

· 特邀综述 ·

作物杂种优势遗传基础的研究进展

商连光¹, 高振宇², 钱前^{1, 2*}

¹中国农业科学院深圳农业基因组研究所, 深圳 518120; ²中国水稻研究所, 水稻生物学国家重点实验室, 杭州 310006

摘要 杂种优势是指两个遗传基础有差异的亲本杂交生成的杂合子在生长势和生物量等方面优于两个亲本的现象。虽然杂种优势在农业生产中已经得到很好的利用, 但对于其形成的遗传机理仍没有统一的解释。目前, 解释杂种优势遗传基础的模型主要有显性、超显性和上位性。分子数量遗传学的发展加快了杂种优势的研究。该文主要综述了近期在数量性状位点(QTL)水平的杂种优势遗传基础的研究进展, 对作物杂种优势的QTL定位进行了回顾和展望。

关键词 杂种优势, 作物, 显性, 超显性, 上位性

商连光, 高振宇, 钱前 (2017). 作物杂种优势遗传基础的研究进展. 植物学报 52, 10–18.

杂种优势(heterosis)是指两个遗传基础有差异的亲本杂交生成的杂合子在生长势、生物量、抗逆性和适应性等方面优于两个亲本的现象(Shull, 1908; East, 1908)。利用杂种优势不仅可提高作物的产量, 还能提高其抗逆性和适应性。杂种优势在作物中已被广泛利用, 为解决世界粮食问题作出了重要贡献, 但是它的遗传机制依旧没有统一的解释(Schnable and Springer, 2013)。植物中杂种优势的研究主要围绕作物开展, 遗传学家可以通过构建遗传群体进行作物杂种优势的研究。近年来, 随着分子数量遗传学和基因组学的发展, 杂种优势遗传基础方面的研究取得了不少进展。

1 杂种优势形成的假说

杂种优势是一种受许多因素影响的复杂生物学现象, 至今尚未见对其遗传基础的准确阐释。国内外学者曾提出一些假说, 较为经典的包括显性、超显性和上位性3个假说(Hochholdinger and Hoecker, 2007; Goff and Zhang, 2013)。显性假说(dominance hypothesis)假定与杂种优势有关的有利等位基因完全显性, 在杂交后代中有利显性等位基因抑制了不利隐性等位基因的表达, 也就是有利等位基因互补造成了杂种优势(Bruce, 1910; Jones, 1917)。该假说认为, 决定

个体生长发育的基因多数为显性基因, 其相对的隐性基因不利于个体的生长发育。两个具有遗传差异的亲本杂交之后, 获得的杂种F₁中显性基因组合明显高于双亲, 从而增强了杂合子代的生长势。但当杂合个体进行自交或者近交就会增加子代纯合体出现的几率, 暴露出隐性基因所代表的有害性状, 造成自交衰退。显性假说在作物研究中得到了很好的印证(Xiao et al., 1995; Frascaroli et al., 2007; Huang et al., 2015)。然而, 对水稻(*Oryza sativa*)、欧洲油菜(*Brassica napus*)和陆地棉(*Gossypium hirsutum*)等作物的杂种优势的研究(Radoev et al., 2008; Luo et al., 2009; Shang et al., 2016a)表明, 回交群体产量及产量相关性状杂种优势水平的高低与该群体全基因组水平的杂合程度的相关性不大, 高杂种优势的表现可能来自部分基因组的杂合性。因此, 显性互补假说尚不能完全解释杂种优势的形成机理。

超显性假说(overdominance hypothesis)认为杂合等位基因主要通过相互作用来产生杂种优势效应(Shull, 1908; East, 1936)。该假说强调双亲异质基因型的结合引起等位基因间的互动, 造成杂交后代有较大的优势。而这种杂合等位基因无论是显性基因还是隐性基因, 都表现出杂种优势, 很好地解释了杂种表现远大于任一亲本的现象。超显性假说可以解释由单基因控制的性状造成的杂种优势现象。例如, 在番茄

收稿日期: 2016-09-21; 接受日期: 2016-10-20

基金项目: 博士后创新人才支持计划(No.BX201600151)、博士后科学基金(No.2016M600149)和国家自然科学基金(No.31671761)

* 通讯作者。E-mail: qianqian188@hotmail.com

(*Solanum lycopersicum*)中已有表现超显性的单基因控制的杂种优势的报道(Semel et al., 2006; Krieger et al., 2010)。此外, 互斥连锁的有利等位基因的紧密连锁会造成该基因组区域表现为明显的超显性, 这种“假超显性(pseudo-overdominance)”也可以解释杂种优势的形成原因。例如, 早期在玉米(*Zea mays*)中鉴定的1个与杂种优势相关的超显性QTL (Stuber et al., 1992), 后期发现是由于所在染色体区域存在2个QTL呈现互斥连锁所致(Graham et al., 1997)。最近, 在高粱(*Sorghum vulgare*)株高的杂种优势研究中, 发现2个控制高粱株高的QTL (*Dw3*和*qHT7.1*)存在互斥连锁, 致使高粱杂交后代的株高呈现假超显性(Li et al., 2015)。杂种优势作为1个复杂的数量遗传性状和作物的农艺性状类似, 都是由多基因控制, 与超显性假说强调单基因控制杂种优势的理论冲突。因此, 依据显性和超显性假说, 无法全面认识杂种优势的遗传基础(Birchler et al., 2010)。

非等位基因间的相互作用即上位性效应(epistasis), 包括加性基因之间、加性基因与显性基因之间以及显性基因之间的互作, 也可以用来解释杂种优势形成的遗传基础: 即2对基因在一起相互作用时, 其基因型的值偏离两者相加的值(Richey, 1942; Williams, 1959; Minvielle, 1987; Schnell and Cockerham, 1992)。Shang等(2016a)在陆地棉中利用重组自交系群体和回交群体进行了产量性状杂种优势的QTL研究, 在单位点和两位点水平上评估了QTL的遗传效应。研究表明, 与单位点相比, 两位点的上位性效应对杂种优势的表现作用更大。

在不同作物的杂种优势研究中, 可能某个遗传效应对具体某个性状呈现出主要的作用。因此, 从不同作物、不同遗传背景的材料和群体, 得到的杂种优势遗传基础的解释并不唯一。另外, 对玉米和水稻杂种优势的研究也证明, 不同物种杂种优势的遗传基础存在差异, 这种差异可能是由两者的授粉方式不同所致——玉米是异花授粉植物, 而水稻是自花授粉植物(Garcia et al., 2008)。这些杂种优势遗传效应的解释都有一定的作用, 相互之间并不冲突; 杂种优势的遗传基础是这些遗传效应共同作用的结果(Guo et al., 2014)。例如, Zhou等(2012)利用杂交水稻汕优63构建了永久F₂群体, 结合高通量测序获得的高密度遗传连锁图谱进行了杂种优势研究, 评估了各遗传效应对

杂种优势的贡献, 发现不同性状杂种优势的遗传基础并不相同, 认为显性、超显性(或假超显性)和上位性效应的积累作用可能是杂种优势形成的遗传基础。

2 杂种优势QTL的发掘

分子数量遗传学把控制数量性状的基因表示为多个数量性状的基因位点(QTL)。采用分子标记技术定位这些QTL, 并对所定位的QTL进行遗传效应分析, 使得从分子水平理解杂种优势的遗传基础成为可能。目前, 利用分子数量遗传学方法进行杂种优势研究的遗传群体设计主要有: NCIII设计(North Carolina design III)、三重测交设计(triple test cross, TTC)和永久F₂(immortalized F₂, IF₂)群体等。将F₂或重组自交系(recombinant inbred line, RIL)群体与其两亲本回交的群体设计称为NCIII设计(Stuber et al., 1992; Larièpe et al., 2012; He et al., 2012)。通过联合比较RIL与回交群体检测到的QTL, 即可推断出该QTL的遗传效应(Li et al., 2008; Radoev et al., 2008)。之后, 很多研究者延伸了NCIII设计, 回交亲本增加了测交亲本, 使得构建群体的遗传信息更为丰富, 因此可以更全面地分析回交(backcross, BC)和测交(testcross, TC)群体杂种优势的遗传基础(Xiao et al., 1995; Li et al., 2001; Luo et al., 2001)。表1列出了基于QTL分析研究作物杂种优势的主要进展。Xiao等(1995)利用1个粳籼杂交获得的RIL群体分别与双亲回交, 检测到37个产量性状相关的QTL, 其中有60%的QTL表现显性效应, 27%的QTL表现部分显性效应, 得出显性效应是形成该杂交组合杂种优势的遗传基础。Luo等(2001)利用RFLP分子标记图谱, 对水稻RIL群体、2个BC群体和2个TC群体的产量相关性状QTL定位的结果进行分析时发现, 特别是在两个重要农艺性状——单株穗数和每穗实粒数上, 超显性效应是杂种优势产生的重要原因之一。Mei等(2003, 2005)比较了RIL、BC及TC群体定位到的QTL数量和效应, 认为来自上位性的超显性是水稻自交衰退和杂种优势的遗传基础。Li等(2008)构建了水稻的2个RIL和4个BC群体, 开展了主效QTL和上位性QTL分析, 结果表明, 9024×LH422和珍汕97A×明恢63两个杂交组合的杂种优势是显性、超显性和上位性共同作用的结果。李兰芝等(2008)利用珍汕97×明恢63的重组自交系及其

表1 基于QTL分析作物杂种优势的主要进展

Table 1 Progress of heterosis based on QTL analysis in crop

数量性状位点效应	群体	物种	参考文献
显性	1RIL和2BC	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	Xiao et al., 1995
超显性和上位性	F _{2:3}	水稻(<i>O. sativa</i>)	Yu et al., 1997
超显性	F ₂	水稻(<i>O. sativa</i>)	Zhuang et al., 2000
超显性和上位性	1RIL、2BC和2TC	水稻(<i>O. sativa</i>)	Li et al., 2001
超显性和上位性	1RIL、2BC和2TC	水稻(<i>O. sativa</i>)	Luo et al., 2001
上位性	IF ₂	水稻(<i>O. sativa</i>)	Hua et al., 2003
超显性	1RIL和2BC	水稻(<i>O. sativa</i>)	Mei et al., 2005
超显性	IL和TC	番茄(<i>Solanum lycopersicum</i>)	Semel et al., 2006
显性	RIL和3TC	玉米(<i>Zea mays</i>)	Frascaroli et al., 2007
超显性	1RIL和2BC	水稻(<i>O. sativa</i>)	李兰芝等, 2008
显性、超显性和上位性	2RIL和4BC	水稻(<i>O. sativa</i>)	Li et al., 2008
显性、超显性和上位性	DH和TC	油菜(<i>Brassica campestris</i>)	Radoev et al., 2008
加性、超显性和上位性	1RIL和2BC	水稻(<i>O. sativa</i>)	Luo et al., 2009
显性和上位性	IF ₂	玉米(<i>Z. mays</i>)	Tang et al., 2010
超显性和上位性	1RIL和3TC	玉米(<i>Z. mays</i>)	Song et al., 2011
显性、超显性和上位性	IF ₂	水稻(<i>O. sativa</i>)	Zhou et al., 2012
假超显性	3RIL和9TC	玉米(<i>Z. mays</i>)	Larièpe et al., 2012
超显性	CSIL和TC	棉花(<i>Gossypium hirsutum</i>)	Guo et al., 2013
显性	IF ₂	玉米(<i>Z. mays</i>)	Guo et al., 2014
超显性	DH和2BC	水稻(<i>O. sativa</i>)	Jiang et al., 2014
部分显性、超显性和上位性	F _{2:3}	棉花(<i>G. hirsutum</i>)	Liang et al., 2015
假超显性	RIL	高粱(<i>Sorghum vulgare</i>)	Li et al., 2015
超显性	SSSLs和TC	玉米(<i>Z. mays</i>)	Wei et al., 2015
显性	1495 hybrids	水稻(<i>O. sativa</i>)	Huang et al., 2015
部分显性和超显性	14F ₂	水稻(<i>O. sativa</i>)	Huang et al., 2016
部分显性、超显性和上位性	1RIL和1BC	棉花(<i>G. hirsutum</i>)	Shang et al., 2016a
超显性和上位性	IF ₂	水稻(<i>O. sativa</i>)	Zhu et al., 2016

与两亲本的回交群体,对剑叶与倒二叶的叶长、叶宽和叶面积等性状进行了QTL定位,发现控制水稻叶片杂种优势位点的遗传效应主要是超显性。Luo等(2009)利用水稻的RIL群体构建了2个BC群体进行QTL分析,发现加性和超显性效应比显性和部分显性所占比例更大,上位性QTL比单位点主效应QTL更重要。陈深广等(2010)以协青早B为母本,与超级杂交稻协优9308的281个RIL杂交配制了回交杂种群体,对6个产量性状的杂种优势表型进行了QTL定位,结果表明来自纯系产量性状本身的加性效应对杂种优势的形成具有重要贡献。辛业芸和袁隆平(2014)利用

219个培矮64s×9311的F₈重组自交系株系材料与亲本培矮64s构建了回交群体,定位了3个影响产量杂种优势的QTL以及3个影响每穗总粒数杂种优势的QTL。

以2个亲本及其杂种F₁为被测群体的回交亲本,分析被测群体遗传变异情况的群体设计为三重测交(TTC)设计(Kearsey and Jinks, 1968)。该设计也可用于杂种优势的遗传学基础研究,被测群体主要为F₂或RIL群体。TTC设计可以灵敏地检测基因位点之间是否存在上位性。当检验不存在上位性时,该设计还可准确地估计加性和显性的遗传方差。Frascaroli等

(2007)利用玉米RIL为基础群体构建了TTC测交群体,对玉米的产量相关性状进行了杂种优势的QTL定位和分析,结果表明显性效应在杂种优势的形成过程中起重要作用,同时发现一些控制不同性状的超显性QTL的染色体区域有重叠,即杂种优势QTL存在一因多效现象。

将RIL群体随机分成两部分,每个RIL系成对随机杂交得到的群体即为“永久F₂”群体(Hua et al., 2002, 2003)。该群体不但有F₂群体丰富的基因型,而且可进行多个环境的重复实验,是一种较理想的杂种优势研究群体。Hua等(2002)首次用水稻的强优势组合珍汕97A×明恢63的RIL构建了永久F₂群体,并进行杂种优势位点的QTL定位分析,结果发现除了单位点外,还有大量的双位点互作存在,由此认为,单位点水平上的杂种优势效应加上双位点水平上的加性×加性上位性互作是杂种优势的遗传基础。Tang等(2010)在研究玉米优良杂交种豫玉22衍生的RIL群体和永久F₂群体的产量相关性状杂种优势时,发现单位点上的显性效应和两位点上的加性×加性上位性互作对产量杂种优势的形成至关重要。Zhou等(2012)利用第2代高通量测序技术构建的高密度物理图谱重新对珍汕97A×明恢63的永久F₂群体进行了产量及构成因子的杂种优势QTL分析,得出上位性在杂种优势形成中普遍存在的结论。最近,Zhu等(2016)利用之前Zhou等(2012)构建的高密度物理图谱对同一永久F₂群体的苗期性状进行了杂种优势机理剖析,得出单位点上有利的超显性效应的积累以及两位点的上位性互作可以用来解释苗期性状杂种优势形成的遗传基础。

构建F_{2:3}家系、渗入系(introgression lines, ILs)和单片段染色体代换系(single segment substitution lines, SSSLs)等群体也可以进行杂种优势机理的研究。Yu等(1997)以珍汕97A×明恢63构建的F_{2:3}家系为研究群体,对产量性状及其构成因子进行了单个QTL和上位性互作QTL检测。结果表明,互作效应比单位点QTL效应对杂种优势的贡献更大,上位性效应在性状表现和杂种优势的形成过程中起重要作用。Liang等(2015)针对陆地棉强优势组合欣杂1号杂交种,利用SSR分子标记分析了F_{2:3}群体产量及其构成因子在单位点上的加性和显性遗传效应,以及两位点的互作效应对杂种优势遗传基础的贡献,发现单位点水平上的部分显性和超显性效应与两位点的上位性效应可

以很好地解释陆地棉产量杂种优势的遗传基础。Xin等(2011)以籼稻IR24为背景的粳稻Asominori渗入系的测交群体为材料进行杂种优势QTL定位,在单位点水平上共检测到41个杂种优势QTL,其中有38个QTL表现为超显性效应。Guo等(2013)以陆地棉TM-1为受体亲本,海岛棉(*Gossypium barbadense*) Hai-7124为供体亲本,构建了一套海陆种间SSSLs群体,用于分析产量性状的杂种优势位点。结果显示,单位点水平的超显性效应是海岛棉和陆地棉种间组合杂种优势形成的遗传基础。王智权等(2013)将以籼稻IR24为受体亲本、粳稻Asominori为供体亲本的66个染色体片段置换系,分别与IR24杂交构建1套对应的F₁群体进行产量相关性状杂种优势QTL定位,共检测到53个QTL,其中仅有1个QTL能在多个环境重复检测到,说明杂种优势QTL表达具有环境特异性。此外,王智权等(2015)用1套以籼型恢复系IR24为背景的亲本,渗入粳稻Asominori血缘的染色体片段置换系为父本,4个籼型不育系为母本,对与产量相关性状的杂种优势进行了QTL分析,发现杂种优势QTL具有一因多效现象。Xiang等(2016)利用57个水稻ILs和4种广泛应用的雄性不育系,按照NCIII设计构建了含有228个F₁的4个测交群体,并进行了杂种优势QTL的初步定位。Wei等(2016)以玉米自交系Xu178背景的Zong3单片段代换系为基础材料,利用与自交系Xu178的测交群体,对产量相关性状的杂种优势位点进行了分析,发现显性和超显性效应均对该测交群体的杂种优势形成起重要作用。

3 杂种优势QTL的精细定位

育种专家一直以来致力于寻找更优的杂交组合来提高杂交种的产量,然而,杂交组合中有哪些杂种优势相关基因参与并起作用至今仍不清楚。由于传统QTL定位所采用的分子标记密度较低,QTL初定位尚无法区分超显性QTL和“假超显性”QTL。因此,精细定位杂种优势QTL并加以分离克隆,对于阐明杂种优势的遗传机理及其应用具有重要意义。在作物中,利用ILs等遗传分离群体可进行杂种优势QTL的精细定位,进而分析单位点杂种优势的遗传基础。Semel等(2006)构建了1个番茄的渗入系群体(IL)并检测到1个影响番茄产量的超显性QTL,该QTL符合孟德尔分离

规律,因而认为超显性是杂种优势形成的重要遗传基础。Krieger等(2010)成功地克隆了影响番茄产量的单位点超显性基因*SFT*,当该基因呈现杂合状态时,番茄产量表现出很强的杂种优势。Luo等(2011)以桂朝2号背景的东乡野生稻ILs的TC群体为材料,对包括分蘖数、每穗粒数和千粒重等在内的6个产量性状进行了考察;利用SSR分子标记构建的遗传图谱共检测到42个杂种优势QTL,对其中1个控制每穗粒数的QTL——*hsp11*做了进一步精细定位,但尚未克隆到该QTL。Li等(2016)利用两系超级杂交稻两优培九(培矮64s×93-11)为材料,构建了RIL和回交群体,对1个产量杂种优势的主效位点进行了图位克隆,发现该杂种优势位点实际上是以前报道的*DTH8/Ghd8/LHD1*基因,该基因可同时控制开花期、株高、分蘖数和每穗小花数等多种性状。目前,在水稻和玉米中已克隆到一些重要的产量相关基因。例如,水稻的*Gn1*基因(Ashikari et al., 2005)和*IPA1*基因(Jiao et al., 2010)等。但是,尚未见新的单基因超显性杂种优势QTL的克隆报道,说明发掘这种表现超显性的单基因相对比较困难(Goff and Zhang, 2013)。其主要原因可能为:(1)杂种优势的表现容易受到环境条件的影响,性状表现不稳定;(2)杂种优势性状作为间接性状,不能像传统QTL定位那样直接获取性状数据;(3)杂种优势在各个作物中没有统一的遗传模式,不同作物的不同性状间存在差异(Lippman and Zamir, 2007; Shang et al., 2016b)。

4 杂种优势的关联分析

结合下一代高通量重测序技术,进一步利用关联分析的方法在水稻和玉米等作物中检测到许多重要数量遗传性状相关的位点和基因(Huang et al., 2010, 2012; Yano et al., 2016; Wang et al., 2016)。关联分析方法也被用于杂种优势的研究,构建含有杂合基因型的测交群体或杂交种作为关联群体,可以检测对杂种优势有贡献的有利等位基因,同时评估纯合基因型和杂合基因型的效应值。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所国家基因研究中心的科学家(Huang et al., 2015)对1 495个杂交稻组合的38个农艺性状进行了全基因组关联研究,共检测到130个显著关联的位点,对杂合子基因型的效应分析显示,

杂交种中仅有少量位点呈现超显性效应,更多的是有利等位基因与杂交种产量密切关联。这些结果说明稀有有利等位基因正向显性效应的积累对杂种优势的形成有重要贡献(Birchler, 2015)。该研究提供了丰富的杂交稻品种的基因组信息,很好地解释了产量优势的遗传基础,为杂交水稻的分子设计育种和杂种优势机制的研究打下了坚实的基础(杨淑华等, 2016)。在作物不同性状的QTL研究中,单纯的连锁或关联分析存在局限,而将连锁分析与关联分析相结合,可大大提高QTL检测的效率和准确性(Lu et al., 2010)。最近,国家基因研究中心与中国水稻研究所合作(Huang et al., 2016),对17个具有代表性的水稻杂交组合衍生的10 074个F₂株系进行了连锁分析和全基因组关联研究,将其分成3种类型,在3种杂交类型中均发现大部分位点表现为正向的部分显性效应,同时某些位点在杂合状态下呈现超显性或“假超显性”效应。对这些位点杂种优势效应的进一步分析表明,加性、部分显性效应和超显性效应之所以能被观察到,可能是由于等位基因的剂量效应所致。另外,Huang等(2016)在不同杂交组合构建的分离群体中并未发现共同控制性状杂种优势的位点,但是找到了一些控制性状杂种优势的QTL,并提出了一些候选基因,下一步工作将是对这些杂种优势候选基因进行功能验证。

5 研究展望

目前,利用分子数量遗传学研究作物杂种优势大多仍停留在连锁分析和几个特定组合衍生的遗传分离群体上(Larièpe et al., 2012),这使得杂种优势的研究结果具有一定的局限性。Huang等(2015, 2016)收集了1 495份水稻材料并用17个水稻杂交组合配制了10 074个F₂株系,采用关联分析和连锁分析的方法进行了杂种优势的剖析,遗憾的是该研究仍未分离到杂种优势的候选基因和验证功能,因此对杂种优势基因的机理探究有待深入。另外,该研究使用的是自然关联群体,没有构建关联群体的测交群体。因此,下一步进行作物杂种优势的QTL定位时,除了构建不同的遗传分离群体用于连锁分析外,还需用自然群体配制测交关联群体进行杂种优势位点的关联分析,连锁分析与关联分析相结合将会加快挖掘和验证杂种优势的QTL。

随着植物性状自然遗传变异的深入研究(Nordborg and Weigel, 2008)和植物表型组学的日益发展(Houle et al., 2010), 剖析表型将会更加系统(Fiorani and Schurr, 2013)。RNA测序基因的表达丰度作为一个数量性状可被用于表达量QTL (eQTL)的连锁和关联分析, 有望用来挖掘调控杂种优势的基因。代谢组与基因组和转录组相比更接近生物体的表型, 基因组的微小变化在代谢组层面得以体现和放大, 同时植物组织中代谢物的水平也可以作为一个数量性状(刘贤青等, 2015)。因此, 对杂交后代群体的代谢物性状进行杂种优势的QTL分析, 也有助于杂种优势遗传机理的剖析。表型变异的深入发掘和评估无疑将对透彻理解杂种优势性状评价大有裨益, 进而大大提高杂种优势QTL定位的检测效率和准确度。

虽然上位性互作在杂种优势的研究中已有诸多报道, 但仍缺乏精确的统计模型和方法。除了两位点互作之外, 还需关注大量的多位点互作和多点的单倍型遗传效应(Goff and Zhang, 2013)。此外, 杂种优势在不同环境和各生长发育阶段的表现不同, 有些性状的杂种优势仅在特定的条件下表现(Shang et al., 2016b)。因此, 在不同环境或处理下开展杂种优势的QTL定位, 进一步挖掘特定环境下表达的杂种优势QTL, 将有利于理解杂种优势与环境之间的互作。杂种优势的形成是遗传、表观遗传和基因调控网络共同作用引起的一系列生物体内的复杂变化, 未来应建立一个系统的模型和研究平台以探讨植物不同生长时期的杂种优势表现。

参考文献

- 陈深广, 沈希宏, 曹立勇, 占小登, 冯跃, 吴伟明, 程式华 (2010). 水稻产量性状杂种优势的QTL定位. *中国农业科学* **43**, 4983–4990.
- 李兰芝, 卢开阳, 牟同敏, 胡中立 (2008). 水稻剑叶和倒二叶形态性状的杂种优势. *武汉大学学报(理学版)* **54**, 472–478.
- 刘贤青, 董学奎, 罗杰 (2015). 基于连锁与关联分析的植物代谢组学研究进展. *生命科学* **8**, 986–994.
- 王智权, 江玲, 尹长斌, 王晓玲, 雷建国, 肖宇龙, 刘喜, 刘世家, 陈亮明, 余传元, 万建民 (2013). 水稻产量相关农艺性状杂种优势位点的定位. *中国水稻科学* **27**, 569–576.
- 王智权, 王晓玲, 雷建国, 肖宇龙, 李马忠, 余传元 (2015). 利用染色体片段置换系浅析三系杂交水稻中的杂种优势位点. *江西农业大学学报* **5**, 765–773.
- 辛业芸, 袁隆平 (2014). 超级杂交稻两优培九产量杂种优势标记与QTL分析. *中国农业科学* **47**, 2699–2714.
- 杨淑华, 王台, 钱前, 王小菁, 左建儒, 顾红雅, 姜里文, 陈之端, 白永飞, 孔宏智, 陈凡, 萧浪涛, 董爱武, 种康 (2016). 2015年中国植物科学若干领域重要研究进展. *植物学报* **51**, 416–472.
- Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, Yamamoto T, Takashi T, Nishimura A, Angeles ER, Qian Q, Kitano H, Matsuoka M (2005). Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science* **309**, 741–745.
- Birchler JA (2015). Heterosis: the genetic basis of hybrid vigour. *Nat Plants* **1**, 15020
- Birchler JA, Yao H, Chudalayandi S, Vaiman D, Veitia RA (2010). Heterosis. *Plant Cell* **22**, 2105–2112.
- Bruce AB (1910). The mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. *Science* **32**, 627–628.
- East EM (1908). Inbreeding in Corn in Reports of the Connecticut Agricultural Experiment Station for Years 1907–1908. New Haven: Connecticut Agricultural Experiment Station. pp. 419–428.
- East EM (1936). Heterosis. *Genetics* **21**, 375–397.
- Fiorani F, Schurr U (2013). Future scenarios for plant phenotyping. *Annu Rev Plant Biol* **64**, 267–291.
- Frascaroli E, Canè MA, Landi P, Pea G, Gianfranceschi L, Villa M, Morgante M, Pè ME (2007). Classical genetic and quantitative trait loci analyses of heterosis in a maize hybrid between two elite inbred lines. *Genetics* **176**, 625–644.
- Garcia A, Wang S, Melchinger A, Zeng Z (2008). Quantitative trait loci mapping and the genetic basis of heterosis in maize and rice. *Genetics* **180**, 1707–1724.
- Goff S, Zhang Q (2013). Heterosis in elite hybrid rice: speculation on the genetic and biochemical mechanisms. *Curr Opin Plant Biol* **16**, 221–227.
- Graham G, Wolff D, Stuber C (1997). Characterization of a yield quantitative trait locus on chromosome five of maize by fine mapping. *Crop Sci* **37**, 1601–1610.
- Guo T, Yang N, Tong H, Pan Q, Yang X, Tang J, Wang J, Li J, Yan J (2014). Genetic basis of grain yield heterosis in an “immortalized F₂” maize population. *Theor Appl Genet* **127**, 2149–2158.
- Guo X, Guo Y, Ma J, Wang F, Sun M, Gui L, Zhou J, Song X, Sun X, Zhang T (2013). Mapping heterotic loci for yield and agronomic traits using chromosome segment introgression lines in cotton. *J Integr Plant Biol* **55**, 759–774.
- He X, Hu Z, Zhang Y (2012). Genome-wide mapping of QTL

- associated with heterosis in the RIL-based NCIII design. *Chin Sci Bull* **57**, 2655–2665.
- Hochholdinger F, Hoecker N** (2007). Towards the molecular basis of heterosis. *Trends Plant Sci* **12**, 427–432.
- Houle D, Govindaraju D, Omholt S** (2010). Phenomics: the next challenge. *Nat Rev Genet* **11**, 855–866.
- Hua J, Xing Y, Wu W, Xu C, Sun X, Yu S, Zhang Q** (2003). 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* **100**, 2574–2579.
- Hua J, Xing Y, Xu C, Sun X, Yu S, Zhang Q** (2002). Genetic dissection of an elite rice hybrid revealed that heterozygotes are not always advantageous for performance. *Genetics* **162**, 1885–1895.
- Huang X, Wei X, Sang T, Zhao Q, Feng Q, Zhao Y, Li C, Zhu C, Lu T, Zhang Z, Li M, Fan D, Guo Y, Wang A, Wang L, Deng L, Li W, Lu Y, Weng Q, Liu K, Huang T, Zhou T, Jing Y, Li W, Lin Z, Buckler ES, Qian Q, Zhang QF, Li J, Han B** (2010). Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces. *Nat Genet* **42**, 961–967.
- Huang X, Yang S, Gong J, Zhao Y, Feng Q, Gong H, Li W, Zhan Q, Cheng B, Xia J, Chen N, Hao Z, Liu K, Zhu C, Huang T, Zhao Q, Zhang L, Fan D, Zhou C, Lu Y, Weng Q, Wang ZX, Li J, Han B** (2015). Genomic analysis of hybrid rice varieties reveals numerous superior alleles that contribute to heterosis. *Nat Commun* **6**, 6258
- Huang X, Yang X, Gong J, Zhao Q, Feng Q, Zhan Q, Zhao Y, Li W, Cheng B, Xia J, Chen N, Huang T, Zhang L, Fan D, Chen J, Zhou C, Lu Y, Weng Q, Han B** (2016). Genomic architecture of heterosis for yield traits in rice. *Nature* **537**, 629–633.
- Huang X, Zhao Y, Wei X, Li C, Wang A, Zhao Q, Li W, Guo Y, Deng L, Zhu C, Fan D, Lu Y, Weng Q, Liu K, Zhou T, Jing Y, Si L, Dong G, Huang T, Lu T, Feng Q, Qian Q, Li J, Han B** (2012). Genome-wide association study of flowering time and grain yield traits in a worldwide collection of rice germplasm. *Nat Genet* **44**, 32–39.
- Jiao Y, Wang Y, Xue D, Wang J, Yan M, Liu G, Dong G, Zeng D, Lu Z, Zhu X, Qian Q, Li J** (2010). Regulation of *OsSPL14* by *OsmiR156* defines ideal plant architecture in rice. *Nat Genet* **42**, 541–544.
- Jones D** (1917). Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Proc Natl Acad Sci USA* **3**, 310–312
- Kearsey M, Jinks J** (1968). A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. *Heredity* **23**, 403–409.
- Krieger U, Lippman Z, Zamir D** (2010). The flowering gene *SINGLE FLOWER TRUSS* drives heterosis for yield in tomato. *Nat Genet* **42**, 459–463.
- Larièpe A, Mangin B, Jasson S, Combes V, Dumas F, Jamin P, Lariagon C, Jolivot D, Madur D, Fiévet J, Gallais A, Dubreuil P, Charcosset A, Moreau L** (2012). The genetic basis of heterosis: multi-parental quantitative trait loci mapping reveals contrasted levels of apparent overdominance among traits of agronomical interest in maize (*Zea mays* L.). *Genetics* **190**, 795–811.
- Li D, Huang Z, Song S, Xin Y, Mao D, Lv Q, Zhou M, Tian D, Tang M, Wu Q, Liu X, Chen T, Song X, Fu X, Zhao B, Liang C, Li A, Liu G, Li S, Hu S, Cao X, Yu J, Yuan L, Chen C, Zhu L** (2016). Integrated analysis of phenome, genome, and transcriptome of hybrid rice uncovered multiple heterosis-related loci for yield increase. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 6026–6035.
- Li L, Lu K, Chen Z, Mu T, Hu Z, Li X** (2008). Dominance, overdominance and epistasis condition the heterosis in two heterotic rice hybrids. *Genetics* **180**, 1725–1742.
- Li X, Li X, Fridman E, Tesso TT, Yu J** (2015). Dissecting repulsion linkage in the dwarfing gene *Dw3* region for sorghum plant height provides insights into heterosis. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 11823–11828.
- Li Z, Luo L, Mei H, Wang D, Shu Q, Tabien R, Zhong D, Ying C, Stansel JW, Khush GS, Paterson AH** (2001). Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. I. Biomass and grain yield. *Genetics* **158**, 1737–1753.
- Liang Q, Shang L, Wang Y, Hua J** (2015). Partial dominance, overdominance and epistasis as the genetic basis of heterosis in Upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *PLoS One* **10**, e0143548.
- Lippman ZB, Zamir D** (2007). Heterosis: revisiting the magic. *Trends Genet* **23**, 60–66.
- Lu Y, Zhang S, Trushar S, Xie C, Hao Z, Li X, Farkhari M, Ribaut JM, Cao M, Rong T, Xu Y** (2010) Joint linkage-linkage disequilibrium mapping is a powerful approach to detecting quantitative trait loci underlying drought tolerance in maize. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 19585–19590.
- Luo L, Lia Z, Mei H, Shu Q, Tabien R, Zhong D, Ying C, Stansel JW, Khush GS, Paterson AH** (2001). Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. II. Grain yield

- components. *Genetics* **158**, 1755–1771.
- Luo X, Fu Y, Zhang P, Wu S, Tian F, Liu J, Zhu Z, Yang J, Sun C** (2009). Additive and over-dominant effects resulting from epistatic loci are the primary genetic basis of heterosis in rice. *J Integr Plant Biol* **51**, 393–408.
- Luo X, Wu S, Tian F, Xin X, Zha X, Dong X, Fu Y, Wang X, Yang J, Sun C** (2011). Identification of heterotic loci associated with yield-related traits in Chinese common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.). *Plant Sci* **181**, 14–22.
- Matsuda F, Nakabayashi R, Yang Z, Okazaki Y, Yone-maru J, Ebana K, Yano M, Saito K** (2015). Metabolome-genome-wide association study dissects genetic architecture for generating natural variation in rice secondary metabolism. *Plant J* **81**, 13–23.
- Mei H, Li Z, Shu Q, Guo L, Wang Y, Yu X, Ying C, Luo L** (2005). Gene actions of QTLs affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two backcross populations. *Theor Appl Genet* **110**, 649–659.
- Mei H, Luo L, Ying C, Wang Y, Yu X, Guo L, Paterson AH, Li Z** (2003). Gene actions of QTLs affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two testcross populations. *Theor Appl Genet* **107**, 89–101.
- Minvielle F** (1987). Dominance is not necessary for heterosis: a two-locus model. *Genet Res* **49**, 245–247.
- Nordborg M, Weigel D** (2008). Next-generation genetics in plants. *Nature* **456**, 720–723.
- Radoev M, Becker HC, Ecke W** (2008). Genetic analysis of heterosis for yield and yield components in rapeseed (*Brassica napus* L.) by quantitative trait locus mapping. *Genetics* **179**, 1547–1558.
- Richey F** (1942). Mock-dominance and hybrid vigor. *Science* **96**, 280–281.
- Schnable P, Springer N** (2013). Progress toward understanding heterosis in crop plants. *Annu Rev Plant Biol* **64**, 71–88.
- Schnell F, Cockerham C** (1992). Multiplicative vs. arbitrary gene action in heterosis. *Genetics* **131**, 461–469.
- Semel Y, Nissenbaum J, Menda N, Zinder M, Krieger U, Issman N, Pleban T, Lippman Z, Gur A, Zamir D** (2006). Overdominant quantitative trait loci for yield and fitness in tomato. *Proc Natl Acad Sci USA* **103**, 12981–12986.
- Shang L, Liang Q, Wang Y, Zhao Y, Wang K, Hua J** (2016a). Epistasis together with partial dominance, over-dominance and QTL by environment interactions contribute to yield heterosis in upland cotton. *Theor Appl Genet* **129**, 1429–1446.
- Shang L, Wang Y, Cai S, Ma L, Liu F, Chen Z, Su Y, Wang K, Hua J** (2016b). Genetic analysis of upland cotton dynamic heterosis for boll number per plant at multiple developmental stages. *Sci Rep* **6**, 35515.
- Shull G** (1908). The composition of a field of maize. *J Hered* **1**, 296–301.
- Song F, Peng H, Liu T, Zhang Y, Sun Q, Ni Z** (2011). Heterosis for plant height and ear position in maize revealed by quantitative trait loci analysis with triple testcross design. *Acta Agronomica Sin* **37**, 1186–1195.
- Stuber C, Lincoln S, Wolff D, Helentjaris T, Lander ES** (1992). Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics* **132**, 823–839.
- Tang J, Yan J, Ma X, Teng W, Wu W, Dai J, Dhillon BS, Melchinger AE, Li J** (2010). Dissection of the genetic basis of heterosis in an elite maize hybrid by QTL mapping in an immortalized F₂ population. *Theor Appl Genet* **120**, 333–340.
- Wang X, Wang H, Liu S, Ferjani A, Li J, Yan J, Yang X, Qin F** (2016). Genetic variation in *ZmVPP1* contributes to drought tolerance in maize seedlings. *Nat Genet* **48**, 1233–1241.
- Wei X, Lu X, Zhang Z, Xu M, Mao K, Li W, Wei F, Sun P, Tang J** (2016). Genetic analysis of heterosis for maize grain yield and its components in a set of SSSL testcross populations. *Euphytica* **210**, 181–193.
- Wei X, Wang B, Peng Q, Wei F, Mao K, Zhang X, Sun P, Liu Z, Tang J** (2015). Heterotic loci for various morphological traits of maize detected using a single segment substitution lines test-cross population. *Mol Breed* **35**, 1–13.
- Williams W** (1959). Heterosis and the genetics of complex characters. *Nature* **184**, 527–530.
- Xiang C, Zhang H, Wang H, Wei S, Fu B, Xia J, Li Z, Gao Y, Ye G** (2016). Dissection of heterosis for yield and related traits using populations derived from introgression lines in rice. *Crop J* **4**, 468–478.
- Xiao J, Li J, Yuan L, Tanksley SD** (1995). Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers. *Genetics* **140**, 745–754.
- Xin X, Wang W, Yang J, Luo XJ** (2011). Genetic analysis of heterotic loci detected in a cross between indica and japonica rice (*Oryza sativa* L.). *Breed Sci* **61**, 380–388.
- Yano K, Yamamoto E, Aya K, Takeuchi H, Lo PC, Hu L, Yamasaki M, Yoshida S, Kitano H, Hirano K, Matsuoka**

- M** (2016). Genome-wide association study using whole-genome sequencing rapidly identifies new genes influencing agronomic traits in rice. *Nat Genet* **48**, 927–934.
- Yu S, Li J, Xu C, Tan YF, Gao YJ, Li XH, Zhang Q, Saghai Maroof MA** (1997). Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA* **94**, 9226–9231.
- Zhou G, Chen Y, Yao W, Zhang C, Xie W, Hua J, Xing Y, Xiao J, Zhang Q** (2012). Genetic composition of yield heterosis in an elite rice hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 15847–15852.
- Zhu D, Zhou G, Xu C, Zhang Q** (2016). Genetic components of heterosis for seedling traits in an elite rice hybrid analyzed using an immortalized F₂ population. *J Genet Genomics* **43**, 87–97.
- Zhuang J, Fan Y, Wu J, Xia Y, Zheng K** (2000). Identification of over-dominance QTL in hybrid rice combinations. *Hereditas* **22**, 205–208.

Progress in Understanding the Genetic Basis of Heterosis in Crops

Liangang Shang¹, Zhenyu Gao², Qian Qian^{1, 2*}

¹Agriculture Genome Institute at Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Shenzhen 518120, China; ²State Key Laboratory of Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China

Abstract In heterosis, hybrid progeny of two different inbred varieties exhibit greater biomass and speed of development than both parents. Although heterosis is widely exploited in agriculture, a comprehensive description of its molecular basis has remained elusive despite extensive investigation. Various models have been posited to explain the genetic mechanisms of heterosis include dominance, overdominance, and epistasis. With the development of molecular quantitative genetics, the study of heterosis has been promoted. In this review, we summarize recent progress in the genetic basis of heterosis at the quantitative trait loci (QTL) level. QTL mapping for heterosis is discussed and its prospects are proposed.

Key words heterosis, crop, dominance, overdominance, epistasis

Shang LG, Gao ZY, Qian Q (2017). Progress in understanding the genetic basis of heterosis in crops. *Chin Bull Bot* **52**, 10–18.

* Author for correspondence. E-mail: qianqian188@hotmail.com

(责任编辑: 孙冬花)