

# MITE 转座元件在植物中的研究进展

温小杰, 张学勇, 郝晨阳, 刘旭

(中国农业科学院作物科学研究所/国家农作物基因资源与基因改良重大科学工程/农业部作物种质资源与生物技术重点开放实验室, 北京 100081)

**摘要:** MITE (miniature inverted repeat transposable element) 是一种新近发现的 DNA 转座元件, 其结构与非自主元件相似, 具有 TIR 或 TSD 结构, 但又具有反转录转座元件的高拷贝性。MITE 广泛分布于真核生物基因附近或内部, 主要包括 *Tourist* 和 *Stowaway* 两种类型, 通过相应的自主转座元件编码的反转录酶识别 TIR 序列完成扩张。它插入位点的倾向性以及高度重复性, 使其在基因的表达调控和遗传进化上发挥重要的作用。本文在简要介绍 MITE 转座元件的结构及转座机制的基础上, 综述了植物 MITE 元件在基因表达调控、遗传多样性评价及基因 (组) 进化方面的研究进展, 并对 MITE 转座元件在植物中的应用前景进行了展望。

**关键词:** 转座机制; MITE; 基因表达; 基因多样性; 基因组进化

## Miniature Inverted Repeat Transposable Elements (MITEs) in Plants

WEN Xiao-jie, ZHANG Xue-yong, HAO Chen-yang, LIU Xu

(Key Laboratory of Crop Germplasm and Biotechnology, Ministry of Agriculture/National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement/Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

**Abstract:** MITEs (miniature inverted repeat transposable elements) are novel DNA transposable elements with TIR and TSD structure like nonautonomous elements, but MITE families have very high copy number as retrotransposon. They universally distribute near genes and consist of two types, *Tourist* and *Stowaway*. Their amplification and mobilization is dependent on recognition of the TIR by the transposase of the corresponding autonomous elements. The preference of gene-insertion and high copy number of MITE makes it as an efficient tool in the analysis of expression regulation and evolution analysis. In this paper, the structure and transposition mechanism of MITEs were reviewed. The current status concerning expression regulation, diversity estimation and gene (genome) evolution were introduced. The potential application of MITEs in plant genomics and diversity was also discussed.

**Key words:** Transposon; MITE; Gene expression; Genetic diversity; Genome evolution

## 0 引言

转座元件 (transposable element) 是广泛分布于真核生物中的一类可移动的 DNA 片段, 最早由美国冷泉港生物实验室著名遗传学家 B. McClintock<sup>[1]</sup> 在玉米中发现。这个发现打破了基因在染色体上呈线性固定排列的传统观念, 也使 McClintock 荣获 1983 年诺贝尔生理医学奖。转座元件的发现对分子生物学的发展具有深远意义。目前研究表明, 转座元件在基因组的组成、表达调控、进化、系统发育、生物多样性评价

等领域内发挥了极其重要的作用<sup>[2~5]</sup>。根据转座机制, 可将转座元件分为两类: 类型 I 转座元件, 又称作反转录转座元件 (retrotransposon), 其转座过程以 RNA 为中间媒介, 这类元件在基因组中一般呈多拷贝分布; 类型 II 转座元件, 也称作 DNA 转座元件 (DNA transposon), 通过 DNA 中间体进行转座, 其拷贝数一般较少<sup>[6]</sup>。该类型转座元件包括自主型转座元件 (autonomous element) 和非自主转座元件 (nonautonomous element) 两个亚类。前者本身能够转座, 而后者只是在自主转座元件存在时才能转座。

收稿日期: 2007-04-28; 接受日期: 2007-08-20

基金项目: 国家自然科学基金 (30370881)

作者简介: 温小杰 (1977-), 女, 河北唐山人, 博士研究生, 研究方向为小麦抗逆分子生物学。Tel: 010-62133041; E-mail: wen\_xiaojie@163.com。  
通讯作者刘旭 (1953-), 男, 河北定州人, 研究员, 博士, 研究方向为小麦近缘种属的研究和利用。Tel: 010-68918793; E-mail: xuliu@mail.caas.net.cn

MITE (miniature inverted repeat transposable element) 是 Bureau 等<sup>[7,8]</sup>新近发现的一类转座元件, 其结构与非自主元件相似, 具有 TIR 或 TSD 结构, 但又具有反转录转座元件的高拷贝性。由于转座机制还不是很清楚, 目前很难将其进行分类, 但是考虑到它具有 TIR 结构, 插入后能产生短的序列重复, 应该属于 DNA 型的转座元件 (类型 II), 通过相应自主元件编码的转座酶完成扩张<sup>[9-11]</sup>。MITE 广泛分布在植物和动物的基因组中<sup>[12]</sup>, 并且多存在于基因富集区, 推测其对基因组进化和基因表达等具有较大的影响。

## 1 MITE 转座元件简介

MITE 的长度较短, 一般为 100~700 bp, 不能编码转座酶。它具有末端倒转重复序列 (terminal inverted repeats, TIRs) 和靶位点重复 (target site duplication, TSD) (图), 并且能形成稳定的发夹式的二级结构。它倾向于插入到基因的内含子区或基因的 5' 和 3' 末端, 但很少插入基因编码区, 有的也能形成巢式结构。不同的 MITE 家族具有他们特异的 TIRs 和 TSD<sup>[8,12,13]</sup>。

根据 TSD 序列的保守性, 植物中的 MITE 被分为 *Tourist* (具有 3 bp 的 TSD, TAA 或 TTA) 和 *Stowaway* (2 bp TSD, TA) 两大类。TIR 是确定 MITE 不同家族的主要依据, 不同物种的 MITE 元件 TIR 序列具有同源性<sup>[14]</sup>。MITE 在基因组中拷贝数很高, 不同的 MITE 亚族成员具有成百上千个拷贝甚至更高<sup>[6,7,15]</sup>。玉米中的 *mPIF* (miniature P instability factor) 元件有 6 000 多个拷贝<sup>[16]</sup>, 水稻中 *Tnr1* 约有 3 500 个拷贝<sup>[17]</sup>, *MDM* (mutator-derived MITE) 有几百个拷贝<sup>[18]</sup>。目前, 水稻、拟南芥的基因组全序列已经公布, 这为在全基因组范围内进行 MITE 的研究提供了方便。研究表明, 水稻基因组中存在多个 MITE 家族, 数量约 90 000 个, 是水稻基因组中最丰富的转座元件<sup>[19]</sup>, 其中, *Stowaway* 型元件占水稻基因组的 2%<sup>[20]</sup>。在水稻第 4 号染色体上, MITE 占重复元件总数的 50%<sup>[21]</sup>。在拟南芥中, 各种类型的转座元件含量相当<sup>[22,23]</sup>, 而且 MITE 通常位于常染色质区<sup>[21,24]</sup>。在拟南芥中, *Emigrant* 元件能插入基因间隔区<sup>[22,25]</sup>。最近也发现有的 MITE 插入反转录转座子<sup>[26]</sup>、微卫星 DNA<sup>[27]</sup>等重复序列中。

## 2 MITE 转座元件的起源及可能的转座机制

自主元件编码有功能的转座酶产物, 所以自身能

够转座, 而非自主元件是自主元件中间部分序列缺失后形成的 (图), 所以只能依赖于自主元件进行转座。许多证据表明, MITE 在植物基因组内进行扩增的动力可能来源于自主型的 DNA 转座元件<sup>[9]</sup>。*mPing* (*miniature Ping*) 是水稻中发现的第一个具有活性的转座元件<sup>[28,29]</sup>, 长度为 430 bp, 属于 *Tourist* 型, 具有 15 bp 的 TIRs, 没有开放阅读框。它与 PIF 家族的转座元件具有一定的同源性<sup>[30]</sup>。已有证据表明人类的 *MERs* (*medium reiterated frequency repeats*) 起源于 *Tigger* 自主型转座元件<sup>[31,32]</sup>, 拟南芥的 *MathE2*、蚊子中的 *Mimo* 等都起源于 *Pogo* 类 DNA 转座元件<sup>[33,34]</sup>, 玉米 *Tuareg* 与 *PIF* 类转座元件相关<sup>[35]</sup>。Yang 等<sup>[15]</sup>从水稻基因组中分离了两个新的 MITE, 在结构和末端序列上与玉米的 *Mutator* 转座元件相似。小麦中发现了与 CATCA 相关的 MITE 元件<sup>[36]</sup>。

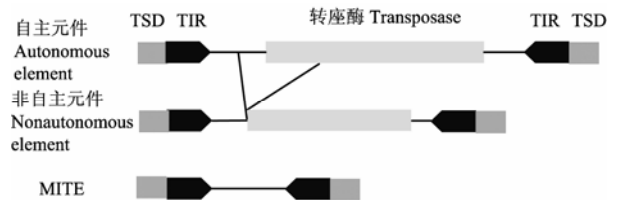


图 DNA 转座元件结构示意图

Fig. Structure of the different types of DNA transposon elements

推测 MITE 作为内部缺失的 DNA 转座元件, 通过相应的自主型 DNA 转座元件编码的转座酶识别它的 TIR 序列完成扩张 (扩增和插入)。*Tourist* 类 MITE 由 *PIF/Harbinger* 转座元件激活转座<sup>[10]</sup>, 而 *Stowaway* 型 MITE 则由 *Tc1/marine* 转座元件进行转移<sup>[9,11,16]</sup>。

MITE 也能通过自插入 (self-insertion) 形成多聚体, Jiang 等<sup>[13]</sup>研究了 6 600 个 MITEs, 其中 10% 以多聚体的形式存在, 不同的家族中多聚体的比例不一样, 有的家族频率较高, 但形成多聚体的 MITE 不再具有扩增和转座能力。

## 3 MITE 与植物基因组学及多样性研究

### 3.1 MITE 与植物基因组进化

重复序列是在分子水平上研究物种起源和进化的最有效手段之一。转座元件是重复性的 DNA 片段, 能在基因组中移动, 转座元件的插入导致基因的进化而产生新的生物功能<sup>[37]</sup>。McClintock<sup>[38]</sup>认为转座元件

是应对胁迫反应的“基因组改造机”(genome remodeling machines)。当植物处于逆境时,转座元件的移动能促进基因组进化,导致一些对适应性和生物存活有利的变异。所以,具有高度重复性的 MITE 元件在植物基因或基因组的进化上发挥了重要的作用<sup>[3]</sup>。

Menzel 等<sup>[39]</sup>分离了 3 种 *Vulmite* (I, II, III)。*Vulmite* I 是一种典型的 *Stowaway* 型 MITE, *Vulmite* II 和 *Vulmite* III 由不同长度的 *Stowaway* 元件重排形成。这表明 MITE 重复序列的扩增增加了基因组的大小,而且对植物基因的进化产生影响。通过分析发现 MITE 的插入在不同甜菜品种间具有多态性,推测 *Vulmite* I 是在栽培甜菜的驯化过程中插入的。

通常认为植物的抗性基因是进化最快的基因,新的抗性基因的产生除了必要的非对等交换外,由转座元件插入产生的高度变异也发挥了很重要的作用。*Xa21* 基因家族中间插入了大量的转座元件(包括 LTR 反转录转座元件和 MITE)<sup>[40]</sup>。Hu 等<sup>[41]</sup>在水稻的 R 基因家族中发现了 6 个 *Stowaway* 型 MITE 插入,研究表明插入是在基因复制后发生的,而且每个元件的插入是相对独立的。*Stow1-4* 的插入导致内含子及 R 基因序列的大小发生了变化,而且由于 *Stowaway* 的插入引入了新的调控元件,这直接导致了基因表达的变化。在小麦 *Waxy* (蜡质) 基因不同类型的缺失突变体中发现淀粉合成酶基因的第 4 个外显子有 173 bp MITE 的插入<sup>[42]</sup>,该元件在小麦、水稻和大麦基因组中广泛存在<sup>[43]</sup>。小麦的可溶性淀粉合成酶 II (*SS II*) 第 8 个外显子有一段 175 bp 的 MITE 插入<sup>[44]</sup>。

小麦及二倍体祖先种、大麦的 *Phy C* (phytochrome C, 细胞色素 C) 基因的上游区域有相同的 MITE 元件插入,所以推测其在 10~19 Mya (百万年前),即小麦属和大麦属分化以前就已经存在。对 3 个同源的 *Phy C* 的序列差异分析认为,小麦的二倍体祖先种的分化时间应该发生在 6.9 Mya<sup>[45]</sup>。普通烟草是两个野生种林烟草 (*Nicotiana sylvestris*, SS, 2n=24) 和绒毛烟草 (*N. tomentos*, TT, 2n=24) 杂交后形成的异源四倍体 (TTSS)。Schenke 等<sup>[46]</sup>发现烟草的多效抗药基因 *NtPDR1* (*Nicotiana tabacum* pleiotropic drug resistance 1) 的第一和第五个内含子中分别有 1 个 MITE 元件插入,通过在烟草种中比较分析认为 *NtPDR1* 来源于二倍体野生林烟草 (*N. sylvestris*)。

### 3.2 MITE 对基因表达的影响

由于 MITE 元件可以插入到基因的启动子区、非

翻译区或内含子区,所以它不仅能改变启动子和终止子的序列,也能够改变基因的编码序列。某些情况下, MITE 还可提供基因表达所需的顺式作用元件<sup>[22,24,47,48]</sup>。在拟南芥中, Santiago 等<sup>[22]</sup>分析了 151 个 *Emigrant* (MITE) 插入位点的侧翼序列,表明 10% 的 MITE 元件位于预测基因的内部 (7% 在内含子, 3% 在外显子), 68% 位于开放阅读框的侧翼区域 (与 ORF 距离 24% 少于 500 bp, 23% 在 500~1 000 bp 之间, 21% 超过 1 000 bp), 13% 位于重复序列区。该结果也表明 MITE 元件多插入在基因的附近,推测其将对基因的表达产生一定影响。有些 MITE 元件插入基因的 3' 区,能改变基因的 cDNA 序列或 PolyA 信号<sup>[8]</sup>。*Hbr* 元件插入玉米抗病基因 *hm* 的 3'UTR 区后,使该基因失去活性,研究表明 *Hbr* (Heartbreak) 元件一般插入基因的 3'UTR 区,推测该元件能调解 mRNA 的稳定性及蛋白质的翻译<sup>[15]</sup>。玉米自交系 B73 突变体中 *fie2* (fertilization-independent endosperm) 基因 3'UTR 区有 185 bp 的 MITE 元件插入, polyA 在 MITE 序列间终止,而 Mo17 (没有 MITE 插入) 的基因在插入位点的下游终止, MITE 元件的插入对该基因的正常表达将造成影响<sup>[49]</sup>。相比而言, MITE 元件多倾向于插入在基因的 5' 端,张显亮等<sup>[50]</sup>通过对 82 kb 的水稻 BAC 克隆 II 332 全序列分析,精确鉴定了 10 个蛋白质编码基因的位置以及 7 个 MITE 的位置,毫无例外, MITE 总是位于邻近基因的上游。启动子是基因转录中重要的调控元件,决定基因表达的时空特异性,这些 MITE 元件可能影响启动子活性、RNA 拼接、转录终止、RNA 的稳定性以及基因的编码能力<sup>[22]</sup>。水稻 IR24 品系的 *ubiquitin2* (*rubq2*) 的启动子包含有两个巢式 MITE 元件 (*Kiddo* 和 *MDM1*)。对愈伤组织进行瞬时表达和植物转化实验表明, *Kiddo* 在基因整体表达中的贡献率为 20%<sup>[51]</sup>。两个拟南芥精氨酸脱羧酶 (arginine decarboxylase) 同源基因 *ADC1* 和 *ADC2* 的启动子转基因活性截然不同,研究发现 *ADC1* 的启动子区有一个 MITE 元件,序列分析表明该 MITE 元件中含有许多转录因子结合基序<sup>[52]</sup>。*Tourist C* 元件位于过氧化氢酶 (*catalase*) 基因的 5' 端,与该基因在水稻花器官的表达密切相关<sup>[53]</sup>。Suprunova 等<sup>[54]</sup>鉴定出 1 个 MITE 结构插入在 *Hsdr4* (*Hordeum spontaneum* dehydration-responsive, 野生大麦脱水反应基因) 的启动子区。笔者在研究中也发现两个 *stowaway* 型的 MITE 元件分别插入在临近基因的上游启动子区,距起始密码子 1 kb 左右。通过对 MITE 序列分析发现,

在短短的 100 多个碱基内, 含有 TATA-box、CAAT-box、以及与生长素、逆境胁迫表达有关的转录因子结合位点(未发表)。因此, MITE 的插入可能对其下游基因的表达模式产生一定的影响, 有待于进一步分析验证。

也有少部分 MITE 元件插入编码区, 无论插入内含子还是外显子, 都会导致翻译过程中剪接位置发生改变, 进而影响基因的正常表达, 玉米的过氧化氢酶基因 *ZmPox3* 第二个外显子的 MITE 插入, 导致该基因编码区剪接位置发生变化, 蛋白缺失了重要的功能区域, 因此增加了饲料玉米的可消化性<sup>[55]</sup>。

MAR (matrix attachment regions, 核基质附着区) 是一种在体外能与核基质结合的富含 AT 的序列<sup>[56,57]</sup>, MITE 序列本身反向重复结构及富含 A/T 的特征与它充当功能型 MAR 和基因上游调控元件的角色相吻合<sup>[50,58,59]</sup>, 而且推测其对增强基因的表达水平和稳定性具有重要作用。通过研究水稻和大豆的 *shrunken2/a1* 区域以及玉米和大豆的 *adh1* (alcohol dehydrogenase, 乙醇脱氢酶) 区域, 鉴定出的 80 个 MITE 元件中有 40 个元件的限制性片段具有核基质亲和性<sup>[60-62]</sup>。Tikhonov 等<sup>[59]</sup>分析了其中 20 个 MITE 元件, 全部具有核基质亲和性。玉米 *adh1* 基因的 MAR 序列由两个 *Tourist* 元件组成, 每一个都具有基质结合活性, 但都低于两个序列巢式组合的结合活性。因此, 某些 MITE 元件可能具有 MAR 功能。当然, MITE 的插入有时也会带来负面作用, *mPing* MITE 插入水稻的 *Rurm1* (rice ubiquitin related modifier 1, 水稻泛素修饰酶) 基因导致水稻的颖壳变小<sup>[28]</sup>。

### 3.3 MITE 与植物的遗传多样性研究

MITE 以多拷贝分布在植物的各条染色体中, 因此被视为进行精细多态性及遗传关系分析的良好工具, 其实最初就是在分析玉米的 *wxB2* 基因的多态性时发现了第一个 *Tourist* MITE 元件<sup>[7]</sup>。目前利用 MITE 元件已经开发出几种分子标记, 在多态性分析中已经得到了越来越广泛的利用。

**3.3.1 MITE 转座元件显示技术 (MITE transposon display, MITE-TD)** MITE-TD 是 Casa 等<sup>[63]</sup>发明的, 用以检测 MITE 与邻近限制性内切酶位点之间的多态性。在 MITE 显示分析的预扩增过程中, 一条引物与限制性内切酶的酶切位点序列即接头 (adapter) 互补, 另一条引物与 MITE 的内部序列互补。由于其是在 AFLP 技术基础上发展而来的, 所以也被称作 MITE-AFLP<sup>[64]</sup>。MITE 显示标记的多态性很高, Casa

等<sup>[63]</sup>最早在玉米中建立了 MITE 家族 *Hbr* 的 MITE 显示分析体系, 获得了 213 个稳定的多态性片段, 它们均匀地分布在玉米的 10 条染色体上。Wessler 等<sup>[65]</sup>在水稻中也检测到了较高的多态性。随后应用于对玉米近交系的评价, 结果表明, 即使在亲缘关系很近的材料间, MITE-TD 技术在表型分析和遗传关系的预测方面也是非常有效的<sup>[66]</sup>。Park 等<sup>[64,67]</sup>和 Takagi 等<sup>[68]</sup>利用该技术对稻属 (*Oryza*) 物种的多态性进行检测, 同样认为 MITE-TD 技术不仅能揭示物种间的遗传变异, 也能解释物种间复杂的遗传关系, 并且检测到的多态性频率比利用其它技术高出 1.5~3 倍, 是水稻中多态性最高的分子标记。最近, Onishi 等<sup>[69]</sup>利用 79 个 F<sub>2</sub> 重组近交系 (RILs) (A58×W107) 构建了含有 263 个多态性标记的水稻 QTL 连锁图谱, 所用的 150 个 MITE 标记分布在水稻的 12 条染色体上, 进一步表明了 MITE-TD 技术应用于多样性研究的高效性。

Takata 等<sup>[70]</sup>利用 MITE-TD 检测了 9 个水稻品系的甲基化敏感位点的多态性 (MSMPs, methylation-sensitive MITE-flanking polymorphisms)。两种不同 MITE 家族 (*Mashu&Tabito II*) 的侧翼序列表现了不同的甲基化位点倾向性, 这表明 MITE 与邻近序列的甲基化位点密切相关, 是一种非常有效的表观遗传学分析的标记。

**3.3.2 MITE 标记** MITE 标记包括两种形式, 一种是研究 MITE 序列本身的多态性; 一种是研究 MITE 位点间的序列多态性。

IMP (inter-MITE polymorphisms) 标记技术是 Chang 等<sup>[71]</sup>发明的 PCR 为基础的分子标记, 结果具有可重复性, 根据 MITE 的 TIR 序列设计引物, 用以检测相邻两个 MITE 位点间的 DNA 多态性, 是一种共显性分子标记。他们根据大麦基因组中两种 MITE (*Stowaway* 和 *Barfly*) 的 TIR 序列, 设计了简并引物 (degenerate primer), 88 个 IMP 标记整合到利用 DH (doubled-haploid) 分离群体构建的 RLFP 图谱上, 并证明 IMP 标记技术可有效地用于大麦、小麦、玉米、燕麦等植物的指纹图谱绘制及遗传多样性分析。IMP 标记可以在不同的物种间交叉应用, Kime 等<sup>[72,73]</sup>从水稻、拟南芥、大麦等作物中开发了 64 对 IMP 引物, 这些引物可以在番茄、棉花、马铃薯等多种植物中应用, 但是其应用程度与植物的种类及亲缘关系的远近有关。

MITE 是基因组中含量非常丰富的成分, MITE 序列本身的多态性也反映一定基因组多态性。Komori

等<sup>[74]</sup>根据含有 MITE 的 15 个区域设计引物, 扩增 MITE 及其侧翼序列, 同时选取了与 7 个不含 MITE 的区域相对应的 RFLP 标记, 在 IR24 和 Asominori 两个水稻品种间进行比较, 其中 14 个区域出现了多态性。比较结果发现, SNP (single nucleotide polymorphism) 出现的频率在 MITE 序列中最高 (2.96%), 其次是 MITE 的侧翼序列 (0.87%), 缺乏 MITE 的区域最低 (0.24%)。此外, 在 MITE 序列中也存在大片段的插入/缺失 (Indel) 变异 (*Gaijin-Os1* 等)。他们还利用数据库中公布的具有 *Wanderer* 元件 6 条高度同源的序列设计引物, 在两个品种间进行比较, 发现每条序列的 *Wanderer* 成分都存在多态性。上述具有多态性的 20 个 PCR 为基础的 MITE 标记已经被定位在水稻的连锁图谱上。*Hbr* 家族约有 3000 多个成员, 几乎分布在整个基因组内, 它们之间相似性达到 90% 以上, 因此被开发成 MITE 标记, 并有效的应用于玉米多样性研究<sup>[63]</sup>。

上述研究结果也表明利用 MITE 可以有效地用于遗传标记的开发, MITE 元件在基因组内分布广泛, MITE 标记是进行全基因组扫描的理想标记, 可以为遗传图谱的构建和标记辅助育种奠定基础。

## 4 展望

生物自然进化和人工进化 (育种) 过程中的创新是由基因的突变、重组和调控 3 部分共同产生的, 其中调控可能起主导作用, 而控制结构基因重组和调控的主要因素之一就是重复序列<sup>[75,76]</sup>。MITE 元件是基因组中含量丰富的高度重复序列, 目前对其研究与应用越来越深入。MITE 元件总是倾向于插入基因富集区, 尤其是基因的上游启动子区域, 对基因的表达能起到调控作用。而且 MITE 可能具有 MAR 序列的功能, 对 MITE 序列的功能研究与应用将有利于植物基因工程的研究。MITE 拷贝数多, 本身具有多态性并能产生插入多态性, 可以揭示出种内和种间丰富的多态性信息, 在遗传多样性和系谱分析研究中是一种有效的分子标记, 具有一定的开发潜力。MITE 在植物基因组中的广泛存在, 高拷贝性及插入位点的倾向性, 预示着其在生物进化过程中发挥了重要的作用。MITE 元件作为遗传工具, 在植物功能基因组分析、系统进化及生物多样性研究等方面具有一定的应用前景。

## References

[1] McClintock B. The origin and behavior of mutable loci in maize.

*Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1950, 36: 344-355.

- [2] Yao J, Dong Y, Morris B A. Parthenocarpic apple fruit production conferred by transposon insertion mutations in a MDS-box transcription factor. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2001, 98(3): 1306-1311.
- [3] Casacuberta J M, Santiago N. Plant LTR-retrotransposons and MITEs: control of transposition and impact on the evolution of plant genes and genomes. *Gene*, 2003, 311: 1-11.
- [4] Queen R A, Gribbon B M, James C, Jack P, Flavell A J. Retrotransposon-based molecular markers for linkage and genetic diversity analysis in wheat. *Molecular Genetics and Genomics*, 2004, 271(1): 91-97.
- [5] Kobayashi S, Goto-Yamamoto N, Hirochika H. Retrotransposon-induced mutations in grape skin color. *Science*, 2004, 304(5673): 982.
- [6] Feschotte C, Jiang N, Wessler S R. Plant transposable elements: where genetics meets genomics. *Nature Reviews Genetics*, 2002, 3(5): 329-341.
- [7] Bureau T E, Wessler S R. *Tourist*: A large family of small inverted repeat elements frequently associated with maize genes. *The Plant Cell*, 1992, 4(10): 1283-1294.
- [8] Bureau T E, Wessler S R. *Stowaway*: A new family of inverted repeat elements associated with the genes of both monocotyledonous and dicotyledonous plants. *The Plant Cell*, 1994, 6(6): 907-916.
- [9] Feschotte C, Swamy L, Wessler S R. Genome-wide analysis of *mariner*-like transposable elements in rice reveals complex relationships with *stowaway* miniature inverted repeat transposable elements (MITEs). *Genetics*, 2003, 163(2): 747-758.
- [10] Zhang X Y, Jiang N, Feschotte C, Wessler S R. *PIF*-and *Pong*-like transposable elements: distribution evolution and relationship with *Tourist*-like miniature inverted-repeat transposable elements. *Genetics*, 2004: 971-986.
- [11] Turcotte K, Srinivasan S, Bureau T. Survey of transposable elements from rice genomic sequences. *The Plant Journal*, 2001, 25: 169-179.
- [12] Wessler S R, Bureau T E, White S E. LTR-retrotransposons and MITEs-important players in the evolution of plant genomes. *Current Opinion in Genetics and Development*, 1995, 5: 814-821.
- [13] Jiang N, Wessler S R. Insertion preference of maize and rice miniature inverted repeat transposable elements as revealed by the analysis of nested elements. *The Plant Cell*, 2001, 13: 2553-2564.
- [14] Bureau T, Roneld P, Wessler S. A computer-based systematic survey reveals the predominance of small inverted-repeat. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1996, 93(16): 8524-8529.

- [15] Tu Z. Three novel families of miniature inverted-repeat transposable elements are associated with genes of the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1997, 94(14): 7475-7480.
- [16] Zhang X Y, Feschotte C, Zhang Q, Jiang N, Eggleston W B, Wessler S R. *P* instability factor: an active maize transposon system associated with the amplification of *Tourist*-like MITEs and a new superfamily of transposases. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2001, 98: 12572-12577.
- [17] Tenzen T, Matsuda Y, Ohtsubo H, Ohtsubo E. Transposition of *Tnr1* in rice genomes to 5'-PuTAPy-3'sites, duplicating the TA sequence. *Molecular Genetics and Genomics*, 1994, 245: 441-448.
- [18] Yang G J, Hall T C. *MDM-1* and *MDM-2*: two *mutator*-derived MITE Families in Rice. *Journal of Molecular Evolution*, 2003, 56: 255-264.
- [19] Jiang N, Feschotte C, Zhang X, Wessler S R. Using rice to understand the origin and amplification of miniature inverted repeat transposable elements (MITEs). *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7: 115-119.
- [20] Mao L, Wood T C, Yu Y, Budiman M A, Tomkins J, Woo S, Sasinowski M, Presting G, Frisch D, Goff S, Dean R A, Wing R A. Rice transposable elements: a survey of 73,000 sequence-tagged-connectors. *Genome Research*, 2000, 10: 982-990.
- [21] Feng Q, Zhang Y J, Hao P, Wang S Y, Fu G, Huang Y C, Li Y, Zhu J J, Liu Y L, Hu X, Jia P X, Zhang Y, Zhao Q, Ying K, Yu S L, Tang Y S, Weng Q J, Zhang L, Lu Y, Mu J, Lu Y Q, Zhang L S, Yu Z, Fan D L, Liu X H, Lu T T, Li C, Wu Y R, Sun T G, Lei H Y, Li T, Hu H, Guan J P, Wu M, Zhang R Q, Zhou B, Chen Z H, Chen L, Jin Z Q, Wang R, Yin H F, Cai Z, Ren S X, Lv G, Gu W Y, Zhu G F, Tu Y F, Jia J, Zhang Y, Chen J, Kang H, Chen X Y, Shao C Y, Sun Y, Hu Q P, Zhang X L, Zhang W, Wang L J, Ding C W, Sheng H H, Gu J L, Chen S T, Ni L, Zhu F H, Chen W, Lan L F, Lai Y, Cheng Z K, Gu M H, Jiang J M, Li J Y, Hong G F, Xue Y B, Han B. Sequence and analysis of rice chromosome 4. *Nature*, 2002, 420: 316-320.
- [22] Santiago N, Herraiz C, Goni J R, Messeguer X, Casacuberta J M. Genome-wide analysis of the *Emigrant* family of MITEs of *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Biology and Evolution*, 2002, 19: 2285-2293.
- [23] Wright S I, Agrawal N, Bureau T E. Effects of recombination rate and gene density on transposable element distributions in *Arabidopsis thaliana*. *Genome Research*, 2003, 13: 1897-1903.
- [24] Zhang Q, Arbuckle J, Wessler S R. Recent, extensive, and preferential insertion of members of the miniature inverted-repeat transposable element family *Heartbreaker* into genic regions of maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2000, 97: 1160-1165.
- [25] Casacuberta E, Casacuberta J M, Puigdomenech P, Monfort A. Presence of miniature inverted-repeat transposable elements (MITEs) in the genome of *Arabidopsis thaliana*: characterization of the *Emigrant* family of elements. *The Plant Journal*, 1998, 16: 79-85.
- [26] Macas J, Koblikova A, Neumann P. Characterization of *Stowaway* MITE in pea (*Pisum sativum* L.) and identification of their potential master elements. *Genome*, 2005, 48: 831-839.
- [27] Palomeque T, Antonio Carrillo J, Munoz-Lopez M, Lorite P. Detection of a *mariner*-like element and a miniature-invertedrepeat transposable element (MITE) associated with the heterochromatin from ants of the genus *Messor* and their possible involvement for satellite DNA evolution. *Gene*, 2006, 371: 194-205.
- [28] Kikuchi K, Terauchi K, Wada M, Hirano H Y. The plant MITE *mPING* is mobilized in anther culture. *Nature*, 2003, 421: 167-170.
- [29] Jiang N, Bao Z, Zhang X, McCouch S R, Eddy S R, Wessler S R. An active DNA transposon in rice. *Nature*, 2003, 421: 163-167.
- [30] Lin X Y, Long L K, Shan X H, Zhang S Y, Shen S, Liu B. *In planta* mobilization of *mPING* and its putative autonomous element *Pong* in rice by hydrostatic pressurization. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57: 2313-2323.
- [31] Robertson H M. Members of the *pogo* superfamily of DNA-mediated transposons in the human genome. *Molecular Genetics and Genomics*, 1996, 252: 761-766.
- [32] Smit A F, Riggs A D. Tiggers and DNA transposon fossils in the human genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1996, 93: 1443-1448.
- [33] Feschotte C, Mouches C. Evidence that a family of miniature inverted-repeat transposable elements (MITEs) from the *Arabidopsis thaliana* genome has arisen from a *pogo*-like DNA transposon. *Molecular Biology and Evolution*, 2000, 17: 730-737.
- [34] Feschotte C, Mouches C. Recent amplification of miniature inverted-repeat transposable elements in the vector mosquito *Culex pipiens*: Characterization of the *Mimo* family. *Gene*, 2000, 250: 109-116.
- [35] Remigereau M S, Robin O, Siljak-Yakovlev S, Sarr A, Robert T, Langin T. *Tuareg*, a novel miniature-inverted repeat family of pearl millet (*pennisetum glaucum*) related to the *PIF* superfamily of maize. *Genetica*, 2006, 128: 205-216.
- [36] Wicker T, Guyot R, Yahiaoui N, Keller B. CACTA transposons in *Triticeae*. A diverse family of high-copy repetitive elements. *Plant Physiology*, 2003, 132: 52-63.
- [37] Sakai H, Tanaka T, Itoh T. Birth and death of genes promoted by

- transposable elements in *Oryza sativa*. *Gene*, 2007, 392: 59-63.
- [38] McClintock B. The significance of responses of the genome to challenge. *Science*, 1984, 226(4676): 792-801.
- [39] Menzel G, Dechyeva D, Keller H, Lange C, Himmelbauer H, Schmidt T. Mobilization and evolutionary history of miniature inverted-repeat transposable elements (MITEs) in *Beta vulgaris* L. *Chromosome Research*, 2006, 14: 831-844.
- [40] Richter T E, Ronald P C. The evolution of disease resistance genes. *Plant Molecular Biology*, 2000, 42: 195-204.
- [41] Hu J P, Reddy V S, Wessler S R. The rice *R* gene family: two distinct subfamilies containing several miniature inverted-repeat transposable elements. *Plant Molecular Biology*, 2000, 42: 667-678.
- [42] Saito M, Konda M, Vrinten P, Nakamura K, Nakamura T. Molecular comparison of waxy null alleles in common wheat and identification of a unique null allele. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108: 1205-1211.
- [43] Saito M, Yonemaru J, Ishikawa G, Nakamura T. A candidate autonomous version of wheat MITE *hikkoshi* is present in the rice genome. *Molecular Genetics and Genomics*, 2005, 273: 404-414.
- [44] Shimbata T, Nakamura T, Vrinten P, Saito M, Yonemaru J, Seto Y, Yasuda H. Mutations in wheat *starch synthase II* genes and PCR-based selection of a SGP-1 null line. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111: 1072-1079.
- [45] Devos K M, Beales J, Ogihara Y, Doust A N. Comparative sequence analysis of the *Phytochrome C* gene and its upstream region in allohexaploid wheat reveals new data on the evolution of its three constituent genomes. *Plant Molecular Biology*, 2005, 58: 625-641.
- [46] Schenke D, Scasabe M, Toyoda K, Inagaki Y, Shiraishi T, Ichinose Y. Genomic structure of the *NtPDR1* gene, harboring the two miniature inverted-repeat transposable elements, *NtToya1* and *Ntstowaway101*. *Genes and Genetic Systems*, 2003, 78: 409-418.
- [47] Nakazaki T, Okumoto Y, Horibata A, Yamahira S, Teraishi M, Nishida H, Inoue H, Tanisaka T. Mobilization of a transposon in the rice genome. *Nature*, 2003, 421(6919): 170-172.
- [48] Yang G, Dong J, Chandrasekharan M B, Hall T C. *Kiddo*, a new transposable element family closely associated with rice genes. *Molecular Genetics and Genomics*, 2001, 266: 417-424.
- [49] Danilevskaya O N, Hermon P, Hantke S, Muszynski M G, Kollipara K, Ananiev E V. Duplicated *fie* genes in maize: expression pattern and imprinting suggest distinct functions. *The Plant Cell*, 2003, 15: 425-438.
- [50] 张显亮, 洪国藩. 水稻基因组中 MITEs 的偏爱位置. *生物化学与生物物理学报*, 2000, 32(3): 223-228.
- Zhang X L, Hong G F. Preferential location of MITEs in rice genome. *Acta Biochimica et Biophysica Sinica*, 2000, 32(3): 223-228. (in Chinese)
- [51] Yang G J, Lee Y H, Jiang Y M, Shi X Y, Kertbundit S, Hall T C. A two-edged role for the transposable element *kiddo* in the rice ubiquitin2 promoter. *The Plant Cell*, 2005, 17(5): 1559-1568.
- [52] El Amrani A, Marie L, Ainouche A, Nicolas J, Couee I. Genome-wide distribution and potential regulatory functions of *AtATE*, a novel family of miniature inverted-repeat transposable elements in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Genetics and Genomics*, 2002, 267: 459-471.
- [53] Iwamoto M, Higo K. *Tourist C* transposable elements are closely associated with genes expressed in flowers of rice (*Oryza Sativa*). *Molecular Genetics and Genomics*, 2003, 268: 771-778.
- [54] Suprunova T, Krugman T, Distelfeld A, Fahima T, Nevo E, Korol A. Identification of a novel gene (*Hsdr4*) involved in water-stress tolerance in wild barley. *Plant Molecular Biology*, 2007, 64: 17-34.
- [55] Guillet-Claude C, Birolleau-Touchard C, Manicacci D, Rogowsky P M, Rigau J, Murigeneux A, Martinant J, Barrière Y. Nucleotide diversity of the *Zmpox3* maize peroxidase gene: relationships between a MITE insertion in exon 2 and variation in forage maize digestibility. *Biomed Central Genetics*, 2004, 5(19): 1-11.
- [56] Allen G C, Hall Jr G E, Michalowski S, Newman W, Spiker S, Weissinger A K, Thompson W F. High-level transgene expression in plant cells: effects of a strong scaffold attachment region from tobacco. *The Plant Cell*, 1996, 8(5): 899-913.
- [57] Allen G C, Hall Jr G E, Childs Jr L C, Weissinger A K, Spiker S, Thompson W F. Scaffold attachment regions increase reporter gene expression in stably transformed plant cells. *The Plant Cell*, 1993, 5(6): 603-613.
- [58] Avramova Z, Tikhonov A, Chen M, Bennetzen J L. Matrix attachment regions and structure colinearity in the genomes of two grass species. *Nucleic Acids Research*, 1998, 26: 761-767.
- [59] Tikhonov A P, Bennetzen J L, Avramova Z V. Structural domains and matrix attachment regions along colinear chromosomal segments of maize and sorghum. *The Plant Cell*, 2000, 12(2): 249-264.
- [60] Chen M, Bennetzen J. Sequence composition and organization in the *Sh2/Al-* homologous region in rice. *Plant Molecular Biology*, 1996, 32: 999-1001.
- [61] Chen M, SanMiguel P, Bennetzen J. Sequence organization and conservation in *sh2/al-*homologous regions of the sorghum and rice genomes. *Genetics*, 1997, 148: 435-443.
- [62] Tikhonov A P, SanMiguel P J, Nakajima Y, Gorenstein N, Bennetzen J

- L, Avramova Z V. Colinearity and its exceptions in orthologous *adh* regions of maize and sorghum. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1999, 96: 7409-7414.
- [63] Casa A, Brouwer C, Nagel A, Wang L, Zhang Q, Kresovich A, Wessler S L. The MITE family heart breaker (*Hbr*): molecular markers in maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2000, 29: 10083-10089.
- [64] Park K C, Lee J K, Kim N H, Shin Y B, Lee J H, Kin N S. Genetic variation in *Oryza* species detected by MITE-AFLP. *Genes and Genetic Systems*, 2003, 78: 235-243.
- [65] Wessler S R, Nagel A, Casa A. Miniature inverted-repeat transposable elements help to create diversity in maize and rice. In: Khush GS, Brar DS, Hardy B (eds.) Rice genetics IV. Proc 4<sup>th</sup> Int Rice Genetics Symposium, International Rice Research Institute, Los Banos, The Philippines, 2001: 107-116.
- [66] Casa A M, Mitchell S E, Smith O S, Register III J C, Wessler S R, Kresovich S. Evaluation of *Hbr* (MITE) markers for assessment of genetic relationships among maize (*Zea mays* L.) inbred lines. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104: 104-110.
- [67] Park K C, Kim N H, Cho Y S, Kang K H, Lee J K, Kim N S. Genetic variations of AA genome *Oryza* species measured by MITE-AFLP. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 107(2): 203-209.
- [68] Takagi K, Nagano H, Kishima Y, Sano Y. MITE-transposon display efficiently detects polymorphisms among the *Oryza* AA genome species. *Breeding Science*, 2003, 53: 125-132.
- [69] Onishi K, Horiuchi Y, Ishigoh-Oka N, Takagi K, Ichikawa N, Maruoka M, Sano Y. A QTL cluster for plant architecture and its ecological significance in Asian wild rice. *Breeding Science*, 2007, 57: 7-16.
- [70] Takata M, Kishima Y, Sano Y. DNA methylation polymorphisms in rice and wild rice strains: detection of epigenetic markers. *Breeding Science*, 2005, 55: 57-63.
- [71] Chang R Y, O'Donoghue L S, Bureau T E. Inter-MITE polymorphisms (IMP): a high throughput transposon-based genome mapping and fingerprinting approach. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 102(5): 773-781.
- [72] Kime T, O'Donoghue L S, Ménard C, Shen Y, Cheung W Y, Landry B S. IMP (Inter- MITE Polymorphism) Markers: a high-throughput marker system for DNA fingerprinting and marker assisted backcross (MAB) in multiple plants and crops. Plant and animal genomes XIV conference, San Diego, CA, 2006: 201.
- [73] Chen D, Ilarionova E, Kime T, Delorme K, Cheung W Y. Improvement Of IMP (Inter-Mite Polymorphism) marker detection and conversion of dominant IMP markers into co-dominant markers for marker-assisted breeding in multiple plants and crops. Plant and animal genomes XV conference, San Diego, CA, 2007: 11.
- [74] Komori T, Nitta N. High frequency of sequence polymorphism in rice MITEs and application to efficient development of PCR-based markers. *Breeding Science*, 2003, 53: 85-92.
- [75] 鲍文奎. 作物遗传育种理论发展与前景展望. 作物杂志, 1993, (3): 1-6.
- Bao W K. Today and tomorrow of crop breeding theory. *Crops*, 1993, (3): 1-6. (in Chinese)
- [76] 张学勇, 李大勇. 小麦及其近亲基因组中的 DNA 重复序列研究进展. 中国农业科学, 2000, 33(5): 1-7.
- Zhang X Y, Li D Y. Repeated DNA sequences in wheat and its relatives. *Scientia Agricultura Sinica*, 2000, 33(5): 1-7. (in Chinese)

(责任编辑 于 竞)