

水稻叶挺长发育动态的 QTL 分析

何慈信¹ 朱 军¹ 严菊强¹ Mebrouk Benmoussa¹ 吴 平²

(¹ 浙江大学 农学系, 浙江 杭州 310029; E-mail: cxhe@zju.edu.cn; ² 浙江大学 生物科学系, 浙江 杭州 310029)

QTL Mapping for Developmental Behaviour of Leaf Sheath Height in Rice

HE Ci-xing¹, ZHU Jun¹, YAN Ju-qiang¹, Mebrouk BENMOUSSA¹, WU Ping²

(¹ Department of Agronomy, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China; E-mail: cxhe@zju.edu.cn; ² Department of Biological Science, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract: The DH population, derived from a cross between an indica variety IR64 and a japonica variety Azucena was analyzed, by using conditional composite interval mapping method, to identify QTLs for the developmental behaviour of leaf sheath height. The unconditional QTLs were detected affecting time-dependent measures. The contribution to phenotypic variation explained by unconditional QTL is increasing gradually and reaches the peak of 90% at the final stage. Conditional QTL analysis showed that the gene expression at the loci *Hls* 1-2, *Hls* 3-3, *Hls* 2 and *Hls* 4 was quite active at the intervals from 18 August to 7 September and from 7 September to 17 September. This is unanimous to the date of elongating and heading of DH population.

Key words: developmental behaviour; quantitative genetics; gene locus; rice; height of leaf sheath

摘 要: 采用条件复合区间作图法, 分析籼型品种 IR64 和粳型品种 Azucena 为亲本的 DH 群体, 对不同时期的叶挺伸长动态进行了 QTL 定位。检测到各时期影响叶挺长的非条件 QTLs。随着叶挺的伸长, 解释叶挺表型变异的所有非条件 QTLs 贡献率逐渐增加, 到测定末期 QTL 的贡献率达到 90.0%。条件 QTL 分析表明, *Hls* 1-2、*Hls* 3-3、*Hls* 2 和 *Hls* 4 等位点的基因表达, 在 8 月 18 日至 9 月 7 日和 9 月 7 日至 9 月 17 日两个时段较为活跃, 与 DH 群体的拔节盛期和抽穗盛期相吻合。

关键词: 发育动态; 数量遗传; 基因座位; 水稻; 叶挺长

中图分类号: Q943; S511.032

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2000)04-0193-06

开展数量性状发育遗传的研究, 无论对丰富遗传学理论还是对育种实践都有较大的价值。采用经典的数量遗传方法对小鼠、番茄、玉米、水稻、棉花等动植物的发育数量性状进行研究^[1~5], 发现在生长发育过程中这些性状的遗传特性是动态变化的, 这为揭示数量性状的发育遗传机理提供了有益的启示。运用 Zhu 提出的条件遗传方差和条件遗传效应的分析方法^[6], 研究数量性状的发育遗传动态, 能有效地检测出特定时段内基因表达的净遗传效应^[7]。饱和分子标记连锁图谱的建立, 能将多个数量性状剖分为离散的孟德尔因子, 从而确定数量性状基因座位 (quantitative trait loci, QTL) 的数目、单个 QTL 的位置及遗传效应^[8]。结合分子标记连锁图谱技术开展发育数量遗传研究, 能分析农艺性状不同

发育阶段 QTL 的动态变化和特定时段内基因的表达情况^[9]。

本研究以籼型品种 IR64 和粳型品种 Azucena 及以它们为亲本的 DH 群体 (123 个 DH 系) 为遗传材料, 利用水稻分子标记连锁图谱^[10], 采用 Zeng 提出的复合区间作图法^[11]和 Zhu 提出的条件遗传效应分析方法^[6], 对水稻叶挺长 (height of leaf sheath, Hls) 进行 QTL 定位, 以阐明水稻叶挺长在不同发育时期基因表达的规律, 并探讨运用分子标记辅助选择改良发育数量性状的可能性。

收稿日期: 1999-11-03; 修改稿收到日期: 2000-03-08。

基金项目: 国家自然科学基金重大项目 (39893350)。

第一作者简介: 何慈信 (1972—), 男, 硕士, 助教。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

DH 群体及其亲本来自国际水稻研究所 (IRRI)。DH 群体的构建详见 Guiderdoni 等^[12]的报道。选取典型的籼稻品种 IR64 和粳稻品种 Azucena 为亲本,对其杂种 F_1 进行花药培养,获得包括 135 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。

水稻分子标记连锁图谱由 IRRI 提供。图谱构建的具体方法见 Huang 等^[10]的报道。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 DH 群体的 146 个 RFLP 标记外加 8 个酶标记、14 个 RAPD 标记和 12 个其他标记,用 MAPMAKER^[13] 软件构建以 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 QTL 定位的基本要求。

1.2 农艺性状的调查

于 1996 年夏季将供试 DH 群体的 123 个株系及其亲本 IR64 和 Azucena 种植于浙江农业大学教学实验农场,随机区组设计,2 次重复。5 月 27 日播种,6 月 26 日移栽。7 月 19 日(返青后 2 周)开始每隔 10 d 在每个 DH 系及亲本小区内随机抽取 5 株(边行除外),测量从苗基部至最高叶耳处的高度,即叶挺长。

1.3 数据统计分析

将 DH 系内 5 株植株表型的均值用于统计分

析。基于 t 时刻的表型值 ($y_{(t)}$, 两次重复的均值)用复合区间作图法^[11]进行非条件 QTL 定位。所测出的非条件 QTL 的加性效应是发育初始时刻至 t 时刻基因表达的累积效应。

采用 Zhu^[6]提出的条件遗传效应值的统计分析方法,可以获得给定 ($t - 1$) 时刻表型值的 $y_{(t)}$ 时刻条件表型值 $y_{(t|t-1)}$ 。然后采用复合区间作图法进行条件 QTL 定位^[14]。条件 QTL 具有条件加性效应,其度量 ($t - 1$) $\rightarrow t$ 时段内基因表达的净加性效应。

不同发育阶段的非条件表型值和条件表型值运用 Basten 等^[15]的 QTL 作图软件 (QTL Cartography) V1. 1b 进行 QTL 定位。用似然比值 (LR value) 检验原假设 H_0 : 不存在 QTL 效应。如果 $LR \geq 9.49$ (P 值 ≤ 0.05) 或 $LR \geq 13.28$ (P 值 ≤ 0.01), 则接受备择假设 H_1 : 存在 QTL 效应。采用 MAPMAKER/QTL1. 1^[16] 中的多座位 QTL 模型估算归因于 QTL 的遗传变异对表型变异的贡献率。

2 结果与分析

2.1 表型值分析

DH 群体及其亲本在 8 个测定时期的叶挺长表型值列于表 1。从表 1 中可知,亲本间的最终叶挺长差异很大, Azucena 为高值亲本,达 118.50 cm, IR64 为低值亲本,仅 66.85 cm。两亲本的叶挺长在 8 月 18 日至 8 月 28 日和 9 月 7 日至 9 月 17 日这两个时段内伸长最快,这可能跟亲本在这两个时段内拔节和抽穗有关。由 DH 群体的均值和变异范围可推知 DH 群体的叶挺长存在着明显的超亲分离。由于 DH 群体各系之间的拔节期和抽穗期呈分离状态,因而 DH 群体叶挺长的平均高度增长最快的时

表 1 亲本及其 DH 群体各测定时期叶挺长的表型值

Table 1. Phenotypic values of measure-dependent height of leaf sheath for the parents and the DH population. cm

测定时期 Observed period (Month-day)	亲本 Parent		DH 群体 DH population			
	IR64	Azucena	均值 Mean	最小值 Minimum	最大值 Maximum	标准差 SD
07-19	16.20	18.00	16.19	11.00	22.00	2.09
07-29	17.00	21.00	17.54	13.00	24.00	2.09
08-08	22.30	28.50	23.17	16.60	33.00	2.93
08-18	28.83	36.00	29.31	19.30	45.80	4.90
08-28	41.35	69.50	45.45	23.00	88.80	12.13
09-07	52.20	88.50	62.60	30.50	110.00	16.12
09-17	66.50	113.00	77.75	42.00	129.30	17.68
09-27	66.85	118.50	83.44	47.00	130.00	18.79

表 2 各测定时期叶挺长数量性状基因座位的效应

Table 2. Identification of quantitative trait loci (QTLs) for the developmental behaviour of leaf sheath height.

cm

QTLs ¹⁾	标记区间 Marker interval	染色体 Chrom.	加性效应 ²⁾ Additive effect ²⁾	时期(月-日) Period (Month-day)									
				07-19	07-29	08-08	08-18	08-28	09-07	09-17	09-27		
<i>Hls</i> 1-1	RG532-W1	1	$a_{(t)}$				1.77**	5.48*	6.61**				
			$a_{(t-1)}$										
<i>Hls</i> 1-2	RZ730-RZ801	1	$a_{(t)}$			-1.35**	-2.17**	-3.76**	-8.31**	-11.98**	-14.61**		
			$a_{(t-1)}$		-0.26*				-2.34**	-5.0**	-1.92**		
<i>Hls</i> 2	Amy1A/C-RG95	2	$a_{(t)}$			1.12**		3.19**	5.5**	5.22**	5.28**		
			$a_{(t-1)}$		0.30*	0.64**		1.43*	1.5*				
<i>Hls</i> 3-1	RG104-RG348	3	$a_{(t)}$	0.56*	0.55*	0.63*							
			$a_{(t-1)}$	0.56*					-1.5*				
<i>Hls</i> 3-2	RZ574-RZ284	3	$a_{(t)}$								4.94**	2.15**	
			$a_{(t-1)}$								-6.28**	-4.53**	
<i>Hls</i> 3-3	CDO87-RG910	3	$a_{(t)}$			-1.18**	-1.85**	-4.10**	-6.24**				
			$a_{(t-1)}$			-0.64*							
<i>Hls</i> 4	RZ675-RG163	4	$a_{(t)}$		-0.88**	-1.12**	-2.07**	-4.63**	-4.65**		-6.71**	-7.85**	
			$a_{(t-1)}$			-0.39*	-0.69*				-2.22*		
<i>Hls</i> 6	RG648-RG424	6	$a_{(t)}$	-0.64*									
			$a_{(t-1)}$	-0.64*		0.7**							
<i>Hls</i> 7-1	RG511-RG477	7	$a_{(t)}$					-5.28**	-6.28**				
			$a_{(t-1)}$				-0.86*	-3.0**		3.99**	2.34**		
<i>Hls</i> 7-2	RZ337B-CDO497	7	$a_{(t)}$	0.58*									
			$a_{(t-1)}$	0.58*							-2.02*		
<i>Hls</i> 8-1	RZ617-RG978	8	$a_{(t)}$		0.65*								
			$a_{(t-1)}$				-0.88*	-1.96*					
<i>Hls</i> 8-2	AC5-RG418B	8	$a_{(t)}$										
			$a_{(t-1)}$				-0.93**	1.52*					
<i>Hls</i> 11	RZ638-RZ400	11	$a_{(t)}$									1.77*	
			$a_{(t-1)}$										
各测定时期 QTL 解释表型变异的贡献率 Contribution rate for phenotypic variation explained by QTL detected/%				25.3	26.6	70.6	61.6	66.6	74.4	82.9	90.0		

**、* 分别代表 1% 和 5% 的显著水平。

¹⁾QTL 的名称: “*Hls*” 表示性状名字, 紧接着的数字是染色体编号, “-1/2...” 代表一条染色体上多个 QTL 的序列编号。²⁾ $a_{(t)}$ 表示影响水稻叶挺长的 QTL 在发育初始时刻 $\rightarrow t$ 时刻的累加加性效应值, $a_{(t-1)}$ 表示影响水稻叶挺长的 QTL 在 $(t-1) \rightarrow t$ 特定时段内基因表达的加性效应值。

¹⁾QTL name: “*Hls*” presents trait name; the subsequent number is chromosome name; “-1/2...” is serial number of the QTL on the same chromosome. ²⁾ $a_{(t)}$ is the cumulative additive effects of QTL affecting significantly height of leaf sheath in rice from initial time to time t . $a_{(t-1)}$ is the additive effects of QTL expressed at time $t-1$ to t . **, * Significant at the $P < 1\%$ and $P < 5\%$ levels, respectively.

期在 8 月 18 日至 9 月 17 日连续 3 个时段内, 平均每天增高 1.5 cm 左右。

2.1 QTL 基因定位

从影响各测定时期叶挺长的 QTLs (表 2) 看, 控制最终叶挺长的 4 个非条件 QTLs 分别定位在第 1 染色体的 RZ730-RZ801 标记区间 (*Hls* 1-2)、第 2 染色体的 Amy1A/C-RG95 标记区间 (*Hls* 2)、第 3 染色体的 CDO87-RG910 标记区间 (*Hls* 3-3) 和第 4 染色体的 RZ675-RG163 标记区间 (*Hls* 4)。这些位点在多数测定时期能检测到非条件 QTL, 且有较高的 LR 值和加性效应值, 因而可称为主效 QTL (表 2)。在 *Hls* 2 位点促进叶挺长的等位基因来自 Azu-

cena, 另外 3 个位点的等位基因则来自 IR64。这 4 个主效 QTL 的位置跟 Yan^[9] 定位的影响株高的 QTL 位置相同或非常接近。除上述 4 个主效 QTL 外, 在一个或几个测定时期还测到其他一些显著影响叶挺长的非条件 QTL (表 2)。在测定早期, *Hls* 3-1、*Hls* 6、*Hls* 7-2 和 *Hls* 8-1 等位点测到了非条件 QTL, 其中 *Hls* 3-1 位点在连续 3 个测定时期, 其他的位点只在 1 个测定时期测到非条件 QTL; 位点 *Hls* 1-1 和 *Hls* 7-1 连续 2 个或 3 个测定时期测到非条件 QTL, 上述的 6 个位点在后期都没有测到非条件 QTL。

上述结果表明, 在各测定时期检测到的显著影

响叶挺长的非条件 QTL 数目比最终时刻检测的要多;各测定时期检测到的非条件 QTL 数目和加性效应值的差异揭示了控制性状表现的基因(QTL)在不同发育时期的表达是不同的。除 8 月 18 日外,随着叶挺的伸长,解释叶挺表型变异的所有非条件 QTLs 贡献率逐渐增加(表 2),到测定末期 QTLs 的贡献率达到 90.0%。这说明随机残差(包括环境误差、抽样误差或其他遗传效应)对叶挺长的影响随时间推移而逐渐减弱。8 月 18 日的贡献率较前后两个时期都低,可能与该时期对环境较敏感或抽样误差较大等原因有关。

条件 QTL 定位分析有助于从分子水平深入地研究基因在水稻生长发育过程中的时序性表达。采用 Zhu^[6]的条件分析方法和 Zeng^[11]的复合区间作图法定位了给定($t-1$)时刻表型值, t 时刻显著影响叶挺伸长的 12 个条件 QTLs(表 2)。其中 *Hls* 3-3 和 *Hls* 11 两个位点只能在 1 个测定时期,而其他位点则能在 2 个或 2 个以上测定时期测到显著的条件 QTLs。*Hls* 1-2 位点在 7 月 19 日至 7 月 29 日时段、从 8 月 28 日到 9 月 27 日测到显著影响叶挺长的条件 QTLs,说明 *Hls* 1-2 位点的基因在这 4 个测定时段均有新的表达。*Hls* 2、*Hls* 3-2、*Hls* 4、*Hls* 7-1、*Hls* 8-1、*Hls* 8-2 等位点的基因表达与 *Hls* 1-2 位点相似,能在 2 个连续的测定时段持续表达。在 *Hls* 7-1 位点,分别在叶挺长测定中期(8 月 8 日至 8 月 28 日)和测定末期(9 月 7 日至 9 月 27 日)测得条件 QTLs,但他们的效应值方向相反,在测定中期该位点的 IR64 等位基因降低叶挺长,而测定后期来自

Azucena 的等位基因则促进叶挺长伸长。*Hls* 1-2 位点在 7 月 28 日、9 月 7 日、9 月 17 日、9 月 27 日均能测到显著的条件 QTLs。说明该位点的基因在 7 月 18 日至 7 月 28 日时段开始表达,8 月 28 日至 9 月 7 日时段基因又有新的表达,持续表达至 9 月 27 日。8 月 8 日以后测到的 QTL 的非条件加性效应值由于新基因表达的累积也不断增大,其值从 -1.35 cm 增加到 -14.61 cm。*Hls* 2 和 *Hls* 4 位点的基因表达行为与 *Hls* 1-2 位点相似。

前面已提到过,*Hls* 7-1 位点在 8 月 18 日和 8 月 28 日测到显著的条件效应方向为负的条件 QTL,9 月 17 日和 9 月 27 日效应方向相反的基因表达抵消了前期该位点的基因表达效应,因而在 9 月 17 日和 9 月 27 日在该位点没有测到显著的非条件 QTLs。条件 QTLs 的定位解释了在不同发育阶段影响叶挺长非条件 QTL 变化原因。从 QTLs 的数目和条件效应值在叶挺长不同测定时期的动态变化来看,说明 8 月 18 日→9 月 7 日和 9 月 7 日→9 月 17 日两个时段内的基因表达较为活跃,这跟 DH 群体的拔节盛期和抽穗盛期是相吻合的。

表 3 给出了各测定时期 DH 群体的叶挺长均值和影响叶挺长的 QTL 加性效应总和。 $\Sigma \hat{a}_{i(t)}$ 是亲本叶挺在 t 时刻所有 QTL 的加性效应累加值,而 $\Sigma \hat{a}_{i(t-1)}$ 则是 $(t-1) \rightarrow t$ 时段内所有 QTLs 表达的净加性效应累加值。例如 $\Sigma \hat{a}_{i(08-28)}$ 是 8 月 28 日测到的 6 个非条件 QTL 效应值(5.48、 -3.76 、3.19、 -4.10 、 -4.63 和 -5.28)的总和; $\Sigma \hat{a}_{i(08-28|08-18)}$ 是 8 月 18 日→8 月 28 日时段的 4 个条件 QTL 效应值

表 3 各测定时期 DH 群体的叶挺长均值和影响叶挺长的 QTL 加性效应总和

Table 3. The mean of measure-dependent height of leaf sheath for DH population and the sum of additive effects for QTL.

cm

时期 Period(Month-Day)	均值 Mean	$\Sigma \hat{a}_{i(t)}$	$\Sigma \hat{a}_{i(t-1)}$	$ \Sigma \hat{a}_{i(t)} $	$ \Sigma \hat{a}_{i(t-1)} $
07-19	16.19	0.50	0.50	1.78	1.78
07-29	17.54	0.32	0.04	2.08	0.56
08-08	23.17	-2.53	0.31	5.40	2.37
08-18	29.31	-4.32	-3.36	7.86	3.36
08-28	45.45	-9.10	-2.01	26.44	7.91
09-07	62.60	-13.37	-2.34	37.59	5.34
09-17	77.75	-19.75	-0.31	30.19	18.17
09-27	83.44	-21.71	2.57	32.27	6.41

$\Sigma \hat{a}_{i(t)}$ - QTL 在发育初始时刻→ t 时刻的累加加性效应的总和; $\Sigma \hat{a}_{i(t-1)}$ - QTL 在 $(t-1) \rightarrow t$ 特定时段的净加性效应总和; $|\Sigma \hat{a}_{i(t)}|$ - QTL 在发育初始时刻→ t 时刻的累加加性效应的绝对值总和; $|\Sigma \hat{a}_{i(t-1)}|$ - QTL 在 $(t-1) \rightarrow t$ 特定时段的净加性效应绝对值总和。

$\Sigma \hat{a}_{i(t)}$ - the sum of the cumulative additive effects of all QTLs from the initial to time t ; $\Sigma \hat{a}_{i(t-1)}$ - the sum of the net additive effects of all QTLs expressed in specific interval from time $t-1$ to t ; $|\Sigma \hat{a}_{i(t)}|$ - the sum of the absolute cumulative additive effects of all QTLs from the initial to time t ; $|\Sigma \hat{a}_{i(t-1)}|$ - the sum of the absolute net additive effects of all QTLs expressed in specific interval from time $t-1$ to t .

(1.43、-3.0、-1.96 和 1.52) 的总和。从表 3 可知, 亲本 IR64 叶挺长的 QTL 效应在发育过程中是不断累积的, 9 月 27 日 IR64 的所有 QTL 加性效应总和是 -21.71 cm, 说明此时亲本的叶挺长比 DH 群体均值矮 21.71 cm。从表 3 可知, 亲本叶挺长的基因发育时段内的表达净效应在其生长过程中是动态变化的。 $\sum |A_{i(t)}|$ 是理想的极端个体(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)的叶挺从初始时刻至 t 时刻所有 QTL 的加性效应累加值, $\sum |A_{i(t-1)}|$ 是 $(t-1) \rightarrow t$ 时段内所有 QTL 表达的净加性效应累加值。 $\sum |\hat{a}_{i(08-28)}|$ 是 8 月 28 日时的 6 个非条件 QTL 效应值的绝对值总和; $\sum |\hat{a}_{i(08-28|08-18)}|$ 是 8 月 18 日 \rightarrow 8 月 28 日时段 4 个条件 QTL 效应值绝对值总和。极端个体的叶挺长预测值($\mu \pm \sum |\hat{a}_i|$) 分别为 115.71 cm 和 51.17 cm。极端个体叶挺长的基因表达净加性效应在其生长过程中的变化规律与亲本不一致。极端个体在 9 月 7 日 \rightarrow 9 月 17 日时段的基因表达净效应达到 18.17 cm, 说明该时段对最终叶挺长的贡献最大, 即抽穗时叶挺长伸长幅度最大。

3 讨论

传统的数量遗传研究方法估计的特定发育阶段的净遗传效应是所有位点基因表达的累加效应^[6,7], 无法剖分单个位点基因的效应。Cheverud 等^[17]用非条件区间作图法定位在发育过程中控制小鼠体重的 QTL, 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, 但无法知晓基因的真实作用方式。Price 和 Tomos 的研究表明^[18], 位于第 6 染色体上控制水稻根长的 QTLs, 在一个时期未测到, 其余发育时期都能测到显著的 QTL 效应, 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 QTLs 只能解释在该时刻以前所有基因表达的累积效应。

本研究结合 Zhu^[6]的条件遗传效应分析方法以及 Zeng^[11]的复合区间作图法, 能更深入地了解单个数量性状基因座位(QTL)在性状发育过程中基因表达行为的时空模式。条件 QTL 分析能有效地检测到 $(t-1) \rightarrow t$ 时段内 QTL 的表达, 提供发育性状基因表达时空方式的信息。在对叶挺长的 QTL 定位中发现, 4 个在大多数测定时期都能检测到的主效 QTL(表 2), 如果未与条件 QTLs 分析结果比

较, 只能得出一个简单的结论, 即控制叶挺长的基因几乎在所有发育时期都有表达。然而, 条件 QTL 分析发现这 4 个位点在叶挺生长过程中基因表达的时序是不同的。例如, *Hls* 1-2 和 *Hls* 3-3 位点在 8 月 8 日以后的所有测定时期都能测到非条件 QTLs, 条件 QTL 分析表明 *Hls* 1-2 位点在测到非条件 QTL 效应($a_{(08-08)}$)以前(7 月 18 日至 7 月 28 日)已经开始表达, 在 8 月 28 日后又重新表达, 并一直延续到 9 月 27 日。8 月 28 日以后基因的重新表达跟水稻 DH 群体的拔节和抽穗是相一致的。*Hls* 1-2 位点和矮秆基因 *sd-1* 位于同一染色体区段, 条件 QTL 分析揭示的该位点基因的表达行为与汤日圣等^[19]提出的矮生性基因在水稻一生各发育时期都表达的研究结论不一致。而 *Hls* 3-3 位点的条件 QTL 只在 7 月 28 日至 8 月 8 日时段内测到。*Hls* 2 位点的基因在 7 月 18 日至 7 月 28 日时段内开始表达, 在 7 月 28 日至 8 月 8 日时段继续表达, 然后 8 月 8 日至 8 月 18 日时段保持沉默, 到 8 月 18 日至 8 月 28 日重新开始表达, 延续表达至 9 月 7 日, 在测定后期该位点的基因又保持沉默。*Hls* 4 位点的基因表达也是相似的模式。因而发育过程中基因表达的时序和位置都是不同的。条件 QTL 分析对于了解单个基因的净遗传效应的动态表达是一种非常有效的方法。

分子标记辅助选择的基础工作就是寻找与目标性状紧密连锁的分子标记。如果存在分子标记连锁图, 即可进行 QTL 定位, 检测控制重要农艺性状的基因, 然后根据与目标基因紧密连锁的分子标记进行分子标记辅助选择。基于最终数量性状表型值进行的静态 QTL 分析方法不能充分反映发育过程中基因的真实作用方式, 也就不能精确、完整地定位影响植株性状的所有 QTLs。本研究关于发育数量性状的 QTL 定位结果, 对改进分子标记辅助选择数量性状的策略和选择效率具有重要的指导意义。如叶挺长在测定末期只能检测到 4 个非条件 QTLs, 而对叶挺长的动态 QTL 分析中发现, 在整个发育过程中有 13 个数量性状位点与叶挺伸长有关。这说明, 仅依据对数量性状最终表现的 QTL 定位, 不能有效地进行分子标记辅助选择育种。

参考文献:

- growth in mice[J]. *Genetics*, 1984, 107: 79~101
- 2 Kheiralla A I, Whittington W J. Genetic analysis of growth in tomato: the F₁ generation[J]. *Ann Bot*, 1962, 26: 489~504
- 3 吴国海. 玉米几个数量性状在不同发育阶段的基因效应分析[J]. *遗传学报*, 1987, 14(5):363~369
- 4 Xu Y B, Shen Z T. Diallel analysis of tiller number at different growth stages in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Theor Appl Genet*, 1991, 83: 243~249
- 5 朱 军, 季道藩, 许馥华. 陆地棉花铃动态的遗传分析[A]. 见: 中国棉花学会等. 国际棉花学术讨论会文集[C]. 北京: 中国农业科技出版社, 1993. 294~302
- 6 Zhu J. Analysis of conditional genetic effects and variance components in developmental genetics[J]. *Genetics*, 1995, 141: 1633~1639
- 7 Atchley W R, Zhu J. Developmental quantitative genetics, conditional epigenetic variability and growth in mice[J]. *Genetics*, 1997, 147: 765~776
- 8 Paterson A H, Lander E S, Hewitt J D, *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
- 9 Yan J Q, Zhu J, He C X, *et al.* Molecular dissection of developmental behaviour of plant height in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Genetics*, 1998, 150:1257~1265
- 10 Huang N, Parco A, Mew T, *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
- 11 Zeng Z B. Precision mapping of quantitative trait loci [J]. *Genetics*, 1994, 136: 1457~1468
- 12 Guiderdoni E, Galinato E, Luistro J, *et al.* Anther culture of tropical japonica × indica hybrids of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Euphytica*, 1992, 62: 219~224
- 13 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
- 14 朱 军. 复杂数量性状基因定位的混合模型方法[A]. 见: 王连铮, 戴景瑞. 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
- 15 Basten C J, Weir B S, Zeng Z B. QTL Cartographer: A reference manual and tutorial for QTL mapping[R]. Program in statistical genetics, Department of statistics, North Carolina State University, 1996
- 16 Lincoln S E, Daly M J, Lander E S. Mapping genes controlling quantitative traits using MAPMAKER/QTL1. 1[R]. 2nd Edition. Whitehead Institute Technical Report. Cambridge MA: Whitehead Institute, 1993
- 17 Cheverud J M, Routman E J, Duarte F A M, *et al.* Quantitative trait loci for murine growth[J]. *Genetics*, 1996, 142: 1305~1319
- 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[J]. *Theor Appl Genet*, 1997, 95: 143~152
- 19 汤日圣, 张远海, 张金渝, 等. 矮秆基因对水稻性状控制的机理探讨[J]. *中国农业科学*, 1991, 24(2):51~56