



质 粒

蔡 宝 立

(南开大学分子生物学研究所, 天津)

Lederberg^[1]于1952年提出“质粒”(plasmid)一词,用来表示所有的染色体外遗传因子。后来,质粒一词专指细菌染色体以外能自主复制的小环状 DNA 分子,不包括共生生物、病毒以及叶绿体和线粒体基因组。50年代,质粒研究只局限于 F 因子和大肠杆菌素质粒(Col 因子)。60和70年代,许多研究都集中于细菌抗药质粒上,特别是关于质粒的复制、转移和抗药机制方面,取得许多重要进展^[2]。在此期间,还有多种决定特殊性状的细菌质粒被发现,如决定各种有机物降解的代谢质粒,使人、动物和植物致病的毒力质粒,以及使植物形成根瘤和固氮的共生质粒等^[3]。人们相信,质粒在细菌细胞中的存在是一种较为普遍的现象。

因为细菌质粒都能独立自主地进行复制,并能控制自身的拷贝数,有些质粒还能通过接合作用在同种和不同种甚至不同属的细菌之间转移,所以不能把它们看成是细菌的细胞成分,而应看作是一种寄生于细菌细胞内的亚细胞有机体,即质粒是一种最简单、最原始的生物。1984年 Datta^[4]提出:“噬菌体、质粒和所有的转座因子,甚至更小的 IS 因子(插入序列),都应当看作是一类有待命名的寄生生物家族。它们具有两种繁殖方式,一种是通过寄主的生长和分裂进行垂直遗传,另一种是通过感染在细胞间或细胞内进行水平传播。”这一观点已被大多数学者所接受。

近20年来,质粒的概念不断更新。研究表明,质粒不仅可能是 DNA,也可能是 RNA。1976年 Wickner^[5]首次称那些能独立于寄主细胞的染色体和细胞器基因组进行复制的非感

染性 RNA 分子为 RNA 质粒。后来,把具有蛋白质壳体的嗜杀 dsRNA,具有壳体但不具感染能力的真菌病毒和植物隐蔽病毒的 dsRNA,以及真菌和植物中存在的其它自主复制的非感染性 RNA 分子,都统称为 RNA 质粒^[6]。另一方面, DNA 质粒也非细菌所独有,除了在病毒和蓝藻等原核生物中发现 DNA 质粒以外,在某些酵母、丝状真菌、植物、动物和人类等真核细胞中都发现有质粒 DNA 存在。但是在这些质粒中,除少数已鉴定出它们所编码的遗传性状以外,大多数为不知其功能的隐蔽质粒。

由于质粒的形式多种多样,一些质粒的性质在另一些质粒中并不存在,所以给它下一个完满的定义是非常困难的。笔者在这里提出一个近于完满的定义供讨论:质粒是染色体以外能自主复制的遗传因子,它不具有胞外期,对寄主细胞来说是非必需的。符合这三条标准的染色体外的 DNA 或 RNA 分子都可以称为质粒。叶绿体和线粒体基因组是真核细胞必需的遗传成分,缺失了就不能生存,所以不属于质粒的范畴。噬菌体和病毒具有胞外期,所以也不属于质粒。细菌的环状 DNA 质粒与噬菌体的区别是后者具有蛋白质外壳和胞外期,前者则没有。RNA 质粒与 RNA 病毒的区别是后者具有可感染的胞外期,前者一般无感染性和胞外期。但是,有些学者把温和噬菌体和类病毒也称作质粒。

(一) 细菌质粒

细菌质粒是共价闭合环状 DNA 分子(cccDNA),其大小一般相当于染色体的 0.1—3%,最小的只有 1kb 左右,最大的可超过 800

kb。所有质粒都含有与复制、分配和不相容性有关的 DNA 序列，大小一般为几百 bp 到 2kb 之间。质粒复制的起点序列 (*ori*) 和调控基因位于质粒的复制区内，调控基因的产物对质粒的复制起始进行正控制或负控制。复制过程所需要的 DNA 合成酶系由寄主细胞提供。质粒在细胞中的拷贝数也是由质粒的复制区控制的。大质粒一般每个细胞只有 1—2 个，称为低拷贝数质粒。小质粒每个细胞有十几个至几十个，甚至更多，称为高拷贝数质粒。有些质粒具有一个以上的复制起点，是多复制子质粒。

质粒都具有不相容性，即亲缘关系较近的质粒不能在同一个寄主细胞中共存，这是由于它们具有相似的复制区结构和复制控制方式。相反，如果几种质粒能够在同一个细胞中共存，则说它们是相容的，说明它们之间的亲缘关系较远，具有不同的复制区结构和复制控制方式。因此，不相容性是质粒分类的理想标准。但是，目前关于不相容性分类的研究还是很初步的，只有部分细菌类群的质粒进行了这种分类，例如在肠细菌中已鉴定出 30 多个不相容组，在葡萄球菌和假单胞菌中分别鉴定出 7 个和 11 个

表 1 细菌质粒控制的性状^[1]

<p>1. 抗性</p> <p>(1) 抗菌素抗性</p> <p>氨基糖苷类(链霉素、庆他霉素、卡那霉素)</p> <p>氯霉素</p> <p>核糖胞嘧啶</p> <p>β-内酰胺类(青霉素、氨基青霉素、羧苄青霉素)</p> <p>磺胺、三甲氧苄二氨苄啶</p> <p>四环素</p> <p>大环内酯类(红霉素)</p> <p>(2) 重金属抗性</p> <p>汞离子和有机汞制剂</p> <p>镉、钴、铅、镉、铋、铊、铍、铊、铍、铊、铍</p> <p>(3) 阳离子抗性</p> <p>砷酸盐、亚砷酸盐、亚碲酸盐、碲酸盐、铬酸盐</p> <p>(4) 其它抗性</p> <p>插入剂(吡啶、溴化乙锭)</p> <p>辐射(紫外线、X 射线)</p> <p>噬菌体和细菌素</p> <p>质粒决定的限制修饰系统</p> <p>2. 代谢能力</p> <p>抗菌素和细菌素的产生</p> <p>简单糖类的代谢(乳糖、蔗糖、棉子糖)</p> <p>复杂碳水化合物代谢(辛烷、甲苯、萘、樟脑、烟碱、苯胺)</p> <p>卤化物代谢(2,4-二氯甲苯、2,4-滴)</p> <p>蛋白质代谢(酪蛋白、明胶)</p> <p>冠醚碱代谢(含 Ti 质粒的土壤杆菌)</p> <p>固氮(含 Nif 质粒的根瘤菌)</p> <p>柠檬酸利用</p> <p>磷酸核糖激酶活力(产碱菌)</p> <p>硫胺素合成(区欧氏菌、根瘤菌)</p> <p>脱氮作用(产碱菌)</p> <p>脯氨酸合成(含 Ti 质粒的土壤杆菌)</p> <p>色素形成(区欧氏菌)</p> <p>产生 H₂S</p> <p>胞外 DNA 酶</p>	<p>3. 致病性和共生现象</p> <p>大肠杆菌肠毒素</p> <p>金黄色葡萄球菌表皮脱落毒素</p> <p>炭疽杆菌外毒素</p> <p>苏云金杆菌 δ 内毒素</p> <p>球形芽孢杆菌杀蚊毒素</p> <p>破伤风梭菌神经毒素</p> <p>大肠杆菌定居抗原 (K88, K99, CFAI, CFAII)</p> <p>大肠杆菌和链球菌溶血素</p> <p>肠细菌的血清抗性</p> <p>耶尔森氏菌的毒性</p> <p>炭疽杆菌的荚膜产生</p> <p>植物冠瘿病和发根病(含 Ti 或 Ri 质粒的土壤杆菌)</p> <p>豆科植物的感染和结瘤(含 Sym 质粒的根瘤菌)</p> <p>铁的转运(大肠杆菌和瘦弧菌)</p> <p>4. 接合转移</p> <p>性伞毛合成和对伞毛特异性噬菌体的敏感性</p> <p>表面排斥</p> <p>致育性抑制</p> <p>引发酶活力</p> <p>非接合质粒的诱导</p> <p>对信息素的反应和抑制(链球菌和葡萄球菌)</p> <p>5. 质粒的复制和保持</p> <p>质粒的不相容性</p> <p>质粒的寄主范围</p> <p>质粒拷贝数</p> <p>6. 其它性状</p> <p>盐杆菌的气泡形成</p> <p>链霉菌的痘斑形成</p> <p>杀死肺炎克雷伯氏菌(Kik⁺ 的 IncN 质粒)</p> <p>对细菌素的敏感性(土壤杆菌)</p> <p>分枝杆菌的半透明和不透明菌落变异</p> <p>豌豆根瘤菌(Nod⁺Fix⁺) 根际蛋白的合成</p> <p>葡萄球菌的肽链内切酶活力</p> <p>土壤杆菌(Ti⁺)对乙酰丁香酸的趋化性</p>
---	---

不相容组。

质粒平均分配到两个子细胞中去的功能由质粒的分配位点所决定,这一功能对质粒的稳定保持是非常重要的。质粒复制起点的结构决定质粒的寄主范围。有的质粒只能在少数寄主中复制,称为窄寄主范围质粒。能在多种不同属的细菌中复制的质粒叫广寄主范围质粒。

含有接合质粒的细菌能通过细胞与细胞之间的接触,使质粒从供体细胞转移到受体细胞。这类质粒含有一个转移基因区,编码接合转移功能。F质粒的转移区至少由25个基因组成,大小约33kb,占整个质粒的三分之一。质粒转移的精确机制尚不清楚,但是可以肯定,质粒的两条链中只有一条链转移到受体细胞中,在转移期间,供体和受体细胞中的单链DNA同时合成互补链,形成完整的质粒,所以接合转移之后,受体细胞得到了质粒,供体细胞仍含有原来的质粒。有些接合质粒能与染色体整合并促进染色体基因的转移,如F质粒。还有些接合质粒能诱动与它共存于同一个细胞中的特异性非接合质粒进行转移。质粒的接合转移是进行细菌遗传分析的重要手段。

质粒转化是最基本的遗传学技术,广泛用于质粒功能的鉴定、菌株的改造和遗传工程。转化时使用的受体细胞,一般需要进行特殊处理才能吸收质粒DNA,比如用CaCl₂处理大肠杆菌细胞,用聚乙二醇(PEG)处理革兰氏阳性细菌的原生质体,或者使质粒DNA与受体细胞混合后施加高压电脉冲,用电穿孔法引入DNA。质粒转化时以双股形式进入细胞。每个存活细胞所产生的转化子数称为质粒的转化频率(transformation frequency)每微克DNA所产生的转化子数称为质粒的转化效率(transformation efficiency)。

质粒所携带的决定特殊表型的基因,一般在染色体上并不存在,这对细菌在不利环境条件下的生存是有利的,例如在某些有毒和含有抗菌素的环境中生活的细菌,质粒起着重要作用。目前,经过鉴定的细菌质粒所控制的性状已超过100种(表1),新的质粒功能还在不断

发现。

细菌质粒不仅在生物学研究中具有重要用途,而且在实际应用中也取得了许多成果,例如质粒分析已经应用于流行病学调查和监测,含有降解质粒的菌株已用于工业废水处理,预防仔猪腹泻的遗传工程菌疫苗,就是通过在大肠杆菌中克隆和表达来自质粒的K88和K99伞毛抗原基因而得到的。人工构建的载体质粒在遗传工程中的成功应用,产生出了许多具有生产和应用价值的工程菌株。

(二) 真核生物的 DNA 质粒

真核DNA质粒有两种形式,一种是与细菌质粒相同的cccDNA,另一种是线状双股DNA,主要发现于真菌和高等植物中(表2)。

酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)的2 μ m DNA质粒是发现最早、研究最深入、应用最广的真核质粒,因其长度是2 μ m而得名。质粒的拷贝数为60左右,不决定任何表型。目前使用的来自2 μ m质粒的载体,只含有2 μ m DNA中为质粒的高频转化和自主复制所必需的ori区及其附近的DNA序列,长度约350bp。例如表达型载体YEplPT(8.6kb)包括大肠杆菌质粒pBR322的EcoRI-BamHI大片段(Ap^r基因和ori区),用于启动外源基因转录的酵母磷酸甘油酸激酶(PGK)启动子片段,以及2 μ m质粒的复制起始区。这个载体已成功地用于在酿酒酵母细胞中表达干扰素基因、人血清白蛋白基因、乙型肝炎表面抗原基因和人生长素基因。

在鲁接合酵母(*Zygosaccharomyces rouxii*)等5种酵母中共发现6种与2 μ mDNA类似的cccDNA质粒,大小为5.4—6.5kb(表2),统称为类2 μ m质粒。大多数类2 μ m质粒能在酿酒酵母中复制,但是来自酿酒酵母的2 μ m质粒不能在上述5种酵母中复制。

某些乳酸克鲁维酵母(*Kluyveromyces fragilis*)菌株能分泌蛋白质毒素,杀死敏感的乳酸克鲁维酵母和其它酵母菌株。嗜杀菌株含有两种线状DNA质粒,8.9kb的质粒pGKL1(k1)编码嗜杀毒素和免疫性,13.4kb的质粒pGKL2

表2 真核生物的 DNA 质粒^(1,2)

质粒	来源	大小(kb)	分子结构	位置	功能
2 μ m	酿酒酵母 (<i>S. cerevisiae</i>)	6.318	ccc	细胞核	隐蔽质粒
pSR1	鲁接合酵母 (<i>Z. rouxii</i>)	6.251	ccc	细胞核	隐蔽质粒
pSB1	拜耳接合酵母 (<i>Z. bailii</i>)	6.55	ccc	细胞核	隐蔽质粒
pSB2	拜耳接合酵母	5.415	ccc	细胞核	隐蔽质粒
pSB3	鲁接合酵母	6.615	ccc	细胞核	隐蔽质粒
pSM1	发酵接合酵母 (<i>Z. fermentati</i>)	5.416	ccc	细胞核	隐蔽质粒
pKD1	果蝇克鲁维酵母 (<i>K. drosophilorum</i>)	4.757	ccc	细胞核	粒蔽质粒
pGKL1(k1)	乳酸克鲁维酵母 (<i>K. lactis</i>)	8.874	线状	细胞质	嗜杀毒素
pGKL2(k2)	乳酸克鲁维酵母	13.457	线状	细胞质	k1 保持
S1	玉米 (<i>Zea mays</i>)	6.2	线状	线粒体	雄性不育
S2	玉米	5.2	线状	线粒体	雄性不育
N1	高粱 (<i>Sorghum bicolor</i>)	5.7	线状	线粒体	雄性不育
N2	高粱	5.3	线状	线粒体	雄性不育
	人的海拉细胞	0.3 - 6.4	ccc	细胞核	?
	小鼠 (<i>Mus musculus</i>)	0.3 - 6.4	ccc	细胞核	?

(k2)编码 K1 质粒的保持功能。只含有 K2 质粒的菌株没有嗜杀活性,从未发现过只含 K1 而不含 K2 的菌株。

在 S 型细胞质的雄性不育玉米(*Zea mays*)线粒体中存在两种分子大小为 6.2kb 和 5.2kb 的线状 DNA 质粒,分别称为 S1 和 S2。S1 和 S2 以游离状态存在时,植物是雄性不育的,而当它们与 mtDNA 整合时,导致可育性状的回复。在核 DNA 中也发现了与这两种质粒同源的 DNA 序列,表明这些线状质粒是可移动的遗传因子。

在高粱 (*Sorghum bicolor*) 的雄性不育的线粒体中,存在 4 种分子大小为 1—4 Kb 的小质粒和两种较大的质粒 N1 和 N2。N1 和 N2 在结构上与玉米的 S1 和 S2 质粒很类似,而且 N1 和 N2 之间有很高的同源性。因为只在雄性不育品系中检测到了 N1 和 N2,所以它们很可能与雄性不育性状有关。

在蚕豆 (*Vicia faba*) 的线粒体中存在几种低分子量的 DNA 质粒 (1—2kb)。对雄性不育和可育的蚕豆品系所进行的研究表明,1.54kb 的 cccDNA 质粒与雄性不育性状有相关性。

大量研究表明,在高等植物的线粒体中普遍存在环状和线状 DNA 质粒。在多数情况

下,这些质粒似乎与植物的雄性不育有关,至少在玉米中是肯定的。细胞质雄性不育的分子机制尚不完全清楚,就目前所知,许多例子表明这一性状由 mtDNA 所决定,但也与核基因以及线粒体中的 DNA 质粒和 RNA 质粒有关。

人和动物的许多细胞都含有染色体外小的环状 DNA 质粒,其长度为 0.1—10 μ m,拷贝数为几十个到几百个,约占细胞总 DNA 的 0.02%,与染色体同源,能与染色体整合或切离。有人观察到小的 cccDNA 分子能进行自我复制,但功能尚不明了。在淋巴细胞中,cccDNA 的切离有助于免疫球蛋白基因的表达。有研究证明,老年人细胞中的质粒数比青年人多几倍,所以质粒可能与衰老有关。

(三) 真核生物的 RNA 质粒

真核生物的 RNA 质粒通常是双链分子 (dsRNA) 存在于细胞质中的类病毒颗粒中,以及特化的脂质小囊中(表 3)。此外,某些 RNA 质粒以单链形式 (ssRNA) 存在。

1. 有壳体的 RNA 质粒: 这类 RNA 质粒都是 dsRNA,由蛋白质壳体所包裹,存在于某些真菌和植物细胞中。由于它们酷似病毒,所以也常被称作真菌病毒和植物隐蔽病毒,或称类病毒颗粒,但在大多数情况下这些颗粒是非感染性的,不具有胞外期,所以不能认为是真正

表3 真核生物的 RNA 质粒^[1]

寄 主	dsRNA 质粒	性 质	大小(kb)	功 能
酿酒酵母嗜杀菌株 (<i>S. cerevisiae</i>)	L-A	具有蛋白质壳体	4.5	壳体蛋白
	M1	具有蛋白质壳体	1.9	K1 菌株嗜杀毒素和免疫性
	M2	具有蛋白质壳体	1.7	K2 菌株嗜杀毒素和免疫性
	M3	具有蛋白质壳体	1.5	K3 菌株嗜杀毒素和免疫性
	W	具有蛋白质壳体	2.25	?
	玉米黑粉菌嗜杀菌株 (<i>U. maydis</i>)	H1	具有蛋白质壳体	6.2
H2		具有蛋白质壳体	4.6	P1、P4 菌株壳体蛋白和质粒保持
H3		具有蛋白质壳体	3.5	P4 菌株质粒保持
H4		具有蛋白质壳体	3.2	P4 菌株质粒保持
M1		具有蛋白质壳体	1.5	P1 菌株嗜杀毒素
M2		具有蛋白质壳体	0.96	P4、P6 菌株嗜杀毒素
M3		具有蛋白质壳体	0.96	?
L		具有蛋白质壳体	0.35	P1、P4、P6 菌株免疫性
黄曲霉 (<i>A. flavus</i>) NRRL5565 维多利亚长蠕孢 (<i>H. victoriae</i>)		dsRNA	具有蛋白质壳体	?
	dsRNA	具有蛋白质壳体	3.6, 3.3 3.2, 3.0	引起燕麦维多利亚枯萎病
甜菜、萝卜 栗疫菌 (<i>C. parasitica</i>)	dsRNA	具有蛋白质壳体	1.2—2.4	隐蔽病毒
	dsRNA	存在于脂质小囊中	1—9	使栗疫菌毒性降低
蚕豆 447 品系 玉米 (CMS-S)	dsRNA	存在于脂质小囊中	17	雄性不育
	dsRNA	存在于线粒体中	0.9, 2.85	雄性不育
芸苔属 (<i>Brassica</i>)	ssRNA	存在于线粒体中	0.85, 2.15	雄性不育
	dsRNA	存在于脂质小囊中	3.2, 3.6	?

的病毒,而应把它们当作质粒看待。

酿酒酵母的嗜杀 dsRNA 是最典型的 RNA 质粒。共发现三种类型的嗜杀菌株,分别称为 K1、K2、K3。它们都含有带壳体的 dsRNA 质粒,质粒 M 编码嗜杀毒素和免疫性,质粒 L-A 编码它本身及 M 质粒的壳体蛋白。dsRNA 质粒的保持和表达不仅与质粒本身的控制有关,而且受核基因的影响,这种核质相互作用的分子机制的阐明,对细胞内 dsRNA 的遗传行为和进化具有普遍的生物学意义。此外,嗜杀 dsRNA 质粒在发酵工业中具有重要的应用价值,例如应用细胞融合技术将嗜杀酵母的 dsRNA 质粒转移到葡萄酒、啤酒和酒精发酵的生产菌株中,可以使这些菌株变成嗜杀酵母,从而使它们能在发酵过程中和发酵之后杀死污染的野生酵母,使产品的产量和质量得到提高。

玉米黑粉菌 (*Ustilago maydis*) 中存在一种与嗜杀酵母类似的嗜杀系统。共发现三种嗜杀菌株,分别称为 P1、P4、P6。在嗜杀菌株的细胞质中存在直径为 41 nm 的类病毒颗粒,

这些颗粒中含有 5—7 种 dsRNA 质粒。在 P1 菌株中, H2 编码质粒的壳体蛋白, M1 编码嗜杀毒素。在 P4 菌株中, H2 和 M2 分别编码壳体蛋白和嗜杀毒素。P6 菌株的壳体蛋白和嗜杀毒素分别由 H1 和 M2 编码。

黄曲霉 (*Aspergillus flavus*) NRRL5565 菌株中存在一种抑制黄曲霉毒素产生的 dsRNA 质粒,其外面由蛋白质壳体包裹。用放线菌酮处理该菌株,能使 dsRNA 质粒消除,产生黄曲霉毒素的能力得到恢复。

许多真菌对植物的致病性与 dsRNA 质粒有关。例如,燕麦的维多利亚枯萎病是由维多利亚长蠕孢 (*Helminthosporium victoriae*) 引起的,这种真菌含有两种病毒颗粒,沉降系数分别为 145S 和 190S,前者与致病性有关,它含有 4 种 dsRNA。

植物的隐蔽病毒含有 2—3 种 dsRNA,大小为 1.2—2.4 kb。人们对隐蔽病毒感兴趣,是因为它们常常干扰植物病毒 dsRNA 的诊断。植物隐蔽病毒只能通过种子进行垂直传播,不

能进行水平传播,所以被称作类病毒质粒。

2. 无壳体的 RNA 质粒: 另一类 RNA 质粒不具有蛋白质壳体, 它们通常由脂质的膜状物所包裹, 形成细胞质颗粒, 或者以裸露的形式存在于线粒体中。

栗疫菌 (*Cryphonectria parasitica*) 是栗树枯萎病的病原真菌, 本世纪早期曾引起北美和欧州的栗树大量死亡。某些栗疫菌菌株含有一种控制减毒性状的 dsRNA 质粒, 有毒菌株不含这类 dsRNA。用放线菌酮处理减毒菌株, dsRNA 和减毒性状同时丢失, 变成有毒菌株。有毒菌株与减毒菌株进行菌丝体融合以后, 又变成减毒菌株, 在融合期间, dsRNA 和减毒性状共同转移。dsRNA 由脂质膜状小囊所包裹。

雄性不育的蚕豆 447 品系含有一种 17kb 的 dsRNA 质粒, 质粒由膜状物包裹, 形成直径为 70nm 的球状体, 分散于细胞质中。而在可育的蚕豆制品系中没有发现球状体和 17kb dsRNA。对 447 品系和它的可育性永久修复或回复的植物所进行的 DNA 分析表明, 它们的 mtDNA 的限制片段形式没有区别, 这表明至少对这个蚕豆制品系来说, mtDNA 与雄性不育没有关系。通过嫁接或其它方式都不能使雄性不育性状和 17kb dsRNA 进行水平传播, 这表明 dsRNA 携带着不育性决定因子, 而且这种 dsRNA 不具有病毒的性质, 是一种染色体外复制的 RNA 质粒。

Monroy 等^[9]从芸苔属 (*Brassica*) 植物中分离到两种 dsRNA 质粒, 分子大小分别为 3.6kb 和 3.2 kb。从离心梯度中回收的 dsRNA 对 RNA 酶不敏感, 而用非离子去污剂处理后对 RNA 酶表现出部分敏感, 这表明 RNA 质粒很可能由膜状物所包裹。但是, 不清楚这两种 RNA 质粒的功能是什么。

在 S 型细胞质的雄性不育玉米的线粒体

中, 发现 4 种裸露的 RNA 质粒, 其中两种是 dsRNA (900 bp 和 2850 bp), 另外两种是 ssRNA (850bp 和 2150bp)。在其它类型的雄性不育玉米和 N 型细胞质的雄性可育玉米中都未发现这些质粒, 所以 RNA 质粒似乎与雄性不育有关。但是, 与蚕豆 447 品系的 dsRNA 不同, 在修复和回复的雄性可育玉米中也存在这些 RNA 质粒, 所以玉米的雄性不育可能由两种或多种因子所决定, 丢失任何一种因子都可能导致雄性不育性状回复成可育的。RNA 质粒可能是 S 型玉米的与雄性不育有关的因子之一, 另外一种因子发生改变或丢失也可能导致回复体的产生。

RNA 质粒研究远没有 DNA 质粒那样广泛和深入, 除了嗜杀酵母的 dsRNA 质粒以外, 其它 RNA 质粒的结构与功能的研究都是很初步的, 尤其是 RNA 质粒在决定植物雄性不育性状中的作用机制, 还有待于进一步研究。特别是催化 RNA 质粒复制的依赖于 RNA 的 RNA 复制酶, 只知道细胞中存在这种酶, 但至今仍未分离到, 至于这种酶是由质粒编码还是由染色体编码, 目前尚不清楚。无疑, 这个问题的最终解决将会大大促进 RNA 质粒的研究。

参 考 文 献

1. Lederberg J et al.: *Physiol. Rev.*, **32**: 403—430, 1952.
2. Foster T J *Microbiol. Rev.*, **47**: 361—409, 1983.
3. Stanisich V A: *Methods in Microbiology*, **21**: 11—47, 1988.
4. Datta N: *Plasmid in Bacteria* (D. R. Helinski et al. Eds), Plenum Press, New York, pp. 3—16, 1984.
5. Wickner R B: *Bacteriol. Rev.*, **40**: 757—773, 1976.
6. Brown G G et al.: *Int. Rev. Cytol.*, **117**: 1—56, 1989.
7. Esser K et al.: *Plasmids of Eukaryotes*, Springer-Verlag, Berlin, pp. 1—56, 1986.
8. Volkert F C et al.: *Microbiol. Rev.*, **53**: 299—317, 1989.
9. Moroy A F et al.: *Curr. Genet.*, **17**: 427—431, 1990.