

基因转化创造植物杂种优势利用新方式的途径分析

Technical Analysis of Utilization of Spontaneous and Artificial Genic Male Sterility in Molecular Breeding of Hybrid Crops

李新奇/LI Xin-qi^{1,2}, 赵昌平/ZHAO Chang-ping², 肖金华/XIAO Jin-hua¹, 谢放鸣/XIE Fang-ming³

1. 国家杂交水稻工程技术研究中心, 长沙 410125

2. 北京杂交小麦工程技术研究中心, 北京 100089

3. 国际水稻研究所, 马尼拉, 菲律宾

1. China National Hybrid Rice Research & Development Center, Changsha 410125, China

2. Beijing Hybrid Wheat Research & Development Center, Beijing 100089, China

3. International Rice Research Institute, Metro Manila, Philippines

[摘要] 普通核雄性不育性遗传方式能够满足对植物最佳雄性不育系选育的要求, 如果能解决其不育系繁殖问题, 将优于现有的其他杂种优势利用方式。借助基因工程技术, 通过质体转化、位点特异性重组技术和特殊启动子的利用, 操控可育基因和不育基因的表达, 可能繁殖出 100%不育株率的普通核雄性不育系, 创造出普通核雄性不育性利用新途径。

[关键词] 普通核雄性不育; 叶绿体转化; 位点特异性重组技术; 诱导启动子; 繁殖

[中图分类号] S334.5

[文献标识码] A

[文章编号] 1000-7857(2006)11-0039-06

Abstract: Spontaneous or artificial genic male sterility can be the best genetic tool to exploit plant heterosis if uniform male sterile lines are available in commercialized hybrid seed production. Some novel potential approaches to utilize spontaneous or artificial genic male sterility are introduced in this paper by means of plastid transformation, site-specific recombination or some special promoters such as inducible promoters and transiently active promoters that are active only in late embryogenesis.

Key Words: genic male sterility; plastid transformation; site-specific recombination; inducible promoter; multiplication

CLC Number: S334.5

Document Code: A

Article ID: 1000-7857(2006)11-0039-06

杂种优势利用是最为经济有效的提高粮食产量的途径之一。目前作物杂种优势利用方式的限制因素仍然较多, 优良组合选育难度较大, 杂交作物所占比重较小。育种上需要降低杂交种子成本, 提高配组自由度和强优组合的选育效率。如果能够消除利用方面的限制因素, 几乎所有农作物都将能够大幅度利用杂种优势, 杂交作物仍然蕴藏着巨大的增产潜力。

以细胞质核互作雄性不育系为基础的三系法是利用水稻杂种优势的主要途径。由于质核互作雄性不育受到很多育性基因的控制, 育种上很难排除影响水稻不育性的各种基因, 而把各优良性状组合在一起, 导致不育系选育的难度大、效率较低。水稻的几个主要不育系如 -32A、珍汕 97A 和 V20A 已应用了 20 多年。常规籼稻中, 恢复系频率低于 5%, 也导致现有三系法配组不自由^[1]。以光温敏不育系为基础的两系法打破恢保关系的限制, 大大提高了配组自由度。目前, 生产上的超级杂交稻多属两系法组合, 说明由于提高了配组自由度, 提高了水稻杂交优势水平。但是光温敏不育系存在不育性不稳定问题, 其育性对环境敏感以及不育起点温度漂变, 容易造成自花授粉结实而降低杂交种子纯度, 甚

至导致大面积制种失败^[2]。

普通核雄性不育包括作物自发突变形成和通过遗传工程产生的核雄性不育。自发突变形成的核雄性不育在自然界普遍产生, 在水稻、小麦、棉花、玉米、油菜、高粱等主要农作物中都有发现; 一般败育彻底, 不受环境影响; 大多仅由一对隐性基因控制, 不受遗传背景影响, 恢复谱广, 没有不育细胞质单一性和负效应问题; 与其他农作物杂种优势利用方式比较, 育种简便易行, 任何作物品系都能转育成为不育系, 任何品系都能作为其恢复系, 能够获得最佳不育系和最佳恢复系; 加上配组自由, 能够满足对最佳组合选育的要求, 有着其他雄性不育类型难以比拟的优越性, 是理想的作物杂种优势利用方式。

利用基因工程的方法构建各种不育系和恢复系是热门研究领域。利用细胞毒素的特异表达(如 Barnase 和 TA29 启动子的利用)、反义技术以及通过基因工程扰乱细胞质线粒体等细胞器的正常功能, 获得植物雄性不育系, 是目前基因工程创造植物雄性不育系的主要方法。利用不育物质的反义 RNA 或不育蛋白的抑制基因, 能够获得恢复系^[3]。

收稿日期: 2006-09-20

基金项目: 洛克菲勒基金会和北京市作物育种创新平台资助项目

作者简介: 李新奇, 男, 湖南长沙芙蓉区马坡岭国家杂交水稻工程技术研究中心, 研究员, 主要从事杂交作物遗传育种研究;

E-mail: xinqili@126.com

作物普通核雄性不育性的有效利用一直是育种家梦寐以求的愿望,目前的难处在于还没有有效的方法获得100%不育株率的水稻等作物普通核雄性不育系。采用不育株(msms)杂交可育株杂合体(MFms)的方式只能获得50%不育株。借助可育基因、不育基因的克隆和基因转化,我们提出了下面几个利用普通核雄性不育性的可能途径(他人方法另有注明)。

1 位点特异性重组技术的利用

位点特异性重组酶识别一段固定的DNA序列,介导一种DNA重组反应,进行DNA准确切割和重新连接^[4]。目前广泛研究应用的是Cre/Lox和FLP/FRT重组体系。在Cre/lox系统中,Cre重组酶专一地识别由34个碱基对组成的特异序列(lox位点),在2个lox片段之间的基因或其他序列能够得到完全切除^[5]。

由于位点特异性重组技术能够对DNA序列定点切割,在基因的两端连接位点特异性重组酶的识别序列,可以使人们对生物体内外来转入基因的行为进行准确的控制。利用普通核雄性不育性的可育基因和不育基因,借助位点特异性重组技术和遗传转化,可能实现普通核雄性不育系的商业化繁殖。

1.1 利用二级繁殖体系

在可育基因两端加上能够被特异位点重组酶识别的DNA序列,导入到普通核不育株中使其表达为可育,通过自交,使其纯合,作为保持系。在相同不育株中,另外导入这种特异位点重组酶基因,通过与其可育的(近)等基因系杂交或花药培养,筛选具有纯合的雄性不育基因和特异位点重组酶基因的植株,作为普通核不育系。在普通核不育系与可育保持系杂交F₁中,来源于不育系的特异位点重组酶基因产生重组酶,消除保持系2个特异DNA序列之间的可育基因,杂交F₁表现雄性不育,作为繁殖而来的普通核不育系。

对于大多数作物来说,上述方式不能完全解决普通核不育系的繁殖问题,因为只能进行1次繁殖,繁殖系数过低。需要进行二级繁殖。在棉花等作物中,如棉花洞A普通核不育系能够获得临时保持系^[6],将上述繁殖而来的普通核不育系作母本,利用临时保持系作为父本杂交,能够进一步扩大繁殖系数。大多数作物普通核不育系通过二级繁殖,将能够解决其繁殖问题(图1)。



图1 普通核雄性不育系的二级繁殖

Fig. 1 Two-step multiplication of spontaneous nuclear male sterile lines

注: ms: 不育基因 male sterile gene; F: 连有lox的可育基因 lox-MF-lox; MF: male fertile gene; Cre: 重组酶基因; mf: 临时保持系育性基因 fertility gene of maintainer (temporary maintainer)

在TA29-Barnase雄性不育系统中,Barnase基因在普通品种中表现显性,利用Barnase基因纯合品系与其正常的近等基因系杂交,杂交F₁仍然不育,可作为Barnase普通核不育系的一级繁殖。上述特异位点重组技术的应用可作为二级繁殖,但要求一级繁殖的普通核不育系中带有纯合的特异位点重组酶基因,作为二级繁殖的父本要带有纯合的TA29-Barnase基因,可育基因Barstar以及Barstar两端的特异位点重组酶识别序列(图2)。

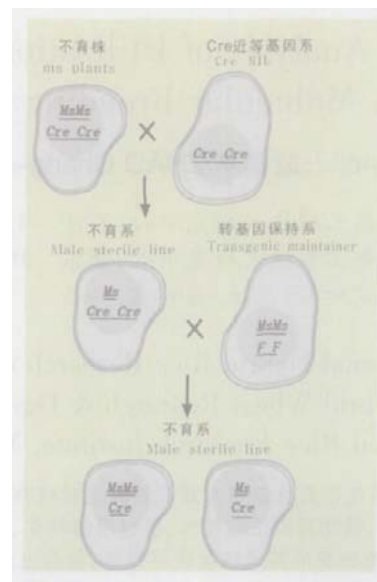


图2 转基因人工雄性不育系的二级繁殖

Fig. 2 Two-step multiplication of artificial nuclear male sterile lines

注: Ms: 人工不育基因 artificial ms gene; F: 连有lox的可育基因 lox-MF-lox; Cre: 重组酶基因

1.2 仿效种子致死技术

Oliver等^[7]利用特异表达的启动子和位点特异性重组技术,为基础的基因开关系统发明了种子致死技术专利,目的是使大田生产中的常规作物不能产生有生活力的种子供下季使用。我们认为,在其基础上改进,其原理同样可以用于繁殖普通核雄性不育系。举例说明:应用绒毡层特异表达的启动子(如TA29)与一个毒素基因(如Barnase)连接,中间用一段DNA间隔序列(spacer)隔开,间隔序列的两端有重组酶(如Cre/lox系统)的识别位点。间隔序列存在的时候种子表现可育。但重组酶行使功能时,能够切除这段间隔序列,使毒素基因行使功能,产生的种子将表现为雄性不育。重组酶由1个由四环素调节的启动子连接1个抑制基因所控制,不施四环素时,抑制基因可以表达,产生使重组酶失活的蛋白,而使重组酶不能行使功能,能正常繁殖种子;施加四环素后,抑制基因启动子不工作,重组酶行使功能,产生雄性不育的后代(图3)。

1.3 通过基因开关控制育性表达

在可育基因两端加上能够被重组酶识别的DNA序列,导入普通核不育株中使其表达为可育。同时转移进去由重组酶基因和它的抑制基因组成基因开关系统^[7],当抑制功能正常时,重组酶不能起作用,该植株表达为可育,为正常品种。抑制基因的作用受化学药物如四环素等调节控制,当施加四环素时抑制作用被解除,重组酶行使功能,切除可育基因,使种子成为不育系(图4)。

1.4 等位基因互作控制的核雄性不育性的利用

通过遗传工程能够产生由2个基因(假设 α 和 β)共同作用而形成的雄性不育。 α 可以是一个导致雄性不育的基因, β 可以



图3 仿效种子致死技术繁殖人工核不育系

Fig. 3 Multiplication of transgenic male sterility by seeds terminator technology

注: X: 重组酶基因 Recombinase gene; Y: 重组酶抑制基因 X's Repressor; SMs: 连有 lox 和间隔序列的人工不育基因 TA29-lox-spacer-lox-Barnase



图4 利用基因开关繁殖普通核雄性不育系

Fig. 4 Multiplication of spontaneous nuclear male sterility by gene switch system

注: F: 连有 lox 的可育基因 lox-MF-lox; X: 重组酶基因 Recombinase gene; Y: 重组酶抑制基因 X's Repressor; ms: 不育基因 Male sterile gene

是该雄性不育基因的活化基因。下面我们 T7P 和 T7 系统为例, 说明两基因控制雄性不育的原理。T7P 是一个需要 T7 RNA 聚合酶存在才起作用的启动子, T7 是 T7 RNA 聚合酶基因, 不存在于高等植物中。T7 与一个花药绒毡层特异表达的启动子连接, 如 TA29-T7, 导入植物中, 能够在绒毡层细胞中产生 T7 RNA 聚合酶。T7P 与一个毒素基因连接, 如 T7P-RNase, 导入植物中, 如果有 T7 RNA 聚合酶存在, 则可以杀死细胞或细胞组织。TA29-T7 和 T7P-RNase 在绒毡层细胞中同时存在的时候, 能够破坏花药绒毡层, 而使植株表达为雄性不育^[9]。

利用 2 套位点特异性重组系统能够将 2 个外源基因安排在同源染色体的相同位置上表达。通过制造等位基因的重组技术,

Izhar Shamay 获得了一种由等位基因共同控制的核雄性不育性^[9]。在上述 α 基因的两端连接位点特异性重组系统 Cre/Lox 的识别序列 Lox; 在 β 的两端连接另一位点特异性重组系统 FLP/FRT 的识别序列 FRT。再将这 2 段 DNA 连接起来导入正常品种中, 将获得雄性不育转基因植株 (-lox- α -lox-FRT- β -FRT-)。将此雄性不育转基因植株分别与具有 Cre 和 FLP 重组酶基因的转基因植株杂交, 结果各自能够切掉 α 或 β 基因, 产生分别具有 β 或 α 的后代品系, 并且使得 α 或 β 处在一对同源染色体的相同位置上, 成为等位基因。 α 品系与 β 品系杂交的 F_1 由于同时具有 α 和 β 基因, 表现为雄性不育 (图 5)。

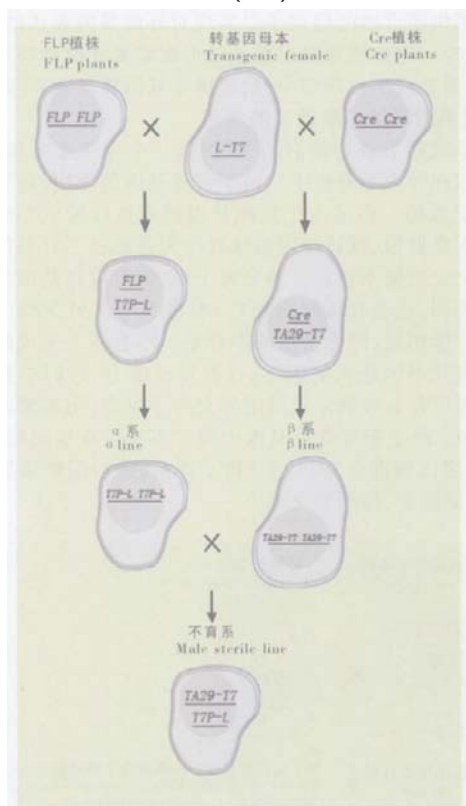


图5 等位基因互作核雄性不育的产生

Fig. 5 Method of producing male sterility by exogenic allelism

注: L-T7: 外源 DNA 片段 -lox- TA29-T7 -lox- FRT- T7P-L -FRT- ; T7: T7RNA 聚合酶基因 T7 Polymerase gene; T7P: T7 诱导启动子 promoter induced by T7; L: 致死基因 lethal gene

常规品系与上述不育株杂交, 由于 α 和 β 基因等位, 不发生交换, 在杂种植株中, α 和 β 基因不能共同存在, 所有植株均将表现可育。这样所有常规品种都是它的恢复系。

α 或 β 基因系本身可育, 为获得其杂交 F_1 , 需要通过异交。利用人工去雄可以解决玉米等异花授粉作物不育系的繁殖问题, 但对于自花授粉的小麦和水稻等作物来说, 人工去雄难度太大, 效率太低。利用化学杀雄可能是一个解决办法, 但仍然存在去雄不彻底、纯度不好、异交率低, 以及技术难度大的问题。我们认为, 利用光温敏不育性来解决等位基因互作核雄性不育系的繁殖问题较为理想。在小麦、水稻等作物已发现有高温不育、低温不育、长日不育或长日高温不育、短日不育或短日低温不育等多种形式的光温敏核不育性。它们遗传上多表现为单基因隐性核不育。将 α 或 β 品系通过回交转育为光温敏不育系, 利用光温敏不育系 α / β 品系或者 β / α 品系的方式, 获得具有等位基因 α 和 β 的 F_1 , 完成该系统雄性不育系的繁殖。

育种中常发现某些光温敏不育系具有很好的配合力,但不育性不稳定。可以在光温敏不育系中通过回交等方法转入 α 基因,获得具有纯合 α 基因的光温敏不育系,同时在光温敏不育系中转入 β 基因并排除其光温敏不育基因,获得光温敏不育系的 β 可育近等基因系,从而解决光温敏不育系的育性稳定性问题,使优良光温敏不育系得到广泛利用。

2 一些特殊启动子的利用

作为 DNA 分子与 RNA 聚合酶特异结合和转录开始部位的启动子,在基因表达调控中是个关键因素。现在人们可以根据需要选择人工构建合适的启动子以实现对外源基因表达的定时、定点、定量调控。比如诱导型启动子可根据需要在植物特定的发育阶段、组织器官或生长环境中,快速诱导基因转录的开与关。

2.1 种子成熟后表达的启动子的利用

将种子成熟后表达的启动子^[7]拼接一个毒素致死基因,并与可育基因相连导入不育株中。由于可育基因的作用,转基因植株能正常开花散粉,但又由于致死基因的表达而种子在成熟后死亡。由于正常散粉,该转基因植株可作为普通核不育系的保持系与不育株杂交繁殖不育系。异交种子中,带有可育基因的种子由于有致死基因,也会在成熟时死亡,约占 50%。另 50% 的种子细胞核和不育株相同,即为繁殖的不育系。不育系上未成熟的异交种子由于致死基因还未能表达,具有发芽能力,它们中有 50% 的种子将表现可育。收获未成熟的异交种子保存,用来繁殖保持系本身(图 6)。由于带有可育基因的种子本身会在成熟时死亡,所以,可按一定比例混合“保持系”和不育系,进行混播来繁殖不育系,减少劳动强度,提高异交率。



图 6 利用种子成熟后才表达的启动子繁殖普通核不育系

Fig. 6 Utilization of transiently active promoters that is active only in late embryogenesis

注: P: 种子成熟后表达的启动子 Transiently active promoter that is active only in late embryogenesis; L: lethal gene; ms: - 不育基因 Male sterile gene; MF: 可育基因 Male fertile gene

2.2 化学诱导启动子的利用

Cigan 和 Albertsen^[9]1998 年提出将化学诱导启动子与可育基因相连,导入不育株中,一般情况下,可育基因不表达,为不育系。需要繁殖不育系时,则喷施化学诱导物,使可育基因表达,变为可育植株。也可以尝试我们提出的下面这个方法:将化学诱导启动子与一个毒素基因连接,再连上一个带有高效启动子的可育基因,导入普通核不育株中使其表现可育,作为保持系来繁殖普通核不育系。不育系(基因型:msms)与保持系(基因型:msms,诱导启动子+毒素基因+MF)混播, F_1 中 50% 为不育系基因型,50% 为保持系基因型。在 F_1 上施用化学诱导物,启动毒素基因,消除带

有可育基因的植株,得到 100% 不育株率的普通核不育系(图 7)。用一定比例的 F_0 种子与普通核不育系混播,50% 的 F_0 种子将是保持系。由于诱导物可以在作物开花前整个生长发育过程中施用,且可以施用多次,毒素基因可以作用于植株整个部位,这个方法可能容易保证不育系纯度。如果利用的是自发突变形成的核雄性不育性,那么在杂交作物中不存在转基因,因而不属于转基因作物。

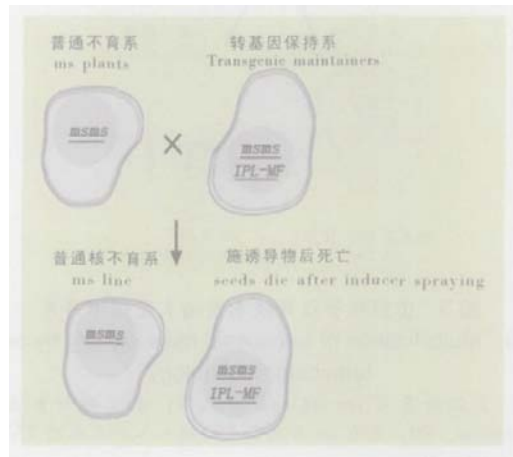


图 7 利用化学诱导启动子繁殖普通核不育系

Fig. 7 Utilization of inducible promoters to multiply ms lines

注: IPL: 化学诱导启动子连接致死基因 Inducible promoter-lethal gene; ms: 不育基因 Male sterile gene; MF: 可育基因 Male fertile gene

3 通过质体或线粒体转化产生普通核雄性不育利用新方式

目前已在烟草、水稻、拟南芥、马铃薯和油菜等多种植物中实现了叶绿体转化^[10]。在外源基因的两侧各连接一段质体的 DNA 同源重组片段,导入质体后,使 2 个片段与质体基因组上的相同片段发生同源重组,将外源基因定点整合到质体基因组,是目前进行质体转化较为有效的方法^[11-12]。一般认为,线粒体与雄性不育的关系密切。虽然把普通核雄性不育性的可育基因或人工核雄性不育基因导入线粒体中表达可能有较大的难度,但如果成功,可能更有利于不育基因或可育基因的工作。笔者提出了下述 2 个方式,希望成为今后植物杂种优势利用的新途径。

3.1 普通核雄性不育性利用的胞质可育三系法

我们设计将普通核雄性不育性的可育基因接上来自叶绿体的启动子(或其他启动子)以及部分叶绿体基因组的同源序列,通过同源重组将可育基因导入普通核雄性不育株叶绿体基因组中,使其表达。带有可育基因的细胞质和不育基因的细胞核的转基因植株可能表现为可育,用其作父本与不育株杂交来繁殖不育系。由于质体遗传属母性遗传,杂交的 F_1 核组成与不育株相同,表现不育,而繁殖出不育系。不育系与常规优良亲本或可育基因系配组,生产大田用杂交种子(图 8)。

如果利用的是自发突变形成核雄性不育,那么这些杂交种子不属转基因种子。另外叶绿体转化植株无须表达为完全可育也能作为保持系。关键是核基因在细胞质中能否表达。在叶绿体转化后代中通过连续选择可育性好的单株,可能克服细胞内转基因叶绿体的同一性问题。

如果创造人工雄性不育保持系,除了已有的一些能够产生雄性不育的基因外,其细胞核不育基因还可以是功能与 TA29 类似的启动子连接一个抗生素除草剂基因,细胞质中可育基因可以是一个抗除草剂基因。

另外,利用化学诱导启动子及其化学诱导物生产基因,借助

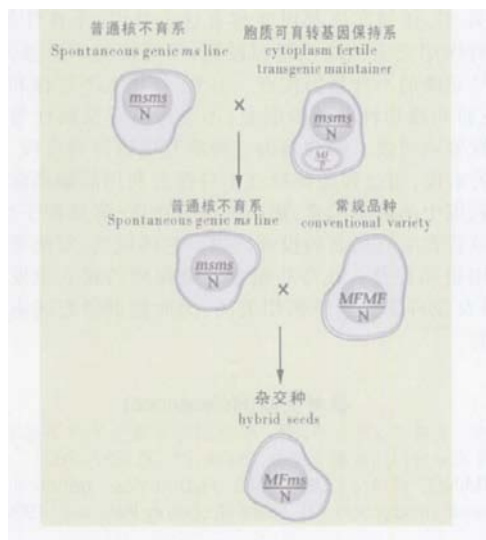


图8 普通核雄性不育性利用的胞质可育三系法
Fig. 8 Cytoplasm fertile three- line system to utilize nuclear male sterility

注: ms: 不育基因 male sterile gene; MF: 可育基因 male fertile gene; N: 细胞核 nucleus; P: 质体 plastid

质体转化, 可能形成两种新的杂种优势利用方式(此处及 3.2)。例如, 将需要 T7RNA 聚合酶基因存在才起作用的启动子 T7P 与一个可育基因连接(T7P- MF), 导入雄性不育株(msms)核基因组中, 同时 T7RNA 聚合酶基因也导入其叶绿体基因组中, 所获得的转基因植株, 能够产生 T7RNA 聚合酶, T7P- MF 基因表达, 而使植株表达为雄性可育。作为保持系与普通核雄性不育株杂交, 由于其 F₁ 中没有 T7 基因, 所有植株均表现不育, 即繁殖出不育系(图 9)。

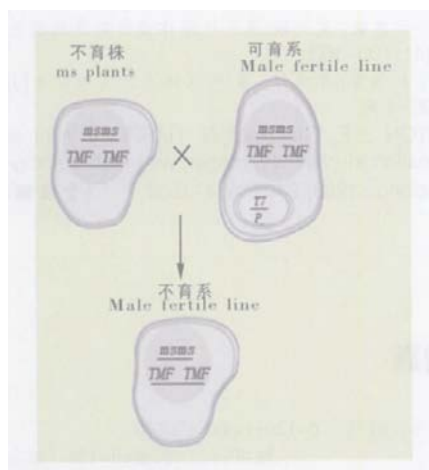


图9 利用 T7RNA 聚合酶基因繁殖普通核雄性不育系的胞质可育三系法

Fig. 9 Cytoplasm fertile three- line system to utilize nuclear male sterility by antibiotics gene

注: ms: 不育基因 male sterile gene; T7: T7RNA 聚合酶基因 T7 Polymerase gene; TMF: T7 诱导启动子+可育基因 T7P- male fertile gene; P: 质体 plastid

3.2 雄性不育基因利用的胞质不育三系法

将雄性不育基因(此基因在常规品种中表现显性, 不能破坏花药以外的其他细胞, 最好是具有雄性不育作用的工程基因, 类似 PAL 基因)接上部分叶绿体同源序列, 通过同源重组将此不育

基因导入常规品种的叶绿体中, 使其表达, 带有不育基因的细胞质和正常细胞核的转基因植株可能表现为雄性不育, 用其作母本与常规品种杂交, 由于杂交 F₁ 细胞质中不育基因总是存在, 杂交或回交后代将总是表现雄性不育, 这样可繁殖出不育系。此不育系与雄性不育恢复系杂交, 杂种 F₁ 可能表现正常可育, 即生产出大田用育性正常的杂交种子(图 10)。

它的优越性主要表现在任何常规品种都能够转育为雄性不育的保持系, 常规品种转入恢复基因后能够作为雄性不育性的恢复系, 所以配组自由、育种程序简单、能够提高优良组合的选育效率。由于外源启动子难以在叶绿体基因组中起作用, 要研究类似 TA29- Barnase 的基因是否可行。

对于以营养体为收获产品的作物来说, 不但任何常规品种都能作为不育保持系, 而且任何常规品种也都能够作为杂种配组的父本使用, 无需考虑杂种 F₁ 是否结实, 应用起来更加方便。其不育基因可以是自发突变形成显性核雄性不育基因。



图10 转基因雄性不育性利用的胞质不育三系法

Fig. 10 Three- line system to utilize artificial male sterility

注: Ms: 不育基因 male sterile gene; MF: 育性恢复基因 male fertile gene; N: 细胞核 nucleus; P: 质体 plastid

此外, 将 T7P 与一个毒素基因连接后再连上一个可育基因(如 T7P- Barnase- TA29- MF), 导入雄性不育株(msms)核基因组中, 成为可育保持系; T7 基因则导入雄性不育株(msms)叶绿体基因组中, 所获得的转基因植株, 能够产生 T7RNA 聚合酶, 作为不育系。由于不育系胚囊中产生 T7, 不育系与保持系杂交时, T7P- Barnase- TA29- MF 的配子不能存活和受精, 所有 F₁ 植株均表现不育, 即繁殖出不育系(图 11)。保持系与普通核雄性不育株杂交, 繁殖保持系。

4 前景展望

我们认为在杂交作物生产实践中普遍利用普通核雄性不育系还有待时日, 主要理由有 3 点: 目前还没有发现理想的人工核雄性不育基因, 很多败育不彻底, 不育性欠稳定, 而小麦、水稻等主要农作物中自发突变形成的核雄性不育基因还没有克隆;

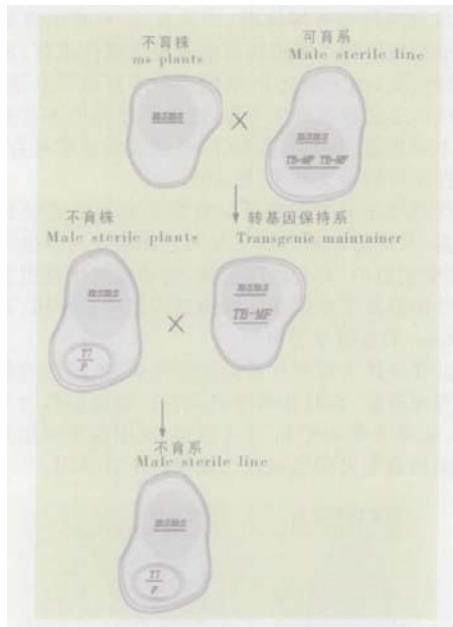


图 11 利用 T7RNA 聚合酶基因繁殖核雄性不育系的胞质不育三系法

Fig. 11 Cytoplasm sterile three-line system to utilize nuclear male sterility by antibiotics

注: ms: 不育基因 male sterile gene; MF: 可育基因 male fertile gene; P: 质体 plastid; T7: T7RNA 聚合酶基因 T7 Polymerase gene; TB: T7 诱导启动子 T7P+致死基因 T7P- Barnase

上述这些途径需要采用的技术大多还没有在生产实践中成功应用的先例,在项目实施过程中会出现目前难以预见的问题;对于包含有细菌毒素基因的转基因作物的生物安全性仍然有较大的争议,商品化大规模释放存在一定的风险,通过转基因安全性评价需要较长的过程。

利用自发突变形成的核雄性不育性很为理想,没有生物安全性和败育不彻底的问题。目前,应该把重点放在自发突变形成的核雄性不育性的可育基因克隆方面,克隆到一些可育基因后,需要采用的技术会更加成熟,开展转化研究的效率会更高。与其他基因比较,可育基因克隆相对容易,以模式作物水稻来说,它的基因组小、研究基础好,已完成测序;分子标记多且较易开发,已有

DNA 文库多,任何文库都可能含有这个基因;不育性遗传简单,多由一对作用完全的隐性基因控制;不等位的不育基因多,总找到容易克隆的不育基因位点。另外,作物上不育株和可育株的花药、花粉和株形性状差异明显,不会像鉴定抗病性等性状一样出现单株鉴别错误。可育基因克隆研究应该得到重视。

总的来说,通过普通核雄性不育性的利用能够消除农作物杂种优势利用中的限制因素,提高配组自由度,降低种子生产成本,对种子经营者能有很高的投资回报。它的成功,可能使作物杂种优势利用更加普及,在今后粮食安全保障的建立中发挥重大作用,需要农业科学界给予密切关注,为此提供研究线索是此文的主要目的。

参考文献(References)

- [1] 李新奇,袁隆平,肖金华,等. 植物细胞质雄性不育系选育的反向核置换技术分析[J]. 植物学通报, 2004, 21 (3): 257- 262.
- [2] LI JIMING, YUAN LONGPING. Hybrid rice: genetics, breeding and seed production [J]. Plant Breeding Reviews, 1999, 17: 17- 158.
- [3] 刘玉乐,田波. 杂种优势利用植物基因工程研究进展 [J]. 科技导报, 1993(1): 25- 26.
- [4] DALE E C, OW D W. Intra- and intermolecular site- specific recombination in plant cells mediated by bacteriophage P1 recombinase[J]. Gene, 1990, 91: 79- 85.
- [5] ODELL J, CAIMI P, SAUER B, et al. Site- directed recombination in the genome of transgenic tobacco [J]. Mol Gen Genet, 1990, 223: 369- 378.
- [6] 张天真. 陆地棉洞 A 核雄性不育系及其 MB 保持系的遗传模式讨论 [J]. 遗传, 1995, 17(6): 30- 33.
- [7] OLIVER M J, QUISENBERRY J E, TROLINDER N L, et al. Control of plant gene expression, USA, 5,723,765[P]. 1998.
- [8] IZHAR SHAMAY. Method of producing a male sterile plant by exogenic allelism. USA, 6,852,911[P]. 2005.
- [9] CIGAN A M, ALBERTSEN M C. Reversible nuclear genetic system for male sterility in transgenic plants. USA, 6,399,856 [P]. 1998.
- [10] 侯丙凯,于惠敏,夏光敏.用于叶绿体遗传转化的表达载体[J].遗传, 2002,24(1): 100- 103.
- [11] 李宏韬,赵淑青,赵彦修,等.叶绿体基因工程简介[J]. 遗传, 2003, 25(4): 495- 498.
- [12] BOYNTON J E, GILLHAM N, HARRIS E H, et al. Chloroplast transformation in chlamydomonas with high velocity microprojectiles[J]. Science, 1988, 240: 1534- 1538. (责任编辑 王士泉)

·科技智力游戏·

好玩的数学——握手问题

男士甲携太太参加了一个聚会,赴会的除甲夫妇外还有另外 4 对夫妇。见面时,大家或相互问候或亲切握手。当然,握手的时候,任何人都不会同自己握手,也不会同自己的配偶握手,而在与某一个人握过手之后,自然也不必同对方进行第 2 次握手。

在彼此间的寒暄与握手全部结束之后,甲好奇地询问包括自己太太在内的 9 位在座者,每人各握过几次手。非常巧合的是,每个人报出的握手次数竟互不相同。

请问:甲的太太同别人共握了几次手?

上期“猜数游戏”答案

我们设甲写下的 4 个不同的自然数分别为 a, b, c, d, 且 $a < b < c < d$ 。

如果最小数 $a > 2$, 则 $a + b + c + d \geq 3 + 4 + 5 + 6 =$

18, 与四数之和小于 18 不符。因此, a 的取值只能是 1 或 2。

对乙而言,他还知道 abcd 四数之积。但他仍然无法确定出 a 的取值。这表明,在已知四数之积的情况下, a 的取值既可取 1 又可取 2。

这是丙所清楚的,从这一关键点出发,丙可做出如下推算。

$a = 2$ 时, $abcd \geq 2 \times 3 \times 4 \times 5 = 120$

a 的取值无法确定是否是 1, 意味着当 $a = 1$ 时,四数之积一定满足 $abcd \geq 120$ 。因为显然,如果乙已知的四数之积小于 120, 则他马上会得出不可能取 2 的结论。

在 $a = 1$ 时,可以算一下,满足 $a + b + c + d \leq 17$, $abcd \geq 120$ 的解只有四组: (1, 3, 5, 8); (1, 3, 6, 7); (1, 4, 5, 6); (1, 4, 5, 7)。它们对应的积分别为: $1 \times 3 \times 5 \times 8 = 120$; $1 \times 3 \times 6 \times 7 = 126$; $1 \times 4 \times 5 \times$

$6 = 120$; $1 \times 4 \times 5 \times 7 = 140$ 。

然而, $a = 2$ 时, $abcd = 126$, 或 $abcd = 140$ 都无解。所以,四数之积不可能等于 126 或 140。因为,很显然,乙看到手中的数如果是 126 或 140, 就会排除 $a = 2$, 从而就可一开始就确定出 $a = 1$ 。

至此,丙虽然没有看到甲写给乙的四数之积,但借助于推算已经可以确定出四数之积只能是 120。

随后,丙从甲、乙的对话知道,乙在看到甲对“最小数是否 1”的答复后,马上知道了甲所写下的四数。这意味着,不为 1, 因为如果 $a = 1$, 那么满足所有条件的解仍有 2 组, 即 (1, 3, 5, 8); (1, 4, 5, 6), 乙不可能立即得出四数。

于是,最后的答案出来了:甲写下的最小数 a 为 2, 而另三数则分别是 3, 4, 5。

(供稿 韩雪涛 责任编辑 黄永明)