

水稻穗芽相关性状的 QTL 定位

陈海生 陶龙兴 王 熹* 黄效林 庄杰云 郑康乐

(中国水稻研究所 水稻生物学国家重点实验室, 浙江 杭州 310006; * 通讯联系人)

Identification of QTL Associated with Pre Harvest Sprouting Traits in Rice

CHEN Hai sheng, TAO Long xing, WANG Xi*, HUANG Xiao lin, ZHUANG Jie yun, ZHENG Kang le

(State Key Laboratory of Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China; * Corresponding author)

Abstract: A recombinant inbred line (RIL) population including 305 lines, derived from a cross between indica rice (*Oryza sativa* L.) Zhong 156 and Gumei 2 was used to detect quantitative trait loci (QTLs) conferring pre harvest sprouting. Three QTLs controlling panicle sprouting index (PSI) were detected on chromosomes 2, 9 and 11, three QTLs controlling pre harvest sprouting speed (PDS) on chromosomes 1, 3 and 6, three QTLs for panicle sprouting rate by panicle (PSRp, percentage of panicles with 3 sprouting grains) on chromosomes 1, 9 and 10, and two QTLs conferring panicle sprouting rate by grain (PSRg, percentage of sprouting grains) on chromosomes 9 and 11, respectively. Meanwhile, nine pairs of epistatic loci affecting PSI, PDS, and PSRg were also detected (three pairs for each trait).

Key words: pre harvest sprouting index; recombinant inbred line; quantitative trait locus; rice

摘要: 利用 305 个株系组成的源自籼稻品种中 156 和谷梅 2 号的重组自交系群体进行了水稻穗芽性状的 QTL 检测和遗传效应分析。以穗芽指数及相关指标作为穗芽性状的表型值, 采用 QTL Mapper 1.01 统计软件进行 QTL 定位和上位性分析, 共检测到控制穗芽指数的 3 个加性效应 QTL, 分别位于第 2、9、11 染色体上; 控制穗芽速率的加性效应 QTL 3 个, 分别位于第 1、3、6 染色体上; 控制穗芽率的加性效应 QTL 3 个, 分别位于第 1、9、10 染色体上; 控制粒穗芽的加性效应 QTL 2 个, 分别位于第 9、11 染色体上。还检测到 3 对影响穗芽指数的加性 × 加性上位性互作效应 QTL, 3 对控制穗芽速率的上位性 QTL 和 3 对控制粒穗芽率的上位性 QTL。

关键词: 穗芽指数; 重组自交系; 数量性状座位; 水稻

中图分类号: Q943; S332; S511.03

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2006)03-0253-06

水稻穗芽指水稻收获前因久雨不晴, 诱发谷粒在穗上发芽^[1]。我国南方杂交水稻制种中, 由于赤霉素的广泛使用, 加上收获季节的高温高湿, 穗发芽率通常为 10% ~ 30%, 最高可达 60% ~ 80%^[2,3]。在长江中下游双季稻区, 早稻成熟季节正值梅雨期, 收获前穗芽现象也十分普遍。在单季稻生产中, 8 ~ 9 月台风带来的多雨天气同样会引发早熟单季稻穗芽。其症状主要表现为穗上发芽见青, 未发芽的籽粒生活力也下降, 严重影响稻米品质和种子质量^[1]。20 世纪 60 年代, 国际水稻研究所就发现这一问题并着手研究。穗发芽的发生除与水稻成熟时的环境条件有关外, 还与品种休眠性强弱直接相关^[4,5]。选育休眠性和抗穗芽力较强的品种是解决水稻穗芽最经济有效的技术途径。然而, 水稻品种的抗穗芽力受多种因素影响, 迄今有关水稻品种穗芽特性及其遗传研究往往因研究方法的差异而结果不尽一致^[4,9]。有关穗芽机理的研究也较少且缺乏系统性。本试验用籼稻品种中 156/谷梅 2 号构建的重组自交系群体进行穗芽指数及其相关指标的研究, 并利用现成的遗传图谱, 进行水稻穗芽指数及其

相关指标的 QTL 定位及遗传效应分析, 旨在为水稻抗穗芽育种提供高效的选择手段。

1 材料与方法

1.1 供试材料

生育期观察预备试验于 2002 年进行, 正式试验于 2003 年 5 ~ 10 月在中国水稻研究所富阳试验基地内进行。供试重组自交系为 305 个株系, 因各株系生育期不同, 最早与最迟者相差 16 d, 为使各株系同期抽穗, 按抽穗期记录规划分期播种。每株系按 1.5 g/m² 用种量直播, 播种前以 $m_{\text{种子}}$ $V_{\text{浸种灵药液}}$ 为 1 : 2.5 药剂浸种 36 h (30 ℃ 条件下), 浸种后用清水洗涤, 在 30 ℃ 黑暗条件下催芽 48 h 后播种。每小区 0.25 m², 顺序排列, 重复 3 次, 相连小区抽穗期差异 2 d。

收稿日期: 2005-08-09; 修改稿收到日期: 2005-12-12。

基金项目: 国家 863 计划资助项目 (2001AA246061); 浙江省重点攻关项目 (2004C22002, 2005C22019)。

第一作者简介: 陈海生 (1965 -), 博士后, 副教授。E-mail: haishch@126.com。

1.2 试验方法

1.2.1 性状考查

为营造易发生穗芽的环境,用无纺布制成“浴罩”,罩在与 10 个小区面积一致的木制框架上,净高度 2.5 m,水稻穗部离浴罩顶层约 0.8~1.0 m。无纺布可透光、透气、少透水,构成一个能保温、保湿的小环境。各处理均于开花后 15 d 开始,每 3 h 向罩内定量喷水 1 次,模拟人工降雨,使湿度维持在 85%~95%,温度维持在 30℃。自模拟人工降雨后第 2 天起每隔 1 d 考查各株系穗芽,每处理考查 100 穗,按下列计算方法分析。

穗穗芽率:每 100 穗中具 3 粒实粒发芽的穗数 × 100% ;

粒穗芽率:每 100 穗中发芽粒数占全部实粒数的百分率 ;

穗芽速率:每 100 穗中雨后穗穗芽率达到 10% 的天数,雨后 2 d 达 10% 为 10,后 4、6、8 d 依次为 7.5、5.0、2.5 ;

穗芽指数:穗穗芽率 × 粒穗芽率 × 穗芽速率 × 100。

1.2.2 数据整理和 QTL 分析

中 156/谷梅 2 号建立的重组自交系 (RILs) 所构建的群体的遗传连锁图谱包括 168 个 DNA 标记,全长为 1447.9 cM,基本覆盖水稻基因组 12 条染色体^[10]。利用已构建的中 156/谷梅 2 号重组自交系群体遗传图谱,用 QTL Mapper 1.01 软件,检测水稻穗芽指数及相关指标的 QTL,LOD 值 2.4 作为阈值来判断 QTL 是否存在。QTL 的命名遵循 McCouch 等^[11]。

2 结果与分析

2.1 性状的表型与变异

表 1 列出了穗芽指数、穗芽速率、粒穗芽率和穗

芽率 4 个性状在 RIL 群体和亲本中的表现。结果表明,亲本间各性状差异达显著水平,RIL 群体出现超亲分离,峰度和偏斜度基本小于 1,各性状分离均呈正态分布,表现出数量性状的遗传特点,符合 QTL 区间作图的需要,适于进行 QTL 分析。

2.2 穗芽指数及相关性状的 QTL 分析

应用统计软件 QTL Mapper 1.01 进行穗芽指数 QTL 定位,共检测到 3 个穗芽指数主效应 QTL (图 1)。在第 2 染色体 Clrr 3 和 RG25 之间检测到 1 个控制穗芽指数的 QTL,为 *qPSI2 1*,其 LOD 值为 4.4,表型贡献率为 7.6%,加性效应值为 0.16。在第 9 染色体 RM242 和 RM201 之间也检测到 1 个 QTL,为 *qPSI9 1*,其 LOD 值为 3.3,表型贡献率为 4.9%,加性效应值为 0.13,这两个 QTL 的增效基因来自谷梅 2 号,可以增加穗芽指数。还在第 11 染色体上 S2A1-8 和 RM254 之间检测到 1 个控制穗芽指数的 QTL,为 *qPSI11 1*,其 LOD 值为 3.6,表型贡献率为 7.0%,加性效应值为 -0.16,表明这个 QTL 的增效等位基因来自中 156,可以减少穗芽指数,即增加抗穗芽的效应。

共检测到 3 个穗芽速率主效应 QTL。在第 1 染色体 RM9 和 RM5 之间,检测到 1 个 QTL,为 *qPDS1 1*,其 LOD 值为 3.0,加性效应值为 0.74,表型贡献率为 4.8%。在第 3 染色体 RM16 和 RZ403 之间检测到 1 个控制穗芽速率的 QTL,为 *qPDS3 1*,其 LOD 值为 3.5,加性效应值为 0.85,表型贡献率为 6.3%。这两个控制穗芽速率的 QTL 的增效基因来自谷梅 2 号,可以增加穗芽速率。还在第 6 染色体上 RZ588 和 RM136 之间检测到 1 个控制穗芽速率的 QTL,为 *qPDS6 1*,其 LOD 值为 2.7,加性效应值为 -0.80,表型贡献率为 5.6%,表明这个 QTL 的增效基因来自中 156,可以减少穗芽指数,也就是具有增加水稻抗穗芽的效应。

表 1 中 156/谷梅 2 号重组自交系群体的穗芽性状

Table 1. Phenotypic performance of pre harvest sprouting in RIL population (Zhong 156/Gumei 2).

性状 Trait	亲本 Parent		重组自交系群体 RIL population					
	中 156 Zhong 156	谷梅 2 号 Gumei 2	平均数 Mean	最大值 Max.	最小值 Min.	标准差 SD	偏斜度 Skewness	峰度 Kurtosis
穗芽速率 PDS	5.00	10.00	5.24	17.50	0	3.53	-0.07	-0.44
穗穗芽率 PSRp/%	36.67	90.00	35.19	112.50	0	31.28	0.59	-0.73
粒穗芽率 PSRg/%	2.05	16.28	6.14	61.71	0	8.11	1.02	1.11
穗芽指数 PSI	0.05	1.47	0.31	4.63	0	0.63	1.15	1.86

PDS, Panicle sprouting speed; PSRp, Panicle sprouting rate by panicle (Percentage of panicles with 3 sprouting grains); PSRg, Panicle sprouting rate by grain (Percentage of sprouting grains); PSI, Panicle sprouting index.

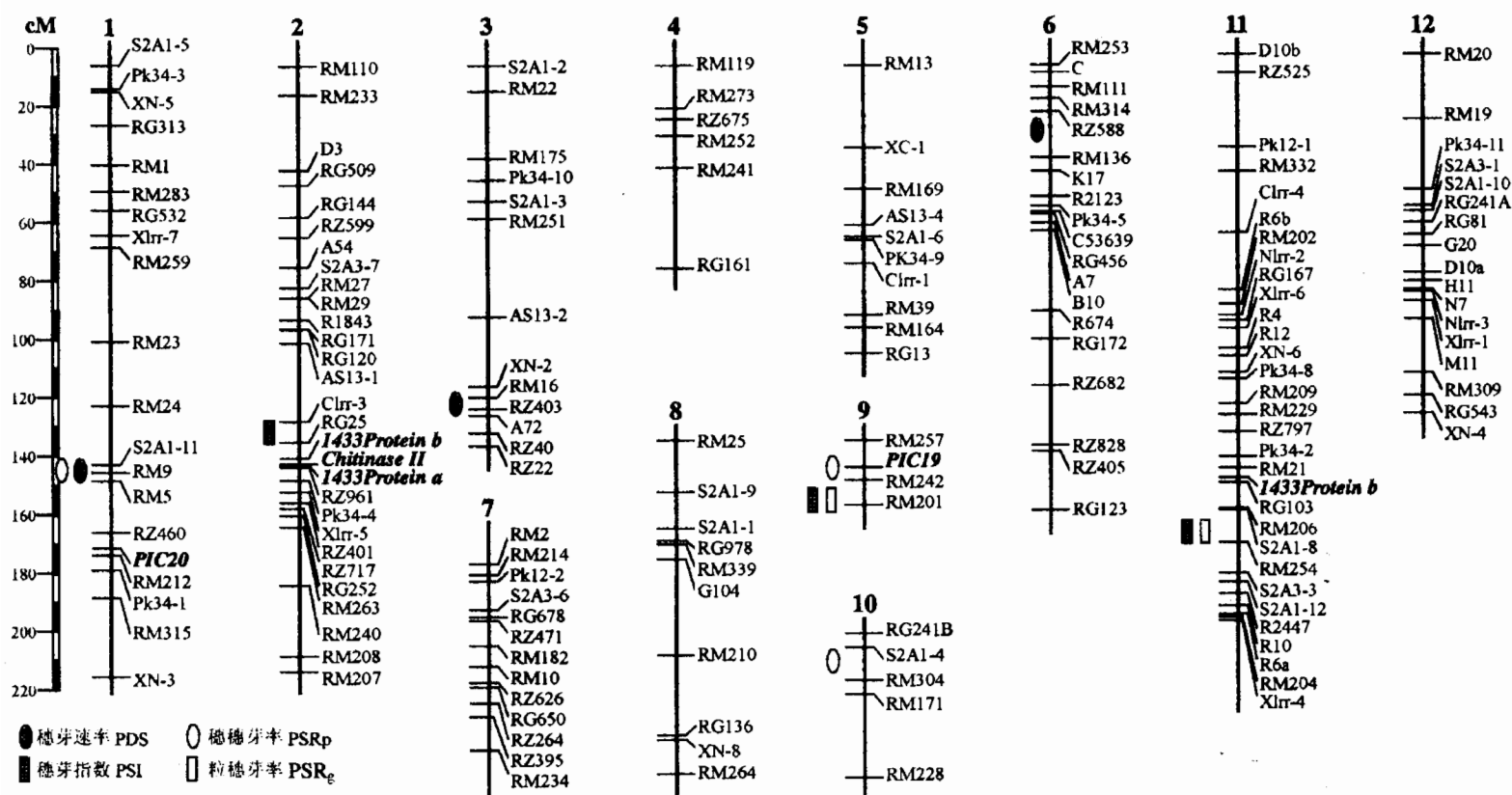


图 1 中 156/谷梅 2 号重组自交系中检测到的主效应 QTL 分布

Fig. 1. Locations of main effect QTLs for pre-harvest sprouting detected in Zhong 156/Gumei 2 RIL population.

共检测到 3 个穗穗芽率加性主效应 QTL, 其中 $qPSRp1-1$ 在第 1 染色体 S2A1-11 和 RM9 之间, 其 LOD 值为 3.9, 加性效应值为 7.41, 表型贡献率为 5.6%; $qPSRp9-1$ 在第 9 染色体 PIC19 和 RM242 之间, 其 LOD 值为 2.7, 加性效应值为 5.93, 表型贡献率为 3.6%。这两个控制穗穗芽率的 QTL 的增效基因来自谷梅 2 号, 可以增加穗穗芽率, 其母本中 156 中的等位基因则可以降低穗穗芽率, 降低穗芽指数, 即增加了水稻抗穗芽的能力。还有 $qPSRp10-1$ 在第 10 染色 S2A1-4 和 RM304 之间,

其 LOD 值为 3.6, 加性效应值为 -8.85, 表型贡献率为 8.0%, 该 QTL 的增效基因来自中 156。

共检测到 2 个粒穗芽率加性主效应 QTL, 其中 $qPSRg9-1$ 位于第 9 染色体上 RM242 和 RM201 之间, LOD 值为 4.4, 加性效应值为 2.31, 表型贡献率为 7.1%, 表明该 QTL 的增效基因来自谷梅 2 号, 可以增加粒穗芽率; 还有 1 个 QTL 即 $qPSRg11-1$ 位于第 11 染色体 S2A1-8 和 RM254 之间, LOD 值为 4.6, 加性效应值为 -2.25, 表型贡献率为 6.7%, 表明该 QTL 的增效等位基因来自中 156(表 2)。

表 2 中 156/谷梅 2 号重组自交群体的穗芽指数及其相关指标的 QTL

Table 2. QTLs with additive effects for PSI and relative index in the RIL population of Zhong 156/Gumei 2.

性状 Trait	数量性状座位 QTL	标记区间 Marker interval	遗传距离 ¹⁾ Genetic distance ¹⁾ /cM	LOD 值 LOD score	加性效应 Additive effect(A)	贡献率 H^2 (A) /%
穗芽指数 PSI	$qPSI2-1$	Clrr-3 — RG25	0	4.4	0.16	7.6
	$qPSI9-1$	RM242 — RM201	8	3.3	0.13	4.9
	$qPSI11-1$	S2A1-8 — RM254	2	3.6	-0.16	7.0
穗芽速率 PDS	$qPDS1-1$	RM9 — RM5	0	3.0	0.74	4.8
	$qPDS3-1$	RM16 — RZ403	0	3.5	0.85	6.3
	$qPDS6-1$	RE588 — RM136	10	2.7	-0.80	5.6
穗穗芽率 PSRp	$qPSRp1-1$	S2A1-11 — RM9	2	3.9	7.41	5.6
	$qPSRp9-1$	PIC19 — RM242	0	2.7	5.93	3.6
	$qPSRp10-1$	S2A1-4 — RM304	4	3.6	-8.85	8.0
粒穗芽率 PSRg	$qPSRg9-1$	RM242 — RM201	8	4.4	2.31	7.1
	$qPSRg11-1$	S2A1-8 — RM254	6	4.6	-2.25	6.7

¹⁾ QTL 最高 LOD 值处与左侧标记的距离。

¹⁾ Genetic distance between the most likely positive of the putative QTL and the left-hand side marker.

表 3 中 156/谷梅 2 号重组自交群体的穗芽指数及其相关指标的加性 × 加性上位性互作效应

Table 3. Epistasis effects for PSI and relative index in RIL population of Zhong 156/Gumei 2.

性状 Trait	染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	LOD 值 LOD score	上位效应 ¹⁾ Epistasis ¹⁾ (AA)	贡献率 H^2 (AA) /%
穗芽指数 PSI	2	AS13 1 - Clrr 3	12	RG543 - XN 4	4.0	-0.19	9.0
	1	RM23 - RM24	10	RG241B - S2A1-4	3.6	0.14	5.5
	9	RM257 - PIC19	11	S2A1-12 - R2447	4.6	-0.16	7.0
穗芽速率 PDS	2	XLrr 5 - RZ401	6	RZ828 - RZ405	4.2	1.09	9.0
	2	RM263 - RM204	5	RM39 - RM164	4.3	-0.84	5.3
	9	RM242 - RM201	11	D10b - RZ525	4.1	0.73	4.0
粒穗芽率 PSRg	1	RG313 - RM1	11	D10b - RZ525	4.2	-2.56	8.7
	1	RM23 - RM24	10	RG241B - S2A1-4	3.6	1.95	5.0
	2	RZ961 - Pk34 4	7	RM10 - RZ626	3.1	-1.91	4.9

¹⁾ 效应方向 : 正值 亲本型 > 重组型 ; 负值 重组型 > 亲本型。

¹⁾ Direction of effect : Positive means parent type value > recombinant type value ; Negative means recombinant type value > Parent type value .

2.3 穗芽指数及相关性状 QTL 的上位性分析

基因上位性是影响复杂性状的重要因素,特别是低遗传力的性状^[12-14]。在本试验中,共检测到 3 对穗芽指数上位性效应位点。其中,第 2 染色体上的 AS13 1 - Clrr 3 区间与第 12 染色体上的 RG543 - XN 4 区间上位性效应值为 -0.19, LOD 值为 4.0, 交互贡献率为 9.0% ; 第 1 染色体上的 RM23 - RM24 区间与第 10 染色体上的 RG241B - S2A1-4 区间上位性效应值为 0.14, LOD 值为 3.6, 交互贡献率为 5.5% ; 第 9 染色体上的 RM257 - PIC19 区间与第 11 染色体上的 S2A1-12 - R2447 区间上位性效应值为 -0.16, LOD 值为 4.6, 交互贡献率为 7.0%。这表明水稻的穗芽指数不仅受非上位性的影响,还受上位性控制。

共检测到 3 对加性 × 加性上位性效应位点控制穗芽速率。这些区间为 : 第 2 染色体上的 XLrr 5 - RZ401 区间与第 6 染色体上的 RZ828 - RZ405 区间, LOD 值为 4.2, 上位性效应值为 1.09, 交互贡献率为 9.0% ; 第 2 染色体上的 RM263 - RM204 区间与第 5 染色体上的 RM39 - RM164 区间, LOD 值为 4.3, 上位性效应值为 -0.84, 交互贡献率为 5.3% ; 还有第 9 染色体上的 RM242 - RM201 区间与第 11 染色体上的 D10b - RZ525 区间, LOD 值为 4.1, 上位性效应值为 0.73, 交互贡献率为 4.0% , 这说明上位性效应对该群体中穗芽速率的影响具有重要作用。

有 3 对加性 × 加性上位性效应位点控制粒穗芽率, 它们是 : 第 1 染色体上的 RG313 - RM1 区间与第 11 染色体上的 D10b - RZ525 区间, LOD 值为

4.2, 上位性效应值为 -2.56, 交互贡献率为 8.7% ; 第 1 染色体上的 RM23 - RM24 区间与第 10 染色体上的 RG241B - S2A1-4 区间, LOD 值为 3.6, 上位性效应值为 1.95, 交互贡献率为 5.0% , 还有第 2 染色体上的 RZ961 - Pk34 4 区间与第 7 染色体上的 RM10 - RZ626 区间, LOD 值为 3.1, 上位性效应值为 -1.91, 其交互贡献率为 4.9% (表 3)。

3 讨论

水稻穗芽性是关系到稻米品质和种子商品质量的重要农艺性状, 它受微效多基因控制。大多数的研究表明, 穗芽性的强弱不仅决定于个体的基因型, 且易受到温度、湿度等外界环境条件以及成熟度等因素的影响, 表现为数量性状的遗传特性^[9]。顾德兴等^[15]的试验证明, 穗芽发生既有遗传基因的作用, 又有环境因素的影响, 不同群体在同一生态环境中由于遗传原因穗芽程度存在差异, 而同一群体在不同地点种植时由于生态环境的差异穗芽程度也不同。数量性状表现为连续变异, 表现型与基因型之间没有明确的对应关系^[8]。而传统数量遗传学无法鉴定数量性状单个数量基因或染色体片段, 更难确定数量性状座位。通过 QTL 定位, 可将有关的数量性状定位到染色体区段上, 分别估算每一个相关 QTL 对表型的效应。本研究所进行的对水稻穗芽性状进行 QTL 定位的目的之一就是尽可能多地发掘有利用价值的等位基因, 提供标记辅助选择应用于育种实践, 以培育具有优良抗穗芽性状的水稻新品种 (组合)。重组自交系经过多代连续自交获得家系内基因纯合, 不存在分离, 能进行多年、多

点、多重复试验。以自交系内一定数目的单株表现值的平均值作为该自交系的表现型值,可获得相对准确的表现型数据,提高 QTL 定位的准确性^[16]。中 156/谷梅 2 号所建立的重组自交系群体在水稻各性状的基因定位方面起着重要作用。如曹立勇等^[17]利用中 156(高产)×谷梅 2 号(低产)的重组自交系群体,成功地检测到产量构成性状的 30 个加性主效应 QTL 和 31 对影响产量构成性状的加性×加性上位性互作效应 QTL。饶志明等^[10]利用该重组自交系群体,进行了水稻对穗瘟部分抗性的 QTL 定位,将病叶面积百分比、病斑大小和病斑数作为对叶瘟部分抗性的性状,将病斑长度和孢子量作为对穗瘟部分抗性的性状,成功地检测到 11 个表现主效应的 QTL 和 28 对双因子互作。在本试验中,通过对 305 份中 156/谷梅 2 号重组自交系群体进行穗芽性状的数量性状位点分析,检测到 3 个作用明显的穗芽指数 QTL,分别位于第 2、9、11 染色体上,对应的 LOD 值介于 3.3~4.4,以及 3 对上位性效应位点;3 个穗芽速率 QTL,分别位于第 1、3、6 染色体上,对应的 LOD 值介于 2.7~3.5,以及 3 对上位性效应位点;3 个穗穗芽率 QTL,分别位于第 1、9、10 染色体上,对应的 LOD 值介于 2.7~3.9;还有同样作用明显的 2 个粒穗芽率 QTL,分别位于第 9、11 染色体上,对应的 LOD 值为 4.6 和 6.6,以及 3 对粒穗芽率上位性效应位点。上述结果也进一步说明了水稻穗芽是由多基因控制的复杂性状。本研究检测到的穗芽指数及相关指标 QTL 和上位性效应位点将为水稻抗穗芽的遗传改良提供有益信息。

一般来说,休眠性强的基因型对穗芽的抗性也强^[6-9]。迄今,利用分子标记技术已定位了多个与休眠性有关的 QTL。Wan 等^[7]利用密阳 23/Todorokiwase 的 F₂ 群体用同工酶标记法,在第 3、6、7 染色体上检测到种子休眠性 QTL。Lin 等^[8]利用 RFLP 标记,发现在染色体 3、5、7、8 上存在控制种子休眠性的位点,其中第 7 染色体上有两个位点。Cai 等^[18]用 SIM 和 CIM 方法定位了影响亚洲普通野生稻(*O. rufipogon* Griff.) 种子休眠性的染色体区域,发现除第 4、10 染色体外,其他染色体上均有种子休眠性位点。收获前穗发芽与种子休眠又是两个不同的概念和过程,穗发芽发生在谷粒发育的淀粉合成过程中,还伴随着大分子分解为小分子如葡萄糖等物质的过程^[19-20]。然而,穗芽和休眠在遗传机理上又有某种关联性。Dong 等^[6]曾利用易穗芽的水稻粳型品种 Asominori 和高抗穗芽的粳型品种

IR24 构成的重组自交系检测到了 6 个抗穗芽的 QTL,单个 QTL 对表型的贡献率为 10.7%~25.3%,其中 *qPHS 1 1* 和 *qPHS 1 2* 位于第 1 染色体 R1485 - R1928 区域两个紧密连锁的区间。比较日本 RGP 图谱、美国康乃尔 RFLP 2001 图谱和 SSR 2001 图谱可以发现,R1485 - R1928 与本研究检测到的穗芽速率 QTL 的 RM9 - RM5 区间位于近似的基因组位置。其他 4 个 QTL 分别位于第 4、5、7 和 8 染色体上。*qPHS 5* 位于第 5 染色体的 C263 - R830 上,加性效应的减效效应之 4.6% 来自 IR24,而效应值最大的 *qPHS 4* 位于第 4 染色体上的 C891 - C915,加性效应的减效效应之 9.8%~13.1% 来自 Asominori。认为 *qPHS 4* 和休眠有着紧密的联系,因为它们都位于 C841 的标记上,且 6 个穗发芽 QTL 中的 4 个都连接在控制休眠的基因位点上。

由于存在基因型×基因型和基因型×环境互作,对 QTL 研究最为困难的是在不同的遗传背景和不同的环境条件下找到最稳定的 QTL。将本研究与前人研究比较,第 1 染色体 RM9 - RM5 区间对穗发芽的遗传受遗传背景和环境影响较小,控制表达较为稳定,这种类型的 QTL 应是进一步开展基因精细定位、克隆和分子标记辅助选择的首选。

参考文献：

- [1] 王 熹,陶龙兴,黄效林,等.外源 ABA 对杂交水稻制种 F₁ 穗芽的抑制效应.作物学报,2000,26(1):60-64.
- [2] 黄四齐,熊显南,何慕文,等.郴州地区 1994 年杂交水稻制种减产原因分析及对策探讨.杂交水稻,1996(6):17-21.
- [3] 涂娥英,肖层林.杂交水稻种子特征特性研究.杂交水稻,1995(3):15-18.
- [4] Li B, Foley M E. Genetic and molecular control of seed dormancy. *Trends Plant Sci Rev*, 1997, 2: 384-389.
- [5] Koomneef M, Bentsink L, Hilhorst H. Seed dormancy and germination. *Curr Opin Plant Biol*, 2002, 5: 33-36.
- [6] Dong Y J, Tsuzuki E, Kamiunten H, et al. Identification of quantitative trait loci associated with pre harvest sprouting resistance in rice (*Oryza sativa* L.). *Field Crops Res*, 2003, 81: 133-139.
- [7] Wan J, Nakazaki T, Kawaura K, et al. Identification of marker loci for seed dormancy in rice (*Oryza sativa* L.). *Crop Sci*, 1997, 37: 1759-1763.
- [8] Lin S Y, Sasaki T, Yano M. Mapping quantitative trait loci controlling seed dormancy and heading date in rice *Oryza sativa* L., using backcross inbred lines. *Theor Appl Genet*, 1988, 96: 997-1003.
- [9] 胡伟民,马华升,樊龙江,阮松林.杂交水稻制种不育系穗上

- 发芽特性.作物学报,2003,29(3):441-446.
- [10] Rao Z M, Wu J L, Zhuang J Y, et al. Genetic dissections of partial resistances to leaf and neck blast in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Genet Sin*, 2005, 32(6):555-560.
- [11] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, et al. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet NewsL*, 1997, 14:11-13.
- [12] Li Z, Pinson S R M, Park W D, et al. Epistasis for three grain yield components in rice (*Oryza sativa* L.). *Genetics*, 1997, 145:453-465.
- [13] 何平,李晶昭,朱立煌.影响水稻花药培养力的数量性状基因座位间的互作.遗传学报,1999,26(5):524-528.
- [14] Wang D L, Zhu J, Li Z K, et al. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL × environment interactions by mixed linear model approaches. *Theor Appl Genet*, 1999, 99:1255-1264.
- [15] 顾德兴,胡金良,王德明.宁波地区水稻杂交制种的结实和穗芽发生的群体性状比较.南京农业大学学报,1992,15(3):24-27.
- [16] 丁秀兰,江玲,刘世家,等.利用重组自交系群体检测水稻条纹叶枯病抗性基因及 QTL 分析.遗传学报,2004,31(3):287-292.
- [17] 曹立勇,占小登,庄杰云,等.水稻产量性状的 QTL 定位与上位性分析.中国农业科学,2003,36(11):1241-1247.
- [18] Cai H W, Hiroko M. Genomic regions affecting seed shattering and seed dormancy in rice. *Theor Appl Genet*, 2000, 100:840-846.
- [19] Seshu D V, Dadlani M. Mechanism of seed dormancy in rice. *Seed Sci Res*, 1991, 1:187-194.
- [20] Derek B J. Seed germination and dormancy. *Plant Cell*, 1997, 9:1055-1066.