

高 CO₂ 浓度下水稻穗部性状的 QTL 分析

范桂枝^{1,4}, 蔡庆生¹, 王春明², 万建民², 朱建国³

(¹南京农业大学生命科学学院, 南京 210095; ²南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室, 南京 210095; ³中国科学院南京土壤研究所, 南京 210008; ⁴东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨 150040)

摘要: 【目的】了解大气 CO₂ 浓度升高对水稻穗部性状遗传表达的影响, 为今后合理筛选育种材料提供依据。

【方法】以粳稻 Asominori 与籼稻 IR24 所衍生的染色体片段置换系 (CSSLs) 为材料, 在已构建的染色体置换系遗传图谱的基础上, 对比分析水稻穗部性状在 FACE (约 570 μmol CO₂·mol⁻¹) 和正常大气 CO₂ 浓度 (约 370 μmol CO₂·mol⁻¹) 下的变化及其 LOD ≥ 3.0 时的数量性状位点 (QTL)。【结果】FACE 下, Asominori 和 IR24 的穗长、一次枝梗数、每穗总粒数、瘪粒数、结实率和着粒密度的表型值均高于对照; 而 Asominori 和 IR24 所衍生的 CSSLs 的穗部性状对 CO₂ 浓度升高却呈现出正负两种响应, 呈正响应且变化最大的置换系为 AI9 (穗长)、AI30 (一次枝梗数)、AI63 (每穗总粒数)、AI62 (瘪粒数)、AI50 (结实率) 和 AI2 (着粒密度); FACE 和对照条件下共检出 15 个 QTL, 分布在第 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 12 条染色体上; 其中, FACE 下检测出 8 个 QTL, 对照条件下检测出 7 个 QTL。仅有 1 个 QTL (*qPB5⁴*) 在 FACE 和对照条件下同时被检测到。【结论】筛选出了水稻穗部性状对 CO₂ 浓度升高呈极显著正响应的 6 个置换系, 为将来水稻育种提供材料; 在 FACE 和对照下共检测出控制穗部性状的 QTL 15 个, 没有检测到控制穗部性状的 QTL 与环境显著互作的位点。

关键词: 水稻; CO₂ 浓度; 数量性状位点; 染色体片段置换系; 穗部性状

QTL Analysis of Panicle Traits in Rice (*Oryza sativa* L.) Under Free Air CO₂ Enrichment

FAN Gui-zhi^{1,4}, CAI Qing-sheng¹, WANG Chun-ming², WAN Jian-min², ZHU Jian-guo³

(¹College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095; ²State Key Laboratory of Crop Genetic, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095; ³Institute of Soil Sciences, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008; ⁴College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040)

Abstract: 【Objective】 Understanding the effect of elevated CO₂ on genetic expression of panicle traits will provide bases for screening some breeding materials under elevated CO₂ environment in future. 【Method】 Based on a RFLP molecular linkage map of 65 *indica* (IR24) chromosome segment substitution lines (CSSLs) with *japonica* (Asominori) background, the QTL analysis was conducted for panicle traits under ambient atmosphere CO₂ concentration (Ambient) and free air CO₂ enrichment (FACE, ambient + 200 μmol·mol⁻¹) at LOD ≥ 3.0. 【Result】 Panicle length, primary branch, spikelet number per panicle, unfilled seed, seed setting rate, seed density under FACE were all greater than those of under Ambient; Positive and negative response to elevated CO₂ in panicle traits of CSSLs were detected under FACE. Among them, there were six CSSLs largely positively responded to elevated CO₂, they were AI9 (panicle length), AI30 (primary branch), AI63 (spikelet number per panicle), AI62 (unfilled seed), AI50 (seed setting rate), AI2 (seed density); A total of 15 QTL for panicle traits were detected on chromosome 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 12 under FACE and Ambient, 8 QTL and 7 QTL were discovered under FACE and Ambient, respectively. Among them, only 1 QTL, namely *qPB5⁴*, was simultaneously detected under both FACE and Ambient. 【Conclusion】 Six CSSLs were significantly positively responded to elevated CO₂, and these positive CSSLs will offer materials for future rice breeding; A total of 15 QTL for panicle traits were

收稿日期: 2007-10-07; 接受日期: 2008-03-31

基金项目: 国家自然科学基金项目资助 (30270800, 40231003)

作者简介: 范桂枝 (1974-), 女, 山西榆次人, 博士, 研究方向为环境生理与遗传改良。E-mail: gzf325@126.com。通讯作者蔡庆生 (1957-), 女, 江苏扬州人, 教授, 博士, 研究方向为环境生理、生态与遗传改良。Tel: 025-84395187; Fax: 025-84396542; E-mail: qscai@njau.edu.cn

detected under FACE and Ambient, and no QTL was detected significantly in interaction between QTLs and environment.

Key words: Rice; CO₂ concentration; Quantitative trait loci (QTL); Chromosome segment substitution lines (CSSLs); Panicle traits

0 引言

【研究意义】水稻穗部是贮存光合产物的主要场所,是最具有经济价值的部位,对其进行分析研究,有助于对水稻穗部性状和产量的改良^[1]。而穗部性状如每穗粒数和结实率等是数量性状,受遗传多基因控制,同时环境因子对这些性状影响较大。由于它们在农业生产上的重要性和遗传上的复杂性,长期以来,是许多科学工作者研究的领域^[2,3]。【前人研究进展】分子标记连锁图的构建和遗传统计模型的发展^[4-6],推动了数量性状基因定位的研究,一些研究初步揭示了水稻穗部性状的基本遗传规律^[7-11]。但基因型与环境互动,即数量性状在不同环境中的表达存在差异,又是数量遗传学、遗传育种和生物进化等学科的主要问题之一^[12]。特别是近几十年来,CO₂浓度的不断上升引起了公众的关注^[13-15]。【本研究切入点】在CO₂浓度升高的环境条件下,控制水稻穗部性状的遗传基因表达会受到何种影响,是否会相应出现在正常大气CO₂浓度条件下所表现不出的新的QTL的表达?目前未见此方面的报道。【拟解决的关键问题】利用水稻Asominori/IR24染色体置换系为材料^[16],借助FACE (free air CO₂ enrichment)平台,旨在分析水稻穗部性状的QTL与CO₂浓度升高环境的互作效应,搞清大气CO₂浓度升高对水稻穗部性状遗传表达的影响;了解不同水稻染色体置换系的穗部性状对CO₂浓度升高的响应差异,利用分子标记剖析控制穗部性状的基因数目及其遗传效应,为今后培育适合大气CO₂浓度升高条件下的水稻新品种提供合理筛选育种材料的理论参考依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

水稻Asominori/IR24染色体片段置换系(chromosome segment substitution lines)简称CSSLs由南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室万建民教授提供。该群体以Asominori为背景,各株系分别具有供体IR24的不同染色体置换片段,并且这些置换片段分布于Asominori 12条染色体的不同位置。该置换系群体的分子图谱含87个分布于12条染

色体上的RFLP标记,全图总长1275.4 cM,标记平均图距14.7 cM^[15]。65个CSSLs及其亲本于2004年种植在江苏省江都市小纪镇宗村良种站FACE圈内。大田旱育秧,5月18日播种,6月17日人工移栽,行距25 cm,株距16.7 cm,3株苗/穴。自移栽期起,设对照(约370 μmol·mol⁻¹)和FACE(570 μmol·mol⁻¹)两处理。

1.2 试验方法

FACE系统平台位于119°42'0"E,32°35'5"N。年降水量1 000~1 100 mm,年平均温度约14.9℃,年日照时数大于2 000 h,年无霜期日数大于230 d,土壤类型为砂姜土,耕作方式为水稻、冬小麦轮作,是长江以北地区典型的稻麦轮作生态系统。FACE圈与FACE圈之间,FACE圈与对照圈之间的间隔大于90 m。为减少CO₂释放对其它圈的影响,FACE圈设计为正八角形,直径为12.5 m,通过FACE圈周围的管道向FACE圈中心喷射纯CO₂气体,电脑控制FACE圈内CO₂浓度,使其全生育期的平均CO₂浓度保持在570 μmol·mol⁻¹,控制误差为10%。对照田块没有安装FACE管道,其余环境条件与自然状态完全一致。试验在3个FACE区(3次重复)和3对照区(Ambient, 3次重复)中进行。

1.3 穗部性状的考察

取抽穗后第45天的CSSLs及其亲本的6株稻穗进行穗长、每穗总粒数、一次枝梗数、瘪粒数、结实率和着粒密度等穗部性状的考察。以平均值作为该置换系重复内性状值,以重复间的平均值作为性状值进行QTL分析。穗长为穗颈到穗顶端不含芒的距离。穗着粒密度为每穗颖花数除以穗长,以每厘米颖花数计。结实率为每穗实粒数除以每穗颖花数^[6]。

1.4 QTL分析

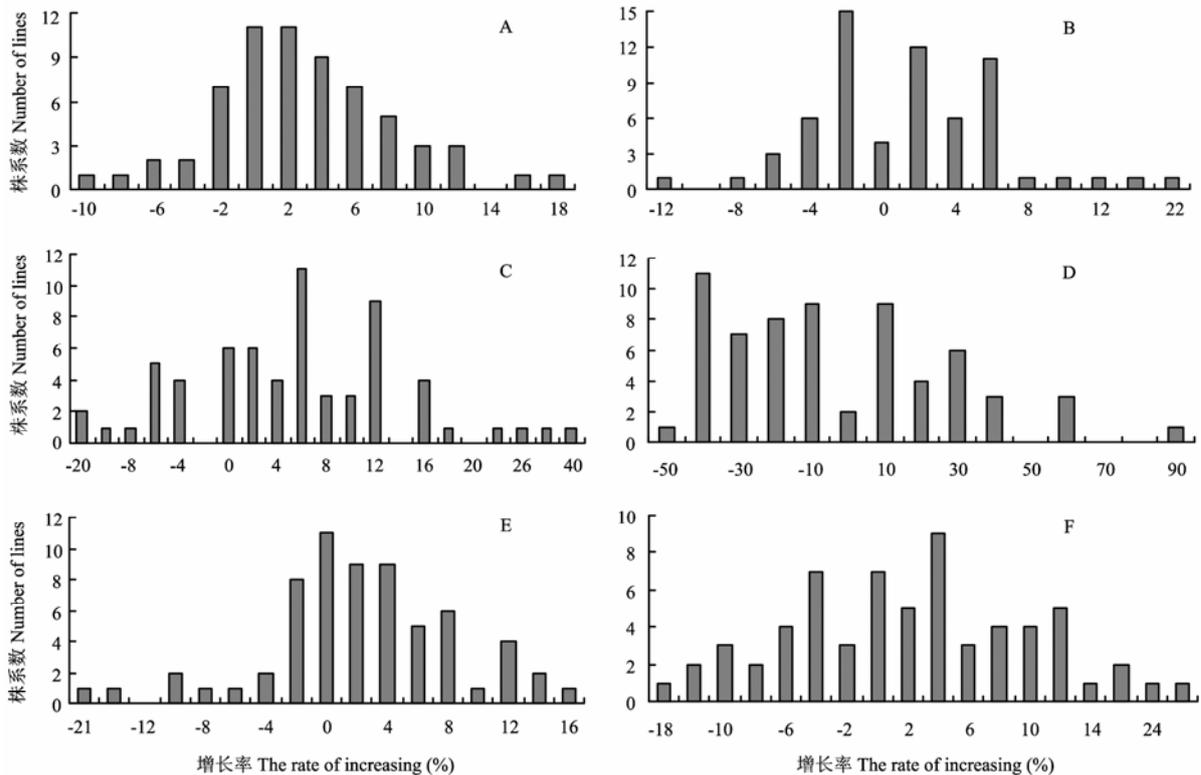
在已构建的染色体置换系遗传图谱的基础上,对穗部性状进行线性回归模型分析。采用LOD值3.0作为阈值来判断QTL的存在,若标记区间LOD≥3.0则认为该区间LOD值最高处所对应的位点即为该性状的1个QTL。计算每个QTL对该性状的贡献率和加性效应,QTL的命名原则遵循McCouch等规则^[17]。

2 结果与分析

2.1 CSSLs 穗部性状对 FACE 的响应

成对比较同一株系在 FACE 和对照下的穗部性状发现, 65 个 CSSLs 的穗部性状对 CO₂ 浓度升高呈现为正负两种响应 (图 1)。其中, 在 FACE 和对照间的差异达显著水平的有, 13 个株系的穗长, 其变化最大的株系为 AI9 (增加 3.56 cm) 和 AI12 (降低 2.39

cm); 8 个株系的一次枝梗数, 其变化最大的为 AI30 (增加 1.28 个) 和 AI44 (减少 1.33 个); 29 个株系的每穗总粒数, 其变化最大的为 AI63 (增加 32.21 粒) 和 AI61 (减少 21.73 粒); 29 个株系的瘪粒数, 其变化最大的为 AI21 (增加 8.64 粒) 和 AI62 (减少 11.37 粒); 27 个株系的结实率, 其变化最大的为 AI50 (增加 11.02%) 和 AI42 (降低 16.42%); 21 个株系的着粒密度, 其变化最大的为 AI2 (增加 1.27) 和 AI42



A: 穗长; B: 一次枝梗数; C: 每穗总粒数; D: 瘪粒数; E: 结实率; F: 着粒密度

A: Panicle length (PL); B: Primary branches (PB); C: Spikelet number per panicle (SP); D: Unfilled seed (UFS); E: Seed setting (SeS); F: Seed density (SeD)

图 1 FACE 下 CSSLs 穗部性状相对于对照的增长率分布

Fig. 1 Frequency distribution of the rate of increasing panicle characteristics under FACE compared with Ambient in CSSLs

(降低 0.98 cm)。

2.2 FACE 和对照条件下水稻穗部性状的表型值

FACE 下, 亲本 Asominori 和 IR24 的穗长、一次枝梗数、每穗总粒数、瘪粒数、结实率和着粒密度的表型值均高于对照 (表 1)。其中, Asominori 和 IR24 的穗长, 一次枝梗数和每穗总粒数在 FACE 和对照间都呈现出显著差异, 而着粒密度仅在 IR24 的 FACE 和对照间表现显著差异; 在 FACE 和对照条件下, 每穗总粒数, 瘪粒数, 结实率和着粒密度在双亲之间达

极显著差异, 而穗长仅在 FACE 下表现极显著差异。由此可见, 双亲间穗部性状存在明显的差异, 并且双亲的 6 个穗部性状对 CO₂ 浓度升高的响应程度也不同。

除瘪粒数外, CSSLs 穗部性状的表型平均值在 FACE 下的均高于对照, 并且 6 个穗部性状在 FACE 和对照下都呈现出超亲分离现象。其中, FACE 下的每穗总粒数, 瘪粒数和着粒密度的变异幅度均大于对照。这说明, FACE 或对照下, 6 个穗部性状都表现

表 1 CSSLs 及其亲本的穗部性状表型值

Table 1 Descriptive statistics of panicle characteristics of CSSLs population and their parents

性状 Traits	CO ₂ 浓度 Level of CO ₂	平均值±SD Means±SD	幅度 Range	粳稻 Asominori	籼稻 IR24
穗长 (cm) PL ^{**}	FACE	21.49±2.27	16.96~28.80	22.75±0.37 ^{*b}	23.98±0.59 ^{**}
	Ambient	20.73±1.96	16.65~25.61	22.33±0.39	21.99±0.76
一次枝梗数 PB	FACE	9.51±1.26	7.27~13.25	10.10±0.23 [*]	10.23±0.29 ^{**}
	Ambient	9.28±1.10	6.70~11.87	9.82±0.28	9.56±0.41
每穗总粒数 SP ^{**}	FACE	94.99±21.68	45.75~172.07	97.34±3.15 ^{**}	171.42±13.21 ^{**}
	Ambient	88.87±17.44	49.32~141.44	92.30±3.74	132.34±22.57
瘪粒数 UFS ^{**}	FACE	14.97±6.84	5.00~41.83	13.75±2.09	36.12±6.90
	Ambient	15.58±5.77	6.61~36.05	13.13±1.68	29.68±5.19
结实率 (%) SeS ^{**}	FACE	84.32±5.14	61.80~92.74	85.85±2.31	78.97±3.25
	Ambient	82.27±6.74	43.10~90.76	85.81±1.42	77.31±4.17
着粒密度 SeD ^{**}	FACE	4.39±0.73	2.70~7.19	4.28±0.09	7.14±0.41 ^{**}
	Ambient	4.27±0.61	2.89~6.37	4.14±0.19	5.99±0.87

**和*分别表示在 $P \leq 0.01$ 和 $P \leq 0.05$ 水平上显著。*^a表示在亲本 Asominori 和 IR24 之间达极显著差异，*^b表示在 FACE 和对照之间达显著差异

**and * indicate significant difference at level of $P \leq 0.01$ and $P \leq 0.05$, respectively. *^a indicates significant difference between Asominori and IR24, *^b indicates significant difference between FACE and Ambient

出数量性状的特点，适合 QTL 分析。

2.3 穗部性状间的相关分析

从每穗总粒数与其它穗部性状的相关系数看，每穗总粒数与穗长，一次枝梗数和着粒密度的相关性在 FACE 和对照下相近或相等，均表现为极显著正相关。而与瘪粒数的相关系数，FACE 下的却比对照增加 29.85%。这初步说明，CO₂ 浓度升高对每穗总粒数与穗长，一次枝梗数和着粒密度的相关性几乎没有影响，而对每穗总粒数与瘪粒数的相关性却影响很大。

着粒密度与一次枝梗数和瘪粒数的相关性，在 FACE 和对照下均表现为极显著正相关，而 CO₂ 浓度升高却使着粒密度与一次枝梗数的相关性降低 8.96%；在 FACE 和对照下，着粒密度与穗长表现为不显著正相关，而与结实率却表现为负相关。

在 FACE 和对照下，结实率与瘪粒数的相关性相等，均表现为极显著负相关。这说明，要想提高结实率就必须减少瘪粒数，两者互相制约，而 CO₂ 浓度升高对两者的相关性没有影响。

值得注意的是，穗长与瘪粒数的相关性在对照下很弱，仅为 0.09；而在 FACE 下却表现为极显著水平，约为对照的 5 倍多。

2.4 对比分析 FACE 和对照下检测到的 QTL 位点及其效应

在 FACE 下检出控制穗长、一次枝梗数、每穗总粒数、瘪粒数、结实率和着粒密度的 QTL 分别为 2、1、1、3、1 和 0 个，分布在第 3、4、5、6、7 和 12 号染色体外的各染色体上，其贡献为 12.37%~49.79%，其正效应位点除穗长来源于 Asominori 外，其它均来自于 IR24；在对照下检出控制穗长、一次枝梗数、每穗总粒数、瘪粒数、结实率和着粒密度的 QTL 分别为 1、1、2、1、1 和 1 个，分布在第 1、4、5 和 8 号染色体外的各染色体上，其贡献为 19.88%~53.57%，其正效应位点均来自于 IR24 (图 2；表 2)。其中，仅有 1 个在控制一次枝梗数的 QTL 在 FACE 和对照下被检测到，即 *qPB5^d*，其贡献率分别为 18.66 和 25.83，加性效应值为 -1.43 和 -1.51，并且其正效应值均来自 IR24。

3 讨论

穗是最终实现水稻经济产量的部位，穗部性状与产量的关系历来是国内外科研工作者研究的重点^[18]。CO₂ 浓度升高对水稻产量性状的研究也不例外。CO₂ 浓度升高使水稻产量、单位面积颖花数、穗数和结实率显著或极显著增加^[19-21]。在 CO₂ 浓度升高下，对水稻穗部性状的研究主要集中在产量的主要构成因子如颖花数、穗数和结实率等性状上，对其它穗部性状的

表 2 FACE 和对照条件下水稻穗部性状的 QTL 遗传效应

Table 2 Estimated genetic effects of QTL for panicle characteristics under FACE and Ambient

性状	CO ₂ 浓度	QTL 命名	染色体	靠近标记	似然比	贡献率	加性效应	正效应位点
Traits	Level of CO ₂	Name of QTL	Chr.	Close by marker	LOD	R ² (%)	Additive	Positive allele
PL	FACE	<i>qPL3^{F-4}</i>	3	R3156	3.0	13.41	1.51	A
		<i>qPL6^{F-4}</i>	6	XNbp12	4.0	18.22	3.86	A
PB	FACE	<i>qPB5⁻⁴</i>	5	C263	4.3	18.66	-1.43	I
		<i>qPB5⁻⁴</i>	5	C263	5.5	25.83	-1.51	I
SP	FACE	<i>qSP4^{F-4}</i>	4	XNbp331	3.0	12.37	-12.97	I
		<i>qSP4^{A-4}</i>	4	C891	3.6	20.51	-14.18	I
		<i>qSP8^{A-4}</i>	8	XNbp41	4.1	25.39	-13.75	I
UFS	FACE	<i>qUFS3^{F-4}</i>	3	C1468	8.0	49.79	-11.64	I
		<i>qUFS7^{F-4}</i>	7	R2394	7.0	29.34	-9.64	I
		<i>qUFS12^{F-4}</i>	12	C751	3.8	22.70	-10.03	I
		<i>qUFS1^{A-4}</i>	1	XNbp113	5.2	23.07	-8.28	I
SS	FACE	<i>qSS12^{F-4}</i>	12	C751	5.9	30.47	-11.44	I
		<i>qSS1^{A-4}</i>	1	C86	12.5	53.57	-20.14	I
SD	Ambient	<i>qSD4⁻⁴</i>	4	XNbp331	4.5	21.17	-0.49	I

F-4: 表示在 2004 年的 FACE 下检测到; A-4: 表示在 2004 年的对照下检测到; -4: 表示在 2004 年的 FACE 和对照下同时检测到

F-4: Effects detected under FACE in 2004; A-4: Effects detected under Ambient in 2004; -4: Effects detected under both FACE and Ambient in 2004

率) 和 AI2 (着粒密度)。这 6 个置换系的发现为培育适合未来大气 CO₂ 浓度升高下的高产水稻提供了种质资源。

Hittalmani 等^[22]在亚洲 4 个国家的 9 个地区, 以水稻 DH 群体为材料、Ribaut 等^[23]在 3 个水分条件下, 以玉米为材料、龚继明等^[24]在两个盐水平上, 以水稻为材料、Nguyen 等^[25]在两个铝浓度水平上, 以水稻为材料等的研究中均发现: 在一个环境下检测到的 QTL, 往往只有一些能在另一环境中被检测到, 甚至全部检测不到, 说明环境的差异对有关性状 QTL 检测有较大的影响。本研究对穗部 6 个性状在 FACE 和对照下的 QTL 研究也发现, FACE 下检测出 8 个 QTL, 而对照下检测出 7 个 QTL。其中, 仅有 1 个 QTL 在 FACE 和对照下同时被检测到, 即控制一次枝梗数的 *qPB5⁻⁴*。另外, 经 QTL 与环境互作检测表明, 6 个穗部性状在两种 CO₂ 浓度下没有检测到显著的互作位点。这说明 6 个穗部性状的 QTL 在各自的 CO₂ 浓度环境下表达更有效, 而它们之间的互作, 可能由于效应值偏低而未检测到。同样, 邢永忠等^[7]在环境差异较大的情况下, 所定位的 34 个水稻穗部性状 QTL 中, 只有 6 个与环境互作, 而对遗传力稍高的每穗实粒数, 没有一个 QTL 与环境互作。

每穗总粒数是复杂也是最重要的数量性状, 理论上应有很多 QTL, 但实际上在 FACE 下检测到 1 个 QTL, 位于第 4 染色体上, 其贡献率为 12.37%; 对照下检测到 2 个 QTL, 分别位于第 4 和 8 染色体上, 其贡献率为 20.51% 和 25.39%。与前人有类似的结果^[26]。这主要是由于影响每穗总粒数的大部份 QTL, 其效应较小, 而在这个阈值内不能检测到。

因此, 本试验下一步的工作将着重对高 CO₂ 浓度下表现最大正效应的置换系及对 CO₂ 浓度敏感的 QTL 位点进行深入研究, 希望能为在水稻育种中实现对穗部进行精细的遗传操作和分子标记辅助育种提供理论依据和种质资源。

4 结论

4.1 65 个 CSSLs 及其亲本的 6 个穗部性状(PL, PB, SP, UFS, SeS 和 SeD) 对 CO₂ 浓度升高呈现出正负两种响应。

4.2 FACE 和对照下分别检出 8 和 7 个 QTL, 分布在除第 2、9、10 和 11 条染色体外的各染色体上。其中, 仅有 1 个 QTL 在 FACE 和对照下同时被检测到, 即 *qPB5⁻⁴*。另外, 经 QTL 与环境互作检测表明, 6 个穗部性状在两种 CO₂ 浓度下没有检测到显著的互作位点。

References

- [1] 陈绍栋, 杨仁崔. 籼稻穗部性状的相关遗传力分析. 福建农业大学学报, 1996, 25(3): 266-270.
Chen S D, Yang R C. Correlative heritabilities of panicle characters in *indica* rice. *Journal of Fujian Agricultural University*, 1996, 25(3): 266-270. (in Chinese)
- [2] 邱福林, 隋国民. 水稻穗部性状研究进展. 辽宁农业科学, 2003, (5): 26-28.
Qiu F L, Sui G M. Advance in panicle traits of rice. *Liaoning Agricultural Sciences*, 2003, (5): 26-28. (in Chinese)
- [3] 孙成明, 薛艳凤, 苏祖芳. 水稻株型研究中穗部性状的研究综述. 天津农学院学报, 2000, 7(2): 27-30.
Sun C M, Xue Y F, Su Z F. Summarizing about characters of the ear of rice on the studies of rice plant type. *Journal of Tianjin Agricultural College*, 2000, 7(2): 27-30. (in Chinese)
- [4] Harushima Y, Yano M, Shomura A, Sato M, Shimano T, Kuboki Y, Yamamoto T, Lin S H, Antonio B A, Parco A, Kajiyama Y, Huang N, Yamamoto K, Nagamura Y, Kurata N, Khush G S, Sasaki T. A high-density rice genetic linkage map with 2275 makers using a single F₂ population. *Genetics*, 1998, 148: 479-494.
- [5] Wang D L, Zhu J, Li Z K, Paterson A H. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL×environment interaction by mixed linear model approaches. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, 99: 1255-1264.
- [6] Peng J H, Ronin Y F, Fahima T, Röder M S, Li Y C, Nevo E, Korol A H. Domestication quantitative trait loci in *Triticum dicoccoides*, the progenitor of wheat. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2003, 100(5): 2489-2494.
- [7] 邢永忠, 徐才国, 华金平, 谈移芳. 水稻穗部性状的 QTL 与环境互作分析. 遗传学报, 2001, 28(5): 439-446.
Xing Y Z, Xu C G, Hua J P, Tan Y F. Analysis of QTL × environment interaction for rice panicle characteristics. *Acta Genetica Sinica*, 2001, 28(5): 439-446. (in Chinese)
- [8] 曹钢强, 朱 军, 何慈信, 高用明, 吴 平. 水稻穗长上位性效应和 QE 互作效应的 QTL 遗传研究. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2001, 27(1): 55-61.
Cao G Q, Zhu J, He C X, Gao Y M, Wu P. Study on epistatic effects and QTL×environment interaction effects of QTLs for panicle length in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Science Edition)*, 2001, 27(1): 55-61. (in Chinese)
- [9] Yamagishi M, Takeuchi Y, Kono I, Yano M. QTL analysis for panicle characteristics in temperate *japonica* rice. *Euphytica*, 2002, 128: 219-224.
- [10] 滕 胜, 钱 前, 曾大力, 国广泰史, 黄大年, 朱立煌. 水稻穗颈维管束及穗部性状的 QTL 分析. 植物学报, 2002, 44(3): 301-306.
Teng S, Qian Q, Zeng D L, Kunihiko Y, Huang D N, Zhu L H. QTL analysis of rice peduncle vascular bundle system and panicle traits. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44(3): 301-306. (in Chinese)
- [11] 方 萍, 季天委, 陶勤南, 吴 平. 两种供氮水平下水稻穗长 QTLs 的检测. 中国水稻科学, 2002, 16(2): 176-178.
Fang P, Ji T W, Tao Q N, Wu P. Detecting QTLs for rice panicle length under two nitrogen levels. *Chinese Journal of Rice Science*, 2002, 16(2): 176-178. (in Chinese)
- [12] Eberhard S A, Russel W A. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Science*, 1966, 6: 36-40.
- [13] Bowes G. Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO₂. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1993, 44: 309-332.
- [14] Drake B G, Gonzalez-Meler M A. More efficient plant: A consequence of rising atmospheric CO₂? *Annual Review of Plant Physiology*, 1997, 48: 609-639.
- [15] Kimball B A, Zhu J G, Chen L, Kobayashi K, Bindi M. Response of agricultural crops to free-air CO₂ enrichment. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(10): 1323-1338.
- [16] Kubo T, Aida Y, Nakamura K, Tsunematsu H, Doi K, Yoshimura A. Reciprocal chromosome segment substitution series derived from *japonica* and *indica* cross of rice (*Oryza sativa* L.). *Breeding Science*, 2002, 52: 319-325.
- [17] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H, Kinoshita T. Report on QTL nomenclature. *Rice Genetics Newsletter*, 1997, 4: 11-13.
- [18] 周丹卉, 徐正进, 王淑玲, 杨丽君. 水稻穗部性状特点初步分析. 沈阳农业大学学报, 2003, 34(5): 358-361.
Zhou D H, Xu Z J, Wang S L, Yang L J. A preliminary analysis of characters of rice panicles. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2003, 34(5): 358-361. (in Chinese)
- [19] Baker J T, Allen L H, Boote K J. Growth and yield responses of rice to carbon dioxide concentration. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 1990, 115: 313-320.
- [20] Kobayashi K. The experimental study of FACE. *Japanese Journal of Crop Science*, 2001, 70(1): 1-16.
- [21] Yang L X, Huang J Y, Yang H J, Zhu J G, Liu H J, Dong G C, Liu G, Han Y, Wang Y L. The impact of free-air CO₂ enrichment (FACE) and N supply on yield formation of rice crops with large panicle. *Field Crops Research*, 2006, 98: 141-150.
- [22] Hittalmani S, Huang N, Courtois B, Venuprasad R, Shashidhar H E,

- Zhuang J Y, Zheng K L, Liu G F, Wang G C, Sidhu J S, Srivantaneeyakul S, Singh V P, Wang P G, Bagali P G, Prasanna H C, McLaren G, Khush G S. Identification of QTL for growth- and grain yield-related traits in rice across nine locations of Asia. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 107: 679-690.
- [23] Ribaut J M, Jiang á D, Gonzalez-de-Leon G O, Edmeades á D A H. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 2. Yield components and marker-assisted selection strategies. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, 94: 887-896.
- [24] 龚继明, 郑先武, 杜保兴, 钱 前, 陈受宜, 朱立煌, 何 平. 控制水稻重要农艺性状的 QTL 在盐胁迫与非胁迫条件下的对比研究. *中国科学(C辑)*, 2000, 30(6): 561-569.
- Gong J M, Zheng X W, Du B X, Qian Q, Chen S Y, Zhu L H, He P. Comparative study of QTLs for agronomic traits of rice between salt stress and nonstress environment. *Science in China (Series C)*, 2000, 30(6): 561-569. (in Chinese)
- [25] Nguyen B D, Brar D S, Bui B C, Nguyen T V, Pham L N, Nguyen H T. Identification and mapping of the QTL for aluminum tolerance introgressed from the new source, *Oryza Rufipogon* Griff. into indica rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106: 583-593.
- [26] Xiao J, Li J, Yuan L, Tanksley S D. Identification of QTLs affecting traits of agronomic importance in a recombinant inbred population derived from a subspecific rice cross. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92: 230-244.

(责任编辑 于 竞)