

# 杂交籼稻子粒 QTL 标记遗传距离与粒重、粒重杂种优势的相关性

游书梅<sup>1</sup>, 曹应江<sup>1</sup>, 郑家奎<sup>1,2,3</sup>, 蒋开锋<sup>1,2</sup>, 张涛<sup>1,2</sup>, 杨莉<sup>1,2</sup>, 杨乾华<sup>1</sup>, 万先齐<sup>1</sup>, 罗婧<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>四川省农业科学院水稻高粱研究所/农业部西南水稻生物学与遗传育种重点实验室, 德阳 618000;

<sup>2</sup>国家水稻改良中心泸州分中心, 泸州 646100; <sup>3</sup>重庆大学生物工程学院, 重庆 400044)

**摘要:**利用与子粒性状相关的 QTL 标记分析了 10 个杂交水稻亲本间(5 个不育系和 5 个恢复系)的遗传差异, 结合 10 个亲本所配 25 个组合的 F<sub>1</sub> 表现, 研究了基于子粒 QTL 分子标记遗传距离与粒重及粒重杂种优势的相关性。结果表明分子标记遗传距离与粒重呈显著正相关( $r=0.26^*$ ), 与对照优势呈显著正相关( $r=0.28^*$ ), 与母本优势呈极显著正相关( $r=0.41^{**}$ )。为分子标记预测杂交水稻杂种优势研究奠定了基础。

**关键词:** 杂交籼稻; 粒重; QTL; 遗传距离; 杂种优势; 相关性

## Correlation between Genetic Distance Based on Grain Weight QTL Markers, Grain Weight and Grain Weight Heterosis in Indica Hybrid Rice

YOU Shu-mei<sup>1</sup>, CAO Ying-jiang<sup>1</sup>, ZHENG Jia-kui<sup>1,2,3</sup>, JIANG Kai-feng<sup>1,2</sup>, ZHANG Tao<sup>1,2</sup>,

YANG Li<sup>1,2</sup>, YANG Qian-hua<sup>1</sup>, WAN Xian-qi<sup>1</sup>, LUO Jing<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> Institute of Rice and Sorghum, Sichuan Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Rice Biology, Genetic and Breeding in Southwest, Ministry of Agriculture, Deyang 618000; <sup>2</sup> Luzhou Branch of National Rice Improvement Center, Luzhou 646100; <sup>3</sup> College of Bioengineering, Chongqing University, Chongqing 400044)

**Abstract:** The genetic difference of 10 rice parents (5 CMS lines and 5 restorer lines) was analyzed by molecular markers of grain weight loci in rice. The correlation between genetic distance and grain weight and heterosis was studied by reference to the performance of 25 combinations. The results showed that the correlation between genetic distance of grain weight loci and control heterosis was significant ( $r=0.28^*$ ), correlation between genetic distance of grain weight loci and grain weight was significant ( $r=0.26^*$ ), and correlation between genetic distance of grain weight loci and female parent heterosis was very significantly correlated ( $r=0.41^{**}$ ). The study of molecular markers predict heterosis in hybrid rice.

**Key words:** Indica hybrid rice; Grain weight; QTL; Genetic distance; Heterosis; Correlation.

杂种优势的遗传基础研究表明, 杂交双亲要有一定的遗传差异才能产生明显的杂种优势。如何迅速而准确地筛选优良亲本、预测所配组合的杂种优势已成为作物育种工作者极为关心和致力研究解决的问题。自 20 世纪 80 年代以来, 随着 DNA 分子标记的出现, 利用分子标记揭示品种间遗传差异, 进而

预测杂种优势已有大量文献报道, 但尚未得出一致的结果。Lee 等<sup>[1]</sup>、Smith 等<sup>[2]</sup>、蔡建等<sup>[3]</sup>、赵庆勇等<sup>[4]</sup>和张培江等<sup>[5]</sup>研究认为分子标记遗传距离与杂种优势之间呈极显著正相关。而廖伏明等<sup>[6]</sup>和张涛等<sup>[7]</sup>的研究却认为分子标记遗传距离与 F<sub>1</sub> 杂种优势之间没有明显的相关性, 不能用于杂种优势

收稿日期: 2011-11-12 修回日期: 2012-02-24

基金项目: “863” 计划(2009AA101101); 四川“十一五”水稻育种攻关项目(YZGG2006-1); 四川省财政专项育种工程(2007YZGC11-31)

作者简介: 游书梅, 主要从事水稻遗传育种工作。E-mail: yousm7322007@126.com

曹应江, 为并列第一作者, 硕士, 主要从事遗传育种工作。E-mail: caoyj987@126.com

通信作者: 郑家奎, 博士, 研究员, 研究生导师。研究方向: 水稻遗传育种与分子生物学。E-mail: zhen6102@126.com

预测。Zhang 等<sup>[8-9]</sup>则认为当亲本间特殊杂合性与杂种优势的相关系数较大时,有可能用于杂种优势预测,但这种关系会因亲本的遗传多样性及杂种优势遗传机理的复杂性而改变。Xiao 等<sup>[10]</sup>用基于 PCR 的分子标记分析杂交水稻,也得到了相似的结果,认为遗传距离与杂种优势的相关性取决于所研究材料的类型。通过对以上文献的解析,发现前人的研究大多是用覆盖水稻全基因组的分子标记分析亲本间的遗传差异与产量杂种优势的相关性,这样的遗传差异是建立在双亲全部位点上的差异,用来分析遗传距离与产量杂种优势的相关性时就得到了不同的结果。水稻产量各构成要素间存在着复杂的关系,那么用全基因组分析的遗传距离与产量优势相关性研究是否妥当?带着这个疑问设想,如果仅仅利用与某一性状的基因位点来分析亲本的遗传差异,研究由此产生的遗传距离与这一性状的杂种优势的相关性是否会更准确呢?粒重是产量重要的构成要素之一,不易受到环境的影响,且目前相关的标记也很多,本研究以 5 个不育系和 5 个恢复系为材料配制的 25 个杂交组合(5×4 NC II 设计),及其对应的 10 个亲本作为材料,利用与水稻子粒相关的 QTL 标记分析亲本间的遗传差异,探讨了遗传距离与粒重及粒重杂种优势的相关性,以期能为杂交水稻杂种优势的预测提供参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与田间试验

供试材料包括 5 个不育系(德香 074A、K22A、冈 46A、II-32A、K17A),5 个恢复系(明恢 63、泸恢 8258、泸恢 H103、成恢 727、蜀恢 527),按 5×4 NCII 遗传交配设计配制的 25 个杂交组合及对照冈优 725。所有材料于 2010 年在四川省农科院水稻高粱研究所德阳基地种植。试验采用随机区组设计,3 次重复,每小区种植 3 行,每行 10 株,株距 16.7 cm,行距 33.3 cm,每穴双苗。田间管理同大田生产。成熟期以每小区中间 5 株为样本,考查千粒重。

### 1.2 SSR 分析

DNA 的提取参照 McCouch 等<sup>[11]</sup>提出,经张涛等<sup>[7]</sup>改良的方法。选取与子粒性状紧密连锁的 14 个标记(表 1)对供试的 10 个亲本进行多态性分析,引物序列由上海英俊生物技术有限公司合成。PCR 反应参照张涛<sup>[12]</sup>的方法。

PCR 反应体系总体积为 25 $\mu$ l,其中包括 50

mmol/L KCl,10mmol/L Tris-Cl (pH 9.0),1.5mmol/L MgCl<sub>2</sub>,200 $\mu$ mol/L dNTP,50~100ng 的基因组 DNA,1 个单位的 Taq 聚合酶和 0.1  $\mu$ mol/L 引物。

扩增程序为:94 $^{\circ}$ C 预变性 5min $\rightarrow$ 循环扩增 $\rightarrow$ 94 $^{\circ}$ C 变性 1min $\rightarrow$ 55 $^{\circ}$ C 退火 1min $\rightarrow$ 72 $^{\circ}$ C 延伸 1min $\rightarrow$ 循环 35 次 $\rightarrow$ 72 $^{\circ}$ C 延伸 10min。

表 1 与子粒相关的基因标记位点

Table 1 Markers of grain weight loci in rice

标记 Maker	染色体 Chromosome	类型 Types	名称 Name	性状 Traits	参考文献 References
RM212	1	QTL	<i>gw1.1</i>	千粒重	[13]
RM302	1	QTL	<i>gw1.1</i>	千粒重	[13]
RM208	2	QTL	<i>gw2.1</i>	千粒重	[14]
RM290	2	QTL	<i>gw2.1</i>	千粒重	[15]
RM130	3	QTL	<i>gw3.2</i>	千粒重	[16]
RM520	3	QTL	<i>gw3.1</i>	千粒重	[17]
RM206	5	QTL	<i>qGW-11-1</i>	千粒重	[18]
RM289	5	QTL	<i>qGW5</i>	千粒重	[18]
RM18	7	克隆	<i>qSW5</i>	粒宽	[19]
RM201	9	QTL	<i>gw9</i>	千粒重	[20]
RM228	10	QTL	<i>gw10b</i>	千粒重	[20]
RM4B	11	QTL	<i>gw11</i>	千粒重	[21]
RM17	12	克隆	<i>qSW5</i>	粒宽	[19]
RM20b	12	QTL	<i>gw11.1</i>	千粒重	[13]

### 1.3 数据统计与分析

每检测到 1 条多态性带视为 1 个等位基因,根据 PCR 扩增结果,在相同迁移位置有带时赋值为 1,无带时赋值为 0,缺失赋值为 9。按 Nei 等<sup>[22]</sup>的方法计算品种间遗传距离(GD): $GD = 1 - 2N_{ij} / (N_i + N_j)$ ,式中  $N_i$  为  $i$  品种出现的谱带数, $N_j$  为  $j$  品种出现的谱带数, $N_{ij}$  为  $i$  品种和  $j$  品种共有的谱带数。

平均多态性信息量(Polymorphism index contents): $PIC = 1 - \sum(p_i)^2$ ,式中  $p_i$  为第  $i$  个多态位点上的基因频率。按以下公式计算杂种优势:

平均优势 = (F<sub>1</sub> 值 - 双亲平均值) / 双亲平均 × 100%

超亲优势 = (F<sub>1</sub> 值 - 高值亲本值) / 高值亲本值 × 100%

对照优势 = (F<sub>1</sub> 值 - 对照值) / 对照值 × 100%

母本优势 = (F<sub>1</sub> 值 - 母本值) / 母本值 × 100%

父本优势 = (F<sub>1</sub> 值 - 父本值) / 父本值 × 100%

数据处理和统计分析在 EXCEL 2003 和 NT-SYS-pc 2.1 系统下进行。

## 2 结果与分析

### 2.1 子粒 QTL 标记分析

14 个子粒 QTL 标记在 10 个杂交水稻亲本间检测到 14 个分子标记位点,多态性频率为 100%,检测到 37 个等位基因,平均每个位点的等位基因数为 2.64 个,变化范围 2~4 个,14 个引物的平均多态性信息量为 0.64,变化范围 0.12 (RM18)~0.79 (RM4B)。表明本研究所用的材料间存在丰富的遗传多样性。

5 个不育系与 5 个恢复系之间的遗传距离(表 2)变幅为 0.27~0.54,平均遗传距离为 0.43。冈 46A 与泸恢 8258 的遗传距离最大,为 0.54,冈 46A 与明恢 63 的遗传距离最小,为 0.27。5 个不育系与恢复系间的平均遗传距离相差不大,在 0.40~0.44 之间;5 个恢复系与不育系的平均遗传距离中,最小

的是明恢 63 (0.36),最大的为泸恢 8258 (0.48)。不育系与恢复系之间的遗传距离较大,说明本试验所用亲本的遗传差异较大,有利于选配出强优势组合;10 个材料在遗传距离 0.64 处被明显的聚为不育系和恢复系两大类(图 1),与其系谱关系相吻合。

表 2 10 个亲本之间的遗传距离

Table 2 Genetic distance of 10 parents

亲本 Parents	德香 074A Dexiang 074A	K22A	冈 46A Gang46A	II-32A	K17A	平均 Average
明恢 63	0.38	0.43	0.27	0.38	0.35	0.36
成恢 727	0.49	0.43	0.49	0.49	0.41	0.46
泸恢 H103	0.30	0.41	0.41	0.41	0.43	0.39
泸恢 8258	0.43	0.49	0.54	0.49	0.46	0.48
蜀恢 527	0.41	0.46	0.51	0.46	0.49	0.46
平均 Average	0.40	0.44	0.44	0.44	0.43	0.43

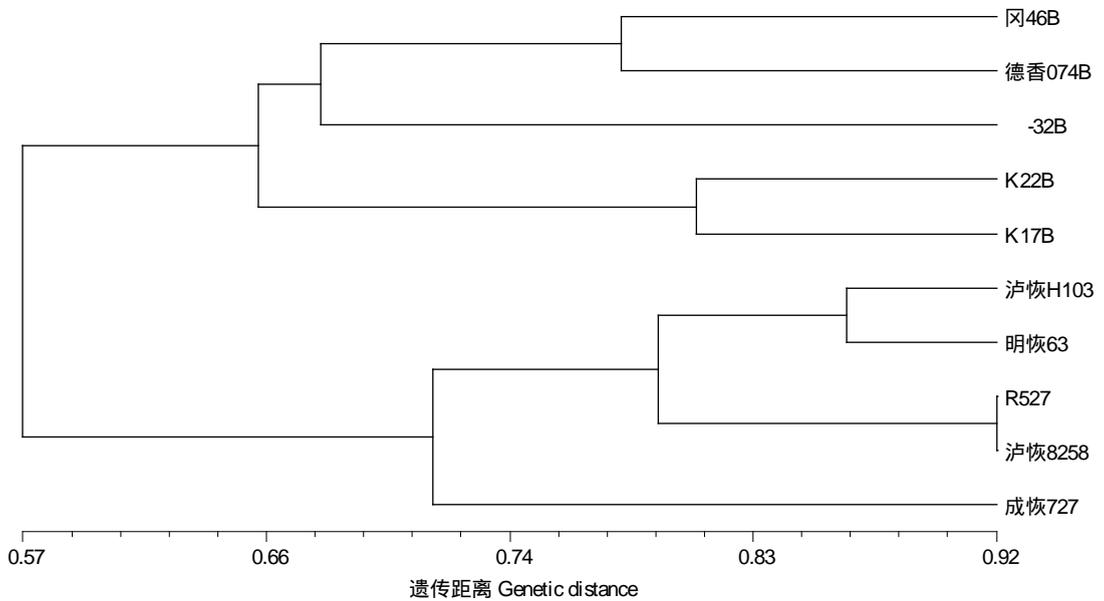


图 1 10 个亲本聚类分析图

Fig. 1 Dendrogram by cluster analysis for 10 hybrid rice parents

### 2.2 杂种优势分析

25 个组合的千粒重及杂种优势见表 3。25 个组合平均千粒重为 29.63g,最高的组合是 K17A/蜀恢 527,千粒重为 33.28g;最小的组合为 II-32A/泸恢 H103,千粒重为 26.03g。

对照优势平均值为 12.12%,变幅为 -1.54%~25.89%,有两个组合表现为负效应,其余的 23 个组合都表现为正效应,表现最好;超亲优势的平均值为 -0.45%,变幅为 -9.67%~19.13%,14 个组合都

表现为正效应,有 11 个组合表现为负效应;表现最差平均优势的平均值为 4.21%,变幅为 -5.97%~21.76% 有 18 个组合表现为负效应,7 个组合都表现为正效应;母本优势的平均值为 5.41%,变幅为 -9.67%~20.31%,17 个组合都表现为正效应;有 8 个组合表现为负效应;父本优势的平均值为 3.72%,变幅为 -9.15%~24.51%,17 个组合表现为正效应,有 8 个组合表现为负效应。

表 3 25 个组合的千粒重及杂种优势

Table 3 1000-grain weight and heterosis of 25 combinations

组合名称 Name of combinations	千粒重(g) 1000-grain weight	对照优势(%) Comparison heterosis	平均优势(%) Average heterosis	超亲优势(%) Transgressive heterosis	母本优势(%) Over female heterosis	父本优势(%) Over male heterosis
德香 074 A/明恢 63	29.98	13.43	2.15	-8.23	-8.23	15.17
德香 074 A/成恢 727	30.50	15.39	0.74	-6.64	-6.64	9.40
德香 074 A/泸恢 H103	29.51	11.65	-0.83	-9.67	-9.67	9.93
德香 074 A/泸恢 8258	31.32	18.50	-1.35	-4.13	-4.13	1.59
德香 074 A/蜀恢 527	30.32	14.69	-5.97	-7.21	-7.21	-4.70
K22A/明恢 63	32.41	22.62	21.76	19.13	19.13	24.51
K22A/成恢 727	30.59	15.72	11.05	9.70	12.42	9.70
K22A/泸恢 H103	29.04	9.85	7.44	6.73	6.73	8.16
K22A/泸恢 8258	31.52	19.25	8.62	2.24	15.86	2.24
K22A/蜀恢 527	32.73	23.83	10.92	2.89	20.31	2.89
冈 46A/明恢 63	27.37	3.53	0.26	-4.18	-4.18	5.13
冈 46A/成恢 727	28.10	6.31	-0.43	-1.61	-1.61	0.79
冈 46A/泸恢 H103	26.07	-1.37	-5.89	-8.72	-8.72	-2.89
冈 46A/泸恢 8258	28.84	9.11	-2.88	-6.45	0.98	-6.45
冈 46A/蜀恢 527	29.83	12.86	-1.18	-6.22	4.45	-6.22
II-32A/明恢 63	27.70	4.80	8.62	6.42	10.91	6.42
II-32A/成恢 727	27.08	2.45	2.47	-2.87	8.43	-2.87
II-32A/泸恢 H103	26.03	-1.54	0.44	-3.05	4.20	-3.05
II-32A/泸恢 8258	28.01	5.97	0.39	-9.15	12.15	-9.15
II-32A/蜀恢 527	29.66	12.22	4.46	-6.76	18.76	-6.76
K17A/明恢 63	28.87	9.23	6.90	3.16	3.16	10.91
K17A/成恢 727	30.36	14.86	8.69	8.49	8.49	8.90
K17A/泸恢 H103	30.07	13.77	9.68	7.45	7.45	12.01
K17A/泸恢 8258	31.70	19.91	7.78	2.81	13.26	2.81
K17A/蜀恢 527	33.28	25.89	11.30	4.61	18.90	4.61
平均值 Average	29.63	12.12	4.21	-0.45	5.41	3.72
最大值 Max.	33.28	25.89	21.76	19.13	20.31	24.51
最小值 Min.	26.03	-1.54	-5.97	-9.67	-9.67	-9.15
正(负)效应组合 Positive \negative \effect combination		23(2)	18(7)	14(11)	17(8)	17(8)

### 2.3 遗传距离与千粒重及其杂种优势的相关性

遗传距离与杂种优势进行相关分析(表 4),结果表明,遗传距离与千粒重和对照优势之间呈显著正相关,相关系数分别达 0.26、0.28,达到 5% 显著

水平。遗传距离与母本优势呈极显著正相关,相关系数为 0.41,达到 1% 的显著水平。遗传距离与超亲优势、平均优势、父本优势相关系数分别为 0.02、-0.01 和 -0.1,未达显著水平。

表 4 遗传距离与千粒重及千粒重杂种优势的相关性

Table 4 Correlation between genetic distance and heterosis

项目 Item	千粒重(g) 1000-grain weight	对照优势(%) Comparison heterosis	平均优势(%) Average heterosis	超亲优势(%) Transgressive heterosis	母本优势(%) Over female heterosis	父本优势(%) Over male heterosis
遗传距离 Genetic distance	0.26 *	0.28 *	0.02	-0.01	0.41 **	-0.1

\* 和 \*\* 分别表示在 0.05 和 0.01 水平差异显著 \* and \*\* indicate significance at 0.05 and 0.01 levels, respectively

## 3 讨论

杂种优势遗传基础的研究表明,杂交双亲要有一定的遗传差异才能产生明显的杂种优势。利用分子标记研究遗传差异与杂种优势的关系已有大量文献报道,但结果并不一致。目前,国内外学者利用分子标记研究遗传差异与杂种优势的关系主要有以下

几个观点:一是研究认为分子标记遗传距离可以预测杂种优势<sup>[1-2]</sup>。这个观点在玉米杂种优势预测中提供了相当大的参考价值,也取得了很大的成功。而有的学者则认为分子标记遗传距离难以预测杂种优势<sup>[4,6-7]</sup>,这个观点在杂交水稻育种应用中充分得到了证明。部分学者<sup>[8-10]</sup>的研究认为利用分子标记来预测杂交水稻的杂种优势尚难以下结论。产生以

上不同观点的原因,主要是因为分子标记杂合性和杂种优势之间的关系是变化的,这种变化依赖于研究中所用的遗传材料、水稻种质的差异以及杂种优势遗传基础的复杂性等。而且不同学者采用的试验材料有差异、试验设计有差异、采用的分子标记有差异,亲本间的遗传差异是多方面的,涉及很多性状、很多位点,而与产量相连锁的性状或位点却是特定的,即并非个别性状存在差异就产生杂种优势,或非所有的多态性位点都与杂种优势相关<sup>[6]</sup>。

三系杂交稻主要的两个类群是恢复系和不育系。本研究利用 14 个与子粒相关 QTL 标记,分析 10 份亲本的遗传差异,结果表明在遗传距离为 0.64 处被明显的聚为不育系和恢复系两大类,说明不育系与恢复系之间遗传背景相对较为独立,三系杂交水稻亲本的遗传差异是产生杂种优势重要基础之一。

随着分子标记技术的飞速发展,高密度遗传图谱的公开发表和新的数量性状位点(QTL)定位模型的不提出,数量性状基因定位(QTL)的研究有了飞速发展,已经成为当前的研究热点之一。目前已经有许多表型性状的 QTL 位点被定位,如何利用众多已经定位的 QTL 位点服务于杂交育种,已经成为值得关注的问题。利用分子标记与 QTL 连锁分析可以提供与杂种优势相关的信息,鉴定与杂种优势相关的标记位点,确定亲本在 QTL 上的差异,可以有有效的预测杂种优势,这将是以后的发展方向之一。本研究选用 14 个已克隆或已经定位的水稻子粒 QTL 相关的标记来分析 10 个杂交水稻亲本的遗传差异,进而分析遗传距离与千粒重及千粒重杂种优势的相关性。结果表明,遗传距离与千粒重和对照之间呈显著正相关,与母本优势之间呈极显著正相关,与推测一致。说明利用与子粒相关的 QTL 标记来预测杂交水稻的千粒重及其杂种优势是可行的,不过相关系数偏小,还不足以预测杂种优势。本研究认为利用与性状紧密相关的标记分析的遗传距离,与这一性状杂种优势具有较高的相关性。

#### 参考文献

- [1] Lee M, Godshalk K, Lamkey K R, et al. Association of restriction fragment length polymorphisms among maize inbreds with agronomic performance of their crosses[J]. *Crop Sci*, 1989, 29 (4): 1067-1071
- [2] Smith O S, Smith J S C, Bowen S L, et al. Similarities among a group of elite maize inbreds as measured by pedigree, F<sub>1</sub> grain yield, grain yield, heterosis, and RFLPs[J]. *Theor Appl Genet*, 1990, 80(6): 833-840
- [3] 蔡健, 兰伟. AFLP 标记与水稻杂种产量及产量杂种优势的预测[J]. *中国农学通报*, 2005, 21(4): 39-43
- [4] 赵庆勇, 朱镇, 张亚东, 等. SSR 标记遗传距离与粳稻杂种优势的相关性分析[C]//第五次全国植物分子育种代表大会暨学术交流会论文集. 北京, 2008
- [5] 张培江, 才宏伟, 李焕朝, 等. RAPD 分子标记水稻遗传距离及其与杂种优势的关系[J]. *安徽农业科学*, 2000, 28(6): 697-700, 704
- [6] 廖伏明, 周坤炉, 阳和华, 等. 杂交水稻亲本遗传差异及其与杂种优势关系[J]. *中国水稻科学*, 1998, 12(4): 193-199
- [7] 张涛, 韩磊, 徐建第, 等. 杂交香稻亲本遗传距离与产量杂种优势的相关性研究[J]. *中国农业科学*, 2006, 39(4): 831-835
- [8] 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[J]. *Theor Appl Genet*, 1994, 9(2): 185-192
- [9] Zhang Q F, Gao Y J, Saghui Marrof M A, et al. Molecular divergence and hybrid performance in rice[J]. *Molecular Breeding*, 1995, 1(2): 133-142
- [10] Xiao J, Li J, Yuan L, et al. Genetic diversity and its relationship to hybrid performance and heterosis in rice as revealed by PCR-based markers[J]. *Theor Appl Genet*, 1996, 92(6): 637-643
- [11] McCouch S R, Teytelman L, Xu Y B, et al. Development and mapping of 2240 new SSR markers for rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *DNA Research*, 2002, 9(6): 199-207
- [12] 张涛. 水稻糙米蛋白质含量的 QTL 定位及香稻的资源研究[D]. 成都: 四川农业大学, 2007
- [13] Moncada P, Martinez C P, Borrero J, et al. Quantitative trait loci for yield and yield components in an *Oryza sativa* × *Oryza rufipogon* BC<sub>2</sub>F<sub>2</sub> population evaluated in an upland environment[J]. *Theor Appl Genet*, 2001, 102: 41-42
- [14] Marri P R, Sarla N, Reddy L V, et al. Identification and mapping of yield and yield related QTLs from an Indian accession of *Oryza rufipogon*[J]. *BMC Genet*, 2005, 6(33): 1-14
- [15] Yoon D B, Kang K H, Kim H J, et al. Mapping quantitative trait loci for yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza grandiglumis* and the *O. sativa japonica* cultivar Hwaseongbyeol[J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 1052-1062
- [16] Thomson M J, Tai T H, McClung A M, et al. Mapping quantitative trait loci for yield, yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza rufipogon* and the *Oryza sativa* cultivar Jefferson[J]. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 479-493
- [17] Septiningsih E M, Prasetyono J, Lubis E, et al. Identification of quantitative trait loci for yield and yield components in an advanced backcross population derived from the *Oryza sativa* variety IR64 and the wild relative *O. rufipogon*[J]. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 1419-1432
- [18] Cho Y C, Suh J P, Choi I S. QTLs analysis of yield and its related traits in wild rice relative *Oryza rufipogon*[J]. *Treat Crop Res*, 2003, 4: 19-29
- [19] Ayahiko S, Takeshi I, Kaworu E, et al. Deletion in a gene associated with grain size increased yields during rice domestication[J]. *Nat Genet*, 2008, 40(8): 1023-1028
- [20] Hua J, Xing Y, Wu W, et al. Single-locus heterotic effects and dominance by dominance interactions can adequately explain the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 2574-2579
- [21] Li X H, Xu C G, Gao Y J, et al. Analyzing quantitative trait loci for yield using a vegetatively replicated F<sub>2</sub> population from a cross between the parents of an elite rice hybrid[J]. *Theor Appl Genet*, 2000, 101: 248-254
- [22] Nei M, Li W. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1979, 76(10): 5269-5273