

植物水平基因转移研究进展

陈志文¹ 王玉美² 聂虎帅¹ 王梅燕¹ 华金平^{1*}

(1. 中国农业大学 农学院/杂种优势研究与利用教育部重点实验室/作物遗传改良北京市重点实验室,北京 100193;
2. 湖北省农业科学院 经济作物研究所,武汉 430064)

摘要 水平基因转移,一般分为细胞内部或者跨越物种边界的遗传物质交流。跨界直接介导方式,包括共生、内共生、寄生、嫁接等。细胞内的基因转移,主要包括细胞核与细胞器基因组间的相互渗透;跨越物种边界的遗传物质交流,主要涉及寄生与寄主植物的基因横向转移,寄主与寄生植物 mRNA 也会发生大规模的水平转移。基于基因组学研究进展,本研究综述了植物水平基因转移的迁移序列类型、迁移方向及迁移机制;首先,植物细胞的线粒体基因组能够整合细胞核转座元件以及叶绿体起源的 tRNA 基因,线粒体和叶绿体基因组的功能基因及间区序列能够迁移到核基因组;其次,植物种间,通过寄生、嫁接等方式转移大量的 DNA(如线粒体基因、叶绿体基因和转座元件)和 RNA(如 mRNA)序列;迁移机制涉及到 DNA 介导和 RNA 介导方式,迁移方向包括单向和双向转移。迁移序列的基因功能活性研究是重要的后续研究方向。

关键词 植物水平基因转移; 内源基因转移; 寄生; 嫁接; 转座元件

中图分类号 S512 **文章编号** 1007-4333(2018)01-0001-11 **文献标志码** A

Research progress on horizontal gene transfer in plants

CHEN Zhiwen¹, WANG Yumei², NIE Hushuai¹, WANG Meiyuan¹, HUA Jinping^{1*}

(1. College of Agronomy and Biotechnology/Key Laboratory of Crop Heterosis and Utilization of Ministry of Education/
Beijing Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, China Agricultural University, Beijing 100193, China;
2. Institute of Cash Crops, Hubei Academy of Agricultural Sciences, Wuhan 430064, China)

Abstract Horizontal gene transfer of genetic materials usually involves intracellular exchanges and crossing-species transfer, which mainly depend on mediators such as symbiosis, endosymbiosis, parasitic plant, grafting. Intracellular gene transfer events occur frequently within cell mainly by transferring DNA between organellar and nuclear genomes. In addition, the boundaries of horizontal gene transfer crossing species are well represented between parasitic and host plants. It is demonstrated that mRNA can be transferred between parasitic and host plants. Research progresses on transferring sequence types, direction and mechanisms evaluations based on related genomic and transcriptomic data in plants are summarized. Firstly, within a single plant cell, mitochondrial genomes generally integrate nuclear transposable element and chloroplast-derived tRNA genes. Ancestors of organellar genomes have migrated a large number of functional genes into their nuclear chromosomes. Secondly, crossing-species transfer of plants, large amounts of DNA (mitochondrial genes, chloroplast genes or transposable elements) and RNA (mRNA) sequences have been transferred through parasitic and grafting methods. Lastly, the migration mechanism involves DNA or RNA intermediated transfers, which are either unidirectional or bidirectional. In summary, these progresses provide molecular basis for understanding the mechanisms of gene migration, and evaluating the functional activity of gene horizontal transfer.

Keywords horizontal gene transfer; intracellular gene transfer; parasitic plant; grafting; transposable element

收稿日期: 2017-01-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(31671741)

第一作者: 陈志文, 博士研究生, E-mail: b1301031@cau.edu.cn

通讯作者: 华金平, 教授, 博士生导师, 主要从事棉花遗传育种与基因组研究, E-mail: 05077@cau.edu.cn

水平基因转移 (Horizontal gene transfer, HGT), 一般指跨越物种的边界迁移 DNA 序列, 或者两个物种间遗传物质无性传递的横向基因转移 (Lateral gene transfer, LGT)^[1-2]。植物细胞内的基因转移, 指细胞器(线粒体与叶绿体)基因组与核基因组之间的迁移, 也称为内源基因转移 (Endosymbiotic/Intracellular gene transfer, EGT/IGT)^[3-4]。相对于遗传物质的垂直传递(有性配合或者细胞分裂)而言, 水平基因转移是遗传物质传递的一种有效补充方式。

水平基因转移在细菌基因组进化中普遍存在^[5]。真核生物中, 大多数的水平基因转移发生在原生生物、真菌及动物基因组中^[6-8]。植物的水平基因转移多集中于细胞核与质体 DNA 转移到线粒体基因组^[9], 发生在质体中的 HGT 事件极少^[10], 质体基因组多以单向迁移到细胞核中或者被其他种捕获; 核基因组的 HGT 事件以转座元件介导为主^[11-12]。

水平基因转移通过相互接触的介导载体, 包括共生、内共生、寄生、嫁接、附生等, 直接进行遗传物质的交流^[3-4, 13]; 还涉及到病毒、细菌、真菌、昆虫(蚜虫)、线虫、花粉粒、转座元件等间接接触的中间载体^[14-16]。这些“载体”介导的植物水平基因转移可能涉及到 2 种载体间的互作。尽管 HGT 事件发生范围和介导载体已有大量研究报道^[7-8, 14-16], 但从单个细胞内和不同植物种间的角度分别对水平基因转移现象进行系统的尚未见报道。本研究基于基因组相关研究进展, 拟阐述发生在植物细胞内及种间的水

平基因转移事件, 包括水平转移的序列类型、序列迁移方向和发生机制等, 阐明水平基因转移事件的鉴定方法, 旨在为迁移序列基因的功能活性研究的进一步研究提供依据。

1 细胞内源基因转移

植物细胞内存在核基因组、线粒体基因组、叶绿体(质体)基因组。理论上, 细胞内源基因转移存在 6 种类型的序列迁移, 即: 核序列内源转移到线粒体或者叶绿体中; 线粒体序列内源转移到核或者叶绿体中; 叶绿体序列内源转移到核或者线粒体中^[4]。事实上, 质体基因组最为保守, 一般不整合外源遗传物质^[3]。

1.1 核序列内源转移

1.1.1 核序列—线粒体基因组

植物细胞核基因组的迁移序列是线粒体基因组的重要组成部分, 主要迁移序列为转座元件, 包括逆转录转座子与转座子(表 1)。其中, 以逆转录转座子为主要存在形式, 逆转录转座子又以 LTR 型为主, 包括 *copia*, *gypsy* 等, 如葫芦科的西瓜、甜瓜、西葫芦、黄瓜等线粒体基因组存在大量细胞核迁移序列。转座子常见有 *Mu*-Like, 如锦葵科陆地棉与海岛棉线粒体基因组中, 存在着 LTR 逆转录转座子及 *Mu*-Like 转座子(表 1)。

种子植物线粒体基因组能够整合叶绿体及核基因组起源的序列^[17-19], 以及来自其它线粒体基因组序列^[20]。

表 1 线粒体基因组中的核转座子

Table 1 Transposable element in 8 angiosperm mitochondrial genomes

物种 Species	占基因组比例/% Proportion	序列种类 Sequence transferred	参考文献 Reference
海岛棉 <i>Gossypium barbadense</i>	2.8	LTR 逆转录转座子、 <i>Mu</i> -Like 转座子	[24]
陆地棉 <i>G. hirsutum</i>	2.8	LTR 逆转录转座子、 <i>Mu</i> -Like 转座子	[24]
黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	1.3	转座元件、假基因	[25]
西葫芦 <i>Cucurbita pepo</i>	6.4	基因、 <i>copia</i> -, <i>gypsy</i> -like 逆转录转座子	[26]
西瓜 <i>Citrullus lanatus</i>	2.1	基因、 <i>copia</i> -, <i>gypsy</i> -like 逆转录转座子	[26]
水稻 <i>Oryza sativa</i>	13.4	转座子	[27]
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	4.0	逆转录转座子	[28, 29]
甜瓜 <i>Cucumis melo</i>	46.5	转座子	[30]

线粒体基因组水平基因插入事件相当普遍。决定线粒体频繁发生 HGT 事件能力的 2 种特征包括：1) 活跃的重组及吸收外源 DNA 的能力；2) 线粒体细胞器具有紧密接触融合的能力^[20-23]，但这 2 种现象在叶绿体中未见报道。

1.1.2 核序列—叶绿体基因组

已经完成叶绿体基因组测序的物种 1 161 种，远多于线粒体测序的物种 (137 种)。目前，仍然缺乏核基因或序列迁移到质体基因组的证据^[9-10,31]。

1.2 线粒体序列内源转移

1.2.1 线粒体起源

内共生事件及随后的遗传整合衍生出了线粒体和叶绿体^[1]。基于内共生假说^[1]，线粒体起源于内共生的 α -变形杆菌祖先，线粒体的细菌祖先和真核寄主细胞共生；在与寄主协同进化的过程中，大量的功能基因迁移到内共生核基因组，部分基因发生丢失，但是其仍拥有自己的基因组编码少量的必要功能基因 (3~67 个蛋白基因)^[1,32]，为基因表达提供了进行氧化还原场所^[33]。线粒体进化上，经典的内共生假说认为：线粒体起源于真核寄主细胞出现之后；另一种观点是：同时发生论^[1,34]，即寄主细胞边缘吞噬形成线粒体。线粒体的近亲类型有立克次氏体、埃力克体属等^[31,34]。

1.2.2 线粒体祖先迁移功能基因到寄主核中

植物线粒体基因内源转移到核中，是一个持续进行的过程。植物线粒体蛋白组的进化过程中，大量原始的功能发生丢失或者重新配置于核中。通过

测序 α -变形杆菌基因组，推测线粒体生存的细菌祖先包含 3 000~5 000 个功能基因^[35]，线粒体原始祖先基因组最多拥有 1 700 个功能基因^[36]，表明线粒体由细菌共生体过渡到其原始祖先这一阶段大约丢失了 1 000~3 000 个功能基因，有约 2 000 个功能基因通过内源基因转移到寄主核基因组中。相比之下，动物线粒体基因组仅编码 13 个蛋白基因，其内源迁移已经停止，线粒体基因组保持 16 kb 大小，且结构保守^[31]；植物线粒体基因组的内源转移从未间断且仍在持续进行中，其基因组大小变异巨大，结构多发生重排，编码蛋白基因数量 20~67 不等^[37-38]。为了维持线粒体正常的生物合成功能及结构，需要核基因组编码、由细胞质合成并运输约 2 000 个蛋白定位到线粒体基质中^[39]，且核编码的、定位到线粒体基质的蛋白需要 TOM、TIM23 和 PAM 等 3 种蛋白复合物协助完成^[40-42]；保留下来的基因则保持了细胞内基因表达、氧化还原反应的稳态^[33]。

1.2.3 线粒体基因组完整迁移到核中

通过 DNA 同源比对或者 FISH 技术，已在多个物种中得到了验证：虽然线粒体保留了自身的遗传物质，但是通过内源基因转移向核基因组传递序列持续进行，甚至线粒体整个基因组全序列都可以迁移到寄主核基因组中。如拟南芥 2 号染色体上存在 630 kb 长的线粒体序列，且序列一致性在 99% 以上 (表明内源转移事件近期发生)；另外，在玉米、水稻、黄瓜等物种中，得到了趋势相同的结果 (表 2)。

表 2 细胞器基因组向核基因组迁移

Table 2 Organelle genome sequences transfer to the nuclear chromosomes

迁移方向 Direction	物种 Species	大小/kb Length	位置 Position	序列种类 Sequence type	参考文献 Reference
线粒体序列迁移核 Mitochondrion-to-nucleus transfer	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	153.0		基因、假基因、内含子等	[25]
	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	630.0	Chr 02	完整的线粒体基因组	[43]
	玉米 <i>Zea mays</i>	570.0	Chr 02, Chr 04, Chr 09 等	88% 的线粒体基因组	[44]
	籼稻 <i>Oryza sativa</i> ssp. <i>indica</i>	637.0	Chr 01, Chr 03, Chr 12 等	130% 的线粒体基因组	[45]
	粳稻 <i>O. sativa</i> ssp. <i>japonica</i>	41.4	Chr 10	基因、假基因、内含子等	[46]
叶绿体序列迁移核 Chloroplast-to-nucleus transfer	粳稻 <i>O. sativa</i>	700.0	Chr 01, Chr 10 等	530% 的质体基因组	[47]
	烟草 <i>Nicotiana tabacum</i>	—	—	<i>Gus</i>	[48]

苔藓植物线粒体基因组缺乏重组能力^[19],苔藓植物线粒体基因组中并未检测到叶绿体及核基因组的插入片段,表明植物线粒体整合外源 DNA 的能力可能出于维管植物的进化过程中^[19]。苔藓植物虽然不易于成为线粒体 DNA HGT 事件的受体,但是作为 HGT 供体已经在被子植物无油樟线粒体基因组中得到了验证^[20,50]。种子植物线粒体基因组整合外源 DNA 可能与其重组活性密切相关。线粒体迁移到叶绿体基因组中的序列相当稀少^[51],仅在胡萝卜 (*Daucus carota*) 与马利筋 (*Asclepias syriaca*) 质体基因组中发现了线粒体迁移片段^[52,53]。

萝卜叶绿体基因组中插入 1.5 kb 线粒体起源的序列 (DcMP),位于 *rps12-trnV* 间区,且序列与 *cox1* 基因部分同源;分析表明伞形科大多数成员的线粒体基因组包含该片段,而在叶绿体基因组中,仅胡萝卜 (*Daucus carota*) 与小茴香 (*Cuminum cyminum*) 检测到 DcMP,说明定位在线粒体的 DcMP 存在于伞形科的祖先种中,通过内源迁移到胡萝卜 (*Daucus carota*) 与小茴香 (*Cuminum cyminum*) 共同祖先的叶绿体基因组中^[51]。另外, DcMP 序列具有 non-LTR 逆转录转座子元件的一些特征,包含一个反转录形式的 orf,因此推测序列片段很可能以转座方式直接从线粒体迁移到叶绿体; non-LTR 逆转录转座子元件具有靶定 tRNA 编码区的特性可以推断其位于 *trnV* 基因上游的原因及其参与 *trnV* 基因的启动子可能的功能特性^[51-52]。

对牛奶草马利筋 (*Asclepias syriaca*) 线粒体迁移到叶绿体的研究发现:该迁移片段长 2.4 kb,位于 *rps2-rpoC2* 基因间区,包含 1 个完整的线粒体核糖体蛋白基因 *rpl2* 的外显子;线粒体与叶绿体的同源率为 92%,叶绿体拷贝中存在单碱基突变,因而产生终止密码子,成为假基因,其插入机制涉及到同源重组介导的双链修复^[51,53]。

1.3 叶绿体序列内源转移

1.3.1 叶绿体起源

叶绿体是植物特有的细胞器和光合作用的场所,起源于 15 亿年前内共生的蓝细菌祖先^[54],由具有分生能力的前质体发育而成。质体细胞器通常参与脂肪酸、四吡咯与芳香物质的合成以及色素与淀粉物质的储存等^[55]。叶绿体编码 15~209 个功能基因^[1],核基因组编码大多数的叶绿体蛋白。与线

粒体进化类似,叶绿体也为基因表达提供氧化还原调控场所^[25]。

1.3.2 古老的叶绿体祖先转移基因到寄主核中

叶绿体作为一个内共生起源细胞器,相较于其细菌祖先,基因组明显变小。在进化过程中,叶绿体丢失大量基因,也向寄主核基因组转移了大量基因^[56]。其基因组大小变化范围为 107~217 kb,平均 152 kb^[57]。大量功能基因发生内源迁移,核基因组需转运 2 500~3 000 个蛋白进入叶绿体基质以保障其功能的正常发挥^[25,58]。

1.3.3 叶绿体基因组完整迁移到核中

与线粒体类似,叶绿体在进化过程中也保留了自身的遗传物质。通过同源比对或者转基因筛选验证方法发现,整个叶绿体基因组全序列可迁移到寄主核基因组中^[47](表 2),分散在不同的染色体上。

1.3.4 叶绿体序列迁移到线粒体中

叶绿体基因组 DNA 到线粒体基因组中的转移,至少发生在 300 万年前^[59]。无油樟线粒体基因组中检测到了 128 kb 的质体基因组序列,另外 10 kb 序列源自其寄生植物,如檀香目 (Santalales)、壳斗目 (Fagales) 等^[20]。迁移到线粒体中的质体片段,大多为基因、假基因及基因间区序列^[27],其中有功能的基因主要为 tRNA 基因(表 3),假基因多为编码叶绿体重要蛋白的基因。葡萄中发现了完整转移的质体蛋白基因^[52],同时存在一个共性的基因 (*atp1/atpA*) 转移事件^[60]。

2 种间水平基因转移

2.1 寄生植物介导的基因转移

寄生植物与寄主植物之间的紧密接触为 DNA 转移奠定基础^[62-63]。深入分析线粒体 DNA 序列数据发现,寄生植物至少经历了 11 次独立的起源进化^[64]。寄生植物通过吸根吸附在寄主的根或者茎上而获得水分与营养物质,且长势通常比寄主旺盛^[65-66]。寄主与寄生植物一旦建立异质细胞间的联系,HGT 事件就相对容易发生。

2.1.1 寄主与寄生植物间转移序列的种类

寄主与寄生植物间转移的遗传物质包括 DNA 序列与 RNA 序列;DNA 包含线粒体、叶绿体与核基因组 DNA^[66],RNA 主要涉及到 mRNA 的水平转移^[67]。相对于叶绿体与核而言,线粒体更容易发生 HGT 事件,这与线粒体 DNA 高度活跃的重组活性密切相关^[19]。

表 3 细胞器基因组片段互相迁移

Table 3 Sequences transfer between mitochondrial and chloroplast genomes

迁移方向 Transfer direction	物种 Species	占基因组比例/大小 Percentage/Size	序列种类 Sequence type	参考文献 Reference
叶绿体序列迁移线粒体 Chloroplast-to-mitochondrion transfer	海岛棉 <i>Gossypium barbadense</i>	0.8%	tRNA, rRNA, IGS	[24]
	陆地棉 <i>G. hirsutum</i>	1.1%	tRNA, rRNA, IGS	[61]
	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	4.2%	基因及 IGS	[25]
	西葫芦 <i>Cucurbita pepo</i>	11.5%	基因及 IGS	[26]
	西瓜 <i>Citrullus lanatus</i>	6.0%	基因及 IGS	[26]
	葡萄 <i>Vitis vinifera</i>	8.8%	基因、假基因及 IGS	[52]
	水稻 <i>Oryza sativa</i>	6.3%	基因、假基因及 IGS	[27]
	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	1.0%	基因、假基因及 IGS	[28,29]
	甜瓜 <i>Cucumis melo</i>	1.4%	基因、假基因及 IGS	[30]
无油樟 <i>Amborella trichopoda</i>	3.3%	基因、假基因及 IGS	[20]	
线粒体序列迁移叶绿体 Mitochondrion-to-chloroplast transfer	萝卜 <i>Daucus carota</i>	1 400 bp	间区序列	[52]
	马利筋 <i>Asclepias syriaca</i>	2 400 bp	<i>rpl2 exon2</i> 及侧翼非编码序列	[53]

最早发现寄主葡萄科崖爬藤属 (*Tetrastigma*, Vitaceae) 向其寄生植物大花草科 (Rafflesiaceae) 水平转移了一个线粒体基因 *nadl*^[62], 随后线粒体基因 *atp1*, *cox1* Intron 在寄主与寄生植物间的水平转移也得到了验证^[63-64,68], 且 *cox1* Intron 的转移几乎发生在每一个寄生植物中, 可能源自真菌祖先, 其水平转移与寄生植物具有很大的相关性^[64,66,69] (表 4)。寄生植物属于被子植物门, 从石松门恩氏水韭 (*Isoetes engelmannii*) 线粒体基因组全序列获得的证据表明, 植物线粒体基因组重组活性的获得出现于维管植物的早期进化过程^[19]。已有研究中的寄主与寄生植物均属于维管植物, 可据此初步推测寄生与寄主植物间线粒体 HGT 事件的起源时间。如上所述, 苔藓植物作为 HGT 供体已经在原始被子植物无油樟得到了验证^[20,70]; 无油樟线粒体基因组融合了 6 个不同物种的线粒体全基因组序列与部分质体基因组序列^[20] (表 1)。

细胞器序列水平转移并非独立进行。质体序列的水平转移除了在无油樟线粒体基因组得到验证外, 大花草科 (Rafflesiaceae) 与葡萄科崖爬藤属 (*Tetrastigma*, Vitaceae) 间、列当科 (Orobanchaceae) 种内及与藜科 (Chenopodiaceae) 种间也发生了多次质

体序列的 HGT 事件, 且同时伴随着线粒体基因的水平迁移^[57,71-73] (表 4)。

2.1.2 寄主与寄生植物间转移序列的方向

寄生与寄主植物间的水平转移事件序列迁移方向多样化, 涉及细胞内 3 套 DNA 序列及 mRNA 序列, 3 种序列的转移可能同时进行。高重组活性的线粒体基因组基因频繁迁移, 核基因的迁移也有验证, 质体序列迁移较少。

研究不断增加的基因组数据与 RNA-seq 测序数据发现, 核基因序列的水平转移也得到了广泛验证^[66,74-77], 主要集中于大花草科 (Rafflesiaceae) 与列当科 (Orobanchaceae) 的寄生植物。同时, 伴随着线粒体基因的水平转移, 多为寄主植物向寄生植物方向的迁移 (表 4)。

mRNA 的水平转移在寄生植物菟丝子与寄主拟南芥及番茄中得到了验证, 且 mRNA 在两者之间发生了大量的双向迁移^[67]。不像大花草科的寄主范围极其狭窄, 菟丝子的寄主范围相当广泛, 序列迁移种类包括线粒体基因、核基因、mRNA 等, 序列迁移的方向既有单向迁移 (寄主→寄生或寄生→寄主) 也有双向迁移, 体现了寄生植物与寄主间序列迁移的基本特征 (表 4)。

表4 寄生植物与寄主植物涉及到的 HGT 事件
Table 4 HGT events between parasites and host plants

寄生植物 Parasitic plant	寄主植物 Host plant	迁移基因 Gene transferred	迁移方式 Transfer direction	参考文献 Reference
离花科 Apodanthaceae	豆科 Legumes	线粒体基因 <i>atpl</i>	寄主→寄生	[68]
离花科 Apodanthaceae	豆科 Legumes, 真菌	线粒体基因 <i>atpl</i> , <i>cox1</i> Intron	寄主→寄生	[64]
帽蕊草科 Mitrastemonaceae	壳斗科 Fagaceae	线粒体基因 <i>atpl</i>	寄主→寄生	[68]
帽蕊草科 Mitrastemonaceae	壳斗科 Fagaceae, 真菌	线粒体基因 <i>atpl</i> , <i>cox1</i> Intron	寄主→寄生	[64]
锁阳科 Cynomoriaceae	壳斗科 Fagaceae, 真菌	线粒体基因 <i>atpl</i> , <i>cox1</i> Intron	寄主→寄生	[64]
樟科 Lauraceae	真菌 Fungi	线粒体基因 <i>cox1</i> Intron	外来入侵	[64]
菌花科 Hydnoraceae	真菌 Fungi	线粒体基因 <i>cox1</i> Intron	外来入侵	[64]
盖裂寄生科 Lennooideae	真菌 Fungi	线粒体基因 <i>cox1</i> Intron	外来入侵	[64]
槲寄生 <i>Viscum scurruloideum</i>	真菌 Fungi	线粒体基因 <i>cox1</i> Intron	外来入侵	[69]
大花草科 Rafflesiaceae	葡萄科崖爬藤属 <i>Tetrastigma</i> , Vitaceae	线粒体基因 <i>atpl</i>	寄主→寄生	[68]
大花草科 Rafflesiaceae	葡萄科崖爬藤属 <i>Tetrastigma</i> , Vitaceae	线粒体基 <i>nad1b-c</i>	寄主→寄生	[62]
大花草科 Rafflesiaceae	真菌 Fungi	线粒体基因 <i>cox1</i> Intron	外来入侵	[64]
大花草科 Rafflesiaceae	葡萄科崖爬藤属 <i>Tetrastigma</i> , Vitaceae	47 个核基因, 2 个线粒体基因	寄主→寄生	[73]
大花草科 Rafflesiaceae	葡萄科崖爬藤属 <i>Tetrastigma</i> , Vitaceae	16 个线粒体基因, 14 个质体基因	寄主→寄生	[75]
大花草科 Rafflesiaceae	葡萄科崖爬藤属 <i>Tetrastigma</i> , Vitaceae	7 个线粒体基因, 15 个质体基因	寄主→寄生	[57]
檀香目 Santalales	真菌 Fungi	线粒体基因 <i>cox1</i> Intron	外来入侵	[64]
檀香目 Santalales	蕨类 Fern	线粒体基因 <i>nad1b-c</i> , <i>matR</i>	寄生→寄主	[79]
列当科 Orobanchaceae	车前属 <i>Plantago</i>	线粒体基因 <i>atpl</i>	寄生→寄主	[63]
列当属 <i>Phelipanche</i>	列当属 <i>Orobanche</i>	叶绿体基因 <i>rps2</i>	寄生→寄生	[71]
列当科 Orobanchaceae	藜科 Chenopodiaceae	叶绿体基因 <i>rpoC2</i>	寄主→寄生	[72]
列当科 Orobanchaceae	十字花科 Brassicaceae	核基因 <i>SSL</i>	寄主→寄生	[77]
列当属 <i>Phelipanche</i>	豆科 Legumes	核基因 <i>albumin 1</i> <i>KNOTTIN-like</i> gene	寄主→寄生	[76]
独脚金 <i>Striga hermonthica</i>	禾本科 Poaceae	核基因 <i>ShContig9483</i>	寄主→寄生	[74]
藓类 Mosses	无油樟 <i>Amborella trichopoda</i>	整个线粒体基因组	寄生→寄主	[20]
绿藻 Green algae	无油樟 <i>A. trichopoda</i>	整个线粒体基因组	寄生→寄主	[20]
酢浆草目 Oxalidales	无油樟 <i>A. trichopoda</i>	整个线粒体基因组及质体片段	外来入侵	[20]
檀香目 Santalales	无油樟 <i>A. trichopoda</i>	整个线粒体基因组及质体片段	寄生→寄主	[20]
壳斗目 Fagales	无油樟 <i>A. trichopoda</i>	整个线粒体基因组及质体片段	寄生→寄主	[20]
蓖麻 Ricinus	无油樟 <i>A. trichopoda</i>	整个线粒体基因组及质体片段	寄生→寄主	[20]
菟丝子 <i>Cuscuta pentagona</i>	车前属 <i>Plantago</i>	线粒体基因 <i>atpl</i>	寄生→寄主	[63]
菟丝子 <i>C. pentagona</i>	车前属 <i>Plantago</i>	线粒体基因 <i>atpl</i> , <i>atp6</i> , <i>matR</i>	寄生→寄主	[78]
菟丝子 <i>C. pentagona</i>	豆科 Legumes	核基因 <i>albumin 1</i> <i>KNOTTIN-like</i> gene	寄主→寄生	[76]
菟丝子 <i>C. pentagona</i>	十字花科 Brassicaceae	核基因 <i>SSL</i>	寄主→寄生	[77]
菟丝子 <i>C. pentagona</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	大量 mRNA	双向传递	[67]
菟丝子 <i>C. pentagona</i>	番茄 <i>Lycopersicon esculentum</i>	大量 mRNA	双向传递	[67]

2.1.3 寄主与寄生植物间转移序列的功能与机制

寄主与寄生植物间转移序列的功能首先决定于迁移序列的一级结构, DNA 的迁移包括完整的基因阅读框、基因间区序列、假基因序列等^[66]。寄主迁移的完整核基因在寄生植物中会活跃转录^[75-76], 表明寄生植物通过 HGT 获得类寄主的功能基因并表达, 从而进一步操控寄主的行为。

植物水平基因序列迁移的机制涉及 DNA 介导与 RNA 介导的转移事件; 虽然中介载体未知, 但是病毒、细菌、真菌、昆虫及转座子等转移载体已经分别得到了验证^[1,12,70]。若迁移基因包含内含子序列或者 RNA 编辑位点, 则表明为 DNA 介导的转移事件, 如大花草科与葡萄科崖爬藤属之间的基因迁移^[73,75]、菟丝子与车前属之间的线粒体基因迁移^[63,78]等。寄主禾本科迁移核基因 (*ShContig9483*) 到寄生植物独脚金中, 该基因无内含子, 3' 端具有 Poly A 尾, 推测其为 RNA 介导的水平转移事件^[74] (表 4)。另外, 寄主与寄生植物间发生大规模 mRNA 双向迁移^[67], 揭示了 HGT 事件在 RNA 水平上的迁移现象。

2.2 嫁接介导的基因转移

2.2.1 嫁接迁移序列的种类

嫁接技术被广泛地应用于园艺作物栽培和植物育种。研究表明, 在植物人工嫁接系统中, 仅有叶绿体 DNA 片段或者完整的叶绿体基因组在嫁接位点发生了水平转移^[80-82]。核基因与线粒体基因是否会通过人工嫁接转移尚未得到验证, 这可能与嫁接试验的筛选系统密切相关。在无油樟多个供体线粒体基因组中, 除了寄生关系之外的水平转移事件, 其他线粒体基因组很可能就是通过嫁接模型来进行完整的水平转移^[20]。

2.2.2 嫁接转移序列的机制

近期在棉花嫁接试验中发现 3 个 HGT 事件^[83], 表明嫁接介导的水平转移事件会在密切相关的物种之间发生; 因为砧木与接穗导管和筛管细胞的无缝对接, 故转移的中介可能是通过胞间连丝进行^[81,84]。因此, 嫁接系统可以有效介导植物水平基因转移发生。

2.3 转座子水平转移

2.3.1 转座子

转座子 (Transposable element) 是一类在基因组普遍存在、可自由移动的 DNA 序列^[85,87]。根据转座类型, 转座子可分为 Class I 和 Class II 两

类^[11,88]; 第一类, 称为逆转录转座子 (Retrotransposon), 依赖 RNA 介导的“拷贝-粘贴”转座机制, 直接导致寄主基因组长度变异; 第二类, 称为转座子 (Transposon), 直接通过“剪贴-粘贴”转座, 不改变基因组的长度^[89]。

2.3.2 转座子水平转移鉴定

转座子可通过水平转移在植物种间进行遗传物质的横向交流。植物中, 鉴定转座子水平转移方法如下: 第一, 转座子的系统发育树与物种进化关系不一致, 则表明发生了物种间相应的转座元件转移事件。从研究的不同物种中, 先鉴定分离出转座子序列, 构建系统发育树; 与基于保守的单拷贝核基因或者质体基因构建的系统发育树比较其拓扑学结构是否一致; 第二, 亲缘关系较远的物种间鉴定出序列高度相似的转座子, 如单子叶植物与双子叶植物的转座子序列高度相似, 相似度大于 90%^[11-12]。

2.3.3 种间转座子水平转移

植物可以通过转座子水平转移的方式进行遗传物质交流。谷子和水稻间的 *Mu-like Class II* 转座子是植物中鉴定的第 1 个水平转移转座子^[90]。随后, 在水稻属中发现了 1 个至少水平转移 7 次的 Class I LTR-逆转录转座子 *RIRE1*, 该转座子仍然处于活跃状态, 是稻属基因组的重要组分^[91]。分析 40 个已测序的代表植物主要族系的基因组数据, 发现其中 26 个基因组数据参与了 32 次 Class I LTR-逆转录转座子的水平转移, 主要涉及到植物纲、目、属分类间的水平转移, 且水平转移的转座子均保留了完整功能^[12]。

3 结论与展望

生物信息学的发展, 为研究水平基因转移提供了新数据与新方法。植物细胞内、核基因组与细胞器基因组存在着频繁的基因转移现象, 其中迁移最频繁的是转座子。转座子可以移动插入到同一细胞内的线粒体基因组中^[24], 也可以转移到不同物种的细胞核染色体^[12]; 线粒体与叶绿体进化过程中转移了古老祖先大量的功能基因到细胞核染色体, 留下少量的、必要的维持正常细胞功能的基因; 这些基因在植物种内、种间也发生了转移。有的内源转移到细胞核基因组的细胞器 DNA 会发生转录^[92]。不同植物种间, 寄生和嫁接模式产生了大量的 HGT 事件, mRNA 在寄生与寄主植物间发生大规模的水平转移^[67], 转移方式为双向迁移。虽然目前 HGT 事

件的研究多集中于 DNA 和 RNA 的层面,但是这些证据为迁移基因的功能验证奠定了基础,迁移序列的基因功能活性研究是重要的研究方向。

参考文献 References

- [1] Keeling P J, Palmer J D. Horizontal gene transfer in eukaryotic evolution[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2008, 9(8): 605-618
- [2] Bock R. The give-and-take of DNA: Horizontal gene transfer in plants[J]. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(1): 11-22
- [3] Timmis J N, Ayliffe M A, Huang C Y, Martin W. Endosymbiotic gene transfer: Organelle genomes forge eukaryotic chromosomes[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2004, 5(2): 123-135
- [4] Gao C, Ren X, Mason A S, Liu H L, Xiao M L, Li J N, Fu D H. Horizontal gene transfer in plants [J]. *Functional and Integrative Genomics*, 2014, 14(1): 23-29
- [5] Lawrence J G, Hendrickson H. Lateral gene transfer: When will adolescence end? [J]. *Molecular Microbiology*, 2003, 50(3): 739-749
- [6] Andersson J O. Lateral gene transfer in eukaryotes [J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2005, 62(11): 1182-1197
- [7] Moliner C, Raoult D, Fournier P E. Evidence of horizontal gene transfer between amoeba and bacteria [J]. *Clinical Microbiology and Infection*, 2009, 15(S2): 178-180
- [8] Slot J C, Rokas A. Horizontal transfer of a large and highly toxic secondary metabolic gene cluster between fungi [J]. *Current Biology*, 2011, 21(2): 134-139
- [9] Richardson A O, Palmer J D. Horizontal gene transfer in plants [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(1): 1-9
- [10] Rice D W, Palmer J D. An exceptional horizontal gene transfer in plastids: gene replacement by a distant bacterial paralog and evidence that haptophyte and cryptophyte plastids are sisters [J]. *BMC Biology*, 2006(4): 31
- [11] Fortune P M, Roulin A, Panaud O. Horizontal transfer of transposable elements in plants [J]. *Communicative and Integrative Biology*, 2008, 1(1): 74-77
- [12] El Baidouri M, Carpentier M C, Cooke R, Gao D Y, Lasserre E, Llauro C, Mirouze M, Picault N, Jackson S A, Panaud O. Widespread and frequent horizontal transfers of transposable elements in plants[J]. *Genome Research*, 2014, 24(5): 831-838
- [13] Finan T M. Evolving insights: Symbiosis islands and horizontal gene transfer [J]. *Journal of Bacteriology*, 2002, 184(11): 2855-2856
- [14] Loreto E L S, Carareto C M A, Capy P. Revisiting horizontal transfer of transposable elements in *Drosophila* [J]. *Heredity*, 2008, 100(6): 545-554
- [15] Trobridge G D. Foamy virus vectors for gene transfer [J]. *Expert Opinion on Biological Therapy*, 2009, 9(11): 1427-1436
- [16] Haegeman A, Jones J T, Danchin E G J. Horizontal gene transfer in nematodes: A catalyst for plant parasitism [J]? *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2011, 24(8): 879-887
- [17] Stern D B, Lonsdale D M. Mitochondrial and chloroplast genomes of maize have a 12-kilobase DNA-sequence in common [J]. *Nature*, 1982, 299(5885): 698-702
- [18] Schuster W, Brennicke A. Plastid, Nuclear and reverse-transcriptase sequences in the mitochondrial genome of *Oenothera*: Is genetic information transferred between organelles via RNA? [J]. *EMBO Journal*, 1987, 6(10): 2857-2863
- [19] Grewe F, Viehoveer P, Weisshaar B, Knoop V. A trans-splicing group I intron and tRNA-hyperediting in the mitochondrial genome of the lycophyte *Isoetes engelmannii* [J]. *Nucleic Acids Research*, 2009, 37(15): 5093-5104
- [20] Rice D W, Alverson A J, Richardson A O, Young G J, Sanchez-Puerta M V, Munzinger J, Barry K, Boore J L, Zhang Y, dePamphilis C W, Knox E B, Palmer J D. Horizontal transfer of entire genomes via mitochondrial fusion in the angiosperm *Amborella* [J]. *Science*, 2013, 342(6165): 1468-1473
- [21] Koulintchenko M, Konstantinov Y, Dietrich A. Plant mitochondria actively import DNA via the permeability transition pore complex [J]. *EMBO Journal*, 2003, 22(6): 1245-1254
- [22] Arimura S, Yamamoto J, Aida G P, Nakazono M, Tsutsumi N. Frequent fusion and fission of plant mitochondria with unequal nucleoid distribution [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(20): 7805-7808
- [23] Sheahan M B, McCurdy D W, Rose R J. Mitochondria as a connected population: Ensuring continuity of the mitochondrial genome during plant cell differentiation through massive mitochondrial fusion [J]. *Plant Journal*, 2005, 44(5): 744-755
- [24] Tang M Y, Chen Z W, Grover C E, Wang Y M, Li S S, Liu G Z, Ma Z Y, Wendel J F, Hua J P. Rapid evolutionary divergence of *Gossypium barbadense* and *G. hirsutum* mitochondrial genomes [J]. *BMC Genomics*, 2015(16): 770
- [25] Alverson A J, Rice D W, Dickinson S, Barry K, Palmer J D. Origins and recombination of the bacterial-sized multichromosomal mitochondrial genome of cucumber [J]. *Plant Cell*, 2011, 23(7): 2499-2513
- [26] Alverson A J, Wei X X, Rice D W, Stern D B, Barry K, Palmer J D. Insights into the evolution of mitochondrial genome size from complete sequences of *Citrullus lanatus* and *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae) [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2010, 27(6): 1436-1448
- [27] Notsu Y, Masood S, Nishikawa T, Kubo N, Akiduki G, Nakazono M, Hirai A, Kadowaki K. The complete sequence of the rice (*Oryza sativa* L.) mitochondrial genome: Frequent DNA sequence acquisition and loss during the evolution of

- flowering plants[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2002, 268(4):434-445
- [28] Unseld M, Marienfeld J R, Brandt P, Brennicke A. The mitochondrial genome of *Arabidopsis thaliana* contains 57 genes in 366,924 nucleotides[J]. *Nature Genetics*, 1997, 15(1):57-61
- [29] Marienfeld J, Unseld M, Brennicke A. The mitochondrial genome of *Arabidopsis* is composed of both native and immigrant information[J]. *Trends in Plant Science*, 1999, 4(12):495-502
- [30] Rodriguez-Moreno L, Gonzalez V M, Benjak A, Marti M C, Puigdomenech P, Aranda M A, Garcia-Mas J. Determination of the melon chloroplast and mitochondrial genome sequences reveals that the largest reported mitochondrial genome in plants contains a significant amount of DNA having a nuclear origin[J]. *BMC Genomics*, 2011(12):424
- [31] Gray M W. Mosaic nature of the mitochondrial proteome: Implications for the origin and evolution of mitochondria[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(33):10133-10138
- [32] Bonen L. Mitochondrial genes leave home [J]. *New Phytologist*, 2006, 172(3):379-381
- [33] Allen J F. Why chloroplasts and mitochondria retain their own genomes and genetic systems: collocation for redox regulation of gene expression[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(33):10231-10238
- [34] Gray M W. Mitochondrial evolution[J]. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2012, 4(9):a011403
- [35] Boussau B, Karlberg E O, Frank A C, Legault B A, Andersson S G E. Computational inference of scenarios for α -proteobacterial genome evolution [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(26):9722-9727
- [36] Szklarczyk R, Huynen M A. Mosaic origin of the mitochondrial proteome[J]. *Proteomics*, 2010, 10(22):4012-4024
- [37] Adams K L, Qiu Y L, Stoutemyer M, Palmer J D. Punctuated evolution of mitochondrial gene content: High and variable rates of mitochondrial gene loss and transfer to the nucleus during angiosperm evolution[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(15):9905-9912
- [38] Adams K L, Palmer J D. Evolution of mitochondrial gene content: Gene loss and transfer to the nucleus[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2003, 29(3):380-395
- [39] Millar A H, Heazlewood J L, Kristensen B K, Braun H P, Moller I M. The plant mitochondrial proteome[J]. *Trends in Plant Science*, 2005, 10(1):36-43
- [40] Neupert W, Herrmann J M. Translocation of proteins into mitochondria[J]. *Annual Review of Biochemistry*, 2007(76):723-749
- [41] Chacinska A, Koehler C M, Milenkovic D, Lithgow T, Pfanner N. Importing mitochondrial proteins: Machineries and mechanisms[J]. *Cell*, 2009, 138(4):628-644
- [42] Lithgow T, Schneider A. Evolution of macromolecular import pathways in mitochondria, hydrogenosomes and mitosomes[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 2010, 365(1541):799-817
- [43] Stupar R M, Lilly J W, Town C D, Cheng Z, Kaul S, Buell C R, Jiang J M. Complex mtDNA constitutes an approximate 620-kb insertion on *Arabidopsis thaliana* chromosome 2: Implication of potential sequencing errors caused by large-unit repeats[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, 98(9):5099-5103
- [44] Lough A N, Roark L M, Kato A, Ream T S, Lamb J C, Birchler J A, Newton K J. Mitochondrial DNA transfer to the nucleus generates extensive insertion site variation in maize [J]. *Genetics*, 2008, 178(1):47-55
- [45] Matsumoto T, Wu J Z, Kanamori H, Project I R G S. The map-based sequence of the rice genome [J]. *Nature*, 2005, 436(7052):793-800
- [46] Yu Y S, Rambo T, Currie J, Sasaki C, Kim H R, Collura K, Thompson S, Simmons J, Yang T J, Nah G, Patel A J, Thurmond S, Henry D, Oates R, Palmer M, Pries G, Gibson J, Anderson H, Paradkar M, Crane L, Dale J, Carver M B, Wood T, Frisch D, Engler F, Soderlund C, Palmer L E, Tetylman L, Nascimento L, de la Bastide M, Spiegel L, Ware D, O'Shaughnessy A, Dike S, Dedhia N, Preston R, Huang E, Ferraro K, Kuit K, Miller B, Zutavern T, Katzenberger F, Muller S, Balija V, Martienssen R A, Stein L, Minx P, Johnson D, Cordum H, Mardis E, Cheng Z K, Jiang J M, Wilson R, McCombie W R, Wing R A, Yuan Q P, Shu O Y, Liu J, Jones K M, Gansberger K, Moffat K, Hill J, Tsitrin T, Overton L, Bera J, Kim M, Jin S H, Tallon L, Cieccko A, Pai G, Van Aken S, Utterback T, Reidmuller S, Bormann J, Feldblyum T, Hsiao J, Zismann V, Blunt S, de Vazeilles A, Shaffer T, Koo H, Suh B, Yang Q, Haas B, Peterson J, Perlea M, Volfovsky N, Wortman J, White O, Salzberg S L, Fraser C M, Buell C R, Messing J, Song R T, Fuks G, Llaca V, Kovchak S, Young S, Bowers J E, Paterson A H, Johns M A, Mao L, Pan H Q, Dean R A, Cons R C S. In-depth view of structure, activity, and evolution of rice chromosome 10[J]. *Science*, 2003, 300(5625):1566-1569
- [47] Guo X, Ruan S, Hu W, Ca D G, Fan L J. Chloroplast DNA insertions into the nuclear genome of rice: The genes, sites and ages of insertion involved [J]. *Functional and Integrative Genomics*, 2008, 8(2):101-108
- [48] Wang D, Lloyd A H, Timmis J N. Environmental stress increases the entry of cytoplasmic organellar DNA into the nucleus in plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(7):2444-2448
- [49] Knoop V, Unseld M, Marienfeld J, Brandt P, Sunkel S, Ullrich

- H, Brennicke A. *copia*-, *gypsy*- and LINE-like retrotransposon fragments in the mitochondrial genome of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Genetics*, 1996, 142(2): 579-585
- [50] Bergthorsson U, Richardson A O, Young G J, Goertzen L R, Palmer J D. Massive horizontal transfer of mitochondrial genes from diverse land plant donors to the basal angiosperm *Amborella* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(51): 17747-17752
- [51] Smith D R. Mitochondrion-to-plastid DNA transfer; It happens [J]. *New Phytologist*, 2014, 202(3): 736-738
- [52] Goremykin V V, Salamini F, Velasco R, Viola R. Mitochondrial DNA of *Vitis vinifera* and the issue of rampant horizontal gene transfer [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2009, 26(1): 99-110
- [53] Straub S C K, Cronn R C, Edwards C, Fishbein M, Liston A. Horizontal transfer of DNA from the mitochondrial to the plastid genome and its subsequent evolution in milkweeds (Apocynaceae) [J]. *Genome Biology and Evolution*, 2013, 5(10): 1872-1885
- [54] Gould S B, Waller R R, McFadden G I. Plastid evolution [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008(59): 491-517
- [55] Neuhaus H E, Emes M J. Nonphotosynthetic metabolism in plastids [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 2000(51): 111-140
- [56] Martin W. Gene transfer from organelles to the nucleus; frequent and in big chunks [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(15): 8612-8614
- [57] Molina J, Hazzouri K M, Nickrent D, Geisler M, Meyer R S, Pentony M M, Flowers J M, Pelsler P, Barcelona J, Inovejas S A, Uy I, Yuan W, Wilkins O, Michel C I, Locklear S, Concepcion G P, Purugganan M D. Possible loss of the chloroplast genome in the parasitic flowering plant *Rafflesia lagascae* (Rafflesiaceae) [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2014, 31(4): 793-803
- [58] Blanchard J L, Schmidt G W. Pervasive migration of organellar DNA to the nucleus in plants [J]. *Journal of Molecular Evolution*, 1995, 41(4): 397-406
- [59] Wang D, Wu Y W, Shih A C C, Wu C S, Wang Y N, Chaw S M. Transfer of chloroplast genomic DNA to mitochondrial genome occurred at least 300 MYA [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2007, 24(9): 2040-2048
- [60] Hao W L, Palmer J D. Fine-scale mergers of chloroplast and mitochondrial genes create functional, transcompartmentally chimeric mitochondrial genes [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(39): 16728-16733
- [61] Liu G Z, Cao D D, Li S S, Su A G, Geng J N, Grover C E, Hu S N, Hua J P. The complete mitochondrial genome of *Gossypium hirsutum* and evolutionary analysis of higher plant mitochondrial genomes [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(8): e69476
- [62] Davis C C, Wurdack K J. Host-to-parasite gene transfer in flowering plants: Phylogenetic evidence from malpighiales [J]. *Science*, 2004, 305(5684): 676-678
- [63] Mower J P, Stefanovic S, Young G J, Palmer J D. Plant genetics: Gene transfer from parasitic to host plants [J]. *Nature*, 2004, 432(7014): 165-166
- [64] Barkman T J, McNeal J R, Lim S H, Coat G, Croom H B, Young N D, dePamphilis C W. Mitochondrial DNA suggests at least 11 origins of parasitism in angiosperms and reveals genomic chimerism in parasitic plants [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2007(7): 248
- [65] Nikolov L A, Tomlinson P B, Manickam S, Endress P K, Kramer E M, Davis C C. Holoparasitic Rafflesiaceae possess the most reduced endophytes and yet give rise to the world's largest flowers [J]. *Annals of Botany*, 2014, 114(2): 233-242
- [66] Davis C C, Xi Z. Horizontal gene transfer in parasitic plants [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2015(26): 14-19
- [67] Kim G, LeBlanc M L, Wafula E K, Depamphilis C W, Westwood J H. Genomic-scale exchange of mRNA between a parasitic plant and its hosts [J]. *Science*, 2014, 345(6198): 808-811
- [68] Nickrent D L, Blarer A, Qiu Y L, Vidal-Russell R, Anderson F E. Phylogenetic inference in Rafflesiales: The influence of rate heterogeneity and horizontal gene transfer [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2004(4): 40
- [69] Skippington E, Barkman T J, Rice D W, Palmer J D. Miniaturized mitogenome of the parasitic plant *Viscum scurruloideum* is extremely divergent and dynamic and has lost all *nad* genes [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(27): E3515-E3524
- [70] Bergthorsson U, Adams K L, Thomason B, Palmer J D. Widespread horizontal transfer of mitochondrial genes in flowering plants [J]. *Nature*, 2003, 424(6945): 197-201
- [71] Park J M, Manen J F, Schneeweiss G M. Horizontal gene transfer of a plastid gene in the non-photosynthetic flowering plants *Orobanche* and *Phelipanche* (Orobanchaceae) [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2007, 43(3): 974-985
- [72] Li X, Zhang T C, Qiao Q, Ren Z, Zhao J, Yonezawa T, Hasegawa M, Crabbe M J, Li J, Zhong Y. Complete chloroplast genome sequence of holoparasite *Cistanche deserticola* (Orobanchaceae) reveals gene loss and horizontal gene transfer from its host *Haloxylon ammodendron* (Chenopodiaceae) [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(3): e58747
- [73] Xi Z X, Wang Y G, Bradley R K, Sugumaran M, Marx C J, Rest J S, Davis C C. Massive mitochondrial gene transfer in a parasitic flowering plant clade [J]. *PLoS Genetics*, 2013, 9(2): e1003265
- [74] Yoshida S, Maruyama S, Nozaki H, Shirasu K. Horizontal gene transfer by the parasitic plant *Striga hermonthica* [J]. *Science*,

- 2010,328(5982):1128-1128
- [75] Xi Z X, Bradley R K, Wurdack K J, Wong K, Sugumaran M, Bombliès K, Rest J S, Davis C C. Horizontal transfer of expressed genes in a parasitic flowering plant [J]. *BMC Genomics*, 2012(13):227
- [76] Zhang Y T, Fernandez-Aparicio M, Wafula E K, Das M, Jiao Y, Wickett N J, Honaas L A, Ralph P E, Wojciechowski M F, Timko M P, Yoder J I, Westwood J H, Depamphilis C W. Evolution of a horizontally acquired legume gene, *albumin 1*, in the parasitic plant *Phelipanche aegyptiaca* and related species [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2013(13):48
- [77] Zhang D L, Qi J F, Yue J P, Huang J L, Sun T, Li S P, Wen J F, Hettenhausen C, Wu J S, Wang L, Zhuang H F, Wu J Q, Sun G L. Root parasitic plant *Orobancha aegyptiaca* and shoot parasitic plant *Cuscuta australis* obtained Brassicaceae-specific strictosidine synthase-like genes by horizontal gene transfer [J]. *BMC Plant Biology*, 2014(14):19
- [78] Mower J P, Stefanovic S, Hao W, Gummow J S, Jain K, Ahmed D, Palmer J D. Horizontal acquisition of multiple mitochondrial genes from a parasitic plant followed by gene conversion with host mitochondrial genes [J]. *BMC Biology*, 2010,8:150
- [79] Davis C C, Anderson W R, Wurdack K J. Gene transfer from a parasitic flowering plant to a fern [J]. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 2005, 272(1578):2237-2242
- [80] Stegemann S, Bock R. Exchange of genetic material between cells in plant tissue grafts [J]. *Science*, 2009, 324(5927):649-651
- [81] Stegemann S, Keuthe M, Greiner S, Bock R. Horizontal transfer of chloroplast genomes between plant species [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(7):2434-2438
- [82] Thyssen G, Svab Z, Maliga P. Cell-to-cell movement of plastids in plants [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(7):2439-2443
- [83] Hao J J, Jia X H, Yu J W, Deng S. Direct visualization of horizontal gene transfer in cotton plants [J]. *Journal of Heredity*, 2014, 105(6)kk:834-836
- [84] 郑国锴. 细胞生物学[M]. 第 2 版. 北京: 高等教育出版社, 1992
Zheng G C. *Cell Biology* [M]. 2nd Ed. Beijing: Higher Education Press, 1992 (in Chinese)
- [85] Finnegan D J. Transposable elements in eukaryotes [J]. *International Review of Cytology*, 1985(93):281-326
- [86] Finnegan D J. Transposable elements and DNA transposition in eukaryotes [J]. *Current Opinion in Cell Biology*, 1990, 2(3):471-477
- [87] Le Rouzic A, Boutin T S, Capy P. Long-term evolution of transposable elements [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(49):19375-19380
- [88] Kazazian H H, Jr. Mobile elements: Drivers of genome evolution [J]. *Science*, 2004, 303(5664):1626-1632
- [89] Wicker T, Sabot F, Hua-Van A, Bennetzen, J L, Capy P, Chalhoub B, Flavell A, Leroy P, Morgante M, Panaud O, Paux E, SanMiguel P, Schulman A H. A unified classification system for eukaryotic transposable elements [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2007, 8(12):973-982
- [90] Diao X, Freeling M, Lisch D. Horizontal transfer of a plant transposon [J]. *PLoS Biology*, 2006, 4(1):e5
- [91] Roulin A, Piegu B, Wing R A, Panaud O. Evidence of multiple horizontal transfers of the long terminal repeat retrotransposon RIRE1 within the genus *Oryza* [J]. *Plant Journal*, 2008, 53(6):950-959
- [92] Wang D, Qu Z P, Adelson D L, Zhu J K, Timmis J N. Transcription of nuclear organellar DNA in a model plant system [J]. *Genome Biology and Evolution*, 2014, 6(6):1327-1334

责任编辑: 杨爱东