

# 两个育性相关基因在 BNS 和 YS 小麦温敏雄性不育系中的表达差异分析

张芳凝,李桂冬,范晓静,王震,张森,马翎健

(西北农林科技大学农学院,陕西杨凌 712100)

**摘要:**为研究雄性不育相关基因 *TA1* 和 *TA2* 在 BNS 和 YS 小麦温敏雄性不育系 732A 花粉发育时期的表达特点,探讨这两个育性相关基因与温敏雄性不育小麦育性转换的联系,本研究利用荧光实时定量 PCR 方法,在 BNS 和 YS 型不育系 732A 花粉发育四分体期、单核期、二核期和三核期定量检测基因 *TA1* 和 *TA2* 的 mRNA 表达水平。结果表明:(1)在 732A 和 BNS 花粉发育四分体时期至二核期,基因 *TA1* 相对表达量上调,在三核期相对表达量下降;(2)基因 *TA2* 相对表达量在 BNS 花粉发育的四分体时期至二核期逐渐下降,三核期上升;在 732A 花粉发育 4 个时期中的相对表达量变化刚好相反;(3)在 BNS 和 732A 花粉发育二核期,基因 *TA1* 和 *TA2* 均表现极值,推测二核期可能为 BNS 和 YS 型小麦温敏雄性不育系花粉发育最敏感时期;(4)在不育系 BNS 和 732A 花粉发育过程中,基因 *TA1* 的相对表达量变化幅度比 *TA2* 的高。推测 *TA1* 对不育系 BNS 和 732A 花粉败育影响程度强于 *TA2*;(5)基因 *TA1* 和 *TA2* 相对表达量在 BNS 的花粉发育时期表达趋势相反,推测其对 BNS 花粉败育影响表现为拮抗作用,且 2 个基因不连锁;在 732A 花粉发育时期表达趋势相同,推测其对不育系 732A 花粉败育影响表现为协同作用。

**关键词:**小麦;*TA1*;*TA2*;BNS;732A;荧光实时定量 PCR

## Differential Expression Analysis of Two Male Fertility-related Genes in Wheat Thermo-sensitive Male Sterile Line BNS and YS (*Triticum aestivum* L.)

ZHANG Fang-ning, LI Gui-dong, FAN Xiao-jing, WANG Zhen, ZHANG Miao, MA Ling-jian

(College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling Shaanxi 712100)

**Abstract:** This study focus on the expression characteristics of wheat male sterility related gene *TA1* and *TA2* in the pollen development of BNS and YS-type wheat thermo-sensitive male sterile line 732A. The expression differences may show the relationship between the two genes and the fertility transformation of wheat thermo-sensitive male sterile line. In this study, mRNA expression level of *TA1* and *TA2* were examined by fluorescence real-time quantitative PCR (qRT-PCR), taking anthers of male sterile line BNS and 732A as materials, and anthers were collected at four key developmental stages (tetrad phase, uninucleated period, binucleated period and trinucleate period) respectively. The results showed that : (1) The relative expression of *TA1* increased from tetrad phase to binucleated period and decreased in trinucleate period of pollen development. (2) The relative expression of *TA2* decreased from tetrad phase to binucleated period and increased since trinucleate period in BNS, while the relative expression showed the opposite changes in 732A. (3) The relative expression of *TA1* and *TA2* both showed extreme value in bi-

收稿日期:2014-04-06 修回日期:2014-05-14 网络出版日期:2015-02-06

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20150206.1636.010.html>

基金项目:国家科技支撑计划(2011BAD35B03);西北农林科技大学基础科研业务费项目(ZD2012001)

第一作者研究方向为作物遗传育种。E-mail: zhangfangning423@126.com; 李桂冬为共同第一作者

通信作者:马翎健,主要从事小麦雄性不育机理及杂种优势利用研究。E-mail: malingjian@nwsuaf.edu.cn

nucleated period of pollen development, demonstrating the key stage of pollen abortion might be "binucleated period" for sterile line BNS and 732A. (4) During the pollen development process of sterile lines BNS and 732A, the variation range in relative expression of *TA1* was higher than that of *TA2*. This indicated that *TA1* might play a more influential role in pollen abortion of BNS and 732A than *TA2*. (5) Gene *TA1* and *TA2* showed opposite effects in pollen development of sterile line BNS, manifesting that these two non-allelic genes played antagonistic roles in pollen abortion of BNS. In the contrast, these two genes expressed consistently in the pollen development of 732A, showing that they worked synergistically in the pollen abortion of 732A.

**Key words:** wheat; *TA1*; *TA2*; BNS; 732A; fluorescence real-time quantitative PCR (qRT-PCR)

在小麦品种长期改良过程中,提高产量始终是小麦育种进程中最重要的目标之一。利用杂种优势是提高小麦产量的关键途径之一<sup>[1-3]</sup>。我国发现的小麦光温敏不育系,如 ES<sup>[4]</sup>、BS<sup>[5]</sup>、C49S<sup>[6]</sup>、YS<sup>[7]</sup> 和 BNS<sup>[8]</sup> 等雄性不育系,已成为目前最有研究和利用价值的重要试材,部分不育系用于组配杂交种并已在生产中利用,如绵阳 32<sup>[9]</sup>、云杂系列品种<sup>[10]</sup> 等。前人借鉴水稻光温敏雄性不育的研究经验,通过细胞学、生理生化、分子生物学等手段对 YS 型和 BNS 型小麦温敏雄性不育系不育的发生过程、生理生化机制、基因定位等方面做了许多研究<sup>[11-13]</sup>。研究表明,导致 YS 型温敏不育系 732A 败育的原因是花粉发育敏感期绒毡层迅速退化<sup>[14]</sup>,能量代谢、信号转导也是导致其败育的主要原因<sup>[15]</sup>。该不育系在温度敏感期所处温度低于 16 °C 不育,高于 20 °C 育性恢复,正常秋播会保持稳定雄性不育,其不育性受光照影响不明显<sup>[16]</sup>。BNS 小麦温度敏感期分布在四分体时期中的小花原基分化期至雌雄蕊分化期,且在育性转换敏感期间,当温度小于 8 °C 时彻底不育,8 ~ 12 °C 时育性逐渐恢复,大于 12 °C 时育性完全恢复<sup>[17-18]</sup>。通过育性相关基因的表达量变化研究温敏雄性不育小麦遗传特性,可以从本质上对其育性变化进行解释,进而通过控制育性相关基因表达量调控其育性表达。

在 Gene Bank 库里仅发现有 *TA1* 和 *TA2* 与小麦光温敏雄性不育相关的基因,*TA1* 基因的登录号为 AY660990,该基因编码一个与小麦雄性不育相关的蛋白,该蛋白与碳水化合物的运输和新陈代谢有关。*TA2* 基因的登录号为 AY914051,其编码的是亮氨酸拉链蛋白,该蛋白在植物生长发育过程中发挥的作用是较为广泛的,与光的形态建成、耐荫反应和生长素信号应答等有关<sup>[19]</sup>,从而控制胚胎的发育、叶的极性发育、茎外部器官的发育和植物的分生组织发育<sup>[20-21]</sup>,具有调节植物发育进程和应答外界环境胁迫信号的作用<sup>[22]</sup>。其对应的转录因子基因表达的影响因素主要有低温、激素、光照、逆境等<sup>[23]</sup>。

本试验采用 RT-PCR 方法对 YS 型和 BNS 型温敏雄性不育小麦四分体期、单核期、二核期和三核期育性相关基因的表达量进行比较研究,通过研究目的基因的表达变化,探讨这 2 个育性相关基因的表达特点与温敏雄性不育小麦育性转换的联系。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

BNS 型小麦温敏雄性不育系由河南科技大学茹振刚教授惠赠;YS 型小麦温敏雄性不育系 732A 来自于西北农林科技大学。本试验于西北农林科技大学北校试验田进行。

### 1.2 试验方法

**1.2.1 取样方法** 依据宋喜悦等<sup>[24]</sup>的方法根据植株外部形态选取花粉处于不同发育时期的麦穗。每个时期取样 3 次。取穗标准:四分体时期为旗叶叶环高于其下一叶叶环 2 ~ 4 cm,正值孕穗后至抽穗前,单核期为麦芒抽出 0.5 ~ 1.0 m,二核期为麦穗抽出 1/2,三核期为麦穗刚好完全抽出。同时,将部分材料在实验室用醋酸洋红压片法镜检,进一步确定小穗内花粉的发育时期。摘取各材料的四分体时期、单核期、二核期、三核期麦穗,液氮冷冻后在 -80 °C 冷藏保存,备用。

**1.2.2 总 RNA 的提取与检测** 利用 TakaRa MiniBEST Universal RNA Extraction Kit 试剂盒 (TaKaRa 公司) 提取总 RNA。取 5 μL 总 RNA 在 1.5% 的琼脂糖凝胶上电泳检测其完整性,同时用紫外分光光度计进行吸光值测定,分析其纯度。

**1.2.3 cDNA 第一链的合成及荧光定量 PCR** 采用 PrimeScript™ RT reagent Kit (TaKaRa 公司) 反转录试剂盒,按操作说明利用随机引物反转录合成 cDNA 链, -40 °C 保存备用。

根据 *TA1* (AY660990)、*TA2* (AY914051) 和  $\beta$ -Actin (AB010922) 基因序列,采用 Primer Premix 5.0 设计 3 对引物,交由上海生工生物工程公司合成,分别

为  $TA1F:5'-CGTGCAGTACCCGCACCTCT-3'$  和  $TA1R:5'-GGAAGA CCAGCCCGTTGAGC-3'$ ,  $TA2F:5'-CAAC-CAGACCCACTTCATCC-3'$  和  $TA2R:5'-GTCGTGCGGT-TGTCTCATA-3'$ ,  $\beta\text{-Actin}F:5'-CT CCCTCACAACAAC-CGC-3'$  和  $\beta\text{-Actin}R:5'-TACCAGGAACCTCCATAC-CAAC-3'$ 。扩增体系包括正反向特异引物各  $1\ \mu\text{L}$ , cDNA 模板  $2.5\ \mu\text{L}$ , SYBR<sup>®</sup> Premix ExTaq II (Tli RNaseH Plus) ( $2\times$ )  $12.5\ \mu\text{L}$ , 最后用 ddH<sub>2</sub>O 补足至  $25\ \mu\text{L}$ 。扩增程序分别为  $TA1:95\ ^\circ\text{C}\ 30\ \text{s};95\ ^\circ\text{C}\ 5\ \text{s}, 53.5\ ^\circ\text{C}\ 30\ \text{s}$  退火延伸, 40 个循环;  $TA2:95\ ^\circ\text{C}\ 30\ \text{s}, 95\ ^\circ\text{C}\ 5\ \text{s}, 55\ ^\circ\text{C}\ 30\ \text{s}$  退火延伸, 40 个循环;  $\beta\text{-Actin}:95\ ^\circ\text{C}\ 30\ \text{s};95\ ^\circ\text{C}\ 5\ \text{s}, 55\ ^\circ\text{C}\ 30\ \text{s}$  退火延伸, 40 个循环, 结束后分别进行溶解曲线分析。每组试验完成 3 个生物学重复, 每个生物学重复至少做 3 个技术重复。

**1.2.4 数据处理方法** 扩增产物得到的溶解曲线用于对目的基因特异性及 PCR 条件优化分析。本试

验比较 Ct 法 ( $\Delta\Delta\text{Ct}$ ) 计算基因的相对表达量和系统误差<sup>[25]</sup>。在计算相对表达量时, 分别以 BNS 二核期和三核期和 732A 三核期为参照, 即将其值转换成 1, 其他样品再与其比较, 获得相对表达值。最终数据采用 SPSS 16.0 进行分析, one-way ANOVA 进行方差分析, 均值比较用 Duncan 法, 显著水平为 0.05。

## 2 结果与分析

### 2.1 PCR 条件优化和特异产物扩增

提取的 RNA 样品分光光度法检测值  $\text{OD}_{260}/\text{OD}_{280}$  均处于 1.8~2.0 之间, 表明 RNA 质量较高, 可用于进一步试验。用 3 对引物对扩增的溶解曲线进行了分析, 结果如图 1。基因  $TA1$  和  $TA2$  与内标基因的熔点峰分别出现在  $87.0\ ^\circ\text{C}$ ,  $85.0\ ^\circ\text{C}$  和  $86\ ^\circ\text{C}$ 。曲线平稳、峰型单一、峰尖窄, 而且每个峰的位置基本一致, 说明条件适合, 引物设计合理, 无二聚体, 扩增产物特异。

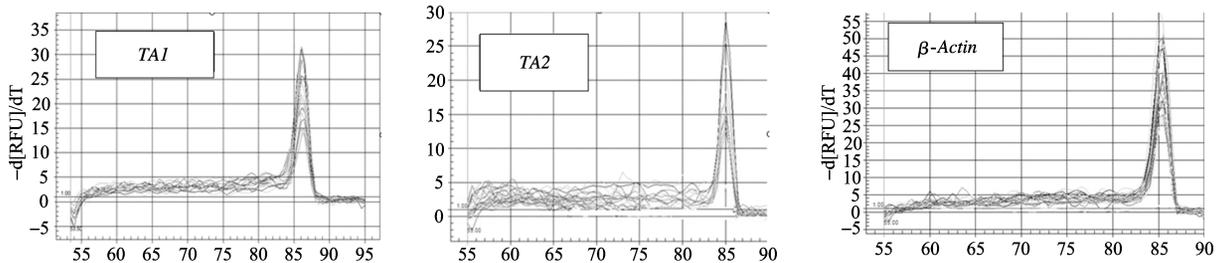


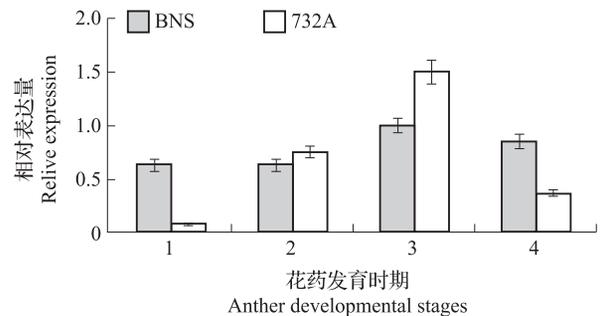
图 1  $TA1$ 、 $TA2$  和  $\beta\text{-Actin}$  基因的溶解曲线

Fig. 1 qRT-PCR melting curves for  $TA1$ ,  $TA2$ , and  $\beta\text{-Actin}$  gene

### 2.2 荧光定量结果分析

**2.2.1  $TA1$  基因在温敏雄性不育系 BNS 和 732A 花粉发育时期的特异性表达** 以 BNS 花粉发育的二核期为参照, 基因  $TA1$  在 BNS 和 732A 不同花粉发育时期均有表达(图 2)。在 BNS 不育系花粉发育的 4 个时期,  $TA1$  的相对表达量间的差异均具有统计学意义。 $TA1$  在 BNS 的四分体时期相对表达量为  $0.645 \pm 0.020$ , 四分体至单核期  $TA1$  的相对表达量下降了 28%, 为 4 个时期相对表达量的最低水平。单核期至二核期  $TA1$  相对表达量迅速增大, 二核期是单核期的 2.2 倍, 其  $TA1$  的相对表达量为 1.0, 是 4 个时期表达的最高水平。二核期至三核期  $TA1$  的相对表达量减少了 13.9%。

在 732A 不育系花粉发育的 4 个时期中,  $TA1$  的相对表达量间的差异也具有统计学意义。其中  $TA1$  在 732A 四分体时期的相对表达量最少, 仅为  $0.080 \pm 0.014$ 。从四分体时期至二核期,  $TA1$  的相对表达量逐渐增加, 二核期表现最高, 为  $1.500 \pm 0.060$ , 比单核期大 74.8%。三核期  $TA1$  的相对表达量显著降低, 仅为二核期的 1/4。



1, 2, 3 和 4 分别指四分体时期、单核期、二核期和三核期, 下同  
1, 2, 3 and 4 refer to tetrad period, uninucleated period, binucleated period and trinucleate period, respectively, the same as below

图 2 4 个发育时期  $TA1$  基因的 mRNA 相对表达量比较

Fig. 2 Comparison of relative expression of  $TA1$  submit mRNA in 4 developmental stages

基因  $TA1$  在 BNS 和 732A 不育系 4 个花粉发育时期的相对表达量均表现为四分体时期至二核期显著增加, 二核期至三核期显著减少。基因  $TA1$  在 BNS 不育系的四分体时期和三核期的相对表达量均比 732A 相应时期的相对表达量高, 其在 BNS 不

育系的单核期和二核期的相对表达量均比 732A 相应时期的相对表达量低。

**2.2.2 *TA2* 基因在温敏雄性不育系 BNS 和 732A 花粉发育时期的特异性表达** 以 BNS 不育系三核期为参照,基因 *TA2* 在不育系 BNS 和 732A 花粉发育时期的相对表达水平结果见图 3。*TA2* 在不育系 BNS 的 4 个花粉发育时期相对表达量整体呈现先减少再增加的趋势,其中四分体时期 *TA2* 的相对表达量表现最高,为  $1.340 \pm 0.071$ ,二核期 *TA2* 的相对表达量表现最低,仅为  $0.096 \pm 0.004$ ,几乎无相对表达量。在 732A 的 4 个花粉发育时期中,*TA2* 的相对表达量呈现先上升后下降的趋势,其中在三核期最低,为  $0.330 \pm 0.023$ ,在四分体时期和三核期的相对表达量差异无统计学意义。四分体时期至二核期 *TA2* 的相对表达量显著增加,二核期最高为  $0.999 \pm 0.020$ 。

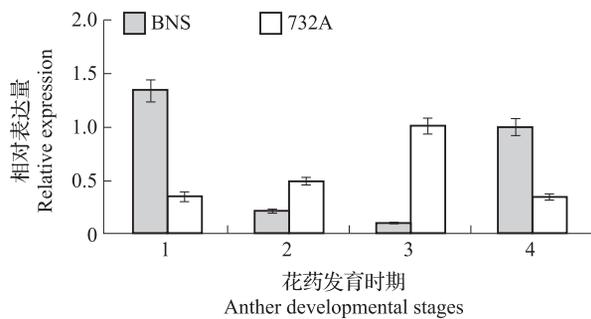


图3 4个发育时期的 *TA2* 基因 mRNA 相对表达量比较

Fig. 3 Comparison of relative expression of *TA2* submit mRNA in 4 developmental stages

*TA2* 在不育系 BNS 和 732A 花粉发育时期的 mRNA 相对表达量变化趋势存在差异。其中 *TA2* 在不育系 BNS 的 4 个花粉发育时期的相对表达量整体呈现先减少再增加的趋势,在 732A 的 4 个花粉发育时期的相对表达量呈现先上升后下降的趋势,共同点是均在二核期出现极值。*TA2* 基因在 BNS 不育系的四分体时期和三核期的相对表达量均比 732A 相应时期的相对表达量高,其在 BNS 不育系的单核期和二核期的相对表达量均比 732A 相应时期的相对表达量低。

**2.2.3 2 个育性相关基因在 BNS 花粉发育时期的表达差异性比较** 由图 4 可知,以 BNS 不育系三核期 *TA1* 基因 mRNA 相对表达水平作为参照,在不育系 BNS 花粉发育过程中,同一时期 *TA1* 和 *TA2* 基因的相对表达量差异有统计学意义,其中二核期差异最大,分别为  $1.165 \pm 0.083$  和  $0.075 \pm 0.005$ 。在

BNS 不育系花粉发育的 4 个时期中,除四分体时期外 *TA1* 基因相对表达量均比 *TA2* 基因相应时期相对表达量高。在 BNS 不育系二核期,*TA1* 和 *TA2* 基因相对表达量均表现极值,其中 *TA1* 基因相对表达量为 4 个时期最高,*TA2* 基因相对表达量为 4 个时期最低。

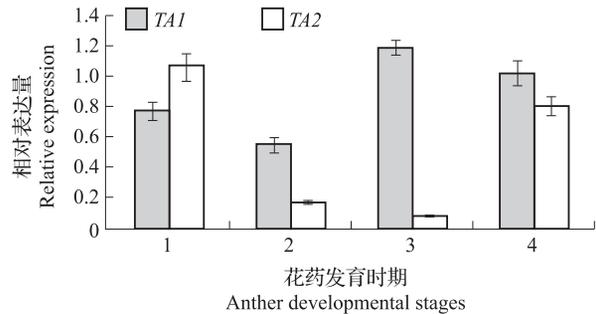


图4 BNS 不育系 4 个发育时期的 *TA1* 和 *TA2* 基因 mRNA 相对表达量比较

Fig. 4 Comparison of relative expression of *TA1* and *TA2* submit mRNA in 4 developmental stages of sterile line BNS

**2.2.4 2 个育性相关基因在 732A 花粉发育时期的表达差异性比较** 由图 5 可知,以 732A 不育系三核期 *TA1* 基因 mRNA 相对表达水平作为参照,在不育系 732A 花粉发育过程中,同一时期 *TA1* 和 *TA2* 基因的相对表达量差异有统计学意义,其中单核期和二核期 2 个基因相对表达量差异更明显,尤其二核期 *TA1* 比 *TA2* 的相对表达量高 2.19。在 732A 不育系花粉发育的 4 个时期中,除四分体时期外 *TA1* 基因相对表达量均比 *TA2* 基因相应时期相对表达量高。此 2 个育性相关基因在不育系 732A 花粉发育时期的相对表达量变化趋势相同,均为四分体时期至二核期增大,之后减少。

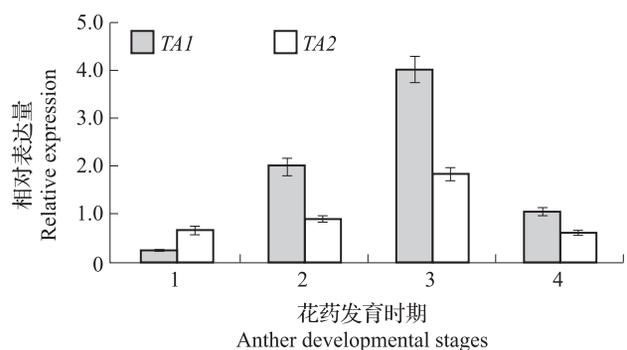


图5 732A 不育系 4 个发育时期的 *TA1* 和 *TA2* 基因 mRNA 相对表达量比较

Fig. 5 Comparison of relative expression of *TA1* and *TA2* submit mRNA in 4 developmental stages of sterile line 732A

### 3 讨论

植物的雄性不育发生过程是一个不育基因表达后引发的连续遗传和代谢异常过程,这个过程也常被认为是细胞程序性死亡<sup>[26]</sup>。基因 *TA1* 在小麦 BNS 温敏雄性不育系和 YS 型温敏雄性不育系 732A 花粉发育的 4 个时期中表达量均发生明显变化,表现为其相对表达量在四分体时期至二核期整体上调,二核期至三核期整体下调。推测基因 *TA1* 从四分体时期至二核期相对表达量的累积增加是诱导温敏雄性不育系花粉败育的原因。基因 *TA2* 在不育系 BNS 花粉发育的 4 个时期中前 3 个时期明显下降,三核期增加,推测该基因在四分体时期至二核期相对表达量的累积减少是诱导温敏雄性不育系 BNS 花粉败育的原因;而基因 *TA2* 在 YS 型温敏不育系 732A 花粉发育的 4 个时期相对表达量变化趋势与不育系 BNS 刚好相反,推测该基因在四分体时期至二核期相对表达量的累积增加是诱导温敏雄性不育系 732A 花粉败育的原因。

基因 *TA1* 和 *TA2* 相对表达量在 BNS 和 732A 花粉发育四分体时期至二核期持续表达变化,使其在二核期均表现极值,最终发生明显的育性转换。由此推测二核期可能为 YS 和 BNS 小麦温敏雄性不育系花粉败育的最关键时期。刘菲等<sup>[27]</sup>研究表明,单核期及其后的几个时期内育性相关基因差异表达的积累与育性差异的产生相关,单核期或单核至二核期可能是不育系 732A 花粉败育的关键时期,与本文研究结果相似。李罗江等<sup>[17]</sup>认为 BNS 小麦温度敏感期是小麦花粉发育的单核早期、单核晚期至二核期,与本研究结果相似。

在 YS 和 BNS 小麦温敏雄性不育系花粉发育过程中,除四分体时期外,其余 3 个时期中 *TA1* 的相对表达量均比 *TA2* 相对表达量高。*TA1* 的相对表达量变化幅度比 *TA2* 的高,表明 *TA1* 对 YS 和 BNS 小麦温敏不育系花粉败育影响程度强于 *TA2*。*TA1* 和 *TA2* 的相对表达量在不育系 BNS 的花粉发育时期表达趋势相反,可能为拮抗作用,同时说明这 2 个育性相关基因在 BNS 的基因组中不连锁。*TA1* 和 *TA2* 的相对表达量在不育系 732A 的花粉发育时期表达趋势相同,可能为协同作用,需要进一步研究证实。相关研究表明,在 YS 型温敏雄性不育系 732A 花粉发育时期,基因 *TA1* 和 *TA2* 的表达量随着温度的升高,表达时间加长,且累积表达量升高<sup>[27]</sup>,与本研究结果相似。

### 参考文献

- [1] Bruns R, Peterson C J. Yield and stability factors associated with hybrid wheat [J]. *Euphytica*, 1998, 100: 1-5
- [2] Longin C F, Gowda M, Ehmeier E, et al. Hybrid wheat: quantitative genetic parameters and consequences for the design of breeding programs [J]. *Theor Appl Genet*, 2013, 126(11): 2791-2801
- [3] Kramer T H. A comparison of soft red winter wheat F<sub>2</sub> population, their F<sub>1</sub> hybrids and parents [J]. *J Prod Agric*, 1990, 3(3): 363-367
- [4] 周美兰,唐启源,程尧楚,等. 光温敏核不育小麦 ES-10 雄性败育机制研究 [J]. *湖南农业大学学报*, 1997, 23(2): 117-122
- [5] 李云伏. 小麦光温敏不育系 BS20, BS210 的遗传特性及不育候选基因的分离研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2006
- [6] 张亚勤,宗学风,余国东,等. 重庆光温敏核不育小麦 C49S 的育性稳定性分析 [J]. *麦类作物学报*, 2007, 27(5): 787-790
- [7] 李轲,周菊红,何蓓茹,等. YS 型小麦温敏雄性不育系育性控制遗传模型的初步分析 [J]. *麦类作物学报*, 2009, 29(5): 770-776
- [8] 宁江权,茹振刚,郑炜君,等. BNS 小麦雄性不育性表现及其恢复性的研究 [J]. *麦类作物学报*, 2011, 31(4): 642-647
- [9] 庞启华,黄光永,李生荣,等. 两系杂交小麦绵阳 32 的选育及其配套技术 [J]. *中国种业*, 2003(12): 50-51
- [10] 杨木军,顾坚,周金生. 光温敏两系杂交小麦新组合——“云杂 3 号” [J]. *麦类作物学报*, 2003, 23(3): 152
- [11] 韩笑冰,客千,徐乃瑜,等. 小麦不同细胞质不育系花粉败育的细胞学比较研究 [J]. *作物学报*, 1996, 22(6): 645-651
- [12] 张自阳. 小麦温敏核雄性不育系 BNS 育性转换规律及其恢复性研究 [D]. 新乡: 河南科技学院, 2010
- [13] 梁凤山,王斌. 小麦雄性不育遗传与基因定位研究 [J]. *遗传*, 2003, 25(4): 461-465
- [14] 李巍,马翎健. 非 1B/1R 小麦雄性不育系花药发育的细胞学研究 [J]. *现代农业科学*, 2009(3): 7-9
- [15] 李红燕,何蓓茹,马翎健,等. 小麦温敏不育系 YM3314 的温敏特性及育性转换 [J]. *西北植物学报*, 2009, 29(5): 916-922
- [16] 何蓓茹,董普辉,宋喜悦. 小麦温度敏感不育系 A3314 温敏特性研究 [J]. *麦类作物学报*, 2003, 23(1): 1-6
- [17] 李罗江,茹振刚,高庆荣. BNS 小麦的雄性不育性及其温光特性 [J]. *中国农业科学*, 2009, 42(9): 3019-3027
- [18] 张自阳,胡铁柱,冯素伟,等. 温敏核雄性不育小麦 BNS 的育性转换规律初探 [J]. *河南农业科学*, 2010(7): 5-9
- [19] Elhiti M, Stasolla C. Structure and function of homodomain-leucine zipper (HD-Zip) proteins [J]. *Plant Signal Behav*, 2009, 2: 86-88
- [20] Byrne M E. Shoot meristem function and leaf polarity: the role of class III HD-Zip genes [J]. *Plos Genet*, 2006, 2(6): 785-790
- [21] Emery J F, Floyd S K, Alvarez J, et al. Radial patterning of *Arabidopsis* shoots by class III HD-Zip and KANADI genes [J]. *Curr Biol*, 2003, 13: 1768-1774
- [22] 沈文飏. 植物 HD-Zip 转录因子 [J]. *生命的化学*, 2003, 23(5): 387-389
- [23] 周岩,何男男,魏琦超,等. 同源异型域-亮氨酸拉链蛋白研究进展 [J]. *湖北农业科学*, 2010, 49(11): 2913-2917
- [24] 宋喜悦,胡银岗,马翎健,等. YS 型小麦温敏不育系 A3314 育性转换过程中叶片和幼穗酶活性的变化 [J]. *麦类作物学报*, 2009, 29(5): 818-822
- [25] Kenneth J L, Thomas D S. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2<sup>-ΔΔCt</sup> [J]. *Methods*, 2001, 25: 402-408
- [26] 谢潮添,魏冬梅,田惠桥. 高等植物雄性不育的细胞生物学研究进展 [J]. *植物生理与分子生物学报*, 2006, 32(1): 17-23
- [27] 刘菲,马晓飞,李艳飞,等. 两个育性相关基因在几类小麦雄性不育材料中的表达研究 [J]. *西北植物学报*, 2012, 32(9): 1731-1735