

文章编号: 1005-0906(2003)02-0022-06

玉米雄性不育材料的研究和利用进展

孙庆泉^{1,2}, 荣廷昭²

(1. 山东农业大学农学院, 山东 泰安 271018; 2. 四川农业大学玉米研究所, 四川 雅安 625014)

摘要: 玉米雄性不育材料是玉米遗传育种研究中一个极其重要的种质资源, 本文全面概述了玉米胞质雄性不育材料和基因雄性不育材料自发现以来的研究和利用情况。随着生物技术的迅速发展, 玉米雄性不育材料在玉米育种和制种中将得到更为广泛的利用。

关键词: 玉米; GMS; CMS; 研究; 利用

中图分类号: S513.035

文献标识码: A

Advance on Study and Use of Male Sterility in Maize

SUN Qing-quan^{1,2}, RONG Ting-zhao²

(1. Agronomy Academy of Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China;

2. Maize Research Institute of Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China)

Abstracts: Male sterility is an important material in study of inheritance and breeding in maize. It summarized the study and use of CMS and GMS in maize from found to now. With the development of biological technology, materials of GMS and CMS will be used extensively.

Key words: Maize; GMS; CMS; Study; Use

植物有性繁殖过程中不能产生正常花药、花粉或雄配子的遗传现象称为雄性不育 (male sterility, MS)。在植物进化过程中发生的基因突变一旦引起质核不协调就可能产生雄性不育。雄性不育现象在玉米、水稻、小麦、棉花、高粱和油菜等主要农作物上普遍存在。玉米雄性不育材料是一种宝贵的种质资源, 对玉米遗传育种和玉米杂交种的生产具有极其重要的意义。随着新的雄性不育材料的不断发现, 玉米育种家对其进行了多层次的研究和多角度的利用尝试。生物技术的迅速发展, 将使得基因雄性不育材料育性机理渐渐明朗, 其在玉米杂交种制种中的应用也将为杂交种生产开辟一条崭新的途径。

1 CMS 材料的研究和利用

1.1 CMS 材料的发现和开展的基础性研究

收稿日期: 2002-10-08

作者简介: 孙庆泉 (1968-), 男, 山东邹城人, 博士后, 副教授, 现在四川农业大学进行博士后研究工作, 主要从事玉米生物技术育种和种子科学的研究, 发表论文 20 余篇, 出版专著、教材 8 部。

基金项目: 国家博士后基金项目资助

1.1.1 CMS 的发现和分类 玉米胞质雄性不育 (cytoplasmic male sterility, CMS) 材料最早发现于 1930 年^[48]。1932 年苏联在黄硬粒地方品种中发现 C 型 CMS 材料; 1937 年发现了 S 型 USDA 材料, 同时中国也发现了唐徐、双等 CMS 材料; 1944 年在美国 Mexican June 地方品种中发现并定名了 T 型 CMS。迄今已发现 CMS 材料 100 多种。并且不断有新的 CMS 发现的报道。

早期发现的 CMS 材料基本上是由发现者自行命名, 这种命名反映不出各类 CMS 材料在遗传上的异同以及核质基因互作的对应关系。依据育性恢复专效性原理可将已发现的各种 CMS 进行分类^[10,20,26,28] (表 1)。

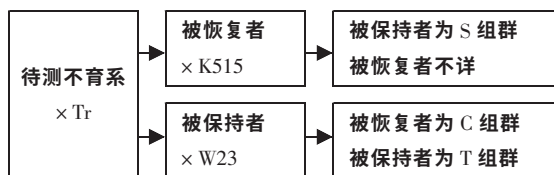
表 1 玉米 CMS 材料分类

组 群	CMS 材料
S 型	T(Texas), HA, P, Q, RS, SC, IA, 7A, 17A, ……
T 型	S(USDA), B, CA, D, E, EK, F, G, H, I, J, K, L, M, ME, ML, MY, PS, R, S, SD, TA, TC, VG, W, 唐徐双, 徐远小黄, 大黄, 二咸……
C 型	C(Charrua), Bb, E, Es, PR, RB, ……

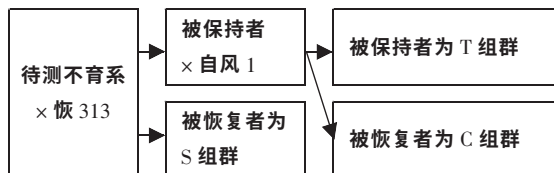
CMS 分类的依据是育性恢复专效性原理, 即特定胞质不育基因与其相对应的核恢复基因之间发生

严格的一一对应关系,将 CMS 分类的方法有 3 种。

方法 1 由 Becker^[28]提出,选用 4 个具有恢复基因的自交系作父本,组群判断程序为:



方法 2 是由郑用琰^[26]提出的中国分类体系,组群判断程序如下:



方法 3 由温振民^[20]提出,依据特殊表现型效应,综合鉴定,逐级分类。其具体判断程序为:首先鉴定是否抗玉米小斑病 T 小种,确定是否为 T 组群;然后按花药、花粉败育的情况初步确定属 C 组群或 S 组群;最后用特定自交系测交,按 F_1 及其子代育性的恢复关系进行综合鉴定归类。

1.1.2 CMS 材料的表现型研究 对玉米 CMS 的细胞学研究最初是从花药入手的。Rhoades^[49]在光学显微镜下观察发现,CMS Peruvian 的小孢子内有一圆形异常内含物,石蜡切片法染色后发现,小孢子的壁和孔的发育受抑制。Edwardson^[34]报道 CMS A158 根尖细胞胞质中存在着直径大约为 50 ~ 60 μm 的异常小体,绒毡层细胞中的小体未被膜。电子显微镜应用以后,对三大组群花药形态特征、小孢子发育特性的研究较多。花药形态的研究主要集中在 S 型、T 型和 C 型上。

S 型花粉败育发生在二核花粉期,败育前花粉胞质中出现大量的膜状结构,它们呈轮状或聚集在一起,并以异常紊乱的形式伸入到二核花粉液胞中,药室中只剩下胞质团块和花粉壁残余,但线粒体、内质网、高尔基体和囊泡等一切正常,花药绒毡层解体,质膜外正常出现大量乌氏体^[22]。这种膜状团聚体与花粉败育有关,它们可能影响了微管的组成或肌动蛋白含量或细胞骨架构建。

T 型花药瘦小萎缩,呈白或褐色,不外露,不含花粉或含少量小而不成型的败育花粉粒。研究表明^[21,31],小孢子在单核中期至晚期开始瓦解,花药绒毡层提前解体,小孢子和绒毡层线粒体退化,四分体时期的绒毡层线粒体出现异常,脊无序,基质少,绒

毡层细胞质内出现大量液胞,绒毡层内侧质膜外的乌氏体极少。在单核晚期花药萎缩,花药不开裂且内无花粉粒。对小孢子线粒体酶(细胞色素氧化酶和苹果酸脱氢酶)活性^[44]研究发现,酶活性在减数分裂期以后一直处于低水平。与正常胞质的比较研究发现,T 型 CMS 线粒体 DNA 因发生变异而不能像正常可育花药那样迅速复制,不能很好合成和利用基因产物,代谢变异而败育。

C 型花药瘦小萎缩,呈白或褐色,一般不外露,不含花粉,但在个别核背景下有少许花药外露且内含少量可育花粉。研究^[2,3,31]表明,小孢子败育发生在四分体时期至单核中期,败育时期的早晚因核背景或生理条件而异。从四分体时期开始,花药绒毡层就液胞化且异常膨大,花药绒毡层结构和功能的失常是败育的主要原因。目前发现 C 型败育有三种方式。第一种方式为,四分体时期绒毡层细胞内出现大量小液胞;幼小孢子期绒毡层质膜外侧只有极少量乌氏体,胞质稀薄,小孢子的发育受到抑制;单核中期时绒毡层崩溃,小孢子瓦解。第二种方式为,四分体时期绒毡层细胞已液胞化,细胞质降解,液胞膜处于解体状态,多数囊泡或内质网突出到大的液胞内自溶;幼小孢子期的绒毡层高度液胞化,无乌氏体,细胞壁成为营养转移的障碍,阻碍了四分体胼胝质的溶解和小孢子外壁的发育,致使大多数小孢子在四分体时期瓦解。第三种方式是,花药绒毡层细胞具双核,小孢子在外壁形成前败育。

综合三个组群表现型研究结果可知,S 型败育发生在二核花粉期,T 型败育发生在小孢子单核中期至晚期,C 型败育发生在四分体时期至小孢子单核中期。S 型败育与线粒体异常有关,T 型和 C 型败育与绒毡层异常有关。

1.2 玉米胞质雄性不育材料的应用性研究

利用玉米胞质雄性不育系进行杂交种生产,可以提高种子纯度和产量,降低成本,但其利用的前提是必须解决不育系、保持系和恢复系配套问题。

不育系的转育常常采用回交转育方法,即选用抗病强、配合力高的胞质不育系为母本,优良自交系为父本,连续回交 4 ~ 6 代,完成核代换,所得到的不育系胞质为母本遗传仍不育,而其性状基本上由回交亲本决定,相应回交亲本则为其保持系。中国农科院曾将 CN22 转育成 Es 型 CN22 不育系。

不育系的选育一般通过以下四个途径。第一,从自然群体中选择。在自然群体中发现不育株时,一般将周围散粉株拟作保持系进行回交,然后根据 F_1 的

育性表现判断不育的类型和原因。第二,从杂种后代中分离。亲本间亲缘关系越远,产生杂交不孕或杂种不育的机率就越大,可以从杂交后代中自交分离。第三,人工诱变。经物理或化学方法处理后的玉米细胞质会发生变异。第四,远缘杂交。玉米近缘属的一些种在生物进化过程中发生胞质突变,对其筛选并连续回交即可选出不育系。

恢复系的获得一般用以下方法。第一,直接转育。即以恢复性材料作母本,被转育材料作父本,再用被转育材料与杂交后代连续回交 4~5 代,同时侧交鉴定育性,最后选强恢复力的单株自交 1~2 代即可得到恢复系。第二,间接转育。即先用不育材料与恢复材料杂交,再从杂交后代中选散粉率高的植株作母本,与被转育自交系杂交得三交种,然后从三交种后代中选恢复性强的植株,用被转育自交系作轮回亲本连续回交 5~6 代,再自交 2 次,便可得到纯合的同名恢复系。第三,转不育系为恢复系。即以优良不育系为母本与恢复系杂交,在杂交后代中选散粉好又与不育系相似的植株作父本,连续与优良不育系回交 4~5 代,再自交 2 代,便可选出性状与不育系相似但具有恢复作用的恢复系。

1.3 CMS 材料遗传多样性与分子标记辅助选择

细胞质遗传系统主要是线粒体和叶绿体,其自身的遗传物质可以进行复制、转录和翻译。线粒体是半自主性细胞器,它有自己的遗传信息贮存和表达系统,但 mtDNA 不足以编码自身所需的全部信息,在线粒体内有重要功能的蛋白复合体是由核基因和 mtDNA 各编码一部分亚基,分别表达,然后在线粒体内部组装成有活性的成分。玉米线粒体主 DNA 是单环状分子,T 组 CMS 的主 DNA 为 540 kb。环状分子中有许多重复序列,一类重复序列可引起分子内、分子间的重组,而另一类重复序列则基本不涉及重组,各种重组均可导致有关基因的重排和嵌合。目前至少 46 个主 DNA 上的基因已被定位,它们是线粒体的核糖体 rRNA 基因(rn18、rn26、rn5)、16 个转移 tRNA 基因(trnM、trnY、trnK 等)、7 个核糖体蛋白基因、NADH 脱氢酶复合体亚基基因(nad1-7、nad9)、细胞色素 C 氧化酶亚基基因(cox I、cox II、cox III)、ATPase 复合体亚基基因(atp6、atp9、atpA)、cob 和开放阅读框(urf156、urf25 和 T-urf13)。

用限制性内切酶酶切 CMS 的 S、T、C 组群不育系 mtDNA 的研究表明其具有遗传多样性。mtDNA 的差异存在于不同组群的材料间,也存在于组群内^[46],据此将 C 组群分成 C I、C II 和 C III 三个亚组,S 组群

分成 CA、B/D、LBN、ME 和 S 五个亚组。在 7 个不同核背景条件下的 T 型 CMS 不育系 mtDNA 电泳图谱相同,而用 Hind III 酶切 S 胞质的 cpDNA 则发现,各种胞质的 cpDNA 酶切图谱间并无明显差异,这就从分子水平上证明了 CMS 基因存在于 mtDNA 上而与 cpDNA 无直接关系。Dewey^[32]分析 T 型胞质中的 TURF₂H₃ 序列,发现了两个开放阅读框 T-ORF13 和 T-ORF25。T-ORF13 基因可能是 T 型 CMS 的胞质育性基因。对 T-urf13 表达的 URF13 蛋白研究表明,花药绒毡层内对其更为敏感^[29,42],URF13 与 T 型雄性不育有关^[41,43]。在 C 组群胞质线粒体中也发现了三个嵌合基因 atp9-C、cox II-C 和 atp6-C^[27],atp6-C 可能与 C 组 CMS 的育性基因有关。另外,在 C 组群还发现了两个特殊遗传标志质粒 C₁(1.75kb)和 C₂(1.42kb)^[8]。

对 CMS 线粒体蛋白质翻译的研究表明,S 组群存在 58~84 kd 的 8 条高分子特异蛋白,T 组群中存在一个 13 kd 的特异蛋白(称 T-多肽),C 组群存在 17.5 kd 的特异蛋白^[37,38]。

分子标记辅助选择(MAS)在 CMS 的应用研究中使用越来越多,因为一旦在恢复基因附近找到分子标记,则可在苗期进行检测以确定需要的单株,进而进行回交,大大缩短了转育年限。一般认为 CMS-S 型不育系其不育的恢复受显性基因 Rf3 控制^[9]。石永刚^[17]利用 RFLP 和 RAPD 技术将 Rf3 基因定位于第二条染色体上的 UMC49 和 RAPD_{E0.8~1.2 kb} 之间。王泽立^[19]用一对近等基因系(NIL)及其回交群体(BC₁)为材料,采用 BSA 法,筛选到与 Rf3 基因连锁的分子标记 RR6。RR6 距 Rf3 基因约 2.0 cM,是公开报道中离 Rf3 最近的标记,经 RFLP 分析后定位于第二条染色体上,已成功将 RR6 转为 SCAR 标记。

2 GMS 材料的研究和利用

2.1 GMS 材料的丰富性

玉米基因雄性不育(gene male sterility, GMS)又称细胞核雄性不育,其不育特征仅由核基因控制,不受胞质影响。Eyster 最早发现玉米雄性不育株,并确定其具有隐性遗传特征^[35,36]。20 世纪 40 年代之前发现了 ms₁、ms₂、ms₃、ms₄、ms₅、ms₆、ms₁₆、ms₁₇、ms₁₈、ms₁₉ 和 ms₂₀ 共 11 个玉米核不育基因。40 年代之后的近 30 年时间内,随着 CMS 在生产上的应用,有关 GMS 的研究明显减少,其间只鉴定并定名了 Ms₂₁。70 至 80 年代,T 型胞质雄性不育化杂交种遭病原 T 小种毁灭性侵染后,核不育的研究进入了一个新的时期,又陆续发现了 ms₂₂、ms₂₃、ms₂₄、ms₂₈、ms₃₀、Ms₄₁、

Ms₄₂、ms₄₃ 和 Ms₄₄, 并完成了定名^[27,39], 其中 6 个完成染色体定位。后来又发现一批玉米基因雄性不育突变体^[1,15]。据最新报道, 目前发现的核不育基因已有 92 个, 其中的 43 个已正式定名, 其中部分完成了染色体定位, 确定了其在遗传连锁图上的位置, 17 对为等位基因。

玉米温敏雄性不育材料琼 6Q_{ms} 属于基因雄性不育, 该材料在温度变化的条件下可发生雄花育性转化。25℃以上条件时, 雄花花粉大部分败育; 25℃以下条件时, 雄花能正常开花散粉。琼 6Q_{ms} 的这种特性能稳定遗传, 为繁殖和转育不育系创造了条件。在黄早四和中 903 的二环系中发现的光敏雄性不育材料 CA507 也属于基因雄性不育, 该材料对光周期敏感, 在短日照条件下雄性不育, 在长日照条件下可育。对其初步研究确定, CA507 在北京的临界光周期敏感日照时数为 14.5 ~ 5.5 h, 受 4 对以上隐性基因控制。

2.2 GMS 材料的基础研究

2.2.1 玉米基因雄性不育基因的染色体定位 最早定位雄性核不育隐性基因 ms₁ 的是 Singleton 和 Jones, 他们通过基因连锁关系侧交鉴定将 ms₁ 定位于第 6 染色体长臂上。后来的研究者陆续将发现的隐性基因和显性基因进行了部分的染色体定位(表 2)。

表 2 玉米基因雄性不育的染色体定位

基因	基因的染色体定位
mx ₁₄ , ms ₁₂ , ms ₁₈	第 1 染色体上
ms ₉ , ms ₁₇ , ms ₂₈	第 1 染色体短臂上
ms ₃	第 3 染色体上
ms ₂₃	第 3 染色体长臂上
ms ₃₀ , Ms ₄₁ , m ₄₃ , Ms ₄₄	第 4 染色体长臂上
ms ₅	第 5 染色体上
ms ₁₃ , Ms ₄₂	第 5 染色体短臂上
ms ₁	第 6 染色体长臂上
ms ₇	第 7 染色体长臂上
ms ₈	第 8 染色体长臂上
ms ₂ , ms ₁₉ , ms ₂₀	第 9 染色体上
ms ₁₀ , ms ₁₁	第 10 染色体长臂上

前期研究中不育基因定位的方法主要有两个, 即显性基因用 w-x 异位系统来定位, 隐性基因用 B-A 异位系统来定位。现在以近等基因系和回交群体为材料, 采用 RFLP 技术选择玉米探针进行 GMS 基因定位的新方法也已见报道^[13]。

2.2.2 GMS 材料的细胞学研究 在关于 GMS 材料近 80 年的研究历史中, 有关细胞学表达特征和不育机理的研究较多。利用光学显微镜和电子显微镜对不育材料的花药和小孢子发育的全过程进行的系统研究表明, 大多数 GMS 材料在花药发育的早期并无

异常, 只是到了中期或后期才出现差异, 发育异常现象出现时间的早晚和类型因不育基因的类型而异。GMS 材料的花药在减数分裂期至四分体时期发育开始出现异常, 具体表现为花药细胞内细胞器(内质网、线粒体)数目减少, 结构模糊不清乃至被破坏, 胞质变得稀薄, 并出现大量小液泡; 在单核期, 绒毡层细胞内含物稀少, 无正常乌氏体, 降解后只留下绒毡层细胞壁^[12](ms₁、ms₂、ms₁₀、ms₂₃、ms₃₀)。药室内表面上的球状体发育差(ms₇), 绒毡层细胞无单核或双核(ms₅), 或者虽有单核和双核但在减数分裂前已液泡化并退化(ms₈、ms₁₂、sm₁₇), 或者早期高度液泡化(ms₁₃), 细胞核不出现有丝分裂(ms₁₄), 纺锤丝异常, 减数分裂后期纺锤丝不消失或纺锤丝发生重合, 造成花粉母细胞发育异常(ms₂₈、ms₄₃)。小孢子细胞内膜系统破坏, 发育停止, 或者小孢子虽然完成了花粉壁和花粉孔的特征形成过程, 但核的发育受阻, 核变小并最后退化(ms₁₂)。对 ms₂₂ 和 ms₂₃ 的小孢子发育的研究^[30]发现, 形成绒毡层的细胞分化形成两层细胞 t₁ 和 t₂, 致使花粉壁含有 5 层细胞而发育不正常, t₁ 和 t₂ 均不能正常分化形成绒毡层, 导致花粉母细胞在减数分裂前期 I 开始时败育。

2.3 玉米基因雄性不育材料的利用

将基因雄性不育纳入到制种程序中是玉米基因雄性不育材料利用的最终目的^[14]。基因雄性不育利用的难点是不育性的保持问题, 为了能够在核不育后代中早期诊断育性, 人们进行了多种标记性状的研究, 并试图将其应用于生产。最早提出的标记性状是粒色^[11], 即利用第 6 染色体上核不育基因 ms 和胚乳颜色基因 y 的连锁关系, 育成了以黄白粒色为区分标志的可育与不育体系, 确定白粒为不育系, 黄粒为保持系, 即 ms-y 系统法, 但 ms 和 y 并非完全连锁, 交换值在 5% 以上, 仍有 5% 的散粉株需人工拔除, 且在粒色判断中有人为错觉, 故在生产上未得到广泛应用。双杂合体法是基因不育利用的又一种方法, 即利用杂合体产生的两种配子, 一种配子带有正常第 6 染色体和 ms 基因(正常花粉), 另一种配子带有重复缺失体 6⁹ 和可育基因, 由于重复缺失效应使次正常花粉在受精竞争中被淘汰。双杂合体原是由次正常卵细胞发育而成, 加上重复缺失带来的不平衡效应, 故而子粒小、活力低、长势弱, 抵消了杂交种本身的杂种优势, 尽管围绕这一方法的应用研究报道较多^[6,7], 但并未能大规模应用于生产。黄绿苗连锁标记体系也是基因核不育材料利用重要尝试, 即将黄绿苗基因(v)与基因雄性不育基因连锁, 在 3 ~

4 叶期幼苗叶片表现出黄绿性状差别, 通过拔除绿苗即可剔除可育株, 但在制种时要求倍量播种以保证足量的黄苗, 且在叶色判断上也掺杂了人为错觉, 故其在生产上的利用还有待于进一步验证完善。多花标记性状^[15], 即多花性状标记基因(*plf*)与核不育基因 ms_0 紧密连锁, 不育系表现为果穗花丝多两倍且种子基部两侧有两个败育的干瘪种子, 这样就很容易将不育系选出, 目前已经选出两个高产基因不育系 HM-1 和 HM-2。

2.4 基因雄性不育材料在分子水平的利用前景

在西红柿^[45]、水稻^[25,40]等植物中已经陆续分离到了很多在花药发育过程中特异表达的育性基因, 研究表明其中的一些基因是在花药绒毡层细胞中特异表达的, 可以控制育性。

由于基因不育后代的育性分离只有在开花时才能表现出来, 所以早期育性鉴别的切实可行的标记性状就显得非常必要。绒毡层细胞内特异表达的启动子 TA29 与细胞毒素的 mRNA 酶基因融合, 使绒毡层破坏而成功地诱导了烟草的雄性不育, 这表明绒毡层对花粉的发育是必不可少的, 但对花药的其它组织分化并无影响。叶秋等^[23]用 RT-PCR 技术从油菜中克隆的 profilin 基因主要在花粉和花药中表达, 是一种与肌动蛋白结合的蛋白, 全长 cDNA 为 672 bp, 包含一个开放密码框、5'末端翻译区和一个带有 Poly (A) 的 3'区域, 与玉米基因的同源性为 82%。瞿礼嘉等^[16]利用兼并引物和 T 引物, 利用 RT-PCR 技术, 从水稻减裂小花中克隆出的 MADS-box 基因 M79 仅在花器中表达, 其表达贯穿整个花的发育时期, 并且成熟雌蕊中的表达量较成熟雄蕊中多。Qu L J^[47]分离得到水稻花药中特异表达的类查尔酮(chalcone synthase-like, CHS-like)合成酶基因 D5。D5 基因在减裂前起始转录, 四分体时期达到最高峰并持续到小孢子时期^[24], D5 基因特异地在水稻花药的绒毡层及维管束周围细胞中大量表达。把水稻肌动蛋白基因 Actin^[25]启动子驱动 D5 正义和反义基因分别转到水稻中发现, D5 对花粉的发育起重要作用。禾谷类植物中控制某一花器发育性状的染色体片段在染色体上以相同或相似的排列方式出现在另一物种染色体上, 即基因共线性(syteny)。禾谷类具有相当保守的基因种类和基因秩序^[4]。当基因结构与功能的信息积累达到一定量时, 生物信息学将极大地促进分子生物学水平上的玉米发育基因调控机理的研究和基因工程在农业生产中利用的进程。

随着生物技术的迅速发展, 利用基因工程手段

来构建工程不育系首先在烟草和油菜上获得成功, 其后在莴苣、棉花、水稻等植物上都有构建成功的报道^[5,18], 这可能预示着该方法可以应用于包括玉米在内的其他植物种类中, 工程不育系杂交制种将会有更为广阔的应用前景。

早期鉴别不育性的标记性状的转入会随转基因技术的迅猛发展而成为可能。如果利用转基因技术使不育系具有一个或多个切实可行的标记性状, 那么在制种田中母本中的可育株在早期即可借助标记性状剔除, 这样不育化杂交种的生产模式将显现出独特的优势, 进而取代现有的人工母本去雄的杂交种生产程序, 所获得的杂交种纯度和制种产量都会大幅度提高, 同时制种成本降低。毫无疑问, 玉米基因工程不育系与基因工程恢复系的构建成功将使人类大规模利用杂种优势成为可能, 对我国玉米生产尤其是杂种优势的利用具有极其重要的理论价值和应用价值, 同时也将为基因不育材料的利用开辟一条崭新的途径。

参考文献:

- [1] 曹墨菊, 等. 卫星搭载获得玉米基因雄性不育的初步鉴定[J]. 四川农业大学学报, 2000, 18(2): 100-103.
- [2] 陈伟程, 李桂珍. 玉米花药和花粉发育的细胞学观察[J]. 河南农业大学学报, 1982, 1: 1-5.
- [3] 陈伟程, 李桂珍. 玉米 C 型细胞质雄性不育系花粉败育的细胞学研究[J]. 华北农学报, 1987, 21: 1-6.
- [4] 葛 磊, 等. 水稻花发育基因调控的研究进展[J]. 科学通报, 2001, 46(9): 705-712.
- [5] 黄大年, 等. 基因枪法在水稻工程育种中的应用[J]. 植物学通报, 2001, 18(3): 283-287.
- [6] 季良越, 等. 玉米基因雄性不育双杂合保持系的选育研究[J]. 作物学报, 1993, 19(3): 262-267.
- [7] 季良越, 等. 玉米隐性核不育双杂合保持系的选育, II、提高保持系活力的研究[J]. 遗传, 1997, 19(6): 1-6.
- [8] 赖青茹, 郑用琰. 玉米 C-CMS 育性不稳定遗传与 S 类质粒相关性的研究[J]. 遗传学报, 1992, 19(1): 87-92.
- [9] 赖青茹, 等. 玉米 CMS 材料雄花育性不稳定性与线粒体 S 类质粒相关性研究[J]. 遗传学报, 1992, 19(1): 47-59.
- [10] 李建生, 等. 对两个玉米雄性不育系的细胞质分类研究[J]. 作物学报, 1993, 19(2): 156-164.
- [11] 李克雄. 玉米雄花不孕性及其恢复性在玉米双交种中的应用[J]. 中国农业科学, 1967, 6: 19-24.
- [12] 李克雄, 等. 玉米雄性不育生物学(M). 中国农业出版社, 1998.
- [13] 梁业红, 等. 玉米雄性不育基因(ms_{30})的 RFLP 作图[J]. 作物学报, 2000, 26(3): 266-270.
- [14] 刘纪麟, 等. 华玉 4 号雄性不育化育种过程及其种子生产体系[J]. 玉米科学, 2000, 8(1): 11-14.
- [15] 林晓怡, 等. 带遗传标记的玉米基因雄性不育的发现及遗传和利用研究[J]. 作物学报, 2000, 26(2): 129-133.

- [16] 瞿礼嘉,等. 对水稻 MADS-box 基因 M79 的表达模式和功能的分析[J]. 中国科学(C 辑),2001,31(1):28-35.
 - [17] 石永刚,郑用琰. 玉米 S 组 CMS 育性恢复基因的分子标记定位[J]. 作物学报,1997,23(1):1-6.
 - [18] 宋得明,等. 水稻无花药型不育材料的发现及其转育后代育性初步观察[J]. 植物学报,1998,40(2):184-185.
 - [19] 王泽立,等. 运用近等基因系(NIL)、AFLP、RFLP 和 SCAR 标记对玉米 S 组育性恢复基因(Rf₃)的研究[J]. 遗传学报,2001,28(5):465-470.
 - [20] 温振民. 玉米雄性不育胞质鉴定与分类问题的探讨[J]. 遗传学报,1983,10:477-482.
 - [21] 夏涛,刘继麟. 玉米细胞质雄性不育的细胞学研究[J]. 作物学报,1989,15(2):97-103.
 - [22] 夏涛,等. 玉米同核异质雄性不育系花药发育的超微结构研究[J]. 华中农业大学学报,1993,12(3):221-224.
 - [23] 叶秋,等. 油菜 profilin 基因的克隆和表达分析[J]. 植物学报,2001,43(7):727-730.
 - [24] 张毅,等. 对一个在水稻雄蕊中大量表达的 cDNA 的结构和表达分析[J]. 科学通报,1998,43:607-611.
 - [25] 郑宏红,等. 花药特异表达的类查尔酮合酶基因 D5 与水稻花粉发育有关[J]. 科学通报,2000,45(11):1132-1137.
 - [26] 郑用琰. 若干玉米 CMS 类型雄性不育机理的研究[J]. 华中农学院学报,1982(1):44-50.
 - [27] Albertsen M C, Phillips R L. Developmental cytology of 13 genetic male sterile loci in maize[J]. Can J Genet Cytol, 1981, 23: 195-208.
 - [28] Beckett J B. Classification of male sterile cytoplasm in maize (Zea mays. L.) [J]. Crop Sci., 1971, 11: 724-726.
 - [29] Braun C J, et al. Fungal toxins bind to the urf13. protein in maize mitochondria and Escherichia coli[J]. Plant Cell, 1990, 2: 153-161.
 - [30] Chabral R. Two male-sterile mutants of Zea Mays(Poaceae) with an extra cell division in anther wall[J]. Am J Bot, 2000, 87(8): 1193-1201.
 - [31] Colhoun C W. Steer M W. Microsporogenesis and the mechanism of cytoplasmic male sterility in maize [J]. Ann. Bot., 1981, 448: 417-424.
 - [32] Dewey R C, et al. Novel recombination in the maize mitochondria genome produce a unique transcriptional unit in the Texas male-sterile cytoplasm [J]. Cell, 1986, 44: 439-449.
 - [33] Dewey R C, et al. Chemiric mitochondrial genes expressed in the C male-sterile cytoplasm of maize [J]. Current Genetics, 1991, 20: 475-482.
 - [34] Edwardson J R. Cytoplasmic difference in T-type cytoplasmic male sterile corn and its maintainer [J]. Amer. J. Botany, 1962, 49: 184-187.
 - [35] Eyster W H. Heritable characters of maize. J Heredity, 1931, 22: 99-102.
 - [36] Eyster W H. Genetics of Zea mays[J]. Bibliographia Genetica, 1934, 11: 266-274.
 - [37] Forde B G., Leaver C J. Nuclear and cytoplasmic genes controlling synthesis of variant mitochondria polypeptides in male-sterile maize [J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1980, 77: 418-422.
 - [38] Forde B G. Leaver C J. Classification of normal and male sterile cytoplasm in maize. I. Electrophoretic analysis of variation in mitochondrially synthesized proteins[J]. Genetics, 1980, 95: 443-450.
 - [39] Golubovskaya, et al. The role of the a meiotic I gene in the initiation of meiosis and in the subsequent meiotic events in maize[J]. Genetics, 1993, 135: 1151-1166.
 - [40] Hihara Y, et al. Isolation and characterization of two cDNA clones for mRNAs that are abundantly expressed in immature anthers of rice (Oryza sativa L.)[J]. Plant Mol Biol, 1996, 30: 1181-1193.
 - [41] Korth K L, et al. Baculovirus expression of the maize mitochondria protein URF13 confers insecticidal activity in cell cultures and larvae [J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1993, 90: 3388-3392.
 - [42] Levings C S III. The Texas cytoplasm of maize: Cytoplasmic male sterility and disease susceptibility [J]. Science, 1990, 250: 942-947.
 - [43] Levings C S III, et al. Molecular basis of disease susceptibility in the Texas cytoplasm of maize [J]. Plant Mol. Bio., 1992, 19: 135-147.
 - [44] Masatake O, et al. A biochemical study of cytoplasmic male sterility of corn: alteration of cytochrome oxidase and malate dehydrogenase activities during pollen development [J]. Japan J. Breed, 1976, 26: 40-50.
 - [45] Muschietti J, et al. LAT52 protein is essential for tomato pollen development: pollen expressing antisense LAT52 RNA hydrates and germinates abnormally and cannot achieve fertilization[J]. Plant J, 1994, 6: 21-338.
 - [46] Pring D R, et al. DNA heterogeneity within the C group of maize male sterility in Zea mays[J]. Crop Sci., 1980, 20: 159-162.
 - [47] Qu L J, et al. A chalcone synthase-like cDNA from rice anther[J]. Sex Plant Reprod, 1998, 43: 607-611.
 - [48] Rhoades M M. Cytoplasmic inheritance of male sterility in Zea mays [J]. Science, 1930, 73: 340-341.
 - [49] Rhoades M M. Genetic induction of an inherited cytoplasmic difference [J]. Proc. Natl. Acad. Sci., USA, 1933, 29: 327-329.
- 联系电话: 0835-2882455
E-mail: qqsun@sicau.edu.cn 或 sunqq18@sdaa.edu.cn

告 读 者

1. 编辑部存有1995~2002年部分过刊。
1995年两期, 合计: 4.00元; 1996年两期, 合计: 5.00元;
1997年四期, 合计: 12.00元; 1998年两期, 合计: 6.00元;
1999年四期, 合计: 12.00元; 2000年三期, 合计: 13.50元;
2001年四期, 合计: 28.00元; 2002年四期, 合计: 28.00元;
小计: 108.50元, 邮资费: 11.50元, 总计120.00元。
另有2003年增刊, 工本费7.00元整。
 2. 需要“国内外玉米生产及科研概况调研报告文集”, 工本费10.00元, 邮资费: 2.00元, 合计: 12.00元。需要“全国玉米科学学术报告会”论文集, 工本费28.00元, 邮资费: 2.00元, 合计: 30.00元。
 3. 需要“吉林玉米”, 工本费36.00元, 邮资费: 2.00元, 合计38.00元。
- 以上有需要者请汇款至编辑部。

玉米科学编辑部
2月14日