

## 普通小麦不同优势杂交种及其亲本 之间基因表达差异比较研究

倪中福 孙其信 吴利民  
(中国农业大学作物学院)

**摘要** 为探讨小麦杂种优势形成的分子机理, 本研究选用普通小麦品种(系) 3338, 6554 和 2410TD 及其强优势杂种 I (3338 × 6655) 和弱优势杂种 II (2410TD × 6555), 采用 mRNA 差异显示技术, 对生长至三叶一心(即分蘖初期)和产生二级分蘖时(即分蘖盛期)的幼苗叶片基因表达差异进行了比较研究。结果表明, 小麦杂种一代苗期基因表达较亲本明显不同, 表现为数量水平和质量水平上的差异, 但与分蘖初期相比, 小麦杂交种与亲本之间在分蘖盛期的基因表达差异更明显, 并且在分蘖初期主要为量的表达差异, 而生长至分蘖盛期时, 质的表达差异比例显著增高, 这表明小麦杂交种与亲本间的基因表达差异与发育时期有关。分析发现, 强优势杂种 I 与其亲本间的差异表达基因比例明显高于弱优势杂种 II。另外, 无论分蘖初期或盛期, 在强优势杂种组合 I 中, 增强型和沉默型所占比例均明显高于弱优势杂种组合 II, 而单亲表达减弱型比例则较杂种组合 II 低。本文还对 mRNA 差异显示中扩增产物的检测方法以及杂种和亲本基因表达差异与杂种优势的关系进行了分析和讨论。

**关键词** mRNA 差异显示; 基因表达; 杂种优势; 小麦; 分蘖; 苗期叶片

**分类号** Q 753; S512.1; S5-035.1

## Differential Gene Expression between Wheat Hybrids and Their Parental Inbreds in Seedling Leaves of Early and Vigorous Tillering Stages

N i Zhongfu Sun Q ix in W u L in in  
(College of Crop Sciences, CAU)

**Abstract** In order to study the molecular basis of wheat heterosis, differential display of mRNA was used to analyze the difference of gene expression between heterotic hybrid (3338 × 6554), nonheterotic hybrid (2410TD × 6554) and their parental inbreds in seedling leaves of early and vigorous tillering stages. The results indicated that the patterns of gene expression alters obviously in hybrid F<sub>1</sub> as compared to their corresponding parents, but the number of differentially expressed genes between hybrids and their parental inbreds is dependent on developmental stages. There were more differentially expressed genes in vigorous tillering seedling leaves as compared with early tillering seedling leaves, more differentially expressed genes between heterotic hybrid and its parents were found. On the

收稿日期: 2000-01-10

国家杰出青年科学基金(3992506), 国家自然科学基金(39870484)和教育部“跨世纪优秀人才培养计划”基金资助项目

倪中福, 北京圆明园西路 2 号中国农业大学(西校区), 100094

other hand, we found major difference of gene expression between hybrids and their parental inbreds in early tillering seedling leaves occurred in the quantitative level, but both qualitative and quantitative differences were obvious in vigorous tillering seedling leaves. There were higher percentage of overexpressed and inhibited types in heterotic hybrids than in nonheterotic hybrid, indicating that overexpressed and inhibited genes may play important roles in wheat heterosis and should be the emphasis for further study. The method of detecting Differential Display Reverse PCR products and the alteration of gene expression in hybrids as compared to their parental inbreds in relation to heterosis were also discussed.

**Key words** mRNA differential display; gene expression; heterosis; wheat; tiller; seedling leaves

杂种优势是一种普遍而又复杂的生物学现象,已广泛应用于农业、畜牧业等生产领域,但其遗传机理迄今尚未阐述清楚,仍停留在假说水平上<sup>[1]</sup>。研究证明,表型变异的分子基础在于基因表达的变化,而从基因组组成上看,杂交种的全部基因来自2个亲本,并没有新的基因出现,但其性状并非双亲的简单组合。因此,比较杂交种与亲本间的基因表达差异,寻找和杂种优势形成有关的基因或基因群,进而探索杂种优势形成与基因表达调控的关系,可望从分子水平上了解杂种优势形成的机理。近来,这方面的研究也有所进展,例如Romagnoli等<sup>[2]</sup>发现玉米杂交种与亲本自交系相比,在mRNA和蛋白质合成数量上发生了变化。Taftaris等<sup>[3]</sup>报道,玉米强优势杂交种35个单拷贝基因的mRNA含量平均值高于弱优势杂交种及亲本自交系。应用新近发展起来的mRNA差异显示技术,对玉米和水稻苗期叶片进行的研究发现,杂种一代基因表达较亲本显著不同,存在杂种特异表达、杂种超亲表达和杂种沉默等多种基因表达类型<sup>[4,5]</sup>。

杂交小麦在产量性状和抗逆性等方面均表现杂种优势<sup>[6]</sup>。生理生化分析表明,小麦杂种一代在酶的组成、激素含量、光合作用、呼吸强度及同化物的运转与积累等特性上与亲本显著不同<sup>[6-10]</sup>,但由于普通小麦是异源六倍体物种,具有部分同源性的3个染色体组,遗传研究远比玉米和水稻等二倍体物种复杂,致使小麦杂种优势遗传机理研究相对落后,这方面的报道也较少。Sun等<sup>[11]</sup>采用差异显示技术研究发现,小麦杂交种和亲本间存在明显的表达差异,但对不同时期的基因表达差异研究目前尚未见报道。本研究采用mRNA差异显示技术,旨在探讨小麦杂交种与亲本在幼苗分蘖初期和盛期叶片基因的表达差异,比较不同优势杂交组合在差异表达基因数目及类型上的区别,以期从基因转录水平上揭示小麦杂种优势形成过程中的一些重要现象。

## 1 材料和方法

### 1.1 供试材料

选用普通小麦品种(系)3338、2410TD和6554,以6554为父本,配制强优势杂种3338×6554(杂种I)及弱优势杂种2410TD×6554(杂种II)。经我们多年试验,杂种I产量杂种优势在15%以上,而杂种II在5%以下。杂种及亲本种植于花盆中,在幼苗生长至三叶一心(即分蘖初期)和产生二级分蘖(即分蘖盛期)时采集叶片备用。

## 1.2 寡核苷酸引物

### 1.2.1 3 端锚定引物

R1(T<sub>11</sub>G): 5'-TTTTTTTTTTTTTG-3'

R2(T<sub>11</sub>A): 5'-TTTTTTTTTTTTTA-3'

R3(T<sub>11</sub>C): 5'-TTTTTTTTTTTTTC-3'

R4(AAGCT<sub>11</sub>G): 5'-AAGCTTTTTTTTTTTTG-3'

R5(AAGCT<sub>11</sub>A): 5'-AAGCTTTTTTTTTTTTA-3'

R6(AAGCT<sub>11</sub>C): 5'-AAGCTTTTTTTTTTTTC-3'

R4, R5 和 R6 引物 5 端加 AAGC (HindIII 酶切位点) 是为方便克隆。

### 1.2.2 5 端寡核苷酸引物

L1: 5'-AAGCTTTGGCTCC-3'

L7: 5'-CA GAGGTTGG-3'

L2: 5'-TACAACGAGG-3'

L8: 5'-CA GGACA TCG-3'

L3: 5'-GACCAA TGCC-3'

L9: 5'-GGCTTA TGCC-3'

L4: 5'-GGA TGCCACT-3'

L10: 5'-GGA GTGCCTC-3'

L5: 5'-ACGTTGA GAC-3'

L11: 5'-CA GCACTGAC-3'

L6: 5'-GTCA CCGCGC-3'

## 1.3 总 RNA 提取和纯化

取小麦苗期叶片各 4 g, 置液氮中冷冻并研磨成粉末, 放入 20 mL 离心管中, 加抽提缓冲液 (100 mmol·L<sup>-1</sup> LiCl, 1% SDS, 10 mmol·L<sup>-1</sup> EDTA, 100 mmol·L<sup>-1</sup> Tris-HCl (pH 9.0)), 与等体积酚混合) 8 mL, 混匀后于 90 ℃ 水浴中 2 min, 取出置冰上冷却, 加氯仿 4 mL, 混匀, 离心 (4 ℃, 12 000 r·min<sup>-1</sup>) 20 min, 取上清液, 加等体积氯仿抽提 2 次, 收集水相, 加 1/3 体积 8 mol·L<sup>-1</sup> LiCl, 4 ℃ 沉淀 16~18 h, 离心并去除上清液, 沉淀经 2 mol·L<sup>-1</sup> LiCl 和 80% 乙醇各洗涤 1 次后溶于 DEPC 处理的双蒸水中。

## 1.4 逆转录和显示 PCR 扩增

**1.4.1 逆转录** 逆转录反应总体积 20 μL (含 2 μg 总 RNA、50 mmol·L<sup>-1</sup> Tris-HCl (pH 8.3), 75 mmol·L<sup>-1</sup> KCl, 3 mmol·L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub>, 10 mmol·L<sup>-1</sup> DTT, 50 μmol·L<sup>-1</sup> dNTPs, 锚定引物 50 pmol, M-MULV 反转录酶 (200 U), 37 ℃ 温浴 2 h, 取 2 μL 反应液用于显示 PCR 扩增。

**1.4.2 显示 PCR 扩增** PCR 反应总体积为 20 μL, 包括反转录产物 2 μL, 10 mmol·L<sup>-1</sup> Tris-HCl pH 8.5, 0.001% gelatin, 200 μmol·L<sup>-1</sup> dNTPs, 3 端锚定引物 10 pmol, 5 端寡核苷酸引物 10 pmol, a-<sup>32</sup>P-dATP 5 μCi, Taq DNA 聚合酶 1 U。反应程序: 前 25 循环, 每个循环 94 ℃ 30 s, 40 ℃ 60 s, 72 ℃ 90 s; 后 15 循环, 每个循环 94 ℃ 30 s, 55 ℃ 60 s, 72 ℃ 90 s, 最后 72 ℃ 延伸 7 min。

注: 采用银染法检测扩增产物时不加同位素。

## 1.5 测序胶展示

**1.5.1 同位素法** PCR 产物加 5 μL 98% 甲酰胺 (含 100 mmol·L<sup>-1</sup> EDTA pH 8.0, 0.1% 二甲苯青), 混匀, 沸水变性 10 min, 取 6 μL 加样, 7 mol·L<sup>-1</sup> 脲变性的 5% 聚丙烯酰胺测序胶电泳约 3 h, 取下的胶块经真空干燥后压 X-光片, 视放射性强度确定曝光时间。

**1.5.2 银染法** 电泳条件与同位素法相同, 银染方法参见 Lohmann 等<sup>[12]</sup> 所述方法。

## 2 结果与分析

### 2.1 显示PCR扩增产物检测方法比较

高灵敏度的检测手段是mRNA 差异显示技术成功的关键。最初,Liang 等<sup>[11]</sup>采用同位素法,但使用同位素法需要相应的防护设备,对环境也可能造成污染,限制因素较多。后来,有学者提出荧光标记法,但此法不能精确检测出量的表达差异。为此,Lohmann 等<sup>[12]</sup>提出测序胶银染法,本研究也证明了该方法的有效性。由图 1A 中可以看出,同位素法展示出的条带较粗,这是由于<sup>32</sup>P 产生的射线具有散射特性的缘故。相比较而言,银染的条带细而清楚,易于识别(图 1B)。

### 2.2 杂种 F<sub>1</sub> 和亲本间基因差异表达分析

**2.2.1 杂种 F<sub>1</sub> 与亲本分蘖初期叶片基因表达多态性** 以杂种和亲本幼苗叶片提取的mRNA 为模板,利用 3 个单锚定引物(R4,R5 和 R6)与 4 个 5 端寡核苷酸引物(L1,L2,L3 和 L4)共 12 个引物组合进行 RT-PCR 扩增,扩增产物经测序胶电泳展示出 mRNA 亚群的差异(图 1A)。所用 12 个引物组合在 5 份材料间共展示出 965 条带,其中 122 条(占 12.6%)具多态性,每个引物组合可展示出 5~30 条多态性带,平均为 10.3 条。由表 1 可以看出,杂种 I 和亲本间的 mRNA 多态性(11.0%)略高于杂种 II (10.2%),但都约为各杂种双亲间 mRNA 多态性的 1.5 倍(7.8% 和 7.4%),这表明杂种基因表达较亲本存在明显差异。相比较而言,两杂种间基因表达差异较小(5.8%),仅约为各杂种和双亲间 mRNA 多态性的一半。

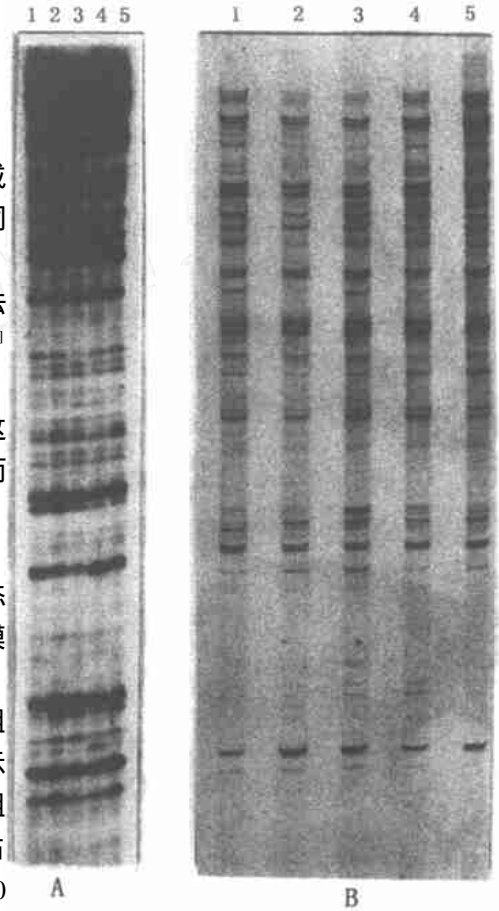


图 1 杂种 I 和 II 及其亲本 3338, 6554 和 2410TD 的 mRNA 差异显示结果

A: 分蘖初期, 引物组合 R1 和 L1;  
B: 分蘖盛期, 引物组合 R1 和 L5  
1 为 3338, 2 为杂种 I, 3 为 6554,  
4 为杂种 II, 5 为 2410TD

表 1 小麦杂交种和亲本分蘖初期和盛期叶片中 mRNA 多态性

供试材料	分蘖初期			分蘖盛期		
	实际扩增带数	差异条带数		实际扩增带数	差异条带数	
		数	目		Φ%	数
杂种 I 双亲	963	75	7.8	1 450	249	17.2
杂种 I 与双亲	963	106	11.0	1 479	414	28.0
杂种 II 双亲	964	71	7.4	1 443	296	20.5
杂种 II 与双亲	964	98	10.2	1 456	372	25.6
杂种 I 与 II	964	56	5.8	1 424	315	22.1
总计	965	122	12.6	1 519	523	34.4

**2.2.2 杂种  $F_1$  和亲本分蘖盛期叶片中 mRNA 多态性** 利用 3 个单锚定引物(R1, R2 和 R3) 与 8 个 5 寡核苷酸引物(L1 及 L5-L11) 组成 24 个引物组合, 对小麦杂交种和亲本分蘖盛期叶片中的 mRNA 进行了差异显示研究(图 1B)。24 个引物组合共展示出 1 519 条带, 其中有 523 条为差异条带(占 34.4%), 平均每个引物组合展示出 21.8 条差异条带。由表 2 可知, 各杂种和亲本间的 mRNA 多态性明显高于其双亲间及两杂种间的 mRNA 多态性。进一步分析发现, 杂种 I 双亲间和杂种 II 双亲间展示出的条带数目基本相同(1 450 条和 1 443 条), 而差异条带比例前者(17.2%) 却比后者(20.5%) 低 3.7%。与此相反, 杂种 I 和杂种 II 与亲本间展示出的条带数目也基本相同(1 479 条和 1 456 条), 但前者的差异条带比例(28.0%) 较后者(25.6%) 高出 2.4%。上述结果表明小麦杂交种与亲本间都存在明显的基因表达差异, 但也同时说明, 与杂种 II 相比, 在杂种 I 中发生表达变化的亲本基因数目更多。另外, 两杂种间差异条带比例(22.1%) 虽然低于各杂种与其亲本间, 但高于各杂种双亲间, 这与分蘖初期叶片中的展示结果有所不同。

**2.2.3 杂种  $F_1$  和亲本分蘖初期和盛期叶片中的 mRNA 多态性比较** 分析表 1 发现: 与分蘖初期相比, 杂种 I 和 II 与其亲本在分蘖盛期叶片中的基因表达差异更明显(28.8% 和 25.6%), 均约为分蘖初期(11.0% 和 10.2%) 的 2.5 倍。另外, 各杂种双亲间及两杂种间的差异表达基因比例在分蘖盛期也明显提高, 其中两杂种在分蘖盛期的差异表达基因比例(22.1%) 约为初期(5.8%) 的 3.8 倍, 不同时期存在显著差异; 无论分蘖盛期或初期, 各杂种与其亲本间的 mRNA 多态性明显高于杂种双亲间及两杂种间的 mRNA 多态性, 强优势杂种 I 和亲本间的差异条带数及比例高于弱优势杂种 II。

### 2.3 杂种 $F_1$ 与亲本间的基因差异表达类型比较

**2.3.1 杂种  $F_1$  与亲本间的基因表达差异类型** 小麦杂种一代与亲本基因差异表达表现为量和质的差异。量的表达差异表现为双亲及  $F_1$  都表达, 但  $F_1$  与亲本表达量存在差异。这类差异包括 4 种类型: 增强型(ZQ): 杂种一代增强表达的基因, 在量上表现正向超亲(图 2A); 减弱型(JR): 杂种一代减弱表达的基因, 在量上表现为负向超亲(图 2B); 偏高亲型(PG): 杂种一代基因表达水平偏向高亲(图 2C); 偏低亲型(PD): 杂种一代基因表达水平偏向低亲(图 2D)。

质的差异可归纳为 5 种类型:

杂种特异表达型(ZT): 基因仅在杂种  $F_1$  中表达(图 3A); 单亲表达增强型(DZ): 仅在一个亲本及  $F_1$  中表达, 且  $F_1$  表达量高于此亲本(图 3B); 单亲表达减弱型(DJ): 仅在一个亲本及  $F_1$  中表达, 且  $F_1$  表达量低于此亲本(图 3C); 单亲表达一致型(DY): 仅在一个亲本及  $F_1$  中表达, 且表达量一致(图 3D); 沉默型

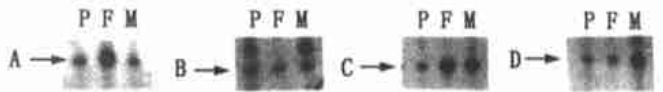


图 2 小麦杂交种与亲本间量的基因差异表达类型

A: 增强型(ZQ); B: 减弱型(JR); C: 偏高亲型(PG); D: 偏低亲型(PD)  
P: 父本; F: 杂种; M: 母本, 图 3 相同

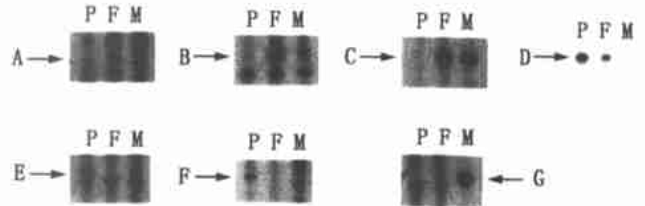


图 3 小麦杂交种与亲本间质的基因差异表达类型

A: 杂种特异表达型(ZT); B: 单亲表达增强型(DZ); C: 单亲表达减弱型(DJ); D: 单亲表达一致型(DY); E: 双亲都表达的基因在杂种一代的共沉默(CM); F: 父本特异表达的基因在杂种一代沉默(CM); G: 母本特异表达的基因在杂种一代沉默(CM)。

(CM): 亲本基因在杂种 F<sub>1</sub> 中沉默。沉默型基因可分为: 双亲都表达的基因在杂种一代的共沉默(图 3E); 父本特异表达的基因在杂种一代沉默(图 3F); 母本特异表达的基因在杂种一代沉默(图 3G)。

2.3.2 杂种 I 和杂种 II 与亲本间分蘖盛期初期片中的基因差异表达类型比较 由表 2 和 3 可知, 在分蘖初期叶片中, 小麦杂交种和亲本间以量的表达差异为主(杂种 I 和 II 分别为 9.01% 和 8.52%)。从差异表达类型看, 本实验所用的 12 个引物组合, 没有展示出杂种特异表达基因。另外, 在杂种 I 与双亲间展示的差异表达类型较杂种 II 丰富, 后者质的表达差异仅发现单亲表达减弱和单亲表达一致 2 种类型。

表 2 小麦杂交种和亲本间苗期叶片中量的基因差异表达类型及所占比例

供试材料	时期	增强型 ZQ	偏高亲型 PG	减弱型 JR	偏低亲型 PD	总计
杂种 I 与双亲	S1*	2.67	2.50	1.04	2.70	9.01
	S2*	4.26	1.76	1.69	5.14	12.85
杂种 II 与双亲	S1	1.66	2.07	1.56	3.53	8.52
	S2	1.85	3.10	1.10	5.01	11.06

\* S1: 指分蘖初期; S2: 指分蘖盛期, 表 3 同。

表 3 小麦杂交种和亲本间苗期叶片中质的基因差异表达类型及所占比例

供试材料	时期	杂种特异表达型 ZT	单亲表达增强型 DZ	单亲表达一致型 DY	单亲表达减弱型 DJ	沉默型 CM	总计
杂种 I 与双亲	S1	0	0.73	0.42	0.31	0.62	2.08
	S2	1.96	1.00	2.97	0.41	8.86	15.20
杂种 II 与双亲	S1	0	0	0.83	0.42	0	1.25
	S2	1.10	0.27	4.53	1.03	7.55	14.48

2.3.3 杂种 I 和杂种 II 与亲本间分蘖盛期叶片中的基因差异表达类型比较 从表 2 和 3 可以看出, 在分蘖盛期叶片中, 杂种 I 和杂种 II 与其亲本间质的基因差异表达比例(15.20% 和 14.48%) 略高于量的基因差异表达比例(12.85% 和 11.06%), 但在两种表达水平上都存在明显的差异。分析发现, 各杂种与亲本间的主要表达差异类型为增强型、偏高亲型、偏低亲型、单亲表达一致型及沉默型, 其中沉默型最多。另外, 展示出许多杂种 I 和 II 特异表达基因(1.96% 和 1.10%)。

对杂种 I 和杂种 II 进行比较可知, 在杂种 I 和亲本间, 增强型、减弱型、杂种特异表达型、单亲表达增强型及沉默型所占比例分别为 4.26%, 1.69%, 1.96%, 1.00% 和 8.86% 都高于杂种 II 组合中相应类型的比例(1.85%, 1.10%, 1.10%, 0.27% 和 7.55%), 其中增强型和沉默型较为突出。在杂种 I 中, 偏高亲型、单亲表达一致型和单亲减弱型所占比例(1.76%, 2.97% 和 0.41%) 较杂种 II 中(3.10%, 4.53% 和 1.30%) 低, 而杂种中减弱型所占比例差别不大(5.14% 和 5.01%)。

2.3.4 小麦杂交种和亲本分蘖初期与盛期叶片中的基因差异表达类型比较 由前面的分析可知: 小麦杂交种与亲本间的基因差异表达程度在不同时期存在显著的区别。分蘖初期以量的表达差异为主, 但至分蘖盛期, 质的表达差异比例显著提高, 反而超过量的表达差异; 与分蘖初期相比, 小麦杂交种与亲本在分蘖盛期叶片中的基因差异表达类型更丰富, 特别是存在

较高比例的杂种特异表达型基因; 无论分蘖初期或盛期, 在杂种 I 中, 增强型、单亲表达增强型和沉默型所占比例均高于杂种 II, 其中增强型最为明显, 而单亲表达减弱型所占比例都低于杂种 II。

### 3 讨论

高等植物中维持整个生长发育所需基因总数在 5 万个左右, 平均每一发育阶段表达的基因为 0.8~1 万个<sup>[13]</sup>。本研究对小麦杂种和亲本分蘖初期和盛期的叶片进行 mRNA 差异显示, 分别扩增出 965 和 1 519 条带, 理论推算约占该发育时期表达基因总数的 10% 和 15%, 应能基本反映杂种及其亲本间的基因表达变化。研究发现, 小麦杂交种基因表达与亲本之间存在明显差异, 而表达的差异则可能决定了杂种一代优势(正或负优势)的形成。另外, 小麦杂交种与亲本间(内)在分蘖盛期叶片中的基因表达差异显著高于分蘖初期, 这表明小麦杂交种与亲本间(内)基因的差异表达程度与发育时期有关。在水稻中也有类似结果, 程宁辉等<sup>[5]</sup>报道水稻杂种汕优 63 与亲本苗期叶片中有 10%~15% 差异条带表现不同, 而 Xiong 等<sup>[14]</sup>研究发现, 该杂种与其亲本在成株期旗叶片中的差异条带比例却高达 31%。分析结果表明, 在分蘖初期, 小麦杂交种与亲本间的基因表达差异主要表现为数量水平上的差异, 但至分蘖盛期, 量的表达差异增幅不大, 而质的表达差异比例显著提高。因此, 质的差异数目增多是造成小麦杂交种与亲本在分蘖盛期基因表达差异程度提高的主要原因。本研究还发现, 无论在分蘖初期或盛期, 不同优势组合中展示出的条带数目基本相同, 但在杂种 I 组合中展示出的差异表达基因数却高于杂种 II 组合, 说明杂种 I 和亲本间存在更明显的基因表达差异, 这可能与其强优势的形成有关。

对于差异表达类型与杂种优势形成的关系, 玉米和水稻上已有报道, 但所得结果不一致。例如, Tsiftaris 和 Polidoros<sup>[3]</sup>发现强优势玉米杂交种中超亲表达的基因数目高于弱优势杂种。赵相山<sup>[15]</sup>认为互补表达基因(基因在一亲本及  $F_1$  中表达, 而在另一亲本中不表达)可能在玉米杂种优势形成中起重要作用。Xiong 等<sup>[14]</sup>报道单亲基因沉默型与杂种优势及杂合性呈正相关。本研究发现, 无论分蘖初期或盛期, 在强优势杂种组合 I 中, 增强型和沉默型所占比例均明显高于弱优势杂种组合 II, 而单亲表达减弱型比例则较杂种组合 II 低。鉴于本实验所用组合数及研究的发育时期有限, 上述表达规律是否具有普遍性还有待于进一步探讨。

从以上结果初步看出, 亲本基因在杂种一代表表的改变极其复杂, 杂种优势的形成涉及到两个遗传背景不同的亲本基因系统在杂种  $F_1$  中的相互作用。目前的结果仅是一种现象, 进一步的研究重点应是: 寻找强优势组合中可能存在的基因表达模式; 分离差异表达基因, 研究其结构和功能, 明确基因间的关系及相互作用, 进而探讨小麦杂种优势产生的分子机理。

### 参 考 文 献

- 1 Sun Qixin, Ni Zhongfu, Liu Zhiyong. Differential gene expression between wheat hybrids and their parental inbreds in seedling leaves. *Euphytica*, 1999, 106(2): 117~123
- 2 Romagnoli S, Maddaloni M, Livini C, et al. Relationship between gene expression and hybrid vigor in primary root tips of young maize (*Zea mays* L.) plantlets. *Theor Appl Genet*, 1990, 80: 769~775

- 3 Tsaftaris A S, Polidoros A N. Studying the expression of genes in maize parental inbreds and their heterotic and nonheterotic hybrids In Proc XII Eucarpia Maize and Sorghum Conference Bergamo, Italy, 1993, 283~ 292
- 4 程宁辉, 杨金水, 等. 玉米杂种一代与亲本基因差异的初步研究. 科学通报, 1996, 41: 451~ 454
- 5 程宁辉, 杨金水, 等. 水稻杂种一代与亲本幼苗基因表达差异的分析. 植物学报, 1997, 39: 379~ 382
- 6 黄铁城主编. 杂种小麦研究进展、问题与展望. 北京农业大学出版社, 1990
- 7 梁振兴, 等. 杂种小麦粒重形成过程中内源激素的变化. 见: 黄铁城等主编. 杂种小麦研究进展. 北京: 农业出版社, 1993
- 8 孙其信, 王世芸. T型杂交小麦优势表现的形态及遗传基础: I. 产量优势的形态基础. 北京农业大学学报, 1985, 11(4): 53~ 64
- 9 孙其信, 郭玉晌. T型杂交小麦优势表现的形态及遗传基础: II. 杂种优势和配合力效应的关系. 北京农业大学学报, 1985, 11(4): 65~ 73
- 10 唐尚格, 等. T型杂种小麦优势的生理生化基础研究. 见: 黄铁城等主编. 杂种小麦与高产栽培新途径试析. 杂种小麦研究进展. 农业出版社, 1993, 52~ 70
- 11 Liang Peng, Pardee A B. Differential display of eukaryotic messenger RNA by means of the polymerase chain reaction. Science, 1992, 257(14): 967~ 971
- 12 Lohmann J H S, Bosch T C G. RENDisplay: a rapid and efficient method for nonradioactive differential display and mRNA isolation. Bio Techniques, 1995, 18: 200~ 202
- 13 杨金水. 杂种优势机理探讨. 见: 李竞雄主编. 作物雄性不育及杂种优势研究进展. 北京: 中国农业出版社, 1996, 1~ 11
- 14 Xiong L Z, et al. Relationships of differential gene expression in leaves with heterosis and heterozygosity in a rice diallel cross. Molecular Breeding, 1998, 4: 129~ 136
- 15 赵相山. 玉米、水稻杂交组合中基因差异表达研究. [博士论文]. 复旦大学, 1997