

王春雷, 赵宪坤, 高季平, 等. 芸薹属植物自交不亲和性研究进展[J]. 江苏农业学报, 2015, 31(6): 1442-1447.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2015.06.039

## 芸薹属植物自交不亲和性研究进展

王春雷, 赵宪坤, 高季平, 叶蕴灵, 赵贝贝

(扬州大学园艺与植物保护学院, 江苏 扬州 225009)

**摘要:** 芸薹属包含多种重要农业和园艺作物, 并且部分芸薹属作物表现为自交不亲和性。目前已经鉴定出芸薹属自交不亲和性雌蕊决定因子和花粉决定因子, 明确了不亲和性花粉萌发抑制主要通过 MLPK-ARC1-Exo70A1 级联反应实现, 并且花粉萌发抑制还涉及细胞水平上的相关变化, 但是该级联反应在同属十字花科的拟南芥属植物中却没有被验证。本文详细综述了这些因子发现过程, 以及相关结构特点; 并根据以上研究结果指出今后研究的重点。

**关键词:** 芸薹属; 自交不亲和性; S 位点糖蛋白; S 受体激酶; S 位点富含半胱氨酸蛋白; 拟南芥

**中图分类号:** S311 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2015)06-1442-06

## Advances in self-incompatibility of *Brassica*

WANG Chun-lei, ZHAO Xian-kun, GAO Ji-ping, YE Yun-ling, ZHAO Bei-bei

(School of Horticulture and Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

**Abstract:** In *Brassica* family, there are varieties of important agricultural and horticultural crops, and some of these crops express self-incompatibility (SI), which is a genetic mechanism employed by flowering plants to prevent inbreeding and to promote outcrossing. SI in the *Brassica* species is controlled by the S-haplotype-specific interaction between pollen ligand and its stigmatic receptor, and triggers MLPK-ARC1-Exo70A1 signaling cascade, leading to the rejection of incompatible pollen. The inhibition of pollen germination processes is also related to the changes of some organelles of cell. However, such signaling pathway does not occur in the SI of *Arabidopsis thaliana* with the transgenic SRK-SCR, although *Brassica* and *Arabidopsis* both belong to Brassicaceae family. This review summarizes the identification and the characteristic of these factors in SI, and points out the focus of future researches on SI based on current results.

**Key words:** *Brassica*; self-incompatibility; S-locus specific glycoprotein; S-receptor kinase; S-locus cysteine-rich protein; *Arabidopsis thaliana*

芸薹属 (*Brassica*) 中有多种重要农业及园艺作物, 如油菜、白菜、甘蓝等。根据禹氏三角原理, 以及植物自身基因组特点, 芸薹属可分为白菜 (*Brassica*

*rapa*)、甘蓝 (*B. oleracea*) 和黑芥 (*B. nigra*) 3 个基本种及甘蓝型油菜 (*B. napus*)、芥菜型油菜 (*B. juncea*) 和埃塞尔比亚芥菜 (*B. carinata*) 3 个复合种<sup>[1-2]</sup>。多数芸薹属野生种和部分芸薹属作物表现自交不亲和性 (Self-incompatibility, SI)<sup>[3-5]</sup>。

SI 是显花植物防止近亲繁殖、促进杂交、保持物种遗传多样性的一种典型机制。根据花器官形态有无差异, SI 可分为异形自交不亲和性 (Heteromorphic SI) 和同形自交不亲和性 (Homomorphic SI)。异形自交不亲和性指同种植物

收稿日期: 2015-09-17

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (31401856); 江苏省自然科学基金项目 (BK20140482); 江苏省大学生创新创业训练计划省级重点项目 (201511117042Z)

**作者简介:** 王春雷 (1981-), 男, 江苏南京人, 博士, 教授, 研究方向为植物自交不亲和性及果树生殖生理。(E-mail) wangcl@yzu.edu.cn, (Tel) 18118252060

花器官形态不止一种,SI与花器官的形态差异有关;同形自交不亲和性是指植物花器官形态相同,其自交不亲和性由内在的遗传特征所控制。在这类植物中,自交不亲和性绝大多数由1个基因座(*S*-locus)上的复等位基因控制,这个位点至少包括1个雌蕊*S*基因和1个雄蕊*S*基因。这些*S*基因产物决定了花粉在柱头和花柱组织中的命运(停止生长或完成受精)。依据花粉*S*基因表达时期和位置不同,又可将同形自交不亲和性分为配子体型自交不亲和性(Gametophytic SI, GSI)和孢子体型自交不亲和性(Sporophytic SI, SSI)2类。GSI植物花粉的表现型由花粉本身单一基因型所决定,*S*等位基因中的一个基因与花粉所含*S*基因相同时,花柱内花粉管的生长将被阻碍而不能受精、结实。茄科、蔷薇科、罂粟科等SI属于该类型<sup>[6]</sup>。SSI植物花粉的行为由产生花粉的植株(孢子体)的基因型所决定,*S*基因间存在上下位关系,因而花粉的基因型与表现型未必一致,十字花科、菊科等SI属于该类型<sup>[7]</sup>。因此SSI相对于GSI更加复杂。

SSI相关研究主要以芸薹属植物为材料,目前取得一些成果,这些成果对于揭示芸薹属SI机理具有重要意义。本文对芸薹属SI相关研究进展进行综述。

## 1 芸薹属SI决定因子

### 1.1 *S*位点糖蛋白

*S*位点糖蛋白基因*SLG*是被鉴定的第一个芸薹属*S*位点基因,该基因编码一个碱性糖蛋白,并在柱头特异表达。利用免疫化学法,首先从*B. oleracea*植株柱头分离出该蛋白质,由于该蛋白质编码基因与*S*位点紧密连锁,所以该蛋白质被命名为*SLG*<sup>[8]</sup>。随后,在*B. rapa*植株柱头同样分离出该蛋白质,并发现该蛋白质在成熟花柱中含量更高<sup>[9]</sup>。随着*SLG*基因碱基序列被鉴定,人们发现*SLG*基因碱基序列在不同等位基因间呈高度多态性。这些特征符合SI雌蕊决定因子的要求,这使人们误以为*SLG*可能就是芸薹属SI雌蕊决定因子。但是随后的研究发现,在一些芸薹属植株中,虽然*SLG*基因是失活的,但该植株依然表现为SI<sup>[10]</sup>。这说明*SLG*并不是SI雌蕊决定因子。但*SLG*的发现为雌蕊SI决定因子最终鉴定奠定了基础。

### 1.2 雌蕊决定因子

芸薹属SI雌蕊决定因子*S*受体激酶*SRK*是在*SLG*发现基础上进一步研究获得的<sup>[11]</sup>。在*SLG*被发现后,从玉米中发现了第一个植物类受体蛋白激酶*ZmPK1*,该激酶胞外受体结构域与*SLG*高度相似<sup>[12]</sup>。这使人们推测在芸薹属*S*位点也存在类似激酶参与SI反应。利用*SLG*基因碱基序列合成探针,通过基因组文库筛选,成功获得一个与*SLG*连锁的,编码包含激酶结构域的基因<sup>[13]</sup>。该基因在柱头乳突细胞中特异表达,并在开花时表达量达到最大<sup>[14]</sup>,编码的蛋白质结构包括3个主要部分:胞外域(也叫*S*域)、跨膜结构域和胞内激酶域。在不同*S*等位基因间,胞外域表现出高度多态性,其氨基酸序列歧异度能够达到30%。在同一*S*位点中,*SLG*与*SRK*胞外域DNA序列相似度能达到90%以上,表现为高度同源<sup>[13,15-17]</sup>。当*SRK*胞外域被*SLG*替换后,植物表现为自交亲和性(Self-compatibility, SC)<sup>[18]</sup>。

首先,人们并不能确定*SRK*和*SLG*中哪个是雌蕊SI决定因子,主要是因为两者DNA序列高度相似,并且都在乳突细胞中特异表达,等位基因间都呈现高度多态性。通过基因沉默抑制*SRK*表达后,发现*SRK*和*SLG*表达都被抑制<sup>[19]</sup>。随后,Takasaki等<sup>[20]</sup>将*SRK-9*基因转入*B. rapa*植株,该植株能够抑制*S-9*纯合子植株花粉萌发和生长,而转*SLG-9*基因植株却不能抑制。此外,*SLG*编码区DNA序列缺失的植株及*S*位点没有*SLG*基因的植株都表现SI<sup>[16,21]</sup>。这些结果说明*SRK*就是芸薹属SI雌蕊决定因子。

研究发现,转入*SRK-9*和*SLG-9*的*B. rapa*植株比只转入*SRK-9*的植株表现出更强的SI<sup>[20]</sup>。但是,转入*SRK-910*和*SLG-910*的*B. napus*却没有观察到相似结果<sup>[22]</sup>。说明虽然*SLG*不是SI反应必要因子,但是它能够强化一些*S*基因型植株的SI。Dixit等<sup>[23]</sup>发现,在2个自交亲和的*B. oleracea*植株中,*SLG*表达量很低,而*SRK*虽然能够正常表达,但是不能形成*SRK*蛋白。

### 1.3 花粉决定因子

芸薹属SI花粉决定因子为富含半胱氨酸蛋白(*S*-locus cysteine-rich protein, SCR)/(*S*-locus protein 11, SP11),是雌蕊SI决定因子*SRK*的配体<sup>[24-25]</sup>。SCR/SP11分子量较小,由50个左右氨基酸组成,

在花药绒毡层特异表达。随着花粉发育、绒毡层降解,SCR/SP11 附着在花粉表面。在不同等位基因之间,SCR/SP11 脱氧核苷酸序列呈现高度多态性,不同等位基因 DNA 序列相似度小于 50%<sup>[24,26-29]</sup>。同时,不同等位基因的蛋白质产物之间,也存在一些保守氨基酸序列,例如,8 个高度保守的半胱氨酸序列,第 1、2 半胱氨酸之间的甘氨酸序列,以及第 3、4 半胱氨酸之间的芳香族氨基酸残基等<sup>[24,26,29-30]</sup>。

#### 1.4 SCR/SP11 等位基因间显隐性关系

由于 SCR/SP11 在孢子体绒毡层细胞中形成,植株携带的 1 对复等位基因 SCR/SP11 存在显隐性关系。根据 SCR/SP11 等位基因显隐性关系,可以把 SCR/SP11 基因分成 2 类:花粉显性 S 基因型(Class I)和花粉隐性 S 基因型(Class II)。一般情况下,Class I 基因相对 Class II 基因表现为显性<sup>[31-32]</sup>。Class I 等位基因之间,表现为共显性或者显隐性关系。Class II 等位基因之间存在显隐性关系<sup>[33]</sup>。在含有 Class I 和 Class II 的 SCR/SP11 杂合子植株中,Class I 的 SCR/SP11 能够在植株绒毡层中正常表达,而 Class II 的 SCR/SP11 却无法表达;但是在 Class II 的 SCR/SP11 纯合子植株中,这些 Class II 的 SCR/SP11 是能够表达的。这说明 Class II SCR/SP11 的表达受到 Class I SCR/SP11 抑制。研究发现,在携带 2 个不同 Class II SCR/SP11 的杂合子植株中,被抑制表达的 SCR/SP11 基因启动子区域在绒毡层中发生高度甲基化<sup>[34]</sup>,但是该甲基化形成原理尚不清楚;在同时携带 Class I 和 Class II SCR/SP11 杂合子植株中,被抑制表达 Class II SCR/SP11 基因启动子区域在绒毡层细胞中也发生高度甲基化,并且 Class I S 位点序列能够形成一个 sRNA,该 sRNA 负责调控该序列甲基化的发生,并且该 sRNA 序列与 Class II SCR/SP11 基因启动子区域一段 DNA 序列高度同源<sup>[35]</sup>。这说明在不同类型杂合子中,SCR/SP11 表达调控机理存在差异。

## 2 芸薹属其他参与 SI 反应的因子

### 2.1 M 位点蛋白激酶

M 位点蛋白激酶(MLPK)是一个膜锚定胞质蛋白激酶,是利用经典遗传学方法分析 SC 品种“Yellow Sarson”所获得<sup>[36]</sup>。MLPK 基因编码蛋白质具有 2 种异构体,且都能与 SRK 作用<sup>[37]</sup>。在 mlpk 突变体植株乳突细胞中转入野生型 MLPK 基因,能

够使这些乳突细胞重新抑制自身花粉萌发和生长,表现为 SI。一般认为,在自交授粉反应中,MLPK 与 SRK 直接作用,形成 MLPK-SRK 受体,传递 SI 反应<sup>[37]</sup>。将反义 MLPK 基因转入甘蓝也能引起自交亲和性突变<sup>[38]</sup>。但是,在转入野生型 MLPK 基因的 mlpk 突变体植株中并没有发现 MLPK 与 SRK 直接作用的证据,说明两者作用关系还需要进一步研究。

### 2.2 臂展重复蛋白

臂展重复蛋白(Armadillo repeat containing protein, ARC1)是通过酵母双杂筛选获得的,一个能与 SRK 相互作用,并能够被 SRK 磷酸化的蛋白质<sup>[39]</sup>。ARC1 含有 U-box 和 ARM repeat 2 个结构域。ARC1 基因在柱头中特异表达,当 ARC1 表达被抑制后,能够部分打破 SI<sup>[40]</sup>,说明 ARC1 是 SI 正向调控因子。ARC1 具有 E3 泛素化连接酶活性,在 SI 反应中,ARC1 受到 MLPK 与 SRK 复合体作用,被磷酸化后激活泛素化途径,降解花粉萌发生长所需要的蛋白质,抑制花粉萌发<sup>[41]</sup>。

### 2.3 Exo70A1

Exo70A1 是在寻找 ARC1 的作用底物时,利用酵母双杂筛选系统获得的<sup>[42]</sup>。Exo70A1 定位在柱头乳突细胞质膜上,过量表达 Exo70A1 能够部分打破 SI,而抑制 Exo70A1 表达能够抑制花粉粘附、水合,从而使花粉不能萌发。由于 Exo70A1 是 Exocyst 复合体的一部分,该复合体主要是在动物和酵母极性分泌中起作用<sup>[43-44]</sup>,这说明 Exo70A1 参与了亲和授粉后乳突细胞分泌作用。在 SI 反应中,SRK 被激活,并引起 ARC1 磷酸化,激发泛素化途径降解 Exo70A1,导致不亲和花粉不能水合和萌发<sup>[42,45]</sup>。

## 3 芸薹属 SI 反应细胞水平上的变化

SI 涉及花粉和花柱的相互识别,其最终结果是导致不亲和花粉不能萌发。水合是花粉萌发的早期活动。在 SI 反应中,阻止乳突细胞向花粉提供水分是抑制花粉萌发的第一步<sup>[46]</sup>。Iwano 等<sup>[47]</sup>利用 GFP 技术,发现在亲和授粉时花粉与乳突细胞接触部位微丝明显变多,不亲和授粉时花粉与乳突细胞接触部位微丝发生重排。此外,亲和授粉时乳突细胞顶端微丝聚合,不亲和授粉时乳突细胞顶端微丝则减少。微丝解聚剂细胞松弛素 D 能够明显抑制亲和花粉水合和萌发,进一步说明微丝参与花粉水合过程。利用透射电镜观察发现亲和授粉时乳突细

胞顶端液泡朝花粉附着部位移动重布,不亲和授粉则会导致液泡破裂。这些结果说明不同授粉能够引起乳突细胞微丝骨架发生不同变化,进一步引起液泡位置发生改变,通过控制乳突细胞水分供给从而控制花粉水合<sup>[48]</sup>。Samuel 等<sup>[49]</sup>研究了 SI 反应中花粉和乳突细胞微管变化情况,发现亲和授粉后,微管网络发生局部分解。这些研究结果对于我们认清 SI 信号级联反应具有重要意义。

## 4 拟南芥 SI 的相关研究

拟南芥属于拟南芥属,与芸薹属植物同属十字花科,亲缘关系较近。研究拟南芥 SI 机理,有助于揭示芸薹属 SI 机理。拟南芥是常用的模式植物,具有个体小、生活史短、易转化等特点。但是拟南芥是 SC 的,为了获得 SI 拟南芥植株,将琴叶拟南芥 *SP11/SCR* 和 *SRK* 基因克隆转入拟南芥 C24 生态型后,使该植株成功获得稳定 SI<sup>[50]</sup>。利用该 SI 系统,发现一些与芸薹属 SI 不一样的现象。

在拟南芥中,*AtAPK1b* 基因与芸薹属 *MLPK* 基因高度同源,分布于拟南芥 2 号染色体上,其位置与 *B. rapa* *MLPK* 基因所在位置相近。但是抑制 *AtAPK1b* 基因表达后,并不能减弱拟南芥 *SP11/SCR-SRK* 植株 SI 表型,说明 *AtAPK1b* 并不是拟南芥 *SP11/SCR-SRK* 植株 SI 反应必须因子<sup>[51]</sup>。此外,比较拟南芥和琴叶拟南芥基因组发现,在拟南芥 C24 生态型中,只存在 *ARC1* 基因部分序列片段,并且在这些片段之间嵌有一些其他基因序列<sup>[51-52]</sup>。由于拟南芥 C24 生态型转入 *SP11/SCR-SRK* 基因后能获得稳定 SI,说明在拟南芥 SI 反应中,也不需要 *ARC1* 蛋白参与<sup>[53-54]</sup>。同时,在拟南芥基因组还发现一个与 *B. napus* *ARC1* 高度同源的基因 *AtPUB17*,该基因编码的蛋白质属于植物 *U-Box* 家族,抑制该基因后同样不影响拟南芥 *SP11/SCR-SRK* 植株 SI 表型<sup>[53]</sup>,进一步说明 *ARC1* 蛋白不参与拟南芥 SI 反应。此外,研究发现参与芸薹属 SI 反应的 Exo70A1 同样不参与拟南芥 SI 反应。利用转基因手段过量表达 *AtExo70A1* 后,拟南芥 *SP11/SCR-SRK* 植株 SI 表型没有发生改变<sup>[51]</sup>。这说明芸薹属 SI 反应中 *MLPK-ARC1-Exo70A1* 级联反应可能并没有参与拟南芥 SI 反应。这提示在拟南芥植物 SI 反应中,可能存在其他路径<sup>[55-56]</sup>。当然,也不能排除在这些与芸薹属 SI 反应因子基因高度同源的基因,具有不同的

功能<sup>[51]</sup>。

将 *SP11/SCR-SRK* 基因转入拟南芥 Col-0 生态型,植株只在成熟的花蕾和开花早期表现 SI<sup>[54]</sup>。利用化学诱变的方法,从 Col-0 *SP11/SCR-SRK* 后代中筛选到具有稳定 SI 表型的植株<sup>[57]</sup>。研究发现在该类具有稳定 SI 表型植株中,RNA 依赖型 RNA 聚合酶 RDR6 失活。RDR6 主要在反式作用元件干扰 RNAs (Trans-acting short interfering RNA, ta-siRNAs) 形成过程中起作用。另外,ARGONAUTE7 是 RDR6 下游调控因子,专门负责生长素反应因子 (Auxin response factor, ARF) 的反式作用元件 ta-siRNAs 的形成。当 ARGONAUTE7 失去功能后,Col-0 *SP11/SCR-SRK* 植株也表现出稳定的型 SI 表<sup>[56]</sup>。利用转基因方法在 Col-0 *SP11/SCR-SRK* 植株中过量表达 *ARF3* 基因也能使其获得稳定的 SI 表型<sup>[57]</sup>。这些研究结果表明,生长素参与了拟南芥 SI 反应。

## 5 展望

近年来,芸薹属 SI 研究取得一系列重要进展,对 SI 反应基本路径有了一定认识。未来相关研究可能会集中在 *SCR/SP11* 显隐性调控机制,SI 识别后信号传递路径,以及芸薹属和拟南芥属 SI 是否具有相同信号传递路径等方面。这些工作对进一步揭示芸薹属 SI 调控机理具有重要作用。

### 参考文献:

- [1] MORINAGA T. Interspecific hybridization in *Brassica*: I. The cytology of F<sub>1</sub> hybrids of *B. napella* and various other species with 10 chromosomes [J]. Cytologia, 1929, 1: 16-27.
- [2] MORINAGA T. Interspecific hybridization in *Brassica*: VI. The cytology of F<sub>1</sub> hybrids of *B. juncea* and *B. nigra* [J]. Cytologia, 1934, 6: 62-67.
- [3] 崔群香,刘银娣,张伟. 普通白菜自交不亲和系选育及利用 [J]. 江苏农业科学, 2013, 41(12): 150-152.
- [4] 赵志刚. 人工合成的甘蓝型油菜自交亲和性分析 [J]. 江苏农业科学, 2013, 41(8): 95-98.
- [5] 潘永飞,陈智超,潘跃平. 不同类型甘蓝制种父母本定植比例试验 [J]. 江苏农业科学, 2014, 42(12): 214-215.
- [6] ANDERSON M A, CORNISH E C, MAU S L, et al. Cloning of cDNA for a stylar glycoprotein associated with expression of self-incompatibility in *Nicotiana glauca* [J]. Nature, 1986, 321: 38-44.
- [7] BREDEMEIJER G M M, BLAAS J. S-specific proteins in styles of self-incompatible *Nicotiana glauca* [J]. Theor Appl Genet, 1982, 59(2): 185-190.
- [8] NASRALLAH M E, WALLACE D H. Immunochemical detection of

- antigens in self-incompatibility genotypes of cabbage [J]. *Nature*, 1967, 213:700-701.
- [9] NISHIO T, HINATA K. Analysis of S specific proteins in stigma of *Brassica oleracea* L. by isoelectric focusing [J]. *Heredity*, 1977, 38:391-396.
- [10] SUZUKI T, KUSABA M, MATSUSHITA M, et al. Characterization of *Brassica* S-haplotypes lacking S-locus glycoprotein [J]. *FEBS Lett*, 2000, 482:102-108.
- [11] TAKASAKI T, HATAKEYAMA K, SUZUKI G, et al. The S receptor kinase determines self-incompatibility in *Brassica* stigma [J]. *Nature*, 2000, 403:913-916.
- [12] WALKER J C, ZHANG R. Relationship of a putative receptor protein kinase from maize to the S-locus glycoproteins of *Brassica* [J]. *Nature*, 1990, 345:743-746.
- [13] STEIN J C, HOWLETT B, BOYES D C, et al. Molecular cloning of a putative receptor protein kinase gene encoded at the self-incompatibility locus of *Brassica oleracea* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, 88:8816-8820.
- [14] NASRALLAH J B, STEIN J C, KANDASAMY M K, et al. Signaling the arrest of pollen tube development in self-incompatible plants [J]. *Science*, 1994, 266:1505-1508.
- [15] HATAKEYAMA K, TAKASAKI T, WATANABE M, et al. High sequence similarity between *SLG* and the receptor domain of *SRK* is not necessarily involved in higher dominance relationships in stigma in self-incompatible *Brassica rapa* L. [J]. *Sex Plant Reprod*, 1998, 11:292-294.
- [16] SATO K, NISHIO T, KIMURA R, et al. Coevolution of the S-locus genes *SRK*, *SLG* and *SP11/SCR* in *Brassica oleracea* and *B. rapa* [J]. *Genetics*, 2002, 162:931-940.
- [17] WATANABE M, TAKASAKI T, TORIYAMA K, et al. A high degree of homology exists between the protein encoded by *SLG* and the S receptor domain encoded by *SRK* in self-incompatible *Brassica campestris* L. [J]. *Plant Cell Physiol*, 1994, 35:1221-1229.
- [18] FUJIMOTO R, SUGIMURA T, NISHIO T. Gene conversion from *SLG* to *SRK* resulting in self-compatibility in *Brassica rapa* [J]. *FEBS Lett*, 2006, 580:425-430.
- [19] CONNER J A, TANTIKANJANA T, STEIN J C, et al. Transgene-induced silencing of S locus genes and related genes in *Brassica* [J]. *Plant J*, 1997, 11:809-823.
- [20] TAKASAKI T, HATAKEYAMA K, SUZUKI G, et al. The S receptor kinase determines self-incompatibility in *Brassica stigma* [J]. *Nature*, 2000, 403:913-916.
- [21] SUZUKI T, KUSABA M, MATSUSHITA M, et al. Characterization of *Brassica* S-haplotypes lacking S-locus glycoprotein [J]. *FEBS Lett*, 2000, 482:102-108.
- [22] SILVA N F, STONE S L, CHRISTIE L N, et al. Expression of the S receptor kinase in self-incompatible *Brassica napus* cv. Westar leads to the allele-specific rejection of self-incompatible *Brassica napus* pollen [J]. *Mol Genet Genom*, 2001, 265:552-559.
- [23] DIXIT R, NASRALLAH M E, NASRALLAH J B. Post-transcriptional maturation of the S receptor kinase of *Brassica* correlates with co-expression of the S-locus glycoprotein in the stigmas of two *Brassica* strains and in transgenic tobacco plants [J]. *Plant Physiol*, 2000, 124:297-311.
- [24] SCHOPFER C R, NASRALLAH M E, NASRALLAH J B. The male determinant of self-incompatibility in *Brassica* [J]. *Science*, 1999, 286:1697-1700.
- [25] SUZUKI G, KAI N, HIROSE T, et al. Genomic organization of the S locus: identification and characterization of genes in *SLG/SRK* region of S<sub>9</sub> haplotype of *Brassica campestris* (syn. *rapa*) [J]. *Genetics*, 1999, 153:391-400.
- [26] OKAMOTO S, SATO Y, SAKAMOTO K, et al. Distribution of similar self-incompatibility (S) haplotypes in different genera, *Raphanus* and *Brassica* [J]. *Sex Plant Reprod*, 2004, 17:33-39.
- [27] SATO K, NISHIO T, KIMURA R, et al. Coevolution of the S-locus genes *SRK*, *SLG* and *SP11/SCR* in *Brassica oleracea* and *B. rapa* [J]. *Genetics*, 2002, 162:931-940.
- [28] SCHOPFER C R, NASRALLAH J B. Self-incompatibility prospects for a novel putative peptide-signaling molecule [J]. *Plant Physiol*, 2000, 124: 935-939.
- [29] WATANABE M, ITO A, TAKADA Y, et al. Highly divergent sequences of the pollen self-incompatibility (S) gene in class-I S haplotypes of *Brassica campestris* (syn. *rapa*) L. [J]. *FEBS Lett*, 2000, 473:139-144.
- [30] TAKAYAMA S, SHIBA H, IWANO M, et al. The pollen determinant of self-incompatibility in *Brassica campestris* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97:1920-1925.
- [31] THOMPSON K F, Taylor J P. Non-linear dominance relationships between S alleles [J]. *Heredity*, 1966, 21:345-362.
- [32] HATAKEYAMA K, WATANABE M, TAKASAKI T, et al. Dominance relationships between S-allele in self-incompatible *Brassica campestris* L. [J]. *Heredity*, 1998, 80:241-247.
- [33] KAKIZAKI T, TAKADA Y, ITO A, et al. Linear dominance relationship among four class-II S haplotypes in pollen is determined by the expression of *SP11* in *Brassica* self-incompatibility [J]. *Plant Cell Physiol*, 2003, 44:70-75.
- [34] SHIBA H, KAKIZAKI T, IWANO M, et al. Dominance relationships between self-incompatibility alleles controlled by DNA methylation [J]. *Nat Genet*, 2006, 38:297-299.
- [35] TARUTANI Y, SHIBA H, IWANO M, et al. Trans-acting small RNA determines dominance relationships in *Brassica* self-incompatibility [J]. *Nature*, 2010, 466:983-987.
- [36] HINATA K, OKAZAKI K, NISHIO T. Gene analysis of self-compatibility in *Brassica campestris* var. yellow sarson (a case of recessive epistatic modifier) [M]. Paris: Int Rapeseed Conf, 1983: 354-359.
- [37] KAKITA M, MURASE K, IWANO M, et al. Two distinct forms of M-locus protein kinase localize to the plasma membrane and interact directly with S-locus receptor kinase to transduce self-in-

- compatibility signaling in *Brassica rapa* [J]. *Plant Cell*,2007,19: 3961-3973.
- [38] 何绍敏,李春雨,兰彩耘,等. 转 MLPK 反义基因对甘蓝自交不亲和性的影响[J]. *园艺学报*,2015,42(2):252-262.
- [39] GU T,MAZZURCO M,SULAMAN W,et al. Binding of an arm repeat protein to the kinase domain of the S-locus receptor kinase [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*,1998,95:382-387.
- [40] STONE S L,ARNOLDO M A,GORING D R. A breakdown of *Brassica* self-incompatibility in ARC1 antisense transgenic plants [J]. *Science*,1999,286:1729-1731.
- [41] STONE S L,ANDERSON E M,MULLEN R T,et al. ARC1 is an E3 ubiquitin ligase and promotes the ubiquitination of proteins during the rejection of self-incompatible *Brassica pollen* [J]. *Plant Cell*,2003,15:885-889.
- [42] SAMUEL M A,CHONG Y T,HAASEN K E,et al. Cellular pathways regulating responses to compatible and self-incompatible pollen in *Brassica* and *Arabidopsis* stigmas intersect at Exo70A1, a putative component of the exocyst complex [J]. *Plant Cell*,2009,21:2655-2671.
- [43] MUNSON M,NOVICK P. The exocyst defrocked, a framework of rods revealed [J]. *Nat Struct Mol Biol*,2006,13:577-581.
- [44] SYNEK L,SCHLAGER N,ELIAS M,et al. AtEXO70A1, a member of a family of putative exocyst subunits specifically expanded in land plants, is important for polar growth and plant development [J]. *Plant J*,2006,48:54-72.
- [45] 曹明明,杨佳,李晓屿,等. 羽衣甘蓝 ARC1 与 Exo70A1 蛋白相互作用结构域的分析与鉴定 [J]. *园艺学报*,2015,42(4): 791-798.
- [46] ELLEMAN C J,DICKINSON H G. Pollen-stigma interactions in Brassica. IV. Structural reorganization in the pollen grains during hydration [J]. *J Cell Sci*,1986,80:141-157.
- [47] IWANO M,SHIBA H,MATOBA K,et al. Actin dynamics in papilla cells of *Brassica rapa* during self-and cross-pollination [J]. *Plant Physiol*,2007,144:72-81.
- [48] IWANO M,TAKAYAMA S. Self/non-self discrimination in angiosperm self-incompatibility [J]. *Curr Opin Plant Biol*,2012,15: 78-83.
- [49] SAMUEL M A,TANG W,JAMSHED M,et al. Proteomic analysis of *Brassica* stigmatic proteins following the Self-incompatibility reaction reveals a role for microtubule dynamics during pollen responses [J]. *Molecular & Cellular Proteomics*,2011,10:M111. 011338.
- [50] NASRALLAH M E,LIU P,SHERMAN-BROYLES S,et al. Natural variation in expression of self-incompatibility in *Arabidopsis thaliana*: implications for the evolution of selfing [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*,2004,101:16070-16074.
- [51] KITASHIBA H,LIU P,NISHIO T,et al. Functional test of *Brassica* self-incompatibility modifiers in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*,2011,108:18173-18178.
- [52] INDRIOLO E,THARMAPALAN P,WRIGHT S I,et al. The ARC1 E3 ligase gene is frequently deleted in self-compatible *Brassicaceae* species and has a conserved role in *Arabidopsis lyrata* self-pollen rejection [J]. *Plant Cell*,2012,24:4607-4620.
- [53] BOGGS N A,DWYER K G,SHAH P,et al. Expression of distinct self-incompatibility specificities in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Genetics*,2009,182:1313-1321.
- [54] NASRALLAH M E,LIU P,NASRALLAH J B. Generation of self-incompatible *Arabidopsis thaliana* by transfer of two S locus genes from *A. lyrata* [J]. *Science*,2002,297:247-249.
- [55] REA A C,LIU P,NASRALLAH J B. A transgenic self-incompatible *Arabidopsis thaliana* model for evolutionary and mechanistic studies of crucifer self-incompatibility [J]. *J Exp Bot*, 2010,61: 1897-1906.
- [56] TANTIKANJANA T,RIZVI N,NASRALLAH M E,et al. A dual role for the S-locus receptor kinase in self-incompatibility and pistil development revealed by an *Arabidopsis* rdr6 mutation [J]. *Plant Cell*,2009,21:2642-2654.
- [57] TANTIKANJANA T,NASRALLAH J B. Non-cell-autonomous regulation of crucifer self-incompatibility by auxin response factor ARF3 [J]. *Proc Natl Acad Sci*,2012,109:19468-19473.

(责任编辑:张震林)