

# 辣椒线粒体基因转录本编辑位点研究

吴智明<sup>1</sup> 程蛟文<sup>2</sup> 唐鑫<sup>2</sup> 崔俊杰<sup>2</sup> 胡开林<sup>2</sup>

(1. 仲恺农业工程学院园艺园林学院, 广东 广州 510225; 2. 华南农业大学园艺学院, 广东 广州 510642)

**摘要:**以辣椒细胞质雄性不育系北 A 及其相应保持系北 B 为材料,比较分析了 *nad2*、*atpA* 和 *cob* 3 个线粒体基因转录本的编辑位点。结果表明,*atpA* 基因转录本在不育系与保持系中均未发生编辑。*nad2* 基因在不育系中的编辑位点共有 10 处,与保持系相比增加了 3 处非 C-U 的特异编辑位点。*cob* 基因在不育系与保持系中的编辑位点都有 6 处,除 5 处共同的 C-U 编辑外,不育系和保持系各有 1 处 U-C 和 G-U 的特异编辑位点。保持系比不育系相应位点的编辑频率偏高。编辑大多改变了编码氨基酸的种类,增加了编码蛋白质的疏水性。推测不育胞质特异的线粒体基因转录本编辑可能与辣椒细胞质雄性不育有关。

**关键词:**辣椒; 细胞质雄性不育; *nad2*; *cob*; RNA 编辑

## EDITING SITES IN TRANSCRIPT OF MITOCHONDRIAL GENE IN HOT PEPPER

WU Zhi-ming<sup>1</sup> CHENG Jiao-wen<sup>2</sup> TANG Xin<sup>2</sup> CUI Jun-jie<sup>2</sup> HU Kai-lin<sup>2</sup>

(1. College of Horticulture and Landscape Architecture, Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou, Guangdong 510225;

2. College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou, Guangdong 510642)

**Abstract:** RNA editing status of three mitochondrial genes *nad2*, *atpA* and *cob* from hot pepper CMS line North A and its maintainer line North B were studied. For *nad2* the results showed that *nad2* and *cob* were edited at different degree except *atpA*. For *nad2* there were ten editing sites in CMS line, of which seven sites occurred as C-to-U changes, one as U-to-C change, the other two as C-to-G and A-to-U. However, maintainer line had only seven C-to-U editing sites. For *cob* gene there were six editing sites in 'North A', of which five sites occurred as C-to-U changes and one as U-to-C change. The maintainer line preserved the five editing sites of C-to-U while lacked of the U-to-C change and added a G-to-U unique editing site. The maintainer line had obviously higher editing frequency at each editing site than the CMS line. The amino acid and hydrophobicity of the deduced protein were changed after editing, suggesting that the RNA editing might contribute to CMS property in pepper.

**Key words:** hot pepper; cytoplasmic male sterility; *nad2*; *cob*; RNA editing

高等植物的细胞质雄性不育 (cytoplasmic male sterility, CMS) 是一种由细胞核和细胞质遗传物质互作控制的母性遗传现象,被广泛应用于植物杂种优势育

种,同时也是研究细胞内核质互作的理想材料。研究普遍认为,线粒体是植物细胞质育性因子的载体<sup>[1]</sup>,已鉴定的与 CMS 相关的线粒体嵌合基因通常由线粒

收稿日期:2011-04-01 接受日期:2011-09-13

基金项目:国家自然科学基金(30370978),广东省自然科学基金(10451022501005594),仲恺农业工程学院引进优秀人才科研启动基金项目(G2360292)

作者简介:吴智明(1981-),男,湖南长沙人,博士,副教授,研究方向为蔬菜生物技术与遗传育种。Tel:13145756815;E-mail:zhiming\_wu521@hotmail.com

通讯作者:胡开林(1963-),男,广西桂林人,教授,博士生导师,研究方向为蔬菜育种与分子生物学。Tel:020-85283320;E-mail:hukailin@scau.edu.cn

体基因组保守基因的部分序列、线粒体基因组非编码序列和来源未知的序列通过非同源重组产生,嵌合基因通常与 1 至多个线粒体基因共同转录,如玉米中的 *T-urf13/atp6/cox II*<sup>[2]</sup>、矮牵牛中的 *pcf/nad3*<sup>[3]</sup>、向日葵中的 *orf522/atpA*<sup>[4]</sup> 和 水稻中的 *orf79/atp6*<sup>[5]</sup> 等。

RNA 编辑是 RNA 水平的核苷酸改变引起密码子发生变化的一种预定修饰,是线粒体基因转录后调控的重要过程<sup>[6]</sup>。Gomez-Casati 等将未编辑的 *atp9* 基因在花药特异性启动子的驱动下转到拟南芥中,发现线粒体呼吸复合体 I 的功能受到了影响,同时在转基因后代中出现了不育的材料<sup>[7]</sup>;Hermould 等将未编辑的 *atp9* 基因利用线粒体定位引导肽的作用转入烟草发现,转基因后代也出现不育和半不育的材料<sup>[8]</sup>。由此认为,线粒体基因 RNA 编辑与细胞质雄性不育相关。以后的研究进一步证实,细胞质雄性不育的产生可能源于线粒体 RNA 编辑的不完全或偏离,这些非正常的编辑产物妨碍了线粒体功能的正常发挥,最终导致花粉败育<sup>[9~13]</sup>。

辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 是我国种植面积最大的蔬菜作物之一,杂种优势十分明显。利用细胞质雄性不育系生产 1 代杂种是利用辣椒杂种优势的最佳途径,因此,探讨辣椒细胞质雄性不育的机理已成为近年来辣椒研究的热点之一。迄今,辣椒细胞质雄性不育的分子生物学研究还远远落后于如玉米和水稻等大田作物。有关细胞质雄性不育相关线粒体基因 RNA 编辑现象的研究,在辣椒中尚鲜见报道。本研究以辣椒

细胞质雄性不育系北 A 及其保持系北 B 为材料,克隆了 *nad2*、*atpA* 和 *cob* 3 个线粒体基因的保守区域,并对比分析了 3 个基因转录本保守区的编辑位点和编辑频率,以期揭示线粒体基因的 RNA 编辑与辣椒细胞质雄性不育的关系提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 材 料

辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 细胞质雄性不育系北 A 及其相应保持系北 B,由华南农业大学园艺学院蔬菜系提供。不育系北 A 是以保持系北 B 为父本,经多代(多于 8 代)回交选育得到。

### 1.2 方 法

1.2.1 线粒体 DNA 和总 RNA 的提取 线粒体 DNA 的提取是以在人工气候箱暗培养 15d 后所得的辣椒黄化苗为材料,采用改进的蔗糖衬垫法<sup>[14]</sup> 分离纯化线粒体 DNA。总 RNA 的提取以不育系和保持系不同发育时期的花蕾为材料,利用 Trizol 法(Invitrogen 公司)按试剂使用说明进行。

1.2.2 引物设计 选取了 *nad2*、*atpA* 和 *cob* 3 个线粒体能量代谢与呼吸链电子传递过程中的重要基因进行克隆和测序分析。线粒体基因保守区扩增的引物是根据 GenBank 报道的其他物种同源基因的保守序列,利用 DNASTar 软件设计的。引物序列(如表 1 所示),由上海英骏生物技术公司合成。

表 1 用于 CMS 相关线粒体基因扩增的特异引物

Table 1 Special primers used to amplify mitochondrial genes related to CMS

基因 gene	引物序列 primer sequence(5'-3')	
<i>nad2</i>	F-GCTGGCGCACCTCTCTAACTA	R-TGCTGCGATCACATAAAAAACATAA
<i>atpA</i>	F-TTGCCAGCGGTGTGAAAGGAATA	R-TGGTGGTCGGCGTAACAATAATGA
<i>cob</i>	F-AGATGTTGAAGGGGGCTGTTG	R-AAGAATGGCATGGATCGGTAGGA

1.2.3 基因克隆及序列分析 反转录合成 cDNA 第一链,具体步骤为:取总 RNA 约 1.5 $\mu$ g,6 碱基随机引物(50 $\mu$ mol/L)1.0 $\mu$ l,dNTPs(10mmol/L)1.0 $\mu$ l,RNase-free H<sub>2</sub>O 补足 10.0 $\mu$ l,混匀后 65 $^{\circ}$ C 保温 5min,迅速在冰上冷却 5min;加入 5 $\times$  PrimeScript<sup>TM</sup> Buffer 4.0 $\mu$ l,RNase Inhibitor(40U/ $\mu$ l)0.5 $\mu$ l,PrimeScript<sup>TM</sup> 逆转录酶(200U/ $\mu$ l)0.5 $\mu$ l,RNase-free H<sub>2</sub>O 5.0 $\mu$ l,30 $^{\circ}$ C 保温 10min 后改由 42 $^{\circ}$ C 保温 1h,70 $^{\circ}$ C 灭活 15min,冰上冷却,-20 $^{\circ}$ C 保存备用。

PCR 与 RT-PCR 反应总体积为 25 $\mu$ l,其中 10 $\times$

PCR Buffer (含 20 $\mu$ mol/L MgCl<sub>2</sub>) 2.5 $\mu$ l, dNTPs (10mmol/L) 0.5 $\mu$ l, 上、下游引物 (10 $\mu$ mol/L) 各 1.0 $\mu$ l, 模板 3.0 $\mu$ l, *Taq* DNA Polymerase (5U/ $\mu$ l) 0.25 $\mu$ l, ddH<sub>2</sub>O 16.75 $\mu$ l。PCR 扩增反应程序为:94 $^{\circ}$ C 预变性 5min;94 $^{\circ}$ C 变性 30s,退火 30s,72 $^{\circ}$ C 延伸 60s,32 个循环后 72 $^{\circ}$ C 延伸 10min。用于扩增 *atpA*、*cob* 和 *nad2* 基因的退火温度分别设定为 54 $^{\circ}$ C,54 $^{\circ}$ C 和 50 $^{\circ}$ C。

扩增产物经 1.5% 的琼脂糖凝胶电泳分离、回收纯化,连接到 pMD19-T 克隆载体上,用热激法转化至 *E. coli* DH5 $\alpha$  中,选取经鉴定为阳性的重组子(每样品

5 个重复),送上海英骏生物技术公司测序。用 BLAST 程序 (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) 对其核苷酸序列及编码的氨基酸序列进行同源性检索分析,以确定获得的序列是否为辣椒目的基因。

**1.2.4 RNA 编辑分析** RNA 编辑位点的分析方法是将基因的基因组 DNA 序列和 cDNA 序列克隆测序,然后比较 DNA 序列和 cDNA 序列,记发生编辑的为“+”,未编辑的为“-”<sup>[15]</sup>。编辑频率为出现该编辑的克隆数与总测序克隆数的比值。转录发生率的计算:不完全编辑转录发生率等于 100% 减去最低编辑频率。未编辑转录发生率等于 100% 减去最高编辑频率,100% 减去能引起氨基酸变化的位点的最低编辑频率作为非正常编辑转录发生率<sup>[9,11]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 线粒体基因的克隆与序列分析

3 个线粒体基因片段在辣椒细胞质不育系与保持系中的 PCR 与 RT-PCR 扩增产物在分子量上基本没有差异,扩增效果较好(图 1)。克隆后的测序结果表明,获得的 *nad2*、*atpA* 和 *cob* 基因片段分别为 282、707 和 637bp,且样品的重复测序结果一致。BLAST 分析表明,*nad2* 基因片段序列与小麦 (*Triticum aestivum*) (GenBank 登录号 Y14435,下同)、甜菜 (*Beta vulgaris*) (DQ381455) 等多种植物线粒体 NADH 脱氢酶亚基 2 (*nad2*) 同源性高达 95% 以上;*atpA* 基因片段序列与烟草 (*Nicotiana tabacum*) (AY596704)、矮牵牛 (*Petunia axillaris*) (U61392) 等多种植物的线粒体 *atp1* 基因同源性高达 98% 以上;*cob* 基因片段序列与烟草 (*Nicotiana tabacum*, U92011)、马铃薯 (*Solanum tuberosum*, X58437) 等多种植物的线粒体 *cob* 基因同源性高达 98% 以上。说明扩增产物确实是辣椒线粒体相关基因片段。通过对测序结果进行多重序列比对分析,发现除 *atpA* 基因未发生编辑外,其余 2 个基因都发生了不同程度的编辑。

### 2.2 *nad2* 基因的编辑位点分析

辣椒不育系 *nad2* 基因片段编码区中的编辑位点共有 10 个,其中 7 个位点为 C-U 的模式,1 个位点为 U-C 的模式,另外 2 个位点分别为 C-G 和 A-U 的模式(图 2)。编辑后的基因在其氨基酸水平上也发生了改变,其中(1)位点的编辑使氨基酸从丙氨酸(A)变成甘氨酸(G);(2)位点的编辑使氨基酸从天冬酰胺(N)变成异亮氨酸(I);(3)和(4)位点的编辑使氨基酸从丝氨酸(S)变成苯丙氨酸(F);(5)和(10)位点的编辑

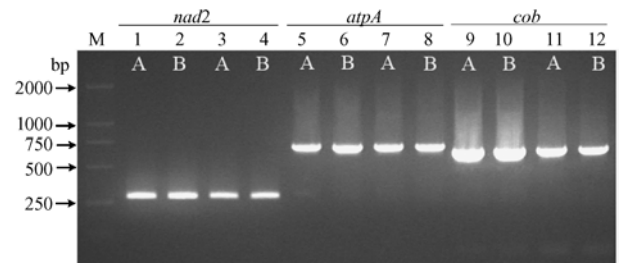


图 1 辣椒 CMS 系与保持系中 *nad2*、*atpA* 和 *cob* 基因保守区域 PCR 与 RT-PCR 扩增结果

Fig. 1 PCR and RT-PCR amplification results of *nad2*, *atpA* and *cob* conserved region from pepper CMS

line and its maintainer line

M: DL2000 Marker; A: 不育系; B: 保持系; 1, 2, 5, 6, 9, 10: RT-PCR 产物; 3, 4, 7, 8, 11, 12: PCR 产物。

M: DL2000 Marker; A: CMS line; B: maintainer line;

1, 2, 5, 6, 9, 10: products of RT-PCR;

3, 4, 7, 8, 11, 12: PCR products

使氨基酸从脯氨酸(P)变成亮氨酸(L);(6)、(7)和(8)位点的编辑使氨基酸分别从脯氨酸(P)变成丝氨酸(S)、精氨酸(R)变成半胱氨酸(C)和丝氨酸(S)变成亮氨酸(L);而第(9)位点的编辑并没使氨基酸发生改变(图 2)。保持系与不育系相比,除完全保留了 7 处 C-U 的编辑外,缺失了其余 3 处特异编辑,分别是第(1)位的 C-G,第(2)位的 A-U 和第(9)位的 U-C。

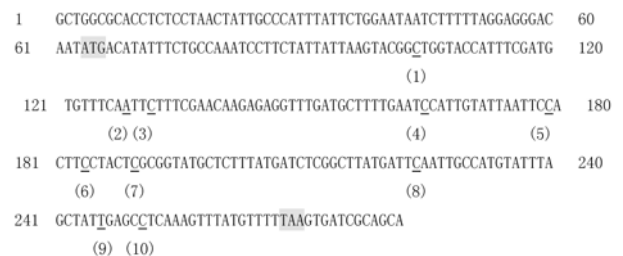


图 2 不育系 *nad2* 基因 RNA 编辑位点和 DNA 序列

Fig. 2 RNA editing sites and DNA sequence of *nad2* gene in CMS line

起始密码子和终止密码子用灰色背景标出,各编辑位点用下划线标出。下图同。

Start and stop codons are in gray background; editing sites are underlined. The same as following figure.

### 2.3 *cob* 基因的编辑位点分析

辣椒不育系 *cob* 基因片段编码区中的编辑位点有 6 个,其中 5 个位点为 C-U 的模式,1 个位点为 U-C 的模式(见图 3)。编辑后的基因在其氨基酸水平上也发生了改变,其中第(1)、(2)和(4)位点的编辑使氨基酸从组氨酸(H)变成酪氨酸(Y),第(3)位点的编辑使氨

氨酸从精氨酸(R)变成色氨酸(W),第(6)位点的编辑使氨基酸从丝氨酸(S)变成苯丙氨酸(F),第(5)位点的编辑氨基酸没有发生变化。编辑结果增加了氨基酸的疏水性。保持系与不育系相比,除保留了5处C-U的编辑外,缺失了第(5)位的U-C编辑,而增加了第(7)位的G-U编辑,氨基酸编辑后由苯丙氨酸(F)变成了亮氨酸(L)。

#### 2.4 2个基因的编辑频率分析

*nad2* 和 *cob* 基因在辣椒细胞质雄性不育系(A)及

1	AGATGTTGAAGGGGCTGGTTGCTCCGTTATATGCATGCTAATGGGGCAAGTATGTTTTT	60
61	CATTGTGGTTACCTTCATATTTTTTCGTGGTCTATATCATGCCAGTTATAGCAGTCCTAG	120
	(1) (2)	
121	GGAATTTGTTGGTGTCTCGGAGTTGTAATCTTCTATTAATGATTGTGACAGCTTTTAT	180
	(3)	
181	AGGATATGTACTACCTTGGGGTCAGATGAGCTTTTGGGGAGCTACAGTAATTACAAGCTT	240
241	AGCTAGCGCCATACCTGTAGTAGGAGATACCATAGTACTTGGCTTTGGGGTGGGTCTC	300
301	CGTGGACAATGCCACCTTAAATCGTTTTTTAGTCTTCATCATTACTCCCTTTATTTT	360
	(4)	
361	AGTAGGCGCTAGTCTTCTTCATCTGGCCGATTGCATCAATATGGATCCAATAATCCATT	420
	(5)	
421	GGGTGTACATTCAGAGATGGATAAAATGCTTCTTACCCTTATTTTTATGTAAAGGATCT	480
	(6)	
481	AGTAGTTGGGTAGCTTTTGTCTATCTTTTTTCCATTTGGATTTTTTATGCTCCTAATGT	540
541	TTTGGGCATCCCACAAATATATACCTGCTAATCCGATGTCCACCCCGCCTCATATTGT	600
	(7)	
601	GCCAGAATGGTATTTCCTACCGATCCATGACATTCTT	

图3 不育系与保持系 *cob* 基因 RNA 编辑位点和 DNA 序列

Fig. 3 RNA editing sites and DNA sequence of *cob* gene in CMS line and its maintainer

表2 *nad2* 和 *cob* 基因转录本保守区编辑位点的编辑频率与转录发生率

Table 2 Editing frequency and transcript occurrence rates of editing sites of *nad2* and *cob* gene

		编辑位点的编辑频率 frequency of editing sites (%)										不完全编辑 incompletely transcript (%)	非正常编辑 abnormally transcript (%)
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
<i>nad2</i>	A	100.0	100.0	100.0	80.0	80.0	100.0	40.0	100.0	60.0	100.0	60.0	60.0
	B	—	—	100.0	80.0	100.0	100.0	60.0	100.0	—	100.0	40.0	40.0
<i>cob</i>	A	100.0	80.0	100.0	80.0	40.0	100.0	—	—	—	—	60.0	20.0
	B	100.0	100.0	100.0	100.0	—	100.0	80.0	—	—	—	20.0	20.0

注:各编辑频率在5个克隆内计算得出。

Note: Each editing frequency is figured out in five clones.

### 3 讨论

到目前为止,已克隆的与 CMS 相关的嵌合基因涉

其保持系(B)各位点的编辑频率如表2所示。不育系中各位点的编辑频率普遍较保持系中相应位点的编辑频率低;在2个材料的 *nad2* 和 *cob* 基因转录本保守区都未发现未编辑的转录发生,即均为完全编辑;不完全编辑转录发生率和非正常编辑转录发生率也表现出在保持系中比不育系中低的趋势,表明引入可育基因后,相关基因的转录本保守区编辑位点的编辑频率提高了,而且 RNA 趋于正常。

及到植物呼吸链电子传递和 ATP 合成的绝大多数基因,如 NADH 还原酶亚基、*cob*、*cox I*、*cox II* 以及 *atpA*、*atp6*、*atp9* 等。这些基因转录本的 RNA 编辑缺失或不完全与植物雄性不育有关<sup>[10-13]</sup>。本研究选取了

*nad2*、*atpA* 和 *cob* 3 个不同的线粒体基因,在辣椒不育系与保持系细胞质中对比分析其 RNA 编辑状况,结果表明,辣椒线粒体基因 RNA 发生的编辑位点与许多高等植物一样,通常为 C-U 的改变。其中 *nad2* 基因 10 个编辑位点中有 7 个 C-U 的编辑(占 70%),*cob* 基因 6 个编辑位点中有 5 个 C-U 的编辑(占 83.3%),编辑位点多发生在密码子的第 1、2 位上,且大多导致氨基酸种类发生变化。从总体上看,这些 RNA 的编辑增加了其编码蛋白质的疏水性,增强了物种间的保守性。这与前人的研究结果是一致的<sup>[16~20]</sup>。

本研究结果显示,保持系比不育系相应位点的编辑频率偏高。这种变化趋势与韩艳芬等<sup>[13]</sup>发现的小麦 *atp6* 基因以及孔进等<sup>[21]</sup>发现的水稻 *atp6* 基因 RNA 编辑位点规律相似。但是,辣椒线粒体基因发生的 RNA 编辑也有其自身的特点。在不育胞质中,2 个基因均发现了 1 处 U-C 的特异编辑位点,其中 *cob* 基因出现在编辑密码子的第 1 位,*nad2* 基因出现在编辑密码子的第 3 位。对同一个基因在可育胞质与不育胞质中的编辑进行比较,*cob* 基因在可育胞质中缺失了 1 处 U-C 编辑,却增加了 1 处 G-U 编辑,氨基酸种类由苯丙氨酸(F)变成了亮氨酸(L);*nad2* 基因在可育胞质中缺失了 3 处在不育胞质中特有的编辑位点,分别是 U-C、C-G 和 A-U。结果表明不育系引入细胞质可育基因后 *nad2* 和 *cob* 基因编辑的情况发生了明显的变化,至于供试辣椒不育系细胞质败育与这些特异位点的编辑是否相关,以及特异的编辑转变最终会给编码整个蛋白的功能带来怎样的影响还有待进一步研究。

#### 参考文献:

- [ 1 ] Dewey R E, Timothy D H, Levings C S. A mitochondrial protein associated with cytoplasmic male sterility in the T cytoplasm of maize [J]. Proc Natl Acad Sci, USA, 1987, 84(15):5374 - 5378
- [ 2 ] Wise R P, Gobeiman-Werner K, Pei D, Dill C L, Schnable P S. Mitochondrial transcript processing and restoration of male fertility in T-cytoplasm maize [J]. J Hered, 1999, 90(3): 380 - 385
- [ 3 ] Hanson M R. Plant mitochondrial mutations and male sterility [J]. Annu Rev Genet, 1991, 25:461 - 486
- [ 4 ] Kohler R H, Horn R, Lossl A, Zetsche K. Cytoplasmic male sterility in sunflower is correlated with the cotranscription of a new open reading frame with the *atpA* gene [J]. Mol Gen Genet, 1991, 227:369 - 376
- [ 5 ] Wang Z H, Zou Y J, Li X Y, Zhang Q Y, Chen L T, Wu H, Su D H, Chen Y L, Guo J X, Luo D, Long Y M, Zhong Y, Liu Y G. Cytoplasmic male sterility of rice with *Boro* II cytoplasm is caused by a cytotoxic peptide and is restored by two related PPR motif genes via distinct modes of mRNA silencing [J]. Plant Cell, 2006, 18(3): 676 - 687
- [ 6 ] Benne R, Van den Burg J, Brakenhoff J P, Sloof P, Van Room J H, Tromp M C. Major transcript of the frame shifted *cox2* gene from Trypanosome mitochondria contains four nucleotides that are not encoded in the DNA [J]. Cell, 1986, 46(6):819 - 826
- [ 7 ] Gomez-Casati D F, Busi M V, Gonzalez-Schain N, Mouras A, Zabaleta E J, Araya A. A mitochondrial dysfunction induces the expression of nuclear-encoded complex I genes in engineered male sterile *Arabidopsis thaliana* [J]. FEBS letters, 2002, 532(2):70 - 74
- [ 8 ] Hernould M, Suharsono S, Litvak S, Araya A, Mouras A. Male-sterility induction in transgenic tobacco plants with an unedited *atp6* mitochondrial gene from wheat [J]. Proc Natl Acad Sci, USA, 1993, 90(6):2370 - 2374
- [ 9 ] Wang J, Cao M J, Pan G T, Yan L L, Ting Z R. RNA editing of mitochondrial functional genes *atp6* and *cox2* in maize (*Zea mays* L.) [J]. Mitochondrion, 2009, 9:364 - 369
- [ 10 ] 易平,汪莉,孙清萍,朱英国. 水稻线粒体功能基因转录本的编辑位点研究[J]. 科学通报, 2002, 47(5):370 - 373
- [ 11 ] 朱腾义,范东东,赵婷,刘齐元,王建革,朱肖文,程元强. 烟草线粒体基因 *cox II* 的 SNP 检测及其与 CMS 的相关性分析[J]. 核农学报, 2010, 24(4): 720 - 727
- [ 12 ] 段继强,李建永,杜光辉,梁雪妮,刘飞虎. 苧麻线粒体基因 *Cox II* 和 *atpA* 与细胞质雄性不育相关性分析[J]. 中国农业科学, 2009, 42(2):434 - 445
- [ 13 ] 韩艳芬,张龙雨,胡俊敏,张改生,李亚鑫,盛英位,芳牛娜,马守才. 黏类小麦细胞质雄性不育线粒体 *atp6* 基因转录本编辑位点[J]. 作物学报, 2010, 36(12):2179 - 2184
- [ 14 ] 吴智明,胡开林,陈晓莹,乔爱民. 用 AFLP 技术分离辣椒 mtDNA 中与雄性不育相关的基因片段[J]. 核农学报, 2010, 24(1): 20 - 24
- [ 15 ] 杨锦华. 荃用芥菜细胞质雄性不育相关基因的克隆及机制研究[D]. 杭州:浙江大学博士学位论文, 2006:32
- [ 16 ] Gray M W, Hanic-Joyce P J, Covello P S. Transcription, processing and editing in plant mitochondria[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1992, 43:145 - 175
- [ 17 ] Giege P, Brennioke A. RNA editing in *Arabidopsis* mitochondria affects 441 C to U change on ORFs[J]. Proc Natl Acad Sci, USA, 1999, 96(26):15324 - 15329
- [ 18 ] Wilson R K, Hanson M R. Preferential RNA editing at specific sites within transcripts of two plant mitochondrial gene does not depend on transcriptional content or nuclear genome [J]. Curr Genet, 1996, 30(6):502 - 508
- [ 19 ] Hiesel R, Wissinger B, Schuster W, Brennicke A. RNA editing in plant mitochondria [J]. Science, 1989, 246(4937):1632 - 1634
- [ 20 ] Williams M A, Tallakson W A, Phreaner C G, Mulligan R M. Editing and translation of ribosomal protein S13 transcripts: unedited translation products are not detectable in maize mitochondria [J]. Curr Genet, 1998, 34(3):221 - 226
- [ 21 ] 孔进,谭艳平,陈祖玉,李绍清,朱英国. 水稻红莲型不育系雌性配子发育过程中线粒体功能基因转录本的编辑位点研究[J]. 武汉植物学研究, 2006, 24(2): 95 - 99

(责任编辑 王媛媛)