

· 综述 ·

玉米产量 QTL 和杂种优势遗传基础研究进展^①

向道权^② 黄烈健 戴景瑞

(中国农业大学植物科技学院)

摘 要 综述了分子标记在玉米产量 QTL 和杂种优势遗传基础方面的概况。对玉米产量 QTL 的研究方法, QTL 数目、位置和遗传效应及应用作了介绍。比较了多种利用 QTL 结果对杂种优势的解释。作者认为,杂种优势的产生是显性效应,超显性效应和上位性效应共同作用的结果,不可能只是一种基因效应在起作用。并提出杂种通过自组织理论而形成的最优基因表达调控是杂种优势形成的理论基础。

关键词 产量 QTL; 遗传图谱; 杂种优势; 基因网络系统; 自组织; 基因表达调控

分类号 S513; Q756; S334-5

Progress in Studies on Maize Yield QTL and the Genetic Basis of Heterosis

Xiang Daoquan Huang Liejian Dai Jingrui

(College of Plant Science & Technology, CAU)

Abstract Progress in studies on maize yield QTL and the genetic theoretical basis of heterosis by using molecular markers are reviewed. In this paper, the methods of measured on maize yield QTL, QTL number and position, their genetic effect and application were introduced; various explanations of heterosis based on QTL were compared. However, We think that heterosis is caused by the complex effects of dominance, over-dominance and epistasis. It was suggested the theoretic basis of heterosis results from best-optimum gene expression and regulation formed by hybrid auto-organization.

Key words yield QTL; genetic map; heterosis; gene network; auto-organization; gene expression and regulation

70 年代, DNA 重组和克隆技术的问世开创了遗传学的新纪元。迅猛发展的生物技术已经能够把微生物或植物的抗虫、抗病等主要基因整合到农作物的染色体上,这对作物遗传改良无疑是一个巨大的变革。但农作物的主要经济性状,如产量、品质等,是由多基因控制的数量性状,每个基因座位对最后表型只起较小的增效或减效作用,遗传和环境的互作更增添了问题的复杂性。在很多情况下,人们无法区分影响产量性状的各个基因座位,并在育种中单独操纵它们。

杂种优势是生物界普遍存在的一种现象,在实践中取得了辉煌的成就。长期以来,同产量性状有关的杂种优势的表现更受到人们的重视与青睐。早在本世纪初人们就提出了关于杂种优势遗传基础的“显性假说”和“超显性假说”。大量的实验证据表明,无论是显性假说还是超显性假说,都能对杂种优势的某些现象作出解释,但均存在某些不足。

收稿日期: 1999-03-16

①国家自然科学基金资助项目 39893350

②向道权,北京圆明园西路 2 号中国农业大学(西校区),100094

近10年来,随着分子标记技术的发展,特别是植物基因组研究的开展和高密度分子标记连锁图构建,为把QTL转化为经典育种易于操纵或遗传工程可以克隆的孟德尔或准孟德尔单位提供了可能。人们研究的中心是利用DNA分子标记构建QTL图谱,对QTL逐个地剖析和处理,从而使育种家从操作数量表现型过渡到数量基因型。同时,为杂种优势的遗传基础理论研究提供了强有力的手段。

目前,应用分子标记对作物产量QTL和杂种优势的基础研究报道很多,本文综述了玉米方面的研究进展。

1 玉米产量QTL

1.1 QTL图谱的构建

连锁图谱构建的理论基础是染色体的交换和重组。选择合适的作图群体可以获得较为准确的QTL信息。目前常用的作图群体类型有4类:①单交组合产生的F₂代和由其衍生的家系;②重组近交系(RIL);③双单倍体(DH);④回交和三交群体。这4类群体各有优缺点。迄今为止,人们构建玉米RFLP图谱一般采用F₂代或其衍生家系^[1~7]这种群体易于配制,其家系衍生后代可用来进行连续性研究。另外一种使用较多的群体是重组近交系群体,它由连续自交或姊妹交产生,这使得染色体重组机会增加,用来更精确定位那些紧密连锁的位点^[8]。而且不同时间不同实验室的结果可以相互补充,提高了图谱的密度和准确性。Burr等报道了利用玉米T232×M37和C0159×Tx303所建成的2个RIL群体的RFLP图谱。1995年Fischer等也用RIL建立了玉米的遗传图谱^[9]。

遗传图谱构建中,分子标记的选择十分重要。分子标记应具备中性(neutral)、共显性(codominant)、准确性(unequivocal)和广布于整个基因组的基本特征。在RFLP, RAPD, AFLP, SSR, STS等分子标记中, RFLP是符合上述特征的首选标记^[10,11]。现发表的大多数玉米QTL为RFLP标记。SSR作为较新型的分子标记,已用于人类的连锁图分析^[12]。玉米中也广泛存在SSR^[3,14]。Musket等报道有195个玉米SSR被鉴别^[15]。有理由认为,SSR可能成为一个继RFLP后的另一个重要的玉米分子标记。另外,AFLP的某些优点也值得推荐^[16]。

1.2 产量QTL的数目和位置

产量QTL是玉米生产中最重要性状,由于其低的遗传力和复杂的生物学基础使其在遗传改良的具体操作上面临巨大的困难。很多人分析了玉米自交系,F₂及衍生代、回交子代的RFLP差异,检测了产量QTL。Stuber等利用2个F₂群体进行研究,发现构成产量的QTL中,影响百粒重的QTL13个^[17]、株穗数10个、穗行数17个、行粒数18个、穗重19个、籽粒产量19个。而且各个QTL在不同组合中存在差异。1992年,他们报道了除染色体6外,其余染色体上均存在影响产量的QTL。1994年,Stuber等采用114个RFLP标记重复分析了Co159×Tx303的187个子代,发现与籽粒产量有关的主效QTL只有2个^[18]。Edwards等报道,4个与籽粒产量显著相关的QTL存在于4条染色体上^[19]。Abler等研究结果显示,一个杂交组合的第5染色体的AMP³位点与穗长、粒重和籽粒产量显著相关;另一个组合中,第9染色体上的ACP¹和穗粒重增加有关^[20]。Goldman等对IHP×ILP的杂交子代进行RFLP分析,有18个位点同籽粒产量显著相关,其中一些位点以2个或2个以上位点连锁的形式分布于2,4,6染色体的长臂和5染色体的短臂上^[21]。Berk and Rocheford对IHO×ILO杂交产生的200个S₁分析发现:①27个同籽粒产量相关的位点,其主效QTL位于4染色体的phP₁₀₀₂₅和5染色

体的 phP_{90449} 附近, LHO 的 2 个大粒基因位于 1, 3 染色体上; ILO 的 17 个大粒基因位于 2, 4, 5, 9 染色体的 6 个区域; 3 个粒重 QTL 具有显著的标记 $\times$ 环境互作效应。②籽粒营养成分的含量同产量也存在相关; 2, 3, 9, 10 染色体上的 4 个区域同籽粒性状相关; IHO 在这些位点上的等位基因具有高油、高蛋白、低淀粉含量的特点, 其中 2 个位点增加籽粒重, 另外 2 个位点降低籽粒重^[5]。Ragot 等鉴定了不同种质产生的 F_2 和 F_3 群体, 发现 1, 3, 5 染色体长臂上和 9 染色体着丝粒附近存在大量的 QTL, 并在这些区域检测到了影响籽粒产量和穗数的 QTL^[22]。Austin and Lee 比较了 $M_{017} \times H_{99}$ 的 $F_{2,3}$ 和 $F_{6,7}$ 子代的产量 QTL 表现。在 10 条染色体上均发现了同产量和产量构成因子相关的 QTL, 存在于 5 条染色体上的 9 个位点同籽粒产量相关。这 9 个位点可解释产量变异的 21.8% (总变异为 30.7%), 5 个 QTL 同株穗数相关, 8 个 QTL 同穗行数相关, 12 个 QTL 同粒重相关。 $F_{2,3}$ 和 $F_{6,7}$ 的表型相关大部分显著, 一般遗传力高的相关性较强, 但产量是个例外。在 $F_{2,3}$, 位于 M_{017} 6L 上的一个 QTL 可解释总变异的 35%。在 $F_{6,7}$, H_{99} 的 6L 上存在另外一个高产基因, 可解释总变异的 21.8%。7 个产量构成因子, 在 $F_{2,3}$ 检测到 34 个 QTL, 在 $F_{6,7}$ 检测到 63 个 QTL^[23]。

1.3 QTL 的遗传效应及与环境的互作

有些 QTL 具有加性效应, 但多数 QTL 既有加性效应又有显性效应。值得注意的是, 大多数玉米产量 QTL 普遍存在超显性效应。Abler 等所测 QTL 呈加性效应位点占 9%~22%, 部分显性 11%~23%, 超显性 27%~50%^[20]。Goldman 等研究了与含油量显著相关的 25 个标记, 在籽粒重有关的 18 个位点中, 只有 14 个位点具有 2 个等位基因, 其中 12 个位点表现为显著的加性效应, 1 个位点加性效应和显性效应均显著, 另 1 个位点表现为显性效应^[21]。Austin and Lee 报道, 在 $F_{6,7}$ 中能比 $F_{2,3}$ 中检测到更多的 QTL, 对这种现象的一个可能解释是基因的超显性作用。所有产量 QTL 在 $F_{6,7}$ 中的加性效应要比在 $F_{2,3}$ 中小^[23]。

QTL 可以逐个分辨, 其互作效应可以检测。有结果显示 QTL 的互作效应一般不显著。但在 Illinois 玉米蛋白质含量选择实验中, 表明 QTL 间互作有重要作用。Berk and Rocheford 发现高油高蛋白含量同籽粒产量 QTL 间存在互作^[5]。

有些产量 QTL 受环境条件的影响, Stuber 等研究发现, 2 个亲本在不同环境条件下有相似的表现^[6]。但大效应 QTL 表现稳定, 在各种环境中都能检测到, 有些小效应 QTL 在有些环境中不能检测到。不同环境下均能表现的 QTL 往往有相对稳定的比例, 有人认为这与品种的稳定有关^[24]。

1.4 QTL 在玉米遗传育种中的应用

在经典育种中, 育种家根据表现型来选择自己感兴趣的性状。由于大多数重要的农艺性状是多基因控制的数量性状, 仅凭传统的感官观察和经验而进行的遗传改良方法往往效率较低。为定向地对植物进行遗传操作和改良, 育种家需要了解重要数量性状表达有关的基因数及在染色体上的分布, 各基因对性状表达所起作用的大小。

分子标记和 QTL 图谱为遗传改良提供了新策略。分子标记被成功地运用于检测重要性状的 QTL^[19,25~27]。其应用范围包括: 亲本选配、子代选择、有利基因转移和进化追溯等。

育种家根据表现型和基因型之间的明确关系, 就能检测出理想的等位基因。人们对玉米的多种抗病基因、株高基因、产量及构成因子基因都已作了较为详尽的研究^[6,7,28~30]。在确定了与目标基因紧密连锁的 RFLP 位点基础上, 育种家可通过对特定 RFLP 位点的检测, 达到间接选择目标基因的目的。根据玉米育种的实践, 通过对增减效 QTL 的 1 个 F_2 群体作双向选择,

2 群体产量相差达 40%^[24], 所以其前景十分诱人。通过跟踪染色体片断而不是特定的基因, 可能选择到带有尽可能少的非必需 DNA 个体。这种借助分子标记而进行的“全基因选择”是依据染色体片断的长度和分布, 可去除非必需片断而选择目标基因座位。

借助分子标记的遗传交配设计, 使得人们可以更加深入地研究数量性状及遗传基础。由分子标记组成的高密度饱和图谱, 可以将 1 个数量性状分解为多个 QTL。在多数数量性状中都能发现 1 个或 2 个主效 QTL, 它们能单独说明总变异量的 10%~50% 以上, 其余 QTL 则效应较小^[10]。这一结果对于利用分子标记操纵产量 QTL 具有重要意义。

分子标记, 特别是 QTL 的研究更新了人们的传统观念。在实际育种工作中能否应用这些技术依赖于标记与目标基因的连锁度, 节省时间和借助分子标记与直接选择的相对成本和效益。这些问题的解决依赖于分析技术的发展及分子生物学家与育种家们更紧密的合作。由于数量性状操作成为可能, 人们相信在不久的将来育种工作一定会取得重大突破。但值得指出的是, 分子生物学的成就并不能完全取代传统的育种方法, 只有将二者紧密结合起来才能获得最好的效果。

2 杂种优势形成的遗传基础

2.1 分子标记差异与杂种优势的关系

生物多样性最根本的基础在于基因的多态性。现代分子生物学的发展, 已使人们可以从分子水平上了解基因多态性在结构和功能上的差异及其产生原因。了解自交系间遗传差异有助于选育高产杂交组合。分子标记可以反映自交系间的差异。在玉米上, Smith 等认为籽粒产量和特殊配合力同分子标记高度相关^[31]。Melchinger 等认为在同一个杂种优势种群内杂种优势表现与亲本遗传距离高度相关, 而不同优势群间杂种优势表现与遗传距离无相关性^[32]。

Godshalk 等则报道以 RFLP 为基础的遗传距离与杂种优势无相关性。Dudley 等认为以分子标记为基础的遗传距离与杂种产量没有明显相关性^[33]。Ajmone Marsan 等认为基于分子标记的遗传距离与杂种优势表现是正相关, 基于 AFLP 的特殊遗传距离与特殊配合力效应的相关性可用来预测杂种优势^[34]。

在水稻上 Zhang 等和 Saghai Maroof 的研究显示, 分子标记的杂合性与杂种的表现和杂种优势的相关性在不同的材料中差别很大, 变化范围从无相关、低度相关、到中度相关、高度相关^[35, 36]。双亲的杂合性与一般配合力高度相关, 而与特殊配合力无关。

在小麦上, 一些实验揭示杂种优势与 STS 分子标记遗传距离相关性很低, RAPD 分子标记遗传距离与杂种优势之间存在正相关^[37]。

2.2 QTL 杂合性和基因互作与杂种优势的关系

Stuber 等利用 B₇₃ × M₀₁₇ 的子代研究了玉米 QTL 和杂种优势的表现。得出以下结论: ①凡是影响产量的 QTL 位点, 杂种优势的表现与基因组杂合性呈正相关; ②大多数数量性状在杂合子中表现超显性; ③随着性状涉及位点数的增加, 表型与位点杂合性相关系数增加, 表现为显性和加性效应共同作用; ④超显性在杂种优势形成中作了重要贡献^[6]。

Xiao 等认为水稻杂种优势与整个基因组的杂合性无相关性, 主要取决于亲本间的显性互补, 显性效应是水稻杂种优势的主要遗传基础^[38]。张启发等认为杂种优势似与显性基因的表达无关, 而与基因表达在杂种中的抑制有关, 基因组中上位效应广泛存在, 在杂种优势的遗传基础中起着重要作用, 而且显性和超显性对杂种优势的贡献率很小^[35]。

2.3 基因表达与杂种优势的关系

基因型不同的 2 个个体杂交, 在其 F_1 代产生杂种优势, 显然同亲本基因在杂种遗传背景下的表达调控有关。杨金水等利用差异展示法放大 mRNA, 观察基因产物的变化。结果发现, F_1 代亲本基因表达差异主要表现在转录水平。其原因可能在于等位基因调控区的结构不同。也可能在于不同基因型转录装置的工作效率存在差异, 或其他的有待发现的影响基因转录的因素。在玉米和水稻 2 种作物中, F_1 基因表达变化的类型大体相同, 但玉米 F_1 表达发生改变的基因数目所占的比例大大高于水稻。在玉米上对蛋白质合成和 mRNA 表达水平进行了研究。Tsafaris 等研究发现 mRNA 含量平均值在强优势组合中高于亲本和弱优势组合^[37]。张启发等分析了各类带型与株高、生物量、产量和 3 个构成因素等性状的表现与杂种优势的相关性, 发现各类特异性表达与杂种表现相关程度较低。2 类特异表达与杂种优势的关系密切: UNF_1 与所有性状的杂种优势均呈显著或极显著的负相关; 而 UNP 则与杂种优势呈正相关, 其中株高、生物量和粒重的相关性达显著或极显著水平。其研究结果具有以下特点: ①特异表达带型与杂种表现基本不相关; ②显性类型的带型与杂种优势无相关; ③ F_1 出现而亲本中不出现的带型与杂种优势负相关; ④ F_1 不出现而亲本出现的带型与杂种优势呈正相关^[35]。

DNA 甲基化同基因表达有关, Tsafaris 等发现 2 个亲本甲基化胞嘧啶的比例为 31.4% 和 28.3%, 杂交种则为 27.4%^[37]。其结果说明 DNA 甲基化的降低导致了基因表达的增强, 从而导致杂种优势的形成。对水稻杂交种及其双亲的 DNA 甲基化进行了研究, 检测结果表明 2 个亲本有相同的甲基化程度, 均为 16.3%, 而杂交种则为 18%。由于结构基因的表达受转录调控因子的控制, 对玉米的研究发现自交系与杂种之间的转录因子数量存在明显差异^[37]。

高等植物中, 维持整个生长发育所需的基因总数在 5 万个左右, 平均每一发育阶段表达的基因数为 8 000~10 000 个。目前还无法确定发生表达改变的基因与 F_1 表型变化的直接关系。但有一点是肯定的, 杂种优势的大小与 F_1 基因表达的变化有关。

2.4 杂种优势的遗传基础探讨

从玉米、水稻、小麦及其他作物的研究结果来看, 杂种优势的形成可能是显性效应, 超显性效应和上位效应共同作用的结果, 不可能只有一种基因效应在起作用。鲍文奎先生根据自己的研究结果提出了基因网络系统与杂种优势的形成关系。认为不同基因型的生物都有一套保证个体正常生长与发育的信息, 它包括全部的编码基因, 控制基因表达的调控顺序, 以及协调不同基因之间相互作用的组分。例如, 小麦和黑麦远缘杂交, 其表型不是两个物种的性状的简单组合, 而是有许多意外的表型。在杂合状态下, 尽管小麦和黑麦基因组仍保持完整, 但已失去了原来各自独立的遗传体制, 两种基因型互相调节和彼此适应。杂种优势是将两个不同的基因群组合在一起形成新的网络系统。在这个新组建的网络系统中, 等位基因成员可以处在最好的工作状态, 使整个遗传体系发挥最佳的效能^[39]。因此, 实现杂种优势的两个基本前提是: 第一, 亲本的基因型在杂合子中必须彼此协调, 如果亲缘关系相差太远, 遗传体制互不相容, 是无法产生杂种优势的。第二, 亲本的基因群组合具有互补性, 在杂合子中它们能够相互促进, 彼此协调, 有效的控制基因的表达^[40]。

作者较支持鲍先生的上述观点。同时认为, 杂种优势的产生与生物进化过程密切相关。各个物种在其进化过程中反映了环境的影响, 所以自然选择保持了各种各样的基因型。同样的基因型在不同环境中基因表达是存在差异的。杂种优势是生物适应自然选择的一种方式, 也是自然选择作用于生物的必然结果。生命起源和生物进化过程是从无序到有序, 从低级有序到高级

有序的演化。存在于生物细胞中的基因,基因功能的体现取决于其结构和表达调控状况。如果把基因结构比作“硬件”,那么基因表达的调整就是把这些“硬件”变换成多种基因功能的“软件”和操作者。基因表达调控过程也就把一个生物的无序基因实现有序的表达。这种有序表达是生物适应一定环境和有利于自身生存的最佳基因表现。两个遗传基础不同的亲本杂交,必定存在两组基因的互作,基因之间彼此调整。这个调整过程是生物体由无序状态变为有序状态的一种“自组织过程”。基因的显性作用、超显性作用和上位性作用在自组织过程中通过基因的表达调控而实现。自组织能力是生物的本能,而自组织过程是某种基因型在一定环境条件下完成的。因此,生物为了自身的生存,不同遗传基础的个体杂交,在一定环境条件下,该杂种就会通过“自组织”来综合双亲的有利于其生存的优点。而同样的杂种在不同环境条件下,表现也就可能不同。

生物的诸多经济性状,如籽粒数、粒重、营养体和抗逆性等正好对生物生存特别重要,这就为人类利用杂种优势创造了条件。

3 结语

玉米是我国重要的粮食作物,其高产育种和杂种优势利用是育种家们普遍关心的问题。长期以来,育种家们渴望找到一种理想的方法来操纵数量性状。分子标记的出现给育种家们提供了高效新途径。

国内外关于玉米产量 QTL 的研究报道很多,尽管存在一些分歧,随着高密度分子标记技术的不断完善和基因组工作的开展,相信人们操纵主效 QTL 和解开杂种优势理论基础的时间为期不远。

参 考 文 献

- 1 Helentjaris T M, Slocum S, Wright A, et al. Construction of genetic linkage maps in maize and tomato using restriction length polymorphisms. *Theor Appl Genet*, 1986, 72: 761~769
- 2 Austin D F, Lee M. Genetic resolution and verification of quantitative trait loci for flowering and plant height with recombinant inbred lines of maize. *Genome*, 1996a, 39: 957~968
- 3 Gardiner J M, Coe E H, Melia-Hancock S, et al. Development of a core RFLP map in maize using an immortalized F₂ population. *Genetics*, 1993, 134: 917~930
- 4 Beavis W D, Grant D. A Linkage map based on information from four F₂ population of maize. *Theor Appl Genet*, 1991, 82: 636~644
- 5 Berk T G, Rocheford T R. Quantitative trait loci for flowering plant ear height and kernel traits in maize. *Crop Sci*, 1995, 35: 1542~1549
- 6 Stuber C W. Biochemical and molecular markers in plant breeding. *Plant Breeding Rev*, 1992, 9: 37~61
- 7 曹永国,戴景瑞,王国英. 玉米 RFLP 遗传图谱的构建及矮生基因定位. [博士论文]. 中国农业大学, 1998
- 8 Burr B, Burr F A. Recombinant inbreds for molecular mapping in maize; theoretic and practical considerations. *TIA*, 1991, 7: 55~60
- 9 Burr B, Burr F A, Thompson K H, et al. Gene mapping with recombinant inbreds in maize. *Genetics*, 1988, 118: 519~526
- 10 Tanksley S D. Mapping polygenes. *Anv Rev Genet*, 1993, 27: 205~233
- 11 Walsh J B, Lynch M. Mapping and Characterizing QTL in *Fundament of Quantitative Genetics*. Chap. 14. Sinauer Associates, Inc, 1996
- 12 Weissenbach J G, Gyapay G, Dib C, et al. A second-generation linkage map of the human genom.

- Nature, 1992, 359: 794~801
- 13 Chin E C, Senior M L, Shu H, et al. Maize simple repetitive DNA sequences: abundance and allele variation. *Geneom*, 1996, 39: 866~873
 - 14 Senior M L, Heun M. Mapping maize microsatellites and polymerase chain reaction confirmation of the targeted repeats using CT primer. *Genome*, 1993, 36: 884~889
 - 15 Musket T G, Davis M, Polacco M, et al. Maize probe bank. *Maize Genetics Cooperation Newsletter*, 1997, 71: 122~123
 - 16 Vos P R, Hogers R, Bleeker H, et al. AFLP: a new technique for DNA fingerprint. *Nucleic Acid Research*, 1995, 23: 4407~4414
 - 17 Stuber C W, Edwards M D, Wendel J F, et al. Molecular marker facilitated investigation of quantitative trait loci in maize: Factors influencing yield and its component traits. *Crop Sci*, 1987, 27: 639~648
 - 18 Stuber C W, Lincoln S E, Wolff D W, et al. Identification of genetic factors contributing to heterosis inbred from two elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics*, 1991, 132: 823~839
 - 19 Edwards M D, Helentjaris T, Wright S, et al. Molecular-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. VI. Analysis based on genome saturation with isozyme and restriction fragment length polymorphisms markers. *Theor Appl Genet*, 1992, 765~774
 - 20 Alber B S B, Edwards M D, Stuber C W. Isoenzymatic identification of quantitative trait loci in crosses of elite maize inbreds. *Crop Sci*, 1991, 31: 267~274
 - 21 Goldman J L, Rocheford T R, Dudley J W. Molecular markers associated with maize kernel oil concentration in an Illinois high protein and Illinois low protein cross. *Crop Sci*, 1994, 34: 908~915
 - 22 Ragot M H. Molecular markers for plant breeding: comparisons of RFLP and RAPD genotyping tests. *Theor Appl Genet*, 1993, 86: 975~984
 - 23 Austin D F, Lee M. Comparative mapping in $F_{2,3}$ and $F_{6,7}$ generation of quantitative trait loci for grain yield and yield components in maize. *Theor Appl Genet*, 1996b, 92: 817~826
 - 24 莫惠栋. 数量遗传学的新发展——数量性状基因图谱的构建和应用. *中国农业科学*, 1996, 29: 8~16
 - 25 Nienhuis J, Helentjaris T, Slooan M, et al. Restriction fragment length polymorphism analysis of loci associated with insect resistance in tomato. *Crop Sci*, 1987, 27: 797~803
 - 26 Paterson A H, Lanter E S, Hewitt J D, et al. Resolution of quantitative trait loci into Mendelian factors by using a linkage map of RFLP. *Nature*, 1988, 335: 721~726
 - 27 Keim P, Diers B W, Olson T C, et al. RFLP Mapping in soybean: association between marker loci and variation in quantitative traits. *Genetics*, 1990, 126: 735~742
 - 28 Crpta A. Identification of RFLP markers for the Ht1 gene by comparison of inbred and their Ht1 conversions. *M. N. L.*, 1989, 63: 112
 - 29 Yan San Chyi. Identification of RFLP markers for the rhm gene. *M. N. L.*, 1989, 63: 112~113
 - 30 Kam P S. Mapping the restorer gene Rf3 with RFLPs. *M. N. L.*, 1992, 66: 45
 - 31 Smith O S, Smith J S, Brown S L, et al. Similarities among a group of elite maize inbred as measured by pedigree F_1 grain yield, yield heterosis and RFLPs. *Theor Appl Genet*, 1990, 80: 833~840
 - 32 Melchinger A R, Lee M, Lankey K R, et al. Genetic diversity from restriction fragment length polymorphisms and heterosis for two diallel sets maize inbreds. *Theor Appl Genet*, 1990, 80: 488~496
 - 33 Dudley J W. Molecular markers in plant improvement: manipulation of genes affecting quantitative traits. *Crop Sci*, 1993, 35: 660~668
 - 34 Ajmone M, Castiglioni F, Fusari F, et al. Genetic diversity and its relationship to hybrid performance in maize as revealed by RFLP and AFLP marker. *Genetics*, 1992, 48: 765~774
 - 35 Zhang Q F, Zhou G P, Yang C G, et al. Molecular marker heterozygosity and hybrid performance in Indica and Japonica rice. *Theor Appl Genet*, 1996, 93: 1218~1224
 - 36 Saghai Maroof M A, Yang G P, Ahan K A, et al. Correlation between molecular marker distance and hybrid performance in US southern long rice. *Crop Sci*, 1997, 37: 145~150
 - 37 Tsaftaris A S, Kafka M. Mechanism of heterosis in crop plant. *J Crop Production*, 1998(1), 95~111
 - 38 Xiao Jinhua. Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers. *Genetics*, 1995, 140: 745~754
 - 39 鲍文奎. 机会与风险——40余年育种研究的思考. *植物杂志*, 1990, (4): 4~5
 - 40 杨金水. 杂种优势机理探讨. 作物雄性不育及杂种优势研究进展. 北京: 农业出版社, 1997