范大学生命科学学院, 石家庄 050012

摘要: 基因水平转移是不同物种之间或细胞器间基因的交流。基因水平转移现象在原核生物中普遍存在, 在真核生物中近年来也发现了众多例证, 说明水平转移是生物界的普遍现象。文章着重对基因水平转移的概念、评判基因水平转移的标准, 水平转移的特点和转移方式, 以及基因水平转移对基因组进化的作用等方面的研究进展进行了综述。在已有的基因水平转移研究中进化树分析法、碱基组成分析法、选择压力分析法、内含子分析法、特殊序列分析法和核苷酸组成偏向性分析法等几种是常用的方法; 转座序列是生物中最易于发生水平转移的基因类型; 原核生物基因水平转移的主要方式有转化、接合和转导, 真核生物中水平转移发生方式尚不清楚。基因水平转移在基因、基因组和生物进化中有着其独特的作用。

关键词: 基因水平转移; 基因组进化

Methods for the identification of horizontal gene transfer (HGT) events and progress in related fields

LI Zhi-Jiang^{1,2}, LI Hai-Quan¹, DIAO Xian-Min^{1,2}

1. National Millet Improvement Center of China, Institute of Millet Crops, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050031, China;

2. College of Life Sciences, Hebei Normal University, Shijiazhuang 050012, China

Abstract: Horizontal gene transfer is the gene exchange between different organisms or different organelles, which occurs frequently in prokaryotes. Many newly identified horizontal transfer events in eukaryotes indicates that it is a common phenomenon in all organisms. This paper describes the concept of horizontal gene transfer, the standard for judging a horizontal gene transfer events, the character, the mode, the way of horizontal gene transfer, and its impact on gene and genome evolution. The analyses of phylogenetic tree, base composition, selection pressure, intron sequence comparison, inserted special sequence, and biased nucleotide substitution are the most common methods used in previous researches. Evidence accumulated demonstrated that transposable sequences are most likely undergoing horizontal transferring. Transformation, conjugation, and transduction are the main forms of horizontal gene transfer in prokaryotes, but no clear clue was related with the mechanism of horizontal gene transfer in eukaryotes. Horizontal gene transfer plays a special role in genetic, genomic, and the biological evolution.

收稿日期: 2008-01-07; 修回日期: 2008-04-24

基金项目: 国家自然科学基金(编号: 30370766, 30771166), 河北省农林科学院青年基金项目(编号: A06020101)资助[Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30370766, 30771166) and the Youth Fund of Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences (No. A06020101)]

作者简介: 李志江(1982-), 男, 河北永年人, 硕士研究生, 专业方向: 植物转座子遗传学。Tel: 0311-87670695; E-mail: lizhijiang12@163.com

通讯作者: 刁现民(1963-), 男, 河北南和人, 博士, 研究员, 研究方向: 谷子功能基因组与遗传育种。Tel: 0311-87670697; E-mail: xmdiao@yahoo.com.cn

Keywords: horizontal gene transfer; genome evolution

基因水平转移(Horizontal gene transfer, HGT), 又称横向基因转移或侧向基因转移(Lateral gene transfer, LGT), 是指在具有生物繁殖隔离的不同物种之间, 或单个细胞的叶绿体、线粒体等细胞器之间, 以及细胞器和细胞核之间所进行的 DNA 片段的流动。从非严格意义上讲, 生物个体基因组内 DNA 片段的移动也属于基因转移, 只不过是基因组内部进行基因水平转移。发生基因交流的生物个体可以是亲缘关系较近的同属不同种之间的, 也可以是亲缘关系较远的, 或没有亲缘关系的生物种之间, 有的甚至跨越了界的限制。基因水平转移是相对于常规的从亲代到子代的基因垂直转移(Vertical gene transfer, VGT)而提出的, 它打破了亲缘关系的界限, 使基因能够在不同的物种之间进行交换。

1928年, 英国细菌学家Griffith发现了一个有趣的现象, 将非致死性肺炎链球菌(*Streptococcus pneumoniae*)与加热杀死的致死性肺炎链球菌(*Streptococcus pneumoniae*)一起注射到小鼠体中时, 非致死性的肺炎链球菌就成为了致死性的^[1]。Griffith从这一现象猜测, 非致死性肺炎链球菌从致死性肺炎链球菌中获得了一种转化因子, 所以具有了毒性。1944年, Avery等^[2]指出Griffith发现的转化因子就是DNA, 也就是死去的细菌分解出的DNA片段, 通过水平转移整合到非致死性肺炎链球菌中造成的。这实际上是发现最早的基因水平转移现象。20世纪60年代, 在链球菌(*Streptococcus*)、嗜血杆菌(*Haemophilus*)、奈瑟菌(*Neisseria*)、芽孢杆菌(*Bacillus*, *Synechococcus*)、蓝细菌(*cyanobacteria*)和根瘤菌(*Rhizobium*)等微生物中均发现了噬菌体介导的基因水平转移, 即转导现象。然而, 在当时并没有提出基因水平转移的概念。早期的基因水平转移研究仅局限于个别微生物, 直到近代随着分子生物学技术和理论的发展, 在大量的微生物、动植物之间均发现了基因水平转移现象, 基因水平转移的概念才被广泛应用, 并且掀起了基因水平转移研究的高潮。我国国内虽然已有几篇关于基因水平转移的综述发表^[3-6], 但在基因水平转移的评判标准、水平转移的特点和发生方式等方面还需深入。

1 基因水平转移发生的评判方法

自从基因水平转移的概念被提出来以后, 就成为了分子生物学一个新的研究热点。早期对基因水平转移的研究主要集中在原核生物, 一个重要的原因就是大量原核生物的核苷酸序列已经得到, 可以利用生物信息学进行相关的分析。随着许多高等生物基因组测序的完成, 人们开始关注真核生物的基因水平转移现象, 基因水平转移研究开始在更广泛的范围开展。虽然已有众多的基因水平转移现象被发现, 但是关于基因水平转移的判断方法, 目前尚没有一种大家均认可的评判标准, 在不同的研究报道中采用了不同的分析方法, 各有其生物学原理。判断基因水平转移最直观的概念是: 如果两个物种在分类学地位上差异大, 而某段特定的DNA序列却高度相似, 完全不能用基因的保守遗传来解释, 就可以认为这段DNA在两个物种之间发生了水平转移。总的来说, 基因水平转移主要是通过比较不同物种之间DNA水平的片段差异而做出的推断, 到目前为止, 并没有直接的证据能够确认这一判断标准, 在真核生物中尤其如此。评判基因水平转移的方法有进化树分析法、碱基组成分析法、选择压力分析法、内含子分析法、特殊序列分析法和核苷酸组成偏向性分析法等几种, 或用几种方法联合起来综合评判。

1.1 进化树分析法

运用最广泛最简单的检验基因水平转移的方法是利用Blast相似性搜索。在亲缘关系较远的物种间, 它们的某个特定基因或特定基因的某一段序列相似性极高, 一般就可以作为基因水平转移的初始证据或怀疑对象。物种间绝大部分基因的进化关系与生物分类相符合, 只有少数发生水平转移的基因进化关系与传统生物分类学差异极大(图1)。因而, 进化树上进化枝的排列就成了判断基因水平转移的重要标准。有些基因在物种中是相当保守的, 可以用它们来建立所研究物种的进化关系, 作为判断其他基因是否发生水平转移的参考标准。用水平转移目标基因所构建的进化树与用保守基因或传统的分类学方法构建的进化树作比较(图1), 从而判断出目标基因是否发生水平转移以及发生转移的时间和地点。

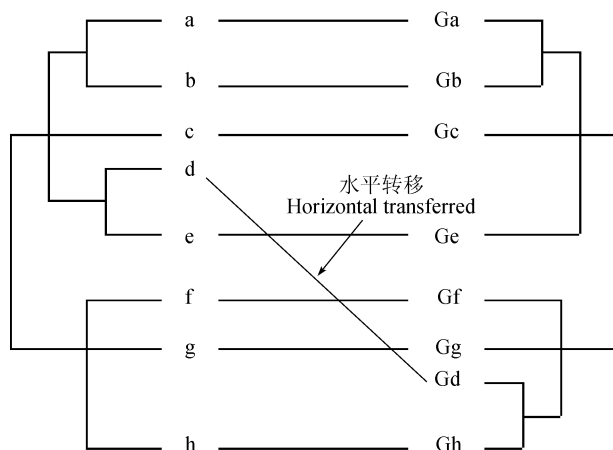


图 1 进化树分析法判定基因水平转移模式图

左侧: 根据传统的生物学分类构建的进化树; 右侧: 发生水平转移的目标基因 *G* 所构建的进化树。a~h 分别代表不同的 8 个物种; G(a~h) 分别代表 a~h 这 8 个物种的 *G* 基因。

Fig. 1 The model of horizontal gene transfer identified from phylogenetic tree comparison

Left: The phylogenetic tree according to the traditional methods; Right: The phylogenetic tree of *G* gene, which is horizontal transferred. a~h represent the 8 different species; G(a~h) represent the *G* genes of 8 different species.

例如在家蚕中发现的 *chi2*、*gluE* 和 *fruA* 这 3 个基因分别与肠道细菌 (*Enterobacter* sp)、沙门氏菌 (*Salmonella typhimurium*)、巨大芽孢杆菌 (*Bacillus megaterium*) 等微生物相应基因的氨基酸序列高度相似, 而与家蚕关系较近的线虫 (*Caenorhabditis elegans*)、果蝇 (*Drosophila melanogaster*)、按蚊 (*Anopheles gambiae*) 以及昆虫的类似基因之间的相似性却很低。这表明家蚕的这 3 个基因与肠道细菌、沙门氏菌、巨大芽孢杆菌等微生物的相应基因有共同的祖先, 即微生物的基因水平转移到家蚕中^[7]。朱新宇^[8]对具有顶复合器门的原生动物的质体样细胞器—Apicoplast 的 *clpC* 基因进行分析, 与该基因在其他质体和细菌中的同源基因重建 *clpC* 基因的系统发生树, 结果显示细菌伯氏螺旋体 (*Borrelia burgdorferi*) 基因组的 *clpC* 基因整合到了质体样细胞器中, 发生了由细菌向质体样细胞器的基因水平转移。Lake 等^[9]通过构建进化树, 发现核糖体蛋白 S8 从 *Bacillus* 水平转移到了 *Methanobacterium* 中。Delorme 等^[10]对前庭链球菌 (*Streptococcus vestibularis*) 的几个等位基因以及基因组特定座位分离情况进行分析, 认为唾液链球菌 (*Streptococcus salivarius*) 和前庭链球菌是不同的种, 唾液链球菌在某些座位的多样性高于前庭链球菌, 表明后者是最近才进化形成的。对其进行分析后发

现, 它们之间在研究的 9 个座位中有 3 个发生了基因水平转移。虽然进化树也有它本身的缺陷, 用于构建进化树的核苷酸序列所提供的信息并不能准确的反映所有物种之间的进化关系, 而且在选择不同的方法构建进化树时, 可能会出现不同的结果^[11], 从而影响对水平转移的评价, 但是进化树法仍是检测基因水平转移最有效的方法, 也是应用最多并同时适合于原核和真核生物的方法。

1.2 碱基组成分析法

不同细菌物种之间基因组 GC 含量是不同的, 每个细菌物种基因组的 GC 含量相对来说是比较稳定的, 而且在不同基因间是相对一致的, 它们不受外界因素的影响。如果某菌株某段特定 DNA 序列的 GC 含量明显高于或低于其基因组的其他部分, 就暗示着该特定 DNA 序列是通过水平转移从外源的细菌或其它物种的质粒中得到的。如霍乱弧菌 (*Vibrio cholerae*) 毒力岛 (*Vibrio* pathogenicity island, VPI) 的 GC 含量是 35%, 低于全基因组的 GC 含量 (47%~49%), 并且与霍乱弧菌以外的其他菌种的毒力岛的结构相似, 也就暗示毒力岛基因是从其他菌种水平转移得来的^[12]。除了毒力岛外, 还有类似的毒力基因族, 如 RTX (Repeat in toxin) 基因族和新 IVA 型纤毛基因族都与其母体弧菌基因组的 GC 含量显著不同, 说明这些基因来源于其他菌种, 也发生了基因水平转移现象。碱基组成分析法仅对细菌类物种水平转移分析适用, 而对于高等真核生物有其局限性, 因为高等生物体的基因 GC 含量不像细菌那样有强的物种特异性。

1.3 选择压力分析法

从某种意义上来说, 生物的进化就是基因的进化, 在生物进化过程中基因组 DNA 不断经受着选择压力的考验。亲缘关系较远的两个物种, 如果它们某个特定的基因高度相似, 且其所编码的氨基酸也没有发生改变, 同时该基因不处于选择压力之下, 那么该基因就可能在两个物种之间发生了水平转移。判断基因是否处于选择压力主要是考察非同义替代数目 (d_N) 与同义替代数目 (d_S) 的比率 (d_N/d_S)。若某个基因的 d_N/d_S 数值显著大于该基因所在物种的保守基因的 d_N/d_S 值, 则表明该基因在进化上不受选择压力。Silva 等^[13]通过对果蝇不同种间保守基因 (*ADH*、*PER*、*SOD*) 的 d_N/d_S 与相应种间 P 转座子基因的 d_N/d_S 进行比较, 发现 P 转座子基因的 d_N/d_S 比保守

基因的 d_N/d_S 要高,表明P转座子基因在进化上不受选择压力的作用,又由于P转座子基因在果蝇各种间的同源性很高,推断P转座子基因在果蝇各种间发生了水平转移。Diao等^[14]在分析首个高等植物核基因水平转移例证中,也利用了选择压力分析法。选择压力分析法对于真核生物来说,是很重要的分析法,而且也适用于原核生物。

1.4 内含子分析法

一般来讲,由于不受选择压力作用或选择压力小,内含子(Intron)的序列在进化过程中的变异程度是非常高的,这就为判断基因水平转移增添了新的方法。如果遗传进化差距较大的两个物种的某个特定基因,不仅其编码区高度同源,非编码的内含子区也高度同源,则预示着该基因很可能是通过水平转移而得到的。越来越多的证据表明内含子是可以移动的,被子植物的I类内含子在进化过程中已经不止一次的通过基因水平转移侵入到线粒体 $coxI$ 基因中。Cho等^[15]通过Southern杂交技术对单子叶植物天南星科(*Araceae*)14个属的 $coxI$ 基因进行分析,发现其中有6个属的 $coxI$ 基因中含有I类内含子,进化树分析表明这6个内含子是通过水平转移得到的。Diao等^[14]发现水稻(*Oryza sativa*) $OS493$ 基因与法式狗尾草(*Setaria fabreii*) $sf4$ 基因的序列相似性达到了91%,其中包括两个内含子部分。水稻和法式狗尾草的进化分歧时间有5000万年,如此高的内含子序列相似性暗示着狗尾草和水稻之间发生了基因水平转移。内含子分析法在分析高等生物核基因水平转移方面是必需的,因为高等生物核基因的编码区经受选择压力作用而表现保守,只有内含子才不经受选择压力。

1.5 特殊序列鉴定法

一般情况下,通过各种机制水平转移的基因往往拥有特定的重复序列或各种各样的插入序列等特殊结构,可以作为判断基因水平转移的辅助标准。如细菌中的IS(Inserted sequence)序列在插入到宿主基因组中时,一般会使宿主基因产生9~12个碱基的重复;真核生物DNA介导的转座子(DNA-mediated transposon)转座插入到新的位点时,也使宿主基因组产生几个碱基的重复。这些特殊结构都是基因发生水平转移的标志。在玉米Mutator转座子 $mudrA$ 基因的开放阅读框中,存在原核生物的核糖体结合位点SD(Shine-Dalgarno sequence)元件, Walbot^[16]推测

这个转座子很可能是通过基因水平转移从原核生物中转移到植物中的。特殊序列分析法正如其名称一样,只能在判断某基因或基因片段是否发生水平转移时作为辅助手段,而且其多数情况下仅适用于原核生物的插入序列和真核生物的转座子。

1.6 核苷酸编码偏向性分析法

每个物种使用的密码子均具有一定的偏向性,这种偏向性在基因之间很稳定,从而成为该物种基因构成的一个稳定特征。通过比较目标基因密码子的组成规律与其母体基因组密码子组成规律的异同,可以推测该目标基因是否发生了水平转移。在细菌基因组中,通过检测10~20个蛋白质基因的序列,可以建立该菌种的密码子频率偏向性选择表,该表一方面反映了该菌基因组的GC含量,另一方面说明了该菌密码子编码的偏向性规律。如铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)的PAK和PAO菌毛基因,它们反常的密码子选择预示着这些基因不是进化造成的,而是通过水平转移获得的。虽然这种方法在早期分析基因水平转移方面发挥了很大的作用,但是Ragan^[17]提出这种方法同其它方法得到的结果可能不一致,所以现在这种方法只是作为基因水平转移判定的辅助方法。

另外,物种的地理分布、生态类型、生活习性以及基因在不同物种间的分布状况和共线性排列等也可以作为评判物种间发生基因水平转移的辅助依据^[18]。总之,判断基因水平转移现象是非常复杂的,通常我们需要综合几种方法得出合理的结论,如Diao等^[14]在研究水稻 $Os493$ 和法式狗尾草 $Sf4$ 之间的水平转移现象时,同时应用了进化树分析法、内含子分析法和选择压力分析法等,最后综合得出结论。

2 生物和基因类型与水平转移

基因水平转移现象在自然界中广泛存在,发生水平转移的基因一般是组成比较简单的转座子基因和非关键功能基因等,基因能否成功的发生转移还受环境的影响。基因水平转移最大的特点是,亲缘关系较远的物种特定基因的核苷酸高度相似,明显不同于基因垂直传递。基因水平转移现象在低等生物中发生的频率远远高于高等生物,且发生水平转移的基因既具有编码功能的基因,也具有转座子;而在高等生物中,发生水平转移的基因大多是转

座子。

低等生物发生基因水平转移的频率远远高于高等生物。Choi等^[19]对在Pfam数据库中收录的水平转移事件进行全面的分析后发现,有1.1%~9.7%的古生菌、原核生物和真核生物可能发生了基因水平转移;50%以上的古生菌有一个以上的蛋白结构域发生了水平转移;细菌中则为30%~50%;而在真核生物中却低于10%。说明基因水平转移现象大量发生,并且在细菌等低等生物中基因水平转移现象的发生要远比真核生物中多。目前,基因水平转移数据库HGT-DB(<http://www.tinet.org/~debb/HGT/>)已经收录了94种微生物(真细菌和古生细菌)发生基因水平转移的数据和相关证据。

高等生物中,发生水平转移的基因大多是转座子。Silva等^[13]以宿主的*Adh*等保守基因作对照,对果蝇不同类群之间P转座子进行研究后,发现P转座子在果蝇的两个古老种族*saltans*和*willistoni*之间至少发生了11次水平转移。Diao等^[14]在植物基因组中发现DNA转座子Mu在法式狗尾草和水稻间发生了水平转移现象。不仅DNA转座子与水平转移有关,而且在反转录转座子中也有基因水平转移现象发生。如Jordan等^[20]报道了黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)和果蝇(*Drosophila willistoni*)之间具有长末端重复序列的反转录转座子Copia的水平转移,Roulin等^[21]发现的长末端重复反转录转座子RIRE1在稻属内发生了水平转移。

转座序列易于发生水平转移在低等和高等生物中是一致的,这同转座序列本身的寄生性、转座性和与宿主的互作性是紧密相关的,实际上转座子在一个细胞内不同位点之间的转座本身就是一种水平转移,发生在不同物种之间的转移只不过是层次水平的差异。

3 基因水平转移的方式

3.1 原核生物中的基因水平转移方式

对于原核生物中的基因水平转移现象研究较早,因此人们对原核生物中基因水平转移的方式和机制了解的也比较清楚,其水平转移方式主要有转化、接合和转导。转化是指受体菌不需要任何载体介入直接摄取供体菌的DNA片段,从而得到新的表达性状,是生物进化的早期获取外源基因的主要途径。接合是以细菌的性菌毛为中间介质,将遗传物质从供体菌转移给受体菌。转导是以温和噬菌体为载体,

将供体菌的一段DNA转移到受体菌内,从而使受体菌获得新的性状。转导可以在许许多多的细菌中发生,在陆生环境、水生环境和动植物体内等各种条件下均可发生。以噬菌体为载体,显示了原核生物已经能够通过特定的载体实现不同生物个体之间基因的交流整合。加快了生物适应环境的能力,促进了生物的进化。

3.2 真核生物中的基因水平转移方式

与原核生物基因水平转移的方式和机制不同,转化、接合和转导等现象在真核生物中很少发生,真核生物基因水平转移的方式更加复杂。对于真核生物基因水平转移的机制,目前知道的还很少。但是,在真核生物中,供体和受体的生活习性、地理分布、进化历史等可以帮助我们揭示基因水平转移是如何发生的。不同的物种之间的病毒转染,共生生物的直接接触,以及宿主寄生关系等都为基因水平转移提供了可能^[18]。

到目前为止,最易于被人们接受的真核基因水平转移的方式是:宿主生物和与其寄生的生物通过相互接触实现基因水平转移,或者借助病毒、细菌、蠕虫、昆虫等载体来实现基因的水平转移。1985年,Takashi^[22]通过碱基序列分析,发现仓鼠(*Syrian hamster*)的内源反转录病毒IAP(Intracisternal A particle)编码的两个基因*gag*和*pol*的核苷酸序列与仓鼠免疫球蛋白E结合因子(Immunoglobulin-binding factors)基因的核苷酸序列编码区相似性高达72%,推测免疫球蛋白结合因子基因是一个病毒起源的杂合基因,表明该病毒基因通过内源反转录病毒IAP的反转录转移到了仓鼠中。可见反转录病毒作为基因水平转移的载体在生物进化中起着重要的作用。1999年,Jordan等^[23]报道了copia反转录转座子从黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)中通过水平转移进入到另一种果蝇(*Drosophila willistoni*)中,并且指出寄生蠕虫(Parasitic mites)和昆虫病毒(Insect viruses)可能是发生基因水平转移的介质。

1883年,Schimper^[24]最先提出了内共生(Endosymbiotic)理论,内共生假说认为:真核生物的线粒体、叶绿体等细胞器起源于内共生于真核生物细胞中的原核生物。后来人们用内共生体假说来解释线粒体和叶绿体等细胞器基因整合到细胞核中的基因水平转移现象^[18,25]。已有大量证据表明,在生物的进化过程中,植物线粒体、叶绿体等细胞器的大量基因通过水平转移进入到细胞核中。Kondo

在研究甲虫的时候发现, 沃尔巴克氏体(*Wolbachia*)通过内共生关系已经将自身 11 kb的DNA片段转移到昆虫宿主绿豆象(*Callosobruchus chinensis*)的X染色体上^[26]。虽然这些机制已在水平转移研究中得到广泛的应用, 但是这些机制并不能解释所有真核生物之间的基因水平转移现象, 因此有些科学家提出了另外一些可能机制来解释基因水平转移现象, 如亲缘关系较远的被子植物间通过花粉进行的远缘杂交来实现基因水平转移, 某些生物通过摄取土壤中裸露的DNA进行基因水平转移等^[27]。

4 基因水平转移在基因组进化中的作用

基因水平转移现象同突变一样, 在生物进化中起着重要的作用, 为生物进化提供原始材料。基因垂直传递是亲代将遗传物质传递给子代, 保证了物种的延续, 而基因水平转移则实现了不同物种之间遗传物质的交流, 大大促进了生物进化的速度, 为生物能够更快的适应环境提供了便利的条件。基因水平转移给生物进化带来跳跃性的变化, 能够很好的解释基因垂直传递难以解释的生物进化过程中出现的某些新征, 丰富了经典的达尔文生物进化理论。基因水平转移能够使生活在相同环境的生物之间传递基因, 使适应环境的优良基因能够快速地在生物中保存下来。基因水平转移跟生物所处的环境有关, 处于逆境下的生物易于接受外界的DNA, 使其能够更快的适应变化的环境。

4.1 加快基因组的进化速度

Deem等^[28]认为生物进化速度的加快是因为细菌和病毒不断在不同物种之间传递DNA, 如果没有这种作用, 只靠基因突变和两性选择是不会达到如此快的速度的。基因水平转移不单单是基因的转移, 它是一个更为复杂的多步骤过程, Eisen^[29]和Andersson^[18]分别对这个过程作了描述, 现概括如下: 在某个特定的时期、具备一定的条件时, 被转移的遗传物质通过载体(如病毒)、直接(如接合)或间接(如转化)地水平转移到宿主中, 并且整合到宿主细胞核中, 能够在新的宿主中保存下来, 即通过垂直传递遗传给后代, 之后在宿主群落中通过大量的复制广泛传播, 同时由于宿主对其无限复制的抑制, 最后逐渐丧失功能变成了假基因或者成为了重复序列, 而这一过程对供体和受体的进化都具有影响, 必将丰富基因组的组成, 加快基因组的进化速度。

4.2 促进生物的进化

基因水平转移在微生物进化中被认为是一种重要的推动力量^[30], 同样, 基因水平转移对高等生物的进化也起到了不可低估的作用。基因水平转移可以通过基因片段的插入、在宿主细胞内与宿主基因重组整合, 从而有利于形成新的基因。因此, 基因水平转移和基因突变一样, 都是基因变异的来源, 促进了生物的进化。基因水平转移可以使基因组DNA在不同的物种之间进行多个方向的转移, 造成宿主基因组产生巨大的改变, 直接影响宿主的表型, 产生新的生物学性状。目前的研究结果显示生物进化化石不完整, 生物进化过程中出现中断, 预示着生物可以通过基因水平转移进行跳跃式的进化, 通过水平转移过来的基因由于各种原因造成部分基因的缺失, 这就更增加了产生新的性状的可能, 为生物的进化提供了素材。

4.3 基因水平转移与趋同进化

在生物进化过程中存在着一种有趣的现象, 即不同的生物, 甚至在进化上相距很远的生物, 如果他们生活在相同的生态环境中, 可能产生功能相同或相似的形态结构, 来适应相同的环境条件, 这种现象就是趋同进化。趋同进化是生物为了适应选择压力造成的。但是基因水平转移在生物趋同进化中起到了促进作用, 基因垂直传递无法实现种与种之间基因的交换, 而基因水平转移则可以使基因以某种载体作为介质, 在同一生态环境的不同物种间穿梭, 使不同物种之间的基因相互交流和传播^[4], 从而使不同物种具有了某些相同的基因, 经过了一定的进化历程后, 最终生活在同一环境的生物具有了执行相同或相似功能的基因, 促进了在同一环境下物种之间的趋同进化。

参考文献(References):

- [1] Griffith F. The significance of pneumococcal types. *J Hygiene*, 1928, 27: 113-159.
- [2] Avery OT, Macleod CM, McCarty M. Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types: Induction of transformation by a desoxyribonucleic acid fraction isolated from pneumococcus type . *J Exp Med*, 1944, 79(2): 137-158. [\[DOI\]](#)
- [3] ZHANG Zheng-Bin. A review of gene transfer. *World Sci-Tech R&D*, 1999, 21(1): 62-66.
张正斌. 基因转移的研究进展. *世界科技研究与进展*, 1999, 21(1): 62-66.

- [4] ZHOU Guo-Qing. Species evolution by horizontal gene transfer. *J Huzhou Teachers College*, 2003, 25(3): 66–70.
周国庆. 水平基因转移与物种演化. 湖州师范学院学报, 2003, 25(3): 66–70.
- [5] JIANG Ling-Xiao, YU Shou-Yi. Gene horizontal transfer. *Chin J Endemiol*, 2004, 23(5): 509–511.
江凌晓, 俞守义. 基因水平转移. 中国地方病学杂志, 2004, 23(5): 509–511.
- [6] OU Jian-Hong, XIE Zhi-Xiong, CHEN Xiang-Dong, NI Li-Na, SHEN Ping. Horizontal gene transfer. *Hereditas(Beijing)*, 2003, 25(5): 623–627.
欧剑虹, 谢志雄, 陈向东, 倪丽娜, 沈萍. 水平基因转移. 遗传, 2003, 25(5): 623–627.
- [7] CHENG Jian-Cai, XIA Qing-You, LIU Chun, ZHAO Ping, ZHA Xing-Fu, XU Han-Fu, XIANG Zhong-Huai. Three bombyx mori genes, *chi*, *gluE* and *fruA*, encode proteins homologous to microorganism and primary analysis of horizontal gene transfer. *Acta Genet Sin*, 2004, 31(10): 1082–1088.
程廷才, 夏庆友, 刘春, 赵萍, 查幸福, 徐汉福, 向仲怀. 家蚕 *chi*、*gluE* 和 *fruA* 基因与微生物相应基因的同源性及其基因水平转移初探. 遗传学报, 2004, 31(10): 1082–1088.
- [8] ZHU Xin-Yu. Phylogenetic analysis indicates bacteria to Apicoplast lateral gene transfer. *Acta Genet Sin*, 2004, 31(11): 1316–1320.
朱新宇. 系统发育分析指示细菌向 Apicoplast 的水平基因转移. 遗传学报, 2004, 31(11): 1316–1320.
- [9] Lake JA, Rivera MC. Deriving the genomic tree of life in the presence of horizontal gene transfer: conditioned reconstruction. *Mol Biol Evol*, 2004, 21(4): 681–690. [\[DOI\]](#)
- [10] Delorme C, Poyart C, Ehrlich SD, Renault P. Extent of horizontal gene transfer in evolution of *Streptococci* of the *Salivarius* group. *J Bacteriol*, 2007, 189(4): 1330–1341. [\[DOI\]](#)
- [11] Poptsova MS, Gogarten JP. The power of phylogenetic approaches to detect horizontally transferred genes. *BMC Evol Biol*, 2007, 7(45): 1471–2148. [\[DOI\]](#)
- [12] Karaolis DK, Johnson JA, Bailey CC, Boedeker EC, Kaper JB, Reeves PR. A *Vibrio cholerae* pathogenicity island associated with epidemic and pandemic strains. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95(6): 3134–3319. [\[DOI\]](#)
- [13] Silva JC, Kidwell MG. Horizontal transfer and selection in the evolution of P elements. *Mol Biol Evol*, 2000, 17(10): 1542–1557.
- [14] Diao XM, Freeling M, Lish D. Horizontal transfer of a plant transposon. *Plos Biol*, 2006, 4(1): 120–128. [\[DOI\]](#)
- [15] Cho Y, Palmer JD. Multiple acquisitions via horizontal transfer of a group I intron in the mitochondrial *coxI* gene during evolution of the Araceae family. *Mol Biol Evol*, 1999, 16(9): 1155–1165.
- [16] Craig NL, Craigie R, Gellert M, Lambowitz Am. Mobile DNA. Washington: ASM Press, 2002, 533–564.
- [17] Ragan MA. Detection of lateral gene transfer among microbial genomes. *Curr Opin Genet Dev*, 2001, 11(6): 620–626. [\[DOI\]](#)
- [18] Andersson JO. Lateral gene transfer in eukaryotes. *Cell Mol Life Sci*, 2005, 62(11): 1182–1197. [\[DOI\]](#)
- [19] Choi IG, Kim SH. Global extent of horizontal gene transfer. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(11): 4489–4494. [\[DOI\]](#)
- [20] Jordan IK, Matyunina LV, McDonald JF. Evidence for the recent horizontal transfer of long terminal repeat retrotransposon. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96(22): 12621–12625. [\[DOI\]](#)
- [21] Roulin A, Piegu B, Wing RA, Panaud O. Evidence of multiple horizontal transfers of the long terminal repeat retrotransposon RIRE1 within the genus *Oryza*. *Plant J*, 2008, 53(6): 950–959. [\[DOI\]](#)
- [22] Toh H, Ono M, Miyata T. Retroviral gag and DNA endonuclease coding sequences in IgE-binding factor gene. *Nature*, 1985, 318(6044): 388–389. [\[DOI\]](#)
- [23] Woloszynska M, Bocer T, Mackiewicz P, Janska H. A fragment of chloroplast DNA was transferred horizontally, probably from non-eudicots, to mitochondrial genome of *Phaseolus*. *Plant Mol Biol*, 2004, 56(5): 811–820. [\[DOI\]](#)
- [24] Schimper AFW. Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. *Bot Zeitung*, 1883, 41: 105–162.
- [25] Timmis JN, Ayliffe MA, Huang CY, Martin W. Endosymbiotic gene transfer: organelle genomes forge eukaryotic chromosomes. *Nat Rev Genet*, 2004, 5(2): 123–135. [\[DOI\]](#)
- [26] Kondo N, Nikoh N, Ijichi N, Shinada M, Fukatsu T. Genome fragment of *Wolbachia* endosymbiont transferred to X chromosome of host insect. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99(22): 14280–14285. [\[DOI\]](#)
- [27] Richardson AO, Palmer JD. Horizontal gene transfer in plants. *J Exp Bot*, 2007, 58(1): 1–7. [\[DOI\]](#)
- [28] Park JM, Deem MW. Phase diagrams of quasispecies theory with recombination and horizontal gene transfer. *Physiol Rev Lett*, 2007, 98(5): 058101. [\[DOI\]](#)
- [29] Eisen JA. Horizontal gene transfer among microbial genomes: new insights from complete genome analysis. *Curr Opin Genet Dev*, 2000, 10(6): 606–611. [\[DOI\]](#)
- [30] ZHANG Rui-Fu, JIANG Jian-Dong, DAI Xian-Zhu, GU Li-Feng, LI Shun-Peng. Horizontal transfer of environmental pollutant-degrading gene and application in bioremediation. *Hereditas(Beijing)*, 2005, 27(5): 845–851.
张瑞福, 蒋建东, 代先祝, 顾立峰, 李顺鹏. 环境中污染物降解基因的水平转移(HGT)及其在生物修复中的作用. 遗传, 2005, 27(5): 845–851.