

动物类群中水平基因转移的研究进展

段昕妤, 肖 衡, 陈善元*

(云南大学 生命科学学院, 中国云南 昆明 650091)

摘要: 水平基因转移(horizontal gene transfer, HGT)是指遗传物质在种间通过非垂直传递方式的移动。HGT可能造成种群的快速协同进化、不同物种间的趋同进化、获得新遗传性状等,是物种进化的重要驱动力之一。过去对HGT的研究主要集中在原核生物和植物方面,但近年来动物方面的HGT现象逐渐受到关注。为进一步了解动物类群中HGT的研究概况,列举了近年来动物类群中HGT的实例和相关证据,评估了证据的可靠性,同时简要介绍了HGT的验证方法,以期更好地理解HGT在动物进化中的重要意义。

关键词: 遗传物质; 水平基因转移(HGT); 无脊椎动物; 脊椎动物; 动物进化

中图分类号: Q953; Q38

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2017)04-0360-05

Research Progresses of Horizontal Gene Transfer in Animals

DUAN Xin-yu, XIAO Heng, CHEN Shan-yuan*

(School of Life Sciences, Yunnan University, Kunming 650091, Yunnan, China)

Abstract: Horizontal gene transfer (HGT) means the movement of genetic material between species other than via vertical transmission. HGT may cause rapid coevolution in populations, convergent evolution among different species, and inheritance of novel genetic traits, making it one of important driving forces in evolution of species. In the past, HGT studies were mainly focused on prokaryotes and plants, but in recent years, phenomena of HGT in animals gradually attract attention. To further understand current status of research on HGT in animals, examples and relevant evidences of HGT in animal groups are presented, the reliability of the evidence is evaluated, and authentication methods for HGT are briefly described. This may help better understand the significance of HGT in animal evolution.

Key words: genetic material; horizontal gene transfer (HGT); invertebrate; vertebrate; animal evolution

(*Life Science Research*, 2017, 21(4): 360~364)

水平基因转移(horizontal gene transfer, HGT)又称基因水平转移或基因侧向转移,是指不同物种间通过水平传递方式进行遗传物质的传递。HGT通过不断改造生物体的基因^[1],使生物体得以进化,进而提升物种适应能力并使其更好地适应生境^[2],被认为是生物进化的重要驱动力之一,对生物基因组进化产生了深刻的影响。HGT在很多原核生物中是一个普遍现象,为原核生物贡献了0.5%~25%的基因^[3],赋予了原核生物更多生存能力,如光

合能力、被囊形成能力、抗生素抗性等。随着生物信息学的快速发展和越来越多高等生物全基因组测序的完成,多细胞真核生物的HGT也引起了越来越多的关注。

早期,HGT的研究主要集中于微生物,且发现微生物中发生HGT的频率较高。例如,有关大肠杆菌(*Escherichia coli*)基因组的研究发现,在4288个大肠杆菌基因中有755个基因是通过HGT方式获得的^[4]。随着研究的不断深入,人们也发现微

收稿日期:2016-12-16;修回日期:2017-03-07

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31460281);云南省海外高层次人才引进计划项目

作者简介:段昕妤(1993-),女,云南安宁人,硕士研究生,主要从事动物遗传学研究,E-mail:852662075@qq.com;*通讯作者:陈善元(1978-),男,云南绥江人,博士,云南大学教授,主要从事动物遗传学与基因组学研究,E-mail:chensy@ynu.edu.cn。

生物能从真核生物获取外源基因。Wilderman 等^[5]对铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)中的磷酸酯酶 D (phospholipases D, PLDs)进行遗传和生化分析发现,编码该酶的基因 *pldA* 是从真核生物中通过 HGT 获取的。近年来,对 HGT 的研究出现了小规模激增,尤其是对植物基因 HGT 的研究^[6-9],而对动物 HGT 的研究也开始转向高等动物^[2, 10]。此种研究趋势,一方面表明人们逐步加深了对 HGT 的研究,另一方面也表明 HGT 现象还有很多问题尚未解决。就动物类群方面而言,动物体内的寄生生物是否有基因转移到动物基因组内?动物通过 HGT 方式获得的外源基因有何特定功能、对动物产生了何种影响?动物类群中 HGT 的研究是否会为人类疾病研究和治疗带来一些益处?虽然对上述问题尚无完整答案,但是通过对多个动物类群中 HGT 现象的实例分析,仍可以洞悉 HGT 在动物进化中的重要意义。

因此,本文就 HGT 在动物类群方面的研究进展做简单介绍,重点从动物中 HGT 的证据和当前研究中存在的问题两个方面来进行概述,并做简单总结与展望,以期今后动物类群中 HGT 的深入研究提供参考。

1 动物水平基因转移的证据

1.1 无脊椎动物水平基因转移的证据

对 HGT 早期的研究是基于低等原生动物的,领鞭毛虫(*Monosiga brevicollis*)就是其中一个重要代表。研究表明海洋生活的领鞭毛虫基因中约有 1 000 个基因是通过 HGT 获得的,这些基因来源于细菌、藻类和其他被捕食的物种^[11]。1998 年 Smant 等^[12]对线虫基因序列进行研究时发现,线虫基因序列中有来源于细菌的蛋白质基因序列,但并非是垂直传递下来的,而是通过 HGT 获取来的。2011 年 Dunning^[13]首次详细阐述了细菌和动物之间的 HGT,对细菌来源的外源基因和无脊椎动物宿主之间的关系进行了探讨。例如,α 蛋白细菌沃尔巴克氏菌(*Wolbachia*)通过内共生关系,将自身 11 kb 的 DNA 片段转移到宿主昆虫绿豆象(*Callosobruchus chinensis*)的 X 染色体上^[14],经转录组数据验证转入的沃尔巴克氏菌的基因是完整的,但其功能仍不清楚。对于植物寄生性动物来说,水平获取一种编码植物细胞壁降解酶的基因是它们寄生于植物的前提^[15]。而对于植食性动物来说,获得外源基因可以帮助它们更好地消化植

物。例如,人们在竹节虫(stick insects)的基因组中发现了聚半乳糖醛酸酶(果胶酶)基因,通过 HGT 方式获取的该外源基因,其编码产物提高了昆虫的消化能力,从而使昆虫能更好地消化竹子中的有效营养成分^[16]。HGT 在很多节肢动物基因组中也有发现,例如豌豆蚜(*Acyrtosiphon pisum*)、蚊科(Culicidae)、甲虫(Coleoptera)、果蝇(*Drosophila*)^[11]、拟寄生的金小蜂(*Nasonia*)^[17, 18]、对虾(*Penaeus orientalis*)^[19]、家蚕(*Bombyx mori* L.)^[20]及粉蚧(*Pseudococcus*)^[21]等。

水生无脊椎动物类群中也发现了 HGT 现象,其典型代表是刺细胞动物与海绵动物。例如:刺细胞动物 *Nematostella* 的基因组中有 71 个基因和细菌基因有密切关系^[22];海绵动物 *Astrosclera willeyana* 的祖先从细菌中获取了一个编码生物矿化加工蛋白的基因^[23],该基因产物对海绵动物的球粒形成具有重要作用,这间接揭示了海绵动物与细菌之间的亲密关系。另外一个典型案例是软体动物海蛞蝓(*Elysia chlorotica*),它与一种光合藻类滨海无隔藻(*Vaucheria litorea*)是共生关系,研究发现海蛞蝓的基因组中存在一个编码光合系统 II 锰结核蛋白(photosystem II halobolite protein, PsbO)的光合系统基因^[24],而 *PsbO* 基因在光合系统 II 光水解复合物的过程中是必要组分;此外,在海蛞蝓的基因组中还发现存在通过 HGT 方式获得的 3 个编码光捕获复合蛋白的基因^[25],使其将吞入的藻类的叶绿体留在体内进行光合作用,海蛞蝓身体颜色本为棕红色,获得叶绿体之后体色转变为亮绿色。换言之,海蛞蝓利用藻类叶绿体通过光合作用为自己产生碳水化合物和脂类,而且这个时间可长达 9 个月。理论上讲,若不能利用藻类叶绿体,海蛞蝓将无法保持长久的光合活性。但后续研究发现海蛞蝓在获得藻类的叶绿体后,在遮光条件下仍然可以存活^[26],因而海蛞蝓是否是通过 HGT 方式获得了光合作用能力还需要进一步研究。

无性繁殖的无脊椎动物中的一个典型案例是轮虫(Rotifera),它们通过 HGT 获取了大量外源基因,特别是在蛭形轮虫(bdelloid rotifers)的基因组中,人们发现大量的基因序列和细菌、真菌、植物基因有很大的相似性^[27]。有研究报道, *A dineta ricciae* 的基因中有 8%~10% 都可能是外源基因^[28],而且获得的这些外源基因涉及了很多代谢途径,对脱水应答有一定的作用^[29]。这就很好地解释了

为何很多轮虫对脱水状态都有极强的忍耐力^[30]。轮虫在经历脱水和再水化的循环过程中, DNA 会发生断裂再修复^[31-33], 同时脱水状态也会导致其细胞膜产生破洞^[34, 35], 这样就使其更容易得到其他物种的基因。蛭形轮虫通过 HGT 方式获取其他物种的基因时, 选取有益的、排除有害的, 再变异整合到自己的基因组中, 为己所用。对蛭形轮虫这类无性生殖的动物来说, HGT 帮助它们在长时间无性生殖的条件下获得更新基因的机会^[36]。有关轮虫种间 HGT 的研究报道, 亲缘关系较近且拥有相同生态位的物种之间发生基因交换的概率更高^[37]。种间基因高频地改变会提高轮虫的适应性, 帮助其更好地度过脱水时期^[38]。除了轮虫以外, 另一个无脊椎动物 HGT 的典型例子是缓步动物(Tardigrada), 它是唯一一类可在极低温环境甚至真空环境中生存的动物。Boothby 等^[39]研究发现, 缓步动物有大约六分之一的基因是通过 HGT 获取的, 而且其对极端环境的适应性与通过 HGT 获取来的外源基因有关, 外源基因可以帮助其更好地在极端环境中生活。

1.2 脊椎动物水平基因转移的证据

人们对于 HGT 现象的认识主要限于微生物中。由于没有相关实验和分析技术手段的支持, 部分研究者对真核生物中存在 HGT 现象仍持怀疑态度。虽然有关多细胞真核动物中存在 HGT 事件的研究较少, 但目前仍有几个案例研究表明脊椎动物中也存在 HGT 事件。Sun 等^[40]首次对硬骨鱼(Osteichthyes)中的 HGT 提出了证据, 发现硬骨鱼获取的外源基因与海洋细菌具有相同的保守区域及三级结构, 且对该外源基因进行了功能验证, 证明该外源基因对硬骨鱼类的进化有显著贡献。此外, 有些鱼类物种通过 HGT 方式获取了远缘关系物种特有的抗冻蛋白基因^[41], 从而在面对冰川时期的气候变化时, 能够在冰冷的海水中存活下来度过严寒期^[42, 43]。在灵长类动物方面, Crisp 等^[10]对 14 种灵长类包括人类的基因组进行比较研究时发现, 灵长类动物基因组中有超过上百个的外源基因, 人类基因组中有 113 个外源基因^[44], 其中很多外源基因都来源于细菌和原生生物, 例如 HAS1-3 基因、FTO 基因及 ABO 血型基因。这些外源基因的功能可大致分为五大类, 即天然免疫应答、脂质代谢、高分子修饰、抗氧化活性及氨基酸代谢。但 Crisp 等^[10]也指出这些外源基因是否来源于 HGT 具有不确定性, 尚不能完全排除基因遗

失的可能性。

1.3 其他动物类群上水平基因转移的证据

除脊椎动物和无脊椎动物中存在 HGT 之外, 人们在尾索动物中也发现了 HGT 现象的存在。研究发现尾索动物玻璃海鞘(*Ciona intestinalis*)从蓝藻中获取了纤维素合成酶基因^[45], 从而获得了合成该酶的能力, 可以产生纤维素, 这使尾索动物成为唯一一种能产生纤维素的动物。该报道指出, 尾索动物从 50 亿年前通过水平转移获得了该基因, 使其体表能形成具有分泌作用的特殊保护被囊。被囊在大海中为尾索动物提供了保护, 能使其更好地在复杂的大海生境中生存。

2 动物类群上水平基因转移中存在的问题

2.1 证据可靠性分析

研究至今, 已有很多 HGT 存在于微生物、植物及动物的证据。对于微生物和植物中存在 HGT 现象的这一说法已得到相关研究人员的认可, 但对有关动物类群中存在 HGT 的证据仍有待商榷。如 Koutsovoulos 团队^[46]和 Arakawa^[47]就对缓步动物中的 HGT 提出了质疑, 认为 HGT 来源的基因应该是测序过程中受污染所致。因为缓步动物有一个特性即隐生现象^[48, 49], 遇到不良环境时会将身体含水量从正常的 85%降至 3%, 停止运动并将身体萎缩, 能以萎缩状态抵御恶劣的环境数年之久, 当环境好转时身体再度复苏。此遗传特性的获得是否与 HGT 获得的外源基因有关, 还需要新的证据来证明。对目前已报道的动物类群中存在 HGT 的证据, 还需要通过各种验证方法来进行确认。

在脊椎动物类群中, 前述证据表明在硬骨鱼类、灵长类甚至人类基因组中都存在通过 HGT 方式从细菌和病毒等生物中转入的外源基因。但高等动物如灵长类和人类的基因组较其他动物类群来说相对稳定, 发生 HGT 的频率应该较低, 对外源基因进入有更多的调节机制甚至存在抵御机制, 是否存在假阳性也值得探讨。目前, 在各种研究方法中对于判断某一基因是否为通过 HGT 方式获得的基因尚缺乏统一标准, 对判定的同源性阈值高低还存在一定的争议。有待人们提出新的判定方法及多种方法的联合使用来减少假阳性。

2.2 验证方法分析

目前验证 HGT 的方法很多, 国内外采用较多的是以下几种方法: 系统发育树分析法、比较基因组学、同源基因分类法、概率学方法等。其中,

系统发育树分析法是运用最多、最普遍的方法。

系统发育树分析法既构建了同源基因的家系历史即基因树,又推断了物种间的系统发育关系即物种树^[1]。有关 HGT 现象或事件的大量研究都采用了系统发育分析的方法来进行验证^[50-52]。通常是先通过 BLAST 搜索直系同源基因, BLAST 相似性分析的结果能为疑似 HGT 的发现提供第一个可能性^[53],之后再通过构树找出捐赠基因的物种,根据基因树与物种树的比较来判断是否为 HGT 基因。但此种方法存在一定的缺陷:1)远古时期 HGT 无法推断^[4];2)不同构树方法的结果可能会不一致^[54]。由于该方法中某些步骤的误差可能会导致 HGT 的假阳性或假阴性结果,还需通过多种方法的使用来进行验证。

比较基因组学法也是一种检验 HGT 的方法,基于直系同源的种族^[55],对其 HGT 模式进行基因组比较分析,现已被广泛应用于验证微生物中的 HGT^[56]。此方法也存在一定的局限性,有可能出现很多相似的模式,且局限于种族内,对远古、跨种族间的 HGT 可能无法准确验证^[57]。同源基因分类法是将基因数据提交后进行分类分析的方法^[2],根据研究目的不同提交系统有所不同。例如,在 Crisp 等^[10]的研究中,作者采用计算 h 指数的分类方法,当 h 小于 30 时被认为是天然基因。同源基因分类法的缺陷是设置了阈值,而阈值的设立没有统一标准,可能小于阈值时,还有 HGT 的存在。概率学方法是将似然值最大化来验证 HGT,以大量的基因序列为基础并结合多种独立的概率学方法来验证^[58]。现今,越来越多节肢动物中 HGT 事件就是通过概率学方法来验证的^[58-60]。但该方法的缺陷是需要大量数据,易受到基因序列数据的限制。

尽管验证 HGT 的方法很多,但或多或少存在一定的局限性。为了更准确地验证 HGT,有时需要研究人员同时使用多种验证方法,并对不同验证方法所得结果开展深入分析,才能够避免潜在的假阳性或假阴性结果。

3 结语与展望

总而言之,从上述的各种案例和相关证据来看,动物类群中发生的 HGT 事件存在一定的规律性:1)大部分的 HGT 事件在远古时期就有发生,说明通常生命早期更容易发生 HGT;2)亲缘关系较近、亲密接触(如寄生、共生关系)或捕食关系的两

个物种间更易发生 HGT;3)动物发生 HGT 与其所在生境具有极大的关系,在生境中面对选择压力时,通过发生 HGT 获取外源基因提高自身适应性来度过恶劣环境;4)通过 HGT 方式获得的外源基因不一定对动物有明显的功能作用。这些规律都说明动物类群中的 HGT 发生具有一定的基础条件,不是凭空发生的,这为以后搜寻可能发生 HGT 的动物类群提供了方向和线索。但需要指出的是,上述规律是依据目前动物类群中报道的 HGT 案例总结和归纳出来的,可能具有一定的局限性。

就动物类群方面而言, HGT 的影响作用在于帮助动物物种获得了外源基因,使其在极端环境下得以幸存,因而 HGT 在动物物种进化中具有重要意义。随着动物基因组大数据时代的到来,动物类群中的 HGT 事件将会越来越多地被挖掘出来,这必将更新人们对动物类群中的 HGT 现象的认识,同时也可能会对未来的类群基因疾病研究和治疗带来一定的启发。

参考文献(References):

- [1] Daubin V, Szöllösi G J. Horizontal gene transfer and the history of life[J]. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology, 2016, 8(4): a018036.
- [2] Chen D S, Wu Y Q, Zhang W, et al. Horizontal gene transfer events reshape the global landscape of arm race between viruses and homo sapiens[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 26934.
- [3] Nakamura Y, Itoh T, Matsuda H, et al. Biased biological functions of horizontally transferred genes in prokaryotic genomes[J]. Nature Genetics, 2004, 36(7): 760-766.
- [4] Lawrence J G, Ochman H. Molecular archaeology of the *Escherichia coli* genome[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 1998, 95(16): 9413-9417.
- [5] Wilderman P J, Vasil A I, Johnson Z, et al. Genetic and biochemical analyses of a eukaryotic-like phospholipase D of *Pseudomonas aeruginosa* suggest horizontal acquisition and a role for persistence in a chronic pulmonary infection model[J]. Molecular Microbiology, 2001, 39(2): 291-304.
- [6] Bergthorsson U, Adams K L, Thomason B, et al. Widespread horizontal transfer of mitochondrial genes in flowering plants[J]. Nature, 2003, 424(6945): 197-201.
- [7] Bergthorsson U, Richardson A O, Young G J, et al. Massive horizontal transfer of mitochondrial genes from diverse land plant donors to the basal angiosperm *Amborella*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2004, 101(51): 17747-17752.
- [8] Park S, Grewe F, Zhu A, et al. Dynamic evolution of *Geranium* mitochondrial genomes through multiple horizontal and intracellular gene transfers[J]. New Phytologist, 2015, 208(2): 570-583.
- [9] Archibald J M, Rogers M B, Toop M, et al. Lateral gene transfer and the evolution of plastid-targeted proteins in the secondary plastid-containing alga *Bigeloviella natans*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2003, 100(13): 7678-7683.
- [10] Crisp A, Boschetti C, Perry M, et al. Expression of multiple horizontally acquired genes is a hallmark of both vertebrate and invertebrate genomes[J]. Genome Biology, 2015, 16: 50.
- [11] Tucker R P. Horizontal gene transfer in choanoflagellates[J]. Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular & Developmental Evolution, 2013, 320(1): 1-9.
- [12] Smant G, Stokkermans J P, Yan Y, et al. Endogenous cellulases in animals: isolation of β -1, 4-endoglucanase genes from two species of plant-parasitic cyst nematodes[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 1998, 95(9): 4906-4911.

- [13] Dunning H J C. Horizontal gene transfer between bacteria and animals[J]. Trends in Genetics, 2011, 27(4): 157–163.
- [14] Kondo N, Nikoh N, Ijichi N, *et al.* Genome fragment of *Wolbachia* endosymbiont transferred to X chromosome of host insect[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2002, 99(22): 14280–14285.
- [15] Haegeman A, Jones J T, Danchin E G. Horizontal gene transfer in nematodes: a catalyst for plant parasitism?[J]. Molecular Plant–Microbe Interactions: MPMI, 2011, 24(8): 879–887.
- [16] Shelomi M, Danchin E G, Heckel D, *et al.* Horizontal gene transfer of pectinases from bacteria preceded the diversification of stick and leaf insects[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 26388.
- [17] Hotopp J C D, Clark M E, Oliveira D C S G, *et al.* Widespread lateral gene transfer from intracellular bacteria to multicellular eukaryotes[J]. Science, 2007, 317(5845): 1753–1756.
- [18] Werren J H, Richards S, Desjardins C A, *et al.* Functional and evolutionary insights from the genomes of three parasitoid *Nasonia* species[J]. Science, 2010, 327(5963): 343–348.
- [19] Yuan J B, Zhang X J, Liu C Z, *et al.* Horizontally transferred genes in the genome of Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. BioMed Central Evolutionary Biology, 2013, 13: 165.
- [20] 程廷才, 夏庆友, 刘春, 等. 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[J]. 遗传学报 (Cheng Ting-cai, Xia Qing-you, Liu Chun, *et al.* Three *Bombyx mori* genes, *chi*, *gluE* and *fruA*, encode proteins homologous to microorganism and primary analysis of horizontal gene transfer[J]. Acta Genetica Sinica, 2004, 31(10): 1082–1088.
- [21] Husnik F, Nikoh N, Koga R, *et al.* Horizontal gene transfer from diverse bacteria to an insect genome enables a tripartite nested mealybug symbiosis[J]. Cell, 2013, 153(7): 1567–1578.
- [22] Boto L. Horizontal gene transfer in the acquisition of novel traits by metazoans[J]. Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences, 2014, 281(1777): 20132450.
- [23] Jackson D J, Macis L, Reitner J, *et al.* A horizontal gene transfer supported the evolution of an early metazoan biomineralization strategy[J]. BioMed Central Evolutionary Biology, 2011, 11: 238.
- [24] Rumpho M E, Worful J M, Lee J, *et al.* Horizontal gene transfer of the algal nuclear gene *psbO* to the photosynthetic sea slug *Elysia chlorotica*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2008, 105(46): 17867–17871.
- [25] Pierce S K, Curtis N E, Hanten J J, *et al.* Transfer, integration and expression of functional nuclear genes between multicellular species[J]. Symbiosis, 2007, 43(2): 57–64.
- [26] Christa G, Zimorski V, Woehle C, *et al.* Plastid-bearing sea slugs fix CO₂ in the light but do not require photosynthesis to survive[J]. Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences, 2014, 281(1774): 20132493.
- [27] Gladyshev E A, Meselson M, Arkhipova I R. Massive horizontal gene transfer in bdelloid rotifers[J]. Science, 2008, 320(5880): 1210–1213.
- [28] Boschetti C, Carr A, Crisp A, *et al.* Biochemical diversification through foreign gene expression in bdelloid rotifers[J]. PLoS Genetics, 2012, 8(11): e1003035.
- [29] Boschetti C, Pouchkinastantecheva N, Hoffmann P, *et al.* Foreign genes and novel hydrophilic protein genes participate in the desiccation response of the bdelloid rotifer *Adineta ricciae*[J]. Journal of Experimental Biology, 2011, 214(1): 59–68.
- [30] Ricci C. Anhydrobiotic capabilities of bdelloid rotifers[J]. Hydrobiologia, 1998, 387: 321–326.
- [31] Gladyshev E, Meselson M. Extreme resistance of bdelloid rotifers to ionizing radiation[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2008, 105(13): 5139–5144.
- [32] Gladyshev E A, Arkhipova I R. Genome structure of bdelloid rotifers: shaped by asexuality or desiccation?[J]. Journal of Heredity, 2010, 101(suppl. 1): S85–S93.
- [33] Hespels B, Knapen M, Hanot–Mambres D, *et al.* Gateway to genetic exchange DNA double–strand breaks in the bdelloid rotifer *Adineta vaga* submitted to desiccation[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2014, 27(7): 1334–1345.
- [34] Hoekstra F A, Golovina E A, Buitink J. Mechanisms of plant desiccation tolerance[J]. Trends in Plant Science, 2001, 6(9): 431–438.
- [35] Harrison F A, Wolkersa W F, Buitinka J, *et al.* Membrane stabilization in the dry state[J]. Comparative Biochemistry & Physiology Part A: Physiology, 1997, 117(3): 335–341.
- [36] Syvanen M. Evolutionary implications of horizontal gene transfer[J]. Annual Review of Genetics, 2012, 46: 341–358.
- [37] Debortoli N, Li X, Eyres I, *et al.* Genetic exchange among bdelloid rotifers is more likely due to horizontal gene transfer than to meiotic sex[J]. Current Biology, 2016, 26(6): 723–732.
- [38] Signorovitch A, Hur J, Gladyshev E, *et al.* Allele sharing and evidence for sexuality in a mitochondrial clade of bdelloid rotifers[J]. Genetics, 2015, 200(2): 581–590.
- [39] Boothby T C, Tenlen J R, Smith F W, *et al.* Evidence for extensive horizontal gene transfer from the draft genome of a tardigrade[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2015, 112(52): 15976–15981.
- [40] Sun B F, Tong L, Xiao J H, *et al.* Horizontal functional gene transfer from bacteria to fishes[J]. Scientific Reports, 2015, 5: 18676.
- [41] Graham L A, Loughheed S C, Ewart K V, *et al.* Lateral transfer of a lectin–like antifreeze protein gene in fishes[J]. PLoS One, 2007, 3(7): e2616.
- [42] Scott G K, Fletcher G L, Davies P L. Fish antifreeze proteins: recent gene evolution[J]. Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences, 1986, 43(5): 1028–1034.
- [43] Cheng C H. Evolution of the diverse antifreeze proteins[J]. Current Opinion in Genetics & Development, 1998, 8(6): 715–720.
- [44] Lander E S, Linton L M, Birren B, *et al.* Initial sequencing and analysis of the human genome[J]. Nature, 2001, 409(6822): 860–921.
- [45] Nakashima K, Yamada L, Satou Y, *et al.* The evolutionary origin of animal cellulose synthase[J]. Development Genes & Evolution, 2004, 214(2): 81–88.
- [46] Koutsovoulos G, Kumar S, Laetsch D R, *et al.* No evidence for extensive horizontal gene transfer in the genome of the tardigrade *Hypsibius dujardini*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2016, 113(18): 5053–5058.
- [47] Arakawa K. No evidence for extensive horizontal gene transfer from the draft genome of a tardigrade[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2016, 113(26): E3057.
- [48] Förster F, Beisser D, Grohme M A, *et al.* Transcriptome analysis in tardigrade species reveals specific molecular pathways for stress adaptations[J]. Bioinformatics & Biology Insights, 2012, 6: 69–96.
- [49] Wang C, Grohme M A, Mali B, *et al.* Towards decrypting cryptobiosis—analyzing anhydrobiosis in the tardigrade *Milnesium tardigradum* using transcriptome sequencing[J]. PLoS One, 2014, 9(3): e92663.
- [50] Scholl E H, Bird D M. Computational and phylogenetic validation of nematode horizontal gene transfer[J]. BioMed Central Biology, 2011, 9: 9.
- [51] Bromberg R, Grishin N V, Otwinowski Z. Phylogeny reconstruction with alignment–free method that corrects for horizontal gene transfer[J]. PLoS Computational Biology, 2016, 12(6): e1004985.
- [52] Craig J P, Bekal S, Hudson M, *et al.* Analysis of a horizontally transferred pathway involved in vitamin B6 biosynthesis from the soybean cyst nematode *Heterodera glycines*[J]. Molecular Biology & Evolution, 2008, 25(10): 2085–2098.
- [53] Ellenberger S, Siegmund L, Schuster S, *et al.* Horizontal gene transfer between bacteria and protozoa: gene–specific detection by combining different approaches in a new score–based algorithm[J]. Endocytobiosis & Cell Research, 2016, 27(2): 36–46.
- [54] Poptsova M S, Gogarten J P. The power of phylogenetic approaches to detect horizontally transferred genes[J]. BioMed Central Evolutionary Biology, 2007, 7: 45.
- [55] Wybouw N, Pauchet Y, Heckel D G, *et al.* Horizontal gene transfer contributes to the evolution of arthropod herbivory[J]. Genome Biology & Evolution, 2016, 8(6): 1785–1801.
- [56] Koonin E V, Makarova K S, Aravind L. Horizontal gene transfer in prokaryotes: quantification and classification[J]. Annual Review of Microbiology, 2001, 55: 709–742.
- [57] Clarke G D P, Beiko R G, Ragan M A, *et al.* Inferring genome trees by using a filter to eliminate phylogenetically discordant sequences and a distance matrix based on mean normalized BLASTP scores[J]. Journal of Bacteriology, 2002, 184(8): 2072–2080.
- [58] Sun B F, Xiao J H, He S M, *et al.* Multiple ancient horizontal gene transfers and duplications in lepidopteran species[J]. Insect Molecular Biology, 2013, 22(1): 72–87.
- [59] Wybouw N, Dermauw W, Tirry L, *et al.* A gene horizontally transferred from bacteria protects arthropods from host plant cyanide poisoning[J]. Life Sciences, 2014, 3(2): e02365.
- [60] Ohlen M V, Herfurth A M, Kerbstadt H, *et al.* Cyanide detoxification in an insect herbivore: molecular identification of β -cyanoalanine synthases from *Pieris rapae*[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2015, 70: 99–110.