

稻米粒形和垩白度的 QTL 定位和上位性分析

雷东阳^{1,2,#} 谢放鸣^{2,#} 徐建龙³ 陈立云^{1,*}

(¹湖南农业大学水稻科学研究所,湖南长沙 410128; ²国际水稻研究所,菲律宾马尼拉 7777 信箱; ³中国农业科学院作物科学研究所,北京 100081; # 共同第一作者; * 通讯联系人, E-mail: chenliyun996@163.com)

QTLs Mapping and Epistasis Analysis for Grain Shape and Chalkiness Degree of Rice

LEI Dong yang^{1,2,#}, XIE Fang ming^{2,#}, XU Jian long³, CHEN Li yun^{1,*}

(¹Rice Research Institute, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; ²Plant Breeding, Genetics, and Biochemistry Division, International Rice Research Institute, DAPO BOX 7777, Metro Manila, Philippines; ³Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; # These authors contributed equally to this paper; * Corresponding author, E-mail: chenliyun996@163.com)

Abstract: A total of 181 recombinant inbred lines derived from an inter-subspecific cross of Lemont(japonica)/Teqing (indica) and its genetic map were used to identify quantitative trait locus(QTL) controlling rice quality traits such as grain length(GL), grain width(GW), grain length to width ratio(LWR) and chalkiness degree(CD) by a mixed model approach (QTL Mapper V1.0). A total of seven QTLs with significant additive effects and 19 pairs of QTLs showing significant additive × additive epistatic effects covering all twelve rice chromosomes were identified. Seven main effect QTLs were detected for GL, GW, LWR and CD, and the percentages of phenotypic variance explained were 12.8%, 40.0%, 26.0% and 42.1%, respectively. Six, six and seven pairs of epistatic loci were associated with GL, LWR and CD, and the percentages of phenotypic variance explained were 52.2%, 31.3% and 38.2%, respectively. The results indicated that the epistatic effects played an important role on the inheritance about grain shape and chalkiness degree in rice.

Key words: rice; grain shape; chalkiness degree; quantitative trait locus; epistasis

摘要: 利用由 181 个家系组成的 Lemont/特青粳交重组自交系群体,以及由 161 个 RFLP、SSR 标记和 3 个形态标记构建的全长为 1916.5 cM、覆盖水稻基因组 12 条染色体的连锁图,采用线性模型的复合区间作图方法(QTL Mapper V1.0),对粒长、粒宽、长宽比和垩白度等 4 个稻米品质性状的数量性状座位(QTL)进行了分析。在水稻的所有 12 条染色体上共定位到 7 个加性主效 QTL 和 19 对上位性 QTL,其中控制粒长、粒宽、长宽比的主效 QTL 各 2 个,控制垩白度的 QTL 1 个,分别解释 12.8%、40.0%、26.0%和 42.1%的表型变异;共检测到 6 对影响垩白度、6 对影响粒长、7 对影响长宽比的上位性 QTL,分别解释 52.2%、31.3%和 38.2%的表型变异。结果表明,上位性 QTL 和主效 QTL 一样在稻米粒形和垩白度的遗传中起着重要的作用。

关键词: 水稻;粒形;垩白度;数量性状座位;上位性

中图分类号: Q943.2; S511.032

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2008)03-0255-06

稻米粒形(包括粒长、粒宽和长宽比)和垩白,是稻米品质中非常重要的指标,直接关系到稻米的商用价值,与蒸煮食用品质、加工品质等也密切相关。就我国目前大面积推广品种而言,品质和产量通常不协调,因此,有必要对稻米外观品质相关性状展开深入研究,探索其遗传规律,并结合现代育种方法选育优质的品种。

现有研究表明,稻米品质性状主要表现为数量遗传行为,大多受微效多基因控制,其遗传基础较为复杂,使得遗传研究非常困难^[1-5]。自 20 世纪 80 年代以来,分子标记技术的迅猛发展,为深入研究稻米品质的遗传机理提供了新的研究策略和技术体系。前人对稻米粒形和垩白的遗传基础已进行了一些 QTL 定位研究。He 等^[6]发现产量与米质 QTL

间并没有明显的连锁关系,对丰产与优质性状的聚合育种是可能的;Tan 等^[7]研究表明粒长、粒宽通常由 1 个主效基因和 1~2 个微效基因控制,粒长与垩白的主效基因在不同的染色体上,可分别进行调控;邢永忠等^[4]利用 F₂₋₃家系和重组自交系群体对汕优 63 谷粒形状进行了分子定位分析,检测到若干个数量性状座位和 1 个基因与环境的互作效应。这些工作为进一步了解水稻粒形和垩白的遗传机理

收稿日期: 2007-12-07; 修改稿收到日期: 2008-01-28。

基金项目: 国际水稻研究所资助项目(PB021A00001008); 国家 863 计划资助项目(2006AA100101); 国家公派留学基金资助项目(20073021)。

第一作者简介: 雷东阳(1980-),男,博士研究生; E-mail: D.Lei@cgiar.org; 谢放鸣(1956-),男,国际水稻研究所高级科学家。

提供了有益信息。

最近的水稻 QTL 研究表明,上位性效应对数量性状有重要作用,但到目前为止,上位性效应对稻米粒形和垩白的影响尚未见报道。本研究以一套“Lemont/特青”的重组自交系群体为材料,利用 RFLP 和 SSR 连锁图和基于混合线性模型的复合区间作图方法,进行稻米粒长、粒宽、长宽比及垩白度的主效 QTL 和上位性效应分析,旨在探讨稻米外观品质的分子遗传基础,为其遗传改良和分子标记辅助选择提供更为可靠的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与性状考查

Lemont 是美国南部的一个半矮秆优质粳稻品种,特青是来源于中国广东省的一个高产籼稻品种。Lemont/特青重组自交系 (recombinant inbred lines, RIL) 群体于 2007 年旱季种植在国际水稻研究所试验田,1 月 25 日播种,2 月 14 日移栽,每个株系栽 2 行,每行 12 株,株行距为 16.5 cm × 25.0 cm,常规田间管理,共有 181 个重组自交系和 2 个亲本 (Lemont 和特青) 获得足够数量种子,用于稻米品质分析。成熟时,每株系随机选择 10 个单穗用于稻米粒形和垩白度分析,随机取 100 粒用稻谷外观检测仪 Cervitec (FOSS) 分析籽粒长、宽、长宽比和垩白度,每株系各分析 3 个样品、每个样品 30 g,以 3 次测定间的平均值用于统计分析和 QTL 分析。

1.2 遗传连锁图谱构建

对所有 RIL 群体进行基因型检测,用 MAPMAKER/EXP Version 3.0 软件构建分子连锁图谱,用 Kosambi 函数将重组值转化为遗传距离 (cM),该连锁图谱包括 56 个 RFLP 标记、105 个 SSR 标记及 3 个形态标记:光叶 (gh1)、紫稃尖 (C) 和酚反应 (Ph),图谱覆盖 1916.5 cM,标记间平均

距离 11.76 cM。

1.3 数据分析与 QTL 定位

采用 SAS PROC CORR 作性状相关分析,确定与性状显著相关的标记位点 (显著水平 $P < 0.005$),同时应用基于混合线性模型方法^[8]的 QTL Mapper 1.6 统计软件在水稻整个染色体组每隔 2 cM 检测 QTL 存在的可能性,并对所有的非等位位点互作进行显著性检验,确定达显著水平的上位性效应,显著性阈值设定为 $P < 0.005$ 。QTL 和互作的有关参数如加性效应和贡献率等由 QTL Mapper 1.6 软件估算出。QTL 命名遵循 McCouch 等^[9]的规则。

2 结果与分析

2.1 稻米粒形和垩白度在双亲及 RIL 群体中的表现

所有考查性状在双亲间均存在显著差异,在重组自交系后代出现超亲分离,峭度和偏斜度均小于 1,分离呈正态分布 (表 1)。其中特青具有较大的垩白度和粒宽,而 Lemont 则有较大的粒长和长宽比,垩白度和长宽比的变异系数相对较大。

2.2 稻米粒形和垩白度的主效 QTL

应用单标记方差分析及统计软件 QTL Mapper 进行粒形和垩白度的 QTL 定位,单标记方差分析与区间作图分析的结果相同。所定位的 QTL 及其标记区间和加性效应分析结果列于表 2,RFLP 及 SSR 标记在染色体上的位置见图 1。检测到 1 个垩白度加性主效应 QTL ($qCD 7$),位于第 7 染色体上,加性效应为 -3.92,即来自特青的等位基因起增效作用,贡献率为 12.77%。粒长共检测到 2 个 QTL,分别位于第 1 和第 7 染色体上, $qGL 1$ 和 $qGL 7$ 由来自 Lemont 的等位基因起增效作用,其中 $qGL 7$ 的贡献率达 34.95%。与粒宽有关的 2 个主效 QTL,分别定位于第 5 和第 7 染色体上,加性效应都为负值,即由来自特青的等位基因起增效作用,其

表 1 亲本及重组自交系稻米粒形和垩白度的表现

Table 1. Phenotypic performance of grain shape and chalkiness degree in the parents and Lemont/Teqing RIL population.

性状 Trait	Lemont	特青 Teqing	重组自交系 RIL				
	(P ₁)	(P ₂)	平均值 ± 标准差	范围	变异系数	峭度	偏斜度
	Mean ± SD	Mean ± SD	Mean ± SD	Range	CV/%	Kurtosis	Skewness
垩白度 CD/%	11.00 ± 3.56	47.00 ± 4.45	36.39 ± 4.01	4.00 ~ 71.00	16.8	-0.15	0.56
粒长 GL/mm	6.41 ± 0.53	5.10 ± 0.38	5.56 ± 0.54	4.75 ~ 6.88	9.7	0.83	-0.60
粒宽 GW/mm	2.03 ± 0.19	2.40 ± 0.16	2.28 ± 0.19	1.84 ~ 2.72	8.5	0.16	-0.81
长宽比 LWR	3.16 ± 0.32	2.13 ± 0.27	2.47 ± 0.42	1.86 ~ 3.64	38.5	0.70	-0.53

CD, Chalkiness degree; GL, Grain length; GW, Grain width; LWR, Grain length to width ratio. The same as in the tables below.

表 2 用 Lemont/特青 RIL 群体定位稻米粒形和垩白度主效数量性状座位(M-QTL)

Table 2 . Main effect QTLs for grain shape and chalkiness degree mapped in Lemont/Teqing RIL population .

性状 Trait	染色体 Chromosome	数量性状座位 QTL	标记区间 Interval	LOD 值 LOD score	加性效应 Additive effect	P 值 Probability	贡献率 H ² / %
垩白度 CD	7	<i>qCD 7</i>	RM11 - OSR4	4.83	-3.92	<0.0001	12.77
粒长 GL	1	<i>qGL 1</i>	RM23 - W17065	2.73	0.12	0.0004	5.05
	7	<i>qGL 7</i>	RM11 - OSR4	5.60	0.30	<0.0001	34.95
粒宽 GW	5	<i>qGW 5</i>	N10150 - Y1049	3.86	-0.06	<0.0001	10.39
	7	<i>qGW 7</i>	RM11 - OSR4	6.51	-0.78	<0.0001	15.63
长宽比 LWR	7	<i>qLWR 7</i>	RM11 - OSR4	9.61	0.17	<0.0001	19.17
	9	<i>qLWR 9</i>	RM205 - RZ404	8.05	0.19	<0.0001	22.97

贡献率分别为 10.39% 和 15.63%。检测到与籽粒长宽比有关的 2 个主效 QTL, 分别位于第 7 和第 9 染色体上, 加性效应分别为 0.17 和 0.19, 来自 Lemont 的等位基因起增效作用, 单个 QTL 的贡献率都在 15% 以上。

由图 1 还可以看出, 第 7 染色体的 RM11 - OSR4 区间是粒长、粒宽、长宽比和垩白度的共同基因座位, 这很可能是一个多效基因座位, 即“一因多效”, 也有可能这几个座位是紧密连锁在一起的。进一步试验可以通过扩大分析群体, 或者直接利用获得的主效 QTL 构建近等基因系, 同时提高遗传图谱密度, 进行精细定位研究, 目前相关的研究工作正在进行。

2.3 上位性效应分析

共检测到 19 对显著影响稻米粒形和垩白度的加性 × 加性上位性 QTL, 分布在所有 12 条染色体上, 大多数互作的平均贡献率小于主效 QTL (表 3、图 1)。绝大多数互动发生在 2 个随机位点之间, 仅有 2 对互动发生在 1 个主效 QTL 与 1 个随机位点之间, 没有检测到 2 个主效 QTL 之间的互动。

检测到控制垩白度的加性 × 加性上位性 QTL 6 对, 涉及到 9 条染色体, 其中有 3 对的亲本型上位性效应大于重组型上位性效应, 有 3 对的重组型上位性效应大于亲本型上位性效应, 其贡献率从 4.26% 到 20.83% 不等, 总表型贡献率高达 52.17%。这说明上位性效应对该群体垩白度的遗传具有重要作用。

检测到控制粒长的 6 对加性 × 加性上位性 QTL, 只有 2 对的重组型上位性效应大于亲本型上位性效应, 有 4 对的亲本型上位性效应大于重组型上位性效应, 其贡献率为 3.05% ~ 8.05%, 总表型贡献率为 31.31%, 这说明粒长受上位性效应的影响较大。

有 7 对加性 × 加性上位性 QTL 控制籽粒长宽

比, 只有 2 对的亲本型上位性效应大于重组型上位性效应, 有 5 对的重组型上位性效应大于亲本型上位性效应, 其贡献率为 2.97% ~ 12.01%, 总表型贡献率为 38.20%, 说明上位性效应对籽粒长宽比具有较为重要的作用。

有 2 个加性效应的 QTL 即 *qCD 2* 和 *qLWR 9* 参与了上位性效应的形成, 其余的 17 对上位性效应发生在 2 个未检测到显著加性效应的 QTL 之间。未检测到控制粒宽的显著上位性效应。这一研究结果与芮重庆等^[10]的报道一致。可见粒宽主要受主效 QTL 的影响, 可能不存在上位性效应。

3 讨论

本研究对稻米粒形和垩白度进行了 QTL 定位, 共定位到 7 个主效 QTL, 其中多数与其他群体定位的 QTL 所在染色体和标记区间相同或相近。如第 7 染色体上同时控制粒长、粒宽、长宽比和垩白度的共同基因座位, 位于标记区间 RM11 - OSR4。Amarawathi 等^[11]检测到的标记区间 RM11 - RM505 也处在这一位点上, 并且同时控制粒长、粒宽和长宽比, 但该文没有分析垩白度指标。位于第 5 染色体 N10150 - Y1049 控制粒宽的 *qGW 5* 与 Tan 等^[7]检测到的 RG360 - G734a 紧密相连, 推测这两个位点很可能就是同一个基因座。但本研究定位的控制垩白度的 QTL, 还未见有相同的报道。这一方面与垩白度遗传的复杂及相关定位研究较少有关, 另外有可能是供试亲本的遗传背景不同及 QTL 定位的表达易受环境条件的制约。

许多研究表明, 控制稻米外观品质的 QTL 常常定位于相同或相近的染色体区段^[12-13]。本研究发现与粒长、粒宽、长宽比和垩白度相关的 QTL (*qGL 7*、*qGW 7*、*qLWR 7* 和 *qCD 7*) 定位在第 7 染色体的 RM11 - OSR4 区间, 贡献率分别为 34.95%、25.63%、19.17% 和 12.77%, 且对垩白度

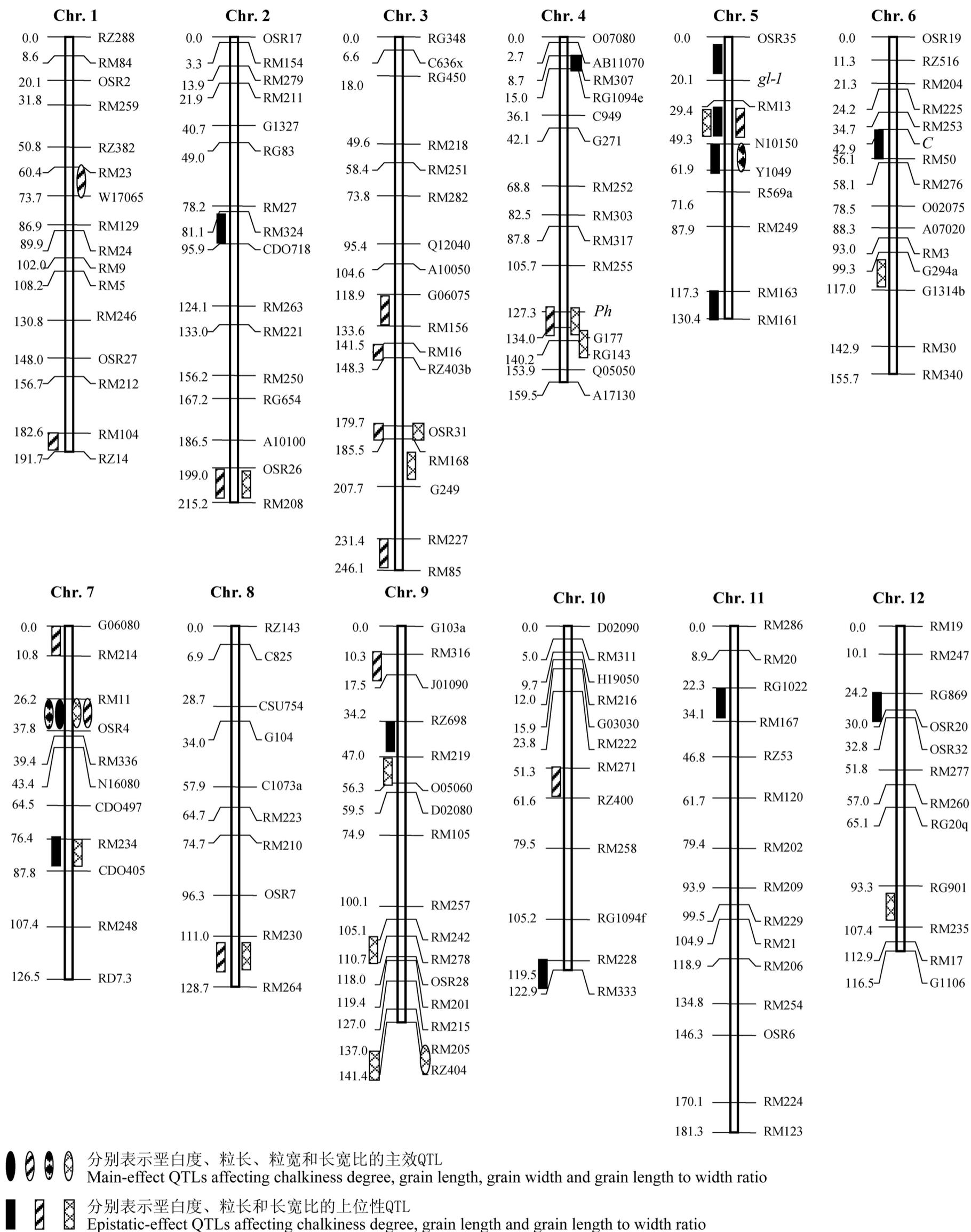


图 1 Lemont和特青重组自交系群体连锁图谱检测到的主效和上位性 QTL

Fig. 1 Genetic locations of main effect QTLs and epistatic loci affecting grain shape and chalkiness degree in the Lemont/Teqing RIL population .

表 3 用 Lemont/特青 RIL 群体定位水稻粒形和垩白度上位性数量性状座位(E-QTL)

Table 3 . Epistatic effect QTLs for grain shape and chalkiness degree mapped in Lemont/Teqing RIL population .

性状和染色体 Trait and chromosome	标记区间 Interval (i)	染色体 Chromosome	标记区间 Interval (j)	LOD 值 LOD score	$A_i^{1)}$	A_j	$A_{ij}^{2)}$	P_{ij} 值 P_{ij} score	贡献率 $H^2 / \%$
垩白度 Chalkiness degree									
2	RM324 - CDO718	12	RG869 - OSR20	5.79	-2.34**		-3.11	0.0001	4.26
4	RM307 - RG1094e	7	RM234 - CDO405	8.75		-2.23*	-6.88	<0.0001	20.83
5	OSR35 - <i>gl1</i>	9	RZ698 - RM219	4.52			3.85	<0.0001	6.54
5	RM13 - N10150	6	C - RM50	5.99			-4.30	<0.0001	8.13
5	N10150 - Y1049	10	RM228 - RM333	3.18			3.20	0.0004	4.52
5	RM163 - RM161	11	RG1022 - RM167	5.01			4.23	0.0001	7.89
粒长 Grain length									
1	RM104 - RZ14	10	RM271 - RZ400	4.74			0.14	<0.0001	6.45
2	OSR26 - RM208	3	OSR31 - RM168	2.87			0.12	0.0007	4.55
3	G06075 - RM156	9	RM316 - J01090	5.82			-0.14	<0.0001	5.76
3	RM16 - RZ403b	3	RM227 - RM85	3.01			0.10	0.0003	3.05
4	<i>Ph</i> - G177	7	G06080 - RM214	5.59			0.17	<0.0001	8.05
5	RM13 - N10150	8	RM230 - RM264	4.33		0.11**	-0.11	0.0022	3.45
长宽比 Grain length to width ratio									
2	OSR26 - RM208	3	OSR31 - RM168	4.53			-0.11	<0.0001	5.86
3	RM168 - G249	12	RG901 - RM235	3.29			-0.10	0.0003	4.60
4	<i>Ph</i> - G177	6	G294a - G1314b	4.46			0.11	<0.0001	5.56
4	G177 - RG143	9	RM242 - RM278	3.49			-0.08	0.0010	3.23
5	RM13 - N10150	8	RM230 - RM264	3.63			-0.09	0.0010	3.97
5	RM13 - N10150	9	RM219 - O05060	4.18			-0.08	0.0008	2.97
7	RM234 - CDO405	9	RM205 - RZ404	7.36		0.18**	0.15	<0.0001	12.01

¹⁾ A_i 、 A_j 、 A_{ij} 分别表示区间 i 和区间 j 的加性效应及区间 i 、 j 之间的加性×加性上位性效应；*、**分别代表显著水平为 $P < 0.05$ 和 $P < 0.005$ ；

²⁾ 效应方向：正值，亲本型 > 重组型；负值，重组型 > 亲本型。

¹⁾ A_i 、 A_j and A_{ij} stand for additive effect on locus i , locus j and the epistatic effects of additive × additive between locus i and locus j ; * and ** represent the significance level at $P < 0.05$ and $P < 0.005$, respectively.

²⁾ Direction of effect: Positive value, Parent type > recombinant type; Negative value, Recombinant type > parent type.

和粒宽的加性效应为负值，对粒长和长宽比的加性效应为正值，该基因座位遗传效应较大，因而是一个很有分子育种价值的有效基因。分析还表明，粒长、长宽比与粒宽呈极显著负相关 ($r = -0.62^{**}$, -0.87^{**})，粒宽与垩白度呈极显著正相关 ($r = -0.40^{**}$)，而粒长、长宽比则与垩白度呈极显著负相关 ($r = -0.35^{**}$, -0.40^{**})。因而，从经典遗传学角度看，实现稻米粒形和垩白度优良基因的聚合也是可能的。这种现象在同一作图群体内也有报道，Tan 等^[7]利用珍汕 97 和明恢 63 的 F_2 和 RIL 群体分析了粒形和垩白率的 QTL，结果发现第 5 染色体的 R360 - C734a 区间是粒宽、长宽比和垩白率的共同基因座。在不同的作图群体之间也有类似的现象，如第 7 染色体上的 RG404a - RG650 区间，是林鸿宣等^[14]定位到的粒长的基因座位，而他定位的粒宽的标记座位 RG404 - RG650 和 Tan 等^[7]分析得到控制腹白的区间 RG1245 - R1789 也落在这一

区间内。在育种中可利用多个相关性状进行遗传改良，达到事半功倍的效果。

上位性在复杂数量性状的遗传中起着重要的作用，这几乎已逐渐成为共识^[15-18]，但正如 Carlborg 和 Haley^[19]提到的一样，因为技术发展的限制和相关统计方法的缺乏，上位性在复杂数量性状遗传中的重要性往往被忽视。本研究中，我们基于一个可以同时进行主效 QTL 和上位性 QTL 联合分析的软件 (QTL Mapper) 对稻米粒形和垩白度进行了分析。结果表明，上位性效应对稻米粒形和垩白度具有重要的作用，在粒长、长宽比和垩白度等 3 个性状中分别检测到 6、7、6 个上位性 QTL，且这些互作 QTL 在每一性状中的总贡献率都在 30% 以上。从互作类型看，没有发现主效基因之间的互作，主效 QTL 与没有显著效应的基因之间的互作也很少，只有垩白度和长宽比各检测到 1 个，大部分互作属于没有显著效应的基因之间的互作，这也说明除了主

效 QTL 起作用外,没有显著效应的基因之间的互作也可影响性状的表达。从图 1 可以看出,尽管不同性状之间的互作涉及的基因座位和方式可能不尽相同,但一个共同的特点是显著而丰富的互作在除粒宽以外的 3 个性状中都是广泛存在的,这也暗示上位性 QTL 在稻米粒形和垩白度的遗传中可能有着与主效 QTL 一样重要的作用,但 Tan 等^[7]、Asako 等^[20]和李泽福等^[21]的研究中均未涉及上位性效应的分析。本研究发现与粒长、长宽比和垩白度有关的上位性效应较大,如何更有效揭示和利用这些上位性 QTL 则是要进一步深入考虑的问题。

数量性状基因定位的成效很大程度上取决于亲本选择,选择表型差异大的亲本对于数量性状基因定位有利。本研究选择稻米粒形和垩白度差异较大的两个水稻品种为亲本,构建籼粳交重组自交系群体对稻米粒形和垩白度进行 QTL 定位,从检测结果看,稻米粒形和垩白度均受多个主效 QTL 控制,同时还存在较多的加性上位性互作,遗传方式比较复杂。因此,要从遗传上改良粒形和垩白度并非易事,通过常规有性杂交技术难以将这些分散的有利基因集中起来,通过分子标记辅助选择技术才有较大可能做到这点。

参考文献:

- [1] 朱 军. 包括基因型 × 环境互作效应的种子遗传模型及其分析方法. 遗传学报, 1996, 23(1): 56-69.
- [2] 朱 军. 遗传模型分析方法. 北京: 中国农业出版社, 1997.
- [3] Pooni H S, Kumar I, Khush G S. A comprehensive model for disomically inherited metrical traits expressed in triploid tissue. *Heredity*, 1992, 69: 166-174.
- [4] 邢永忠, 谈移芳, 徐国才, 等. 利用水稻重组自交系群体定位谷粒外观性状的数量性状基因. 植物学报, 2001, 43(1): 840-845.
- [5] 敖 雁, 徐辰武, 莫惠栋. 籼型杂交种稻米品质性状的数量遗传分析. 遗传学报, 2000, 27(8): 706-712.
- [6] He P, Li S G, Qian Q, et al. Genetic analysis of rice grain quality. *Theor Appl Genet*, 1999, 98: 502-508.
- [7] Tan Y F, Xing Y Z, Li J X, et al. Genetic bases of appearance quality of rice in Shanyou 63, an elite rice hybrid. *Theor Appl Genet*, 2000, 101: 823-829.
- [8] Wang D L, Zhu J, Li Z K, et al. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL environment interactions by mixed model approaches. *Theor Appl Genet*, 1999, 99: 1255-1264.
- [9] McCouch S R, Cho Y G, Yano M. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet NewsL*, 1997, 14: 11-13.
- [10] 芮重庆, 赵安常. 籼稻粒重及粒形性状 F₁ 遗传特性的双列分析. 中国农业科学, 1983(5): 14-20.
- [11] Amarawathi Y, Singh R, Singh A K, et al. Mapping of quantitative trait loci for basmati quality traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol Breeding*, 2007, 21(1): 49-65.
- [12] Hittalmani S, Huang N, Courtois B, et al. Identification of QTL for growth and grain yield related traits in rice across nine locations of Asia. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 679-690.
- [13] Kobayashi S, Fukuta Y, Sato T, et al. Molecular marker dissection of rice (*Oryza sativa* L.) plant architecture under temperate and tropical climates. *Theor Appl Genet*, 2001, 57: 107-116.
- [14] 林鸿宣, 闵绍楷, 夏加发, 等. 应用 RFLP 图谱定位分析籼稻粒形数量性状基因座位. 中国农业科学, 1995, 28(4): 1-7.
- [15] Li Z K, Luo L J, Mei H W, et al. Overdominance epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice: Biomass and grain yield. *Genetics*, 2001, 158: 1737-1753.
- [16] Cao G, Zhu J, He C, et al. Impact of epistasis and QTL environment interaction on the developmental behavior of plant height in rice. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 118-123.
- [17] Liao C Y, Wu P, Hu B, et al. Effects of genetic background and environment on QTLs and epistasis for rice panicle number. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 104-111.
- [18] 侯名语, 江 玲, 王春明, 等. 水稻种子低温发芽力的 QTL 定位和上位性分析. 中国水稻科学, 2004, 18(6): 483-488.
- [19] Carlborg O, Haley C S. Epistasis: Too often neglected in complex trait studies? *Nat Rev Genet*, 2004, 5: 618-625.
- [20] Asako K, Bao G L, Ye S H, et al. Detection of quantitative trait loci for white back and basal white kernels under high temperature stress in *japonica* rice varieties. *Theor Appl Genet*, 2007, 57: 107-116.
- [21] 李泽福, 万建民, 夏加发, 等. 水稻外观品质的数量基因位点分析. 遗传学报, 2003, 102(1): 41-52.