

高等植物细胞质雄性不育的研究进展

郭东林^{1,2}, 毕影东¹, 王琪², 王晓萍¹, 王同昌¹, 李集临¹

(1. 哈尔滨师范大学, 哈尔滨 150025; 2. 东北农业大学, 哈尔滨 150030)

摘要: 对近年来高等植物细胞质雄性不育的不育机理与育性恢复的机理研究结果进行了概述, 并探讨了植物细胞质雄性不育研究的发展前景。

关键词: 植物; 细胞质雄性不育; 育性恢复基因

中图分类号: Q 943 文献标识码: A 文章编号: 1002 - 2767(2005)02 - 0041 - 03

Advances on Cytoplasmic Male Sterility of Plant

GUO Dong-lin^{1,2}, BI Ying-dong¹, WANG Qi², WANG Xiao-ping¹, WANG Tong-chang¹, LI Ji-lin¹

(1. Harbin Normal University, Harbin 150025; 2. Northeast Agricultural University, Harbin 150030)

Abstract: To sum up the mechanism of plant cytoplasmic male sterility and male sterility - fertility restorer systems in recent years; recapitulate the development foreground of this research fields.

* 收稿日期: 2004 - 04 - 03

基金项目: 黑龙江省科技厅资助项目(GA01B101 - 15)

第一作者简介: 郭东林(1973 -), 女, 吉林省人, 在读博士, 讲师, 从事植物分子遗传学研究。

3 群落复杂性与稳定性的关系

传统观点认为稳定性与多样性相关, 群落复杂性导致稳定性。上世纪 70 年代后, 一些学者(如 May, 1973; Goodman, 1975) 对此提出质疑。May 通过对线性大系统模型的研究得出了与传统观点相反的结论。其观点认为从理论上讲, 在更多样化的系统中, 一个生态关系复杂的网络会导致种群的急剧波动, 而不是使种群更加稳定; 从减少种群爆发的意义上讲, 多样性和稳定性之间并无一般的相关关系; 此外, 随着自然系统的发展, 多样性经常表现波动或呈一条拱形的曲线, 而群落稳定性在群落向顶级变化的过程中几乎是稳步上升的。从总体上看, 野外观察的结果使人们相信复杂性导致稳定性, 而理论分析则倾向于得出越复杂的系统越不稳定的结论。这种分歧主要是由于生物生态学家与数理生态学家对复杂性的认识差异造成的^[9]。总之, 多样性是衡量稳定性的一个重要尺度, 在一定程度上反映群落的稳定性, 但不等同于稳定性。金翠霞等(1990)认为群落多样性是各亚群落多样性的综合影响结果, 不能只从总群落的多样性来分析稳定性, 而

应根据各亚群落的多样性来考察整个群落的稳定性, 才能获得比较切合实际的结论^[9]。王成树(1999)^[7], 崔金杰(2000)^[8]的研究都得出多样性指数和均匀度是衡量群落稳定性的主要指标的结论, 即物种丰富且分布均匀, 则群落稳定。

参考文献:

- [1] 金翠霞. 群落多样性测定及其应用的探讨[J]. 昆虫学报, 1981, 24(1): 28-33.
- [2] 周夏芝. 桃园害虫及天敌群落动态的探究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2002.
- [3] 高宝嘉, 张执中, 李镇宇. 封山育林对昆虫群落结构及多样性稳定性影响的研究[J]. 生态学报, 1992, 12(1): 1-7.
- [4] 张安盛. 桃园昆虫群落数量特征、生态位研究及其天敌保护利用初探[D]. 济南: 山东农业大学, 2002.
- [5] 耿金虎. 新疆棉田节肢动物群落多样性研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2002.
- [6] 金翠霞, 吴亚, 王冬兰. 稻田节肢动物群落的多样性[J]. 昆虫学报, 1990, 33(3): 287-295.
- [7] 崔金杰, 夏敬源. 转 Bt 基因棉田群落多样性及其影响因素[J]. 生态学报, 2000, (5): 824-829.
- [8] 王成树, 陈树仁. 蔬菜害虫及其天敌昆虫群落多样性和相关性研究[J]. 生物多样性, 1999, (7): 106-111.

Key words: plant; cytoplasmic male sterility; fertility restorer gene

植物的细胞质雄性不育(cytoplasmic male sterility, CMS)表现为小孢子发育异常、不能产生花粉或花粉败育,但卵细胞发育正常,可接受外来花粉正常结实。Kolreuter 在 1763 年观察到该现象。后来对欧洲夏季薄荷、甜菜、玉米、高粱、小麦等作物的雄性不育现象的研究,为解释该现象奠定了遗传学、细胞学、生理生化学的基础。目前在 43 科 162 个属 617 个物种中发现了雄性不育现象。近十几年来,利用细胞器 DNA 分离技术、限制性内切酶技术、电泳技术、克隆技术、序列分析技术以及分子杂交技术对细胞质雄性不育进行了深入的研究^[1]。雄性不育在杂交优势的利用中占有重要的地位,长期以来人们一直对不育机理进行探讨。本文对近年来细胞质雄性不育及育性恢复的机理和发展前景做一综述。

1 不育的机理

1.1 线粒体与细胞质雄性不育

美国的 Levings 和 Pring 报道从玉米的正常品系和细胞质雄性不育品系(CMS)中提取的线粒体 DNA(mtDNA)具有不同的内切酶图谱,随后在小麦、高粱、油菜、烟草、甜菜、蚕豆中都有类似的发现。在玉米、水稻中已经找到具有差异的 mtDNA 片段,证实线粒体与其雄性不育有关^[2]。线粒体基因组只有部分能转录表达,但转录和翻译情况比较复杂,在任一阶段都可能导致 CMS。已发现雄性不育与基因的调控水平有关,雄性不育基因的表达有组织特异性。近年来的研究发现,RNA 编辑与 CMS 也有一定的关系,一般认为细胞质雄性不育可能与线粒体 RNA 编辑的不充分和偏离有关;线粒体基因的转录产物也对细胞质雄性不育有影响;雄性不育还表现在翻译水平上,一些由核质共同控制合成的线粒体蛋白,因基因表达调控的变化,造成核质编码的多肽不能组装成正常的蛋白质、酶,从而导致不育^[3]。许多研究者发现不育和可育胞质线粒体质粒不同,一些不育胞质特有的质粒往往被认为与细胞质雄性不育有关,如水稻 BT 型不育系中的 B1、B2、红莲型不育系中的 m3 和玉米 S 型细胞质雄性不育系线粒体质粒 S 因子^[4, 10, 11]。

1.2 叶绿体与细胞质雄性不育

高粱细胞质雄性不育的发生可能与叶绿体有关^[5]。在将外源 λDNA 导入普通小麦品系选育稳定的细胞质雄性不育系的研究中也发现供体 DNA 片段整合插入到受体叶绿体基因组中,改变了原有

的基因表达和调控,导致性状变异。

1.3 核基因组的影响

核基因组中发现的线粒体类质粒 DNA 的同源序列表明核基因组对 CMS 的表达有着重要的影响。最明显影响是当 CMS 植株被授以恢复系的花粉,即引入核恢复基因后, CMS 相关基因的结构和表达受到调控作用,可以矫正 CMS 的异常,从而导致了花粉育性的恢复,表现为雄性可育。人工创造的雄性不育系可以利用反义技术使育性得到恢复。

2 植物雄性不育系育性恢复的机理

植物育性恢复的机理同线粒体基因突变导致雄性不育的原因类似,有多种途径。细胞质与核基因的互作决定花粉育性,线粒体基因育性恢复依赖核基因,核基因干扰了与 CMS 相关线粒体基因的活动。核基因组中存在 CMS 育性恢复基因,抑制 CMS 的表现。在自然界存在一些特殊的不育细胞质,当核基因组缺乏抑制其表型的恢复基因时,植株表现为雄性不育;反之,在存在恢复基因的核背景下则雄性可育。在一些系统中, RNA 后转录编辑起着一定作用。在植物线粒体序列 RNA 编辑中,典型的例子是碱基 C 转化为 A,从而产生新的起始密码子(AUG)或终止密码子(UAA, UAG, UGA),最终改变了预测的与 CMS 相关的开放阅读框序列。组织特异性的 RNA 编辑也使与 CMS 相关的序列在小孢子体形成期或小配子形成期造成伤害。在 T 型不育胞质的玉米上克隆到一个育性恢复基因,即 *Rf 2*, 该基因编码的蛋白同预测的一致,而且同哺乳动物线粒体乙醛脱氢酶具有高度的同源性。线粒体基因组中与不育性相关基因的丢失也可导致育性恢复^[6, 7, 9]。在萝卜核恢复基因 *Rf* 存在下育性得到恢复,而与 CMS 相关的基因丢失。T 组玉米线粒体离体蛋白质翻译研究发现线粒体中存在一种 T 多肽(13KDA 的特异蛋白),其表达受到恢复基因的抑制^[8]。

3 研究进展与发展前景

3.1 研究进展

目前对于细胞质雄性不育的研究集中在基因的分离与功能研究上。

基因的分离与定位大多依据分子研究手段,如 DNA 标记辅助选育恢复基因;进行 RFLP 和微卫星标记分析;应用 QTL 分析方法,对胞质不育育性

恢复基因进行定位; 构建连锁遗传图谱; 对 CMS 线粒体 DNA 多态性分析及构建物理图谱进行基因定位。

在油菜、水稻、玉米等作物中均发现与雄性不育有关基因, 并有研究利用细胞质雄性不育相关基因构建植物表达载体, 为创造新的不育系开创新的途径, 为进一步深入研究奠定基础。

另外, 对不育及育性恢复机制的研究包括: 研究育性基因遗传特征、进行测交后代的遗传分析和等位性测验; 调查分析亲本和杂种群体的育性和育性指标; 研究遗传和细胞质多样性, 从而推断出雄性不育的遗传物质基础; 研究不育类型的农学特征等。

3.2 发展前景

细胞质雄性不育是杂种优势利用的基础, 是粮、棉、油增产的希望, 也是研究核质互作等生物学基本问题很好的材料。我国在水稻、油菜等作物杂种优势利用方面处于世界领先地位, 但杂种优势和雄性不育机理等基础研究还很薄弱, 因此开展水稻、油菜等作物的细胞质雄性不育机理研究理应成为植物学研究的重大课题。

尽管近二十年来全世界在细胞质雄性不育分子机理的研究上取得了不少进展, 但仍未能完全揭开细胞质雄性不育机理。主要是由于细胞质雄性不育机理的复杂性、细胞质遗传的特点以及实验技术限制等原因造成的。细胞质雄性不育与线粒体有关, 不育的形成有其线粒体 DNA、转录 RNA 以及蛋白质的基础, 同时核质的不协调对线粒体的影响是全面深刻的, 因此, 在线粒体基因组中与细胞质雄性不育有关的基因位点可能不只一个; 与细胞质雄性不育有关的基因, 不同植物可能有不同的形式。由于植物线粒体基础研究相对落后, 具有非孟德尔遗传的特点, 无法确定控制细胞质雄性不育线粒体基因“对数”, 更无法分析线粒体基因控制性状与线粒体基因的关系以及遗传的规律。从发展生物学的角度来看植物由不育向可育转换一定涉及一系列基因的时序表达。核质不协调对线粒体的影响表现在各个层次上, 线粒体 DNA 的复制、线粒体分裂与线粒体基因转录、转录后加工、转录的组织特异性、基因的表达组织特异性和翻译后的加工等都可能与细胞质雄性不育有关。在今后细胞质雄性不育机理的研究时有必要加强对线粒体分子生物学和分子遗传学的基础研究, 并深入研究线粒体与雄性不育有关基因

在不同核遗传背景、不同组织器官、不同发育时期 RNA 转录和蛋白表达的调控以及转录、翻译后 RNA 和蛋白质的加工规律。

4 结语

植物细胞质雄性不育机理的研究伴随着分子生物学、分子遗传学基础理论研究以及技术的不断进步而深入, 雄性不育的形成很可能是线粒体基因时序表达的结果。在植物细胞的三大遗传系统中存在着遗传物质的交流, 掌握在核、叶绿体以及线粒体之间来回穿梭的 DNA 或 RNA 的结构与行为特征, 加强分子生物学等新技术方法的运用, 实现外源 DNA、RNA 在线粒体上的定向转移, 就有望最终阐明雄性不育及育性恢复的机理。

参考文献:

- [1] 周培疆, 凌杏元, 张瑞阳, 等. 植物细胞质雄性不育的能量代谢及其分子机制[J]. 植物生理学通讯, 1999, 35(6): 491-500
- [2] 孙俊, 朱英国. 植物雄性不育的分子基础[J]. 遗传, 1993, 15(2): 38-41.
- [3] 郝岗平, 陈敏, 杨清, 等. 植物线粒体与细胞质雄性不育研究进展[J]. 植物学通报, 2003, 20(5): 549-557.
- [4] 易平, 汪莉, 孙清萍, 等. 红莲型细胞质雄性不育线粒体相关嵌合基因的发现[J]. 科学通报, 2002, 47(2): 130-133
- [5] 范昌发, 孙春响, 孙毅, 等. 细胞质雄性不育高粱叶绿体 *ndhD* 基因的序列变异(英文)[J]. 遗传学报, 2002, 29(10): 907-914
- [6] Frode B G, Leaver C J. Nuclear and cytoplasmic genes controlling synthesis of variant mitochondrial polypeptides in male sterile maize[J]. Proc Natl Acad Sci, 1980, 77: 418-422
- [7] Frode B G, Oliver R J C, Leaver C J, et al. Classification of normal and male-sterile cytoplasm in maize. I. Electrophoretic analysis of variation in mitochondrially synthesized proteins[J]. Genetics, 1980, 95: 443-450
- [8] G. Besnard, B. Khadari, P. Villemur, et al. Cytoplasmic male sterility in the olive (*Olea europaea* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2000, 100: 1018-1024
- [9] Zhu Lieceng, Ma Lingjian, Song Xiyue, et al. The comparative study on wheat CMS lines with *Ae. Uniaristata* and *Ae. Kotschy* cytoplasm. II. Agronomic effect[J]. Acta Universitatis Agriculturae Boreali-occidentalis (in Chinese), 1999, 27(1): 6-9
- [10] Levings C S III, Sederhoff R R. Nucleotide sequence of the S-2 mitochondrial DNA from the S cytoplasm of maize[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1983, 80(13): 4055-4059
- [11] Loida J, Escote-Carlson, Gabay-Laughnan S, et al. Nuclear genotype affects mitochondrial genome organization of CMS-S maize[J]. Mol Gen Genet, 1990, 223: 457-464