

## 水稻幼苗活力相关性状的 QTLs 定位和上位性分析\*

曹立勇<sup>1,2</sup> 朱 军<sup>1</sup> 任立飞<sup>3</sup> 赵松涛<sup>3</sup> 颜启传<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>浙江大学农业与生物技术学院, 浙江杭州 310029; <sup>2</sup>中国水稻研究所, 浙江杭州 310006; <sup>3</sup>南京农业大学, 江苏南京 210095)

**摘 要** 以籼粳交 IR64/Azucena 的 DH 群体 109 个株系为研究材料, 在黑暗条件下, 通过适温(25~28℃)和低温逆境(16~19℃)对该 DH 群体的种子进行发芽试验, 测定幼苗中胚轴长度、芽鞘长、根长、苗高等幼苗活力的相关性状。采用 QTLMapper 统计软件检测控制这些性状的加性效应 QTLs 和加性×加性上位性 QTLs, 共检测到 24 个加性效应 QTLs 和 17 对上位性 QTLs, 定位在除第 9 染色体以外的所有染色体上, 其中 4 个加性效应 QTLs 和 2 对上位性效应控制中胚轴长度; 9 个加性效应 QTLs 和 5 对上位性效应控制芽鞘长; 6 个加性效应 QTLs 和 6 对上位性效应与根长有关; 有 5 个加性效应 QTLs 和 4 对上位性效应影响苗高; 还检测到部分加性效应和上位性效应与环境的互作效应。对应用分子标记辅助育种选育幼苗高活力种子的可能性进行了讨论。

**关键词** 种子活力, DH 群体, QTLs, 上位性, 水稻

中图分类号: S512 文献标识码: A

## Mapping QTLs and Epistasis for Seedling Vigor in Rice (*Oryza sativa* L.)

CAO Li-Yong<sup>1,2</sup> ZHU Jun<sup>1</sup> REN Li-Fei<sup>3</sup> ZHAO Song-Tao<sup>3</sup> YAN Qi-Chuan<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Zhejiang University, College of Agriculture & Biotechnology, Hangzhou 310029; <sup>2</sup>China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006; <sup>3</sup>Nanjing Agricultural University, Nanjing 2100095, China)

**Abstract** A double haploid (DH) population derived from across between a *japonica* male parent Azucena and *indica* female parents IR64, was used for detecting QTLs with additive effects and their epistasis for seedling vigor related traits of rice. Under low temperature and moderate temperature germination condition, the length of mesocotyl, coleoptile, shoots and roots of 109 DH lines were measured. QTLs analysis was conducted by the software QTL mapper. Four QTLs with additive effects and two pairs of QTLs with epistatic effects controlled mesocotyl length. There are nine QTLs with additive effects and five pairs of QTLs with epistatic for coleoptile length, six QTLs with additive effects and six pairs of QTLs with epistatic for root length, five QTLs with additive effects and four pairs of QTLs with epistatic effects for shoot length, respectively. Some additive×environment and epistasis×environment interaction effects of QTLs for seedling vigor related traits are also detected.

**Key words** Seedling vigor, DH population, QTLs, Epistatic analysis, Rice

幼苗活力泛指在大田条件下种子迅速整齐出苗以及幼苗正常生长的潜在能力, 它是衡量种子质量的一项重要指标。它反映种子在发芽和幼苗建成期间复杂的生理生化变化, 表现良好的称高活力种

子, 表现差的称低活力种子<sup>[1, 2, 4]</sup>。高活力的种子在种植后具有迅速、一致的萌发潜势, 以及出土幼苗在正常的、有时是在相对不利的田间条件下具有茁壮生长的能力, 因而高活力的种子可以提高田间出

\* 基金项目: 国家“十五”、“863”计划(2001AA241025)和农业部水稻生物学重点实验室资助。

致 谢: 本研究所用材料由魏兴华博士和国际水稻研究所提供。

作者简介: 曹立勇, 男, 36 岁, 副研究员, 博士研究生, 专业方向: 水稻遗传育种。

Received on(收稿日期): 2001-10-25, Accepted on(接受日期): 2001-12-20

苗率、缩短生育期、增加产量、增强对病虫杂草和抵抗逆境的能力,而低活力种子则与此相反,这常给农业生产带来很大的损失<sup>[2, 3]</sup>。因此有必要对幼苗活力相关性状展开深入研究,探索其遗传规律,并结合现代育种方法选育高活力的品种,这对促进农业生产的发展具有重要意义。

水稻幼苗活力体现在幼苗的中胚轴长度、芽鞘长、根长、苗高等相关性状中,这些性状大多受微效多基因控制,表现为数量性状,其遗传基础较为复杂,使得遗传研究非常困难<sup>[3, 5]</sup>。目前国内对水稻幼苗活力的研究报道多集中在杂交稻幼苗活力的表现及测定方面,而对幼苗活力的遗传分析和基因定位的报道较少。近年来,由于分子生物学技术的飞速发展,特别是 RFLP、SSR 等分子标记技术在水稻上得到进一步发展,并构建了相应的分子标记连锁图谱,使得数量性状基因的遗传剖析(即对 QTL 的定位和效应分析)和分子剖析(即对 QTL 的克隆分离)成为可能,并在短短几年内取得了重大进展。该领域的研究将使我们能够精确地分析 QTL 效应,可靠地对 QTL 进行标记辅助选择,从而使现代分子生物技术在水稻遗传改良中发挥重大作用<sup>[6, 7]</sup>。本研究通过对幼苗活力性状的测定分析和 QTLs 定位及上位性分析,剖析水稻幼苗活力的分子基础和育种意义,为进一步开展水稻幼苗活力的分子标记辅助选择提供依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究材料

选用国际水稻研究所构建的含 175 个 RFLP 标记的籼粳交 IR64/Azucena 的 DH 群体<sup>[12]</sup>,本研究选取其中的 109 个系进行研究。

### 1.2 种子活力相关性状的测定

用 109 个株系及双亲的干燥、饱满新鲜种子进行发芽试验,试验在适温(25~28℃)和低温(16~19℃)两种温度下进行,设置两次重复。实验所用培养皿为种子发芽实验专用培育皿,培养皿底部垫吸水纸 5~6 层,加水湿润吸水纸,每个株系挑选 10 粒饱满、干燥、无病种子整齐均匀排放在培养皿中的吸水纸上,每个培养皿用不透光的纸包裹严密,置于小型人工气候箱中在黑暗条件下斜板培养 10 天。所有种子均发芽,出箱后,测定每一株系的每一棵幼苗的中胚轴长度、芽鞘长、根长、苗高<sup>[1, 13]</sup>(苗高是指根部节间到胚芽顶端的长度,芽

鞘长是指芽鞘节到芽鞘顶端的长度,中胚轴长度是指根部节间到芽鞘节之间的长度,根长是指根部节间到胚根顶端的长度)。最后求出每个株系两次重复的平均苗高、芽鞘长、中胚轴长和根长,用于统计分析。

### 1.3 QTLs 的检测

采用 QTL Mapper 统计软件<sup>[17]</sup>检测控制幼苗活力相关性状的加性效应 QTL 和上位性 QTL,将不同温度当作环境因子处理,进行幼苗活力相关性状的 QTL 定位、上位性分析及其与环境的互作效应的分析,同时计算其贡献率。以  $LOD \geq 2.5$  作为阈值来判断 QTL 的存在与否,加性效应 QTL 和上位性互作效应分析以  $P < 0.05^*$ 、 $P < 0.005^{**}$ 、 $P < 0.001^{***}$  为显著水平进行显著性检验<sup>[8, 17]</sup>。QTL 的命名原则遵循文献<sup>[15]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 幼苗活力相关性状在双亲及 DH 群体中的表现

图 1 所示为水稻幼苗活力相关性状在 DH 群体中的分布频率及平均数和标准差。该 DH 群体在适温和低温 2 个环境中幼苗各性状长度呈正态分布,并且分布范围广泛,表现出数量性状的特点,由图 1 可见,中胚轴长度、芽鞘长度、根长和苗高在亲本间存在显著差异。在 DH 群体中,这些性状都表现明显的超亲分离,但大多数 DH 株系各性状的表型值都在父母本之间。

### 2.2 幼苗活力相关性状的 QTL 加性效应分析

应用统计软件 QTL Mapper 进行幼苗活力相关性状的 QTLs 定位,所定位的 QTLs 及其标记区间列于表 1, RFLP 标记在染色体上的位置见参考文献<sup>[12]</sup>。幼苗活力相关性状的加性效应分析结果列于表 2。

从表 1、2 可见,在第 1、3、7、8 等 4 条染色体中共检测到控制中胚轴长度的 4 个 QTLs 具有加性效应,其中 2 个还同时具有上位性效应。位于第 7 染色体的一个加性效应 QTL 来自于父本 Azucena 的等位基因,它能使中胚轴伸长 0.26 cm,其贡献率为 17.5%,位于其余 3 条染色体的 3 个加性效应 QTL 来自于母本 IR64 的等位基因,能使中胚轴伸长 0.10~0.21 cm,其贡献率为 3.4%~11.31%;在第 3、第 8 染色体上还各检测到 1 个加性效应 QTL 与环境的显著互作效应,其贡献率分别为

0.41%和 0.02%。

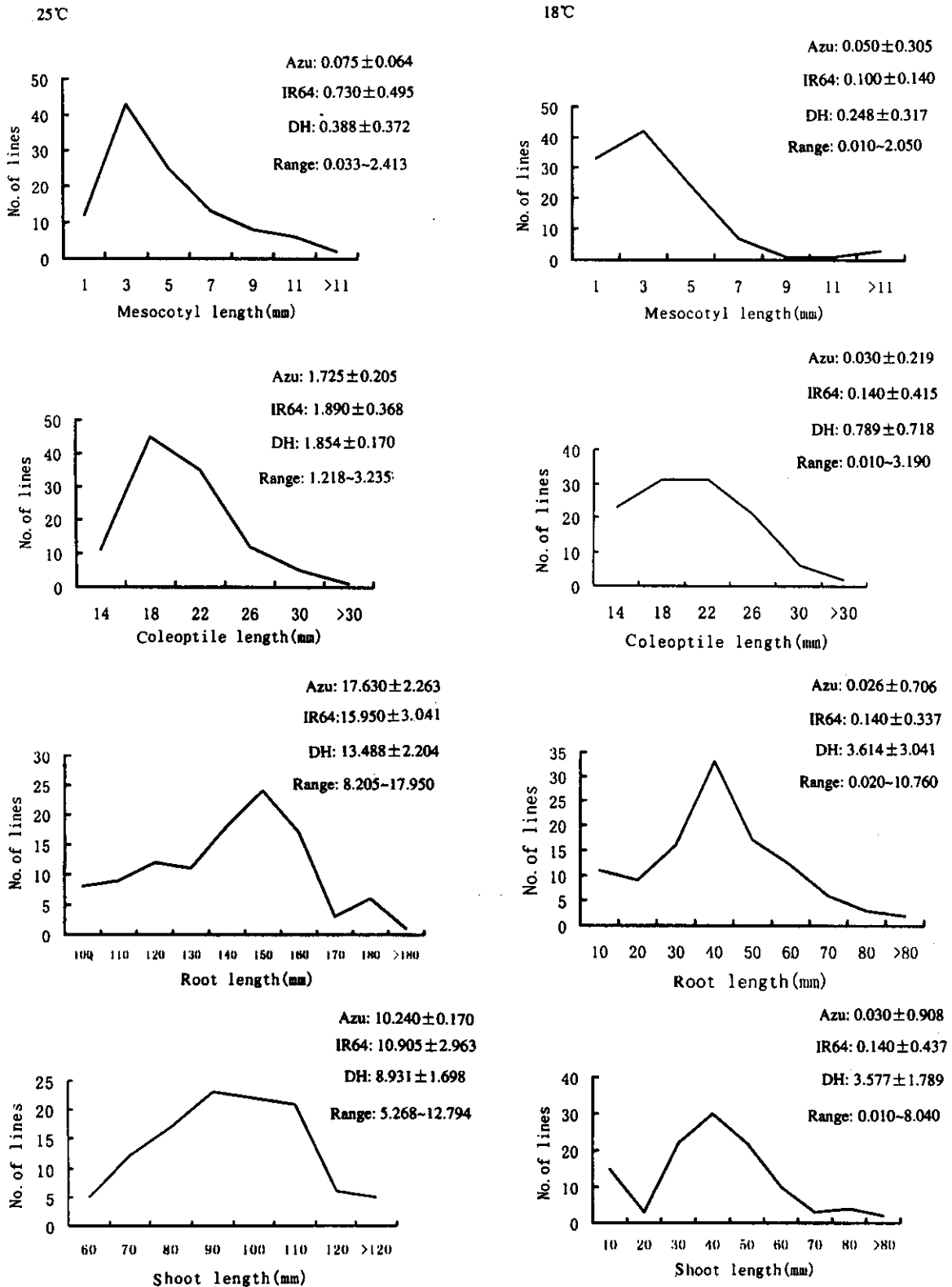


图1 各 DH 株系在适温(左)和低温(右)下各性状的分布图

Fig. 1 Distribution of seedling vigor related traits of DH lines in low temperature (right) and moderate temperature (left)

表 1 定位的幼苗活力相关性状的 QTLs

Table 1 Positions of QTLs for seedling vigor related traits

性状 Trait	染色体 Chrom	数量性 状座位 QTL	标记区间 Marker interval	遗传距离 Distance (cM) <sup>1</sup>
中胚轴长	1	qML1-1	RZ276-RG146	3
Mesocotyl length	1	qML1-2	RZ19-RG690	5
	3	qML3	RZ403-RG179	0
	6	qML6	Amp-3-Est-2	0
	7	qML7-1	RG511-RG477	2
	7	qML7-2	CDO38-RG351	9
	8	qML8	A18A1120-TGMS1.2	11
	12	qML12	RG958-RG181	5
	芽鞘长	1	qCL1	RG246-K5
Coleoptile length	2	qCL2	RZ213-RZ123	0
	3	qCL3-1	RG100-RG191	0
	3	qCL3-2	RZ284-RZ394	6
	3	qCL3-3	RZ337A-RZ448	6
	3	qCL3-4	RZ448-RZ519	2
	4	qCL4-1	RG788-RZ565	0
	4	qCL4-2	RG214-RG143	0
	6	qCL6	GG213-Amp-3	8
	7	qCL7	RG773-RG769	0
	8	qCL8	RG978-RG1	0
	10	qCL10-1	CDO93-CDO98	2
	10	qCL10-2	CDO98-G2155	0
12	qCL12-1	RZ816-RG341	2	
12	qCL2-2	Sdh-1-RG463	0	
根长	2	qRL2-1	CDO686-Amy1AC	0
Root length	2	qRL2-2	RG256-AZ213	4
	3	qRL3-1	RG100-RG191	0
	3	qRL3-2	RZ403-RG179	0
	4	qRL4-1	RG218-RZ262	0
	4	qRL4-2	RZ262-RG190	6
	4	qRL4-3	RG143-RG620	4
	5	qRL5-1	RG229-RG13	6
	5	qRL5-2	RZ67-RZ70	0
	8	qRL8	A18A1120-TGMS1.2	8
	10	qRL10	RG134-RZ500	0
	11	qRL11	RZ536-Npb186	2
	12	qRL12-1	RG57-RZ816	8
	12	qRL12-2	RZ816-RG34	16
	苗高	2	qSL2	palI-RZ58
Shoot length	3	qSL3-1	RZ678-RZ574	3
	3	qSL3-2	RZ284-RZ394	13
	4	qSL4	RZ262-RG190	0
	6	qSL6	Amp-3-Est-2	0
	7	qSL7	RG773-RG769	0
	8	qSL8-1	AG8-Aro-RZ6117	0
	8	qSL8-2	RG1-Amy3DE	1
	11	qSL11	RG1109-RZ536	0
	12	qSL12-1	Amp-3-Est-2	4
	12	qSL12-2	RG457-Sdh-1	4

1 QTL 最高 LOD 值处于左侧标记的距离

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

检测到 9 个控制芽鞘长度的加性效应 QTLs, 分别位于第 2、3、4、10、12 染色体上, 其中 qCL3-3 来自于母本 IR64 的等位基因, 它能使芽鞘增长 0.45 cm, 其贡献率为 17.29%, qCL3-1 来自父本

Azucena 的等位基因, 它能使芽鞘增长 0.10 cm, 其贡献率为 0.93%, 同时第 4、第 12 染色体上还各检测到 1 个加性效应 QTL 与环境的显著互作效应, 其贡献率分别为 0.63% 和 0.55%。这说明环境对芽鞘伸长有一定的影响。

表 2 列出了与根长有关的 6 个加性效应 QTLs, 分别位于第 2、4、5、8、10、12 号染色体上, 其中 qRL8 和 qRL10 均为负, 即来自 Azucena 的 QTL 等位基因起增效作用, 而第 2、4、5、12 染色体上的 QTLs 的加性效应为正, 即来自 IR64 的 QTL 等位基因起增效作用, 此外, 还检测到 2 个 QTL 加性效应与环境存在显著的互作效应。对控制苗高的 QTL 定位结果显示, 在第 3、4、8、12 染色体上检测到 5 个与苗高有关的加性效应 QTLs 及 2 个加性与合作的互作效应 QTLs, 但 QE 互作效应的贡献率较低, 说明这些性状主要由加性效应控制。

### 2.3 上位性效应分析

在该 DH 群体中共检测到控制中胚轴长度的 2 对加性×加性上位性效应(表 3), 其贡献率为 2.27% 和 21.62%, 共涉及第 3、7、12 等 3 条染色体, 其中 qM13 与 qML7-1 的互作贡献率达 21.62%, 其重组型上位性效应大于亲本型上位性效应, 在所形成的加性×加性上位性效应中, 有 2 个加性效应 QTL 即 qML3、qML7-1 参与了上位性效应的形成, 其余 1 对上位性效应发生在 2 个未检测到显著加性效应的 QTL 座位之间。还检测到 2 对加性×加性上位性与环境的互作效应, 其贡献率为 4.94%、9.18%, 这说明上位性效应对该群体中胚轴长度的遗传具有重要的作用。

检测到控制芽鞘的 5 对加性×加性上位性 QTLs 和 3 对上位性与环境的互作效应, 在所形成的加性×加性上位性效应中, 有 5 个加性效应 QTLs 参与了上位性效应的形成, 且都发生在 2 个非连锁的互作座位之间, 只有 1 对其重组型上位性效应大于亲本型上位性效应, 有 4 对其亲本型上位性效应大于重组型上位性效应, 它们与环境有极显著的互作, 表型贡献率高达 10.98%, 这说明芽鞘受上位性与环境互作效应的影响较大。

有 4 对加性×加性上位性 QTLs 控制苗高, 它们发生在 2 个非连锁的互作座位之间, 其中有 2 对其亲本型上位性效应大于重组型上位性效应, 有 2 对其重组型上位性效应大于亲本型上位性效应, 其

表 2 幼苗活力相关性状的加性效应及其与环境的互作效应

Table 2 Additive and additive×environment interaction effects of QTLs for seedling vigor related traits

性状 Trait	数量性状座位 QTL	LOD 值 LOD score	加性效应 A	贡献率 H <sup>2</sup> (A)%	互作效应 <sup>1</sup> AE <sub>1</sub>	贡献率 H <sup>2</sup> (AE <sub>1</sub> )%
中胚轴长 Mesocotyl length	qML1-1	4.19	0.10***	3.45		
	qML3	3.67	0.21***	11.32	0.08*	0.41
	qML7-1	3.67	-0.26***	17.55		
	qML8	4.87	0.10***	4.59	0.07*	0.02
芽鞘长 Coleoptile length	qCL2	3.91	0.09*	0.74		
	qCL3-1	5.77	-0.10**	0.93		
	qCL3-2	3.91	-0.08*	0.01		
	qCL3-3	3.34	0.45***	17.29		
	qCL3-4	4.06	0.07*	0.01		
	qCL4-1	4.77	0.14**	1.61	-0.09*	0.63
	qCL4-2	7.10	0.13**	1.49		
	qCL10-2	6.19	-0.10*	0.01		
根长 Root length	qRL2-2	3.21	0.52*	0.5		
	qRL4-1	3.14	0.35*	0.22		
	qRL4-2	2.79	0.53**	0.51		
	qRL5-1	4.53	0.36*	0.20		
	qRL8	5.16	-0.75**	1.02	0.24*	0.05
	qRL10	5.16	-0.45*	0.41		
苗高 Shoot length	qSL3-2	3.85	-0.24*	0.60		
	qSL4	4.57	-0.27**	0.40		
	qSL8-2	3.85	-0.19*	1.15		
	qSL12-1	4.57	0.51***	1.34	-0.28*	0.44
	qSL3-2	3.48	0.38**	1.14	-0.26*	0.29

1) AE<sub>1</sub> 互作是适温下的处理效应, 在低温逆境下的处理效应与其方向相反, 大小一样。

\*, \*\*, \*\*\* 代表显著水准分别为  $P < 0.05$ ,  $P < 0.005$ ,  $P < 0.001$ 。

1) AE<sub>1</sub> represented the effect of QTL×environment under moderate temperature, AE<sub>2</sub> in low temperature is the reverse of AE<sub>1</sub>.

\*, \*\* and \*\*\* represent the significance level  $P < 0.05$ ,  $P < 0.005$ ,  $P < 0.001$ , respectively.

贡献率为 0.95%~1.77%, 还检测到 2 对上位性与环境的互作效应。

有 6 对加性×加性上位性 QTLs 控制根长, 其中 3 对其亲本型上位性效应大于重组型上位性效应, 3 对其重组型上位性效应大于亲本型上位性效应, 其贡献率为 1.05~5.03%, 但未检测到上位性与环境的互作效应, 这似乎说明根长这一性状受环境的影响较小。

#### 2.4 幼苗活力相关性状的加性效应 QTLs 与上位性 QTLs 之间的关系

从表 2 和表 3 可以看出, 检测到的中胚轴长度、芽鞘长、根长和苗高的加性效应 QTLs 和上位性 QTLs 在染色体上分布广泛, 共涉及到 11 条染色体, 但各个性状的加性效应 QTLs 和上位性 QTLs 之间存在一定的关系, 效应分析中发现相当一部分没有加性效应的 QTL 却参与了上位性的形成, 这些基因座可能通过修饰其他基因座而起作

用。在所有检测到的加性效应 QTL 中, 却不一定都参与上位性效应的形成, 但加性效应较大的 QTL 都参与了上位性效应的形成, 例如控制中胚轴长度的 2 个大的加性效应 QTL (qML3、qML7-1) 参与了上位性效应的形成。

### 3 讨论

幼苗活力相关性状由中胚轴长度、芽鞘长度、根长和苗高等几个性状构成, 本文在 11 条染色体上检测到了影响幼苗活力相关性状的 QTL, 暗示控制这些性状的遗传基础复杂。这个性状中对根长的 QTL 定位研究较多<sup>[10, 16, 18]</sup>, Redofia 等 (1996) 在 1、2 染色体上定位了两个根长加性效应 QTL, 徐吉臣等<sup>[10]</sup>在 2、4、9、10 染色体上定位了 4 个根长加性效应 QTL, 其中在第 10 染色体上定位的一个根长 QTL 与 Price 等<sup>[18]</sup>定位的 RG275 所处区域较近。而本文所定位的 6 个根长加性效应

表3 幼苗活力相关性状的加性×加性上位性效应及其与环境的互作效应

Table 3 Epistasis and epistasis×environment interaction effects of QTLs for seedling vigor related traits

性状 Trait	座位 i QTLi	座位 j QTLj	LOD 值 LOD score	上位性效应 <sup>2</sup> AA <sup>2</sup>	贡献率 H <sup>2</sup> (AA)%	互作效应 <sup>1</sup> AAE <sub>1</sub>	贡献率 H <sup>2</sup> (AAE <sub>1</sub> )%
中胚轴长 Mesocotyl length	qML3	qML7-1	3.67	-0.29***	21.62	-0.10**	4.49
	qML7-2	qML12	4.27	-0.10**	2.27		
	qML1-2	qML6	3.93			-0.14***	9.18
芽鞘长 Coleoptile length	qCL2	qCL3-2	3.91	-0.09*	0.10		
	qCL3-4	qCL8	4.06	0.18***	2.75		
	qCL4-2	qCL12-2	7.10	0.15***	1.88	-0.09*	0.10
	qCL6	qCL7	3.74	0.28***	6.53	-0.24***	10.13
	qCL10-2	qCL12-1	6.19	0.33***	9.45	-0.25***	10.98
根长 Root length	qRL2-1	qRL2-2	3.21	-0.86**	1.33		
	qRL3-2	qRL12	5.06	-0.80**	1.15		
	qRL4-2	qRL11	2.79	-0.97***	1.71		
	qRL4-3	qRL12-2	3.67	1.06	2.05		
	qRL5-1	qRL5-2	4.53	0.76***	1.05		
	qRL8	qRL10	5.16	1.66***	5.03		
苗高 Shoot length	qSL2	qSL6	5.66	0.56***	1.77		
	qSL3-1	qSL7	4.34	-0.41***	0.95	-0.33*	0.48
	qSL-2	qSL8-2	3.85	-0.52***	1.49	0.366*	0.59
	qSL8-1	qSL11	5.82	0.49***	1.31		

1) AAE<sub>1</sub> 互作是适温下的处理效应, 在低温逆境下的处理效应与其方向相反, 大小一样。

2) 效应方向: 正值, 亲本型>重组型; 负值, 重组型>亲本型。

\*, \*\*, \*\*\* 代表显著水准分别为  $P<0.05$ ,  $P<0.005$ ,  $P<0.001$ 。

1) AAE<sub>1</sub> represented the effect of QTL×environment under moderate temperature, AAE<sub>2</sub> in low temperature is the reverse of AAE<sub>1</sub>.

2) direction of effect: positive value, parent type>recombinant type; negativevalue, recombinant type> parent type.

\*, \*\* and \*\*\* represent the significance level  $P<0.05$ ,  $P<0.005$ ,  $P<0.05$ ,  $P<0.001$ , respectively.

QTL, 分别位于第 2、4、5、8、10、12 染色体上, 虽然有部分结果与前人的相似, 但由于所研究的群体、环境不同, 因此对根长的定位结果还存在较大的差异。与苗高有关的加性效应 QTLs 定位也与 Redofia 等的研究结果有较大的差异, 其原因可能是供试亲本的遗传背景不同及 QTL 的表达易受环境条件的制约等。而从中胚轴长度、芽鞘长度的加性效应 QTL 定位看, Redofia 等所定位的 QTL 都包含在本研究的结果中, 表明这几个 QTLs 是可以稳定遗传的, 但 Redofia 等、徐吉臣等<sup>[10]</sup>和 Price 等<sup>[18]</sup>的研究中未涉及上位性效应的分析, 而现代遗传学研究证实了影响数量性状的上位性效应在遗传效应中具有十分重要的作用<sup>[9, 14, 19~21]</sup>, 本研究结果支持这种观点。本试验中发现上位性效应及其与环境的互作效应对水稻幼苗活力相关性状的影响很大, 尤其是与中胚轴长度、苗高和芽鞘长度有关的上位性效应及其与环境的互作效应超过了加性效应, 这说明中胚轴长度、苗高和芽鞘长度受上位性效应的影响较大。

本研究在适温和低温两个环境中进行研究, 检

测到了一部分加性和上位性效应与环境的互作效应, 但没有检测到根长的上位性效应与环境的互作效应, 这意味着根长性状受环境影响较小。当然本研究如果采用室内发芽试验与田间生产试验相结合, 结果可能更有说服力。

水稻种子在幼苗建成期间各相关性状的表现不但与幼苗活力的高低密切相关, 而且对水稻生产的发展具有重要意义, 随着社会、经济和技术的发展, 劳动力紧张和劳动力成本的提高, 中国等亚洲产稻国的稻作方式纷纷效仿欧、美等发达国家, 从过去传统的移栽稻转向直播稻, 但直播出苗难是继草害、倒伏等目前制约直播稻发展的又一国际性难题<sup>[11]</sup>。直播时, 在土中由于中胚轴较短, 难于出苗, 如果水稻幼苗具有长的中胚轴(有利于直播稻的出苗)和坚实的芽鞘(顶土能力强)可以解决这一难题<sup>[13]</sup>。从本试验 QTL 定位结果来看, 在父母本中都发现了幼苗活力相关性状的加性效应, 在 DH 群体中也发现了各性状都优于父母本的株系, 这表明, 控制幼苗活力相关性状的 QTLs 被分散在两个亲本中, QTLs 的聚合能产生比双亲活力更强的株

系, 因此利用分子标记技术分析定位控制幼苗活力相关性状的微效多基因(QTL), 进而通过分子标记辅助选择等方法, 利用各性状 QTLs 的聚合、重组, 再辅之以农艺性状的改良可以把控制幼苗活力相关性状的基因聚合到水稻品种中, 就有可能选育出活力性状表现良好的水稻品种。

## References

- [1] Yan Q-Ch(颜启传). Editor-in-Chief. *Seed Science*(种子学). Beijing: China Agriculture Press. 2001, 103~117
- [2] Liu Y-Q(刘奕芹). Seed vigor and production. *Guizhou Agricultural Sciences*(贵州农业科学), 1995, 23(3): 61~64
- [3] Zhang W-M(张文明), Ni A-L(倪安丽), Wang C-C(王昌初). Study on seed vigor of hybrid rice. *Seed*(种子), 1998, (2): 7~10
- [4] Liu L-X(刘录祥), Li J-Y(李家义). T 型杂种小麦种子活力性状的相关和通经分析. *Beijing Agricultural Sciences*(北京农业科学), 1989, (4): 5~7
- [5] Yu S-B(余四斌), Cheng W-Zh(陈晚贞), Xu C-G(徐才国). Genotypic variation of seed vigor in rice. *Seed*(种子), 1999, (2): 24~26
- [6] Wu W-R(吴为人), Tang D-Z(唐定中), Li W-M(李维民). Genetis diddection and molecular dissection of quantitative traits. *Acta Agronomica Sinica*(作物学报), 2000, 26(4): 501~506
- [7] Sheng L-Sh(沈利爽), He P(何平), Xu Y-B(徐云碧) *et al.* Genetic molecular linking map construction and genome analysis of rice doubled haploid population. *Acta Botanica Sinica*(植物学报), 1998, 40(12): 1115~1122
- [8] Wang D-L(王道龙), Zhu J(朱军), Li Z-K(李志康) *et al.* Simulation studies on identification of onteraction markers representing QTL epistasis by stepwise regression. *Journal of Zhejiang University* (Agric. & Life Sci.)(浙江大学学报, 农业与生命科学版), 1999, 25(5): 453~461
- [9] Yu S-B(余四斌), Li J-G(李建雄), Xu C-G(徐才国) *et al.* Importance of epistasis as the geneticbasis of heterosis in an elite rice hybrid. *Science in China*(series C)(中国科学, C 辑), 1998, 28(4): 333~342
- [10] Xu J-Ch(徐吉臣), Li J-Z(李晶昭), Zheng X-W(郑先武) *et al.* QTL mapping of the root traits in rice seeding. *Acta Genetica Sinica*(遗传学报), 2001, 28(5): 433~438
- [11] Zhu D-F(朱德峰), Yan X-Q(严学强). Survey of rice direct sowing and cultivation in overseas. *Cultivation and Cropping*(耕作与栽培), 1997, 1~2, 102~103
- [12] Huang N, McCouch S R, New T. *et al.* Development of an RFLP map from a doubled haploid population in rice. *Rice Genet Newsl*, 1994, 11: 134~137
- [13] Redona E. D., Mackill D. J. Mapping quautitative trait loci for seedling vigor in rice using RFLP. *Theor Appl Genet*, 1996, 92: 395~402
- [14] Cao Gang-qiang, Zhu Jun, He Cixin *et al.* Study on epistatic effect and QTL×environment interaction effects of QTL for panicle length in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Zhejiang University* (Agric and Life Science)(浙江大学学报, 农业与生命科学版), 2001, 27(1): 55~61
- [15] McCouch S R. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet. Newslett*, 1997, 14
- [16] Yadav R, Courtois, B. Huang N, McLaren G. Mapping genes controlling root morphology and root distribution in a doubled-haploid population of rice. *Theor Appl Genet*, 1997, 95: 587~592
- [17] Wang D L, Zhu J, Li Z K *et al.* Mapping QTLs with epistatic effects and QTL×environment interaction by mixed linear model approaches. *Theor Appl Genet*. 1999, 99: 1255~1264
- [18] Price A H, Tomos A D. Genetic dissection of root growth in rice (*Oryza sativa* L.) II: Mapping quantitative trait loci using molecular markers. *Theor Appl Genet*. 1997, 95: 143~152
- [19] Liao C Y, Wu P, Hu B. *et al.* Effects of genetic background and environment on QTLs and epistasis for rice panicle number. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 104~111
- [20] Cao G., Zhu J, He C, *et al.* Impact of eoistasis and QTL×environment interaction on the developmental behavior of plant height inrice. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 153~160
- [21] Zhang W P, Shen X Y, Wu P, *et al.* Qtls and epistasis for seminal root length under a different water supply in rice. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 118~123