

Artykuł przeglądowy – Review article

## **Geny *Hox* jako regulatory rozwoju zarodkowego i markery molekularne w badaniach filogenetycznych u Heteroptera – stan obecny i perspektywy dalszych badań**

ANNA ZIELIŃSKA

Katedra Biosystematyki, Uniwersytet Opolski, 45-052 Opole, ul. Oleska 22

e-mail: [aniaj88@gmail.com](mailto:aniaj88@gmail.com)

**Abstract.** [*Hox genes as embryonic development regulators and phylogenetic markers in Heteroptera – the current state of knowledge and future prospects*]. The Homeotic Complex (*Hox*) genes are a group of genes, which expression along anterior-posterior body axis of the embryo is required to assign segmental identity. Comparison of wild-type individuals and those with homeotic phenotype has resulted in knowing of the functions of heteropteran *Hox* genes: *Deformed* gene expression is necessary for proper mandibular development, *Sex combs reduced* gene with *Dfd* specify the maxillae, and with *pb* – the labium, *Antennapedia* gene is strongly expressed in thorax and it is required for segmentation of the medial region of the leg, while *Ultrabithorax* has a major influence on diversification of legs in the adaptive radiation of semi-aquatic bugs. *Hox* genes are also suitable molecular markers to resolve phylogenetic relationships in Heteroptera, however more studies are necessary.

**Key words:** Hemiptera, Heteroptera, *Hox* genes, molecular marker, phylogeny, review.

### **Wstęp**

Geny homeotypyczne (*Hox*) to grupa genów, których ekspresja przebiega wzdłuż osi przednio-tylnej zarodka, określając na terenie komórek sposób, w jaki mają one formować struktury właściwe dla danego obszaru ciała owada (ryc. 1; Angelini i in. 2005).

Odkąd odkryto zmutowane osobniki *Drosophila melanogaster* (Meigen, 1830), trwają intensywne badania nad poznaniem funkcji genów *Hox* (Lewis 1978). U *Drosophila* są one zgrupowane w dwa połączone ze sobą klaster, gdzie ich pozycja na chromosomie jest zgodna z kolejnością ekspresji wzdłuż osi przód-tył zarodka, mianowicie są to geny (rozpoczynając od najbardziej wysuniętego): labial (*lab*), proboscipedia (*pb*), *Deformed* (*Dfd*), *Sex combs reduced* (*Scr*), *Antennapedia* (*Antp*), *Ultrabithorax* (*Ubx*), abdominal-A (*abd-A*), Abdominal-B (*Abd-B*) (Hughes i Kaufman 2002).

W trakcie analizy ortologów genów *Hox* wyizolowanych z różnych gatunków zwierząt (zarówno stawonogów, jak i kręgowców) odkryto, że kodują one wysoce konserwatywne czynniki transkrypcyjne zawierające homeodomenę. Natomiast badania funkcji genów *Hox* przeprowadzono głównie u przedstawicieli Holometabola (*D. melanogaster*, *Tribolium castaneum* (Herbst, 1979), *Bombyx mori* (Linnaeus, 1758))

– zróżnicowanego kładu, obejmującego rzędy owadów, które osiągają postać dorosłą poprzez metamorfozę (Beeman i in. 1989; Hughes i Kaufman 2002; Nagata i in. 1996).

Zastosowanie modelu gatunków holometabolicznych do badań nad funkcjami genów *Hox* u bardziej prymitywnych owadów wobec tego nie jest zasadne, możemy je jednak poznać dzięki możliwościom, jakie daje proces interferencji RNA (RNAi; Angelini i in. 2005). Mutacje w obrębie genów *Hox* prowadzą do zmiany właściwości danego obszaru ciała, dając tym samym fenotyp homeotypyczny. Porównanie takiego fenotypu z typem dzikim ułatwia poznanie funkcji danego genu (Angelini i in. 2005; Hughes i Kaufman 2000), co pozwala na wykorzystanie sekwencji genów *Hox* w różnego typu badaniach u pluskwiaków różnoskrzydłych (Heteroptera).

### **Gen labial**

Ekspresja genu *labial* u *Oncopeltus fasciatus* ogranicza się do segmentu interkalarnego głowy. Zastosowanie interferencji RNA tego genu nie wykazało żadnego efektu fenotypowego w trakcie rozwoju głowy tego pluskwiaka. Może to sugerować, że obecność genu *lab* nie jest warunkiem koniecznym do prawidłowego rozwoju głowy lub wynik jego ekspresji jest bardzo nieznaczny (Angelini i in. 2005).

Geny Hox		<i>lab</i>		<i>pb</i>		<i>Dfd</i>		<i>Scr</i>		<i>Antp</i>		<i>Ubx</i>		<i>abd-A</i>		<i>Abd-B</i>	
		<i>Of</i>	<i>Np</i>	<i>Of</i>	<i>Np</i>	<i>Of</i>	<i>Np</i>	<i>Of</i>	<i>Np</i>	<i>Of</i>	<i>Np</i>	<i>Of</i>	<i>Np</i>	<i>Of</i>	<i>Np</i>	<i>Of</i>	<i>Np</i>
Głowa	Akron																
	Segment antenalny																
	Segment interkalarny	■	■														
	Segment żuwaczkowy					■	■										
	Segment szczękowy					■	■										
	Segment wargi dolnej			■	■			■	■								
Tułów	T1 (odnóża)							■	■	■	■						
	T2 (odnóża, hemelytra)							■	■	■	■	■					
	T3 (odnóża, skrzydła)							■	■	■	■	■	■				
Odwłok	A1 (pleuro-podia)									■	■	■	■	■			
	A2									■	■	■	■	■	■		
	A3									■	■	■	■	■	■		
	A4									■	■	■	■	■	■		
	A5									■	■	■	■	■	■	■	
	A6									■	■	■	■	■	■	■	■
	A7									■	■	■	■	■	■	■	■
	A8 (segment genitalny)									■	■	■	■	■	■	■	■
	A9 (segment genitalny)									■	■	■	■	■	■	■	■
	A10 (segment terminalny)									■	■	■	■	■	■	■	■
	A11 (segment terminalny)									■	■	■	■	■	■	■	■

**Ryc. 1.** Schemat ekspresji genów homeotycznych w początkowym stadium rozwoju zarodkowego pluskwiaków *Oncopeltus fasciatus* (*Of*) i *Nysius plebeius* (*Np*); na podstawie wyników badań Angelini i in. (2005) oraz Matsuura i in. (2015) [Fig. 1. Scheme of *Oncopeltus fasciatus* (*Of*) and *Nysius plebeius* (*Np*) Hox genes expression; based on Angelini et al. (2005) and Matsuura et al. (2015)].

### Gen *proboscipedia*

Ekspresja genu *proboscipedia* u *O. fasciatus* jest zauważalna jedynie w segmencie wargi dolnej. RNAi tego genu powoduje przekształcenie części dystalnej wargi dolnej w odnóża przedtułowia, natomiast stłumienie jednocześnie aktywności genów *pb* i *Scr* przekształca wargę dolną w parę czułków – tego zjawiska nie obserwuje się podczas RNAi każdego z tych genów osobno (Hughes i Kaufman 2000).

Badania Angelini i in. (2005) wykazały, że u 72-96 godzinnych zarodków ekspresja genu *pb* jest zależna od obecności *Scr*, natomiast nie dotyczy to już zarodków 120 h, u których gen ten nie ma wpływu na aktywność *proboscipedia*.

### Gen *Deformed*

Ekspresja genu *Deformed* ma miejsce w segmentach żuwaczkowym i szczękowym głowy *O. fasciatus* (Angelini i in. 2005).

RNAi genu *Dfd* prowadzi do przekształcenia żuwaczek w struktury przypominające części dystalne czułków z krótką, szeroką nasadą. Segment szczękowy natomiast po stłumieniu działania *Dfd* przypomina również części dystalne czułków, z tą różnicą, że są one krótkie i zakręcone do tyłu.

Wynika z tego, że obecność genu *Dfd* jest konieczna do prawidłowego rozwoju żuwaczek (Hughes i Kaufman 2000).

### Gen *Sex combs reduced*

Badania dotyczące aktywności genu *Sex combs reduced* wymagają kontynuacji – do tej pory nie udało się ustalić jednoznacznie funkcji jaką sprawuje u pluskwiaków, ponieważ niezwykle trudne jest usunięcie go ze wszystkich komórek ciała owada (Angelini i in. 2005; Hughes i Kaufman 2000). Niemniej jednak, poznano jego wpływ na inne geny *Hox*.

*Scr* jest konieczny do aktywności genu *proboscipedia* u 72-96 godzinnych zarodków *O. fasciatus* (Angelini i in. 2005). Gen *Scr* wraz z genem *Dfd* odpowiada za prawidłowe wykształcenie segmentu szczękowego, natomiast z genem *pb* współdziała przy rozwoju wargi dolnej – zastosowanie metody RNAi w obu przypadkach prowadzi do przekształcenia w czułki odpowiednio szczęk (*Dfd Scr*) i wargi dolnej (*pb Scr*) (Hughes i Kaufman 2000).

### Gen *Antennapedia*

Gen *Antennapedia* wykazuje silną ekspresję w obrębie tułowia pluskwiaków *O. fasciatus* i *Nysius plebeius* (Distant, 1883), zwłaszcza w jego tylnej części, a słabszą w przednich segmentach odwłoka (Angelini i in. 2005; Matsuura i in. 2015).

Aktywność tego genu jest czynnikiem koniecznym w procesie segmentacji środkowych części odnóży oraz specyfikacji ich części proksymalnej, środkowej i dystalnej (Herke i in. 2005).

W części środkowej i dystalnej dochodzi do niej poprzez hamowanie aktywności kofaktora transkrypcyjnego homothorax (*hth*) (Casares i Mann 2001; Yao i in. 1999). RNAi genu *Antp* prowadzi do wielu transformacji przydatków tułowia. Przykładowo, gdy *Antp* jest hamowany, aktywuje się *hth* – wówczas rozbudowywana jest część dystalna odnóży i rozwijają się przydatki przypominające czułki, jednak posiadające na końcu przedstopy zakończone pazurami (Casares i Mann 2001; Struhl 1981, 1982).

Badania Herke i in. (2005) wykazały, że aktywność genu *Antennapedia* jest konieczna do rozwoju segmentów dystalnych i środkowych odnóży, jednak nie jest wymagana w przypadku części proksymalnej i przedstopy.

Analizowano również wpływ genów *Hox* na rozwój bakteriocytów u *N. plebeius*, gdzie wykazano, że tłumienie genu *Antp* wpływa na lokalizację bakterioemu z endosymbiotycznymi bakteriami w organizmie tego pluskwiaka.

Bakteriomy były zlokalizowane w segmencie T3 tułowia, w tylnych odnóżach oraz w segmentach A1 i A2 odwłoka. Może to świadczyć o tym, że gen *Antp* ujemnie reguluje różnicowanie bakteriocytów w segmentach T3 i A1 w trakcie embriogenezy *N. plebeius* (Matsuura i in. 2015).

### Gen *Ultrabithorax*

Gen *Ultrabithorax* odpowiada za różnice morfologiczne pomiędzy segmentami tułowia owadów oraz reguluje długość odnóży wielu gatunków (Khila i in. 2009; Khila i in. 2014).

U *O. fasciatus* ekspresja genu *Ubx* jest najsilniejsza w segmentach T3 i A1, a im bliżej końca odwłoka, tym jest ona słabsza (Angelini i in. 2005; Liu i Kaufman 2004; Khila i in. 2009), natomiast u *N. plebeius* największą aktywność *Ubx* odnotowano w segmencie A1 (Matsuura i in., 2015).

Gen *Ultrabithorax* odgrywa bardzo ważną rolę zwłaszcza w rozwoju pluskwiaków infrarzędu Gerromorpha. Główną różnicą pomiędzy tymi pluskwiakami, a blisko spokrewnionymi z nimi Heteroptera lądowymi jest aktywność genu *Ubx* w drugim segmencie tułowia i znaczna jego ekspresja w segmencie trzecim. Zmiany te są powiązane z długością odnóży pluskwiaków infrarzędu Gerromorpha (Armisen i in. 2015).

*Ubx* pełni istotną funkcję w różnicowaniu się odnóży tych pluskwiaków w procesie radiacji adaptacyjnej (Khila i in. 2014). Ekspresja tego genu znacznie zwiększa długość odnóży środkowych, co w dużym stopniu przyczynia się do umiejętności tych owadów w poruszaniu się po powierzchni wody. Dalsze zmiany będące efektem działania tego genu powodują, że odnóży te pełnią funkcje wiosł, a tylne – steru (Khila i in. 2014; Refki i in. 2014). Wykształcone w ten sposób odnóży są odpowiednie do skakania, co umożliwia pluskwiakom z infrarzędu Gerromorpha ucieczkę przed drapieżnikami (Armisen i in. 2015).

Badania przeprowadzone przez Matsuurę i in. (2015) wykazały, że obecność genu *Ultrabithorax* jest kluczowa dla rozwoju bakteriocytów u pluskwiaka *N. plebeius*. Supresja *Ubx* skutkowałą zniknięciem czerwono napigmentowanych bakteriocytów i powiązanej z nimi lokalizacji symbiontów. U osobników kontrolnych symbionty skupiały się w części brzusznej, skąd migrowały do bakteriocytów. Natomiast w zarodkach z wytłumionym genem *Ubx* symbionty były rozproszone, po czym zanikały (Matsuura i in. 2015).

### Gen *Abdominal-A*

Ekspresja genu *Abdominal-A* u *O. fasciatus* przebiega od tylnej części segmentu A1 do segmentu A10, przy czym jest ona najsilniejsza w segmentach A2-A7. Ten wzór ekspresji jest bardziej zbliżony do tego występującego u gatunków *Thermobia domestica* (Packard, 1873) i *Tribolium castaneum* (Herbst, 1797), niż do *D. melanogaster* (Angelini i in. 2005).

Usunięcie genu *abd-A* u *Oncopeltus* prowadzi do całkowitej utraty pigmentacji po stronie brzusznej odwłoka (Sharma i in. 2016), natomiast u *N. plebeius* zaburza organizację przestrzenną bakteriocytów w odwłoku tego pluskwiaka (Matsuura i in. 2015).

### Gen *Abdominal-B*

Ekspresja genu *Abdominal-B* u *O. fasciatus* jest najsilniejsza w segmencie A10 i w przedniej części A11. Jej natężenie jest słabsze w segmentach A4-A9. Interferencja RNA tego genu prowadzi do utraty wielu cech charakterystycznych dla tylnej części odwłoka na rzecz tych właściwych dla jego części przedniej, między innymi występuje brak pigmentacji w segmencie A10, a odwłok ma zmieniony kształt w porównaniu z osobnikami nie poddanymi RNAi (Angelini in. 2005).

Gen *Abd-B* wpływa na określenie segmentów odwłoka, w których zajdzie melanizacja, a proces ten jest niewrażliwy na zmiany temperatury, jednak częściowo wykształcają się fenokopie właściwe dla tych wymuszonych przez niskie temperatury (Sharma i in. 2016).

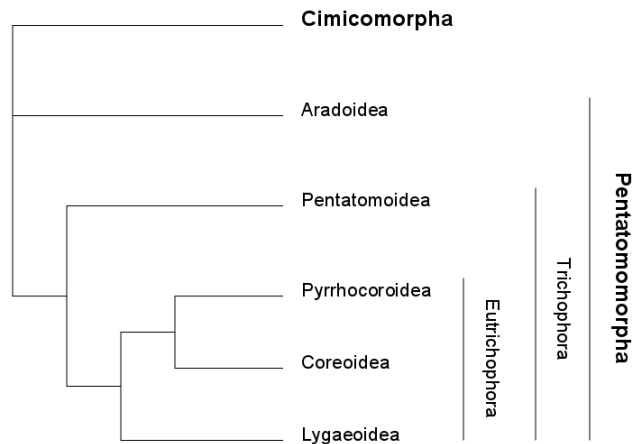
### Geny *Hox* jako markery molekularne w badaniach nad filogenezą Heteroptera

Geny *Hox* są konserwatywne już na poziomie zwierząt dwubocznie symetrycznych, a ich przydatność jako markerów molekularnych w rekonstrukcji filogenezy na wyższych poziomach taksonomicznych wykazywano wielokrotnie (np., de Rosa i in. 1999; Peterson 2004). Ewolucja sekwencji i funkcji genów homeotypycznych odpowiada zmianom w budowie ciała zwierząt, co pozwala sądzić, że mutacje tych genów i odpowiadające im zmiany w morfologii zwierząt mogą być ewolucyjnie powiązane (Tian i in. 2011).

Użyteczność genów *Hox* w rekonstrukcji filogenezy Heteroptera sprawdzono do tej pory jedynie dla dwóch infrarzędów, tzn. Pentatomomorpha (w oparciu o 6 genów *Hox*; Tian i in. 2011) i Nepomorpha (4 geny *Hox*; Li i in. 2012).

Do badań pokrewieństwa u Pentatomomorpha wybrano eksony sześciu genów: *abd-A*, *Dfd*, *pb*, *Scr* i *Ubx* o wielkości 500–1000 pz. Otrzymane wyniki (ryc. 2) pozwoliły na wyodrębnienie każdej analizowanej nadrodziny, co jest zgodne z drzewami opartymi na danych morfologicznych, w wielu przypadkach

również tych uzyskanych na podstawie innych markerów molekularnych (różnice najprawdopodobniej wynikają z tego, że w badaniach część nadrodziny nie została uwzględniona).



**Ryc. 2.** Relacje filogenetyczne w obrębie Pentatomomorpha w oparciu o fragmenty sześciu genów *Hox*, z Cimicomorpha jako grupą zewnętrzną (na podstawie wyników badań Tian i in. 2011) [**Fig. 2.** Phylogenetic relationships within Pentatomomorpha based on six *Hox* gene fragments, with Cimicomorpha as outgroup (based on Tian et al. 2011)].

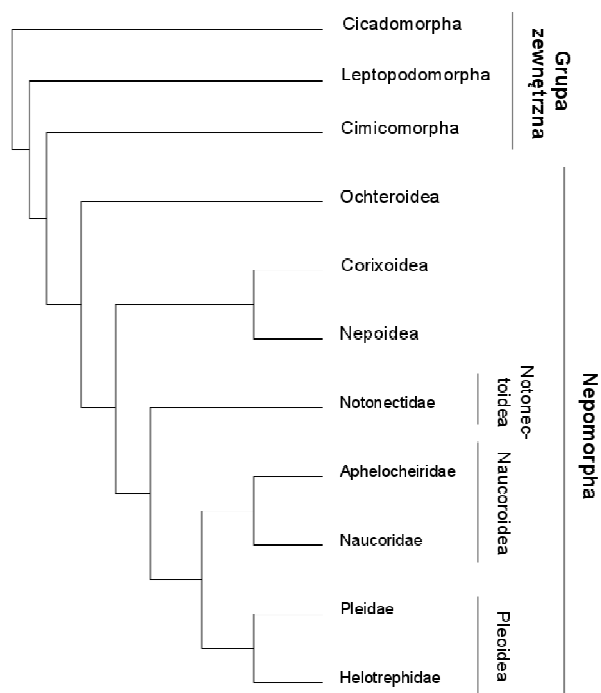
Gatunki należące do Aradoidea tworzą nierozwiązane politomie, jednak nie zaprzecza to określeniu Pentatomomorpha jako taksonu monofiletycznego, natomiast podkreśla szczególny charakter Aradoidea, która posiada liczne autapomorfie (Tian i in. 2011).

Otrzymany wynik pokrewieństwa w kładzie Trichophora jest zgodny z wcześniejszymi badaniami nad jego filogenezą (wyraźne rozgałęzienie pomiędzy Pentatomoidea i pozostałymi nadrodziny), natomiast wśród Eutrichophora układ ((Pyrrhocoroidea + Coreoidea) + Lygaeoidea) potwierdza hipotezę, że obecność czteropłatkowego gruczołu ślinowego jest morfologiczną synapomorfia łączącą nadrodziny Pyrrhocoroidea i Coreoidea.

Powyższe wnioski wskazują, że sekwencje genów *Hox* są użytecznym markerem w badaniach nad pokrewieństwem pluskwiaków, a skuteczne zastosowanie u Heteroptera starterów zaprojektowanych zgodnie z modelem uzyskiwania sekwencji genów *Hox* u Endopterygota sugeruje, że ta metoda może być wykorzystywana do badań nad filogenezą pozostałych grup owadów (Tian i in. 2011).

Rekonstrukcję filogenezy Nepomorpha przeprowadzono w oparciu o cztery geny homeotypyczne: *abd-A*, *Dfd*, *Ubx* i *pb*. Wyniki tych analiz jednoznacznie wydzielały Nepomorpha jako takson monofiletyczny, jednak ze względu na zbyt dużą liczbę indeli i miejsc zmiennych wykorzystanie sekwencji nukleotydowych do przedstawienia pokrewieństwa w obrębie Nepo-

morpha byłyby mało wiarygodne. Obiecujące wyniki otrzymano jednak w oparciu o sekwencje aminokwasowe (ryc. 3).



**Ryc. 3.** Relacje filogenetyczne w obrębie Nepomorpha w oparciu o fragmenty czterech genów *Hox*, z Cimicomorpha, Leptopodomorpha i Cicadomorpha jako grupą zewnętrzną (na podstawie Min i in. 2012) [Fig. 3. *Phylogenetic relationships within Nepomorpha based on four Hox gene fragments, with Cimicomorpha, Leptopodomorpha and Cicadomorpha as outgroup (based on Tian et al., 2011)*].

Każda z badanych nadrodzin na otrzymanym drzewie filogenetycznym cechuje się monofiletyzmem (Li i in. 2012). Topologia drzewa pokrywa się z wieloma wcześniejszymi badaniami (Mahner 1993; Štys i Jansson 1988). Nowością jest tutaj obecność w Notoeptoidea jedynie rodziny Notonectidae i wyodrębnienie kladu Pleioidea + Naucoroidea jako jej grupy siostrzanej.

Powyższe rezultaty wskazują na to, że geny *Hox* mogą być wykorzystywane do rekonstrukcji filogenezy Neopomorpha na poziomie rodziny i nadrodziny (Li i in. 2012), a w połączeniu z wynikami uzyskanymi przez Tian i in. (2011) dla Pentatomomorpha można przypuszczać, że będą odpowiednie do analiz filogenetycznych w obrębie całego podrzędu Heteroptera.

### Perspektywy

Do tej pory nie wykorzystano w pełni potencjału genów *Hox* jako markerów molekularnych do badań nad pokrewieństwem w obrębie podrzędu pluskwiaków różnoskrzydłych – próbowano dokonać rekonstrukcji filogenezy jedynie infrarzędów Pentatomomorpha (na podstawie fragmentów 6 genów *Hox*) i Nepomorpha

(4 geny *Hox*), bazując na genomach niewielkiej liczby gatunków.

Zasadnym wydaje się więc przeprowadzenie badań z zastosowaniem sekwencji wszystkich genów homeotycznych do analiz filogenetycznych w obrębie podrzędu Heteroptera z wykorzystaniem dużej liczby gatunków reprezentujących wszystkie jego infrarzędy.

### Podziękowania

Autorka pragnie podziękować Panu prof. Jerzemu Lisowi (Samodzielna Katedra Biosystematyki, Uniwersytet Opolski) oraz anonimowemu recenzentowi za uwagi do tekstu.

### Piśmiennictwo – References

- Angelini D., Liu P., Hughes C., Kaufman T. 2005. *Hox* gene function and interaction in the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* (Hemiptera). *Developmental Biology* **287**: 440–455.
- Armisen D., Refki P., Crumiere A., Viala S., Toubiana W., Khila A. 2015. Predator strike shapes antipredator phenotype through new genetic interactions in water striders. *Nature Communications* **6**:8153.
- Beeman R., Stuart J., Haas M., Denell R. 1989. Genetic analysis of the homeotic gene complex (HOM-C) in the beetle *Tribolium castaneum*. *Developmental Biology* **133**: 196–209.
- Casares F., Mann R. 2001. The ground state of the ventral appendage in *Drosophila*. *Science* **293**: 1477–1480.
- de Rosa R., Grenier J., Andreeva T., Cook C., Adoutte A., Akam M., Carroll S., Balavoine G. 1999. *Hox* genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution. *Nature* **399**: 772–776.
- Herke S., Serio N., Rogers B. 2005. Functional analyses of tiptop and Antennapedia in the embryonic development of *Oncopeltus fasciatus* suggests an evolutionary pathway from ground state to insect legs. *Development* **132**: 27–34.
- Hughes C., Kaufman T. 2000. RNAi analysis of Deformed, proboscipedia and Sex combs reduced in the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus*: novel roles for *Hox* genes in the Hemipteran head. *Development* **127**: 3683–3694.
- Hughes C., Kaufman T. 2002. *Hox* genes and the evolution of the arthropod body plan. *Evolution & Development* **4**: 459–499.
- Khila A., Abouheif E., Rowe L. 2009. Evolution of a novel appendage ground plan in water striders is driven by changes in the *Hox* gene Ultrabithorax. *PLoS Genetics* **5**(7): e1000583.



- Khila A., Abouheif E., Rowe L. 2014. Comparative functional analyses of Ultrabithorax reveal multiple steps and paths to diversification of legs in the adaptive radiation of semi-aquatic insects. *Evolution* **68**: 2159–2170.
- Lewis E. 1978. A gene controlling segmentation in *Drosophila*. *Nature* **276**: 565–570.
- Li M., Wang J., Tian X., Xie Q., Liu H., Bu W. 2012. Phylogeny of the true bugs (Hemiptera–Heteroptera: Nepomorpha) based on four Hox genes. *Entomotaxonomia* **34**: 35–44.
- Liu P., Kaufman T. 2004. Krüppel is the gap gene in the intermediate germ band insect *Oncopeltus fasciatus* and is required for development of both blastoderm and germ band-derived segments. *Development* **131**: 4567–4579.
- Mahner M. 1993. Systema cryptoceratum phylogenetikum (Insecta, Heteroptera). *Zoologica* **143**: 1–303.
- Matsuura Y., Kikuchi Y., Miura T., Fukatsu T. 2015. Ultrabithorax is essential for bacteriocyte development. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**: 9376–9381.
- Nagata T., Suzuki Y., Ueno K., Kokubo H., Xu X., Hui C., Hara W., Fukuta M. 1996. Developmental expression of the *Bombyx Antennapedia* homologue and homeotic changes in the Nc mutant. *Genes Cells* **1**: 555–568.
- Peterson K. 2004. Isolation of Hox and Parahox genes in the hemichordate *Ptychodera flava* and the evolution of deuterostome Hox genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **31**: 1208–1215.
- Sharma A., Yanes K., Jin L., Garvey S., Taha S., Suzuki Y. 2016. The phenotypic plasticity of developmental modules. *EvoDevo* **7**: 15.
- Struhl G. 1981. A homeotic mutation transforming leg to antenna in *Drosophila*. *Nature* **292**: 635–638.
- Struhl G. 1982. Genes controlling the segmental specification in the *Drosophila* thorax. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* **79**: 7380–7382.
- Štys P., Jansson A. 1988. Check-list of recent family-group and genus-group names of Nepomorpha (Heteroptera) of the world. *Acta Entomologica Fennica* **50**: 1–44.
- Tian X., Xie Q., Li M., Gao C., Cui Y., Xi L., Bu W. 2011. Phylogeny of pentatomomorph bugs (Hemiptera – Heteroptera: Pentatomomorpha) based on six Hox gene fragments. *Zootaxa* **2888**: 57–68.
- Yao L., Liaw G., Pai C., Sun Y. 1999. A common mechanism for Antenna to leg transformation in *Drosophila*: Suppression of homothorax transcription by four HOM-C genes. *Developmental Biology* **211**: 268–276.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License  
<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

## SUMMARY

### Hox genes as embryonic development regulators and phylogenetic markers in Heteroptera – the current state of knowledge and future prospects

The Homeotic Complex (*Hox*) genes are a group of genes, which expression along anterior-posterior body axis of the embryo is required to assign segmental identity. Starting with the most anterior: labial (*lab*), proboscipedia (*pb*), Deformed (*Dfd*), Sex combs reduced (*Scr*), Antennapedia (*Antp*), Ultrabithorax (*Ubx*), Abdominal-A (*abd-A*), Abdominal-B (*Abd-B*). Comparison of wild-type individuals and those with homeotic phenotype has resulted into knowing of the functions of heteropteran *Hox* genes. In *Oncopeltus fasciatus* labial expression is restricted to the intercalary segment and probably has a very subtle phenotype. *Proboscipedia* is expressed only in labial segment and its RNAi transforms the distal labium to prothoracic legs. *Deformed* gene expression is present in mandibular and maxillary segment. It is necessary for proper mandibular development. *Sex combs reduced* gene with *Dfd* specify the maxillae, and with *pb* – the labium. *Antennapedia* gene is strongly expressed in thorax and it is required for segmentation of the medial region of the leg and for the specification of leg identities. Suppression of *Abdominal-A* leads to a complete loss of ventral abdominal pigmentation. *Abdominal-B* gene appears to play a role in specifying the segments where abdominal melanic bands develop. *Ultrabithorax* has a major influence on diversification of legs in the adaptive radiation of semi-aquatic bugs. *Ubx* expression much increased mid-legs length, thereby enhancing their role in water surface walking and helps using quick jump to escape predators. *Hox* genes were also used as phylogenetic markers to study evolutionary relationships between Pentatomomorphan species (studies based on six *Hox* genes) and Nepomorphan species (based on four *Hox* genes). The results show that *Hox* genes are suitable molecular markers to resolve phylogenetic relationships in Heteroptera, however more studies are necessary.