

## 评述与展望

### Review and Progress

## 水稻杂种优势分子遗传基础的研究进展

翟荣荣<sup>✉</sup>, 冯跃<sup>✉</sup>, 曹立勇<sup>✉</sup>, 程式华<sup>✉</sup>

中国水稻研究所, 水稻生物学国家重点实验室, 杭州, 310006

✉ 通讯作者: caolygcf@mail.hz.zj.cn, shcheng@mail.hz.zj.cn; ✉ 作者

分子植物育种, 2011 年, 第 9 卷, 第 50 篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0050

收稿日期: 2011 年 02 月 21 日

接受日期: 2011 年 04 月 18 日

发表日期: 2011 年 04 月 26 日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放获取论文。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:

翟荣荣等, 2011, 水稻杂种优势分子遗传基础的研究进展, 分子植物育种 Vol.9 No.50 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0050)

**摘要** 杂种优势是一种普遍存在的生物学现象。20 世纪 70 年代以来, 水稻杂种优势的广泛利用促进了其产量的明显提高, 与杂种优势的利用相比, 水稻杂种优势分子遗传基础的研究尚处于探索阶段。分子标记技术的应用和发展为杂种优势的遗传解释注入了新的内容, 证实显性、超显性和上位性对杂种优势均有所贡献。本文从杂种优势与 QTL 效应、基因差异表达、表观遗传调控、等位基因变异等方面的关系对水稻杂种优势的分子遗传基础进行了阐述, 并列举了部分理论的分子证据。进一步讨论了水稻杂种优势分子遗传基础研究的技术手段, 以期为深入开展水稻杂种优势的分子机制研究提供参考。

**关键词** 水稻; 杂种优势; 分子遗传基础

## Research Progress of Molecular Genetic Basis of Heterosis in Rice

Zhai Rongrong<sup>✉</sup>, Feng Yue<sup>✉</sup>, Cao Liyong<sup>✉</sup>, Cheng Shihua<sup>✉</sup>

National Center for Rice Improvement, China National Research Institute, Hangzhou, 310006, P.R. China

✉ Corresponding author, caolygcf@mail.hz.zj.cn, shcheng@mail.hz.zj.cn; ✉ Authors

**Abstract** Heterosis is a universal biological phenomenon. The extensive use of heterosis has significantly increased the rice yield since the 1970s. Relative to the use of rice heterosis, the molecular genetic basis of heterosis is still in the exploratory stage. The application and development of molecular markers injected new content for heterosis, and confirmed dominance, overdominance and epistasis all had contribution to heterosis. In this paper, the molecular genetic basis of heterosis in rice was stated in relation to QTL effect, differences in gene expression, epigenetic regulation and allelic variation to explain the possible causes of heterosis, and molecular evidences to some theories were listed. Technical methods for studies on molecular genetic basis of heterosis in rice were further discussed in order to provide references for deep research.

**Keywords** Rice; Heterosis; Molecular genetic basis

### 研究背景

杂种优势指两个遗传组成不同的亲本杂交产生的杂种一代在生长势、生活力、繁殖力、抗逆性、适应性、产量和品质诸方面优于双亲的现象。Shull (1908) 第一次提出杂种优势的概念。随后人们发现杂种优势是一种普遍的生物学现象, 从植物到动物甚至微生物, 都存在杂种优势。自 20 世纪 30 年代人们在生产上应用杂交玉米取得高产以来, 杂种优势在农作物生产上开始了大规模应用。杂种优势的广泛利用使作物产量明显提高, 增产幅度为 15%~50% (Duvick, 1999)。在水稻中, 杂种优势的应用领先于其理论研究, 利用杂种杂种优势为保障我国的粮食安全作出了巨大贡献。20 世纪 80 年代

以来, 随着分子生物学技术和试验手段的完善, 各种分子标记技术、差异表达技术及蛋白质组技术被应用于杂种优势的机理研究中, 试图从基因组差异、基因组功能和蛋白质组水平阐明引起杂种优势的遗传学基础, 水稻杂种优势的分子遗传基础取得了很大进展。

### 1 水稻杂种优势利用历史

水稻是世界上主要的粮食作物, 1926 年 Jones 第一次提出水稻具有杂种优势, 但没有得到真正重视。1964 年, 袁隆平率先在中国开展水稻雄性不育研究, 并提出通过选育雄性不育系、雄性不育保持系和雄性不育恢复系的三系法途径来利用水稻的

杂种优势。1970年, 袁隆平的助手李必湖与冯克珊在海南岛崖县找到野生稻(*O. rufipogon*)雄性不育株(简称野败), 为培育杂交水稻打开了突破口。

随后开展了水稻杂种优势利用的全国协作研究, 于1973年实现三系配套, 1974年选配出强优势粳型杂交水稻组合并试种成功, 1975年攻克制种技术关, 1976年开始大面积推广。至此, 水稻杂种优势利用的梦想终于在我国水稻科学家的孜孜追求中变成现实。这是我国水稻育种研究出现了继矮化育种之后的第二次突破, 成为世界上第一个成功利用水稻杂种优势的国家。在三系杂交水稻研究的同时, 湖北石明松1973年在湖北沔阳县(现名仙桃市)沙湖原种场一季晚粳农垦58大田中发现了3株雄性不育株, 进而经过研究, 育成农垦58S。在此基础上提出利用自然两用系的设想, 从此我国便开始了水稻两系法杂种优势利用的新探索, 并于80年代末成功选育出两系杂交稻。有研究表明(Mir, 2002), 每平方米野生稻仅生长几百个颖花, 普通的水稻生长 $4.0 \times 10^4$ 个颖花, 而杂交稻能生长 $5.2 \times 10^4$ 个个颖花, 一般我国杂交水稻单产比常规品种增加20%~30%, 由此可见, 杂种优势利用已经成为提高水稻产量的一项有效措施, 杂交水稻的推广有效缓解了人类的饥饿问题和粮食危机。在杂种优势利用的同时, 水稻杂种优势理论研究也取得了重大进展。

## 2 杂种优势的遗传基础

### 2.1 杂种优势的遗传假说

尽管杂种优势在一个世纪前就被发现, 许多学者提出多个假说来解释这一现象, 但有关杂种优势的遗传基础, 理论上并没有形成一致的认识。关于杂种优势的遗传基础主要有以下几个假说:

显性假说和超显性假说是杂种优势两种代表性假说。显性假说认为来自一个亲本的显性有利基因遮盖了来自另一个亲本的隐性有害基因, 从而使杂种个体表现出优势。超显性假说认为杂种优势来源于双亲基因型异质结合所引起的等位基因间的有利互作。显性假说和超显性假说都是基于遗传学

单基因理论, 无法对杂种优势的遗传基础得出全面的认识, 因此又提出了第三种假设即上位性假说。上位性假说是基于不同基因座位的优势基因间的互作, 认为非等位基因间的互作使得杂种 $F_1$ 的表现优于双亲。这几种理论统治了100多年, 但当人们将杂种优势表现归因于其中的某一类时, 却得不到一致的结果, 因此, 显性、超显性和各种形式的上位性效应在杂种优势的遗传基础中可能不是唯一存在的, 而是存在一个网络状的互作效应。

### 2.2 QTL定位与水稻杂种优势

与分子标记技术相比, QTL定位方法的建立为杂种优势机理研究从全基因组杂合性深入到QTL杂合度及互作方式与杂种优势表现奠定了基础。通过研究控制数量性状的单个QTL的作用及其QTL间的互作方式与杂种优势的关系也为显性假说、超显性假说和上位性假说提供了分子依据。由于研究材料和方法的不同, 对杂种优势遗传基础的理解存在分歧, 再次说明杂种优势复杂的分子机制(表1)。

由于与杂种优势相关的表型间存在复杂的互作, 虽然已经定位了一些与水稻杂种优势相关的效应值较高的QTL, 但很少有克隆相关基因的报道。*qGY-1*成为首个被克隆的与水稻产量杂种优势相关的QTL(He et al., 2006)出现这种现象主要是因为重组自交系群体、回交群体及 $F_2$ 群体均因上位性互作效应的存在, 不能分离控制杂种优势的单个基因位点, 难以实现QTL的克隆。QTL的克隆需要根据分离群体的信息建立近等基因系, 而基因渗入系则是实现这一目标的理想群体(Lippman and Zamir, 2006), 它可以在同一遗传背景中比较不同染色体片段的杂种优势效应, 可以用于精细定位和克隆杂种优势相关QTL(Frary et al., 2000; Fridman et al., 2004)。Kubo等(1999)首次构建了水稻籼粳亚种间全基因组基因渗入系, 为检测与亚种间杂种优势有关的基因座提供了材料。余传元等(2008)也利用基因渗入系研究了水稻籼粳交亚种产量性状的杂种优势, 结果表明, 产量和产量构成性状的亚种间杂种优势水平在染色体片段上存在显著的差异。

表 1 QTL 分析所显示的水稻杂种优势的遗传基础

Table 1 QTL analysis of the genetic basis of heterosis in rice

组合类型 Combinations	组合名称 Name	群体类型 Population type	基因效应 Genetic effect	参考文献 References
籼粳交 Cross between <i>Indica</i> and <i>Japonica</i>	9024/LH422	RIL 群体, 双回交群体 RIL population, Double backcross population	显性 Dominance	Xiao et al., 1995
籼籼交 Cross between <i>Indica</i> and <i>Indica</i>	Zhenshan97/Minghui63	F <sub>2,3</sub> 群体 F <sub>2,3</sub> population	超显性, 上位性 Over-dominance, Epitasis	Yu et al., 1997
籼粳交 Cross between <i>Indica</i> and <i>Japonica</i>	Teqing/Lemont	F <sub>2,4</sub> 群体 F <sub>2,4</sub> population	上位性 Epitasis	Li et al., 1997
籼籼交 Cross between <i>Indica</i> and <i>Indica</i>	Zhenshan97/Minghui63	F <sub>2</sub> 群体亚群体 F <sub>2</sub> sub-population	超显性 Over-dominance	Zhuang et al., 2000
籼籼交 Cross between <i>Indica</i> and <i>Indica</i>	Xieqingzao/Miyang46			Zhuang et al., 2001
籼粳交 Cross between <i>Indica</i> and <i>Japonica</i>	Teqing/Lemont	重组自交系, 双回交群体, 双测交群体 RIL population, Double backcross population, Double testcross population	超显性, 上位性 Over-dominance, Epitasis	Li et al., 2001 Luo et al., 2001
籼籼交 Cross between <i>Indica</i> and <i>Indica</i>	Zhenshan97/Minghui63	永久 F <sub>2</sub> 群体 IF <sub>2</sub> population	上位性 Epitasis	Hua et al., 2003
籼籼交 Cross between <i>Indica</i> and <i>Indica</i>	Zhenshan97/Minghui63	永久 F <sub>2</sub> 群 IF <sub>2</sub> population	上位性 Epitasis	Gao et al., 2007
籼粳交 Cross between <i>Indica</i> and <i>Japonica</i>	9024/LH422	重组自交系, 双测交群体 RIL population, Double testcross population	超显性, 上位性 Over-dominance, Epitasis	Li et al., 2008
籼籼交 Cross between <i>Indica</i> and <i>Indica</i>	Zhenshan97/Minghui63			
籼粳交 Cross between <i>Indica</i> and <i>Japonica</i>	93-11/DT713	重组自交系, 双回交群体 RIL population, Double backcross population	上位性 Epitasis	Luo et al., 2009

### 3 水稻杂种优势的分子基础

#### 3.1 基因差异表达与水稻杂种优势

近年来对杂种优势分子机理的研究成为一个热点, 为更加有效地利用杂种优势, 人们正在努力阐释杂种优势形成的分子遗传基础。继分子标记技术之后, mRNA 差异显示技术为杂种优势研究提供了一条新的途径。Xiong 等(1998)利用差异显示技术研究了 8 个水稻品种及其配组的 28 个杂交种, 结果表明, 单亲沉默表达与杂种优势呈正相关, 而 F<sub>1</sub> 特异表达与杂种优势呈负相关, 其他表达类型与杂

种优势不相关。Bao 等(2005)利用 SAGE(基因表达序列分析)技术对两优培九及双亲的叶片、根系及稻穗进行杂种优势研究, 表明在两优培九中表现上调的基因大部分与叶片光合作用、根系对氮素的吸收及根系和稻穗的快速生长有关, 表现下调的基因中存在编码与光呼吸有关的关键酶—丙氨酸转氨酶的基因。

基因芯片是最早问世的生物芯片, 是一种能从全基因组水平上研究基因表达的高通量技术, 具有高效率、低消耗、大通量、高精度以及能平行对照

研究等特点, 被广泛用于杂种优势研究。邢俊杰等(2005)利用基因芯片技术分析了杂种优势的分子机理, 表明差异表达基因涉及代谢、发育、运输和蛋白质修饰等多种功能, 但其中大部分基因的功能尚未知。Wei 等(2009)对 93-11、培矮 64s 及两优培九的苗期、分蘖期叶片, 拔节期、抽穗期、开花期和灌浆期的剑叶, 灌浆期的稻穗进行了全基因组范围内基因芯片分析, 结果表明有 10.6% 的基因为差异表达基因, 并将差异表达基因(DG)分为亲本间差异表达基因(DG<sub>pp</sub>)和亲本与 F<sub>1</sub> 差异表达基因(DG<sub>HP</sub>), 与 DG<sub>pp</sub> 相比, DG<sub>HP</sub> 更多涉及能量代谢和转运过程。另外将 DG 与产量性状相关 QTLs 进行了比较, 提供了与产量杂种优势相关的潜在基因。

另一方面, 基于蛋白质水平分析水稻杂种优势的研究也已经成为国内外研究的热点之一。大量的研究表明杂种 F<sub>1</sub> 与两亲本在基因表达水平上存在差异, 但是转录并不是基因表达的最后环节, mRNA 水平的变化并不能反映蛋白质水平, 许多对 mRNA 表达水平与蛋白质丰度的比较研究发现, 二者之间的相关性很低(Lichtinghagen et al., 2002; Yan et al., 2006)。从理论上说, 蛋白质是基因表达的最终产物, 也是基因功能的直接执行者, 蛋白质水平上的研究, 能更清楚地了解杂种优势与基因表达调控的关系(Xie et al., 2006)。Xie 等(2006)对超级稻两优培九及其亲本籼稻 93-11 与培矮 64s 的胚乳与胚蛋白质组进行了初步研究, 获得明显差异的蛋白质点有 59 个, 其中 18 个为杂种与父本共有, 12 个为杂种与母本共有。采用 MALDI-TOF-MS 对其中 19 个蛋白质点得到了可靠的鉴定。结果显示差异蛋白质多数为早期胚胎发育蛋白或存在于萌发及苗期的胚轴中(水稻籼粳交杂种优势蛋白质)。王经源等(2008)采用荧光差异凝胶电泳、双向电泳和 MALDI-TOF-MS 技术, 对强优势杂交稻汕优 63 及其亲本的胚、苗期第 3 叶和根系的蛋白质进行比较, 研究表明差异表达的胚蛋白主要呈加性表达, 叶片和根中差异蛋白表现不同程度的非加性表达。Wang 等(2008)利用双向电泳和 MALDI-TOF-MS 技术对两优培九及双亲进行比较, 发现 54 个差异表达蛋白, 涉及营养贮藏, 胁迫反应和代谢等, 并结合转录表达数据, 找到 28 个共同的与杂种优势相关的差异表达基因, 这些差异表达基因大部分是在结构

上存在多个拷贝的共生同源基因, 在蛋白质编码区域几乎没有差异, 而在调节区域存在大量的缺失和碱基替换。

由于不同的研究利用了不同的物种, 物种内不同的自交系, 不同的组织或不同的平台技术, 试验的结果存在一定的差异。大量的研究表明(Li et al., 2009; Riddle et al., 2010), 杂种中差异表达的基因没有明显的一致性, 然而一些非加性表达的基因与杂种表现出的优势存在相关性。Birchler 和 Veitia(2010)也指出如果亲本存在较大的遗传差异, 杂种中基因的表达便存在较大的差异, 但是其中是否存在因果关系尚不清楚。

### 3.2 表观遗传调控与水稻杂种优势

杂种优势形成的必要条件是父母本之间存在差异。这种差异包括双亲之间的基因型差异, 也包括基因表达调控的差异。表观遗传调控是指 DNA 序列不发生改变所导致的基因表达水平变化, 这种现象在动植物和微生物细胞发育和增殖过程中普遍存在。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在表达调控方面的差异。表观遗传调控可以从 DNA 修饰、蛋白质修饰和非编码 RNA 调控三个层次调节基因表达(黄毅等, 2006)。DNA 修饰主要是甲基化修饰, 研究表明, DNA 甲基化可能在杂种优势形成过程中起重要作用。Xiong 等(1999)采用甲基化敏感扩增多态(MSAP)方法分析了甲基化程度与杂种优势的关系, 结果表明, 总体上甲基化与杂种优势无关, 但特异位点上甲基化的改变对杂种优势有显著效应。Sakthivel 等(2010)同样采用 MSAP 方法, 发现杂种中胞嘧啶甲基化的水平与杂种优势有重要关系。蛋白质修饰主要是组蛋白的乙酰化/去乙酰化和甲基化/去甲基化, 与基因表达有密切关系(Osborn et al., 2003)。在拟南芥中已有蛋白质修饰与杂种优势之间关系的相关研究(Wang et al., 2006), Ni 等(2009)研究发现, 拟南芥的生长杂种优势与生物钟调控基因 CCA 和 LHY 启动子区域的组蛋白修饰状态改变有关, 但在水稻中未见相关报道。非编码 RNA 是一类广泛存在于真核生物体中的小分子 RNA, 已有研究表明, 非编码 RNA 在植物的整个生命周期中起着重要的作用(Osborn et al., 2003), 但与杂种优势关系的研究至今没有开展起来。

### 3.3 等位基因变异与水稻杂种优势

杂种优势是一种复杂的生物学现象, 研究表明亲本间的遗传差异, 即等位基因变异决定了杂种优势的形成(Guo et al., 2004; Birchler et al., 2003; Springer et al., 2007; Stupar et al., 2006)。等位基因变异主要表现为单核苷酸多态性(SNP)及较短序列的插入或缺失(INDEL)。

基因表达受顺式作用元件和反式作用因子的调节, 其中顺式作用元件(Cis)包括启动子和增强子等, 反式作用因子(Trans)包括 RNA 聚合酶等。通过分析等位基因表达变异有助于辨别基因表达的调节方式—顺式调节和反式调节。Wittkopp 等(2004)提出应用 P 比值(亲本间等位基因表达水平的比值)和 H 比值(杂交种中来自双亲的等位基因表达水平的比值)的关系来确定等位基因的调控方式, 该方法已应用于玉米、小麦等作物(Guo et al., 2004; Springer et al., 2007; Stupar et al., 2006), 为进一步认识等位基因变异的调控模式与杂种优势的关系提供了重要依据, 但在水稻中未见报道。

Zhang 等(2008)对 93-11、培矮 64s 及两优培九, 93-11、日本晴及 F<sub>1</sub> 两个杂交组合的幼苗四叶期地上部分进行芯片分析, 结果表明, 7%-9%的基因为差异表达基因, 并比较了亲本间直系同源基因的启动子区域, 表明大量的序列变异特别是小的插入或

缺失(INDELs)导致了顺式作用元件的形成或破坏; 并认为水稻杂种中顺式作用元件多态性与转录因子间的协同作用是水稻杂种优势形成的一条可能途径。根据研究结果提出一个假说(表 2): 由于其中一个亲本的变异, 转录因子不能正常结合到启动子区域, 导致转录活性很低甚至不能进行转录, 则 F<sub>1</sub> 中等位基因的表达水平介于双亲之间; 如果双亲的顺式作用元件相同但是其中一个亲本的转录因子活性很低或者丢失, 则 F<sub>1</sub> 中等位基因的表达水平接近高值亲本; 如果转录因子仅存在于一个启动子丧失功能的亲本中, 而另一个亲本中不存在转录因子或者活性很低但启动子正常, 则 F<sub>1</sub> 中等位基因表现为超亲表达。这可能是解释子代与亲本之间基因差异表达的分子机理之一。

## 4 展望

### 4.1 常规想法的突破

杂种优势常常被认为是由多基因控制的, 然而近年来许多控制杂种优势的单基因被克隆(Redei, 1962; Dollinger, 1985; Delneri et al., 2008)。最近, Krieger 等(2010)克隆了一个促进番茄产量杂种优势的基因 SFT, 这些单基因可能在调控网络中通过剂量效应来控制杂种优势, 而并不涉及多基因的调控。

表 2 杂交组合等位基因变异(INDEL)与基因表达情况

Table 2 INDEL and gene expression of hybrid combination

亲本 Parents	转录因子 Transcription factor	启动子 Promoter	基因表达情况 Gene expression
P <sub>1</sub>	+	+	加性表达 Additive
P <sub>2</sub>	-	-	
P <sub>1</sub>	+	+	偏高/低亲显性表达 High-parent/low-parent dominance
P <sub>2</sub>	-	+	
P <sub>1</sub>	+	-	正向/负向超亲表达 Over/under dominance
P <sub>2</sub>	-	+	

注: P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> 代表两个亲本; 转录因子: +代表转录因子正常, -代表不存在转录因子或者转录因子活性较低; 启动子: +代表启动子区域正常, -代表由于 INDEL 启动子区域丧失功能

Note: P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> represent the two parents; Transcription factor: + represents normal transcription factor, - represents no or low-active transcription factor; Promoter: + represents normal promoter region, - represents promoter region with no function resulting from INDEL

当然, 多数情况下杂种优势是由多基因调控的 (Birchler, 2010)。因此, 在今后杂种优势的研究中我们应突破常规想法, 多方面研究杂种优势的分子遗传基础。

#### 4.2 材料构建的突破

杂种优势是生物学领域的一项世界性难题, 阐明杂种优势形成的分子机理对大幅度提高主要农作物单产具有重要的指导意义。随着分子数量遗传学的飞速发展, QTL 定位方法的建立为从分子水平上理解杂种优势的遗传机理奠定了基础。前人已经定位了大量重要性状杂种优势 QTL 位点, 但研究材料多为  $F_2$ ,  $F_3$  群体, 永久  $F_2$  群体, 重组自交系群体和回交群体, 研究结果存在重复性差、基因型构成缺乏完整性或基因频率偏离等问题, 难以全面解释杂种优势的遗传基础。因此, 在今后的研究中, 在初定位的基础上, 鉴定控制该性状杂种优势的主效 QTLs, 构建覆盖全基因组的含有目标 QTL 的基因渗入系对杂种优势 QTL 精细定位, 为杂种优势 QTL 的克隆奠定材料基础。

#### 4.3 研究方法上的突破

在杂种优势机理的研究中, 需进一步分析杂种与双亲在转录表达谱和蛋白质表达谱的差异, 分析这些差异基因和蛋白质的功能及参与的代谢途径, 为杂种优势复杂的调控网络研究提供依据。随着新一代高通量测序技术的发展, RNA-Seq 已成为基因表达和转录组分析的一种新的手段, 也为杂种优势机理的研究提供了一条新的途径。另外, 从表观遗传学角度研究亲本基因在杂合状态下的表达调控方式, 包括 DNA 修饰以及在水稻中尚未开展起来的蛋白质修饰和非编码 RNA 与水稻杂种优势的关系, 将有助于杂种优势机理的深入研究。高通量测序技术的发展也促进了 SNP 分型技术被程序化使用, 在理想分离群体和 SNP 分型技术的基础上, 建立超高密度的连锁图谱 (Xie et al., 2010), 将促进从全基因组水平上解析水稻杂种优势。除此之外, 越来越多的研究表明, 杂种优势与植株的倍性存在联系 (Chen, 2010), 因此我们应开阔眼界, 综合考虑, 深入研究杂种优势的分子机制。

#### 4.4 性状的关联度分析

杂种优势是一种极其复杂的生物学现象, 由多个基因位点共同控制, 杂种优势程度又因不同性状而异。另外杂种优势表现在整个生长发育时期, 并且作物生长发育是一个动态的过程, 其基因的表达与调控也处于一个变化的过程中。因此, 应从特定性状分析入手, 从发育生物学的角度研究整个生长发育进程中该性状杂种优势的形成机理, 并结合生物信息学, 基因组学, 蛋白质组学等多学科先进技术, 从多个层面上研究, 综合分析, 最终揭示杂种优势的遗传基础。

#### 4.5 杂种优势的预测

随着水稻杂种优势的广泛应用, 人们一直致力于寻找一种能快速准确筛选优良亲本、预测水稻杂种优势的方法。早期以杂种优势的生理生化研究为基础预测杂种优势存在很大的局限性, 分子标记的发展为杂种优势的预测提供了新的手段。杂种优势有着复杂的生物学基础, 分子标记间遗传距离与杂种优势之间的相关与否, 与所选材料、所选标记多少、所选标记与目标性状的 QTL 连锁程度等诸多因素有关。Melchinger 等 (1990) 和 Boppenmaier 等 (1993) 提出的应用与杂种优势有关的分子标记的研究策略和 Zhang 等 (1994, 1995, 1996) 提出的特殊杂合性的度量方法为杂种优势预测提供了新的思路。因此, 利用分子标记预测杂种优势应从以下几个方面改善: 1. 选择与杂种优势相关且贡献率较大的 QTL; 2. 增加与杂种优势有关的 QTL 的覆盖率; 3. 结合分子标记技术系统划分水稻杂种优势群。玉米作为杂种优势预测研究和应用最好的作物, 目前通过转录谱分析来预测杂种优势在玉米中取得进展 (Fisch et al, 2010; Thiemann et al., 2010), 然而在水稻中发展缓慢, 我们应加快此领域的发展, 为水稻杂种优势的利用奠定基础。

相信随着现代分子生物学理论和技术的发展以及研究的进一步深入, 包括其他作物杂种优势机理研究的推进, 在不久的将来, 水稻杂种优势的遗传机理将被人们所认识, 杂种优势利用必将取得新的突破。

#### 作者贡献

翟荣荣、冯跃、曹立勇、程式华是本研究进展的研究设

计和研究整理的执行人; 翟荣荣、冯跃完成国内外文献的收集和整理, 并参与研究论文初稿的写作及论文的校对和定稿等工作; 程式华、曹立勇是论文的构思者及负责人, 指导研究目的, 研究分析, 论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

## 致谢

本研究由国家自然科学基金(31071398); 农业部超级稻研究计划(2010—3); 948 项目(2006-G51)资助。特别感谢程式华研究员和曹立勇研究员的指导和建议。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

- Bao J.Y., Lee S., Chen C., Zhang X.Q., Zhang Y., Liu S.Q., Clark T., Wang J., Cao M.L., Yang H.M., Wang S.M., and Yu J., 2005, Serial analysis of gene expression study of a hybrid rice strain(*LYP9*) and its parental cultivars, *Genome analysis*, 138(3): 1216-1231
- Birchler J.A., and Veitia, R.A., 2010, The gene balance hypothesis: Implications for gene regulation, quantitative traits and evolution, *New Phytologist*, 186(1): 54-62
- Birchler J.A., Auger D.L., and Riddle N.C., 2003, In search of the molecular basis of heterosis, *Plant Cell*, 15(10): 2236-2239
- Birchler J.A., Yao H., Chudalayandi S., Vaiman D., and Veitia R.A., 2010, Heterosis, *The Plant Cell*, 22(7): 2105-2112
- Boppenmaier J., Melchinger A.E., Seiltz G., Geiger H.H., and Herrmann R.G., 1993, Genetic diversity for restriction fragment length polymorphisms and heterosis for two dialler sets of maize inbreds, *Plant Breeding*, 111(3): 217-226
- Chen Z.J., 2010, Molecular mechanisms of polyploidy and hybrid vigor, *Trends in Plant Science*, 15(2): 57-71
- Delneri D., Hoyle D.C., Gkargkas K., Cross E.J.M., Rash B., Zeef L., Leong H.S., Davey H.M., Hayes A., Kell D.B., Griffith G.W., and Oliver S.G., 2008, Identification and characterization of high-flux-control genes in yeast through competition analyses in continuous cultures, *Nature Genetics*, 40(1): 113-117
- Dollinger E.J., 1985, Effects of visible recessive alleles on vigor characteristics in a maize hybrid, *Genetics*, 25(5): 819-821
- Duvick D.N., 1999, 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., pp.19-29
- Frary A., Nesbitt T.C., Grandillo S., Knaap E., Cong B., Liu J., Meller J., Elber R., Alpert K.B., and Tanksley S.D., 2000, Fw2.2:a quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size, *Science*, 289(5476): 85-88
- Fridman E., Carrari F., Liu Y.S., Fernie A.R., and Zamir D., 2004, Zooming in on a quantitative trait for tomato yield using interspecific introgressions, *Science*, 305(5691): 1786-1789
- Frisch M., Thiemann A., Fu J., Schrag T.A., Scholten S., and Melchinger A.E., 2010, Transcriptome-based distance measures for grouping of germplasm and prediction of hybrid performance in maize, *Theoretical and applied genetics*, 120(2): 441-450
- Gao Y.M., and Zhu J., 2007, Mapping QTLs with digenic epistasis under multiple environments and predicting heterosis based on QTL effects, *Theoretical and Applied Genetics*, 115(3): 325-333
- Guo M., Rupe M.A., Zinselmeier C., Habben J., Bowen B.A., and Smith O.S., 2004, Allelic variation of gene expression in maize hybrids, *Plant Cell*, 16 (7): 1707-1716
- He G.M., Lu X.J., Tian F., Li K.G., Zhu Z.F., Su W., Qian X.Y., Fu Y.C., Wang X.K., Sun C.Q., and Yang J.S., 2006, Hap-lotype variation in structure and expression of a gene cluster associated with a quantitative trait locus for improved yield in rice, *Genome Research*, 16(5): 618-626
- Hua J.P., Xing Y.Z., Wu W.R., Xu C.G., Sun X.L., Yu S.B., and Zhang Q.F., 2003, Single-locus heterosis effects and dominance by dominance interaction can adequately explain the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(5): 2574-2579
- Huang Y., 2006, Studies on gene expression profiles between rice hybrid and parents and molecular basis of heterosis using cDNA microarray, Dissertation for Ph.D., Huazhong Agricultural University, Supervisor: Zhang Q.F., pp.21-24 (黄毅, 2006, 应用 cDNA 芯片研究水稻杂种与亲本基因表达谱及杂种优势分子生物学基础, 博士学位论文, 华中农业大学, 导师: 张启发, pp.21-24)
- Krieger U., Lippman Z.B., and Zamir D., 2010, The flowering gene single flower truss drives heterosis for yield in tomato, *Nature Genetics*, 42(5): 459-463
- Kubo T., Aida Y., Nakamura K., Tsunematsu H., Doi K., Yoshimura A., 2002, Reciprocal chromosome segment substitution series derived from japonica and indica cross of rice (*Oryza sativa* L). *Breeding Science*, 52(4): 319-325
- Kubo T., Nakamura K., and Yoshimura A., 1999, Development

- of a series of *indica* chromosome segment substitution lines in *japonica* background of rice, Rice genetics newsletter, 16: 104-106
- Li L.Z., Lu K.Y., Chen Z.M., Mu T.M., Hu Z.L., and Li X.Q., 2008, Dominance, over-dominance and epistasis condition the heterosis in two heterotic rice hybrids, Genetics, 180(3): 1725-1742
- Li X., Wei Y., Nettleton D., and Brummer E.C., 2009, Comparative gene expression profiles between heterotic and non-heterotic hybrids of tetraploid *Medicago sativa*, BMC Plant Biology, 9: 107
- Li Z.K., Luo L.J., Mei H.W., Wang D.L., Shua Q.Y., Tabien R., Zhong D.B., Ying C.S., Stansel J.W., Khush G.S., and Paterson A.H., 2001, Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. I. Biomass and grain yield, Genetics, 158(4): 1737-1753
- Li Z.K., Pinson R.M., Park W.D., Paterson A.H., Stansel J.W., 1997, Epistasis for three grain yield components in rice (*Oryza sativa* L.), Genetics, 145(2): 453-465
- Lichtinghagen R., Musholt P.B., Lein M., Romer A., Rudolph B., Kristiansen G., Hauptmann S., Schnorr D., Loening S.A., Jung K., 2002, Different mRNA and protein expression of matrix metalloproteinases 2 and 9 and tissue inhibitor of metalloproteinases 1 in benign and malignant prostate tissue, European Urology, 42(4): 398-406
- Lippman Z.B., Zamir D., 2006, Heterosis: revisiting the magic, Trends in genetics, 23(2):60-66
- Luo L.J., Li Z.K., Mei H.W., Shu Q.Y., Tabien R., Zhong D.B., Ying C.S., Stansel J.W., Khush G.S., Paterson A.H., 2001, Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. II. Grain yield components, Genetics, 158(4): 1755-1771
- Luo X.J., Fu Y.C., Zhang P.J., Wu S., Tian F., Liu J.Y., Zhu Z.F., Yang J.S., Sun C.Q., 2009, Additive and over-dominant effects resulting from epistatic loci are the primary genetic basis of heterosis in rice, Journal of integrative plant biology, 51(4): 393-408
- Melchinger A.E., Lee M., Lamkey K.R., Hallauer A.R., Woodman W.L., 1990, Genetic diversity for restriction fragment length polymorphisms: Relation to estimated genetic effect in maize inbreds, Crop Science, 30(5): 488-496
- Mir G.N., 2002, Development of commercial hybrids for hills-problems, present status and future scope, In: Recent advances in rice production technology in hills, SKUAST-K, pp.107-111
- Ni Z.F., Kim E.D., Ha M., Lackey E., Liu J.X., Zhang Y.R., Sun Q.X., Chen J., 2009, Altered circadian rhythms regulate growth vigor in hybrids and allpolyploids, Nature, 457(7227): 327-331
- Osborn T.C., Pires J.C., Birchler J.A., Auger D.L., Chen Z.J., Lee H.S., Comai L., Madlung A., Colot V., Martienssen R.A., 2003, Understanding mechanism of novel gene expression in polyploids, Trends in genetics, 19(3): 141-147
- Redei G.P., 1962, Single loci heterosis, Z. Vererbungsl., 93: 164-170
- Riddle N.C., Jiang H., An L., Doerge R.W., Birchler J.A., 2010, Gene expression analysis at the intersection of ploidy and hybridity in maize. Theoretical and applied genetics, 120(2): 341-353
- Sakthivel K., Girishkumar K., Ramkumar G., Shenoy V.V., Kajjidoni S.T., Salimath P.M., 2010, Alterations in inheritance pattern and level of cytosine DNA methylation, and their relationship with heterosis in rice, Euphytica, 175(3): 303-314
- Shull G.H., 1908, The composition of a field of maize, American Breeders Association Report, 4:296-301
- Springer N.M., and Stupar R.M., 2007, Allelic variation and heterosis in maize: How do two halves make more than a whole, Genome Research, 17(3): 264- 275
- Stupar R.M., and Springer N.M., 2006, Cis-transcriptional variation in maize inbred lines B73 and Mo17 leads to additive expression patterns in the F<sub>1</sub> hybrid, Genetics, 173(4): 2199-2210
- Thiemann A., Fu J., Schrag T.A., Melchinger A.E., Frisch M., Scholten S., 2010, Correlation between parental transcriptome and field data for the characterization of heterosis in *Zea mays* L, Theoretical and applied genetics, 120(2): 401-413
- Wang J.L., Tian L., Lee H.S., Chen Z.J., 2006, Nonadditive regulation of *FRI* and *FLC* loci mediates flowering-time variation in A rabiopsis allopolyploids, Genetics, 173(2): 965-974
- Wang J.Y., 2008, Comparative proteomic research towards molecular basis of heterosis in an elite rice. Dissertation for Ph.D., Fujian Agriculture and Forestry University, Supervisor: Lin W.X., pp42-85 (王经源, 2008, 杂交稻苗期杂种优势的比较蛋白质组学研究, 博士学位论文, 福建农林大学, 导师: 林文雄, pp.42-85)
- Wang W.W., Meng B., Ge X.M., Song S.H., Yang Y., Yu X.M.,



- Wang L.G., Hu S.N., Liu S.Q., Yu J., 2008, Proteomic profiling of rice embryos from a hybrid rice cultivar and its parental lines, *Proteomics*, 8(22): 4808-4821
- Wei G., Tao Y., Liu G.Z., Chen C., Luo R.Y., Xia H.A., Gan Q., Zeng H.P., Lu Z.K., Han Y.N., Li X.B., Song G.S., Zhai H.L., Peng Y.G., Li D.Y., Xu H.L., Wei X.L., Cao M.L., Deng H.F., Xin Y.Y., Fu X.Q., Yuan L.P., Yu J., Zhu Z., Zhu L.H., 2009, A transcriptomic analysis of superhybrid rice *LYP9* and its parents, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(19): 7695-7701
- Wittkopp P.J., Haerum B.K., Clark A.G., 2004, Evolutionary changes in *cis* and *trans* gene regulation, *Nature*, 430(6995): 85-88
- Xiao J., Li J., Yuan L., Tanksley S.D., 1995, Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers, *Genetics*, 140(2): 745-754
- Xie W.B., Feng Q., Yu H.H., Huang X.H., Zhao Q., Xing Y.Z., Yu S.B., Han B., Zhang Q.F., 2010, Parent-independent genotyping for constructing an ultrahigh-density linkage map based on population sequencing, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(23): 10578-10583
- Xie Z.S., Wang J.Q., Cao M.L., Zhao C.F., Zhao K., Shao J.M., Lei T.T., Xu N.Z., Liu S.Q., 2006, Pedigree analysis of an elite rice hybrid using proteomic approach, *Proteomics*, 6(2): 474-486
- Xing J.J., Cheng Z.W., Yang J., Li Y.Q., Liang L., Yin X.M., Zhang C.L., Yang S., Xie B.G., Cao M.L., 2005, Studies on molecular basis of rice heterosis by cDNA microarray analysis, *Hybrid rice*, 20(4): 59-61 (邢俊杰, 成志伟, 杨剑, 李亦群, 梁铃, 殷绪明, 张朝良, 杨塞, 谢宝贵, 曹孟良, 2005, 利用基因芯片技术分析水稻杂种优势的分子机理, *杂交水稻*, 20(4): 59-61)
- Xiong L.Z., Xu C.G., Saghai-Maroo M.A., Zhang Q.F., 1999, Patterns of cytosine methylation in an elite rice hybrid and its parental lines detected by a methylation-sensitive amplification polymorphism technique, *Molecular and general genetics*, 261(3): 439-446
- Xiong L.Z., Yang G.P., Xu C.G., Zhang Q.F., Saghai-maroo M.A., 1998, Relationships of differential gene expression in leaves with heterosis and heterozygosity in a rice diallel cross, *Molecular Breeding*, 4(2): 129-136
- Yan S.P., Zhang Q.Y., Tang Z.C., Su W., Sun W.N., 2006, Comparative proteomic analysis provides new insights into chilling stress responses in rice, *Molecular & cellular proteomics*, 5(3): 484-496
- Yu C.Y., Jiang L., Xiao Y.H., Zhai H.Q., Wan J.M., 2008, Combining ability of yield-component traits for indica chromosome substituted segments in japonica hybrids, *Acta agronomica sinica*, 34(8): 1308-1316 (余传元, 江玲, 肖应辉, 翟虎渠, 万建民, 2008, 籼型染色体置换片段在杂交粳稻中的配合力分析, *作物学报*, 34(8): 1308-1316)
- Yu S.B., Li J.X., Xu C.G., Tan Y.F., Gao Y.J., Li X.H., Zhang Q.F., Maroo Saghai M.A., 1997, Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(17): 9226-9231
- Zhang H.Y., He H., Chen L.B., Li L., Liang M.Z., Liu X.G., He G.M., Chen R.S., Ma L.G., Deng X.W., 2008, A genome-wide transcription analysis reveals a close correlation of promoter INDEL polymorphism and heterotic gene expression in rice hybrids, *Molecular Plant*, 1(5):720-731
- Zhang Q.F., Gao Y.J., Saghai-Maroo M.A., Li Z.B., 1994, A diallel analysis of heterosis in elite hybrid rice based on RFLPs and microsatellite, *Theoretical and applied genetics*, 89(2-3): 185-192
- Zhang Q.F., Gao Y.J., Saghai-Maroo M.A., Yang S.H., Li J.X., 1995, Molecular marker heterozygosity and hybrid performance in rice, *Molecular breeding*, 1(2): 133-142
- Zhang Q.F., Zhou Z.Q., Yang G.P., Xu C.G., Liu K.D., Saghai-Maroo M.A., 1996, Molecular markers heterozygosity and hybrid performance in indica and japonica rice, *Theoretical and applied genetics*, 93 (8): 1218-1224
- Zhuang J.Y., Fan Y.Y., Wu J.L., Xia Y.W., Zheng K.L., 2000, Identification of over-dominance QTL in hybrid rice combinations, *Hereditas*, 22(4): 205-208 (庄杰云, 樊叶杨, 吴建利, 夏英武, 郑康乐, 2000, 杂交水稻中超显性效应的分析, *遗传*, 22(4): 205-208)
- Zhuang J.Y., Fan Y.Y., Wu J.L., Xia Y.W., Zheng K.L., 2001, The importance of over-dominance effect to rice heterosis, *Science in China(series C)*, 31(2): 106-113 (庄杰云, 樊叶杨, 吴建利, 夏英武, 郑康乐, 2001, 超显性效应对水稻杂种优势的重要作用, *中国科学(C 辑)*, 31(2): 106-113)