

玉米抽穗期亲本及其杂交种间基因差异 表达与杂种优势的关系

雷海英¹, 孙毅^{1,2}, 阎敏¹, 段永红¹

(1. 山西大学 生物工程学院, 山西 太原 030006; 2. 山西省农业生物技术研究中心, 山西 太原 030031)

摘要:为探讨玉米杂种优势形成的分子机理, 选用了 8 个玉米自交系和它们的 5 个杂交种, 采用 mRNA 差异显示技术分析了杂种和亲本之间抽穗期叶片的基因表达差异模式。结果表明: 所选用的杂交种与自交系之间的基因表达模式可以分为 5 种类型: 杂种特异表达型(W_1)、单亲显性表达型(W_2)、双亲表达沉默型(W_3)、单亲沉默表达型(W_4)、亲本和杂交种表达一致型(W_5), 所占比例分别为 2.81%, 16.92%, 11.79%, 4.25% 和 64.23%。还对每种差异表达模式与 12 个杂种性状表现和中亲优势进行了相关分析。

关键词: 玉米; 杂种优势; mRNA 差异显示

中图分类号: S513.01 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2007)02-0029-05

Differential Gene Expression Between Hybrids and Their Parental Inbreds are Correlated with Heterosis in Heading Stage Functional Leaves of Maize

LEI Hai-ying¹, SUN Yi^{1, 2}, YAN Min¹, DUAN Yong-hong¹

(1. School of Biology Engineering, Shanxi University, Taiyuan 030006, China;

2. Agricultural Biotechnology Research Center of Shanxi Province, Taiyuan 030031, China)

Abstract: To explore the genetic mechanism of heterosis, 8 maize inbreds line and their 5 hybrids were employed and analyzed the patterns of differential gene expression in functional leaves at heading stage. The results revealed that the differential expression patterns between inbreds and their hybrids are as following: bands observed only in hybrids (W_1), bands only present in one parent (W_2), bands present in one parent and F_1 but absent in the other parent (W_3), bands present in both parents but absent in F_1 (W_4), bands present in both parents and F_1 (W_5), which accounted for 2.81%, 16.92%, 11.79%, 4.25% and 64.23%, respectively. The correlations between differential gene expression patterns and the mid-parent heterosis of twelve agronomic traits were estimated.

Key words: Maize; Heterosis; mRNA differential display

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。但目前杂种优势理论研究相对滞后, 仍停留在假说水平上, 尚不能系统地解释杂种优势的机理, 阻碍了人们在生产实践中对杂种优势的深入利用。在众多杂种优势假说中, 显性假说和超显性假说长期以来被育种学家们自觉或不自觉地接受。显性假说认为, 杂种优势是一个亲本的显性基因掩盖了另一个亲本的隐性基因所致; 超显性假说解释为, 一个位点上等位基因的杂合结合比两种纯合都有利。这两种假说虽然

能解释杂种优势产生的一些现象, 但它们远不能在深层次上阐明这一复杂独特的遗传现象的内在机制。虽然大量的研究已经证明: 存在杂种优势的杂交种所有基因均来源于 2 个杂交亲本, 杂交基因组中并没有产生新的基因, 但杂交种与亲本相比, 在生活力、生长势、抗逆性、适应性, 以及产量、品质等方面明显优越。因此, 杂种在性状上不同于亲本的变化应该是在基因表达水平上存在差异, 因而探讨杂种与亲本基因表达差异, 分离杂种与亲本差异表达基因, 有助于对杂种优势分子机理的深入研究。Re-

收稿日期: 2006-11-05

基金项目: 山西省留学回国人员资助项目(晋出留办字(97)1号)

作者简介: 雷海英(1978-), 女, 山西平遥人, 在读硕士, 主要从事玉米分子标记育种研究工作

通讯作者: 孙毅(1953-), 男, 黑龙江哈尔滨人, 研究员, 主要从事植物基因工程研究工作。

magnoli 等^[1]研究了基因差异表达与玉米杂种优势的关系后发现,与亲本相比,杂交种的 mRNA 含量和种类均发生了变化。Damerall 等^[2]和 Leonard 等^[3]研究了亲本与杂种间蛋白质数量多态性与玉米杂种优势的关系。随着 mRNA 差异显示技术的发明^[4],有人分别对玉米^[5,6]和水稻等^[7]进行了杂种一代与亲本基因表达差异研究;熊立仲等研究了水稻叶片的基因差异表达与杂种优势的关系后认为,杂种优势似与显性类型的基因表达无关,而与亲本基因在杂种中的抑制表达有关。倪中福等^[8]对种间和品种间小麦杂交种和亲本的表现进行分析后认为,超亲表达基因可能在小麦杂种优势形成中起重要作用。吴敏生等^[9]对玉米的 2 个杂交种及其亲本基因表达差异的分析认为,玉米杂种优势的大小可能与双亲基因间的抑制有关。虽然关于差异基因表达与杂种优势的关系已经有大量的研究,但到目前为止对杂种优势的机理仍不清楚。

本研究采用 mRNA 差异显示技术,利用 8 个玉米优良自交系及其配制的 5 个杂交种,分析了它们在 mRNA 的表达上存在与其亲本不同的遗传模式,以及基因表达与杂种优势的关系,以期揭示杂种优势形成过程中的一些重要现象和探索杂种优势的遗传机理提供更多的资料。

1 材料和方法

1.1 供试材料

以 8 个玉米优良自交系 178,黄 C, GY220, Q1261, D1815, 950411, K12 与沈 137 及其配制的杂交种 I:农大 108(178 × 黄 C),杂交种 II:大丰高油 330(GY220 × Q1261),杂交种 III:大丰 2 号(Q1261 × D1815),杂交种 IV:大丰 3 号(D1815 × 950411),杂交种 V:沈单 16(K12 × 沈 137)为材料,种植于试验田,待植株开始抽雄穗时,分别选取各自的功能叶片(着生于生长雌穗的节位上),迅速于液氮中研磨成细粉后,置 -80℃ 冰箱中冷冻保存,以备提 RNA 用。另外按照完全随机区组设计,设 3 个重复,用于考种分析。

1.2 寡核苷酸引物

引物设计参考 SUN Qixin 等^[10]、赵相山等^[11]的文献。

3' 端锚定引物:

R₁: 5'-AAGCTTTT TTT TTT TTT G-3'

R₂: 5'-AAGCTTTT TTT TTT TTT G-3'

R₃: 5'-AAGCTTTT TTT TTT TTT A-3'

5' 端随机引物:

L₁: 5'-TACAACGAGG-3'

L₂: 5'-GATCAATCGG-3'

L₃: 5'-GATCGCATTG-3'

L₄: 5'-AAGCTTTGGCTCG-3'

L₅: 5'-GTCACCGCGG-3'

L₆: 5'-ACGTTGAGAG-3'

L₇: 5'-CAGAGGTTGG-3'

L₈: 5'-GATCAAGAGCATCGAGAA-3'

1.3 总 RNA 的提取和纯化

总 RNA 的提取和纯化按“TRizol”试剂盒(上海生工生物工程公司)说明书进行。

1.4 cDNA 的合成和 PCR 的扩增

cDNA 合成反应总体系为 20 μL,反应条件为:总 RNA 2 μg, 50 mmol/L Tris-HCl (pH 8.3), 75 mmol/L KCl, 3 mmol/L MgCl₂, 50 μmol/L dNTPs, R₁, R₂, R₃ 的一种 3' 端锚定引物 50 pmol/L, Rnase Inhibitor 20 U, MMLV 反转录酶 200 U, 37℃ 温育 1 h, 95℃ 5 min。

PCR 反应总体系为 10 μL,包括 cDNA 合成产物 1 μL, 10 mmol/L Tris-HCl (pH 8.3), 200 μmol/L dNTPs, 50 mmol/L KCl, 1.5 mmol/L MgCl₂, 与合成 cDNA 对应的 3' 端锚定引物 10 pmol/L, 5' 端寡核苷酸引物 10 pmol/L, TaqDNA 聚合酶 0.6 U。反应程序为:94℃ 5 min; 94℃ 18 s, 40℃ 1 min, 72℃ 78 s, 25 个循环; 94℃ 18 s, 55℃ 1 min, 72℃ 78 s, 15 个循环; 72℃ 7 min。

1.5 片段分离

PCR 产物加 3 μL 98% 甲酰胺(含 100 mmol/L EDTA (pH 8.0), 0.1% 二甲苯酚),混匀,沸水变性 10 min,取 5 μL 加样, 7 mol/L 脲变性, 6% 聚丙烯酰胺测序胶电泳(80 W)约 120 min。

1.6 银染

将凝胶用 10% 的醋酸固定 10 min,去离子水漂洗 2 次(每次 5 min),置于染色液(每升染色液含 1 g 硝酸银和 1.5 mL 37% 甲醛)中染色 30 min,再用蒸馏水漂洗数秒(至多 20 s)并迅速显影(每升显影液含 30 g 碳酸钠, 200 μL 10 mg/mL 的硫代硫酸钠和 1.5 mL 37% 甲醛),最后用 10% 的醋酸固定。

1.7 统计分析

统计分子量在 200~800 bp 的条带,扩增条带存在时附值为 1,没有条带则附值为 0。由同一条带在 2 个亲本与其相应的杂交种中出现与否,分成 5 种带型,进一步统计差异带型在所有杂交组合中的数量。为增加试验的可靠性,每个扩增反应至少重

复 2 次进行统计分析。

将每种差异表达带型的数量作为变量, 与所有组合 12 个农艺性状以及中亲优势进行相关性分析 (相关性分析软件用 SPSS 11.0)。

中亲优势 = $F_1 - 0.5(P_1 + P_2) / 0.5(P_1 + P_2) \times 100\%$ (F_1 为杂交种, P_1 , P_2 为相应的母本和父本) [12]。

表 1 玉米杂交种和亲本抽穗期叶片中 mRNA 的多态性
Tab.1 Displayed mRNA polymorphism between hybrids and their parental line in heading stage

供试材料 Materials	实际扩增带数 No. of displayed bands	差异条带数 Polymorphic cDNA bands	
		数目 Number	比例/ % Percentage
杂种 I 双亲 Hybrid I parents	518	170	32. 8
杂种 I 与双亲 Hybrid I vs parents	736	285	38. 7
杂种 II 双亲 Hybrid II parents	558	179	32. 1
杂种 II 与双亲 Hybrid II vs parents	671	239	35. 6
杂种 III 双亲 Hybrid III parents	573	205	35. 8
杂种 III 与双亲 Hybrid III vs parents	625	253	40. 5
杂种 IV 双亲 Hybrid IV parents	598	204	34. 1
杂种 IV 与双亲 Hybrid IV vs parents	718	267	37. 2
杂种 V 双亲 Hybrid V parents	534	133	24. 9
杂种 V 与双亲 Hybrid V vs parents	648	174	26. 9

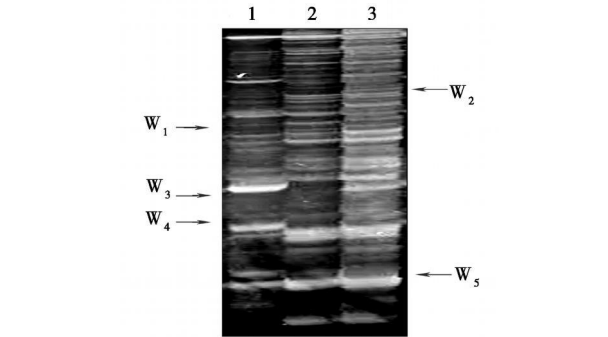
2 结果与分析

2.1 杂交种与亲本间的 mRNA 多态性

以玉米杂交种与亲本抽穗期叶片总 RNA 为模板, 5 个材料组合共用 3 个 3' 单锚定引物 (R_1 , R_2 和 R_3) 与 8 个 5' 端寡核苷酸引物 ($L_1 \sim L_8$) 组成 24 对引物进行扩增。每个组合的杂种与其亲本的差异条带比例见表 1。可以看出, 每个组合双亲的差异带数约占扩增总带数的 1/3, 而且每个组合的差异带数所占的比例约为 35%。

2.2 杂交种与双亲间基因差异显示类型

各杂交种与亲本之间基因表达差异如图 1 所示。可以分为 5 种类型: 杂种特异表达型 (W_1)、单亲显性表达型 (W_2)、双亲表达沉默型 (W_3)、单亲沉默表达型 (W_4)、亲本和杂交种表达一致型 (W_5)。前 4 种为差异基因表达模式, 第 5 种是基因间没有明显差异的表达模式。杂交种与亲本间的各种基因表达显示类型及所占的百分比分别为 2. 81 %, 16. 92 %, 11. 79 %, 4. 25 % 和 64. 23 %。



W_1 . 为杂种特异表达型; W_2 . 为单亲显性表达型; W_3 . 为双亲表达沉默型; W_4 . 为单亲沉默表达型; W_5 . 为亲本和杂交种表达一致型。

2 为杂交种, 1 和 3 为相应的父母本
 W_1 . Band observed only in hybrids; W_2 . Band present in one parent and F_1 but absent in the other parent ;
 W_3 . Band present in both parents but absent in F_1 ; W_4 . Band only present in one parent; W_5 . Band observed both parents and their hybrid; No. 2 was hybrid; No. 1 and 3 were their parents correspondingly

图 1 玉米杂交种与其亲本间基因表达差异类型
Fig 1 Differential expression patterns between hybrid and parents

2.3 基因表达模式与杂种性状表现的相关分析

统计上述 5 种差异表达模式在不同组合中的数量 (表 2), 然后对每种差异表达模式与 12 个杂种性状表现和中亲优势进行相关分析。对 5 种差异表达模式与杂交种的 12 个农艺性状表现进行相关分析结果表明 (表 3), 单亲显性表达型 (W_2)、亲本和杂交种表达一致型 (W_5) 与穗长和穗粗呈显著 ($P < 0. 05$) 正相关; 杂种特异表达型 (W_1) 与穗位呈显著 ($P < 0. 05$) 负相关, 与穗行数呈极显著 ($P < 0. 01$) 正相关, 而 5 种差异表达模式与杂种性状表现的相关均未达到显著水平。表 4 所示 5 种差异表达模式与中亲优势的相关分析结果表明, 仅仅发现杂种特异表达型 (W_1) 与穗长呈显著 ($P < 0. 05$) 正相关。而其他差异显示模式与中亲优势之间都没发现有显著相关。

表 2 玉米杂交种和亲本间基因表达类型所占比例
Tab.2 The percentage of gene expression differences between maize hybrids and their parental inbreds %

供试材料 Materials	杂种特异 表达型	单亲显性 表达型	双亲表达 沉默型	单亲沉默 表达型	表达一致 型	差异 总计
	W_1	W_2	W_3	W_4	W_5	Total
杂种 I 与双亲 Hybrid I vs parents	3. 67	25. 54	7. 74	1. 77	61. 28	38. 72
杂种 II 与双亲 Hybrid II vs parents	2. 53	15. 20	13. 71	4. 17	64. 38	35. 61
杂种 III 与双亲 Hybrid III vs parents	1. 28	14. 08	18. 88	6. 24	59. 52	40. 48
杂种 IV 与双亲 Hybrid IV vs parents	3. 48	18. 80	11. 84	3. 06	62. 81	37. 18
杂种 V 与双亲 Hybrid V vs parents	3. 09	10. 96	6. 79	6. 02	73. 51	26. 86
平均 Average	2. 81	16. 92	11. 79	4. 25	64. 23	35. 77

表 3 差异基因表达模式与玉米组合的 12 个农艺性状的杂种表现相关性分析

Tab. 3 Correlation analysis of differential gene expression patterns with 12 traits performance

差异模式 Pattern	穗长 Fringe length	穗粗 Fringe wide	穗行数 Row number	行粒数 Grain number per row	穗重 Fringe weight	穗粒重 Kemd weight per fringe	轴粗 Axis wide	百粒重 Hundred-kemel weight	株高 Plant height	穗位 Fringe place	叶茎夹角 Leaf-stalk angle	茎粗 Stalk wide
W ₁	0.244	0.736	0.969**	- 0.222	0.100	0.120	- 0.163	- 0.217	- 0.816	- 0.884*	0.133	0.023
W ₂	0.004	- 0.727	- 0.551	0.469	0.219	0.248	- 0.292	0.039	0.875	0.816	0.294	0.382
W ₃	- 0.255	0.119	- 0.737	- 0.250	0.200	0.281	- 0.573	- 0.095	- 0.380	- 0.563	- 0.067	- 0.101
W ₄	0.065	- 0.206	- 0.859	0.043	- 0.084	- 0.160	0.651	0.318	- 0.378	0.679	- 0.167	0.056
W ₅	0.890*	0.943*	0.627	0.509	0.716	0.745	0.374	0.479	- 0.834	- 0.859	0.124	- 0.094

注: * . 相关性在 0.05 水平显著; ** . 相关性在 0.01 水平显著, 表 4 同

Note: * . Correlation is significant at the 0.01 level; ** . Correlation is significant at the 0.05 level, Tab. 4 is the same

表 4 差异基因表达模式与与玉米组合的 12 个农艺性状的中亲优势相关性分析

Tab. 4 Correlation analyses of differential gene expression patterns with 12 traits mid-parent heterosis

差异模式 Pattern	穗长 Fringe length	穗粗 Fringe wide	穗行数 Row number	行粒数 Grain number per row	穗重 Fringe weight	穗粒重 Kemd weight per fringe	轴粗 Axis wide	百粒重 Hundred-kemel weight	株高 Plant height	穗位 Fringe place	叶茎夹角 Leaf-stalk angle	茎粗 Stalk wide
W ₁	- 0.900*	0.300	0.051	- 0.200	0.600	0.300	0.029	0.000	0.400	0.000	- 0.600	0.800
W ₂	0.600	- 0.300	- 0.359	- 0.200	- 0.500	- 0.300	- 0.107	0.300	- 0.100	- 0.100	0.100	- 0.800
W ₃	- 0.600	0.300	- 0.154	- 0.300	0.500	0.300	- 0.072	0.200	0.600	0.100	- 0.600	0.300
W ₄	0.667	0.410	0.000	0.205	- 0.616	- 0.410	- 0.106	- 0.051	- 0.667	- 0.154	0.564	- 0.410
W ₅	- 0.564	0.205	0.368	0.103	0.359	0.205	0.203	- 0.359	0.051	0.051	- 0.154	0.718

3 讨论

杂种优势是生物界的一种普遍现象, 在水稻、玉米、高粱、油菜、棉花、小麦等许多农作物上得到了广泛利用并取得了显著增产效果, 因而引起许多生物学家对玉米的许多方向进行研究, 试图对杂种优势的机理进行预测。如白永新等^[13] 研究分析中晚熟、中早熟玉米杂交组合中得出以下结论, 棒三叶叶面积与单株穗重、单株粒重有显著的正相关关系。而从营养生长到生殖生长, 是植物个体发育中生育期的重大转变, 也是植物生产上的关键时期; 抽穗期又是植物由营养生长进入生殖生长的转折期, 在这个时期中, 植物的生理、生化、代谢能力非常活跃。其后经过开花、传粉、受精、结出果实, 直至形成植物的种子器官, 对于作物的杂种优势的形成具有重要的作用, 如在崔俊明等^[14] 的研究提到, 玉米叶片的有效光合层是穗位叶和结实雌穗上下节的叶片, 对玉米干物质的积累非常重要, 因而雌穗的位置直接影响产量的高低。因此研究抽穗期的基因表达调控对研究植物的生长发育的杂种优势有重大的意义。

本研究对玉米材料设 3 次重复种植于试验田内, 随机选取处于抽穗期的功能叶片分别提取总 RNA 后, 将同一个材料的 3 次重复总 RNA 合并再做反转录; 并针对性地选取功能叶(对籽粒的干物质的积累有特殊的作用^[15]) 作为研究材料; 而且调查统计了玉米的 12 个生物学性状进行相关性分析, 这可以对与杂种优势有关的性状与杂种优势的形成作

比较全面的分析。在我们的结果中, 亲本和杂交种表达一致型(W₅) 与穗长和穗粗呈显著正相关; 杂种特异表达型(W₁) 与穗位呈显著负相关, 与穗行数呈极显著正相关; 而与 Xiong L Z 等^[7]、吴利民等^[16] 的结果不同, 他们发现各基因表达模式与农艺性状杂种表现的相关均不显著; 但田曾元等^[17] 对玉米穗分化期的功能叶基因的差异显示研究表明, 单亲沉默表达型(W₄) 与株高呈显著相关。而在 5 种差异表达模式与中亲优势的相关分析结果中, 仅仅发现杂种特异表达型(W₁) 与穗长呈显著正相关。这暗示了只在杂交种中特殊表达的基因, 对形成杂种优势是起积极促进作用的。而我们没有发现其他的差异显示模式与中亲优势之间有显著相关。Xiong L Z 等^[7] 认为在水稻剑叶中在他所调查性状的杂种优势与杂种特异表达是呈显著负相关, 即某些基因在 F₁ 的表达受到抑制的情况下对产生正向杂种优势是有利的。我们的结果与之正好相反。这说明杂种优势的表达不仅受亲本杂交组合的不同而有差异, 也会因环境的变化而发生改变。而且在我们找到的基因差异表达的类型中, 双亲表达沉默型(W₃) 所占的比例比较大为 11.79% (单亲显性表达包括母本和父本显性表达 2 种类型), 这也许说明在形成杂交种的基因表达调控过程中, 双亲的某些不利基因表达由于受到例如甲基化作用(基因表达与甲基化呈负相关)、反式作用因子(锌指、亮氨酸拉链基序)(反式作用因子对基因表达的调控可正(激活) 可负(阻遏)^[18]) 等的抑制作用而不表达, 从而形成杂种优

势。在 mRNA 的多态性中还可以看出: 每个杂交组合的差异条带均占总带数的 35% 左右, 或许这些杂交组合中都存在一种共有的调控机制对杂种的形成起一定的作用, 即差异基因的表达跟杂种优势的产生有密切的关系。对于这些差异基因有待进一步深入研究。虽然到目前为止, 对杂种优势的形成机理还不清楚, 但已有大量的研究证明, 杂交种的遗传性能, 不仅仅是 2 个亲本遗传物质简单叠加的产物, 而是通过 2 套亲本基因间的相互作用的结果形成了杂交优势。

总之, 开展并探讨杂种优势的机理, 仅仅通过研究差异显示是不够的, 下一步我们将对一些差异基因进行克隆、测序, 并分析这些基因的生物学功能, 为理解杂种优势的遗传机理奠定基础。

参考文献:

- [1] 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 [J]. *Theor Appl Genet*, 1990, 80: 767– 775.
- [2] Dameral C, Hebert Y, Vienne D D. Is the polymorphism of protein amounts related to phenotypic variability? [J]. *Theor Appl Genet*, 1987, 74: 194– 202.
- [3] Leonardi A, Dameral C, Hebert Y, *et al.* Association of PAP among maize lines with performance of their hybrids [J]. *Theor Appl Genet*, 1991, 82: 552– 560.
- [4] Liang P, Pardee A B. Differential display of eukaryotic mRNA by means of the polymerase chain reaction [J]. *Science*, 1992, 257: 967– 971.
- [5] 程宁辉, 杨金水, 高燕萍, 等. 玉米杂种一代与亲本基因差异的研究 [J]. *科学通报*, 1996, 42: 451– 454.
- [6] 程宁辉, 高燕萍, 杨金水, 等. 水稻杂种一代与亲本幼苗基因表达差异的分析 [J]. *植物学报*, 1997, 39(4): 379– 382.
- [7] Xiong L Z, Yang G P, Zhang Q F, *et al.* Relationships of differential gene expression in leaves with heterosis and heterozygosity in a rice diallel cross [J]. *Molecular Breeding*, 1998, 4: 129– 136.
- [8] 倪中福, 孙其信, 吴利民, 等. 小麦种间与品种间杂交种及其亲本之间基因差异表达比较研究 [J]. *农业生物技术学报*, 2001, 9(4): 366– 370.
- [9] 吴敏生, 高志环, 戴景瑞. 利用 cDNA-AFLP 技术研究玉米基因的差异表达 [J]. *作物学报*, 2001, 27(3): 339– 342.
- [10] Sun Qixin, Ni Zhongfu, Liu Zhiyong. Differential gene expression between wheat hybrids and their parental inbreds in seedling leaves [J]. *Euphytica*, 1999, 106: 117– 123.
- [11] 赵相山. 玉米、水稻杂交组合中基因差异表达研究 [D]. 上海: 复旦大学, 1997.
- [12] 卢庆善, 孙 毅, 华泽田. 农作物杂种优势 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2001.
- [13] 白永新, 王早荣, 陈宝国, 等. 玉米杂交种棒三叶特征及其叶面积与单株穗重、粒重的相关性研究 [J]. *华北农学报*, 2000, 15(2): 32– 35.
- [14] 崔俊明, 张进忠, 卢道文, 等. 玉米棒 3 叶光合性状的相关性分析 [J]. *华北农学报*, 1997, 12(4): 73– 77.
- [15] 徐汉卿. 植物学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [16] 吴利民, 倪中福, 王章奎, 等. 小麦杂种及其亲本苗期叶片家族基因差异表达及其与杂种优势关系的初步研究 [J]. *遗传学报*, 2001, 28(3): 256– 266.
- [17] 田曾元, 戴景瑞. 玉米杂种与亲本穗分化期功能叶基因差异表达与杂种优势 [J]. *遗传学报*, 2003, 30(2): 154– 162.
- [18] 刘进元, 李文君, 王薛林, 等译. 分子生物学 [M]. 第 2 版. 北京: 科学出版社, 2001: 221– 227.