

# 高丹草(高粱×苏丹草)产量及其构成因素的 QTL 定位与分析

逯晓萍<sup>1</sup>, 云锦凤<sup>2</sup>, 肖宇红<sup>3</sup>, 米福贵<sup>2</sup>, 李美娜<sup>1</sup>, 尹利<sup>1</sup>

(1. 内蒙古农业大学 农学院, 内蒙古 呼和浩特 010018; 2. 内蒙古农业大学 生态环境学院,  
内蒙古 呼和浩特 010018; 3. 中国科学院北京基因组研究所, 北京 101300)

**摘要:** 利用分子标记技术, 在许多作物上已获得了高密度的分子遗传图谱, 并定位了许多主要农艺性状的 QTL, 而在牧草上这方面的研究尚属空白。为提高育种中对牧草产量性状优良基因型选择的效率, 对高丹草的单株产量及其构成因素(株高、分蘖数、叶片数)进行 QTL 定位, 确定其在染色体的位置及其遗传效应, 探讨其杂种优势产生原因。在以高粱 413A 和棕壳苏丹草杂交获得的 248 个 F<sub>2:3</sub> 家系构建的作图群体中, 应用 AFLP 和 RAPD 两种标记技术构建了高丹草(Sorghum×Sudan grass)的遗传连锁图谱。共包含 168 个标记, 分布于 10 个连锁群, 图谱总长度为 836 cM, 标记间平均图距为 4.98 cM。采用 Joinmap/QTL4.0 对高丹草单株产量及其三大构成因素进行 QTL 定位。共检测到 QTLs 19 个, 分布在 8 个连锁群上, 其中, 第 1 和 3 连锁群最多, 各为 4 个和 3 个。单个 QTL 解释性状表型变异的 5.20%~51.50%。检测到的 19 个 QTL 中, 表现加性效应的有 1 个, 占 5.26%, 部分显性效应的有 3 个, 占 15.79%, 显性效应的有 6 个, 占 31.58%, 超显性效应的有 9 个, 占 47.36%。超显性效应和显性效应在高丹草杂种优势的遗传基础中占主导地位。

**关键词:** 高丹草; 遗传图谱; 产量性状; 分子标记; QTL 定位

中图分类号: S544.1353; S514.035.3 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2007)04-0080-06

## QTL Localization and Analysis on Yield and Related Factors of Sorghum × Sudan Grass

LU Xiaoping<sup>1</sup>, YUN Jinfeng<sup>2</sup>, XIAO Yuhong<sup>3</sup>, MI Fugui, LI Meina<sup>1</sup>, YIN Li<sup>1</sup>

(1. College of Agronomy, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot 010018, China;

2. College of Ecology and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot 010018, China;

3. Beijing Genome Academy in Science Academy of China, Beijing 101300, China)

**Abstract:** Molecular genetic map were constructed on many crops and main agronomic characters were located on the chromosomes with QTL, the research had done little on the grass. In order to get high yield, the individual biomass and related factors(height, tillers and leaves number) were located on the chromosomes and analyzed genetic effect with QTLs. The heterotic vigor was discussed. The mapping population derived from Sorghum×Sudan grass(314A ZKSD) F<sub>2:3</sub> family, 248 individuals were sampled, and with AFLP and RAPD markers to construct which covered 10 linkage groups with 836 cM distance. The average distance between markers were 4.98 cM. The software Joinmap/QTL4.0 were used for statistics analysis. The 19 QTLs were tested on 8 linkage groups. No. 1 and No. 3 linkage group covered 4 and 3 QTLs separately. Single QTLs explain 5.20%–51.50% phenotype difference. In the 19 QTLs, 1 QTL(5.26%) express the additive effect, 3 QTLs(15.79%) had partly dominant effect, 6 QTLs(31.58%) had dominant effect, 9 QTLs(47.36%) had super dominant effect. In showed super dominant effect and dominant effect had main action in Sorghum×Sudan heterotic basis.

**Key words:** Sorghum × Sudan grass; Genetic map; Yield character; Molecular marker; QTL localization

收稿日期: 2007-03-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(30660096) 教育部“春晖计划”项目(Z2004-2-15018)

作者简介: 逯晓萍(1960-), 女, 内蒙古呼和浩特人, 教授, 博士, 主要从事植物遗传育种及生物技术研究工作

通讯作者: 云锦凤(1941-), 女, 内蒙古土默特左旗人, 教授, 博导, 主要从事牧草遗传育种研究工作。

长期以来, 高粱(*Sorghum bicolor*)作为粮食兼饲料作物在生产上栽培利用, 但是, 由于品质欠佳, 氢氰酸含量较高, 同时, 作为饲草不易多次利用。而苏丹草(*S. Sudanenes*)的分蘖力强、草质柔软、可多次刈割利用、营养价值高、氢氰酸含量低, 但产草量较少。高丹草(高粱×苏丹草)正是结合了双亲的优点, 既具有高粱的抗寒、抗旱、耐倒伏、产草量高等特性, 又具有苏丹草的分蘖力强、草质柔软、可多次利用、营养价值高、氢氰酸含量低、适口性好等优良特性, 是一种以利用茎叶为主的一年生禾本科饲用牧草, 表现出了显著的种间杂种优势。虽然其双亲为高粱属的不同种, 亲缘关系有一定距离, 但染色体均为  $2n=20$ , 无生殖隔离, 可以自由授粉并产生正常发育的后代。因此, 是近年来发展起来的优质新型牧草。目前, 国内外对于高丹草(高粱×苏丹草)的研究主要集中在栽培技术、生物学性状以及杂种优势利用<sup>[1-4]</sup>等方面。然而, 随着分子生物学技术的发展, 许多作物已获得了完整的高密度的分子遗传图谱, 并定位了许多重要农艺性状的 QTL, 如玉米<sup>[3]</sup>、番茄<sup>[4,5]</sup>、大麦<sup>[6-8]</sup>、水稻在 QTL 方面研究的比较广泛, 关于水稻的产量及产量构成因子<sup>[9-11]</sup>、株高<sup>[12]</sup>、生育期<sup>[13]</sup>、谷粒及穗部性状<sup>[14]</sup>、稻瘟病抗性<sup>[15]</sup>及稻米蒸煮性质<sup>[16]</sup>等都有研究。而在牧草上这方面的研究尚属空白。为提高育种中对牧草产量性状优良基因型选择的效率, 达到提高产量的目的, 本研究对高丹草的单株产量及其构成因素(株高、分蘖数、叶片数)进行 QTL 定位, 确定其在染色体的位置及其遗传效应, 为进行高丹草 QTL 的标记辅助选择育种及 QTL 精细定位与 QTL 克隆奠定技术、材料和理论支撑。

## 1 材料和方法

### 1.1 作图群体的构建

本研究采用的分离群体  $F_{2.3}$  是以高粱 314A 为母本(自育), 棕壳苏丹草 2002GZ-1 为父本, 然后从其  $F_1$  的一个真杂种单株上套袋收种子, 并带往海南种植  $F_2$  群体, 随机套袋 248 个  $F_2$  单株, 收种子。2003 年春在内蒙古种植, 即为本试验用的  $F_3$  家系(又称  $F_{2.3}$  家系)试验群体。

### 1.2 田间试验与数据统计

2004 年分别在内蒙古农业大学科技园区(第 1 试验点)和林县科技示范园区(第 2 试验点)种植亲本  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$  及  $F_{2.3}$  家系材料, 按完全随机区组设计, 3 次重复, 每重复包括 251 个小区, 其中,  $F_3$  家系 248 个小区,  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$  各 1 个小区, 每小区双行种植,

行长 5 m, 行距 0.4 m。成熟期每小区随机取样 10 株, 对单株鲜重(FWP)、株高(PH)、分蘖数(TN)、叶片数(LN)等性状进行考种。以平均值作为该  $F_{2.3}$  家系重复内性状值, 以重复间的平均值作为性状值进行 QTL 分析。

### 1.3 分子标记

1.3.1 RAPD 分析 引物由上海 Sangon 合成。RAPD 反应在 PE480 型 DNA 扩增仪上进行。PCR 反应体系: 25  $\mu$ L; ddH<sub>2</sub>O: 5.2  $\mu$ L, 10× Buffer: 2.5  $\mu$ L, Mg<sup>2+</sup>: (25 mmol/ $\mu$ L) 3.0  $\mu$ L, dNTP: (2.0 mmol/ $\mu$ L), 4.0  $\mu$ L; 引物: (10  $\mu$ mol/ $\mu$ L) 2.0  $\mu$ L, 模板: 8.0  $\mu$ L; Taq 酶: (5 U/ $\mu$ L) 0.3  $\mu$ L, 反应循环参数为 94℃ 预变性 5 min, 然后 94℃ 40 s, 37℃ 1min, 72℃ 1.5 min, 40 个循环, 最后于 72℃ 延伸 10 min。扩增产物在 1% 的琼脂糖凝胶上电泳后用 EB 染液染色在紫外灯下观察并照相。

1.3.2 AFLP 分析 AFLP 反应参照 Heusden<sup>[17]</sup>的方法, 酶切采用 *Eco*RI / *Mse*I 组合, 采用 2 步扩增法。预扩增引物加入 3 个选择性碱基(+1, +2), 用 ddH<sub>2</sub>O 稀释预扩增产物 20 倍, 作为选扩模板, 取 20  $\mu$ L 进行扩增。扩增片段在 5% 聚丙烯酰胺凝胶上进行分离。选择亲本间多态性较多、条带清晰、重复性强的 14 个组合作为  $F_{2.3}$  群体分离研究的引物组合。限制性内切酶购自友谊中联和华美生工, Taq DNA Polymerase 由中国农科院蔬菜花卉研究所提供, T4 DNA 连接酶和 dNTP 均购自 TOYOBO 公司。

### 1.4 标记数据资料的收集

根据分析软件的要求统计分子标记的带型。相同于母本的纯合带(无带)记为 A, 杂合带型(有带)记为 C, 相同于父本的纯合带型(无带)记为 B, 杂合带型(有带)记为 D, 缺失或模糊带型记为-。对分离带型进行卡平方测验, 检验显著性。

### 1.5 遗传图谱构建

采用 Joinmap/3.0 对  $F_{2.3}$  家系的 168 个分子标记位点构建遗传连锁图谱。首先建立数据文件, 将 Loc 文件转到 Joinmap 状态下, 通过 LOD Groupings 命令进行分组, LOD 默认 2~10, 利用 Create Groups for mapping 命令作图。

### 1.6 QTL 定位和效应分析

采用 Joinmap/QTL 4.0 对性状进行全基因组扫描, 确定各性状 QTL 数目及在连锁图上的位置, 以 LOD>2.4 作为阈值判断 QTL 的存在与否, 同时, 分析 QTL 的加性、显性效应和基因位点对性状表型方差的贡献率。

## 2 结果与分析

### 2.1 遗传连锁图谱构建

将 168 个分子标记位点经 Joinmap 3.0 分析分为 10 个连锁群。构建的分子标记图谱覆盖了高丹草

基因组 10 条染色体, 图谱总长度为 836 cM, 标记间平均距离为 4.98 cM (图 1)。标记数目最多的为 LG3, 有 26 个分子标记; 最少的 LG8 只有 7 个标记。标记密度最高的也是 LG3, 标记间平均图距为 3.38 cM。

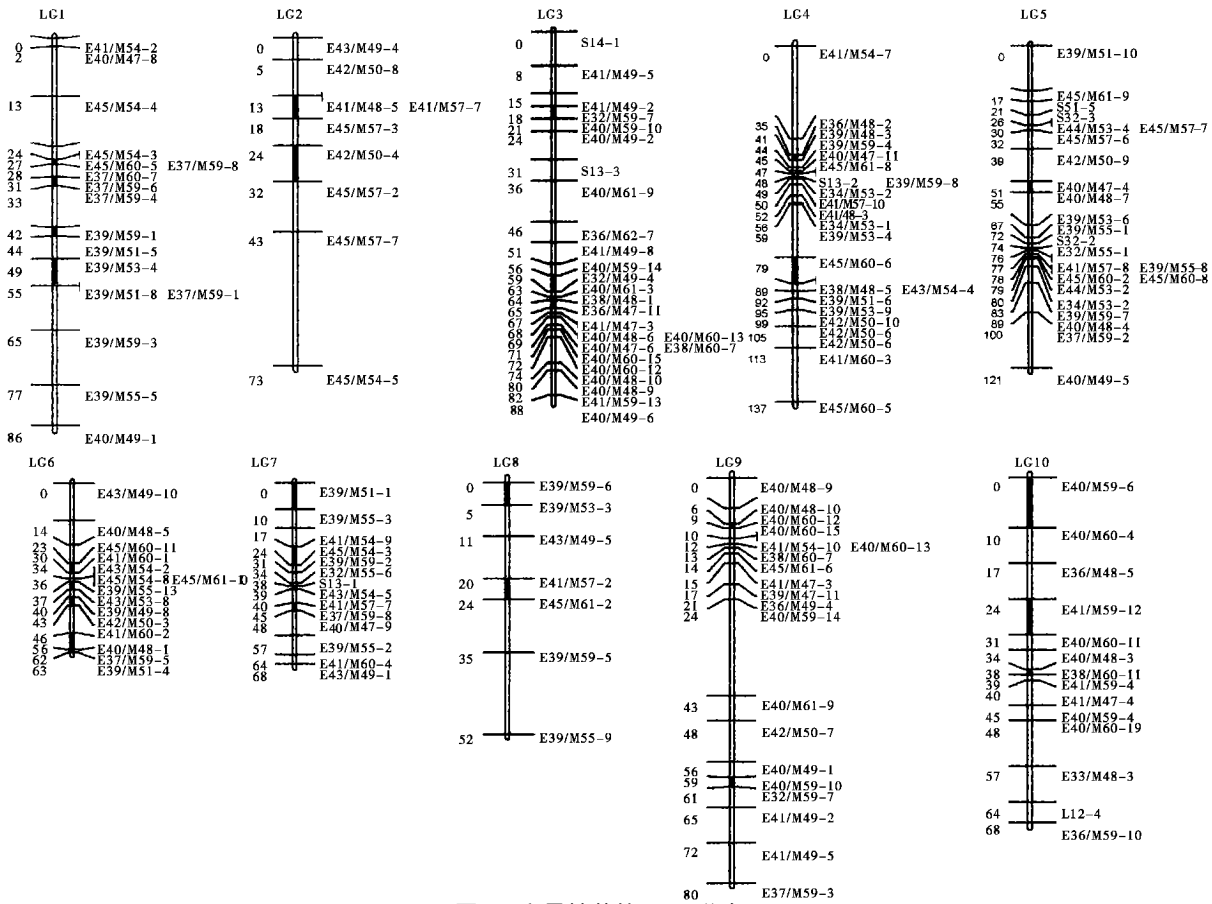


图 1 产量性状的 QTL 分布

Fig. 1 Chromosomal locations of QTLs for yield components

表 1  $F_{2:3}$ 家系的产量及其构成因素

Tab. 1 Yield and its components of  $F_{2:3}$  population

项目 Item	314A	2002GZ-1	中亲值 MP	$F_1$	$F_1$ 优势/ % $H(F_1)$	$F_{2:3}$	标准误 SE	范围 Range	$F_{2:3}$ 优势/ % $H(F_{2:3})$
株高/ cm Plant height	148. 60	306. 91	227. 76	318. 52	39. 85	275. 35	98. 56 $\pm$ 2. 30	14. 21~ 326. 56	20. 89
分蘖数/ 个 Tiller number	2. 92	5. 25	4. 09	5. 08	24. 36	4. 80	0. 15 $\pm$ 1. 23	2. 75~ 5. 93	17. 36
叶片数/ 片 Leaf number	8. 98	10. 29	9. 64	12. 86	33. 47	10. 99	2. 62 $\pm$ 1. 52	7. 61~ 13. 12	6. 80
单株鲜重/ kg The fresh single plant	312. 66	296. 38	304. 52	468. 54	53. 86	362. 09	99. 16 $\pm$ 52. 12	205. 50~ 550. 58	18. 91

### 2.2 性状表现与变异

对亲本及其  $F_1$ ,  $F_{2:3}$  家系的产量及其构成因素进行了调查, 结果见表 1。 $F_{2:3}$  家系产量及其构成因素存在广泛的变异, 呈现出连续的正态分布, 最大值与最小值间相差显著, 表现数量性状的特点, 适于进行 QTL 定位分析。

### 2.3 产量及其构成因素的 QTL 分析

采用复合区间作图法对单株产量及 3 个主要构

成因素进行全基因组 QTL 扫描, 共检测到 19 个 QTL, 分布在 8 个连锁群上, 其中第 1 和第 3 连锁群最多, 各为 4 个和 3 个。单个 QTL 解释性状表型变异的幅度为 5.20%~ 51.50%。不同性状 QTL 个数不同(4~ 5)。结果见表 2、图 2。

2.3.1 单株产量 两试验点检测到的 QTL 数目不同, 第 1 试验点检测到 5 个 QTL, 分别位于第 1, 3, 4, 6 连锁群上, 以第 4 连锁群上的 QTL 效应为最大, 即

表 2 复合区间作图法检测出的影响产量性状的 QTL

Tab.2 Putative QTL detected by CIM for yield components traits

性状 Trait	QTL	标记区间 Marker flanking	M <sub>ax</sub> LOD	贡献率 / % var	遗传效应 Gene effects			方式 Action
					a	e	d/ a	
单株产量 The fresh of single plant	fwpl a	E39/ M53 4 – E39/ M59 3	2. 71	8. 61	3. 16	2. 11	0. 67	PD
	fwpl b	E39/ M53 4 – E39/ M59 3	2. 71	8. 61	4. 23	3. 26	0. 77	PD
	fwp3	E38/ M48 1 – E41/ M47 3	3. 52	19. 60	- 0. 52	- 0. 41	0. 79	PD
	fwp4	E39/ M59 4 – E45/ M61 8	3. 71	36. 22	6. 32	8. 26	1. 31	OD
	fwp6	E45/ M60 11 – E43/ M54 2	4. 00	14. 52	2. 24	1. 85	0. 83	D
叶片数 Leaf number	ln3	E40/ M59 14 – E40/ M61 3	4. 51	16. 93	5. 56	2. 15	0. 39	PD
	ln7	E40/ M47 9 – E41/ M60 4	2. 42	19. 61	0. 36	- 0. 45	- 1. 25	OD
	ln8	E39/ M53 3 – E41/ M57 2	2. 43	11. 80	- 7. 51	11. 31	- 1. 51	OD
	ln10	E40/ M60 19 – L12 4	2. 90	13. 52	3. 67	7. 38	2. 01	OD
株高 Plant height	Ph6	E40/ M48 5 – E14/ M60 1	4. 81	9. 80	4. 58	3. 43	0. 25	PD
	Ph7	E41/ M57 7 – E40/ M47 9	2. 90	28. 61	- 0. 14	- 1. 03	7. 36	PD
	Ph8a	E41/ M57 7 – E40/ M49 5	3. 41	25. 90	8. 56	7. 25	0. 85	OD
	Ph8b	E41/ M57 2 – E39/ M59 5	4. 51	20. 82	9. 36	11. 65	1. 24	OD
	Ph10	E40/ M59 6 – E36/ M48 5	2. 30	5. 20	0. 91	0. 11	0. 12	A
分蘖数 Tiller number	tn1 a	E39/ M51 19 – E39/ M59 3	2. 60	14. 21	9. 66	6. 45	0. 67	PD
	tn1 b	E39/ M51 8 – E40/ M49 1	3. 32	9. 63	3. 16	2. 98	0. 94	D
	tn2	E42/ M50 4 – E45/ M57 7	2. 61	12. 82	7. 87	5. 18	0. 66	PD
	tn3	E41/ M49 2 – E40/ M59 10	3. 60	6. 71	2. 78	1. 34	0. 48	PD
	tn4	E42/ M50 9 – E40/ M48 7	3. 41	51. 50	8. 47	6. 43	0. 74	PD

注: a. 加性效应; d. 显性效应; d/ a. 显性势; A. 加性效应; PD. 部分显性效应; D. 显性效应; OD. 超显性  
Notes: a. Additive effect; d. Dominant effect; d/ a. Degree of dominance; A. additive (d/ a= 0– 0. 2); PD. Partial dominance (d/ a= 0. 25– 0. 8); D. Dominance (d/ a= 0. 81– 1. 20); OD. Overdominance (d/ a> 1. 20)

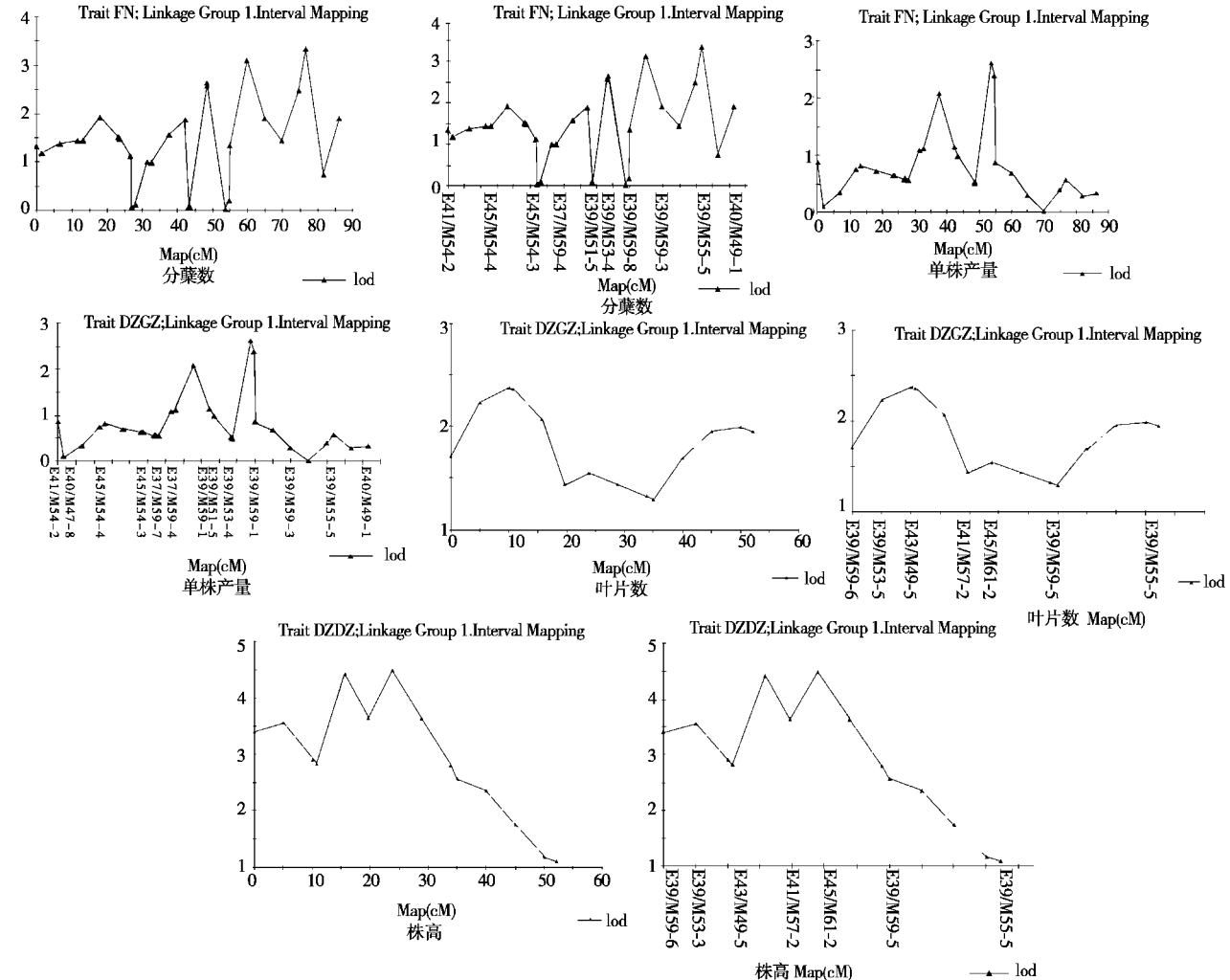


图 2 单株产量及其构成因素的 QTL 定位图  
Fig. 2 Partly QTL map of individual yield and related factors

位于第 4 连锁群上 E40/M47-11 附近的 QTL, 可以解释总变异量的 36.22%, 表现为超显性效应。单株产量的贡献率变异范围在 8.61%~36.22%, 联合贡献率为 87.56%。第 2 试验点检测到 7 个 QTL, 位于第 6 连锁群 E41/M60-1 附近的 QTL 效应为最大, 可以解释总变异量的 28.50%, 表现为超显性效应, 其联合贡献率为 95.80%。另外, 有 3 个为两地同时检测到, 分别位于第 1 和第 6 连锁群上。

2.3.2 影响叶片数的 QTL 两试验点各检测到 4 个。在第 1 试验点分别位于第 3, 7, 8, 10 连锁群上, 第 2 试验点分别位于第 5, 7, 8, 10 连锁群上。其中有 3 个 QTL 在两试验点均被检测到, 这 3 个 QTL 分别位于第 7, 8, 10 连锁群上, 并且, 在两点的表现相同, 即都表现正向超显性效应。叶片数的贡献率变异范围为 11.80%~19.61%, 两个试验点的联合贡献率分别为 61.86% 和 72.8%。

2.3.3 株高两试验点分别检测到 5 个和 4 个 QTL, 在第 1 试验点分别位于第 6, 7, 8, 10 连锁群上, 第 2 试验点分别位于第 3, 8, 10 连锁群上。在 2 个位于第 8 连锁群上 E39/M53-3 和 E45/M61-2 附近的 QTL 被两试验点同时检测到, 而且效应较大, 对株高的贡献率变异范围在 20.82%~25.90%, 表现为显性和超显性效应。两个试验点的联合贡献率分别为 90.33% 和 80.18%。

2.3.4 分蘖数 在两个试验点分别检测到 5 个和 6 个 QTL。在第 1 试验点分别位于第 1, 2, 3, 4 连锁群上, 第 2 试验点分别位于第 1, 2, 3, 7, 9 连锁群上。两试验点同时检测到 3 个 QTL, 其中 2 个位于第 1 连锁群上的 E39/M53-4 和 E39/M55-5 附近, 另一个位于第 2 连锁群上 E45/M57-2 附近, 它们分别表现为部分显性和显性效应。分蘖数的贡献率变异范围在 6.71%~51.50%, 2 个试验点的联合贡献率分别为 94.87% 和 95.16%。

综合以上分析结果, 单株产量、株高、分蘖数、叶片数等性状, 检测到的 QTL 数目分别为 5, 5, 5, 4 共计 19 个(注: 第 2 试验点结果未列出, 实际总共检测到 26 个 QTL( $LOD > 2.4$ ))(图 1)。

## 3 讨论

### 3.1 基因型和环境互作对 QTL 检测的影响

由于基因型和环境互作, 导致许多控制数量性状 QTL 在不同的环境下表达水平不一致, 即环境条件影响 QTL 的检测; 受环境影响小的 QTL, 在多个环境中均可被检测出, 而受环境影响大的 QTL 在有的环境中可被检测出, 在另外的环境中则不能被检

测出。本研究检测出的影响产量及其构成因素的 19 个 QTL(第 1 试验点)中, 有 11 个(57.89%)能在两地均被检测出。Veldboom 等<sup>[18]</sup>在两种环境中检测出影响玉米产量及构成因子的 QTL 时, 有 50% 的一致性, Yu 等<sup>[9]</sup>在两种环境中检测到影响水稻产量及其构成因子的 QTL 中, 有 41% 的一致性, 本研究结果和以上研究相类似。

### 3.2 基因作用方式和杂种优势

杂种优势是生物界的一种普遍现象。由于杂种优势的利用在作物改良中的极端重要性, 其遗传基础的研究长期以来一直受到高度重视。20 世纪初提出了关于杂种优势的“显性假说”和“超显性假说”, 随后又有学者提出了上位性假说等, 虽有不少学者倾向于一种或某种假说, 但都缺乏进行检验的试验数据。

近年来, 随着分子标记技术的应用, 杂种优势的遗传机理正在逐步被揭开。Stuber 等<sup>[19]</sup>的玉米研究结果认为超显性效应在杂种优势的形成中有着重要作用, Xiao 等<sup>[11]</sup>对水稻亚种间组合的研究结果认为显性效应是杂种优势的主要遗传基础。虽然各种研究结果不尽一致, 但这些研究表明的一个共同事实是, 分子标记确实能为杂种优势的遗传基础研究提供方法和途径。

本试验对产量及其构成因素的 19 个(第 1 试验点) QTL 的研究中, 检测到表现加性效应的有 1 个, 占 5.26%, 部分显性效应的有 3 个, 占 15.79%, 显性效应的有 6 个, 占 31.58%, 超显性效应的有 9 个, 占 47.36%。超显性效应和显性效应在高丹草杂种优势的遗传基础中占主导地位。

### 3.3 QTL 定位及其相互作用在遗传育种上的应用

QTL 和分子标记之间的连锁关系一旦建立, 就有希望利用分子标记对数量性状进行选择。因而 QTL 定位是连接作物遗传和育种的纽带。Stuber<sup>[20]</sup>通过 QTL 的回交转移, 利用分子标记辅助选择对玉米组合 B73×Mo17 的 2 个亲本进行改良, 结果表明, 改良的 B73/Mo17 组合较原始组合 B73/Mo17 和一个高产推广组合 Pioneer hybrid 3165 均增产 10% 以上。然而, 标记与性状的连锁强度以及标记间的相互关系又极大影响选择的效率和效果。本研究对产量 QTL 定位分析表明不仅存在单个基因的独立作用效应, 而且更多的存在 2 个基因或多个基因间的相互作用形式。这样就增加了分子标记辅助选择的复杂性。因此在杂优组合亲本选配, 特别是在优良组合样本的改良中, 将目标基因重组聚合时应注重有利互作基因(或片段)的同时选择和固定, 在育种

工作中,单基因的显性互补和超显性作用一般比较有利于杂交后代超亲材料的选择。

## 参考文献:

- [ 1 ] Zhan Q W, Qian Z Q. Heterosis Utilization of hybrid between sorghum [ *Sorghum bicolor* (L.) Moench ] and sudangrass [ *Sorghum sudanense* (Piper) Stapf ] [ J ]. Acta Agron Sin, 2004, 30( 1 ): 73– 77.
- [ 2 ] Xu W H, Wang K J. Comparison of yield and nutritive value in Sorghum, Sudangrass and Sorghum×Sudangrass hybrid[ J ]. Acta Agron Sin, 2006, 32( 8 ): 1218– 1222.
- [ 3 ] Edwards M D, Helentjaris T, Wright S, *et al.* Molecular marker facilitated investigations of quantitative trait loci in maize 4 analysis based on genome saturation with isozyme and restriction fragment length polymorphism markers [ J ]. Theor Appl Genet. 1992, 83: 765– 774.
- [ 4 ] Paterson A H, Damon S, Hewitt J D, *et al.* Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: Comparison across species, generations and environments[ J ], Genetics, 1990, 127: 181– 197.
- [ 5 ] DeVicente M C, Tanksley S D. QTL analysis of transgressive segregation in an interspecific tomato cross [ J ]. Genetics, 1993, 134: 585– 596.
- [ 6 ] Hayes P M, Liu B H, Knapp S J, *et al.* quantitative locus effects and environmental interaction in sample of North America barley germplasm [ J ]. Theor Appl Genet, 1993, 87: 392– 401.
- [ 7 ] Pan A, Hayes P M, Chen F, *et al.* Genetic analysis of the components of winter hardiness in barley ( *Hordeum vulgare* L. ) [ J ]. Theor Appl Genet, 1994, 89: 900– 910.
- [ 8 ] Laurie D A, Pratchett N, Bezant J H, *et al.* RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in a winter spring barley ( *Hordeum vulgare* L. ) cross [ J ]. Genome, 1995, 38: 575– 585.
- [ 9 ] Yu S B, Li J X, Xu C G, *et al.* Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid [ J ]. Proc Natl Acad Sci USA, 1997, 94: 9226– 9231.
- [ 10 ] Li H B, Wang J, Liu A M, *et al.* Genetic basis of low temperature sensitive sterility in indica japonica hybrids of rice as determined by RFLP analysis [ J ]. Theor Appl Genet, 1997, 95: 1092– 1097.
- [ 11 ] Xiao J, Li J, Yuan L, *et al.* Dominance is the major genetic basis in rice as revealed by QTL analysis molecular markers [ J ]. Genetics, 1995, 140: 745– 754.
- [ 12 ] Huang Ning, Brightte Coutois, Gurdev S, *et al.* Association of quantitative trait loci for plant height with major dwarfing genes in rice [ J ]. Heredity, 1995, 1077: 130– 137.
- [ 13 ] Yano M, Harushima Y, Nagaruma Y, *et al.* Identification of quantitative trait loci controlling heading date in rice using a high density linkage map [ J ]. Theor Appl Genet, 1997, 95: 1025– 1032.
- [ 14 ] Redona E D, Mackill D J. Quantitative trait locus analysis for rice panicle and grain characteristics [ J ]. Theor Appl Genet, 1998, 96: 957– 963.
- [ 15 ] Li Z K, Pinson S R M, Stansel J M, *et al.* Identification of quantitative trait loci ( QTLs ) for heading date and plant height in cultivated rice ( *Oryza sativa* L. ) [ J ]. Theor Genet 1995, 91: 920– 927.
- [ 16 ] Ahn S, Tanksley S D. Comparative linkage maps of the rice and maize genomes [ J ]. Proc Natl Acad Sci USA, 1993, 90: 7980– 7984.
- [ 17 ] Heusden A W van, Ooijen J W van, Vrielink van Ginkel R, *et al.* A genetic map of an interspecific cross in Allium based on amplified fragment length polymorphism ( AFLP ) markers [ J ]. Theoretical and Applied Genetics, 2000, 100: 118– 126.
- [ 18 ] Veldboom L R, Lee M, Woodman W L. Molecular marker facilitated studies in an elite maize population: 1. Linkage analysis and detection of QTL for morphological traits [ J ]. Theor Appl Genet, 1996, 94: 7– 16.
- [ 19 ] Stuber C W, Lincoln S E, Wolff D W, *et al.* Identification of genetic factors contribution to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers [ J ], Genetics, 1992, 132: 823– 839.
- [ 20 ] Stuber C W. Mapping and manipulating quantitative traits in maize [ J ]. Trends in Genetics, 1995, 11: 477– 481.