

研究报告

Research Report

水稻抽穗期上位效应和 QE 互作效应的分析

张焦平 江良荣 黄建勋 张凯 王侯聪 黄育民*

厦门大学生命科学学院, 厦门, 361005

* 通讯作者, itgtz@itg.com.cn

摘要 抽穗期是水稻的重要农艺性状, 深入了解其遗传效应对水稻育种实践具有重要现实意义。本研究利用基于明恢 86 × 佳辐占、广陆矮 × 佳辐占两个重组自交系构建的 SSR 遗传图谱, 应用混合线性模型方法对 2003 年晚季和 2005 年早季获得的两季水稻抽穗期数据进行 QTL 定位, 并作加性效应、加性 × 加性上位互作效应及环境互作效应分析。两个群体共检测到 10 个控制抽穗期的 QTL, 分别位于 1、2、3、6、7 和 10 号染色体上, 仅 qHD10 (广佳重组自交系中为 qHD10-1) 在两个群体中同时检测到, 另检测到 11 对具有上位效应的互作位点, 其中有 5 个是加性效应显著的 QTL。环境互作检测中, 发现明佳重组自交系的 qHD10 和广佳重组自交系的 qHD7 与环境存在显著互作, 贡献率分别为 0.34% 和 2.32%。本研究表明, 两群体的抽穗期性状的遗传受环境因素影响较小, 特别是明佳组合, 较适合作为分子辅助育种的研究材料。

关键词 重组自交系, 混合线性模型, 抽穗期, 上位互作效应, 环境互作效应

Analysis of Epistatic and QE Interaction Effects of QTL Controlling Heading Date in Rice (*Oryza sativa* L.)

Zhang Jiaoping Jiang Liangrong Huang Jianxun Zhang Kai Wang Houcong Huang Yumin*

School of Life Science, Xiamen University, Xiamen, 361005

* Corresponding author, itgtz@itg.com.cn

Abstract Heading date (HD) is an important agronomic trait in rice, and detailed understanding of HD's genetic effects is significant for rice breeding practice. Quantitative Trait Locus (QTL) controlling HD of rice in different seasons and environments was analyzed using two Recombination Inbred Lines (RIL) respectively derived from crosses of Minghui86 × Jiafuzhan (MJ) and Guangluai × Jiafuzhan (GJ) by mixed linear model approach. 10 QTL with additive effects for HD were mapped in the chromosome 1, 2, 3, 6, 7 and 10 totally, and the qHD10 (qHD10-1 as in GJ-RIL) was mapped in both RIL. 22 QTL with epistatic effects for HD in these two RIL were detected, and 5 of them were QTL with additive effects. QTL × environment interaction was detected on qHD10 in MJ and qHD7 in GJ, each explain the phenotypic variation of HD with 0.34% and 2.32%. This demonstrates that QTL × environment interaction has minor influence to HD in these two RIL, and they are suitable for Molecular marker-assisted breeding, specially to MJ population.

Keywords Recombination inbred line, Mixed linear model, Heading date, Additive effects, QTL × environment interaction

水稻的抽穗期通常以播种到始穗的天数来表示, 是水稻的重要农艺性状, 影响水稻品种地区及季节的适应性, 同时又直接或间接地影响水稻的产量, 是衡量品种优劣的重要指标。有关水稻抽穗期的研究报道不少, 各研究的侧重点也不同。科研人员从经典遗传学 (Chang et al., 1969; Vergar and Chang,

1985)、生理生化 (廖伏明和罗孝和, 1998) 以及分子遗传学 (李春丽和郑康乐, 1998; 罗林广等, 2001; 王春明等, 2002) 等不同角度对水稻抽穗期展开研究, 为水稻育种实践提供了理论指导。以上各研究中尤以抽穗期数量性状基因座位 (quantitative traits locus, QTL) 定位方面的研究报道最多。据 gramene 网站 (<http://www.gramene.org>)

//www.gramene.org/qtl/index.htm) 最新公布的数据,已定位了 536 个影响水稻抽穗期的 QTL,分布于 12 条染色体上(岳兵和邢永忠, 2005)。由于受遗传模式和相关分析软件发展的限制,以往的大部分研究只是对抽穗期相关座位在染色体上的位置及各座位间的互作进行分析,很少涉及到基因座位与环境的互作效应。自朱军(1994)对原广义遗传模型进行扩展,使其能无偏的分析基因和环境的互作效应,以及 Wang 等(1999)开发出能分析 QTL 和环境互作的基于混合线性模型的 QTL 分析软件以来,陆续有李泽福等(2002)和袁爱平等(2003)等对水稻抽穗期 QTL 与环境互作进行了分析。本研究利用 QTL Mapper 1.6 遗传统计软件和水稻 SSR 分子标记,对由广陆矮 × 佳辐占,明恢 86 × 佳辐占构建的两个重组自交系(RIL)在不同年份不同季节条件下获得的两季数据进行抽穗期 QTL 定位,对 QTL 之间及其与环境的互作效应作分析,并对两群体所得结果进行了比较,以期今后分子辅助育种提供理论指导。

1 材料和方法

1.1 重组自交系和遗传图谱的构建

1999 年,在厦大农场分别用明恢 86、广陆矮与优质高产常规稻佳辐占组配两个组合,单粒传代至 F₇,各含 391 和 435 个个体,个体遗传基本稳定,分别命名为明佳重组自交系(MJ-RIL)和广佳重组自交系(GJ-RIL)。基于上述两个群体,本课题组利用 SSR 分子标记构建了两张连锁图谱,总标记数分别为 141 个和 149 个,标记间的平均图距分别为 8.9cM 和 9.7cM(黄建勋, 2005; 张凯, 2005)。

1.2 田间试验与数据分析

两个重组自交系及其双亲于 2003 年 7 月 22 日

和 2005 年 3 月 6 日播种于厦门大学农场实验田,采用 4 行区,每行 6 株,株行距为 20cm × 20cm,田间管理同一般大田管理,每小区以区内部的 8 株为考查对象,分别记录抽穗期,取平均值作为各株系性状值进行 QTL 分析。

1.3 QTL 定位及互作效应分析

将不同年份、季节作环境因子处理,采用 QTL Mapper 1.6 遗传统计软件,进行抽穗期性状 QTL 定位,上位性分析及环境互作分析。以 LOD 值 2.0 为阈值来判断 QTL 是否存在,加性效应 QTL 和上位互作效应分析均以 P = 0.05 为显著水平进行检测。

2 结果与分析

2.1 抽穗期的表型变异分析

两个群体及其亲本抽穗期的表型数据统计情况见表 1。两群体的抽穗期在不同的环境条件下有明显的差异,2003 年晚季抽穗期较 2005 年早季的抽穗期短,但是亲本间差异并不大。两群体抽穗期均呈现典型的数量性状遗传模式——近似正态的连续分布(图 1),适合进行 QTL 分析。

2.2 抽穗期的 QTL 定位及其环境互作效应的分析

应用混合线性模型的 QTL 定位方法以及复合区间作图法,联合分析不同环境条件下的数据,分别对两个群体进行相关 QTL 定位分析。

利用本课题组构建的两张连锁图谱中,在 GJ-RIL 中,检测到 5 个抽穗期 QTL,分别位于 3、6、7 和 10 染色体上(图 2)。其中 6 号染色体上 2 个 LOD 值分别为 11.79 和 13.6,贡献率分别为 4.69% 和 4.78%,加性效应值大小分别为 2.34d 和 2.37d,但两者的效应方向相反, qHD6-1 的延长抽穗期的等位基

表 1 不同环境条件下两群体及亲本的抽穗期表现

Table 1 The phenotype for HD of the two populations and parents in different environment

群体	季节	母本(d)	父本(d)	最大值(d)	最小值(d)	平均值(d)	丰度	偏斜度
Population	Season	Female parents	Male parents	Max	Min	Mean	Kurtosis	Skewness
明佳重组自交系 MJ-RIL	2003 年晚季	80	79	99	68	78	0.75	0.47
	2003, Late crop							
	2005 年早季	113	106	112	85	98	0.32	0.51
广佳重组自交系 GJ-RIL	2005, Early crop							
	2003 年晚季	72	79	97	68	76	0.42	0.62
	2003, Late crop							
	2005 年早季	84	106	111	78	93	-0.09	-0.03
	2005, Early crop							

因来自母本广陆矮 qHD6-2 的延长抽穗期的等位基因来自父本佳辐占。位于 7 号染色体上的 qHD7 其 LOD 值和贡献率都较其他座位高,分别为 20.55 和 7.51%,加性效应值为 2.97d,其延长抽穗期的等位基因来自父本佳辐占。qHD10-1 位于 10 号染色体,LOD 值为 8.87,加性效应值是 1.94d,延长抽穗期效应的等位基因来自父本佳辐占。5 个座位的加性效应共解释该群体抽穗期总变异的 20.04%。在与环境互

作效应的 QTL 检测中发现,只有 qHD7 与环境存在显著的互作效应,贡献率为 2.32%。

在 MJ-RIL 中检测到的 5 个显著影响抽穗期的 QTL,分别位于 1、2、3、6 和 10 号染色体上(图 2)。其中 qHD3-3 的 LOD 值最大,为 28.83,贡献率和加性效应值分别为 3.62%和 2.13d,其延长抽穗期的等位基因来自母本明恢 86。qHD1-1、qHD2-1 和 qHD6-1 的 LOD 值都较小,在 2.36~3.28 之间;贡献率在 0.22%~0.33%之间,加性效应值在 0.53d~0.64d 之间,效应方向相同,都是来自母本明恢 86 的等位基因使抽穗期延长。10 号染色体上的 qHD10 与 GJ-RIL 中检测到的 qHD10-1 位于同一区间内,其 LOD 值为 12.37,加性效应值为 1.37d,效应方向和 GJ-RIL 中的一致,来自父本佳辐占,贡献率为 1.49%,而且和环境存在显著的互作效应,贡献率为 0.34%。5 个座位的加性效应共解释该群体抽穗期总变异的 5.94%(表 2)。

2.3 抽穗期上位互作效应分析

在上位互作效应分析中,GJ-RIL 检测到 3 对影响抽穗期性状的加性,加性上位互作效应的 QTL (表 3),上位效应值在 0.76d~1.34d 之间,贡献率值都较小,在 0.01%~0.83% 之间,仅解释该性状总变异的 1.37%。在 3 对上位互作中,1 对发生在控制抽穗期的显著 QTL 之间,其 LOD 值最高,达 27.76,但贡献率仅为 0.01%,效应值大小为 0.76d,为重组型大于亲本型;1 对发生在 1 个 QTL 和 1 个互作位点之间,LOD 值为 14.85,贡献率为 0.54%,效应值大小为 1.09d,为亲本型大于重组型。另 1 对发生在非连锁的互作座

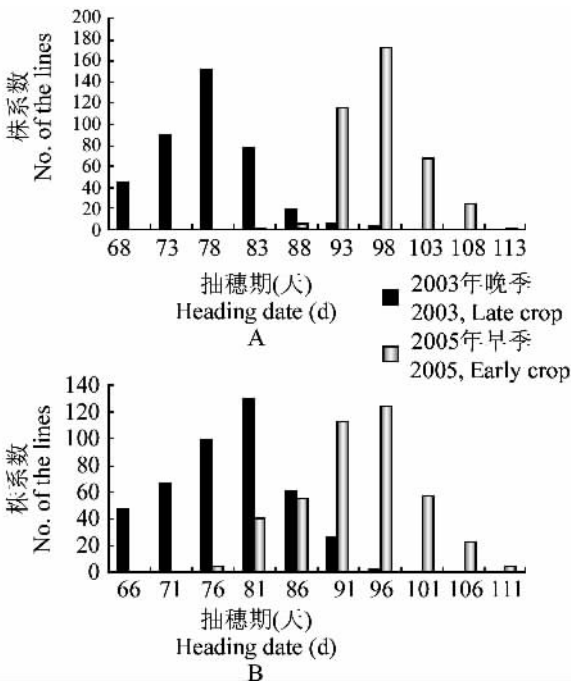


图 1 MJ-RIL (A)和 GJ-RIL(B)两季抽穗期频数分布表
Figure 1 Frequency distribution of HD in MJ-RIL (A) and GJ-RIL (B)

表 2 GJ-RIL 和 MJ-RIL 的抽穗期加性效应 QTL 及环境互作效应

Table 2 QTL of additive and QE interaction for HD based on GJ-RIL and MJ-RIL

群体	数量性状座位	标记区间	LOD	加性效应	贡献率 (%)	环境互作效应 ¹⁾	贡献率 (%)
Population	QTL	Marker		A	H ² (A)	AE1	H ² (AE1)
广佳群体	qHD3	RM5475-RM468	2.58	0.97***	0.80	-0.20	0.14
GJ population	qHD6-1	RM197-RM204	11.79	2.34***	4.69	0.04	0.02
	qHD6-2	RM121-RM527	13.60	-2.37***	4.78		
	qHD7	RM542-RM500	20.55	-2.97***	7.51	-1.16***	2.32
	qHD10-1	RM271-RM269	8.87	-1.94***	3.22	0.21	0.19
	明佳群体	qHD1-1	RM23-RM580	3.28	0.64***	0.33	0.10
MJ population	qHD2-1	RM341-RM327	2.87	0.60***	0.29	0.26	0.16
	qHD3-3	RM569-RM22	28.83	2.13***	3.62		
	qHD6-1	RM217-RM253	2.36	0.53***	0.22		
	qHD10	RM271-RM304	12.37	-1.37***	1.49	0.44*	0.34

注: ***: p < 0.005; *: p < 0.05; 1): AE1 互作是 2003 年晚季的处理效应,2005 年早季的处理效应大小与其相等,方向相反
Note: ***: p < 0.005; *: p < 0.05; 1): AE1 represented the effect of QTL x environment under 2003 later season, the effect of QTL x environment in 2005 is the same as AE1, but in reverse direction

位之间 LOD 值为 4.67, 贡献率为 0.83%, 效应值大小为 1.34d, 为重组型大于亲本型。未检测到上位效应与环境的显著互作。

MJ-RIL 中总共检测到 8 对影响抽穗期的加性 × 加性上位互作效应 QTL (表 3) LOD 值在 4.0~15.73 之间。上位效应值在 0.50d~0.84d 之间, 贡献率在 0.01%~0.30% 之间, 仅仅解释该性状总变异的 1.45%。8 对上位性效应中 5 对为亲本型大于重组

型, 3 对为重组型大于亲本型。2 对发生在 1 个对抽穗期有显著影响的 QTL 和 1 个互作位点之间 LOD 值分别为 4.92 和 15.73, 贡献率分别为 0.01% 和 0.19%, 效应值大小为 0.43d 和 0.68d, 两者均为亲本型大于重组型。上述 8 对上位互作效应 QTL 中有一对发生在同一连锁群内, 其余互作效应均发生在非连锁的互作位点间。同 GJ-RIL 中的一样, 未检测到上位效应与环境存在显著互作。

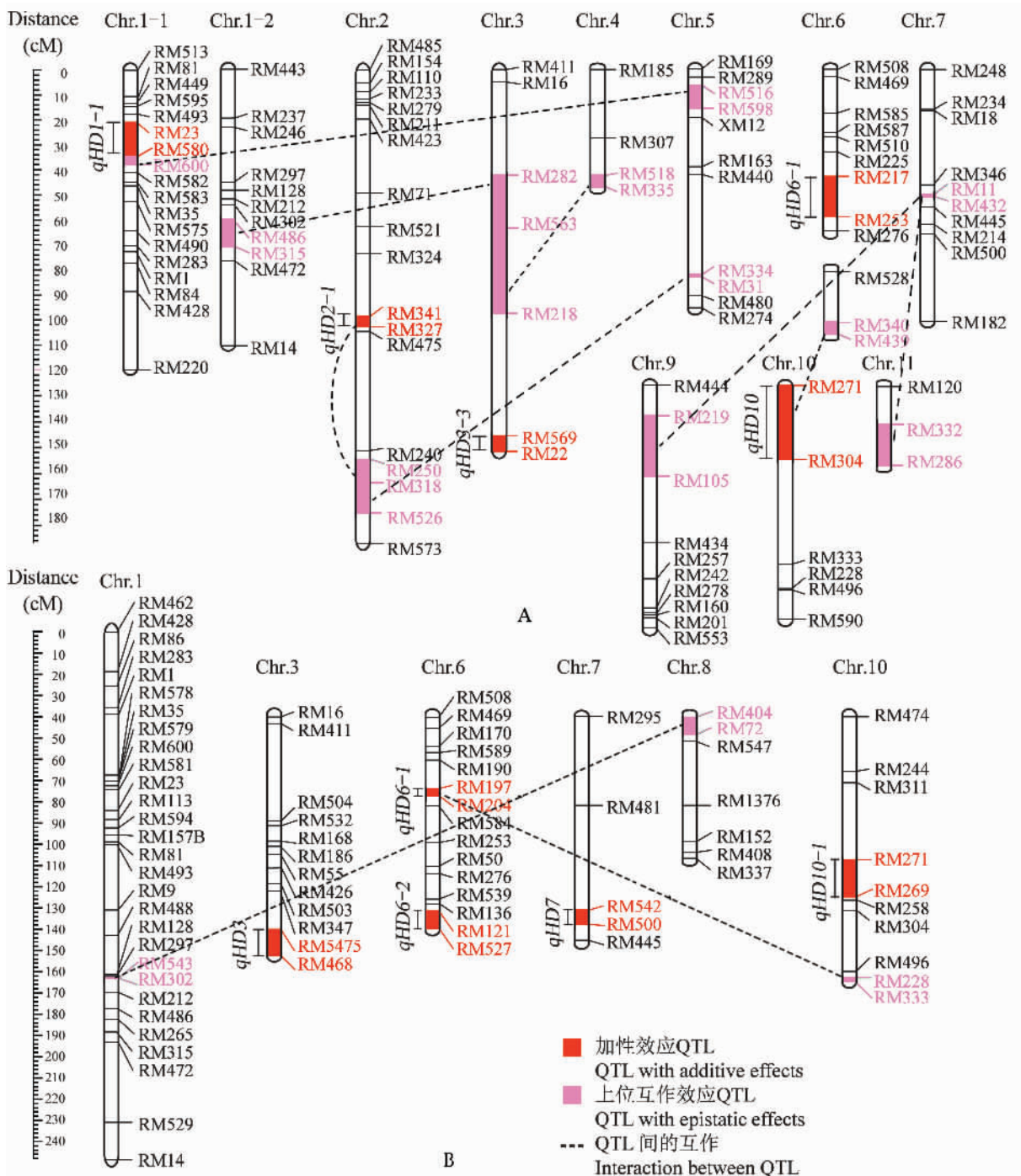


图 2 MJ-RIL (A) 和 GJ-RIL (B) 中检测到的抽穗期 QTL 及所在连锁群
Figure 2 QTL of HD based on MJ-RIL (A) and GJ-RIL (B) and the linkage groups they located

表 3 GJ-RIL 和 MJ-RIL 的抽穗期加性 × 加性上位互作效应 QTL

Table 3 Epistatic effects QTL of additive × additive for HD based on GJ-RIL and MJ-RIL

群体	数量性状座位	标记区间 1	数量性状座位	标记区间 2	L OD	上位效应 ¹⁾	贡献率(%)
Population	QTL	Marker 1	QTL	Marker 2		AA	H ² (AA)
广佳群体	qHD1	RM543-RM302	qHD8	RM404-RM72	4.67	-1.34***	0.83
GJ population	qHD6- 1	RM197-RM204	qHD10- 2	RM333-RM228	14.85	1.09***	0.54
	qHD6- 2	RM121-RM527	qHD7	RM542-RM500	27.76	-0.76**	0.01
明佳群体	qHD1- 2	RM580-RM600	qHD5- 1	RM516-RM598	4.67	-0.50***	0.10
MJ population	qHD1- 3	RM486-RM315	qHD3- 1	RM282-RM563	6.23	-0.81***	0.27
	qHD2- 1	RM341-RM327	qHD2- 2	RM250-RM318	4.92	0.43***	0.01
	qHD2- 3	RM318-RM526	qHD5- 2	RM334-RM31	6.28	0.79***	0.25
	qHD3- 2	RM563-RM218	qHD4	RM518-RM335	5.08	0.84***	0.29
	qHD6- 2	RM340-RM439	qHD10	RM271-RM304	15.73	0.68***	0.19
	qHD7	RM11-RM432	qHD11	RM332-RM286	4.03	-0.54***	0.12
	qHD7	RM11-RM432	qHD9	RM219-RM105	4.53	0.76***	0.24

注: **: p 0.01, ***: p 0.005; 1): 效应方向, 正值表示亲本型 > 重组型; 负值表示亲本型 < 重组型

Note: **: p 0.01, ***: p 0.005; 1): Direction of effect, positive value: parents type > recombinant type; negative value: parents type < recombinant type

3 讨论

3.1 抽穗期 QTL 的定位

抽穗期影响水稻品种地区及季节适应性, 是水稻的重要农艺性状, 其研究颇受国内科研工作者关注。虽然由于定位群体和环境的差异, 以往的研究较少得到一致的结果(邢永忠等, 2001; 樊叶杨等, 2001; 林鸿宣等, 1996; 刘桂富等, 1998; 李泽福等, 2002), 但一些效应大的 QTL 被检测到的几率较大, 如位于 6 号染色体上的 QTL 可分别在不同群体中检测到(Xiong et al., 1999; Tamura et al., 1998; 李泽福等, 2002)。

本研究在两个群体共定位到 10 个显著影响水稻抽穗期的 QTL, 分别位于 1、2、3、6、7 和 10 号染色体上, 仅 10 号染色体上控制抽穗期的 qHD10 (广佳重组自交系中为 qHD10-1) 同时在两个群体中检测到。在 GJ-RIL 定位到影响抽穗期的 qHD6-1, 与邢永忠等 (2001) 用珍汕 97/ 明恢 63 的 RIL 所定位到的 Hd6c, Yano 等 (1997) 定位的 Hd1 位于同一染色区间, 但效应值各不相同。在本研究定位的控制水稻抽穗期的 qHD3-3、qHD7 和 qHD10 分别与袁爱平等 (2003) 定位到的 qHD3、qHD7-2 和 qHD10 位置相似或一致。郭晶心等 (2004) 和邢永忠等 (2001) 在相似位置也定位到 qHD7, 后者进一步指出该位点包括两个相距不到 2cM, 分别控制株高和抽穗期的基因。3 号染色体上 qHD3 与何风华等 (2005) 定位的 qHD3-2 位置相似。1 号和 2 号染色体相应位置上的 qHD1-1

和 qHD2-1 未见有报道。

3.2 上位效应及环境互作效应

关于水稻抽穗期上位效应的研究已有多篇报道, 但在互作位点的数量和位置上结果各异。袁爱平等 (2003) 发现 2 对上位互作位点, 发生在 3、7 和 11 号染色体之间; 郭晶心等 (2004) 发现 5 对上位互作位点, 发生在 1、3、4、6、7、9、11 和 12 号染色体之间; 高用明等 (2004) 发现 13 对上位互作位点, 发生于除 3 号和 12 号外的所有染色体上。以上结果中没有一对是发生在同样的两条染色体之间。本研究在上位效应检测中, 共发现 11 对存在互作的 QTL, 涵盖了除 12 号之外的所有染色体。其中发生在 1 号和 5 号、7 号和 11 号染色体之间的两对互作位点分别在高用明等 (2004) 和袁爱平等 (2003) 的结果中检测到, 但互作位点所在区间不同。综合以上结果, 表明上位互作方式的广泛性和多样性: 存在所有 12 条染色体之间, 有不同连锁群 QTL 间的互作, 也有同一连锁群里不同 QTL 间的互作, 如明佳 RIL 群体的 qHD2-1 和 qHD2-2 有一对一的互作, 也有一个 QTL 同时与多个 QTL 发生互作, 如明佳 RIL 群体的 qHD7 分别与 qPH11 和 qHD9 发生互作, 足见各座位间关系的复杂。研究表明, 上位效应比加性效应更广泛的存在于各染色体间, 是水稻抽穗期性状的遗传基础之一。

水稻抽穗期易受环境条件的影响已是被诸多研究所证实的。Lu 等 (1997) 在检测 DH 群体的抽穗期

QTL 时发现,在不同环境下得到的结果完全不同,认为抽穗期 QTL 的检测对环境敏感, Li 等(2003)发现,在定位的 20 个主效 QTL 有 18 个与环境有互作效应。袁爱平等(2003)在中 156/ 谷梅 2 号 RIL 群体中定位到有 3 个抽穗期 QTL 与环境存在显著互作作用。这些结果表明 QTL 与环境的互作在抽穗期遗传中具有重要作用,但各不同群体之间又存在较大差异。我们在广佳和明佳两个群体中各检测到 1 个抽穗期 QTL 与环境发生互作,但贡献率大小差异较大,分别为 2.32%和 0.34%。其中在 MJRIL 检测到的 qHD10 与袁爱平等(2003)的结果一致,也存在环境互作,贡献率相当。

3.3 多生态条件下 QTL 定位分析及其在分子标记辅助育种中的应用

随着分子标记的开发应用和 QTL 定位技术的不断发展,分子标记辅助育种的在农业生产中的应用展现出诱人的前景。但数量性状遗传方式的复杂性,给实际应用带来了诸多不便。通过对同一研究材料在多种环境条件下进行 QTL 定位和各互作效应更加细致的剖析,以选择受环境影响小、遗传稳定、贡献率高的 QTL 来改良水稻的某些性状的研究思路越来越受研究人员的关注(郭龙彪等, 2003; 包劲松等, 2002)。诸多研究(袁爱平等, 2003; Li et al., 2003)及本研究表明:一些在加性效应显著的 QTL 与其他 QTL 间通常存在上位效应。因此,在分子标记辅助育种中既应该考虑对效应起主要作用的 QTL,同时又要考虑与其存在上位效应的 QTL。虽然主效 QTL 往往受环境影响小,但 QTL 与环境互作仍应考虑,选择受环境影响小的 QTL 有助于提高分子标记辅助选择的效率,有利于性状的稳定表达和遗传。

致谢

本课题由国家 863 项目(2002AA211091)和福建省科技重大专项课题(2004NZ01-3)资助。

参考文献

Bao J.S., Bao Z.Y., He P., and Zhu L.H., 2002, Detection of QTLs controlling heading date in the process of rice development at two environments, *Zhejiang Daxue Xuebao (Journal of Zhejiang University (Agric. & Life Sci.))*, 28(1):27-32 (包劲松, 包志毅, 何平, 朱立煌, 2002, 在两个环境中检测控制水稻抽穗期的 QTL, *浙江大学学报 (农业与生命科学版)*, 28(1):27-32)

Chang T.T., Li C.C., and Vergara B.S., 1969, Component analysis of duration from seeding to heading in rice by the basic vegetative phase and the photoperiod-sensitive phase, *Euphytica*, 18: 79-91

Fan Y.Y., Zhuang J.Y., Li Q., Francisco S., and Zheng K.L., 2001, Analysis of quantitative trait loci (QTL) for plant height and the relation between these QTL and QTL for yield traits in rice, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 27 (6): 915-922 (樊叶杨, 庄杰云, 李强, Francisco S., 郑康乐, 2001, 水稻株高 QTL 分析及其与产量 QTL 的关系, *作物学报*, 27(6): 915-922)

Gao Y.M., Zhu J., Song Y.S., He C.X., Shi C.H., and Xing Y.Z., 2004, Use of permanent F₂ population to analyze epistasis and their interaction effect with environments for QTLs controlling heading date in rice, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 30(9): 849-854 (高用明, 朱军, 宋佑胜, 何慈信, 石春海, 邢永忠, 2004, 水稻永久 F₂ 群体抽穗期 QTL 的上位性及其与环境互作效应的分析, *作物学报*, 30(9): 849-854)

Guo J.X., Chen Z.Z., and Liu Y.G., 2004, Identification of QTLs controlling rice heading date and analysis of the genetic effects, *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 2 (6): 788-794 (郭晶心, 陈忠正, 刘耀光, 2004, 水稻抽穗期数量性状基因的定位及遗传效应分析, *分子植物育种*, 2 (6):788-794)

Guo L.B., Luo L.J., Xing Y.Z., Xu C.G., Mei H.W., Wang Y.P., Zhong D.B., Qian Q., Ying C.S., and Shi C.H., 2003, Dissection of QTLs in two years for important agronomic traits in rice (*Oryza sativa* L.), *Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese J. Rice Sci.)*, 17(3): 211-218 (郭龙彪, 罗利军, 邢永忠, 徐才国, 梅捍卫, 王一平, 钟代彬, 钱前, 应存山, 石春海, 2003, 水稻重要农艺性状的两年 QTL 剖析, *中国水稻科学*, 17 (3): 211-218)

He F.H., Xi Z.Y., Zeng R.Z., Talukdar A., and Zhang G.Q., 2005, Mapping of heading date QTLs in rice (*Oryza sativa* L.) using single segment substitution lines QTL, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 38 (8): 1505-1513 (何风华, 席章营, 曾瑞珍, Talukdar A., 张桂权, 2005, 利用单片段代换系定位水稻抽穗期, *中国农业科学*, 38 (8): 1505-1513)

Huang J.X., 2005, Genetic analysis and QTL mapping research of appearance quality traits in indica rice, Thesis for M.S., Xiamen University, Supervisor: Song S.Y., and Huang Y.M., pp. 28-36 (黄建勋, 2005, 籼稻外观品质性状的遗传分析和 QTL 定位研究, 硕士学位论文, 厦门大学研究生院, 导师: 宋思扬, 黄育民, pp.28-36)

Li C.L., and Zheng K.L., 1998, RAPD-based analysis for the QTLs related to plant height and heading date, *Yichuan Xuebao (Acta Genetic Sinica)*, 25(1): 34-39 (李春丽, 郑康

- 乐, 1998, 应用 RAPD 标记检测与水稻株高和抽穗期有关的 QTLs, 遗传学报, 25(1): 34-39
- Li Z.F., Zhou T., Zheng T.Q., Luo L.G., Xia J.F., Zhai H.Q., and Wan J.M., 2002, Analysis of QTL \times environment interactions for heading date of rice (*Oryza sativa* L.), *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 28(6): 771-776 (李泽福, 周彤, 郑天清, 罗林广, 夏加发, 翟虎渠, 万建民, 2002, 水稻抽穗期 QTL 与环境互作分析, 作物学报, 28(6): 771-776)
- Li Z.K., Yu S.B., Lafitte H.R., Huang N., Courtois B., Hittalmani S., Vijayakumar C.H.M., Liu G.F., Wang G. C., Shashidhar H.E., Zhuang J.H., Zheng K.L., Singh V.P., Sidhu J.S., Srivantaneeyakul S., and Khush G.S., 2003, QTL \times environment interactions in rice, 1. Heading date and plant height, *Theor. Appl. Genet.*, 108:141-153
- Liao F.M., and Luo X.H., 1998, Effects of low temperature and plant-moving on heading time of PTGMS rice, *Zajiao Shuidao (Hybrid Rice)*, 13 (1): 21-23 (廖伏明, 罗孝和, 1998, 成株搬移和低温对水稻光温敏核不育系抽穗期的影响研究, 杂交水稻, 13(1): 21-23)
- Lin H.X., Qian H.R., Xiong Z.M., Min S.K., and Zheng K.L., 1996, Mapping of major genes and minor genes for heading date in several rice varieties (*Oryza sativa* L.), *Yichuan Xuebao (Acta Genetica Sinica)*, 23(3): 205-213 (林鸿宣, 钱惠荣, 熊振民, 闵绍楷, 郑康乐, 1996, 几个水稻品种抽穗期主效基因与微效基因的定位研究, 遗传学报, 23(3): 205-213)
- Liu G.F., Lu Y.G., Wang G.C., and Huang N., 1998, Identification of QTLs for plant yield, plant height and their related traits in rice, *Huanan Nongye Daxue Xuebao (J. South China Agric. Univ.)*, 19 (3): 5-9 (刘桂富, 卢永根, 王国昌, 黄宁, 1998, 水稻产量, 株高及其相关性状的 QTLs 定位, 华南农业大学学报, 19(3): 5-9)
- Lu C.F., Shen L.S., Tan Z.B., Xu Y.B., He P., Chen Y., and Zhu L., 1997, Comparative mapping of QTLs for agronomic traits of rice across environments by using a doubled-haploid population, *Theor. Appl. Genet.*, 94: 145-150
- Luo L.G., Zhai H.Q., and Wan J.M., 2001, Analysis of heading time genotype for a rice male sterile line Zhenshan 97A, *Yichuan Xuebao (Acta Genetica Sinica)*, 28(11): 1019-1027 (罗林广, 翟虎渠, 万建民, 2001, 水稻雄性不育系珍汕 97A 抽穗期基因型分析, 遗传学报, 28(11): 1019-1027)
- Tamura K., Nomura K., Ohshima I., Namai H., Yano M., Sasaki T., and Kikuchi F., 1998, Identification of restriction fragment length polymorphism markers tightly linked to a major photoperiod sensitivity gene, *Se-1*, and to a blast resistance gene *Pi-z1*, in rice, *SABRAO J. Breeding & Genetics*, 30(2): 61-67
- Vergara B.S., and Chang T.T., eds., 1985, The flowering response of the rice plant to photoperiod, a review of the literature, 4th, International Rice Research Institute, Manila, the Philippines, pp.61
- Wang C.M., Yasui H., Yoshimura A., Wan J.M., and Zhai H.Q., 2002, Identification of quantitative trait loci controlling F_2 sterility and heading date in rice, *Yichuan Xuebao (Acta Genetica Sinica)*, 29(4): 339-342 (王春明, 安井秀, 吉村醇, 万建民, 翟虎渠, 2002, 水稻 F_2 不育和抽穗期 QTL 分析, 遗传学报, 29(4): 339-342)
- Wang D.L., Zhu J., Li Z.K., and Paterson A.H., 1999, Mapping QTLs with epistatic effects and QTL-environment interactions by mixed linear model approaches, *Theor. Appl. Genet.*, 99: 1255-1264
- Xing Y.Z., Xu C.G., Hua J.P., Tan Y.F., and Sun X.L., 2001, Mapping and isolation of quantitative trait loci controlling plant height and heading date in rice, *Zhiwu Xuebao (Acta Botanica Sinica)*, 43(7): 721-726 (邢永忠, 徐才国, 华金平, 谈移芳, 孙新立, 2001, 水稻株高和抽穗期基因的定位和分离, 植物学报, 43(7): 721-726)
- Xiong L.Z., Liu K.D., Dai X.K., Xu C.G., and Zhang Q., 1999, Identification of genetic factors controlling domestication-related traits of rice using an F_2 population of a cross between *Oryza sativa* and *O. rufipogon*, *Theor. Appl. Genet.*, 98: 243-251
- Yano M., Harushima Y., Nagamura Y., Kurata N., Minobe Y., and Sasaki T., 1997, Identification of quantitative trait loci controlling heading date in rice using a high-density linkage map, *Theor. Appl. Genet.*, 95: 1025-1032
- Yuan A.P., Cao L.Y., Zhuang J.Y., Li R.Z., Zheng K.L., Zhu J., and Cheng S.H., 2003, Analysis of additive and AE interaction effects of QTLs controlling plant height, heading date and panicle number in rice (*Oryza sativa* L.), *Yichuan Xuebao (Acta Genetica Sinica)*, 30(10): 899-906 (袁爱平, 曹立勇, 庄杰云, 李润植, 郑康乐, 朱军, 程式华, 2003, 水稻株高、抽穗期和有效穗数的 QTL 与环境的互作分析, 遗传学报, 30(10): 899-906)
- Yue B., and Xing Y.Z., 2005, Progress on molecular and genetic studies of heading date in rice, *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 3(2): 222-228 (岳兵, 邢永忠, 2005, 水稻抽穗期分子遗传研究进展, 分子植物育种, 3(2): 222-228)
- Zhang K., 2005, Genetic research and QTL mapping of appearance quality traits in indica rice Jafuzhan, Thesis for M.S., Xiamen University, Supervisor: Zhou K.F., and Huang Y.M., pp.29-36 (张凯, 2005, 优质早籼稻“佳辐”外观品质性状的遗传学研究及 QTL 分析, 硕士学位论文, 厦门大学研究生院, 导师: 周克夫, 黄育民, pp.29-36)
- Zhu J., 1994, General genetic models and new analysis methods for quantitative traits, *Zhejiang Nongye Daxue Xuebao (Journal of Zhejiang Agricultural University)*, 20 (6): 551-559 (朱军, 1994, 广义遗传模型和数量遗传分析新方法, 浙江农业大学学报, 20(6): 551-559)