

籼稻稻米直链淀粉含量的胚、胚乳、细胞质和母体遗传效应分析*

石春海 陈国林 朱 军 臧荣春 吴建国 陈双燕

(浙江大学农学院农学系, 浙江杭州, 310029)

提 要 采用禾谷类作物种子数量性状遗传模型和统计分析方法, 分析了籼稻稻米直链淀粉含量的胚、胚乳、细胞质和母体植株遗传效应以及环境互作效应。结果发现稻米直链淀粉含量的表现主要受制于基因的遗传主效应, 环境互作效应对其影响较小。控制直链淀粉含量的遗传主效应以胚乳效应为主, 细胞质效应和母体效应对直链淀粉含量的表现也有明显影响。但在环境互作效应中, 胚环境互作效应起着主要作用, 说明二倍体胚基因可以控制稻米直链淀粉含量的表现, 但其基因的表达容易受到环境条件的影响。稻米直链淀粉含量的普通遗传率和互作遗传率分别为 33.50% 和 16.16%, 表现为以普通遗传率为主。亲本遗传效应分析的结果表明选用 26715 或 1391 亲本有利于降低杂种后代的直链淀粉含量, 提高品质改良的效果。

关键词 籼稻; 种子胚效应; 狭义遗传率; 遗传效应; 直链淀粉含量

Analysis of Embryo, Endosperm, Cytoplasmic and Maternal Effects for Amylose Content Trait in *Indica* Rice

SHI Chun-Hai CHEN Guo-Lin ZHU Jun ZANG Rong-Chun WU Jian-Guo
CHEN Shuang-Yan

(Dept. of Agronomy, College of Agriculture and Biotechnology, Zhejiang Agricultural University, Hangzhou, 310029)

Abstract Analysis of embryo, endosperm, cytoplasmic and maternal effects and environment interaction effects for amylose content (AC) trait in *indica* rice (*Oryza sativa* L.) was conducted by using a full genetic model for quantitative traits of seeds in cereal crops. It was indicated by the results that the genetic main effects for AC trait were more important than the environment interaction effects. The main effect was endosperm effect in genetic main effects, but the cytoplasmic and maternal effects could also significantly affect the performance of AC trait in *indica* rice. In the environment interaction effects, embryo genetic by environment interaction effect was more important. This result showed that embryo genes could affect the AC trait, but the expression of genes could be easily influenced by environments. The common narrow heritability and narrow interaction heritability of AC trait were 33.50% and 16.16%, respectively. Predicted genetic effects for parents indicated that 26715 and 1391 were better than other parents for improving the AC trait of rice.

Key words *Indica* rice; Seed embryo effect; Narrow heritability; Genetic effects; Amylose content

禾谷类作物种子胚乳中的直链淀粉含量是重要品质性状之一,据测定,我国籼稻品种的稻米直链淀粉含量变幅达到 8.0%~40.71%,品种间存在着较大的变异,为籼稻品种直链淀粉含量的改良提供了很好的种质资源^[1]。

禾谷类作物的种子中既有母体组织(2x)的种皮和果皮,又有子代组织的胚(2x)和胚乳(3x)。当雌雄配子受精后,由合子分化发育而成的胚胎是作物发育成正常植株的雏形个体,含有全部遗传信息。目前试验已发现一些胚乳性状会同时受到胚乳、细胞质、母体遗传效应以及各遗传效应与环境互作效应的影响^[2~5],但已有的研究尚未能明确种子中二倍体胚基因效应对胚乳品质性状的影响,也未能把胚乳品质性状的遗传变异进一步定量分解为胚、胚乳、细胞质和母体的遗传变异分量。

杨太兴和曾孟潜(1984)发现种子胚的发育要快于胚乳,8~15天既可形成原胚^[6]。王忠等在研究水稻和大麦胚乳的发育及养分输入途径时发现近胚端的游离核分裂最快,最先形成细胞^[7,8],表明二倍体胚和三倍体胚乳的发育之间有着某种联系,胚基因可能通过影响胚乳的发育直接或间接影响一些胚乳品质性状的表现。在棉花等非禾谷类作物种子中不存在胚乳,其主要组成部分是种子胚(子叶)。Zhu等(1994)发现棉花种子油分指数除了受控于母体植株基因效应外,还同时受到种子胚基因效应的影响^[9]。吴吉祥等(1995)利用五个陆地棉品种及其配制的 F_1 、 F_2 、正、反回交一代的结果表明胚直接效应、母体效应以及细胞质效应同时影响着种子籽指、种仁率、容重和油分等性状的表现^[10]。Foolad和Jone(1992)认为禾谷类作物胚乳数量性状可能同时受到胚、胚乳、细胞质和母体等遗传效应的影响,提出了估算胚乳数量性状四套遗传体系基因效应的遗传模型^[11]。朱军(1997)新近也提出了更为简单、且能无偏估算控制胚乳数量性状的胚、胚乳、细胞质和母体等遗传效应以及环境互作效应的全遗传模型^[12]。因此,除了胚乳、细胞质和母体遗传效应能够控制种子胚乳数量性状的表现之外,种子胚二倍体核基因效应对种子品质性状表现的影响可能是不能忽视的。进一步阐明稻米品质数量性状在多遗传体系影响时的遗传机制,有助于进一步深化作物种子品质数量性状的遗传研究和遗传改良。

本文采用新近提出的禾谷类作物种子数量性状的遗传模型和分析方法^[12],以籼型杂交稻亲本及组合为材料,分析控制胚乳直链淀粉含量的胚、胚乳、细胞质和母体植株等四套遗传体系的基因效应以及各种环境互作效应,估算直链淀粉含量的多种遗传率,预测全部遗传体系中的基因效应值,进而评估亲本的遗传潜力,从而明确籼稻稻米直链淀粉含量在多遗传体系影响时的遗传规律。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究采用了直链淀粉含量差异较大的9个籼型不育系(A):浙协2号A、协青早A、浙南3号A、冈朝1号A、印朝1号A、二九青A、 $V_{20}A$ 、作5A、珍汕97A和5个籼型恢复系(R):T49、测早2-2、26715、102和1391。1994年利用上述不育系、保持系和恢复系配成不完全双列杂交(9×5),获得正反交杂种一代(F_1 和 RF_1)。1995年和1996年早季分别将亲本、 F_1 和反交 RF_1 种植于浙江农业大学实验农场,4月2号播种,5月2号移栽,单本插,行株距为20cm \times 20cm。各小区种24株,3次重复。成熟时各小区去除边行,取中间8株 F_1 或 RF_1 植株上的自交种子(F_2 或 RF_2)和亲本种子,以及当代杂交 F_1 和回交 $BC_1(A \times F_1)$ 种子,采用

Perez 和 Juliano 提出的方法^[14]测定精米直链淀粉含量(%)。

1.2 统计分析方法

采用禾谷类作物种子数量性状平均数遗传模型及分析方法^[8], 利用世代平均数估算直链淀粉含量的胚加性方差(V_{A_0})、胚显性方差(V_{D_0})、胚乳加性方差(V_{A_e})、胚乳显性方差(V_{D_e})、细胞质方差(V_C)、母体加性方差(V_{A_m})、母体显性方差(V_{D_m})、胚加性效应×环境互作方差(V_{A_0E})、胚显性效应×环境互作方差(V_{D_0E})、胚乳加性效应×环境互作方差(V_{A_eE})、胚乳显性效应×环境互作方差(V_{D_eE})、细胞质效应×环境互作方差(V_{CE})、母体加性效应×环境互作方差(V_{A_mE})、母体显性效应×环境互作方差(V_{D_mE})及机误方差(V_e)等 15 项方差。并估算了直链淀粉含量的胚遗传率($h_{G_0}^2$)、胚乳遗传率($h_{G_e}^2$)、细胞质遗传率(h_C^2)、母体遗传率($h_{G_m}^2$)、胚互作遗传率($h_{G_0E}^2$)、胚乳互作遗传率($h_{G_eE}^2$)、细胞质互作遗传率(h_{CE}^2)和母体互作遗传率($h_{G_mE}^2$)。同时采用调整无偏预测法(Adjust Unbiased Prediction, 简称 AUP 法), 预测胚加性效应(A_0)、胚乳加性效应(A_e)、细胞质效应(C)、母体加性效应(A_m)、胚加性互作效应(A_0E)、胚乳加性互作效应(A_eE)、细胞质互作效应(CE)、母体加性互作效应(A_mE)。根据预测值的大小和方向, 评判亲本的育种价值。采用 Jackknife 数值抽样技术对各世代平均数进行抽样, 计算各方差分量、遗传率估计值和遗传效应预测值的标准误。

全部试验数据的运算和分析在 IBM PC 微机上进行。

2 结果与分析

2.1 亲本和杂交组合中稻米直链淀粉含量的表现

表 1 列出了 14 个亲本和 45 个组合不同世代的稻米直链淀粉含量平均值和最大值与最小值的差数, 从中可以看出供试材料之间存在着较大的直链淀粉含量差异。1995 年和 1996 年 14 个亲本的直链淀粉含量差异变幅分别为 28.13 和 30.16%。除 1996 年亲本的平均直链淀粉含量稍低于 1995 年之外, 其它各世代在 1996 年的稻米直链淀粉含量均大于 1995 年, 且最大值与最小值的差数也有着较大差异, 说明直链淀粉含量的表现在不同年份中有着较大的差异。因此, 有必要对控制直链淀粉含量表现的不同遗传体系的基因主效应和环境互作效应进行分析。

表 1 14 个亲本和 45 个组合各世代直链淀粉含量(%)的平均表现型值
Table 1 Phenotypic average value of 14 parents or 45 crosses for amylose content(%)

年份 Year	亲本 Parent	F ₁	F ₂	RF ₂	BC ₁
1995	28.64	27.66	29.67	29.40	27.08
	(28.13)	(13.44)	(18.53)	(19.24)	(10.64)
1996	28.43	32.44	31.56	31.70	31.02
	(30.16)	(9.93)	(18.79)	(17.53)	(13.48)

注: 括号内数字为 14 个亲本或 45 个组合中稻米直链淀粉含量最大值与最小值的差数。

The numbers in parenthesis are the differences between the maximum and minimum for amylose content trait in 14 parents or 45 crosses.

2.2 稻米直链淀粉含量的方差分量的估算

表 2 结果表明遗传主效应方差($V_G = V_{A_0} + V_{D_0} + V_{A_e} + V_{D_e} + V_C + V_{A_m} + V_{D_m}$)和环境互作方差($V_{GE} = V_{A_0E} + V_{D_0E} + V_{A_eE} + V_{D_eE} + V_{CE} + V_{A_mE} + V_{D_mE}$)分别占遗传方差总量的 68.1% 和 31.9%, 说明稻米直链淀粉含量的表现主要受制于基因的遗传主效应, 环境互作效应对其影响较小。在遗传主效应中, 控制直链淀粉含量的遗传效应以胚乳效应为主, 其胚乳加性方差和显性方差($V_{A_e} + V_{D_e}$)占 V_G 的 74.84%; 细胞质效应和母体效应对直链淀粉含量的表现也有

明显影响,此结果与以前的试验相近^[5],但未测到胚效应对直链淀粉含量的影响。因此,胚乳遗传效应是控制稻米直链淀粉含量的主要因素。在环境互作效应中,本试验发现二倍体胚基因型×环境互作效应起着重要作用,胚加性互作方差和胚显性互作方差($V_{AoE} + V_{DoE}$)占 V_{GE} 的59.67%。此结果说明二倍体胚基因可以控制稻米直链淀粉含量的表现,但主要是表现为胚基因的环境互作效应,即二倍体胚基因表达容易受到环境条件的影响。母体环境互作效应对稻米直链淀粉含量的表现也有较大作用。

表 2 直链淀粉含量遗传效应和环境互作效应的方差分量估计值

Table 2 Estimation of variance components for genetic effects and genotype×environment interaction effects of amylose content trait in *indica* rice

参数 Parameter	方差 Variance	参数 Parameter	方差 Variance
胚加性方差(V_{Ao})	0.00	胚加性效应×环境互作方差(V_{AoE})	6.87**
胚显性方差(V_{Do})	0.00	胚显性效应×环境互作方差(V_{DoE})	6.72*
胚乳加性方差(V_{Ac})	14.68 ⁺	胚乳加性效应×环境互作方差(V_{AcE})	0.00
胚乳显性方差(V_{Dc})	21.71*	胚乳显性效应×环境互作方差(V_{DcE})	0.00
细胞质方差(V_C)	9.91*	细胞质效应×环境互作方差(V_{CE})	0.00
母体加性方差(V_{Am})	0.00	母体加性效应×环境互作方差(V_{AmE})	5.01 ⁺
母体显性方差(V_{Dm})	2.32*	母体显性效应×环境互作方差(V_{DmE})	4.18**
		机误方差(V_e)	2.05**

+、*和**分别为达到0.10、0.05和0.01显著水平。

+、* and ** were significant at 0.10, 0.05 and 0.01 level, respectively. V_{Ao} =embryo additive variance, V_{Do} =embryo dominance variance, V_{Ac} =endosperm additive variance, V_{Dc} =endosperm dominance variance, V_C =cytoplasmic variance, V_{Am} =maternal additive variance, V_{Dm} =maternal dominance variance, V_{AoE} =embryo additive interaction variance, V_{DoE} =embryo dominance interaction variance, V_{AcE} =endosperm additive interaction variance, V_{DcE} =endosperm dominance interaction variance, V_{CE} =cytoplasmic interaction variance, V_{AmE} =maternal additive interaction variance, V_{DmE} =maternal dominance interaction variance and V_e =residual variance.

表 3 直链淀粉含量的狭义遗传率(%)分量估计值

Table 3 Estimation of narrow heritability (%) components for amylose in *indica* rice

参数 Parameter	遗传率 Heritability	参数 Parameter	遗传率 Heritability
胚遗传率(h_{Go}^2)	0.00	胚互作遗传率(h_{GoE}^2)	9.35**
胚乳遗传率(h_{Ge}^2)	20.01**	胚乳互作遗传率(h_{GeE}^2)	0.00
细胞质遗传率(h_C^2)	13.49**	细胞质互作遗传率(h_{CE}^2)	0.00
母体遗传率(h_{Gm}^2)	0.00	母体互作遗传率(h_{GmE}^2)	6.81**

**为达到0.01显著水平。

** was significant at 0.01 level. h_{Go}^2 =embryo narrow heritability, h_{Ge}^2 =endosperm narrow heritability, h_C^2 =cytoplasmic heritability, h_{Gm}^2 =maternal narrow heritability, h_{GoE}^2 =embryo narrow interaction heritability, h_{GeE}^2 =endosperm narrow interaction heritability, h_{CE}^2 =cytoplasmic interaction heritability, h_{GmE}^2 =maternal narrow interaction heritability.

2.3 胚、胚乳、细胞质和母体遗传率的估算

由于直链淀粉含量同时受到了胚、胚乳、细胞质和母体基因遗传效应以及环境互作效应的影响,故其狭义遗传率可以进一步区分为相应的普通遗传率和互作遗传率分量。由于这两部分狭义遗传率在选择育种中都是有效的,故根据普通遗传率和互作遗传率的大小,可以进一步

明确各个遗传率分量在总狭义遗传率中的相对重要性,以利于提高选择育种的效率。表3结果表明,直链淀粉含量的普通遗传率($h_G^2 = h_{Go}^2 + h_{Ge}^2 + h_C^2 + h_{Gm}^2$)和互作遗传率($h_{GoE}^2 = h_{GoE}^2 + h_{GeE}^2 + h_{CE}^2 + h_{GmE}^2$)分别为33.50%和16.16%,普通遗传率要明显大于互作遗传率,故直链淀粉含量在不同环境条件下的遗传较为稳定。由于总狭义遗传率($h_G^2 + h_{GoE}^2$)较小,为49.66%,故在选择育种中以中高世代选择为好,低世代选择不易取得理想效果。在普通遗传率中,胚

乳遗传率($h_{G_E}^2$)和细胞质遗传率(h_C^2)分别为 20.01%和 13.49%, 表现为以胚乳遗传率为主。互作遗传率则表现为胚互作遗传率($h_{G_{oE}}^2=9.35%$)大于母体互作遗传率($h_{G_{mE}}^2=6.81%$)。

2.4 亲本胚、胚乳、细胞质和母体遗传效应及环境互作效应的预测

对表 2 中达到显著水平的遗传主效应或环境互作效应作进一步的分析, 可以评估杂交亲本的育种价值。研究表明, 协青早 A、浙南 3 号 A、冈朝 1 号 A、印朝 1 号 A、二九青 A、V₂₀A、作 5A、珍汕 97A、T49 和测早 2-2 等亲本会显著增加杂交后代的直链淀粉含量, 其中以冈朝 1 号 A、协青早 A 以及恢复系 T49 三个亲本增加稻米直链淀粉含量的效应最为明显, 1995 年($G_{T I}=AoE I+Ae+C+AmE I$)和 1996 年($G_{T II}=AoE II+Ae+C+AmE II$)分别达到 6.69%和 4.77%、4.75%和 4.43%以及 3.77%和 2.52%(表 4)。而浙协 2 号 A、26715、102 和 1391 等 4 个亲本则可降低稻米直链淀粉含量, 1995 年($G_{T I}=AoE I+Ae+C+AmE I$)和

表 4 亲本直链淀粉含量遗传效应预测值(%)

Table 4 Predicted genetic effects of parents for cooking quality in indica rice

亲本(P)	$G_{T I}$	$G_{T II}$	$AoE I$	$AoE II$	Ae	C	$AmE I$	$AmE II$
浙协 2 号 A	-1.07	-1.21	4.06**	-2.90**	1.76 ⁺	-3.69 ⁺	-3.20 ⁺	3.62 ⁺
协青早 A	4.75	4.43	1.43*	-1.46*	0.57	3.65 ⁺	-0.90	1.67 ⁺
浙南 3 号 A	4.65	3.50	-2.87*	1.38*	-1.16 ⁺	5.56 ⁺	3.12 ⁺	-2.28 ⁺
冈朝 1 号 A	6.69	4.77	-1.51**	-0.37	-0.89 ⁺	6.63 ⁺	2.46 ⁺	-0.60
印朝 1 号 A	5.13	3.39	3.17**	-4.03**	-0.66 ⁺	5.01 ⁺	-2.39 ⁺	3.07 ⁺
二九青 A	1.79	2.64	1.34*	0.71 ⁺	0.99 ⁺	1.28	-1.82 ⁺	-0.34
V ₂₀ A	1.15	5.79	-0.63*	1.91**	1.00 ⁺	2.25 ⁺	-1.47	0.63
作 5A	1.45	2.89	0.33	1.77**	1.77 ⁺	-0.07	-0.58	-0.58 ⁺
珍汕 97A	1.28	0.98	2.59**	-1.52**	0.67 ⁺	0.36 ⁺	-2.34 ⁺	1.47 ⁺
T49	3.77	2.52	-0.12	1.17**	3.22 ⁺	-1.75	2.42 ⁺	-0.12
测早 2-2	1.45	-0.58	-1.04**	1.21**	2.62 ⁺	-3.77 ⁺	3.64 ⁺	-0.64 ⁺
26715	-14.01	-14.03	-1.06*	0.49*	-4.36 ⁺	-7.12 ⁺	-1.47 ⁺	-3.04 ⁺
102	-3.61	-2.55	-1.49**	0.18	0.00	-3.50 ⁺	1.38 ⁺	0.77
1391	-13.44	-12.51	-4.22**	1.48**	-5.51 ⁺	-4.85 ⁺	1.14	-3.63 ⁺

+、* 和 ** 分别为达到 0.10、0.05 和 0.01 显著水平。

+、* and ** were significant at 0.10, 0.05 and 0.01 level, respectively. P=Parent, G_T =总遗传效应值(Total genetic effect), AoE =种子胚加性效应×环境互作效应(Seed embryo additive by environment interaction effect), Ae =胚乳加性效应(Endosperm additive effect), C =细胞质效应(Cytoplasmic effects), AmE =母体加性效应×环境互作效应(Maternal additive genetic by environment interaction effects), I 和 II 分别指 1995 和 1996 年(I and II referred to 1995 and 1996, respectively)。

1996 年($G_{T II}=AoE II+Ae+C+AmE II$)分别为 -1.07%和 -1.21%、-14.01%和 -14.03%、-3.61%和 -2.55%以及 -13.44%和 -12.51%。胚乳加性效应和细胞质效应影响直链淀粉含量的范围分别为 -5.51%(1391)~3.22%(T49)和 -7.12%(26715)~6.63%(冈朝 1 号 A)。在环境互作效应中, 1995 年($AoE I$)和 1996 年($AoE II$)的胚加性环境互作效应可以分别增加直链淀粉含量为 -4.22%(1391)~4.06%(浙协 2 号 A)和 -4.03%(印朝 1 号 A)~1.91%(V₂₀A); 而母体加性环境互作效应($AmE I$ 和 $AmE II$)亦可以分别影响直链淀粉含量 -3.20%(浙协 2 号 A)~3.64%(测早 2-2)和 -3.63%(1391)~3.62%(浙协 2 号 A)。在目前早籼稻米直链淀粉含量偏高的情况下, 常规选择育种中选用 26715 或 1391 两个亲本(多数效应可以明显减少直链淀粉含量)将有利于降低杂种后代的直链淀粉含量, 提高品质改良的效果。

3 讨论

禾本科作物种子的品质性状是重要的农艺性状, 世界各国都加强了对种子品质性状的研究

究。禾本科作物的种子胚是二倍体，胚乳是三倍体，这两部分均是种子的重要组织部分，彼此之间有着密切关系，胚所产生的某些生理物质或遗传信息可能传递到胚乳组织中，从而影响胚乳品质性状的表现。本研究的结果再次证实三倍体胚乳核基因的遗传效应是控制直链淀粉含量的主要因子，这与以前的研究结果是相同的^[5]。虽未发现二倍体胚基因遗传主效应对胚乳直链淀粉含量的影响，但二倍体胚基因的环境互作效应对稻米直链淀粉含量的高低有着较大的作用，说明二倍体胚核基因的表达容易受到环境的影响。因此，在控制胚乳品质数量性状表现的不同遗传体系中，胚基因效应对一些胚乳品质数量性状的作用是不可忽视的。

从表 2 中可以看出，利用胚、胚乳、细胞质和母体四套遗传体系的遗传模型估算的机误方差($V_e=2.05^{**}$)占表现型方差量的比值为 2.80%，而采用胚乳、细胞质和母体三套遗传体系分析时，机误方差占表现型方差量的比值要达到 4.90%。因此，四遗传体系的遗传模型更适合于分析直链淀粉含量的遗传规律。对于一些胚乳品质数量性状，有必要采用能够同时估算出胚、胚乳、细胞质和母体等基因效应以及环境互作效应的遗传模型和统计分析方法，有效区分不同遗传体系在影响种子品质性状表现中的相对重要性，获得更为可靠的结果。

由于水稻、小麦等多数禾本科作物的种子较小，且杂交或回交一朵颖花只能得到一粒种子，进行遗传研究时的杂交工作量很大。本试验采用的遗传模型和统计分析方法(朱军, 1997)只需要若干组合 5~6 个世代的平均数，就能无偏估算控制胚乳品质数量性状的胚、胚乳、母体和细胞质等四个遗传体系的基因效应以及各种基因效应与环境之间互作效应，并可进一步无偏估算各品质性状的遗传率、预测各项基因效应值，进而评估亲本和组合的遗传潜力^[12]。该新模型不需要进行单粒或单株种子的测定，只要将各世代类型(包括分离世代)中全部植株的种子充分混合后抽样即可进行胚乳品质数量性状的测定和分析，特别适合于小粒种子的禾本科作物，具有简单方便实用的优点，较好地解决了以往禾本科作物胚乳品质性状研究中存在的工作量大、需要单粒测定等困难；而且该遗传模型不受交配设计的限制，对于缺失一些组合或交配类型的非平衡数据，仍然可以获得各项遗传参数的无偏估计，同时已有实用的统计软件可供利用，方便了种子品质数量性状的遗传分析。

参 考 文 献

- 1 应存山主编. 中国稻种资源. 北京: 中国农业出版社, 1993
- 2 石春海, 朱军. 生物数学学报, 1996, 11(1): 73~81
- 3 石春海, 何慈信, 朱军. 遗传学报, 1998, 25(1): 46~53
- 4 Shi C H, J M Xue, Y G Yu, et al. *Theor Appl Genet*, 1996, 92: 1099~1102
- 5 Shi C H, J Zhu, R C Zang. *Theor Appl Genet*, 1997, 95: 294~300
- 6 杨太兴, 曾孟潜. 植物生理学报, 1984, 10(1): 77~86
- 7 王忠, 李卫芳, 顾蕴洁等. 作物学报, 1995, 21(5): 520~527
- 8 王忠, 顾蕴洁, 李卫芳等. 中国农业科学, 1996, 19(6): 38~45
- 9 Zhu J, B S Weir. *Theor Appl Genet*, 1994, 89: 153~159
- 10 吴吉祥, 王国建, 朱军等. 作物学报, 1995, 21(6): 659~664
- 11 Foolad M R, R A Jones. *Theor Appl Genet*, 1992, 83: 360~366
- 12 朱军. 遗传模型分析方法. 北京: 中国农业出版社, 1997
- 13 莫惠栋. 遗传学报, 1995, 22(2): 126~132
- 14 Perez C M, B O Juliano. *Starke*, 1978, 30: 424~426