

小麦杂交种及其亲本拔节期根系基因差异表达 与杂种优势关系的初步研究

王章奎,倪中福,孟凡荣,吴利民,谢晓东,孙其信

(中国农业大学植物遗传育种系,北京 100094)

摘要:以一套小麦 4×5 双列杂交组合的根系为材料,利用 mRNA 差异显示技术结合重复 PCR 扩增,分析了拔节期杂种与其亲本根系间基因表达的差异,并与杂种的 10 个农艺性状表现和杂种优势进行相关分析。cDNA 2 次 PCR 重复扩增中可稳定出现的带(992.4 条)占总带数(1 241 条)的 79.97%。统计结果显示,杂种和其亲本间存在显著的基因表达差异,可概括为双亲共沉默型(W1)、单亲表达沉默型(W2)、杂种特异表达型(W3)和单亲表达一致型(W4)这 4 种差异表达类型,其所占比例分别为 6.74%、5.93%、4.38% 和 10.48%。相关分析发现,各种差异表达模式与杂种性状表现的相关中有 3 个呈显著相关,与性状杂种优势的相关中则有 7 个呈显著相关,其中双亲共沉默型(W1)和单亲表达沉默型(W2)与主穗长和单株生物产量杂种优势均呈显著正相关,单亲表达一致型(W4)与千粒重杂种优势呈显著正相关。双亲共沉默型(W1)和杂种特异表达型(W3)与根冠比杂种优势呈显著正相关。以上研究结果表明,基因的差异表达与作物杂种优势的形成可能有密切关系。

关键词:小麦;杂种优势;分子机理;mRNA 差异显示;根系

Primary Study on the Relationship Between Differential Gene Expression Patterns in Roots at Jointing Stage and Heterosis in Agronomic Traits in a Wheat Diallel Cross

WANG Zhang-kui, NI Zhong-fu, MENG Fan-rong, WU Li-min, XIE Xiao-dong, SUN Qi-xin
(Department of Plant Genetics and Breeding, China Agricultural University, Beijing 100094)

Abstract: The patterns of differential gene expression in roots between hybrids and their parent inbreds in a wheat 4×5 diallel cross were analyzed by using differential display. In order to ensure the creditability, duplicated PCR was conducted. By using 15 primer combinations, a total of 1 241 bands were displayed, and 79.97% (992 out of 1 241) can be repeated, which showed DDRT-PCR was a useful technique for gene expression analysis. Four types of differential expression patterns were detected between hybrids and their parents: bands expressed in both parents but not in F_1 (W1); bands expressed in one parent but not in F_1 and another parent (W2); bands expressed only in F_1 but not in both parents (W3); and bands expressed in one parent and F_1 but not in another parent (W4). Relationship between differential gene expression patterns and performance of hybrids and heterosis was evaluated by using data for DDRTs and 10 agronomic traits. Analysis showed that: W1 was negatively correlated with performance of plant height. W1 and W3 were positively correlated with performance of root/shoot. Patterns of differential gene expression were found to be significantly correlated with heterosis: W1 was positively correlated with heterosis in spike length, biomass and root/shoot, W2 was positively correlated with heterosis in spike length and biomass, W3 was found to be positively correlated with heterosis in root/shoot, and W4 was positively correlated with heterosis in 1000-kernel weight. These results indi-

收稿日期:2002-09-18

基金项目:国家重点基础研究资助项目(001CB1088)、国家杰出青年科学基金资助项目(39925026)和国家自然科学基金资助项目(30270824)

作者简介:王章奎(1973-),男,江西于都人,博士研究生,主要从事小麦杂种优势机理研究。孙其信为本文通讯作者, Tel:010-62893426; E-mail: qxsun62@public.bta.net.cn

cate that differential expressed genes play an important role in heterosis.

Key words : Wheat ; Heterosis ; Molecular basis ; mRNA differential display ; Root

利用农作物杂种优势在世界粮食增产中发挥了重要作用^[1]。但目前对杂种优势分子机理的认识却十分有限。20世纪90年代以来,Stuber等^[2]、Xiao等^[3]和Yu等^[4]应用QTL分子标记定位方法分别对玉米、水稻进行了研究,为杂种优势机理的超显性假说、显性假说和上位性假说提供了分子水平上的证据。从基因组水平上看,杂种的全部遗传组成均来自双亲,但是Romagnoli等^[5]和Tsaftaris等^[6]从基因表达水平上进行研究发现,与亲本相比,杂交种的mRNA含量和种类均发生了变化。因此,杂交种所表现出的杂种优势应与基因表达水平上发生的变化有关,这可能是认识杂种优势形成的分子机理的一条新途径^[7]。水稻、玉米和小麦上的研究结果显示,杂交种与亲本之间在基因表达上发生了明显改变。程宁辉等^[8]、赵相山等^[9]采用差异显示技术对水稻和玉米的杂交种和亲本进行研究,发现杂种一代与亲本相比,基因表达发生了明显的变化。Sun等^[10]采用这一技术研究发现,在小麦杂种一代与亲本之间存在杂种基因特异表达、杂种基因沉默等多种差异表达类型。据Ni等^[11]报道,小麦杂交种和亲本之间在不同发育时期基因表达均存在明显差异。Xiong等^[12]对水稻杂种和亲本间基因的不同差异表达模式与杂种优势进行相关分析后发现,亲本特异表达与杂种优势呈正相关,而杂种特异表达与杂种优势呈负相关。吴利民等^[13]也发现,亲本特异表达与杂种优势呈负相关,而杂种特异表达与杂种优势呈正相关。综上所述,在杂交种和亲本之间的确存在明显的基因表达差异。但是,以上研究主要集中在叶片上,对于植株的地下器官根系的研究却很少。

根组织作为植物之本,对于植物的生长发育具有重要意义。作为植物体的惟一地下器官,它的发生、发育与地上部分存在很大差异^[14]。根系作为分子生物学的试验材料是比较合适的,因为根的生长模式始终如一,并且没有茎叶花之类器官的分化与转换。但是,目前对根系的研究主要集中在根系形态分布、生理特性与功能、水肥效应及其调控措施上,而对于根系的分子生物学研究还是比较落后的。李晋生等^[15]研究发现,和普通小麦相比,杂交小麦不同生育时期的根系垂直分布具有以下2个特点:相同层次中杂交小麦的根系生物量高,表现了杂种

优势;深层根的比例增加,可能与杂种小麦具有较强的抗逆能力相关。目前对根组织基因表达调控方面的研究尚处在起步阶段。Nf^[16]在转录水平上的研究表明,杂种一代根生长发育优势的形成,可能与杂交种中亲本基因的高效表达和特异表达有重要关系。人们对根系的认识远远不够,特别是其分子水平上的认识更是需要加强。因此,进一步开展根系基因差异表达与杂种优势关系的研究,对于从分子水平上揭示作物杂种优势的形成机理具有重要意义。鉴于根系的发育受温度的影响较大,许多研究人员把容器埋入地下^[17],使得根系所经历的环境条件(不仅仅是土温)接近于自然土壤剖面条件。笔者以一套NCH设计的20个双列杂交组合为材料,利用差异显示技术,对种植于大田的小麦杂交种和亲本拔节期根系基因差异表达情况进行了研究,并将所得结果与各农艺性状杂种表现和杂种优势进行了相关分析。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

以农大3338、农大3235、农大227、农大101为母本,F390、京冬6号、京411、农大3214、原冬8790为父本(以下除京冬6号用6554表示外,其它均以名称中的数字表示),按NCH设计配制成20个杂交种。将20个杂交种及9个亲本种植在直径16cm、深1m的塑料管中,并埋入大田。取样时用水仔细冲拔节期根系,并剪取植株根部30cm长部分用于提取RNA。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

3'端锚定引物:R1:5'-AAGCTTTTTTTTTT-TG3';R2:5'-AAGCTTTTTTTTTTTA3';R3:5'-AAGCTTTTTTTTTTTTC3'

5'端寡核苷酸引物:L1:5'-TGCCGAAGCTTT-GGTAC3';L2:5'-TGCCGAAGCTTTGGTGAC;L3:5'-TGCCGAAGCTTGATTGCC3';L4:5'-TGCCGAAGCTTTGGTTCC3';L5:5'-TGCCGAAGCTTTGGAGCTT

1.3 总RNA提取和纯化

总RNA提取按Ni等^[11]介绍的方法,提取的总RNA按Liang等^[18]的方法进行纯化。

1.4 cDNA 合成和 PCR 扩增

cDNA 合成反应总体系为 20 μl , 反应条件为: 总 RNA 2 μg , 50 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Tris-HCl (pH 8.3), 75 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ KCl, 3 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ MgCl_2 , 10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ DTT, 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ dNTPs, 锚定引物 50 pmol, Rnase Inhibitor 20 U, MMLV 反转录酶 200 U, 37 $^{\circ}\text{C}$ 温育 2 h。同时各取 2 μl 反应产物用于 2 次显示 PCR 扩增, 以降低 PCR 过程中的假阳性干扰。

PCR 反应总体系为 20 μl , 包括 cDNA 合成产物 2 μl , 10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Tris-HCl (pH 8.3), 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ dNTPs, 50 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ KCl, 1.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ MgCl_2 , 0.001% gelatin, 3' 锚定引物 10 pmol, 5' 寡核苷酸引物 10 pmol, TaqDNA 聚合酶 1 U, 反应程序为: 94 $^{\circ}\text{C}$ 5 min; 94 $^{\circ}\text{C}$ 1 min 40 $^{\circ}\text{C}$ 4 min, 72 $^{\circ}\text{C}$ 1 min, 1 循环; 94 $^{\circ}\text{C}$ 45 s, 60 $^{\circ}\text{C}$ 2 min, 72 $^{\circ}\text{C}$ 1 min 40 循环, 72 $^{\circ}\text{C}$ 10 min。

1.5 变性聚丙烯酰胺凝胶展示

PCR 产物中加 5 μl 98% 甲酰胺 [含 10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ EDTA (pH 8.0) 0.1% 二甲苯青], 沸水变性 5 min, 加样于 4% 的 7 $\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 脲变性聚丙烯酰胺凝胶电泳分离后硝酸银染色。

1.6 统计分析

统计 2 次重复扩增中稳定存在的分子量在 400~1 000 bp 的条带。每个样品的扩增条带按有或无记录。扩增条带存在时记录为 1, 否则赋值为 0。应用本实验室开发的 DDRT-PCR 分析软件(A-

GROSYS) 进行数据分析。

2 结果与分析

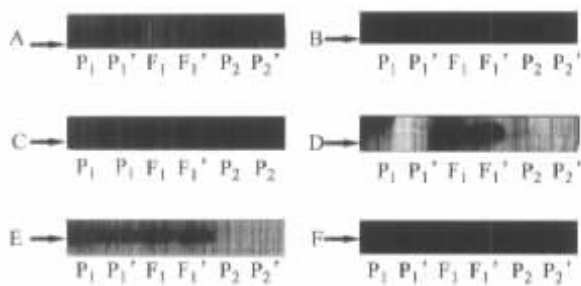
2.1 杂交种和亲本间基因表达差异

从小麦拔节期杂交种和亲本的根系中提取总 RNA 为模板, 利用 3 个 3' 端单锚定引物和 5 个 5' 端随机引物共计 15 个引物组合进行 RT-PCR 扩增, 扩增产物经变性聚丙烯酰胺凝胶电泳展示出 mRNA 亚群的差异。共计扩增出 1 241 条带, 其中 2 次 PCR 扩增中稳定存在的带平均为 992.4 条, 可重复率为 79.97%, 变异幅度为 73.81%~86.22% (表 1)。杂交种及其 2 个亲本中均可重复扩增的 685.7 条带中有 188.5 条表现出多态性, 差异表达比例为 27.54%。杂种和亲本间差异表达的条带可概括为 4 种类型(图): 双亲共沉默类型(W1), 即该条带在双亲都有, 而 F_1 中没有; (2) 单亲表达沉默类型(W2), 即该条带仅出现在亲本之一, 而在另一亲本和杂种中没有出现; (3) 杂种特异表达类型(W3), 即该条带仅在杂种中出现, 而在双亲中均不出现; (4) 单亲表达一致类型(W4), 即该条带在双亲之一和杂种中出现, 而在另一亲本中不出现。这些不同的差异表达类型在不同优势杂交种之间存在明显差异(表 2)。不同杂交组合中各种差异带型所占比例不同, 但是大致趋势一致: 均以 W4 为最高, W3 最少。W1 平均为 6.74%, W2 为 5.93%, W3 为 4.38%, W4 为 10.48%。

表 1 cDNA 在 2 次重复 PCR 扩增间可稳定出现条带数及其比例

Table 1 The number and ratio of bands that can be duplicated in DDRT-PCR

组合 Crosses	可重复扩增条带数 Number of bands can be repeated	所占比例 Ratio(%)	组合 Crosses	可重复扩增条带数 Number of bands can be repeated	所占比例 Ratio(%)
3338 × 390	1 017	81.95	101 × 390	1 022	82.35
3338 × 6554	953	76.79	101 × 6554	972	78.32
3338 × 411	942	75.91	101 × 411	1 004	80.90
3338 × 3214	928	74.78	101 × 3214	1 004	80.90
3338 × 8790	935	75.34	101 × 8790	952	76.71
3235 × 390	916	73.81	3338	1 040	83.80
3235 × 6554	936	75.42	3235	1 025	82.59
3235 × 411	970	78.16	227	1 040	83.80
3235 × 3214	950	76.55	101	1 020	82.19
3235 × 8790	984	79.29	390	986	79.45
227 × 390	1 051	84.69	6554	1 042	83.96
227 × 6554	972	78.32	411	1 023	82.43
227 × 411	1 007	81.14	3214	1 043	84.05
227 × 3214	997	80.34	8790	1 070	86.22
227 × 8790	979	78.88	平均 Average	992.4	79.97



A : 双亲共沉默类型(W1); B : 单亲表达沉默类型(父本 χ W2); C : 单亲表达沉默类型(母本 χ W2); D : 杂种特异表达类型(W3); E : 单亲表达一致类型(偏母本 χ W4); F : 单亲表达一致类型(偏父本 χ W4)
A : bands observed in both parents but not in F_1 (W1); B : bands observed only in female parent but not in F_1 and male parent(W2); C : bands observed only in male parent but not in F_1 and female parent (W2); D : bands observed only in F_1 but not in parents ; E : bands observed in female parent and F_1 but not in male parent ; F : bands observed in male parent and F_1 but not in female parent

图 小麦杂种与亲本间拔节期根系基因差异表达类型

Fig. Patterns of differential gene expression between wheat hybrids and their parents

表 2 小麦 20 个不同杂种中基因差异表达的类型及比例¹⁾

Table 2 Differential gene expression patterns in 20 different hybrids of wheat

组合 Crosses	W1 (%)	W2 (%)	W3 (%)	W4 (%)	小计 Sum (%)
3338 × 390	6.26	5.70	4.31	12.10	28.37
3338 × 6554	9.24	5.96	4.02	11.33	30.55
3338 × 411	6.45	5.10	5.55	9.60	26.69
3338 × 3214	9.94	6.27	5.35	10.86	32.42
3338 × 8790	8.57	6.32	5.71	9.02	29.62
3235 × 390	2.53	5.90	1.26	11.80	21.49
3235 × 6554	4.02	4.72	2.22	8.60	19.56
3235 × 411	6.51	5.14	3.33	8.77	23.75
3235 × 3214	7.46	6.72	2.54	9.85	26.57
3235 × 8790	6.53	6.25	4.12	7.39	24.29
227 × 390	4.35	4.62	6.33	14.91	30.21
227 × 6554	3.46	7.35	3.17	10.66	24.64
227 × 411	5.30	5.31	3.94	9.55	24.09
227 × 3214	6.75	4.99	5.58	7.34	24.67
227 × 8790	4.76	5.05	6.64	9.81	26.26
101 × 390	9.10	5.88	5.74	10.92	31.65
101 × 6554	8.81	7.60	2.43	11.70	30.55
101 × 411	7.70	7.71	5.03	11.16	31.60
101 × 3214	7.01	5.05	4.49	12.20	28.75
101 × 8790	10.11	6.94	5.88	12.07	34.99
平均 Averag	6.74	5.93	4.38	10.48	27.54

¹⁾ W1 : 双亲基因共沉默型 ; W2 : 单亲基因沉默型 ; W3 : 杂种特异表达型 ; W4 : 单亲表达一致型。下同

W1 : bands observed in both parents but not in F_1 ; W2 : bands observed only in one parent but not in F_1 and another parent ; W3 : bands observed only in F_1 but not in parents ; W4 : bands observed in one parent and F_1 but not in another parent. The same as below

2.2 基因差异表达模式与杂种优势的相关分析

统计上述 4 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各杂种性状表现(数据略)和杂种优势(表 3)进行相关分析。对 4 种差异表达模式与杂种的 10 个农艺性状的表现进行相关分析,结果表明(表 4),除双亲共沉默(W1)与株高呈极显著负相关以及双亲共沉默和杂种特异表达(W3)与根冠比呈显著正相关外,其它各差异表达模式与杂种性状表现的相关均未达到显著水平。而表 5 所示 4 种差异表达模式与杂种优势的相关分析结果表明,基因差异表达模式与某些性状的杂种优势表现出显著的相关。其中双亲共沉默(W1)和单亲表达沉默(W2)与主穗长和单株生物产量杂种优势呈显著正相关,单亲表达一致(W4)与千粒重杂种优势呈显著正相关。双亲共沉默(W1)和杂种特异表达(W3)与根冠比杂种优势呈显著正相关。

表 3 小麦杂交组合 10 个农艺性状杂种优势表现

Table 3 Heterosis in 10 agronomic traits for 20 hybrids

组合 Crosses	性状杂种优势 Heterosis of traits										
	分蘖数 Tiller number	株高 Plant height	穗长 Length of ear	有效穗数 Tillers/ plant	小穗数 Spikelets/ ear	每穗粒数 Grains/ ear	单株产量 Grain yield/ plant	千粒重 1000-kernel weight	单穗产量 Grain yield/ spike	单株生物量 Biomass/ plant	根冠比 Root/ shoot
3338 × 390	2.42	14.89	4.58	3.53	3.28	17.23	-8.03	31.93	25.72	10.82	32.03
3338 × 6554	-1.14	14.76	6.19	14.09	3.92	19.50	3.74	44.74	27.36	12.85	79.46
3338 × 411	5.45	10.10	2.81	31.72	2.84	6.09	-6.22	55.40	17.76	-16.41	37.64
3338 × 3214	5.81	0.92	5.93	-0.14	3.18	6.39	13.68	5.57	6.01	-8.88	84.51
3338 × 8790	-14.50	11.63	5.93	-11.93	2.06	2.15	16.44	11.39	27.37	21.72	80.71
3235 × 390	-4.04	16.13	-2.50	2.34	1.87	8.08	8.78	13.54	11.03	-12.96	-30.94
3235 × 6554	-2.82	10.47	2.43	5.31	0.45	4.26	15.78	8.46	2.87	20.00	-19.78
3235 × 411	-12.97	6.20	3.41	-6.66	4.10	4.54	-7.55	11.58	19.28	9.88	-30.12
3235 × 3214	-23.78	0.38	4.21	-2.22	5.00	4.83	15.32	14.14	16.48	0.00	-6.96
3235 × 8790	6.64	9.15	0.31	6.34	1.26	2.07	18.06	20.05	12.12	11.96	12.47
227 × 390	-4.31	15.26	-4.70	-5.42	-4.58	-4.09	-10.92	6.93	11.23	-10.58	-1.29
227 × 6554	-12.45	11.05	5.48	-1.52	3.21	4.37	7.19	3.11	3.97	6.72	-15.02
227 × 411	-17.05	8.81	1.96	12.50	1.38	-0.34	7.29	21.50	7.25	-21.72	-15.45
227 × 3214	-11.82	7.08	5.22	3.67	0.04	1.24	2.55	11.53	6.90	-44.14	10.19
227 × 8790	-15.05	5.33	0.91	-18.27	-0.61	4.43	9.09	-6.35	14.33	-17.20	-8.18
101 × 390	21.92	8.26	4.07	-5.89	0.39	9.09	8.63	13.00	19.64	11.55	76.46
101 × 6554	-0.74	4.61	7.33	-8.18	0.47	4.65	-1.28	17.72	28.22	-5.92	-3.19
101 × 411	-2.83	2.24	7.11	-1.96	4.79	2.66	2.04	-8.35	-6.54	-38.70	11.29
101 × 3214	3.51	8.78	6.29	-11.91	3.95	2.29	0.19	5.85	20.16	-3.93	70.76
101 × 8790	6.77	2.30	3.11	-2.14	5.52	1.81	14.37	10.07	12.44	4.46	-11.01
平均 Average	-3.55	8.42	3.50	0.18	2.13	5.06	5.46	14.59	14.18	-3.53	17.68

表 4 4 种差异表达类型与小麦杂交组合 10 个农艺性状杂种表现相关分析¹⁾

Table 4 Correlations of various patterns of differential expression in root with hybrid performance of 10 traits in wheat

	分蘖数 Tiller number	株高 Plant height	穗长 Length of ear	有效穗数 Tillers/ plant	小穗数 Spikelets/ ear	每穗粒数 Grains/ ear	单株产量 Grain yield/ plant	千粒重 1000-kernel weight	单穗产量 Grain yield/ spike	单株生物量 Biomass/ plant	根冠比 Root/ shoot
W1	0.430	-0.641**	0.335	-0.055	0.135	0.070	-0.082	0.171	-0.026	0.214	0.539*
W2	0.092	-0.234	-0.065	-0.143	0.017	-0.089	-0.172	0.275	-0.024	0.049	-0.003
W3	0.248	-0.046	-0.022	0.161	-0.008	-0.429	-0.298	-0.040	-0.427	-0.282	0.464*
W4	-0.078	0.151	0.066	-0.191	-0.160	-0.003	-0.026	-0.432	0.171	0.069	-0.068

¹⁾ * : 0.05 水平相关显著 (临界值为 0.444); ** : 0.01 水平相关显著 (临界值为 0.561) 与表 5 同

* and ** represent significant at 0.05 ($r = 0.444$) and 0.01 ($r = 0.561$) respectively. The same as Table 5

表 5 4 种差异表达类型与小麦杂交组合 10 个农艺性状杂种优势表现相关分析

Table 5 Correlations of various patterns of differential expression in root with heterosis of 10 traits in wheat

	分蘖数 Tiller number	株高 Plant height	穗长 Length of ear	有效穗数 Tillers/ plant	小穗数 Spikelets/ ear	每穗粒数 Grains/ ear	单株产量 Grain yield/ plant	千粒重 1000-kernel weight	单穗产量 Grain yield/ spike	单株生物量 Biomass/ plant	根冠比 Root/ shoot
W1	0.386	-0.395	0.482*	0.124	0.200	0.443	0.109	0.076	0.043	0.699**	0.621**
W2	0.039	-0.340	0.457*	0.201	0.363	0.320	0.243	-0.043	0.213	0.494*	-0.004
W3	0.237	0.066	0.177	-0.164	0.104	0.255	-0.142	0.099	0.084	0.007	0.447*
W4	0.278	0.370	-0.008	0.335	0.189	0.175	0.255	0.539*	0.221	0.012	0.087

3 讨论

本研究共计扩增出的 1 241 条带中, 2 次 PCR 扩增中稳定存在的带平均为 992.4 条, 可重复率为

79.97%, 变异幅度为 73.81% ~ 86.22% (表 1)。这说明虽然一般认为差异显示技术具有较高的假阳性。但是笔者通过重复扩增证明该方法仍具有较高的可重复性, 重复扩增的结果可以应用于基因

的差异表达分析研究。本试验中不同基因差异表达模式及其比例就是统计稳定扩增的条带计算得出,从而降低了假阳性的干扰,提高了数据的准确性。

崔振会等^[19]研究发现,小麦不同生育时期根系生长与地上部有关性状存在一定的相关性。这与笔者的基因差异表达实验结果相似。本研究发现各差异表达模式与农艺性状杂种表现的相关有3个相关系数达到显著水平,而与性状杂种优势的相关系数有7个达到显著水平。笔者不但发现了拔节期小麦根系基因差异表达模式与某些性状的杂种表现呈显著相关,而且发现了与杂种优势也呈显著的相关。而熊立仲^[20]和吴利民^[13]的观点与笔者相似,他们虽然发现各基因差异表达模式与农艺性状杂种表现的相关不显著,但是也发现了与性状杂种优势呈显著的相关。熊立仲^[20]认为在水稻剑叶中杂种优势与双亲共沉默模式呈显著正相关,而与杂种特异表达是呈极显著负相关的,即某些基因在 F_1 的表达受到抑制的情况下对产生正向杂种优势是有利的。而吴利民^[13]认为双亲共沉默和单亲特异表达模式与杂种优势呈显著负相关,杂种特异表达和单亲表达一致模式与杂种优势呈显著正相关。笔者发现,在 F_1 中双亲共沉默和单亲特异表达模式与杂种优势表现出显著正相关,它们共占4种差异表达模式的46.01%。而且这些都是某些亲本基因在杂种中表达沉默的类型,这可能暗示了在根系中,亲本中的某些基因表达受到抑制时有利于杂种优势的产生,所以基于差异表达带的数量进行相关分析时,杂种中双亲共沉默和单亲特异表达模式的数量与杂种优势表现出显著正相关。这与熊立仲^[20]的结果相似。而笔者发现杂种特异表达模式和杂种优势呈显著正相关,即杂交种在杂合状态下能够激发某种机制,表达一些新的基因产物,调控参与代谢基因的各种生理生化反应,从而表现出杂种优势。这与吴利民^[13]的结果相似。

根据显性假说,显性表达的类型(W4)应和杂种优势呈显著正相关。笔者在本研究中发现,单亲表达一致模式(W4)是杂交种和亲本间基因差异表达中比例最高的类型,它与某些农艺性状如千粒重杂种优势呈显著正相关。这说明在小麦的根系中,类似显性表达的基因与杂种优势的产生有密切关系,即显性表达的基因对杂种优势的产生有着积极的作用。这与熊立仲^[20]的试验结果不同。他虽然也发现类似于显性表达的差异带是亲本和杂种间的主要差异类型,但是这种带型与杂种优势相关不显著,因

此认为在水稻中类似显性的基因表达数量与杂种优势关系不大。这也许是因为不同作物杂种优势形成的遗传机制有所不同造成的结果,正如 Stuber 等^[2]、Xiao 等^[3]、Yu 等^[4]用分子标记研究玉米和水稻杂种优势的遗传基础就分别得出了不同的结论。而吴利民^[13]在对小麦拔节期叶片基因差异表达研究中也得到与笔者相同的结论。他发现单亲表达一致模式是主要的差异表达模式,而且也与杂种优势呈显著正相关。

References

- [1] 金善宝主编. 中国小麦学. 北京: 中国农业出版社, 1996: 441 - 447.
Jin S B (Ed.). *Wheat of China*. Beijing: China Agriculture Press, 1996: 441 - 447. (in Chinese)
- [2] Stuber C W, Lincoln S E, Wolff D W, Helentjaris T, Lander E S. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics*, 1992, 312: 823 - 839.
- [3] Xiao J H, Li J, Yuan L P, Tanksley S D. Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers. *Genetics*, 1995, 140: 745 - 754.
- [4] Yu S B, Li J X, Xu C G. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Proceedings of the National Academic of Sciences of USA*, 1997, 94: 226 - 231.
- [5] Romagnoli S, Maddaloni M, Livini C. Relationship between gene expression and hybrid vigor in primary root tips of young maize (*Zea mays* L.) plantlets. *Theoretical and Applied Genetics*, 1990, 80: 769 - 775.
- [6] Tsafaris 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.
- [7] 孙其信, 倪中福, 吴利民, 孟凡荣, 王章奎, 林展. 基因差异表达与小麦杂种优势分子机理. 见: 小麦遗传育种国际学术讨论会论文集. 北京: 中国农业科技出版社, 2001: 41 - 51.
Sun Q X, Ni Z F, Wu L M, Meng F R, Wang Z K, Lin Z. Differential gene expression and molecular basis of heterosis in wheat. See: *Paper Collection of International Wheat Genetics and Breeding Symposium*. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2001: 41 - 51. (in Chinese)
- [8] 程宁辉, 杨金水, 高燕萍, 徐明良, 钱旻, 葛扣麟. 玉米杂种一代与亲本基因差异的研究. 科学通报, 1996, 41: 451 - 454.
Cheng N H, Yang J S, Gao Y P, Xu M L, Qian M, Ge K L. Differential display of mRNA between hybrid F_1 and its parental inbred lines. *Chinese Science Bulletin*, 1996, 41: 451 - 454. (in Chinese)
- [9] 赵相山. 玉米、水稻杂交组合中基因差异表达研究. 复旦学报博士论文, 1997.
Zhao X S. The Study of Genes Alternatively Expressed in Hy-

- brid Maize and in Hybrid Rice. Ph. D. Dissertation. Fudan University, 1997. (in Chinese)
- [10] Sun Q X, Ni Z F, Liu Z Y. Differential gene expression between wheat hybrids and their parental inbreds in seedling leaves. *Euphytica*, 1999, 106(2):117 - 123.
- [11] Ni Z F, Sun Q X, Liu Z Y, Wu L M. Identification of a hybrid-specific expression gene encoding novel RNA-binding protein in wheat seedling leaves using differential display of mRNA. *Molecular and General Genetics*, 2000, 263 :934 - 938.
- [12] Xiong L Z, Yang G P, Xu C G, Zhang Q F, Saghai Maroof MA. Relationship of differential gene expression leaves with heterosis and heterozygosity in a rice diallel cross. *Molecular Breeding*, 1998, 4 :129 - 136.
- [13] 吴利民. 小麦杂交种和亲本间基因差异表达模式与杂种优势的关系. 中国农业大学博士论文, 2002.
Wu L M. *Relationship Between Differential Gene Expression Patterns and Heterosis in a Wheat Diallel Crosses*. Ph. D. Dissertation. China Agricultural University, 2002. (in Chinese)
- [14] 丁月云, 马 诚. 根组织特异表达基因研究进展. *生物工程进展*, 1994, 14(3):20 - 23.
Ding Y Y, Ma C. The progress of root-tissue-specific expressed gene study. *Progress in Biotechnology*, 1994, 14(3):20 - 23. (in Chinese)
- [15] 李晋生, 王 勤. 杂种小麦与高产栽培新途径试析. 杂种小麦研究进展(黄铁城等主编). 北京: 农业出版社, 1993 :224 - 226.
Li J S, Wang Q. New methods of high yield cultivation in wheat hybrids. *The Progress of Wheat Hybrids* (ed. Huang T C). Beijing : Agricultural Press, 1993 :224 - 226. (in Chinese)
- [16] Ni Z F, Sun Q X, Wu L M, Xie C J. Differential gene expression between wheat hybrids and their parental inbreds in primary roots. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44(4):457 - 462.
- [17] W. 伯姆. 根系研究方法(薛德榕, 谭协麟译). 北京: 科学出版社, 1985.
W. Böhm. *Methods of Studying Root Systems*. (translated by Xue D R, Tan X L). Beijing : Science Press, 1985. (in Chinese)
- [18] Liang P, Zhu W M, Zhang X Y, Guo Z, Robert P O, Connell Lidia Averboukh, Feilan Wang and Arthur B. Pardee. Differential display using one-base anchored oligo-dT primers. *Nucleic Acids Research*, 1994, 22 :5 763 - 5 764.
- [19] 崔振会, 许有温, 陈进忠, 杜文山, 张学红. 冬小麦根系发育与地上部分性状的相关性. *北京农业科学*, 1985 (3):10 - 13.
Cui Z H, Xu Y W, Chen J Z, Du W S, Zhang X H. The correlation between root development and traits of plant in winter wheat. *Beijing Agricultural Sciences*, 1985 (3):10 - 13. (in Chinese)
- [20] 熊立仲. 基因表达水平水稻杂种优势的分子生物学基础研究. 华中农业大学博士论文, 1999.
Xiong L Z. *Studies on Molecular Basis of Rice Heterosis at Gene Expression Level*. Ph. D. Dissertation. Huazhong Agricultural University, 1999. (in Chinese)

(责任编辑 孙雷心)