

SSR 分子标记与水稻杂种优势的相关性研究

倪先林¹, 张涛², 蒋开锋², 杨莉², 杨乾华², 曹应江², 游书梅², 郑家奎^{1,2*}

(1. 重庆大学生物工程学院, 重庆 400044; 2. 四川省农业科学院水稻高粱研究所, 四川德阳 618000)

摘要 [目的] 探讨 SSR 标记遗传距离与水稻杂种优势的相关性。[方法] 以 5 个不育系和 4 个恢复系为材料按 5 × 4 NCII 方法配制 20 个杂交组合, 选取 36 对与水稻产量相关的特异性 SSR 标记(与 QTL 连锁的标记)和 124 对非特异性 SSR 标记(一般标记)对 9 个供试亲本进行多态性分析, 研究 SSR 标记遗传距离与水稻杂种优势的关系。[结果] 特异性 SSR 标记遗传距离与水稻 F₁ 代各性状优势之间的相关性均不显著, 而非特异性 SSR 标记遗传距离与株高、千粒重优势呈显著和极显著正相关, 与结实率优势呈显著负相关, 特异性 SSR 标记遗传距离与水稻单株产量优势相关更密切。[结论] SSR 标记遗传距离与水稻杂种优势有一定的相关性, 但相关系数较小, 不足以预测水稻的杂种优势。

关键词 特异性标记; 非特异性标记; 水稻; 杂种优势; 相关性

中图分类号 S511 **文献标识码** A **文章编号** 0517 - 6611 (2009) 23 - 10913 - 04

Study on the Correlation between SSR Molecular Markers and Rice Heterosis

NI Xian-lin et al (College of Biological Engineering, Chongqing University, Chongqing 400044)

Abstract [Objective] The aim was to discuss the correlation between genetic distance of SSR markers and rice heterosis. [Method] With 5 male sterile lines and 4 restorer lines as tested materials, 20 hybridized combinations were compounded on the basis of 5 × 4 NC II method. Thirty-six pairs of specific SSR markers (markers linked to QTL) related to rice yield and 124 pairs of non-specific SSR markers (general markers) were selected for performing polymorphism analysis on 9 tested parents so as to study the correlation between genetic distance of SSR markers and rice heterosis. [Result] The correlations between genetic distance of specific SSR markers and traits heterosis of rice generation F₁ were not significant. But the genetic distance of non-specific SSR markers showed significant and extremely significant positive correlations with the heterosis in plant height and 1 000-grain weight, resp. and showed significantly negative correlation with seed setting rate. the genetic distance of specific SSR makers related to the heterosis of rice yield per palnt more closely. [Conclusion] There was a certain correlation between the genetic distance of SSR markers and rice heterosis, but their correlation coefficient was too small to predict rice heterosis.

Key words Specific SSR markers; Non-specific SSR markers; Rice; Heterosis; Correlation

杂种优势遗传基础的研究表明, 杂交双亲要有一定的遗传差异才能产生明显的杂种优势。长期以来, 育种家们对遗传差异与杂种优势的关系进行了大量研究。但传统的研究方法存在很大的局限性^[1-2], 难以有效地应用于遗传差异与杂种优势关系的研究上。DNA 分子标记的发展为遗传差异和杂种优势的研究提供了新的方法和手段, 有效地提高了育种效率。利用分子标记研究遗传差异与杂种优势的关系已有大量文献报道, 但结果并不一致。Lee 等^[3-4]研究发现, 玉米 RFLP 遗传距离与杂种优势高度相关; 蔡健等^[5]研究发现, 水稻 AFLP 遗传距离与杂种优势呈极显著正相关。而 Perenzin 等^[6-7]研究认为, 遗传距离与 F₁ 杂种优势没有明显的相关性。Melchinger 等^[8]认为, 不同结果的产生主要与供试材料的遗传变异程度有关。

大量研究表明, 分子标记遗传距离与杂种优势相关与否, 与所选材料、标记数目、标记与目标性状的 QTLs 连锁程度等多种因素有关。吴晓林等^[9]根据标记座位与综合杂种优势相关性的显著与否, 将标记划分为特异性标记(与 QTL 显著相关的标记)和非特异标记(与 QTL 不相关的标记), 分别用特异性标记、非特异性标记、全部标记预测杂种优势, 结果表明: 增加 QTL 的覆盖率可以大幅度提高预测杂种优势的准确性, 而与杂种优势 QTL 不连锁的离散性标记预测杂种优势的效率高。因此, 运用与 QTL 连锁的分子标记能更有效地

预测杂种优势。笔者利用 36 对与产量 QTL 或基因连锁的 SSR 标记(简称特异性标记)和 124 对与产量 QTL 不相关的 SSR 标记(简称非特异性标记)分别检测了 9 个水稻品种间的遗传差异, 比较了 2 种标记检测的结果, 并结合 20 个杂交组合的 F₁ 表现, 探讨了 SSR 标记遗传距离与水稻杂种优势的相关性, 以期杂种优势的研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料 5 个不育系(2832A、5206A、德香 074A、5220A、泸香 618A)、4 个恢复系(R7182、HR57、R494、R157)、对照冈优 725 及按 5 × 4 NCII 方法配制的 20 个杂交组合。

1.2 方法 所有材料均于 2008 年在四川省农业科学院水稻高粱研究所德阳基地种植。试验采用随机区组设计, 3 次重复, 每小区种植 6 行, 每行 40 株, 株距 16.7 cm, 行距 33.3 cm, 每穴双苗。田间管理同大田生产。成熟期以每小区中间 5 株为样本, 调查株高、有效穗、结实率、千粒重和单株产量等农艺性状。

DNA 的提取参照 McCouch 等^[10]的方法, 并经张涛^[11]改良。根据已发表的水稻微卫星引物, 选取分布于水稻 12 条染色体上的 124 对一般 SSR 引物和 36 对与 QTL 或基因连锁的特异性 SSR 引物 (<http://www.gramene.org/>) 对供试的 9 个亲本进行多态性分析(表 1)。引物序列由上海英俊生物技术有限公司合成。PCR 反应参照张涛^[11]的方法。

1.3 数据统计与分析 根据 PCR 扩增结果, 在相同的迁移位置有带时记为 1, 无带时记为 0, 若缺失则记为 9。按 Nei 的方法计算品种间遗传距离(GD): $GD = 1 - 2N_{ij} / (N_i + N_j)$ 。式中, N_i 为 i 品种出现的谱带数; N_j 为 j 品种出现的谱带数; N_{ij} 为 i 品种和 j 品种共有的谱带数。平均多态性信息量(Polymorphism index contents, PIC) 的计算公式为: $PIC = 1 -$

基金项目 农业部跨越计划项目; 四川省“十一五”水稻育种攻关项目; 四川天府英才创新团队建设计划资助项目。

作者简介 倪先林(1981 -), 男, 四川乐山人, 硕士研究生, 研究方向: 水稻遗传育种。* 通讯作者, 博士, 研究员, E-mail: zhen6102@126.com。

收稿日期 2009-04-13

$\Sigma (p_i)^2$ 。式中, p_i 为第 i 个多态位点上的基因频率。对照优势按 $(F_1 - CK) / CK \times 100\%$ 公式计算。式中, F_1 为杂交组合的平均值, CK 为对照值。数据处理和统计分析在 Excel 2003 和 NTSYS 2.1 系统下进行。百分数参数作反正弦转换后计算。

表 1 与水稻产量相关的特异性 SSR 引物
Table 1 Yield-related specific SSR markers of rice

引物 Primer	染色体 Chromosome	QTL/gene	引物 Primer	染色体 Chromosome	QTL/Gene
RM1	1	qGW-1	RM252	4	qPN4.10
RM5	1	gpp1.2	RM26	5	qtn5-5
RM201	1	gw9	RM164	5	GW-5
RM212	1	KW1-3	RM274	5	qGW-5
RM246	1	pss1.1	RM289	5	gw5
RM302	1	gw1.2	RM3	6	Moc1
RM472	1	gpl1.1	RM225	6	qGW-6
RM183	2	gmp2.1	RM70	7	Ghd7
RM208	2	gw2.1	RM310	8	qY1-8
RM263	2	Ftg-1	RM215	9	qpn9
RM2634	2	GW2	RM257	9	qSS9-1
RM5897	2	GW2	RM228	10	KW10-2
RM6318	2	GW2	RM333	10	pss10.1
RM251	3	spp3.1	RM202	11	gw11.1
RM231	3	qsn-3	RM209	11	gw11
RM571	3	gw3.2	RM254	11	gn11
RM1164	3	Gs3	RM287	11	gw11.1
RM3646	3	Gs3	RM309	12	sn12.1

2 结果与分析

2.1 SSR 的多态性分析 36 个特异性 SSR 标记中, 有 30 个在 9 个材料间检测出多态性 (其中 RM183、RM231、RM310、RM215、RM333、RM309 未检测出多态性), 共检测到 77 个等

位基因, 涉及 30 个 SSR 位点, 平均每个位点的等位基因数为 2.57 个, 变化范围为 2~4 个, 平均多态信息量为 0.41, 变化范围 0.27 (RM254)~0.64 (RM252)。而 124 对非特异性 SSR 引物只有 43 对具有多态性, 共检测到 95 个等位基因, 涉及 43 个 SSR 位点, 平均每个位点的等位基因数为 2.21 个, 变化范围为 2~3 个, 平均多态信息量为 0.32, 变化范围为 0.18~0.57。由此可见, 特异性标记检测出的平均基因多样性要高于非特异性标记。

2.2 特异性标记和非特异性标记的遗传距离分析 9 个亲本间的特异性标记遗传距离和非特异性标记遗传距离见表 2。由表 2 可见, 用特异性标记估计的遗传距离变幅为 0.43~0.89, 平均遗传距离为 0.62, 最大的差异在 5206A 和 R157 之间, 最小的差异在 5206A 和 5220A 之间, 表明 9 个亲本间的遗传差异较大; 而非特异性标记估计的遗传距离变幅为 0.21~0.77, 平均遗传距离为 0.56, 其最大的差异在 5206A 和 R494 之间, 最小的差异在 R7182 和 HR57 之间, 均低于用特异性标记估计的遗传距离。在不育系与恢复系的 20 个遗传距离中, 特异性标记遗传距离与对应的非特异性标记遗传距离之间的相关系数为 -0.37, 表明用特异性标记和非特异性标记分析品种间遗传距离得到的结果不存在显著相关性。进一步比较这 2 种标记估计的遗传距离, 发现在总共 36 对遗传距离中, 有 31 对 (86.1%) 特异性标记的遗传距离高于非特异性标记的遗传距离, 说明由特异性标记估计的遗传距离所揭示的亲本间的遗传差异更大, 利用特异性标记能更好地检测亲缘关系较近的材料间的遗传差异。

表 2 9 个亲本间的遗传距离

Table 2 Genetic distance among nine patents

亲本 Parents	2832A	5206A	德香 074A Dexiang 074A	5220A	泸香 618A Luxiang 618A	R7182	HR57	R494
5206A	0.60 (0.59)							
德香 074A Dexiang 074A	0.54 (0.42)	0.54 (0.53)						
5220A	0.59 (0.49)	0.43 (0.59)	0.53 (0.26)					
泸香 618A Luxiang 618A	0.71 (0.44)	0.62 (0.63)	0.59 (0.42)	0.66 (0.41)				
R7182	0.78 (0.74)	0.85 (0.75)	0.80 (0.72)	0.70 (0.68)	0.81 (0.68)			
HR57	0.70 (0.75)	0.80 (0.74)	0.78 (0.74)	0.72 (0.74)	0.68 (0.70)	0.44 (0.21)		
R494	0.60 (0.75)	0.82 (0.77)	0.75 (0.70)	0.75 (0.72)	0.76 (0.70)	0.51 (0.38)	0.60 (0.41)	
R157	0.80 (0.61)	0.89 (0.68)	0.87 (0.55)	0.87 (0.57)	0.76 (0.61)	0.64 (0.52)	0.60 (0.49)	0.57 (0.54)

注: 括弧内数据为非特异性标记的遗传距离。

Note: The values in the bracket is the genetic distance with nonspecific SSR markers.

2.3 聚类分析 分别用 2 种标记对 9 个材料进行聚类分析, 结果见图 1、2。由图 1、2 可见, 2 种标记都能将 9 个材料明显的聚为 2 类 (不育系组和恢复系组), 但特异性标记在遗传距离 0.645 处将 9 个材料聚为 2 类, 而非特异性标记则在遗传距离 0.595 处将所有材料聚为 2 类。就不育系组材料而言, 特异性标记将其划分为 4 个亚类, 第 1 亚类为 2832A, 第 2 亚类为 5206A 和德香 074A, 第 3 亚类为 5220A, 第 4 亚类为泸香 618A; 而非特异性标记的第 1 亚类为 2832A, 第 2 亚类为德香 074A 和 5220A, 第 3 亚类为泸香 618A, 第 4 亚类为 5206A。可见, 2 种标记在其亚类的划分上有一定的差异。但 2 种标记都可以确定水稻品种之间的遗传差异并准确地进行系谱分析, 把不同种质来源的品种划分到相应类群。

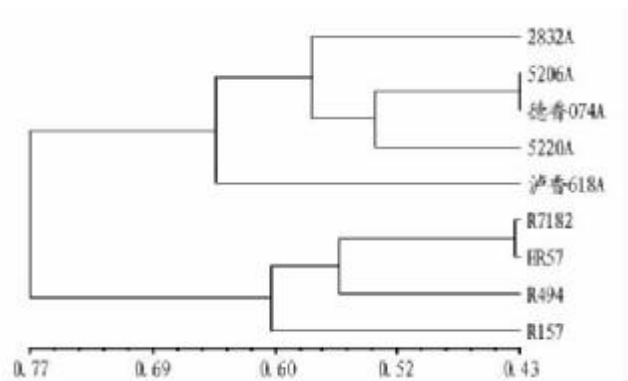


图 1 特异性标记聚类分析

Fig. 1 Dendrogram by cluster analysis for specific SSR markers

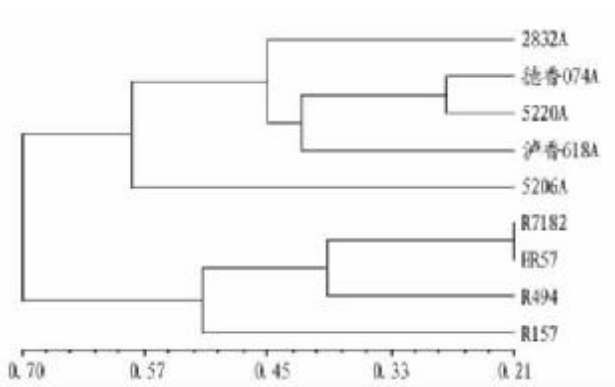


图2 非特异性标记聚类分析

Fig. 2 Dendrogram by cluster analysis for non-specific SSR markers

2.4 杂种优势分析 5个性状的对照优势见表3(因有1个组合田间未长好而剔除,故只分析了19个组合的杂种优势)。由表3可见,在产量性状中,株高优势变幅为 $-14.00\% \sim 7.29\%$,平均值为 -3.89% ,有15个组合表现为负向优势,表明杂交组合 F_1 的株高偏矮;有效穗优势变幅为 $-19.40\% \sim 22.92\%$,平均值为 0.54% ,有10个组合表现为正向优势,优势不大;结实率优势变幅为 $-19.83\% \sim 5.32\%$,平均值为 -4.10% ,有12个组合表现为负向优势;千粒重优势变幅为 $-3.15\% \sim 31.10\%$,平均值为 16.77% ,变幅与平均值均很大,且有18个组合表现为正向优势,充分体现了杂

表3 5个性状的对照优势

Table 3 Control heterosis of five traits

性状 Characters	对照优势 Control heterosis		
	变幅//% Range	平均//% Average	正(负)组合 Positive (negative) crosses
株高 Plant height	$-14.00 \sim 7.29$	-3.89	4 (15)
有效穗 Effective panicle	$-19.40 \sim 22.92$	0.54	10 (9)
结实率 Seed-setting percentage	$-19.83 \sim 5.32$	-4.10	7 (12)
千粒重 1 000-grain weight	$-3.15 \sim 31.10$	16.77	18 (1)
单株产量 Yield per plant	$-26.41 \sim 9.81$	-5.43	8 (11)

表4 遗传距离与杂种优势的相关系数

Table 4 Correlation coefficients between genetic distance and heterosis

遗传距离 Genetic distance	对照优势 Control heterosis				
	株高 Plant height	有效穗 Effective panicle	千粒重 1 000-grain weight	结实率 Seed-setting percentage	单株产量 Yield per plant
特异性标记 Specific markers	-0.103	0.334	-0.106	-0.316	0.378
非特异性标记 Non-specific markers	0.504^*	-0.327	0.648^{**}	-0.485^*	0.075

注: * 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平差异显著。

Note: * and ** indicate significance at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

3 讨论

随着作物杂种优势的广泛应用,如何迅速而准确地筛选优良亲本、预测所配组合的优势已成为育种者极为关心和致力研究解决的问题。亲本间的遗传差异是产生杂种优势的根本原因。利用分子标记技术预测杂种优势的研究已有大量文献报道,但结果并不一致。孙炜振等^[12]研究发现,玉米亲本遗传距离与 F_1 产量和产量优势之间呈极显著正相关,可用于预测杂种优势。张培江等^[13]利用 RAPD 研究水稻时也得到同样的结果,认为随着遗传距离的增大,获得较强杂

种优势组合的机会可能也会增多。但另一些学者则得出了相反的结论。Barbosa-Neto 等^[14]认为,亲本遗传距离与 F_1 杂种优势之间没有明显的相关性,与张涛等^[7]的研究结果一致。可见,遗传距离与杂种优势关系的复杂性。

2.5 特异性标记和非特异性标记遗传距离与杂种优势的关系 根据所得数据,对遗传距离与对照优势进行相关分析,结果见表4。由表4可见,特异性标记遗传距离与株高、千粒重和结实率优势之间均呈负相关,相关系数分别为 -0.103 、 -0.106 和 -0.316 ;与有效穗和单株产量优势之间呈正相关,相关系数分别为 0.334 和 0.378 ,均未达显著水平;非特异性标记遗传距离与株高、千粒重和单株产量优势之间均呈正相关,且与株高、千粒重优势之间的相关分别达显著和极显著水平,相关系数分别为 0.504 和 0.648 ,而与有效穗和结实率优势之间呈负相关,相关系数分别为 -0.327 和 -0.485 ,且与结实率之间的相关达显著水平。说明特异性标记遗传距离与单株产量优势的相关性要高于非特异性标记,而非特异性标记遗传距离与 F_1 各性状优势的相关更为明显,但其相关程度均不足以预测杂种优势。此外,2种标记遗传距离均与结实率优势呈负相关关系,这与前人的研究结果类似。

为了进一步分析遗传距离与产量杂种优势的关系,笔者将19个特异性SSR标记遗传距离划分为大、中、小3个范围。结果发现,在遗传距离 $0.6047 \sim 0.7037$ 范围内(3个组合),特异性标记遗传距离与单株产量优势之间的相关系数为 0.3580 ,未达显著水平;但在遗传距离 $0.7222 \sim 0.8491$ 范围内(13个组合),遗传距离与单株产量优势之间的相关系数为 0.6876 ,达显著水平;在遗传距离 $0.8679 \sim 0.8889$ 范围内(3个组合),遗传距离与单株产量优势间的相关系数为 0.4836 ,未达显著水平,但其相关系数比中间距离范围的相关系数要小。据此可以看出,特异性标记遗传距离与产量杂种优势的相关性与材料的选择有关,但遗传距离并非越大越好,当遗传距离超过一定范围时,其与杂种优势的相关性反而会降低。

该研究结果表明,特异性标记遗传距离与杂种优势之间相关不显著;而非特异性标记遗传距离与株高、千粒重和单株产量优势之间呈正相关,与有效穗和结实率优势之间呈负相关。特异性标记遗传距离与单株产量优势之间的相关更

密切,而非特异性标记遗传距离与 F_1 各性状优势之间的相关更明显,这可能与非特异性标记的数目较多有关,但所有的相关系数均较小,说明在该试验中,难以用分子标记遗传距离预测杂种优势,这与其他的试验结果类似^[6-7,14]。

对特异性 SSR 标记遗传距离与产量对照优势关系的进一步研究表明,遗传距离与杂种优势之间有一定的相关性。当遗传距离在一定的范围时,杂种优势与遗传距离的相关性能达显著水平,但当遗传距离过大时,杂种优势与遗传距离的相关性反而会减小,这可能是由于遗传差异过大容易使亲本间产生不亲和性而降低了杂种优势的缘故。分析 2 种标记的多态性和遗传距离的结果表明,特异性标记检测的平均多态信息含量比非特异性标记的要高 0.12,由特异性标记所得的平均遗传距离比非特异性标记的大 0.06,说明利用特异性标记能更好地揭示亲本间的遗传差异,有利于检测亲缘关系较近的材料间的遗传差异。聚类分析结果表明,2 种标记方法都能将所选材料准确地划分为 2 个类群,说明 SSR 标记能很好地应用于杂种优势群的划分。

SSR 分子标记具有广泛、随机、均匀的分布于水稻基因组,且不受季节和环境条件影响的特点,但分子标记遗传距离与杂种优势之间的相关与否,与所选材料、所用标记的性质和数目等多种因素有关。该试验虽然选用了一部分特异性标记来进行研究,但其数目并不太多,且用来衡量杂种优势的产量易受环境的影响,因而该试验所得遗传距离与杂种优势的相关程度并不高。此外,杂种优势的遗传机理非常复杂,涉及大量相关基因间的互作和遗传背景等多种因素的影响。因此,遗传距离与杂种优势关系的明确将有依赖于对杂种优势机理的阐明,用遗传距离来预测水稻杂种优势的可能性仍有待于进一步研究。

参考文献

- [1] 朱国英,张为国. 杂交水稻苗期同工酶与杂种优势关系的研究[J]. 作物学报,1987,13(2):89-96.
- [2] MELCHINGER A E, LEE M, LAMKEY K R, et al. Genetic diversity for restriction fragment length polymorphisms and its relationship to genetic effects estimated from generation means in four sets of maize inbreds [J]. Crop Sci, 1990, 30: 1033-1040.
- [3] LEE M, GODSHALK K, LAMKEY K R, et al. Association of restriction fragment length polymorphisms among maize inbreds with agronomic performance of their crosses [J]. Crop Sci, 1989, 29: 1067-1071.
- [4] SMITH O S, SMITH L S C, BOWEN S L. Similarities among a group of elite, inbreds as measured by pedigree, F_1 grain yield, grain yield heterosis, and RFLPs [J]. Theor Appl Genet, 1990, 80: 833-840.
- [5] 蔡健, 兰伟. AFLP 标记与水稻杂种产量及产量杂种优势的预测[J]. 中国农学通报, 2005, 21(4): 39-43.
- [6] PERENZIN M, CORBELLINI M, ACCERBI M, et al. Bread wheat: F_1 hybrid performance and parental diversity estimates using molecular marker [J]. Euphytica, 1998, 100: 273-279.
- [7] 张涛, 韩磊, 徐建第, 等. 杂交水稻亲本遗传距离与产量杂种优势的相关性研究[J]. 中国农业科学, 2006, 39(4): 831-835.
- [8] MELCHINGER A E, BOPPENMAIER J, DHILLON B S, et al. Genetic diversity for RFLPs in European maize in breed relation to performance of hybrids with in versus between heterosis groups for forage trait [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1992, 84: 672-681.
- [9] 吴晓林, 肖兵南, 柳小春, 等. 搜寻和定位影响杂种优势表现的染色体区域(QTL) [J]. Animal Biotechnology Bulletin, 2000, 7(1): 116-122.
- [10] MCCOUCH S R, TEYTELMAN L, XU Y B. Development and mapping of 2240 new SSR markers for rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Kazusa DNA Research Institute, 2002, 9(6): 199-207.
- [11] 张涛. 水稻糙米蛋白质含量的 QTL 定位及香稻的资源研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2007.
- [12] 孙炜振, 崔心刚. 糯玉米自交系配合力分析及 RAPD 技术预测杂种优势[J]. 北京农学院学报, 2001, 16(3): 1-12.
- [13] 张培江, 才宏伟, 李焕朝, 等. RAPD 分子标记水稻遗传距离及其与杂种优势的关系[J]. 安徽农业科学, 2000, 28(6): 697-700, 704.
- [14] BARBOSA-NETO J F, SORRELLS M E, CISAR G. Prediction of heterosis in wheat using coefficient of parentage and RFLP-based estimates of genetic relationship [J]. Genome, 1996, 39: 1142-1149.

(上接第 10885 页)

- [2] BELOSTOTSKY DA, SIEBURTH L E. Kill the messenger: mRNA decay and plant development [J]. Curr Opin Plant Biol, 2009, 12(1): 96-102.
- [3] PARKER R, SONG H. The enzymes and control of eukaryotic mRNA turnover [J]. Nat Struct Mol Biol, 2004, 11(2): 121-127.
- [4] COLLIER J, PARKER R. Eukaryotic mRNA decapping [J]. Annu Rev Biochem, 2004, 73: 861-890.
- [5] GARNEAU N L, WILUSZ J, WILUSZ C J. The highways and byways of mRNA decay [J]. Nat Rev Mol Cell Biol, 2007, 8(2): 113-126.
- [6] LEBRETON A, TOMECKI R, DZIEMBOWSKI A, et al. Endonucleolytic RNA cleavage by a eukaryotic exosome [J]. Nature, 2008, 456(7224): 993-996.
- [7] SCHAEFFER D, TSANOVA B, BARBAS A, et al. The exosome contains domains with specific endoribonuclease, exoribonuclease and cytoplasmic mRNA decay activities [J]. Nat Struct Mol Biol, 2009, 16(1): 56-62.
- [8] EBERLE A B, LYKKE-ANDERSEN S, MUHLEMANN O, et al. SMC6 promotes endonucleolytic cleavage of nonsense mRNA in human cells [J]. Nat Struct Mol Biol, 2009, 16(1): 49-55.
- [9] HUNTZINGER E, KASHIMA I, FAUSER M, et al. SMC6 is the catalytic endonuclease that cleaves mRNAs containing nonsense codons in metazoan [J]. RNA, 2008, 14(12): 2609-2617.

- [10] DZIEMBOWSKI A, LORENTZEN E, CONTI E, et al. A single subunit, Dis3, is essentially responsible for yeast exosome core activity [J]. Nat Struct Mol Biol, 2007, 14(1): 15-22.
- [11] MUHLEMANN O, EBERLE A B, STALDER L, et al. Recognition and elimination of nonsense mRNA [J]. Biochim Biophys Acta, 2008, 1779(9): 538-549.
- [12] WALL D, KAISER D. Type IV pili and cell motility [J]. Mol Microbiol, 1999, 32(1): 1-10.
- [13] CLISSOLD P M, PONTING C P. PIN domains in nonsense-mediated mRNA decay and RNAi [J]. Curr Biol, 2000, 10(24): 888-890.
- [14] GLAVAN F, BEHM-ANSMANT I, IZARRALDE E, et al. Structures of the PIN domains of SMC6 and SMC5 reveal a nuclease within the mRNA surveillance complex [J]. EMBO J, 2006, 25(2): 5117-5125.
- [15] FATICA A, TOLLERVEY D, DLAKIC M. PIN domain of Nob1p is required for D-site cleavage in 20S pre-rRNA [J]. RNA, 2004, 10(11): 1698-1701.
- [16] BLEICHERT F, GRANNEMAN S, OSHEIM Y N, et al. The PINc domain protein Utp24, a putative nuclease, is required for the early cleavage steps in 18S rRNA maturation [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2006, 103(25): 9464-9469.