

农业生物技术

MITE 类转座子 *mPing* 在水稻不同亚种间的差异分析

张宁^{1*}, 阮亚男^{1*}, 王姗姗^{1,2}, 刘洋¹, 赵宸¹, 王晶晶¹, 王凯玺³, 王艳丽¹, 王红艳¹

1 辽宁大学 生命科学院 植物表观遗传与进化实验室, 辽宁 沈阳 110036

2 西藏自治区农牧科学院农业研究所 品种资源研究室, 西藏 拉萨 850000

3 辽宁省水土保持研究所, 辽宁 朝阳 122000

张宁, 阮亚男, 王姗姗, 等. MITE 类转座子 *mPing* 在水稻不同亚种间的差异分析. 生物工程学报, 2016, 32(9): 1264–1272.

Zhang N, Ruan YN, Wang SS, et al. Comparison of MITE transposons *mPing* in different rice subspecies. Chin J Biotech, 2016, 32(9): 1264–1272.

摘要: *mPing* 是水稻中第一个被鉴定出的有活性的 MITE 类转座子, 为了探索 *mPing* 在水稻粳稻品种日本晴和籼稻品种 93-11 基因组中的分布差异, 本研究首先运用 Southern 杂交的方法初步检测 *mPing* 在两个亚种中拷贝数的差异, 然后通过同源性探寻方法发现, *mPing* 在水稻亚种日本晴和 93-11 基因组中拷贝数分别为 52 和 14, 并且日本晴基因组中的 *mPing* 均为 *mPing*-1, 93-11 中 *mPing*-1 的拷贝数为 3, *mPing*-2 的拷贝数为 11。通过分析 *mPing* 上下游 5 kb 侧翼序列发现 *mPing* 在日本晴和 93-11 中分别与 23 和 3 个已知基因相关联。本研究为阐明以 *mPing* 的分布多样性为主要原因的粳稻和籼稻之间的遗传差异提供初步理论基础。

关键词: 粳稻, 籼稻, 转座子, *mPing*, 水稻

Comparison of MITE transposons *mPing* in different rice subspecies

Ning Zhang^{1*}, Yanan Ruan^{1*}, Shanshan Wang^{1,2}, Yang Liu¹, Chen Zhao¹, Jingjing Wang¹, Kaixi Wang³, Yanli Wang¹, and Hongyan Wang¹

1 Laboratory of Plant Epigenetics and Evolution, School of Life Science, Liaoning University, Shenyang 110036, Liaoning, China

2 Germplasm Resources Laboratory, Tibet Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Lhasa 850000, Tibet, China

3 Liaoning Institute of Soil and Water Conservation, Chaoyang 122000, Liaoning, China

Abstract: The *mPing* family is the first active MITE TE family identified in rice genome. In order to compare the

Received: December 25, 2015; **Accepted:** April 12, 2016

Supported by: Natural Science Foundation of China (No. 31100172), Program for Liaoning Excellent Talents in University (No. LJQ2013003), Youth Foundation of Liaoning University (No. 2010LDQN04).

Corresponding author: Hongyan Wang. Tel: +86-24-62202232; E-mail: hongyan2003@126.com

*These authors contributed equally to this work.

国家自然科学基金 (No. 31100172), 辽宁省高等学校优秀人才支持计划 (No. LJQ2013003), 辽宁大学青年科研基金 (No. 2010LDQN04) 资助。

compositions and distributions of *mPing* family in the genomes of two rice subspecies *japonica* (cv. Nipponbare) and *indica* (cv. 93-11), we initially estimated the copy numbers of *mPing* family in those two subspecies using Southern blot and then confirmed the results by searching homologous copies in each reference genome using Blastn program, which turned out to have 52 and 14 *mPing* copies in corresponding reference genome, respectively. All *mPing* members in Nipponbare genome belong to *mPing*-1, while there are 3 *mPing*-1 and 11 *mPing*-2 copies in 93-11 genome. By further investigating the 5-kb flanking sequences of those *mPing* copies, it was found that 23 and 3 protein-coding genes in Nipponbare and 93-11 genome are residing adjacent to those *mPing* copies respectively. These results establish the preliminary theoretical foundation for further dissecting the genetic differences of *japonica* and *indica* rice in terms of the diversities and distributions of their component *mPing*.

Keywords: *Japonica*, *Indica*, transposon, *mPing*, rice

转座子 (Transpososable elements 或 transposons) 是指基因组中可移动或复制自身 DNA 并整合到新位点的 DNA 片段^[1]。转座子在基因组中常常具有很多拷贝,是真核生物基因组重要的组成部分^[2]。人类基因组中转座子约占整个基因组的 45%,植物中约为 50%–90%^[3]。由于转座子激活可造成基因的失活或缺失、基因组重排、甚至是着丝粒区序列的进化和分化^[4-7],因此对于研究基因组结构、侧翼基因表达调控以及物种进化等都起到重要作用^[3]。

根据转座方式可将转座子分为两类:Class I 称为反转录转座子 (Retrotransposon),是利用 RNA 介导的转座^[8]。根据其是否包含有长末端重复序列 (LTR),分为 LTR 类反转座子 (LTR retrotransposon) 和非 LTR 类反转座子 (Non-LTR retrotransposon),由于其利用复制/插入方式实现转座,因此可改变基因组的大小^[3]。Class II 称为转座子 (Transposons),是利用 DNA 介导转座。根据其转座的自主性,可分为自主性转座子 (Autonomous element)、非自主性转座子 (Non-autonomous element) 及微型反向重复转座子 (Miniature inverted-repeat transposable element, MITE),由于其利用切除/修复方式实现转座,因此基因组大小一般不会发生改变^[9-10]。

MITE 类转座子是一类在植物中分布广泛

的非自主性转座子,自身不具编码转座酶的基因,序列只有 100–500 bp^[11],常常位于基因组的常染色质区^[12-13]。水稻中第一个被鉴定的有活性的 MITE 类转座子是 *mPing* (GenBank Accession No. BK000588),序列长 430 bp^[14],*mPing* 的结构中包括 15 bp 的 TIRs (Terminal inverted repeats),但不带有 ORF (Open reading frame),它的转座依靠自主类转座子 *Ping* 或 *Pong* 的 ORF2 编码的转座酶进行转座^[15-17]。*mPing* 在水稻中的突变体有两种类型:*mPing*-1 和 *mPing*-2,其中 *mPing*-1 序列长 430 bp,*mPing*-2 序列长 419 bp^[18]。

水稻作为世界一半人口的食物来源,对人类的生存与发展有着重要的意义,在其 9 000 多年的驯化历史中^[18-19],有 20 多个稻属物种,其主要分化为籼稻 *Indica* 和粳稻 *Japonica* 两种生态型^[20]。籼稻和粳稻有着形态、生理、遗传等方面的差异。比如籼稻植株一般高于粳稻植株,抗倒伏能力较强,发芽较快,分蘖数较强,但籼稻比粳稻有更高的净光合速率^[21];蔡星星等^[20]利用籼稻 93-11 和粳稻日本晴基因组序列的差异片段进行研究,结果显示这两种生态型全基因序列具有很大的差异性。*mPing* 的拷贝数差异就是其中的一个原因,为了更加完整地探寻 *mPing* 在水稻亚种分化以及基因组形成中的

可能作用,本研究主要运用 Southern 杂交分析并结合生物信息学的方法,利用日本晴和 93-11 全基因组信息,对 *mPing* 在水稻两个亚种基因组中的结构特点、分布特征、以及 *mPing* 的插入对侧翼基因的影响进行研究,探寻 *mPing* 在水稻亚种形成过程中的可能作用。本研究为阐明粳稻和籼稻之间的遗传差异、探索粳稻和籼稻的进化历史提供初步理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料来源

本研究采用的实验材料为粳稻品种日本晴 (*Oryza sativa Japonica. cv. Nipponbare*) 和籼稻品种 93-11 (*Oryza sativa Indica. cv. 93-11*)。

1.2 Southern 杂交

利用 *Hind* III (购自 New England Biolabs 公司) 分别对日本晴和 93-11 的 DNA 样品进行酶切,选取这个酶的目的旨在 *mPing* 中不存在 *Hind* III 的酶切位点,因此我们可以估测 *mPing* 在这两个水稻亚种中的拷贝数。根据 Shan 等^[5]提供的方法进行 Southern 杂交分析,以 *mPing*-1 (AB087615) 全长设计探针引物(由上海生工生物技术有限公司合成),具体序列为 *mPing*-1 (positions 6-430): forward, 5'-GTCACAATGGG GGTTCACT-3', reverse, 5'-GGCCAGTCACA ATGGCTAGT-3'。

1.3 生物信息学及比较基因组学

mPing-1 (AB087615) 的基因序列在 NCBI 网站 (<http://archive-dtd.ncbi.nlm.nih.gov/>) 中下载,根据 *mPing*-1 的序列,可得到 *mPing*-2 的序列^[18]。根据 GRAMENE (<http://www.gramene.org/>) 网站,做 Blast 分析获得 *mPing* 在日本晴和 93-11 中的拷贝信息,根据 RICE-MAP

(<http://www.ricemap.org/>) 数据库网站,可得到该 *mPing* 拷贝所在染色体的上下游 5 kb 的碱基序列信息,再根据 KOME 数据库(<http://cdna01.dna.affrc.go.jp/cDNA/>),E 值设为 0,即只有 100% 同源序列才被挑选出来,以此方法进行同源性探寻可得到侧翼序列的外显子信息及表达蛋白的功能信息。

2 结果与分析

2.1 日本晴和 93-11 的 Southern 杂交分析

通过 *Hind* III 酶切的 Southern 杂交分析可保守估测 *mPing* 在日本晴和 93-11 中的拷贝数。由结果可知(图 1),*mPing* 在日本晴中和 93-11 中均存在,且 *mPing* 在两亚种中的数量是不同的,在日本晴中的拷贝数明显多于 93-11,说明 *mPing* 在水稻亚种的分布有明显的差异,暗示其在物种分化中可能存在某些作用。

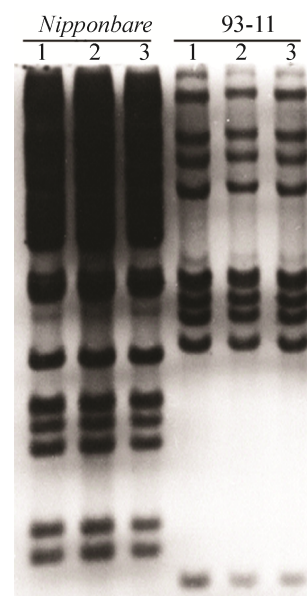


图 1 *mPing* 在日本晴和 93-11 中的 Southern 杂交分析
Fig. 1 Analysis of *mPing* in *Nipponbare* and 93-11 in the Southern blotting hybridization patterns. 1-3 means repeating three times.

2.2 mPing 不同拷贝在籼稻品种 93-11 和粳稻品种日本晴基因组中的定位情况

为了进一步确定 mPing 在两个亚种中的差别信息,通过同源性探寻方法,对 mPing 进行定位分析。结果表明,mPing 在水稻亚种中分布数量和位置均不相同(表 1,表 2),mPing 在 93-11 中的拷贝数是 14(图 2),在日本晴中的拷贝数是 52(图 3)。其中 93-11 中 mPing-1 的拷贝数是 3,mPing-2 的拷贝数是 11,日本晴中的 mPing 均为 mPing-1,mPing 在日本晴中的拷贝数是 93-11 的 3.7 倍。此外,日本晴每条染色体均有 mPing 的分布,拷贝数最多的是 10 号染色体,最少的是 1 号染色体,93-11 中 7、8、10 号染色体没有 mPing 的拷贝,1 号染色体上的拷贝数最多,为 3 个拷贝。mPing 在日本晴和 93-11 基因组中结构特点和分布特征的多样性,进一步说明它们是导致水稻不同亚种间基因组差异的原因。

2.3 日本晴与 93-11 的 mPing 插入位点侧翼序列分析

转座子的转座会影响其侧翼基因的表达,在基因的结构和进化过程中具有重要的作用^[8]。因此对 mPing 所有拷贝的侧翼序列上下游 5 kb 进行功能基因的同源性探寻。研究发现,mPing 插入到了日本晴基因组中的某些基因的上游、下游以及内部,93-11 基因组中的某些基因的上游和下游。日本晴中有 23 个 mPing 侧翼序列与已知功能基因有 100%的同源性,这些已知基因中有与拟南芥相关的转座酶蛋白基因、与抗性相关的蛋白基因等(表 3)。同时,mPing 插入到了 1 号染色体中的 AK073838,11 号染色体中的 AK109523,12 号染色体中的 AK243131 基因的 内部。93-11 中有 3 个 mPing 侧翼序列与已知的功能基因有 100%的同源性,且 mPing 均插入到了基因的上游区域(表 4)。

表 1 mPing 在日本晴基因组中的定位信息

Table 1 Location information of mPing in *Nipponbare* genome

Copy	Ori	Chr	Start	End	%ID	Length	Type
1	+	1	17 513 834	17 514 263	100.00	430	mPing-1
2	+	1	23 332 547	23 332 976	100.00	430	mPing-1
3	+	1	24 779 771	24 780 200	100.00	430	mPing-1
4	+	1	25 261 112	25 261 541	100.00	430	mPing-1
5	+	1	29 931 517	29 931 946	100.00	430	mPing-1
6	+	2	214 437	214 866	100.00	430	mPing-1
7	+	2	617 949	618 378	100.00	430	mPing-1
8	+	2	13 161 938	13 162 367	100.00	430	mPing-1
9	+	2	18 534 787	18 535 216	99.77	430	mPing-1
10	+	2	22 549 115	22 549 544	100.00	430	mPing-1
11	+	2	28 008 341	28 008 770	99.77	430	mPing-1
12	+	2	29 244 327	29 244 756	100.00	430	mPing-1
13	+	3	5 504 299	5 504 728	100.00	430	mPing-1
14	+	3	6 513 589	6 514 018	100.00	430	mPing-1
15	+	3	9 240 074	9 240 503	100.00	430	mPing-1

续表 1

16	+	3	9 427 120	9 427 549	100.00	430	mPing-1
17	+	3	9 568 670	9 569 099	100.00	430	mPing-1
18	+	3	12 735 756	12 736 185	99.77	430	mPing-1
19	+	3	17 575 717	17 576 146	100.00	430	mPing-1
20	+	3	21 360 120	21 360 549	100.00	430	mPing-1
21	+	3	21 026 572	21 027 001	100.00	430	mPing-1
22	+	3	34 592 545	34 592 974	99.77	430	mPing-1
23	+	4	19 021 060	19 021 489	99.77	430	mPing-1
24	+	4	33 021 868	33 022 297	100.00	430	mPing-1
25	+	4	34 302 847	34 303 276	100.00	430	mPing-1
26	+	4	34 688 306	34 688 735	100.00	430	mPing-1
27	+	4	35 421 806	35 422 235	99.77	430	mPing-1
28	+	5	18 747 498	18 747 927	100.00	430	mPing-1
29	+	5	19 328 618	19 329 047	100.00	430	mPing-1
30	+	5	22 235 594	22 236 023	100.00	430	mPing-1
31	+	6	13 737 618	13 738 047	100.00	430	mPing-1
32	+	6	18 136 422	18 136 851	100.00	430	mPing-1
33	+	6	23 521 641	23 521 893	99.60	253	mPing-1
33	+	6	23 526 804	23 526 981	100.00	178	mPing-1
34	+	6	30 099 538	30 099 967	99.77	430	mPing-1
35	+	7	4 560 975	4 561 404	100.00	430	mPing-1
36	+	8	1 019 672	1 020 101	100.00	430	mPing-1
37	+	8	4 712 970	4 713 399	100.00	430	mPing-1
38	+	8	16 683 588	16 684 017	100.00	430	mPing-1
39	+	8	20 442 416	20 442 845	100.00	430	mPing-1
40	+	8	20 674 237	20 674 666	100.00	430	mPing-1
41	+	8	28 186 241	28 186 670	100.00	430	mPing-1
42	+	9	694 483	694 912	99.77	430	mPing-1
43	+	9	16 698 141	16 698 570	99.77	430	mPing-1
44	+	10	4 320 421	4 320 850	100.00	430	mPing-1
45	+	10	21 716 391	21 716 819	99.77	430	mPing-1
46	+	11	393 598	394 027	100.00	430	mPing-1
47	+	11	23 200 105	23 200 534	100.00	430	mPing-1
48	+	12	839 604	840 033	100.00	430	mPing-1
49	+	12	1 045 463	1 045 892	100.00	430	mPing-1
50	+	12	2 734 541	2 734 970	99.77	430	mPing-1
51	+	12	3 285 787	3 286 216	100.00	430	mPing-1
52	+	12	9 951 106	9 951 535	100.00	430	mPing-1

表 2 *mPing* 在 93-11 基因组中的定位信息Table 2 Location information of *mPing* in 93-11 genome

Copy	Ori	Chr	Start	End	%ID	Length	Type
1	+	1	28 368 367	28 368 786	100.00	420	<i>mPing</i> -2
2	+	1	12 119 746	12 119 983	100.00	238	<i>mPing</i> -2
2	+	1	12 119 565	12 119 742	100.00	178	<i>mPing</i> -2
3	+	1	13 010 583	13 010 823	99.59	241	<i>mPing</i> -2
3	+	1	13 010 835	13 011 012	100.00	178	<i>mPing</i> -2
4	+	2	30 104 358	30 104 595	100.00	238	<i>mPing</i> -2
4	+	2	30 104 177	30 104 354	100.00	178	<i>mPing</i> -2
5	+	3	31 477 707	3 477 884	99.44	178	<i>mPing</i> -2
5	+	3	31 477 888	31 478 125	100.00	238	<i>mPing</i> -2
6	+	4	31 613 909	31 614 146	100.00	238	<i>mPing</i> -2
6	+	4	31 614 150	31 614 327	99.44	178	<i>mPing</i> -2
7	+	4	34 250 349	34 250 586	100.00	238	<i>mPing</i> -2
7	+	4	34 250 590	34 250 767	99.44	178	<i>mPing</i> -2
8	+	5	23 911 981	23 912 158	100.00	178	<i>mPing</i> -2
8	+	5	23 912 162	23 912 399	99.58	238	<i>mPing</i> -2
9	+	5	3 467 412	3 467 589	100.00	178	<i>mPing</i> -2
9	+	5	3 467 593	3 467 830	100.00	238	<i>mPing</i> -2
10	+	6	5 018 844	5 019 273	100.00	430	<i>mPing</i> -1
11	+	9	7 850 636	7 850 813	99.44	178	<i>mPing</i> -2
11	+	9	7 850 817	7 851 054	100.00	238	<i>mPing</i> -2
12	+	11	14 458 178	14 458 355	100.00	178	<i>mPing</i> -2
12	+	11	14 458 359	14 458 596	100.00	238	<i>mPing</i> -2
13	+	11	17 209 369	17 209 686	95.61	319	<i>mPing</i> -1
13	+	11	17 209 678	17 209 814	93.43	137	<i>mPing</i> -1
14	+	12	17 627 576	17 628 005	100.00	430	<i>mPing</i> -1

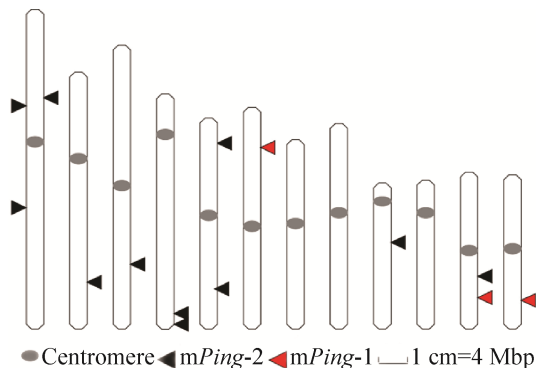
图 2 *mPing* 在 93-11 基因组染色体上的定位

Fig. 2 Chromosomal location of *mPing* in 93-11 genome.

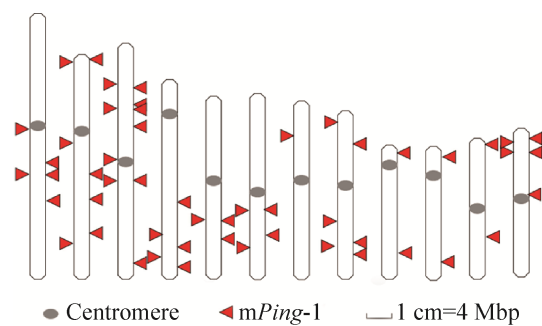
图 3 *mPing* 在日本晴基因组染色体上的定位

Fig. 3 Chromosomal location of *mPing* in *Nipponbare* genome.

表 3 日本晴中 *mPing* 的侧翼序列分析Table 3 Sequence analysis of *mPing* flanking regions in *Nipponbare*

Chromosome	GenBank Accession No.	Flanking sequence	Putative protein function predicted by blast X
1-1	AK073838	Up	<i>Hordeum vulgare</i> BRI1 mRNA for putative brassinosteroid-insensitive protein 1, complete cds.
1-2	AK100804	Up	<i>Arabidopsis thaliana</i> clone 94974 mRNA, complete sequence.
	AK073838	Down	<i>Hordeum vulgare</i> BRI1 mRNA for putative brassinosteroid-insensitive protein 1, complete cds.
1-4	AK071288	Up	<i>Arabidopsis thaliana</i> mutator-like transposase-like protein (MQK4.25) mRNA, complete cds.
	AK069334	Down	<i>Arabidopsis thaliana</i> putative protein (At5g19590) mRNA, complete cds.
1-5	AK122047	Up	<i>Triticum aestivum</i> clone wlp1c.pk006.j5: fis, full insert mRNA sequence.
3-1	AK061148	Up	<i>Zea mays</i> (clone wus11032) mRNA sequence.
	AK111899	Down	<i>Zea mays</i> ZmRR8 mRNA for response regulator 8, complete cds.
4-2	AK121689	Up	<i>Daucus carota</i> pskr mRNA for phyto-sulfokine receptor, complete cds.
	AK071468	Down	<i>Arabidopsis thaliana</i> AT5g42940/MBD2_14 mRNA, complete cds.
4-4	AK068257	Up	<i>Arabidopsis thaliana</i> At1g71010 mRNA, complete cds.
5-1	AK288267	Up	AY518220 <i>Oryza sativa</i> (<i>Indica</i> cultivar-group) NBS-LRR-like protein A (NL-A), NBS-LRR-like protein B (NL-B), NBS-LRR-like protein C (NL-C), and NBS-LRR-like protein D (NL-D) genes, complete cds.
6-1	AK242258	Up	AY459336 <i>Oryza sativa</i> (<i>Japonica</i> cultivar-group) clone CL034244.2 R2R3-MYB gene region.
6-5	AK068363	Up	<i>Arabidopsis thaliana</i> unknown protein (At3g15310) mRNA, complete cds.
7-1	AK063035	Up	<i>Triticum aestivum</i> clone wr1.pk182.b10: fis, full insert mRNA sequence.
8-1	AK120080	Up	<i>Arabidopsis thaliana</i> At1g71010 mRNA, complete cds.
8-3	AK100130	Up	<i>Arabidopsis thaliana</i> putative DNA-binding protein (At1g50410) mRNA, complete cds.
8-4	AK288678	Up	AF259976 <i>Oryza sativa</i> subsp. <i>indica</i> polyprotein mRNA, complete cds.
	AK288293	Down	AB110444 <i>Oryza sativa</i> (<i>Japonica</i> cultivar-group) rf-1 gene for fertility restorer, hypothetical proteins, complete cds.
8-5	AK105950	Up	<i>Lycopersicon esculentum</i> putative anthocyanin permease mRNA, complete cds.
11-1	AK109523	Up	<i>Arabidopsis thaliana</i> laccase (lac1) mRNA, complete cds.
	AK109523	Down	<i>Arabidopsis thaliana</i> laccase (lac1) mRNA, complete cds.
11-2	AK070903	Up	<i>Arabidopsis thaliana</i> unknown protein (At1g14330/F14L17_7) mRNA, complete cds.
12-1	AK120100	Up	<i>Prunus dulcis</i> SLFd mRNA for S locus F-box protein d, complete cds.
12-2	AK243131	Up	AB180961 <i>Oryza sativa</i> (<i>Japonica</i> cultivar-group) OsSCR mRNA for SCARECROW, complete cds.
	AK243131	Down	AB180961 <i>Oryza sativa</i> (<i>Japonica</i> cultivar-group) OsSCR mRNA for SCARECROW, complete cds.

表 4 93-11 中 mPing 的侧翼序列分析

Table 4 Sequence analysis of mPing flanking regions in 93-11

Chromosome	GenBank Accession No.	Flanking sequence	Putative protein function predicted by blast X
1-1	AK100804	Up	<i>Arabidopsis thaliana</i> clone 94974 mRNA, complete sequence.
5-1	AK102420	Up	<i>Arabidopsis thaliana</i> MFP2 mRNA, complete cds.
5-2	AK120742	Up	<i>Physcomitrella patens</i> mRNA for PPR986-12, complete cds.

3 讨论

转座子的移动会影响宿主基因组的结构、功能和进化^[2-5,22-26]。在本研究中,我们以 MITE 类转座子 mPing 为研究对象,探讨了以其多样性为主要原因的水稻亚种间的基因组差异。结果表明,在日本晴和 93-11 基因组中, mPing 的分布和类型均有较大差异。日本晴基因组中只存在 mPing-1 一种类型,共有 52 个拷贝;93-11 基因组中有 mPing 14 个,包括 3 个 mPing-1 和 11 个 mPing-2。这与 Hu 等的研究结果,粳稻品种中 mPing-1 所占比例高于 mPing-2,而籼稻品种 mPing-2 所占比例高于 mPing-1 一致^[18]。mPing 在水稻亚种基因组中分布比例和位置的差异,暗示 mPing 在水稻驯化历史中有着不可忽视的作用;同时, mPing 有望作为一种分子标签来快速鉴别水稻亚种。另一方面, mPing 往往会插入到基因中或者基因附近^[14],为了研究 mPing 与侧翼基因的关系,本研究对 mPing 所在位置的上下游延伸 5 kb 序列进行功能基因的同源性探寻,发现日本晴中有 24 个序列与已知基因序列 100%同源,93-11 中有 3 个序列与已知基因 100%同源,并且日本晴中有 3 个基因内部插入了 mPing,这 3 个基因与抗性基因、漆酶基因和细胞分裂基因有关,暗示着 mPing 在调控这 3 类基因表达的过程中存在一定的潜在影响。同时,日本晴和 93-11 中除了 1 个已知基因

相同,剩余基因不相同,说明这些原因可能是导致日本晴和 93-11 基因组差异性的原因。然而 mPing 的插入机制、它在宿主基因组中对侧翼基因表达的影响、及其在水稻进化历史中的作用,有待进一步探索和研究。

REFERENCES

- [1] McClintock B. Chromosome organization and genic expression. Cold Spring Harb Symp Quant Biol, 1951, 16: 13–47.
- [2] Roffler S, Wicker T. Genome-wide comparison of Asian and African rice reveals high recent activity of DNA transposons. Mob DNA, 2015, 6: 8.
- [3] Feschotte C, Jiang N, Wessler SR. Plant transposable elements: where genetics meets genomics. Nat Rev Genet, 2002, 3(5): 329–341.
- [4] McClintock B. The significance of responses of the genome to challenge. Science, 1984, 226(4676): 792–801.
- [5] Shan XH, Liu ZL, Dong ZY, et al. Mobilization of the active MITE transposons mPing and Pong in rice by introgression from wild rice (*Zizania latifolia* Griseb.). Mol Biol Evol, 2005, 22(4): 976–990.
- [6] Michalak P. Epigenetic, transposon and small RNA determinants of hybrid dysfunctions. Heredity, 2009, 102(1): 45–50.
- [7] Gao DY, Jiang N, Wing RA, et al. Transposons play an important role in the evolution and diversification of centromeres among closely related species. Front Plant Sci, 2015, 6: 216.
- [8] Lisch D. How important are transposons for plant

- evolution?. *Nat Rev Genet*, 2013, 14(1): 49–61.
- [9] Shan XH, Lin XY, Long LK, et al. *In planta* mobilization of *mPing* and its putative autonomous element *Pong* in rice by hydrostatic pressurization. *J Exp Bot*, 2006, 57(10): 2313–2323.
- [10] WangHY, Chai Y, Chu XC, et al. Molecular characterization of a rice mutator-phenotype derived from an incompatible cross-pollination reveals transgenerational mobilization of multiple transposable elements and extensive epigenetic instability. *BMC Plant Biol*, 2009, 9: 63.
- [11] Jiang N, Feschotte C, Zhang XY, et al. Using rice to understand the origin and amplification of miniature inverted repeat transposable elements (MITEs). *Curr Opin Plant Biol*, 2004, 7(2): 115–119.
- [12] Zhang Q, Arbuckle J, Wessler SR. Recent, extensive, and preferential insertion of members of the miniature inverted-repeat transposable element family *Heartbreaker* into genic regions of maize. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97(3): 1160–1165.
- [13] Feng Q, Zhang YJ, Hao P, et al. Sequence and analysis of rice chromosome 4. *Nature*, 2002, 420(6913): 316–320.
- [14] Yasuda K, Tsukiyama T, Karki S, et al. Mobilization of the active transposon *mPing* in interspecific hybrid rice between *Oryza sativa* and *O. glaberrima*. *Euphytica*, 2013, 192(1): 17–24.
- [15] Jiang N, Bao ZR, Zhang XY, et al. An active DNA transposon family in rice. *Nature*, 2003, 421(6919): 163–167.
- [16] Kikuchi K, Terauchi K, Wada M, et al. The plant MITE *mPing* is mobilized in anther culture. *Nature*, 2003, 421(6919): 167–170.
- [17] Yang GJ, Zhang F, Hancock CN, et al. Transposition of the rice miniature inverted repeat transposable element *mPing* in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(26): 10962–10967.
- [18] Hu H, Mu J, Zhang HJ, et al. Differentiation of a miniature inverted transposable element (MITE) system in Asian rice cultivars and its inference for a diphyletic origin of two subspecies of Asian cultivated rice. *J Integr Plant Biol*, 2006, 48(3): 260–267.
- [19] Khush GS. Origin, dispersal, cultivation and variation of rice. *Plant Mol Biol*, 1997, 35(1/2): 25–34.
- [20] Cai XX, Liu J, Chou YQ, et al. Differentiation of *Indica-Japonica* rice revealed by insertion/deletion fragments obtained from comparative genomic study of DNA sequences between 93-11 (*Indica*) and *Nipponbare* (*Japonica*). *J Fudan Univ: Nat Sci*, 2006, 45(3): 309–315 (in Chinese).
蔡星星, 刘晶, 仇吟秋, 等. 籼稻 93-11 和粳稻日本晴 DNA 插入缺失差异片段揭示的水稻籼-粳分化. *复旦学报: 自然科学版*, 2006, 45(3): 309–315.
- [21] Zhang Z, Mao T, Li X, et al. Research on difference and classification of *Indica-japonica* subspecies at Asian cultivated rice. *North Rice*, 2013, 43(2): 66–69 (in Chinese).
张战, 毛艇, 李鑫, 等. 亚洲栽培稻籼粳亚种差异及主要分类方法研究进展. *北方水稻*, 2013, 43(2): 66–69.
- [22] Marillonnet S, Wessler SR. Retrotransposon insertion into the maize *waxy* gene results in tissue-specific RNA processing. *Plant Cell*, 1997, 9(6): 967–978.
- [23] Wang HY, Tian Q, Ma YQ, et al. Transpositional reactivation of two LTR retrotransposons in rice-Zizania recombinant inbred lines (RILs). *Hereditas*, 2010, 147: 264–277.
- [24] asacuberta E, Gonzalez J. The impact of transposable elements in environmental adaptation. *Mol Ecol*, 2013, 22: 1503–1517.
- [25] Bennetzen JL, Wang H. The contributions of transposable elements to the structure, function, and evolution of plant genomes. *Annu Rev Plant Biol*, 2014, 65: 505–530.
- [26] Lisch D, Bennetzen JL. Transposable element origins of epigenetic gene regulation. *Curr Opin Plant Biol*, 2011, 14: 156–161.

(本文责编 郝丽芳)