

粳稻丽江新团黑谷近等基因系孕穗期耐冷性 指标性状的遗传分析

杨树明¹, 王 荔¹, 曾亚文^{2,3}, 杜 娟², 普晓英², 杨 涛²

(1. 云南农业大学 农学与生物技术学院, 云南 昆明 650201; 2. 云南省农业科学院 生物技术与种质资源研究所, 云南 昆明 650205;
3. 云南省农业生物技术重点实验室, 云南 昆明 650223)

摘要: 在阿子营低温冷害条件下, 以十和田 × (十和田和丽江新团黑谷 BC₃F₉) 配制的 BC₄F₁、BC₄F₂ 及亲本为材料, 采用主基因 + 多基因混合遗传模型, 对粳稻丽江新团黑谷作耐冷基因供体培育的近等基因系孕穗期耐冷性 8 个指标性状进行遗传研究。结果表明, 结实率和穗颈长均属于 2 对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性多基因遗传, 主基因遗传率分别为 80.11% 和 75.06%; 株高为 2 对加性-显性主基因 + 加性-显性多基因遗传, 主基因遗传率为 44.39%; 穗下节长属于 2 对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性-上位性多基因遗传, 主基因遗传率为 57.36%; 穗长为 2 对主基因加性-显性-上位性遗传; 每穗实粒数为 2 对主基因加性-显性遗传; 每穗粒数为 2 对加性主基因 + 加性-显性多基因遗传; 总粒数为 1 对加性-显性主基因 + 加性-显性-上位性多基因遗传。

关键词: 近等基因系; 性状; 耐冷性; 孕穗期; 主基因 + 多基因; 地方品种

中图分类号: S511.03 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2013)01-0007-05

Genetic Analysis on Cold Tolerance Characteristics at Booting Stage in the Near-isogenic Lines from Japonica Rice Lijiangxintuanheigu

YANG Shu-ming¹, WANG Li¹, ZENG Ya-wen^{2,3}, DU Juan², PU Xiao-ying², YANG Tao²

(1. College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China;
2. Biotechnology and Genetic Resources Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, China;
3. Agricultural Biotechnology Key Laboratory of Yunnan Province, Kunming 650223, China)

Abstract: Under chilling damage environments in Aziying, the method of major gene plus polygene mixed inheritance model was used to investigate the genetic of eight cold characteristics at the booting stage, based on BC₄F₁ and BC₄F₂ generation from the near-isogenic lines of parents japonica cultivars Lijiangxintuanheigu and Towada. The results showed that both seed setting rate and peduncle length fit two pairs of additive-dominance-epistatic major genes plus additive-dominance polygenes (E-1), the heritability of major genes was 80.11% and 75.06% respectively; plant height fits the inheritance of two additive-dominance major genes plus additive-dominance polygenes (E-2), the heritability of major genes was 44.39%; node length under spike fits the inheritance of two additive-dominance-epistatic major genes plus additive-dominance-epistatic polygenes (E-3), the heritability of major genes was 57.36%; spike length fits two additive-dominance-epistatic major genes (B-1); filled grain number per panicle fits two additive-dominance major genes (B-2); unfilled grain number per panicle fits two additive major genes plus additive-dominance polygenes (E-3); total grain number per panicle fits one additive-dominance major genes plus additive-dominance-epistatic polygenes (D-4).

Key words: Near-isogenic lines; Characteristics; Cold tolerance; Booting stage; Major gene plus polygenes; Landrace

收稿日期: 2012-10-26

基金项目: 国家自然科学基金项目(30160043; 31060186); 云南省自然科学基金项目(2010CD006); 云南省技术创新人才培养项目(2011CI059)

作者简介: 杨树明(1973-), 男, 云南武定人, 研究员, 在读博士, 主要从事功能作物种质资源、遗传育种及其生态环境研究。

通讯作者: 王 荔(1951-), 女, 云南昆明人, 教授, 博士生导师, 主要从事植物遗传育种研究。

曾亚文(1967-), 男, 云南嵩明人, 研究员, 博士, 主要从事作物遗传育种及产业开发研究。

水稻是全球近 30 亿人赖以生存的粮食作物^[1], 从南纬 34° 的南美洲大西洋沿岸至北纬 53°27' 的黑龙江漠河, 从平原至海拔 2 695 m 范围内被广泛种植^[2]。然而, 水稻是起源于热带和亚热带地区的冷敏感作物, 低温冷害已成为诸多稻作区限制生产的一大因子。据统计, 世界上有 24 个国家近 1 500 万 hm^2 的稻作面积受到低温威胁^[3], 以日本、朝鲜、韩国和中国东北三省高纬度和西南、华南高海拔地区尤为突出^[4]。我国每年因低温损失稻谷 30 ~ 50 亿 kg ^[5], 云南常年稻作冷害面积高达 46.7 ~ 53.3 万 hm^2 , 约占云南稻作总面积的 1/2^[6]。近年来, 在全球气候变暖背景下, 水稻安全种植界发生明显北移, 寒害风险增加^[7]。因此, 培育孕穗期强、耐冷水稻品种, 对稳定和提高水稻产量, 解决世界粮食生产安全、促进水稻产区的经济发展有着重大现实意义。水稻孕穗期耐冷性属多基因控制的数量性状, 尽管在水稻 12 条染色体上均被定位到与孕穗期强耐冷性相关的 QTL, 但仅有 2 个 QTLs (qCTB-8 和 qCTB-7) 被定位在 200 kb 区间^[8-9], *Ctb1* 被克隆^[10], 孕穗期耐冷基因的精细定位和分离克隆仍是国际性的难点, 解决关键在于培育近等基因系和发掘水稻孕穗期耐冷性主效基因^[11], 因此, 发掘、鉴定和利用新的耐冷资源已日益为育种界所重视。云南既是中国稻种最大的遗传多样性中心^[12], 也是水稻耐冷性育种及其耐冷 NILs 选育评价的理想基地^[13], 蕴藏有许多优异种质^[14], 如极强耐冷粳稻地方品种丽江新团黑谷^[15], 因不含主效抗病基因而被广泛作为研究水稻稻瘟病的遗传背景材料^[16], 但其作为耐冷性遗传材料的研究尚无报道。为此, 曾亚文等^[17]以孕穗开花期耐冷性极强的云南稻种丽江新团黑谷(2 级)与耐冷性极弱的十和田(6 级)^[18]通过多次回交法, 结合云南已建立的水稻孕穗期自然低温、冷水胁迫和人工控制低温鉴定方法, 培育出粳稻丽江新团黑谷孕穗期耐冷性近等基因系。

本研究在前期工作的基础上, 进行丽江新团黑谷孕穗期耐冷指标性状的遗传特性研究, 为粳稻耐冷基因挖掘、种质资源创新和分子育种提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 供试材料

供试材料为十和田 \times (十和田和丽江新团黑谷 BC_3F_9) 配制的杂种 BC_4F_1 、 BC_4F_2 及轮回亲本十和田 (P_1)、供体亲本丽江新团黑谷 (P_2)。

1.2 试验方法

1.2.1 田间种植与性状调查 2003 年 3-9 月在

云南阿子营(海拔 2 150 m)种植 P_1 、 P_2 、 BC_4F_1 和 BC_4F_2 。3 月 21 日播种, 5 月 14 日移栽。其中不分离世代(P_1 、 P_2 、 BC_4F_1) 种植 3 个重复, 每重复种一行 15 株; BC_4F_2 种植 108 株。株行距为 10 cm \times 17.5 cm, 单本栽插, 常规栽培管理。从插秧后 30 d 起, 用 16 ~ 19 $^{\circ}\text{C}$ 冷泉水持续灌溉处理至成熟期, 田间水深约 15 cm。抽穗期 7 月 25 日至 8 月 3 日每天 14:00 开花实测平均水温 18.7 $^{\circ}\text{C}$, 平均气温 17.9 $^{\circ}\text{C}$ 。成熟后调查株高、穗颈长、穗下节长、穗长、主穗结实率、实粒数、秕粒数和总粒数共 8 个耐冷指标性状。 BC_4F_1 及亲本各调查 10 株, BC_4F_2 群体全部调查。

1.2.2 遗传分析 采用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型的多世代联合分离分析方法对 8 个性状进行遗传分析。方法为: 选 P_1 、 P_2 、 BC_4F_1 、 BC_4F_2 联合世代, 分别建立 A、B、C、D、E 等 5 类 24 种遗传模型。根据亲本与后代的表现, 最大熵信息准则(AIC) 最小、适合性测验, 选择统计量达到显著水平个数较少的模型为最优模型, 进一步采用最小二乘法估计一阶, 计算二阶遗传参数^[19]。研究中列出结实率遗传分析过程和结果, 其他性状分析过程与结实率相同, 只列出分析结果。

2 结果与分析

2.1 每穗结实率的次数分布及遗传分析

由图 1 可知, 十和田和丽江新团黑谷平均结实率分别为 (23.48 \pm 4.06) %、(84.20 \pm 6.80) %, 双亲差异显著。 BC_4F_1 平均结实率为 (79.10 \pm 7.60) %, 介于双亲之间, 且偏耐冷亲本。 BC_4F_2 呈单峰偏态分布, 峰度和偏度分别为 -0.145、1.260, 具有明显的主基因 + 多基因遗传特征。根据 AIC 值最小原则和适合性测验, 得出结实率的最适遗传模型为 E-1 模型, 即 2 对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性多基因混合遗传模型(表 1)。

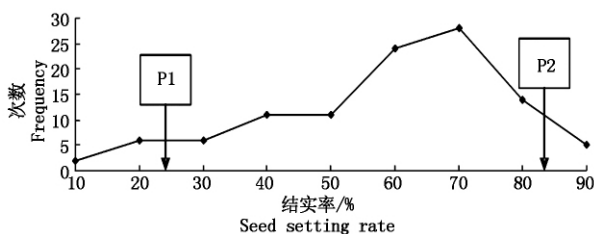


图 1 BC_4F_2 群体结实率的次数分布

Fig. 1 Distribution of seed setting rate in BC_4F_2 population

从表 2 中遗传估计参数可知, 2 对主基因加性表现为正向增效, $d_a < d_b$, 表明第 2 对主基因的加性作用大于第 1 对主基因。2 对主基因显性效应呈现第 1 对为负向效应, 第 2 对为正向效应, 说明第 2 对主基因对第 1 对主基因有显性上位性作用。多基因

加性效应和显性效应值为 6.53 和 1.17, 表明多基因 2 种效应都使结实率增加。结实率 $h_a/d_a = -3.53$, $h_b/d_b = 1.40$; 表明第 1 对主基因表现为结实率高对低部分显性, 第 2 对主基因表现为结实率高对低部分隐性。2 对主基因加性 \times 显性及显性 \times 加性的互作效应绝对值小于主基因的显性效应或加性效应,

说明显性效应及其有关的互作效应对选择的影响较小。 BC_4F_2 主基因、多基因遗传率分别为 80.11%, 8.27%, 表现出较高的遗传力。可见, 该群体主基因 + 多基因效应决定了结实率表型变异的 88.38%, 尚有 11.62% 由环境因素决定, 在耐冷育种中, 针对其耐冷主基因选择利用是有效的。

表 1 用 IECM 算法估计各种遗传模型配合结实率分布的极大似然值和 AIC 值

Tab. 1 MLV and AIC vables of variant genetic models calculated with IECM method for seed setting rate

模型 Model	极大似然值 MLV	AIC 值 AIC	模型 Model	极大似然值 MLV	AIC 值 AIC	模型 Model	极大似然值 MLV	AIC 值 AIC
A-1	-592.53	1 197.06	B-5	-588.81	1 187.61	D-4	-587.96	1 187.92
A-2	-604.98	1 219.96	B-6	-590.42	1 188.84	E-0	-553.50	1 131.00
A-3	-598.44	1 206.88	C-0	-563.48	1 138.96	E-1	-553.71	1 125.41
A-4	-617.80	1 245.59	C-1	-587.95	1 185.91	E-2	-580.36	1 170.73
B-1	-569.78	1 161.55	D-0	-555.71	1 127.43	E-3	-587.96	1 181.92
B-2	-587.72	1 189.45	D-1	-587.95	1 189.90	E-4	-587.96	1 179.93
B-3	-602.28	1 214.56	D-2	-587.96	1 187.92	E-5	-609.40	1 224.79
B-4	-602.28	1 212.56	D-3	-587.79	1 187.59	E-6	-587.95	1 179.91

2.2 株高的遗传

模型分析结果表明, 株高的最优遗传模型为 E-2 模型, 即 2 对加性-显性主基因 + 加性-显性多基因混合遗传模型, AIC 值为 247.41。2 对主基因的加性效应为 15.83 和 13.90、显性效应分别为 60.99 和 -12.31, 说明控制株高的第 1 对主基因具有较大的正向显性效应。多基因加性、显性效应分别为 4.57 和 2.39。 BC_4F_2 主基因、多基因遗传率分别为 44.39% 和 29.22%, 达到中等遗传率(表 2), 可以针对该性状的主基因进行选择。

2.3 穗颈长的遗传

主基因 + 多基因遗传模型分析结果(表 2)表明, 穗颈长最适遗传模型为 E-1 模型, 即 2 对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性多基因混合遗传模型, AIC 值为 556.19。由表 2 可知, 2 对主基因加性为正向增效, $d_a > d_b$, 表明第 1 对主基因的加性作用大于第 2 对。2 对主基因显性效应呈现第 1 对为正向效应, 第 2 对为负向效应, 说明第 1 对主基因对第 2 对主基因有显性上位性作用。穗颈长的 $h_a/d_a = 0.94$, $h_b/d_b = -1.13$; 2 对主基因间存在加性 \times 加性上位性、显性 \times 显性上位性效应互作, 效应值分别为 1.89 和 -1.16, 同时还有加性 \times 显性效应、显性 \times 加性作用, 效应分别为 -2.44 和 4.04, 表明其有关的互作效应对选择有一定影响。 BC_4F_2 主基因遗传率较高为 75.06%, 而多基因非常低, 可见, 该群体穗颈长主要由主基因控制, 主基因 + 多基因遗传率为 77.93%。

2.4 穗下节长的遗传

模型分析结果(表 2)表明, 穗下节长最适遗传

模型为 E-0 模型, 即 2 对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性-上位性多基因模型, AIC 值为 576.32。2 对主基因加性效应为 5.32 和 4.15。2 对主基因显性效应呈现第 1 对为正向效应, 第 2 对为负向效应, 说明第 1 对主基因对第 2 对主基因有显性上位性作用。 BC_4F_2 主基因遗传率为 57.36%, 多基因遗传率为 11.25%, 表明主基因对分离世代变异贡献较大。

2.5 穗长的遗传

遗传模型分析结果表明, 穗长最适遗传模型为 B-1 模型, 即 2 对主基因加性-显性-上位性遗传模型, AIC 值为 558.57。2 对主基因加性效应为 42.65 和 49.07、显性效应分别为 49.79 和 -39.81, 主基因间存在加性 \times 加性上位性、显性 \times 显性上位性效应, 效应值分别为 32.06 和 -13.56, 同时还有加性 \times 显性效应、显性 \times 加性作用, 效应为 -42.65 和 24.91。 BC_4F_2 主基因、多基因遗传率分别为 16.11% 和 37.45%。

2.6 实粒数的遗传

模型分析结果(表 2)表明, 每穗实粒数遗传模型为 B-2 模型, 即 2 对主基因加性-显性模型, AIC 值为 1 267.19。2 对基因加性效应分别为 30.46 和 35.55、显性效应为 22.03 和 -53.64; BC_4F_2 代主基因遗传率较高, 达 33.85%, 说明在耐冷育种上对该性状的选择是有效的。

2.7 秕粒数的遗传

模型分析结果(表 2)表明, 每穗秕粒数最适遗传模型为 E-3 模型, 即 2 对加性主基因 + 加性-显性多基因模型, AIC 值为 289.42。2 对主基因加性效

应为 2.93 和 -15.22,表明秕粒数的遗传以加性效应为主;多基因加性、显性效应分别为 4.07 和 2.11,BC₄F₂主基因、多基因遗传率分别为 21.46% 和 36.71%。

2.8 总粒数的遗传

模型分析结果(表 2)表明,每穗总粒数最适遗

传模型为 DO 模型,即 1 对加性-显性主基因+加性-显性-上位性多基因模型,AIC 值为 1 218.38。主基因加性效应为 2.97,显性效应为 3.15,BC₄F₂主基因、多基因遗传率分别为 32.47% 和 25.66%。由此可知,总粒数的遗传主要受主基因效应控制,但微效多基因效应不可忽略。

表 2 四个世代联合估计的耐冷指标性状的遗传参数

Tab.2 Estimated genetic parameters of cold tolerance traits by joint analysis of P₁, P₂, BC₄F₁ and BC₄F₂ generations

遗传参数 Parameter	结实率/% A	株高/cm B	穗颈长/cm C	穗下节长/cm D	穗长/cm E	实粒数 F	秕粒数 G	总粒数 H
最适模型 Optimum model	E-1	E-2	E-1	E-0	B-1	B-2	E-3	D-0
<i>d</i>	-	-	-	-	-	-	-	2.97
<i>h</i>	-	-	-	-	-	-	-	3.15
<i>d_a</i>	5.36	15.83	3.07	5.32	42.65	30.46	2.93	-
<i>d_b</i>	19.47	13.90	1.90	4.15	49.07	35.55	-15.22	-
<i>h_a</i>	-18.92	60.99	2.90	0.13	49.79	22.03	-	-
<i>h_b</i>	27.30	-12.31	-2.14	-4.51	-39.81	-53.64	-	-
[<i>d</i>]	6.53	4.57	-5.01	-	-	-	4.07	-
[<i>h</i>]	1.17	2.39	1.15	-	-	-	2.11	-
<i>i</i>	9.33	-	1.89	4.14	32.06	-	-	-
<i>j_{ab}</i>	1.97	-	-2.44	-4.51	-42.65	-	-	-
<i>j_{ba}</i>	-7.19	-	4.04	1.29	24.91	-	-	-
<i>l</i>	-14.98	-	-1.16	1.89	-13.56	-	-	-
<i>h_{mg}²/%</i>	80.11	44.39	75.06	57.36	16.11	33.85	21.46	32.47
<i>h_{pg}²/%</i>	8.27	29.22	2.87	11.25	37.45	14.64	36.71	25.66

注:*d*、*d_a*、*d_b*,主基因加性效应;*h*、*h_a*、*h_b*,主基因显性效应;[*d*],多基因加性效应;[*h*],多基因显性效应;*i*,加性×加性上位性效应;*j_{ab}*,加性×显性效应;*j_{ba}*,显性×加性效应;*l*,显性×显性上位性效应;*h_{mg}²*,主基因遗传率;*h_{pg}²*,多基因遗传率。

Note: *d*, *d_a*, *d_b*, Major gene additive effect; *h*, *h_a*, *h_b*, Major gene dominant effect; [*d*], Polygene additive effect; [*h*], Polygene dominant effect; *i*, Epistatic effect of additive × additive; *j_{ab}*, Effect of additive × dominant; *j_{ba}*, Effect of dominant × addition; *l*, Epistatic effect of dominant × dominant; *h_{mg}²*, Major gene heritability; *h_{pg}²*, Polygene heritability; A, Seed setting rate; B, Plant height; C, Peduncle length; D, Node length under spike; E, Ear length; F, Filled grain number per panicle; G, Unfilled grain number per panicle; H, Total grain number per panicle.

3 讨论

曾亚文等^[20]认为,水稻株高、穗颈长、穗下节长、穗长、主穗结实率、实粒数、秕粒数和总粒数等性状可用作孕穗期耐冷性评价指标,本研究应用主基因+多基因混合遗传模型对这些性状进行遗传分析,表明大多数性状均检测到有主基因、多基因存在,其中主穗结实率、株高、穗颈长、穗下节长、实粒数和总粒数遗传主要受主基因效应控制,而株高、穗长、秕粒数和总粒数微效多基因效应不可忽略,国内外亦有类似报道,申时全^[21]和杨树明等^[22]研究认为,主穗结实率和穗颈长是由主效基因控制;戴陆园等^[23]研究表明,株高性状受主效基因和微效基因共同作用;马洪文等^[24]提出穗长表现为多基因的加性效应;李余生^[25]提出每穗实粒数和总粒数受主基因控制,均与本研究有一致性。此外,从分子水平相关报道也证实存在多个控制这些性状的 QTL,Zhou 等^[26]用十和田与近等基因系 ZL1929-4 构建的 F₂群

体在第 7 染色体上精细定位 1 个与结实率相关的 QTL;Zeng 等^[27]在昆明小白谷的 NIL-RILs 群体中检测到 3 个控制株高的 QTL、4 个控制穗颈长的 QTL、1 个控制穗下节长的 QTL、4 个控制穗长的 QTL、6 个控制主穗结实率的 QTL、2 个控制实粒数的 QTL、5 个控制秕粒数的 QTL 和 4 个控制总粒数的 QTL。

在本研究中,利用具有遗传一致性的材料(P₁、P₂、BC₄F₁)设置重复并随机种植于分离群体之中,在一定程度上保持环境条件一致,使主基因效应得以充分发挥。丽江新团黑谷近等基因系 BC₄F₂的主穗结实率、株高、穗下节长、实粒数和总粒数等性状主基因遗传率较高,有可能在耐冷基因精细定位和分离克隆方面具有很大的利用潜力,但为防止因主基因丢失而造成无效选择,在耐冷性育种上应在早代进行选择。从遗传效应信息分析,结实率、穗颈长、穗下节长和穗长性状以加性效应为主,说明对该群体可利用主基因和多基因的加性效应来选育耐冷材料;但这些性状存在加性×加性上位性、显性×显性上位

性效应互作, 同时还有加性 \times 显性效应、显性 \times 加性作用, 表明遗传比较复杂, 有关的互作效应对选择有一定影响, 这些结果还有待于进一步在分子水平上加以验证。

参考文献:

- [1] Negrao S, Oliveira M M, Jena K K *et al.* Integration of genomic tools to assist breeding in the *Japonica* subspecies of rice [J]. *Mol Breed* 2008, 22: 159 – 168.
- [2] Chakravarthi B K, Narayanan R. SSR marker based DNA fingerprinting and diversity studying rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Afr J Biotechnol* 2006, 5: 684 – 688.
- [3] Sthapit B R, Witcombe J R. Inheritance of tolerance to chilling stress in rice during germination and plumule greening [J]. *Crop Science* 1998, 38: 660 – 665.
- [4] 高亮之, 李林. 水稻气象生态 [M]. 北京: 农业出版社, 1992: 24 – 31.
- [5] 韩龙植, 高熙宗, 朴钟泽. 水稻耐冷性遗传及基因定位研究概况与展望 [J]. *中国水稻科学* 2002, 16(2): 193 – 198.
- [6] 蒋志农. 云南稻作 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 1995.
- [7] 李勇, 杨晓光, 王文峰, 等. 全球气候变暖对中国种植制度可能影响 V. 气候变暖对中国热带作物种植北界和寒害风险的影响分析 [J]. *中国农业科学* 2010, 43(12): 2477 – 2484.
- [8] Kuroki M, Salto K, Matsuya S *et al.* A quantitative trait locus for cold tolerance at the booting stage on rice chromosome 8 [J]. *Theoretical and Applied Genetics* 2007, 115: 593 – 600.
- [9] Zhou L, Zeng Y W, Zheng W W *et al.* Fine mapping a QTL *qCTB7* for cold tolerance at the booting stage on rice chromosome 7 using a near-isogenic line [J]. *Theoretical and Applied Genetics* 2010, 121(5): 895 – 905.
- [10] Saito K, Hayano-saito Y, Kuroki M *et al.* Map based cloning of the rice cold tolerance gene *Ctb1* [J]. *Plant Science* 2010, 179: 97 – 102.
- [11] 曾亚文, 申时全, 陶大云, 等. 核代换群体和系选品种在水稻耐冷性近等基因系研制中的作用 [J]. *作物学报* 2001, 27(4): 533 – 537.
- [12] Zeng Y W, Shen S Q, Li Z C *et al.* Ecogeographic and genetic based on morphological characters of indigenous rice (*Oryza sativa* L.) in Yunnan, China [J]. *Genet Resour Crop Evol* 2003, 50(6): 566 – 576.
- [13] 戴陆园, 叶昌荣, 熊建华, 等. 稻耐冷性鉴定评价方法 [J]. *中国水稻科学* 1999, 12(1): 62 – 67.
- [14] Zeng Y W, Li S C, Shen S Q *et al.* Geographical distribution and cold tolerance at booting stage of the second core collection of rice landraces (*Oryza sativa*) from Yunnan, China [J]. *Plant Genetic Resources Newsletter*, 2005, 143: 51 – 55.
- [15] 戴陆园, 叶昌荣, 工藤悟, 等. 中日合作稻耐冷性研究十五年进展概述 [J]. *作物品种源* 1998(4): 40 – 48.
- [16] 刘新展, 赵明富, 何月秋, 等. 以丽江新团黑谷为遗传背景的抗稻瘟病基因累加系的选育及其抗性鉴定 [J]. *作物学报* 2007, 33(1): 20 – 24.
- [17] 曾亚文, 叶昌荣, 申时全. 水稻穗期耐冷 NILs 研制和 QTL 分析 [J]. *中国农业科学* 2000, 33(4): 109.
- [18] Horisue N, Kunihiro Y, Higashi T *et al.* Screening for cold tolerance of Chinese and Japanese rice varieties and selection of standard varieties [J]. *Trop Agricultural Research Ser* 1988, 21: 76 – 87.
- [19] 盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量遗传体系 [M]. 北京: 科学出版社 2003: 8 – 223.
- [20] 曾亚文, 李坤崇, 普晓英, 等. 云南稻核心种质孕穗期耐冷性状间的相关性与生态差异 [J]. *中国水稻科学* 2006, 20(3): 265 – 271.
- [21] 申时全, 曾亚文, 普晓英, 等. 昆明小白谷耐冷性近等基因系耐冷性状的相关性及遗传研究 [J]. *西南农业学报* 2004, 17S: 24 – 29.
- [22] 杨树明, 曾亚文, 杜娟, 等. 水稻丽粳 2 号近等基因系杂种后代耐冷性遗传研究 [J]. *植物遗传资源学报* 2006, 7(3): 306 – 309.
- [23] 戴陆园, 叶昌荣, 徐福荣, 等. 云南稻种昆明小白谷耐冷性指标性状的遗传分析 [J]. *中国水稻科学* 1999, 13(2): 73 – 76.
- [24] 马洪文, 代晓华, 王昕, 等. 水稻农艺性状加性显性遗传效应分析 [J]. *宁夏农林科技* 2005, 3: 18 – 20.
- [25] 李余生, 王州飞, 唐海娟, 等. 太湖流域粳稻地方品种产量相关性状的遗传分析 [J]. *中国水稻科学* 2006, 20(3): 272 – 276.
- [26] Zhou L, Zeng Y W, Zheng W W *et al.* Fine mapping a QTL *qCTB7* for cold tolerance at the booting stage on rice chromosome 7 using a near-isogenic line [J]. *Theoretical and Applied Genetics* 2010, 121(5): 895 – 905.
- [27] Zeng Y W, Yang S M, Cui H *et al.* QTLs of cold tolerance related traits at the booting stage for NIL-RILs in rice revealed by SSR [J]. *Genes Genom* 2009, 31(2): 143 – 154.