

## 综述 Reviews

## 高等植物水平基因转移研究进展

刘英, 刘广达, 苏小娟, 陈贵林\*

内蒙古大学生命科学学院, 内蒙古自治区中蒙药材规范化生产工程技术研究中心, 呼和浩特010021

**摘要:** 水平基因转移(horizontal gene transfer, HGT)是一种跨越物种界限的遗传物质传递方式, 在细菌、真菌、病毒、原生生物和真核生物基因组中都有发生, 被认为是生物进化的主要动力之一。新一代测序技术的发展使我们可以获得足够多的植物基因组信息进行高等植物HGT的研究。然而, 多细胞真核生物(特别是植物)中HGT的发生范围、发生途径和进化意义尚存争议。本文综述了高等植物基因组中的HGT现象, 介绍了三类HGT转移机制: 一是错位授粉导致的HGT; 二是以载体为媒介进行交换的HGT, 其中可能的载体包括真菌、细菌、病毒、转座子以及昆虫; 三是具有亲密接触的植物间频繁发生的HGT, 如寄生、共生、嫁接等。也简要介绍了目前常用的一些HGT评判方法。最后阐述了HGT在植物寄生、登陆和光合作用等进化方面的作用, 并展望了高等植物中HGT的倾向性, 这为搜寻这一现象提供了方向。

**关键词:** 高等植物; 水平基因转移; HGT转移机制; HGT评判; 植物进化

## Research Progress of Horizontal Gene Transfer Between Higher Plants

LIU Ying, LIU Guang-Da, SU Xiao-Juan, CHEN Gui-Lin\*

*The Good Agriculture Practice Engineering Technology Research Center of Chinese and Mongolian Medicine in Inner Mongolia, College of Life Sciences, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China*

**Abstract:** Horizontal gene transfer (HGT) is a way of passing genetic material across species boundaries, which occurs frequently in bacteria, fungi, viruses, protists and eukaryotic genomes, is considered to be one of the main drivers of biological evolution. Due to the development of the next-generation sequencing technology, we can get more enough of genome information to study the HGT of higher plants. However, occurrence scopes, occurrence pathways and evolutionary significance of HGT in multicellular eukaryotes (especially plants) are controversial. This paper firstly summarized the HGT phenomenon in the genomes of higher plants, then introduced three types of the transfer mechanisms of HGT: the first was caused by the dislocated pollination; the second was caused by exchanged with a vector as a carrier medium, possible vectors include fungi, bacteria, viruses, transposons and insects; the third was caused by the frequent occurrence between the plants having intimate contact, such as parasitism, symbiosis, grafting, etc. And we also gave brief introductions about some currently commonly used evaluation methods of HGT. Finally we expounded the role of HGT in evolution such as plant parasitism, landing and photosynthesis, and prospected the tendency of HGT in higher plants, which may provide the direction to search for this phenomenon.

**Key words:** higher plants; horizontal gene transfer; transfer mechanisms of HGT; evaluation; plant evolution

水平基因转移(horizontal gene transfer, HGT), 又称横向基因转移(lateral gene transfer, LGT), 不同于常规的由亲代到子代的垂直基因传递(vertical gene transfer, VGT), 是指在具有生殖隔离的不同物种之间, 或单个细胞内部的细胞器之间以及细胞器和细胞核之间所进行的遗传物质的流动(Ochman等2000; Boucher等2003)。HGT是一种普遍的现象, 在细菌、真菌、病毒、原生生物和真核生物基因组中都有发生。在许多原核生物中, HGT

贡献了0.5%~25%的基因(Nakamura等2004)。Dagan等(2008)发现181种完成测序的原核生物基因组中平均(81±15)%的基因在某个时期曾经历过HGT事件。HGT赋予了原核生物许多重要的性状:

收稿 2015-03-02 修定 2015-06-04

资助 国家自然科学基金(31260117)和国家科技支撑计划课题(2011BAI07B07)。

\* 通讯作者(E-mail: guilinchen@aliyun.com; Tel: 0471-4992577)。

如抗生素抗性、致病能力、光合能力和固氮能力等,一些作者甚至认为HGT可能是影响大多数原核生物大多数基因进化的主要力量之一(Ochman等2000; Dagan等2008)。随着真核生物基因组数据的相继公布,在真核基因组中发现了更多的HGT(Mallet等2010),但不如原核生物频繁(Mc Ginty等2011; Rolland等2009)。近年来,在真菌界(Slot和Rokas 2011; Mehrabi等2011)、动物界(Hotopp 2011; Mayer等2011)以及两界之间(Moran和Jarvik 2010; Anderson和Seifert 2011)也发现大量的HGT现象。

虽然植物基因交换现象早在1970年就在蓝藻中有所发现(Shestakov和Khyen 1970),但却一直不被重视,因为那时很少有数据能证明基因交换(即HGT)在基因组进化上有重大影响。对多细胞真核生物水平基因转移大规模的研究很大程度上得益于新一代测序技术的发展。目前在高等植物中发现的HGT现象具有如下特点:大部分基因转移是近期发生的事情,发生范围限定在单个属甚至是一个属的几个种中(Mower等2004; Won和Renner 2003; Davis等2005; Yoshida等2010)。大多数植物HGT的例子是从一种被子植物转移到另一种被子植物中,但也有研究表明水平基因转移可以发生在被子植物和裸子植物之间(Won和Renner 2003)、苔藓和被子植物之间(Bergthorsson等2004)、蕨类植物和被子植物之间(Davis等2005)以及苔藓植物和蕨类植物之间(Li等2014)。

对转移的遗传物质而言,目前在高等植物中发现的大多数HGT事件涉及的是DNA的转移,但也有研究发现mRNA的转移(Kim等2014),甚至是整个细胞器发生转移(Thyssen等2012; Stegemann等2012)。在植物基因组水平上来看,目前掌握的证据显示植物线粒体基因组较叶绿体基因组和核基因组更频繁地发生HGT (Archibald和Richards 2010)。大多数发生转移的核苷酸片段都没有功能(Hazkani-Covo等2010; Smith等2011),有的转移后则变成了假基因(Meimberg等2006),但也有一些研究表明有些功能基因发生转移后在受体植物中可能仍具有功能(Cullis等2009; Woodson和Chory 2008; Zhang等2013, 2014)。然而,在目前的研究水平下,还不能准确而完整地评述高等植物HGT发生的范围及其对植物进化产生多大的影响。但是通过分析发生在不同植物类群中的HGT现象,还

是可以窥探出它对于植物进化影响的一些迹象,并从中总结出有意义的规律。在此,本文主要综述了植物基因组HGT的迹象、可能的转移机制、评判方法及其在植物寄生、登陆和光合作用等进化方面的作用,并展望了HGT发生的倾向性,以期对相关研究提供参考。

## 1 植物基因组的HGT现象

在植物中,每个细胞中有3种不同的基因组:即细胞核基因组(nucDNA)、叶绿体基因组(ptDNA)和线粒体基因组(mtDNA),这些不同的DNA序列揭示了大量的细胞间基因转移现象(Timmis等2004; Kleine等2009; Wang等2011)。

### 1.1 核基因组HGT

许多植物(包括水稻和玉米)的核基因组中包含许多线粒体和叶绿体起源的核苷酸,而它们中大多数没有功能(Hazkani-Covo等2010; Smith等2011)。到目前为止,也有不少研究涉及核基因的转移,有的HGT与植物的适应性和基因组进化有关(Yue等2013)。在非维管植物苔藓中,Yue等(2012)发现了57个核基因来自原核生物、真菌及病毒。这些基因的大多数极可能传递给绿色植物的祖先,并在植物从水生到陆生的转变过程中具有重要作用。在高等植物之间也存在核基因HGT:如发现可移动元件在高等植物水稻与狗尾草核基因组中转移(Diao等2006);苔藓中适应性嵌合光感受器(新色素) *Neochrome*经HGT转移到蕨类植物中(Li等2014);毛颖草属中的C<sub>4</sub>植物在进化的不同阶段,至少有4次通过HGT从同亚科的其他属处获取*ppc*基因和*pck*基因,这可解释不同物种中C<sub>4</sub>植物的起源(Christin等2012)。而寄生系统中第1个被证实的核基因HGT是关于一个未知功能的基因*ShContig9483*从寄主单子叶植物(如高粱)转移到双子叶寄生植物黄独脚金中(Yoshida等2010);大王花(大花草科)转录组数据也表明有几十个基因来源于其专性寄主爬藤莱佛士,而且极可能由核基因组编码(Xi等2012)。Zhang等(2013)发现一个编码种子贮藏蛋白和昆虫毒素蛋白的白蛋白基因*albumin 1*从豆类转移到根寄生植物分枝列当和茎寄生植物南方菟丝子中,并可能在发生HGT之后仍保持其原本的功能。2014年,Zhang等也发现一个起源于十字花科的异胡豆苷合成酶(*strictosidine synthase-like, SSL*)类似基因,分别水平转移到根寄生

植物分枝列当(*Orobanchae aegyptiaca*)和茎寄生植物南方菟丝子(*Cuscuta australis*)中, 进一步研究的结果表明, 该基因在新的受体物种中可能仍然执行重要的功能。

## 1.2 叶绿体基因组HGT

植物叶绿体序列转移到nucDNA的现象十分常见(Noutsos等2005; Richly和Leister 2004; Stegemann等2003), 据推测, 细胞核与叶绿体基因组间的HGT早在真核生物叶绿体演化的内共生事件中就已经发生(Burger和Lang 2003; Andersson 2005; Thyssen等2012)。有些细胞器基因转移到寄主细胞核中能增强寄主细胞调控细胞器基因表达的能力(Cullis等2009; Woodson和Chory 2008), 如拟南芥和水稻之间叶绿体功能基因转移到nucDNA后有证据表明它能调控植物对胁迫信号的应答(Cullis等2009)。但目前并没有直接的证据表明核基因能够转移到ptDNA中。

此外, 叶绿体基因也能转移到mtDNA中, 它们有的仍具有功能(Woodson和Chory 2008), 有的则变成了假基因(Meimberg等2006)。Woloszynska等(2004)首次在高等植物菜豆属中发现叶绿体基因存在HGT, 但由于细胞内叶绿体序列经常转移到线粒体基因组中, 因而该基因序列有可能间接来源于供体的线粒体基因组。总之, 起初在种子植物ptDNA中并没有发现确切的线粒体或细胞核来源的DNA (Richardson和Palmer 2007; Smith 2011), 并且叶绿体中缺乏有效的DNA吸收系统(Bock 2009)。因此当时认为细胞间nucDNA或mtDNA并不会转移到ptDNA中。与此同时, 叶绿体的融合重组现象也并不如线粒体中频繁, 这在一定程度上限制了外源DNA的渗入(Richardson和Palmer 2007)。但胡萝卜和乳草属植物的细胞器基因组数据的发布改变了这种观点, 证明了线粒体基因可以转移到到ptDNA中(但叶绿体到线粒体的DNA转移事件发生得更频繁), 而其具体进入或整合到ptDNA的机制并不明确(Smith 2014)。

## 1.3 线粒体基因组HGT

目前的研究证据表明, 相较于ptDNA和nucDNA, 植物mtDNA中HGT发生得更频繁(Archibald和Richards 2010)。植物线粒体基因组中累积了大量来自于邻近叶绿体和核基因组的DNA (Wang等

2007; Smith 2011)。比如, 水稻中大约有13.4%的线粒体基因来自核基因组(Notsu等2002), 黄瓜(*Cucumis sativus*)和南瓜(西葫芦) (*Cucurbita pepo*)线粒体基因组中超过5%的序列来自叶绿体和细胞核(Alverson等2010, 2011)。拟南芥线粒体中也整合了大量的外源基因片段, 包括来自其他叶绿体的16条序列、来自核转座子或逆转座子的41个片段以及真菌性病毒地2个片段(Marienfeld等1999)。因此认为, 线粒体基因组通过HGT整合并传递外源遗传物质, 从而进行了第二次扩充。更令人意外的是, 位于被子植物分类系统基部的*Amborella*线粒体基因组含有外源基因的比例甚至比HGT最活跃的细菌基因组还要高(Bergthorsson等2004)。还有研究发现, 被子植物中大量的HGT事件与线粒体基因cox1内含子归巢有关。这类内含子来自真菌, 在833种不同的被子植物中至少有80例涉及该内含子的HGT事件(Cho等1998; Sanchez-Puerta等2008, 2011)。Park等(2014)发现药用植物*Rhazya stricta* (Apocynaceae)的线粒体基因sdh3和rps14转移到核基因组中, 其中rps14基因在核基因组中有2个拷贝, 但只检测到一拷贝来自线粒体, 并可能具有功能。

此外, 寄生系统也为线粒体HGT提供了有力的证据, 这可能与寄生植物与寄主之间亲密的物理接触有关(Yoshida等2010)。Won和Renner (2003)发现裸子植物买麻藤中线粒体基因nad1内含子2和相邻的外显子b和c可能经HGT起源于被子植物菊分支桑寄生科。随后Davis和Wurdack (2004)对大花草科(Rafflesiaceae)植物多基因进行系统发育分析, 发现线粒体基因matR和核基因18srDNA和phytochrome C支持将大花草科定位于金虎尾目(Malpighiales) (Barkman等2004); 而用线粒体基因nad1B-C, 却将其定位于葡萄科(Vitaceae)内, 靠近其专性寄主崖爬藤属(*Tetrastigma*), 这说明大花草科线粒体基因nad1B-C可能通过HGT从其宿主处获得。此外, Mower等(2010)发现菟丝子及其寄主车前草的atp1、atp6和matR三个基因于几百万年前以DNA大片段形式从菟丝子线粒体基因组转移到车前草线粒体基因组中, 其本身与外源的同源物以假基因的形式共存于多个物种中, 共存的位点上也发生了多个基因转换事件。Hao等(2010)还

证实了多个线粒体基因以及寄生物与寄主之间的基因片段具有嵌合现象。Xi等(2013)发现大花草科植物共有的38个编码蛋白和核糖体RNA的线粒体基因中24%~41%也存在HGT的痕迹。

虽然在大量的植物类群中都已寻得HGT的踪迹,但依趋势而言,随着基因组测序时代的到来,有理由相信将会在更多的植物类群中发现HGT,由于检查手段和认知水平有限,目前还无法准确评述高等植物HGT发生的范围及其在植物进化中的作用究竟有多大。但是通过分析发生在不同植物类群中的现象,还是可以窥探出HGT在某些植物的进化中有重要影响(Christin等2012; Yue等2013)。

## 2 HGT的产生机制

植物中关于HGT产生机制的假说主要有:错位授粉、载体介导以及植物间相互接触介导三类(Keeling和Palmer 2008; Bock 2009; Bergthorsson等2003)。

### 2.1 错位授粉假说

作为基因供体的花粉粒能在生殖系统隔离的物种的柱头上萌发、授粉之后,一些外源基因可能通过重组整合到另一套染色体中,然后通过种内杂交和自然选择在该种群中保留含有外源基因的染色体。然而,该HGT机制易发生在亲缘关系较近的物种间,如狗尾草属与稻属(Diao等2006)、早熟禾属与羊茅属(Vallenback等2008)或者毛颖草属的C<sub>3</sub>植物与C<sub>4</sub>植物之间(Christin等2012)。

### 2.2 载体介导转移假说

供体可以通过其他载体媒介将外源DNA转移到受体中。介导植物与其他基因组HGT的可能载体有:病毒、细菌(Broothaerts等2005)、病原体、共生真菌、昆虫(Fortune等2008)、植物寄生物(包括线虫)(Mayer等2011)以及转座元件。

病毒具有极强的捕捉寄主(包括细菌、真菌及真核基因组)基因的能力,它能捕获寄主基因并将这些基因整合进自己的DNA中(Monier等2007),随后感染其他的生物并将捕获的DNA进行转移。但大多数病毒拥有有限的宿主范围,只有当其拥有广泛的宿主范围才有可能介导这些转移事件,如苹果潜隐球型病毒(Igarashi等2009)。病毒基因转入寄主细胞的实例也极少,但在逆转录病毒、一些DNA病毒中也有发生(Liu等2010)。

不同细菌的许多基因(或外源基因)能够通过天然细菌转化或转基因技术转移至植物中(Richards等2006),如根瘤农杆菌(Pontiroli等2009)。此外,植物组织降解后释放的DNA能够在光下持续很长一段时间并保持生物学活性,这为植物与土壤微生物之间的水平基因转移提供了机会(van Elsas等2003; Pontiroli等2009)。

真菌能够感染其他生物的特性也为真菌到寄生植物的HGT提供了可能的途径(Richards等2009)。许多陆生植物通过HGT从共生真菌中获得了莽草酸途径,可将芳香族化合物的生物合成与糖代谢联系起来(Richards等2006; Emiliani等2009)。从植物转移到真菌中的基因随后也可能转移到被该真菌感染的其他植物中。

此外,昆虫介导的HGT现象也屡见不鲜。如细菌、真菌及其他植物寄生物(包括其他线虫)中的纤维素酶基因被转移到线虫中(Mayer等2011)。Fukatsu(2010)发现豌豆蚜虫从真菌中获得类胡萝卜素生物合成基因后体色变红,该性状被进一步传递到肉食动物及寄生虫中。Woolfit等(2009)也发现内共生细菌到其寄主蚊子的HGT。这些涉及寄生性昆虫感染的HGT途径也可能出现在植物中。如蜜蜂能携带一个植物的花粉到另一个植物,这潜在促进了亲缘关系或近或远的物种间发生HGT,由于花粉与蜜蜂肠道细菌的相互作用,也为HGT的发生提供了机会(Mohr和Tebbe 2007)。

真核生物另一种重要的HGT载体则是转座元件(TE)(Diao等2011; Novick等2010; Panaud等2009; Sormacheva等2012),它具有可移动性,能轻易地扩散并整合进基因组DNA而产生HGT(Loreto等2008)。被子植物中已知的DNA转座子属于如下几个超级家族,其中包括CACTA、hAT、Harbinger、Mutator、Helitron和Mariner-like元件(Oliver等2013)。起初研究发现,玉米基因组中富含TE,并深受其影响(SanMiguel和Bennetzen 1998)。随后,Loreto等(2008)发现长末端重复(LTR)逆转座子可产生病毒样颗粒作为基因转移的载体,而Roulin等(2008)也在稻属中观察到长末端重复逆转座子RIRE1水平转移。此外,在狗尾草和水稻间也证实有Mu-like转座元件的转移(Diao等2006, 2011)。然而,DNA转座子和逆转座子介导的水平

基因转移频率并不相同: 在HGT事件中逆转座子出现得更频繁(Silva等2004)。

### 2.3 植物之间直接的HGT

基因供体与受体之间的物理接触理论上可促进HGT的发生, 因为它增加了遗传物质转移的机会(Bock 2009; Huang 2013; Wijayawardena等2013)。在有嫁接或寄生关系的植物之间发现有HGT的发生, 这些植物相互之间既可是供体也可是受体(Mower等2010; Archibald和Richards 2010; Gilbert等2010)。

嫁接为远缘植物细胞之间的接触提供了机会(Mower等2004)。在嫁接过程中通过特殊的方式可促进HGT的发生: 首先, 嫁接使砧木与接穗相互接触; 随后, 在嫁接部位形成大量敏感的愈伤组织; 这些愈伤组织细胞与砧木和接穗相互接触, 这使得裸露的基因组或细胞器DNA片段或mRNA (Liang等2012; Lucas等2009; Roney等2007)甚至整个叶绿体可通过胞间连丝(Stegemann和Bock 2009; Lucas等2009)或囊泡运输方式(Bock 2009)在这些细胞间转移。如此, 转移的基因可能直接整合到砧木或接穗的细胞核或叶绿体基因组中(Bock 2009), 这促进了远缘物种间大量的遗传物质的交换(Stegemann等2012; Thyssen等2012)。这些转移的遗传物质可能在受体细胞中形成嵌合基因的形式。然而, 这些基因在植物中的表达能维持多久以及这些外源基因是否整合进了寄主基因组并遗传给下一代还需要进一步研究。在棉花的嫁接实验中, 细胞间只涉及到叶绿体DNA和基因组遗传物质的移动, 并且三代后便出现遗传性状分离(Hao等2014)。

此外, 大多数寄生植物拥有一种器官(如吸器), 可穿透寄主的维管束。因此, 寄生植物与寄主可形成持久的亲密接触, 并能在表皮细胞之间产生胞间连丝。随后, 寄生植物和寄主凋亡的细胞的大片段DNA和细胞器DNA可通过胞间连丝途径相互转移。因此, 寄生关系可导致相对高频率的HGT (Keeling和Palmer 2008; Wijayawardena等2013), 这也在多种寄生植物系统中得到了很好的验证。例如, 一个单子叶核基因被转移到寄生性杂草埃及独脚金(*Striga hermonthica*)基因组中(Yoshida等2010)。另一金虎尾目的系统发育证据

也呈现了寄主到寄生植物的HGT: 大花草科(内寄生)的部分线粒体基因是通过HGT来源于其寄主(Davis和Wurdack 2004)。对大花草科植物*Rafflesia cantleyi*的转录组分析表明, 其2.1%的基因转录产物与HGT相关(Xi等2012); 进一步的线粒体基因组分析显示, 包括*Rafflesia cantleyi*及其寄主、近缘种在内的6个物种所共有的38个功能基因中, 有24%~41%的基因序列发生过HGT (Xi等2013)。据报道, 非光合开花植物列当属(*Orobanchaceae*)及其近缘属*Phelipanche*叶绿体区域包括*rps2*、*trnL-F*和*rbcL*发生了HGT (Park等2007)。列当科(*Orobanchaceae*)全寄生植物肉苁蓉(*Cistanche deserticola*)不仅叶绿体基因组大量丢失基因, 还通过HGT从其寄主梭梭(*Haloxylon ammodendron*)处获得*rpoC2*基因(Li等2013)。Zhang等(2014)还发现根寄生植物分枝列当与茎寄生植物南方菟丝子经HGT获得了十字花科特异性异胡豆苷合成酶类似基因(*SSL*), 并证明可能存在一定的功能。此外, 在菟丝子韧皮部还发现有mRNA的转移, 允许遗传物质从寄主转移至寄生植物(Roney等2007)。进一步研究表明, 寄生植物菟丝子与其寄主拟南芥和西红柿的基因组之间有大量的mRNA双向交流现象(Kim等2014)。Mower等人(2004)也有证据表明部分车前属(*Plantago*)植物通过HGT从菟丝子属(*Cuscuta*)、疗齿草属(*Bartsia*)寄生植物处获得*atp1*假基因。

然而, 目前仍然缺乏对于外来遗传物质在植物中融合的实质性的证据, 因为它仍然可能在有丝分裂和减数分裂过程中被丢弃。如果成功整合进入基因组, 这些基因可能参与基因表达或调控个体特征的改变以及整个物种的形态发展。

## 3 HGT对植物的影响

### 3.1 HGT与寄生植物演化

在许多情况下, 外源基因的获取显著影响受体生物生化系统的演化(Andersson等2003; Striepen等2004)。Huang和Gogarten (2008)的研究证明古老的HGT事件确实发生在早期的植物进化中, 78%以上的基因都与生物合成和叶绿体的功能相关。至少有1.42%的红藻基因组是来自红藻与绿色植物分化之前的古老的HGT事件。

虽然许多寄生植物在分子系统学方面取得了理想的进展, 但仍有一些寄生植物在被子植物系

统定位上比较模糊(dePamphilis等1997; Rohwer 2000; Nickrent等2002, 2005; Barkman等2004)。由于全寄生植物急剧减少或营养器官或花的形态发生了改变, 长期以来仅靠形态学特征一直难以对寄生植物进行分类。Barkman等(2007)利用3个线粒体基因*atp1*、*cox1*和*matR*对102种种子植物进行系统发育分析, 结果显示被子植物中的寄生植物至少有11种独立的起源, 并且与侵入的*cox1* I型内含子密切相关, 随着时间的推移, 寄生植物基因组中嵌合基因将不断增加。

此外, 大多数寄生植物拥有一种器官(如吸器), 可穿透寄主的维管束, 在表皮细胞之间产生胞间连丝。这些连接不仅允许水和营养物质传递, 还包括mRNA (Roney等2007; David-Schwartz等2008)、蛋白质(Haupt等2001)甚至病原体。前人研究表明, mRNA的传递能调节植物的发育(Turnbull和Lopez-Cobollo 2013), 如叶的形态建成(Haywood等2005)、开花的时间、块茎的形成(Banerjee等2009; Hannapel 2010)和根的生长(Notaguchi等2012)。小RNA也可以系统地影响植物的发育, 有研究表明, 一个人工构建的编码RNA沉默的寄主植物表达基因可以沉默菟丝子的基因(Alakonya等2012), 说明RNA可以在不同植物个体间传递并起到组织通讯的作用(Sarkies和Miska 2013)。Kim等(2014)进一步证明, 菟丝子与其寄主拟南芥和西红柿之间有较大规模的mRNA的双向移动。Zhang等人(2014)从另一方面证明发生转移的功能基因在受体植物中可能仍具有功能。

### 3.2 HGT与植物登陆

大量的化石资料和分子证据表明, 陆生植物大约在5亿年前就开始出现, 这是陆地生态系统形成的关键, 也是植物进化历程中一个重大的事件(Kenrick和Crane 1997; Bateman等1998; Sanderson等2004)。在登陆的过程中, 陆生植物的祖先需要应对陆地环境如干燥、气温变化、增强的紫外辐射等(Kenrick和Crane 1997; Bateman等1998; Waters 2003)作出一系列的适应性变化。Richards等(2009)和Emiliani等(2009)的研究表明, HGT可能帮助陆生植物适应陆地环境。此外, Yue等(2012)对小立碗藓(*Physcomitrella patens*)的基因组进行了分析, 发现其核基因组中有多达57个基因家族共128个

基因来自原核生物、真菌及病毒, 并且这些HGT发生在植物进化的不同时期, 说明这是一个频繁发生的动态过程; 进一步的基因功能注释分析发现, 这些基因参与到一些关键的或者是植物特异性的功能活动中, 如木质部形成、植物防御、氮循环以及淀粉、多胺、植物激素等物质的生物合成。这一结果说明, HGT在植物由水生向陆生过渡的过程中具有举足轻重的作用, 更深刻影响了植物的进化历程。

### 3.3 HGT与植物C<sub>4</sub>光合作用

形态学、生理学和分子生物学等方面的证据表明, C<sub>3</sub>植物首先出现在地球上, C<sub>4</sub>植物是由C<sub>3</sub>植物的祖先进化而来, 其间经历了一个特殊的C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间阶段(Kennedy和Laetsch 1974; McKown和Dengler 2007; McKown等2005; Ueno等2003)。在前人研究的基础上, Christin等(2012)对毛颖草属(*Alloteropsis*) (该属较特别的是既有C<sub>3</sub>植物, 又有C<sub>4</sub>植物)的磷酸烯醇丙酮酸羧化酶基因(*ppc*)和磷酸烯醇丙酮酸羧激酶基因(*pck*)进行分析, 结果表明, 在过去的1千万年间, 毛颖草属中的C<sub>4</sub>植物在进化的不同阶段, 至少有4次通过HGT从同亚科的其他属处获取*ppc*基因和*pck*基因。这可说明HGT在C<sub>4</sub>植物的起源中可能扮演了一个重要的角色, 至少在毛颖草属中如此。虽然该进化途径目前尚无来自其他植物类群的确实证据, 但是随着基因组数据的增加, 相信会有更多的例子会被发现。

### 4 总结与展望

如果两个物种在分类学地位上差异大, 而某段特定的DNA序列却高度相似, 完全不能用基因的保守遗传来解释, 就可以认为这段DNA在两个物种之间发生了水平转移(李志江等2008)。目前常用的评判方法有序列同源性分析法(Armbrust等2004)、共线性排布分析法(Rocha 2004; Diao等2006; Cho和Palmer 1999)、基因特征分析法(Hamady等2006)和系统发育树分析法(Schlieper等2005; 林翩翩等2014)等几种。一些基于计算机的大规模的分析手段也在开发过程中(Ochman等2000; Hao等2010)。目前大多数情况下所能使用的最可靠检测方法是系统发育分析法(Keeling和Palmer 2008), Huang和Yue (2013)总结了一些有效规避系统发育分析法检测的误区值得参考。此外,

基因的GC含量、密码子使用偏好(杨平等2012)和共线性特征在分析过程中常作为判断依据,而诸如化石资料、形态解剖学和分子生物学等其他方面的研究也能提供辅助证据(李志江等2008)。

从已知的研究来看,高等植物HGT事件的发生具有以下几个倾向性。(1)高等植物大部分基因转移是近期发生的事情,范围限定在单个属甚至是一个属的几个种中(Mower等2004; Won和Renner 2003; Davis等2005; Yoshida等2010),通常在单细胞阶段或者发育的早期更容易发生HGT事件(Huang 2013; Yue等2012)。(2)密切接触(比如寄生、共生关系)的两个物种更有机会发生HGT (Bock 2009; Huang 2013; Wijayawardena等2013)。在寄生关系中,基因大部分是从寄主向寄生植物转移,与营养物质的转运方向一致。(3)涉及复杂功能调控的基因在水平转移之后相对而言更难在种族间传递下去,但这并不是说受体的复杂调控网络中没有HGT的贡献。通过水平转移获得的基因可能会逐步地被纳入到受体的体系中,从而构成新体系的一部分(Jain等1999; Wellner等2007)。这些倾向性说明HGT的发生有一定的条件基础,这为搜寻这一现象提供了方向,但需要注意的是,这些倾向性仅是从目前已有的研究总结出来的,真实的情况是否与此有所偏差,在对水平基因转移有一个全面深入的了解之前是无法断言的。

尽管相对于原核生物和单细胞真核生物而言,高等植物中HGT发生的频率可能相对较低,但在其进化早期及个别类群的特异性分化过程中,HGT仍然扮演了相当关键的角色,这也说明在高等植物中它并非是无足轻重的“噪点”。但不可否认的是,目前对HGT领域的研究正处于发现它的这个瓶颈阶段。受检查手段和认知所限,目前很难全面评价水平基因转移在高等植物中的发生范围及其进化影响,但依趋势而言,随着基因组测序时代的到来,高等植物中将会有越来越多HGT事件被挖掘出来,并不断更新人们对于这一研究领域的认知。

### 参考文献

李志江,李还权,刁现民(2008). 基因水平转移的评判方法和转移方式的研究进展. 遗传, 30 (9): 1108~1114  
林翩翩,白有煌,周明兵(2014). 毛竹细胞色素P450的基因组学分

析. 植物生理学报, 50 (9): 1387~1400  
杨平,周峰,张边江,华春(2012). 植物KCO基因密码子使用特性. 植物生理学报, 48 (11): 1057~1062  
Alakonya A, Kumar R, Koenig D, Kimura S, Townsley B, Runo S, Garces HM, Kang J, Yanez A, David-Schwartz R et al (2012). Interspecific RNA interference of *SHOOT MERISTEMLESS-Like* disrupts *Cuscuta pentagona* plant parasitism. *Plant Cell*, 24: 3153~3166  
Alverson AJ, Rice DW, Dickinson S, Barry K, Palmer JD (2011). Origins and recombination of the bacterial-sized multichromosomal mitochondrial genome of cucumber. *Plant Cell*, 23: 2499~2513  
Alverson AJ, Wei XX, Rice DW, Stern DB, Barry K, Palmer JD (2010). Insights into the evolution of mitochondrial genome size from complete sequences of *Citrullus lanatus* and *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae). *Mol Biol Evol*, 27 (6): 1436~1448  
Anderson MT, Seifert HS (2011). Opportunity and means: horizontal gene transfer from the human host to a bacterial pathogen. *Mbio*, 2 (1): e00005~e00011  
Andersson JO (2005). Lateral gene transfer in eukaryotes. *Cell Mol Life Sci*, 62 (11): 1182~1197  
Andersson JO, Sjögren 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  
Archibald JM, Richards TA (2010). Gene transfer: anything goes in plant mitochondria. *BMC Biol*, 8: 147  
Armbrust EV, Berges JA, Bowler C, Green BR, Martinez D, Putnam NH, Zhou S, Allen AE, Apt KE, Bechner M et al (2004). The genome of the diatom *Thalassiosira pseudonana*: ecology, evolution and metabolism. *Science*, 306: 79~86  
Banerjee AK, Lin T, Hannapel DJ (2009). Untranslated regions of a mobile transcript mediate RNA metabolism. *Plant Physiol*, 151: 1831~1843  
Barkman TJ, Lim SH, Salleh KM, Nais J (2004). Mitochondrial DNA sequences reveal the photosynthetic relatives of *Rafflesia*, world's largest flower. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101 (3): 787~792  
Barkman TJ, McNeal JR, Lim SH, Coat G, Croom HB, Young ND, de Pamphilis 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  
Bateman RM, Crane PR, Di Michele WA, Kenrick PR, Rowe NP, Speck T, Stein WE (1998). EARLY EVOLUTION OF LAND PLANTS: phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation. *Annu Rev Ecol Syst*, 29: 263~292  
Bergthorsson U, Adams KL, Thomason B, Palmer JD (2003). Wide spread horizontal transfer of mitochondrial genes in flowering plants. *Nature*, 424 (6945): 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 (51): 17747~17752  
Bock R (2009). The give-and-take of DNA: horizontal gene transfer in plants. *Trends Plant Sci*, 15 (1): 11~22  
Boucher Y, Douady CJ, Papke RT, Walsh DA, BoudreauM ER, Nesbø

- CL, Case RJ, Doolittle WF (2003). Lateral gene transfer and the origins of prokaryotic groups. *Annu Rev Genet*, 37: 283~328
- Broothaerts W, Mitchell HJ, Weir B, Kaines S, Smith LMA, Yang W, Mayer JE, Roa-Rodriguez C, Jefferson RA (2005). Gene transfer to plants by diverse species of bacteria. *Nature*, 433 (7026): 629~633
- Burger G, Lang BF (2003). Parallels in genome evolution in mitochondria and bacterial symbionts. *Iubmb Life*, 55 (4~5): 205~212
- Cho Y, Palmer JD (1999). Multiple acquisitions via horizontal transfer of a group I intron in the mitochondrial *cox1* gene during evolution of the araceae family. *Mol Biol Evol*, 16 (9): 1155~1165
- 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 (24): 14244~14249
- Christin PA, Edwards EJ, Besnard G, Boxall SF, Gregory R, Kellogg EA, Hartwell J, Osborne CP (2012). Adaptive evolution of  $C_4$  photosynthesis through recurrent lateral gene transfer. *Curr Biol*, 22 (5): 445~449
- Collis CA, Vorster BJ, Van Der Vyver C, Kunert KJ (2009). Transfer of genetic material between the chloroplast and nucleus: how is it related to stress in plants? *Ann Bot*, 103 (4): 625~633
- Dagan T, Artzy-Randrup Y, Martin W (2008). Modular networks and cumulative impact of lateral transfer in prokaryote genome evolution. *Proc Natl Acad Sci*, 105 (29): 10039~10044
- David-Schwartz R, Runo S, Townsley B, Machuka J, Sinha N (2008). Long-distance transport of mRNA via parenchyma cells and phloem across the host-parasite junction in *Cuscuta*. *New Phytol*, 179 (4): 1133~1141
- Davis CC, Anderson WR, Wurdack KJ (2005). Gene transfer from a parasitic flowering plant to a fern. *P Roy Soc B-Biol Sci*, 272 (1578): 2237~2242
- Davis CC, Wurdack KJ (2004). Host-to-parasite gene transfer in flowering plants: phylogenetic evidence from malpighiales. *Science*, 305 (5684): 676~678
- dePamphilis CW, Young ND, Wolfe AD (1997). Evolution of plastid gene *rps2* in a lineage of hemiparasitic and holoparasitic plants: many losses of photosynthesis and complex patterns of rate variation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94: 7367~7372
- Diao XM, Freeling M, Lisch D (2006). Horizontal transfer of a plant transposon. *PLoS Biol*, 4 (1): e5
- Diao YP, Qi YM, Ma YJ, Xia A, Sharakhov I, Chen XG, Biedler J, Ling E, Tu ZJ (2011). Next-generation sequencing reveals recent horizontal transfer of a DNA transposon between divergent mosquitoes. *PLoS ONE*, 6 (2): e16743
- Emiliani G, Fondi M, Fani R, Gribaldo S (2009). A horizontal gene transfer at the origin of phenylpropanoid metabolism: a key adaptation of plants to land. *Biol Direct*, 4: 7
- Fortune PM, Roulin A, Panaud O (2008). Horizontal transfer of transposable elements in plants. *Commun Integr Biol*, 1 (1): 74~77
- Fukatsu T (2010). Evolution. A fungal past to insect color. *Science*, 28 (5978): 574~575
- Gilbert C, Schaack S, Pace JK, Brindley PJ, Feschotte C (2010). A role for host-parasite interactions in the horizontal transfer of transposons across phyla. *Nature*, 464 (7293): 1347~1350
- Hamady M, Betterton MD, Knight R (2006). Using the nucleotide substitution rate matrix to detect horizontal gene transfer. *BMC Bioinformatics*, 7: 476
- Hannapel DJ (2010). A model system of development regulated by the long-distance transport of mRNA. *J Integr Plant Biol*, 52 (1): 40~52
- Hao JJ, Jia XH, Yu JW, Deng SZ (2014). Direct visualization of horizontal gene transfer in cotton plants. *J Hered*, 105 (6): 834~836
- Hao WL, Richardson AO, Zheng YH, Palmer JD (2010). Gorgeous mosaic of mitochondrial genes created by horizontal transfer and gene conversion. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107 (50): 21576~21581
- Haupt S, Oparka KJ, Sauer N, Neumann S (2001). Macro molecular trafficking between *Nicotiana tabacum* and the holoparasite *Cuscuta reflexa*. *J Exp Bot*, 52 (354): 173~177
- Haywood V, Yu TS, Huang NC, Lucas WJ (2005). Phloem long-distance trafficking of *GIBBERELLIC ACID-INSENSITIVE* RNA regulates leaf development. *Plant J*, 42: 49~68
- Hazkani-Covo E, Zeller RM, Martin W (2010). Molecular poltergeists: mitochondrial DNA copies (*numts*) in sequenced nuclear genomes. *PLoS Genet*, 6 (2): e1000834
- Hotopp JCD (2011). Horizontal gene transfer between bacteria and animals. *Trends Genet*, 27 (4): 157~163
- Huang J (2013). Horizontal gene transfer in eukaryotes: The weak-link model. *Bioessays*, 35 (10): 868~875
- Huang JL, Gogarten JP (2008). Concerted gene recruitment in early plant evolution. *Genome Biol*, 9: R109
- Huang JL, Yue JP (2013). Horizontal gene transfer in the evolution of photosynthetic eukaryotes. *J Syst Evol*, 51 (1): 13~29
- Igarashi A, Yamagata K, Sugai T, Takahashi Y, Sugawara E, Tamura A, Yaegashi H, Yamagishi N, Takahashi T, Isogai M et al (2009). *Apple latent spherical virus* vectors for reliable and effective virus-induced gene silencing among a broad range of plants including tobacco, tomato, *Arabidopsis thaliana*, cucurbits, and legumes. *Virology*, 386 (2): 407~416
- Jain R, Rivera MC, Lake JA (1999). Horizontal gene transfer among genomes: the complexity hypothesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96: 3801~3806
- Keeling PJ, Palmer JD (2008). Horizontal gene transfer in eukaryotic evolution. *Nat Rev Genet*, 9 (8): 605~618
- Kennedy R, Laetsch W (1974). Plant species intermediate for  $C_3$ ,  $C_4$  photosynthesis. *Science*, 184: 1087~1089
- Kenrick P, Crane PR (1997). The origin and early evolution of plants on land. *Nature*, 389: 33~39
- Kim G, LeBlanc ML, Wafula EK, dePamphilis CW, Westwood JH (2014). Genomic-scale exchange of mRNA between a parasitic plant and its hosts. *Science*, 345 (6198): 808
- Kleine T, Maier UG, Leister D (2009). DNA transfer from organelles to the nucleus: the idiosyncratic genetics of endosymbiosis. *Annu Rev Plant Biol*, 60: 115~138
- Li FW, Villarreal JC, Kelly S, Rothfels CJ, Melkonian M, Frangedakis E, Ruhsam M, Sigel EM, Der JP, Pittermann J et al (2014). Horizontal transfer of an adaptive chimeric photoreceptor from bryo-



- phytes to ferns. Proc Natl Acad Sci USA, 111 (18): 6672–6677
- Li X, Zhang TC, Qiao Q, Ren ZM, Zhao JY, Yonezawa T, Hasegawa M, Crabbe MJC, Li JQ, 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 (3): e58747
- Liang DC, White RG, Waterhouse PM (2012). Gene silencing in *Arabidopsis* spreads from the root to the shoot, through a gating barrier, by template-dependent, nonvascular, cell-to-cell movement. Plant Physiol, 159 (3): 984–1000
- Liu HQ, Fu YP, Jiang DH, Li GQ, Xie JT, Cheng JS, Peng YL, Ghabrial SA, Yi XH (2010). Widespread horizontal gene transfer from double-stranded RNA viruses to eukaryotic nuclear genomes. J Virol, 84 (22): 11876–11887
- Loreto ELS, Carareto CMA, Capy P (2008). Revisiting horizontal transfer of transposable elements in *Drosophila*. Heredity, 100 (6): 545–554
- Lucas WJ, Ham LK, Kim JY (2009). Plasmodesmata—bridging the gap between neighboring plant cells. Trends Cell Biol, 19 (10): 495–503
- Mallet LV, Becq J, Deschavanne P (2010). Whole genome evaluation of horizontal transfers in the pathogenic fungus *Aspergillus fumigatus*. BMC Genomics, 11: 171
- Marienfeld J, Unseld M, Brennicke A (1999). The mitochondrial genome of *Arabidopsis* is composed of both native and immigrant information. Trends Plant Sci, 4 (12): 495–502
- Mayer WE, Schuster LN, Bartelmes G, Dieterich C, Sommer RJ (2011). Horizontal gene transfer of microbial cellulases into nematode genomes is associated with functional assimilation and gene turnover. BMC Evol Biol, 11: 13
- Mc Ginty SE, Rankin DJ, Brown SP (2011). Horizontal gene transfer and the evolution of bacterial cooperation. Evolution, 65 (1): 21–32
- McKown AD, Dengler NG (2007). Key innovations in the evolution of kranz anatomy and C<sub>4</sub> vein pattern in flaveria (Asteraceae). Am J Bot, 94 (3): 382–399
- McKown AD, Moncalvo JM, Dengler NG (2005). Phylogeny of flaveria (Asteraceae) and inference of C<sub>4</sub> photosynthesis evolution. Am J Bot, 92: 1911–1928
- Mehrabi R, Bahkali AH, Abd-Elsalam KA, Moslem M, Ben M'Barek S, Gohari AM, Jashni MK, Stergiopoulos I, Kema GHJ, de Wit PJGM (2011). Horizontal gene and chromosome transfer in plant pathogenic fungi affecting host range. Fems Microbiol Rev, 35 (3): 542–554
- Meimberg H, Thalhammer S, Brachmann A, Heubl G (2006). Comparative analysis of a translocated copy of the *trnK* intron in carnivorous family Nepenthaceae. Mol Phylogenet Evol, 39: 478–490
- Mohr KI, Tebbe CC (2007). Field study results on the probability and risk of a horizontal gene transfer from transgenic herbicide-resistant oil seed rape pollen to gut bacteria of bees. Appl Microbiol Biotechnol, 75 (3): 573–582
- Monier A, Claverie JM, Ogata H (2007). Horizontal gene transfer and nucleotide compositional anomaly in large DNA viruses. BMC Genomics, 8: 456
- Moran NA, Jarvik T (2010). Lateral transfer of genes from fungi underlies carotenoid production in aphids. Science, 328 (5978): 624–627
- Mower JP, Stefanović S, Hao W, Gummow JS, Jain K, Ahmed D, Palmer JD (2010). Horizontal acquisition of multiple mitochondrial genes from a parasitic plant followed by gene conversion with host mitochondrial genes. BMC Biol, 8: 150
- Mower JP, Stefanović S, Young GJ, Palmer JD (2004). Plant genetics: Gene transfer from parasitic to host plants. Nature, 432: 165–166
- Nakamura Y, Itoh T, Matsuda H, Gojobori T (2004). Biased biological functions of horizontally transferred genes in prokaryotic genomes. Nat Genet, 36 (7): 760–766
- Nickrent DL, Blarer A, Qiu YL, Soltis DE, Soltis PS, Zanis M (2002). Molecular Data Place Hydnoraceae with Aristolochiaceae. Amer J Bot, 89 (11): 1809–1817
- Nickrent DL, Der JP, Anderson FE (2005). Discovery of the photosynthetic relatives of the “Maltese mushroom” *Cynomorium*. BMC Evol Biol, 5: 38
- Notaguchi M, Wolf S, Lucas WJ (2012). Phloem-mobile *Aux/IAA* transcripts target to the root tip and modify root architecture. Plant Biol, 54 (10): 760–772
- 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 (4): 434–445
- Noutsos C, Richly E, Leister D (2005). Generation and evolutionary fate of insertions of organelle DNA in the nuclear genomes of flowering plants. Genome Res, 15: 616–628
- Novick P, Smith J, Ray D, Boissinot S (2010). Independent and parallel lateral transfer of DNA transposons in tetrapod genomes. Gene, 449 (1–2): 85–94
- Ochman H, Lawrence JG, Groisman EA (2000). Lateral gene transfer and the nature of bacterial innovation. Nature, 405 (6784): 299–304
- Oliver KR, McComb JA, Greene WK (2013). Transposable elements: powerful contributors to angiosperm evolution and diversity. Genome Biol Evol, 5 (10): 1886–1901
- Panaud O, Roulin A, Piegu B, Fortune PM, Sabot F, D'Hont A, Manicacci D (2009). Whole genome surveys of rice, maize and sorghum reveal multiple horizontal transfers of the LTR-retrotransposon *Route66* in Poaceae. BMC Evol Biol, 9: 58
- Park JM, Manen JF, Schneeweiss GM (2007). Horizontal gene transfer of a plastid gene in the non-photosynthetic flowering plants *Orobanche* and *Phelipanche* (Orobanchaceae). Mol Phylogenet Evol, 43 (3): 974–985
- Park S, Ruhlman TA, Sabir JSM, Mutwakil MHZ, Baeshen MN, Sabir MJ, Baeshen NA, Jansen RK (2014). Complete sequences of organelle genomes from the medicinal plant *Rhazya stricta* (Apocynaceae) and contrasting patterns of mitochondrial genome evolution across asterids. BMC Genomics, 15: 405
- Pontiroli A, Rizzi A, Simonet P, Daffonchio D, Vogel TM, Monier

- JM (2009). Visual evidence of horizontal gene transfer between plants and bacteria in the phytosphere of transplastomic tobacco. *Appl Environ Microb*, 75 (10): 3314~3322
- Richards TA, Dacks JB, Campbell SA, Blanchard JL, Foster PG, McLeod R, Roberts CW (2006). Evolutionary origins of the eukaryotic shikimate pathway: gene fusions, horizontal gene transfer, and endosymbiotic replacements. *Eukaryot Cell*, 5 (9): 1517~1531
- Richards TA, Soanes DM, Foster PG, Leonard G, Thomson CR, Talbot NJ (2009). Phylogenomic analysis demonstrates a pattern of rare and ancient horizontal gene transfer between plants and fungi. *Plant Cell*, 21 (7): 1897~1911
- Richardson AO, Palmer JD (2007). Horizontal gene transfer in plants. *J Exp Bot*, 58 (1): 1~9
- Richly E, Leister D (2004). NUPTs in sequenced eukaryotes and their genomic organization in relation to NUMTs. *Mol Biol Evol*, 21 (10): 1972~1980
- Rocha EP (2004). Order and disorder in bacterial genomes. *Curr Opin Microbiol*, 7 (5): 519~527
- Rohwer JG (2000). Toward a phylogenetic classification of the lauraceae: evidence from *matK* sequences. *Syst Bot*, 25 (1): 60~71
- Rolland T, Neuvéglise C, Sacerdot C, Dujon B (2009). Insertion of horizontally transferred genes within conserved syntenic regions of yeast genomes. *PLoS ONE*, 4 (8): e6515
- Roney JK, Khatibi PA, Westwood JH (2007). Cross-species translocation of mRNA from host plants into the parasitic plant dodder. *Plant Physiol*, 143 (2): 1037~1043
- Roulin A, Piegu B, Wing RA, Panaud O (2008). Evidence of multiple horizontal transfers of the long terminal repeat retrotransposon *RIRE1* within the genus *Oryza*. *Plant J*, 53 (6): 950~959
- Sanchez-Puerta MV, Abbona CC, Zhuo S, Tepe EJ, Bohs L, Olmstead RG, Palmer JD (2011). Multiple recent horizontal transfers of the *coxI* intron in Solanaceae and extended co-conversion of flanking exons. *BMC Evol Biol*, 11: 277
- Sanchez-Puerta MV, Cho Y, Mower JP, Alverson AJ, Palmer JD (2008). Frequent, phylogenetically local horizontal transfer of the *coxI* group I intron in flowering plant mitochondria. *Mol Biol Evol*, 25 (8): 1762~1777
- Sanderson MJ, Thorne JL, Wikstrom N, Bremer K (2004). Molecular evidence on plant divergence times. *Am J Bot*, 91 (10): 1656~1665
- SanMiguel P, Bennetzen JL (1998). Evidence that a recent increase in maize genome size was caused by the massive amplification of intergene retrotransposons. *Ann Bot*, 82: 37~44
- Sarkies P, Miska EA (2013). Is there social RNA? *Science*, 341: 467~468
- Schlieper D, Oliva MA, Andreu JM, Löwe J (2005). Structure of bacterial tubulin BtubA/B: evidence for horizontal gene transfer. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102 (26): 9170~9175
- Shestakov SV, Khyen NT (1970). Evidence for genetic transformation in blue-green alga *Anacystis nidulans*. *Mol Gen Genet*, 107 (4): 372~375
- Silva JC, Loreto EL, Clark JB (2004). Factors that affect the horizontal transfer of transposable elements. *Curr Issues Mol Biol*, 6: 57~72
- Smith DR (2014). Mitochondrion-to-plastid DNA transfer: it happens. *New Phytol*, 202: 736~738
- Slot JC, Rokas A (2011). Horizontal transfer of a large and highly toxic secondary metabolic gene cluster between fungi. *Curr Biol*, 21 (2): 134~139
- Smith DR (2011). Extending the limited transfer window hypothesis to inter-organelle DNA migration. *Genome Biol Evol*, 3: 743~748
- Smith DR, Crosby K, Lee RW (2011). Correlation between nuclear plastid DNA abundance and plastid number supports the limited transfer window hypothesis. *Genome Biol Evol*, 3: 365~371
- Sormacheva I, Smyshlyaev G, Mayorov V, Blinov A, Novikov A, Novikov O (2012). Vertical evolution and horizontal transfer of CR1 non-LTR retrotransposons and Tc1/mariner DNA transposons in lepidoptera species. *Mol Biol Evol*, 29 (12): 3685~3702
- Stegemann S, Bock R (2009). Exchange of genetic material between cells in plant tissue grafts. *Science*, 324 (5927): 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 (15): 8828~8833
- Stegemann S, Keuthe M, Greiner S, Bock R (2012). Horizontal transfer of chloroplast genomes between plant species. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (7): 2434~2438
- Striepen B, Pruijssers AJP, Huang JL, Li C, Gubbels MJ, Umejiego NN, Hedstrom L, Kissinger JC (2004). Gene transfer in the evolution of parasite nucleotide biosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101 (9): 3154~3159
- Thyssen G, Svab Z, Maliga P (2012). Cell-to-cell movement of plastids in plants. *Proc Natl Acad Sci*, 109 (7): 2439~2443
- Timmis JN, Ayliffe MA, Huang CY, Martin W (2004). Endosymbiotic gene transfer: organelle genomes forge eukaryotic chromosomes. *Nat Rev Genet*, 5 (2): 123~135
- Turnbull CGN, Lopez-Cobollo RM (2013). Heavy traffic in the fast lane: long-distance signalling by macromolecules. *New Phytol*, 198: 33~51
- Ueno O, Bang SW, Kondo Y, Ishihara K, Kaneko Y, Matsuzawa Y (2003). Structural and biochemical dissection of photorespiration in hybrids differing in genome constitution between *Diplo-taxis tenuifolia* (C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>) and radish (C<sub>3</sub>). *Plant Physiol*, 132: 1550~1559
- 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 (3): 890~896
- van Elsland JD, Turner S, Bailey MJ (2003). Horizontal gene transfer in the phytosphere. *New Phytol*, 157 (3): 525~537
- Wang D, Lloyd AH, Timmis JN (2011). Environmental stress increases the entry of cytoplasmic organellar DNA into the nucleus in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (7): 2444~2448
- Wang D, Wu YW, Shih AC, Wu CS, Wang YN, Chaw SM (2007). Transfer of chloroplast genomic DNA to mitochondrial genome occurred at least 300 MYA. *Mol Biol Evol*, 24 (9): 2040~2048
- Waters ER (2003). Molecular adaptation and the origin of land plants.

- Mol Phylogenet Evol, 29: 456–463
- Wellner A, Lurie MN, Gophna U (2007). Complexity, connectivity, and duplicability as barriers to lateral gene transfer. *Genome Biol*, 8: R156
- Wijayawardena BK, Minchella DJ, Dewoody JA (2013). Hosts, parasites, and horizontal gene transfer. *Trends Parasitol*, 29 (7): 329–338
- 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 (19), 10824–10829
- Woodson JD, Chory J (2008). Coordination of gene expression between organellar and nuclear genomes. *Nat Rev Genet*, 9(5): 383–395
- Woolfit M, Iturbe-Ormaetxe I, McGraw EA, O'Neill SL (2009). An ancient horizontal gene transfer between *mosquito* and the endosymbiotic bacterium *Wolbachia pipientis*. *Mol Biol Evol*, 26 (2): 367–374
- Xi ZX, Bradley RK, Wurdack KJ, Wong K, Sugumaran M, Bomblies K, Rest JS, Davis CC (2012). Horizontal transfer of expressed genes in a parasitic flowering plant. *BMC Genomics*, 13: 227
- Xi ZX, Wang YG, Bradley RK, Sugumaran M, Marx CJ, Rest JS, Davis CC (2013). Massive mitochondrial gene transfer in a parasitic flowering plant clade. *PLoS Genet*, 9 (2): e1003265
- Yoshida S, Maruyama S, Nozaki H, Shirasu K (2010). Horizontal gene transfer by the parasitic plant *Striga hermonthica*. *Science*, 328 (5982): 1128–1128
- Yue JP, Hu XY, Huang JL (2013). Horizontal gene transfer in the innovation and adaptation of land plants. *Plant Signal Behav*, 8 (5): e24130
- Yue JP, Hu XY, Sun H, Yang YP, Huang JL (2012). Widespread impact of horizontal gene transfer on plant colonization of land. *Nat Commun*, 3: 1152
- Zhang DL, Qi JF, Yue JP, Huang JL, Sun T, Li SP, Wen JF, Hettnerhausen C, Wu JS, Wang L et al (2014). Root parasitic plant *Orobanchae aegyptiaca* and shoot parasitic plant *Cuscuta australis* obtained Brassicaceae-specific *strictosidine synthase-like* genes by horizontal gene transfer. *BMC Plant Biol*, 14: 19
- Zhang YT, Fernandez-Aparicio M, Wafula EK, Das M, Jiao YN, Wickett NJ, Honaas LA, Ralph PE, Wojciechowski MF, Timko MP et al (2013). Evolution of a horizontally acquired legume gene, albumin 1, in the parasitic plant *Phelipanche aegyptiaca* and related species. *BMC Evol Biol*, 13: 48