

水稻穗干物质重发育动态的Q TL 定位

何慈信¹, 朱 军¹, 严菊强¹, M ebrouk Benmoussa¹, 吴 平²

(¹ 浙江大学农学系, 杭州 310029; ² 浙江大学生物科学系)

摘要: 以籼稻品种 IR64 和粳稻品种 Azucena 及其DH 群体(123 个DH 系)为遗传研究材料, 在穗干物质积累的不同时期测定穗重。利用包括RFLP、同工酶标记和RAPD 等175 个分子标记的水稻连锁图谱, 采用条件复合区间作图法对水稻穗部干物质积累进行Q TL 的动态定位。在各时期能检测到14 个非条件Q TL, 而最终穗重只能检测到3 个非条件Q TL。条件Q TL 分析表明, 基因在水稻发育过程中以一定的时空方式表达。亲本和极端个体的Q TL 总效应分析表明, 增效基因和减效基因在不同个体中的累积程度不同。控制穗干物质积累的发育过程存在两组基因, 一组基因控制稻穗谷粒内外颖的发育, 另一组基因可能控制谷粒内容物的充实。

关键词: 条件Q TL 分析; 发育数量遗传; 水稻; 穗部干物质重

中图分类号: S511.01 **文献标识码:** A **文章编号:** 0578-1752(2000)01-0024-09

近年来, 国内外学者对番茄、水稻、玉米和棉花等作物农艺性状进行了发育动态研究^[1, 2, 14]。但这些研究主要采用传统的数理统计方法分析不同发育时期的遗传动态, 未能真正揭示特定时段内基因的净表达。Zhu^[19]提出的估算条件遗传方差分量和预测条件遗传效应的统计分析方法, 能有效地检测出特定时段内基因表达的净效应。该方法已用于估算棉花、小鼠等在特定发育阶段的净遗传效应^[4, 19], 但尚无法剖分单个位点基因的发育遗传效应。

分子标记连锁图谱的建立, 可用于确定数量性状基因座位(quantitative trait loci, Q TL)的数目、所在染色体上的位置、单个Q TL 效应及Q TL 间的互作效应^[12]。发育数量性状基因定位技术的应用, 能更清楚地了解控制重要农艺性状的Q TL 在不同发育阶段的动态变化。Cheverud 等非条件区间作图法定位在发育过程中控制小鼠体重的Q TL, 给出了不同发育阶段数量性状位点基因累积效应的动态变化过程^[6]。Price 和 Tomos 的研究表明^[13], 位于水稻第6 染色体上的Q TL, 除其中一个时期没测到外, 其余发育时期都能测到显著影响根长的Q TL, 但其位置、效应大小及显著性均随根长的发育而变化。非条件作图方法测得的某时刻控制性状的Q TL, 只能解释此位点在该时刻以前基因表达的累积效应, 无法准确了解该位点的基因在特定发育时段内的净遗传效应。

研究数量性状基因的表达是发育数量遗传学的重要目标。本研究运用发育数量性状的条件遗传效应分析方法, 对不同时段表达的基因进行Q TL 定位, 旨在阐明不同Q TL 的时空表达方式, 揭示数量性状发育的分子遗传机理。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 DH 群体 DH 群体及其亲本来自 IRRI(International Rice Research Institute)。DH

收稿日期: 1999-03-12

基金项目: 国家自然科学基金重大资助项目

本研究试验材料和分子标记数据由国际水稻所黄宁博士提供。在试验的实施过程中得到了杜国杰、陶晓荣、朱玉荣等学生的大力协助。承蒙许自成博士为本论文提出宝贵的修改意见。在此一并表示感谢。

群体的构建详见 Guiderdoni 等的报道^[7]。选取典型的籼稻品种 IR 64 和粳稻品种 A zucena 为亲本, 对其杂种 F₁ 进行花药培养, 获得包括 123 个 DH 系的 DH 群体。用纸袋套穗避免不同系间的串粉, 套袋种子用作实验材料。

1.1.2 水稻分子标记连锁图谱 水稻分子标记连锁图谱来自 IRRI 图谱构建的具体方法见 Huang 等的报道^[8]。采用 6 种限制性内切酶 (*Dra* I、*Eco*R V、*Hind* III、*Sca* I、*Xba* I 和 *Eco*R I) 分析亲本的多态性。总共得到 146 个 RFLP 标记, 8 个同工酶标记, 14 个 RAPD 标记和 12 个其它标记, 用 MAPMAKER 软件^[9] 构建以 Kosambi 函数图距表示的水稻分子标记连锁图谱。用于本研究的连锁图谱覆盖了 12 条染色体 2005 cM, 共有 175 个标记位点, 标记间的平均图距为 11.5 cM。但有 3 个图距大于 35 cM 的间隔。上述图谱符合 Q TL 定位的基本要求。

1.2 农艺性状的调查

1996 年夏季在浙江农业大学教学实验场种植供试 DH 群体的 123 个系及其亲本 IR 64 和 A zucena, 2 次重复, 完全随机区组排列。5 月 27 日播种, 6 月 26 日移栽。从 8 月 18 日开始至 9 月 27 日, 每隔 10d 在每一个 DH 系及亲本小区内随机抽取 5 株 (边行除外), 剪取稻穗 (包括主茎穗和分蘖穗) 装在信封里置于 105℃ 烘箱中烘干 24h, 测穗重 (换算为 g/株)。

1.3 数据统计分析

基于 t 时刻的表型值 ($y_{(t)}$, 二次重复求平均) 用复合区间作图法^[18] 进行非条件 Q TL 定位:

$$y_{j(t)} = \beta_{0(t)} + \beta_{j(t)}^* X_j^* + \sum_i \beta_{i(t)} X_{ij} + \epsilon_{j(t)}$$

其中 $y_{j(t)}$ 是 t 时刻第 j 个 DH 系的表型值; $\beta_{0(t)}$ 是 t 时刻 DH 群体的均值; $\beta_{j(t)}^*$ 是 t 时刻累积的 Q TL 效应; X_j^* 是 Q TL 效应的系数, $X_j^* = \{0, 1\}$; $\beta_{i(t)}$ 是 t 时刻第 i 个标记的累积效应; X_{ij} 是第 i 个标记效应的系数, $X_{ij} = \{0, 1\}$; $\epsilon_{j(t)}$ 是 t 时刻第 j 个 DH 系的机误。

运用条件变量分析方法^[19] 和条件 Q TL 的复合区间作图法^[5], 定位了不同时期穗重的条件 Q TL。给定 $(t-1)$ 时刻表型值 $y_{j(t-1)}$ 的 t 时刻条件表型值 $y_{j(t|t-1)}$ 条件 Q TL 定位的遗传模型为:

$$y_{j(t|t-1)} = \beta_{0(t|t-1)} + \beta_{j(t|t-1)}^* X_j^* + \sum_i \beta_{i(t|t-1)} X_{ij} + \epsilon_{j(t|t-1)}$$

其中, $y_{j(t|t-1)}$ 是第 j 个 DH 系 t 时刻的条件表型值; $\beta_{0(t|t-1)}$ 是 DH 群体的条件均值; $\beta_{j(t|t-1)}^*$ 是条件 Q TL 效应; $\beta_{i(t|t-1)}$ 是第 i 个标记的条件效应; $\epsilon_{j(t|t-1)}$ 是第 j 个 DH 系的条件机误; X_j^* 、 X_{ij} 同上。

非条件 Q TL 度量了从发育初始时刻至 t 时刻的基因表达累积加性效应。而条件 Q TL 则可度量 $(t-1)$ 至 t 特定时段内基因表达的净加性效应。第一次测定时期的非条件 Q TL, 即为初始时刻至第一次测定时期的条件 Q TL。

水稻穗重在不同发育阶段的表型值和条件表型值运用 Basten 等^[5] 的 Q TL 作图软件 (Q TL cartography) V1.1b 进行 Q TL 定位。检测 Q TL 存在于 5%、1% 两种概率水平下的似然比值 (LR value) 临界值分别是 9.49 和 13.28。在每条染色体上每隔 2 cM 对 Q TL 存在的可能性扫描一次, 当 $LR > 9.49$ 时提示该位点可能存在 Q TL, 但在某区间 LR 值均大于 9.49 时, 该区间里 LR 最大值所对应的位点即为 Q TL 在染色体上的可能位置。采用 MAPMAK-

ER/Q TL 1. 1^[10]中的多座位Q TL 模型估算所有可能的Q TL 解释性状表型变异的贡献率。

2 结果与分析

2.1 表型值分析

表 1 反映了 5 个不同测定时期的DH 群体及其亲本穗重的表型值。从表 1 可知, 亲本间除 9 月 7 日外, 各时期的穗重均有一定的差异, 且亲本 *A. zucena* 积累的穗干物质要比亲本 IR 64 多。两亲本穗干物质积累最快的时期均在 9 月 7~ 17 日, 这 10 天恰好是抽穗扬花后的灌浆期。但从DH 群体平均值来看, 9 月 17~ 27 日是穗干物质积累最快的时期。穗干物质的积累在DH 群体中差异很大, 穗重最高的可以达到 28.50g/株, 最低的只有 7.18g/株。

表 1 亲本及其DH 群体各测定时期穗重的表型值(g/株)

Table 1 Phenotypic values of DH population and its parents for panicle weight in different measurements (g/plant)

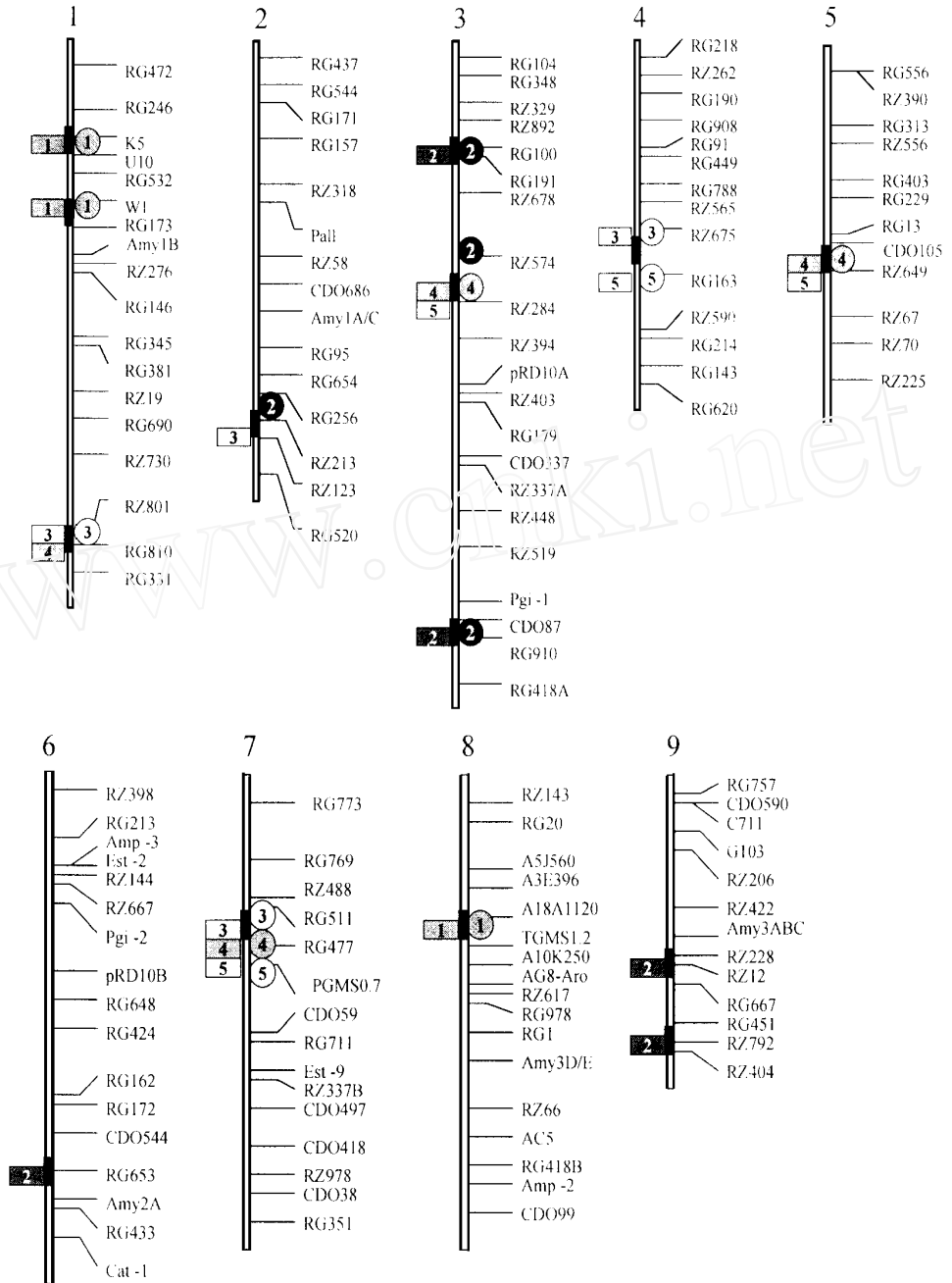
测定时期 Period (m·d)	亲本 Parents		DH 群体 DH population			
	IR 64	<i>A. zucena</i>	平均值 Mean	最小值 Minimum	最大值 Maximum	标准差 SD
08-18	0.60	0	0.03	0	0.87	0.14
08-28	1.73	2.41	1.5	0	9.42	1.67
09-07	6.97	6.58	5.09	0	15.07	3.35
09-17	12.7	15.75	9.93	0.92	25.4	4.81
09-27	15.92	17.21	16.02	7.18	28.5	4.76

2.2 Q TL 动态分析

控制各测定时期穗重的数量性状位点列于表 2。显著影响最终穗重的非条件Q TL 只有 3 个, 它们分别定位于第 3 染色体的 RZ574-RZ284 标记区间 (pdw 3-2)、第 4 染色体的 RZ675-RG163 标记区间 (pdw 4) 以及第 5 染色体的 CDO 105-RZ649 标记区间 (pdw 5), 这些 Q TL 解释穗重表型变异的贡献率是 42.4% (表 2)。从图中可以看出, 没有位点可在穗干物质积累的全过程中都检测到非条件Q TL。只有 pdw 1-3、pdw 3-2、pdw 4、pdw 5 和 pdw 7 位点能在 2 个或 2 个以上测定时期, 而其余的位点则只能在某一特定的穗干物质积累时期测到非条件Q TL。8 月 28 日测到 6 个非条件Q TL, 尽管这些Q TL 的非条件加性效应值较小, 但它们解释穗重表型变异的贡献率达到 55.1%。

非条件Q TL 定位分析表明, 在各测定时期检测到的显著影响穗重的非条件Q TL 数目比检测最终性状的要多; 各测定时期检测到的非条件Q TL 数目和加性效应值的差异揭示了控制性状表现的基因(Q TL) 在不同发育时期的表达是不同的; 各测定时期定位的非条件Q TL 的加性效应是从发育初始时刻到 t 时刻的累积加性效应, 而并不是 $(t-1)$ 至 t 时段内的基因表达效应。

给定 $(t-1)$ 时刻的表型值的 t 时刻条件遗传效应, 能揭示 $(t-1)$ 至 t 时段内新的基因表达。条件Q TL 定位分析有助于将特定时段内的发育数量性状剖分为孟德尔因子定位在染色体上, 并能估算Q TL 的净表达效应, 这将有助于深入地从分子水平研究数量性状基因在



- QTL的位置 The position of QTL
- 不同测定时期的非条件QTL. Unconditional QTL detected in different period
- 不同测定时期的条件QTL. Conditional QTL detected in different period

图 各测定时期水稻穗重的QTL 定位动态图

Fig The dynamic identification of QTL controlling rice panicle dry weight at different time

表 2 各测定时期穗重数量性状基因座位(Q TL)的效应(g/株)

Table 2 A analysis of quantitative trait loci (Q TL) effects on panicle weight in different measurements (g/plant)

Q TL	标记区间 Marker interval	加性效应 Additive effect	08-18	08-28	09-07	09-17	09-27
Pdw 1-1	K5-U 10	$\alpha(t)$	0.11**				
		$\alpha(t _{t-1})$	0.11**				
Pdw 1-2	W 1-RG173	$\alpha(t)$	-0.15**				
		$\alpha(t _{t-1})$	-0.15**				
Pdw 1-3	RZ801-RZ810	$\alpha(t)$			-1.45**	-1.70**	
		$\alpha(t _{t-1})$			-0.62*		
Pdw 2	RZ213-RZ123	$\alpha(t)$			-1.59**		
		$\alpha(t _{t-1})$		-0.40*			
Pdw 3-1	RG100-RG191	$\alpha(t)$		-0.65**			
		$\alpha(t _{t-1})$		-0.87**			
Pdw 3-2	RZ574-RZ284	$\alpha(t)$				1.91**	2.11**
		$\alpha(t _{t-1})$		0.50*		1.44**	
Pdw 3-3	CDO 87-RG910	$\alpha(t)$		0.41*			
		$\alpha(t _{t-1})$		0.47**			
Pdw 4	RZ675-RG163	$\alpha(t)$			0.95*		2.15**
		$\alpha(t _{t-1})$			0.69*		1.68**
Pdw 5	CDO 105-RZ649	$\alpha(t)$				-1.20*	-1.28*
		$\alpha(t _{t-1})$				-1.00*	
Pdw 6	RG653-Amy2A	$\alpha(t)$		-0.41*			
		$\alpha(t _{t-1})$					
Pdw 7	RG511-RG477	$\alpha(t)$		0.88**	1.98**	1.62**	
		$\alpha(t _{t-1})$		0.66**	1.06**	-1.17*	
Pdw 8	A 18A 1120-TGM S1. 2	$\alpha(t)$	0.10**				
		$\alpha(t _{t-1})$	0.10**				
Pdw 9-1	RZ228-RZ12	$\alpha(t)$			-0.50**		
		$\alpha(t _{t-1})$					
Pdw 9-2	RZ792-RZ404	$\alpha(t)$		0.55*			
		$\alpha(t _{t-1})$					
各测定时期 Q TL 解释表型变异的贡献率 Contribution rate for phenotypic variation explained by Q TL detected (%)			24.1	55.1	54.6	50.0	42.4

**、* 分别表示 1% 和 5% 的显著水平。 $\alpha(t)$ 表示 t 时刻的加性效应值, $\alpha(t|_{t-1})$ 表示 $(t-1)$ 至 t 时段内的条件加性效应值
 **、* Significant at the levels of $P < 1\%$ and 5% , respectively. $\alpha(t)$ is the cumulative additive effects at time t . $\alpha(t|_{t-1})$ is the conditional additive effects from time $(t-1)$ to t .

水稻生长发育过程中的时序性表达。运用条件变量分析方法^[19]和条件 Q TL 的复合区间作图法^[3], 定位了显著影响不同测定时期穗重的条件 Q TL。共有 11 个位点测到了控制穗干物质积累的条件 Q TL, 其中 pdw 3-2, pdw 4 和 pdw 7 三个位点在 2 个或 3 个不同测定时期测到了条件 Q TL。pdw 3-2 位点分别在 8 月 18~28 日和 9 月 7~17 日两个时段, pdw 4 位点分别在 8 月 28 日至 9 月 17 日和 9 月 17~27 日两个时段, pdw 7 位点在 8 月 18 日至 9 月 17 日连续 3 个时段内有新的基因表达, 其它位点则只在一个特定的时段测到新的基因表达。pdw 1-3 位点在 9 月 7 日测到条件 Q TL, 说明该位点的基因在 8 月 28 日至 9 月 7 日时段内表达,

在 9 月 7 日和 9 月 17 日测到的非条件 Q TL 是由于上一时段内的基因表达结果。pdw 2、pdw 3-1 和 pdw 3-2 等其它一些位点的基因表达情况也类似。这些位点在特定时段内测到条件 Q TL 后, 都陆续在其后一段时刻测到了非条件 Q TL。

位于第 7 染色体上 RG511-RG477 标记区间的 pdw 7 位点的基因表达略有不同。pdw 7 位点来自 IR 64 的等位基因在 8 月 18~ 28 日时段开始表达, 8 月 28 日至 9 月 7 日时段持续有新的表达, 但 9 月 7~ 17 日时段表达的等位基因则来自 A zucena, 其条件加性效应方向相反, 抵消了前两时段内 IR 64 等位基因的表达。因而在 8 月 28 日、9 月 7 日和 9 月 17 日能测到效应方向为负的非条件 Q TL, 到 9 月 27 日时则测不到显著的非条件 Q TL。pdw 6、pdw 9-1 和 pdw 9-2 位点只在 8 月 28 日测到非条件 Q TL。这些位点的基因表达很微弱, 没有达到显著水平, 但基因效应累加到一定程度后测到了非条件 Q TL。

表 3 给出了各测定时期 DH 群体的穗重均值和影响穗干物质积累的 Q TL 加性效应总和。 $\hat{a}_{i(t)}$ 和 $\hat{a}_{i(t|t-1)}$ 分别说明亲本的穗干物质积累中从初始时刻到 t 时刻的所有 Q TL 的加性效应累加值和 $(t-1)$ 至 t 时段内所有 Q TL 表达的净加性效应累加值。从表 3 可以看出, 亲本 IR 64 穗重 Q TL 的累加加性效应除 9 月 7 日外均为正值, 亲本 IR 64 穗重的基因效应在发育过程中是动态变化的, 9 月 27 日时亲本的基因效应值最大, 其预测值 (2.98g/株)。亲本 IR 64 穗重在 8 月 28 日至 9 月 7 日和 9 月 17 日至 9 月 27 日时段内的基因表达净效应分别为 1.13g/株和 1.68g/株, 亲本 A zucena 在特定时段内的基因表达净效应方向相反。说明亲本穗重的基因表达是有序性的。

表 3 各测定时期的水稻穗部干物重均值和影响穗部干物重的 Q TL 加性效应总和¹⁾ (g/株)

Table 3 Means of rice panicle dry weight and sum of the additive effects of Q TL affecting panicle dry weight in different time-dependent measures (g/plant)

测定时期 Period (m-d)	μ	$\hat{a}_{i(t)}$	$\hat{a}_{i(t t-1)}$	$ \hat{a}_{i(t)} $	$ \hat{a}_{i(t t-1)} $
08-18	0.03	0.06	0.06	0.36	0.36
08-28	1.5	0.28	0.36	3.4	2.9
09-07	5.09	-0.11	1.13	5.97	2.37
09-17	9.93	0.63	-0.73	6.43	3.61
09-27	16.02	2.98	1.68	5.54	1.68

¹⁾ μ 代表 DH 群体平均数, $\hat{a}_{i(t)}$ 表示 t 时刻所有 Q TL 加性效应的代数和, $\hat{a}_{i(t|t-1)}$ 表示在 $(t-1)$ 至 t 时段所有 Q TL 条件加性效应代数和, $|\hat{a}_{i(t)}|$ 表示 t 时刻所有 Q TL 加性效应的绝对值总和, $|\hat{a}_{i(t|t-1)}|$ 表示在 $(t-1)$ 至 t 时段所有 Q TL 的条件加性效应绝对值总和

μ represents the mean of DH population. $\hat{a}_{i(t)}$ is sum of additive effects of all Q TLs at time t . $\hat{a}_{i(t|t-1)}$ is the sum of conditional additive effects of all Q TLs from $t-1$ to t . $|\hat{a}_{i(t)}|$ is the sum of absolute values of additive effects at time t . $|\hat{a}_{i(t|t-1)}|$ is the sum of absolute values of conditional additive effects from $t-1$ to t .

$|\hat{a}_{i(t)}|$ 和 $|\hat{a}_{i(t|t-1)}|$ 分别说明理想的极端个体的穗干物质积累从初始时刻到 t 时刻所有 Q TL 的加性效应累加值和 $(t-1)$ 至 t 时段内所有 Q TL 表达的净加性效应累加值。理想的极端个体是指累积了所有增效基因的个体或累积了所有减效基因的个体。理想极端个体从 8 月 28 日到 9 月 27 日的基因效应都很大, 9 月 27 日时基因累积效应是 5.54g/株, 此时的极端个体穗重预测值分别为 21.56g/株和 10.48g/株, 与 DH 群体中观察到的极端个

体表型值有一些差异。增效基因和减效基因在DH 群体极端个体中的累积程度不同或基因间的上位性作用或环境等因素都有可能影响预测值与观察值之间的差异。从表中可以看出极端个体穗重基因从8月18日到9月17日的所有发育时段表达都较为活跃,说明抽穗扬花后穗干物质的积累是一个渐进的过程。比较亲本和极端个体与穗干物质积累有关的基因在水稻生长发育过程中表达情况,说明DH 群体中不同个体的基因表达的时序性和基因表达的效应是不同的。

3 讨论

研究作物数量性状的发育遗传,不仅是经典数量遗传分析必需的,而且有助于确定数量性状遗传变异表现的特定时期,从而为Q TL 作图和克隆提供理论依据。现代发育遗传研究表明,基因的表达有一定的时序性和选择性。借助分子标记连锁图和Q TL 定位技术,在分子水平研究特定发育时段内基因的表达,有助于揭示单个基因在性状发育过程中的作用模式,阐明性状的发育遗传规律和进化机制。非条件作图方法测得的某时刻控制性状的Q TL,只能解释此位点在该时刻以前所有基因表达的累积效应,无法准确了解该位点的基因在不同发育时段内的净表达效应^[6,16,17]。本研究采用的条件复合区间作图法,可对目标数量性状的发育动态进行Q TL 定位,能更深入地了解单个数量性状基因座位(Q TL)在性状发育过程中基因表达行为的时空模式。条件Q TL 分析能有效地检测到 $(t-1)$ 至 t 时段内Q TL 的表达,从而提供发育性状基因表达时空方式的信息。

纵观穗干物质积累的全过程,测到的条件Q TL 在8月28日、9月7日和9月17日分别有5个、3个和3个,但在测定末期只测到1个显著的条件Q TL,说明控制穗干物质积累的基因在8月18日至9月17日这一段时期内表达较为活跃。pdw 1-1、pdw 1-2、pdw 3-1、pdw 3-3 和pdw 8 等位点在穗干物质积累前期可测到Q TL,但在后期测不到;而pdw 1-3、pdw 3-2、pdw 4 和pdw 5 等位点在穗干物质积累前期没有测到Q TL,在后期可以测到。说明控制穗干物质积累的发育过程存在两组基因,一组基因控制稻穗谷粒内外颖的发育,另一组基因可能控制谷粒内容物的充实。

数量性状的遗传表达与发育阶段密切相关,存在基因表达的发育阶段性。目前的分子标记辅助选择主要用来选择抗病(虫)性状。水稻中已对稻螟蚁抗性基因、稻瘟病抗性基因、白叶枯病抗性基因、水稻半矮秆基因等进行了分子标记辅助选择^[11]。然而尚未见对数量性状进行分子标记辅助选择的报道。数量性状的形成涉及众多基因的调控和相互作用,还受到环境因素的影响。传统的Q TL 分析往往是对数量性状在测定末期的最终表型值进行定位,这种静态的Q TL 分析方法不能充分反映发育过程中基因的真实作用方式,也不能精确、完整地定位显著影响植株性状的众多Q TL。因而,基于最终表型值定位的Q TL 分子标记辅助选择,其有效性还有待商榷。本研究结合Q TL 作图和发育分析方法对数量性状进行动态Q TL 作图,检测到更多的数量性状位点,对分子标记辅助选择数量性状方法的改进具有重要的参考价值。如穗重在测定末期只能检测到3个非条件Q TL,而对其动态Q TL 分析中能发现14个数量性状位点与穗干物质积累有关。这说明仅仅依据对数量性状最终表型的Q TL 定位结果进行分子标记辅助选择是远远不够的。

分子数量遗传学的一个重要目标是分离和克隆数量性状的基因即Q TL,进而研究数量性状基因的结构和功能,最终应用基因工程的手段来操纵和改造Q TL。对目标数量性状进

行发育遗传学的深入研究是 QTL 克隆的基础性工作^[15]。本研究结果表明, 水稻穗重数量性状的基因在作物发育过程中以一定的时空方式动态表达。该研究结论有助于指导对 QTL 的分离和克隆。

参考文献

- [1] 何光华, 郑家奎. 不同发育时期水稻主茎增叶速度的双列分析[J]. 遗传, 1994, 16(6): 27~ 30
- [2] 朱 军, 季道藩, 许馥华. 陆地棉不同果枝节位开花和成铃遗传效应的分析[J]. 棉花学报, 1993, 5(1): 25~ 32
- [3] 朱 军. 复杂数量性状基因定位的混合模型方法(王连铮, 戴景瑞主编) [A]. 全国作物育种学术讨论会论文集 [C]. 北京: 中国农业科技出版社, 1998: 19~ 20
- [4] Atchley W R, J Zhu. Developmental quantitative genetics, conditional epigenetic variability and growth in mice [J]. Genetics, 1997, 147: 765~ 776
- [5] Basten C J, B S Weir, Z B Zeng. QTL Cartographer: A reference Manual and tutorial for QTL mapping [R]. Program in statistical genetics, Department of statistics, North Carolina State University, 1996
- [6] Cheverud J M, E J Routman, F A M Duarte, et al. Quantitative trait loci for murine growth [J]. Genetics, 1996, 142: 1305~ 1319
- [7] Guiderdoni E, E Galinato, J L Luistro, et al. Anther culture of tropical japonica \times indica hybrids of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Euphytica, 1992, 62: 219~ 224
- [8] Huang N, A Parco, T Mew, et al. RFLP mapping of isozymes, RAPD and QTLs for grain shape, brown planthopper resistance in a doubled haploid rice population [J]. Mol Breed, 1997, 3: 105~ 113
- [9] Lander E S, P Green, J A Abrahamson, 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] Lincoln S E, M J Daly, E S Lander. Mapping genes controlling quantitative traits using MAPMAKER/QTL 1 [M]. 2nd Edition, Whitehead Institute Technical Report, Whitehead Institute, Cambridge MA, 1993
- [11] Mohan M, S Nair, A Bhagwat, et al. Genome mapping, molecular markers and marker-assisted selection in crop plants [J]. Mol Breed, 1997, 3: 87~ 103
- [12] Paterson A H, E S Lander, J D Hewitt, et al. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms [J]. Nature, 1988, 335: 721~ 726
- [13] Price A H, A D Tomos. Genetic dissection of root growth in rice (*Oryza sativa* L.) II: mapping quantitative trait loci using molecular markers [J]. Theor Appl Genet, 1997, 95: 143~ 152
- [14] Xu Y B, Z T Shen. Diallel analysis of tiller number at different growth stages in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 1991, 83: 243~ 249
- [15] Xu Y B. Quantitative trait loci separating, pyramiding, and cloning [J]. Plant Breed Rev, 1997, 15: 85~ 139
- [16] Yan J Q, J Zhu, C X He, et al. Quantitative trait loci analysis for developmental behavior of tiller number in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 1998, 97: 267~ 274
- [17] Yan J Q, J Zhu, C X He, et al. Molecular dissection of developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Genetics, 1998, 150: 1257~ 1265
- [18] Zeng Z B. Precision mapping of quantitative trait loci [J]. Genetics, 1994, 136: 1457~ 1468
- [19] Zhu J. A analysis of conditional genetic effects and variance components in developmental genetics [J]. Genetics, 1995, 141: 1633~ 1639

QTL Mapping for Developmental Behavior of Panicle Dry Weight in Rice

He Cixin¹, Zhu Jun¹, Yan Juqiang¹, M ebrouk Benmoussa¹, Wu Ping²

(¹*Department of Agronomy, Zhejiang University, Hangzhou 310029;* ²*Department of Biological Science, Zhejiang University*)

Abstract: A population of 123 double haploid (DH) lines, derived from a cross between an indica variety IR64 and japonica variety Azucena was used in this study. The panicle dry weight at different stages was measured at 10-day intervals. Based on the rice genetic linkage map of 175 molecular markers, including RFLP, enzyme markers and RAPD, QTLs for the developmental behavior of panicle dry weight were determined dynamically using composite interval mapping method in combination with the conditional analysis method. The number of unconditional QTLs for panicle dry weight detected for time-dependent measure was 14. However, only 3 QTLs were detected at the final stage. Conditional QTL analysis of rice panicle dry matter accumulation could provide an insight into both spatial and temporal patterns of gene expression. By comparing the sum of QTL additive effects for parents with that for extreme ideal individuals, we found that the alleles of positive or negative gene effects were dispersed in various individuals. The result also indicates that two sets of genes might be involved in the process of panicle dry matter accumulation. The development of the husk of rice kernel, lemma and palea is determined by one set of genes, while that of the rice kernel content is controlled by the other set of genes.

Key words: Conditional QTL analysis; Developmental quantitative genetics; Rice; Panicle dry weight