

基于 QTL 定位的水稻有效穗数杂种优势预测

赵彦宏¹ 朱 军^{1,*} 徐海明¹ 杨 剑¹ 高用明¹ 宋佑胜¹ 石春海¹ 邢永忠²

(¹ 浙江大学 农业与生物技术学院, 浙江 杭州 310029; ² 华中农业大学 作物遗传改良国家重点实验室, 湖北 武汉 430070; * 通讯联系人, E-mail: jzhu@zju.edu.cn)

Predicting Heterosis of Effective Panicle Number per Plant Based on QTL Mapping in Rice

ZHAO Yan hong¹, ZHU Jun^{1,*}, XU Hai ming¹, YANG Jian¹, GAO Yong ming¹, SONG You sheng¹, SHI Chun hai¹, XING Yong zhong²

(¹ College of Agriculture and Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China; ² National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; * Corresponding author, E-mail: jzhu@zju.edu.cn)

Abstract: An immortalized F₂ population in rice derived from F₁ hybrid between Zhenshan 97B and Minghui 63, was used to QTL mapping on effective panicle number per plant by using QTLNetwork 2.0. A total of eight QTLs were detected on 6 chromosomes. Both general heterosis and environmental interaction heterosis of effective panicle number per plant in two different environments for F₁, F₂ and F₃ generations were predicted based on QTL effects. It was revealed that QTLs with epistatic effects were prominent contributors to the heterosis for effective panicle number per plant, suggesting that the method of heterosis prediction based on QTL mapping was a powerful tool for screening superior hybrids by means of molecular marker assisted selection.

Key words: rice; immortalized F₂; effective panicle number per plant; quantitative trait locus; heterosis prediction

摘 要: 以水稻杂交组合珍汕 97B × 明恢 63 所衍生的永久 F₂ (IF₂) 作图群体为遗传材料, 采用 QTLNetwork 2.0 定位软件对有效穗数进行了 QTL 分析, 共检测到 8 个 QTL, 分布于 6 条染色体上。同时根据有效穗数的 QTL 遗传效应, 估算了 F₁、F₂ 和 F₃ 三个杂种世代的有效穗数杂种优势, 在预测普通杂种优势的同时, 也对环境互作杂种优势进行了预测。上位性 QTL 对有效穗数杂种优势的形成有重要的贡献。表明基于 QTL 定位结果的杂种优势预测方法有助于分子标记辅助选育强优势组合。

关键词: 水稻; 永久 F₂ 群体; 有效穗数; 数量性状座位; 杂种优势预测

中图分类号: S334.5; S511.035.1

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2007)04-0350-05

杂种优势利用已经成为提高作物产量和品质的一项重要有效的措施^[1-3]。水稻是世界上主要的粮食作物, 其杂种优势的利用研究已获得了巨大成功^[4]。目前, 杂种优势的利用已经成为水稻育种中的一个主攻方向^[5]。

对杂种优势的预测是杂种优势利用中一个普遍关心的问题^[4], 也是杂种优势利用中的一个关键环节。自 Griffing^[6] 提出用配合力遗传模型预测作物的杂种优势以来, 已经发展了以经典数量遗传学分析为基础的杂种优势预测方法^[1, 3, 7, 8]。这些预测方法都在不同程度上推动了杂种优势的利用。但是这些方法是将控制性状的所有基因作为整体来进行预测的, 不适用于从分子水平上对杂种优势的进一步改造和利用。因此, 寻找新的杂种优势预测方法是近年来遗传及育种学研究的一个重要课题。

近年来人们曾尝试用分子标记基因型杂合性来预测杂种优势。一些研究表明, 分子标记基因型杂合度与杂种优势存在高度相关, 可以用来预测杂种优势^[9-14]。而另一些研究则表明, 分子标记基因型

杂合度与杂种优势存在微弱的相关, 或根本不存在相关性^[15, 16]。在水稻中, 已开展的相关研究也未能得出一致的结论^[5, 17, 18]。Melchinger 等^[19] 和 Boppenmaier 等^[20] 认为, 分子标记基因型的杂合性与控制某一性状的 QTL 的杂合性无密切关系是导致结论不一致的主要原因。另外, 根据分子标记基因型杂合度预测杂种优势的方法只属于间接的预测方法, 并不能直接预测出杂种优势的具体大小。

由此可见, 采用直接控制该性状的 QTL 来预测该性状的杂种优势才更为直接和有效。然而, 这方面的研究报道很少, 而且也没有形成一套完整而有效的预测方法^[21]。本研究以一个水稻永久 F₂ (immortalized F₂, IF₂) 群体作为研究材料, 对有效穗数进行 QTL 定位分析, 并基于 QTL 定位结果预

收稿日期: 2006-12-21; 修改稿收到日期: 2007-03-16。

基金项目: 国家自然科学基金重大资助项目(39893354)。

第一作者简介: 赵彦宏(1973-), 男, 博士研究生, E-mail: zyhbcb@163.com。

测其杂种优势,以期水稻有效穗数杂种优势的进一步利用提供一些参考信息。

1 材料与方法

1.1 试验材料

利用水稻珍汕 97B × 明恢 63 的 F_2 代杂种通过单粒传法连续自交,得到了由 241 个株系组成的重组自交系(RIL)群体,此群体由华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室张启发教授提供,基于该 RIL 群体已经构建了包含 221 个标记位点的遗传连锁图谱。本研究将这 241 个株系随机分成两组,在这两组间进行随机交配,获得 240 个系间交配的 F_1 杂种,组成永久 F_2 (IF_2) 群体,作为试验材料。

1.2 田间试验

田间试验均在浙江大学华家池校区教学试验农场进行。1999 年和 2000 年分别将 IF_2 群体种植在试验农场,采用完全随机区组设计,设置 2 次重复。通过田间调查来考查单株有效穗数等表型性状。

1.3 QTL 定位分析

结合已有的分子标记信息和田间观察得到的有效穗数数据,利用新近开发的 QTLNetwork 2.0 软件(<http://ibi.zju.edu.cn/software/qtlnetwork>),对水稻 IF_2 群体的有效穗数性状进行 QTL 定位分析。运用基于 Henderson 方法的 F 检验,对基因组进行一维扫描探测主效 QTL 以及二维扫描探测上位性。采用 Permutation 检验方法^[22],全基因组扫描的显著性水准 (P) 设置为 0.05。最后将检测到的所有 QTL 以及它们之间的上位性互作整合到一个全 QTL 模型 (full QTL model) 中,用基于 Gibbs 抽样的 Bayesian 方法估计遗传效应。QTL 的命名采用高用明等^[23]推荐的方法。为了表述方便,将 1999 年定为环境 1,2000 年则定为环境 2。

1.4 基于 QTL 效应的杂种优势预测

基于有效穗数的 QTL 效应对各个单交世代 (F_n) 在不同环境下的杂种优势进行预测,不仅预测了普通中亲优势 (H_M) 和普通超亲优势 (H_B),而且对环境互作中亲优势 (H_{ME}) 和环境互作超亲优势 (H_{BE}) 也进行了预测。杂种优势预测通过使用 QTLmaper 2.0 软件中的 Heterosis 预测模块来实现^[21]。

2 结果与分析

2.1 QTL 定位分析

2.1.1 QTL 的鉴定

对由珍汕 97B × 明恢 63 所衍生的永久 F_2 (IF_2) 群体的有效穗数进行了 QTL 定位分析。对于邻近的位点,如果它们之间的图距小于 5 cM,就初步认定为是同一个 QTL。经 QTL 定位分析后,共检测到 8 个控制水稻有效穗数的 QTL,并对其进行了初步的命名(表 1)。这 8 个 QTL 分布在第 1、2、4、5、10 和 12 染色体上的不同标记区间内。

2.1.2 QTL 遗传主效应分析

控制水稻有效穗数的 QTL 遗传主效应预测分析总结于表 2。这里所指的遗传主效应包括加性效应 (a) 和显性效应 (d) 两种 QTL 单位点效应,而且也包括加性 × 加性 (aa)、加性 × 显性 (ad) 和显性 × 显性 (dd) 3 种双位点的上位性效应。在检出的 8 个控制有效穗数的 QTL 中,有 2 个 QTL ($Pn1-1$ 和 $Pn10-1$) 都各自具有单位点的加性效应和显性效应,但却均不具有上位性效应;另外有 3 对 QTL ($Pn2-1$ 和 $Pn5-1$ 、 $Pn4-1$ 和 $Pn12-1$ 、 $Pn4-2$ 和 $Pn12-2$) 仅具有上位性效应,而这 6 个 QTL 自身却都不具有单位点的加性效应和显性效应。结果显示,上位性是水稻有效穗数的主要遗传组分。

表 1 水稻有效穗数 QTL 的鉴别和定名

Table 1. Identifying and denoting for QTLs controlling effective panicle number per plant in rice.

染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	位置 ¹⁾ Position ¹⁾ / cM	QTL 命名 QTL designation
1	R2632 - C39	1.0	<i>Pn1-1</i>
2	RM29 - R1843	8.0	<i>Pn2-1</i>
4	C56 - C820	0.0	<i>Pn4-1</i>
4	C820 - C933	4.0	<i>Pn4-2</i>
5	R830 - R3166	4.0	<i>Pn5-1</i>
10	C148 - RM239	12.0	<i>Pn10-1</i>
12	C732 - R2672	6.0	<i>Pn12-1</i>
12	C996 - G1128a	9.0	<i>Pn12-2</i>

¹⁾ 指 QTL 距离所在标记区间左端标记的遗传距离。

¹⁾ The genetic distance between QTL and the left marker in the marker interval where the QTL is located.

表 2 水稻有效穗数 QTL 的遗传主效应分析

Table 2 . Genetic main effects of QTLs underlying effective panicle number per plant in rice .

QTL _i	QTL _j	<i>a_i</i>	<i>d_i</i>	<i>a_j</i>	<i>d_j</i>	<i>aa_{ij}</i>	<i>ad_{ij}</i>	<i>da_{ij}</i>	<i>dd_{ij}</i>
<i>Pn1 1</i>	<i>Pn10 1</i>	0.419*	1.153***	0.732***	-0.565*				
<i>Pn2 1</i>	<i>Pr5 1</i>					-1.022***	1.462***		
<i>Pn4 1</i>	<i>Pn12 1</i>					-1.077***	-1.371***		1.283*
<i>Pn4 2</i>	<i>Pn12 2</i>					0.850***			1.907***

QTL_i 和 QTL_j 是指在两维搜索遗传模型中推定的成对的 QTL ; *a_i* 和 *d_i* 分别为 QTL_i 加性效应和显性效应 ; *aa_{ij}*、*ad_{ij}*、*da_{ij}* 和 *dd_{ij}* 分别表示 QTL_i 和 QTL_j 之间的加性 × 加性、显性 × 加性、加性 × 显性和显性 × 显性的上位性效应 ; *、** 和 *** 分别表示 0.05、0.01 和 0.005 显著性水平。

QTL_i and QTL_j are a pair of putative QTLs in genetic model by two dimensional search ; *a_i* (*a_j*) and *d_i* (*d_j*) are additive and dominance effects of QTL_i (QTL_j) respectively ; *aa_{ij}* , *ad_{ij}* , *da_{ij}* and *dd_{ij}* stand for the epistatic effects of additive × additive , additive × dominance , dominance × additive and dominance × dominance between QTL_i and QTL_j , respectively ; * , ** and *** denote significant levels at 0.05 , 0.01 and 0.005 respectively .

表 3 水稻有效穗数 QTL × 环境 (QE) 交互效应的预测分析

Table 3 . Prediction on QTL × environment (QE) interaction effects for effective panicle number per plant in rice .

环境 Environment	QTL _i	QTL _j	<i>a_{ie_h}</i>	<i>d_{ie_h}</i>	<i>a_{je_h}</i>	<i>d_{je_h}</i>	<i>aa_{ije_h}</i>	<i>ad_{ije_h}</i>	<i>da_{ije_h}</i>	<i>dd_{ije_h}</i>
1999 (h=1)	<i>Pn1 1</i>	<i>Pn10 1</i>	-0.337*	-0.508*						
	<i>Pn2 1</i>	<i>Pr5 1</i>					-0.472*	-1.213*		
	<i>Pn4 1</i>	<i>Pn12 1</i>								0.311*
2000 (h=2)	<i>Pn1 1</i>	<i>Pn10 1</i>	0.341*	0.513*						
	<i>Pn2 1</i>	<i>Pr5 1</i>					0.476*	1.189*		
	<i>Pn4 1</i>	<i>Pn12 1</i>								-0.306*

a_{ie_h}

a_{je_h}

2.1.3 QTL × 环境交互遗传效应分析

控制水稻有效穗数的 QTL × 环境 (QE) 交互遗传效应总结于表 3。QE 交互遗传效应包括加性 × 环境交互效应 (ae)、显性 × 环境交互效应 (de)、加加 × 环境交互效应 (aae)、加显 × 环境交互效应 (ade) 与显显 × 环境交互效应 (dde) 5 种交互遗传效应。在检测到的 8 个 QTL 中只有 *Pn4 2* 和 *Pn12 2* 不存在环境交互效应。在环境 1 (1999 年) 中, 检测到 6 个 QTL 与环境有交互效应 ; 在环境 2 (2000 年) 中检测到的环境交互 QTL 与环境 1 中的相同, 只是遗传效应的方向正好相反, 而交互遗传效应值大小基本接近。由表 3 可知, 环境交互效应对有效穗数影响明显, 有效穗数在不同的环境下会有不同的遗传表现, 但相对于遗传主效应来看, 环境交互效应并不是主要的影响因素。

2.2 基于 QTL 定位结果的杂种优势预测

本研究在有效穗数 QTL 定位的基础上, 预测

了由珍汕 97B (P₁) 与明恢 63 (P₂) 杂交产生的 F₁、F₂ 和 F₃ 三个世代的普通中亲优势 (H_M) 和普通超亲优势 (H_B), 同时也预测了环境交互中亲优势 (H_{ME}) 和环境交互超亲优势 (H_{BE}), 杂种优势预测的结果见表 4。在这里, F₂ 和 F₃ 的杂种优势指的是群体的平均杂种优势。亲本 P₁ 在两个环境下的遗传表现均优于 P₂, 可以作为最优亲本。因此, 这里的超亲优势是指超过亲本 P₁ 的杂种优势。

2.2.1 普通杂种优势预测

有效穗数的普通杂种优势预测结果表明, F₁、F₂ 和 F₃ 三个杂种世代都具有非常明显的正向普通中亲优势 (H_M)。F₁ 的 H_M 是非常显著的, 然后逐代降低 (表 4)。从 F₂ 到 F₃, 虽然 H_M 也是明显降低的, 但降低的幅度比从 F₁ 到 F₂ 小。从普通超亲优势 (H_B) 来看, 3 个世代中仅仅 F₁ 杂种具有明显的 H_B, 然后逐代降低, 到 F₂ 已经没有了明显的 H_B 到 F₃ 时, H_B 已经为负值。这些普通杂种优势

表 4 基于 QTL 定位分析的水稻有效穗数杂种优势预测

Table 4 . Predicting heterosis of effective panicle number per plant based on QTL mapping in rice .

项目 ¹⁾ Entry ¹⁾	亲本 Parent		杂种世代 Generation of hybrid		
	珍汕 97B	明恢 63	F ₁	F ₂	F ₃
	Zhenshan 97B	Minghui 63			
<i>G</i>	- 0 .097	- 2 .399	1 .472	- 0 .062	- 0 .230
<i>H_M</i>			2 .720	1 .186	1 .018
<i>H_B</i>			1 .569	0 .036	- 0 .133
<i>GE₁</i>	0 .135	0 .808	0 .818	0 .331	0 .146
<i>H_{ME1}</i>			0 .347	- 0 .140	- 0 .325
<i>H_{BE1}</i>			0 .683	0 .196	0 .011
<i>GE₂</i>	- 0 .135	- 0 .817	- 0 .819	- 0 .333	- 0 .247
<i>H_{ME2}</i>			- 0 .343	0 .143	0 .229
<i>H_{BE2}</i>			- 0 .684	- 0 .198	- 0 .112

¹⁾ *G*为所有 QTL 总的遗传主效应预测值；*H_M* 为普通中亲优势预测值；*H_B* 为普通超亲优势预测值；*GE₁* 和 *GE₂* 分别为所有 QTL 在环境 1 和环境 2 中 *QE* 互作效应总预测值；*H_{ME1}* 和 *H_{ME2}* 分别为环境 1 和环境 2 中互作中亲优势预测值；*H_{BE1}* 和 *H_{BE2}* 分别为环境 1 和环境 2 中互作超亲优势预测值。

¹⁾ *G* is the sum of prediction on genetic main effects for all QTLs ; *H_M* is the prediction on general heterosis over mid parent ; *H_B* is the prediction on general heterosis over better parent ; *GE₁* and *GE₂* are the sum of prediction on *QE* interactions for all QTLs under environment 1 and environment 2 , respectively ; *H_{ME1}* and *H_{ME2}* are the prediction of interaction heterosis over mid parent under environment 1 and environment 2 , respectively ; *H_{BE1}* and *H_{BE2}* are the prediction on interaction heterosis over better parent under environment 1 and environment 2 , respectively .

是由控制有效穗数的 QTL 的遗传主效应决定的，度量了杂种优势在不同环境下的稳定性。

2.2.2 环境互作杂种优势预测

有效穗数的互作中亲优势 (*H_{ME}*) 和互作超亲优势 (*H_{BE}*) 是由 *QE* 互作遗传效应决定的。在两个环境中，*H_{ME}* 方向相反，大小接近。这是由随机效应的预测值决定的。由表 4 可知，在环境 1 中，*F₁* 具有较明显的 *H_{ME}*，然后逐代降低。从 *F₂* 开始，出现了负向的 *H_{ME}*；但是 *F₁*、*F₂* 和 *F₃* 三个杂种世代都具有正向的 *H_{BE}*。这与表 4 中所显示的普通杂种优势预测的情况是不相同的。这主要是由于最优亲本 *P₁* 在环境 1 中的互作遗传效应值 (0 .135) 小于两个亲本的互作遗传效应的中亲值 (0 .472) 所造成的，说明 QTL 遗传主效应的大小与 *QE* 互作效应的大小并不存在必然的联系^[21]。从表 4 还可知，在环境 2 中的情况正好与环境 1 相反。环境互作杂种优势是指总的杂种优势中仅仅由环境因素引起的那部分杂种优势，度量了杂种优势在不同环境中的波动性。

2.2.3 与杂种优势有关的 QTL

具有遗传主效应 *a*、*d*、*aa*、*dd* 的 QTL 位点是对形成普通杂种优势有贡献的位点。本研究在 QTL 定位分析中，所检测到的所有 8 个 QTL 位点 (*Pn1-1*、*Pn10-1*、*Pn2-1*、*Pn5-1*、*Pn4-1*、*Pn12-1*、*Pn4-2* 和 *Pn12-2*) 均能影响有效穗数普通杂种优势。因此，在育种实践中结合分子标记辅助育种的手段改良这些位点的基因型，有利于提高有效穗数的普通杂种

优势。相应地，具有环境互作效应 *ae*、*de*、*aae* 和 *dde* 的 QTL 位点则是决定环境互作杂种优势的位点。从表 3 可知，在所有检测到的 8 个 QTL 位点中，除 *Pn4-2*、*Pn10-1* 和 *Pn12-2* 位点外，其他 5 个 QTL 位点均参与有效穗数环境互作杂种优势的形成。因此，若改良这 5 个 QTL 位点的基因型，则有助于提高有效穗数在特定环境下的互作优势，可以在特定的环境中组配出具有强杂种优势的杂交水稻。

3 讨论

以往采用的传统的杂种优势预测方法已经不能满足运用分子育种手段来提高杂种优势的需要；而新近发展的利用分子标记基因型杂合度预测杂种优势的方法却又因自身的各种局限，而未能用于水稻育种实践。本研究所用的基于 QTL 定位分析的杂种优势预测方法可克服两者的局限性，既可以把杂种优势剖分到各个 QTL 位点上，便于分子水平的操作，又能直接用控制性状的 QTL 的遗传效应值来估算杂种优势的大小。这样就便于根据 QTL 定位结果与杂种优势预测结果确定具有强杂种优势的 QTL 基因型，并通过分子标记辅助育种的办法进一步利用并提高杂种优势。

本研究所用的遗传群体为当前我国优良杂交组合珍汕 97B × 明恢 63 的 *F₁* (汕优 63) 所衍生的 *IF₂* 群体。*IF₂* 群体是最近几年发展起来的一类新的作图群体，有利于杂种优势的预测与研究，而且还有许

多其他常规遗传作图群体没有的优点^[2]。Hua 等^[24]曾利用与本研究相同的水稻 RIL 群体构建了一个由 360 个杂种个体组成的 IF₂ 群体,并进行了 QTL 定位研究。但是,由于受到所用 QTL 定位方法的限制,其 QTL 定位结果中并未同时估算出 QE 互作效应和上位性效应。

上位性是有效穗数的重要遗传组分。研究结果表明,上位性对有效穗数杂种优势的形成具有重要的作用。这与 Yu 等^[15]的研究结果一致。在所有检测到的 8 个 QTL 中,其中有 3 对具有上位性的 QTL 对有效穗数的杂种优势有贡献,有效利用这些位点的上位性将有助于杂种优势的提高。

作物的杂种优势往往受环境的影响。本研究结果显示,水稻有效穗数的杂种优势在不同环境中有明显的差异。*H_{ME}* 和 *H_{BE}* 是由具有环境互作效应的 QTL 决定的杂种优势,其大小反映了杂种优势在不同环境下的波动程度。如果在总的杂种优势中环境互作杂种优势所占比例较大,则有利于在特定环境中培育出强杂种优势的杂交种,但不利于它在多环境下推广种植。因此,仅仅在一个环境中所选育出的具有强杂种优势的杂交种,若要推广到别的环境中时,可能会有一定的风险。

基于 QTL 定位分析预测出的杂种优势与 QTL 定位结果的准确性有直接关系。如果 QTL 定位结果有偏差,那么由此预测出的杂种优势也是有偏差的。因此,准确地进行 QTL 定位是准确预测杂种优势的前提。另外,在 QTL 定位分析时,可能会漏掉一些微效 QTL。如果对由较多微效 QTL 控制的性状进行杂种优势预测时,往往会出现一定的偏差。随着 QTL 定位方法检测灵敏度的提高,将会逐渐解决这一问题,微效 QTL 所控制的那部分杂种优势也将会被进一步挖掘与利用。本研究的杂种优势预测结果有望为有效穗数的杂种优势育种提供参考信息。但是,与以往传统的杂种优势预测结果一样,其预测的有效性还有待于在育种实践中逐步加以证实。

参考文献:

- [1] 朱 军,季道藩,许馥华.作物品种间杂种优势遗传分析的新方法.遗传学报,1993,20(3):262-271.
- [2] Hua J P, Xing Y Z, Wu W R, 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(5): 2574-2579.
- [3] Xu Z C, Zhu J. An approach for predicting heterosis based on an additive, dominance and additive x dominance model with environment interaction. *Heredity*, 1999, 82: 510-517.
- [4] 张启发.水稻杂种优势的遗传基础研究.遗传,1998,20(增刊):1-2.
- [5] Zhang Q F, Gao Y J, Yang S H, et al. A diallel analysis of heterosis in elite hybrid rice based on RFLPs and microsatellites. *Theor Appl Genet*, 1994, 89: 185-192.
- [6] Griffing B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallels crossing systems. *Aust J Biol Sci*, 1956, 9: 463-493.
- [7] Eberhart S A. Theoretical relations among single, three way, and double cross hybrids. *Biometrics*, 1964, 20: 522-539.
- [8] Cocherham C C. Prediction of double crosses from single crosses. *Zuchter*, 1967, 37: 160-167.
- [9] Stuber C W, Lincoln S E, Wolff D W, 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.
- [10] Saghai Maroof M A, Yang G P, Zhang Q F, Garvois K A. Correlation between molecular marker distance and rice. *Crop Sci*, 1997, 37: 145-150.
- [11] Lee M K, Godshalk K R, Lamkey W, Woodman W. Association of restriction fragment length polymorphisms among maize inbreds with agronomic performance of their crosses. *Crop Sci*, 1989, 29: 1067-1071.
- [12] Smith O S, Smith J S, Bowen S L, et al. Similarities among a group of elite maize inbreds as measured by pedigree, F₁ grain yield, grain yield heterosis and RFLPs. *Theor Appl Genet*, 1990, 80: 833-840.
- [13] Godshalk E B, Lee M, Lamkey K R. Relationship of restriction fragment length polymorphisms to single cross hybrid performance of maize. *Theor Appl Genet*, 1990, 80: 273-280.
- [14] Dumbley J W, Saghai Maroof M A, Rufener G K. Molecular marker and grouping of parents in maize breeding programs. *Crop Sci*, 1991, 31: 718-723.
- [15] Yu S B, Li J X, Xu C G, et al. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 9226-9231.
- [16] Boppenmaier J, Melchinger A E, Brunklaus June E, et al. Genetic diversity for RFLPs in European maize inbreds: I. Relation to performance of flint x dent crosses for forage trait. *Crop Sci*, 1992, 32: 895-902.
- [17] Zhang Q F, Gao Y J, Saghai Maroof M A, et al. Molecular divergence and hybrid performance in rice. *Mol Breeding*, 1995, 1: 133-142.
- [18] Zhang Q F, Zhou Z Q, Yang G P, et al. Molecular marker heterozygosity and hybrid performance in indica and japonica rice. *Theor Appl Genet*, 1996, 93: 1218-1224.
- [19] Melchinger A E, Lee M, Lamkey K R, et al. Genetic diversity for restriction fragment length polymorphisms: Relation to estimated genetic effect in maize inbreds. *Theor Appl Genet*, 1990, 80: 488-496.
- [20] Boppenmaier J, Melchinger A E, Seitz G, et al. Genetic diversity for restriction fragment length polymorphisms and heterosis for two dialler sets of maize inbreds. *Plant Breeding*, 1993, 111: 217-226.
- [21] 高用明.复杂上位性及其与环境互作的 QTL 定位方法和杂种优势预测研究[学位论文].杭州:浙江大学,2001.
- [22] Doerge R W, Churchill G A. Permutation tests for multiple loci affecting quantitative character. *Genetics*, 1996, 142(1): 285-294.
- [23] 高用明,朱 军,宋佑胜,等.水稻永久 F₂ 群体抽穗期 QTL 的上位性及其与环境互作效应的分析.作物学报,2004,30(9):849-854.
- [24] Hua J P, Xing Y Z, Xu C G, et al. Genetic dissection of an elite rice hybrid revealed that heterozygote are not always advantageous for performance. *Genetics*, 2002, 162: 1885-1895.