



水稻 MITEs 类转座子 *mPing* 研究进展

王潇然^{1,2}, 杨 录¹, 李 振¹, 陈新建^{1*}

(1 河南农业大学 生命科学学院, 郑州 450002; 2 河南农业大学 河南省水稻生物学重点实验室, 郑州 450002)

摘 要: *Miniature Ping* (*mPing*) 是小型反向重复转座子 (Miniature Inverted-Repeat Transposable Elements, MITEs) 类转座子 *Tourist-like* 超家族重要成员, 是水稻基因组内检测到的第一个活跃的 MITEs, 是 MITEs 大家族中少数低拷贝且可以在自然状态下维持转座活性的成员之一, 因此, *mPing* 是转座子相关领域研究的良好素材。该文综合阐述了近年来国内外有关 *mPing* 的结构、转座酶供体、激活特性以及对基因组的影响等方面的研究进展, 为进一步深入探究 MITEs 的转座机制以及 *mPing* 转座子的开发利用提供资料。

关键词: 转座子; *mPing*; *Ping*; *Pong*; 水稻

中图分类号: Q789 **文献标志码:** A

Research Progress of a MITEs-*mPing* in Rice (*Oryza sativa* L.)

WANG Xiaoran^{1,2}, YANG Lu¹, LI Zhen¹, CHEN Xinjian^{1*}

(1 College of Life Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 2 Henan Key Laboratory of Rice Biology, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: *Miniature Ping* (*mPing*) is a prominent member in *Tourist-like* superfamily of Miniature Inverted-Repeat Transposable Elements (MITEs). It is the first active MITEs identified in the rice genome and one of the few MITEs which keep low copy numbers and maintain mobilization under natural condition. Therefore, it is an irreplaceable material for the study related to transposon. This paper comprehensively demonstrates research progress of *mPing* through analyzing its structure, transposase donor, activation characteristics, and its influence on genome, looking forward to lay foundation on advanced research of transposition mechanism of MITEs and the further development and utilization of *mPing*.

Key words: transposon; *mPing*; *Ping*; *Pong*; rice

转座子 (transposon) 亦被称为转座因子 (transposon elements), 是基因组中可自主复制和位移的一段核酸片段, 在真核生物基因组中分布广泛, 是真核生物基因组的重要组成部分。1951 年 McClintock 在玉米中第一次发现了转座子, 在相当长的时间内被科学界所忽视, 但随着科学研究的不断发展, 人们认识到转座子实则是推动生物进化的重

要力量之一。在对高等生物基因组的分析中发现, 人类基因组中转座元件的比例达 45%, 植物基因组通常则为 50%~80% 不等^[1-2], 甚至在部分禾本科植物中转座子占全基因组的比例可以高达 90%^[3]。尽管转座子的激活可能引发基因组的不稳定, 但由此引发的基因结构变异、表达模式变化甚至染色体结构的重排都是生物基因组进化的重要推动力之一^[4-5]。

收稿日期: 2016-05-05; 修改稿收到日期: 2016-06-15

基金项目: 国家自然科学基金 (31401450)

作者简介: 王潇然 (1983—), 男, 博士, 讲师, 主要从事水稻分子表观遗传学研究。E-mail: xiaoran-wang@hotmail.com

* 通信作者: 陈新建, 博士, 教授, 主要从事植物分子与生物化学研究。E-mail: xinjian1@yahoo.com

转座子根据转座机制可被分为 2 种类型:Class I (反转座子)和 Class II (转座子)^[6]。Class I 和 II 类转座子依据其自身是否具有编码转座酶能力又可分为自主型转座子 (autonomous elements) 和非自主型转座子 (non-autonomous elements)^[7]。Class I 转座子由基因组 DNA 转录为 RNA,再借助反转录酶 RNaseH 反转录为 DNA,最后完成基因座位的转移,将这类转座子称为反转座子 (retrotransposons);Class II 转座子直接通过 DNA 切除/插入机制来实现转座,被称之为转座子 (transposons)。Class I 转座子因其经历复制/插入的转座过程,因此在基因组内拷贝数较多,然而,大部分 Class II 类转座子因其切除/插入转座特点通常保持相对较少的拷贝数^[8],其中大部分 Class II 类非自主型转座子,其拷贝数甚至不会超过 50 个^[9]。

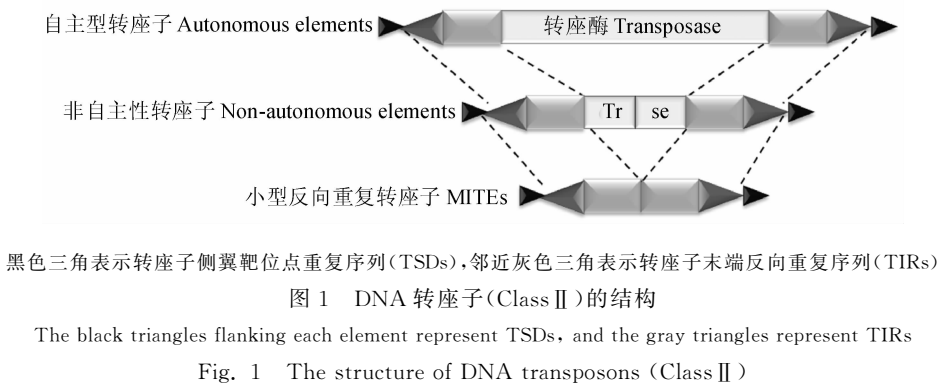
MITEs (miniature inverted-repeats transposable elements) 称为小型反向重复转座子,属于典型 DNA 转座子 (Class II),是植物中重要的一类转座子^[10],但与其他 Class II 转座子不同,MITEs 可以通过自我复制使自身拷贝数达到数百乃至上千个^[11]。MITEs 发现于禾本科作物玉米之中,后来的研究中人们相继在其他一些开花植物、动物乃至人类基因组内发现 MITEs 的踪迹^[12]。由于 MITEs 大多由自主型的转座子进化而来,长度小于 600 bp,致使其自身无法编码转座酶(图 1),转座激活只能依靠其他转座酶供体,对水稻基因组的分析中仍然发现,MITEs 家族占水稻基因组 8.6%,总拷贝数更超越 100 000 个之多^[13]。依据 MITEs 末端反向重复序列 (terminal inverted repeats, TIRs) 和靶位点重复序列 (target site duplications, TSDs) 的结构特点,将数量庞大的 MITEs 分成 *Tourist*-like MITEs 和 *Staway*-like MITEs 2 个超家族,前者 TSDs 通常为 3 碱基的 TAA 或 TTA 位点,而后

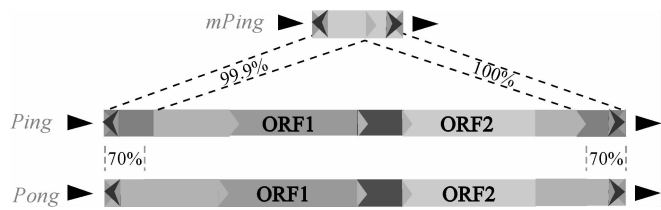
者 TSDs 则更多为 2 碱基 TA^[14],这种差异的原因可能由于 2 个家族的转座酶供体 *PIF/Harbinger* 和 *Tc1/mariner* 转座酶家族对转座子插入位点的选择有一定倾向性所致^[15-16]。

mPing (miniature-Ping) 最早报道于 2003 年,是水稻中检测到的第一个激活的 MITEs^[13, 17-18],更是水稻 MITEs 庞大家族中唯一可以在自然条件下保持激活状态的转座子^[19]。不同于其他 MITEs,通常 *mPing* 维持相对较低的拷贝数,粳稻日本晴基因组包含约 70 个 *mPing* 拷贝,籼稻‘93-11’仅包含约 14 个完整拷贝^[13]。易于转座激活且保持相对较少的拷贝数的特点使 *mPing* 成为了转座子研究的良好素材。近年来,伴随对其研究的不断深入,*mPing* 及其他 MITEs 不仅在进化领域研究中受到重视,也在突变体构建及分子标记等领域得到了广泛应用^[20-22]。

1 *mPing* 的结构特征

mPing 因与自主型转座子 *Ping* 末端高度同源而得名,长度 430 bp,末端包含 15 个碱基的 TIRs, TSDs 序列通常为保守的 3 碱基 TAA 或 TTA,依据 TIRs 和 TSDs 序列特点将其归类为 *Tourist*-like 超家族^[13, 19, 23]。*Ping* 长度为 5 314 bp,它的两末端分别有 253 bp 和 177 bp 序列与 *mPing* 部分序列一致性达到 99.9% 和 100%,两段拼接组合成完整的 *mPing* 序列(图 2)^[13]。同时,在对水稻基因组数据库的检索中发现,*mPing* 与另一个自主型转座子 *Pong* 的末端序列 70% 一致,*Pong* 长度 5 166 bp,与 *Ping* 存在 13 bp 相同序列的 TIRs(图 2)^[24]。与其他 MITEs 家族成员相同,*mPing* 不具有编码转座酶的能力,因此,与之结构高度同源且自主编码转座酶的 *Ping* 和 *Pong* 便成为 *mPing* 可能的转座酶供体。





mPing 由 *Ping* 的 2 个末端拼接而成,且与 *Pong* 两端高度同源。黑色箭头是转座子侧翼靶位点重复序列(TSDs),灰色三角代表末端重复序列(TIRs)

图 2 *mPing*、*Ping* 和 *Pong* 的结构

ing is spliced by both ends of *Ping*, which has the high homology with the ends of *Pong*;TSDs are the black arrowheads flanking each element, and the gray triangles represent TIRs

Fig. 2 The structure of *mPing*, *Ping* and *Pong*

2 *mPing* 可能的转座酶供体 *Ping* 和 *Pong*

近年来,作为 *mPing* 潜在转座酶供体的 *Ping* 和 *Pong* 得到了深入的研究。结构分析证实,*Ping* 和 *Pong* 内部均包含 2 个 ORF(ORF1 和 ORF2),由二者 ORF1 编码的蛋白氨基酸序列相似性达到 60%,而 ORF2 编码蛋白氨基酸序列相似性更高达 84%^[13,24]。迄今为止,ORF1 的功能尚不完全清楚,但因其编码产物与 *myb* 转录因子的 DNA 结合结构域(DNA-binding domain)存在一定相似性,据此推测 ORF1 编码产物可能参与 DNA 与蛋白结合,辅助转座子激活^[25-26]。ORF2 编码产物中包含 DDE 基序,DDE 基序正是部分转座酶催化活性中心的重要特征^[27],且 ORF2 包含 N2、N3 和 C1 高度保守区域,编码产物与 *PIF/Harbinger* 转座酶家族存在极高相似性^[28],似乎暗示 ORF2 编码产物发挥转座酶功能,但进一步研究证实,ORF1 和 ORF2 在 *mPing* 转座过程中都发挥至关重要的作用,但各自分工尚不完全清楚^[24]。

对于 *Ping* 或 *Pong* 哪一个是 *mPing* 确切转座酶供体至今尚无定论。粳稻‘日本晴’基因组可以检索到大概 5 个 *Pong* 和 1 个 *Ping* 的拷贝,然而在籼稻‘93-11’基因组内却没有发现完整 *Ping* 的痕迹。同时,Zhang 等^[16]利用系统发育学手段研究证实,大量植物、动物和真菌基因组中都存在 *Pong* 结构同源序列(*Pong*-like),大部分 *Pong*-like 都包含 2 个 ORF,且编码产物几乎与 *Pong* 的 2 个 ORF 如出一辙^[15,25,29]。Wang 等^[30]将完整 *Ping*、*Pong* 及 *Ping* 的 ORF 区分别与 *mPing* 共转化拟南芥后发现,只有完整 *Ping* 的结构无法激活 *mPing* 转座,而另外两者均可引发 *mPing* 转座且转座效率相近。笔者在对比了组织培养后水稻不同器官后也发现,

mPing 的激活频率与 *Pong* 的表达水平相关,但并未发现与 *Ping* 表达存在关联。综合分析后推测,尽管 *Ping* 编码产物具备激活 *mPing* 的能力,但可能由于前端启动子区域的突变,导致 *Ping* 编码区域不能正常表达,上述证据似乎都暗示 *Pong* 正是 *mPing* 的转座酶供体。

然而,近期水稻 EG4 株系中的研究又获得了不同的结论。研究证实,EG4 系中 *mPing* 的转座活性在自然培养状态下可以得到保持,并以每代大约 40 个拷贝的速度不断增加,迄今为止 EG4 基因组内 *mPing* 的拷贝数已扩增至至少 1 000 个^[31]。Teramoto 等^[19]在 EG4 授粉 3~5 d 后对不同器官分析发现,当胚的发生进入到顶端分生组织和幼根区域分化阶段时,幼胚内检测到了 *mPing* 的跳出和插入,同时伴随 *Ping* 表达水平的显著上调,此现象在其他引发 *mPing* 激活的条件中尚未发现过,研究人员认为在胚发生的早期可能引发 *Ping* 的特异性表达,高表达的 *Ping* 对于 *mPing* 的激活发挥重要作用。综上可知,*Pong* 可能是 *mPing* 核心的转座酶供体,而另一转座子 *Ping* 可能在植物发育特定时期也具备激活 *mPing* 转座的能力,但尚无证据证明是否 *Ping* 和 *Pong* 在不同时期实现对 *mPing* 的独立调控。

3 诱发 *mPing* 转座激活的因素

mPing 的转座激活最早发现于水稻成熟胚以及花药的组织培养过程中^[13,17-18],此后人们相继发现包括高压、激光辐射、太空处理以及渐渗和杂交等手段均可以激活 *mPing* 转座^[32-38],而上述条件通常引发基因组广泛的遗传和表观遗传变异,在笔者的工作中,同样不仅仅检测到了 *mPing* 的转座激活,同时发现了基因组的大量变异^[39]。

mPing 激活的不同条件下,作为转座酶供体

Pong 或者 *Ping* 的表达变化是 *mPing* 发生激活的标志之一。同时, *mPing* 内部和 5' 末端侧翼序列的胞嘧啶甲基化水平与其稳定性呈现显著相关, 高密度的甲基化对于维持 *mPing* 的稳定发挥重要作用^[34,40]。然而, Tsukiyama 等^[9] 研究发现, 水稻泛素相关调节基因 (*Rurm1*) 突变可以引发 *mPing* 的转座, 有趣的是, 此时 *mPing* 内部和侧翼序列的胞嘧啶甲基化水平并未发生变异。Yang 等^[40] 发现利用拓扑异构酶 II 抑制剂 (依托泊苷) 处理水稻可以触发 *mPing* 转座激活, 是由于依托泊苷诱发水稻基因组广泛的遗传和表观遗传变异。Wu 等^[36] 利用水稻 '吉京 88' 作为受体, 以菰 (*Zizania latifolia*) 作为供体进行渐渗杂交, 渐渗系基因组中尽管没有检测到供体基因组信息, 但却获得了性状稳定的渐渗后代, 更在渐渗系中检测到 *mPing* 的转座激活, 因此渐渗过程中可能由于部分信号分子或小 RNA 的渗入, 引发受体细胞 "基因组震动" (genome shock), 从而诱发转座子激活。此外, Cheng 等^[41] 在水稻 *OsCMT3a* 基因突变体 (*oscmt3a*) 内检测到包括 *mPing* 在内的大量转座子激活。众所周知, *OsCMT3a* 基因具有维持水稻基因组 CHG 位点胞嘧啶甲基化的功能, *oscmt3a* 突变体内 CHG 位点甲基化水平显著下调, 从而引发基因组内大量基因表达波动, 进而扰动了基因组的稳定性。

从上述研究中不难发现, 外界条件的改变可能诱发植物基因组的遗传和表观遗传不稳定性, 进而影响到转座酶相关基因表达水平以及 DNA 胞嘧啶甲基化状态, 最终诱发 *mPing* 转座激活。*mPing* "敏感" 的特性使其成为检测基因组扰动程度的标志之一, 也使其成为基因组进化上的动力之一。

4 *mPing* 插入对基因组的影响

通常 DNA 转座子通过 "切除和插入" 模式进行转座, 并不会改变基因组大小。然而, *mPing* 兼具 "切除和插入" 及 "复制和插入" 2 种转座模式, 现已发现粳稻品种 EG4 中每一代都会增加几十个 *mPing* 新位点^[31], 进化研究推测植物基因组是朝着增大的方向发展^[42], 因此, *mPing* 转座或许也能尽到绵薄之力。

大量研究证实, *mPing* 倾向插入基因内含子和近基因区域 (2.5 kb 内), 根据研究推测, *mPing* 的插入可能破坏插入位点临近基因表达甚至导致基因失活^[43-44]。然而, 大量插入位点附近基因表达水平检测证实, *mPing* 并不会破坏临近基因的表达模

式, 甚至会在一定程度上增强部分基因的表达。Yasuda 等^[38] 不仅获得了相同的研究结论, 同时还发现了另一个有趣的现象, 在逆境条件下, *mPing* 可以提高插入位点临近抗性基因表达水平, 可以一定程度增强作物的抗逆性。由此猜想, *mPing* 可能具备顺式作用元件的功能, 增加部分反式作用因子与相关表达基因的结合, 进而提高临近基因的表达水平。但也有研究发现, *mPing* 插入后自身甲基化水平会改变, 影响到插入点基因 mRNA 的剪切方式, 由此实现对相关基因的转录后调控^[45]。

5 深入研究 *mPing* 转座机制有助于开发人工诱导突变新技术

近期, Horibata 等^[14] 通过对比携带和不携带 *mPing* 的 2 种类型水稻雄配子的授粉和受精过程发现, 由于 *mPing* 在配子中激活, 导致授粉和受精过程中携带 *mPing* 的雄配子被不携带 *mPing* 的雄配子竞争性淘汰, 失去与雌配子结合的机会, 甚至在配子减数分裂过程中, 激活的 *mPing* 可能降低小孢子的形成概率。因此, 尽管对 *mPing* 的转座已经做了大量分析和研究, 但仍旧存在相当数量的 *mPing* 位点在配子形成乃至合子时期丢失, 而这些被忽视的存在可能蕴藏着关于 *mPing* 尚不被认知转座特性和机制。

DNA 甲基化一直被认为在调控基因表达维持转座子稳定性中发挥重要作用^[7,46-47], 部分研究证实 *mPing* 活性与甲基化存在一定相关性^[34], 但包括 *mPing* 在内的 *Tourist*-like 超家族尚无研究来精确阐述甲基化的调控机制。对拟南芥研究发现, 配子发育过程中, 组蛋白 H3K9 发生甲基化可能诱发部分小 RNA 控制转座子区域 DNA 甲基化水平, 进而间接调控大量转座子的活性^[48]。*mPing* 的研究也曾发现配子形成时期发生激活, 这是否暗示我们 *mPing* 乃至 MITEs 转座子也受到相同机制的调控呢?

机制的不断探究是为了更好的开发利用, 随着近年来对转座子研究的深入, 包括 *mPing* 在内的大量转座子在遗传分子标记以及基因功能研究领域得以广泛应用。研究发现, 水稻不同品种以及拟南芥不同品种中 *mPing* 的分布位点及拷贝数都存在显著差异^[13,15], 借助该特点, Monden 等^[43] 筛选到粳稻日本晴和 EG4 之间 150 个差异分布的 *mPing*, 以此作为分子 marker 对二者重组自交系进行数量性状位点 (QTL) 分析, 成功定位了抽穗期相关调控基

因,同时发现 *mPing* 作为 marker 的多态性显著高于传统微卫星序列。*mPing* 长度较短(430 bp),不同物种中的活性差异导致其分布存在显著多态性^[13,15],都为 *mPing* 成为类似微卫星序列一样的经典分子 marker 提供了先决条件,这对于部分基因组信息缺乏且在全基因组测序存在困难的多倍体物种而言,多了一种有效的分子 marker 可以选择。

利用转座子插入失活构建植物突变体已广泛应用于多种作物中,如内源含有大量活性转座子的玉米以及通过转基因技术实现转座子激活的拟南芥、水稻和马铃薯等^[49],借助大面积转座子激活,在较

短时间内可以获得大量突变体实验材料。然而 *mPing* 倾向插入单拷贝基因区附近^[31],其插入特性或许决定了它不同于反转座子 *Tos17*^[50],并不拘泥于构建基因功能缺失突变体,在此基础上,*mPing* 具有微调或增强插入位点临近基因表达的特点^[20],可能为转座子在育种或实验材料构建上的应用提供了新的思路。总之,*mPing* 作为一类活跃的 MITEs,对于深入探究 *Tourist*-like 超家族乃至整个 MITEs 大家族的奥秘,将继续扮演重要角色,也会为遗传和进化的研究提供更多的手段和更广阔的视角。

参考文献:

- [1] WESSLER S R. Transposable elements and the evolution of eukaryotic genomes[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, **103** (47):17 600-17 601.
- [2] HANCOCK C N, ZHANG F, WESSLER S R. Transposition of the Tourist-MITE *mPing* in yeast: an assay that retains key features of catalysis by the class 2 *PIF/Harbinger* superfamily[J]. *Mobile DNA*, 2010, **1**(1):5.
- [3] SABOT F, GUYOT R, WICKER T, *et al.* Updating of transposable element annotations from large wheat genomic sequences reveals diverse activities and gene associations[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2005, **274**(2):119-130.
- [4] ICHIYANAGI K. Transposable elements in eukaryotic genomes: epigenetic regulation by the host and functionalization for the host[J]. *Genes & Genetic Systems*, 2013, **88**(1):1.
- [5] ARABIDOPSIS GENOME I. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana* [J]. *Nature*, 2000, **408**(6 814):796-815.
- [6] WICKER T, SABOT F, HUA-VAN A, *et al.* A unified classification system for eukaryotic transposable elements[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2007, **8**(12):973-982.
- [7] SLOTKIN RK, MARTIENSSEN R. Transposable elements and the epigenetic regulation of the genome[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2007, **8**(4):272-285.
- [8] FATTASH I, ROOKE R, *et al.* Miniature inverted-repeat transposable elements: discovery, distribution, and activity[J]. *National Research Council Canada*, 2013, **56**(9):475-486.
- [9] TSUKIYAMA T, TERAMOTO S, YASUDA K, *et al.* Loss-of-function of a ubiquitin-related modifier promotes the mobilization of the active MITE *mPing*[J]. *Molecular Plant*, 2013, **6**(3):790-801.
- [10] OKI N, YANO K, OKUMOTO Y, *et al.* A genome-wide view of miniature inverted-repeat transposable elements (MITEs) in rice, *Oryza sativa* ssp. *japonica*[J]. *Genes & Genetic Systems*, 2008, **83**(4):321-329.
- [11] YANG G, NAGEL D H, *et al.* Tuned for transposition: molecular determinants underlying the hyperactivity of a Stowaway MITE[J]. *Science*, 2009, **325**(5 946):1 391-1 394.
- [12] MENZEL G, DECHYEVA D, KELLER H, *et al.* Mobilization and evolutionary history of miniature inverted-repeat transposable elements (MITEs) in *Beta vulgaris* L. [J]. *Chromosome Research*, 2006, **14**(8):831-844.
- [13] JIANG N, BAO Z, ZHANG X, *et al.* An active DNA transposon family in rice[J]. *Nature*, 2003, **421**(6 919):163-167.
- [14] HORIBATA A, KAKIKUBO Y, KATO T. Distorted genetic segregation of the transposon *mPing* at the long arm of chromosome 12 in rice[J]. *Breeding Science*, 2015, **65**(4):340-344.
- [15] PARK K C, SON J H, LEE S II, *et al.* Pong-like elements in *Arabidopsis* and *Brassica rapa*: its regulation of *F-box protein* gene in different ecotypes of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Genes & Genomics*, 2013, **35**(6):787-794.
- [16] ZHANG X Y, JIANG N, FESCHOTTE C, *et al.* *PIF*- and *Pong*-like transposable elements: distribution, evolution and relationship with *Tourist*-like miniature inverted-repeat transposable elements[J]. *Genetics*, 2004, **166**(2):971-986.
- [17] KIKUCHI K, TERAUCHI K, WADA M, *et al.* The plant MITE *mPing* is mobilized in anther culture[J]. *Nature*, 2003, **421**(6 919):167-170.
- [18] NAKAZAKI T, OKUMOTO Y, HORIBATA A, *et al.* Mobilization of a transposon in the rice genome[J]. *Nature*, 2003, **421**(6919):170-172.
- [19] TERAMOTO S, TSUKIYAMA T, OKUMOTO Y, *et al.* Early embryogenesis-specific expression of the rice transposon *Ping* enhances amplification of the MITE *mPing*[J]. *PLoS Genetics*, 2014, **10**(6):e1004396.
- [20] HANCOCK C N, ZHANG F, FLOYD K, *et al.* The rice miniature inverted repeat transposable element *mPing* is an effective insertional mutagen in soybean[J]. *Plant Physiology*, 2011, **157**(2):552-562.
- [21] LI J T, WANG Z Z, PENG H R, *et al.* A MITE insertion into the 3'-UTR regulates the transcription of *TaHSP16.9* in common wheat[J]. *The Crop Journal*, 2014, **2**(6):381-387.

- [22] YASUDA K, ITO M, *et al.* Utilization of transposable element as a novel genetic tool for modification of the stress response in rice[J]. *Molecular Breeding*, 2013, 32:505-516.
- [23] GILBERT D M, BRIDGES M C, *et al.* Precise repair of *mPing* excision sites is facilitated by target site duplication derived microhomology[J]. *Mobile DNA*, 2015, 6:15.
- [24] YANG G J, ZHANG F, HANCOCK C N, *et al.* Transposition of the rice miniature inverted repeat transposable element *mPing* in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, **104**(26):10 962-10 967.
- [25] MARKOVA D N, MASON-GAMER R J. Diversity, abundance, and evolutionary dynamics of *Pong*-like transposable elements in Triticeae[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2015, 93:318-330.
- [26] ZHANG L, DAWSON A, FINNEGAN D J. DNA-binding activity and subunit interaction of the mariner transposase [J]. *Nucleic Acids Research*, 2001, **29**(17):3 566-3 575.
- [27] OHTA S, TSUCHIDA K, CHOI S, *et al.* Presence of a characteristic D-D-E motif in IS1 Transposase[J]. *Journal of Bacteriology*, 2002, **184**(22):6 146-6 154.
- [28] OHMORI Y, ABIKO M, HORIBATA A, *et al.* A transposon, *Ping*, is integrated into intron 4 of the *DROOPING LEAF* gene of rice, weakly reducing its expression and causing a mild drooPing leaf phenotype [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2008, **49**(8):1 176-1 184.
- [29] ZHONG H, ZHOU M B, XU C M, *et al.* Diversity and evolution of *Pong*-like elements in Bambusoideae subfamily[J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2010, **38**(4):750-758.
- [30] WANG X, FAN C M, ZHANG X M, *et al.* BioVector, a flexible system for gene specific-expression in plants [J]. *BMC Plant Biology*, 2013, 13:198.
- [31] NAITO K, ZHANG F, *et al.* Unexpected consequences of a sudden and massive transposon amplification on rice gene expression[J]. *Nature*, 2009, **461**(7 267):1 130-1 134.
- [32] SHAN X H, LIU Z L, DONG Z Y, *et al.* Mobilization of the active MITE transposons *mPing* and *Pong* in rice by introgression from wild rice (*Zizania latifolia* Griseb.)[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2005, **22**(4):976-990.
- [33] LIN X Y, LONG L K, SHAN X H, *et al.* In planta mobilization of *mPing* and its putative autonomous element *Pong* in rice by hydrostatic pressurization[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, **57**(10):2 313-2 323.
- [34] NGEZAHAYO F, XU C M, *et al.* Tissue culture-induced transpositional activity of *mPing* is correlated with cytosine methylation in rice[J]. *BMC Plant Biology*, 2009, 9:91.
- [35] SHAN X H, OU X F, *et al.* Transpositional activation of *mPing* in an asymmetric nuclear somatic cell hybrid of rice and *Zizania latifolia* was accompanied by massive element loss[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, **119**(7):1 325-1 333.
- [36] WU Y, JIANG T T, SUN Y, *et al.* Mobilization of diverse transposable elements in rice induced by alien pollination without entailing genetic introgression[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2014, **33**(5):1 181-1 191.
- [37] LONG L K, OU X F, LIU J C, *et al.* The spaceflight environment can induce transpositional activation of multiple endogenous transposable elements in a genotype-dependent manner in rice[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2009, **166**(18):2 035-2 045.
- [38] YASUDA K, TSUKIYAMA T, KARKI S, *et al.* Mobilization of the active transposon *mPing* in interspecific hybrid rice between *Oryza sativa* and *O. glaberrima*[J]. *Euphytica*, 2012, **192**(1):17-24.
- [39] WANG X R, WU R, LIN X Y, *et al.* Tissue culture-induced genetic and epigenetic alterations in rice pure-lines, F₁ hybrids and polyploids[J]. *BMC Plant Biology*, 2013, 13:77.
- [40] YANG X J, YU Y J, JIANG L L, *et al.* Changes in DNA methylation and transgenerational mobilization of a transposable element (*mPing*) by the topoisomerase II inhibitor, etoposide, in rice[J]. *BMC Plant Biology*, 2012, 12:48.
- [41] CHENG C Y, TARUTANI Y, MIYAO A, *et al.* Loss of function mutations in the rice chromomethylase *OsCMT3a* cause a burst of transposition[J]. *The Plant Journal*, 2015, **83**(6):1 069-1 081.
- [42] HAWKINS J S, HU G J, RAPP R A, *et al.* Phylogenetic determination of the pace of transposable element proliferation in plants: *copia* and *LINE*-like elements in *Gossypium*[J]. *National Research Council Canada*, 2008, **51**(1):11-18.
- [43] MONDEN Y, NAITO K, *et al.* High potential of a transposon *mPing* as a marker system in japonica × japonica cross in rice[J]. *DNA Research*, 2009, **16**(2):131-140.
- [44] WANG N L, LONG T, YAO W, *et al.* Mutant resources for the functional analysis of the rice genome[J]. *Molecular Plant*, 2013, **6**(3):596-604.
- [45] KUM R, TSUKIYAMA T, INAGAKI H, *et al.* The active miniature inverted-repeat transposable element *mPing* posttranscriptionally produces new transcriptional variants in the rice genome[J]. *Molecular Breeding*, 2015, **35**(8).
- [46] LISCH D, BENNETZEN J L. Transposable element origins of epigenetic gene regulation[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2011, **14**(2):156-161.
- [47] TAKATA M, KIYOHARA A, *et al.* Rice transposable elements are characterized by various methylation environments in the genome[J]. *BMC Genomics*, 2007, 8:469.
- [48] SAZE H, KAKUTANI T. Differentiation of epigenetic modifications between transposons and genes[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2011, **14**(1):81-87.
- [49] RAMACHANDRAN S, SUNDARESAN V. Transposons as tools for functional genomics[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2001, **39**(3-4):243-252.
- [50] HIROCHIKA H, SUGIMOTO K, *et al.* Retrotransposons of rice involved in mutations induced by tissue culture[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1996, **93**(15):7 783-7 788.