

文章编号: 1005-0906(2007)06-0005-05

玉米 *Mutator* 转座子

王益军¹, 徐明良², 邓德祥¹, 卞云龙¹

(1.扬州大学 江苏省作物遗传生理重点实验室 / 教育部植物功能基因组学重点实验室, 江苏 扬州 225009;

2.中国农业大学 国家玉米改良中心, 北京 100094)

摘要: *Mutator* 转座子因其拷贝数高、正向突变频率高、倾向于插入低拷贝的 DNA 序列等独特的遗传特性, 已成为基因组学研究中重要的诱变剂之一。本文对 *Mutator* 转座子的发现、*Mutator* 家族的分类、*Mutator* 转座子的特性、*Mutator* 元件的表观调控、*Mutator* 转座子标签在植物基因组学研究中的应用作了综述。对 *Mutator* 系统的研究进行了展望。

关键词: 玉米; *Mutator* 转座子; 标签**中图分类号:** S513**文献标识码:** A

Mutator Transposon of Maize

WANG Yi-jun¹, XU Ming-liang², DENG De-xiang¹, BIAN Yun-long¹

(1. The Key Laboratory of Jiangsu Province for Crop Genetics and Physiology / The Key Laboratory of Ministry of Education for Plant Functional Genomics, Yangzhou University, Yangzhou 225009;

2. National Maize Improvement Center of China, Chinese Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract: Due to its high copy numbers, high forward mutation rate and preferential insertion into low-copy DNA sequences, *Mutator* transposon has been widely used as mutagen in genomic research. The discovery, classification, transposition specificity and epigenetic regulation of *Mutator* transposon were described. The application of *Mutator* tagging in plant genomic research was also presented. The role of *Mu*-like elements in genome evolution was briefly depicted. Moreover, the direction of *Mutator* transposon research in future was discussed.

Key words: Maize; *Mutator* transposon; Tagging

1951 年, McClintock 第一次提出转座因子的概念。认为在玉米基因组中存在着这样一类遗传元件, 它们可以在基因组内发生跳跃, 从一个位置跳到另一个位置。不仅在玉米中发现这样的转座元件, 后来在其它植物、动物、真菌和细菌中也相继发现转座元件的存在。

功能基因组学是从基因组整体水平上对基因的活动规律进行剖析。突变体库是功能基因组学研究的重要技术平台。产生突变体的途径多种多样, 目前在植物中常用的方法有 TILLING(targeting induced

local lesions in genomes)技术, T-DNA 插入和转座子标签等。常用的转座子标签系统是 *Ac-Ds* 和 *Spm-dSpm* 转座元件。*Ac-Ds* 和 *Spm-dSpm* 转座元件首先在玉米中发现, *Ac-Ds* 和 *Spm-dSpm* 标签在异源植物的基因克隆和基因功能挖掘中发挥了重要作用。

迄今为止, *Mutator* 转座子是植物中转座活性最强、诱变能力最高的转座元件。*Mutator* 转座子至少在 6 000 万 ~ 7 000 万年前就已在植物中存在, 这也是玉米与水稻的祖先开始发生分化的时间。围绕 *Mutator* 元件, 先后开展了很多研究。先锋公司首创的玉米性状利用系统 (trait utility system for corn, TUSC)、Martienssen 主持的玉米定向诱变 (maize targeted mutagenesis, MTM) 项目、Walbot 研究小组利用工程化的 *RescueMu* 开展的玉米基因挖掘计划 (maize gene discovery project, MGDP)、Edwards 等提出的基于荧光标记技术的 *MuArray/MuID* 策略和 McCarty 实验室通过 *UniformMu* 对玉米胚乳的发育模

收稿日期: 2007-07-31**作者简介:** 王益军(1980-), 男, 江苏盐城人, 博士, 从事玉米遗传育种研究。Tel: 0514-87972178

E-mail: yjwang61@163.com

徐明良为本文通讯作者。Tel: 010-62733166

E-mail: mxu@cau.edu.cn

式进行探讨。*Mu* 转座子信息资源 (*Mu* transposon information resource, MTIR) 网站(<http://www.mutransposon.org>)对上述项目的概况进行了整合。*Mutator* 元件作为插入标签已在玉米功能基因组学研究中彰显其独具的优势。类 *Mutator* 元件(*Mu*-like elements, MULEs)可以“捕获”寄主基因或基因片段,从而引起寄主基因组“洗牌”,这暗示了 *Mutator* 元件在植物进化过程中也行使着独特的功能。

1 *Mutator* 种质的发现

Mutator 系统是由 Iowa 州立大学的 Robertson 博士发现的。Wisconsin 大学的 Brink 博士将带有 *Ac* 的自交系与自交系 W23 进行多代回交,在后代中观察到了 *Ac* 转座活性的丧失。Brink 将材料转给 Kermicle 博士进行研究,Kermicle 在自交后代中发现了一种淡黄色的胚乳突变体。1961 年,Kermicle 将材料转给了 Robertson 博士。Robertson 将该材料中控制胚乳颜色的座位命名为 *y9*,在对 *y9* 座位进行定位时发现,含有 *y9* 座位的品系所配杂交组合的自交后代,在苗期出现了大量的突变体:白化苗、光叶、叶片裂生和条斑叶等。多年实验结果表明,含有 *y9* 座位群体苗期突变频率是不含有 *y9* 座位群体苗期突变频率的近 30 倍。同时,Robertson 在含有 *y9* 座位群体中观察到了体细胞回复突变。Robertson 推测含有 *y9* 座位群体中具有一种新的转座元件,他将含有 *y9* 座位的品系称为“*Mutator*”。后来,由 Robertson 所发现的新类型的转座元件被称为 *Mutator*(简称 *Mu*),是因为它来自于玉米 *Mutator* 品系。

2 *Mutator* 家族的分类

Mutator 家族有多个亚家族存在:*Mu1/Mu2*、*Mu3*、*Mu4*、*Mu6/Mu7*、*Mu8* 和 *Mu9/Mu5*。所有的 *Mutator* 亚家族具有 ~220 bp 保守的末端反向重复(terminal inverted repeats, TIRs),而每个亚家族具有独特的内部序列。*Mu1* 全长 1 367 bp,是 *Mutator* 家族中拷贝数最高且最为活跃的转座因子。Schnable 等发现了 *Cy/bz-rcy* 位点的存在,后来将 *Cy/bz-rcy* 归为 *Mutator* 家族,命名为 *Mu7*。*Mu9* 全长 4 942 bp,*Mu9* 在靠近 TIRs 处发生 3 748 bp 的缺失形成 *Mu5*。为了纪念在 *Mutator* 转座子研究领域作出杰出贡献的 Donald Robertson 博士,现在将自主性转座元件统一命名为 *MuDR*。

自主性转座元件 *MuDR* 包含两个基因 *mudrA* 和 *mudrB*。*mudrA* 和 *mudrB* 的转录起始点位于

MuDR 的 TIRs,分别形成 2.8 kb 和 1.0 kb 的两种主要转录本,两种转录本的转录方向相反。*mudrA* 编码 120 kDa 的转座酶 MURA,MURA 的序列与许多细菌转座酶序列的相似性较高。转座酶 MURA 与 *Mutator* TIRs 中高度保守的 32 bp 区域结合。*mudrB* 编码 23 kDa 的 MURB 蛋白。MURB 是转座的增强子,为玉米所特有。*MuDR* 内部序列会发生缺失。研究发现,当 2.8 kb 的转录本缺失、1.0 kb 的转录本存在时,与转座相关的行为全部丧失。

Mutator 亚家族的来源可能有多种机制。一方面,*Mutator* 亚家族祖先是自主性转座元件 *MuDR*,*MuDR* 通过序列的缺失或重排产生新的亚家族。另一方面,*Mutator* 元件捕获寄主基因或基因片段,从而形成新的转座元件。

3 *Mutator* 转座的特性

Mu 通常在生殖细胞发育的晚期,在受精之前发生转座。在前减数分裂细胞和配子中,*Mu* 以复制型的方式转座。*Mu* 具有较高的转座频率($10^{-3} \sim 10^{-5}$ 基因/世代),转座产生 9 bp 的靶位点正向重复(target site duplication, TSD)。*Mutator* 不同亚家族转座频率存在差异,*Mu1* 和 *Mu2* 达到或超过每个世代每个元件转座一次,而 *Mu4* 亚家族几乎不发生转座。*Mu* 倾向于插入低拷贝、非甲基化的 DNA 序列。*Mu* 可以插入基因的启动子、外显子、内含子、5'前导区和 3'非翻译区等。就某个特定的基因而言,*Mutator* 亚家族可能表现出插入靶位点的偏爱,插入偏爱可能与染色质结构和 DNA 甲基化程度相关。*Mutator* 转座发生生殖细胞回复突变的频率较低 ($<10^{-4}$ 基因/世代),期望通过回复突变来研究插入基因的功能非常困难。由 *Mu* 插入引起的突变以隐性突变为主,也有显性突变存在。

4 *Mutator* 的表观修饰

表观修饰是指不改变 DNA 的序列,通过染色质构型的改变、甲基化状态的改变、组蛋白去乙酰化和 RNA 转换等方式来对基因的表达进行调控。高的转座活性是 *Mutator* 表观修饰的诱因。为了自身生存,寄主会通过多种方式来抑制 *Mu* 拷贝数的增加,消减 *Mu* 转座产生的“负面”效应。在极端情况下,寄主可以对多个 *Mu* 元件同时进行表观修饰。甲基化通常伴随着 *Mu* 转座活性的丧失,TIRs 区域 5'胞嘧啶甲基化是 *Mu* 转座活性丧失的特征之一。迄今为止,甲基化与转座活性丧失的因果关系是 *Mutator* 表观

调控中未解的命题。Lisch 等研究发现,甲基化的去除并不能立即使得沉默的 *MuDR* 元件恢复转座活性。据此认为甲基化不是 *MuDR* 元件沉默的唯一因素。

副突变(paramutation,一个等位基因使得另外等位基因的表达发生可遗传的改变)与 *Mutator* 元件的表观修饰存在某些相似的特征:两者均通过基因组中不同位置的同源序列的相互作用,来对相关基因进行表观修饰,从而影响基因的表达。此外,副突变与 *Mutator* 元件转座活性的丧失存在关联。*mop1* (*mediator of paramutation 1*)基因的突变可以降低 *Mutator* 元件的甲基化水平,但是 *mop1* 的突变对基因组中其它转座元件的甲基化状态没有影响。据此,*mop1* 被认为在玉米基因组中行使表观调控的功能,副突变和 *Mutator* 元件甲基化需要一个共同的调节子。

5 *Mutator* 转座活性的保持和丧失

对自身进行最优调控是许多转座元件的特性之一。最优调控的含义是转座元件自身可以进行扩增与转座,但在扩增与转座的过程中做到对寄主基因组的“消耗与伤害”最低。*Mutator* 转座活性的保持和丧失与 *Mutator* 拷贝数、亚家族类型、在染色体中的位置、修饰位点和所处的遗传背景相关。

Mutator 转座活性保持的一种方式是通过基因的水平转移。转座子转座到选择中性的寄主,该寄主内缺少抑制其转座的机制。Diao 等发现 MULEs 在狗尾草和水稻间水平转移的证据。*Mutator* 转座活性保持的另一种方式是亚变种的快速扩增。某个亚家族扩增,寄主会形成独特的机制去抑制其转座活性,但同时该亚家族的变种(亚变种)可以逃脱寄主的抑制。在玉米和水稻基因组中存在许多 *Mu* 的亚变种。

MuDR 转座活性的丧失通常有 3 种途径:杂交分离、内部序列缺失和表观沉默。Slotkin 等发现了抑制 *MuDR* 转座活性的单个显性位点 *Mu killer*(*Muk*)的存在。*Muk* 是 *MuDR* 的衍生物,具有 *mudrA* 基因部分序列,不含有 *mudrB* 基因。*Muk* 通过对 *MuDR* 元件 TIRs 甲基化,使得一个或多个 *MuDR* 元件发生沉默。*Muk* 的抑制作用是一个渐进的过程,抑制效应与 *MuDR* 在基因组中的拷贝数和位置无关。*Muk* 可以起始 *MuDR* 元件的沉默但并不维持 *MuDR* 元件的沉默状态。当 *MuDR* 沉默时会产生与 *mudrA* 基因序列相似的约为 26 bp 的小 RNA,表明在 *MuDR* 沉默过程中,RNA 决定的 DNA 甲基化沉默发挥着重要作用。*Muk* 与 *mop1* 不连锁,不影响玉米着丝粒与 rRNA 的甲基化状态,表明 *Muk* 不是在全基因组水平对染色质进行重建,这一点与拟南芥 *DDMI* (*Decrease in DNA Methylation*)基因类似。此外,在一些玉米品系中还存在许多与 *MuDR* 相似的序列(homologous *MuDR* sequence, *hMuDR*),*hMuDR* 是由 *MuDR* 的点突变和插入缺失突变的积累而形成。*hMuDR* 尽管不具有转座活性,但可以进行正常的转录和翻译,由 *hMuDR* 翻译形成的功能缺陷蛋白对 *MuDR* 活性起到负调控作用。

6 利用 *Mutator* 标签在玉米中克隆的基因

基因组学研究中,*Mutator* 元件可以用作插入标签来进行基因的分离和基因功能挖掘。利用 *Mutator* 标签在玉米中克隆的部分基因列于表 1,这些基因的功能涉及到植株形态建成、子粒发育、色素积累、碳水化合物合成、次生物质代谢和细胞凋亡等多个方面。

表 1 利用 *Mutator* 标签在玉米中克隆的基因
Table 1 List of some genes cloned by *mutator* tagging in maize

基因或等位基因 Gene or allele gene	插入的 <i>Mutator</i> 亚家族 <i>Mutator</i> subfamily tagging	基因的可能功能 Possible function
<i>Bk2</i> (<i>Brittle stalk2</i>)	<i>Mu7</i>	影响茎秆强度
<i>Bz2</i> (<i>Bronze2</i>)	<i>Mu1</i>	花青苷合成
<i>D3</i> (<i>Dwarf3</i>)	<i>Mu8</i>	赤霉素生物合成
<i>Dsc1</i> (<i>Discolored1</i>)	<i>Mu1</i> , <i>MuDR</i>	子粒早期发育
<i>Lls1</i> (<i>Lethal leaf spot1</i>)	<i>Mu8</i>	抑制细胞凋亡
<i>Sal1</i> (<i>Supernumerary aleurone layers1</i>)	<i>Mu1</i> , <i>Mu8</i>	决定糊粉层细胞数量
<i>Sbe1</i> (<i>Starch-branching enzyme1</i>)	<i>MuDR</i>	编码淀粉分支酶 I
<i>Td1</i> (<i>Thick tassel dwarf1</i>)	<i>Mu</i>	影响花分生组织大小和植株的营养生长

7 其它物种中的 MULEs 与基因组进化

类 *Mutator* 元件在拟南芥、水稻、小麦等物种中广泛存在。Yu 等对拟南芥基因组数据库进行检索,发现拟南芥基因组中 MULEs 的变异十分丰富。Lisch 等在拟南芥、水稻和小麦中发现了与玉米 *mudrA* 基因相似的序列,这些相似序列的遗传多样性十分丰富,但没有发现与 *mudrB* 基因相似的序列。在拟南芥和水稻等物种中存在 MULEs,暗示了先前 *Mutator* 元件在单子叶和双子叶植物中都具有转座活性,在拟南芥 *DDM1* 突变体中发现了 MULEs(*AtMu1*)的转座行为,在真菌中也发现了 MULEs(*Hop1*)的转座。迄今为止,在动物中还未发现 MULEs 存在的证据。

部分的 MULEs 可以“捕获”寄主基因或基因片段。Jiang 等将它们称为 Pack-MULEs。研究发现,水稻中存在 3 000 多个 Pack-MULEs,携带超过 1 000 个寄主基因或基因片段,而且 Pack-MULEs 可以同时多个基因座位“捕获”,然后进行整合。Pack-MULEs 通过对基因组序列的重排,可以形成许多独特的基因,这些基因的功能涉及到细胞代谢和信号转导等多个方面。

8 *Mutator* 作为遗传转化载体的可能性

在果蝇中,*P* 元件已经被用来提高转基因的整合效率。*Mutator* 元件具有较高的转座活性,而且与 *P* 元件在许多方面类似,这也暗示了 *Mutator* 元件有可能被用作载体来提高玉米的转化效率。然而,在大肠杆菌和农杆菌中,*MuDR* 经常会发生序列的改变而丧失转座活性,尤其是编码转座酶 MURA 的 *mudrA* 基因在大肠杆菌中表现得很不稳定(产生移码或缺失突变),而且带有内含子的 *mudrA* 基因的克隆对大肠杆菌具有毒性,这也就使得目前将 *Mutator* 元件导入异源植物中变得困难,限制了 *Mutator* 元件的广泛应用。尽管将 *mudrA* 与 *mudrB* 基因转进水稻中能稳定遗传多个世代,但是没有检测到 *mudrA* 与 *mudrB* 的转录产物。如前所述,在拟南芥和真菌中已经发现 MULEs 转座的证据,因此在其它物种中寻找具有转座活性的 MULEs,可能会起到异曲同工之妙。还有一种策略是对 *mudrA* 基因进行改造,例如加入调控序列,使得转座酶 MURA 在大肠杆菌中不表达,仅在转化的受体中表达。

9 *Mutator* 系统研究展望

Mutator 研究中,自主性转座元件 *MuDR* 的发现

具有里程碑式的意义。还需要围绕 *MuDR* 元件开展一系列研究工作,包括 *Mu* 高频转座的机理和 *Mu-DR* 表观沉默的机制等。转座活性抑制位点 *Muk* 使得 *MuDR* 发生沉默的机理在基因转录水平尚需进一步明晰。寄主与 *Mutator* 元件在进化过程中的关系也是未来研究的热点之一。通过转基因将 *Mutator* 元件直接导入异源植物则是将来极富有挑战性的研究命题。体细胞插入、共抑制和较低回复突变频率增添了 *Mutator* 系统研究的复杂性,需要一些创新性的理念和思维来开展这些研究工作。

参考文献:

- [1] Fedoroff N V, Barbara McClintock[J]. *Genetics*, 1994, 136: 1–10.
- [2] Fedoroff N V. How jumping genes were discovered[J]. *Nat Struct Biol*, 2001, 8: 300–301.
- [3] Comai L, Henikoff S. TILLING: practical single-nucleotide mutation discovery[J]. *Plant J*, 2006, 45: 684–694.
- [4] Jeong D H, An S, Kang H G, et al. T-DNA insertional mutagenesis for activation tagging in rice[J]. *Plant Physiol*, 2002, 130: 1636–1644.
- [5] Kumar C S, Wing R A, Sundaresan V. Efficient insertional mutagenesis in rice using the maize *En/Spm* elements[J]. *Plant J*, 2005, 44: 879–892.
- [6] M.Aarts M G, Dirkse W G, Stiekema W J, et al. Transposon tagging of a male sterility gene in *Arabidopsis*[J]. *Nature*, 1993, 363: 715–717.
- [7] Jones D A, Thomas C M, Hammond-Kosack K E, et al. Isolation of the tomato *Cf-9* gene for resistance to *Cladosporium fulvum* by transposon tagging[J]. *Science*, 1994, 266: 789–793.
- [8] Bennetzen J L. The *Mutator* transposable element system of maize[J]. *Curr Top Microbiol Immunol*, 1996, 204: 195–229.
- [9] Brutnell T P. Transposon tagging in maize[J]. *Funct Integr Genomics*, 2002, 2: 4–12.
- [10] May B P, Liu H, Vollbrecht E, et al. Maize-targeted mutagenesis: a knockout resource for maize[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci., U S A*, 2003, 100: 11541–11546.
- [11] Lunde C F, Morrow D J, Roy L M, et al. Progress in maize gene discovery: a project update[J]. *Funct Integr Genomics*, 2003, 3: 25–32.
- [12] Edwards D, Coghill J, Batley J, et al. Amplification and detection of transposon insertion flanking sequences using fluorescent *MuAFLP* [J]. *Biotechniques*, 2002, 32: 1090–1097.
- [13] McCarty D R, Mark Settles A, Suzuki M, et al. Steady-state transposon mutagenesis in inbred maize[J]. *Plant J*, 2005, 44: 52–61.
- [14] Jiang N, Bao ZR, Zhang XY, et al. Pack-MULE transposable elements mediate gene evolution in plants[J]. *Nature*, 2004, 431: 569–573.
- [15] Bennetzen J L, Springer P S, Cresse A D, et al. Specificity and regulation of the *Mutator* transposable element system in maize[J]. *Crit Rev. Plant Sci.*, 1993, 12: 57–95.
- [16] Lisch D. *Mutator* transposons[J]. *Trends Plant Sci.*, 2002, 7: 498–504.
- [17] Barker R F, Thompson D V, Talbot D R, et al. Nucleotide sequence of

- the maize transposable element *Mu1*[J]. Nucleic Acids Res., 1984, 12: 5955–5967.
- [18] Schnable P S, Peterson P A. Genetic evidence of a relationship between two maize transposable element systems: *Cy* and *Mutator*[J]. Mol. Gen. Genet., 1989, 215: 317–321.
- [19] Benito M I, Walbot V. Characterization of the maize *Mutator* transposable element MURA transposase as a DNA-binding protein[J]. Mol. Cell Biol., 1997, 17: 5165–5175.
- [20] Jane Hershberger R, Benito M I, Hardeman K J, et al. Characterization of the major transcripts encoded by the regulatory *MuDR* transposable element of maize[J]. Genetics, 1995, 140: 1087–1098.
- [21] Lisch D R, Girard L, Donlin M, et al. Functional analysis of deletion derivatives of the maize transposon *MuDR* delineates roles for the MURA and MURB proteins[J]. Genetics, 1999, 151: 331–341.
- [22] Robertson D S. The timing of *Mu* activity in maize[J]. Genetics, 1980, 94: 969–978.
- [23] Lisch D R, Chomet P, Freeling M. Genetic characterization of the *Mutator* system in maize: behavior and regulation of *Mu* transposons in a minimal line[J]. Genetics, 1995, 139: 1777–1796.
- [24] Alleman M, Freeling M. The *Mu* transposable elements of maize: evidence for transposition and copy number regulation during development[J]. Genetics, 1986, 112: 107–119.
- [25] Hanley S, Edwards D, Stevenson D, et al. Identification of transposon-tagged genes by the random sequencing of *Mutator*-tagged DNA fragments from *Zea mays*[J]. Plant J, 2000, 22: 557–566.
- [26] Hardeman K J, Chandler V L. Two maize genes are each targeted predominantly by distinct classes of *Mu* elements[J]. Genetics, 1993, 135: 1141–1150.
- [27] Chandler V L, Walbot V. DNA modification of a maize transposable element correlates with loss of activity[J]. Proc. Natl. Acad. Sci., U S A, 1986, 83: 1767–1771.
- [28] Lisch D R, Carey C C, Dorweiler J E, et al. A mutation that prevents paramutation in maize also reverses *Mutator* transposon methylation and silencing[J]. Proc. Natl. Acad. Sci., U S A, 2002, 99: 6130–6135.
- [29] Woodhouse M R, Freeling M, Lisch D R. Initiation, establishment, and maintenance of heritable *MuDR* transposon silencing in maize are mediated by distinct factors[J]. PLoS Biol., 2006, 4: 339.
- [30] Martin S L, Garfinkel D J. Survival strategies for transposons and genomes[J]. Genome Biol., 2003, 4: 313.
- [31] Diao XM, Freeling M, Lisch D R. Horizontal transfer of a plant transposon[J]. PLoS Biol., 2006, 4: e5.
- [32] Lisch D R, Freeling M, Langham R J, et al. *Mutator* transposase is widespread in the grasses[J]. Plant Physiol, 2001, 125: 1293–1303.
- [33] Keith Slotkin R, Freeling M, Lisch D R. *Mu* killer causes the heritable inactivation of the *Mutator* family of transposable elements in *Zea mays*[J]. Genetics, 2003, 165: 781–797.
- [34] Singer T, Yordan C, Martienssen R A. Robertson's *Mutator* transposons in *A. thaliana* are regulated by the chromatin-remodeling gene *Decrease in DNA Methylation(DDMI)*[J]. Genes. Dev., 2001, 15: 591–602.
- [35] Rudenko G N, Walbot V. Expression and post-transcriptional regulation of maize transposable element *MuDR* and its derivatives[J]. Plant Cell, 2001, 13: 553–570.
- [36] Ching A, Dhugga K S, Appenzeller L, et al. *Brittle stalk 2* encodes a putative glycosylphosphatidylinositol-anchored protein that affects mechanical strength of maize tissues by altering the composition and structure of secondary cell walls[J]. Planta, 2006, 224: 1174–1184.
- [37] McLaughlin M, Walbot V. Cloning of a mutable *bz2* allele of maize by transposon tagging and differential hybridization[J]. Genetics, 1987, 117: 771–776.
- [38] Winkler R G, Helentjaris T. The maize *Dwarf3* gene encodes a cytochrome P450-mediated early step in gibberellin biosynthesis[J]. Plant Cell, 1995, 7: 1307–1317.
- [39] Scanlon M J, Myers A M. Phenotypic analysis and molecular cloning of *discolored-1 (dsc1)*, a maize gene required for early kernel development[J]. Plant Mol. Biol., 1998, 37: 483–493.
- [40] Gray J, Close P S, Briggs S P, et al. A novel suppressor of cell death in plants encoded by the *Lls1* gene of maize[J]. Cell, 1997, 89: 25–31.
- [41] Shen B, Li C J, Min Z, et al. *sal1* determines the number of aleurone cell layers in maize endosperm and encodes a class E vacuolar sorting protein[J]. Proc. Natl. Acad. Sci., U S A, 2003, 100: 6552–6557.
- [42] Blauth S L, Kim K N, Klucinec J, et al. Identification of *Mutator* insertional mutants of starch-branching enzyme 1(*sbe1*) in *Zea mays* L. [J]. Plant Mol. Biol., 2002, 48: 287–297.
- [43] Bommert P, Lunde C, Nardmann J, et al. *thick tassel dwarf1* encodes a putative maize ortholog of the *Arabidopsis CLAVATA1* leucine-rich repeat receptor-like kinase[J]. Development, 2004, 132: 1235–1245.
- [44] Yu ZH, Wright S I, Bureau T E. *Mutator*-like elements in *Arabidopsis thaliana*: structure, diversity and evolution[J]. Genetics, 2000, 156: 2019–2031.
- [45] Chalvet F, Grimaldi C, Kaper F, et al. *Hop*, an active *Mutator*-like element in the genome of the fungus *Fusarium oxysporum*[J]. Mol. Biol. Evol., 2003, 20: 1362–1375.
- [46] Bennetzen J L. Transposable elements, gene creation and genome re-arrangement in flowering plants[J]. Curr. Opin. Genet. Dev., 2005, 15: 621–627.
- [47] Ryder E, Russell S. Transposable elements as tools for genomics and genetics in *Drosophila*[J]. Brief Funct Genomic Proteomic, 2003, 2: 57–71.

(责任编辑:朴红梅)