中华蜜蜂 *PP2A* 基因的时空表达谱及蛋白分子特征*

康 婧[1**] 陈 颖[1**] 孙恺玥[1] 王勇杰[1] 臧 贺[1, 2, 3] 冯睿蓉[4]
付中民[1] 陈大福[1, 2, 3] 邱剑丰[1, 2, 3***] 郭 睿[1, 2, 3***]

（1. 福建农林大学蜂学与生物医药学院，福州 350002；2. 天然生物毒素国家地方联合工程实验室，福州 350002；
3. 福建农林大学蜂疗研究所，福州 350002；4. 福建农业职业技术学院，福州 350000）

摘 要 **【目的】**本研究旨在通过测定中华蜜蜂 *Apis cerana cerana* 蛋白磷酸酶 2A（Protein phosphatase 2A，PP2A）基因 *AcPP2A* 的时空表达谱和解析 AcPP2A 蛋白的理化性质和分子特征，为进一步研究 PP2A 在中华蜜蜂生长发育中的功能提供参考和基础。**【方法】** 通过 RT-qPCR 检测 *AcPP2A* 在中华蜜蜂工蜂的触角、中肠、脑、毒腺、表皮、咽下腺和脂肪体等组织，卵、幼虫、预蛹和蛹及不同日龄工蜂成虫中的相对表达量。使用 NCBI 网站上的 ORF 工具，Expasy 网站上的 Protparam、ProtScale 和 SWISS-model 软件，SignalP 4.1 Server、NetPhos 3.1 Server、TMHMM 和 SOPMA 等软件预测 AcPP2A 蛋白的分子特征和理化性质，鉴定中华蜜蜂和其他物种 PP2A 的保守基序和结构域，并构建系统进化树。**【结果】** *AcPP2A* 含有 5 174 个核苷酸，可编码 475 个氨基酸；AcPP2A 的蛋白分子量约为 54.78 kD，脂溶系数为 78.80，等电点为 5.97，分子式为 $C_{2411}H_{3781}N_{671}O_{742}S_{23}$，平均亲水系数为 - 0.521；AcPP2A 不含跨膜结构域和信号肽。中华蜜蜂、无刺蜂 *Melipona quadrifasciata*、西方蜜蜂 *Apis mellifera*、美洲东北熊蜂 *Bombus impatiens*、橡子蚂蚁 *Temnothorax curvispinosus*、苜蓿切叶蜂 *Megachile rotundata*、火红熊蜂 *Bombus pyrosoma*、巴西无刺蜂 *Frieseomelitta varia*、顶切叶蚁 *Acromyrmex echinatior*、东南蓝莓蜂 *Habropoda laboriosa*、鸭嘴海豆芽 *Lingula anatina* 的 PP2A 含有相同的 6 个保守基序（Motif1、Motif2、Motif3、Motif4、Motif5 和 Motif6）和 1 个相同的结构域（CDC55 超家族）。中华蜜蜂与橡子蚂蚁的 PP2A 在进化树上聚为一支。**【结论】** AcPP2A 是潜在的酸性蛋白、亲水性蛋白和非跨膜胞内蛋白，具有较高的保守性；*AcPP2A* 的表达存在组织及发育阶段的广泛性和差异性，在毒腺和卵发育中可能发挥重要功能。

关键词 中华蜜蜂；蛋白磷酸酶 2A；时空表达谱；蛋白分子特征

Spatio-temporal expression profile and molecular properties of the *Apis cerana cerana PP2A* gene

KANG Jing[1**] CHEN Ying[1**] SUN Kai-Yue[1] WANG Yong-Jie[1] ZANG He[1, 2, 3]
FENG Rui-Rong[4] FU Zhong-Min[1] CHEN Da-Fu[1, 2, 3] QIU Jian-Feng[1, 2, 3***] GUO Rui[1, 2, 3***]

(1. College of Bee Science and Biomedicine, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. National & Local United Engineering Laboratory of Natural Biotoxin, Fuzhou 350002, China; 3. Apitherapy Research Institute of Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 4. Fujian Vocational College of Agriculture, Fuzhou 350000, China)

Abstract **[Aim]** To determine the spatio-temporal expression profile of the *Apis cerana cerana* protein phosphatase *2A*

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金面上项目（32172792, 32372943）；国家现代农业产业技术体系建设专项资金（CARS-44-KXJ7）；福建省自然科学基金面上项目（2023J01133）；福建省教育厅中青年教师教育科研项目（JAT231226）；福建农林大学硕士生导师团队项目（郭睿）

**共同第一作者 Co-first authors，E-mail：kj000213@163.com；13979562297@163.com
***共同通讯作者 Co-corresponding authors，E-mail：jfqiu@fafu.edu.cn；ruiguo@fafu.edu.cn

收稿日期 Received：2024-04-29；接受日期 Accepted：2024-06-06

(*PP2A*) gene, analyze its molecular characteristics and physical and chemical properties in order to provide a reference for further research. **[Methods]** The relative expression of *AcPP2A* in different tissues, including the antennae, midgut, brain, venom gland, cuticle, hypopharyngeal gland, and fat body, were determined using RT-qPCR, as were its relative expression in eggs, larvae, pre-pupae, pupae and adult workers of different ages. Using the ORF tool on the NCBI website, Protparam, ProtScale, and SWISS-model software on the Expasy website, SignalP 4.1 Server, NetPhos 3.1 Server, TMHMM, and SOPMA, and other software related software Predicting molecular features of the AcPP2A protein and the physicochemical properties, identify conserved motifs and structural domains of PP2A in *A. c. cerana* and other species, and construct a phylogenetic tree. **[Results]** *AcPP2A* contains 5 174 nucleotides, encodes 475 amino acids and has a protein molecular weight of about 54.78 kD. It has a lipid solubility coefficient of 78.80, an isoelectric point of 5.97, a molecular formula of $C_{2411}H_{3781}N_{671}O_{742}S_{23}$, and an average hydrophilic coefficient of - 0.521. AcPP2A does not have a transmembrane domain or signaling peptide. PP2A of *A. c. cerana*, *Melipona quadrifasciata*, *Apis mellifera*, *Bombus impatiens*, *Temnothorax curvispinosus*, *Megachile rotundata*, *B. pyrosoma*, *Frieseomelitta varia*, *Acromyrmex echinatior*, *Habropoda laboriosa* and *Lingula anatina*, all have the same six conserved motifs (Motif1, Motif2, Motif3, Motif4, Motif5 and Motif6) and one identical domain (the CDC55 superfamily). PP2A of *A. c. cerana* and *T. curvispinosus* cluster on the same branch of the phylogenetic tree. **[Conclusion]** AcPP2A appears to be an acidic, hydrophilic, non-transmembrane, highly conserved, intracellular protein. Its expression varies widely across different tissues and developmental stages, but it may play an important role in the development of the venom gland and eggs.

Key words *Apis cerana cerana*; protein phosphatase 2A; spatio-temporal expression profile; molecular features of proteins

作为东方蜜蜂 *Apis cerana* 的指名亚种，中华蜜蜂 *Apis cerana cerana*（简称中蜂），也是我国特有的蜂种和重要的授粉昆虫，因具有适应性强、耐低温和造脾快等优点而广泛应用于养蜂生产（曾志将, 2003）。

蛋白磷酸酶 2A（Protein phosphatase 2A, PP2A）属于丝氨酸/苏氨酸蛋白磷酸酶家族，其中 A 亚基为支架结构，B 亚基发挥调控作用，C 亚基具有催化活性，广泛存在于真核细胞中，在进化中高度保守（Janssens and Goris, 2001）。CDC55 superfamily 是 PP2A 蛋白的重要结构域，CDC55 已被确定为 PP2A 的调控亚基（Han *et al*., 2019）。PP2A 通过 CDC55 调控细胞有丝分裂，促进细胞增殖，CDC55 缺失导致细胞生长速度减慢、胞质分裂和多细胞核等后果（Bizzari and Marston, 2011; Leslie, 2011）。研究表明，PP2A 在细胞周期、形态发育、信号传导、疾病发生和治疗等方面起到至关重要的作用（Vervoort *et al*., 2021; Khan *et al*., 2022）。动植物的 PP2A 已有较多研究，Khan 等（2022）发现 PP2A 不仅可以作为肿瘤抑制因子发挥作用，还可以用内源性抑制剂和小分子激活剂来调节 PP2A 的活性进而治疗自身免疫疾病；Máthé 等（2021）研究发现 PP2A 可通过调节囊泡定位和 PIN 蛋白（PIN-FORMED proteins）再循环影响植物的生长发育和植物细胞膜的相互作用；张艳等（2023）通过 cDNA 末端快速扩增技术（Rapid Amplification of cDNA Ends, RACE）成功获得近缘新对虾 *Metapenaeus affinis* 的 *MaPP2A-B55* 基因序列，并通过实时荧光定量 PCR 分析该基因在卵巢发育不同阶段的表达模式，提示其可能调控对虾的生殖成熟及胚胎发育过程。而关于昆虫 PP2A 的相关研究较为滞后，主要集中在果蝇 *Drosophila* 和家蚕 *Bombyx mori* 等少数物种。在果蝇中，PP2A 与 dTOR 信号通路之间关系密切，PP2A 通过 dTOR 信号通路参与调控细胞自噬（Bánréti *et al*., 2012）。Kim LH 等（2019）发现在果蝇中，PP2A 通过促进 Vtd（Vault tumorigenic determinant）蛋白的泛素-蛋白酶体降解途径来调控其表达水平，从而影响细胞有丝分裂进程及翅膀发育的调控机制。此外，PP2A 可以抑制神经元应激激酶 DLK（Dual leucine zipper kinase，双亮氨酸拉链激酶）信号传导，促进果蝇神经肌肉连接处的突触末端过度生长，也可抑制激活哺乳动物神经元中 DLK 依赖的凋亡程序，从而诱导细胞死亡

（Hayne and DiAntonio, 2022）。Yuan 等（2020）研究发现高浓度的 20E（20-Hydroxyecdysone，20-羟基蜕皮酮）能激活家蚕和黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 脂肪体中 PP2A 和 AMPK（AMP-activated protein kinase，AMP 依赖的蛋白激酶），通过去磷酸化作用来拮抗胰岛素/胰岛素样生长因子信号传导，进而限制个体的生长速率。目前，对于中华蜜蜂等膜翅目昆虫的 *PP2A* 基因，相关研究仍然缺少，其功能尚不清楚。

本研究拟扩增中华蜜蜂 *PP2A* 基因（*AcPP2A*）的编码 DNA 序列（Coding DNA sequence，CDS），并对中蜂工蜂不同组织和发育阶段中 *AcPP2A* 的表达模式进行测定，预测 AcPP2A 蛋白的分子特征、理化性质和系统进化，以期丰富 *AcPP2A* 的基本信息，为后续功能机制研究奠定基础。

1　材料与方法

1.1　供试虫源

中华蜜蜂工蜂及其幼虫取自福建农林大学蜂学与生物医药学院蜜蜂保护实验室的实验蜂群。

1.2　样品制备

采用本实验室已建立的操作流程（吴鹰等, 2023; 叶亚萍等, 2024），（1）收集刚出房的工蜂成虫，分别制备以下组织样品：触角、咽下腺、脑、脂肪体（*n*=8）以及表皮、中肠和毒腺（*n*=3）；（2）制备工蜂的卵（*n*=50）、幼虫（3 日龄, *n*=3）、预蛹（7 日龄和 8 日龄, *n*=3）和蛹（12 日龄, *n*=3）样品；（3）制备工蜂成虫 1、2、6、12、15 和 18 日龄（*n*=3）样品。上述实验均设置 3 次生物学重复。各样品经液氮速冻后转移至 - 80 ℃备用。

1.3　PCR 扩增和 Sanger 测序

查询和下载东方蜜蜂 *AcPP2A*（GeneBank 登录号：XM_017063919.1）的核苷酸序列，使用 Primer Premir 6 软件设计特异性扩增引物（表 1），引物合成由上海生工生物工程公司完成。提取 1.2 节制备的中肠样品的总 RNA，反转录得到 cDN 模板。PCR 反应体系和程序参照郭意龙等（2022）的方法。经琼脂糖凝胶电泳（1.5%）检测产物，通过核酸凝胶成像仪观察分析。后续片段回收、TA 克隆和 Sanger 测序按照吴鹰等（2023）的方法进行。

1.4　时空表达谱检测

使用 Primer Premir 6 软件设计 *AcPP2A* 的 qPCR 引物（表 1）分别提取 1.2 节制备的各样品的总 RNA，反转录得到相应的 cDNA 模板。以肌动蛋白基因 *actin*（GenBank 登录号：XM_017059068.2）作为内参。参照郭意龙等（2022）建立的 qPCR 反应体系和条件。实验设置 3 次技术重复和生物重复。相对表达量采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法计算，GraphPad Prism 8 软件作图，统计学分析使用 SPSS Statistics 20 软件完成，包括单因素方差分析（One-way ANOVA）和 Tukey 检验，显著性差异采用字母标记法，以 $P<0.05$ 为显著性阈值。

表 1　引物信息

Table 1　Primer information

引物 Primer	序列（5′-3′）Sequence (5′-3′)	用途 Purpose
PP2A-F1	TCGTCACTGAGGAGGATG	RT-PCR
PP2A-R1	CTTGCTCACGTCAACATATAC	
PP2A-F2	CTGCTTGCTTGATATGTGAG	RT-qPCR
PP2A-R2	CGATGATACGACCAGTTGT	
actin-F	TTATATGCCAACACTGTCCTTT	RT-qPCR
actin-R	AGAATTGATCCACCAATCCA	

1.5 生物信息学分析

根据团队先前的方法（董舒楠等, 2025; 宋宇轩等, 2025）利用 NCBI 网站上的 ORF 工具预测 AcPP2A 的氨基酸序列。通过 Expasy 网站上的 Protparam、ProtScale 和 SWISS-model 软件分别预测其理化性质、亲水性和三级结构。通过 SignalP 4.1 Server、NetPhos 3.1 Server、TMHMM 和 SOPMA 分别预测该蛋白的信号肽、磷酸化位点、跨膜结构域和二级结构。采用 PSORTⅡ软件预测其亚细胞定位。

从 NCBI 蛋白质数据库中查询和下载无刺蜂 *Melipona quadrifasciata*、西方蜜蜂 *Apis mellifera*、美洲东北熊蜂 *Bombus impatiens*、橡子蚂蚁 *Temnothorax curvispinosus*、苜蓿切叶蜂 *Megachile rotundata*、火红熊蜂 *Bombus pyrosoma*、巴西无刺蜂 *Frieseomelitta varia*、顶切叶蚁 *Acromyrmex echinatior*、东南蓝莓蜂 *Habropoda laboriosa* 和鸭嘴海豆芽 *Lingula anatina* 的 PP2A 的氨基酸序列。使用 MEME 软件（Bailey and Elkan, 1994）（参数设置：结构域氨基酸残基数为 6-50 aa，不同结构域的数量为 5，其余为默认设置）鉴定上述 11 个物种的 PP2A 所含保守基序。使用 NCBI 网站上的 Conserved domains search 工具鉴定上述各物种的 PP2A 结构域，利用 TBtools 软件（Chen *et al*., 2020）进行可视化。

利用 Blast 在 NCBI GenBank 数据库搜索与中华蜜蜂 PP2A 氨基酸序列高度同源的其他物种的 PP2A。使用 Mega 11.0 软件（Tamura *et al*., 2013）对进行多序列比对，采用邻接法构建系统进化树，参数设置：1 000 次自展检验，Jones-Taylor-Thornton 氨基酸模型，其余参数默认。

2 结果与分析

2.1 *AcPP2A* 的 CDS 克隆

如图 1 所示，PCR 扩增出符合预期大小约 1 500 bp 的片段。Sanger 测序结果显示其序列与

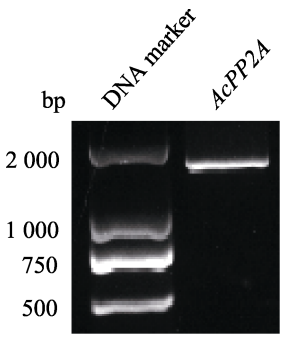

图 1 *AcPP2A* 基因扩增产物的琼脂糖凝胶电泳
Fig. 1 Agarose gel electrophoresis for the amplified product from *AcPP2A* gene

GeneBank 数据库中的 *AcPP2A* 核苷酸序列一致。以上结果说明成功克隆到中华蜜蜂 *AcPP2A* 的 CDS。

2.2 AcPP2A 蛋白的理化性质和分子特征

AcPP2A 蛋白含 475 个氨基酸，分子量约为 54.78 kD，脂溶系数为 78.80，等电点为 5.97，分子式为 $C_{2411}H_{3781}N_{671}O_{742}S_{23}$。AcPP2A 中含量最低和最高的氨基酸分别是色氨酸和丝氨酸，包含 72 个负电荷与 64 个正电荷氨基酸。其平均亲水系数为 - 0.521，以亲水氨基酸为主（图 2：A）。如图 2（B，C）所示，AcPP2A 无跨膜结构域和信号肽，但鉴定到 5 个酪氨酸磷酸化位点、23 个苏氨酸磷酸化位点及 28 个丝氨酸磷酸化位点（图 2：D）。二级结构分析表明 AcPP2A 蛋白由多种结构元件构成：α-螺旋（131 个，占 27.58%），延长链（127 个，占 26.74%），β-转角（35 个，占 7.37%）以及无规则卷曲（182 个，占 38.32%）（图 2：E）。另外，AcPP2A 与其模板 A0A6P3UBP5.1.A 的三级结构同源性达到 94.53%（图 2：F）。AcPP2A 主要定位于线粒体和细胞核（各占 47.8%），少量于细胞质（占 4.3%）。

2.3 AcPP2A 蛋白的保守基序与结构域分析

预测结果显示，AcPP2A 含 6 个保守基序：Motif1、Motif2、Motif3、Motif4、Motif5 和 Motif6，西方蜜蜂和美洲东北熊蜂等其他 10 个物种的 PP2A 也含有上述 6 个保守基序（图 3：A）。此

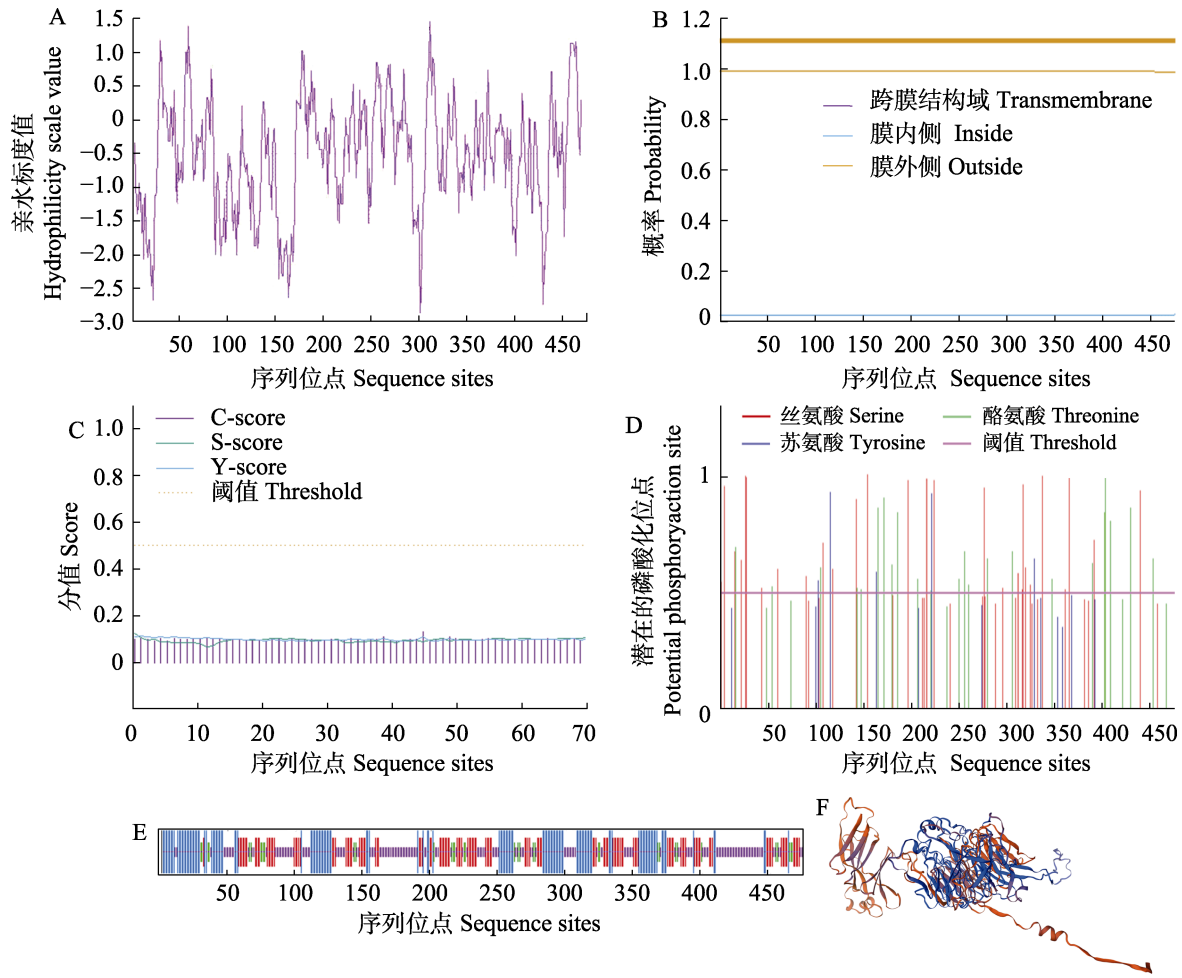

图 2　AcPP2A 的亲水性（A）、跨膜结构域（B）、信号肽（C）、磷酸化位点（D）、二级结构（E）和三级结构（F）

Fig. 2　Hydrophylia(A), transmembrane domain(B), signal peptide(C), phosphorylation site(D), secondary structure (E) and tertiary structure (F) of AcPP2A

外，AcPP2A 含 1 个 CDC55 超家族结构域，上述其他 10 个物种的 PP2A 同样仅包含 CDC55 超家族结构域（图 3：B）。

2.4　AcPP2A 蛋白的系统进化分析

系统进化分析表明，中华蜜蜂与橡子蚂蚁的 PP2A 聚为一支，同源性最高；无刺蜂、美洲东北熊蜂、西方蜜蜂、巴西无刺蜂、火红熊蜂、苜蓿切叶蜂、东南蓝莓蜂、顶切叶蚁和橡子蚂蚁的 PP2A 聚为另一大支（图 4）。

2.5　*AcPP2A* 在中华蜜蜂工蜂不同组织中的表达模式

RT-qPCR 结果显示，*AcPP2A* 在工蜂的不同组织中差异表达；*AcPP2A* 在毒腺和咽下腺的表达量显著高于中肠、脂肪体和表皮中的表达量（$P<0.05$），而在中肠的表达量最低（图 5）。

2.6　*AcPP2A* 在中华蜜蜂工蜂不同发育阶段的表达模式

RT-qPCR 结果显示，*AcPP2A* 在工蜂的羽化前发育阶段差异表达，在卵中的表达量最高且显著高于其他（$P<0.05$）（图 6：A）。如图 6（B）所示，*AcPP2A* 在不同日龄成虫体内差异表达，在，15 日龄成虫体内表达量最低且显著低于 1 和 12 日龄成虫（$P<0.05$）。

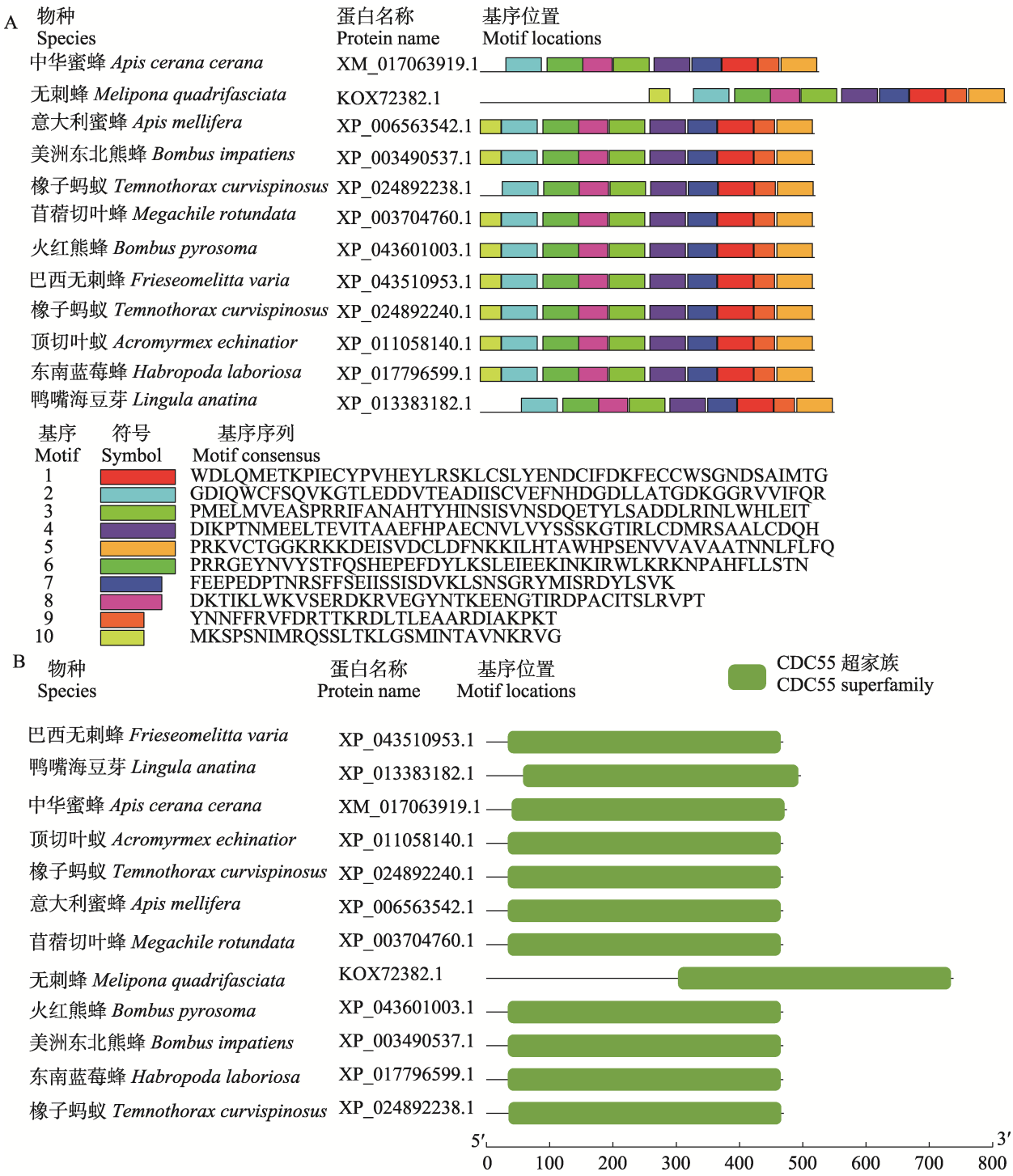

图 3　多物种的 PP2A 蛋白比较分析

Fig. 3　Comparative analysis of PP2A proteins among species

A. 保守基序；B. 结构域。

A. Conserved motifs; B. Structural domains.

3　讨论

此前，中华蜜蜂 AcPP2A 的研究未见报道。本研究中，生物信息学分析结果显示 AcPP2A 的等电点为 5.97，平均亲水系数为 - 0.521，亲水氨基酸为主，提示为酸性蛋白，潜在的亲水性蛋

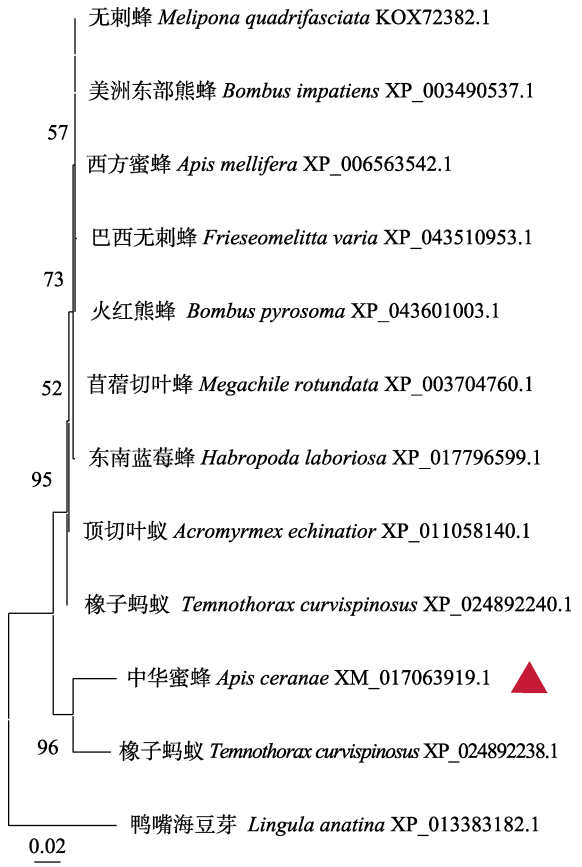

图 4　邻接法构建基于 PP2A 的系统进化树(1 000 次重复)

Fig. 4　Construction of PP2A-based phylogenetic tree by neighbor-joining method (1 000 replicates)

白（图 2：A）；无跨膜结构域和信号肽（图 2：B，C），提示为胞内蛋白；可同时定位于细胞质、线粒体和细胞核，提示其多功能潜力。以上结果丰富了 AcPP2A 的理化性质和分子特征信息，为深入探究其生物学功能奠定了理论基础。

本研究发现，AcPP2A 包含 6 个保守基序，而西方蜜蜂、美洲东北熊蜂、橡子蚂蚁、苜蓿切叶蜂、火红熊蜂、巴西无刺蜂、顶切叶蚁和东南蓝莓蜂同样含有上述 6 个保守基序（图 3：A）。此外，在中蜂和上述其他 8 个物种的 PP2A 中均鉴定到 CDC55 superfamily 这一相同的结构域（图 3：B）。以上结果表明中蜂和上述其他昆虫物种的 PP2A 具有较高的保守性。CDC55 是 PP2A 复合物的关键组分，可以促使细胞进行有丝分裂，其缺失会导致细胞生长速度减慢、胞质分裂和多细胞核等后果（Leslie, 2011; 韩琦和潘超颖, 2021）。在出芽酵母中，*PP2A* 通过 CDC55 抑制另外两种磷酸酶的活性使染色体之间的连接缺失与核分裂偶联，进而调控纺锤体组装和减数分裂（Bizzari and Marston, 2011）。研究表明，缺失 CDC55 会导致白色念珠菌菌丝和细胞膜出现严重缺陷，无法进行菌丝生长（Han *et al.*, 2019）。本研究发现 AcPP2A 含有 1 个 CDC55 superfamily，推测 AcPP2A 在中蜂的细胞分裂中发挥潜在功能，值得进一步深入探究。

研究表明，*MaPP2A-B55* 在近缘新对虾的肌肉、卵巢、鳃、眼柄神经、腹神经、心脏和肠等不同组织中广泛表达且具有明显的组织表达特异性，*MaPP2A-B55* 的表达水平在不同发育阶段也存在显著差异（张艳等, 2023）。Hu 等（2020）发现 *BmPP2A* 在家蚕表皮和中肠高量表达，家蚕核型多角体病毒（*Bombyx mori* nucleopolyhedrovirus, BmNPV）感染可诱导宿主 *BmPP2A* 的表达量下调，而过表达 *BmPP2A* 则显著抑制 BmNPV 的增殖，揭示 *PP2A* 参与家蚕的抗病毒反应。本研究发现，*AcPP2A* 在东方蜜蜂多个组织和发育时期差异表达，与其他物种中的结果相似，表明 *AcPP2A* 具有广泛的表达谱和重要生物学功能（图 5，图 6）。毒腺是蜜蜂的外分

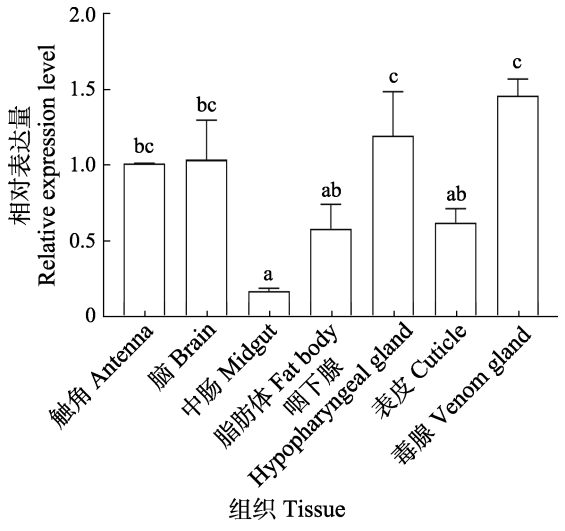

图 5　中华蜜蜂工蜂不同组织中 *AcPP2A* 的相对表达量

Fig. 5　Relative expression level of *AcPP2A* in various tissue of *Apis cerana cerana* worker

数据为均值+标准误，柱上不同字母表示差异显著（P<0.05，Tukey 检验）。下图同。

Data are presented as mean+SE. Different letters above bars indicate significant difference (P<0.05, Tukey test). The same below.

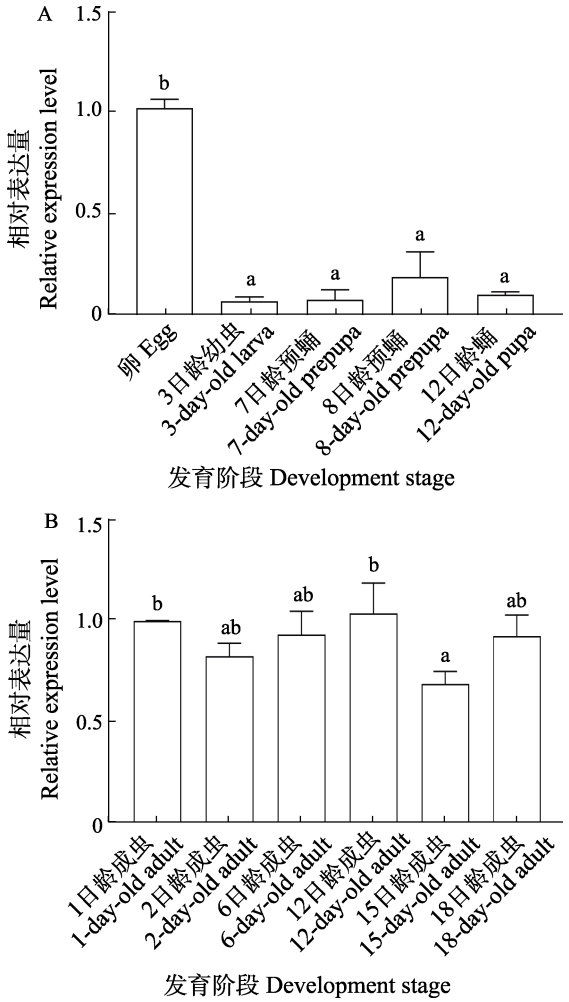

图 6　中华蜜蜂工蜂不同发育阶段 *AcPP2A* 的相对表达量

Fig. 6　Relative expression level of *AcPP2A* in various developmental stages of *Apis cerana cerana* worker

A. **羽化前发育阶段；** B. **成虫发育阶段。**

A. Pre-feathering developmental stages; B. Adult developmental stages.

泌腺，其主要功能是合成和分泌具有生物活性的蜂毒，蜂毒化学成分复杂，主要成分包括蜂毒肽、磷脂酶 A2、透明质酸酶等多种活性物质，具有抗炎、抗肿瘤、镇痛、降压等作用（王欣雨等，2024）。本研究发现 *AcPP2A* 在工蜂的毒腺中表达量最高且显著高于中肠、脂肪体和表皮中的表达量（图 5），推测 *AcPP2A* 可能与毒腺中蜂毒的合成与分泌密切相关。

Gu 等（2017）采用免疫印迹分析检测家蚕滞育卵和非滞育卵之间各 PP2A 亚基的蛋白水平差异，并测定 PP2A 酶的活性，结果显示滞育卵和非滞育卵中 PP2A A 和 B 亚基的蛋白和基因表达水平及酶活性均受到不同程度的调控，表明 *PP2A* 在调节家蚕卵发育过程中发挥着重要的作用。*PP2A-PR55* 的 mRNA 在果蝇胚胎发育早期呈现高表达，而后随着细胞化过程逐渐下降，当 *PR55* 亚基发生功能缺失突变时，会导致幼虫期成神经细胞有丝分裂阻滞，体现出 *PP2A-PR55* 在调控果蝇幼体神经发育过程中的关键作用（Mayer-Jaekel *et al*., 1993）。本研究发现 *AcPP2A* 在工蜂的卵中特异性高表达（图 6：A），且显著高于其他发育阶段，暗示 *AcPP2A* 在卵的发育过程中发挥重要功能，与其他昆虫的 *PP2A* 研究结果类似。下一步拟通过 RNAi 等手段探究 *AcPP2A* 在中蜂工蜂毒腺和卵发育中的分子功能。

参考文献 (References)

Bailey TL, Elkan C, 1994. Fitting a mixture model by expectation maximization to discover motifs in biopolymers. *Proceedings of the International Conference on Intelligent Systems and Molecular Biology*, 2: 28–36.

Bánréti Á, Lukácsovich T, Csikós G, Erdélyi M, Sass M, 2012. PP2A regulates autophagy in two alternative ways in *Drosophila*. *Autophagy*, 8(4): 623–636.

Bizzari F, Marston AL, 2011. Cdc55 coordinates spindle assembly and chromosome disjunction during meiosis. *Journal of Cell Biology*, 193(7): 1213–1228.

Chen CJ, Chen H, Zhang Y, Thomas HR, Frank MH, He YH, Xia R, 2020. TBtools: An integrative toolkit developed for interactive analyses of big biological data. *Molecular Plant*, 13(8): 1194– 1202.

Dong SN, Zou PY, Ren YP, Du LT, Li KZ, Zang H, Qiu JF, Zhou T, Fu JN, Chen DF, Guo R, 2025. Molecular property and gene expression profile of *Apis mellifera* STPKD3 protein. *Journal of Northwest A&F University* (*Natural Science Edition*), 53(6): 29–36. [董舒楠, 邹培缘, 任亚萍, 杜丽婷, 李坤泽, 臧贺, 邱剑丰, 周彤, 傅佳妮, 陈大福, 郭睿, 2025. 西方蜜蜂 AmSTPKD3 蛋白的分子特征与基因表达模式. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 53(6): 29–36.]

Guo YL, Yu KJ, Zhao X, Qian JJ, Zhao HD, Zhang J, Zhang Y, Zhao HX, Xu XJ, Luo Q, Chen DF, Guo R, 2022. Bioinformatic analysis and functional study of *nkd* gene in larvae of *Apis mellifera ligustica* workers. *Acta Microbiologica Sinica*, 62(12):

5005–5017. [郭意龙, 余岢骏, 赵萧, 钱加珺, 赵浩东, 张婕, 张扬, 赵红霞, 徐细建, 骆群, 陈大福, 郭睿, 2022. 意大利蜜蜂工蜂幼虫 *nkd* 基因的生物信息学分析及功能研究. 微生物学报, 62(12): 5005–5017.]

Gu SH, Hsieh HY, Lin PL, 2017. Regulation of protein phosphatase 2A during embryonic diapause process in the silkworm, *Bombyx mori*. *Journal of Insect Physiology*, 103: 117–124.

Han Q, Pan CY, 2021. Research progress of fungal protein phosphatase 2A. *Microbiology China*, 48(6): 2214–2221. [韩琦, 潘超颖, 2021. 蛋白磷酸酶 2A 在真菌细胞中的研究进展. 微生物学通报, 48(6): 2214–2221.]

Han Q, Pan CY, Wang YQ, Wang N, Wang Y, Sang JL, 2019. The PP2A regulatory subunits, Cdc55 and Rts1, play distinct roles in *Candida* albicans' growth, morphogenesis, and virulence. *Fungal Genetics and Biology*, 131: 103240.

Hayne M, DiAntonio A, 2022. Protein phosphatase 2A restrains DLK signaling to promote proper *Drosophila* synaptic development and mammalian cortical neuron survival. *Neurobiology of Disease*, 163: 105586.

Hu ZG, Dong ZQ, Dong FF, Zhu Y, Chen P, Lu C, Pan MH, 2020. Identification of a *PP2A* gene in *Bombyx mori* with antiviral function against *B. mori* nucleopolyhedrovirus. *Insect Science*, 27(4): 687–696.

Janssens V, Goris J, 2001. Protein phosphatase 2A: A highly regulated family of serine/threonine phosphatases implicated in cell growth and signalling. *Biochemical Journal*, 353(Pt 3): 417–439.

Khan MM, Kalim UU, Khan MH, Lahesmaa R, 2022. PP2A and its inhibitors in helper T-cell differentiation and autoimmunity. *Frontiers in Immunology*, 12: 786857.

Kim LH, Hong ST, Choi KW, 2019. Protein phosphatase 2A interacts with Verthandi/Rad21 to regulate mitosis and organ development in *Drosophila*. *Scientific Reports*, 9(1): 7624.

Leslie M, 2011. Proteins keep Cdc55 in its place. *Journal of Cell Biology*, 193(3): 426.

Máthé C, M-Hamvas M, Freytag C, Garda T, 2021. The protein phosphatase PP2A plays multiple roles in plant development by regulation of vesicle traffic-facts and questions. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(2): 975.

Mayer-Jaekel RE, Ohkura H, Gomes R, Sunkel CE, Baumgartner S, Hemmings BA, Glover DM, 1993. The 55 kD regulatory subunit of *Drosophila* protein phosphatase 2A is required for anaphase. *Cell*, 72(4): 621–633.

Song YX, Dong SN, Ye DY, Zang H, Fan XX, Qiu JF, Chen DF, Yan TZ, Guo R, 2025. Investigation of bioinformatics and expression pattern of synaptic vesicle glycoprotein 2B gene in *Apis cerana*. *Journal of Environmental Entomology*, 1–13. [宋宇轩, 董舒楠, 叶道有, 臧贺, 范小雪, 邱剑丰, 陈大福, 严提珍, 郭睿, 2025. 东方蜜蜂突触囊泡糖蛋白 2B 基因的生物信息学和表达模式分析. 环境昆虫学报, 1–13.]

Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipski A, Kumar S, 2013. MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30(12): 2725–2729.

Vervoort SJ, Welsh SA, Devlin JR, Barbieri E, Knight DA, Offley S, Bjelosevic S, Costacurta M, Todorovski I, Kearney CJ, Sandow JJ, Fan Z, Blyth B, McLeod V, Vissers JHA, Pavic K, Martin BP, Gregory G, Demosthenous E, Zethoven M, Kong IY, Hawkins ED, Hogg SJ, Kelly MJ, Newbold A, Simpson KJ, Kauko O, Harvey KF, Ohlmeyer M, Westermarck J, Gray N, Gardini A, Johnstone RW, 2021. The PP2A-Integrator-CDK9 axis fine-tunes transcription and can be targeted therapeutically in cancer. *Cell*, 184(12): 3143–3162.

Wang XY, Zhao LL, Geng YM, Che MM, Zhang M, 2024. Research progress on the main components and pharmacological effects of bee venom. *Apiculture of China*, 75(1): 50–52. [王欣雨, 赵磊磊, 耿明阳, 车苗苗, 张铭, 2024. 蜂毒的主要成分及药理作用研究进展. 中国蜂业, 75(1): 50–52.]

Wu Y, Liu ZT, Zhao HD, Guo SJ, Liu XY, Zhang YQ, Feng PL, Zhao HX, Xu XJ, Chen DF, Fu ZM, Guo R, 2023. Gene cloning, polyclonal antibody preparation, and expression pattern of m^6A methyltransferase in *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Acta Entomologica Sinica*, 66(7): 885–895. [吴鹰, 刘治滩, 赵浩东, 郭思佳, 刘小玉, 张艺琼, 冯佩林, 赵红霞, 徐细建, 陈大福, 付中民, 郭睿, 2023. 西方蜜蜂 m^6A 甲基转移酶的基因克隆、多克隆抗体制备及表达模式. 昆虫学报, 66(7): 885–895.]

Wu Y, Ye YP, Zhang JX, Qian JJ, Zhang WD, Yu KJ, Ji T, Lin ZG, Zhao HX, Chen DF, Guo R, 2022. Expression profiles of nce-miR-12220 and its target genes during the *Nosema ceranae* infection process of *Apis mellifera ligustica* workers. *Mycosystema*, 41(10): 1546–1557. [吴鹰, 叶亚萍, 张佳欣, 钱加珺, 张文德, 余岢骏, 吉挺, 蔺哲广, 赵红霞, 陈大福, 郭睿, 2022. 东方蜜蜂微孢子虫侵染意大利蜜蜂工蜂过程中 nce-miR-12220 及其靶基因的表达谱. 菌物学报, 41(10): 1546–1557.]

Yuan DW, Zhou S, Liu SN, Li K, Zhao HG, Long SH, Liu HH, Xie YF, Su YL, Yu FW, Li S, 2020. The AMPK-PP2A axis in insect fat body is activated by 20-hydroxyecdysone to antagonize insulin/IGF signaling and restrict growth rate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,

117(17): 9292–9301.

Ye YP, Liu ZT, Li QM, Zang H, Feng PL, Wang N, Wang J, Huang ZJ, Chen DF, Guo R, 2024. Molecular properties, spatio-temporal expression profiles and antibody preparation of AmAGO1 protein of *Apis mellifera*. *Acta Entomologica Sinica*, 67(1): 18–28. [叶亚萍, 刘治滩, 李琪明, 臧贺, 冯佩林, 王宁, 王杰, 黄枳腱, 陈大福, 郭睿, 2024. 西方蜜蜂 AmAGO1 蛋白的分子特性、时空表达谱及抗体制备. 昆虫学报, 67(1): 18–28.]

Zeng ZJ, 2003. Apiculture. Beijing: China Agriculture Press. 50–51. [曾志将, 2003. 养蜂学. 北京: 中国农业出版社. 50–51.]

Zhang Y, Zhou FL, Li YD, Jiang S, Huang JH, Yang LS, Cheng X, Jiang SG, Yang QB, 2023. Cloning and expression analysis of the *PP2A-B55* gene of *Metapenaeus affinis*. *Marine Fisheries*, 46(6): 669–679. [张艳, 周发林, 李运东, 姜松, 黄建华, 杨丽诗, 陈旭, 江世贵, 杨其彬, 2023. 近缘新对虾 *PP2A-B55* 基因的克隆及表达分析. 海洋渔业, 46(6): 669–679.]

****

封面介绍

酡红眼蝶 *Erebia theano* (Tauscher, 1806)

前翅长 17-22 mm，黑褐色，翅脉黑色。前、后翅端半部具规则黄色横斑列，中室内及下方具棍棒状黄斑。反面似正面，但后翅基半部的黄斑较清晰。

本期封面照片是在第三次新疆综合科学考察过程中，于 2024 年 7 月 24 日拍摄于哈萨克斯坦阿尔泰山。雌雄虫正停息于禾本科植物叶片上进行交配，交配时静止不动，风吹叶片大幅度摆动不受干扰。

感谢第三次新疆综合科学考察“阿尔泰山跨境保护地生物多样性考察”（2022xjkk0801）项目资助。

（姜春燕，中国科学院动物研究所）