

·综述 Review·

值得的十五年——从 *SLG* 到 *SCR/SPI1*

崔海洋 赖钊 薛勇彪*

(中国科学院发育生物学研究所, 北京 100080)

关键词: 显花植物; 自交不亲和性; *S* 位点基因; 芸苔属; 花粉识别

中图分类号: Q943.2

文献标识码: A

文章编号: 0577-7496(2001)01-0001-05

A Rewarding Fifteen Years: From *SLG* to *SCR/SPI1*

CUI Hai-Yang, LAI Zhao, XUE Yong-Biao*

(Institute of Developmental Biology, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract: Self incompatibility (SI) is a major genetic mechanism to prevent self fertilization in flowering plants and, in most cases, controlled by a single multiallelic locus, known as the *S* locus. In *Brassica*, the genes mediating both stylar (*SRK*, *S* receptor kinase) and pollen (*SCR/SPI1*, *S* locus cystein rich protein/*S* locus protein 11) expression of self incompatible reaction have been characterized though the first *S* locus-encoded gene, *SLG* (*S* locus glycoprotein), was isolated nearly fifteen years ago. These findings have finally unveiled the molecular partners in pollen recognition during self incompatible reaction in *Brassica*.

Key words: flowering plants; self incompatibility; *S* locus genes; *Brassica*; pollen recognition

高等植物的受精作用从花粉落到柱头上开始, 然后花粉在柱头表面萌发, 花粉管沿着雌蕊传输组织细胞间隙或表面生长, 最终将精子细胞输送到达子房, 后者与卵子细胞融合完成受精。由于植物不能移动, 因此很难自主地控制落到其柱头上的花粉, 它们在长期进化过程中形成了许多在受精前选择有利花粉的策略。其中常见的一种为自交不亲和性 (self-incompatibility, SI)。它表现为抑制植物自身花粉的萌发或花粉管的生长。由于近来对于芸苔属 (*Brassica*) SI 研究取得的突破性进展, 使人们对显花植物如何完成花粉识别的分子机制有了较为清楚的认识。本文将对近十几年来芸苔属 SI 的分子生物学研究做一介绍。

1 雌蕊 *S* 基因

芸苔属 SI 受控于一个具有多等位基因的单—遗传位点 (*S* locus), 它的花粉表型由产生花粉的植株即孢子体基因型决定, 因此称为孢子体 SI (sporophytic SI, SSI)。*S* 位点的两个 *S* 等位基因之间存在比较复杂的相互作用方式, 表现为显性、隐性和共显性三种。

很明显分离 *S* 位点基因及其产物是了解 SI 机

理的关键。事实上, 这方面的工作早在 30 多年前就开始了。通常, 根据 SI 的遗传、生理特性, 要分离 *S* 等位基因产物就需要寻找与特定 *S* 等位基因在遗传上共分离的雌蕊或花粉蛋白。比如, 要分离植株在雌蕊中 *S*₁ 等位基因的产物, 就要寻找一类在所有具 *S*₁ 基因的植株中都有、而在所有无 *S*₁ 基因的植株中都没有的蛋白。据此原理, 最早是从甘蓝 (*Brassica oleracea*) 中鉴定到第一个 *S* 相关蛋白^[1]。1979 年, Nishio 和 Hinata^[2] 从芸苔 (*B. campestris*) 中纯化出第一个 *S* 特异糖蛋白。到 1985 年, Nasrallah 等^[3] 从甘蓝中克隆到第一个编码 *S* 位点糖蛋白的 cDNA-*SLG* (*S* locus glycoprotein), 成为该领域一个里程碑性的工作。

SLG 编码一种含量丰富的分泌型糖蛋白, 主要分布在柱头乳突细胞的细胞壁和胞间区, 不存在于营养组织如叶和根中, 而且在花柱、子房或苗中也没有分布。*SLG* 蛋白的表达时间与植物表达自交不亲和反应的时间呈正相关^[3]。在柱头表达自交不亲和性表型时, *SIG* 的含量可高达柱头总蛋白的 5%。在某些自交亲和 (self compatibility, SC) 突变体中, *SIG* 的量显著降低。这些实验结果表明 *SIG* 可能主动参与了自交不亲和反应。同时发现玉米的一种受体激

收稿日期: 2000-08-30 接受日期: 2000-10-12

基金项目: 国家自然科学基金 (39825103)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (39825103)。

* 通讯作者。Author for correspondence. E-mail: <yhxue@publ3.bta.net.cn>

酶 ZmPK1 的胞外区与 SLG 同源^[4], 提示它有可能从原有的细胞信号系统进化而来。

在研究甘蓝 *SLG* 同源基因时, 又发现了一个 *S* 位点编码的受体激酶基因——*SRK* (*S* locus receptor kinase)^[5]。它主要由两个区域组成, 一是与 *SLG* 有 90% 序列同源性的 N-端胞外区, 另一是丝氨酸/苏氨酸受体蛋白激酶同源的 C-端区。*SRK* 也在柱头上特异表达。进一步的实验表明 *SRK* 定位于柱头乳突细胞膜表面, 其丝氨酸/苏氨酸的磷酸化是组成型的, 柱头或花粉提取物对其磷酸化没有影响, 并以同源寡聚体的形式存在^[6-8]。这些研究揭示, 同源 *SRK* 寡聚体的形成不依赖于配体, *SI* 反应可能通过修饰 *SRK* 同源寡聚体来完成。

由于 *SLG* 在柱头乳突细胞大量存在, 最初认为柱头识别花粉主要依赖 *SLG*, 但最近的研究从多方面否定了这种可能性。首先发现有些 *SI* 植株仅表达低水平的 *SIG*, 而另一 *SC* 变异株却表达高水平 *SLG*^[9, 10]。通过分析甘蓝 *S*₁₅ 单元型 (haplotype) 显示, 它至少包括 3 个柱头 *S* 基因, 即 *SRK* 和两个不同的 *SLG*——*SLGA* 和 *SLGB*。*SLGA* 编码可溶性的和膜结合性的两种 *SLG*, *SLGB* 只编码可溶性 *SLG*。有趣的是, 发现两个花粉隐性 *S* 单元型——*S*₂ 和 *S*₅, 只具有一种 *SLG*。这些结果表明要么两个 *SLG* 在 *S*₁₅ 单元型中有一个是多余的, 要么它们都不参与 *SI* 反应^[11]。芜菁 (*B. rapa*) 和甘蓝的 *S* 单元型基因序列分析也支持这一结论^[12, 13]。对油菜 (*B. napus*) 和甘蓝的 *SC* 变异植株分析, 它们表达正常水平的 *SIG*, 但缺乏 *SRK* 的转录产物或只有其截短的蛋白产物^[14, 15]。证明 *SRK* 参与自交不亲和反应的直接证据来自转基因实验, 分别向 *SI* 的芜菁转入 *SRK*28 和 *SLG*28 后发现, 只有转入 *SRK*28 才能使转基因植株拒斥 *S*₂₈ 花粉, 而 *SLG*28 却不具备这一功能, 而只是增强 *SI* 反应的进行^[16]。在油菜中通过转基因实验也得到了相似的结论^[17]。由于这些转基因植株产生的花粉表现出正常的自交不亲和性, 所以证明 *SLG* 和 *SRK* 与花粉 *S* 表型无关。现在对 *SLG* 是否具有酶活性还不了解, 有证据表明它们参与了花粉和柱头的粘着^[18]。

2 SI 反应相关基因

芸苔属植物的 *SI* 反应的部位位于其干性柱头的表面, 因此水是花粉萌发所必需的。在研究与 *SI* 有关的基因时, 找到了一种编码类似于水离子通道蛋白 (aquaporin) 的基因。虽然它不是 *S* 位点基因, 但

发现该蛋白的缺失可导致自交亲和性的产生, 推测该蛋白可能通过调节花粉与柱头之间水分或某些小分子的运输来调控 *SI* 反应^[19]。

此外, Goring 的研究组利用酵母双融合系统 (yeast two hybrid system), 从雌蕊中分离到了数个与 *SRK* 激酶结构域相互作用的蛋白质, 进一步分析表明它们分别属于硫氧还蛋白 H (thioredoxin H) 家族和 ARC (arm repeat containing) 家族的成员^[20, 21]。其中, ARC1 与 *SRK*-910 和 *SRK*-A14 的激酶结构域特异作用, 但不与拟南芥的受体类似激酶的激酶结构域发生作用。反义转基因实验证实 ARC1 参与 *SI* 反应的信号传导, 但是抑制 ARC1 表达并不能导致完全的自交亲和, 推测可能还有许多未分离到的成分参与这一复杂的细胞识别机制^[22]。

3 花粉 *S* 基因

虽然对芸苔属雌蕊 *S* 位点编码的基因有了一定的了解, 但是阐明自交不亲和反应分子机理的关键在于花粉 *S* 基因的克隆。该基因的分子克隆成了自交不亲和性研究领域的一个极其重要的研究目标。10 多年来, 通过 Nasrallah, Dickinson, Hinata 等实验室的不懈努力和出色工作, 最终克隆到了芸苔属的花粉 *S* 基因。

SI 作为一种可遗传的生物性状, 其花粉和雌蕊 *S* 基因必然紧密连锁。因此在已知雌蕊 *S* 基因紧密连锁的基因组区域寻找花粉特异表达的 *S* 基因产物成为一种可行的方式。基于这一思路, 最初找到了几个可能的花粉 *S* 基因, 包括 *SLA* (*S* locus anther)^[23], *SLL*1 和 *SLL*2^[24] 和 *SAE*1^[25], 但却没有一个表现出花粉 *S* 基因的特性。Pastulia 等^[26] 通过对反转座子 (retrotransposon) 插入 *SLA* 的植株仍保持自交不亲和性的研究发现, *SLA* 并不参与 *SI* 的控制。*SLL*1 在含不同 *S* 等位基因植物的基因组 DNA 之间表现出序列多态性, *SLL*2 则不是花粉特异表达的基因^[24]。尽管如此, 这种分离花粉 *S* 基因的策略最终证明还是有效的。

在此, 首先要提及的是 Dickinson 及其同事巧妙地利用体外生物活性分析方法研究甘蓝花粉胞被蛋白 (pollen coat proteins, PCPs) 的工作。他们通过体外蛋白结合的方法分离到了一类与 *SLG* 结合的小分子 PCPs^[27], 并从中克隆和分析了 PCP A1, 表明它与半胱氨酸丰富的家族蛋白——防卫素 (defensins) 相关, 这类蛋白存在 8 个保守的半胱氨酸残基^[28], 但不是 *S* 等位基因特异的, 而且 PCP A1 不与 *S* 位点

连锁,这就排除了 *PCP-AI* 作为花粉 *S* 基因产物的可能性。但是,他们进一步的实验证明花粉 *S* 基因产物位于胞被,且为 *PCP* 家族的一个成员^[28]。这一系列工作基本上把花粉 *S* 基因的范围缩小到 *PCP* 基因家族成员之中。

分离花粉 *S* 基因的最终突破来自对 *S* 位点的遗传重组分析。大规模的遗传重组分析没有在 *SLG* 和 *SRK* 之间发现重组,并且最终的作图研究表明许多 *S* 单元型中这两个基因的物理距离为 200~400 kb。近来, Nasrallah 夫妇领导的研究小组^[30] 利用大量 F_2 代分离群体分析了甘蓝 *S* 位点对应的 740~1 000 kb 的区域(相当于 1.46 cM),确定了 S_8 位点大小为 50 kb,因为该区域决定了全部 SI 反应的特异性。弄清 *S* 位点的大小无疑促进了花粉 *S* 基因的分。在甘蓝中, Schopfer 等^[31] 通过分析 S_8 ——*SRK* 和 *SLG* 之间的 13 kb 区域的测序,最终找到了花粉 *S* 基因——*SCR* (*S* locus cystein rich protein)。有意思的是,就在此之前不久, Suzuki 等^[32] 报道,在芸苔的含 *SLG* 和 *SRK* 的 76 kb 区域中发现一个 *PCP* 基因家族成员——*SP11*^[32],但他们当时并没有确定它就是花粉 *S* 基因。虽然后来他们证明 *SP11* 为花粉 *S* 基因^[32],但是这也使得首先克隆第一个 *S* 位点连锁基因——*SLG* 的 Nasrallah 及其同事在这一轮寻找花粉 *S* 基因的竞赛中又一次笑到了最后。

分析显示 *SCR* 和 *SP11* 类似于 *PCP* 基因家族成员,但其半胱氨酸残基位置有所不同,它们都是花粉表达基因,其产物在减数分裂后期累积。大量证据证明它们便是花粉 *S* 基因^[31, 32]。首先在甘蓝花粉 *S* 基因自交亲和突变体缺乏 *SCR* 的表达;其次,在 S_6 、 S_8 和 S_{13} 单元型中的 *SCR* 表现出高水平的序列多态性,它们之间相似性只有 30%~42%,这与 SI 的等位基因特异性相一致;最具说服力的证据是, *SCR6* 转基因植株的花粉获得 S_6 花粉表型。这些结果证明 *SCR* 就是花粉 *S* 基因。另外,他们发现 *SCP* 和 *SP11* 为配子体表达,这与 SSI 的花粉 *S* 基因的孢子体决定方式不相符。为了解释配子体表达的基因具有孢子体作用模式间的矛盾, Stephenson 等^[29] 认为母体植株的两个花粉 *S* 基因在花粉发育时表达,然后以混合方式整合到花粉胞被上,因而显示出孢子体表型。

与孢子体 SI 研究类似,配子体雌蕊 *S* 基因——*S* 核酸酶基因是在 1986 年从茄科植物烟草中分离获得的^[34]。此后,又从玄参科和蔷薇科植物中克隆到了多个功能相同的基因^[35, 36]。但是目前还没有

分离到参与配子体 SI 的花粉 *S* 基因。所以克隆配子体花粉 *S* 基因也成为了解配子体自交不亲和反应分子机理的关键。我们正在利用表达克隆^[37]、转座子标定^[38] 和图位克隆的方法分离金鱼草的花粉 *S* 基因。现已从自交不亲和金鱼草的 BAC 文库中分离到了含 *S* 核酸酶基因的 BAC 克隆,通过 DNA 测序和表达分析鉴定了数个与 *S* 核酸酶基因紧密连锁的基因,其中一个基因距 *S* 核酸酶基因 9 kb,并只在花药中表达,表现出了花粉 *S* 基因的特征(赖钊等,未发表结果)。可以说,配子体花粉 *S* 基因的克隆也是指日可待。

4 展望

从 1985 年克隆到芸苔属自交不亲和性位点编码的 *SLG* 至今,对控制孢子体 SI 的分子及其相关的信号转导过程有了比较深入的了解,其中许多发现是事先所未料到的。在寻找花粉 *S* 基因的过程中,经过许多科学家长期不懈的努力后,直到世纪末的 1999 年底终于找到了编码芸苔属 SI 的花粉 *S* 基因——*SCR/SP11*,坚持者最终获得了报偿。现在, SI 给我们提出了更多的问题。例如,通过把芸苔的 *SLG*、*SRK* 和 *ARC1* 基因转入拟南芥,但并未使之获得 SI 表型,似乎还有其他基因参与该机制的调控^[39]。分析多个单元型的 *SCR/SP11* 和 *SLG* 及 *SRK* 的 *S* 区的序列后发现,这些基因之间存在着协同进化关系^[40]。因此,花粉和雌蕊的 *S* 特异性是如何共同进化的呢?新 SI 表型又是如何产生的?这些都有待于进一步的实验证明。

参考文献:

- [1] Nasrallah M E, Wallace D H. Immunogenetics of self-incompatibility in *Brassica oleracea* L. *Heredity*, 1967, **22**: 519—527.
- [2] Nishio T, Hinata K. Purification of an S-specific glycoprotein in *Brassica campestris* L. and self-incompatible relatives with special reference to S-allele specificity. *Jpn J Genet*, 1979, **53**: 27—33.
- [3] Nasrallah J B, Kao T H, Goldberg M L, Nasrallah M E. A cDNA clone encoding an S-locus specific glycoprotein from *Brassica oleracea*. *Nature*, 1985, **318**: 263—267.
- [4] Walker J C, Zhang R. Relationship of a putative receptor protein kinase from maize to the S-locus glycoproteins of *Brassica*. *Nature*, 1990, **345**: 743—746.
- [5] Stein J C, Howlett B, Boyes D C, Nasrallah M E, Nasrallah J B. Molecular cloning of a putative receptor protein kinase gene encoded at the self-incompatibility locus of *Brassica oleracea*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, **88**: 8816—8820.

- [6] Delorme V, Giranton J L, Hatzfeld Y, Friry A, Heizmann P, Ariza M J, Dumas C, Gaude T, Cock J M. Characterization of the *S* locus genes *SLG* and *SRK*, of the *Brassica* *S*₃ haplotype: identification of a membrane-localized protein encoded by the *S* locus receptor kinase gene. *Plant J*, 1995, **7**:429–440.
- [7] Stein J C, Dixit R, Nasrallah M E, Nasrallah J B. SRK, the stigma-specific *S* locus receptor kinase of *Brassica*, is targeted to the plasma membrane in transgenic tobacco. *Plant Cell*, 1996, **8**:429–445.
- [8] Giranton J L, Ariza M J, Dumas C, Cock J M, Gaude T. The *S* locus receptor kinase gene encodes a soluble glycoprotein corresponding to the SRK extracellular domain in *Brassica oleracea*. *Plant J*, 1995, **8**:827–834.
- [9] Gaude T, Friry A, Heizmann P, Maniac C, Rougier M, Fobis I, Dumas C. Expression of a self-incompatibility gene in a self-compatible line of *Brassica oleracea*. *Plant Cell*, 1993, **5**:75–86.
- [10] Gaude T, Rougier M, Heizmann P, Ockendon D J, Dumas C. Expression level of the *SLG* gene is not correlated with the self-incompatibility phenotype in the class II *S* haplotypes of *Brassica oleracea*. *Plant Mol Biol*, 1995, **27**:1003–1014.
- [11] Cabrillac D, Delorme V, Ganin J, Ruffio-Chable V, Giranton J L, Dumas C, Gaude T, Cock J M. The *S*₁₅ self-incompatibility haplotype in *Brassica oleracea* includes three *S* gene family members expressed in stigmas. *Plant Cell*, 1999, **11**:971–986.
- [12] Kusaba M, Matsushita M, Okazaki K, Satta Y, Nishio T. Sequence and structural diversity of the *S* locus genes from different lines with the same self-recognition specificities in *Brassica oleracea*. *Genetics*, 2000, **154**:413–420.
- [13] Kusaba M, Nishio T. Comparative analysis of *S* haplotypes with very similar *SLG* alleles in *Brassica rapa* and *Brassica oleracea*. *Plant J*, 1999, **17**:83–91.
- [14] Goring D R, Glavin T L, Schafer U, Rothstein S J. An *S* receptor kinase gene in self-compatible *Brassica napus* has a 1 kb deletion. *Plant Cell*, 1993, **5**:531–539.
- [15] Nasrallah J B, Rundle S J, Nasrallah M E. Genetic evidence for the requirement of the *Brassica S*-locus receptor kinase gene in the self-incompatibility response. *Plant J*, 1994, **5**:373–384.
- [16] Takasaki T, Hatakeyama K, Suzuki G, Watanabe M, Isogai A, Hinata K. The *S* receptor kinase determines self-incompatibility in *Brassica stigma*. *Nature*, 2000, **403**:913–916.
- [17] Cui Y, Bi Y M, Brugiere N, Arnoldo M, Rothstein S J. The *S* locus glycoprotein and the *S* receptor kinase are sufficient for self-pollen rejection in *Brassica*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, **97**:3713–3717.
- [18] Liu D-T, Marty-Mazars D, Trick M, Dumas C, Heizmann P. Pollen-stigma adhesion in *Brassica* spp. involves SLG and SLR1 glycoproteins. *Plant Cell*, 1999, **11**:251–262.
- [19] Ikeda S, Nasrallah J B, Dixit R, Preiss S, Nasrallah M E. An aquaporin-like gene required for the *Brassica* self-incompatibility response. *Science*, 1997, **276**:1564–1567.
- [20] Bower M S, Matias D D, Fernandes-Carvalho E, Mazzurco M, Gu T, Rothstein S J, Goring D R. Two members of the thioredoxin-h family interact with the kinase domain of a *Brassica S* locus receptor kinase. *Plant Cell*, 1996, **8**:1641–1650.
- [21] Gu T, Mazzurco M, Sulaman W, Matias D D, Goring D R. Binding of an arm repeat protein to the kinase domain of the *S*-locus receptor kinase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, **95**:382–387.
- [22] Stone S L, Arnoldo M, Goring D R. A breakdown of *Brassica* self-incompatibility in *ARC1* antisense transgenic plants. *Science*, 1999, **286**:1729–1731.
- [23] Boyes D C, Nasrallah J B. An anther-specific gene encoded by an *S* locus haplotype of *Brassica* produces complementary and differentially regulated transcripts. *Plant Cell*, 1995, **7**:1283–1294.
- [24] Yu K, Schafer U, Glavin T L, Goring D R, Rothstein S J. Molecular characterization of the *S* locus in two self-incompatible *Brassica napus* lines. *Plant Cell*, 1996, **8**:2369–2380.
- [25] Watanabe M, Suzuki G, Toriyama K, Takayama S, Isogai A, Hinata K. Two anther-expressed genes downstream of *SLG*⁹: identification of a novel *S*-linked gene specifically expressed in anthers at the uninucleate stage of *Brassica campestris* (syn. *rapa*) L. *Sex Plant Reprod*, 1999, **12**:127–134.
- [26] Pastulia M, Ruffio-Chable V, Delorme V, Gaude T, Dumas C, Cock J M. A functional *S* locus anther gene is not required for the self-incompatibility response in *Brassica oleracea*. *Plant Cell*, 1997, **9**:2065–2076.
- [27] Doughty J, Hedderson F, McCubbin A, Dickinson H. Interaction between a coating-borne peptide of the *Brassica* pollen grain and stigmatic-*S* (self-incompatibility) locus-specific glycoproteins. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1993, **90**:467–471.
- [28] Doughty J, Dixon S, Hiscock S J, Willis A C, Parkin I A, Dickinson H G. PCP-A1, a defensin-like *Brassica* pollen coat protein that binds the *S* locus glycoprotein, is the product of gametophytic gene expression. *Plant Cell*, 1998, **10**:1333–1347.
- [29] Stephenson A, Doughty J, Dixon S, Elleman C, Hiscock S, Dickinson H. The male determinant of self-incompatibility in *Brassica oleracea* is located in the pollen coating. *Plant J*, 1997, **12**:1351–1359.
- [30] Casselman A L, Vrebalov J, Conner J A, Singhal A, Giovannoni J, Nasrallah M E, Nasrallah J B. Determining the physical limits of the *Brassica S* locus by recombinational analysis. *Plant Cell*, 2000, **12**:23–33.
- [31] Schopfer C R, Nasrallah M E, Nasrallah J B. The male determinant of self-incompatibility in *Brassica*. *Science*, 1999, **286**:1697–1700.
- [32] Suzuki G, Kai N, Hirose T, Fukui K, Nishio T, Takayama S, Isogai A, Watanabe M, Hinata K. Genomic organization of the *S* locus: identification and characterization of genes in *SLG*/*SRK* region of *S*(9) haplotype of *Brassica campestris* (syn. *rapa*). *Genetics*, 1999, **3**:391–400.
- [33] Takayama S, Shiba H, Iwano M, Shimosato H, Che F S, Kai N, Watanabe M, Suzuki G, Hinata K, Isogai A. The

- pollen determinant of self-incompatibility in *Brassica campestris*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, **97**:1920—1925.
- [34] Anderson M A, Cornish E C, Mau S-L, Williams E G, Hoggart R, Atkinson A, Bonig I, Grego B, Simpson R, Roche P J, Haley J D, Panshew J D, Niall H D, Tregear G W, Cochlan J P, Crawford R J, Clarke A E. Cloning of a cDNA for a stylar glycoprotein associated with expression of self-incompatibility in *Nicotiana glauca*. *Nature*, 1986, **321**:38—44.
- [35] Xue Y, Carpenter R, Dickinson H G, Coen E S. Origin of allelic diversity in *Antirrhinum* *S* locus RNases. *Plant Cell*, 1996, **8**:805—814.
- [36] Broothaerts W, Janssens G A, Proost P, Broekaert W. cDNA cloning and molecular analysis of two self-incompatibility alleles from apple. *Plant Mol Biol*, 1995, **27**:499—511.
- [37] Yang H, Xue Y. Expression of self-incompatibility ribonucleases of *Antirrhinum* in *Escherichia coli*. *Chin Sci Bull*, 2000, **45**:512—515.
- [38] Xue Y-B(薛勇彪). Establishment of the self-incompatibility (*S*) locus-directed transposon tagging system in *Antirrhinum*. *Acta Bot Sin*(植物学报), 2000, **42**:408—415. (in Chinese with English abstract)
- [39] Bi Y M, Bugiere N, Cui Y, Goring D R, Rothstein S J. Transformation of *Arabidopsis* with a *Brassica SLG/SRK* region and *ARC1* gene is not sufficient to transfer the self-incompatibility phenotype. *Mol Gen Genet*, 2000, **263**:648—654.
- [40] Watanabe M, Ito A, Takada Y, Ninomiya C, Kakizaki T, Takahata Y, Hatakeyama K, Hinata K, Suzuki G, Takasaki T, Satta Y, Shiba H, Takayama S, Isogai A. Highly divergent sequences of the pollen self-incompatibility (*S*) gene in class-I *S* haplotypes of *Brassica campestris* (syn. *rapa*) L. *FEBS Lett*, 2000, **473**:139—144.

(责任编辑: 李长复)