利用“永久F_2”群体定位玉米株高的QTL与杂种优势位点

汤继华[①②] 马西青[①] 滕文涛[①] 严建兵[①] 吴为人[③] 戴景瑞[①] 李建生[①*]

(① 中国农业大学国家玉米改良中心, 北京 100094; ② 河南农业大学农学院, 郑州 450002; ③ 浙江大学农学与生物技术学院, 杭州 310029. * 联系人, E-mail: lijs@163bj.com, lijiansheng@cau.edu.cn)

摘要 以我国大面积推广的优良玉米杂交种豫玉 22 的一套重组近交系为材料, 组配了含 441 个杂交组合的“永久 F_2”群体, 构建了覆盖玉米 10 条染色体的遗传连锁图谱; 利用复合区间作图法, 在“永久 F_2”和 RIL 群体中分别定位了 12 个和 10 个不同的株高 QTL, 其中有 6 个在两个群体中同时检测到. 利用中亲优势值检测到 10 个玉米株高的杂种优势位点(heterotic loci, HL), 分布于玉米的 7 条染色体上, 多数 HL 表现以超显性效应为主, 单个 HL 可解释株高杂种优势表型变异的 1.26%~8.41%. 只有少数 QTL 和 HL 具有相同的染色体位点, 说明玉米株高的表型性状和杂种优势可能由两种不同的遗传机理组成.

关键词 玉米 株高 杂种优势位点 QTL 检测

杂种优势的利用是提高农作物产量的一条主要途径, 在农业生产中发挥着重要作用[1]. 尽管杂种优势概念的提出已近一个世纪, 但人们对杂种优势的遗传机理仍知之甚少. 显性与超显性假说是杂种优势形成的两种重要假说[2~7], 其前提在于单位点的杂合性(杂种优势位点)是产生杂种优势的遗传基础, 但经典的遗传分析和实验设计难以对杂种优势位点进行有效的检测. 随着分子标记的发展, 借助饱和的遗传连锁图谱和不同的分离群体, 科研工作者可以在单位点水平上对主要农艺性状的遗传基础进行剖析, 并借助数量性状位点(QTL)的显性度分析杂种优势形成的遗传机理[8~10]; 但由于受遗传群体的局限, 已有的实验设计难以对杂种优势位点进行直接的检测. 最近Hua等人[11]报道, 利用重组近交系(recombinant inbred lines, RIL)群体进行随机成对组配构建“永久F_2”(“immortalized F_2”, IF_2)群体, 利用“IF_2”群体对水稻产量性状的杂种优势位点(heterotic loci, HL)进行检测, 为杂种优势位点的直接检测提供了一条有效的策略.

在玉米的主要农艺性状中, 株高和株型决定着种植密度, 并在一定程度上影响着玉米的增产潜力, 因此育种家对株高性状的关注仅次于产量及抗性等指标[1)]. 由于株高受主效基因和微效多基因的共同控制, 表现为典型的数量性状遗传, 而且度量比较简单, 容易获得准确的观测值, 因此许多学者对株高的遗传机制进行了大量的分析, 定位了许多与株高相关的QTL[12~19], 克隆了其中一些表现质量性状的基因, 并研究了其生理生化机制[20~22]. 同时株高具有受环境影响较小、遗传力高、杂种优势强的特点, 又是杂种优势遗传机理研究的理想性状之一[23]. 但目前多数对株高的遗传分析停留在表型性状遗传变异的研究上, 还没有对株高杂种优势位点的研究报道. 本研究利用一套“IF_2”群体对株高表型性状的QTL和杂种优势位点(HL)进行分析, 以期为阐明玉米株高的遗传机理提供理论依据.

1 材料与方法

1.1 “IF_2”群体的构建及田间鉴定

(ⅰ) 实验的基础群体. 实验所用基础群体来源于我国一个大面积推广的优良玉米杂交种豫玉 22 (综 3×87-1), 该品种是一个强优势杂交组合[24]. 2000 年从F_2分离群体中随机挑选 300 单株, 按照“单粒传”的方法连续自交至F_7代, 构建了一套包含 294 个重组近交系的遗传群体.

(ⅱ) “IF_2”群体的构建. 根据Hua等人的“IF_2”组配方案[11], 将 294 个RILs随机分成两组, 每组包含 147 个RILs, 从两组RILs中随机各选择 1 个RIL组成一个杂交组合, 然后再从剩余的RILs中各选出 1 个RIL进行组配, 依次类推, 通过一轮杂交可组配出 147 个杂交组合; 重复 3 次, 获得包含 441 个杂交组合的一套“IF_2”群体.

(ⅲ) 田间鉴定. 田间实验分别于 2003 年和

1) Tang J H, Teng W T, Ma X Q, et al. Genetic analysis of plant height using a recombinant inbred line population in maize. Euphytica, 2006 (出版中)

2004 年在中国农业大学昌平实验站(北京)、河南省浚县农业科学研究所(河南浚县)进行. 将“IF_2”群体和杂交种豫玉 22 作为实验的第一部分, 采用随机区组设计, 单行区, 3 次重复, 行长 4 m, 行间距 0.67 m, 密度 45000 株/hm^2; 在同一实验田中播种 RIL 群体与两个亲本, 实验设计同“IF_2”群体. 定义株高是指地面到雄穗顶部的高度. 玉米抽雄后对株高进行调查, 每行从第 3 株开始连续调查 10 株, 取平均值; 计算每个环境中 3 个重复的平均值用于进一步的遗传分析.

1.2 遗传图谱的构建

2002 年春在北京于大喇叭口期采集RIL群体(F_7)的叶片, –80℃冰箱中保存, 用于DNA的提取. 从玉米基因组数据库中挑选均匀覆盖玉米基因组的 846 对SSR引物, 对亲本进行多态性筛选, 选择其中 285 对共显性的SSR标记对RIL群体进行分析; “IF_2”群体的标记基因型由RIL群体的标记基因型根据组配方式推知. 利用Mapmaker version 3.0 构建RIL群体的分子遗传连锁图(LOD>3.0)[25].

1.3 数据分析

(ⅰ) QTL分析. 利用复合区间作图法[26]分别对“IF_2”和RIL 群体的株高进行QTL分析, 以单个环境中 3 个重复的平均值作为输入数据, 在$P < 0.05$ 水平下通过 1000 次随机检验(permutation), 给定每个环境中株高QTL的置信区间(LOD), 确定QTL在染色体上的相应区间.

(ⅱ) 杂种优势位点定位及效应分析. 定义中亲优势值 HV (heterosis value) = F_1 – MP, 其中 F_1 为某个“IF_2”杂交组合株高的平均值, MP 为双亲平均值. 假设在单位点水平上纯合基因位点对杂种优势没有贡献, 而杂种优势主要来自于杂合基因位点的作用, 当某个杂合基因位点株高的表型值与纯合基因位点的表型值之差达到显著水平时, 即认为存在一个 HL. 利用改良的复合区间作图法对株高的 HL 进行分析, 在 $P < 0.1$ 水平上通过 1000 次随机性检验, 给定每一环境中株高 HL 的 LOD 值, 根据每个染色体位点LOD值的大小确定是否存在HL[11].

理论上利用“IF_2”群体与相应RIL的中亲优势值检测到的HL只具有显性效应, 而在RIL群体中该位点应该只有加性效应(A). 因此可以利用某一HL的显性效应值(H)与RIL群体中相应位点的加性效应值(A)之比来估算该HL的显性度: 当$H/A = 1$ 时, 该位点表现为完全显性; 当H/A>1 时, 表现超显性; 在$0<D/A<1$ 时表现部分显性[11].

2 结果与分析

2.1 “IF_2”和 RIL 群体株高的田间表现

从表 1 可以看出, 亲本综 3 的株高在 4 个环境中的表现基本一致, 而亲本 87-1 却存在一定的差异, 如在 2003 年北京点 87-1 的株高明显高于其他环境. 杂交种豫玉 22 号的株高在 4 个环境中基本相似, 其中亲优势介于 41.48%~51.65%之间, 说明豫玉 22 在株高上具有较强的杂种优势.

RIL 群体在 4 个环境中的均值基本相似, 但在 4 个环境中均存在着较大的变异范围, 如 2003 年北京点 RIL 群体的株高变异范围为 133.37~275.00 cm, 平均株高为 205.87 cm. “IF_2”群体的株高在 4 个环境中同样存在较大的变异范围, 但在 4 个环境中的均值差异较小. 与杂交种豫玉 22 号相比, “IF_2”群体的均值则明显较低; 同时“IF_2”群体的中亲优势平均值同样明显低于杂交种豫玉 22 号的中亲优势值.

2.2 遗传连锁图谱的构建

利用在两亲本间存在多态性的 283 个 SSR 标记, 构建了包含 263 个 SSR 标记的遗传连锁图, 覆盖了玉米的 10 条染色体, 总长度为 2360.8 cM, 平均间距 8.89 cM (图 1). 由于“IF_2”群体来源于 RIL 群体, 其遗传组成与 RIL 相似, 为保证数据分析的准确性, 利用 RIL 群体的遗传连锁图对“IF_2”群体的株高进行遗传分析.

2.3 玉米株高的 QTL 定位

利用复合区间作图法, RIL 群体在 4 个环境中共

表 1 “IF_2”和 RIL 群体株高的田间表现

环境	综 3	87-1	F_1		RIL 群体		“IF_2”群体		“IF_2”群体中亲优势	
	均值/cm	均值/cm	均值/cm	中亲优势(%)	均值 a)/cm	变异范围/cm	均值 a)/cm	变异范围/cm	均值(%)	变异范围(%)
2003 年北京	179.60	208.87	274.81	41.48	205.87±27.18	133.37~275.00	253.67±17.26	199.60~303.23	23.65	3.23~51.68
2004 年北京	175.44	177.44	267.28	51.48	185.10±22.05	119.06~234.23	238.67±16.36	192.57~286.47	29.33	11.24~63.55
2003 年浚县	187.55	183.72	281.51	51.65	199.14±26.86	129.67~272.70	253.99±19.07	199.55~305.67	28.00	5.98~54.98
2004 年浚县	191.93	191.22	274.09	43.07	194.41±22.96	124.63~250.90	248.97±16.37	204.00~293.00	28.60	11.90~54.40

a) 平均值 ± 标准误差

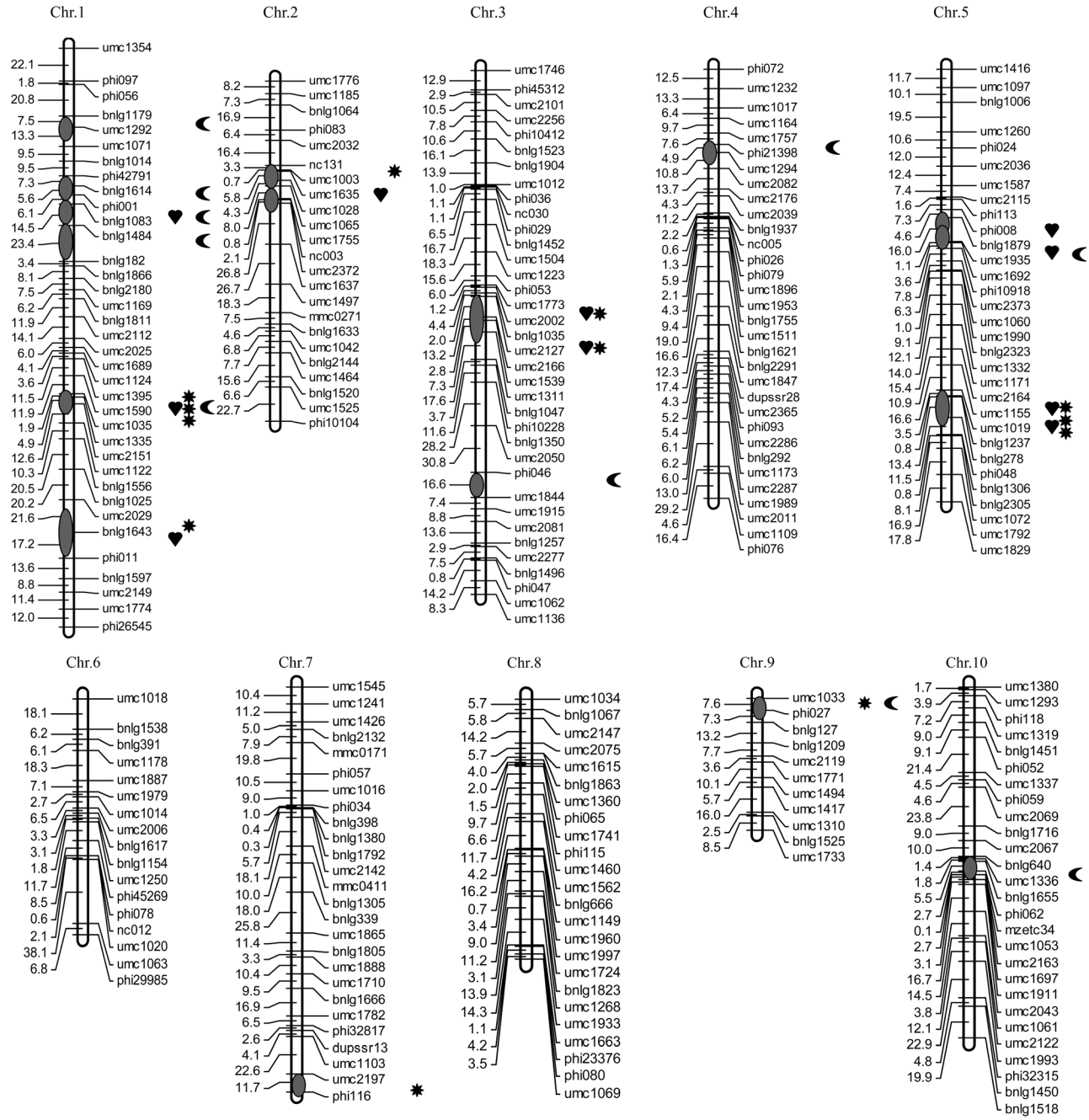


图 1 玉米株高杂种优势位点和 QTL 在染色体上的分布

♥, RIL 群体检测到的株高 QTL; ✸, "IF_2"群体检测到的株高 QTL; ☾, "IF_2"群体检测到的株高的杂种优势位点

定位了 21 个株高的 QTL (表 2, 图 1), 有些 QTL 在多个环境中同时检测到, 因此共检测到 10 个不同位点的 QTL, 分布于第 1, 2, 3 和 5 染色体上, 其中 *qPH1b*, *qPH2b*, *qPH5b* 在 4 个环境中同时检测到. 第 1 染色体上的 *qPH1b* 可解释 4 个环境中 RIL 群体株高表型变异的 19.41%, 13.75%, 9.91%和 17.52%, 可使株高分别增加 12.48, 8.39, 8.6 和 9.86 cm, 由来自 87-1 的位点起增效作用. 第 2 染色体上的 *qPH2b* 具有较大的遗传效应, 可解释 4 个环境中 RIL 群体株高表型变异的 17.43%, 14.47%, 27.36%和 15.66%, 可使株高分别增加 11.34, 8.53, 14.18 和 9.20 cm, 是一个主效的 QTL, 由来自 87-1 的位点起增效作用. 在 4 个不同环

表 2 RIL 群体中检测到的株高 QTL

环境	QTL	标记区间	LOD[a)]	A[b)]	R^2[c)]
2003 年北京	*qPH1b*	umc2151~umc1122	10.83	−12.5	19.41
	qPH2b	umc2372~umc1497	4.15	−11.6	17.34
	qPH3b	umc1539~umc1311	4.5	7.26	6.77
	qPH5b	phi109188~umc1060	6.1	−8.14	8.48
	qPH5d	phi048~bnlg2305	3.9	−7.36	7
	qPH5e	umc1072~umc1792	4.3	−6.77	5.94
2004 年北京	*qPH1b*	umc2151~umc1122	6.9	−8.39	13.75
	qPH1e	umc2029~phi011	4.9	−7.88	12.35
	qPH2b	umc2372~umc1497	4.2	−8.53	14.47
	qPH3a	umc2127~umc1539	4.5	6.61	8.81
	qPH5b	phi109188~umc1060	4.3	−5.07	5.14
2003 年浚县	*qPH1a*	phi001~bnlg1484	3.8	−6.19	5.27
	qPH1b	umc2151~umc1122	4.9	−8.6	9.91
	qPH2b	umc2372~umc1497	4.5	−14.2	27.36
	qPH3b	umc1539~umc1311	7	9	11.17
	qPH5a	bnlg1879~umc1935	6.1	−10.3	14.59
	qPH5b	phi109188~umc2373	3.5	−6.63	5.09
2004 年浚县	*qPH1b*	umc2151~bnlg1556	8.4	−9.86	17.52
	qPH2b	umc1539~umc1497	4	−9.2	15.66
	qPH3a	umc2177~umc1539	7.3	7.68	10.93
	qPH5b	phi109188~umc2373	5.4	−6.29	7.32

a) QTL 置信区间; b) 加性效应; c) 贡献率

境中检测到 QTL 的总效应可分别占 RIL 群体株高总变异的 64.94%, 54.52%, 73.39%和 51.43%.

“IF_2”群体在 4 个环境中检测到 12 个不同位点的株高 QTL (表 3, 图 1), 分布于玉米的 6 条染色体上, 其中第 1 染色体上的 *qPH1b* 在 4 个环境中同时检测到, 可解释“IF_2”群体株高表型变异的 21.62%, 5.94%, 5.41%和 8.07%, 使株高分别增加 15.83, 6.95, 7.18 和 8.21 cm; 而位于第 3 染色体上的 *qPH3a* 在 3 个环境中同时检测到, 可分别解释“IF_2”群体株高表型变异的 5.73%, 5.12%和 9.98%; 第 5 染色体上的两个 QTL *qPH5c* 和 *qPH5d* 分别在 3 个环境中同时检测到. 在检测到的 12 个不同位点的 QTL 中, 有 4 个来自综 3 的位点起增效作用, 8 个来自 87-1 的位点起增效作用. 在 4 个不同环境中检测到 QTL 的总效应可分别解释“IF_2”群体株高总变异的 52.68%, 33.51%, 51.28%和 51.07%.

在“IF_2”和 RIL 群体分别检测到的株高 QTL 中, 有 6 个 QTL 在两个群体中同时检测到, 但在“IF_2”群体中检测到的 QTL 数目要多于 RIL 群体, 因此“IF_2”群体比 RIL 群体具有相对较高的 QTL 检测效率.

2.4 玉米株高 HL 定位及效应分析

利用改良的复合区间作图法, 在 4 个环境中共检测到 10 个不同位点的株高 HL, 分布于第 1, 3, 4, 5 和 9 染色体上(表 4, 图 1), 其中第 1 染色体上的 *qPHH1e* 在 3 个环境中同时检测到, 位于标记 umc2151 ~ umc1122 之间, 可解释“IF_2”群体株高杂种优势表型变异的 8.63%, 3.67%和 3.91%, 该位点在杂合状态下可使株高分别增加 8.1, 5.51 和 4.58 cm. 第 1 染色体上的另外一个杂种优势位点 *qPHH1a*, 在浚县点两年间同时检测到, 可分别解释浚县点两年间株高中亲优势表型变异的 1.29%和 1.80%, 在杂合状态下可使株高增加 3.76 和 3.25 cm; 而位于第 9 染色体上的 *qPPH9* 也在浚县点两年间同时检测到, 可分别解释两年间株高中亲优势表型变异的 0.95%和 2.00%, 在杂合状态下可使株高分别增加 3.64 和 3.59 cm. 然而位于第 1 条染色体上的 *qPPH1b* 在杂合状态下可使株高降低 3.20 cm. 4 个环境中检测到 HL 位点的总效应可分别解释株高杂种优势表型变异的 8.63%, 16.33%, 5.91%和 10.31%.

在检测到的 10 个株高的HL中, 只有*qPHH1e*表现为部分显性, 其余 9 个HL均表现为超显性效应, 说明在单位点水平上, 超显性和部分显性对杂种优势都具有作用, 但比较而言, 超显性对杂种优势的贡献要大于部分显性的效应, 该结论与Lu等人[8]利用玉米的随机交配群体对产量性状杂种优势分析的结果相似.

3 讨论

在遗传研究所利用的分离群体中, F_2 是一种理想的分离群体, 群体内杂合与纯合基因型同时存在, 可

表 3 在“IF_2”群体检测到的株高 QTL

	QTL	标记区间	LOD[a)]	A[b)]	D[c)]	R^2[d)]	D/A	基因效应[e)]
2003 年北京	*qPH1b*	umc2151~umc1122	18.48	−15.83	1.57	21.62	−0.10	A
	qPH1d	umc1122~bnlg1556	10.46	−13.23	4.18	11.66	−0.32	PD
	qPH5c	bnlg278~phi048	8.83	−8.01	4.03	9.42	−0.50	PD
	qPH5d	phi048~bnlg1306	9.00	−8.75	6.15	9.98	−0.70	PD
2004 年北京	*qPH1b*	umc2151~umc1122	4.89	−6.95	2.56	5.94	−0.37	PD
	qPH1d	umc1122~bnlg1556	4.33	−6.62	1.03	4.8	−0.16	A
	qPH1e	umc2029~bnlg1643	4.97	−6.63	0.62	4.97	−0.09	A
	qPH3a	umc2127~umc1539	6.02	5.68	0.10	5.73	0.02	A
	qPH5b	umc1155~umc1019	5.20	−6.93	4.50	6.00	−0.65	PD
	qPH5d	phi048~bnlg1306	5.04	−7.09	2.59	6.07	−0.37	PD
2003 年浚县	*qPH1c*	umc1590~umc1035	8.84	−9.52	−1.72	8.49	0.18	A
	qPH1b	umc2151~umc1122	6.27	−7.18	1.56	5.41	−0.22	PD
	qPH1e	umc2029~bnlg1643	5.17	−8.26	4.03	6.67	−0.49	PD
	qPH3a	umc2127~umc1539	5.17	5.67	1.91	5.12	0.34	PD
	qPH3b	bnlg1539~umc1311	4.87	5.78	1.44	5.29	0.25	PD
	qPH5b	phi109183~umc2373	6.48	−7.27	0.04	5.39	−0.01	A
	qPH5c	bnlg278~phi048	11.83	−10.23	6.06	11.41	−0.59	PD
	qPH9	umc1033~bnlg127	4.35	4.89	0.97	3.50	0.20	A
2004 年浚县	*qPH1b*	umc2151~umc1122	8.04	−8.21	0.44	8.07	−0.05	A
	qPH1e	umc2029~bnlg1643	5.01	−5.34	−1.28	4.86	0.24	PD
	qPH2a	nc131~umc1003	6.01	−7.61	4.54	5.1	−0.60	PD
	qPH3a	umc2127~umc1539	11.47	6.67	1.64	9.98	0.25	PD
	qPH5c	bnlg278~phi048	9.05	−7.15	3.35	8.55	−0.47	PD
	qPH5d	phi048~bnlg1306	8.90	−7.61	4.55	8.74	−0.60	PD
	qPH7	umc2197~phi116	6.22	4.76	1.79	5.77	0.38	PD

a) QTL 的置信区间; b) 加性效应; c) 显性效应; d) 贡献率; e) 基因型效应: A, 加性(D/A = 0~0.2); PD, 部分显性(D/A = 0.21~0.80); D, 显性(D/A = 0.81~1.20); OD, 超显性(D/A > 1.20)

表 4 “IF_2”群体检测到的玉米株高杂种优势位点(HL)

环境	杂种优势位点	标记区间	LOD[a)]	H[b)]	R^2[c)]	A[d)]	H/A	基因效应[e)]
2003 年北京	*qPHH1e*	umc2151~umc1122	3.65	8.10	8.63	−10.23	−0.79	PD
	qPHH1b	bnlg1614~phi001	3.22	−3.20	1.62	−2.87	1.11	OD
	qPHH1c	phi001~bnlg1083	5.71	4.49	3.58	−2.78	−1.62	OD
2004 年北京	*qPHH1e*	umc2151~umc1122	4.00	4.58	3.91	−6.67	−0.69	PD
	qPHH4	phi213984~umc2082	3.88	5.25	3.09	1.75	3.00	OD
	qPHH5	phi109188~umc2373	4.23	3.51	2.23	−3.48	−1.01	OD
	qPHH10	bnlg1655~phi062	3.38	3.62	1.90	0.31	11.74	OD
2003 年浚县	*qPHH1a*	bnlg1179~unc1292	3.17	3.76	1.29	2.03	1.85	OD
	qPHH1e	umc2151~umc1122	4.82	5.51	3.67	−6.53	−0.84	PD
	qPHH9	phi027~bnlg1209	4.56	3.64	0.95	−0.57	−6.35	OD
2004 年浚县	*qPHH1a*	bnlg1179~unc1292	3.31	3.25	1.80	1.52	2.14	OD
	qPHH1d	bnlg1484~bnlg182	4.17	4.18	1.50	−0.64	−6.55	OD
	qPHH3	phi046~umc1844	3.12	5.55	2.55	2.26	2.45	OD
	qPHH4	phi213984~umc2082	3.93	4.19	2.46	1.48	2.84	OD
	qPHH9	phi027~bnlg1209	3.41	3.59	2.00	0.34	10.49	OD

a) 显性效应; b) 贡献率; c) HL 的置信区间; d) RIL 群体中检测到杂种优势位点的加性效应值; e) 基因型效应: PD, 部分显性(0< H/A<1); D, 完全显性(H/A = 1); OD, 超显性(H/A >1)

以分析基因的加性和显性效应, 但由于F_2 群体的每个基因型只有一个个体, 不能进行多年多点实验以取得准确的观测值; 与之相比, 每个“IF_2”杂交组合的基因型相当于F_2 群体的一个单株, 而“IF_2”群体的每一个杂交组合由两个RILs杂交而来, 因此可以组配出足量的种子满足多年多点实验, 以取得准确的表型观测值. “IF_2”群体的另一个优点是可以直接对杂种优势位点进行检测. 此外, “IF_2”群体还具有不需要对该群体的基因型进行直接分析的优点[11]. 然而由于RILs的生育期存在较大的差异, 将会导致个别杂交组合的组配比较困难; 同时对小麦、水稻等自花授粉作物而言, “IF_2”群体的组配难度更大, 需要借助分子标记对“IF_2”的真伪在室内进行鉴定.

在本研究检测到的株高 QTL 和 HL 中, 有 3 个 HL 与“IF_2”群体检测到的 QTL 具有相同的染色体区间(图 1), 即 HL *qPHH1e*, *qPHH5* 和 *qPHH9* 与“IF_2”群体中检

测到的 QTL *qPH1b*, *qPH5*, *qPH9* 具有相同的染色体区间, 分别占 IF_2 群体中检测到 QTL 的 25%和 HL 的 30%, 多数株高的 HL 与 QTL 在染色体上的区间并不一致, 说明株高的表型性状与杂种优势可能有两种不同的遗传机制控制. 同时在相同的染色体区间中, HL 和 QTL 的显性度也存在一定的差异, 如 HL *qPHH1e* 表现为部分显性效应, *qPHH5* 和 *qPHH9* 表现为超显性效应, 而对应的 QTL 则表现为部分显性和加性效应, 没有检测到超显性效应的 QTL, 出现这种现象的可能原因是由于 HL 的效应值较小, 而该位点的加性效应值较大, 加性效应在一定程度上会掩盖显性效应造成的.

杂种优势是一种复杂的遗传现象, 显性和超显性是对杂种优势形成的两种重要假说[2~7], 而HL存在与否是显性和超显性假说成立与否的理论基础. Hua等人[11]首先利用"IF_2"群体检测到了水稻产量及其相关性状的 HL, 发现单位点水平上的部分显性、完全显性和超显性在杂种优势形成过程中均具有重要作用. 我们在研究中同样检测到了 10 个不同位点株高的HL, 为显性和超显性假说的成立提供了有力的证据.

在不同环境中检测到的玉米株高HL的总效应, 只能解释该"IF_2"群体株高中亲优势值的 5.91%~16.33%, 即检测到的HL只能解释株高杂种优势的一部分表型变异, 因此在杂种优势形成中可能还存在其他的遗传机制, 近年来越来越多的实验证明上位性在杂种优势形成中具有重要作用[27~30], 因此还需要对上位性在株高杂种优势形成的作用进行进一步的分析.

致谢 本工作为国家重点基础研究发展计划(批准号: 2001CB10801)和国家高技术研究发展计划(批准号: 2002AA207008)资助项目.

参 考 文 献

1 Duvick D N. Heterosis: Feeding people and protecting natural resources. In: Coors J G, Pandey S, eds. Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. Wisconsin: Am Soc Agron, Crop Sci Soc Am, Soil Sci Soc Am, Inc, 1999. 19—29
2 Bruce A B. The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. Science, 1910, 32: 627—628
3 Davenport C B. Degeneration albinism and inbreeding. Science, 1908, 28: 454—455
4 East E M. Heterosis. Genetics, 1936, 21: 375—397
5 Keeble F, Pellew C. The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (Pisum sativum). Genetics, 1910, 1: 47—56
6 Jones D F. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. Genetics, 1917, 2: 466—479
7 Shull G H. The composition of a field of maize. Am Breeders Assoc Rep, 1908, 4: 196—301
8 Lu H, Romero-Severson J, Bernarbo R. Genetic basis of heterosis explored by simple sequence repeat markers in a random-mated maize population. Theor Appl Genet, 2003, 107: 494—502[DOI]
9 Stuber C W, Lincoln S E, Wolff H T, et al. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from elite maize inbred lines using molecular markers. Genetics, 1992, 132(11): 823—839
10 Xiao J H, Li J M, Yuan L P, et al. Dominance is the major genetic basis of the heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers. Genetics, 1995, 140: 745—754
11 Hua J P, Xing Y Z, Wu W R, et al. Single-locus heterotic effects and dominance by dominance interaction can adequately explain the genetic basis of heterosis in an elite hybrid. Proc Natl Acad Sci USA, 2003, 100(5): 2574—2579[DOI]
12 Austin D F, Lee M, Veldboom L R. Genetic mapping in maize with hybrid progeny across testers and generations: Plant height and flowering. Theor Appl Genet, 2001, 102: 163—176[DOI]
13 Beavis W D, Grant D, Albertsen M, et al. Quantitative trait loci for plant height in four maize populations and their associations with qualitative genetic loci. Theor Appl Genet, 1991, 83: 141—145[DOI]
14 Berke T, Rocheford T. Quantitative trait loci for flowering, plant and ear height, and kernel traits in maize. Crop Sci, 1995, 35: 1542—1549
15 曹永国, 王国英, 王守才, 等. 玉米 RFLP 遗传图谱的构建及矮生基因定位. 科学通报, 1999, 40: 2178—2182
16 Lance R, Lee M. Genetic mapping of quantitative trait loci in maize in stress and nonstress environments:II. Plant height and flowering. Crop Sci, 1996, 44(20): 1320—1327
17 Lin Y R, Schertz K F, Paterson A H. Comparative analysis of QTL affecting plant height and maturity across in poaceae, in reference to an interspecific sorghum population. Gnentics, 1995, 141(1): 391—411
18 Veldboom L R, Lee M. Genetic mapping of quantitative trait loci in maize in stress and nonstress environments: Ⅱ. Plant height and flowering. Crop Sci, 1996, 36: 1320—1327
19 Lübberstedt T, Melchinger A E, Schön C C, et al. QTL mapping in testcrosses of European flint lines of maize Ⅰ. Comparison of different testers for forage yield traits. Crop Sci, 1997, 37: 921—931
20 Bensen R J, Johal G S, Crane V C, et al. Cloning and characterization of the maize *An1* gene. Plant Cell, 1995, 7(1): 75—84[DOI]
21 Spray C R, Kobayashi M, Suzuki Y, et al. The *dwarf-1*(*d1*) mutant of *Zea Mays* blocks three steps in the gibberellin-biosynthetic pathway. Proc Natl Acad Sci USA, 1996, 93(19): 10515—10518[DOI]
22 Winkler R G, Helentjaris T. The maize *dwarf3* gene encodes a cytochrome P450-mediated early step in Gibberellin biosynthesis. Plant Cell, 1995, 7(8): 1307—1317[DOI]
23 严建兵, 汤华, 黄宜勤, 等. 不同发育时期玉米株高 QTL 的动态分析. 科学通报, 2003, 48(18): 1959—1964
24 汤华, 黄益勤, 严建兵, 等. 玉米优良杂交种豫玉 22 产量性状的遗传分析. 作物学报, 2004, 30(9): 922—926
25 Lincoln S, Daly M, Lander E. Mapping genetic mapping with MAPMAKER/EXP3.0. Cambridge: Whitehead institute Technical Repot, 1992
26 Zeng Z B. Precision mapping of quantitative trait loci. Genetics, 1994, 136: 1457—1468
27 Li Z K, Luo L J, Mei H W, et al. Overdominance epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. Ⅰ. Biomass and grain yield. Genetics, 2001, 158: 1737—1753
28 Mei H W, Li Z K, Shu Q Y, et al. Gene actions of QTL affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two backcross population. Theor Appl Genet, 2005, 110: 649—659[DOI]
29 Xing Y Z, Tan Y F, Hua J P, et al. Characterization of the main effects, epistatic effects and their environmental interactions of QTLs on the genetic basis of yield traits in rice. Theor Appl Genet, 2002, 105(2-3): 248—257[DOI]
30 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[DOI]

(2006-10-15 收稿, 2006-11-21 接受)