

评述与展望

Review and Progress

外源基因在转基因植物后代中的遗传规律及研究进展

董灵艳[✉], 张君[✉], 王丕武[✉], 关淑艳[✉], 张鹏[✉]

吉林农业大学农学院, 长春, 130118

✉ 通讯作者: zhangjun969@yahoo.com.cn; ✉ 作者

分子植物育种, 2011年, 第9卷, 第18篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0018

收稿日期: 2010年11月16日

接受日期: 2011年01月25日

发表日期: 2011年02月23日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放阅读论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式:

董灵艳等, 2011, 外源基因在转基因植物后代中的遗传规律及研究进展, 分子植物育种 Vol.9 No.18 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0018)

摘要 外源基因在植物体内的遗传行为十分复杂。正常的转基因传递是生产上繁殖和培育植物新品种的一个主要前提。因此, 了解分离规律尤其是异常分离及其产生该现象的来源对培育转基因品种有着不可低估的重要性。本文综述了外源基因在转基因植物后代中的遗传规律研究概况, 并就其影响因素进行了分析, 为转基因技术的有效利用提供借鉴, 以期提高转基因在实践中的利用价值。

关键词 外源基因; 遗传分离; 整合; 转基因植物

The Inheritance of Foreign Genes in the Progenies of Transgenic Plants and Research Progress

Dong Lingyan[✉], Zhang Jun[✉], Wang Piwu[✉], Guan Shuyan[✉], Zhang Peng[✉]

College of Agronomy, Jilin Agricultural University, Changchun, 130118, P.R. China

✉ Corresponding authors, zhangjun969@yahoo.com.cn; ✉ Authors

Abstract Genetic behavior of foreign genes in plants is very complex. Normal transgene transmission is a main premise for breeding and culturing new plant varieties. Therefore, understanding law of segregation, especially the abnormal segregation and the sources of producing the phenomenon plays an important role that can not be underestimated for cultivating transgenic varieties. In this paper, Study overview on the inheritance of foreign genes in the progenies of transgenic plants was reviewed and the factors affecting their segregation were also analyzed. This will provide reference for the effective use of transgenic technology and increase the utilized value of transgenes in practice.

Keywords Foreign genes; Inheritance segregation; Integration; Transgenic plant

研究背景

近几十年来, 随着植物基因工程技术和遗传转化技术的不断改进, 国内外利用转基因技术已经成功获得了多种作物的转基因植株, 这同时也为作物改良提供了新的机会。但对于大多数转基因植物来说, 还处于基础研究或应用研究阶段, 人们对转基因在转化植物中的遗传特点了解还比较少, 这些转基因植株能否真正应用到农业领域, 还需要做进一步大量的研究。因此, 理解转基因的遗传和稳定性对决定遗传工程在农业中的价值和应用非常重要。本文主要就外源基因遗传特点和后代分离规律及影响因素进行阐述, 因为这关系到抗病虫

害、抗逆、高产、优质等植物新品种的培育和转基因植物的实用化, 对加快转基因在实践中的应用具有重要的指导作用。

1 外源基因在转基因植株后代中的遗传传递规律

外源基因在转基因植株后代中的遗传传递规律分为孟德尔遗传和非孟德尔遗传。研究转基因遗传的方法一般有两种, 一种是基于转基因表型的表达, 二是基于转基因DNA分析, 用转基因植株与非转基因植株杂交或转基因植株自交获得繁殖群体对转基因遗传分析很重要(Bicar, 2009)。大量的

研究表明, 无论是单基因还是多基因, 外源基因在转基因植株后代中常常表现典型的孟德尔遗传规律。但对于许多转基因植物而言, 转基因异常分离的情况也时有发生(周静等, 2006)。无论是农杆菌介导法还是基因枪介导法, 转基因植物中非孟德尔遗传发生的频率为10%~50%(Yin et al., 2004)。总之, 转基因在转化植株中的遗传过程十分复杂, 其间受到一系列生理生化作用的影响, 是各种因素综合作用的结果。

1.1 外源基因在转基因棉花后代中的遗传传递规律

我国在转基因棉花研究方面处于世界领先水平, 国内对外源基因在转基因棉花后代中的遗传规律的研究和报道也较多。马盾等利用花粉管通道法将含有多种外源基因的质粒载体导入棉花, 将获得的转基因棉花植株进行自交, 后代(T_2 , T_3 , T_4)转基因植株与非转基因植株的分离比例均不符合孟德尔遗传规律, 多数后代分离比例变化较大, 存在遗传分离多样性(马盾等, 2008)。郭金英等将转Bt+Sck双价抗虫基因棉花自交二代的纯合株系312-5 T_2 和332-2 T_2 分别与非转基因受体亲本杂交, F_1 代均是抗性植株, F_2 自交群体抗虫与敏感植株比例均为3:1, 说明两个转基因纯系的抗性基因符合单显性基因的孟德尔遗传规律。将312-5 T_2 和332-2 T_2 分别与另外2个转基因抗虫棉花品系杂交, F_1 群体均表现显著的抗虫性, 没有出现分离。312-5 T_2 与2个转基因抗虫棉品系杂种 F_2 中抗虫与感虫植株分离比均符合15:1, 说明312-5 T_2 的抗虫基因与这2个转基因抗虫棉品系的抗虫基因符合两对基因的遗传规律, 初步推断它们的抗虫基因是非等位的, 可能整合在不同的染色体上。332-2 T_2 与其中1个转基因抗虫棉品系杂交 F_2 都是抗虫植株, 说明两者的抗虫基因可能整合在相同染色体的同一位点上而连锁遗传; 而与另1个转基因抗虫棉品系杂种 F_2 中抗虫与感虫植株分离比为15:1(郭金英等, 2007)。袁小玲等对转Bt+CpTI双价基因抗虫棉对棉铃虫抗性进行了遗传分析, 结果显示: 转基因抗虫棉与4个常规棉品种正交和反交的 F_1 代都表现高抗棉铃虫; 其 F_2 和 BC_1 群体的抗、感植株分离比经卡平方测验, 分别符合3:1和1:1。这说明该转基因抗虫棉的棉铃虫抗性以孟德尔单显性基因的方式遗传(袁小玲等, 2001)。

1.2 外源基因在转基因水稻后代中的遗传传递规律

朱常香等研究了cryIA(b)基因及其介导的抗虫性在转基因水稻自交和回交后代中的遗传规律和遗传稳定性。结果表明: cryIA(b)基因及其连锁的bar基因均作为单显性遗传位点遵循孟德尔遗传分离规律: 在 T_1 代群体中呈3:1的分离规律, T_2 代达到纯合; 在 BC_1 ~ BC_4 代群体中呈1:1的分离规律, BC群体自交的后代呈3:1分离规律(朱常香等, 2003)。Maqbool等将包含4个基因的3种质粒用基因枪法导入水稻中, 通过PCR对后代 R_1 中3个外源基因进行了遗传分析, 结果表明所有的转基因基本呈3:1分离比, 也有一些出现1:1异常分离的情况。Southern分析其 R_0 代, 拷贝数在1-15之间, 每个基因出现独特而又复杂的杂交带型, 表明外源DNA随机整合。在60%的株系中, 4个基因被同时整合进水稻基因组中(Maqbool and Christou, 1999)。华志华等对转基因水稻嘉59和秀水63的两高世代抗除草剂稳定材料(TR5和TR6)的群体遗传分析表明, TR5和TR6杂交获得的 F_2 代抗、感除草剂植株的分离比例为15:1, TR5、TR6分别与各自亲本嘉59、秀水63进行杂交和回交, F_2 和 B_1C_1 代材料对除草剂BASTA抗性分离比符合3:1和1:1的孟德尔单基因分离规律。说明TR5和TR6基因组DNA上的bar基因表现出两基因的独立分配规律, 为单基因遗传, 而且互不等位。经Southern杂交分析, 其中TR5基因组中, 外源基因以多拷贝多插入位点的形式被整合, 不同插入位点(具有表达功能)紧密连锁(华志华等, 2003)。Zhao等用基因枪法将选择标记基因bar表达盒整合进水稻基因组中, 出现多拷贝和复杂的分离行为, T_1 到 T_3 代分离比率为35:1-144:1, 50%的转基因株系中bar基因按单显性孟德尔遗传至 T_2 代, Southern杂交分析, 转基因多拷贝串联整合于水稻基因组中。异常分离的株系后代中bar基因的一些拷贝丢失(Zhao et al., 2007)。施利利等研究了atzA在转基因水稻AA269株系自交和回交后代中的遗传规律。结果表明: atzA基因作为单显性遗传位点遵循孟德尔遗传分离规律。经除草剂抗性鉴定, 在 T_1 代水稻群体中除草剂抗、感株数比遵循3:1的分离规律, T_2 代基本稳定纯合; 在 BC_1 ~ BC_3 回交世代群体中除草剂抗、感株数遵循1:1的分离规律, 在BC群体自交的 BCF_2 群体中遵循3:1分离规律(施利利等, 2008)。

1.3 外源基因在转基因小麦后代中的遗传传递规律

祝长青等采用PCR技术分析了转基因小麦后代外源基因1Dx5的遗传分离规律, 得出外源目的基因在转基因小麦后代中呈孟德尔遗传分离规律, 稳定遗传都达到了纯合状态, 转基因植株不存在基因沉默现象(祝长青等, 2008)。李三和等以转1Dx5基因小麦为父本, 非转基因2个主栽品种为母本分别进行杂交, 分析了各组合亲本、F₁、F₂、BC₁F₂、BC₂F₁、BC₂F₂的高分子量谷蛋白亚基组成, 结果表明, 外源基因已整合到主栽品种基因组中, 并按单位点整合的孟德尔遗传模式稳定遗传给下一代(李三和等, 2005)。吴成君等对转Bcl+ npt II、Rip+ npt II基因小麦的T₁代植株进行检测得出, 选择标记基因npt II的分离比3.14:1, 符合孟德尔遗传规律; 功能基因Rip的分离比2.62:1, 符合孟德尔分离规律; 功能基因Bcl的分离比为4.5:1, 偏离了孟德尔遗传规律。T₂代检测转Bcl基因小麦79株, 其中PCR阳性株与阴性株比例为3.16:1, 检测转Rip基因小麦534株, 阳性株与阴性株呈0.86:1, 严重偏离孟德尔遗传规律, 同时检测到该世代中出现5个纯合株系(吴成君等, 2005)。Gadaleta等用基因枪介导1Dx5、1Dy10和bar 3个基因转化不同的硬质小麦基因型, 得到转基因纯合体, 将每个转基因纯合体的T₄代分别和它们的非转基因亲本回交, BC₁F₂中, 有2个转基因系的1Dx5和1Dy10基因表达符合孟德尔单显性位点3:1的分离模式(其中的1个转基因系出现转基因共分离), 1个转基因系偏离3:1; 转基因整合发生在染色体端部和中心区域, 3种质粒插入到一个位点的有2个株系, 插入同一染色体臂两个位点的有1个株系, 插入不同染色体上两个位点的有1个株系(Gadaleta et al., 2008)。

1.4 外源基因在转基因玉米后代中的遗传传递规律

Sangtong V.对含有小麦Glu-1Dx5基因的转基因玉米进行了研究, 分析了该基因在三个有性世代(F₁, F₂, F₃)的遗传, 转基因植株T₀代与非转基因植株杂交得到F₁种子, 表型分析表明, 在15个F₁家系中, 9个符合1:1的分离模式, 6个不符合1:1的分离模式, PCR分析结果与表型分析相一致。southern杂交表明, 转基因整合位点复杂, 在四个被研究的事件中是不同的; 转基因植株F₁自交产生F₂, 所有的F₂分离比例显著不符合3:1, 一些家系按1:1分离, 一些

家系显著低于1:1分离; 转基因植株F₁与非转基因植株相互杂交, 当F₁做母本时, 后代分离比1:1, 反之, 后代则得不到转基因植株, 说明转基因通过花粉传递是无效的; 转基因植株F₂自交产生F₃, 在这些F₃家系中, 有13个家系符合1:1的表型分离模式, 3个家系不符合1:1的分离模式, 这种分离比例与F₂代是相似的, 说明转基因在这两个世代中能够稳定遗传(Sangtong et al., 2002)。T. Michael spencer分析了转基因玉米组织培养植株(R₀)回交后代选择标记基因bar和非选择标记基因uidA的分离。四个独立转化事件中, 分子分析证实, 3个R₁群体出现分离, 1个R₁群体没有分离; 共分离分析表明, bar和uidA在4个R₁群体中连锁遗传; 同非转基因株系杂交产生的R₂代中, 三个株系的PAT活性呈1:1分离, 包括R₁代没有分离的株系; bar基因的整合拷贝数不稳定(Spencer et al., 1992)。Ishida Y.利用农杆菌介导玉米自交系A188,对转基因自交系R₁代进行了标记基因表达的遗传分析, 结果表明, 40个株系中, 有28个株系除草剂抗、感比例以及GUS染色阳、阴性比例均为为3:1, 部分出现15:1, 还有一些株系出现1:1和1:3分离异常的现象, 基本符合孟德尔多基因独立遗传规律, 并且Bar基因和GUS基因紧密连锁, Southern blot分析得出, 两基因以1或2个拷贝插入基因组中(Ishida et al., 1996)。而国内对转基因在玉米中的遗传分离的详细报道则鲜有。王守才等用分子方法研究了转基因在8个转化体后代中的遗传分离及整合性质, 结果表明, 转基因在大多数转化体后代中呈简单的孟德尔遗传, 低世代部分家系中转化体比例偏低, 有的发生转基因丢失; 转基因在不同转化体中的整合类型有一定差异, 但整合的位点和拷贝数都较少, 且多呈串联或紧密连锁的整合; 在部分家系中发现了个体间杂交带型改变的现象, 这可能与外源基因结构和玉米染色体结构的变化有关。

除此之外, 在转基因大豆(Choffnes et al., 2001; Christou et al., 1989)、拟南芥(贾庆利, 2004)、草莓(董静等, 2009)、燕麦(Pawlowski et al., 1998)、烟草(Mccormac et al., 2001; 朱常香等, 2005)、大麦(Choi et al., 2009)、油菜(施荣华和李学宝, 2000)上都有此类报道。

2 影响转基因植物外源基因遗传分离的因素

转基因是指通过转基因技术导入受体细胞内

的外源基因, 其遗传分离特点受整合方式、转化方法、转化载体、授粉方式、环境条件等综合因素的影响呈现复杂的分离情况而表现遗传的多样性, 在许多方面有别于经典的遗传规律。关于外源基因遗传规律的报道较多, 总的来说, 可以分为三种方式: 一是单基因位点的孟德尔遗传方式; 二是多基因位点的孟德尔遗传方式; 三是非孟德尔的遗传方式(王念等, 2004)。这是受体基因组及转基因自身的特性以及二者之间的相互作用的结果(Yin et al., 2004)。

2.1 整合特点

决定外源基因遗传规律的主要因素是外源基因插入的拷贝数及其插入位置。外源DNA插入植物基因组时分单位点插入、同一染色体和不同染色体的多位点插入等几种情况, 而且插入的拷贝数也不尽相同, 分单拷贝和多拷贝, 相对于转基因来说, 植物同源染色体上没有其相对的等位基因位点, 因此转基因一般呈显性遗传(王关林和方宏筠, 2009)。符合孟德尔遗传规律的转基因植株, 与非转基因植株杂交后代呈1:1分离比例, 转基因植株自交后代呈3:1、15:1等典型的分离比例(华志华和黄大年, 1999)。许多的研究表明, 单位点插入不论是单拷贝还是多拷贝串联, 其总长度不超过1cM时, 大多数转基因均呈孟德尔单位点显性遗传; 同样, 外源基因以多位点插入时, 每个位点也以单拷贝或多拷贝串联的方式独立插入, 转基因呈多位点遗传(夏兰芹和郭三堆, 2001, 科学通报, 46(7): 565-568; 王念等, 2004)。此外, 外源基因在整合过程中, 会受到一系列因素影响, 使转基因后代的分离明显不符合孟德尔比例, 出现非孟德尔遗传。

2.2 转化方法

不同的转化方法主要是通过影响转基因整合位点的数目及转基因位点的结构及其遗传稳定性等进而影响外源基因遗传分离的。Zhang等用花粉管通道法、基因枪法和农杆菌介导法三种方法研究了转基因玉米外源als基因的遗传和稳定性, 同花粉管通道法相比, 用基因枪法和农杆菌介导法转化时, als基因出现更高比例的孟德尔转化; 同农杆菌介导法相比, 基因枪法使外源基因在玉米基因组中趋向产生多拷贝和多基因位点, 这样随着世代的增加, 从而延迟了外源基因的纯合; 而农杆菌介导法

产生低拷贝、更高比例稳定的转基因(Zhang et al., 2005)。

多数学者认为农杆菌介导的遗传转化具有外源基因整合位点单一、拷贝数少、结构变化少的优点, 外源基因在转基因植株的分离符合孟德尔遗传规律。而基因枪转化法等DNA直接转化法表现出外源基因整合多拷贝、多位点、外源DNA结构易发生变化和修饰导致遗传复杂、分离比例异常的不足, 但有的转基因植株也基本符合孟德尔规律。

2.3 其它影响因素

杨晓杰等报道, T-DNA整合在基因组时具有相对随机性, 在基因组水平上, 外源基因的整合随机分布在受体基因组的各染色体, 并且整合到受体基因组中的T-DNA往往伴随自身或受体基因组DNA的重复、缺失及倒置等现象(杨晓杰等, 2010; Alexandra et al., 2003)。另外, 转基因沉默、受体植物的遗传背景、染色体行为异常、配子的存活能力等都会影响转基因的遗传, 导致转基因的分离发生异常(周静等, 2006); 转基因逃逸、转基因引发的纯合致死、致死性突变及转基因的不稳定整合等等也影响着外源基因的遗传分离, 常常导致非孟德尔遗传(王关林和方宏筠, 2009)。而多T-DNA插入往往和转基因沉默或共抑制相联系(Jorgensen, 1993)。Walters等也表明基因插入位点以某种方式能够影响配子活力, 从而导致转基因玉米中HPT没有呈现1:1分离(Walters et al., 1992)。

3 展望

转基因以一种稳定的、可预见的方式遗传, 这一点很重要, 尤其在育种上有重要意义。根据已知期望遗传的转基因可以通过回交、杂交等方法整合进优良种质中这样的育种程序, 培育具有目的性状的优良品种, 并在重复试验中跨越遗传背景和环境评价其特性。虽然转基因的异常分离确实给转基因的利用带来了困难, 但随着人们对分子生物学和生物技术的深入研究, 逐步解决这一难题的科学方法和手段也不断提高。例如许多研究者应用不同的方法克隆了外源基因的旁侧序列并对外源基因的插入位点及整合机制进行了详细的研究(曾凡锁和詹亚光, 2004); Lowe等通过基因枪转化DNA表达盒代替完整质粒可以产生转基因的简单插入模式, 提高

了玉米单拷贝整合事件(Lowe et al., 2009); 近年来发展起来的实时定量PCR技术, 不但可以鉴定转基因植株的纯合子和半纯合子, 也能够快速而准确的分析转基因植株的拷贝数和整合情况(Bubner and I.T., 2004)。许多科学家相信, 21世纪所有主导的农作物都将是基因工程产品, 当然要实现这个目标, 需要时间和更多的努力。科学家们深信, 植物基因工程将在第二次“绿色革命”中发挥巨大作用。

作者贡献

董灵艳是本论文参考文献的搜集者和初稿的写作者; 张君是本文的构思者, 其它三位作者参与了论文的写作和资料的收集工作。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由教育部博士基金项目(20070193005)资助。感谢导师张君副教授在本论文撰写中所提供的宝贵建议和给予的帮助。感谢两位匿名的同行评审人的评审建议和修改建议。

参考文献

- Alexandra F., Daniel S., Berthold., Mario G., and Renate S., 2003, A comprehensive characterization of single-copy T-DNA insertions in the *Arabidopsis thaliana* genome, *Plant Molecular Biology*, 52(1): 161-176
- Bicar E.H., 2009, Characterizing Transgene Inheritance, *Methods in Molecular Biology: Transgenic Maize*, 526: 147-159
- Bubner B. and Baldwin I.T., 2004, Use of real-time PCR for determining copy number and zygosity in transgenic plants, *Plant Cell Rep.*, 23(5): 263-271
- Choffnes D.S., Philip R., and Vodkin L.O., 2001, A transgenic locus in soybean exhibits a high level of recombination, *In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant*, 37 (6): 756-762
- Christou P., Swain W.F., Yang N.S., and McCabe D.E., 1989, Inheritance and expression of foreign genes in transgenic soybean plants, *Proc. Natl. Acad. Sci., Genetics*, 86(19): 7500-7504
- Choi H.W., Yu X.H., Lemaux P.G., and Cho M.J., 2009, Stability and inheritance of endosperm-specific expression of two transgenes in progeny from crossing independently transformed barley plants, *Plant Cell Rep.*, 28(8): 1265-1272
- Dong J., Zhang Y.P., Fan Q.H., Li S.N., and Jin W.M., 2009, Genetic Analysis of Foreign Transferring Gene CBF1 in Strawberry, *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant*

Breeding), 7(1): 63-66 (董静, 张玉平, 番青华, 李少宁, 金万梅, 2009, 外源转入基因CBF1在转基因草莓中的遗传分析, *分子植物育种*, 7(1): 63-66)

Guo J.Y., Zhu X.F., Guo W.Z., and Zhang T.Z., 2007, Inheritance Analysis and Resistance of the Transgenic Cotton Harboring Bt+Sck Double Genes to *Helicoverpa armigera*, *Mianhua Xuebao(Cotton Science)*, 19(2): 88-92 (郭金英, 朱协飞, 郭旺珍, 张天真, 2007, 转基因Bt+Sck双价抗虫棉的抗虫性及遗传分析, *棉花学报*, 19(2): 88-92)

Gadaleta A., Blechl A. E., Nguyen S., Cardone M. F., Ventura M., Quick J. S., and Blanco A., 2008, Stably expressed D-genome-derived HMW glutenin subunit genes transformed into different durum wheat genotypes change dough mixing properties, *Mol. Breeding*, 22(2): 267-279

Hua Z.H., and Huang D.N., 1999, Genetic Mode of Exogenes in Transgenic Plants, *Zhiwu Xuebao(Acta Botanica Sinica)*, 41(1): 1-5 (华志华, 黄大年, 1999, 转基因植物中外源基因的遗传学行为, *植物学报*, 41(1): 1-5)

Hua Z.H., Zhu X.F., Wu M.G., Yu Y.C., Zhao Y., Gao Z.Y., Yan M.X., Qian Q., and Huang D.N., 2003, Inheritance of Exogenes Integrated into the Rice Genomes, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 29(1): 44-48 (华志华, 朱雪峰, 吴明国, 于彦春, 赵艳, 高振宇, 颜美仙, 钱前, 黄大年, 2003, 水稻转基因整合模式中外源基因的遗传规律, *作物学报*, 29(1): 44-48)

Ishida Y., Saito H., Ohta S., Hiei Y., Komari T., and Kumashiro T., 1996, High efficiency transformation of maize (*Zea mays* L.) mediated by *Agrobacterium tumefaciens*, *Nat. Biotechnol.*, 14: 745-750

Jia Q.L., 2004, Study on inheritance of foreign genes in transgenic *Arabidopsis thaliana*, Thesis for M.S., College of Horticulture, Northwest A&F University, Supervisor: Gong Z.H. (贾庆利, 2004, 外源基因在拟南芥转基因植株中的遗传研究, 硕士学位论文, 西北农林科技大学园艺学院, 导师: 巩振辉)

Jorgensen R., 1993, The germinal inheritance of epigenetic information in plants, *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 339(1288): 173-181

Li S.H., Lin G., Zhang J.R., and He G.Y., 2005, Inheritance and Stability of Transgene in Elite Wheat (*Triticumaestivum* L.) Varieties from Transgenic Wheat, *Mailei Zuowu Xuebao (Journal of Triticeae Crops)*, 25(5): 23-26(李三和, 林刚, 张金锐, 何光源, 2005, 转基因小麦外源基因在主栽小麦种质中的遗传规律, *麦类作物学报*,

- 25(5): 23-26)
- Lowe B.A., Prakash N.S., Way M., Mann M.T., Spencer T.M., and Boddupalli R.S., 2009, Enhanced single copy integration events in corn via particle bombardment using low quantities of DNA, *Transgenic Res.*, 18(6): 831-840
- Ma D., Zhou X.Y., and Huang L.P., 2008, Genetic Characters on the Future Generation of Transgenic Cotton Obtained by Pollen Tube Pathway, *Xibe Nongye Xuebao(Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica)*, 17(3): 147-149 (马盾, 周小云, 黄乐平, 2008, 花粉管通道法转基因棉花后代的遗传特性, *西北农业学报*, 17(3): 147-149)
- McCormac A.C., Fowler M.R., Chen D.F., and Elliott M.C., 2001, Efficient co-transformation of *Nicotiana tabacum* by two independent T-DNAs, the effect of T-DNA size and implications for genetic separation, *Trans. Res.*, 10(2): 143-155
- Pawlowski W.P., Torbert K.A., Rines H.W., and Somers D.A., 1998, Irregular patterns of transgene silencing in allohexaploid oat, *Plant Mol. Biol.*, 38(4): 597-607 doi:10.1023/A:1006090731414 PMID:9747805
- Maqboo S. B., and Christoul P., 1999, Multiple traits of agronomic importance in transgenic indica rice plants: analysis of transgene integration patterns, expression levels and stability, *Molecular Breeding*, 5(5): 471-480
- Shi L.L., Wang S.W., Zhang X., Liu X., and Cai B.L., 2008, Heredity of Herbicide Resistance Gene *atzA* in Transgenic Rice, *Nankai Daxue Xuebao(Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Nankaiensis)*, 41(6): 99-102 (施利利, 王松文, 张欣, 刘霞, 蔡宝立, 2008, 抗除草剂基因 $atzA$ 在转基因水稻中的遗传, *南开大学学报(自然科学版)*, 41(6): 99-102)
- Spencer T.M., O'Brien J.V., Start W.G., Adams T.R., Gordon-kamm W.J., and Lemaux P.G., 1992, Segregation of transgenes in maize, *Plant Mol. Biol.*, 18(2): 201-210
- Shi R.H., and Li X.B., 2000, Expression and inheritance of transgenes in the transgenic oilseed rape progeny, *Huazhong Shifan Daxue Xuebao (Journal of Central China Normal University) (Natural Sciences)*, 34(2): 208-212 (施荣华, 李学宝, 2000, 外源基因在转基因油菜后代中的表达及遗传学分析, *华中师范大学学报(自然科学版)*, 34(2): 208-212)
- Sangtong V., Moran D.L., Chikwamba R., Wang K., Woodman-Clikeman W., Long M.J., Lee M., and Scott M.P., 2002, Expression and inheritance of the wheat *Glu-1DX5* gene in transgenic maize, *Theor Appl Genet.*, 105(6-7): 937-945
- Wu C.J., Ren X., Ye X.G., Xu H.J., and Du L.P., 2005, Identification and Genetic Analysis of Transgenic Wheats with *Bcl* and *Rip* Genes, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 38(6): 1100-1105(吴成君, 任贤, 叶兴国, 徐惠君, 杜丽璞, 2005, 转 Bcl 和 Rip 基因小麦的鉴定和遗传分析, *中国农业科学*, 38(6): 1100-1105)
- Wang N., Wang J.H., Zhang J.G., and Zhang S.G., 2004, Current Development of Transgenic Plants and the Segregation of Transgene in the Progenies of Transgenic Plants, *Shengwu Jishu Tongbao(Biotechnology bulletin)*, 1: 13-17 (王念, 王军辉, 张建国, 张守攻, 2004, 转基因植物发展状况及外源基因在后代中遗传分离研究进展, *生物技术通报*, 1: 13-17)
- Wang G.L., and Fang H.J., eds., 2009, *Plant genetic engineering*, Science Press, Beijing, China, pp.397-405 (王关林, 方宏筠, 主编, 2009, *植物基因工程*, 科学出版社, 中国, 北京, pp.397-405)
- Walters D.A., Vetsch C.S., Potts D.E., and Lundquist R.C., 1992, Transformation and inheritance of a hygromycin phosphotransferase gene in maize plants, *Plant Mol. Biol.*, 18(2): 189-200
- Wang S.C., Wang G.Y., Ding Q.X., Zhang H., Xie Y.J., and Dai J.R., 1999, Studies of Transgene Segregation and Integration in Maize, *Yichuan Xuebao (Acta Genetica Sinica)*, 26(3): 254-261(王守才, 王国英, 丁群星, 张宏, 谢友菊, 戴景瑞, 1999, 转基因在玉米中的遗传分离与整合特性的研究, *遗传学报*, 26(3): 254-261)
- Yin Z.M., Plader W., and Malepszy S., 2004, Transgene inheritance in plants, *J. Appl. Genet.*, 45(2): 127-144 PMID:15131345
- Yuan X.L., Tang C.M., and Zhang T.Z., 2001, Inheritance Analysis of Resistance of the Transgenic Cotton Harboring *Bt+CpTI* double Gene to *Helicoverpa armigera*, *Mianhua Xuebao (Cotton Science)*, 13 (6) : 342-345(袁小玲, 唐灿明, 张天真, 2001, 转 $Bt+CpTI$ 双价基因抗虫棉铃虫抗性的遗传分析, *棉花学报*, 13 (6) : 342-345)
- Yang X.J., Liu C.L., Zhang X.Y., and LI F.G., 2010, Molecule Characterization and Expression of T-DNA Integration in Transformed Plants, *Jiyin Zuxue Yuying Yongsheng Wuxue (Genomics and Applied Biology)*, 29(1): 125-130 (杨晓杰, 刘传亮, 张雪妍, 李付广, 2010, 转基因植物中T-DNA整合的分子特征及表达, *基因组学与应用生物学*, 29(1): 125-130)

- Zhou J., Mi X.J., and Cui J.Z., 2006, Non-Mendelian Inheritance of Transgenes in Plants, *Fenzi Zhiwu Yuzhong* (Molecular Plant Breeding), 4(5): 614-620 (周静, 弭晓菊, 崔继哲, 2006, 植物转基因的非孟德尔遗传, 分子植物育种, 4(5): 614-620)
- Zhu C.X., Yao F.Y., Wen F.J., and Song Y.Z., 2003, Genetics of cry I A (b) gene and its mediated resistance in transgenic rice, *Zhiwu Baohu Xuebao* (*Acta Phytopylacica Sinica*), 30(1): 1-7 (朱常香, 姚方印, 温孚江, 宋云枝, 2003, cryIA(b)基因及其介导的抗性在转基因水稻中的遗传, 植物保护学报, 30(1): 1-7)
- Zhao Y., Qian Q., Wang H.Z., and Huang D.N., 2007, Hereditary Behavior of bar Gene Cassette is Complex in Rice Mediated by Particle Bombardment, *Journal of Gene Tics and Genomics*, 34(9): 824-835
- Zhu C.Q., Zhao H.X., Li Y.H., and Qin J.B., 2008, Analysis on Interesting Gene 1Dx5 Expression in Transgenic Wheat Progenies, *Ganhanqu Yanjiu* (*Arid Zone Research*), 25(6): 808-811 (祝长青, 赵惠新, 李艳红, 覃建兵, 2008, 转基因小麦后代外源目的基因的遗传分析, 干旱区研究, 25(6): 808-811)
- Zhu C.J., Liu H.M., Song Y.Z., and Wen F.J., 2005, Genetic Analysis of RNA-Mediated Virus Resistance In Transgenic Tobacco, *Yichuan Xuebao* (*Acta Genetica Sinica*), 32 (1): 94-103 (朱常香, 刘红梅, 宋云枝, 温孚江, 2005, RNA介导的病毒抗性在转基因烟草中的遗传分析, 遗传学报, 32 (1): 94-103)
- Zhang Y.S., Yin X.Y, and Yang A.F., 2005, Stability of inheritance of transgenes in Maize (*Zea mays* L.) lines Produced using different transformation methods, *Euphytica*, 144(1-2): 11-22
- Zeng F.S., and Zhan Y.G., 2004, Integration of Exogenous Genes in Transgenic Plant Genomes: Characteristics and Approaches, *Zhiwuxue Tongbao* (*Chinese Bulletin of Botany*), 21(5): 565-577 (曾凡锁, 詹亚光, 2004, 转基因植物中外源基因的整合特性及其研究策略, 植物学通报, 21(5): 565-577)



5thPublisher是一个致力于科学与文化传播的中文出版平台

在5thPublisher上发表论文, 任何人都可以免费在线取阅您的论文

- ※同行评审, 论文接受严格的高质量的评审
- ※在线发表, 论文一经接受, 即刻在线发表
- ※开放取阅, 任何人都可免费取阅无限使用
- ※快捷搜索, 涵盖谷歌学术搜索与知名数据库
- ※论文版权, 作者拥有版权读者自动授权使用

在线投稿: <http://5th.sophiapublisher.com>