

作物杂种优势预测研究进展

韩亚丽^{1,2}, 林春晶¹, 赵丽梅^{1*}, 张春宝^{1*}

(1. 吉林省农业科学院大豆研究所, 长春 130033; 2. 吉林农业大学农学院, 长春 130118)

摘要: 杂种优势是一种天然现象, 即杂交后代在产量、适应性和对生物胁迫及非生物胁迫方面表现出超过双亲的特点。由于杂种优势能够使农作物产量和抗性等方面显著提升, 故在农业生产中得到广泛应用。目前植物学家们已经初步解释了作物杂种优势形成机理和遗传机制, 但是杂种优势的形成原因复杂有待深入研究。本研究阐述了杂种优势预测方法及主要农作物对杂种优势的应用进展, 可以预见未来的研究会通过先进的测序技术结合多组学研究来逐步阐明杂种优势的复杂机理。同时更多地挖掘与杂种优势相关的基因、分子标记; 创新杂种优势的预测方法, 从而为杂种优势利用提供准确的方向。

关键词: 作物杂种优势; 遗传机理; 分子标记; 杂种优势预测

中图分类号: S334.5

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2020)03-0030-05

Research Progress in Prediction of Crop Heterosis

HAN Yali^{1,2}, LIN Chunjing¹, ZHAO Limei^{1*}, ZHANG Chunbao^{1*}

(1. Soybean Research Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033; 2. College of Agriculture, Jilin Agricultural University, Changchun 130018, China)

Abstract: Heterosis is a natural phenomenon, that is to say, the hybrid offspring show stronger traits than their parents in yield, adaptability and abiotic stress. Heterosis has been widely used in agricultural production because it can significantly improve crop yield and resistance. At present, botanists have preliminarily explained the formation mechanism and genetic mechanism of crop heterosis, but the reasons of the heterosis are complex and need to be further studied. In this study, the prediction methods of heterosis and the application progress of main crops on heterosis were elaborated. It can be predicted that the complex mechanism of heterosis will be gradually clarified through advanced sequencing technology combined with multi omics research in the future. At the same time, more genes and molecular markers related to heterosis should be excavated, and the prediction methods of heterosis should be innovated, so as to provide accurate direction for the utilization of heterosis.

Key words: Crop heterosis; Genetic mechanism; Molecular marker; Heterosis prediction

杂种优势是指遗传多样性个体的杂交后代在多个性状(包括产量、适应性和对生物与非生物胁迫的抗性)上超过双亲的自然现象^[1], 是植物杂种F₁表现出优异农艺性状的一种普遍现象。20世纪杂种优势在作物改良中的重要性得到了公认, 但其潜在的遗传机理一直在不断探索和讨论, 中外

遗传学家也提出多种假说, 其中显性假说和超显性假说被育种家们普遍接受。显性假说认为显性等位基因比隐性等位基因更有利于个体的生长发育, 而超显性假说的基本观点是杂合等位基因的互作胜过纯合等位基因的作用, 等位基因间不是单纯地显隐性关系。总之无论是以上两种假说还是其它的各种假说都有一个共同点: 具有优势的杂交种的双亲必然有遗传方面的差异, 以便增加F₁基因型的杂合性。针对这一点, 育种家们试图通过各种方法预测和利用作物杂种优势。本文对作物各种杂种优势预测方法进行比较, 并阐述其在主要农作物中的应用, 希望为今后杂种优势的研究提供参考。

收稿日期: 2019-02-12

基金项目: 吉林省科技发展规划项目(20190101007JH); 吉林省农业科技创新工程项目(CXGC2017TD002、CXGC2017JQ004)

作者简介: 韩亚丽(1992-), 女, 在读硕士, 主要从事大豆杂种优势研究。

通讯作者: 赵丽梅, 女, 博士, 研究员, E-mail: l_mzhao@126.com

张春宝, 男, 博士, 研究员, E-mail: cbzhang@cjaas.com

1 杂种优势的预测方法

优良的亲本杂交并不一定能够获得具有优势的杂交种,因此对优良杂交种的双亲进行评估是杂种优势利用的关键,而评估过程费时费力,成为杂交育种的瓶颈。为了提高育种效率,前人尝试开发多种方法进行杂种优势的预测,常用的主要有配合力法、生理生化法以及分子标记法。

1.1 配合力法

关于杂种优势与配合力,杨加银的研究表明在强优势组合中双亲之一一般配合力高,其特殊配合力也高^[2]。但也有研究表明,一般配合力与特殊配合力表现不一致^[3-4]。为了充分利用两种配合力,提出利用其方差结合的方法,张进发等利用陆地棉与海岛棉种质整合的基因渗入系与2个商业品种杂交,分析表明,所有性状的一般配合力方差占主导地位,与杂种优势呈正相关,而特殊配合力方差远低于一般配合力,与杂种优势不存在相关性^[5]。

1.2 生理生化法

自从Schwartz^[6]最早在玉米杂种同工酶谱中发现了“杂种酶”带之后,前人开始尝试利用同工酶标记解释作物杂种优势。不同研究者对同工酶与杂种优势关系的研究结果不尽相同,孟祥祯等对564份粳稻材料进行过氧化物酶同工酶的测定,结果表明该酶同工酶与杂种优势相关程度可以高达85%,认为同工酶预测杂种优势是一种较为可靠的研究方法^[7]。然而也有研究者发现同工酶难以进行杂种优势预测。池书敏等采用过氧化物同工酶的方法测定不同玉米品种及其杂交种,结果表明虽然同工酶与杂交种产量杂种优势具有一定的正相关(0.434),能在一定程度上反应玉米杂种优势,但不能用来很好地进行杂种优势的预测^[8]。同样,Cerna等认为同工酶与杂种优势的关系不显著,故不能用同工酶来预测杂种优势^[9]。除了同工酶标记外,也有研究者采用酵母法预测玉米和油菜的杂种优势,准确率分别达到82.9%和66.7%^[10-11],但酵母测定难以掌握。McDaniel等提出利用双亲线粒体互补法进行杂种优势解释和预测^[12],但由于线粒体提取成本较高,此方法也难以推广。

1.3 分子标记法

分子标记法预测杂种优势,主要是利用分子标记计算遗传距离,并鉴定亲本的遗传一致性,然而其有效性也存在争议。Simith等研究发现

RFLP分子标记测定的37个玉米亲本,遗传距离与产量杂种优势的相关系数达到0.77,表明可以利用RFLP进行杂种优势预测^[13]。Barbosa等对比AFLP和SSR两种分子标记的遗传距离与F₁产量的相关性,发现AFLP遗传距离比SSR遗传距离相关性更强、预测效果更好^[14]。姚艳梅等研究了SRAP标记的遗传距离与杂种优势的相关性,认为相关程度较强,可能成为杂种优势预测的分子标记^[15]。然而也有研究得出相反的结论,如Luo等利用SNP计算油菜的遗传距离以及研究遗传距离与中亲优势和高亲优势的关系发现,与产量相关的杂种优势及油菜遗传距离的相关性不高^[16]。

2 杂种优势预测在主要农作物中的应用

从20世纪30年代杂交玉米育种开始,到70年代杂交水稻商业化的继续发展,杂种优势已广泛应用于多种农作物的生产,与世界各地的传统品种相比具有显著的产量优势^[16]。目前全世界每年通过种植杂交玉米、杂交水稻和杂交油菜等作物,可增产上亿吨,节省耕地5000万公顷以上。

2.1 杂种优势预测在玉米上的应用

玉米是第一个杂种优势大规模利用的典型作物。目前玉米杂种优势利用中存在的主要问题是自交系衰退现象,因而许多学者在自交系配合力方面进行研究,彭俊华对玉米株高等5个农艺性状的配合力进行分析,发现株高、单株叶面积主要与特殊配合力有关,而其他三个性状的一般配合力和特殊配合力都发挥不同程度的作用^[17]。戴保威等通过研究10个白粒玉米自交系的产量配合力得出,选用一般配合力效应值和特殊配合力方差都较高的自交系进行杂交是遗传选择的重要根据^[18]。刘立国等对12个爆裂玉米自交系的配合力进行研究,得出一般配合力高的自交系,其相互组配特殊配合力也高^[19]。为了进一步提高育种效果,划分亲本材料的杂种优势群,并建立合理的杂种优势模式在玉米育种中广泛应用。1987年,美国遗传育种学家Hallaller把兰卡斯特×瑞德黄马齿,即Reid Yellow Dent×Lancaster模式概括为美国玉米带杂种优势的模式,并将这一模式逐渐国际化^[20]。Pollak等的研究认为不仅可适应热带、还适应温带地区Caribbean硬粒×Caribbean马齿的模式将有可能替代Lancaster×Reid模式^[21]。国内的杂种优势模式起步晚,但也取得一定的成果。吴连成等从我国应用于农业生产的4大玉米

类群中各选择1个代表系为标准种、14个热带、亚热带玉米群体为待测材料,采用NCII遗传交配设计,通过其特殊配合力的表现分析后,构建了4个杂优模式:唐四平头系×群体Pob49、旅大红骨系×群体Pob501、Reid系×群体Pob52和Reid系×群体Pob43^[22]。综上所述,玉米在杂种优势群和杂种优势模式研究方面领先一步,对其他作物具有借鉴意义。

近年来,也有不少通过分子标记遗传距离来预测玉米杂种优势的报道。Fernandes等通过SSR标记研究玉米自交系的遗传距离与杂种优势的相关性,指出分子标记能够预测杂种优势^[23]。王逸群等分析了随机配制的89个杂交组合与其亲本的遗传距离,结果得出F₁产量优势与双亲之间的遗传距离存在一定相关,在该研究中认为此方法可行^[24]。而Legesse等研究表明遗传距离与株高等性状之间的杂种表现没有相关性^[25]。

2.2 杂种优势预测在水稻上的应用

杂交水稻是我国水稻种植的主要形式,自20世纪70年代以来,因其具有产量优势,已在全球得以应用,为世界粮食安全作出了巨大贡献。利用不育系、保持系和恢复系完成了籼型和粳型水稻的“三系”配套,使水稻杂交种种植面积迅速推广开来。在水稻杂种优势普遍应用的趋势下,育种者致力研究解决如何快速而准确地预测杂种优势的问题。倪先林等的研究认为特殊配合力和水稻杂种优势的预测中存在一定关系^[26]。同样,分子标记技术也应用在水稻中,Xiao等利用4个粳稻和6个籼稻配制45个组合,通过RAPD和SSR标记技术对粳-籼稻种内及种间的8个农艺性状进行分析,结果显示,水稻亚种内的杂种优势与亲本遗传距离呈高度相关性,亚种间杂种优势则相关性较弱^[27]。与此同时,也有不少研究报道得出不一致的结论,Zhang等以9份籼稻和11份粳稻品种为材料,利用96个RFLP和10个SSR标记对F₁及其亲本的7个性状进行研究,分析表明,籼-籼组合和粳-粳组合的产量和产量构成性状的杂种优势与标记杂合度的相关性较低^[28],由于所用品种的差异性以及杂种优势遗传机理的复杂性,导致两者之间的相关性不同。同样,育种家们也通过分子标记划分杂交水稻优势群来提高育种效率,如李志彬等利用6对INDEL标记及10对SSR标记对74份黑龙江及吉林的粳稻构建指纹图谱,并对供试材料进行分群及聚类分析,结果表明将参试材料分成两个大群,细分为4个小群^[29],

对加速杂交水稻育种进程具有一定的指导意义。

2.3 杂种优势预测在小麦上的应用

随着玉米和水稻杂种优势的应用,育种家们也开始研究杂交小麦,主要通过“二系法”“化学杀雄法”和“三系法”。如李伯群等分析了通过两系法培育成的杂交小麦的杂种优势、配合力及亲本遗传距离,结果表明具有正向的中亲优势,一般配合力和特殊配合力整体表现良好,中等遗传距离表现较好^[30];杂种优势的大小是利用杂交小麦的关键,张伟等用6对千粒重高低不同的品种配制杂交组合,对F₁的7个性状进行杂种优势分析,结果表明7个性状均具有正向的中亲优势,单株产量的中亲优势最大^[31]。如何选择亲本和配制组合是小麦杂交育种获得成功的关键之一,也是目前主要的难题。刘兆晔等认为小麦杂交双亲均应具有较高的产量水平和较好的适应性F₁才具有优势^[32],王明理等研究认为F₁千粒重、株高、抽穗期等性状值与双亲均值显著正相关,表明高产的杂交一代来源于性状优良的亲本^[33]。为了进一步研究杂种优势与配合力的关系,史秀秀等对10个黄淮海小麦品种配制的45个组合的8个性状进行分析,得出双亲之一的一般配合力或双亲一般配合力之和较大的亲本选配,强优势组合出现的几率较高^[34]。育种家们也试图利用分子标记研究小麦的杂种优势,刘宏伟等采用RAPD标记技术分析18个杂种小麦骨干亲本遗传距离与杂种优势的关系,结果不是很理想^[35]。

2.4 杂种优势预测在大豆上的应用

与玉米和水稻相比,大豆杂种优势利用的研究相对较少。近十几年来,利用大豆细胞质雄性不育进行大豆杂交育种研究取得了突破性进展。大豆利用杂种优势的主要前提是杂交种在籽粒产量上表现出足够的杂种优势。王曙明等1996~2000年开展了国内6省7个单位大规模杂种优势的测定研究,结果认为大豆有较强的杂种优势,且地理远缘优势强,国外与国内品种杂交优势最强^[36]。另外,孙寰等根据国内外的402个组合的产量表现总结得出,超高亲优势率平均为19.4%,一些高优势组合超高亲优势率达50%以上,说明不同亲本组合间的杂种优势差异较大^[37]。基于前人对大豆F₁产量的杂种优势研究,韩亚丽等利用不同地理来源的17个亲本采用不完全双列杂交的方法配制了60个杂交组合,分析了产量相关性状的杂种优势和配合力效应,结果认为产量的主要来源是单株荚数和单株粒数,优良组合的亲本

或亲本之一具有高的一般配合力,或同时具有较高的特殊配合力^[38]。从田间试验的结果来看大豆的杂种优势非常显著,如何进一步利用分子标记, QTL定位等分子技术去寻找与大豆杂种优势相关的基因仍需不断探索。

2.5 杂种优势预测在油菜上的应用

油菜是食用植物油、蛋白饲料的主要来源之一。自20世纪70年代,育种家们就已经开展油菜杂种优势利用的研究,发现油菜中存在杂种优势, F_1 代产量中亲优势能达到30%~60%^[39]。关于油菜杂种优势预测的报道也有很多,包括利用维生素含量、同工酶、叶绿体、线粒体互补和细胞匀浆等方法进行研究,如于晓莉等研究表明甘蓝型油菜出现杂种酶带的组合均具有明显的产量杂种优势,而且两个亲本之间的酶谱差异越大,其杂交组合的产量杂种优势越强,反之,则较弱^[40];表明可以在苗期进行杂种优势的预测工作。随着分子标记技术的出现,杂种优势预测有了新途径。Diers等分析了RFLP分子标记的亲本遗传距离与其 F_1 产量的相关性,结果两者为正相关,遗传距离越远,产量越高^[41]。然而,沈金雄等用AFLP、RAPD、SSR和ISSR四种方法对比分析了亲本遗传距离与杂种产量、含油量的关系,结果发现虽然这四种分子标记遗传距离与杂种单株产量都呈极显著正相关与种子含油量也呈极显著相关,但是相关系数均较小^[42-43];因此认为分子标记遗传距离不足以预测甘蓝型油菜的杂种优势,还需和其他方法结合使用,或者从分子机理出发进行研究。

2.6 杂种优势预测在其它作物上的应用

利用杂种优势提高产量是育种家公认的有效途径,因此其他作物也在不同程度地利用杂种优势。如高粱是世界上第五大谷类作物,但其杂交种及亲本的亲缘关系和遗传多样性尚不完善,亲本的选配比较盲目,为了有效提高高粱杂交工作的效率,王瑞等研究了SSR分子标记遗传距离与杂种优势的关系,发现两者密切相关,高粱亲本的选配应充分考虑遗传距离^[44]。杂种优势也广泛应用于蔬菜中,赵勇等分析了香菇杂交种及其亲本的RAPD标记遗传距离与其产量超亲优势的相关性,结果表明两者存在极显著正相关^[45]。杨森等采用6个迷你黄瓜自交系配制15个杂交组合,对主要性状的杂种优势进行初步评价,得出单株产量与其余5个性状均表现出极显著正相关^[46]。随着航空航天技术的成熟发展,作物育种也走向

太空,选用在太空诱变后,经6代自交选育获得突变自交系051-3-2-2-H-H-H为母本,与常规自交系035-1-2-2-H-H杂交获得杂交种航椒18,对该杂交种及其亲本进行杂种优势和差异条带分析,航椒18具有明显的杂种优势,并且产生了2条差异带, F_1 遗传了诱变产生的变异^[47]。

3 存在的问题与展望

杂种优势利用对于育种工作具有重要意义,育种家们也在探索各种预测方法,并取得了有价值的结果,但仍存在一些问题。用同工酶标记预测存在一定的限制,如所能发现的标记位点较少,另外,不同生物在不同生长阶段酶在不断变化,导致标记不稳定。DNA分子标记虽然简便快捷,大大提高杂种优势利用的进度,但在理论和技术上均不完善。杂种优势是一个复杂的生物学现象,是自然选择留下来的一种育种方法,遗传机理涉及大量相关基因间的调控和互作,除了机理难以阐明,还会受到外部环境因素的影响。随着分子生物学技术的进一步发展,一些新理论、新方法会逐渐应用于作物杂种优势预测中,最终将实现杂种优势的精准预测。

参考文献:

- [1] Shull G H. What Is "Heterosis"?[J]. Genetics, 1948, 33(5):439.
- [2] 杨加银. 大豆的杂种优势和杂种产量的数量遗传学解析[D]. 南京:南京农业大学, 2010.
- [3] 李卫华, 曹连莆, 艾尼瓦尔, 等. 不同蛋白含量小麦品种籽粒蛋白质及其组分含量的配合力和杂种优势研究[J]. 作物学报, 2001, 27(6): 1007-1012.
- [4] 翟虎渠, 曹树青, 唐运来, 等. 粳型杂交水稻光合性状的配合力及遗传力分析[J]. 作物学报, 2002, 28(2): 154-160.
- [5] Zhang J, Wu M, Yu J, et al. Breeding Potential of Introgression Lines Developed from Interspecific Crossing between Upland Cotton (*Gossypium hirsutum*) and *Gossypium barbadense*: Heterosis, Combining Ability and Genetic Effects[J]. Plos One, 2016, 11(1): e0143646.
- [6] Schwartz D. genetic studies on mutant enzymes in maize: synthesis of hybrid enzymes by heterozygotes[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1960, 46(9):1210-1215.
- [7] 孟祥祯, 王玉珍. 利用过氧化物酶同工酶预测粳稻杂种优势的研究[J]. 河北农业大学学报, 1992, 15(2): 45-49.
- [8] 池书敏, 孟义江, 陈景堂, 等. 玉米过氧化物同工酶遗传距离与杂种优势的关系[J]. 玉米科学, 1997, 5(4): 1-3.
- [9] Cerna F J, Cianzio S R, Rafalski R. Relationship between seed yield heterosis and molecular marker heterozygosity in soybean[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1997, 95(3):460-467.

- [10] 范志忠.作物杂种优势预测原理与方法述评[J].作物研究, 1995, 9(2): 1-2.
- [11] 官春云, 王国槐, 赵均田.甘蓝型油菜杂种优势和优势早期预测的初步研究[J].遗传学报, 1980, 7(1): 55-63.
- [12] McDaniel R G, Sarkissian I V. Heterosis: complementation by mitochondria[J]. Science, 1966, 152(3729): 1640-1642.
- [13] Smith O S, Smith J S, Bowen S L, et al. Similarities among a group of elite maize inbreds as measured by pedigree, F_1 grain yield, grain yield, heterosis, and RFLPs[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1990, 80(6): 833-840.
- [14] Barbosa A, Geraldi I O, Benchimol L L, et al. Relationship of intra- and interpopulation tropical maize single cross hybrid performance and genetic distances computed from AFLP and SSR markers[J]. Euphytica, 2003, 130(1): 87-99.
- [15] 姚艳梅, 聂平, 杜德志.不同生态类型甘蓝型油菜的SRAP分析及其遗传距离与杂种优势的关系[J].西北农业学报, 2012, 21(1): 80-87.
- [16] Luo X, Ma C, Yi B, et al. Genetic distance revealed by genomic single nucleotide polymorphisms and their relationships with harvest index heterotic traits in rapeseed (*Brassica napus* L.)[J]. Euphytica, 2016, 209(1): 41-47.
- [17] 彭俊华.几个玉米自交系某些数量性状不同生长阶段的配合力分析[J].四川农业大学学报, 1987, 15(3): 215-220.
- [18] 戴保威, 刘大文, 周泽华.玉米若干性状配合力分析[J].贵州农学院学报, 1990, 9(1): 1-10.
- [19] 刘立国, 王薪淇, 齐望, 等.12个爆裂玉米自交系的配合力分析[J].吉林农业科学, 2012, 37(1): 17-20.
- [20] Hallauer A R. Methods used in developing maize inbreds[J]. Maydica, 1990, 35(1): 1-16.
- [21] Pollak L M, Torres-Cardona S, Sotomayor-Rios A. Evaluation of Heterotic Patterns among Caribbean and Tropical $\times$ Temperate Maize Populations[J]. Crop Science, 1991, 31(6): 1480-1483.
- [22] 吴连成, 陈彦惠, 张世煌, 等.14个热带、亚热带玉米群体杂交优势组合模式分析[J].河南农业大学学报, 2003, 37(4): 322-325.
- [23] Fernandes E H, Schuster I, Scapim C A, et al. Genetic diversity in elite inbred lines of maize and its association with heterosis[J]. Genetics and Molecular Research, 2015, 14(2): 6509-6517.
- [24] 王逸群, 赵仁贵, 王玉兰, 等.甜玉米距离分析与杂种优势的研究[J].吉林农业科学, 2001, 26(3): 16-20.
- [25] Legesse B W, Myburg A A, Pixley K V, et al. Relationship between hybrid performance and AFLP based genetic distance in highland maize inbred lines[J]. Euphytica, 2008, 162(3): 313-323.
- [26] 倪先林, 张涛, 蒋开锋, 等.杂交稻特殊配合力与杂种优势、亲本间遗传距离的相关性[J].遗传, 2009, 31(8): 849-854.
- [27] 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]. Theoretical and Applied Genetics, 1996, 92(6): 637-643.
- [28] Zhang Q, Zhou Z Q, Yang G P, et al. Molecular marker heterozygosity and hybrid performance in indica and japonica rice [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1996, 93(8): 1218-1224.
- [29] 李志彬, 刘欣, 曾强, 等.寒地粳稻指纹图谱的构建及聚类分析[J].东北农业科学, 2017, 42(4): 15-19.
- [30] 李伯群, 余国东, 石有明, 等.两系杂交小麦杂种优势、配合力及遗传距离分析[J].麦类作物学报, 2003, 23(3): 17-21.
- [31] 张伟, 遯腊虎, 袁凯, 等.小麦不同千粒重亲本的杂种优势分析[J].陕西农业科学, 2018, 64(6): 65-68.
- [32] 刘兆晔, 孙妮娜, 巴信斌, 等.小麦杂交组合选配策略探讨[J].山东农业科学, 2015, 47(8): 17-19.
- [33] 王明理, 张爱民, 黄铁城, 等.T型杂种小麦品质及农艺性状的研究 I、杂种优势和配合力[J].北京农业大学学报, 1985, 10(4): 1-14.
- [34] 史秀秀, 毕晓静, 马守才.黄淮麦区杂交小麦亲本的杂种优势和配合力分析[J].麦类作物学报, 2013, 33(6): 1111-1118.
- [35] 刘宏伟, 刘秉华, 张改生, 等. RAPD分子标记与小麦杂种优势相关性研究[J].麦类作物学报, 2005, 25(6): 1-5.
- [36] 王曙明, 孙寰, 王跃强, 等.大豆杂种优势及其高优势组合选配的研究 I. F_1 代子粒产量的杂种优势与高优势组合选配[J].大豆科学, 2002, 21(3): 161-167.
- [37] 孙寰, 赵丽梅, 王曙明, 等.大豆杂种优势利用研究进展[J].中国油料作物学报, 2003, 25(1): 94-98.
- [38] 韩亚丽, 林春晶, 丁孝羊, 等.杂交大豆配合力及杂种优势分析[J].中国油料作物学报, 2018, 40(6): 755-761.
- [39] Sernyk J L. Heterosis and cytoplasmic male sterility in summer rape (*Brassica napus* L.)[D]. Winnipeg: University of Manitoba, 1982.
- [40] 于晓莉, 唐泽静.酸性磷酸酶苗期预测甘蓝型油菜杂种优势的研究[J].西南农业大学学报, 1995, 17(5): 399-403.
- [41] Diers B W, Mcvetty P B E, Osborn T C. Relationship between Heterosis and Genetic Distance Based on Restriction Fragment Length Polymorphism Markers in Oilseed Rape (*Brassica napus* L.)[J]. Crop Science, 1996, 36(1): 79-83.
- [42] 沈金雄, 傅廷栋, 杨光圣.甘蓝型油菜 SSR、ISSR 标记的遗传多样性及其与杂种表现的关系[J].中国农业科学, 2004, 37(4): 477-483.
- [43] 沈金雄, 陆光远, 傅廷栋, 等.甘蓝型油菜遗传多样性及其与杂种表现的关系[J].作物学报, 2002, 28(5): 622-627.
- [44] 王瑞, 王金胜, 张福耀, 等.1970s—2000s 中国高粱杂交种亲本遗传距离演变的 SSR 分析[J].中国农业科学, 2015, 48(3): 415-425.
- [45] 赵勇, 贺冬梅, 温亚丽, 等.酯酶同工酶及 RAPD 技术在香菇杂种优势研究中的应用[J].菌物系统, 2003, 22(4): 549-556.
- [46] 杨森, 汪李平.6个迷你黄瓜自交系杂种优势及配合力分析[J].长江蔬菜, 2016, 20: 44-49.
- [47] 高彦辉, 毛丽娟, 罗爱玉, 等.利用太空诱变自交系育成辣椒新品种航椒 18 号的特征特性研究及 SRAP 分析[J].现代农业科技, 2018(9): 79-81.

(责任编辑:王昱)