



杨自凤, 朱海涛, 刘自强, 等. 基于单片段代换系的水稻抽穗期 QTL 上位性研究[J]. 华南农业大学学报, 2014, 35(6): 24-28.

# 基于单片段代换系的水稻抽穗期 QTL 上位性研究

杨自凤<sup>1</sup>, 朱海涛<sup>1</sup>, 刘自强<sup>1</sup>, 曾瑞珍<sup>1</sup>, 傅雪琳<sup>1</sup>, 陈雄辉<sup>1</sup>,  
张桂权<sup>1</sup>, 金玲玲<sup>2</sup>, 刘桂富<sup>1</sup>

(1 华南农业大学 农学院/广东省植物分子育种重点实验室, 广东 广州 510642;

2 华南农业大学 理学院, 广东 广州 510642)

**摘要:**【目的】探索水稻抽穗期的遗传机制。【方法】以华梗粳 74 的 8 个单片段代换系为材料, 构建了 7 个聚合了双 QTL 的次级 F<sub>2</sub> 作图群体, 并通过分子标记的选择区分出每个群体的 9 种基因型以估算水稻抽穗期 QTL 的各类上位性分量。【结果和结论】除 QTL *HD3*/*HD8* 间的上位性互作不显著外, 其他 QTL 对均存在显著的上位性效应, 占 85.7%; 在检测的 28 个不同类型的上位性效应中, 有 60.7% 的估计值达到 5% 或 1% 的显著水平, 其中加加、加显或显加、显显上位性分别占 71.3%、42.8%、85.6%。研究结果进一步证实了上位性作用在数量性状遗传体系中的普遍性和重要性, 并为水稻抽穗期的分子聚合育种提供了依据和材料。

**关键词:** 上位性; QTL; 单片段代换系; 抽穗期; 水稻

中图分类号: S511; S502

文献标志码: A

文章编号: 1001-411X(2014)06-0024-05

## Epistatic analysis of the QTL on heading date in rice using single segment substitution lines

YANG Zifeng<sup>1</sup>, ZHU Haitao<sup>1</sup>, LIU Ziqiang<sup>1</sup>, ZENG Ruizhen<sup>1</sup>,  
FU Xuelin<sup>1</sup>, CHEN Xionghui<sup>1</sup>, ZHANG Guiquan<sup>1</sup>, JIN Lingling<sup>2</sup>, LIU Guifu<sup>1</sup>

(1 College of Agriculture, South China Agricultural University/Guangdong Key Lab of Plant Molecular Breeding, Guangzhou 510642, China; 2 College of Sciences, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

**Abstract:**【Objective】To explore the genetic basis on heading date in rice. 【Method】Eight single segment substitution lines of Huajingxian 74 were applied as experimental materials to construct seven secondary F<sub>2</sub> populations pyramiding dual QTL, in each of which nine marker genotypes were distinguished to allow estimations of epistatic components for the QTL pairs. 【Result and conclusion】All QTL pairs tested, except for QTL *HD3* and *HD8*, exhibited significantly epistatic effects, accounting for 85.7%. There were 60.7% of 28 epistatic components to be detected with significant estimations at the probability levels of 5% or 1%, where three types of epistatic interactions, e. g. additive-additive, additive-dominance or dominance-additive, and dominance-dominance epistatic effects accounting for 71.3%, 42.8% and 85.6%, respectively. These results further confirmed that the universality and the importance of epistasis existed in genetic systems of quantitative traits, providing useful frames and materials for molecular marker assisted pyramiding breeding on heading date in rice.

**Key words:** epistasis; QTL; single segment substitution lines; heading date; rice

收稿日期: 2014-01-12 优先出版时间: 2014-09-30

优先出版网址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/44.1110.S.20141003.1227.015.html>

作者简介: 杨自凤(1989—), 女, 硕士研究生; 通信作者: 金玲玲(1964—), 女, 副教授, 硕士, E-mail: jinlingling@scau.edu.cn;  
刘桂富(1963—), 男, 副教授, 博士, E-mail: guifuliu@scau.edu.cn

基金项目: NSFC-广东联合基金重点项目(U1031002); 广东省自然科学基金(S2013010012939); 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室开放课题(SKL-CUSAb-2013-07)

抽穗期是水稻重要的农艺性状之一,抽穗期的早迟直接决定了水稻品种的地区适应性和季节适应性,关系到水稻的产量和品质,因而在水稻种植和引种上具有重要的意义<sup>[1]</sup>.水稻抽穗期是复杂的数量性状,受多基因控制,遗传机制表现为除受加性、显性作用外,还普遍存在着上位性互作,且对环境敏感<sup>[2]</sup>,因而了解水稻抽穗期的遗传基础存在着较大的难度.QTL的上位性是探索复杂数量性状遗传机制和进行分子设计育种首先必须解决的难题<sup>[3-6]</sup>.已有大量的研究报道了水稻抽穗期 QTL 的上位性<sup>[2,7-14]</sup>,但这些研究多是利用常规的初级作图群体,个体或品系间存在着较大的遗传背景差异,因而所估算的上位性是有偏的<sup>[15]</sup>.广东省植物分子育种重点实验室经过十几年的努力,已成功培育出 1 529 个水稻 SSSLs,并用这些材料进行了 QTL 鉴定、定位、克隆、功能分析和聚合等研究<sup>[16-18]</sup>.赵芳明等<sup>[19]</sup>估算了水稻株高、水稻粒型和产量相关性状的加-加上位性.李晓燕<sup>[20]</sup>和黄卓婉<sup>[21]</sup>报道了水稻抽穗期 QTL 的加-加上位性.Liu 等<sup>[22]</sup>和 Ying 等<sup>[23]</sup>分别报道了水稻单株分蘖数和穗数 QTL 的显-显上位性.

这些研究为揭示数量性状遗传基础和进行分子聚合育种奠定了一些基础,但由于受制于材料的聚合,均未能同时估算 QTL 的各类上位性分量,因而其作用是有限的.本研究通过从 F<sub>2</sub> 群体中筛选出双片段聚合的不同类型材料,同时估算出水稻抽穗期双 QTL 的加-加,加-显或显-加,以及显-显上位性分量,以弥补上述研究的不足.

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

受体亲本华梗粳 74 (HJX74),由广东省植物分子育种重点实验室培育的优良粳稻品种;8 个 SSSLs,其替换片段来源于不同的供体,这些替换片段上携带有抽穗期 QTLs.已有研究表明这 8 个 SSSLs 分别携带有 HD QTL,并发现它们与一些已知的抽穗期 QTL 是等位的<sup>[20-23]</sup>,故本研究给予这些 QTL 与已知 QTL 相同的名称,当超过 1 个 QTL 时则后加序列号(表 1).

表 1 8 个单片段代换系 (SSSLs) 的基本信息

Tab. 1 The basic information of 8 single segment substitution lines (SSSLs)

编号	单片段代换系	染色体号	标记区间	供体来源	可能的 QTL
S <sub>1</sub>	W05-01-11-02-07-06-01	3	末端--RM569-RM232--RM282	籽恢 100	HD3
S <sub>2</sub>	W08-16-03-02	3	末端--PSM304-RM231--RM545	IR64	OsMADS50-1
S <sub>3</sub>	W23-03-08-9-27-82	3	末端--PSM301-PSM304--RM569	Lemont	OsMADS50-2
S <sub>4</sub>	W08-18-09-09-06-02	6	RM549-RM136-RM527	IR64	Hd1
S <sub>5</sub>	W05-01-11-02-07-06-02	8	RM22468--RM22475-RM5432--RM22490	籽恢 100	HD8
S <sub>6</sub>	W06-26-35-01-05-02	8	PSM152--PSM154-RM72--RM404	Katy	OsLHY
S <sub>7</sub>	W11-17-03-07-05-08	10	PSM166--RM596-RM271--RM269	Basmati 370	Ehd1-1
S <sub>8</sub>	W27-18-03-21	10	RM467--PSM166-RM304--RM294A	IAPAR9	Ehd1-2

### 1.2 田间试验和抽穗期考察

田间试验在华南农业大学校内教学实验农场进行.试验分早、晚两季,早季为 3—7 月份,晚季 8—12 月份.种子萌发后均匀撒播至苗床上,20 d 后移到大田,种植密度 16.7 cm × 16.7 cm,每穴 1 株,常规的田间管理.于 2012 年晚季两两杂交,获得单片段杂合 (HJX74 × SSSL) 和双片段杂合 (SSSL<sub>i</sub> × SSSL<sub>j</sub>) 种子.2013 年早季种植其中的 7 个杂交组合,通过目标区域分子标记的检测严格区别真假杂种株,在真杂种株上收集 F<sub>2</sub> 种子.2013 年晚季种植 F<sub>2</sub> 群体,每个群体约 400 个单株.抽穗期考察以每株主穗见穗为始穗标准,记录播种到始穗的天数.于苗期检测各单株目标区域标记基因型,考察记录各单株的抽穗期.亲本及 F<sub>1</sub> 材料考查中央 20 个单株的抽穗期,F<sub>2</sub> 群体考察所有单株的抽穗期.

### 1.3 统计分析

1.3.1 试验误差估计 将 7 个 F<sub>2</sub> 群体中所有材料按不同基因型作单向分组,按不平衡数据进行方差分析,统计模型为  $y_{ij} = \mu + G_i + e_{ij}$ ,其中  $y$ 、 $\mu$ 、 $G$ 、 $e$  依次为表型值、平均数、基因型值、误差,下标  $i$ 、 $j$  分别为基因型、观测值的序号.用限制性最大似然法 (Restricted maximum likelihood, REML) 估算方差分量.方差分析由数量性状分析软件 QTModel 0.70Beta 执行 (<http://ibi.zju.edu.cn/software/qtmodel/index.html>).

1.3.2 QTL 效应估计 基于 HJX74 为起点的加性-显性-上位性遗传模型,可分别估算各 QTL 的单元点效应[即加性效应 ( $a$ ) 和显性效应 ( $d$ )] 及双位点互作效应[即上位性效应 ( $e$ )],采用 LSD 法测验估计值的显著性.有关的公式如下:

$$a = S_i - P, d = S_j - P, LSD_a = t_{\alpha} \sqrt{2S_e^2/n};$$

$$e = D_{kl} + P - S_k - S_l, LSD_{\alpha} = t_{\alpha} \sqrt{4S_e^2/n}$$

式中,  $P$  为亲本华粳籼 74 的抽穗期,  $S_i, S_{i'}, D_{kl}, S_k, S_l$  分别代表不同基因型的平均抽穗期,  $S, D$  分别为单片段代换系和双片段聚合系,  $i, i'$  分别为单片段的纯合体和杂合体,  $k, l$  则可以是单片段的纯合体或杂合体,  $t_{\alpha}, S_e^2$  分别是误差自由度下的临界  $t$  值和误差方差,  $n$  是所有基因型个体的平均数。

## 2 结果与分析

### 2.1 $F_2$ 作图群体抽穗期的频率分布

为检测这 8 个 SSSLs 的 HD QTL 是否存在两两之间的上位性互作, 本研究选配了一些双 QTL 的杂交组合, 各自自交后产生  $F_2$  群体, 考察各群体内的个体抽穗期, 制成次数分布图。结果(图 1)表明, 一些亲本间抽穗期的差异较大, 如  $S_1 - S_5, S_2 - S_5, S_3 - S_5$  和  $S_4 - S_6$ , 其余的差异则较小;  $F_2$  个体抽穗期均出现超亲分离, 证实亲本基因是分散分布的。由于每对亲本均只有 2 对独立基因的差异, 因而每个  $F_2$  群体均只有 9 种基因型, 抽穗期表型按  $1AA:2Aa:1aa$  或  $1BB:2Bb:1bb$  的理论比例分离, 形成一个近似的正态分布, 但实际上  $F_2$  表型的分离属偏正态分布(图 1), 这可能因为等位基因或非等位基因间存在互作, 或者是选择压导致某类基因型个体数偏小的

缘故。当将所有  $F_2$  群体混合时, 则共有 8 对基因分离, 次数分布图基本做成正态分布, 方差分析表明基因型间的变异极显著大于试验误差。

### 2.2 SSSLs 携带有 HD QTL 的证实

比较各 SSSL 的纯合体和杂合体与 HJX74 的平均抽穗期, 分别估得对应 QTL 的加性效应和显性效应(表 2)。显著性测验表明, 除 QTL *Ehd1-2* 的加性效应不显著外, 其余的加性效应和显性效应均达显著水平。这个结果证实, 这些 SSSLs 确实携带有 HD QTLs。QTL *Ehd1-2* 的加性效应不显著或许因为该 QTL 的表达是环境敏感的。进一步分析发现, *HD3*、*OsMADS50-1* 和 *OsMADS50-2* 的加性效应和显性效应是负值, 表明来源于供体的等位基因有助于提早抽穗, 将使 HJX74 提早 2.1 ~ 7.4 d 抽穗; 其他 QTL 的外源基因将使 HJX74 延迟抽穗 0.7 ~ 11.7 d。此外, QTL 的显性效应接近或超过加性效应, 表明它们是完全显性或超显性遗传的, 通过组配可获得期望抽穗期的杂种优势。

### 2.3 HD QTL 上位性的估计

采用分子标记辅助选择区分 7 个双 QTL 的 9 种基因型, 通过比较双 QTL 效应与各自 2 个单 QTL 效应和的偏差, 分别估算了这 7 对 QTL 的 4 种上位性分量, 即加-加(*aa*), 加-显(*ad*), 显-加(*da*) 和显-显(*dd*) 上位性。结果(表 3)表明, QTL *HD3/HD8*

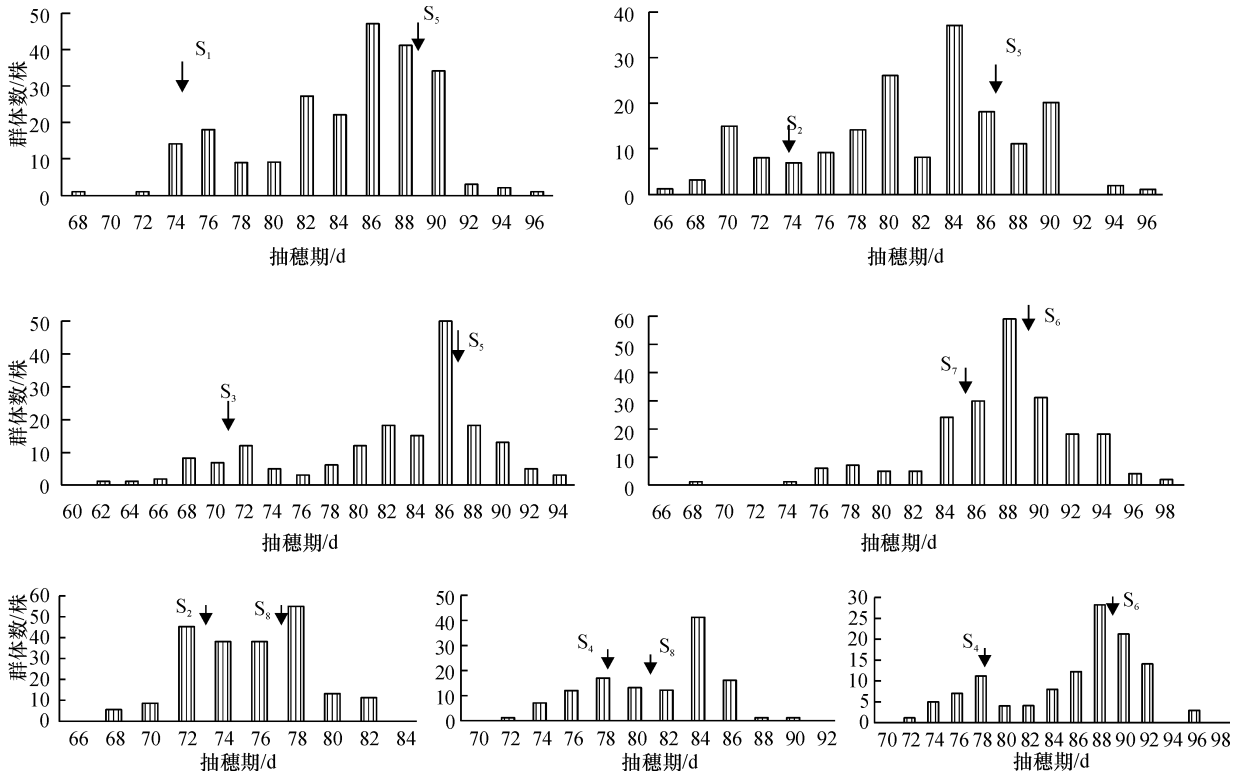


图 1 2 个单片段代换系( $S_i$ )  $F_2$  群体抽穗期的次数分布图(箭头所指为亲本抽穗期)

Fig. 1 Frequency distributions on heading date in each  $F_2$  population derived from two SSSLs ( $S_i$ )

表2 水稻抽穗期 QTL 加性、显性效应的估计值<sup>1)</sup>Tab. 2 Estimations of additive and dominant effects of QTL of rice heading date<sup>d</sup>

QTLs	加性效应	显性效应
<i>HD3</i>	-2.1*	-2.2*
<i>OsMADS50-1</i>	-3.2**	-2.5**
<i>OsMADS50-2</i>	-6.0**	-7.4**
<i>Hd1</i>	2.2*	6.3**
<i>HD8</i>	10.9**	11.7**
<i>OsLHY</i>	10.9**	9.7**
<i>Ehd1-1</i>	7.6**	5.3**
<i>Ehd1-2</i>	0.7	3.1**

1) 负号表示供体基因提早抽穗;“\*”和“\*\*”分别表示达到5%和1%的显著水平。

互作不显著,而其他 QTL 对存在着显著的上位性效应;在检测的 28 个上位性中,共有 17 个估计值达到 5% 或 1% 的显著水平,占 60.7%,这充分证实上位性是普遍存在的。

从 QTL 组合来看:1) 一个 QTL 可以与多个其他 QTL 发生互作,如 QTL *OsMADS50-1* 与 QTL *HD8*、*Ehd1-2* 均有显著的互作;2) 一个 QTL 即使没有单位点效应(加性或显性效应),发生上位性也是可能的,如 QTL *Ehd1-2* 的加性效应不显著,但 QTL *Hd1/Ehd1-2* 却有显著的加加上位性;3) 一个 QTL 与其他 QTL 的互作方式有所不同,如 QTL *HD8* 的加性表达不影响 QTL *HD3* 的加性效应,但却负调控 QTL *OsMADS50-1*、正调控 QTL *OsMADS50-2* 的加性效应;4) 2 个 QTL 效应的大小、方向与其上位性的大小、方向并无直接的关联,如 QTL *HD8* 的加性效应为 10.9 d, QTL *HD3*、*OsMADS50-1*、*OsMADS50-2* 的加性效应依次为 -2.1、-3.2、-6.0(表 2),而 QTL *HD8* 与三者的加 - 加上位性则依次为 0.6、-6.4、5.9(表 3),即异方向 QTL 聚合的上位性有正有负、大小各异,同方向 QTL 聚合的上位性情形类似。可见, QTL 的上位性互作是复杂的。

表3 水稻抽穗期成对 QTL 上位性效应的估计值<sup>1)</sup>Tab. 3 Estimated epistatic effects of pair QTL of rice heading date<sup>d</sup>

QTLs	<i>aa</i>	<i>ad</i>	<i>da</i>	<i>dd</i>
<i>HD3/HD8</i>	0.6	-1.8	0.8	-0.9
<i>OsMADS50-1/HD8</i>	-6.4**	-5.8**	0.7	-3.6**
<i>OsMADS50-1/Ehd1-2</i>	0.1	-2.6*	1.1	-3.1*
<i>OsMADS50-2/HD8</i>	5.9**	1.4	5.9**	3.0*
<i>Hd1/OsLHY</i>	2.5*	-0.4	-6.2**	-4.9**
<i>Hd1/Ehd1-2</i>	3.3**	-1.2	-1.4	-4.0**
<i>Ehd1-1/OsLHY</i>	-3.0*	-3.7**	-4.0**	-4.1**

1) *aa*、*ad*、*da* 和 *dd* 分别表示加 - 加、加 - 显、显 - 加和显 - 显上位性;负号表示供体基因互作提早抽穗;“\*”和“\*\*”分别表示达到 5% 和 1% 的显著水平。

从 QTL 上位性分量来看:1) 显著的上位性以 *dd* 最多(占 85.6%),*aa* 其次(71.3%),*ad* 或 *da* 最少(42.8%),表明显 - 显和加 - 加上位性更为普遍;2) 除 QTL *OsMADS50-2/HD8* 外,所有显著的 *dd*、*ad* 或 *da* 均表现为负值,表明涉及到有显性效应参与的上位性有助于提早抽穗;3) 3 类上位性 *aa*、*ad/da*、*dd* 的平均值 ± 标准误依次为(0.4 ± 1.6)、(1.2 ± 0.9)、(-2.5 ± 1.0) d,表明显 - 显上位性的作用大(平均数大),且比较稳定(标准误小),其次为加 - 显或显 - 加上位性,亦比较稳定,加 - 加上位性较小,但变异大。

### 3 讨论

#### 3.1 QTL 上位性的普遍性

多基因遗传体系是复杂的网络结构,基因的表达往往受到其他基因的调控,因而上位性是不可避免的<sup>[24]</sup>。Eshed 等<sup>[25]</sup>报道在番茄的 45 个双染色体片段组合中有 20% ~ 48% 的组合涉及到 5 个产量相关性状的显 - 显上位性;日本的 Yano 团队检测到 8 个水稻抽穗期 QTL 两两之间的加 - 加上位性<sup>[7]</sup>;国内亦有许多关于 QTL 上位性的报道<sup>[9-10, 12-13, 16, 26-27]</sup>。Liu 等<sup>[22]</sup>和 Ying 等<sup>[23]</sup>曾报道在 66 个双 QTL 组合中,分别有 89% 和 54.5% 的组合涉及到水稻分蘖数和穗数 QTL 的显 - 显上位性。本研究发现,7 对双片段聚合系中有 6 个组合(占 85.7%)与水稻抽穗期 QTL 的上位性有关,其中加 - 加、加 - 显/显 - 加、显 - 显上位性依次占 71.3%、42.8%、85.6%。高频率出现的上位性进一步证实它在复杂数量性状遗传中的重要地位。

#### 3.2 QTL 上位性的分析方法

用近等基因系分析 QTL 的上位性被认为是最有效的手段之一。前人<sup>[22-23, 25]</sup>用 2 个 QTL 近等基因系杂交聚合双位点杂合体的方法分析了 QTL 的显 - 显上位性;赵芳明等<sup>[19]</sup>通过用 2 个 QTL 近等基因系构建次级 F<sub>2</sub> 群体并从中挑选双 QTL 聚合系的方法发现了 QTL 的加 - 加上位性。采用分子标记检测 F<sub>2</sub> 所有个体来区别基因型,工作量大、花费昂贵、找齐 9 种基因型的难度大,而且 F<sub>2</sub> 群体不能被重复利用。对此研究方法的改进是先培育双 QTL 聚合系(DSSL),再用受体 2 个 SSSLs 和 DSSL 为杂交亲本构建 1 个包含了 9 种基因型的半双列杂交群体,可同时估算双 QTL 的加 - 加、加 - 显、显 - 加和显 - 显 4 种上位性分量。这样做避免了分子标记的检测工作,易获得 9 种基因型,且可重复利用亲本和 F<sub>1</sub> 种子。

#### 3.3 HD QTL 上位性的意义

目前至少有 618 个水稻抽穗期 QTL 被贮存在 Gramene QTL 数据库中(<http://www.gramene.org/ql/>),且有不少被克隆<sup>[7, 28-31]</sup>,通过设计育种一些 HD QTL 正在被聚合。实践表明,多个 QTL 聚合后的

效应并非是单个 QTL 效应的代数和,而是普遍存在着上位性互作.因此,一个 QTL 能否被用于聚合育种,上位性起着至关重要的作用.当上位性不显著、或与 2 个 QTL 效应方向相同、或尽管与 2 个 QTL 效应相反但效应值较小,这 2 个 QTL 可考虑用于分子聚合育种.例如,本研究的 2 个迟熟基因 *Hd1* (2.2 d)/*OsLHY* (10.9 d) 的纯合体聚合后,因其上位性为 2.5 d,因此可期望延迟抽穗期 15.6 d (>13.1 d).另一方面,不同类型的上位性为不同种类材料(纯合体或杂合体)聚合提供了依据.此外,上位性研究有利于察觉 2 个 QTL 的上、下游关系,揭示水稻抽穗开花的机制,有关这方面的研究仍在探索中.

**致谢:**感谢华南农业大学测试中心王晓老师给予的支持和帮助!

#### 参考文献:

- [1] 熊振民,蔡洪法.中国水稻[M].北京:中国农业科技出版社,1992:143-144.
- [2] LI Z K, YU S B, LAFITTE H R, et al. QTL × environment interactions in rice: I: Heading date and plant height [J]. *Theor Appl Genet*, 2003, 108(1): 141-153.
- [3] PELEMAN J D, VAN DER VOORT J R. Breeding by design[J]. *Trends Plant Sci*, 2003, 8(7): 330-334.
- [4] WANG Y H, XUE Y B, LI J Y. Towards molecular breeding and improvement of rice in China [J]. *Trends Plant Sci*, 2005, 10: 610-614.
- [5] 万建民.作物分子设计育种[J].作物学报, 2006, 32(3): 455-462.
- [6] 王建康. PFEIFFER W H. 植物育种模拟的原理和应用[J].中国农业科学, 2007, 40(1): 1-12.
- [7] YAMAMOTO T, LIN H, SASAKI T, et al. Identification of heading date quantitative trait locus *Hd6*, and characterization of its epistatic interaction with *Hd2* in rice using advanced backcross progeny[J]. *Genetics*, 2000, 154: 885-891.
- [8] YU S B, LI J X, XU C G, et al. Identification of quantitative trait loci and epistatic interactions for plant height and heading date in rice[J]. *Theor Appl Genet*, 2002, 104(4): 619-625.
- [9] 袁爱平,曹立勇,庄杰云,等.水稻株高、抽穗期和有效穗数的 QTL 与环境的互作分析[J].遗传学报, 2003, 30(10): 899-906.
- [10] 高用明,朱军,宋佑胜,等.水稻永久 F<sub>2</sub> 群体抽穗期 QTL 的上位性及其与环境互作效应的分析[J].作物学报, 2004, 30(9): 849-854.
- [11] LIU G F, YANG J, XU H, et al. Influence of epistasis and QTL × environment interaction on heading date of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *J Genet Genomics*, 2007, 34(7): 608-615.
- [12] 张永生,刘喜,江玲,等.利用南京 11 × 越光 RIL 群体进行抽穗期 QTL 定位分析[J].江苏农业学报, 2009, 25(1): 6-12.
- [13] 雷东阳,陈立云.水稻抽穗期 QTLs 的检测及上位性和环境互作效应[J].湖南农业大学学报:自然科学版, 2010, 36(3): 245-249.
- [14] 戴高兴.超级杂交稻协优 9308 重组自交系抽穗期 QTL 定位及其与产量性状关系的研究[D].北京:中国农业科学院,2012.
- [15] ESHED Y, ZAMIR D. An introgression line population of *Lycopersicon pennellii* in the cultivated tomato enables the identification and fine mapping of yield-associated QTL [J]. *Genetic*, 1995, 141(3): 1147-1162.
- [16] 姚方印.基于 SSSL 的水稻抽穗期 QTL 的鉴定及上位性分析[D].广州:华南农业大学,2006.
- [17] 郭奕生.基于 SSSL 的水稻抽穗期 QTL 的鉴定和定位[D].广州:华南农业大学,2008.
- [18] 杨子龙.基于单片段代换系水稻高产、优质、抗病分子设计育种[D].广州:华南农业大学,2012.
- [19] 赵芳明,张桂权,曾瑞珍,等.利用单片段代换系研究水稻产量相关性状 QTL 加性及上位性效应[J].作物学报, 2012, 38(11): 2007-2014.
- [20] 李晓燕.水稻抽穗期基因座等位基因变异及上位性分析[D].广州:华南农业大学,2010.
- [21] 黄卓娆.水稻抽穗期基因座等位基因和籼粳分化候选基因的序列分析[D].广州:华南农业大学,2012.
- [22] LIU G F, ZHU H T, ZHANG G Q, et al. Dynamic analysis of QTLs on tiller number in rice (*Oryza sativa* L.) with single segment substitution lines [J]. *Theor Appl Genet*, 2012, 125(1): 143-153.
- [23] YING Y Q, ZHU H T, YE G Y, et al. Detection of QTL on panicle number in rice (*Oryza sativa* L.) under different densities with single segment substitution lines [J]. *Euphytica*, 2014, 195(3): 355-368.
- [24] GAO Y M, ZHU J. Advance on methodology of QTL mapping for plants [J]. *Hereditas*, 2000, 22(3): 175-179.
- [25] ESHED Y, ZAMIR D. Less-than-additive epistatic interactions of quantitative trait loci in tomato [J]. *Genetics*, 1996, 143(4): 1807-1817.
- [26] 陈爱华,柳絮,李广贤,等.水稻抽穗期基因上位性互作分析[J].山东农业科学, 2012, 44(6): 13-16.
- [27] 李广贤,柳絮,徐仅婷,等.基于单片段代换系的水稻抽穗期 QTL 定位及上位性分析[J].山东农业科学, 2013, 45(5): 30-34.
- [28] DOI K, IZAWA T, FUSE T, et al. *Ehd1*, a B-type response regulator in rice, confers short-day promotion of flowering and controls *FT*-like gene expression independently of *Hd1* [J]. *Genes & Development*, 2004, 18(8): 926-936.
- [29] MATSUBARA K, YAMANOUCHI U, WANG Z X, et al. *Ehd2*, a rice ortholog of the maize *INDETERMINATE1* gene, promotes flowering by up-regulating *Ehd1* [J]. *Plant Physiol*, 2008, 148(3): 1425-1435.
- [30] XUE W Y, XING Y Z, WEN X Y, et al. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice [J]. *Nat Genet*, 2008, 40(6): 761-767.
- [31] 周勇,崔国昆,张言周,等.水稻抽穗期主效 QTL *qHd 8.1* 的精细定位[J].中国水稻科学, 2012, 26(1): 43-48.

【责任编辑 周志红】