

## 甜瓜属线粒体基因组的父系遗传特性

赵娟, 沈佳, 李海梅, 娄群峰, 李季, 陈劲枫\*

(南京农业大学园艺学院, 作物遗传与种质创新国家重点实验室, 南京 210095)

**摘要:** 为分析甜瓜属线粒体基因组的遗传特性, 选取甜瓜属 11 个不同种植物为试验材料, 采用成熟花粉 DAPI 压片染色方法结合树脂半薄切片 MTG-DAPI 双染色技术, 观察花粉贴壁期和成熟期细胞中的线粒体分布。结果显示, 所涉及的 11 种甜瓜属植物均同黄瓜一样, 成熟花粉细胞生殖核周围或精细胞中存在线粒体 DNA; 而作为对照的南瓜和西葫芦的花粉细胞发育到成熟期时生殖核周围没有任何细胞器 DNA。上述结果表明, 甜瓜属植物线粒体 DNA 有可能通过花粉进行遗传和散布。这个结果将线粒体基因组父系遗传特性扩展到甜瓜属, 为进一步探究植物线粒体基因组的父系遗传机制奠定基础。

**关键词:** 甜瓜属; 父系遗传; 线粒体; MTG-DAPI 双染色

**中图分类号:** S 642.2

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2014) 11-2250-09

## Detection of the Paternal Mitochondrial Inheritance in *Cucumis*

ZHAO Juan, SHEN Jia, LI Hai-mei, LOU Qun-feng, LI Ji, and CHEN Jin-feng\*

(College of Horticulture, the State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

**Abstract:** Molecular analyses of cytoplasmic DNA are useful tools for evaluating the systematic position of one genus. The determination of chloroplast and mitochondria inheritance is a pre-requisite for the use of organelle DNA. For the vast majority of angiosperm, mitochondria are maternally transmitted. However study showed that mitochondria of cucumber (*Cucumis sativus* L.) and melon (*C. melo* L.) are paternally transmitted. In order to study the unique model for organellar genetics, we detected the modes of mitochondrial inheritance of eleven different species in *Cucumis* by cytological observation here. Organellar DNA in mature pollen grains was observed by 4',6-diamidino-2-phenylindole (DAPI) fluorescence microscopy combined with the conventional "squash method". And then mitochondrial DNA in premature and mature pollen grains was observed by 7 100 resin sections double-stained with DAPI and Mito traker green (MTG) fluorescence microscopy. All thirteen species were classified into two types based on the presence or absence of mitochondrial DNA in mature generative cells or sperm cells. Eleven species in *Cucumis* could be grouped together with cucumber, which only had mitochondrial DNA, while pumpkin and squash had neither mitochondrial nor plastid DNA. The presence or absence of mitochondrial DNA corresponded to paternal/biparental inheritance or maternal inheritance of mitochondrial. So the result

**收稿日期:** 2014-07-14; **修回日期:** 2014-11-03

**基金项目:** 国家自然科学基金重点项目 (31430075); 国家自然科学基金面上项目 (31071801); 国家重点基础研究发展计划项目 (2012CB113900); '863' 计划专项 (2012AA100202); 公益性行业 (农业) 科研专项 (201403032); 国家科技支撑计划项目 (2013BAD01B04-10)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: [jfchen@njau.edu.cn](mailto:jfchen@njau.edu.cn))

revealed that all the species in *Cucumis* used here had the potential for paternal mitochondrial inheritance, while the control materials displayed maternal cytoplasmic inheritance. These data provide a foundation for further studies on the molecular mechanisms of mitochondrial paternal inheritance in angiosperms.

**Key words:** *Cucumis*; paternal inheritance; mitochondrial; MTG-DAPI double-stain

线粒体和叶绿体是植物细胞中含有遗传物质的细胞器, 它们分散存在于细胞质之中, 世代遗传不遵循孟德尔遗传规律, 并且根据后代细胞器基因组来自于母本、父本和双亲, 分为单亲母系、单亲父系以及双亲遗传。Correns (1909) 在天竺葵 (*Pelargonium zonale*) 中发现了非孟德尔遗传现象, 后来又有研究指出植物花粉粒中缺少可遗传的质体, 引起了研究者的注意 (Heifetz, 2000)。经长期探索至今已经有 600 多个种 (属) 的被子植物的细胞质遗传方式得到确定, 并发现在所有的被子植物中质体大多数 (81%) 都是单亲母系遗传 (Mogensen, 1996; Birky, 2008)。

而关于线粒体遗传方式的探索则是在发现线粒体有 DNA 之后 (Nass & Nass, 1963), 并且首先开始于动物线粒体遗传研究 (Dawid & Blackler, 1972), 动物中线粒体呈现出严格的母系遗传。之后大量研究显示了植物线粒体比质体更严格的母系遗传方式, 至今所研究的被子植物中, 已报道的只有衣藻属 (Nakamura, 2010)、甜瓜 (Havey et al., 1998)、黄瓜 (Calderon et al., 2012) 和吊兰 (Zhang, 2003) 等极少数植物存在父系遗传或双亲遗传现象。

线粒体父系遗传的植物中细胞质基因的传播和核质基因互作呈现出特殊性, 可以为细胞器基因组间信息交流研究提供重要信息 (Hu et al., 2008)。黄瓜和甜瓜的线粒体遗传方式为罕见的父系遗传, 子代线粒体基因均来自父本, 重组率相对核基因组要低, 而叶绿体 DNA 则为单亲母系遗传, 它反映由种子带来的基因流的大小 (Ennos, 1994; Shaw, 2002)。因此研究甜瓜属内其他材料的线粒体遗传方式, 查找发生父系遗传方式转变的分歧点, 对于在细胞及分子水平上深入研究细胞器的遗传机理具有很大的必要性。

细胞器基因信息是鉴定植物界属种关系的重要依据, 而确定细胞器基因组的遗传方式是进行相关分析的基础。本研究中对甜瓜属 11 种材料的成熟花粉进行了 DAPI 压片, 染色观察其细胞器 DNA 信息的存在情况, 以确定是否存在细胞器父系遗传的可能, 进而运用 MTG-DAPI 双染色体系, 同时选择贴壁期和成熟期两个时期的花粉进行观察, 用以进一步区分 DAPI 压片染色中生殖核周围存在基因组的细胞器是线粒体还是叶绿体, 从而确定甜瓜属线粒体基因组的父系遗传特性, 为进一步探索线粒体父系遗传植物中线粒体持续存在甚至发生增长的生理机制及在线粒体母系遗传植物中验证线粒体如何消失的假说提供线索。

## 1 材料与amp;方法

### 1.1 材料

选择葫芦科甜瓜属中甜瓜 (*Cucumis melo*)、越瓜 [*Cucumis melo* L. var. *conomon* (Thunb.) Makino]、黄瓜变种 (*C. sativus* var. *xishuangbannensis*、*C. sativus* var. *hardwickii*)、酸黄瓜 (*C. hystrix*)、甜瓜属内黄瓜的野生近缘种 (*C. dipsaceus*、*C. anguria*、*C. myriocarpus*、*C. africanus*、*C. metuliferus* 和 *C. sagittatus*) 共 11 个种的材料进行 DAPI 染色和半薄切片双染色, 同时选择葫芦科的西葫芦 (*Cucurbita pepo* L.) 和南瓜 (*Cucurbita moschata* D.) 作为对照 (表 1)。

所有的材料均于 2013 年 3 月上旬播种在含有基质的营养钵中, 经 40 d 苗期生长后定植在南京农业大学江浦园艺试验田的塑料大棚中栽培并取雄花花蕾。

表 1 MTG-DAPI 双染色试验材料  
Table 1 Materials for MTG-DAPI double staining

编号 Code	名称 Name
A	酸黄瓜 <i>Cucumis hystrix</i> Chakrav.
B	哈氏黄瓜 <i>Cucumis sativus</i> L. var. <i>hardwickii</i> (Royle) Gabaev
C	西双版纳黄瓜 <i>Cucumis sativus</i> L. var. <i>xishuangbannensis</i> Qi et Yuan
D	甜瓜 <i>Cucumis melo</i> L. subsp. <i>melo</i>
E	越瓜 <i>Cucumis melo</i> L. var. <i>conomon</i> (Thunb.) Makino
F	黄瓜野生近缘种 <i>Cucumis dipsaceus</i> Ehrenb. ex Spach
G	黄瓜野生近缘种 <i>Cucumis sagittatus</i> Peyr.
H	黄瓜野生近缘种 <i>Cucumis myriocarpus</i> Naudin
I	黄瓜野生近缘种 <i>Cucumis africanus</i> L. f.
J	黄瓜野生近缘种 <i>Cucumis anguria</i> L.
K	非洲角 <i>Cucumis metuliferus</i> E. Mey. ex Naudin
M	南瓜 <i>Cucurbita moschata</i> Duchesne ex Poir.
N	西葫芦 <i>Cucurbita pepo</i> L.

## 1.2 方法

### 1.2.1 DAPI 压片染色

DAPI (4',6-二脒基-2-苯基) 可以对 DNA 进行染色, 使用 DAPI 染色对成熟花粉细胞进行观察, 若能在细胞质中观察到生殖核周围的细胞器 DNA, 则表示此处存在线粒体或者叶绿体。操作步骤参照 Zhang 等 (2003) 的方法: 采集所有材料的成熟新鲜雄花花朵放于铺有湿润吸水纸的培养皿中, 取干净载玻片, 滴加戊二醛固定液和 DAPI 染色液各 10  $\mu\text{L}$ , 取一个花药放置在混合液中, 用镊子挤压出花粉, 盖上盖玻片, 铺上滤纸, 用拇指用力向一个方向挤压 (不可多次挤压), 黑暗条件下静置 2 min, 待 DAPI 与 DNA 充分结合后, 置于荧光显微镜下, 选择紫外激发光进行观察。

### 1.2.2 MTG-DAPI 双染色

由于 DAPI 压片染色的结果不能区分具体是线粒体还是叶绿体, 所以运用 Technovit 7100 树脂半薄切片 MTG-DAPI 双染色技术, 通过对 DNA 及线粒体膜进行特异染色来区分花粉生殖细胞核周围的细胞器基因来源。

运用醋酸洋红染色确定花粉的发育时期, 选择贴壁期和成熟期的花粉进行 Technovit 7100 树脂半薄切片制样 (Sodmergen et al., 2002)。切片完成后依据植物花粉壁对荧光染色剂的吸附情况以确定是否需要用 TBO (甲苯胺蓝) 染料进行预处理。具体操作步骤为将脱树脂处理过的切片转移到 5  $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$  TBO (甲苯胺蓝粉末溶于 70%乙醇) 染色液中染色 40 min。本研究中不需要用 TBO 进行处理的材料有 *C. melo* L. subsp. *melo*、*C. melo* L. subsp. *conomon*、*C. sagittatus*、*C. africanus* 和 *C. anguria*, 其他材料的花粉需要用 TBO 进行预染色处理。

MTG (Mito tracker green) 是线粒体膜特异染料, 可以对线粒体结构进行确认。预染色结束后进行 MTG 染色。贴壁期花粉细胞的染色条件为: 在 20  $\text{nmol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MTG 工作液 (MTG 储液为 1  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 Mito Tracker Green FM™ 的 DMSO (二甲基亚砜) 溶液, 无水乙醇稀释 MTG 储液 50 000 倍即为 MTG 工作液) 中静置 30 min。成熟期花粉细胞的染色条件为 2  $\times 10^{-5}$   $\text{nmol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MTG 工作液染色 10 min。MTG 染色结束后将切片置于摇床上, 在 50%乙醇中清洗 3 min, 再在蒸馏水中清洗 3 min, 最后用滤纸吸除多余的水分。在切片上滴加浓度为 0.1  $\mu\text{g} \cdot \text{mL}$  DAPI 溶液染色 6 min (黑暗下)。

DAPI 溶液的配制: 将 DAPI 粉末溶于 Tan buffer (含 20  $\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  Tris  $\cdot$  HCl, 0.5  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  EDTA, 1.2  $\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  亚精胺和 7  $\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\beta$ -巯基乙醇) 中配制成浓度为 100  $\text{mg} \cdot \text{mL}^{-1}$  的储存液, 使用时用

Tan buffer 将储液稀释至  $0.1 \mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 。DAPI 染色完成后的切片用吸水纸吸取染液, 即可置于荧光显微镜下观察, 先在蓝光下观察 MTG 染色结果, 再在紫外光下观察 DAPI 染色图像并拍照。

### 1.2.3 图片采集

DAPI 染色后的激发光为蓝色, MTG 激发后产生绿色荧光。为了便于对标记位点进行识别, 图像采集采用黑白模式, 所以图像中显示黑色的区域即为被染料着色的区域。

## 2 结果与分析

### 2.1 DAPI压片染色结果

细胞质中线粒体和叶绿体均含有 DNA 结构, 而且 DNA 与其结合的蛋白结构形成紧密的拟核区域, 当这个区域 DNA 与 DAPI 结合时, 经过紫外光激发, 可观察到这些细胞器 DNA 呈现的是实心点状颗粒。

本试验结果显示, 花粉经压片后发生破裂, 压片适当时会只有一个伤口, 细胞质都从这个破裂的细胞壁位置溢出, 内部包含有细胞质中的绝大部分物质, 如生殖核、营养核和各种细胞器 (图 1)。

观察发现, 细胞质着色区域中可明显区分出 1 个或 2 个染色较深的生殖细胞核和 1 个染色浅且相比生殖核分散的营养细胞核。本研究中 11 个甜瓜属植物中有 10 个是两细胞花粉, 作为对照的南瓜、西葫芦也是两细胞花粉。

由图 2 可见, *C. myriocarpus* Naudin 花粉细胞发育到成熟时, 生殖细胞核发生均等分裂并最终形成了 2 个精细胞, 所以是三细胞花粉植物, 即成熟花粉中存在 2 个精细胞核和 1 个营养细胞核。

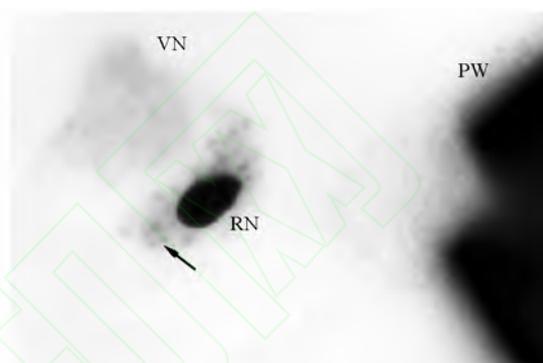


图 1 甜瓜属成熟花粉细胞的 DAPI 染色结果

箭头所示为细胞质 DNA。PW: 花粉壁; RN: 生殖细胞核; VN: 营养细胞核。

Fig. 1 DAPI-stained epifluorescence microphotograph of mature pollen grain in *Cucumis*

Arrows indicate the fluorescent spots of cytoplasmic DNA. PW: Pollen wall; RN: Reproductive nucleus; VN: Vegetative nucleus.

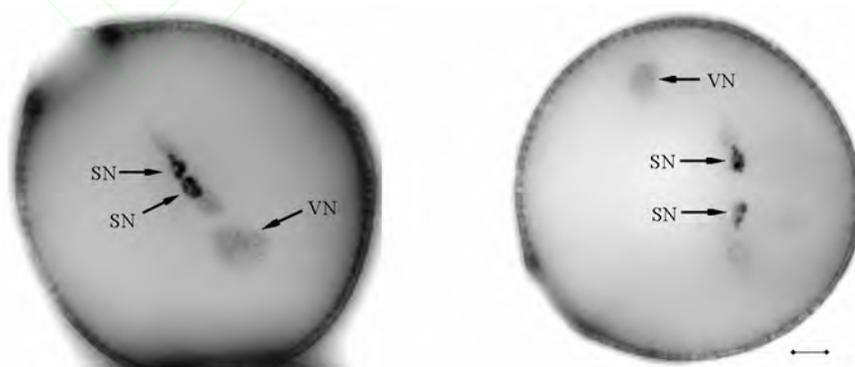


图 2 甜瓜属植物 *Cucumis myriocarpus* 花粉细胞的 DAPI 染色结果

SN: 精细胞核; VN: 营养细胞核。

Fig. 2 DAPI-stained epifluorescence microphotographs of pollen grains in *Cucumis myriocarpus*

SN: Sperm nucleus; VN: Vegetative nucleus.

由图 1 可见花粉细胞经压片和 DAPI 染色后, 在生殖细胞核或精细胞核周围存在细胞器 DNA 染色点。由图 2 可见, 三细胞花粉中 2 个精细胞核周围的细胞器 DNA 染色点的多少非常接近, 所以无论哪个精细胞与卵细胞结合, 父本的细胞器 DNA 都有传递到后代的可能。

由图 3 可见, 11 份甜瓜属植物成熟花粉生殖细胞核或精细胞核周围都存在细胞器 DNA, 所以其细胞器 DNA 都有双亲遗传或父系遗传的可能。这个结果与甜瓜属内甜瓜和黄瓜的线粒体为父系遗传的特点 (Havey et al., 1998) 一致。

而作为对照的南瓜、西葫芦成熟花粉的压片结果显示, 其生殖细胞核周围无任何颗粒状 DAPI 染色信号 (图 4), 即生殖细胞中无细胞器 DNA, 所以它们的细胞器基因组均以母系遗传的方式进行传递。

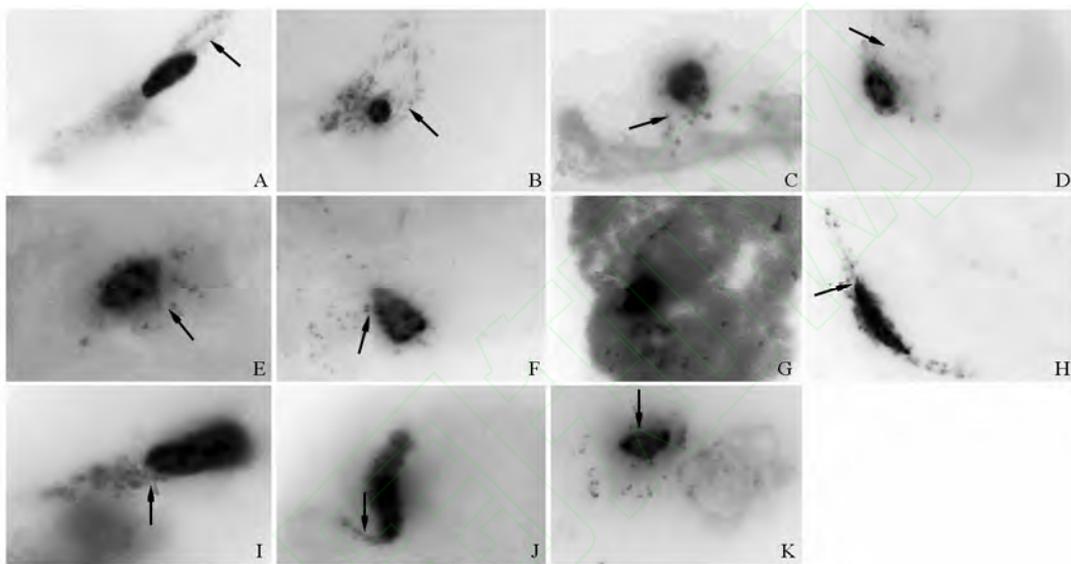


图 3 甜瓜属内不同材料的花粉 DAPI 染色结果

箭头所示为细胞质 DNA, 材料编号 A~K 参照表 1。

Fig. 3 DAPI-stained epifluorescence microphotographs of pollen grains of different species in *Cucumis*. Arrows indicate the fluorescent spots of cytoplasmic DNA. Material No. A - K were listed in Table 1.

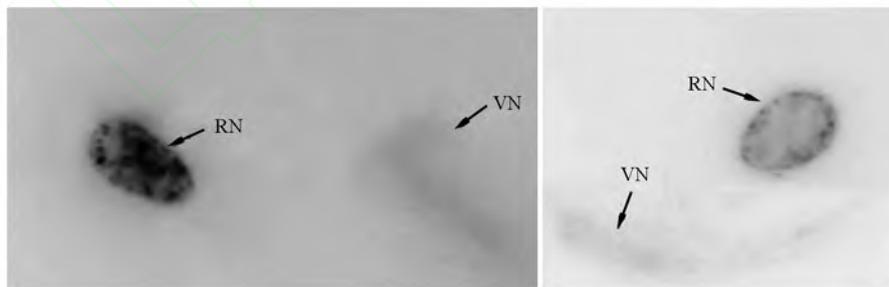


图 4 葫芦科南瓜 (左) 和西葫芦 (右) 成熟花粉细胞的 DAPI 染色结果

RN: 生殖细胞核; VN: 营养细胞核。

Fig. 4 DAPI-stained epifluorescence microphotographs of mature pollen grains in *Cucurbita moschata* (left) and *Cucurbita pepo* (right)

RN: Reproductive nucleus; VN: Vegetative nucleus.

## 2.2 MTG-DAPI双染色结果

### 2.2.1 贴壁期花粉

贴壁期花粉是由单核细胞向双核细胞转变的时期, 在这个阶段可以观察到细胞器在生殖细胞核和营养细胞核间的分布情况。由图 5 可见, 线粒体膜经荧光着色后在树脂半薄切片上呈现为点状颗粒(图 5, A2、C2 等)或不规则圆圈(图 5, B2、D2、E2 等), 这与之前的研究结果(Hu et al., 2008)一致。

贴壁期花粉细胞切片经 MTG-DAPI 双染色后显示, 生殖细胞周围存在数十个指示线粒体膜结构存在的 MTG 荧光标记, 并且这些标记与对应的 DAPI 标记重合(图 5)。该结果表明, 甜瓜属植物花粉小孢子第 1 次有丝分裂时没有将线粒体排除在生殖细胞之外, 而是被分配到了生殖细胞中, 并且这个时候的线粒体携带有 DNA。

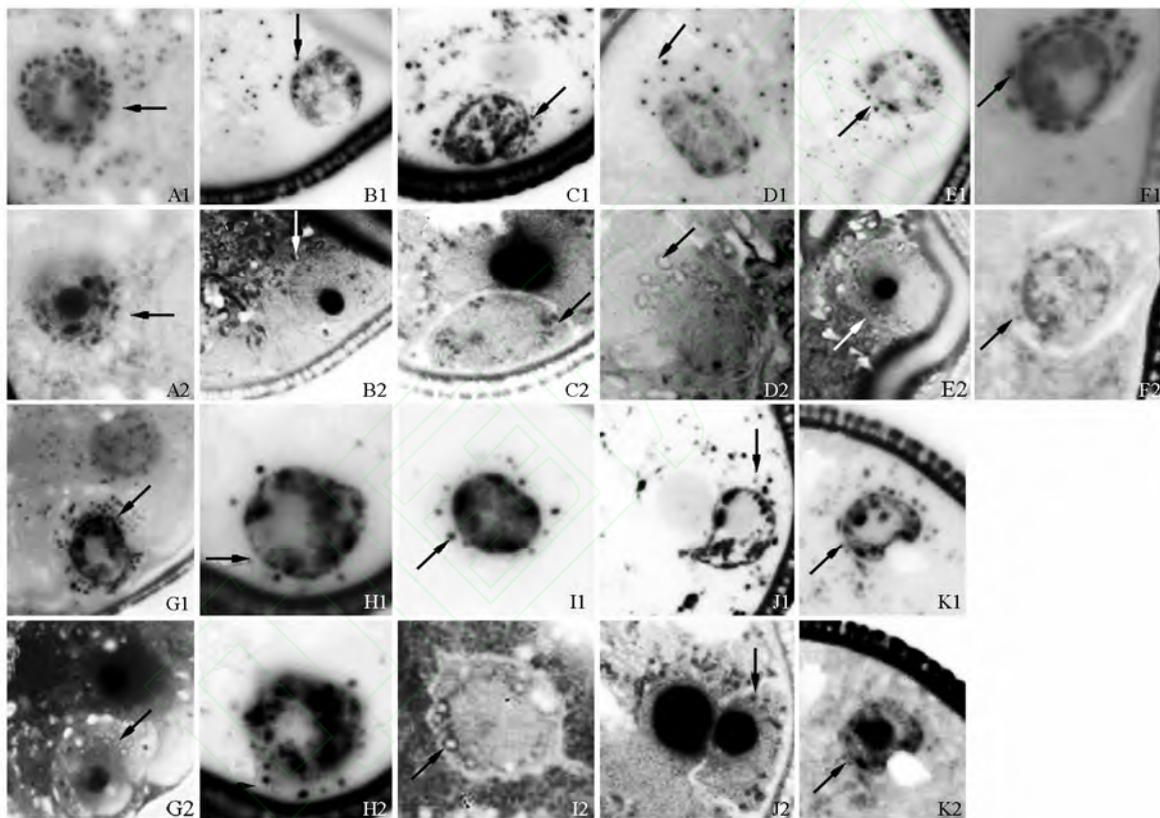


图 5 甜瓜属贴壁期花粉细胞树脂半薄切片 MTG-DAPI 染色图

箭头所示为线粒体所在位置, 材料编号 A~K 参照表 1, 编号后面的数字 1 代表 DAPI 荧光图, 2 代表 MTG 荧光图。

Fig. 5 Fluorescence color micrographs of resin sections of adherent pollens in *Cucumis* double-stained with MTG and DAPI

Arrows indicate the mitochondrial. Material No. A - K were listed in Table 1, the numbers 1 indicating the DAPI-fluorescence images and 2 indicating the MTG-fluorescence images.

### 2.2.2 成熟期花粉

由图 6 可见, 甜瓜属植物成熟期花粉细胞的 MTG 染色效果不是很好, 有些材料存在染色亮度过高无法区分单个线粒体的现象(图 6, E2, G2, I2, J2)。通过更改染色液浓度、染色时间以及染色液种类都没能解决这个问题。所以该现象产生的原因是成熟期花粉细胞中的线粒体数量多, 线粒

体膜发生了重叠。

DAPI 染色结果显示, 所有 11 种甜瓜属植物材料成熟花粉细胞生殖核周围都存在大量的细胞器 DNA, 而且这些 DAPI 信号与 MTG 信号重合 (图 6), 表明甜瓜属植物成熟花粉细胞生殖核周围的细胞器 DNA 全部是线粒体所携带, 这些线粒体 DNA 可以跟随生殖细胞进入花粉管中。叶绿体基因可能在小孢子有丝分裂或在精细胞形成的过程中被降解或排除。所以, 本研究涉及到的所有甜瓜属植物的线粒体基因组均具有双亲遗传或父系遗传的可能。

同时成熟期花粉细胞的 MTG 染色和 DAPI 染色结果相比贴壁期花粉细胞, 都存在明显的线粒体增多现象, 表明甜瓜属植物花粉细胞生殖核周围的线粒体 DNA 到花粉成熟时继续存在, 甚至有的材料发生了 DNA 增殖, 但是线粒体 DNA 在花粉发育成熟过程中的具体增幅情况, 以及下一步进入到精细胞甚至受精卵中的变化动态还不清楚。

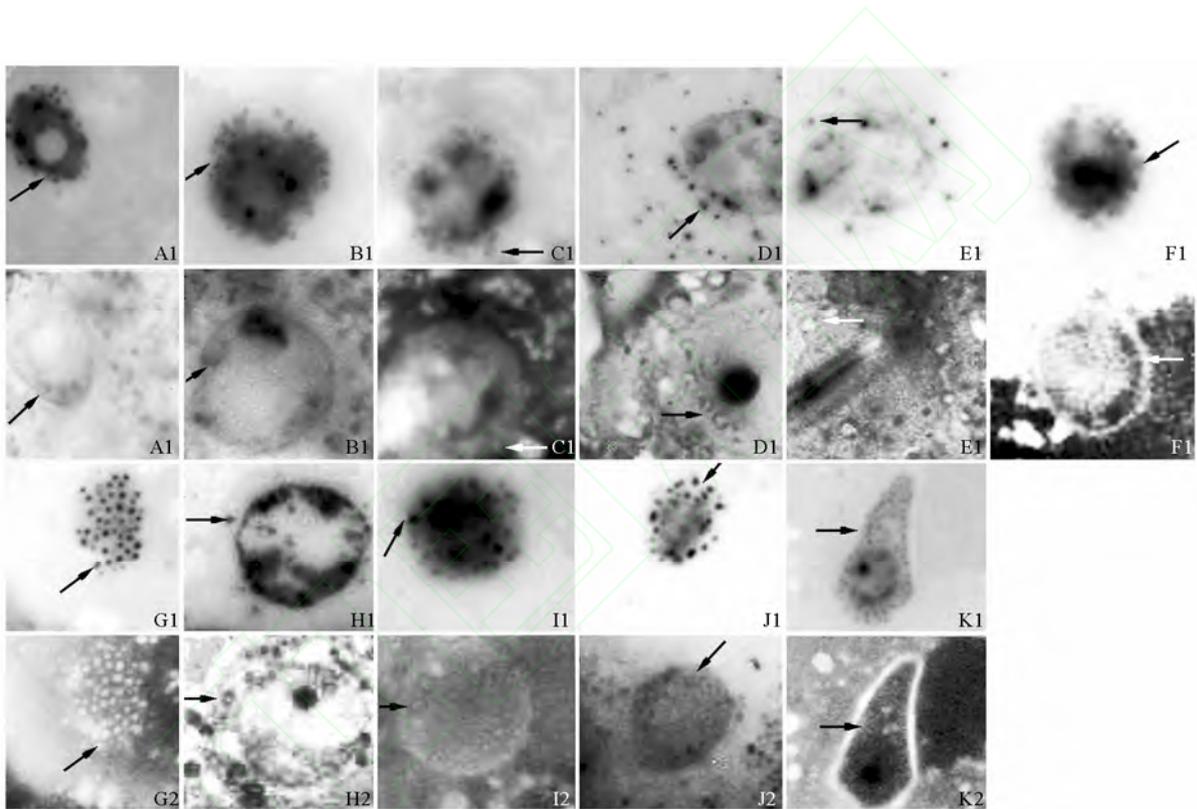


图 6 甜瓜属植物成熟花粉细胞切片 MTG-DAPI 双染色

箭头所示为线粒体所在位置, 材料编号 A~K 参照表 1, 编号后面的数字 1 代表 DAPI 荧光图, 2 代表 MTG 荧光图。

Fig. 6 Fluorescence color micrographs of resin sections of mature generative cells in *Cucumis* double-stained with MTG and DAPI

Arrows indicate the mitochondrial. Material No. A - K were listed in Table 1, the numbers 1 indicating the DAPI-fluorescence images and 2 indicating the MTG-fluorescence images.

为确认甜瓜属植物成熟花粉细胞中的线粒体分布与细胞器母系遗传植物之间的不同, 选择葫芦科南瓜和西葫芦的成熟花粉细胞切片进行了 DAPI 染色观察。如图 7 所示, 南瓜和西葫芦花粉生殖细胞中都没有任何显示细胞器 DNA 存在的荧光信号。该现象与前面成熟花粉细胞压片染色观察到的结果 (图 4) 一致, 即南瓜和西葫芦成熟花粉细胞生殖核中既不存在线粒体 DNA 也不存在叶绿体 DNA, 所以其子代的细胞器均遗传自母本。

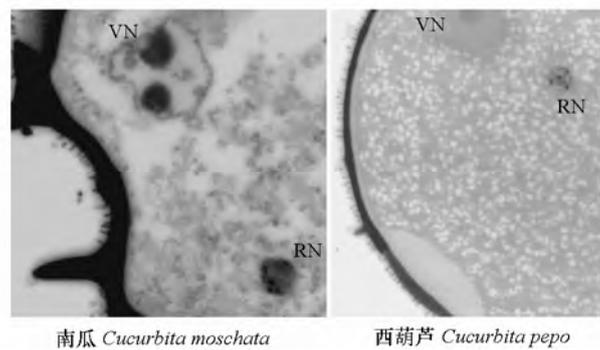


图 7 葫芦科南瓜和西葫芦成熟花粉细胞切片的 DAPI 染色图

RN: 生殖细胞核; VN: 营养细胞核。

Fig. 7 DAPI-stained epifluorescence microphotographs of resin sections of mature pollen grains in *Cucurbita moschata* and *Cucurbita pepo*

RN: Reproductive nucleus; VN: Vegetative nucleus.

### 3 讨论

郑卓(1990)提出花粉细胞结构特征可以作为种属鉴定的参考。本研究中 MTG-DAPI 双染色结果显示, 黄瓜种内不同品种间花粉细胞的外观形态基本相同; 种间的花粉在表面绒毛特性等方面存在差异。这个结果符合郑卓(1990)提出的花粉细胞结构特征可以作为种属鉴定的参考这一结论。

本研究在甜瓜属中检测到 2 种花粉发育类型, 分别为两细胞花粉和三细胞花粉。两种不同花粉发育形式的材料均具有线粒体基因组双亲遗传或父系遗传的可能。而研究已证明甜瓜属内甜瓜和黄瓜的线粒体为父系遗传(Havey et al., 1998; Shen et al., 2013), 由此推测本试验中的甜瓜属植物的线粒体基因组也为父系遗传。

为验证以上推测, 确定甜瓜属线粒体基因组的父系遗传特性, 可以尝试从以下几个方面展开探索: ①线粒体母系遗传和父系遗传植物中线粒体结构及其 DNA 在花粉发育过程中的动态观察比对, 以确定不同遗传方式发生转变的时期; ②对父系遗传的甜瓜属植物花粉发育过程中生殖细胞中的线粒体 DNA 增殖量进行定量, 同时对母系遗传的植物生殖细胞中的线粒体 DNA 降解程度进行定量; ③假如成熟的生殖细胞中仍包含有一定量的线粒体 DNA, 那么需要通过培养花粉管等方式(Krichevsky et al., 2007), 对线粒体进行标记和动态观察(Yamaoka & Leaver, 2008), 来确定线粒体 DNA 在受精过程中及在受精卵、合子、早期胚胎时期的存在情况; ④通过分子标记或遗传学方式验证线粒体基因组的父系遗传特性(Shen et al., 2013)。

质体两系遗传或父系遗传的材料分散在进化位置完全不同的各个系统演化模式中, 说明它们呈现共同进化的状态, 并且值得注意的是同一个属中, 质体的遗传方式基本一致(Zhong et al., 2011)。可以认为, 细胞质遗传可以作为被子植物系统分类的一个新的重要参考特性, 但是线粒体的相关研究比较少。本研究中验证了甜瓜属中黄瓜和甜瓜之外的其它多个野生近缘种的线粒体基因组具有父系遗传潜力。

细胞学的研究表明, 在被子植物中细胞器基因的遗传调控主要在父系方面(Calderon et al., 2012)。Sodmergen 等(2002)研究认为生殖细胞发育过程中父系线粒体 DNA 的消失或大量缩减是线粒体最终呈现母系遗传的机理。但是一些研究证实实在有些母系遗传植物中线粒体 DNA 的降解并不完全, 同时对花粉细胞核酸酶的检测结果表明, 雄性性细胞细胞质 DNA 的消失或减少与高活性花粉核酸酶相关(Nakamura et al., 2003)。由于线粒体父系遗传的种子植物种类很少, 所以相关遗

传机理研究非常少, 在这里检测到甜瓜属线粒体基因都呈现父系遗传潜力, 为下一步更深入和准确地探索线粒体遗传生理机制奠定了基础。

## References

- Birky C W. 2008. Uniparental inheritance of organelle genes. *Current Biology*, 18 (16): 692 - 695.
- Calderon C I, Yandell B S, Havey M J. 2012. Genetic mapping of paternal sorting of mitochondria in cucumber. *Theoretical and Applied Genetics*, 125 (1): 11 - 18.
- Correns C. 1909. Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. *Molecular and General Genetics*, 2 (1): 331 - 340.
- Dawid I B, Blackler A W. 1972. Maternal and cytoplasmic inheritance of mitochondrial DNA in *Xenopus*. *Developmental Biology*, 29 (2): 152 - 161.
- Ennos R. 1994. Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. *Heredity*, 72 (3): 250 - 259.
- Havey M J, McCreight J D, Rhodes B, Taurick G. 1998. Differential transmission of the *Cucumis* organellar genomes. *Theoretical and Applied Genetics*, 97: 122 - 128.
- Heifetz P B. 2000. Genetic engineering of the chloroplast. *Biochimie*, 82 (6): 655 - 666.
- Hu Y, Zhang Q, Rao G, Sodmergen. 2008. Occurrence of plastids in the sperm cells of *Caprifoliaceae*: Biparental plastid inheritance in angiosperms is unilaterally derived from maternal inheritance. *Plant and Cell Physiology*, 49 (6): 958 - 968.
- Krichevsky A, Kozlovsky S V, Tian G W, Chen M H, Zaltsman A, Citovsky V. 2007. How pollen tubes grow. *Developmental Biology*, 303 (2): 405 - 420.
- Mogensen H L. 1996. The hows and whys of cytoplasmic inheritance in seed plants. *American Journal of Botany*, 83 (3): 383 - 404.
- Nakamura S. 2010. Paternal inheritance of mitochondria in *Chlamydomonas*. *Journal of Plant Research*, 123 (2): 163 - 170.
- Nakamura S, Aoyama H, Van-Woesik R. 2003. Strict paternal transmission of mitochondrial DNA of *Chlamydomonas* species is explained by selection against maternal nucleoids. *Protoplasma*, 221: 205 - 210.
- Nass S, Nass M M. 1963. Intramitochondrial fibers with DNA characteristics II. Enzymatic and other hydrolytic treatments. *The Journal of Cell Biology*, 19 (3): 613 - 629.
- Shaw K L. 2002. Conflict between nuclear and mitochondrial DNA phylogenies of a recent species radiation: What mtDNA reveals and conceals about modes of speciation in Hawaiian crickets. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99 (25): 16122 - 16127.
- Shen J, Kere M G, Chen J F. 2013. Mitochondrial genome is paternally inherited in *Cucumis* allotetraploid (*C. × hytivus*) derived by interspecific hybridization. *Scientia Horticulturae*, 155: 39 - 42.
- Sodmergen, Zhang Q, Zhang Y, Sakamoto W, Kuroiwa T. 2002. Reduction in amounts of mitochondrial DNA in the sperm cells as a mechanism for maternal inheritance in *Hordeum vulgare*. *Planta*, 216 (2): 235 - 244.
- Yamaoka S, Leaver C J. 2008. EMB2473/MIRO1, an *Arabidopsis* Miro GTPase, is required for embryogenesis and influences mitochondrial morphology in pollen. *The Plant Cell*, 20 (3): 589 - 601.
- Zhang Q. 2003. Cytological evidence for preservation of mitochondrial and plastid DNA in the mature generative cells of *Chlorophytum* spp. (Liliaceae). *Protoplasma*, 221: 211 - 216.
- Zhang Q, Liu Y, Sodmergen. 2003. Examination of the cytoplasmic DNA in male reproductive cells to determine the potential for cytoplasmic inheritance in 295 angiosperm species. *Plant and Cell Physiology*, 44 (9): 941 - 951.
- Zheng Zhuo. 1990. Series of pollen morphology and phylogeny of angiosperms. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 28 (2): 103 - 111. (in Chinese)
- 郑卓. 1990. 被子植物的花粉形态系列与系统发育. *植物分类学报*, 28 (2): 103 - 111.
- Zhong Z R, Li N, Qian D, Jin J H, Chen T. 2011. Maternal inheritance of plastids and mitochondria in *Cycas* L. (Cycadaceae). *Molecular Genetics and Genomics*, 286: 411 - 416.