

玉米制种花期相关性状的 QTL 分析

胡彦民¹, 吴欣¹, 李翠香², 付志远¹, 刘宗华¹, 汤继华^{1*}

(1. 河南农业大学农学院, 河南 郑州 450002; 2. 河南工业大学生物工程学院, 河南 郑州 450052)

摘要: 提高杂交种制种产量是降低玉米种子生产成本, 加速杂交种推广的一条有效途径。本研究拟通过对玉米制种花期相关性状的遗传分析, 为玉米制种产量的提高和玉米育种提供理论基础。试验以优良玉米自交系琼 68 和 K12 组配的一套 F_{2:4} 家系为基础材料, 构建了包含 134 个 SSR 分子标记的遗传连锁图, 通过 1 年 2 点的田间试验, 对玉米制种花期相关性状进行了分析。结果表明, 散粉期与吐丝期、吐丝周期、花丝活力呈极显著正相关; 同时吐丝期与吐丝周期、花丝活力, 以及吐丝周期和花丝活力也呈极显著正相关; 而散粉周期与散粉期和吐丝期呈负相关关系。利用复合区间作图法在 2 个环境中定位了 22 个玉米制种花期相关性状的 QTL: 散粉期 5 个、吐丝期 4 个、散粉至吐丝间隔期 5 个、散粉周期 4 个、吐丝周期 2 个、花丝活力 2 个。结果发现多数 QTL 存在环境表达的特异性。

关键词: 玉米; 制种; 花期; 相关性状; QTL 分析

中图分类号: S513 文献标识码: A 文章编号: 1000-2030 (2008) 01-0011-06

Genetic analysis on the related traits of florescence for hybrid seed production in maize

HU Yan-min¹, WU Xin¹, LI Cui-xiang², FU Zhi-yuan¹, LIU Zong-hua¹, TANG Ji-hua^{1*}

(1. Agronomy College of Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China;
2. Bioengineering College of Henan Industrial University, Zhengzhou 450052, China)

Abstract: The yield of hybrid seed production is very important to reducing the cost of hybrid seed in maize, and it directly affects the extending acreage of one hybrid. The objective of this study is to dissect the genetic basis of the related traits of florescence for hybrid seed production, and provide the genetic basis for raising hybrid seed production and maize breeding. A set of F_{2:4} population derived from a cross between two elite inbred lines, Qiong 68 and K12, were used as material for evaluating the related traits of florescence for seed production in maize. The population was evaluated in two environments, and the genetic linkage maps were constructed including 134 simple sequence repeat markers. The results demonstrated that day to pollination (DTP) had a positive significant relationship to day to silking (DTS), silking duration (SD) and seed setting rate (SSR). And DTS also had positive significant relationship to SD and SSR, so did SD and SSR, whereas pollination duration (PD) had negative correlation to DTP and DTS. A total of 22 QTL were detected for the related traits of florescence for seed production using composite interval mapping method, including 5 QTL for DTP, 4 QTL for DTS, 5 QTL for anthesis to silking interval (ASI), 4 QTL for PD, 2 QTL for SD, 2 QTL for SSR. Many QTL had interaction with environments.

Key words: maize; hybrid seed production; florescence; related traits; QTL analysis

玉米杂交种制种产量的高低决定着种子的生产成本和品种的推广速度, 而杂交种制种产量的高低除与自交系自身产量高低、生育期早晚、父母本的相对株高等性状有关外, 还与父本的散粉周期、母本的吐丝周期和花丝活力等性状密切相关。由于株高、抽雄期、吐丝期、散粉与吐丝的间隔期等农艺性状, 田间度量比较容易, 前人曾对上述性状进行了大量研究: 如 Ribaut 等^[1] 对开花期和散粉至吐丝间隔期进行了遗传分析; Veldboom 等^[2] 对玉米株高、开花期及其相关表型性状进行了 QTL 分析; 还发现了抽雄期、吐丝期等性状的 QTL^[3-7]。这些研究对阐明这些性状的遗传规律起到了一定的作用。但在玉米种子生产过程中, 父本自交系的散粉周期、母本的吐丝周期和花丝活力对花期调节具有重要作用, 然而目前还没有关于玉米散粉周期、吐丝周期以及花丝活力等性状遗传规律的研究报道。散粉周期和吐丝

收稿日期: 2006-11-20

基金项目: 国家 863 计划重大项目 (2002AA207008)

作者简介: 胡彦民, 教授, 从事玉米遗传育种研究, Tel: 0371-63558127, E-mail: huyanmin163@163.com.* 通讯作者: 汤继华, E-mail: tangjihual@163.com。

周期较长的自交系在制种过程中容易实现花期协调, 而花丝活力较长的自交系, 接受花粉的时间长, 结实率高, 对于提高制种产量非常重要。本研究利用一套 $F_{2:4}$ 群体对玉米散粉周期、吐丝周期、花丝活力等性状进行遗传分析, 拟通过 QTL 定位的方法阐明玉米制种花期相关性状的遗传规律, 为提高玉米制种产量提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

琼 68 和 K12 是我国玉米生产上利用的 2 个优良自交系, 二者在花丝活力、散粉期、吐丝期等性状上存在较大的差异, 因此以这 2 个自交系为基础材料, 构建了一套包含 136 个 $F_{2:4}$ 家系的分离群体, 将同一株系的 10 株 F_3 的种子收获后等量混合构建 $F_{2:4}$ 群体, 作为本试验的基础材料。

1.2 田间鉴定

2005 年选择气候与环境存在一定差异的郑州和许昌进行田间鉴定试验。采用随机区组设计, 2 次重复, 单行区, 行长 4 m, 行距 0.67 m, 株距 0.27 m, 密度 5 250 株 \cdot hm⁻²。从散粉期开始, 在田间选择连续的 10 株挂牌, 单株调查散粉周期、吐丝周期、散粉至吐丝间隔期、结实率等性状。散粉周期是指植株雄穗第 1 个小花开裂到花粉全部散完的时间 (d); 吐丝周期是指植株雌穗的第 1 条花丝吐出到花丝完全吐出的时间 (d); 散粉至吐丝间隔期是吐丝期与散粉期的相差时间 (d); 花丝活力用吐丝后第 8 天授粉的结实率表示; 散粉期是指从播种到整个小区 50% 植株散粉的时间 (d); 吐丝期是从播种到整个小区 50% 植株吐丝的时间 (d)。田间调查结束后, 先利用单株性状的观测值计算单个小区的平均值, 然后再计算 2 个重复每个材料的平均值, 以此作为进一步分析的基础数据。

1.3 遗传连锁图的构建及 QTL 分析

在 F_2 群体 5~6 片叶时取样, -70 °C 保存。DNA 提取采用改良的 SDS 方法^[8]。在玉米数据库 (www.maizegdb.org) 中选择均匀分布于 10 条染色体上的 417 对微卫星标记, 对两亲本进行多态性筛选, 利用在亲本间存在差异的微卫星标记对 F_2 群体的单株 DNA 进行扩增, 记录每个微卫星标记在 F_2 群体中的扩增带型并进行转换, 用 Mapmaker Version 3.0b 软件构建 F_2 群体的遗传连锁图谱^[9]。

利用 WinQTLcart 2.0 软件的复合区间作图法 (composite interval mapping, CIM)^[10] 对目标性状进行 QTL 分析, 在 0.05 显著水平上进行 1 000 次排列测验 (permutation test), 给定每一性状的显著性阈值 (LOD), 超过给定 LOD 值即认为存在 1 个 QTL, QTL 的命名原则参考 McCouch 等^[11] 的方法。

2 结果与分析

2.1 亲本花丝活力的测定

在郑州点, 分别从 2 个亲本吐丝第 5 天开始连续进行饱和授粉, 每天授粉 5 个不同的果穗, 调查不同时间花丝授粉后的结实率 (图 1)。从图 1 可以看出, 琼 68 的花丝活力相对较短, 在第 5 天授粉时结实率只有 33%, 第 7 天时结实率降到 3%, 第 9 天时结实率则为 0; 而自交系 K12 的花丝活力相对较长, 第 5 天时结实率为 79%, 第 9 天时结实率为 46%, 在第 13 天时仍然有 32% 的结实率。尽管 2 个自交系均含有唐四平头的血缘关系, 但自交系 K12 的花丝活力明显高于琼 68, 由于琼 68 在第 8 天的结实率接近于 0 (0.3%), 而 K12 在第 8 天的结实率为 50% 左右, 因此在 $F_{2:4}$ 群体中以吐丝后 8 d 的结实率作为该群体花丝活力的衡量标准。

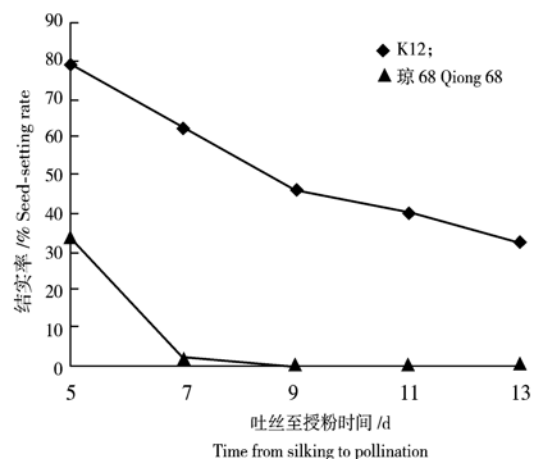


图 1 郑州点两亲本不同授粉时间的结实率

Fig. 1 Seed-setting rate of two parents in different pollination time in Zhengzhou

2.2 玉米制种花期相关性状的田间表现及相关分析

从表 1 可以看出，2 个亲本在多个性状上存在一定的差异，如琼 68 的散粉期和吐丝期较早，散粉周期和吐丝周期相对较短。同时 F_{2:4} 群体的多个性状在两个环境中均存在较大的变异范围，如郑州点的

表 1 玉米制种花期相关性状的田间表现

Table 1 Performance of the related traits of florescence for hybrid seed production in maize

| 地点 Location | 材料和指标 Material and item | 散粉期/d DTP | 吐丝期/d DTS | 散粉至吐丝间隔期/d ASI | 散粉周期/d PD | 吐丝周期/d SD | 结实率/% SSR |
|-----------------|----------------------------|---------------|---------------|-------------------|--------------|--------------|--------------|
| 郑州 Zhengzhou | 琼 68 Qiong 68 | 56.97 | 58.36 | 1.22 | 5.00 | 2.82 | 0.34 |
| | K12 | 64.42 | 66.74 | 1.10 | 5.67 | 3.58 | 14.44 |
| | F ₁ | 53.42 | 53.61 | 0.19 | 4.63 | 3.16 | 3.32 |
| | F _{2:4} 平均 Mean | 61.35 | 63.08 | 1.38 | 7.08 | 3.09 | 15.48 |
| | 变幅 Range | 54.88 ~ 67.82 | 56.35 ~ 73.75 | -2.18 ~ 6.67 | 5.00 ~ 11.00 | 2.00 ~ 4.20 | 0.00 ~ 72.82 |
| | 偏度 Skewness | -0.23 | 0.68 | 0.10 | 0.53 | 0.41 | 1.16 |
| 许昌 Xuchang | 琼 68 Qiong 68 | 55.86 | 55.43 | -0.54 | 6.17 | | |
| | K12 | 62.17 | 64.25 | 2.08 | 7.92 | | |
| | F ₁ | 51.67 | 51.67 | 0.00 | 5.80 | | |
| | F _{2:4} 平均 Mean | 58.67 | 59.37 | 0.68 | 6.07 | | |
| | 变幅 Range | 52.73 ~ 64.05 | 53.36 ~ 66.00 | -2.52 ~ 3.33 | 4.50 ~ 8.37 | | |
| | 偏度 Skewness | 0.14 | 0.42 | -0.35 | 0.84 | | |
| | 峰度 Kurtosis | -0.06 | 0.69 | 0.71 | 1.33 | | |

注：DTP：播种到 50% 植株散粉的时间 Time from sowing to pollination by 50% plants；DTS：播种到 50% 植株吐丝的时间 Time from sowing to silking by 50% plants；ASI：散粉至吐丝间隔期 Anthesis to silking interval；PD：第 1 朵小花散粉到散粉结束的时间 Time from 1st floret dehiscence to complete pollination；SD：第 1 个花丝吐出到花丝完全吐出的时间 Time from 1st filament appearance to complete silking；SSR：结实率 Seed-setting rate. The same as follows.

散粉周期为 5.00 ~ 11.00 d，吐丝周期为 2.00 ~ 4.20 d；许昌点的散粉周期为 4.50 ~ 8.37 d，比郑州点的散粉周期短。但是 F_{2:4} 群体的均值在散粉期、吐丝期等性状上明显晚于杂种 F₁，散粉周期明显长于杂种 F₁。尽管散粉期、散粉周期、吐丝期和散粉至吐丝间隔期在不同试验点间差异不显著，但是基因型与环境互作间的差异均达到极显著水平（表 2），说明玉米制种花期相关性状与环境存在显著的互作关系。

由表 3 可见，在郑州点，散粉期与吐丝期、吐丝周期、结实率呈极显著正相关，吐丝期与吐丝周期、结实率以及吐丝周期和结实率也呈极显著正相关。而散粉周期与散粉期和吐丝期在许昌点呈极显著负相关，在郑州点也存在一定的负相关关系。说明吐丝期和吐丝周期较长的自交系，其花丝活力相对较短；而散粉期较长的自交系，其吐丝期、吐丝周期和花丝活力相对较长。因此在自交系选育过程中，应协调好开花和吐丝各性状之间的关系，使选育的自交系具有较长的散粉周期和花丝活力，同时具有相对较短的吐丝周期，以利于制种产量的提高。

表 2 玉米制种相关性状的方差分析 (F 值)

Table 2 Variance analysis of the related traits of florescence for hybrid seed production in maize (F-value)

| 变异来源 Source of variance | 散粉期 DTP | 散粉周期 PD | 吐丝期 DTS | 散粉至吐 丝间隔期 ASI |
|---------------------------------|------------|------------|------------|---------------------|
| 地点 Location | 5.79 | 35.17 | 9.48 | 52.23 |
| 基因型 Genotype | 12.27 ** | 2.63 ** | 16.61 ** | 31.46 ** |
| 地点 × 基因型 Location × Genotype | 3.54 ** | 4.20 ** | 5.91 ** | 18.27 ** |

注：** P < 0.01。The same as follows.

表 3 玉米制种花期相关性状的的相关分析

Table 3 Correlation analysis of the related traits of florescence for hybrid seed production in maize

| 地点 Location | 性状 Trait | 散粉期 DTP | 吐丝期 DTS | 散粉至吐丝 间隔期 ASI | 散粉周期 PD | 吐丝周期 SD |
|-----------------|--------------|------------|------------|------------------|------------|------------|
| 郑州 Zhengzhou | 吐丝期 DTS | 0.87 ** | | | | |
| | 散粉至吐丝间隔期 ASI | -0.15 | 0.24 | | | |
| | 散粉周期 PD | -0.18 | -0.17 | 0.14 | | |
| | 吐丝周期 SD | 0.44 ** | 0.49 ** | 0.14 | -0.01 | |
| | 结实率 SSR | 0.51 ** | 0.50 ** | 0.00 | -0.15 | 0.35 ** |
| 许昌 Xuchang | 吐丝期 DTS | 0.88 ** | | | | |
| | 散粉至吐丝间隔期 ASI | -0.25 | 0.22 | | | |
| | 散粉周期 PD | -0.45 ** | -0.44 ** | 0.08 | | |

2.3 遗传连锁图谱的构建及 QTL 分析

利用 134 个 SSR 标记构建了覆盖玉米 10 条染色体的遗传连锁图, 总长度为 2 093.3 cM, 平均区间长度 15.6 cM (图 2)。以单个试验点的平均值作为输入数据, 利用复合区间作图法在 0.05 显著水平定位了 24 个玉米开花和吐丝相关性状的 QTL (表 4 和图 2), 其中 2 个 QTL 在 2 个试验点同时检测到, 因此检测到 22 个不同位点的 QTL。

散粉期在 2 个试点共检测到 5 个 QTL, 分布于第 4、9 和 10 染色体上, 其中 *qDTP9a* 在两点同时被检测到, 是 1 个主效 QTL, 可分别解释散粉期表型变异的 23.64% 和 20.65%, 由来自琼 68 的位点起增效作用。郑州点检测到 3 个 QTL 的总效应可解释表型变异的 45.40%, 许昌点检测到 3 个 QTL 的总效应可解释表型变异的 48.21%。吐丝期检测到 4 个 QTL, 其中 *qDTS9a* 在 2 个试验点同时被检测到, 可分别解释表型变异的 25.90% 和 15.43%, 由来自琼 68 的位点起增效作用。郑州点检测到 2 个 QTL, 总效应可解释表型变异的 36.45%, 许昌点检测到 3 个 QTL, 总效应可解释表型变异的 44.87%。散粉至吐丝间隔期在郑州和许昌分别检测到 2 个和 3 个 QTL, 其中 *qASI4* 和 *qASI6* 由来自 K12 的位点起增效作用, 其余 3 个位点由来自琼 68 的位点起增效作用。散粉周期在 2 个试验点共检测到 4 个 QTL, 其中位于第 2 染色体上的 *qPD2c* 可解释表型变异的 35.33%, 是 1 个主效的 QTL, 由来自 K12 的位点起增效作用。吐丝周期在郑州点检测到 2 个 QTL, 可分别解释吐丝周期表型变异的 13.57% 和 13.51%, 均由来自琼 68 的位点起增效作用。结实率在郑州点检测到 2 个 QTL, 分别位于第 4 和第 9 染色体上, 可分别解释结实率表型变异的 14.95% 和 16.21%。

表 4 玉米制种花期相关性状的 QTL

Table 4 QTL detected for the related traits of florescence for hybrid seed production in maize

| 地点 Location | 性状 Trait | 位点 QTL | 两侧标记 Flanking markers | 加性效应 Additive | 显性效应 Dominance | D/A | 基因效应* Gene action* | 贡献率/% Variance explained | LOD 值 LOD score |
|-----------------|-------------|----------------|--------------------------|--------------------|-------------------|-------|-----------------------|-----------------------------|--------------------|
| 郑州 Zhengzhou | 散粉期 | <i>qDTP9a</i> | umc2346 - mc1033 | 1.80 | -0.16 | -0.09 | A | 23.64 | 7.22 |
| | DTP | <i>qDTP9b</i> | umc1033 - phi022 | 1.52 | -0.28 | -0.18 | A | 12.99 | 4.07 |
| | | <i>qDTP10b</i> | MZETC34 - phi062 | -1.48 | 1.13 | -0.76 | PD | 8.77 | 3.89 |
| | | 吐丝期 | <i>qDTS9a</i> | umc1657 - umc1033 | 2.63 | -0.52 | -0.20 | A | 25.90 |
| | DTS | <i>qDTS10</i> | MZETC34 - phi062 | -1.92 | 1.27 | -0.66 | PD | 10.55 | 4.41 |
| | 散粉至吐丝间 | <i>qAS11</i> | umc1323 - umc1281 | 0.20 | -0.93 | -4.65 | OD | 12.78 | 3.84 |
| | 隔期 ASI | <i>qAS18b</i> | phi10175 - bnlg2082 | 0.13 | 0.81 | 6.23 | OD | 13.67 | 4.06 |
| | 散粉周期 | <i>qPD2a</i> | phi083 - umc2380 | 0.58 | -0.35 | -0.60 | PD | 13.25 | 4.23 |
| | | <i>qPD2b</i> | umc1525 - bnlg1893 | -0.26 | 0.24 | -0.92 | D | 16.40 | 4.14 |
| | 吐丝周期 | <i>qSD4a</i> | umc2027 - phi079 | 0.14 | 0.09 | 0.64 | PD | 13.57 | 5.02 |
| | | SD | <i>qSD4b</i> | phi079 - nc005 | 0.10 | 0.22 | 2.20 | OD | 13.51 |
| | 结实率 | <i>qSSR4</i> | phi093 - umc1847 | 0.11 | -0.08 | -0.73 | PD | 14.95 | 3.79 |
| | | SSR | <i>qSSR9</i> | umc2346 - phi065 | 0.11 | -0.05 | -0.45 | PD | 16.21 |
| 许昌 Xuchang | 散粉期 | <i>qDTP4</i> | phi093 - umc1847 | 1.57 | -0.41 | -0.26 | PD | 17.10 | 4.36 |
| | DTP | <i>qDTP9a</i> | umc2346 - phi065 | 1.57 | -0.38 | -0.24 | PD | 20.65 | 5.88 |
| | | <i>qDTP10a</i> | umc1291 - umc2053 | -1.32 | 1.35 | -1.02 | D | 10.46 | 3.90 |
| | | 吐丝期 | <i>qDTS1</i> | umc1395 - bnlg1598 | 0.67 | -1.63 | -2.43 | OD | 13.50 |
| | DTS | <i>qDTS9a</i> | umc1657 - phi065 | 1.56 | -1.03 | -0.66 | PD | 15.43 | 4.25 |
| | | <i>qDTS9b</i> | phi065 - phi022 | 1.66 | -0.98 | -0.59 | PD | 15.94 | 5.11 |
| | 散粉至吐丝间 | <i>qASI4</i> | phi093 - bnlg2162 | -0.65 | 0.16 | -0.25 | PD | 14.40 | 4.10 |
| | 隔期 ASI | <i>qASI6</i> | umc1887 - umc1979 | -0.73 | -0.11 | 0.15 | A | 15.35 | 4.06 |
| | | <i>qASI8a</i> | umc1032 - bnlg666 | 0.31 | -0.73 | -2.35 | OD | 12.67 | 4.05 |
| | 散粉周期 | <i>qPD2c</i> | phi101049 - phi039 | -0.23 | 0.27 | -1.17 | D | 35.33 | 3.83 |
| | | PD | <i>qPD10</i> | umc1291 - umc1319 | 0.37 | -0.53 | -1.43 | OD | 13.92 |

注: * 基因效应 Gene action; A: 加性 Additive (D/A = 0 ~ 0.2); PD: 部分显性 Partial dominance (D/A = 0.2 ~ 0.8); D: 显性 Dominance (D/A = 0.8 ~ 1.2); OD: 超显性 Over-dominance (D/A > 1.2)

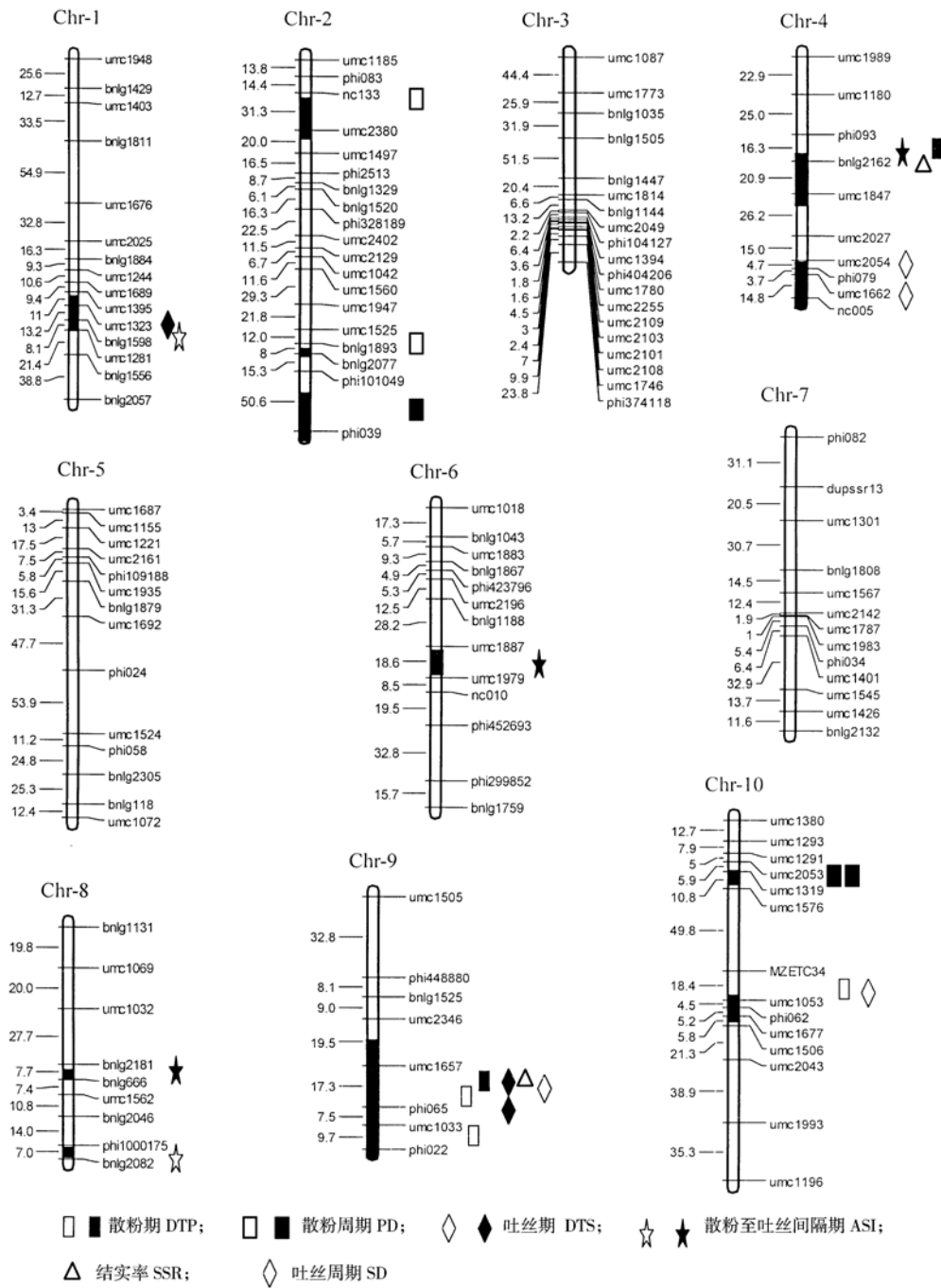


图 2 玉米制种花期相关性状的 QTL

Fig. 2 QTL detected for the related traits of florescence for hybrid seed production in maize

透明色代表郑州点，黑色代表许昌点。Lucidity indicates the QTL detcted in Zhengzhou, and black indicates the QTL detcted in Xuchang.

3 讨论

本研究所定位的 QTL 和前人报道的 QTL 具有相同或相近的染色体位点，如在散粉至吐丝间隔期的 QTL 中，位于第 6 染色体上的 *qASI6* 与 Ribaut 等^[1] 报道的染色体位点相同，第 8 染色体上的 QTL 与 Ribaut 等^[1] 报道的 QTL 具有相同的染色体区间。第 9 染色体上定位的 2 个与散粉期相关的 QTL 所在的染色体区段与前人^[1,3-4] 报道的 QTL 位点相同或相近；本试验定位的 3 个吐丝期 QTL，均能在前人定位结果^[1,5-6] 中找到相同或相近的 QTL。这些 QTL 在不同群体不同环境条件下被检测到，说明 QTL 存在的真实性。

在玉米制种过程中，实现父母本花期协调是制种成功的关键。在实际生产过程中往往通过调节父母

本的播种期实现对花期的协调,然而有些杂交组合 2 个亲本的生育期存在较大的差异,通过错期播种往往出现大苗欺小苗现象。由于花丝活力的长短决定了花丝接受花粉的能力,利用花丝活力时间长的材料作母本在制种过程中可以减少错期时间,避免不良气候环境的影响,提高制种过程中的结实率,在玉米制种过程中具有重要作用。本研究通过对结实率的遗传分析,定位了 2 个与结实率相关的主效 QTL,利用与该 QTL 连锁的分子标记,可以通过分子标记辅助选择的方法选育花丝活力长的自交系。

本试验检测到的与开花和吐丝相关性状的 QTL,只有散粉期和吐丝期在 2 个试点间各检测到 1 个共同的 QTL,多数 QTL 只在 1 个环境中检测到,说明玉米开花和吐丝相关性状存在明显的 QTL 与环境之间的互作,这些性状易受环境条件的影响。因此在玉米制种过程中,应在不同的生态环境下对开花和吐丝相关性状进行调查,在利用散粉周期长、花丝活力较长、吐丝周期较短亲本的前提下,依据 2 个亲本开花和吐丝相关性状的的不同表现调整相应的播种日期,以达到协调花期,提高玉米制种产量的目的。

(致谢:张有杰、赵辉辉、位潞娟等同学参加了部分试验工作,在此表示感谢!)

参考文献:

- [1] Ribaut J M, Hoisington D A, Deutsch J A, et al. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 1. Flowering parameters and the anthesis-silking interval [J]. *Theor Appl Genet*, 1996, 92(7): 905-914
- [2] Veldboom L R, Lee M. Genetic mapping of quantitative trait loci in maize in stress and nonstress environments. II. Plant height and flowering [J]. *Crop Sci*, 1996, 36(5): 1320-1327
- [3] Kozumplik V, Pejic I, Senior L, et al. Use of molecular markers for QTL detection in segregating maize populations derived from exotic germplasm [J]. *Maydica*, 1996, 41(3): 211-217
- [4] Berke T G, Rocheford T R. Quantitative trait loci for flowering, plant and ear height, and kernel traits in maize [J]. *Crop Sci*, 1995, 35(6): 1542-1549
- [5] Rebaï A, Blanchard P, Perret D, et al. Mapping quantitative trait loci controlling silking date in a diallel cross among four lines of maize [J]. *Theor Appl Genet*, 1997, 95(3): 451-459
- [6] Beavis W D, Smith O S, Grant D, et al. Identification of quantitative trait loci using a small sample of topcrossed and F₄ progeny from maize [J]. *Crop Sci*, 1994, 34: 882-896
- [7] Melchinger A E, Utz H F, Schön C C. Quantitative trait locus(QTL) mapping using different testers and independent population samples in maize reveals low power of QTL detection and large bias in estimates of QTL effects [J]. *Genetics*, 1998, 149(1): 383-403
- [8] Saghai-Marooif M A, Soliman K M, Jorgensen R A, et al. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1984, 81(17): 8014-8018
- [9] Lander E S, Green P, Abrahamson J, et al. MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations [J]. *Genomics*, 1987, 1: 174-181
- [10] Zeng Zhao-bang. Precision mapping of quantitative trait loci [J]. *Genetics*, 1994, 136(4): 1457-1468
- [11] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, et al. Report on QTL nomenclature [J]. *Rice Genet Newslett*, 1997, 14: 11-12

责任编辑:沈波