

* 专题评述 *

植物杂种优势形成的分子遗传机理研究进展*

张义荣 姚颖垠 彭惠茹 张庆波 倪中福** 孙其信**

中国农业大学植物遗传育种系, 农业生物技术国家重点实验室, 教育部杂种优势研究与利用重点实验室,
北京市作物遗传改良重点实验室, 农业部作物基因组与遗传改良重点实验室, 北京 100193

摘要 杂种优势是普遍存在的一种复杂生物学现象, 在农业生产中获得了广泛应用, 但对其形成机理迄今尚未阐述清楚. 随着基因组学研究的深入和发展, 植物杂种优势的分子遗传机理研究也取得了重要进展, 证实显性、超显性和上位性对杂种优势都有所贡献, 并克隆了水稻第2染色体上控制产量杂种优势的 QTL 位点 *qGY2-1*. 建立了水稻、玉米、小麦和拟南芥等植物重要杂种优势性状的转录和蛋白质组表达谱, 发现杂交种与亲本之间存在明显的基因表达差异, 表现为加性和非加性等差异表达模式, 这可能与等位基因变异和表观遗传调控有关. 基因表达调控网络解析是未来杂种优势机理研究的重要发展方向, 最近在拟南芥生长杂种优势研究上已经取得了突破性的研究进展.

关键词 植物 杂种优势 分子遗传机理

杂种优势是指两个以上遗传基础不同的亲本杂交所产生的杂种后代优于亲本的现象, 已经在农业生产上得到了大规模推广和应用^[1], 但其形成机理迄今尚未阐述清楚. 作为生物学中至今没有完全理解的一个重大科学问题, 阐明杂种优势形成的分子机理将进一步丰富生物学理论, 同时对指导强优势组合的选育, 并大幅度提高主要农作物单产具有重要的指导意义. 近年来, 国内外学者利用最新发展起来的基因组学研究方法和技术, 从杂种优势 QTL 的定位和克隆、杂交种与亲本之间的基因表达谱分析、等位基因变异、表观遗传调控及重要性状杂种优势形成的基因表达调控网络等多个角度进行了研究, 并取得了一些创新性的研究结果.

1 杂种优势的遗传学基础

关于杂种优势的遗传学基础, 早在上个世纪初

就提出了显性和超显性假说, 但此后的 80 多年中一直没有重大进展, 从亲本间的遗传差异与杂种优势关系上开展的大量研究也并不能解释杂种优势形成的遗传机理^[2]. 进入 90 年代后, QTL 定位方法的建立为探讨 QTL 杂合度及互作方式与杂种优势的关系奠定了基础. Stuber 等^[3]首先研究了 QTL 互作方式与玉米杂种优势的关系, 认为超显性是杂种优势的遗传基础. 随后, Xiao 等^[4]提出显性是水稻杂种优势的主要遗传基础, 但 Li 等^[5]对水稻的生物学产量和籽粒产量的 QTL 研究表明, 大多数和自交衰退以及杂种优势相关的 QTL 表现为上位性, 90% 对杂种优势有贡献的 QTL 表现为超显性, 因此认为上位性和超显性是水稻杂种优势的遗传学基础, 这与 Luo 等^[6]同样以水稻为材料得到的研究结果相类似. 最近, 我国科学家采用“永久 F₂ 群体”这一新颖的实验设计, 对水稻和玉米等作物的 QTL

2008-12-24 收稿, 2009-02-09 收修改稿

* 国家重点基础研究发展计划(批准号: 2007CB109000)和国家自然科学基金(批准号: 30671297, 30600392, 30871529, 30871577)资助项目

** 通信作者, E-mail: wheat3392@cau.edu.cn, qxsun@cau.edu.cn

互作方式与杂种优势的关系研究发现,所有类型的遗传效应,包括单位点的部分显性,完全显性和超显性以及二位点间的三种类型互作都对杂种优势有所贡献,这说明长达一个世纪关于杂种优势遗传学基础的各种学说都是相对不完整的^[7,8]。

在杂种优势 QTL 精细定位的基础上,培育杂种优势 QTL 的近等基因系或渗入系,可以进一步阐明位点遗传效应及其互作与杂种优势形成的关系,同时也为开展杂种优势 QTL 的克隆奠定重要的材料基础。例如, Semel 等^[9]构建了由栽培番茄和野生番茄杂交而衍生出的 76 个渗入系和近等基因系,然后进行近等基因系与亲本之间的杂交,对 QTL 位点与杂种优势性状的关系进行分析后发现,与生殖相关的正效应 QTL 以超显性遗传模式占优势,而负效应 QTL 则以隐性遗传模式占优势。He 等^[10]精细定位了水稻 2 号染色体产量杂种优势相关 QTL 位点 *qGY2-1*,发现该位点在杂合状态下产量及相关性状表现出超显性效应。进一步研究发现,位于分子标记 *RM279* 和 *SBG1* 之间的 8 个 *LRK* (*LRR-Kinase*) 家族基因具有单倍型结构特点,并且在杂种一代为显性互补或超亲表达。转基因实验研究也证实, *qGY2-1* 位点的 *LRK* 基因具有控制水稻产量三要素,即穗数、穗粒数和千粒重的功能,这是国际上首次克隆控制水稻产量杂种优势形成的 QTL。

2 杂种优势的分子生物学基础

2.1 杂交种与亲本之间的基因表达谱分析

研究表明,表型变异的分子基础在于基因表达的变化。从基因组组成上看,杂交种的全部基因组来自两个亲本,并没有新的基因出现,但其性状并非亲本的简单组合,这可能与来自亲本的基因在杂种一代的基因表达方式改变有关^[2]。最近的研究结果表明,杂交种与亲本相比,不但在转录组上出现显著变化^[11-25],而且在蛋白质组上也发生了明显的表达改变^[26-30],表现为加性和非加性等差异表达模式,其中加性表达表示杂交种中的表达水平等于两个亲本的平均值,即中亲表达,可以解释为基因的正加性效应。在非加性表达模式中,存在单亲沉默、双亲共沉默、杂种特异、杂种增强、杂种减弱、杂

种偏低亲和杂种偏高亲等多种差异表达类型,其中单亲沉默、杂种偏低亲和偏高亲可解释为基因的显性效应,双亲共沉默及杂种特异、增强和减弱可解释为基因的超显性效应,这与在基因组水平的研究结果相吻合,即多种分子模型共同对植物杂种优势的形成起作用^[29,30]。进一步的研究发现,某些基因差异表达模式与水稻、玉米和小麦的某些性状杂种优势存在显著的相关,这为从基因表达角度探讨植物杂种优势机理提供了重要理论依据^[31-34]。

分析发现,杂交种与亲本之间的基因差异表达与选用的杂交组合、所研究的性状及发育时期有关^[11-30]。例如, Hoecker 等^[15]采用基因芯片方法对 12 个玉米杂交种及其亲本初生根的基因表达谱进行了分析,发现仅有一个基因,即超氧化物歧化酶 2 在所有组合中的表达模式一致,即为超亲表达。我们采用双向电泳方法,建立了小麦杂交种与亲本苗期叶片和根系的蛋白表达谱,但从鉴定出的蛋白功能来看,两个组织中的差异表达蛋白没有任何重叠^[30]。因此,从基因表达水平上解析杂种优势形成的分子机理,需要首先确定所研究的杂交组合和性状及其优势形成的关键发育时期。

迄今为止,已经建立了水稻、小麦和玉米等植物的杂交种与亲本不同组织和器官的表达谱,并筛选出了大量的差异表达基因。功能分类结果显示,这些差异表达基因涉及到转录和翻译、代谢、能量、信号传导、细胞结构和胁迫响应等类别^[11-40]。尽管这些差异表达基因在杂种优势形成过程的作用还不十分明确,但其中的部分基因经转基因证实与植物的生长发育有重要关系。例如,小麦杂种增强表达的 ADP-核糖基化因子基因在拟南芥中超表达后促进植株的生长^[41],而杂种减弱表达小麦 14-3-3 基因超表达后则抑制植株生长(结果待发表)。因此,在差异表达基因克隆的基础上,采用转基因方法进行功能鉴定将有助于筛选出与杂种优势相关的重要候选基因,并为进一步阐明基因差异表达与特定农艺性状杂种优势形成的关系奠定基础。

2.2 等位基因变异与杂种优势

杂合性是杂种优势的遗传学基础。因此,杂种优势的形成取决于亲本之间的遗传差异,即等位基因变异^[42-46]。在杂交种中,可能正是这些不同等位

变异的组合导致杂种优势的产生。据此, Birchler 等^[41]提出了解释杂种优势分子机理的两种模式, 一种模式是杂交种结合了来自亲本每个基因的两个不同的等位基因, 这两个不同的等位基因共表达从而产生杂种优势, 另一种模式是来自亲本的不同等位基因的结合可以产生互作, 导致其杂种中基因表达偏离中亲值(比如基因表达上调), 进而导致杂种优势的形成。例如, 玉米 *B* 和 *Pl* 转录因子基因之间的互作导致玉米花青素合成杂种优势^[45]和拟南芥的 *FRI* 和 *FLC* 基因互作与开花期杂种优势^[47]。

尽管杂交种与亲本之间存在广泛的等位基因表达变异^[42, 43, 45, 46], 但是关于其调控机理的认识还是非常有限。Hochholdinger 等^[44]指出, 亲本效应对杂交种中的等位基因差异表达贡献很小, 而环境因子等其他因素可能起更重要作用。研究表明, 基因表达受顺式作用元件和反式作用因子的影响, 其中顺式作用元件(*Cis*)主要有启动子和增强子等, 而反式作用因子(*Trans*)主要有 RNA 聚合酶及各类转录因子。因此, 依据 *P* 比值(亲本间等位基因表达水平之比)和 *H* 比值(杂交种中等位基因表达水平之比)的关系, 可以把等位基因的调控模式分为: 1) 无变异(*Conserved*) (比值 $P=1$ 且比值 $H=1$); 2) *Cis*(比值 $P \neq 1$, 比值 $H \neq 1$, 比值 $P = \text{比值 } H$); 3) *Trans*(比值 $P \neq 1$, 比值 $H=1$); 4) *Cis+Trans*(比值 $P \neq 1$, 比值 $H \neq 1$, 比值 $P > \text{比值 } H$); 5) *Cis \times Trans*(比值 $H \neq 1$, 比值 $P < \text{比值 } H$)^[42]。依据上述假设, 以玉米和小麦为材料进行的研究结果显示, 杂交 F_1 代与亲本之间的等位基因差异表达存在各种调控模式, 包括 *Cis*, *Trans*, *Cis+Trans* 和 *Cis \times Trans* 等^[42, 43, 45, 46], 这为进一步探讨杂交种中等位基因变异的调控机理及其与杂种优势表现的关系提供了重要参考依据。

2.3 表观遗传调控与杂种优势机理

表观遗传调控是指基于非基因序列改变所致的基因表达水平变化, 是当前生命科学领域研究的热点, 包括 DNA 甲基化、染色质结构修饰和小分子 RNA 调控等方面^[48]。最近的许多研究均表明, DNA 甲基化可能在杂种优势形成过程中起重要作用^[49-52]。例如, Tsaftaris 等^[49]采用高效液相色谱法, 对一个玉米杂交种及其双亲 DNA 中甲基化胞

嘧啶占总胞嘧啶的比率进行了分析, 发现杂种 DNA 的甲基化程度低于双亲, 基因组表达活性与 DNA 甲基化存在显著的负相关。Xiong 等^[50]采用甲基化敏感扩增多态性(MSAP)方法, 分析了一组水稻双列杂交组合中 DNA 甲基化与杂种优势的关系, 发现杂种中总体甲基化程度与杂种优势不相关, 而某些特异位点上的甲基化程度改变对杂种优势有显著效应。同样采用 MSAP 方法, Zhao 等^[51]以正反交玉米杂交种及其亲本为材料研究发现, 杂交种与亲本之间存在明显的 DNA 甲基化差异。另外, Dai 等^[52]报道, 催化 DNA 甲基化的关键酶 DNA 甲基转移酶家族基因在小麦杂交种与亲本之间存在明显的表达差异。

组蛋白的乙酰化、脱乙酰化、甲基化和脱甲基化等修饰是表观遗传学的重要研究内容, 也与基因的表达活性存在密切关系^[48]。Wang 等^[47]报道, 与亲本相比, 人工合成的拟南芥异源四倍体开花期延迟, 表现出明显的杂种优势。分析发现, 这与 *FLC* 基因启动子区域的 H3K4 甲基化和 H3K9 乙酰化水平提高及 H3K9 甲基化水平降低有关。最近我们研究发现, 拟南芥的生长杂种优势与生物钟调控基因 *CCA* 和 *LHY* 启动子区域的组蛋白修饰状态改变有密切关系^[53]。

小 RNA (small RNA) 是一类广泛存在于各种真核生物体中的小分子 RNA, 长度通常为 20-25 个碱基。已有的研究表明, 小 RNA 在植物的整个生命周期中起着非常重要的作用^[48], 但与杂种优势关系的研究至今没有系统开展起来。Mica 等^[54]克隆了 5 个玉米 *MicroRNA* 家族, 并进行了表达分析。结果发现, *miR166* 在杂交种 B73/H99 及亲本 B73 籽粒中的表达水平明显低于另外一个亲本 H99。此外, 在杂交种的幼苗和籽粒中, *miR167* 的表达模式也与亲本显著不同。

3 杂种优势形成的基因网络系统解析

杂种优势是一种复杂的生物学现象, 其表现也是多样化的。例如, 同一种作物的不同杂交组合, 其杂种优势幅度存在很大的差异。对于同一杂交组合, 不同性状的优势表现也不同, 这说明杂种优势不是单一位点作用的结果, 也不是两个亲本之间总体杂合性的简单体现^[45]。在杂种优势机理研究上,

已经定位大量的重要性状杂种优势 QTL 位点, 并明确亲本基因在杂交种中发生了明显的表达改变, 需要进一步回答的问题是这些基因是如何互作并导致优势产生的, 即杂种优势形成的基因网络系统。

鲍文奎先生在 1990 年提出了基因网络系统^[55, 56], 认为不同的生物其基因组都有一套保证个体正常生长与发育的遗传信息, 包括全部的编码基因、控制基因表达的控制序列以及协调不同基因之间相互作用的组分。基因组将这些看不见的信息编码在 DNA 上, 组成了一个使基因有序表达的网络, 通过遗传程序将各种基因的活动联系在一起。如果某些基因发生了突变, 则会影响到网络中的其他成员, 并通过网络系统进一步扩大其影响, 进一步发展成为可见变异。该系统还认为, 在不同物种、不同生态型到同一生态型的不同个体之间存在许多执行同一功能的基因。它们在基因网络系统中处在相同的工作位置, 但其功能或工作效率会有稍微的差别。杂种一代是两个不同基因群组合在一起形成一个新的网络系统, 在这个新组建的网络系统中, 等位基因成员处在最好的工作状态, 使整个遗传体系发挥最佳效率时, 即可实现杂种优势。最近, 对小麦株高杂种优势和拟南芥生长杂种优势形成的基因表达调控网络解析取得了明显的研究进展。

株高是植物的重要农艺性状之一, 而赤霉素为其生长发育的重要调控物质。Zhang 等^[57]从形态学、激素和基因表达等三个层次上对赤霉素代谢调控与小麦株高杂种优势表现的关系进行了系统分析, 并初步提出了小麦株高杂种优势形成的赤霉素分子调控模式。该研究发现, 由于控制赤霉素生物合成的一些关键酶基因, 如 *KAO*, *GA20* 氧化酶和 *GA3 β*-羟化酶基因在杂种中增强表达, 导致杂种中的活性赤霉素含量显著高于亲本, 同时赤霉素受体蛋白基因 *GID1* 在杂种中表达量显著高于亲本, 杂种对内源 GA 信号应答的效率可能比亲本更高, 导致了参与赤霉素信号应答的基因, 特别是受赤霉素诱导表达的靶基因在杂种中表达上调。这些靶基因在杂种中的增强表达导致了杂种分生组织和伸长区细胞的分裂和伸长都比亲本更活跃, 促使杂种茎以更快的速度伸长, 最终形成了株高的杂种优势。

杂交玉米等杂交植物比它们的亲本更为健壮、产量更高、种子更大。在多倍体植物中也具有类似

的现象, 超过 70% 的开花植物都是天然的多倍体^[18], 但科学家一直未能理解其中的分子机制。以来自拟南芥的 *Arabidopsis thaliana* 和 *Arabidopsis Arenosa* 两个不同种的同源四倍体为亲本杂交, 并经多代自交后获得了遗传稳定的异源四倍体后代, 并且较其亲本表现为明显的生长优势。以叶片为材料进行的基因表达分析结果显示, 与同源四倍体亲本相比, 有 128 个基因在异源四倍体为上调表达, 并且其中 86 个基因的启动子区域具有一个共同的生物钟调控蛋白 *CCA1* 和 *LHY* 作用的顺式作用元件, 即 Evening Element (EE)。进一步分析发现, 在 16 h 光照/8 h 黑暗条件下, 异源四倍体中的 *CCA1* 和 *LHY* 基因在光照开始 6 h 后的表达水平就明显低于亲本, 而其抑制的许多下游基因, 包括叶绿素合成和淀粉代谢相关基因则为上调表达。生理和生化分析结果, 异源四倍体在叶片中的叶绿素、糖和淀粉含量上也表现出明显的杂种优势。采用超表达和 RNAi 策略进行的转基因实验证实, *CCA* 基因与叶绿素和淀粉含量及其相关基因的表达存在负向的相关关系。研究还发现, *CCA* 和 *LHY* 及其调控的下游基因 *TOC1* 和 *GI* 基因在同源与异源四倍体之间的差异表达与其启动子区域的组蛋白修饰状态改变有关。此外, 我们还利用拟南芥的种间强优势杂交组合 Col/C24 为材料进行了研究, 发现存在类似的现象。据此, 我们提出表观遗传调控参与的生物钟基因表达网络改变与拟南芥的生长杂种优势有重要关系^[53]。

4 总结与展望

杂种优势形成机理是生物学领域的一个世纪难题, 主要原因在于杂种优势是一个复杂的生物学现象, 由多个基因组位点所控制, 并且不同性状的杂种优势由部分不冗余的位点组合所决定。因此, 要解析杂种优势形成的分子生物学基础, 应从特定性状分析入手, 确定控制该性状杂种优势的主效 QTLs, 并以这些 QTLs 的近等基因系或渗入系为材料进行研究, 这样可以降低遗传背景的影响^[19]。相信随着植物基因组学研究的深入和发展, 精细定位杂种优势相关的 QTL 位点或基因, 进一步解析其遗传效应和互作模式, 分离克隆杂种优势 QTL 或基因, 并完成其功能解析, 同时开展不同植物之

间杂种优势遗传学基础的比较研究,将对进一步阐明杂种优势的遗传基础起到重要推动作用。

在杂种优势分子机理研究上,需要进一步探讨的是差异表达基因在杂种优势形成过程中的作用。因此,分析杂交种与亲本之间在转录、蛋白质和代谢表达谱上的差异,并解析重要性状杂种优势形成的基因表达调控网络就成为一个重要的突破口。另外,既然杂交种与亲本之间基因差异表达与杂种优势有关,那么揭示杂交种与亲本之间基因差异表达的调控机理对认识杂种优势分子机理具有重要意义,比如,杂种中等位基因变异的组合和互作是如何导致优势表型产生的?表观遗传调控机制是否参与杂交种中基因的差异表达?

植物激素在植物生长发育过程中起着重要的调控作用。最近,关于植物激素与植物形态性状发育关系的研究已经取得了很大进展,包括赤霉素与株高^[58]、细胞分裂素与水稻的穗粒数^[59]、生长素与植物侧根的生长等^[60],而在主要农作物中,这些性状都表现出很强的杂种优势。因此,为全面解析植物杂种优势形成的分子生物学基础,一个重要的研究方向将是深入探讨杂交种与亲本之间在激素代谢及其调控上的差异。

参 考 文 献

- 1 Duvick DN. The genetics and exploitation of heterosis in crops. In: Coors JG et al. eds. Madison; Crop Science Society of America, 1997, 19-30
- 2 孙其信. 农作物杂种优势机理研究及展望. 作物杂志, 1998, 4: 31
- 3 Stuber CW, Lincoln SE, Wolff DW, et al. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics*, 1992, 132: 823-839
- 4 Xiao JH, Li JM, Yuan LP, et al. Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers. *Genetics*, 1995, 140: 745-754
- 5 Li ZK, Luo LJ, Mei HW, et al. Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. I. Bio-mass and grain yield. *Genetics*, 2001, 158: 1737-1753
- 6 Luo LJ, Li ZK, Mei HW, et al. Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. II. Grain yield components. *Genetics*, 2001, 158: 1755-1771
- 7 Hua JP, Xing YZ, Wu WR, et al. Single-locus heterotic effects and dominance by dominance interactions can adequately explain the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 2574-2579
- 8 Ma XQ, Tang JH, Teng WT, et al. Epistatic interaction is an important genetic basis of grain yield and its components in maize. *Mol Breeding*, 2007, 20: 41-51
- 9 Semel Y, Nissenbaum J, Menda N, et al. Overdominant quantitative trait loci for yield and fitness in tomato. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 12981-12986
- 10 He GM, Luo XJ, Tian F, et al. Haplotype Variation in structure and expression of a gene cluster that is associated with a quantitative trait locus for improved yield in rice. *Genome Res*, 2006, 16: 618-626
- 11 程宁辉. 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
- 12 程宁辉, 杨金水, 高艳萍, 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
- 13 Bao J, Lee S, Chen C, et al. Serial analysis of gene expression study of a hybrid rice strain (LYP9) and its parental cultivars. *Plant Physiol*, 2005, 138(3): 1216-1231
- 14 Hochholdinger F, Hoecker N. Towards the molecular basis of heterosis. *Trends Plant Sci*, 2007, 12(9): 427-432
- 15 Hoecker N, Keller B, Muthreich N, et al. Comparison of maize (*Zea mays* L.) F1-hybrid and parental inbred line primary root transcriptomes suggests organ-specific patterns of nonadditive gene expression and conserved expression trends. *Genetics*, 2008, 179(3): 1275-1283
- 16 Ge X, Chen W, Song S, et al. Transcriptomic profiling of mature embryo from an elite super-hybrid rice LYP9 and its parental lines. *BMC Plant Biol*, 2008, 8(1): 114
- 17 Wu LM, Ni ZF, Sun QX. Cloning and characterization of leaf cDNAs that are differentially expressed between wheat hybrids and their parents. *Mol Genet Genomics*, 2003, 270(3): 281-286
- 18 Ni ZF, Sun QX, Wu LM, et al. Differential gene expression between wheat hybrids and their parental inbreds in primary roots. *Acta Bot Sin*, 2002, 44(4): 457-462
- 19 Song RT, Messing J. Gene expression of a gene family in maize based on noncollinear haplotypes. *Proc Natl Acad Sci*, 2003, 10(15): 9055-9060
- 20 Song S, Qu H, Chen C, et al. Differential gene expression in an elite hybrid rice cultivar (*Oryza sativa* L.) and its parental lines based on SAGE data. *BMC Plant Biol*, 2007, 7: 49
- 21 Vuylsteke M, Eeuwijk FV, Hummelen PV, et al. Genetic analysis of variation in gene expression in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*, 2005, 171: 1267-1275
- 22 Huang Y, Zhang LD, Zhang JW, et al. Heterosis and polymor-

- phisms of gene expression in an elite rice hybrid as revealed by a microarray analysis of 9198 unique ESTs. *Plant Mol Biol*, 2006, 62: 579–591
- 23 Wu HL, Ni ZF, Yao YY, et al. Cloning and expression profiles of 15 genes encoding WRKY transcription factor in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Prog Nat Sci*, 2008, 18(6): 697–706
- 24 Yao YY, Ni ZF, Zhang YH, et al. Identification of differentially expressed genes in leaf and root between wheat hybrid and its parental inbreds using PCR-based cDNA subtraction. *Plant Mol Biol*, 2005, 58(3): 367–384
- 25 Zhang YH, Ni ZF, Yao YY, et al. Analysis of genome-wide gene expression in root of wheat hybrid and its parents using *Barley1 GeneChip*. *Prog Nat Sci*, 2006, 16(7): 712–720
- 26 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
- 27 Hoecker N, Lamkemeyer T, Sarholz B, et al. Analysis of non-additive protein accumulation in young primary roots of a maize (*Zea mays* L.) F₁-hybrid compared to its parental inbred lines. *Proteomics*, 2008, 8(18): 3882–3894
- 28 Wang W, Meng B, Ge X, et al. Proteomic profiling of rice embryos from a hybrid rice cultivar and its parental lines. *Proteomics*, 2008, 8(22): 4808–4821
- 29 Song X, Ni ZF, Yao YY, et al. Wheat (*Triticum aestivum* L.) root proteome and differentially expressed root proteins between hybrid and parents. *Proteomics*, 2007, 7(19): 3538–3557
- 30 Song X, Ni ZF, Yao YY, et al. Identification of differentially expressed proteins between hybrid and parents in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedling leaves. *Theor Appl Genet*, 2009, 118: 213–225
- 31 王章奎, 倪中福, 孟凡荣. 小麦杂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. *中国农业科学*, 2003, 36(5): 473–479
- 32 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. *遗传学报*, 2001, 28(3): 256–266
- 33 Xiong LZ, Yang GP, Xu CG, et al. Relationships of differential gene expression in leaves with heterosis and heterozygosity in a rice diallel cross. *Mol Breeding*, 1998, 4: 129–136
- 34 Sun QX, Wu LM, Ni ZF, et al. Differential gene expression patterns in leaves between hybrids and their parental inbreds are correlated with heterosis in a wheat diallel cross. *Plant Sci*, 2004, 166(3): 651–657
- 35 Chen RM, Ni ZF, Nie XL, et al. Isolation and characterization of genes encoding Myb transcription factor in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Sci*, 2005, 169(6): 1146–1154
- 36 Chen RM, Ni ZF, Qin YX, et al. Isolation and characterization of TaDof1 transcription factor in wheat (*Triticum aestivum* L.). *DNA Seq*, 2005, 16(5): 358–363
- 37 Lin Z, Ni ZF, Zhang Y, et al. Isolation and characterization of eighteen genes encoding α - and β -Expansins in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol Gen Genomics*, 2005, 274: 548–556
- 38 Wang ZK, Ni ZF, Wu HL, et al. Heterosis in root development and differential gene expression between hybrids and their parental inbreds in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2006, 113: 1283–1294
- 39 Yao YY, Ni ZF, Du JK, et al. Isolation and characterization of fifteen genes encoding ribosomal proteins in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Sci*, 2005, 170: 579–586
- 40 Zhao T, Ni ZF, Dai Y, et al. Characterization and expression of 42 MADS-box genes in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol Gen Genomics*, 2006, 276: 334–350
- 41 Yao YY, Ni ZF, Du JK, et al. Ectopic overexpression of wheat ADP-ribosylation factor, *TaARF*, increases growth rate in *Arabidopsis*. *J Integr Plant Biol*, 2009, 51: 35–44
- 42 韩宗福, 倪中福, 王晓娜, 等. 利用变性高效液相色谱 (dH-PLC) 进行小麦等位基因差异表达分析. *自然科学进展*, 2008, 18(11): 1256–1263
- 43 Guo M, Rupe MA, Zinselmeier C, et al. Allelic variation of gene expression in maize hybrids. *Plant Cell*, 2004, 16: 1707–1716
- 44 Birchler JA, Auger DL, Riddle NC. In search of the molecular basis of heterosis. *Plant Cell*, 2003, 15: 2236–2239
- 45 Springer NM, Stupar RM. Allelic variation and heterosis in maize; How do two halves make more than a whole? *Genome Res*, 2007, 17: 264–275
- 46 Stupar RM, Springer NM. Cis-transcriptional variation in maize inbred Lines B73 and Mo17 leads to additive expression patterns in the F₁ hybrid. *Genetics*, 2006, 173: 2199–2210
- 47 Wang JL, Tian L, Lee HS, et al. Nonadditive regulation of *FRI* and *FLC* loci mediates flowering-time variation in *Arabidopsis* allopolyploids. *Genetics*, 2006, 173: 965–974
- 48 Osborn TC, Pires JC, Birchler JA, et al. Understanding mechanisms of novel gene expression in polyploids. *Trends Genet*, 2003, 19(3): 141–147
- 49 Tsaftaris AS, Kafka M. Mechanism of heterosis in crop plants. *J Crop Prod*, 1998, 1: 95–111
- 50 Xiong LZ, Xu CG, Saghai Maroof MA, et al. Patterns of cytosine methylation in an elite rice hybrid and its parental lines, detected by a methylation-sensitive amplification polymorphism technique. *Mol Genet Genomics*, 1999, 261: 439–446
- 51 Zhao XX, Chai Y, Liu B. Epigenetic inheritance and variation of DNA methylation level and pattern in maize intra-specific hybrids. *Plant sci*, 2007, 172: 930–938
- 52 Dai Y, Ni ZF, Dai J, et al. Isolation and expression analysis of

- genes encoding DNA methyltransferase in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Biochim Biophys Acta Gene Structure and Expression*, 2005, 1729: 118–125
- 53 Ni ZF, Eun-Deok K, Misook H, et al. Altered circadian rhythms regulate growth vigor in hybrids and allopolyploids. *Nature*, 2009, 457: 327–331
- 54 Mica G, Gianfranceschi G, Enrico Pè M. Characterization of five microRNA families in maize. *J Exp Bot*, 2006, 57: 2601–2612
- 55 胡建广, 杨金水. 作物杂种优势的遗传学基础. *遗传*, 1999, 21(2): 47–50
- 56 鲍文奎. 机会与风险—40年育种研究的思考. *植物杂志*, 1990, 4: 4–5
- 57 Zhang Y, Ni ZF, Yao YY, et al. Gibberellins and heterosis of plant height in wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Genet*, 2007, 8: 40
- 58 Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Nakajima M, et al. Gibberellin insensitive dwarf encodes a soluble receptor for gibberellin. *Nature*, 2005, 437: 693–698
- 59 Ashikari M, Sakakibara H, Lin SY, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science*, 2005, 309: 741–745
- 60 Fukaki H, Okushima Y, Tasaka M. Auxin-mediated lateral root formation in higher plants. In *Rev Cytol*, 2007, 256: 111–137