

高等植物线粒体基因组测序和序列分析

李双双¹ 薛龙飞^{1,2} 苏爱国¹ 雷彬彬¹ 王玉美³ 华金平^{1*}

(1. 中国农业大学 农学与生物技术学院,北京 100193; 2. 山西省农业科学院 高寒区作物研究所,山西 大同 037008;
3. 湖北省农业科学院 经济作物研究所,武汉 430064)

摘要 线粒体是真核细胞内的重要细胞器,是一种遗传上半自主性的细胞器,编码与自身功能相关的部分基因,参与生命活动一些过程。植物的线粒体基因组较动物的更为复杂,且与植物细胞质雄性不育和物种进化密切相关。本文概述了植物线粒体基因组测序工作,并在此基础上,综述了植物线粒体基因组的大小、组成形式、基因组序列的结构特征、基因组成,分析表达特点、RNA 编辑、序列重组,以及线粒体基因组进化、线粒体相关的雄性不育机理研究的研究进展。

关键词 植物; 线粒体; 基因组; 序列分析

中图分类号 Q 943;S 032 文章编号 1007-4333(2011)02-0022-06 文献标志码 A

Progress on sequencing and alignment analysis of higher plant mitochondrial genomes

LI Shuang-shuang¹, XUE Long-fei^{1,2}, SU Ai-guo¹, LEI Bin-bin¹, WANG Yu-mei³, HUA Jin-ping^{1*}

(1. College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China;

2. Institute of High Altitude Crops, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Datong 037008, China;

3. Institute of Cash Crops, Hubei Academy of Agricultural Sciences, Wuhan 430064, China)

Abstract Mitochondria is an important organelle in eukaryotic cell, which offer energy, the necessity of cell life. Mitochondria have a semi-autonomous genetic system encoding part of its functional genes, which involved in a number of processes of life activities. In recent years, many progresses have been achieved in sequencing the mitochondrial genomes of higher plants. And it was found that plant mitochondrial genomes are more complicated than those of animals. And plant mitochondrial genomes have closely relationships with the cytoplasmic male sterility (CMS) and the evolution of species. So understanding the mitochondrial genome and getting more information are helpful to study the mechanism of CMS and evolution of species. In this paper, we summarized the research progress on the mitochondrial genome sequencing, and the relative alignment analysis on plant mitochondrial genomes of the size, composition, gene composition and expression, RNA editing, sequence recombination, and the research progress of the genome structure and genome evolution and male sterility mechanism.

Key words plant; mitochondria; genome; DNA sequence

线粒体是真核细胞内的重要细胞器,与细胞的能量生成、脂肪酸及某些活性蛋白质的合成密切相关^[1-2]。真核生物的遗传物质,包括起主导作用的核基因组,以及动植物都拥有的线粒体基因组和植物特有的叶绿体基因组。线粒体是一种遗传上半自主

性的细胞器,能编码与自身功能相关的部分基因。研究发现,植物线粒体基因组具有多态性、异质性、复杂性和易变性等特点;被子植物具有最大最复杂的线粒体基因组,最大约 2 400 kb。物种间甚至物种内线粒体基因组的大小变异幅度虽然较大(200~

收稿日期: 2011-01-28

基金项目: 教育部“新世纪优秀人才支持计划”项目(NCET-06-0106); 国家“863”计划项目(2007AA10Z125, 2009AA101104)

第一作者: 李双双, 博士研究生, E-mail: lishuang2070114@163.com

通讯作者: 华金平, 教授, 主要从事棉花遗传育种与基因组研究, E-mail: jinping_hua@cau.edu.cn

2 400 kb),但其基本的功能基因数目变化不大,基因组复杂性相对保守^[3]。

植物线粒体基因组与细胞质雄性不育密切相关^[4-7]。线粒体基因组以及植物细胞质雄性不育机理的研究,一直是国内外生物学研究的热点之一。而线粒体基因组信息是研究植物线粒体基因组的组织结构、表达调控、质核互作方式、相关的生理变化和物种进化等研究工作的基础。随着 DNA 测序技术及生物信息学的快速发展,目前被子植物已完成了 18 个物种的 21 个线粒体基因组测序。本文即基于这些测序信息,分析了线粒体基因组的构成、结构特征、序列重组及其在雄性不育机理等方面的研究进展。

1 线粒体基因组的分子构型

植物线粒体基因组具有多态性,已报道观察到的线粒体基因组构型形式有 Y 型、H 型、多元线形、线形、环形,或环形与线形共存等分子形式存在,但是在目前测序线粒体基因组图谱几乎都是以环形分子存在^[8]。线粒体基因组拥有一个包含一套完整基

因的“主染色体”主环^[9]，“主染色体”又包含重复序列频繁发生重组形成不同的重组中间体。因此,推测植物线粒体基因组的实体是各种 DNA 分子的复合体。目前报道已完成测序图谱的线粒体基因组中,除玉米 S 型细胞质雄性不育系和粳稻的构型是线形分子外,其余的都是环形分子^[10-11]。

2 植物线粒体基因组遗传信息及其特点

2.1 植物线粒体基因组的特点

高等植物线粒体基因组比较复杂,已测序的植物线粒体基因组大小在 186 609 bp(地钱^[12])~982 833 bp(西葫芦)之间。同一个物种不同细胞质,线粒体基因组的大小、组成、基因排列顺序等差异较大,即共线性较差。保守序列仅在部分区段存在,而且仅限于 2~5 个基因。较长的重复序列和编码区占总基因组的比例差异也较大,分别为 1.1%~28.8%和 7.0%~18.9%(表 1)^[8-20]。基因组中(A+T)% 约为 54.8%~58.0%,包含的功能基因数目和种类相似,约 50~60 个。

表 1 植物线粒体基因组结构特点

Table 1 Features of plant mitochondrial genomes

物种	基因组大小/bp	基因数	(A+T)%	编码区/%	参考文献
<i>Zea mays</i> -NB	569 630	51	56.1	7.3	Clifton et al. 2004 ^[13]
<i>Zea mays</i> -NA	701 046	51	56.2	7.0	James et al. 2007 ^[10]
<i>Zea mays</i> -T	535 825	51	56.0	7.4	James et al. 2007 ^[10]
<i>Zea mays</i> - S	557 162	51	56.0	7.7	James et al. 2007 ^[10]
<i>Zea mays</i> - C	739 719	51	56.1	7.4	James et al. 2007 ^[10]
<i>Oryza sativa spp. japonica</i>	490 520	63	56.2	11.1	Notsu et al. 2002 ^[14]
<i>Beta vulgaris</i>	368 799	55	56.1	10.3	Kubo et al. 2000 ^[8]
<i>Arabidopsis thaliana</i>	366 924	49	55.1	10.6	Unseld et al. 1997 ^[15]
<i>Brassica napus</i>	221 853	51	54.8	17.3	Handa 2003 ^[16]
<i>Nicotiana tabacum</i>	430 597	66	56.0	18.0	Sugiyama et al. 2005 ^[17]
<i>Triticum aestivum</i>	452 528	55	56.0	16.7	Yasunari et al. 2005 ^[18]
<i>Vitis vinifera</i>	773 279	131	57.0	5.9	Vadim et al. 2009 ^[19]
<i>Sorghum bicolor</i>	468 628	54	57.0	6.0	Non-published 2006
<i>Citrullus lanatus</i>	379 236	63	58.0	18.9	Andrew et al. 2010 ^[20]
<i>Cucurbita pepo</i>	982 833	56	56.0	7.0	Andrew et al. 2010 ^[20]

注:编码基因数量引自 NCBI,包含编码蛋白质和 RNA 的基因;包括基因的所有拷贝。

2.2 植物线粒体编码基因与进化

线粒体基因组的编码基因主要有编码呼吸链代谢的 5 个复合物亚基(NADH 脱氢酶亚基、琥珀酸

脱氢酶亚基、细胞色素 b 前体亚基、细胞色素 C 氧化酶亚基、ATP 合成酶亚基)、细胞色素 C 合成酶亚基、核糖体蛋白、部分 tRNAs 的基因及其他

基因(表2)。

表2 线粒体基因组包含的基因

Table 2 Gene content of the mitochondrial genomes

复合体	基因
Complex I	<i>nad1</i> 、 <i>nad2</i> 、 <i>nad3</i> 、 <i>nad4</i> 、 <i>nad4L</i> 、 <i>nad5</i> 、 <i>nad6</i> 、 <i>nad7</i> 、 <i>nad9</i>
Complex II	<i>sdh2</i> 、 <i>sdh3</i> 、 <i>sdh4</i>
Complex III	<i>cob</i>
Complex IV	<i>cox1</i> 、 <i>cox2</i> 、 <i>cox3</i>
Complex V	<i>atp1</i> 、 <i>atp4</i> 、 <i>atp6</i> 、 <i>atp8</i> 、 <i>atp9</i>
Cytochrome C biogenesis	<i>ccmB</i> 、 <i>ccmC</i> 、 <i>ccmFN1</i> 、 <i>ccmFN2</i> 、 <i>ccmFC</i> 、 <i>ccmFC1</i> 、 <i>ccmFC2</i>
Ribosomal proteins	<i>rps1</i> 、 <i>rps2A</i> 、 <i>rps2B</i> 、 <i>rps3</i> 、 <i>rps4</i> 、 <i>rps7</i> 、 <i>rps10</i> 、 <i>rps11</i> 、 <i>rps12</i> 、 <i>rps13</i> 、 <i>rps14</i> 、 <i>rps19</i>
rRNAs	<i>rrn5</i> 、 <i>rrn26</i> 、 <i>rrn18</i>
Other proteins	<i>mat-R</i> 、 <i>mttB</i>
tRNAs	15~26个

高等植物编码5个复合物亚基的基因保守性存在差异, Complex I亚基的基因很少有缺失,仅小麦(*Triticum aestivum*)^[11]的*nad1*、*nad4L*和高等植物地钱(*Marchantia polymorpha* linn)^[12]的*nad7*缺失,其他物种Complex I亚基的9个基因都未丢失,作为功能基因存在,Complex II亚基的基因*sdh2*在所有测序的植物物种中都缺失,*sdh3*和*sdh4*仅在少数几个物种中存在。Complex III和Complex IV亚基的基因没有丢失。Complex V亚基的基因*atp4*和*atp8*在一些物种中丢失。其他编码基因都有不同程度的丢失,尤其编码核糖体大小亚基的基因。如植物在最早的进化过程中缺失了*sdh2*,在高低等植物分化时,高等植物线粒体基因组缺失了*rps9*、*rps11*、*rps16*,随后在单、双子叶分化时,单子叶植物缺失了*rps12*、*sdh3*和*sdh4*,双子叶植物缺失了*rps2*。高等植物不同的纲、属分化时又有不同基因的缺失,蔷薇亚纲(*Crassulaceae*)缺失了*rps1*、*rps10*、*rps13*、*rps19*、*sdh3*;菊科(*Compositae*)分化时缺失*rps7*、*rps14*;藜科(*Chenopodiaceae*)分化时缺失*rps12*、*rps16*、*rps1*、*rps10*、*rps14*、*rps19*、*sdh3*、*sdh4*。而Complex II的3个亚基*sdh3*和*sdh4*除在烟草(*Nicotiana tabacum*)、番木瓜(*Carica papaya*)、西瓜(*Citrullus lanatus*)、西葫芦

(*Cucurbita pepo*)和葡萄(*Vitis vinifera*)中存在外,其余植物中都完全缺失或转入核基因组中或作为假基因存在,而在低等植物中却没有完全转移^[14-17]。

不同物种间基因数目不同,主要是由核糖体亚基的基因和tRNAs数目不同造成的。目前已测序的21个高等植物线粒体基因组,核糖体小亚基*rps10*基因完全缺失;*rps14*和*rps1*,除甘蓝型油菜(*Brassica napus*)中*rps14*为有功能基因外,在水稻(*Oryza sativa*)的3个品种中以假基因形式存在,在其他基因组中完全缺失;*rps19*除在水稻基因组中作为有功能的基因外,在其他基因组中也是完全缺失^[14,16]。*rps1*和*rps2*在双子叶植物中完全缺失,在单子叶植物中却还保留有功能。核糖体大亚基基因*rpl5*、*rpl16*在玉米(*Zea mays*)的5个品种中全部缺失,*rpl2*在甜菜(*Beta vulgaris*)的2个品种中完全缺失,而其他作物核糖体的大亚基却没有缺失^[10,13]。Complex III和Complex V的6个基因在已测序的线粒体基因组中都没有缺失。这说明线粒体基因组中基因缺失与其功能和进化有一定的关系,随着进化过程缓慢缺失。另外,笔者也发现线粒体中的大多数基因已转入核基因组中,成为编码基因或假基因等^[21]。

高等植物不同物种线粒体所含有的tRNAs不同。而同一物种中tRNAs的数目保持一定,即种内tRNAs的数目变化很小,其数目可能与进化密切相关^[22]。线粒体编码的tRNA基因保守性都非常高,可分为两类:线粒体自身的tRNAs,约有10~12个;与叶绿体DNA有很高同源序列的类叶绿体的tRNA,4~13个^[23-24]。线粒体中不存在的tRNAs是由核提供,这些外源的tRNAs通过跨膜通道或电子通道进入线粒体内行使功能。

植物线粒体基因不仅具有多拷贝,而且一些还具有内含子。线粒体基因的内含子几乎都是group II类型,还有一个特点是内含子存在反式剪切^[24-25]。在其他物种如动物的线粒体基因中不存在内含子,这是高等植物线粒体基因的特征之一^[26]。

2.3 植物线粒体基因表达时的RNA编辑

植物线粒体基因表达时需进行RNA编辑。RNA编辑是一种特殊的RNA加工过程,是指转录产物的核苷酸序列与其DNA模板相比发生了变化^[27]。植物线粒体基因组的RNA编辑多是C→U,很少有U→C,而其它物种则是U→C。RNA编辑一般发生在转录区,少数在tRNAs、非转录区及

内含子中。在基因的编码区, RNA 编辑主要发生在密码子的第一和第二位点上, 所以常常导致编码的氨基酸种类发生变化; 在内含子与外显子间编辑影响正确的二级结构形成和内含子的有效剪切^[28], 所以 RNA 编辑可以提高加工效率。

目前在已知的高等植物线粒体基因组中除 *T-urf13* 不编辑外, 几乎所有编码蛋白的基因的转录产物都受到不同程度的 RNA 编辑, RNA 编辑普遍存在于高等植物线粒体中, 是线粒体产生功能蛋白所必不可少的过程。另外, RNA 编辑的发现合理解释了线粒体中存在的与标准密码使用规律不一致的现象, 校正了线粒体使用一套独有密码子的错误观点。某些基因(如 *atpA*) 只有 4 个编辑位点, 仅导致 0.4% 的氨基酸改变, 而 *nad3* 基因却有 21 个编辑位点, 改变了 15% 的氨基酸。在基因转录区中发生 RNA 编辑, 可能导致基因转录本的变异, 如转录本的提前终止或不能表达, 最终导致基因的功能缺陷或丧失等, 这是造成不育的原因之一^[29-30]。

通过序列比对分析发现不同植物编辑位点的数量和位置有差异, 并且许多物种具有特异的编辑位点。例如在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中特异的编辑位点为 83 个, 在油菜中特异的编辑位点为 69 个, 推测这可能与进化相关^[31-32]。此外, 同一基因在不同物种中的编辑位点也不相同。比较 DNA 序列后发现, 部分编辑位点的消失是由于 C 残基已在 DNA 水平转变成了 T 残基。编辑位点的数目在已测序的被子植物中也不尽相同, 甜菜有 357 个^[33], 最多在水稻中有 491 个^[14]。编辑位点是否具有偏好性, 有待进一步研究。

3 线粒体基因组中的重复序列与重排

3.1 植物线粒体基因组的重复序列

同一物种中线粒体基因组大小差异主要是由重复序列尤其是基因间隔区的非编码序列引起的。例如, 玉米 5 个线粒体基因组重复序列表现出多态性: 大小从 200 bp 到 120 kb。玉米 C 型胞质系的线粒体基因组大小为 740 kb, 而 T 型胞质不育系仅 535 kb, 普通玉米品种 NB 为 570 kb, 最大基因组与最小基因组间相差 205 kb, 为最小基因组的 38.3%。玉米 C 型胞质不育系基因组中含有 2 个 100 kb 的反向重复序列和 2 个 45 kb 的正向重复序列, 另外还有 2 个 50 kb 的正向重复序列, 这个重复序列内部包含 5.5 kb 反向重复序列。C 型胞质不育系基因

组与 NB 相同的重复序列仅是 2 个 11 kb 的正向重复序列, 但其在基因组上排列的位置却不同。NB 存在 2 个 15 kb 正向和 17 kb 反向特异重复序列, 而不育系基因组中不存在。也就是说, 同一物种不同品种的线粒体基因组中重复序列不同, 是在进化过程中独立获得的, 基因组复制和重组是独立完成的, 而且完成在物种分化后的过程中^[13,34]。

3.2 植物线粒体基因组中的重组和重排

重组是线粒体基因组进化的主要方式, 也是高等植物线粒体基因组扩大的主要原因之一。动物的线粒体基因组随着进化变得小而紧凑, 而植物线粒体基因组却相反, 表现为不断的扩大且越来越复杂^[35]。高等植物线粒体中含有 2 种类型的重复序列: 1 种是具有重组活性的重复序列, 介导线粒体基因组发生高频率的重组, 并使得线粒体基因组的结构呈现多样性, 是高等植物线粒体基因组扩大和复杂化的主要原因; 另 1 种是不具有重组活性的重复序列, 在物种进化过程中起重要作用。

线粒体基因组重组分为内部重组和外部重组。内部重组主要是线粒体基因组中序列由于线粒体基因组复制而引起的内部重组或重排, 是序列获得和缺失的主要原因。短的重复序列的重组造成的缺失, 导致部分基因丢失, 这类突变一般是致死的, 直接导致植株发育缺陷。而另一些重组, 造成异常的开放阅读框(ORF)。迄今为止, 编码特定多肽的异常开放阅读框均与不育相关, 而且都是由线粒体功能基因片段和未知的序列组成。这些序列通常为嵌合结构, 一般编码产物为毒性蛋白, 可造成线粒体功能紊乱, 导致植物绒毡层细胞提前程序化死亡及花粉母细胞发育不良而最终死亡。例如, 玉米 T-型胞质不育系的不育基因是由 *rrn26* 和 *atp6* 的部分序列和未知序列组成的嵌合基因, 编码 T-urf13 毒性蛋白, 导致败育^[4]。水稻 BT-型胞质不育系也是线粒体功能基因 *atp6* 和 *orf79* 的部分序列与未知序列形成的嵌合基因编码毒性蛋白导致败育^[5]。

外部重组是指核、叶绿体、类质粒及未知来源的序列整合到线粒体基因组之后发生的重组, 这些序列一般存在于非编码区, 保守性较差。研究发现, 线粒体和核基因组序列的交换是双向的, 而叶绿体与线粒体和核基因组序列的交换却是单向的, 只有叶绿体的序列向线粒体和核转移, 而没有线粒体和核基因组的序列向叶绿体转移, 所以叶绿体基因组较为保守。转入线粒体基因组中的叶绿体序列多与一

些 tRNAs 序列相似,所以推测其可能是一些有功能的 tRNAs 基因序列的来源;而核的序列未曾报道有功能^[36];类质粒的序列曾报道与不育相关;未知来源的序列推测可能是线粒体基因组之间零星多重的水平转移产生的。

另外,重复序列不仅在大小上具有差异,而且在重组的活跃性上也有差异。大的重复序列表现非常活跃,频繁发生重组,这就可能导致基因间的重组,引起基因序列和转录产物变异,是不育的可能原因之一。小的重复序列则不活跃,很少发生重组,但与其与进化密切相关,在进化中起关键作用^[11]。

总之,重排在植物的进化过程中频繁发生,重排位点分布不均匀。重排仅造成基因组间多态,并不影响基因的表达,是植物线粒体基因组进化的一种方式^[5]。只是重排原因目前还不清楚。

4 线粒体基因组与细胞质雄性不育

细胞质雄性不育在植物中普遍存在。据 Kaul 统计,在 43 个科 162 个属 320 种植物中发现 617 例天然的或种属间杂交来源的雄性不育。至今,发现的雄性不育类型已经远远超过 20 年前的报道。植物的胞质不育与线粒体密切相关,在多种植物中已经确定出与 CMS 相关的基因,如玉米的 *T-urf13*、水稻的 *orf79*、油菜的 *orf224/orf138*、萝卜的 *orf125* 和小麦的 *orf256* 等^[6]。

细胞质雄性不育与线粒体基因组许多结构特点相关,目前报道不同的不育系其败育机理不同。可分为以下几类:

一是基因组内有多个正向或反向重复序列,可以引起基因组重组或重排,进而导致线粒体基因组结构的变化,产生一些 mtDNA (Mitochondrial DNA) 的特异位点,进而导致 CMS;但并不是所有的重组都能造成 CMS。Ajay 等通过转基因发现核基因 *Msh1* 控制线粒体基因组中的重组。目前报道的 CMS 突变都是异常的低频率重组或非同源的末端连接形成的 ORF 造成,而且 CMS 突变不是在雄性不育发生时线粒体基因组突变产生新的 ORF,而是在物种分化之前就存在着低拷贝的重组序列^[7]。这些低拷贝的亚分子脱氧核苷酸形态,在一个植物的世代可能上调或下调相对的拷贝数,即序列迁移直接导致雄性不育。所以,雄性不育性是核基因和胞质基因互作,或核基因调控胞质基因的表达而导致生殖器官不能正常发育所引起的败育现象。所以

研究 CMS 不能仅仅局限于对线粒体基因组的研究,而应该结合线粒体基因组和核基因进行研究。另外,报道的 CMS 大多都是转录本有差异,所以只局限于一级结构的研究也是不够的,应该从转录和翻译水平对相关基因的表达调控进行研究。

二是线粒体中存在 RNA 编辑。RNA 编辑常常发生在转录区,形成新的起始密码子、终止密码子或其他突变,使基因的转录本发生变异,造成基因不能正常行使功能,进而引起败育^[37]。RNA 编辑在不同的物种程度不同,而仅有一些编辑造成 CMS,所以引起 CMS 的 RNA 编辑可能以某种方式特定发生,与普遍存在的 RNA 编辑模式有差别。

总之,线粒体基因组较为复杂,具有结构多态性、组成异质性、进化复杂性、序列和基因顺序易变等特点。随着测序技术和生物信息学技术的发展,越来越多的植物线粒体基因组的测序完成,科学家们不断了解植物线粒体基因组的特点。但是还有许多问题需要进一步解决:如动物线粒体基因组较为保守、结构简单、物种间的共线性较高,而植物的线粒体基因组为什么与之截然相反;植物线粒体基因组中的重组热点如何起源、重组动力为何;基因组中那些无功能的“垃圾序列”是否是真正的垃圾序列;核和线粒体之间的作用是否是简单的相互调控;线粒体基因组中基因表达为什么要经过 RNA 编辑,出现的 CMS 是否是由于重组错误或调控失抑制或是编辑错误而引起的,线粒体自身是否有针对这些错误的校正功能等。

参 考 文 献

- [1] 凌杏元,周培疆,朱英国. 植物细胞质雄性不育分子机理研究进展[J]. 植物学通报,2000,17(4):319-332
- [2] 凌杏元,周培疆,朱英国. 水稻红莲型细胞质雄性不育系与保持系 mtRNA 差异显示和差别片段的分析[J]. 植物学报,2000,42(3):284-288
- [3] Tomohiko Kubo, Kathleen J Newton. Angiosperm mitochondrial genomes and mutations [J]. Mitochondrion, 2008,8:5-14
- [4] Chaumont F, Bernier B, Buxant M, et al. Targeting the maize *T-urf13* product into tobacco mitochondria confers methomyl sensitivity to mitochondrial respiration[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1995,92:1167-1171
- [5] Wang Z, Zou Y, Zhang Q, et al. Cytoplasmic male sterility of rice with Boro II cytoplom is caused by a cytotoxic peptide and is restored by two related PPR motif genes via distinct modes of mRNA silencing[J]. Plant Cell, 2006,18:676-687
- [6] Duroc Y, Gaillard C, Hiard S, et al. Biochemical and functional

- characterization of ORF138, a mitochondrial protein responsible for Ogura cytoplasmic male sterility in Brassicaceae [J]. *Biochimie*, 2005, 87(12): 1089-1100
- [7] Ajay P S, Ricardo V, Sally A M, et al. Transgenic induction of mitochondrial rearrangements for cytoplasmic male sterility in crop plants[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 1766-1770
- [8] Kubo T, Nishizawa S, Sugawara A, et al. The complete nucleotide sequence of the mitochondrial genome of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) reveals a novel gene for tRNA (Cys) (GCA)[J]. *Nucleic Acids Res*, 2000, 28: 2571-2576
- [9] Scheffler I E. *Mitochondria* [M]. New York: John Wiley & Sons Inc, 1999, 1-7
- [10] James, Allen J O, Fauron C M, et al. Comparisons among two fertile and three male-sterile mitochondrial genomes of maize [J]. *Genetics*, 2007, 177: 1173-1192
- [11] Carlson J E, Kemble R J. Variable presence of the 1.94 kb mitochondrial plasmid in maize S cytoplasm and its relationship to cytoplasmic male sterility [J]. *Plant Molecular Biology*, 1985, 4: 117-123
- [12] Oda K, Yamato K, Nakamura Y, et al. Gene organization deduced from the complete sequence of liverwort *Marchantia polymorpha* mitochondrial DNA; a primitive form of plant mitochondrial genome [J]. *Mol Biol*, 1992, 223: 1-7
- [13] Clifton S W, Minx P, Fauron C M R, et al. Sequence and comparative analysis of the maize NB mitochondrial genome [J]. *Plant Physiol*, 2004, 136: 3486-3503
- [14] Notsu Y, Massood S, Nishikawa K, et al. The complete sequence of the rice (*Oryza sativa* L.) mitochondrial genome; frequent DNA sequence acquisition and loss during the evolution of flowering plants[J]. *Mol Genet Genomics*, 2002, 268: 434-445
- [15] Unsel M, Marienfeld J R, Brandt P, et al. The mitochondrial genome of *Arabidopsis thaliana* contains 57 genes in 366 924 nucleotides[J]. *Nature Genetics*, 1997, 15: 57-61
- [16] Handa H, Itani K, Sato H. The complete nucleotide sequence and RNA editing content of the mitochondrial genome of rapeseed (*Brassica napus* L.): comparative analysis of the mitochondrial genomes of rapeseed and *Arabidopsis thaliana* [J]. *Nucleic Acids Res*, 2003, 31: 5907-5916
- [17] Sugiyama Y, Watase Y, Nagase M, et al. The complete nucleotide sequence and multipartite organization of the tobacco mitochondrial genome; comparative analysis of mitochondrial genomes in higher plants [J]. *Mol Gen Genomics*, 2005, 272: 603-615
- [18] Ogihara Y, Yamazaki Y, Murai K, et al. Structural dynamics of cereal mitochondrial genomes as revealed by complete nucleotide sequencing of the wheat mitochondrial genome [J]. *Nucleic Acids Research*, 2005, 33(19): 6235-6250
- [19] Vadim V, Goremykin F S, Riccardo V, et al. Mitochondrial DNA of *Vitis vinifera* and the issue of rampant horizontal gene transfer[J]. *Mol Biol Evol*, 2009, 26: 99-110
- [20] Alverson A J, Wei X X, Rice D W, et al. Insights into the evolution of mitochondrial genome size from complete sequences of *Citrullus lanatus* and *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae)[J]. *Mol Biol Evol*, 2010, 27(6): 1436-1448
- [21] Adams K L, Qiu YL, Stoutemyer M, et al. Punctuated evolution of mitochondrial gene content; High and variable rates of mitochondrial gene loss and transfer to the nucleus during angiosperm evolution [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 9905-9912
- [22] Adams K L, Palmer J D. Evolution of mitochondrial gene content; gene loss and transfer to the nucleus [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2003, 29: 380-395
- [23] Adams K L, Daley D O, Whelan J, et al. Genes for two mitochondrial ribosomal proteins in flowering plants are derived from their chloroplast or cytosolic counterparts [J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 931-943
- [24] Chase C D. Cytoplasmic male sterility; a window to the world of plant mitochondrial-nuclear interactions [J]. *Trends Plant Sci*, 2007, 23: 81-90
- [25] Bonen L. Cis- and trans-splicing of group II introns in plant mitochondria [J]. *Mitochondrion*, 2007, 8: 26-34
- [26] Dombrovskaya O, Qiu Y L. Distribution of Introns in the mitochondrial gene *nad1* in land plants; phylogenetic and molecular evolutionary implication [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2004, 32: 246-263
- [27] Grosskopf D, Mulligan R M. Developmental and tissue specificity of RNA editing in mitochondria of suspension cultured maize cells and seedlings [J]. *Curr Genet*, 1996, 29: 556-563
- [28] 易平, 汪莉, 孙清萍, 等. 水稻线粒体功能基因转录本的编辑位点研究 [J]. *科学通报*, 2002, 47(5): 370-373
- [29] Tsudzuki T, Wakasugi T, Sugiura M. Comparative analysis of RNA editing sites in higher plant chloroplasts [J]. *Mol Evol*, 2001, 53: 327-332
- [30] Verbitskiy D, Takenaka M T, Neuwirt J, et al. Partially edited RNAs are intermediates of RNA editing in plant mitochondria [J]. *Plant J*, 2006, 47: 408-416
- [31] Pruchner D, Nassal B, Schindler M, et al. Mosses share mitochondrial group II introns with flowering plants, not with liverworts [J]. *Mol Genet Genome*, 2001, 266: 608-613
- [32] Hinrichsen I, Bolle N, Paun L, et al. RNA processing in plant mitochondria is independent of transcription [J]. *Plant Mol Biol*, 2009, 70: 663-668
- [33] Mower J P, Palmer J D. Patterns of partial RNA editing in mitochondrial genes of *Beta vulgaris* [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2006, 276(3): 285-293
- [34] Adams K L, Daley D O, Qiu Y L, et al. Repeated, recent and diverse transfers of a mitochondrial gene to the nucleus in flowering plants [J]. *Nature*, 2000, 408: 354-357
- [35] Bullerwell C E, Gray M W. Evolution of the mitochondrial genome; protist connections to animals, fungi and plants [J]. *Curr Opin Microbiol*, 2004, 7: 528-534
- [36] Bergthorsson U, Richardson A O, Yong G J, et al. Massive horizontal transfer of mitochondrial genes from diverse land plant donors to the basal angiosperm *Amborella* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 17747-17752
- [37] Amuthan G, Biswas A, Szanto A K, et al. Mitochondria-to-nucleus stress signaling induces phenotypic changes, tumor progression and cell invasion [J]. *EMBO*, 2001, 20: 1910-1920