

doi:10.3969/j.issn.1673-4807.2014.03.019

家蚕滞育激素受体体外上调下游 海藻糖酶基因的表达

沈兴家^{1,2}, 王力刚¹, 韦博尤³, 朱娟^{1,2}, 唐顺明^{1,2}, 赵巧玲^{1,2}

(1. 江苏科技大学 蚕业研究所, 江苏 镇江 212018)

(2. 中国农业科学院 蚕业研究所, 江苏 镇江 212018)

(3. 广西蚕业科学研究院, 广西 南宁 530007)

摘 要: 家蚕滞育激素(*Bombyx mori* diapause hormone, BmDH)与滞育激素受体(BmDH receptor, BmDHR)结合,调控其信号通路中的下游基因的表达。在二化性家蚕中,受滞育信号的影响,蛹体卵巢膜上海藻糖酶的活性增强。为了证实 BmDHR 对家蚕海藻糖酶基因(*Bmtre*)表达的调控作用,以 pcDNA3.1 为载体,构建了 4 种由 *ie-1* 启动子驱动的不同 *Bmdhr* 的表达质粒 pcDNA-*ie1-Bmdhr1*、pcDNA-*ie1-Bmdhr3*、pcDNA-*ie1-Bmdhr4*、pcDNA-*ie1-Bmdhr5* 和(*Bmtre* 启动子驱动的萤火虫荧光素酶基因(*luciferase*, *luc*)报告质粒 p3Z-*Bmtre-luc*;用脂质体(Lipofectin)包埋 1 种 *Bmdhr* 表达质粒或不同摩尔比的 pcDNA-*ie1-Bmdhr1*/pcDNA-*ie1-Bmdhr5* 以及报告质粒后,分别共转染源于卵巢的家蚕细胞 BmN,在 DH 作用下体外检测 BmDHRs 对海藻糖酶基因启动子活性的影响。结果表明,4 种滞育激素受体 BmDHR-1、BmDHR-3、BmDHR-4 和 BmDHR-5 分别表达时,均能上调海藻糖酶基因启动子的活性;不同摩尔比(1:3,1:1,3:1)的 BmDHR-1/BmDHR-5 也均能上调海藻糖酶基因启动子的活性,由此证明 BmDHR 能上调其信号通路中下游基因 *Bmtre* 的表达。

关键词: 家蚕; 滞育激素受体; 海藻糖酶; 基因表达调控

中图分类号: S881.2

文献标志码: A

文章编号: 1673-4807(2014)03-0298-05

Diapause hormone receptors of *Bombyx mori* up-regulate expression of its downstream gene trehalase in vitro

Shen Xingjia^{1,2}, Wang Ligang¹, Wei Boyou³, Zhu Juan^{1,2}, Tang Sunming^{1,2}, Zhao Qiaoling^{1,2}

(1. Sericultural Research Institute, Jiangsu University of Science and Technology, Zhenjiang Jiangsu 212018, China)

(2. Sericultural Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhenjiang Jiangsu 212018, China)

(3. Guangxi Academy of Sericultural Sciences, Nanning Guangxi 530007, China)

Abstract: *Bombyx mori* diapause hormone (DH) bonds with diapause hormone receptors (BmDHR) to regulate downstream genes at its signal pathway. In the pupal stage of bivoltine silkworm *B. mori*, the enzyme activity of trehalase is enhanced by diapause signal on the membrane of ovaries. To validate the regulation function of BmDHR on *Bombyx mori* trehalase gene (*Bmtre*), we constructed 4 different BmDHR expression plasmids driven by *ie-1* promoter by using pcDNA3.1 vector, pcDNA-*ie1-Bmdhr1*, pcDNA-*ie1-Bmdhr3*, pcDNA-*ie1-Bmdhr4* and pcDNA-*ie1-Bmdhr5*, and a report plasmid p3Z-*Bmtre-luc* with a *luciferase* gene driven by *Bmtre* promoter. Then BmN cells delivered from the ovary of *B. mori* were co-transfected respectively with above one BmDHR expression plasmid or different Mole ratio of BmDHR-1/BmDHR-5, and reported plasmid mediated by lipofectin. The effects of BmDHR on the *Bmtre* promoter activity were detected respectively. The results showed that BmDHR-1, BmDHR-3, BmDHR-4 and BmDHR-5 increased the activity of *Bmtre* promoter independently. Different ratios of BmDHR-1/BmDHR-5 (1:3, 1:1 and 3:1) also increased *Bmtre* promoter activity. These results indicate that BmDHRs can up-regulate the expression of downstream gene *Bmtre* at its signal pathway.

Key words: *Bombyx mori*; diapause hormone receptor; trehalase; regulation of gene expression

收稿日期: 2013-11-26

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31172266)

作者简介: 沈兴家(1963—),男,研究员,博导,研究方向为分子生物学与生物技术. E-mail: shenxjsri@163.com

家蚕是一种重要的经济昆虫和模式生物,家蚕滞育机理研究一直受到学界的关注并取得了重要进展^[1-3].家蚕滞育是由滞育激素(DH)与家蚕滞育激素受体(BmDHR)结合,通过抑制环鸟苷酸(cGMP)的合成,上调下游海藻糖酶基因(*Bmtre*)的表达,从而促进海藻糖转化成葡萄糖,滞育发生^[4-6].根据生物信息学分析,家蚕滞育激素受体基因有5种剪接方式,即转录成5种mRNA,其中*Bmdhr*-1与*Bmdhr*-2编码的氨基酸序列相同,因此共编译4种蛋白质BmDHR-1,-3,-4,-5^[7].其中,BmDHR-1是一种G蛋白偶联受体,能特异性结合滞育激素,偶联Gq蛋白,通过钙离子和蛋白激酶C参与激活下游滞育信号,使家蚕卵巢细胞内的海藻糖酶活性增高^[4].

海藻糖酶(EC3.2.1.28)是昆虫体内重要的糖酶,也是昆虫体内唯一能够水解海藻糖的酶类,它能专一性地将1分子海藻糖水解为2分子的葡萄糖^[8],产生的葡萄糖最终作为昆虫细胞进行生命活动的原料^[9-11].在二化性家蚕中,受滞育信号的影响,蛹体表现出激活卵巢海藻糖酶的表达活性^[12],促进血液中的海藻糖转化^[6,13-14].伴随着滞育的启动,糖原被转化成多元醇,如具有冷冻保护作用的山梨醇和甘油^[15].但是,在分子水平上验证BmDHR对下游海藻糖酶基因(*Bmdhr*)的调控作用则尚未见报道.文中以pcDNA3.1载体为骨架构建真核表达载体,用家蚕核型多角体病毒的*ie*-1启动子启动*Bmdhr*基因的表达^[16],利用家蚕细胞瞬时表达系统,在滞育激素的刺激下体外分析海藻糖酶启动子的活性,验证BmDHR的功能.

1 实验

1.1 材料与主要试剂

家蚕二化性品种“秋丰”,宿主菌*E. coli* Top10菌株、pcDNA3.0载体、pMD-*ie*-1质粒(*ie*-1启动子片段长度为646 bp,两端分别含*Bgl* II和*Bam* H I限制性酶切位点)^[16]、p3Z-*Bmtre*-*luc*表达质粒,p3Z-*Bmtre*质粒^[17],以及包含*Bmdhr*基因cDNA的各种质粒(pMD18-*Bmdhr*)^[7]均由本实验室构建并保存.

各种限制性内切酶、ExTaq酶、T4 DNA连接酶、质粒载体pMD18-T和pGL3.0 basic载体等购自宝生物工程(大连)有限公司.TC-100昆虫细胞培养基、胎牛血清(FBS)、Lipofectin试剂购自Invitrogen公司;荧光素酶检测试剂盒(E4030)购自Promega公司.滞育激素(MW:2731.01)由上海强

耀生物科技有限公司合成^[18].

1.2 *Bmdhr* cDNA 片段克隆

根据家蚕滞育激素受体基因*Bmdhr* mRNA-1,mRNA-3,mRNA-4,mRNA-5序列,分别设计上游引物*Bmdhr*-F:GGTACCATGAAGTCAGAAACAATAACGA(含*Bam* H I位点);4个下游引物分别为:*Bmdhr*-1-R AAGCTTGATTGCCATCTGAGTAGC(含*Hind* III位点,下同),*Bmdhr*-3-R AAGCTTGACGGCGGTATCATTG,*Bmdhr*-4-R AAGCTTATTGATTGCCATCTGAGTAGC,*Bmdhr*-5-R AAGCTTCCTAAATGTATTGTTTGTAAAGC.其合成、测序委托生工生物工程(上海)股份有限公司合成.

分别以各种包含*Bmdhr* cDNA的质粒pMD18-*Bmdhr*为模板用上述上、下游引物进行PCR扩增,程序为:95℃ 3 min;95℃ 30 s,60℃ 30 s,72℃ 45 s,共30个循环;72℃ 7 min.以1%琼脂糖凝胶电泳检验PCR产物,并委托生工生物工程(上海)股份有限公司测序.

1.3 表达载体构建

将上述测序正确的各种PCR片段经*Bam* H I-*Bgl* II双酶解后,分别连接到经同样双酶解的pMD-*ie*-1质粒中,在top 10菌株中筛选重组质粒pMD-*ie*1-*Bmdhr*;再分别经*Bam* H I-*Hind* III双酶切后,回收酶切产物片段*ie*-1-*Bmdhr*,分别连接到经同样*Bam* H I-*Hind* III双酶切的pcDNA3.0载体中,构建BmDHR表达载体pcDNA-*ie*1-*Bmdhr*,并进行酶切鉴定.

1.4 细胞培养与转染

家蚕细胞BmN参照文献[19]的方法进行细胞培养传代.细胞用24孔板培养24 h后用于转染.在100 μL反应体系中,分别用5 μL Lipofectin包埋1 μg表达质粒与p3Z-*Bmtre*-*luc*报告质粒制成转染液.转染前倾去旧培养基,用无血清培养基轻洗涤2次,加1 mL无血清TC-100培养基,加入100 μL转染液混匀,温育细胞4~5 h,除去旧培养基,加入1 mL含100 nmol/L滞育激素浓度和10% FBS的TC-100培养基.以p3Z-*Bmtre*-*luc*报告质粒转染的细胞为对照,每组试验重复3次.

1.5 荧光素酶活性分析

细胞转染72 h后,5 000 g 4℃离心5 min收集细胞,去上清液,按照E4030试剂盒(Promega)的说明裂解细胞.加100 μL荧光素酶底物于测定管中,然后加入20 μL的细胞裂解液混匀,在Luminometer 20/20荧光光度计上测定荧光素酶(LUC)

活性(2 s 延迟,10 s 读数),以相对荧光强度单位(relative luminescence unit,RLU)表示^[18,20].平行测定细胞总蛋白浓度,以校正报告质粒的荧光素酶活性值^[16].使用 SPSS 软件进行差异性分析.

2 结果与分析

2.1 Bmdhr 基因 cDNA 的扩增与表达质粒的构建

家蚕滞育激素受体基因 cDNA 的 PCR 产物用 1% 琼脂糖凝胶电泳分离,经测序与报道的基因序列一致,可用于后续研究.

各重组质粒 pMD-Bmdhr 经 M13 引物双向测序后,得到的 Bmdhr cDNA 序列与预期序列一致,Bmdhr-1,-3,-4,-5 分别为 1 311,810,1 104 和 804 bp,表明已得到正确的目的片段,可以进行表达质粒的构建.对构建的表达质粒 pcDNA-ie1-Bmdhr-1,-3,-4,-5 进行 BamH I-Hind III 双酶切鉴定,结果正确(图略),可用于真核表达.

2.2 BmDHR 对 Bmtre 基因启动子活性的影响

将上述构建的表达质粒 pcDNA-ie1-Bmdhr1,pcDNA-ie1-Bmdhr3,pcDNA-ie1-Bmdhr4,pcDNA-ie1-Bmdhr5 分别与 p3Z-Bmtre-luc 报告质粒共同转染 BmN 细胞,以 p3Z-Bmtre-luc 报告质粒转染的细胞为阳性对照,载体 p3Z-Bmtre 转染的细胞为空白对照,4~5 h 后用含 100 nM 滞育激素的培养基替换旧培养基.72 h 后检测 LUC 活性,并经空白对照和总蛋白量校正.结果如图 1 所示,在 100 nM 的滞育激素影响下,表达 BmDHR-1,-3,-4 和 -5 载体共转染分别使海藻糖酶基因启动子的活性提高 2.4,2.8,1.7,2.2 倍,达到显著水平($F=12.041,P=0.026<0.05$).

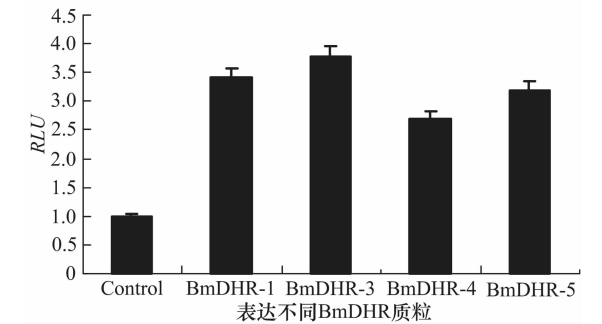


图 1 不同 BmDHR 对海藻糖酶启动子活性的影响
Fig.1 Effects of different BmDHR on Bmtre promoter activity

2.3 BmDHR-1 与 BmDHR-5 共表达分析

将表达质粒 pcDNA-ie-1-Bmdhr-1,pcDNA-ie-1-Bmdhr-5 DNA 按不同摩尔比(0:4,1:1,3:1,1:3,4:0)与 p3Z-Bmtre-luc 报告质粒共

同转染 BmN 细胞,以 p3Z-Bmtre-luc 报告质粒转染的细胞为阳性对照,载体 p3Z-Bmtre 转染的细胞为空白对照,4~5 h 后用含 100 nM 滞育激素的培养基替换旧培养基.72 h 后检测 LUC 活性,并经空白对照和总蛋白量校正,结果如图 2 所示.在 100 nM 的滞育激素作用下,对照组海藻糖酶启动子活性为 $11\,504.33\pm500.67$,图 2 显示不同摩尔比的 Bmdhr-1/BmDHR-5(1:1,3:1,1:3)分别使海藻糖酶启动子的活性提高 3.1,3.5,2.3 倍,达到显著水平($F=8.465,P=0.029<0.05$).其中,摩尔比为 1:1 和 3:1 时,海藻糖酶启动子的活性极显著高于 BmDHR-1 或 BmDHR-5 单独作用($F=58.951,P=0.001\,55<0.01$; $F=107.364,P=0.000\,49<0.01$; $F=29.472,P=0.005\,58<0.01$; $F=60.987\,2,P=0.001\,45<0.01$);比例为 1:3 时与二者单独作用时相当,差异不显著(以与 BmDHR-5 单独作用的差异分析为例, $F=7.099,P=0.057>0.05$).

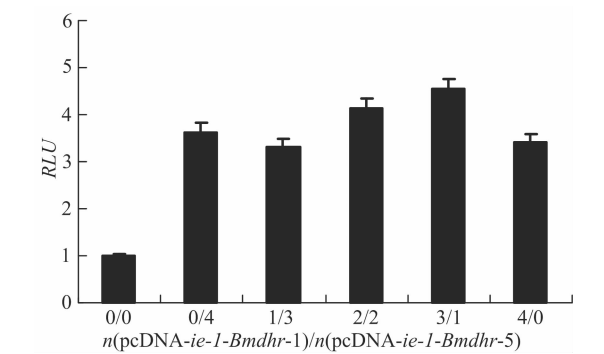


图 2 不同摩尔比的 BmDHR-1/BmDHR-5 对海藻糖酶启动子活性的影响
Fig.2 Effects of different Mole ratio of BmDHR-1/BmDHR-5 on Bmtre promoter activities

3 结论

文中分别构建了家蚕 4 个滞育激素受体 BmDHR-1,-3,-4,-5 的表达质粒,利用家蚕细胞瞬时表达系统,体外分析了家蚕不同滞育激素受体或其组合对海藻糖酶基因启动子活性的影响.由于 BmDHR 必须与 DH 结合才能调控下游基因的表达^[4-6],因此在家蚕细胞共转染表达质粒和报告质粒后的培养基中加入人工合成的家蚕 DH(100 nM).

在滞育激素作用下,Bmdhr-1,-3,-4 和 -5 分别单独表达时,均上调家蚕 Bmtre 启动子的活性,证明 BmDHR 能上调下游基因 Bmtre 的表达.但是,4 种 BmDHR 对 Bmtre 上调倍数存在差异,由

高到低依次为 BmDHR - 3、BmDHR - 1、BmDHR - 5、BmDHR - 4, 生物信息学分析显示 4 个 BmDHR 的一级氨基酸序列同源性很高, 前 5 次跨膜结构完全一致^[7], 表明 BmDHR 调节海藻糖酶启动子的活性部位可能在前 5 次跨膜区域。

G 蛋白偶联受体可以通过组成二聚体发挥作用, 其中包括同源二聚体和异源二聚体两种类型^[21]。形成二聚体的 G 蛋白偶联受体在功能上的变化也有不同, 有的会增加活性, 有的会减弱活性, 甚至会导致受体脱敏或发生内吞作用^[22]。家蚕滞育激素受体属于 G 蛋白偶联受体, BmDHR - 1 和 BmDHR - 5 在蛹期血液中相对表达量很高, 而其他几个受体的表达量较低^[7], 即 BmDHR - 1 和 BmDHR - 5 是导致蚕卵滞育的主要受体。因此, 本实验选择 BmDHR - 1 与 BmDHR - 5 表达载体在 BmN 细胞中进行同表达。

不同摩尔比(1:3, 1:1 和 3:1)的 BmDHR - 1/BmDHR - 5 表达载体, 与 p3Z - Bmtre - luc 共转染 BmN 细胞后, 荧光素酶活性均呈上调现象, 且荧光素酶活性随着 BmDHR - 5 摩尔比的减小, 上调倍数逐渐升高。说明 BmDHR - 1/BmDHR - 5 共表达上调 Bmtre 基因的表达; BmDHR - 5 的过量表达对 BmDHR - 1 的活性有一定的抑制作用。但是当只有 BmDHR - 1 单独表达时, 对 luc 基因上调倍数反而比 BmDHR - 1/BmDHR - 5 比例为 3:1 时低, 这是否由于 BmDHR - 1 大量积累后形成同源二聚体, 导致自身脱敏, 从而失去受体作用, 还需要进一步实验研究。

参考文献 (References)

- [1] Xu W. Research advancement of insect diapause[J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2008, 45(2): 512 - 517.
- [2] 顾燕燕, 华荣胜, 时连根. 家蚕胚胎滞育的分子机理研究[J]. 科技通报, 2008, 24(6): 842 - 846.
Gu Yanyan, Hua Rongsheng, Shi Liangen. Molecular research progress on embryonic diapause of the silkworm, bombyx mori[J]. *Bulletin of Science and Technology*, 2008, 24(6): 842 - 846. (in Chinese)
- [3] 黄君霆. 家蚕滞育分子机制的研究[J]. 蚕业科学, 2003, 29(1): 1 - 6.
Huang Juntao. Studies on the molecular mechanism of diapause in the silkworm, bombyx mori[J]. *Acta Sericologica Sinica*, 2003, 29(1): 1 - 6. (in Chinese)
- [4] Homma T, Watanabe K, Tsurumaru S, et al. G protein-coupled receptor for diapause hormone, an inducer of Bombyx embryonic diapause [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2006, 344(1): 386 - 393.
- [5] Kitagawa N, Shiomi K, Imai K, et al. Establishment of a sandwich ELISA system to detect diapause hormone, and developmental profile of hormone levels in egg and subesophageal ganglion of the silkworm, Bombyx mori[J]. *Zoological Science*, 2005, 22(2): 213 - 221.
- [6] Yamashita O, Hasegawa K, Seki M. Effect of the diapause hormone on Trehalase activity in pupal ovaries of the silkworm, Bombyx mori L[J]. *General and Comparative Endocrinology*, 1972, 18: 515 - 523.
- [7] 王力刚, 宋海韬, 黄勇, 等. 催青温度对家蚕二化性品种滞育激素受体基因表达的影响及基因的结构特征[J]. 蚕业科学, 2011, 37(2): 215 - 223.
Wang Ligang, Song Haitao, Huang Yong, et al. Influence of incubation temperature on expression of diapause hormone receptor genes in bivoltine bombyx mori variety and structural features of the gene [J]. *Acta Sericologica Sinica*, 2011, 37(2): 215 - 223. (in Chinese)
- [8] Wyatt G R. The biochemistry of sugars and polysaccharides in insects [J]. *Advances in Insect Physiology*, 1967, 4: 287 - 360.
- [9] Kunieda T, Fujiyuki T, Kucharski R, et al. Carbohydrate metabolism genes and pathways in insects: insights from the honey bee genome[J]. *Insect Molecular Biology*, 2006, 15(5): 563 - 576.
- [10] Suarez R K, Darveau C, Welch K C, et al. Energy metabolism in orchid bee flight muscles: carbohydrate fuels all [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2005, 208: 3573 - 3579.
- [11] Montooth K L, Marden J H, Clark A G. Mapping determinants of variation in energy metabolism, respiration and flight in Drosophila [J]. *Genetics*, 2003, 165(2): 623 - 35.
- [12] Holman G M, Nachman R, Wright M. Insect neuropeptides [J]. *Annual Review of Entomology*, 1990, 35: 201 - 217.
- [13] Kamei Y, Hasegawa Y, Niimi T, et al. Trehalase - 2 protein contributes to trehalase activity enhanced by diapause hormone in developing ovaries of the silkworm, Bombyx mori [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2011, 57(5): 608 - 613.
- [14] Yamashita O, Yaginuma T. Insects at Low Temperature: Silkworm eggs at low temperatures: implications for sericulture [M]. New York: Chapman and Hall, 1991: 424 - 445.

- [15] Yaginuma T, Kobayashi M, Yamashita O. Distinct effects of different low temperatures on the induction of NAD - sorbitol dehydrogenase activity in diapause eggs of the silkworm, *Bombyx mori*[J]. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 1990, 160:277 - 285.
- [16] Zhou Yajing, Xiao Qingli, Zhang Zhifang, et al. Foreign insect hormones stimulating the transcription of the *ie - 1* promoter of *Bombyx mori* nuclear polyhedrosis virus in vivo and in vitro[J]. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, 2002, 66(7):1488 - 1494.
- [17] 沈兴家,唐顺明,易咏竹,等. 家蚕、野桑蚕海藻糖酶基因启动子的特性及其滞育激素的转录调节[J]. *蚕业科学*, 2004, 30(2):147 - 150.
- Shen Xingjia, Tang Shunming, Yi Yongzhu. Characterization of trehalase gene promoters from silkworm, *bombyx mori* and *bombyx mandarina* and transcriptional regulatory effects of diapause hormone on them[J]. *Acta Sericologica Sinica*, 2004, 30(2):147 - 150. (in Chinese)
- [18] 王力刚,朱娟,王猛,等. 昆虫激素体外调节家蚕滞育激素受体基因的表达[J]. *江苏科技大学学报:自然科学版*, 2013, 27(4):391 - 395.
- Wang Ligang, Zhu Juan, Wang Meng, et al. Insect hormones regulate expression of diapause hormone receptor gene of the silkworm (*Bombyx mori*) in vitro [J]. *Journal of Jiangsu University of Science and Technology: Natural Science Edition*, 2013, 27(4):391 - 395. (in Chinese)
- [19] Summers M D, Smith G E. A manual of methods for baculovirus vectors and insect cell culture procedures [M]. USA: Bulletin B - Texas Agricultural Experiment Station, 1987:10 - 18, 38 - 46.
- [20] Zhao Qiaoling, Shen Xingjia, Zhu Liangjun, et al. Characterization of *cib1* gene promoter from silkworm, *Bombyx mori*[J]. *Zeitschrift Fur Naturforschung Section C - A Journal of Biosciences*, 2007, 62(11/12):875 - 880.
- [21] Paul S H P, Filipek S, Wells J W, et al. Oligomerization of G Protein-coupled receptors: past, present, and future [J]. *Biochemistry*, 2004, 43(50):15643 - 15656.
- [22] Hebert T E, Moffett S, Morello J P, et al. A peptide derived from a $\beta 2$ - adrenergic receptor transmembrane domain inhibits both receptor dimerization and activation[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1996, 271(27):16384 - 16392.

(责任编辑: 缪文桦)

(上接第 279 页)

参考文献 (References)

- [1] 王直,赵越超. 基于计算机视觉的钢板测量系统研究[J]. *江苏科技大学学报:自然科学版*, 2013, 27(1):70 - 73.
- Wang Zhi, Zhao Yuechao. Study of a measurement system for steel plates based on computer vision[J]. *Journal of Jiangsu University of Science and Technology: Natural Science Edition*, 2013, 27(1):70 - 73. (in Chinese)
- [2] 王崴,唐一平,任娟莉,等. 一种改进的 Harris 角点提取算法[J]. *光学精密工程*, 2008, 16(10):1995 - 2001.
- Wang Wei, Tang Yiping, Ren Juanli, et al. An improved algorithm for Harris corner detection[J]. *Optics and Precision Engineering*, 2008, 16(10):1995 - 2001. (in Chinese)
- [3] 肖汉,周清雷,张祖勋. 基于多 GPU 的 Harris 角点检测并行算法[J]. *武汉大学学报:信息科学版*, 2012, 37(7):876 - 881.
- Xiao Han, Zhou Qinglei, Zhang Zuxun. Parallel algorithm of Harris corner detection based on Multi - GPU [J]. *Geomatics and Information Science of Wuhan University*, 2012, 37(7):876 - 881. (in Chinese)
- [4] 张树,褚艳利. GPU 高性能运算之 CUDA[M]. 北京:清华大学出版社, 1997.
- [5] 董莹,葛万成,陈康力. CUDA 并行计算的应用研究[J]. *信息技术*, 2010(4):11 - 15.
- Dong Luo, Ge Wancheng, Chen Kangli. Study on application of parallel computation on CUDA[J]. *Information Technology*, 2010(4):11 - 15. (in Chinese)
- [6] 朱遵尚,刘肖琳. 基于 GPU 的实时亚像素 Harris 角点检测[J]. *计算机工程*, 2010, 36(12):213 - 215.
- Zhu Zunshang, Liu Xiaolin. Real-time sub-pixel Harris corner detection based on graphics processing unit[J]. *Computer Engineering*, 2010, 36(12):213 - 215. (in Chinese)
- [7] 吴颀峰. 基于 GPU 的数字图像处理算法研究[D]. 江西赣州:江西理工大学, 2011.

(责任编辑: 曹 莉)