

不同盐浓度胁迫下小麦苗期苗高和主根长的 QTL 分析

杨彩凤¹, 巨伟¹, 张树华², 田纪春³, 海燕⁴, 杨学举²

(1. 河北农业大学 农学院 河北省作物种质资源实验室 河北 保定 071000; 2. 河北农业大学 生命科学院 河北 保定 071000;

3. 山东农业大学 农学院 山东 泰安 271018; 4. 河南省农作物新品种重点实验室 河南 郑州 450002)

摘要:小麦苗期苗高和主根长是鉴定小麦苗期耐盐性的重要指标。利用小麦品种花培3号×豫麦57获得的DH群体168个株系,在去离子水(对照)以及50、100、200 mmol/L NaCl溶液处理下,进行苗高和主根长的数量性状基因(QTL)定位分析。利用完备区间作图法,共检测到影响苗高和主根长的25个QTL,单个QTL对表型的贡献率为4.19%~23.72%。位于3D染色体区间Xgdm72-Xbarc1119上影响主根长的QTL位点具有最大的遗传效应,贡献率为23.72%;在100 mmol/L和50 mmol/L NaCl处理下,在2D染色体Xwmc170.2-Xgwm539区段,同时检测到影响苗高的2个QTL位点,其贡献率分别为12.59%和8.40%;在100 mmol/L和200 mmol/L NaCl处理下,在4D染色体Xcfa2173-Xcfe188区段,同时检测到影响主根长的2个QTL位点,其贡献率分别为8.77%和5.70%;在对照和100 mmol/L NaCl溶液处理下,在5B染色体Xgwm213-Xswes861.2区段,同时检测到影响苗高的QTL位点,其贡献率分别为17.49%和6.28%。另外,在50 mmol/L NaCl溶液处理下,4B染色体Xwmc657-Xwmc48区段还定位了1个影响苗高的QTL位点,其贡献率为12.59%;在染色体3A和染色体7D上各检测出与主根长有关的1个不同的QTL;在5A染色体Xbarc358.2-Xgwm186和Xewem40-Xbarc358.2区间分别检测到1个影响苗高的QTL。这些主效QTL可用于苗高和主根长的分子标记辅助选择。

关键词:小麦; DH群体; 苗高; 主根长; QTL

中图分类号: S512.03 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7091(2012)02-0091-06

QTL Mapping for Seedling Height and Taproot Length in Wheat under Different Salt Stresses

YANG Cai-feng¹, JU Wei¹, ZHANG Shu-hua², TIAN Ji-chun³, HAI Yan⁴, YANG Xue-ju²

(1. College of Agronomy, Agricultural University of Hebei, Crop Germplasm Lab of Hebei Province, Baoding 071000, China; 2. College of Life Sciences, Agricultural University of Hebei, Crop Germplasm lab of Hebei Province Baoding 071000, China; 3. College of Agronomy, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China; 4. Henan Key Laboratory for Crop Improvement, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: Seedling height and taproot length are important indexes to evaluate salt tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. For mapping quantitative trait loci (QTLs) for seedling height (SH) and taproot length (TL) in wheat, a set of 168 doubled haploid (DH) lines derived from the cross between Huapei 3 and Yumai 57 was treated with deionized water (normal condition) and 50, 100, 200 mmol/L of NaCl. Based on inclusive composite interval mapping (ICIM) method, we identified 25 additive QTLs for seedling height and taproot length under normal and the three stress conditions. Each locus explained 4.19%–23.72% of phenotypic variance. In the interval between Xgdm72 and Xbarc1119 on chromosome 3D, QTL qTL3D-2 had the phenotypic contribution of 23.72%. Another QTL qSH2D located between Xwmc170.2 and Xgwm539 on chromosome 2D was detected in both 100 and 50 mmol/L NaCl treatments, which explained phenotypic variances of 12.59% and 8.40%. QTL located between Xcfa2173 and Xcfe188 on chromosome 4D was detected in both 100 and 200 mmol/L NaCl treatments, which explained phenotypic variances of 8.77% and 5.70%. QTL for SH located between Xgwm213 and Xswes861.2 on

收稿日期: 2011-12-19

基金项目: 河北省科技支撑计划(06220116D-2)

作者简介: 杨彩凤(1986-), 女, 河北承德人, 在读硕士, 主要从事植物遗传资源研究与利用研究。

通讯作者: 杨学举(1962-), 男, 河北河间人, 教授, 博士生导师, 主要从事植物遗传资源研究与利用研究。

chromosome 5BL was detected in both normal and 100 mmol/L NaCl treatments, which explained phenotypic variances of 12.59% and 8.40%. In addition, QTL for SH located between Xwmc657 and Xwmc48 on chromosome 4B was detected in 50 mmol/L NaCl treatments, which explained phenotypic variances of 12.59%. In the linkage groups 3A and 7D, one and one QTL associated with TL were detected respectively. On chromosome 5A, one QTL for SH was found in the interval between Xbarc358.2 and Xgwm186 and the interval between Xcwem40 and Xbarc358.2, respectively. The major QTLs identified can be applicable in marker-assisted selection in wheat breeding for seedling height and taproot length.

Key words: Wheat; DH population; Seedling height; Taproot length; Quantitative trait locus

土壤盐渍化是世界范围内影响作物产量的主要非生物胁迫因子之一,我国的土壤盐渍化较为突出,大约有 6×10^6 hm^2 的盐碱地^[1]。我国大多数麦区小麦出苗后正是土壤返盐的时期,土壤含盐量达到最大值,而小麦苗期又是小麦一生耐盐性最薄弱的阶段,此时的盐胁迫对小麦生长有明显的影响。因此,在生产实际中,苗期的耐盐性显得更加重要,苗期耐盐性是保证苗全、苗齐的基础^[2]。

Gorham^[3,4]、Dvorak^[5]和Dubcovsky^[6]等将控制普通小麦 K^+/Na^+ 比率性状的基因 *Knal* 定位于 4D 染色体的长臂上。索广力等^[7]利用 RAPD-BSA 技术筛选到与小麦耐盐突变体 8901-17 耐盐突变位点紧密连锁的 RAPD 标记 OperonQ4。翁跃进等^[8]利用 F_2 分离群体,证实小麦耐盐农家品种茶淀红含有一个主效耐盐基因,利用 RAPD-BSA 技术,得到该主效基因与 RAPD 标记 OPZ09-590 间的连锁距离为 6.557 cM。翁跃进^[9]使用 BSA 法,用 RFLP 探针标记将小麦耐盐种质茶淀红麦的耐盐基因定位在 5A 染色体的长臂的 xPsrGo6 位点上。单雷等^[10]利用 SSR-BSA 方法筛选获得与山融 3 号耐盐主效基因连锁的标记 Xgwm304。经软件分析,该标记与耐盐基因两位点间的遗传距离为 24.41 cM,定位在染色体 5AS 上。刘旭等^[11]利用 F_2 分离群体,应用 SSR 标记技术,分析了小麦与延安赖草杂交后代 98-160 芽期和苗期的耐盐性,筛选到了与 98-160 耐盐性状连锁的 SSR 标记 WMS67 和 WMS213,它们与耐盐基因的遗传距离分别为 13.9 cM (centMorgan) 和 31.0 cM。结合小麦 SSR 图谱分析,将该主效抗性基因定位在 5B 染色体的长臂上,但这一抗性基因可能并非来源于延安赖草。武录清等^[11]以 F_2 和 $\text{F}_{2:3}$ 家系为材料,用 SSR 分子标记对小麦苗期耐盐性状进行定位,共检测到 6 个 QTL,将耐盐基因定位在 5D、5A、5B。上述研究利用不同材料和不同方法对小麦耐盐性进行了基因定位,但利用 DH 群体对小麦苗期的耐盐性进行 QTL 分析,尚未见报道。本研究利用 DH 群体对不同盐胁迫和非胁迫等多个环境下小

麦苗高和主根长度进行基因定位,为幼苗耐盐性状的分子标记辅助选择提供了依据。

1 材料和方法

1.1 作图群体

DH 群体由花培 3 号 \times 豫麦 57 的 F_1 经小孢子培养和染色体加倍而成。其父母本和 168 个 DH 系在幼苗特性、株高、成熟期和产量等性状上存在明显差异。

1.2 盐胁迫处理和性状指标测定

精选父母本和 DH 群体 168 个家系的无病虫害饱满种子(每个材料 100 粒)置种子发芽盘中,先用 3% H_2O_2 处理 8 min,再用蒸馏水冲洗 3 次,然后将种子均匀摆在铺有 2 层滤纸的培养皿上,置于光照培养箱中培养 1 d,光强度为 $2500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,光周期为 12 h/12 h,温度为 20°C 。4 个处理,NaCl 浓度分别为 0(去离子水对照)、50、100、200 mmol/L。每家系各挑选长势一致的 80 粒种子分别均匀置于 8 个培养皿中,腹沟向下,粒与粒之间保持一定距离,每个培养皿 10 粒,每个处理 2 次重复。每皿加入相应浓度的 NaCl 盐溶液 5 mL,对照加入相同体积的去离子水。期间用加液枪定时定量向培养皿中加入损失的水分。将各处理置光照培养箱中培养 7 d,光强度为 $2500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,光周期为 12 h/12 h,温度为 20°C 。每个重复选出生长一致的 6 株分别测量苗高和主根长度。

1.3 分子遗传图谱

DH 群体的分子遗传图谱由山东农业大学小麦品质育种研究室于 2008 年构建^[12],含定位于小麦 21 条染色体的 323 个位点(包括 284 个 SSR、37 个 EST-SSR、1 个 ISSR 和 1 个 HMW 标记)。图谱全长 2485.7 cM,平均 2 个标记间的遗传距离为 7.67 cM,形成 24 个连锁群。

1.4 数据处理

利用 SPSS17.0 软件对小麦苗高和主根长度的表型数据进行统计分析。采用 323 个标记构建的遗

传图谱,利用完备区间作图方法(Inclusive composite interval mapping, ICIM)^[13]对 4 个处理条件下的苗高和主根长度分别进行 QTL 分析^[14-16],LOD 阈值为 2.5,Step 值为 1 cM。QTL 命名参照 McCouch 等^[17]的方法。

2 结果与分析

2.1 小麦苗高、主根长在盐胁迫下的表现

在盐胁迫和对照处理下,母本花培 3 号比父本豫麦 57 有较大的苗高和主根长值(表 1)。在盐胁迫处理下,随着 NaCl 溶液浓度的升高,双亲及 DH 群体的苗高和主根长逐渐降低(表 1),说明苗高和

主根长度与耐盐性有关。群体中偏度值与峰度值的绝对值都小于 1.0,符合正态分布(图 1),适合进行 QTL 定位分析^[18]。

2.2 QTL 分析

2.2.1 苗高 QTL 对照处理下,检测到 5 个苗高的 QTL,分别位于 2A、3B、5BL、6B 和 7BL 染色体,可解释苗高变异的 4.34%、4.19%、17.50%、7.61%、7.29%(表 2 和图 2)。5BL 位点的遗传贡献率最大,可解释 17.50% 的表型变异,其增效等位基因来源于花培 3 号。只有 3B 位点的增效基因来源于豫麦 57,其他 4 个位点的增效基因均来源于花培 3 号。

表 1 亲本及 DH 群体苗高、主根长的表型分析

性状		亲本 Parent		DH 群体 DH population			
Trait	Treatment	花培 3 号	豫麦 57	均值	范围	偏度	峰度
		Huapei3	Yumai57	Mean	Range	Skewness	Kurtosis
苗高/cm Seedling height	对照	10.86	13.39	11.73	8.13 ~ 16.69	0.425	0.087
	50 mmol/L NaCl	10.00	5.51	8.13	4.99 ~ 10.74	-0.128	0.252
	100 mmol/L NaCl	8.53	4.13	5.41	3.34 ~ 7.64	0.197	-0.975
	200 mmol/L NaCl	3.67	2.97	2.95	2.03 ~ 3.85	0.114	-0.002
主根长/cm Taproot length	对照	9.32	10.37	11.51	6.77 ~ 14.74	-0.324	0.518
	50 mmol/L NaCl	8.33	5.32	7.21	4.99 ~ 9.10	-0.215	0.098
	100 mmol/L NaCl	5.32	4.51	4.79	3.39 ~ 6.20	0.186	-0.299
	200 mmol/L NaCl	4.26	4.27	4.20	2.90 ~ 5.23	-0.122	-0.578

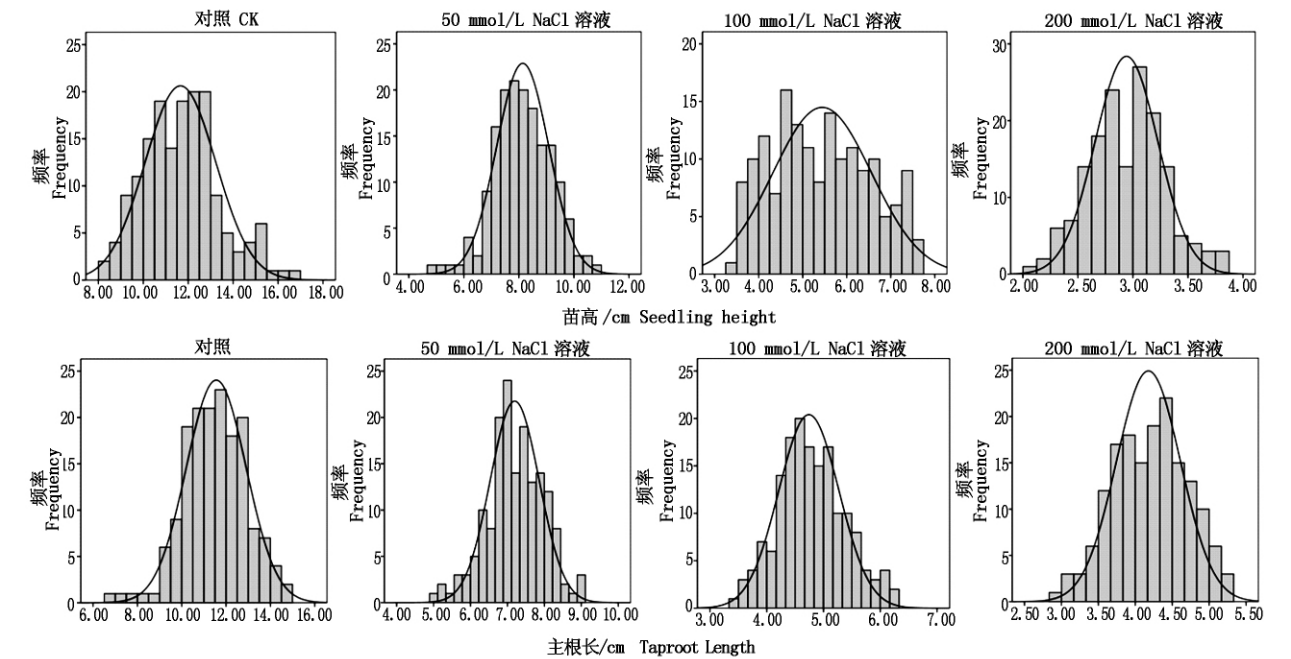


图 1 DH 群体 168 个株系的苗高、主根长性状表型分析

Fig. 1 Analysis of seedling height and taproot length in the DH population

50 mmol/L NaCl 溶液处理下,检测到 4 个苗高的 QTL,分别位于 2D、3A、4B 和 7A 染色体上,可解释苗高变异的 8.40%、6.33%、12.59%、6.42%(表 2 和图 2)。2D 位点的增效等位基因来源于花培 3

号,其他 3 个加性效应位点的增效等位基因均来源于豫麦 57。

100 mmol/L NaCl 溶液处理下,检测到 3 个苗高的 QTL,分别位于 2D、5A 和 5BL 染色体上,可解释苗

高变异的 12.59% 6.88% 6.28% (表 2 和图 2)。所有加性效应位点的增效等位基因均来源于花培 3 号。200 mmol/L NaCl 溶液处理下,检测到 1 个苗高

的 QTL (qSH5A-2),位于 5A 染色体上,可解释表型变异的 11.36% (表 2 和图 2)。该位点的增效等位基因来源于花培 3 号,可增加苗高 0.11 cm。

表 2 DH 群体苗高性状的加性 QTL 位置、效应及贡献率

Tab.2 Intervals effects and contributions of additive QTLs for seedling height (SH) in the DH population

处理 Treatment	位点 Loci	染色体 Chrom.	位置 /cM Pos.	标记区间 Marker interval	加性效应 ¹⁾ Additive	LOD 值 LOD score	贡献率 /% Var.
对照 CK	qSH2A	2A	102	Xwmc455 – Xgwm515	10.11	2.65	4.34
	qSH3B	3B	90	Xgwm566 – Xcfe009	-9.93	2.64	4.19
	qSH5B	5BL	58	Xgwm213 – Xswes861.2	21.18	10.05	17.50
	qSH6B	6B	83	Xswes679.2 – Xwmc658.2	17.21	4.04	7.61
	qSH7B	7BL	48	Xgwm333 – Xwmc10	13.84	3.48	7.29
50 mmol/L NaCl 溶液	qSH2D	2D	66	Xwmc170.2 – Xgwm539	0.30	3.74	8.40
	qSH3A	3A	2	Xbarc310 – Xbarc321	-0.26	2.90	6.33
	qSH4B	4B	15	Xwmc657 – Xwmc48	-0.36	5.78	12.59
	qSH7A	7A	56	Xbarc259 – Xwmc596	-0.26	3.13	6.42
100 mmol/L NaCl 溶液	qSH2D	2D	63	Xwmc170.2 – Xgwm539	0.39	5.33	12.59
	qSH5A-1	5A	35	Xcwem40 – Xbarc358.2	0.29	3.17	6.88
	qSH5B	5BL	58	Xgwm213 – Xswes861.2	0.29	3.01	6.28
200 mmol/L NaCl 溶液	qSH5A-2	5A	40	Xbarc358.2 – Xgwm186	0.11	3.98	11.36

注: ¹⁾ . 正值表示增效等位基因来源于花培 3 号, 负值表示增效等位基因来源于豫麦 57。表 3 同。

Note: ¹⁾ . Alleles from Huapei 3 and Yumai 57 with positive effect are defined in positive and negative values respectively. The same as Tab. 3.

2.2.2 主根长度 QTL 对照处理下,检测到 2 个 QTL,分别位于 3A 和 3D 染色体,可解释主根变异的 17.45% 和 23.72% (表 3 和图 2)。2 个 QTL 的增效等位基因均来源于豫麦 57,分别增加根长 0.59 cm 和 0.69 cm。

50 mmol/L NaCl 溶液处理下的 2 个 QTL,位于 3D 和 7A 染色体上,可解释表型变异的 6.25% , 7.54% (表 3 和图 2),位于 qTL7A 的 Xbarc259–Xwmc596 位点遗传贡献率最大,可解释 7.54% 的表型变异。2 个 QTL 的增效等位基因均来源于豫麦 57。

100 mmol/L NaCl 溶液处理下的 4 个 QTL,分别位于 1B、4D 和 7D 染色体上,可解释 7.97% ,

8.77% 6.37% ,13.09% 的表型变异(表 3 和图 2)。位于 7D 染色体上的 Xwmc630.1–Xgdm67 位点遗传贡献率最大,可解释 13.09% 的表型变异。其中, qTL4D-1 的增效等位基因均来源于花培 3 号,其他 3 个 QTL 的增效等位基因均来源于豫麦 57,增加根长 0.15 ~ 0.22 cm。

200 mmol/L NaCl 溶液处理下的 4 个 QTL,位于 2A、4D、5BS 和 7BS 染色体上,可解释表型变异的 5.70% ~ 6.97% (表 3 和图 2)。其中,贡献率为 5.95% 的位点增效基因来源于豫麦 57,其余 3 个位点均来源于花培 3 号。

表 3 DH 群体主根长性状的加性 QTL 位置、效应及贡献率

Tab.3 Intervals effects and contributions of additive QTLs for taproot length (TL) in the DH population

处理 Treatment	位点 Loci	染色体 Chrom.	位置 /cM Pos.	标记区间 Marker interval	加性效应 ¹⁾ Additive	LOD 值 LOD score	贡献率 /% Var.
对照 CK	qTL3A	3A	118	Xwmc527 – Xwmc264	-0.59	5.97	17.45
	qTL3D-2	3D	17	Xgdm72 – Xbarc1119	-0.69	9.50	23.72
50 mmol/L NaCl 溶液	qTL3D-1	3D	1	Xcfd34 – Xbarc376	-0.19	2.58	6.25
	qTL7A	7A	56	Xbarc259 – Xwmc596	-0.21	3.25	7.54
100 mmol/L NaCl 溶液	qTL1B	1B	35	Xcwem6.1 – Xwmc128	-0.17	3.47	7.97
	qTL4D-1	4D	124	Xcfa2173 – Xcfe188	0.18	4.10	8.77
	qTL4D-2	4D	140	Xbarc237 – Xcfe254	-0.15	2.50	6.37
	qTL7D	7D	134	Xwmc630.1 – Xgdm67	-0.22	5.01	13.09
200 mmol/L NaCl 溶液	qTL2A	2A	69	Xwmc401 – Xcfa2263	0.12	2.79	5.87
	qTL4D	4D	123	Xcfa2173 – Xcfe188	0.12	2.56	5.70
	qTL5B	5BS	20	Xbarc140 – Xbarc142	0.13	3.35	6.97
	qTL7B	7BS	7	Xgwm611 – Xwmc581	-0.12	2.84	5.95

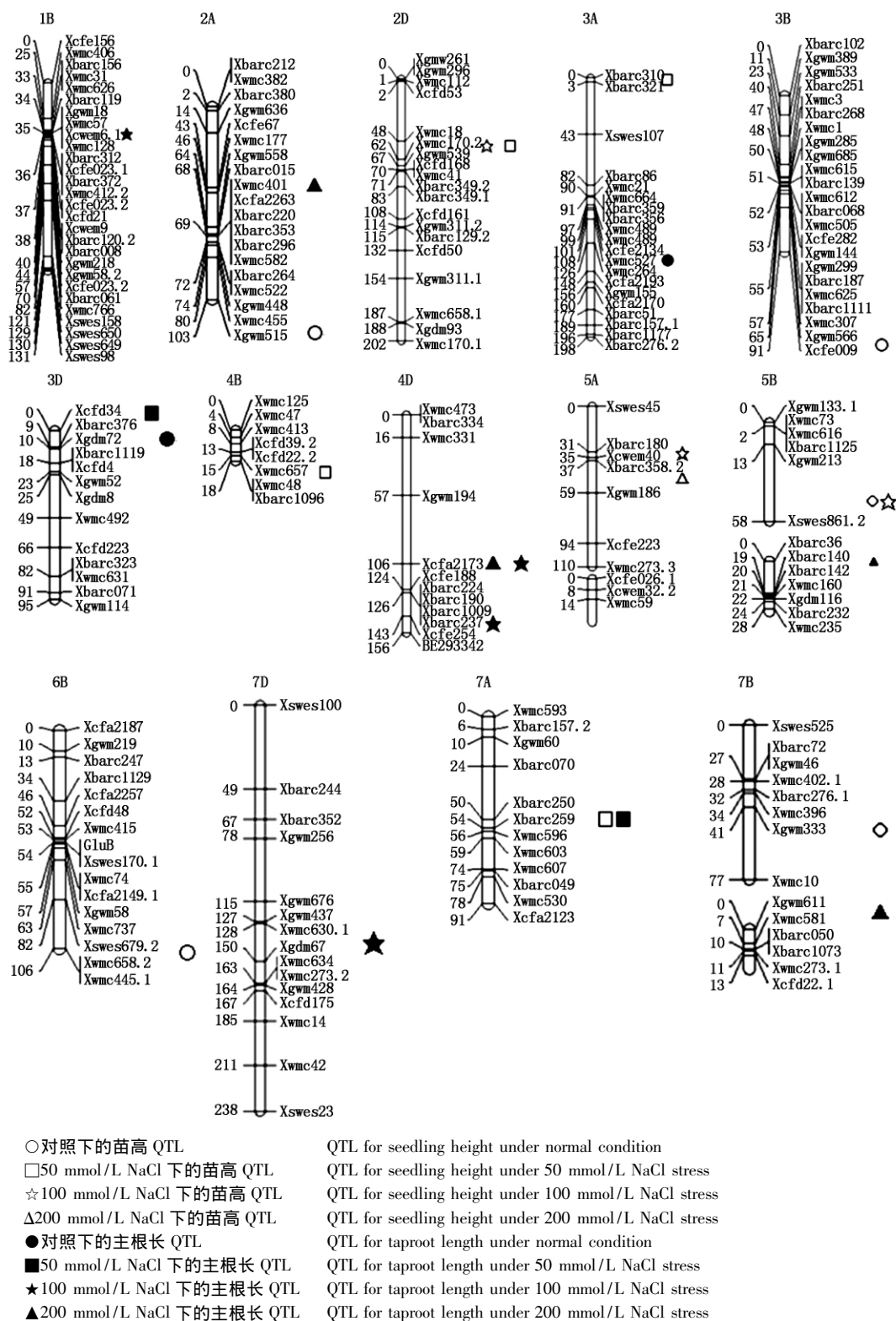


图2 苗高、主根长性状 QTL 在染色体上的位置

Fig. 2 Positions of QTLs associated with seedling height and taproot length

3 讨论

QTL 定位依靠相应的作图群体和作图方法。F₂ 群体如果足够大,包含了所有的亲本可能的遗传信息,但 F₂ 群体内植株之间的基因型不同,易受到环

境效应的影响,所以,研究者们常使用 F₂ 群体的衍生后代,它们的性状尽管为杂合型,但是代价是构建的图谱精确度下降。DH 群体是由单倍体直接加倍变成二倍体株系,重组基因型丰富,以株系性状代替单株性状,信息的真实性和准确性显著提高。本研

究利用耐盐性强的花培 3 号与耐盐性差的豫麦 57 构成的 DH 群体,构建了密集连锁图位点,在 4 个处理条件下,对小麦苗期耐盐性进行 QTL 分析,得到了很有价值的结果。

本研究结果表明,控制苗高的主效 QTL 主要出现在 5BL、5A、2D 和 4B 染色体上,控制主根长的主效 QTL 主要出现在 7D、3A 和 3D 染色体上,DH 群体的每个性状也都有超过双亲的株系,双亲中都存在着对苗期耐盐性状有贡献的等位基因,控制小麦苗期耐盐性的 QTL 分散在双亲中,尽管豫麦 57 对盐胁迫敏感,但是它具有潜在的耐盐性,预示着通过分子标记选择将能够聚合双亲的耐盐基因,选育出耐盐性更强的品种或材料。

本研究利用 MAPMAKER/EXP3.0 构建的遗传连锁图谱,包含 324 个 SSR 标记引对,已覆盖全部 21 条小麦染色体,利用完备区间作图方法对 4 个处理条件下的苗高和主根长度分别进行 QTL 分析,但检测到的主效 QTL 未能在 4 种处理下都检测到,因此,尚需构建密度较高的 DH 群体连锁图谱进一步研究基因的一因多效与多因一效遗传机制,为性状基因精细定位及分子标记辅助选择奠定基础。

4 结论

通过小麦品种花培 3 号和豫麦 57 杂交获得的 168 个株系的 DH 群体及其构建的小麦遗传图谱,共检测到控制苗高及主根长的 25 个 QTL。位于 3D 染色体区间 Xgdm72-Xbarc1119 上影响主根长的 QTL 位点具有最大的遗传效应,贡献率为 23.72%,但并未在各环境中稳定表达。在 5B、7A 染色体上存在一些对小麦苗高和主根长共同起重要作用的区域。这些 QTL 可用于分子标记辅助育种和聚合育种。

参考文献:

- [1] 刘旭,史娟,张学勇,等. 小麦耐盐种质的筛选鉴定和耐盐基因的标记[J]. 植物学报, 2001, 43(9): 948-954.
- [2] 马雅琴,翁跃进. 引进春小麦品种耐盐性鉴定评价[J]. 作物学报, 2005, 31(1): 58-64.
- [3] Gorham J. Partial characterization of the trait for enhanced K^+/Na^+ discrimination in the D genome of wheat [J]. Plant Physiol, 1990, 180: 590-597.
- [4] Gorham J. Genetic analysis and physiology of trait enhanced K^+/Na^+ discrimination in wheat [J]. New Phytol, 1997, 137: 109-116.
- [5] Dvorak J. Enhancement of the salt tolerance of *Triticum turgidum* L. by the *Knal* locus transferred from the *Triticum aestivum* L. chromosome 4D by homoelogenous recombination [J]. Theor Appl Genet, 1994, 87: 872-877.
- [6] Dubcovsky J, Maria G S, Epstein E, et al. Mapping of the K^+/Na^+ discrimination locus *Knal* in wheat [J]. Theor Apple Genet, 1996, 92: 448-454.
- [7] 索广力,黄占景,何聪芬,等. 利用 RAPD-BSA 技术筛选小麦耐盐突变位点的分子标记[J]. 植物学报, 2001, 43: 598-602.
- [8] 翁跃进,陈道明. 小麦耐盐基因的标记和标记的克隆[J]. 遗传学报, 2002, 29: 343-349.
- [9] 翁跃进. 茶淀红麦耐盐基因的 RFLP 分子标记[J]. 河北农业科学, 1999, 3(1): 1-5.
- [10] 单雷,赵双宜,陈芳,等. 小麦体细胞杂种山融 3 号耐盐相关 SSR 标记的筛选和初步定位[J]. 中国农业科学, 2006, 39(2): 225-230.
- [11] 武玉清,刘录祥,郭会君,等. 小麦苗期耐盐相关性状的 QTL 分析[J]. 核农学报, 2007, 21(6): 545-549.
- [12] Zhang K P, Tian J C, Zhao L, et al. Detection of quantitative trait loci for heading date based on the doubled haploid progeny of two elite Chinese wheat cultivars [J]. Genetics, 2009, 135: 257-265.
- [13] 王建康. 数量性状基因的完备区间作图方法[J]. 作物学报, 2009, 35(2): 239-245.
- [14] Li H, Ye G, Wang J. A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping [J]. Genetics, 2007, 175: 361-374.
- [15] Li H, Ribaut J M, Li Z, Wang J. Inclusive composite interval mapping (ICIM) for digenic epistasis of quantitative traits in biparental populations [J]. Theor Appl Genet, 2008, 116: 243-260.
- [16] Zhang L, Li H, Li Z, Wang J. Interactions between markers can be caused by the dominance effect of QTL [J]. Genetics, 2008, 180: 1177-1190.
- [17] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, et al. RePort in QTL nomenclatures [J]. Rice Genet Newsl, 1997, 14: 11-13.
- [18] Cao G, Zhu J, He C, Gao Y, Yan J, Wu P. Impact of epistasis and QTL environment interaction on the developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2001, 103: 153-160.