

Comparative Analyses of QTL for Important Agronomic Traits Between Maize and Rice

YAN Jian-Bing^{1,2}, TANG Hua², HUANG Yi-Qin²,
ZHENG Yong-Lian², LI Jian-Sheng^{1,①}

(1. National Maize Improvement Center of China, China Agricultural University, Beijing 100094, China ;
2. National Key Lab of Crop Genetic Improvement, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract : The objective of this study was to assess syntenic relationships of quantitative trait loci (QTL) for important agronomic traits between maize and rice based on the comparative genomic map of maize and rice using two $F_{2,3}$ populations. Through the comparisons, it was observed that there were extensive conserved relationships of maize QTL affected plant height, row number, and kernels per row with rice QTL affected plant height, tillers per plant, and grains per panicle respectively. Sixteen of 45 QTL affecting five different maize traits were conserved compared with 12 of 38 QTL affecting five different rice traits, which provided some useful information for locating, isolating and cloning maize QTL by using the rice genomic data. In this study, one QTL in rice usually had two conserved QTL in maize, further supporting the hypothesis that there is a polyploidization event during maize evolution. It was interesting to observe that there were QTL rich regions on chromosomes in maize and rice, where QTL affecting different traits were usually clustered. These results revealed that the QTL affected the same or similar traits in maize and rice may have the common origin. These results will be helpful to map, isolate and clone QTL in large genome crops, such as maize, by using rice genome information, as well as to understand the evolutionary forces that structured the organization of the grass genomes.

Key words : maize ; rice ; comparative genomic ; QTL

玉米和水稻重要性状 QTL 的比较研究

严建兵^{1,2}, 汤 华², 黄益勤², 郑用琰², 李建生^{1,①}

(1. 中国农业大学国家玉米改良中心, 北京 100094 ;
2. 华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070)

摘 要 : 在构建玉米分子标记连锁图和对重要性状进行 QTL 定位的基础上, 以玉米和水稻的分子标记比较图谱为桥梁, 分析了控制玉米和水稻 $F_{2,3}$ 群体重要农艺和产量性状 QTL 的共线性关系。研究结果表明: 在玉米和水稻共线性的染色体区段, 控制玉米株高、行数和行粒数的 QTL 与控制水稻株高、单株有效穗和每穗实粒数的 QTL 存在广泛的对应关系, 在已定位的影响玉米株高等 5 个性状的 45 个 QTL 中, 有 16 个与水稻“汕优 63”群体中 5 个相同或相似性状所定位的 38 个 QTL 中的 12 个具有共线性关系。这一结果为利用水稻的基因组数据来定位、分离和克隆玉米重要性状的 QTL 提供了有益信息。同时发现, 控制水稻某一个性状的 QTL 常常与控制玉米同一性状的两个 QTL 相对应, 这一结果为玉米染色体是由水稻染色体加倍而来的理论假设提供了支持。研究还发现, 不

收稿日期 2004 - 02 - 24 ; 修回日期 2004 - 06 - 05

基金项目 : 国家重大基础研究项目(编号 2001CB108801) 和国家 863 项目(编号 2002AA207008) 资助 [Supported by National Basic Research Project (No. 2001CB108801) and Chinese National Programms for High Technology and Development (No. 2002AA207008)]

作者简介 : 严建兵(1976 -) , 男, 汉, 湖北崇阳人, 博士, 讲师, 研究方向 : 玉米分子生物学

① 通讯作者。E-mail : ljjs@163bj.com ; Tel : 86-10-62732422

管是玉米还是水稻在染色体上都存在 QTL 的富集区域,而这些富集区域常常存在于相同的共线性区域,暗示着玉米和水稻控制相同或相似性状的 QTL 可能有着相同的起源。基于性状的比较基因组研究不但有助于新基因或 QTL 的发现、克隆和利用,同时还有助于研究不同物种间染色体的演变和进化规律。

关键词:玉米;水稻;比较基因组;QTL

中图分类号:Q341;S513;S511

文献标识码:A

文章编号:0379-4172(2004)12-1401-07

近 20 年来,随着以分子杂交为基础的 RFLP 标记技术的发展,玉米^[1,2]、水稻^[3]、高粱^[4]等重要农作物高密度分子标记连锁图纷纷建立,同时不同物种间,尤其是禾本科作物间 RFLP 标记水平的比较基因组研究发展迅速。水稻和玉米^[5,6]、玉米和小麦^[7]、水稻、玉米、小麦和燕麦^[8]、甘蔗、玉米和高粱^[9]等作物间分子标记水平比较基因组研究的结果都表明,许多标记在不同的作物之间在图谱的位置和顺序上都具有高度的保守性。这种共线性对基因组大小差别高达 40 倍,进化时间长达 6 000 万年的植物来说是令人惊奇的^[10,11]。1995 年,Moore 等^[12]参照水稻基因组包括 7 种不同的禾本科植物,发表了为后人所熟知的同心状的比较基因组图谱,为大家在更广阔的范围里进行比较基因组研究提供了很好的借鉴。深入的研究发现在重要禾本科植物之间存在某种进化规律^[10,11,13],它们染色体数目从 5~12 条,核基因组大小从 400~6 000 Mb 不等,但用 25 个水稻连锁群的标记就可以描述其共线性关系。这个比较结果给我们重要启示:通过小基因组植物的基因组信息可以对大基因组作物进行比较研究。Wilson 等^[6]利用相同的玉米 cDNA 标记分别构建了玉米和水稻的分子标记连锁图,比较结果显示玉米和水稻染色体上的标记位置和顺序表现出高度的保守性,并且几乎每一条玉米的染色体同时与水稻两条染色体表现出对应关系,由此认为玉米染色体可能是由水稻加倍进化而来。令人惊奇的是,除了许多重要的基因在禾本科植物之间表现出高度的保守性之外,同样有许多控制重要农艺性状的 QTL(如脱落性、株高等性状)在禾本科植物中也发现具有共线性^[14],这为比较基因组研究提供了另一种思路。Paterson 等^[15]对玉米、水稻和高粱等 3 个重要禾本科作物的比较研究表明:种子大小和开花期等与进化有关的农艺性状的 QTL 具有同源性。Fatokun 等^[16]利用共同的 RFLP 标记构建了菜豆和豇豆的分子标记连锁图,对这两个物种控制果重的 QTL 分析显示,定位到的 QTL 几乎都与相同的分子标记连锁。Doganlar 等^[17]对一个茄子 F_2 群

体中定位的果重、果型和果色这 3 个性状的 QTL 与土豆、番茄和胡椒的定位结果进行了比较,发现 40% 的 QTL 与其他 3 个物种有同源性,并据此推测茄科的驯化是由有限的几个位点的变异所导致的。最近,Chen 等^[18]利用 3 个不同的稻瘟病生理小种接种水稻和大麦,比较了水稻和大麦群体对稻瘟病的抗性,QTL 定位结果表明,部分抗稻瘟病的 QTL 在水稻和大麦中都具有同源性,并提出了数量抗性也有小种专化性的观点。

作物大多数的农艺性状都属于数量性状(QTL),分子标记技术的发展使得把 QTL 定位在染色体上变为现实。重要性状 QTL 的定位和克隆也为深入研究数量性状的遗传规律和遗传改良提供了新的策略。玉米和水稻是世界上最重要的两种农作物,对这两种作物重要农艺性状 QTL 定位研究的报道非常多,比如已经定位的控制玉米株高的基因或 QTL 有 100 多个^[19],Xu^[20]总结了 14 个水稻群体的 QTL 定位情况,发现一共有 682 个 QTL 影响 161 个性状。但是到目前为止,还很少见到玉米和水稻控制相同或相似性状 QTL 之间内在联系的报道。水稻基因组测序的顺利完成^[21,22],使得通过水稻这个小基因组(430 Mb)作物的基因组信息来研究大基因组玉米(2 500 Mb)成为可能。本研究的目的是:利用公开发表的玉米和水稻的分子标记比较图谱,分析比较玉米 $F_{2,3}$ 和 水稻 $F_{2,3}$ 两个群体之间控制相同或相似性状 QTL 的共线性关系,为利用水稻基因组信息定位、分离和克隆玉米的基因或 QTL,研究玉米的基因组结构和进化提供有益信息。

1 材料和方法

1.1 玉米和水稻不同性状之间的对应关系

玉米和水稻不同的农艺性状之间有着一定的对应关系。玉米的株高、穗粒重和百粒重与水稻的株高、单株产量和千粒重属于相同的性状。由于玉米的单穗产量是每穗行数、每行粒数与单粒重的乘积,水稻的单株产量是单株有效穗数、每穗实粒数与单

粒重的乘积,因此本研究把玉米的穗行数和行粒数与水稻的单株有效穗和每穗实粒数看作相似性状。

1.2 玉米和水稻农艺性状 QTL 定位数据

利用玉米强优势组合“豫玉 22”的 $F_{2.3}$ 分离群体,构建了覆盖玉米全基因组,包含 174 个分子标记的连锁图谱^[23],该图谱标记的顺序与已经发表的玉米高密度连锁图^[2]具有很好的一致性。根据 266 个家系一年两点的田间试验数据,对玉米株高、穗粒重、行数、行粒数和百粒重等性状进行 QTL 分

析,分别定位到 10、9、11、7 和 8 个 QTL,共计 45 个(待发表)。水稻株高、单株产量、单株有效穗、每穗实粒数和千粒重的 QTL 定位的数据来源于 Yu 等^[24 25]的结果。该研究利用水稻强优势组合“汕优 63”的 $F_{2.3}$ 分离群体,构建了覆盖水稻全基因组,包含 151 个分子标记的连锁图谱。根据 240 个家系两年一点的田间实验数据,定位了水稻株高、单株产量、单株有效穗、每穗实粒数和千粒重等性状的 QTL。它们的数目分别是 6、10、4、8 和 10 个,共计 38 个。本研究所涉及到的 QTL 见表 1。

表 1 研究涉及到的玉米和水稻的 QTL
Table1 Putative QTL in maize and rice were used in this study

玉米中定位的 QTL Putative QTL in maize				水稻中定位的 QTL Putative QTL in rice			
性状 Trait	QTL	连锁标记 Near marker	Chr.	性状 Trait	QTL	连锁标记 Near marker	Chr.
株高 Plant height	ph1	bnlg1643	1	株高 Plant height	ph3	rz403	3
	ph3	umc1539	3		ph5	rz649	5
	ph5	bnlg565	5				
	ph8	umc12	8				
穗粒重 Kernel Weight/ear	kwe1	bnlg1643	1	单株产量 Grain yield/plant	yd1a	r753	1
	kwe5	bnlg1879	5		yd1b	rg101	1
					yd5	rz649	5
行数 Row Number	rn1	bnlg1643	1	单株有效穗 Tillers/plant	tp4	c820	4
	rn2	umc1185	2		tp5	rz649	5
	rn6	bnlg1154	6				
	rn8	umc1960	8				
	rn10	bnlg1450	10				
行粒数 Kernels/Row	kr1	bnlg1643	1	每穗实粒数 Grains/panicle	gp1	r753	1
	kr2	umc1003	2		gp3	rz403	3
	kr6	bnlg1154	6		gp5	rz649	5
	kr8	bnlg1082	8				
百粒重 Kernel Weight	kw10	umc1053	10	千粒重 Seed weight	kgw1	r753	1
					kgw3	rz403	3

1.3 玉米和水稻 QTL 的比较方法

Wilson 等^[6]利用 262 个相同的 RFLP 标记构建了玉米和水稻的比较图谱,结果清楚地表明了玉米和水稻染色体的共线性关系,同时比较图谱所用的大部分标记都被整合在玉米高密度分子标记连锁图上^[2]。本研究进一步把与玉米 QTL 连锁的分子标记整合到发表的玉米高密度分子标记连锁图上,同时把与水稻 QTL 连锁的分子标记整合到玉米与水稻的比较图谱^[6]的水稻图谱上,利用该比较图谱与玉米高密度分子标记连锁图上共同的分子标记为桥梁,建立了玉米与水稻相应染色体的共线性关系,对已经定位的玉米重要性状 QTL 和水稻相应性状的 QTL 进行比较研究。

2 结果

Wilson 等^[6]利用相同的 RFLP 标记建立了玉米和水稻比较基因组图谱,通过该比较图谱和最新公布的玉米高密度分子标记连锁图^[2],找到了本研究与水稻分子标记连锁图^[24 25]的对应关系,在此基础上比较了在玉米和水稻 $F_{2.3}$ 群体中对重要农艺性状 QTL 定位的结果,发现水稻和玉米控制相同性状的 QTL 具有广泛的共线性(图 1)。本研究一共定位了影响玉米株高等 5 个性状的 45 个 QTL,有 16 个与水稻“汕优 63”群体中 5 个相同或相似性状所定位的 38 个 QTL 中的 12 个具有共线性关系,比例高达 35%。这一结果仅是依据两个特定群体 QTL

定位结果比较得出的,如果比较更多的群体,共线性 QTL 的比例可能会更高。

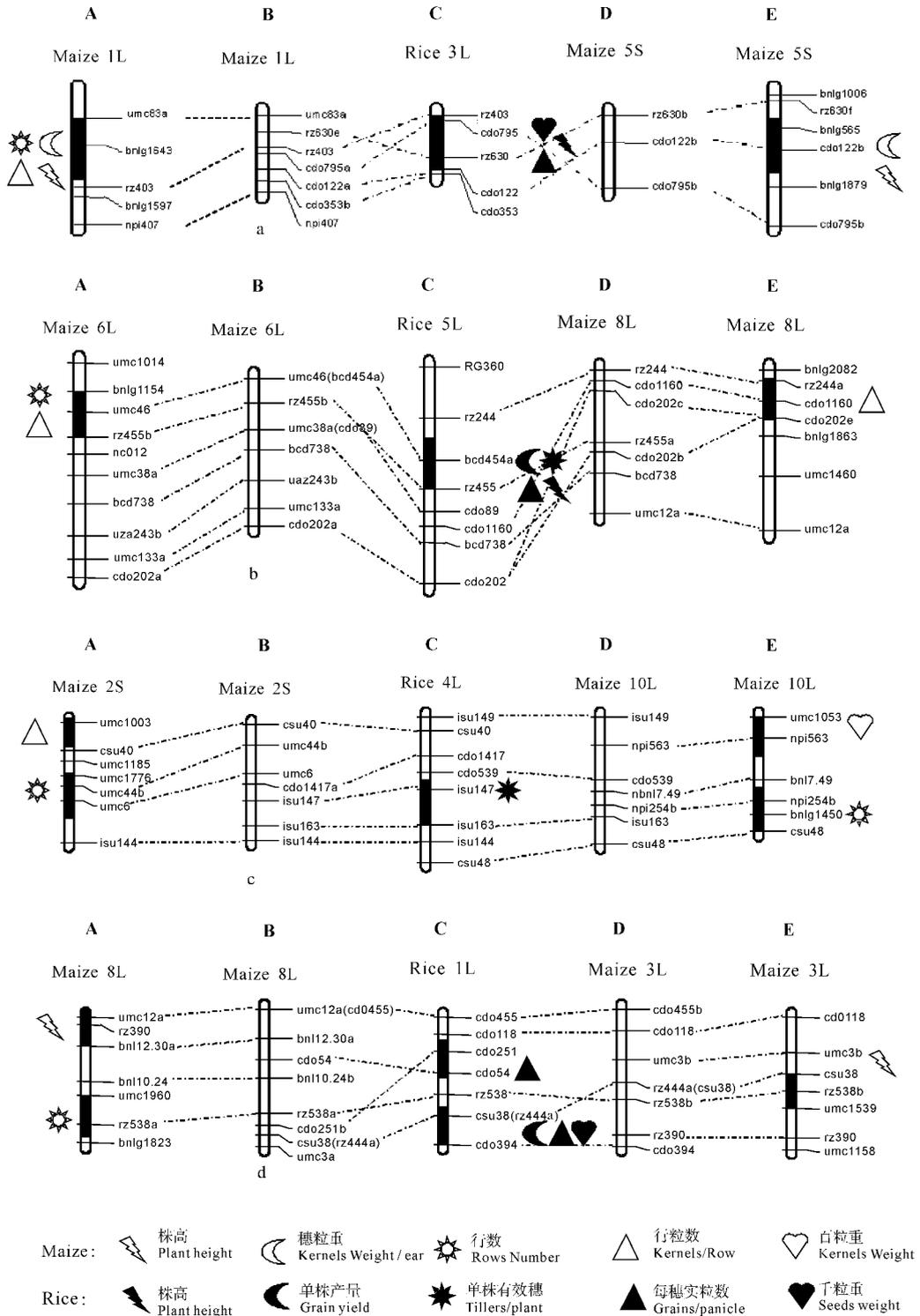


图 1 水稻和玉米重要农艺性状 QTL 的比较

A 和 E 来源于 IBM 标记连锁图^[2], B、C、D 来源于玉米和水稻的比较连锁图^[6];虚线连接相同的分子标记。

Fig.1 Comparison of genomic locations for QTL to important agronomic traits in maize and rice

A and E are partial linkage maps of maize chromosome from 'Inter-mated B73 × Mo17 Population'^[2]; B, C, and D were partial linkage maps of maize chromosome and rice chromosome using the same probes^[6].

株高 QTL 比较的结果表明,在玉米第 1 染色体长臂和第 5 染色体短臂分别定位了一个控制玉米株高的 QTL,在水稻第 3 染色体短臂也定位了一个控制株高的 QTL,而利用相同分子标记的比较研究发现玉米的第 1 染色体长臂和第 5 染色体短臂与水稻的第 3 染色体短臂具有共线性(图 1, a);在玉米第 3 染色体长臂和第 8 染色体长臂也分别定位了一个株高的 QTL,这两个区段都与水稻第 1 染色体长臂具有共线性(图 1, d)。

通过玉米行数和水稻单株有效穗 QTL 的比较发现,在玉米的第 2 染色体短臂和第 10 染色体长臂分别定位了一个控制玉米行数的 QTL,在水稻第 4 染色体长臂定位了一个控制单株有效穗的 QTL,同样基于相同分子标记的比较研究发现,玉米的第 2 染色体短臂和第 10 染色体长臂与水稻的第 4 染色体长臂具有共线性(图 1, c);另外在具有共线性的玉米第 6 染色体长臂和水稻第 5 染色体长臂也分别定位了一个控制玉米行数和水稻单株有效穗的 QTL(图 1, b)。

玉米行粒数 QTL 和水稻每穗实粒数的 QTL 比较表明,玉米第 6 染色体长臂和第 8 染色体长臂与水稻第 5 染色体长臂具有共线性,在同源的 3 个区段分别定位了一个控制玉米行粒数和控制水稻每穗实粒数的 QTL(图 1, b);另外在具有共线性的玉米第 1 染色体长臂和水稻第 3 染色体长臂也分别定位了一个控制玉米行粒数和水稻每穗实粒数的 QTL(图 1, a)。

特别提到的是,在玉米和水稻染色体的某些同源区域,不同性状的 QTL 往往以成簇的形式存在,形成 QTL 的富集区域。比如在水稻第 3 染色体长臂一共定位了 3 个 QTL,分别影响株高、每穗实粒数和千粒重,而在与之同源的玉米的第 1 染色体长臂定位了 4 个 QTL,分别影响株高、穗粒重、行数和行粒数,在同源的玉米第 5 染色体短臂也定位了 2 个 QTL,分别影响株高和穗粒重(图 1, a);又如在水稻第 5 染色体长臂一共定位了 4 个 QTL,分别控制株高、单株产量、单株有效穗和每穗实粒数;在与之同源的玉米第 6 染色体长臂定位了 2 个 QTL,分别影响行数和行粒数,在同源的第 8 染色体长臂也定位了 2 个 QTL,分别影响株高、行粒数(图 1, b)。还如在水稻第 1 染色体长臂一共定位了 3 个 QTL,分别控制单株产量、每穗实粒数和千粒重,与之同源的玉米第 8 染色体长臂分别定位了一个控制行数和

株高的 QTL,在第 3 染色体长臂也定位了一个控制株高的 QTL(图 1, d)。

3 讨 论

比较基因组研究显示不同禾本科植物染色体在标记水平具有广泛的共线性^[5]。同样有许多控制重要农艺性状和抗病性的 QTL 在禾本科植物中也具有共线性^[7-9]。本研究尽管没有利用相同的标记对玉米和水稻分别进行作图,但借助公开发表的玉米和水稻的比较图谱和玉米的高密度分子标记连锁图可以间接地寻找到玉米和水稻染色体标记水平上的共线性关系,在此基础上,发现控制水稻和玉米重要农艺和产量性状的 QTL 同样存在共线性的关系,进一步拓宽了比较基因组研究的范围和领域。最近水稻和玉米的基因组测序的结果也为这一结论提供了直接的证据支持,测序数据显示玉米和水稻的编码基因具有很高的保守性,不同之处主要表现在重复区域^[21 22 26 27]。本研究结果显示控制玉米 5 个性状的 45 个 QTL 中有 35% 与水稻的一个或多个 QTL 具有同源性,对于那些遗传力较高的性状比如株高更容易找到同源性 QTL。如果比较更多不同水稻和玉米研究群体的结果会发现更多控制不同农艺性状的同源性 QTL。比较基因组研究还发现玉米第 1 染色体长臂除了与水稻第 3 染色体长臂具有同源性外,还与小麦、黑麦、大麦、高粱等都具有同源性,而且在同源的地方都定位了影响株高的基因^[15, 16 28]。利用水稻和拟南芥的 EST 信息, Peng 等^[29]通过比较基因组的办法克隆了一个小麦的矮生基因 *Rht*。分析发现在这些禾本科植物中同源位置的矮生基因都与赤霉素的合成有关^[15]。这些结果暗示了禾本科植物控制株高的基因可能有着相同的起源,同时也为利用小基因组植物的基因组信息克隆大基因组植物的基因提供了一个实例。本研究结果还发现控制不同性状的 QTL 常常集中排列在某些特定的同源区域,这些区域可能是富含基因的区域,也可能是进化过程中的保守区域,水稻^[21 22]和玉米^[26 27]全基因组测序的结果也充分表明基因在染色体上并不是随机排列,而是存在基因的富集和缺乏区域。这也为认识复杂数量性状提供了一种新的思路,人们可以利用性状比较基因组的策略来发现新的 QTL。而水稻作为禾本科的模式研究植物,其全基因组序列即将全部被精确测定^[21 22],通

过精细的比较作图,可以利用水稻这种小基因组作物的基因组信息,来进行玉米等大基因组作物重要性状 QTL 的精细定位,分离和克隆。这种工作如果从那些遗传力较高的性状开始可能更容易实现,同时大范围的不同物种间特定性状的比较研究还有利于认识这些物种染色体的演变和进化规律。

研究表明:玉米和水稻有着共同的祖先,它们大约在 5 500 万年开始分化^[30]。Gaut 和 Doebley^[31]的研究证实玉米是一个四倍体植物;分子标记水平上的比较研究也表明,玉米在进化过程中染色体经历了一个二倍化过程^[6]。本研究发现控制水稻某一个性状的 QTL 常常与控制玉米同一性状的两个 QTL 相对应。这不仅暗示控制玉米和水稻相同或相似性状的 QTL 可能有着相同的起源,也为玉米进化过程中染色体可能发生的加倍事件提供了又一证据。高等生物在进化过程中存在广泛的染色体加倍过程^[32],研究发现玉米的基因常出现高频率的缺失,这些基因的缺失常常可以被忍受是因为他们有一种多倍性的趋向,多倍性导致每个基因家族在基因组都有双份甚至多份存在。重复基因组一个重要的作用就是调节基因的表达,Guo 等^[33]分析了玉米 18 个基因的转录,发现这些基因存在 1 倍到 4 倍正向的或负向的线性剂量关系,而最近对不同玉米自交系和杂交种胚乳大约 22 000 个基因的分析也证明玉米胚乳中的基因表达存在剂量效应^[34]。本研究的结果也提示,控制相同或相似性状的基因,在玉米中可能比水稻存在更多的拷贝,重复基因的正向剂量效应是否与玉米的杂种优势有关是一个值得进一步研究的问题。

参考文献(References):

- [1] Davis G L , McMullen M D , Baysdorfer C , Musket T , Grant D , Staebell M , Xu G , Polacco M , Koster L , Melia-Hancock S , Houchins K , Chao S , Coe E H. A maize map standard with sequenced core markers , grass genome reference points and 932 expressed sequence tagged sites (ESTs) in a 1736-locus map. *Genetics* , 1999 , 152(3) : 1137 ~ 1172.
- [2] Natalya S , McMullen M D , Schultz L , Schroeder S , Sanchez-Villeda H , Gardiner J , Bergstrom D , Houchins K , Melia-Hancock S , Musket T , Duru N , Polacco M , Edwards K , Ruff T , Register J C , Brouwer C , Thompson R , Velasco R , Chin E , Lee M , Woodman-Clikeman W , Long M J , Liscum E , Cone K , Davis G , Coe E H. Development and mapping of SSR markers for maize. *Plant Mol Bio* 2002 , 48(5 ~ 6) : 463 ~ 481.
- [3] Harushima Y , Yano M , Shomura A , Sato M , Shimano T , Kuboki Y , Yamamoto T , Yang L S , Antonio B A , Parco A , Kajiya H , Huang N , Yamamoto K , Nagamura Y , Kurata N , Khush G S , Sasaki T. A high-density rice genetic linkage map with 2 275 markers using a single F₂ population. *Genetics* , 1998 , 148(1) : 479 ~ 494.
- [4] Menz M A , Klein R R , Mullet J E , Obert J A , Unruh N C , Klein P E. A high-density genetic map of *Sorghum bicolor* (L.) Moench based on 2 926 AFLP , RFLP and SSR markers. *Plant Mol Biol* 2002 , 48(5 ~ 6) : 483 ~ 499.
- [5] Ahn S N , Tanksley S D. Comparative linkage maps of the rice and maize genomes. *Proc Natl Acad Sci USA* , 1993 , 90(17) : 7980 ~ 7984.
- [6] Wilson W A , Harrington S E , Woodman W L , Lee M , Sorrells M E , McCouch S R. Inferences on the genome structure of progenitor maize through comparative analysis of rice , maize and the domesticated panicoids. *Genetics* , 1999 , 153(1) : 453 ~ 473.
- [7] Devos K M , Chao S , Li Q Y , Simonetti M C , Gale M D. Relationship between chromosome 9 of maize and wheat homeologous group 7 chromosomes. *Genetics* , 1994 , 138(4) : 1287 ~ 1292.
- [8] Van Deynze A E , Nelson J C , O 'Donoghue L S , Ahn S N , Siripoonwivat W , Harrington S E , Yglesias E S , Braga D P , McCouch S R , Sorrells M E. Comparative mapping in grasses : Oat relationships. *Mol Gen Genet* , 1995 , 249(3) , 349 ~ 356.
- [9] Grivet L , D 'Hont A , Dufour P , Hamon P , Roques D , Glaszmann J C. Comparative genome mapping of sugarcane with other species within the andropogoneae tribe. *Heredity* , 1994 , 73 : 500 ~ 508.
- [10] Devos K M , Gale M D. Plant Comparative Genetics after 10 Years. *Science* , 1998 , 282(5389) : 656 ~ 659.
- [11] Gale M D , Devos K M. Comparative genetics in the grasses. *Proc Natl Acad Sci USA* , 1998 , 95(5) : 1971 ~ 1974.
- [12] Moore G , Devos K M , Wang Z , Gale M D. Grasses , line up and form a circle. *Current Biology* , 1995 , 5(7) : 737 ~ 739.
- [13] Devos K M , Gale M D. Genome relationships : the grass model in current research. *Plant Cell* , 2000 , 12(5) : 637 ~ 646.
- [14] Pereira M G , Lee M. Identification of genomic regions affecting plant height in sorghum and maize. *Theor Appl Genet* , 1995 , 90 : 380 ~ 388.
- [15] Paterson A H , Lin Y R , Li Z , Schertz K F , Doebley J F , Pinson S R M , Liu S C , Stansel J W , Irvine J E. Convergent domestication of cereal crops by independent mutations at corresponding genetic loci. *Science* , 1995 , 269(5231) : 1714 ~ 1718.
- [16] Fatokun C A , Menancio-Hautea D I , Danesh D , Young N

- D. Young evidence for orthologous seed weight genes in cowpea and mung bean based on RFLP mapping. *Genetics* ,1992 ,132(3) : 841 ~ 846.
- [17] Doganlar S ,Frery A ,Daunay M C ,Lester R N ,Tanksley S D. Conservation of gene function in the solanaceae as revealed by comparative mapping of domestication traits in eggplant. *Genetics* 2002 ,161(4) : 1713 ~ 1726.
- [18] Chen H L ,Wang S P ,Xing Y Z ,Xu C G ,Hayes P M ,Zhang Q F. Comparative analyses of genomic locations and race specificities of loci for quantitative resistance to *Pyricularia grisea* in rice and barley. *Proc Natl Acad Sci USA* ,2003 , 100(5) : 2544 ~ 2549.
- [19] Coe E H ,Polacco M. Gene list and working maps. *Maize Genetics Cooperation Newsletter* ,1995 ,69 : 157 ~ 191.
- [20] Xu Y B. Global view of quantitative trait loci : rice as a model. In :Kang M S. Quantitative genetics ,genomics and plant breeding. Louisiana State University , USA Publication Date : September 2002.
- [21] Goff S A ,Ricke D ,Lan T H ,Presting G ,Wang R ,Dunn M , Glazebrook J ,Sessions A ,Oeller P ,Varma H ,Hadley D , Hutchison D ,Martin C ,Katagiri F ,Lange B M ,Moughamer T ,Xia Y ,Budworth P ,Zhong J ,Miguel T ,Paszowski U , Zhang S ,Colbert M ,Sun W I ,Chen L ,Cooper B ,Park S , Wood TC ,Mao L ,Quail P ,Wing R ,Dean R ,Yu Y ,Zharkikh A ,Shen R ,Sahasrabudhe S ,Thomas A ,Cannings R ,Gutin A ,Pruss D ,Reid J ,Tavtigian S ,Mitchell J ,Eldredge G , Scholl T ,Miller RM ,Bhatnaga S ,Adey N ,Rubano T ,Tusneem N ,Robinson R ,Feldhaus J ,Macalma T ,Oliphant A , Briggs S. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*). *Science* 2002 296(5565) : 92 ~ 100.
- [22] Yu J ,Hu S ,Wang J ,Wong G K S ,Li S ,Liu B ,Deng Y ,Dai L ,Zhou Y ,Zhang X ,Cao M ,Liu J ,Sun J ,Tang J ,Chen Y , Huang X ,Lin W ,Ye C ,Tong W ,Cong L ,Geng J ,Han Y ,Li L ,Li W ,Hu G ,Huang X ,Li W ,Li J ,Liu Z ,L L ,Liu J ,Q Q , Liu J ,Li L ,Li T ,Wang X ,Lu H ,Wu T ,Zhu M ,Ni P ,Han H , Dong W ,Ren X ,Feng X ,Cui P ,Li X ,Wang H ,Xu X ,Zhai W ,Xu Z ,Zhang J ,He S ,Zhang J ,Xu J ,Zhang K ,Zheng X ,Dong J ,Zeng W ,Tao L ,Ye J ,Tan J ,Ren X ,Chen X ,He J ,Liu D ,Tian W ,Tian C ,Xia H ,Bao Q ,Li G ,Gao H ,Cao T ,Wang J ,Zhao W ,Li P ,Chen W ,Wang X ,Zhang Y ,Hu J ,Wang J ,Liu S ,Yang J ,Zhang G ,Xiong Y ,Li Z ,Mao L , Zhou C ,Zhu Z ,Chen R ,Hao B ,Zheng W ,Chen S ,Guo W , Li G ,Liu S ,Tao M ,Wang J ,Zhu L ,Yuan L ,Yang H. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*). *Science* 2002 296(5565) : 79 ~ 92.
- [23] YAN Jian-Bing ,TANG Hua ,HUANG Yi-Qin ,ZHENG Yong-Lian ,LI Jian-Sheng. Genetic analysis of segregation distortion of molecular markers in maize F_2 population. *Acta Genetica Sinica* 2003 ,30(10) : 913 ~ 918.
- 严建兵 ,汤 华 ,黄益勤 ,郑用链 ,李建生. 玉米 F_2 群体分子标记偏分离的遗传分析. *遗传学报* ,2003 ,30(10) : 913 ~ 918.
- [24] Yu S B ,Li J X ,Xu C G ,Tan Y F ,Gao Y J ,Li X H ,Zhang Q ,Saghai Maroof M A. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA* ,1997 ,94(17) : 9226 ~ 9231.
- [25] Yu S B ,Li J X ,Xu C G ,Tan Y F ,Gao Y J ,Li X H ,Zhang Q ,Saghai Maroof M A. Identification of quantitative trait loci and epistatic interactions for plant height and heading date in rice. *Theor Appl Genet* 2002 ,104(4) : 619 ~ 625.
- [26] Whitelaw C A ,Barbazuk W B ,Perteau G ,Chan A P ,Cheung F ,Lee Y ,Zheng L ,Van Heeringen S ,Karamycheva S ,Bennetzen J L ,SanMiguel P ,Lakey N ,Bedell J ,Yuan Y ,Budiman M A ,Resnick A ,Van Aken S ,Utterback T ,Riedmuller S ,Williams M ,Feldblyum T ,Schubert K ,Beachy R ,Fraser C M ,Quackenbush J. Enrichment of gene-coding sequences in maize by genome filtration. *Science* ,2003 , 302(5653) 2118 ~ 2120.
- [27] Palmer L E ,Rabinowicz P D ,O 'Shaughnessy A L ,Balija V S ,Nascimento L U ,Dike S ,de la Bastide M ,Martienssen R A ,McCombie W R. Maize genome sequencing by methylation filtration. *Science* 2003 ,302(5653) : 2115 ~ 2117.
- [28] Börner A ,Korzun V ,Worland A J. Comparative genetic mapping of loci affecting plant height and development in cereals. *Euphytica* ,1998 ,100(1/3) : 245 ~ 248.
- [29] Peng J ,Richard E D ,Hartley M N ,George P ,Murphy ,Devos K M ,Flintham J E ,Beales J ,Fish L J ,Worland A J , Pelica F ,Sudhakar D ,Christou P ,Snape J W ,Gale M D , Harberd N P. ' Green revolution ' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature* ,1999 ,400(6741) : 256 ~ 261.
- [30] Kellogg E A. Evolutionary history of the grasses. *Plant Physiol* 2001 ,125(3) : 1198 ~ 1205.
- [31] Gaut B S ,Doebley J F. DNA sequence evidence for the segmental allotetraploid origin of maize. *Proc Natl Acad Sci USA* ,1997 ,94(13) : 6809 ~ 6814.
- [32] Levy A A ,Feldman M. The impact of polyploidy on grass genome evolution. *Plant Physiol* ,2002 ,130(4) : 1587 ~ 1593.
- [33] Guo M ,Davis D ,Birchler J A. Dosage effects on gene expression in a maize ploidy series. *Genetics* ,1996 ,142(4) : 1349 ~ 1355.
- [34] Guo M ,Rupe M A ,Danilevskaya O N ,Yang X ,Hu Z. Genome-wide mRNA profiling reveals heterochronic allelic variation and a new imprinted gene in hybrid maize endosperm. *Plant J* 2003 ,36(1) 30 ~ 44.

(责任编辑 :韩玉波)