

不同环境条件下稻米透明度的发育遗传分析

石春海¹, 吴建国¹, 樊龙江¹, 朱 军¹, 吴 平²

(1. 浙江大学农学系 杭州 310029 2. 浙江大学生物科学系 杭州 310029)

摘要 采用条件和非条件数量遗传分析方法,研究了不同环境条件下籼稻稻米透明度的发育遗传规律。稻米4个发育时期两年数据的分析结果表明,开花受精后第8~21天的灌浆中期和后期遗传效应表达对稻米透明度的影响最大。控制稻米透明度性状表现的三倍体胚乳核基因、细胞质基因和二倍体母体植株核基因效应在不同环境下存在着表达水平上的差异。条件遗传分析的结果还表明一些遗传效应存在着发育时期间断表达的现象。基因加性效应和细胞质效应以及相应的环境互作效应在稻米透明度性状发育中起着主要作用,选择可以取得良好的改良效果。浙南3号和1391等亲本可以提高后代的稻米透明度。

关键词 籼稻 稻米品质 稻米透明度 发育遗传 遗传效应

中图分类号:Q75 文献标识码:A 文章编号:0379-417X(2002)01-0056-06

Developmental Genetic Analysis for Transparency of Rice (*Oryza sativa* L.) at Different Environments

SHI Chun-Hai¹, WU Jian-Guo¹, FAN Long-Jiang¹, ZHU Jun¹, WU Ping²

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

Abstract: The developmental behavior of gene expression for transparency of rice (TR) was analyzed from two-year experimental data at different filling stages by using both conditional and unconditional analysis methods for quantitative traits of seeds in cereal crops. It was revealed that the gene expression was most active for the performance of TR at the middle and late filling stages (8~21d after flowering). The differences of expression at different environments for triploid endosperm nuclear genes, cytoplasmic genes and diploid maternal plant nuclear genes were found for the performance of TR. The phenomena of which some genetic effects were spasmodically expressible were detected among filling stages of rice. Because of the higher additive and cytoplasmic effects along with their interaction effects for TR at the filling stages, the better improving effects for this trait could be expected by selection in rice breeding. Some parents such as Zhenan 3 and 1391 were better than others for improving TR.

Key words: *indica* rice (*Oryza sativa* L.); rice quality; transparency of rice; developmental genetics; genetic effects

水稻是我国的主要粮食作物之一,消费者一般喜欢购买垩白小、透明度高外观品质好的稻米。深入了解稻米品质性状的遗传机理,是探寻提高稻

米品质途径的前提。

发育遗传学认为,个体的发育过程是一系列基因按一定时空顺序被激活或抑制的有序表达过

收稿日期 2001-02-29,修订日期 2001-08-20

基金项目 浙江省自然科学基金(No. 398265) 国家自然科学基金重点项目(No. 39830250)和浙江省科技厅“十五”水稻育种重点攻关项目资助 [National Natural Science Foundation of China(No. 39830250), Zhejiang Provincial Natural Science Foundation of China(No. 398265) and the Science and Technology Office of Zhejiang Province for Rice Breeding]

程^[1-4]。植物基因表达具有发育阶段特异性,现已被一些实验所证实^[4-12]。由于水稻种子的生长发育除了会受到本身遗传物质的控制外,同时还受到外界环境条件的影响,不同地点或年份间环境条件的变化可能会导致稻米不同灌浆时期遗传效应表达方式或程度的差异。但目前稻米品质性状遗传研究主要是采用稻米胚乳性状的最终表型值或单一环境下不同发育时期的表型值进行研究,对于不同环境条件下稻米胚乳性状的发育遗传机理了解甚少^[13]。此外,稻米品质性状的表现也会同时受到胚乳、细胞质和母体等遗传体系基因效应的影响^[14-20],有必要深入研究不同环境条件下这些遗传体系在各个灌浆时期的遗传效应表达差异。

本实验旨在通过不同环境条件下整个稻米灌浆过程中遗传效应表达的动态遗传规律研究,明确稻米不同发育时期的遗传效应差异和基因型与环境(年份)互作效应对透明度发育动态的影响;同时研究不同环境条件下三倍体胚乳、细胞质和二倍体母体植株等遗传体系的基因效应表达差异以及预测杂交亲本在稻米不同发育时期的遗传效应值,为水稻遗传改良进一步提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 植物材料

实验材料为生育期相近、稻米透明度性状差异较大的7个早粳不育系(浙协2号、协青早、浙南3号、珍汕97、冈朝1号、V20、作5)和相应的保持系以及5个早粳恢复系(T49、测早2-2、26715、102、1391)。

1.2 实验设计

1997年采用不完全双列杂交交配设计,以上述不育系和恢复系配制杂交组合(7×5)。1998和1999年早季将亲本和F₁种植于浙江大学实验农场,两年均为3月30日播种、4月30日移栽,单本插,行株距为20×20cm。各小区种36株,2次重复,随机区组设计。水稻开花期间在各小区中间16株F₁或亲本植株的稻穗上标记当日开花受精的自交(F₂)或亲本种子(每穗30粒左右),每隔7天收获不同灌浆时期的种子(0→t,分别为开花受精后到稻米灌浆第7、14、21和28天)。在开花期同时获得稻米4个灌浆时期的当代杂交F₁种子。全部种子晒干后用微型精米机碾成精米,置干燥器内平衡水分3个月,利

用浙江农科院生产的数字式透明度测定仪测定不同发育时期亲本、F₁和F₂的稻米(约5~10克)透明度,各样品测定3次。根据稻米灌浆进程,大致可把开花受精后整个稻米发育过程分为灌浆始期(开花后第1~7天)、中期(8~14天)、后期(15~21天)和成熟期(22~28天)4个发育时期(t)。

1.3 统计分析方法

采用包括胚乳、细胞质和母体等不同遗传体系基因效应和环境互作效应的数量性状遗传模型^[21-23]、发育遗传模型^[24]以及相应的统计分析方法,分析稻米透明度性状的两年资料。采用AUP法预测各项条件和非条件遗传效应分量^[25-26],其中利用非条件分析方法获得的t灌浆时期遗传效应值是指从种子开花受精到t灌浆时期(0→t)全部遗传效应表达的累积遗传效应总量,而利用条件分析方法获得的净遗传效应是指从开花后某一灌浆时期(t-1)到下一灌浆时期(t)这一特定灌浆时间段中遗传效应的表达量。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、协方差分量和遗传效应估计值的标准误。所有数据的运算和分析采用C语言编写的软件^[27]在PC微机上完成。

2 结果与分析

2.1 不同发育时期稻米透明度的非条件遗传效应分析

表1结果表明,多数遗传主效应和环境互作效应已达极显著水平,故三倍体胚乳、细胞质和二倍体母体植株等不同体系的遗传主效应以及环境互作效应均会明显影响稻米不同灌浆时期的透明度性状。其中以稻米灌浆中期的遗传效应表达量为最大,其次为灌浆后期和成熟期。由此可见,控制稻米透明度表现的遗传效应表达在不同灌浆时期有着较大差异。

遗传主效应分量主要表现为随稻米灌浆时期的延后而增加,环境互作效应分量则表现为以灌浆中后期为主。由于稻米4个发育时期的遗传主效应($V_G = V_A + V_D + V_C + V_{Am} + V_{Dm}$)和环境互作效应($V_{GE} = V_{AE} + V_{DE} + V_{CE} + V_{AmE} + V_{DmE}$)方差总量分别占遗传方差总量($V_G + V_{GE}$)的12.0%、37.3%、46.4%、77.3%和88.0%、62.7%、53.6%、22.7%,故前3个灌浆时期透明度性状的表现是以环境互作效应为主,成熟期则表现为以遗传主效应

表1 稻米不同发育时期透明度的非条件方差分量估计值

Table 1 Estimates of unconditional variance components for transparency of rice at different development stages in *indica* rice ($\times 10^{-1}$)

参数 Parameter	稻米发育时期 Developmental stages of rice			
	7d	14d	21d	28d
遗传方差 $V_{\alpha(t)}$				
胚乳加性方差 $V_{A(t)}$	0.000	0.169**	0.190**	0.218**
胚乳显性方差 $V_{D(t)}$	0.011**	0.024**	0.036**	0.000
细胞质方差 $V_{C(t)}$	0.025**	0.000	0.000	0.100**
母体加性方差 $V_{Am(t)}$	0.000	0.173**	0.174**	0.296**
母体显性方差 $V_{Dm(t)}$	0.022**	0.031**	0.000	0.044**
环境互作方差 $V_{GE(t)}$				
胚乳加性 \times 环境互作方差 $V_{AE(t)}$	0.143**	0.204**	0.037**	0.000
胚乳显性 \times 环境互作方差 $V_{DE(t)}$	0.026**	0.034**	0.036**	0.036**
细胞质 \times 环境互作方差 $V_{CE(t)}$	0.070**	0.168**	0.240**	0.111**
母体加性 \times 环境互作方差 $V_{AmE(t)}$	0.163**	0.210**	0.112**	0.000
母体显性 \times 环境互作方差 $V_{DmE(t)}$	0.027**	0.052**	0.036**	0.046**
加性协方差 $C_{A \cdot Am(t)}$	0.000	-0.034	-0.065	-0.105
显性协方差 $C_{D \cdot Dm(t)}$	-0.013	0.001	0.000	0.000
加性 \times 环境互作协方差 $C_{Am \cdot AmE(t)}$	-0.061	-0.018	-0.438	0.000
显性 \times 环境互作协方差 $C_{DE \cdot DmE(t)}$	0.005*	-0.041	-0.001	-0.005
机误方差 V_e	0.001**	0.002**	0.001**	0.002**

* 和 ** 分别为达到 0.05 和 0.01 显著水平。* and ** significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively

为主。说明稻米灌浆始期时透明度的表现还不充分,此时与透明度表现有关的遗传效应表达量也较少。随着中后期灌浆速度的加快,遗传效应表达量明显增加。成熟期时总的遗传效应表达量虽已稍有下降,但此时的遗传效应表达在不同环境中最为稳定,环境变化的影响较小。

不同遗传体系表达的遗传主效应方差分量还表明,灌浆始期是以细胞质主效应为主($V_C/V_G = 43.6\%$)。灌浆中期和成熟期以母体主效应为主[($V_{Am} + V_{Dm}$)/ V_G 分别为 51.4% 和 51.7%],而灌浆后期则表现为以胚乳主效应最为明显[($V_A + V_D$)/ $V_G = 56.6\%$];环境互作效应方差分量也表明灌浆始期和中期的遗传效应是以母体互作效应为主[($V_{AmE} + V_{DmE}$)/ V_{GE} 分别为 44.2% 和 39.2%],而灌浆后期和成熟期则表现为以细胞质互作效应为主($V_{CE}/V_{GE} = 51.9\%$ 和 57.8%)。在与育种有关的遗传效应中,除了灌浆始期的遗传主效应外,其他灌浆时期的遗传主效应和环境互作效应均表现为以加性效应($V_A + V_{Am} + V_{AE} + V_{AmE}$)和细胞质效应($V_C + V_{CE}$)为主。由于基因的加性效应和细胞质效应在世代之间均能得到稳定的传递,故稻米透明度性状可以在低世代时开始加以选择。稻米灌浆始期的显性 \times 环境互作协方差已达显著水平($C_{DE \cdot DmE} = 0.005^*$),说明

三倍体胚乳显性与二倍体母体植株显性互作效应在灌浆始期的作用方向相同,表现为同时增加该发育时期的稻米透明度。

2.2 不同发育时期稻米透明度的条件遗传效应分析

条件方差分析结果表明(表2),胚乳、细胞质或母体植株中控制透明度性状表现的遗传效应在稻米多数发育时期均有新的表达。除了稻米成熟期中基因新表达的条件遗传主效应较大外[($V_{\alpha(t(t-1))}/(V_{\alpha(t(t-1))} + V_{GE(t(t-1))}) = 65.4\%$),之前3个灌浆时期中均是以条件环境互作效应为主[($V_{CE(t(t-1))}/(V_{\alpha(t(t-1))} + V_{CE(t(t-1))}) = 55.4\% \sim 88.1\%$],说明成熟期之前基因效应的表达更易受到环境条件变化的影响。由于稻米灌浆中期和后期控制透明度表现的净遗传效应要明显大于其他发育时期,故开花后第8~21天是控制透明度性状的微效多基因被激活表达最为活跃的时期。一些遗传效应存在着发育时期间断表达的现象,如与细胞质主效应有关的基因在灌浆始期表达后,以后几个灌浆时期中均未发现有新的表达,在表1成熟期中测到的非条件细胞质主效应是灌浆始期细胞质基因重新表达的结果;灌浆后期测到的非条件胚乳显性效应、胚乳或母体加性互作效应也是在灌浆始期和(或)中期表达基因继续发挥作用的后续效应。

表 2 籼稻稻米不同发育时期透明度的条件方差分量估计值

Table 2 Estimates of conditional variance components for transparency of rice (TR) at different development stages in *indica* rice

参数 Parameter	稻米发育时期 Developmental stages of rice			
	7d 0d $\times 10^{-1}$	14d 7d $\times 10^{-1}$	21d 14d $\times 10^{-1}$	28d 21d $\times 10^{-1}$
条件遗传方差 $V_{A(t t-1)}$				
胚乳加性方差 $V_{AE(t t-1)}$	0.000	0.226**	0.206**	0.153**
胚乳显性方差 $V_{DE(t t-1)}$	0.011**	0.014**	0.000	0.035**
细胞质方差 $V_{CE(t t-1)}$	0.025**	0.000	0.000	0.000
母体加性方差 $V_{Am(t t-1)}$	0.000	0.000	0.108**	0.189**
母体显性方差 $V_{Dm(t t-1)}$	0.022**	0.040**	0.000	0.043**
条件环境互作方差 $V_{GE(t t-1)}$				
胚乳加性 \times 环境互作方差 $V_{AEG(t t-1)}$	0.143**	0.338**	0.000	0.000
胚乳显性 \times 环境互作方差 $V_{DEG(t t-1)}$	0.026**	0.048**	0.264**	0.034**
细胞质 \times 环境互作方差 $V_{CEG(t t-1)}$	0.070**	0.143**	0.106**	0.113**
母体加性 \times 环境互作方差 $V_{AmE(t t-1)}$	0.163**	0.203**	0.000	0.027**
母体显性 \times 环境互作方差 $V_{DmE(t t-1)}$	0.027**	0.054**	0.020**	0.048**
加性协方差 $V_{A \cdot Am(t t-1)}$	0.000	0.000	-0.175	-0.019
显性协方差 $C_{D \cdot Dm(t t-1)}$	-0.013	0.008**	0.000	0.000
加性 \times 环境互作协方差 $C_{Am \cdot AmE(t t-1)}$	-0.061	0.009	0.000	0.000
显性 \times 环境互作协方差 $C_{DE \cdot DmE(t t-1)}$	0.005*	-0.005	0.433	-0.009
机误方差 $V_{\epsilon(t t-1)}$	0.001**	0.002**	0.001**	0.002**

* 和 ** 分别为达到 0.05 和 0.01 显著水平。* and ** significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively

不同遗传体系基因效应的条件遗传方差表明, 稻米灌浆始期基因效应的表达分别是以条件细胞质主效应和母体互作效应为主, 成熟期则分别以条件母体主效应和细胞质互作效应为主。虽然灌浆后期遗传效应的表达仍以条件胚乳主效应为主, 但条件胚乳互作效应已成为主要互作效应分量。稻米灌浆中期基因效应的表达与非条件遗传分析的结果有明显不同, 其中非条件遗传分析结果表明此时是以母体主效应和母体互作效应为主, 而条件遗传分析方法则发现是以条件胚乳主效应和胚乳互作效应为主, 说明在灌浆中期新表达的遗传效应主要是来自于三倍体胚乳核基因。表 2 结果还表明, 除了灌浆始期透明度性状的条件显性互作协方差达显著水平外 ($C_{DE \cdot DmE(t|t-1)} = 0.005^*$), 灌浆中期的条件显性协方差也已达到极显著水平 ($C_{D \cdot Dm(t|t-1)} = 0.008^{**}$), 揭示了这两个发育时期中胚乳核基因新表达的净显性互作效应或净显性主效应对稻米透明度的影响与母体植株的影响有密切关系, 且两者方向相同。

2.3 亲本稻米透明度不同发育阶段的遗传效应分析

不同遗传体系所产生的遗传效应在不育系和恢复系亲本间以及稻米发育过程中有着较大差异。母本不育系在稻米发育过程中透明度性状的胚乳加性

主效应 (A) 是以正值为主, 母体加性主效应 (Am) 则表现为以负值为主, 而父本恢复系中 A 是以负值为主, Am 则表现为提高后代透明度的正值 (表 3)。细胞质遗传主效应 (C) 的表现因灌浆时期而异, 母本和父本的 C 在灌浆始期和成熟期总体上表现相反, 对稻米透明度性状的表现具有不同的作用。

遗传主效应和互作效应预测值表明各亲本在不同的稻米灌浆时期有着较大的差异, 有些亲本在年份间或发育时期间的稳定性较好, 如浙南 3 号在两年 4 个灌浆时期中的遗传效应预测值总量分别为 0.09、0.01、0.11、0.08 (1998 年, $A + AE_1 + C + CE_1 + Am + AmE_1$) 和 0.05、0.00、-0.12、0.16 (1999 年, $A + AE_2 + C + CE_2 + Am + AmE_2$), 不同年份和不同发育时期有着较为稳定遗传效应值, 恢复系 1391 的情况与此相似。有些亲本发育时期间的稳定性较差, 会出现灌浆前期遗传效应表现为正值 (或负值), 后期为负值 (或正值) 的现象。例如, N20 亲本在 1998 和 1999 两年的遗传效应预测值总量分别为 -0.03、-0.06、-0.11、0.07 和 -0.11、-0.08、-0.03、0.03, 该结果表明在稻米成熟期之前 3 个灌浆时期中测到的遗传效应总量均为降低稻米透明度的负值, 而在成熟期中不同遗传体系的遗传效应总量已转为正值。

表3 籼稻不同灌浆时期亲本稻米透明度的遗传效应预测值(范围)

Table 3 Predicated genetic effects (range) of transparency for parents at different filling stages of *indica* rice

亲本 Parent	胚乳加性效应 Endosperm additive effect			细胞质效应 Cytoplasmic effect			母体加性效应 Maternal additive effect		
	A	AE ₁	AE ₂	C	CE ₁	CE ₂	Am	AmE ₁	AmE ₂
<u>稻米灌浆初期 Early filling stage</u>									
母本 Female	—	-0.03	0.03	-0.02	0.04	-0.05	—	0.01	-0.01
		(-0.06~0.01)	(0.01~0.05)	(-0.06~0.04)	(0.02~0.08)	(-0.07~0.02)		(-0.03~0.09)	(-0.05~0.04)
父本 Male	—	0.04	-0.04	0.03	-0.05	0.07	—	-0.02	0.01
		(-0.06~0.12)	(-0.13~0.05)	(-0.03~0.10)	(-0.17~0.06)	(-0.09~0.18)		(-0.13~0.15)	(-0.12~0.15)
<u>稻米灌浆中期 Middle filling stage</u>									
母本 Female	0.04	0.04	-0.03	—	0.07	-0.07	-0.06	-0.04	0.03
	(0.02~0.09)	(0.03~0.05)	(-0.04~-0.02)		(0.01~0.16)	(-0.16~0.02)	(-0.09~-0.02)	(-0.07~-0.02)	(0.02~0.06)
父本 Male	-0.06	-0.05	0.04	—	-0.10	0.10	0.08	0.05	-0.05
	(-0.10~-0.01)	(-0.13~-0.02)	(0.00~0.10)		(-0.25~-0.03)	(0.04~0.19)	(0.01~0.16)	(0.00~0.17)	(-0.13~-0.01)
<u>稻米灌浆后期 Late filling stage</u>									
母本 Female	0.04	-0.11	0.04	—	0.11	-0.11	-0.04	-0.01	0.01
	(0.02~0.06)	(-0.22~-0.04)	(-0.05~0.13)		(-0.06~0.24)	(-0.26~0.03)	(-0.07~0.00)	(-0.01~0.00)	(0.00~0.02)
父本 Male	-0.06	0.15	-0.05	—	-0.15	0.15	0.06	0.01	-0.02
	(-0.07~-0.04)	(0.11~0.22)	(-0.13~-0.01)		(-0.27~0.02)	(0.00~0.23)	(-0.04~0.14)	(-0.02~0.04)	(-0.04~0.02)
<u>稻米成熟期 Mature stage</u>									
母本 Female	0.04	—	—	0.03	0.05	-0.01	-0.07	—	—
	(0.02~0.08)			(-0.04~0.09)	(-0.03~0.11)	(-0.08~0.09)	(-0.13~-0.02)		
父本 Male	-0.06	—	—	-0.04	-0.07	0.02	0.09	—	—
	(-0.08~-0.05)			(-0.05~-0.03)	(-0.16~0.02)	(-0.07~0.11)	(0.05~0.12)		

3 讨论

数量性状的形成涉及众多基因的调控和相互作用,其遗传表达与发育时期和环境条件有着密切关系,存在着基因表达的发育阶段性以及基因表达类型和程度上的差异。水稻稻米品质等数量性状大都属于复杂的综合性状,其表现会同时受到三倍体胚乳、细胞质和二倍体母体植株等多套遗传体系基因效应的影响,遗传基础比普通的植株农艺性状更为复杂^[14-20]。品质性状最终表型值决定于整个稻米发育过程中众多基因的表达、调控和相互作用,同时也还会受到时间(不同发育时期)和空间(地点和年份)等环境条件以及基因与环境互作的影响。环境条件的不同使得发育时期的遗传效应有着明显差异,对稻米品质性状的表现产生较大影响。因此发育遗传机理的研究将有助于明确稻米品质数量性状在不同发育时期中遗传变异的特异性。

采用目前常用的非条件遗传分析方法和最终稻米胚乳数量性状表型值估算的遗传效应值,可以反映出在整个稻米发育期间全部遗传效应表达的综合或累加效应,但不能说明稻米品质性状在某一段特定发育时期的遗传效应表达情况。而条件遗传分析方法则可排除前期已表达基因所产生的遗传效应而获得某一特定发育时期的净遗传效应,因此可以对该特定时期的动态遗传表现进行更深入地分析,以便更有效地发现不同发育阶段遗传效应表达的差

异。本研究利用非条件和条件数量遗传分析两种方法,分析了不同环境条件下稻米某一发育时间(0→*t*)或稻米某一段特定发育时期(*t*-1→*t*)中不同遗传体系数量基因遗传效应表达对稻米透明度性状发育的影响,揭示了该性状的一些发育遗传特点。从理论上进一步阐明了三倍体胚乳核基因、细胞质基因和二倍体母体植株核基因在稻米不同灌浆时期中的表达情况以及环境互作效应对稻米透明度表现的影响程度。研究结果发现水稻开花受精后第8~21天的灌浆中期和后期遗传效应表达量为最大,说明这些灌浆时期中稻米发育发生着明显的生理变化,从而对透明度性状的表现产生较大影响。两年数据的分析结果表明,环境(年份)互作效应对稻米灌浆始期、中期和后期的透明度数量基因的表达影响较大,且有随灌浆过程的延续而逐渐减少的趋势,至稻米成熟期时遗传主效应已占主导地位,说明水稻开花受精后一段时间内的遗传效应表达最易受到环境条件变化的影响,控制稻米不同发育时期的透明度性状表现的微效多基因是按一定的时间顺序激活和关闭,各种基因效应在不同环境下会存在着表达水平上的差异。因此,仅利用稻米成熟时的最终透明度性状表型值进行遗传分析较难说明不同灌浆时期的遗传效应表达情况。上述结果较好地揭示了在不同环境条件下整个稻米透明度性状发育过程中有关数量基因的动态表达和遗传效应的动态变化过程以及特定发育时期数量基因所产生净遗传效应,为今

后不同发育时期透明度性状 QTLs 定位和进行相应的分子标记辅助选择提供了一定的理论依据。

参考文献

- [1] Stewart A D, D M Hunt. In : The genetics basis of development. Blackie, Glasgow and London, 1982, 81 ~ 179.
- [2] Yang T X, M Q Zeng. The changes of isozyme, soluble protein and the dry matter accumulation during endosperm and embryo development in maize. Acta Phytophysiologia Sinica, 1984, 10(1):77 ~ 86. 杨太兴, 曾孟潜. 玉米胚乳和胚发育过程中干物质积累和同工酶、蛋白质的变化. 植物生理学报, 1984, 10(1):77 ~ 86.
- [3] Atchley W R. Ontogeny, timing of development and genetic variance-covariance structure. Am. Nat., 1984, 123:519 ~ 540.
- [4] Atchley W R, J Zhu. Developmental quantitative genetics, conditional epigenetic variability and growth in mice. Genetics, 1997, 147:765 ~ 776.
- [5] Kherialla A I, A J Whittington. Genetic analysis of growth in tomato: the F₁ generation. Ann. Bot., 1962, 26(104):489 ~ 504.
- [6] He G H, J K Zheng. Diallel analysis on the rate of leaf increment in different growth stage of rice. HEREDITAS (Beijing), 1994, 16(6):27 ~ 30. 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. 遗传, 1994, 16(6):27 ~ 30.
- [7] Xu Y B, Z T Shen. Diallel analysis of tiller number at different growth stages in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet., 1991, 83:243 ~ 249.
- [8] Wu W R. Dynamic location strategy of quantity traits loci. Journal of Biomathematics, 1997, 12(5):490 ~ 495. 吴为人. 数量性状基因座的动态定位策略. 生物数学学报, 1997, 12(5):490 ~ 495.
- [9] Price A H, A D Tomos. 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.
- [10] Chen Q, J Zhu, J X Wu. Developmental genetic analysis of boll number and seed cotton yield per plant at different fruiting stages in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). J. Zhejiang Agricultural University, 1999, 25(2):155 ~ 160. 陈清, 朱军, 吴吉祥. 陆地棉 (*Gossypium hirsutum* L.) 不同铃期单株成铃数和籽棉产量的遗传动态分析. 浙江农业大学学报, 1999, 25(2):155 ~ 160.
- [11] Ye Z H, J Zhu. Genetic analysis on flowing and boll setting in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). III. Genetic behavior at different developing stages. Acta Genetica Sinica, 2000, 27(9):800 ~ 809. 叶子弘, 朱军. 陆地棉开花成铃性状的遗传研究. III. 不同发育阶段的遗传规律. 遗传学报, 2000, 27(9):800 ~ 809.
- [12] Fan L J, C H Shi, J G Wu, J Zhu, P Wu. Developmental genetic analysis of brown rice thickness of *indica* rice (*Oryza sativa* L.). Acta Genetica Sinica, 2000, 27(10):870 ~ 877. 樊龙江, 石春海, 吴建国, 朱军, 吴平. 籼稻糙米厚度的发育遗传研究. 遗传学报, 2000, 27(10):870 ~ 877.
- [13] Shi C H, J G Wu, L J Fan *et al.* Developmental genetic analysis of brown rice weight at different environments in *indica* rice (*Oryza sativa* L.). Acta Botanica Sinica, 2001, 43(6):603 ~ 609. 石春海, 吴建国, 樊龙江, 朱军, 吴平. 不同环境下籼稻糙米重的发育遗传研究. 植物学报, 2001, 43(6):603 ~ 609.
- [14] Shi C H, J Zhu. Genetic analysis of endosperm, cytoplasmic and maternal effects for exterior quality traits in *indica* rice. J. Biomath., 1996, 11(1):73 ~ 78. 石春海, 朱军. 籼稻糙米外观品质的细胞质、母体和胚乳遗传效应分析. 生物数学学报, 1996, 11(1):73 ~ 78.
- [15] Chen J G, G Q Song, S H Qu, Y Zhou. Direct and maternal genetic effects on grain quality characters in early hybrid rice. Chinese J. Rice Sci., 1998, 12(2):79 ~ 84. 陈建国, 宋国清, 瞿绍洪等. 杂交早稻米质性状的直接和母体遗传效应分析. 中国水稻科学, 1998, 12(2):79 ~ 84.
- [16] Shi C H, J M Xue, Y G Yu *et al.* Analysis of genetic effects for nutrient quality traits in *indica* rice. Theor. Appl. Genet., 1996, 92:1099 ~ 1102.
- [17] Shi C H, C X He, J Zhu *et al.* Genetic effects and genotype × environment interaction effects analysis for apparent quality traits of *indica* rice. 中国水稻科学 (Chinese J. Rice Sci.), 1999, 13(3):179 ~ 182.
- [18] Chen J G, J Zhu. Genetic effects and genotype × environment interactions for appearance quality traits in *indica-japonica* crosses of rice (*Oryza sativa* L.). Scientia Agric. Sinica, 1998, 31(4):1 ~ 7. 陈建国, 朱军. 籼粳杂交稻米外观品质性状的遗传及基因型 × 环境互作效应研究. 中国农业科学, 1998, 31(4):1 ~ 7.
- [19] Bao J S, Y W Xia. Genetic control of paste viscosity characteristics in *indica* rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet., 1999, 98:1120 ~ 1124.
- [20] Zhang M W, Z H Peng, Y Q Du, C X He. Main mineral elements in specialty rice grains. Acta Genetica Sinica, 2000, 27(9):792 ~ 799. 张名位, 杜应琼, 彭仲明, 何慈信. 黑米中矿物质元素铁、锌、锰、磷含量的遗传效应研究. 遗传学报, 2000, 27(9):792 ~ 799.
- [21] Zhu J, B S Weir. Analysis of cytoplasmic and maternal effects: I. A genetic model for diploid plant seeds and animals. Theor. Appl. Genet., 1994, 89:153 ~ 159.
- [22] Zhu J, B S Weir. Analysis of cytoplasmic and maternal effects: II. Genetic models for triploid endosperms. Theor. Appl. Genet., 1994, 89:160 ~ 166.
- [23] Zhu J. Analytic methods for seed models with genotype × environment interactions. Chinese J. Genet., 1996, 23:11 ~ 22.
- [24] Zhu J. Analysis of conditional genetic effects and variance components in development genetics. Genetics, 1995, 141:1633 ~ 1639.
- [25] Zhu J. Methods of predicting genotype value and heterosis for offspring of hybrids. J. Biomath., 1993, 8:32 ~ 44. 朱军. 作物杂种后代基因型值和杂种优势的预测方法. 生物数学学报, 1993, 8(1):32 ~ 44.
- [26] Zhu J, B S Weir. Diallel analysis for sex-linked and maternal effects. Theor. Appl. Genet., 1996, 92:1 ~ 9.
- [27] Zhu J. In: Analysis method for genetic models. China Agric. Press, 1997, 163 ~ 174, 278 ~ 285. 朱军. 见:遗传模型分析方法. 北京:中国农业出版社, 1997, 163 ~ 174, 278 ~ 285.