

· 专题论坛 ·

植物中的水平基因转移

石磊¹, 张明慧^{1,2}, 陈虞超¹, 巩樵¹, 甘晓燕¹, 张丽¹, 聂峰杰¹, 宋玉霞^{1*}

¹宁夏农业生物技术重点实验室, 银川 750002; ²宁夏大学生命科学学院, 银川 750002

摘要 水平基因转移是不通过生殖而进行的遗传物质交流, 在原核生物和单细胞真核生物的进化中起着重要作用。然而, 水平基因转移在多细胞真核生物之间的发生频率以及对多细胞真核生物进化的影响尚不明确。近期的一些研究显示, 水平基因转移在高等植物之间以及高等植物和其它生物之间普遍存在。该文将对高等植物中已发现的一些水平基因转移现象进行综述, 并尝试解析植物之间水平基因转移可能的机制及其重要意义。

关键词 水平基因转移, 植物, 线粒体基因

石磊, 张明慧, 陈虞超, 巩樵, 甘晓燕, 张丽, 聂峰杰, 宋玉霞 (2016). 植物中的水平基因转移. 植物学报 51, 542–559.

水平基因转移(horizontal gene transfer, HGT), 又称侧向基因转移(lateral gene transfer, LGT), 是相对于亲代到子代的基因垂直传递(vertical gene transfer, VGT)而言, 指不通过生殖而进行的、能跨越种间隔离、在亲缘关系或远或近的生物有机体间进行的遗传信息转移或遗传物质交流(王洽等, 2014)。广义的水平基因转移指在不同生物个体(同种或不同种)间或单个细胞内细胞器之间的遗传物质交流(欧剑虹等, 2003); 狭义的水平基因转移则仅指存在生殖隔离的物种间的遗传物质交流。水平基因转移通过无性方式发生, 使得遗传物质能够打破生殖隔离在物种间传递, 甚至实现遗传物质的跨界传播。

水平基因转移最初发现于大肠杆菌与鼠伤寒沙门氏菌之间, 随后发现这种现象在原核生物界广泛存在。或许由于单细胞生物通过转移获得的基因更容易直接遗传, 水平基因转移在原核生物界非常普遍且重要。研究表明, 在许多原核生物中, 水平基因转移产生了10%–20%的基因(Koonin et al., 2001; Lawrence and Ochman, 2001; Nakamura et al., 2004)。甚至有观点认为HGT是原核生物进化的主导力量, 影响了原核生物的大量基因(Doolittle et al., 2003)。

近年来, 随着相关研究的逐渐深入, 真核生物间的水平基因转移受到越来越多的关注。相对而言, 水平基因转移在早期单细胞真核生物进化中可能更常

见。有假说认为, 真核细胞的核基因组是古细菌基因组和真细菌基因组通过水平基因转移融合起源的(Moreira and Lopez-Garcia, 1998; Rivera et al., 1998; Rivera and Lake, 2004), 但这种解释仍存在疑问(Kurland et al., 2006)。对真核生物水平基因转移研究的结果显示, 单细胞真核生物发生水平基因转移的情况最多(Keeling and Palmer, 2001; Andersson et al., 2003; Richards et al., 2003; Andersson, 2005; Whitaker et al., 2009), 这或许是由于它们之间不存在生殖隔离, 或是其消化猎物时释放的DNA更靠近细胞核, 转移获得的基因更易于直接遗传造成的(Doolittle, 1998)。也有许多来源于真细菌的基因是随着线粒体和叶绿体通过内共生起源逐渐转变为半自主性细胞器, 而后经由细胞内基因转移(intracellular gene transfer, IGT)从这些细胞器迁移到细胞核内的(Lang et al., 1999; Adams and Palmer, 2003; Timmis et al., 2004)。

真核生物进化史上最早、影响最深远的大规模水平基因转移可能应属线粒体和叶绿体的内共生(Gray, 1993; Gray et al., 1999)。现有研究表明, 所有线粒体均为同一起源——来源于蛋白菌 α -proteobacterium的内共生。与之类似, 所有的叶绿体(质体)也可能是同一起源, 形成于一种异养真核生物和一种古老蓝细菌的内共生。通过将捕获的蓝细菌转变为叶

收稿日期: 2015-07-02; 接受日期: 2015-12-14

基金项目: 国家自然科学基金(No.31160066)和宁夏自然科学基金(No.NZ13115)

* 通讯作者。E-mail: songyx666@163.com

绿体而形成进化史上最早的植物细胞后,更多的内共生随之发生,即次级或三级内共生。例如,2个藻类群,隐藻类(cryptomonads)和chlorarachniophytes (属于丝足虫门)甚至保留了次级内共生的核基因组,形成“核形体”(nucleomorph) (Douglas et al., 2001; Gilson et al., 2006)。这些藻类的质体被4层膜包裹,核形体介于内、外双层膜之间。

在原生生物和动物体内检测到的外源基因中,几乎所有都源自细菌(Garcia-Vallve et al., 2000; Rosewich and Kistler, 2000; Screen and St Leger, 2000; Intrieri and Buiatti, 2001; Veronico et al., 2001; Watts et al., 2001; Wolf and Koonin, 2001; Kondo et al., 2002; Zardoya et al., 2002; Hall et al., 2005)。单细胞真核生物中水平基因转移的范围从一个到几十个基因,只占基因组的不足1% (Hall et al., 2005),但这在真核生物界的发生频率已经很高。多细胞真核生物与其它生物之间的核基因水平转移非常少见,可能是由于多细胞真核生物体细胞和生殖细胞已发生分化且生殖细胞被体细胞所包被,加之跨过核膜运输的物质需要穿越众多屏障,转移获得的新基因到达生殖细胞的几率很低。一些植物如烟草(*Nicotiana tabacum*)能够从其共生发根农杆菌中获取基因,包括部分功能性基因(Furner et al., 1986; Aoki and Syono, 1999a, 1999b; Intrieri and Buiatti, 2001; Suzuki et al., 2002)。在侵染过程中,农杆菌会通过水平基因转移向其寄主转移几个质体编码基因。支持细菌到植物体核基因组水平基因转移(区别于细胞器到细胞核间的IGT)发生的假说包括12亿年前从真细菌获取水通道蛋白(Zardoya et al., 2002)以及从一种 α 变形杆菌体内获取谷胱甘肽合成基因(Copley and Dhillon, 2002)等。

进入21世纪以来,关于植物水平基因转移的研究报道出现了小规模激增(Won and Renner, 2003; Bergthorsson et al., 2003, 2004; Davis and Wurdack, 2004; Mower et al., 2004; Nickrent et al., 2004; Woloszynska et al., 2004; Schönenberger et al., 2005; Park et al., 2007; Xi et al., 2012; Li et al., 2013; Rice et al., 2013; Xi et al., 2013; Moon et al., 2015; Park et al., 2015)。大部分假定的HGT现象得到了系统进化分析的有力支持。在几乎所有情况下,研究人员已经设法排除仅仅是由DNA污染或混杂等

实验误差导致的“错位”基因出现的可能性,即结果的获得都是经过了多重DNA提取及分析确定,包括在其它实验室进行验证等。

对于植物中HGT现象发生的原因,目前尚无全面可信的解释。但有一个共识,HGT的发生需要基因供体与受体的直接接触。因此,附生、寄生以及嫁接等植物个体、组织间存在密切接触的几种关系为HGT的发生提供了可能。

在寄生过程中,通过植物体之间的直接接触促进DNA的转移逐渐被认定为HGT的一种普遍机制。一些关于HGT的报道中,就有寄生植物作为供体(Mower et al., 2004; Davis et al., 2005)或受体(Davis and Wurdack, 2004; Nickrent et al., 2004; Yoshida et al., 2010; Xi et al., 2012, 2013; Li et al., 2013; Molina et al., 2014)的实例。然而,由于许多供体和受体植物之间不存在寄生关系,这种机制并不能解释所有的水平基因转移。尽管如此,寄生植物仍然可以在HGT中发挥作用,作为一个“多面手”成为两个不相关物种之间的载体。在这一点上,选择机制还有待验证。相关假说包括非常规授粉、草食动物、通过细菌或病毒转移、从土壤中吸收DNA以及真菌病原体或共生体等(Bergthorsson et al., 2003; Won and Renner, 2003; Davis et al., 2005)。

1 植物之间的水平基因转移

1.1 植物之间核基因的水平转移

植物之间大规模HGT现象最早是在藻类类群chlorarachniophytes中的一种——*Bigeloviella natans*中发现的(Archibald et al., 2003)。Chlorarachniophytes类通过次级内共生的方式内吞绿藻获得质体(Gilson et al., 2006; Archibald, 2009)。因此,其基因组应该包含2类基因:内共生形成之前,其自身原有的基因;内共生关系形成后,从内共生的绿藻核(核形体)中转移获得的基因。在chlorarachniophytes类的核基因组中,2类基因都能够找到(Archibald et al., 2003)。然而,当对许多编码质体蛋白的核基因进行系统发生研究后,发现其中相当比例的部分既不属于假定的原始核基因,也不属于内共生基因。非但如此,这些基因与藻类类群红藻门(rhodophytes)或streptophytes的同源基因相似性更高,甚至有些与真核生物基因相

近。例如, 2个编码Rubisco小亚基的核基因与streptophytes分支明显相近; 而编码磷酸激酶、果糖-1,6二磷酸酶和香叶酰还原酶的基因似乎与红藻门藻类相近; 编码卡尔文循环中核酮糖磷酸异构酶的基因则与假单胞菌类群相似。一个基于80段cDNA序列的保守估算显示, *B. natans*编码质体蛋白的核基因中, 至少20%都是通过水平转移获得的(Archibald et al., 2003)。如此多的水平基因转移现象超出了过去在其它藻类中所估计的HGT的贡献(Matsuzaki et al., 2004; Merchant et al., 2007)。为何不同藻类种系中HGT发生量有如此大的不同现在尚无定论, 但从*B. natans*的生活方式中可窥见一斑。与所有chlorarachniophytes类群一样, *B. natans*是一种兼性自养生物, 既能够通过光合作用自养, 也能通过吞噬作用异养。藻类和细菌等似乎都是chlorarachniophytes类群比较喜欢的食物。可以推断, 一些内吞获取的微生物DNA片段可能未被降解, 并整合到了*B. natans*的核基因组中(Archibald et al., 2003)。这种机制可以解释为什么在异养微生物中HGT发生的频率要比在自养微生物中高得多。

水平基因转移在多细胞真核生物中发生频率低, 很大程度上是由于物质跨过核膜运输需要穿越众多屏障。然而也有少数发生在植物之间的转移已见报道(Kidwell and Lisch, 2001; Feschotte and Wessler, 2002; Diao et al., 2006)。与绝大多数多细胞动物相比, 植物分生组织没有被其它组织完全包被, 更加缺乏保护。但这是否会导致植物对HGT更加敏感, 还需要进行更大规模、更深入的基因组学研究来确定。

虽然动物界关于转座子水平转移的报道很多, 但种子植物间首例转座子HGT却是最近才发现的(Diao et al., 2006)。狗尾草属(*Setaria*) (黍)的1个Mu同源因子(MULE)与水稻(*Oryza sativa*)基因组中MULE序列高度相似。同义与非同义替代率对比分析和非编码序列保守性表明, 高度相似性不是自然选择的结果, 更合理的解释是狗尾草属植物和水稻之间发生了基因的水平转移(Diao et al., 2006)。由于黍、水稻和它们的近缘物种不存在共生或寄生关系, 单子叶植物也不会发生自然嫁接(因为维管束分散在整个茎秆中), 因此MULE转座子的横向转移只能是由载体介导的(Diao et al., 2006), 这个载体可能是能够同时感染狗尾草属植物和水稻的病原体或昆虫。

转座因子的水平转移可能被它们之间固有的迁移率所促进。然而, 也有证据表明迁移率不是HGT的前提条件, 一些“固定”的真核基因也能在种子植物之间进行水平传递。草本植物高羊茅(*Festuca elata*)的磷酸葡萄糖异构酶编码基因与早熟草属(*Poa*)植物的该基因关系最密切(高羊茅与沼地早熟禾(*P. palustris*)进化关系很近, 但存在生殖隔离(Vallenback et al., 2008))。基于同义替换的推测表明, 该基因从沼地早熟禾(或其近缘种)水平转移到高羊茅发生时间在近600万年以内。鉴于无论是黍-水稻还是早熟禾-高羊茅之间的转移都是发生在相同的科(禾本科)内, 通过非正常授粉发生的“伪垂直”基因传递也是HGT的一种可能机制。

寄生体系被认为是HGT发生的一种理想体系。日本RIKEN研究小组建立了寄生于禾本科作物独脚金(*Striga asiatica*)的ESTs库, 从19 000条表达序列中筛选得到了1条发生HGT的序列——*Shcontig948* (Yoshida et al., 2010)。为了验证寄生植物与其寄主之间mRNA水平上HGT发生的规模, 科研人员在人工构建五角菟丝子(*Cuscuta pentagona*)与拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、马铃薯(*Solanum tuberosum*)的寄生体系后, 对五角菟丝子和寄主拟南芥、马铃薯进行了转录组测序, 发现上千条基因序列发生了水平转移, 拟南芥接近一半的转录本可以在寄生的五角菟丝子体内检测到(Kim et al., 2014)。这说明寄生植物与寄主间可能存在着大量的遗传物质交换, 在RNA水平上进行着大量的信息交流。

1.2 植物之间细胞器基因的横向转移

植物之间的HGT不仅局限于核基因。近年来的一些研究显示, 线粒体DNA的水平转移在亲缘关系较远的维管束植物之间频繁发生(Bergthorsson et al., 2003, 2004; Won and Renner, 2003; Davis and Wurdack, 2004; Mower et al., 2004; Davis et al., 2005; Barkman et al., 2007; Xi et al., 2013; Park et al., 2015)。植物线粒体的2个特点使它们特别容易接受DNA的横向交流: 它们有一个活跃的同源重组系统, 并且它们频繁地进行融合(Arimura et al., 2004; Logan, 2006; Manchekara et al., 2006; Carlsson et al., 2007; Shedje et al., 2007)。虽然植物线粒体似乎也能直接吸收裸露的DNA, 但HGT需要供体和受

体细胞间的直接接触作为条件, 因此融合与重组似乎为线粒体提供了更直接的HGT机制。许多已报道的线粒体HGT现象中, 供体和受体植物之间都是寄生(Davis and Wurdack, 2004; Mower et al., 2004; Davis et al., 2005; Xi et al., 2013)或附生(Bergthorsson et al., 2004)关系。在那些不存在明显的寄生、共生或附生关系的情况下, 自然嫁接提供了远缘植物之间细胞直接接触的另一种途径(Stegemann and Bock, 2009)。最近的研究发现, 大片段DNA甚至整个细胞器都可以在相互接触的植物细胞之间传递(Stegemann and Bock, 2009)。基于这种现象提出线粒体HGT的一种机制, 即完整线粒体发生转移并与受体线粒体融合, 继而两个线粒体基因组发生重组(Carlsson et al., 2007)。植物细胞之间线粒体DNA转移是否存在这一分子机制尚需要进行更深入的研究。另外, 植物间线粒体HGT也可能通过病毒、细菌病原体、广谱内生菌以及无寄主专一性的寄生植物介导。

目前已发现的大部分线粒体DNA之间的水平转移是在近几百万年发生的, 一般都局限在一个属或同一属内的少数几个物种(Won and Renner, 2003; Mower et al., 2004; Park et al., 2015)。在对17种老鹳草属(*Geranium*)植物的线粒体基因组进行测序时, 发现了很多基因存在着IGT和HGT现象。在*G. brycei*线粒体基因组中, 发现至少有4个独立的位点是由HGT获取的, 还存在着2个具有不同内含子序列的Cox1基因拷贝, 也可能是HGT的结果(Park et al., 2015)。但是, 由于HGT跨越了分类的界限, 也有些线粒体DNA片段可以在远缘植物之间进行转移, 如从被子植物转移到蕨类植物(Davis et al., 2005)或者从苔藓植物转移到被子植物(Bergthorsson et al., 2004)等。发生转移的基因可能产生以下4种不同的结果: (1) 取代原有拷贝(通过同源重组); (2) 成为额外的基因拷贝; (3) 再引入一个之前发生过转移的基因; (4) 与原有基因发生重组, 形成一个部分内源部分外源的嵌合体基因(Bergthorsson et al., 2003; Barkman et al., 2007)。在已报道的线粒体HGT案例中, 没有明显的基因转移适应性, 因此, 似乎是遗传漂变而不是自然选择在修复大部分的HGT。而且, 不是所有转移的基因都是完整和有功能的, 部分发生转移的序列成为线粒体假基因(Bergthorsson et al., 2003, 2004)。究

竟是最初发生转移的基因片段造成了转移基因的不完整, 还是外源基因退化的结果, 或者二者兼而有之, 尚未可知。目前, 关于植物线粒体基因组之间HGT报道最多的是基部被子植物无油樟(*Amborella trichopoda*) (Bergthorsson et al., 2004), 它是无油樟科的唯一物种。无油樟是一种热带雨林灌木, 经常被包括各种苔藓在内的附生植物所覆盖。该物种共有31个线粒体基因, 使用PCR检测, 首先发现其从其它植物获取至少20个线粒体蛋白编码基因, 其中7个基因是从至少3种不同的苔藓植物中获得, 15个基因, 至少有1个额外的拷贝是通过水平转移获得的; 还有至少4个基因的2个额外拷贝是水平转移获得的; 1个基因具有水平转移获得的3个拷贝(Bergthorsson et al., 2004; Richardson and Palmer, 2007)。有趣的是, 大部分水平转移的基因似乎都是完整的并且至少在RNA水平表达(Richardson and Palmer, 2007), 标志着这是近期发生的功能性或进化性转移。除这20个外源拷贝基因, 无油樟线粒体基因组中还包含1个被子植物来源的基因, 呈垂直传播。在所有发生水平转移的26个基因中, HGT导致了基因加倍的出现。有18个通过水平转移获得的基因是完整的, 并具有潜在功能, 而所有垂直遗传的31个基因都是完整的。无油樟线粒体DNA中这26个外源基因是从很多供体植物中获得的。7个来自苔藓植物, 19个来自被子植物。现在仍不清楚是否有2个甚至更多基因同时转移的情况发生。19个被子植物基因大多来自双子叶植物。现已发现2个外源基因与特定被子植物类群有很强的隶属关系(*nad1*与榛属(*Corylus*), *ccmFN1*与胡萝卜属(*Daucus*))。但是有限的抽样(从175 000种双子叶植物中取10种)无法准确地确定其余大部分基因的供体类群。在无油樟线粒体DNA中发现的大量HGT与其叶绿体DNA中没有发现HGT形成鲜明对比(Goremykin et al., 2003; Stefanovic et al., 2004; Rice and Palmer, 2006)。

最新的研究对无油樟的线粒体基因组进行了全序列测定, 结果表明, 无油樟的线粒体基因组中融合了包括藻类、苔藓以及被子植物在内的共6种物种的线粒体基因, 其中甚至包含了3种绿藻和1种苔藓的完整线粒体基因组, 以及2种被子植物的线粒体基因组序列(Rice et al., 2013)。

无油樟所处的独特地理位置促使其发生大量

HGT。无油樟是南太平洋新喀里多尼亚岛特有的单科单属次冠层灌木或小乔木,生长在中海拔山地(300–900 m)陡峭斜坡上的热带雨林中(Feild et al., 2001)。在这种潮湿而黑暗的环境中,无油樟的树叶、树枝、树干甚至果实往往被包括苔藓在内的不同附生植物所覆盖。这能够促进植物之间发生直接的HGT,尤其是草食动物的取食可能使得无油樟损伤组织的创面与附生植物及其渗出液直接接触。岛上3 400种维管植物中,接近80%是新喀里多尼亚特有的(Lowry, 1998),也是新喀里多尼亚苔藓的一大部分。因此,对这一适合在无油樟表面生长并相互联系的庞大的特有植物群进行分子检测,可以获得更多信息: (1) 阐明如此大规模HGT发生的促进因素; (2) 发现更多HGT现象; (3) 确定供体植物; (4) 估计转移时间; (5) 估计转移数量。2005年底在新喀里多尼亚对无油樟及相互联系的上百种物种进行了样品采集和DNA分析,发现无油樟线粒体DNA群体水平存在多态性以及两个水平转移基因的存在/缺失多态性。无油樟中大量的HGT可能为研究群体水平HGT的进化动力学提供了一个极好机会。后续研究发现,无油樟线粒体DNA中,许多外源线粒体基因在转录水平检测到稳定表达,部分还进行了RNA编辑。这说明这些基因中的一部分可能具有功能,虽然线粒体基因组中许多假基因同样进行转录和RNA编辑(Aubert et al., 1992; Brandt et al., 1993; Sandoval et al., 2004; Kim and Kim, 2006),另外还有2个能够表达的完整基因,只是因为它们异常的编辑模式而被认定为“神秘的”假基因(Mundel and Schuster, 1996; Handa, 2003)。

另一个线粒体基因组HGT的例子是一个质体核糖核蛋白编码基因*rps2*。寄生植物*Phelipanche*有2种*rps2*拷贝。一个拷贝与其系统发生分析相符,另一个则是从列当(*Orobanchae coerulea*)中通过水平转移获得的(Park et al., 2007)。*Phelipanche*与列当都是专性寄生植物,隶属列当科(*Orobanchaceae*)。通过水平转移获得的基因拷贝在*Phelipanche*细胞内的具体定位并不清楚,可能插入到了质体基因组外的DNA中(比如在线粒体或核基因组中)。由于供体和受体都是寄生植物,该HGT就有2种可能的方式:可能是以一个共同寄主作为遗传物质传递的载体或者通过偶尔发生的复寄生(即一种寄生物种与另一种发生寄生)使得供体和受体直接连接,促成HGT的发生。然

而,至今尚未得到质体基因组间HGT的确切证据。一个可能的原因是,虽然植物线粒体经常发生融合(Arimura et al., 2004; Logan, 2006; Carlsson et al., 2007),但高等植物不同种间质体的融合和重组却很少见(Medgyesy et al., 1985)。不过,最近的研究发现植物嫁接部分细胞之间能够发生质体DNA的交流,并且可能发生完整质体基因组的传递(Stegemann and Bock, 2009),这使得找到物种间质体基因组的转移成为可能。尽管在亲缘关系较近的物种间这是存在理论可能的,但在亲缘关系较远的物种间由于核-质不相容使得整个质体的转移不太可能发生(Schmitz-Linneweber et al., 2005)。

有研究认为,与其它真核基因组不同,植物线粒体基因组与其它真核细胞尤其是植物细胞进行着频繁且促进进化的水平基因转移(Bergthorsson et al., 2003; Won and Renner, 2003)。Won和Renner(2003)指出,一个包含着线粒体*nad1*基因的内含子从被子植物无油樟转移到了裸子植物买麻藤(*Gnetum montanum*)中。他们是从买麻藤属的系统进化中发现的。研究显示,这一转移是近期(200万至500万年前)发生的,且只存在于买麻藤属的一个亚洲分支中。在亚洲这一脉买麻藤属的祖先获取了该段序列后,一些新分化出来的物种随着进化又丢失了这一外源片段,却仍然保留着其它源自祖先的序列。Bergthorsson等(2003)报道了5个发生在有花植物线粒体间的HGT实例。这一研究是在对猕猴桃属(*Actinidia*)、桦木属(*Betula*)及忍冬属(*Lonicera*)植物的线粒体与细胞核之间IGT研究结果基础上展开的。上述物种的线粒体基因组中都包含一个在200个亲缘关系较近的物种中没有的线粒体基因(Adams et al., 2002)。例如,*rps11*在除忍冬(*L. japonica*)和黑桦(*B. dahurica*)以外的182种双子叶植物中均未检测到。系统进化分析有力地证明,软枣猕猴桃(*A. arguta*)和忍冬的基因是从远缘被子植物获得的,但此基因在桦木属是垂直还是水平传递的尚无定论。Bergthorsson等(2003)报道,相比其它物种,由于在线粒体基因组(mtDNA)中的异常出现,所有关于桦木属植物该基因HGT的证据都不十分充分。

猕猴桃属、忍冬属和桦木属的HGT都属于再获取型HGT,即线粒体中的一个基因发生了向核内的功能性转移而丢失,横向转移来的基因占据了其原来的

位置。Bergthorsson 等(2003)以及 Won 和 Renner (2003)则报道了关于线粒体基因家族数量和结构的 HGT 现象。在 *Amborella* 和买麻藤中发现的基因转移都是加倍型 HGT, 即外源基因和内源基因在一个基因组中共存。而血根草(*Sanguinaria canadensis*)中发生的嵌合型 HGT 导致一半内源一半外源的杂合基因。后来报道的 HGT 都没有再发现嵌合型 HGT。大部分已知的转移导致完整基因与基因片段共存的“加倍”状态。然而, 一个短片段可能是更长片段的转移, 也可能是杂合片段, 已有研究发现了一个发生嵌合型 HGT 的特定线粒体基因位点 *rpsl4* (Ong and Palmer, 2006)。

在迄今为止的数十例植物间 HGT 报道中, 绝大多数都是线粒体基因转移(编码持家呼吸系统或核糖体蛋白), 因此, 在已有植物细胞器 HGT 的报道中, 线粒体间的转移占主导地位。其中也有几个例外, 比如菜豆(*Phaseolus vulgaris*)叶绿体基因 *pvs-trnA* (Ahlert et al., 2006)和肉苁蓉(*Cistanche deserticola*)质体基因 *rpoC2* (Li et al., 2013)。菜豆的 *pvs-trnA* 序列可能通过供体线粒体基因组进行间接转移, 而肉苁蓉的 *rpoC2* 基因拷贝则可能是在寄生过程中偶然获取的。

值得注意的是, 虽然有 2 个报道从线粒体 RNA 编辑、Southern 印迹杂交强度、置换率等方面提出了外源基因线粒体来源的间接证据(Bergthorsson et al., 2003, 2004), 但由于没有具体资料, 对这种现象的一种保守解释是, 这些基因来自外源线粒体, 通过水平转移进入线粒体或核基因组(叶绿体基因组差异太大, 因而被排除)。

大多数已报道的植物 HGT 现象都是从一种被子植物转移到另一种被子植物。例外情况包括上述从被子植物转移到裸子植物(Won and Renner, 2003)、从被子植物转移到蕨类植物(Davis et al., 2005)以及由苔藓植物转移到被子植物等(Bergthorsson et al., 2003)。这种明显的偏向性可能只是因为大多数已测序植物线粒体基因都是被子植物。许多转移在进化上是近期才发生的, 受体仅为一个属的植物, 甚至只是一个属内的几种植物(Bergthorsson et al., 2003; Won and Renner, 2003; Mower et al., 2004; Davis et al., 2005; Schönenberger et al., 2005)。

显然, 植物线粒体 DNA 的 HGT 异常活跃。大量陆

生植物叶绿体 DNA 和动物线粒体 DNA 数据中都没有发现 HGT。虽然植物线粒体 DNA 经常包含大量核起源或叶绿体起源的序列(Unseld et al., 1997; Kubo et al., 2000; Notsu et al., 2002; Handa, 2003; Clifton et al., 2004; Knoop, 2004; Sugiyama et al., 2005), 但现在仍未发现植物叶绿体中包含其它细胞器来源的 DNA (Rice and Palmer, 2006)。植物线粒体具有一个积极的 DNA 吸收系统(Koulintchenko et al., 2003), 但在叶绿体中未发现该系统。表明这个吸收系统可能对外源和内源 DNA 的结合很重要。

植物线粒体与质体的一个主要区别是线粒体存在融合现象, 这至少为它们发生 HGT 频率不同提供了一种合理的解释。在原生质体融合产生的杂种植株内, 植物线粒体有规律地发生融合(Arimura et al., 2004; Sheahan et al., 2005), 促进父母本线粒体基因组的重组, 而相同条件下叶绿体中则几乎不发生融合(Kanno et al., 1997; Mohapatra et al., 1998)。然而, 质体基因组也可能成为 HGT 的受体。一些关于 HGT 的报道涉及质体基因或其片段(Woloszynska et al., 2004; Park et al., 2007)。研究发现, 大王花(*Rafflesia lagascae*)很可能已经失去了完整的质体基因组, 但在大王花质体基因组残余序列测序过程中, 发现其中约 33% 的基因是从其寄主崖爬藤属(*Tetrastigma*)植物中转移获取的(Molina et al., 2014)。一些菜豆属物种的线粒体基因组接收了质体 tRNA 基因内含子衍生的杂乱的叶绿体 DNA 片段。有趣的是, 这些进入线粒体基因组的杂乱 DNA 导致了菜豆属植物的细胞质雄性不育(cytoplasmic male sterility, CMS) (Woloszynska et al., 2004)。虽然质体基因通过细胞内基因转移整合到线粒体基因组是一种普遍现象(Bock, 2006), 但系统进化分析显示, 此 tRNA 内含子不是起源于豆类质体基因组的。相反, 分析结果显示, 这些序列的供体可能是一种非双子叶植物(Woloszynska et al., 2004)。现有的证据并不能直接证明是一个非双子叶植物质体基因组与菜豆线粒体基因组发生了水平转移, 还是供体植物体内的质体基因通过细胞内基因转移进入到线粒体基因组, 随后二者又通过线粒体基因组 HGT 发生了转移。Li 等(2013)在分析列当科寄生植物肉苁蓉的质体基因组过程中, 从中发现一个基因由其寄主藜科(Chenopodiaceae)植物梭梭(*Haloxyylon ammodendron*)叶绿体基因组中转移获得。

虽然一些发生转移的基因是显而易见的假基因,但也有许多是完整而有潜在功能的。对这些外源基因表达的分析报道中有1篇非常引人注目,因为血根草的*rps11*基因(只在其线粒体基因中存在单拷贝)发生转移后能够转录,进行RNA编辑并嵌合:其5'端是双子叶的,垂直起源;而其3'端则是单子叶的,水平起源(Bergthorsson et al., 2003)。该基因与其它完整的、转录以及编辑的外源基因是否编码功能蛋白仍有待进一步研究。之前也有报道显示植物线粒体假基因被转录和编辑(Aubert et al., 1992; Brandt et al., 1993; Sandoval et al., 2004; Kim and Kim, 2006)、转录而不编辑(Quinones et al., 1996)或根本不转录(Dong et al., 1998)。

不同的基因或不同的植物种系间发生HGT的几率是否存在差异?对IGT的研究显示,从生物能学角度来看,线粒体核糖核蛋白基因更像是发生了向核内的功能转移(Adams et al., 2002)。在发生HGT方面,不存在对基因的偏爱,可能因为大部分转移是无功能性的无义事件。HGT在有花植物线粒体间发生的几率是存在差异的。在拟南芥、油菜(*Brassica napus*)、水稻、玉米(*Zea mays*)或甜菜(*Beta vulgaris*)等线粒体基因组已完成测序的物种中,没有蛋白编码基因发生HGT的证据(Unseld et al., 1997; Kubo et al., 2000; Notsu et al., 2002; Handa, 2003; Bergthorsson et al., 2004; Clifton et al., 2004)。尽管大部分已报道的HGT都是关于来自一个供体的单个基因,在其它研究中也发现了一些额外基因,因此更广泛的HGT也需加以考虑。如前文所述,无油樟线粒体基因组中外源DNA异常丰富,实际上,其包含的外源基因比内源基因还要多。

1.3 嫁接组织之间的水平基因转移

为了验证嫁接植物组织间是否存在水平基因转移,Stegemann和Bock (2009)设计了一个巧妙的实验,他们培育了2组携带有不同选择标记和报告基因的转基因烟草:Nuc-kan:yfp和Pt-spec:gfp。Nuc-kan:yfp基因组内整合了一个卡那霉素抗性基因(*nptII*)和黄色荧光蛋白基因(*yfp*);Pt-spec:gfp在质体(叶绿体)基因组内转入了奇霉素抗性基因(*aadA*)和绿色荧光蛋白基因(*gfp*)。之后,将这2组烟草相互进行了嫁接实验,并测试其中荧光报告基因的表达情况。最终,实验结

果证实了植物嫁接部分之间有遗传物质的交换,但基因的传递仅局限在砧木和穗木的结合部,即只有嫁接位点产生的侧枝才能保留可遗传的改变。

2 植物与细菌、真菌之间的跨界水平基因转移

2.1 植物与细菌间

农杆菌侵染植物细胞是植物作为跨界HGT受体的一个经典案例。在侵染过程中,农杆菌Ti质粒的一段序列(称为转移DNA或T-DNA)插入植物细胞的核基因组中(Gelvin, 2000)。随着工作原理逐渐被阐明,将Ti质粒修饰为导入外源基因的工具开发了农杆菌介导的转化法。分子分析解释了早期T-DNA整合入植物基因组的遗迹且这些序列被称作细胞组成型T-DNA(cT-DNA)。

例如,几种烟草核基因组中发现了cT-DNA,可能是百万年前被农杆菌侵染并获得的(Suzuki et al., 2002)。T-DNA包含的基因改变了植物体的结构(如通过干扰植物激素平衡等)。由此推测水平获得的cT-DNA促成了植物新性状的进化。通过改变植物的生长状态,这些细菌基因能够赋予植物特定环境下的选择优势(Suzuki et al., 2002)。并且,基于此丰富了遗传多样性甚至通过适应辐射促进新物种的形成。长久以来,农杆菌(以发根农杆菌和根癌农杆菌为代表)被认为仅仅是一种可以将基因规律性传递入植物基因组的细菌。然而,当使用合适的质粒用于DNA转化,许多其它属的菌(*Rhizobium*、*Sinorhizobium*和*Mesorhizobium*)也被证明有转化植物细胞的能力(Broothaerts et al., 2005)。这些菌类似乎不是本来就能够吸收Ti质粒的。但它们似乎能够通过HGT从农杆菌获取Ti质粒,比如通过细菌接合或直接的DNA吸收(Amabile-Cuevas and Chicurel, 1992; Trevors, 1996; Babic et al., 2008)。这一现象究竟是自然发生的还是仅为偶然,以及除农杆菌外的其它菌类是否能将其自身的遗传信息导入植物基因组尚有待研究。

从农杆菌到植物的遗传信息转化被认为仅限于Ti质粒中的基因。然而,也有农杆菌基因组DNA偶然转移到宿主的核基因组的情况(Ulker et al., 2008),而且表明HGT在细菌转化及植物进化过程中的意义。

大约每250株转基因植物中就有1株能够检测到农杆菌的染色体片段, 这种现象被认为是T-DNA介导的转移过程中, 农杆菌染色体DNA偶然进入了T-DNA (Ulker et al., 2008)。然而, 确切的转移机制尚不明确。这种从农杆菌染色体到植物核基因组的DNA转移仅在转化实验中被发现, 不过鉴于其发生频率之高, 这种转移自然发生的实例也可能存在。无论如何, 农杆菌并不局限于转化质粒中的基因, 也能够将染色体基因导入植物体内, 表明细菌-植物HGT实质上跨越物种界限扩充了基因库, 并可能因此加速了植物的进化。一些细菌基因也常在真核藻类中发现。例如, 硅藻类三角褐指藻(*Phaeodactylum tricornutum*)核基因组中吸纳了500多个细菌基因 (Bowler et al., 2008); 中心褐藻(*Thalassiosira pseudonana*)中也被发现有超过一半的转移基因 (Armbrust et al., 2004), 表明该转移发生在2个藻类群分离之前。细菌基因也能进入叶绿体基因组。如藻类类群 *haptophyte* 和 *cryptophyte* 的质体 *rpl36* 基因 (Rice and Palmer, 2006)。转移来的 *rpl36* 基因可能通过同源重组替换掉了原有基因。

尽管在许多实例中, 对通过转移获得的细菌基因的适应性尚不明确, 但也有因HGT突然形成一个新物种甚至一个更高的分类阶元的现象。一个有趣的事例是花样羽状硅藻类群的拟菱形藻 (*Pseudonitzschia*) 和拟脆杆藻 (*Fragilariopsis*) 通过HGT对细菌中的离子富集蛋白——铁蛋白编码基因的获得 (Marchetti et al., 2009)。对微量元素铁的吸收能力限制了藻类在全球广大海洋中的分布, 也限制了海洋中的初级生产力。因此, 获取和储存铁的能力成为一个重要的选择压力。有趣的是, 拟菱形藻和拟脆杆藻都是缺铁海域进行铁肥补充实验时藻类大爆发的优势种, 表明通过HGT获取的基因所编码的铁蛋白赋予了藻类高度的铁储存能力, 使得这些藻类能够在铁水平降低后富集周围的铁, 以保证其正常生长和细胞分裂 (Marchetti et al., 2009)。细菌和藻类间HGT的具体机理尚属未知。由于单细胞真核藻类(如硅藻)并不会吸收外界裸露的DNA, 藻类细胞和共生菌或致病菌之间可能直接发生转移或者通过病毒介导转移。

在DNA发生转移后, 水平转移获取的基因必须获得适合的表达信号以适应其在植物细胞核(真核)的新环境从而实现其功能。这似乎需要基因组中额外的

安排(如启动子获取 (Stegemann and Bock, 2006)), 这也可能限制了HGT形成功能基因。

2.2 植物与病毒间

对于动物或者细菌间的HGT来说, 病毒常作为主要的转移工具。病毒能够将其自身的遗传信息(或部分)转移到宿主基因组, 或将前一个宿主的部分遗传信息转移到新宿主体内 (Mann et al., 2003; Lindell et al., 2004)。植物病毒则不同, 大部分植物病毒是RNA病毒, 它们一般不会整合到宿主基因组。即便是DNA植物病毒(如双生病毒科 (Geminiviridae)、圆环病毒科 (Circoviridae) 和花椰菜花叶病毒科 (Caulimoviridae) 等)以及那些生活周期中有DNA阶段并在复制过程中呈现游离DNA状态的病毒, 也很少会将自身插入宿主细胞基因组 (Timmermans et al., 1994)。尽管如此, 病毒基因仍有可能偶然插入植物基因组, 至少在进化过程中曾发生过 (Harper et al., 2002)。例如, 在一些烟草品种中发现双子病毒DNA, 表明曾经发生过一次早期的病毒DNA插入 (Bejarano et al., 1996; Ashby et al., 1997)。植物基因组吸纳病毒序列的分子机制尚不清楚, 但可以推测病毒基因组和植物染色体DNA的偶然重组也是可能性之一 (Harper et al., 2002)。这些情况可能是由双链DNA损伤修复 (Davis and Wurdack, 2004; Bergthorsson et al., 2004) 或部分同源介导的非常规重组造成的 (Stegemann and Bock, 2006; Chan et al., 2007)。

转移获得的病毒基因或基因片段, 在进化选择中是可能存在影响的。转移序列的表达可以通过表达后沉默 (PTGS) 为受新病毒侵染的植物提供保护 (Waterhouse et al., 1999; Wang and Metzlaff, 2005), 也可能通过预表达病毒基因产物(如基因沉默的抑制元件)促进随后的病毒感染 (Kasschau and Carrington, 1998; Qu and Morris, 2005)。甚至有可能转移获得的病毒基因在很长时期内有利和不利选择作用并存。在这种情况下, 迅速降解最初进入的序列可以保证细胞内没有具功能的蛋白产物生成, 并且随着这一程序的完成, RNA水平表达的维持和进化选择通过表达后沉默形成了有效的感染压力。然而直到现在, 所有上述机制和病毒序列整合到植物基因组过程中形成、发展和稳定的选择压力仍然未知。

有趣的是, 病毒序列似乎并不仅限于整合入植物

核基因组中。葡萄(*Vitis vinifera*)全基因组测序结果发现了2个病毒基因片段的存在(Goremykin et al., 2009), 似乎来自与卷叶病毒病有关的黄化病毒组。黄化病毒是RNA病毒, 其整合到DNA基因组中似乎是依靠病毒RNA基因组反转录的cDNA。值得注意的是, 植物线粒体有反转录活性(Fassbender et al., 1994; Moenne et al., 1996), 至少其中部分转录本是由线粒体基因组编码的。线粒体剪切因子整合了一个反转录酶的保守域(Mohr et al., 1993; Ahlert et al., 2006), 虽然还不确定是由线粒体基因中的内含子开放阅读框编码还是由核基因编码后转运。因此, 可以猜测黄化病毒序列在线粒体内转变为cDNA片段并整合入基因组。

尽管病毒颗粒一般不会出现在线粒体内, 但偶有发现线粒体将其吞入的现象。而且, 植物线粒体也能够吸收外源RNA和DNA (Koulintchenko et al., 2003; Duchêne et al., 2009)。这表明裸露的病毒核酸也可能进入线粒体内。还有一种可能, 就是病毒序列首先整合到葡萄的核基因组内, 然后通过细胞内基因转移进入线粒体基因组。总体来说, 植物线粒体基因组中频繁出现各种外源遗传物质, 包括混杂着核基因组、叶绿体DNA、叶绿体功能tRNA基因以及通过HGT获取的外源DNA (Marienfeld et al., 1999; Bock, 2006; Richardson and Palmer, 2007)。这说明可能线粒体更易于接受外源DNA。第1个外源病毒基因组的转移很可能发生在所有植物的共同祖先中。线粒体和叶绿体内转录组件的关键组分和DNA复制元件都是病毒起源的, 且T-噬菌体类很可能是这些基因的来源(Filée and Forterre, 2005; Shutt and Gray, 2006)。例如, 核编码的线粒体、叶绿体RNA聚合酶与T-7噬菌体的RNA聚合酶相似(Hedtke et al., 1997), 表明可能是真核生物进化早期通过HGT获得的。一种可能是这个基因的供体是能够感染 α -proteobacterial的噬菌体, 而被感染的 α -proteobacterial后来形成了今天的线粒体(Gray et al., 1999)。由于噬菌体感染能够导致噬菌体基因组稳定整合入原核宿主的基因组中(即前噬菌体时期), α -proteobacterial菌内共生体在被前真核细胞吞入前可能就已经纳入了一些噬菌体基因(Filée and Forterre, 2005)。随后向核内的基因转移(Nakamura et al., 2004)以及植物品系的基因加倍可能产生RNA复制酶的异形体, 并随后导入到线粒体

和叶绿体中(Hedtke et al., 2002)。

2.3 植物与其它真核生物间

光合藻类 *Vaucheria litorea* 与一种海蛞蝓 (*Elysia chlorotica*) 存在共生关系, 二者之间发生了一个有趣的跨界HGT。海蛞蝓能够将藻类叶绿体转化为细胞内共生从而获得光合系统(Mujer et al., 1996; Pierce et al., 1996; Rumpho et al., 2000)。海蛞蝓的叶绿体称为“kleptoplasts”(派生于希腊语kleptein, 意思是偷)。因为它们是海蛞蝓从藻类食物资源获取或从不完全消化的藻类细胞中“偷”来的。Kleptoplasts不是垂直遗传的(通过有性生殖), 而是由每一代从新的藻类细胞重新获取。Kleptoplasts在藻类细胞的胞质中能保持数月的活性, 它们产生氧气、固定CO₂并活化表达质体基因组基因, 通过大量的核基因给予叶绿体功能支持以及光合器官众多组分的高周转率(Bock, 2007)。在没有藻类基因组的情况下, 保持光合活性数月之久是令人不解的。最近在海蛞蝓的核基因组中发现了一个光合系统基因(Rumpho et al., 2008), 该基因编码光合系统II锰结合蛋白(Ps60), 这是光合系统II中光水解复合物的必要组分, 为这一现象提出一种可能的解释。该基因不仅转移到海蛞蝓基因组中, 而且有表达活性。另外, 还有报道称编码3个定位于质体的光捕获复合蛋白的核基因也从 *Vaucheria litorea* 转移到了海蛞蝓(Pierce et al., 2007)。从藻类核基因组到海蛞蝓核基因组的HGT规模尚不确定, 但最极端的可能是, *Vaucheria litorea* 光合电子传递和碳固定所需的全套核基因均转移到了海蛞蝓的核基因组中, 或者HGT仅限于光合器官中一些频繁转运的蛋白组分编码基因(如PsbO, PsbO易受活性氧破坏, 且可能在光合系统II转运调节中起作用)(Henmi et al., 2004; Lundin et al., 2007)。后续研究认为, 虽然海蛞蝓确实通过HGT获取了藻类的叶绿体, 但没有能力进行光合作用, 其在黑暗条件下一样可以保持存活(Christa et al., 2014)。

迄今为止, 已发现的植物向动物基因组最广泛的HGT是一种淡水蛭形轮虫 *Adineta vaga*, 属于无性繁殖类玄武湖轮虫(Bdelloidea)。除了植物基因, *Adineta vaga* 基因组中还有许多来自细菌和真菌的基因(Gladyshev et al., 2008), 表明其整合外源DNA序列相对没有特异性。有趣的是, 这些基因都在端粒附近

(与转座子相邻)。因此说明这些片段是在染色体末端于DNA修复过程中整合入基因组的。其中有些水平转移基因成为假基因,也有些是完整并可以表达的。大部分完整的外源基因为简单功能酶编码基因(如植物UDP-葡萄糖基转移酶),而不是多蛋白复合体或与轮虫代谢无关的多组分途径。这种基因能够在转移到远缘物种后立即表现功能的现象可能意义重大(Gladyshev et al., 2008)。虽然蛭形轮虫对这种大规模HGT的适应性有待研究,但可以预见,至少部分转移的基因赋予了选择优势。例如,一个植物源基因,编码 β -半乳糖苷酶且在细胞壁多糖降解中起作用(Gladyshev et al., 2008)。由于轮虫从水中过滤藻类、细菌和其它小的有机颗粒为食,具备 β -半乳糖苷酶活性有助于消化难消化的食物。

蛭形轮虫HGT的多发令人困惑,也提出了吸收外源DNA机制的问题。一个可能的线索在于蛭形轮虫非正统的生活方式。许多蛭形轮虫能够在严苛的环境中生存,包括完全干燥和高度电离辐射等,这些极端逆境条件会造成膜损伤和DNA损伤。一方面,受损的膜使得DNA分子更易通过,无论是未完全消化的食物或环境中的裸DNA都可能进入;另一方面,胁迫引起的DNA损伤会造成轮虫基因组双链受损,同时促进供体DNA的破碎。鉴于外源DNA整合入真核基因组中与双链损伤修复相关,DNA损伤和膜损伤的综合作用对蛭形轮虫大规模的HGT提供了一种貌似合理的解释(Gladyshev et al., 2008)。从轮虫中HGT的高频发生,似乎可以开发一种选择系统来在实验室观察HGT。用转化了抗生素抗性基因的藻类或细菌来喂养轮虫,并检测这些基因在轮虫基因组的表达,然后,在多种胁迫环境中筛选抗生素抗性轮虫进行HGT筛选系统和促进HGT的环境条件及分子机制的分析。包括前面所述嫁接实验在内,对植物中HGT进行研究的实验系统也已初步建立(Huang et al., 2003; Stegemann et al., 2003; Bock and Timmis, 2008; Stegemann and Bock, 2009)。

有证据表明,非植物真核生物也能传递遗传物质到植物体内。被子植物线粒体基因的I族内含子 $cox\ 1$ 是研究非植物真核生物基因向植物水平转移很好的材料。关于该内含子从一种真核供体经HGT向植物中转移的情况最早见于一种胡椒科植物*Peperomia polybotrya* (Vaughn et al., 1995)。*Peperomia poly-*

*botrya*的 $cox\ 1$ 内含子与真菌线粒体内含子的相似度高於其它高等植物及藻类。有趣的是,部分真菌体内与*Peperomia polybotrya*内含子高度相似的内含子序列在线粒体 $cox\ 1$ 基因的相同位置。对这些与被子植物 $cox\ 1$ 基因相似的侧翼外显子序列进行检测,发现HGT仅限于内含子序列。自剪接I族内含子是移动遗传元件,并可以通过一个称为“内含子归巢”的过程侵染无内含子等位基因(如在真菌有性杂交中) (Belfort and Perlman, 1995)。另外, $cox\ 1$ 内含子包含1个编码限制性内切酶的ORF,这个酶被认为在内含子移位过程中起作用。因此有可能是类似“内含子归巢”的过程将真菌内含子导入植物 $cox\ 1$ 位点,可能是在*Peperomia polybotrya*植物体被真菌病原体或菌根发生体侵染过程中发生的。事实上,正是内含子插入位点侧翼外显子序列特征(sequence signatures)标记的改变为水平内含子转移的归巢类似机制提供了一个相关证据(Vaughn et al., 1995)。最初认为,这只是进化过程中偶发的新HGT事件。对不同种被子植物内含子分布的研究揭示了许多水平获得内含子的个例(Cho et al., 1998; Sanchez-Puerta et al., 2008)。在已研究的640种被子植物(涉及212科)中,内含子的获取有70个单独的水平转移案例(Sanchez-Puerta et al., 2008)。相对于假设这些真菌到植物的转移都是独立发生的,更可能的是内含子最早由真菌经一次转移进入被子植物体内,随后再由一种被子植物传递到另一种。这可能是经由异常的种间授粉或经植物间其它的HGT机制发生。经过植物间的HGT传播看起来更具可能性,因为在植物线粒体基因组中没有发现其它有“归巢”现象的内含子,这同时表明真菌到植物线粒体的内含子转移不常发生。对 $cox\ 1$ 内含子在被子植物中不规则分布的另一种解释是,内含子在传递过程中多次丢失而没有在植物间持续传播。要确定在进化过程中究竟是哪种情况,还有待于大规模的密集采样和大范围测序分析工作的开展。

3 结语

早期的研究认为,HGT主要存在于原核生物界,很少在真核生物中发生。然而,新近的研究结果使这一观点受到了挑战,真核生物中的HGT现象可能被严重低估了。随着越来越多的物种基因组测序的完成,还

会不断发现植物中HGT的案例。从目前的研究结果来看,植物细胞内的3个基因组——核基因组、线粒体基因组和质体基因组均有可能发生HGT,尤其是植物线粒体基因组具有活跃的同源重组系统以及频繁进行融合的特性,使它们更有可能成为外来基因的受体。而与植物产生HGT的物种范围则涵盖了病毒、原核生物和真核生物等各种类群。HGT发生的形式可能是DNA、RNA甚至是整个细胞器基因组,虽然其具体机制尚不明确。目前普遍认为HGT转移的基因序列是随机的。这就有可能出现片段化的基因组DNA,完整的或部分的mRNA序列发生水平转移并在随机位置整合到受体基因组中或发生同源重组,成为受体基因组的一部分,并随着进化过程发生序列变化。通过基因序列在转移后发生变化的程度可以反推HGT发生的时间。然而由于高等生物的生殖细胞与体细胞是分离的,且生殖细胞被非生殖细胞包被,因此,许多发生在不同物种体细胞之间的HGT现象难以通过亲代传递被保留下来,进而会大大低估基于物种基因组测序进行的HGT规模。在目前仅有少数植物基因组完成测序的情况下,尚难以估计植物进化中HGT的真正规模。不过,相信随着大规模测序研究的开展以及对真核生物HGT研究的逐渐重视,植物中HGT的真实面貌终将被揭开。

参考文献

- 剑虹, 谢志雄, 陈向东, 倪丽娜, 沈萍 (2003). 水平基因转移. *遗传* **25**, 623–627.
- 王洽, 乐霁培, 张体操, 黄锦岭, 孙航 (2014). 水平基因转移在生物进化中的作用. *科学通报* **59**, 2055–2064.
- Adams KL, Palmer JD (2003). Evolution of mitochondrial gene content: gene loss and transfer to the nucleus. *Mol Phylogenet Evol* **3**, 380–395.
- Adams KL, Qiu YL, Stoutemyer M, Palmer JD (2002). Punctuated evolution of mitochondrial gene content: high and variable rates of mitochondrial gene loss and transfer to the nucleus during angiosperm evolution. *Proc Natl Acad Sci USA* **99**, 9905–9912.
- Ahlert D, Piepenburg K, Kudla J, Bock R (2006). Evolutionary origin of a plant mitochondrial group II intron from a reverse transcriptase/maturase-encoding ancestor. *J Plant Res* **119**, 363–371.
- Amabile-Cuevas CF, Chicurel ME (1992). Bacterial plasmids and gene flux. *Cell* **70**, 189–199.
- Andersson JO (2005). Lateral gene transfer in eukaryotes. *Cell Mol Life Sci* **62**, 1182–1197.
- Andersson JO, Sjogren AM, Davis LAM, Embley TM, Roger AJ (2003). Phylogenetic analyses of diplomonad genes reveal frequent lateral gene transfers affecting eukaryotes. *Curr Biol* **13**, 94–104.
- Aoki S, Syono K (1999a). Function of *Ngrol* genes in the evolution of *Nicotiana glauca*: conservation of the function of NgORF13 and NgORF14 after ancient infection by an *Agrobacterium rhizogenes*-like ancestor. *Plant Cell Physiol* **40**, 222–230.
- Aoki S, Syono K (1999b). Horizontal gene transfer and mutation: *Ngrol* genes in the genome of *Nicotiana glauca*. *Proc Natl Acad Sci USA* **96**, 13229–13234.
- Archibald JM (2009). The puzzle of plastid evolution. *Curr Biol* **19**, 81–88.
- Archibald JM, Rogers MB, Toop M, Ishida M, Keeling PJ, Affiliations A (2003). Lateral gene transfer and the evolution of plastid-targeted proteins in the secondary plastid-containing alga *Bigeloviella natans*. *Proc Natl Acad Sci USA* **100**, 7678–7683.
- Arimura S, Yamamoto J, Aida GP, Nakazono M, Tsutsumi N (2004). Frequent fusion and fission of plant mitochondria with unequal nucleoid distribution. *Proc Natl Acad Sci USA* **101**, 7805–7808.
- Armbrust EV, Berges JA, Bowler C, Green BR, Martinez D, Putnam NH, Zhou S, Allen AE, Apt KE, Bechner M, Brzezinski MA, Chaal BK, Chiovitti A, Davis AK, Demarest MS, Detter JC, Glavina T, Goodstein D, Hadi MZ, Hellsten U, Hildebrand M, Jenkins BD, Jurka J, Kapitonov VV, Kröger N, Lau WWY, Lane TW, Larimer FW, Lippmeier JC, Lucas S, Medina M, Montsant A, Obornik M, Parker MS, Palenik B, Pazour GJ, Richardson PM, Ryneerson TA, Saito MA, Schwartz DC, Thamtrakoln K, Valentin K, Vardi A, Wilkerson FP, Rokhsar DS (2004). The genome of the diatom *Thalassiosira pseudonana*: ecology, evolution, and metabolism. *Science* **306**, 79–86.
- Ashby MK, Warry A, Bejarano ER, Khashoggi A, Burrell M, Lichtenstein CP (1997). Analysis of multiple copies of geminiviral DNA in the genome of four closely related *Nicotiana* species suggest a unique integration event. *Plant Mol Biol* **35**, 313–321.
- Aubert D, Bisanzseyer C, Herzog M (1992). Mitochondrial *rps14* is a transcribed and edited pseudogene in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol* **20**, 1169–1174.
- Babic A, Lindner AB, Vulic M, Stewart EJ, Radman M

- (2008). Direct visualization of horizontal gene transfer. *Science* **319**, 1533–1536.
- Barkman TJ, McNeal JR, Lim SH, Coat G, Croom HB, Young ND, dePamphilis CW** (2007). Mitochondrial DNA suggests at least 11 origins of parasitism in angiosperms and reveals genomic chimerism in parasitic plants. *BMC Evol Biol* **7**, 248.
- Bejarano ER, Khashoggi A, Witty M, Lichtenstein C** (1996). Integration of multiple repeats of geminiviral DNA into the nuclear genome of tobacco during evolution. *Proc Natl Acad Sci USA* **93**, 759–764.
- Belfort M, Perlman PS** (1995). Mechanisms of intron mobility. *J Biol Chem* **270**, 30237–30240.
- Bergthorsson U, Adams KL, Thomason B, Palmer JD** (2003). Widespread horizontal transfer of mitochondrial genes in flowering plants. *Nature* **424**, 197–201.
- Bergthorsson U, Richardson AO, Young GJ, Goertzen LR, Palmer JD** (2004). Massive horizontal transfer of mitochondrial genes from diverse land plant donors to the basal angiosperm *Amborella*. *Proc Natl Acad Sci USA* **101**, 17747–17752.
- Bock R** (2006). Extranuclear inheritance: gene transfer out of plastids. *Prog Bot* **67**, 75–100.
- Bock R** (2007). Structure, function, and inheritance of plastid genomes. *Top Curr Genet* **19**, 29–63.
- Bock R, Timmis JN** (2008). Reconstructing evolution: gene transfer from plastids to the nucleus. *BioEssays* **30**, 556–566.
- Bowler C, Allen AE, Badger JH, Grimwood J, Jabbari K, Kuo A, Maheswari U, Martens C, Maumus F, Otilar RP, Rayko E, Salamov A, Vandepoele K, Beszteri B, Gruber A, Heijde M, Katinka M, Mock T, Valentin K, Verret F, Berges JA, Brownlee C, Cadoret JP, Chiovitti A, Choi CJ, Coesel S, deMartino A, Detter JC, Durkin C, Falciatore A, Fournet J, Haruta M, Huysman MJJ, Jenkins BD, Jiroutova K, Jorgensen RE, Joubert Y, Kaplan A, Kröger N, Kroth PG, La Roche J, Lindquist E, Lommer M, Martin-Jézéquel V, Lopez PJ, Lucas S, Mangogna M, McGinnis K, Medlin LK, Montsant A, Secq MO, Napoli COM, Parker MS, Petit JL, Porcel BM, Poulsen N, Robison M, Rychlewski L, Ryneanson TA, Schmutz J, Shapiro H, Saut M, Stanley M, Sussman MR, Taylor AR, Vardi A, vonDassow P, Vyverman W, Willis A, Wyrwicz LS, Rokhsar DS, Weissenbach J, Armbrust EV, Green BR, van de Peer Y, Grigoriev IV** (2008). The *Phaeodactylum* genome reveals the evolutionary history of diatom genomes. *Nature* **456**, 239–244.
- Brandt P, Unseld M, Eckertossenkopp U, Brennicke A** (1993). An *rps14* pseudogene is transcribed and edited in *Arabidopsis* mitochondria. *Curr Genet* **24**, 330–336.
- Broothaerts W, Mitchell HJ, Weir B, Kaines S, Smith LMA, Yang W, Mayer JE, Roa-Rodríguez C, Jefferson RA** (2005). Gene transfer to plants by diverse species of bacteria. *Nature* **433**, 629–633.
- Carlsson J, Leino M, Glimelius K** (2007). Mitochondrial genotypes with variable parts of *Arabidopsis thaliana* DNA affect development in *Brassica napus* lines. *Theor Appl Genet* **115**, 627–641.
- Chan CY, Kiechle M, Manivasakam P, Schiestl RH** (2007). Ionizing radiation and restriction enzymes induce microhomology-mediated illegitimate recombination in *Saccharomyces cerevisiae*. *Nucleic Acids Res* **35**, 5051–5059.
- Cho Y, Qiu YL, Kuhlman P, Palmer JD** (1998). Explosive invasion of plant mitochondria by a group I intron. *Proc Natl Acad Sci USA* **95**, 142244–142249.
- Christa G, Zimorski V, Woehle C, Tielens AG, Wägele H, Martin WF, Gould SB** (2014). Plastid-bearing sea slugs fix CO₂ in the light but do not require photosynthesis to survive. *P Roy Soc B* **281**, 20132493.
- Clifton SW, Minx P, Fauron CM, Gibson M, Allen JO, Sun H, Thompson M, Barbazuk WB, Kanuganti S, Tayloe C, Meyer L, Wilson RK, Newton KJ** (2004). Sequence and comparative analysis of the maize NB mitochondrial genome. *Plant Physiol* **136**, 3486–3503.
- Copley SD, Dhillon JK** (2002). Lateral gene transfer and parallel evolution in the history of glutathione biosynthesis genes. *Genome Biol* **3**, 0025.1–0025.16.
- Davis CC, Anderson WR, Wurdack KJ** (2005). Gene transfer from a parasitic flowering plant to a fern. *P Roy Soc B* **272**, 2237–2242.
- Davis CC, Wurdack KJ** (2004). Host-to-parasite gene transfer in flowering plants: phylogenetic evidence from *Malpighiales*. *Science* **305**, 676–678.
- Diao XM, Freeling M, Lisch D** (2006). Horizontal transfer of a plant transposon. *PLoS Biol* **4**, 119–128.
- Dong FG, Wilson KG, Makaroff CA** (1998). Analysis of the four *cox2* genes found in turnip (*Brassica campestris*, Brassicaceae) mitochondria. *Am J Bot* **85**, 153–161.
- Doolittle WF** (1998). You are what you eat: a gene transfer ratchet could account for bacterial genes in eukaryotic nuclear genomes. *Trends Genet* **14**, 307–311.
- Doolittle WF, Boucher Y, Nesbo CL, Douady CJ, Andersson JO, Roger AJ** (2003). How big is the iceberg of

- which organellar genes in nuclear genomes are but the tip? *Philos T Roy Soc B* **358**, 39–57.
- Douglas S, Zauner S, Fraunholz M, Beaton M, Penny S, Deng LT, Wu X, Reith M, Cavalier-Smith T, Maier UG** (2001). The highly reduced genome of an enslaved algal nucleus. *Nature* **410**, 1091–1096.
- Duchêne AM, Pujol C, Maréchal-Drouard L** (2009). Import of tRNAs and aminoacyl-tRNA synthetases into mitochondria. *Curr Genet* **55**, 1–18.
- Fassbender S, Brühl KH, Ciriacy M, Kück U** (1994). Reverse transcriptase activity of an intron encoded polypeptide. *EMBO J* **13**, 2075–2083.
- Feild T, Brodribb T, Jaffré T, Holbrook N** (2001). Acclimation of leaf anatomy, photosynthetic light use and xylem hydraulics to light in *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *Int J Plant Sci* **162**, 999–1008.
- Feschotte C, Wessler SR** (2002). Mariner-like transposases are widespread and diverse in flowering plants. *Proc Natl Acad Sci USA* **99**, 280–285.
- Filée J, Forterre P** (2005). Viral proteins functioning in organelles: a cryptic origin? *Trends Microbiol* **13**, 510–513.
- Furner IJ, Huffman GA, Amasino RM, Garfinkel DJ, Gordon MP, Nester EW** (1986). An *Agrobacterium* transformation in the evolution of the genus *Nicotiana*. *Nature* **319**, 422–427.
- Garcia-Vallve S, Romeu A, Palau J** (2000). Horizontal gene transfer of glycosyl hydrolases of the rumen fungi. *Mol Bio Evo* **17**, 352–361.
- Gelvin SB** (2000). *Agrobacterium* and plant genes involved in T-DNA transfer and integration. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **51**, 223–256.
- Gilson PR, Su V, Slamovits CH, Reith ME, Keeling PJ, McFadden GI** (2006). Complete nucleotide sequence of the chlorarachniophyte nucleomorph: nature's smallest nucleus. *Proc Natl Acad Sci USA* **103**, 9566–9571.
- Gladyshev EA, Meselson M, Arhipova IR** (2008). Massive horizontal gene transfer in bdelloid rotifers. *Science* **320**, 1210–1213.
- Goremykin VV, Hirsch-Ernst KI, Wolf S, Hellwig FH** (2003). Analysis of the *Amborella trichopoda* chloroplast genome sequence suggests that *Amborella* is not a basal angiosperm. *Mol Biol Evol* **20**, 1499–1505.
- Goremykin VV, Salamini F, Velasco R, Viola R** (2009). Mitochondrial DNA of *Vitis vinifera* and the issue of rampant horizontal gene transfer. *Mathematics Mol Bio Ev* **26**, 99–110.
- Gray MW, Burger G, Lang BF** (1999). Mitochondrial evolution. *Science* **283**, 1476–1481.
- Gray MW** (1993). Origin and evolution of organelle genomes. *Curr Opin Genet Dev* **3**, 884–890.
- Hall C, Brachat S, Dietrich FS** (2005). Contribution of horizontal gene transfer to the evolution of *Saccharomyces cerevisiae*. *Eukaryotic Cell* **4**, 1102–1115.
- Handa H** (2003). 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*. *Nucleic Acids Res* **31**, 5907–5916.
- Harper G, Hull R, Lockhart B, Olszewski N** (2002). Viral sequences integrated into plant genomes. *Annu Rev Phytopathol* **40**, 119–136.
- Hedtke B, Börner T, Weihe A** (1997). Mitochondrial and chloroplast phage-type RNA polymerases in Arabidopsis. *Science* **277**, 809–811.
- Hedtke B, Legen J, Weihe A, Herrmann RG, Börner T** (2002). Six active phage-type RNA polymerase genes in *Nicotiana tabacum*. *Plant J* **30**, 625–637.
- Henmi T, Miyao M, Yamamoto Y** (2004). Release and reactive-oxygen-mediated damage of the oxygen-evolving complex subunits of PSII during photoinhibition. *Plant Cell Physiol* **45**, 243–250.
- Huang CY, Ayliffe MA, Timmis JN** (2003). Direct measurement of the transfer rate of chloroplast DNA into the nucleus. *Nature* **422**, 72–76.
- Intrieri MC, Buiatti M** (2001). The horizontal transfer of *Agrobacterium rhizogenes* genes and the evolution of the genus *Nicotiana*. *Mol Phylogenet Evol* **20**, 100–110.
- Kanno A, Kanzaki H, Kameya T** (1997). Detailed analyses of chloroplast and mitochondrial DNAs from the hybrid plant generated by asymmetric protoplast fusion between radish and cabbage. *Plant Cell Rep* **16**, 479–484.
- Kasschau KD, Carrington JC** (1998). A counter defensive strategy of plant viruses: suppression of posttranscriptional gene silencing. *Cell* **95**, 461–470.
- Keeling PJ, Palmer JD** (2001). Lateral transfer at the gene and subgenomic levels in the evolution of eukaryotic enolase. *Proc Natl Acad Sci USA* **98**, 10745–10750.
- Kidwell MG, Lisch DR** (2001). Perspective: transposable elements, parasitic DNA and genome evolution. *Evolution* **55**, 1–24.
- Kim DH, Kim BD** (2006). The organization of mitochondrial *atp6* gene region in male fertile and CMS lines of pepper (*Capsicum annuum* L.). *Curr Genet* **49**, 59–67.
- Kim G, LeBlanc ML, Wafula EK, dePamphilis CW, West-**

- wood JH (2014). Genomic-scale exchange of mRNA between a parasitic plant and its hosts. *Science* **345**, 808–811.
- Knoop V (2004). The mitochondrial DNA of land plants: peculiarities in phylogenetic perspective. *Curr Genet* **46**, 123–139.
- Kondo N, Nikoh N, Ijichi N, Shimada M, Fukatsu T (2002). Genome fragment of *Wolbachia* endosymbiont transferred to X chromosome of host insect. *Proc Natl Acad Sci USA* **99**, 14280–14285.
- Koonin EV, Makarova KS, Aravin DL (2001). Horizontal genetransfer in prokaryotes: quantification and classification. *Annu Rev Microbiol* **55**, 709–742.
- Koulintchenko M, Konstantinov Y, Dietrich A (2003). Plant mitochondria actively import DNA via the permeability transition pore complex. *EMBO J* **22**, 1245–1254.
- Kubo T, Nishizawa S, Sugawara A, Itchoda N, Estiati A, Mikami T (2000). The complete nucleotide sequence of the mitochondrial genome of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) reveals a novel gene for tRNA (Cys) (GCA). *Nucleic Acids Res* **28**, 2571–2576.
- Kurland CG, Collins LJ, Penny D (2006). Genomics and their reducible nature of eukaryote cells. *Science* **312**, 1011–1014.
- Lang BF, Gray MW, Burger G (1999). Mitochondrial genome evolution and the origin of eukaryotes. *Annu Rev Genet* **33**, 351–397.
- Lawrence JG, Ochman H (2001). Reconciling the many faces of lateral gene transfer. *Trends Microbiol* **10**, 1–4.
- Li X, Zhang TC, Qiao Q, Ren Z, Zhao J, Yonezawa T, Hasegawa M, Crabbe MJC, Li J, Zhong Y (2013). Complete chloroplast genome sequence of holoparasite *Cistanche deserticola* (Orobanchaceae) reveals gene loss and horizontal gene transfer from its host *Haloxylon ammodendron* (Chenopodiaceae). *PLoS One* **8**, e58747.
- Lindell D, Sullivan MB, Johnson ZI, Tolonen AC, Rohwer F, Chisholm SW (2004). Transfer of photosynthesis genes to and from *Prochlorococcus* viruses. *Proc Natl Acad Sci USA* **101**, 11013–11018.
- Logan DC (2006). Plant mitochondrial dynamics. *Biochim Biophys Acta* **1763**, 430–441.
- Lowry PI (1998). Proceedings of the International Symposium on Rare, Threatened and Endangered Floras of Asia and the Pacific: Diversity, Endemism and Extinction in the Flora of New Caledonia. Taipei: Institute of Botany Academia Sinica Monograph. Series No.16. pp.181–206.
- Lundin B, Hansson M, Schoefs B, Vener AV, Spetea C (2007). The Arabidopsis PsbO2 protein regulates dephosphorylation and turnover of the photosystem II reaction centre D1 protein. *Plant J* **49**, 528–539.
- Manchekara M, Scissum-Gunna K, Song D, Khazia F, McLeana SL, Nielsen BL (2006). DNA recombination activity in soybean mitochondria. *J Mol Biol* **356**, 288–299.
- Mann NH, Cook A, Millard A, Bailey S, Clokie M (2003). Bacterial photosynthesis genes in a virus. *Nature* **424**, 741.
- Marchetti A, Parker MS, Moccia LP, Lin EO, Arrieta AL, Ribalet F, Murphy MEP, Maldonado MT, Armbrust EV (2009). Ferritin is used for iron storage in bloom forming marine pennate diatoms. *Nature* **457**, 467–470.
- Marienfeld J, Unseld M, Brennicke A (1999). The mitochondrial genome of Arabidopsis is composed of both native and immigrant information. *Trend Plant Sci* **4**, 495–502.
- Matsuzaki M, Misumi O, Shin-I T, Maruyama S, Takahara M, Miyagishima SY, Mori T, Nishida K, Yagisawa F, Nishida K, Yoshida Y, Nishimura Y, Nakao S, Kobayashi T, Momoyama Y, Higashiyama T, Minoda A, Sano M, Nomoto H, Oishi K, Hayashi H, Ohta F, Nishizaka S, Haga S, Miura S, Morishita T, Kabeya Y, Terasawa K, Suzuki Y, Ishii Y, Asakawa S, Takano H, Ohta N, Kuroiwa H, Tanaka K, Shimizu N, Sugano S, Sato N, Nozaki H, Ogasawara N, Kohara Y, Kuroiwa T (2004). Genome sequence of the ultrasmall unicellular red alga *Cyanidioschyzon merolae* 10D. *Nature* **428**, 653–657.
- Medgyesy P, Fejes E, Maliga P (1985). Interspecific chloroplast recombination in a *Nicotiana* somatic hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA* **82**, 6960–6964.
- Merchant SS, Prochnik SE, Vallon O, Harris EH, Karpowicz SJ, Witman GB, Terry A, Salamov A, Fritz-Laylin LK, Maréchal-Drouard L, Marshall WF, Qu LH, Nelson DR, Sanderfoot1 AA, Spalding MH, Kapitonov VV, Ren Q, Ferris P, Lindquist E, Shapiro H, Lucas SM, Grimwood J, Schmutz J, Cardol P, Cerutti H, Chanfreau G, Chen CL, Cognat V, Croft MT, Dent R, Dutcher S, Fernández E, Fukuzawa H, González-Ballester D, González-Halphen D, Hallmann A, Hani-kenne M, Hippler M, Inwood W, Jabbari K, Kalanon M, Kuras R, Lefebvre PA, Lemaire SD, Lobanov AV, Lohr M, Manuell A, Meier I, Mets L, Mittag M, Mittelmeier T, Moroney JV, Moseley J, Napoli C, Nedelcu AM, Niyogi K, Novoselov SV, Paulsen IT, Pazour G, Purton S, Ral JP, Riaño-Pachón DM, Riekhof W, Rymarquis L,

- Schroda M, Stern D, Umen J, Willows R, Wilson N, Zimmer SL, Allmer J, Balk J, Bisova K, Chen CJ, Elias M, Gendler K, Hauser C, Lamb MR, Ledford H, Long JC, Minagawa J, Page MD, Pan J, Pootakham W, Roje S, Rose A, Stahlberg E, Terauchi AM, Yang P, Ball S, Bowler C, Dieckmann CL, Gladyshev VN, Green P, Jorgensen R, Mayfield S, Mueller-Roeber B, Rajamani S, Sayre RT, Brokstein P, Dubchak I, Goodstein D, Hornick L, Huang YW, Jhaveri J, Luo Y, Martínez D, Ngau WCA, Otilar B, Poliakov A, Porter A, Szajkowski L, Werner G, Zhou K, Grigoriev IV, Rokhsar DS, Grossman AR (2007). The *Chlamydomonas* genome reveals the evolution of key animal and plant functions. *Science* **318**, 245–251.
- Moenne A, Bégu D, Jordana X (1996). A reverse transcriptase activity in potato mitochondria. *Plant Mol Biol* **31**, 365–372.
- Mohapatra T, Kirti PB, Kumar VD, Prakash S, Chopra VL (1998). Random chloroplast segregation and mitochondrial genome recombination in somatic hybrid plants of *Diplotaxis catholica*+*Brassica juncea*. *Plant Cell Rep* **17**, 814–818.
- Mohr G, Perlman PS, Lambowitz AM (1993). Evolutionary relationships among group II intron-encoded proteins and identification of a conserved domain that may be related to maturase function. *Nucleic Acids Res* **21**, 4991–4997.
- Molina J, Hazzouri KM, Nickrent D, Geisler M, Meyer RS, Pentony MM, Flowers JM, Pelser P, Barcelona J, Inovejas SA, Uy I, Yuan W, Wilkins O, Michel CI, Locklear S, Concepcion GP, Purugganan MD (2014). Possible loss of the chloroplast genome in the parasitic flowering plant *Rafflesia lagascae* (Rafflesiaceae). *Mol Bio Evo* **31**, 793–803.
- Moon C, Baldridge MT, Wallace MA, Burnham CA, Virgin HW, Stappenback TS (2015). Vertically transmitted faecal IgA levels determine extra-chromosomal phenotypic variation. *Nature* **521**, 90–93.
- Moreira D, Lopez-Garcia P (1998). Symbiosis between methanogenic archaea and delta-proteobacteria as the origin of eukaryotes: the syntrophic hypothesis. *J Mol Evol* **47**, 517–530.
- Mower JP, Stefanović S, Young GJ, Palmer JD (2004). Gene transfer from parasitic to host plants. *Nature* **432**, 165–166.
- Mujer CV, Andrews DL, Manhart JR, Pierce SK, Rumpho ME (1996). Chloroplast genes are expressed during intracellular symbiotic association of *Vaucheria litorea* plastids with the sea slug *Elysia chlorotica*. *Proc Natl Acad Sci USA* **93**, 12333–12338.
- Mundel C, Schuster W (1996). Loss of RNA editing of *rps1* sequences in *Oenothera* mitochondria. *Curr Genet* **30**, 455–460.
- Nakamura Y, Itoh T, Matsuda H, Gojobori T (2004). Biased biological functions of horizontally transferred genes in prokaryotic genomes. *Nat Genet* **36**, 1126.
- Nickrent DL, Blarer A, Qiu YL, Vidal-Russell R, Anderson FE (2004). Phylogenetic inference in rafflesiales: the influence of rate heterogeneity and horizontal gene transfer. *BMC Evol Biol* **4**, 40.
- Notsu Y, Masood S, Nishikawa T, Kubo N, Akiduki G, Nakazono M, Hirai A, Kadowaki K (2002). The complete sequence of the rice (*Oryza sativa* L.) mitochondrial genome: frequent DNA sequence acquisition and loss during the evolution of flowering plants. *Mol Genet Genomics* **268**, 434–445.
- Ong HC, Palmer JD (2006). Pervasive survival of expressed mitochondrial *rps14* pseudogenes in grasses and their relatives for 80 million years following three functional transfers to the nucleus. *BMC Evol Biol* **6**, 55.
- Park JM, Manen JF, Schneeweiss GM (2007). Horizontal gene transfer of a plastid gene in the non-photosynthetic flowering plants *Orobanchae* and *Phelipanche* (Orobanchaceae). *Mol Phylogenet Evol* **43**, 974–985.
- Park S, Grewe F, Zhu A, Ruhlman TA, Sabir J, Mower JP, Jansen RK (2015). Dynamic evolution of *Geranium* mitochondrial genomes through multiple horizontal and intracellular gene transfers. *New Phytol* **208**, 570–583.
- Pierce S, Biron R, Rumpho M (1996). Endosymbiotic chloroplasts in molluscan cells contain proteins synthesized after plastid capture. *J Exp Biol* **199**, 2323–2330.
- Pierce SK, Curtis NE, Hanten JJ, Boerner SL, Schwartz JA (2007). Transfer, integration and expression of functional nuclear genes between multicellular species. *Symbiosis (Rehovot)* **43**, 57–64.
- Qu F, Morris TJ (2005). Suppressors of RNA silencing encoded by plant viruses and their role in viral infections. *FEBS Lett* **579**, 5958–5964.
- Quinones V, Zanolungo S, Moenne A, Gomez I, Holuigue L, Litvak S, Jordana X (1996). The *rpl5-rps14-cob* gene arrangement in *Solanum tuberosum*: *rps14* is a transcribed and unedited pseudo gene. *Plant Mol Biol* **31**, 937–943.
- Rice DW, Alverson AJ, Richardson AO, Young GJ, Sanchez-Puerta MV, Munzinger J, Barry K, Boore JL,

- Zhang Y, dePamphilis CW, Knox EB, Palmer JD** (2013). Horizontal transfer of entire genomes via mitochondrial fusion in the angiosperm *Amborella*. *Science* **342**, 1468–1473.
- Rice DW, Palmer JD** (2006). An exceptional horizontal gene transfer in plastids: gene replacement by a distant bacterial paralog and evidence that haptophyte and cryptophyte plastids are sisters. *BMC Biol* **4**, 31.
- Richards TA, Hirt RP, Williams BAP, Embley TM** (2003). Horizontal gene transfer and the evolution of parasitic protozoa. *Protist* **154**, 17–32.
- Richardson AO, Palmer JD** (2007). Horizontal gene transfer in plants. *J Exp Bot* **58**, 1–9.
- Rivera MC, Jain R, Moore JE, Lake JA** (1998). Genomic evidence for two functionally distinct gene classes. *Proc Natl Acad Sci USA* **95**, 6239–6244.
- Rivera MC, Lake JA** (2004). The ring of life provides evidence for a genome fusion origin of eukaryotes. *Nature* **431**, 152–155.
- Rosewich UL, Kistler HC** (2000). Role of horizontal gene transfer in the evolution of fungi. *Annu Rev Phytopathol* **38**, 325–363.
- Rumrpho ME, Summer EJ, Manhart JR** (2000). Solar-powered sea slugs: mollusc/algal chloroplast symbiosis. *Plant Physiol* **123**, 29–38.
- Rumrpho ME, Worful JM, Lee J, Kannan K, Tyler MS, Bhattacharya D, Moustafa A, Manhart JR** (2008). Horizontal gene transfer of the algal nuclear gene *psbO* to the photosynthetic sea slug *Elysia chlorotica*. *Proc Natl Acad Sci USA* **105**, 17867–17871.
- Sanchez-Puerta MV, Cho Y, Mower JP, Alverson AJ, Palmer JD** (2008). Frequent, phylogenetically local horizontal transfer of the *cox1* group I intron in flowering plant mitochondria. *Mol Biol Evol* **25**, 1762–1777.
- Sandoval P, Leon G, Gomez I, Carmona R, Figueroa P, Holuigue L, Araya A, Jordana X** (2004). Transfer of *RPS14* and *RPL5* from the mitochondrion to the nucleus in grasses. *Gene* **324**, 139–147.
- Schmitz-Linneweber C, Kushnir S, Babiychuk E, Poltnigg P, Herrmann RG, Maier RM** (2005). Pigment deficiency in nightshade/tobacco cybrids is caused by the failure to edit the plastid ATPase α -subunit mRNA. *Plant Cell* **17**, 1815–1828.
- Schönenberger J, Anderberg AA, Sytsma KJ** (2005). Molecular phylogenetics and patterns of floral evolution in the Ericales. *Int J Plant Sci* **166**, 265–288.
- Screen SE, St Leger RJ** (2000). Cloning, expression and substrate specificity of a fungal chymotrypsin—evidence for lateral gene transfer from an actinomycete bacterium. *J Biol Chem* **275**, 6689–6694.
- Sheahan MB, McCurdy DW, Rose RJ** (2005). Mitochondria as a connected population: ensuring continuity of the mitochondrial genome during plant cell dedifferentiation through massive mitochondrial fusion. *Plant J* **44**, 744–755.
- Shedge V, Arrieta-Montiel M, Christensen AC, Mackenzie SA** (2007). Plant mitochondrial recombination surveillance requires unusual *RecA* and *MutS* homologs. *Plant Cell* **19**, 1251–1264.
- Shutt TE, Gray MW** (2006). Bacteriophage origins of mitochondrial replication and transcription proteins. *Trends Genet* **22**, 90–95.
- Stefanovic S, Rice DW, Palmer JD** (2004). Long branch attraction, taxon sampling and the earliest angiosperms: *Amborella* or monocots? *BMC Evol Biol* **4**, 35.
- Stegemann S, Bock R** (2006). Experimental reconstruction of functional gene transfer from the tobacco plastid genome to the nucleus. *Plant Cell* **18**, 2869–2878.
- Stegemann S, Bock R** (2009). Exchange of genetic material between cells in plant tissue grafts. *Science* **324**, 649–651.
- Stegemann S, Hartmann S, Ruf S, Bock R** (2003). High-frequency gene transfer from the chloroplast genome to the nucleus. *Proc Natl Acad Sci USA* **100**, 8828–8833.
- Sugiyama Y, Watase Y, Nagase M, Makita N, Yagura S, Hirai A, Sugiura M** (2005). The complete nucleotide sequence and multipartite organization of the tobacco mitochondrial genome: comparative analysis of mitochondrial genomes in higher plants. *Mol Genet Genomics* **272**, 603–615.
- Suzuki K, Yamashita I, Tanaka N** (2002). Tobacco plants were transformed by *Agrobacterium rhizogenes* infection during their evolution. *Plant J* **32**, 775–787.
- Timmermans MC, Premdas OE, Messing J** (1994). Geminiviruses and their use as extrachromosomal replicons. *Annu Rev Biochem Mol Biol* **45**, 79–112.
- Timmis JN, Ayliffe MA, Huang CY, Martin W** (2004). Endosymbiotic gene transfer: organelle genomes forge eukaryotic chromosomes. *Nat Rev Genet* **5**, 123–135.
- Trevors JT** (1996). DNA in soil: adsorption, genetic transformation, molecular evolution and genetic microchip. *Anton van Leeuw* **70**, 1–10.
- Ulker B, Li Y, Rosso MG, Logemann E, Somssich IE,**

- Weisshaar B** (2008). T-DNA-mediated transfer of *Agrobacterium tumefaciens* chromosomal DNA into plants. *Nat Biotechnol* **26**, 1015–1017.
- Unseld M, Marienfeld JR, Brandt P, Brennicke A** (1997). The mitochondrial genome of *Arabidopsis thaliana* contains 57 genes in 366924 nucleotides. *Nat Genet* **15**, 57–61.
- Vallenback P, Jaarola M, Ghatnekar L, Bengtsson BO** (2008). Origin and timing of the horizontal transfer of a *PgiC* gene from *Poa* to *Festuca ovina*. *Mol Phylogenet Evol* **46**, 890–896.
- Vaughn JC, Mason MT, Sper-Whitis GL, Kuhlman P, Palmer JD** (1995). Fungal origin by horizontal gene transfer of a plant mitochondrial group I intron in the chimeric *cox1* gene of *Peperomia*. *J Mol Evol* **41**, 563–572.
- Veronico P, Jones J, Di Vito M, De Giorgi C** (2001). Horizontal transfer of a bacterial gene involved in polyglutamate biosynthesis to the plant-parasitic nematode *Meloidogyne artiellia*. *FEBS Lett* **508**, 470–474.
- Wang MB, Metzlaiff M** (2005). RNA silencing and antiviral defense in plants. *Curr Opin Plant Biol* **8**, 216–222.
- Waterhouse PM, Smith NA, Wang MB** (1999). Virus resistance and gene silencing: killing the messenger. *Trend Plant Sci* **4**, 452–457.
- Watts RA, Hunt PW, Hvitved AN, Hargrove MS, Peacock WJ, Dennis ES** (2001). A hemoglobin from plants homologous to truncated hemoglobins of microorganisms. *Proc Natl Acad Sci USA* **98**, 10119–10124.
- Whitaker JW, McConkey GA, Westhead DR** (2009). The transferome of metabolic genes explored: analysis of the horizontal transfer of enzyme encoding genes in unicellular eukaryotes. *Genome Biol* **10**, R36.
- Wolf YI, Koonin EV** (2001). Origin of an animal mitochondrial DNA polymerase subunit via lineage-specific acquisition of a glycyl-tRNA synthetase from bacteria of the *Thermus-Deinococcus* group. *Trends Genet* **17**, 431–433.
- Woloszynska M, Bocer T, Mackiewicz P, Janska H** (2004). A fragment of chloroplast DNA was transferred horizontally, probably from non-eudicots, to mitochondrial genome of *Phaseolus*. *Plant Mol Biol* **56**, 811–820.
- Won H, Renner SS** (2003). Horizontal gene transfer from flowering plants to *Gnetum*. *Proc Natl Acad Sci USA* **100**, 10824–10829.
- Xi Z, Bradley RK, Wurdack KJ, Wong KM, Sugumaran M, Bomblies K, Rest JS, Davis CC** (2012). Horizontal transfer of expressed genes in a parasitic flowering plant. *BMC Genomics* **13**, 227–234.
- Xi Z, Wang Y, Bradley RK, Sugumaran M, Marx CJ, Rest JS, Davis CC** (2013). Massive mitochondrial gene transfer in a parasitic flowering plant clade. *PLoS Genet* **9**, e1003265.
- Yoshida S, Maruyama S, Nozaki H, Shirasu K** (2010). Horizontal gene transfer by the parasitic plant *Striga hermonthica*. *Science* **328**, 1128.
- Zardoya R, Ding XD, Kitagawa Y, Chrispeels MJ** (2002). Origin of plant glycerol transporters by horizontal gene transfer and functional recruitment. *Proc Natl Acad Sci USA* **99**, 14893–14896.

Horizontal Gene Transfer in Plants

Lei Shi¹, Minghui Zhang^{1,2}, Yuchao Chen¹, Lei Gong¹, Xiaoyan Gan¹, Li Zhang¹, Fengjie Nie¹, Yuxia Song^{1*}

¹Key Laboratory of Agricultural Biotechnology of Ningxia, Yinchuan 750002, China; ²College of Life Sciences, Ningxia University, Yinchuan 750002, China

Abstract Horizontal gene transfer (HGT) is the transfer of genetic material between non-mating species. HGT plays an important role in evolution of bacterial and unicellular eukaryotes. However, the frequency and impact on the evolution of HGT among multicellular eukaryotes remains unclear. Recent studies indicate that several HGT events occurred between plants and even between plants and other organisms. This review focuses on some HGT events that were found in plants, to try to explain the potential mechanisms and the importance of HGT in plants.

Key words horizontal gene transfer, plants, mitochondrial genes

Shi L, Zhang MH, Chen YC, Gong L, Gan XY, Zhang L, Nie FJ, Song YX (2016). Horizontal gene transfer in plants. *Chin Bull Bot* **51**, 542–559.

* Author for correspondence. E-mail: songyx666@163.com