

水稻叶绿素含量动态QTL分析

刘进¹, 王嘉宇^{1,*}, 姜树坤², 徐正进¹

¹沈阳农业大学水稻研究所/农业部东北水稻生物学与遗传育种重点实验室, 沈阳110866; ²黑龙江省农业科学院耕作栽培研究所, 哈尔滨150086

摘要: 为剖析水稻不同生育时期叶绿素含量的变化动态及遗传机制, 以‘Sasanishiki’(粳稻)、‘Habataki’(籼稻)及其杂交衍生的85个回交重组自交系(BILs)群体为材料, 对控制水稻叶片叶绿素含量的数量性状基因位点(QTL)变化动态进行了分析。共检测到39个QTL, 包括26个非条件QTL和13个条件QTL, 分布在除第7和第11号染色体以外的10条染色体上, 平均每个时期检测到3.25个非条件QTL。其中生育前期和生育中后期检测到的QTL位点较少, 仅为1~3个; 在生育中期(盛期)检测到的QTL位点相对较多, 一般为4~5个。在生育期的中期和后期均能在第1和2号染色体上检测到控制叶绿素含量的QTL, 并且这些QTL位点在1和2号染色体上呈现聚集现象。本研究同时发现了一些新的QTL位点, 这些QTL将有助于我们更全面地了解叶绿素在不同发育时期的遗传基础。

关键词: 水稻; 叶绿素含量; 数量性状位点; 动态分析

Detection and Analysis of Dynamic QTL of Leaf Chlorophyll Content in Rice (*Oryza sativa* L.)

LIU Jin¹, WANG Jia-Yu^{1,*}, JIANG Shu-Kun², XU Zheng-Jin¹

¹Rice Research Institute, Shenyang Agricultural University/Key Laboratory of Northeast Rice Biology and Breeding, Ministry of Agriculture, Shenyang 110866, China; ²Cultivation and Farming Research Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China

Abstract: Dynamic changes of quantitative trait locus (QTL) controlling rice chlorophyll content were analyzed by using 85 backcross recombinant inbred lines (BILs) to explore the dynamic changes and genetic mechanism of rice chlorophyll content at different growth stages. The BILs were derived from a cross between ‘Sasanishiki’ (*Oryza sativa* var. *japonica*) and ‘Habataki’ (*O. sativa* var. *indica*). 39 QTLs including 26 unconditional and 13 conditional QTLs were detected on 10 chromosomes except the chromosome 7 and chromosome 11. QTLs were less both in early and late growth stages, in which only 1–3 QTLs were identified. Generally, 4–5 QTLs were detected in the mid-growth period. QTL clusters were both detected on the chromosomes 1 and 2 at mid-growth and late growth stages. Some new QTLs were also found in this study. All these QTLs information would help us to understand the genetic basis of chlorophyll at different stages in more detail.

Key words: *Oryza sativa*; chlorophyll content; quantitative trait locus; dynamic analysis

水稻产量的90%~95%来自于叶片光合作用, 而叶绿素是光合作用最主要的色素之一, 可见叶片叶绿素含量与产量和品质的形成密切相关(陈温福和徐正进2007; 王一平等2004; 孟军等2001)。在作物的生育后期, 叶片功能期每延长1 d, 产量可增加2% (刘道宏1983), 全生育期内叶片叶绿素含量合理的动态变化有助于形成高产群体。此外, 已有研究表明, 水稻单株经济产量与叶绿素含量和含量的动态变化有极显著相关性(范淑秀和陈温福2005; 刘贞琦等1984)。因此, 分析水稻不同生育时期叶绿素含量的动态变化, 将有助于水稻高产栽培和品种改良。随着分子标记技术的成熟和对

数量性状基因座位研究的深入, 对水稻产量性状和叶绿素含量的遗传分析已有较多报道, 而对水稻全生育期叶片叶绿素含量的动态变化进行数量性状基因位点(quantitative trait locus, QTL)分析相对较少(高虹等2010; 孙小霞等2008; 童汉华等2007; 杨国华等2006; 吴为人等2000; Li等2000; Lin

收稿 2012-01-30 修定 2012-04-23

资助 辽宁省博士科研启动基金项目(20091070)。

致谢 日本农业生物资源研究所Yano博士提供Sasanishiki/Habataki/Sasanishiki//Sasanishiki回交重组自交系群体。

* 通讯作者(E-mail: ricewjy@126.com; Tel: 024-88487184)。

等1991)。我们前期利用‘沈农265’/‘丽江新团黑谷’的粳-粳交重组自交系群体,对水稻分蘖期、抽穗期和成熟期的叶绿素含量进行QTL定位分析,并与编码叶绿素合成及降解过程中的重要酶的基因进行了比对(姜树坤等2010)。虽然取得了一些进展,但仍存在几个主要问题。其一,分析的时间点较少,仅有3个;其二,仅对分蘖期、抽穗期和成熟期这3个时间点的累积效应进行了分析,没有分析不同时间段的效应,如分蘖期-抽穗期和抽穗期-成熟期;其三,所用群体的两个亲本均为粳稻,增加后续QTL精细定位的难度。鉴于此,本研究选用粳(‘Habataki’)-粳(‘Sasanishiki’)杂交衍生的群体,对水稻全生育期内的8个主要阶段(对生育期进行更细致的划分)的叶绿素含量进行动态QTL分析,旨在剖析水稻叶绿素不同时期的表达规律,以期水稻高光育种提供理论依据。

材料与amp;方法

1 试验材料

以粳稻(*Oryza sativa* L. var. *japonica*)品种‘Sasanishiki’和籼稻(*Oryza sativa* L. var. *indica*)品种‘Habataki’杂交衍生的回交重组自交系(back-cross recombinant inbred lines, BILs)试验材料,共85个株系。该材料经‘Sasanishiki’与‘Habataki’杂交得到F₁,再经过回交形成高代BILs群体,包含对应的236个分子标记的连锁图谱资料,均由日本农业生物资源研究所Yano博士提供。

2 方法

2.1 试验设计与性状测定

试验于2011年在沈阳农业大学水稻研究所试验田进行,沙土壤,肥力中等,井水灌溉,4月18日播种,保温早育苗,5月19日移栽。行株距为30 cm×13.3 cm,每穴1棵苗,每株系插植3行,每行12株,3次重复,常规田间管理。

从返青20 d后开始,使用叶绿素仪(SPAD-502, Monito, Japan)测定叶绿素相对值作为叶绿素含量的参数值,分别于分蘖前期(6月18日)、分蘖中后期(6月30日)、拔节期(7月12日)、孕穗期(7月24日)、抽穗期(8月6~8日)、灌浆前期(8月18~20日)、灌浆末期(8月30日)和成熟期(9月14日)测定各株系叶片的叶绿素含量,每个株系去除首尾2穴,

测定主茎的倒一叶(抽穗后测定剑叶)和倒二叶中部的叶绿素含量相对值,测定3~5株取平均值。

2.2 QTL分析

调查某时刻各株系叶绿素含量,即为 t 时刻 $[y(t)]$ 的表型值,根据朱军(1997)提出的条件遗传效应值的统计分析方法,可以获得给定的 $t-1$ 时刻表型值的 $y(t)$ 时刻条件表型值 $y(t | t-1)$ 。非条件QTL的加性效应反映发育初始时刻至 t 时刻基因表达的累积效应,条件QTL的加性效应则为 $t-1$ ~ t 时刻基因表达的净加性效应。

采用QTL ICI Mapping v3.0的完备区间作图(ICIM)方法(Wang等2011)进行QTL分析。QTL的似然函数比值的对数(LOD值)的阈值设为2.0,当实际求得的LOD值大于LOD阈值时,就认为该区段存在1个QTL,同时估算每个QTL的加性效应值和贡献率大小,QTL的命名遵循McCouch等(1997)的命名原则。

实验结果

1 BILs群体不同时期叶绿素含量的表型分析

两个亲本‘Sasanishiki’和‘Habataki’同时期叶片的叶绿素含量存在差异,孕穗期以前亲本间差异相对较小,孕穗期后差异较大;在BILs群体中,不同株系间叶片叶绿素的含量变化幅度较大,倒一叶(剑叶)和倒二叶都呈双向超亲分离,表现为接近正态的连续分布,表明叶片叶绿素含量为多基因控制的数量性状,能够进行QTL分析(表1)。

2 BILs群体不同时期叶绿素的QTL分析

8个时期共检测到控制叶绿素含量的26个非条件QTL,分布在第1~6、8和9号染色体上,LOD值在2.01~9.72之间,单个QTL贡献率在6.64%~30.83%之间。其中,有10个QTL贡献率大于15%,其他均为微效QTL(表2,图1)。

在分蘖前期,检测到2个控制倒二叶叶绿素含量的QTL, $qCTE9$ 的贡献率为30.83%,加性效应值为5.87,而 $qCTE3$ 的贡献率相对较小,仅为11.12%,两个增效等位基因均来自‘Habataki’;分蘖中后期,仅检测到1个控制倒一叶叶绿素含量的QTL($qCTL6$),其贡献率为11.45%,增效等位基因来自‘Habataki’;在拔节期,共检测到3个QTL,贡献率均较小, $qCJ5$ 和 $qCJ6$ 控制倒一叶叶绿素含量,加性效应分别

表1 亲本和BILs群体在8个不同调查时期的叶绿素含量

Table 1 Chlorophyll contents of parents and their BILs population at eight growth stages

时期	叶位	亲本		BILs群体			
		'Sasanishiki'	'Habataki'	平均值±标准差	变幅	偏度	峰度
分蘖前期	倒一叶	40.1	41.7	39.59±3.12	28.5~45.3	-0.98	1.50
	倒二叶	42.9	43.5	44.27±2.57	38.2~56.5	0.98	4.99
分蘖中后期	倒一叶	41.6	43.1	40.20±2.82	30.0~46.9	-0.52	1.00
	倒二叶	45.8	45.1	44.45±3.33	25.6~56.5	-1.40	1.77
拔节期	倒一叶	46.1	45.9	41.55±3.27	29.8~49.9	-0.47	1.05
	倒二叶	47.0	48.8	45.01±2.45	38.9~49.7	-0.46	-0.15
孕穗期	剑叶	40.3	44.6	38.79±3.32	29.9~46.4	-0.42	0.11
	倒二叶	46.5	46.0	43.42±3.07	36.1~52.0	-0.28	0.12
抽穗期	剑叶	34.6	44.4	35.68±3.23	28.1~44.4	0.29	0.11
	倒二叶	39.7	48.3	41.02±3.46	30.1~48.9	-0.11	0.23
灌浆前期	剑叶	38.7	49.1	37.97±3.83	30.1~49.1	0.44	0.21
	倒二叶	39.8	51.7	40.12±3.89	32.5~51.7	0.57	0.12
灌浆中后期	剑叶	37.2	45.9	37.41±3.04	30.1~45.9	0.28	0.13
	倒二叶	35.9	47.3	37.77±3.54	31.2~47.3	0.14	-0.46
成熟期	剑叶	32.7	41.0	33.87±3.64	24.7~41.0	-0.04	-0.42
	倒二叶	29.5	43.0	34.35±4.18	24.3~41.9	-0.09	-0.80

表2 8个生育时期控制叶绿素含量QTLs的位置及遗传效应估计

Table 2 Location and genetic effect estimation of QTLs for chlorophyll content at eight growth stages

时期	叶位	染色体	位点	位点区间	LOD值	贡献率/%	加性效应
分蘖前期	倒一叶	—	—	—	—	—	—
	倒二叶	3	<i>qCTE3</i>	C721~R2778	2.91	11.12	1.34
分蘖中后期	倒一叶	9	<i>qCTE9</i>	R2272~S1057	9.72	30.83	5.87
	倒二叶	6	<i>qCTL6</i>	R566B~G329	2.12	11.45	1.49
拔节期	倒一叶	5	<i>qCJ5</i>	C119~R372	2.08	12.24	-1.78
	倒二叶	6	<i>qCJ6</i>	R566B~G329	2.06	11.09	1.67
孕穗期	剑叶	9	<i>qCJ9</i>	C609~C1263	2.09	12.41	-1.79
	倒二叶	2	<i>qCB2a</i>	S2068~C499	3.19	17.23	-2.03
抽穗期	剑叶	3	<i>qCB3</i>	C721~R2778	2.09	9.51	1.57
	倒二叶	2	<i>qCB2b</i>	R1843~S2068	2.14	15.59	-2.04
灌浆前期	剑叶	6	<i>qCB6</i>	R566B~G329	2.01	9.11	1.41
	倒二叶	3	<i>qCH3a</i>	C1351~C1468	2.79	12.33	1.81
灌浆中后期	剑叶	8	<i>qCH8</i>	C1121~C1107	3.46	15.31	-2.02
	倒二叶	2	<i>qCH2</i>	R1843~S2068	2.97	20.95	-2.62
成熟期	剑叶	3	<i>qCH3b</i>	C1351~C1468	2.05	8.06	1.57
	倒二叶	1	<i>qCPG1a</i>	C904~C316B	2.93	12.57	2.03
成熟期	剑叶	2	<i>qCPG2a</i>	R1843~S2068	2.86	19.87	-2.70
	倒二叶	1	<i>qCPG1b</i>	R1944~R3192	2.12	6.64	1.66
成熟期	剑叶	1	<i>qCPG1c</i>	C904~C316B	2.93	12.56	2.03
	倒二叶	2	<i>qCPG2b</i>	S2068~C499	3.23	14.34	-2.16
成熟期	剑叶	1	<i>qCFL1</i>	R1944~R3192	2.14	9.59	1.57
	倒二叶	2	<i>qCFL2a</i>	S2068~C499	3.85	20.21	-2.00
成熟期	剑叶	5	<i>qCFL5a</i>	G1458~C1268	2.01	8.56	-1.34
	倒二叶	2	<i>qCFL2b</i>	C132~G227	2.10	9.89	-1.41
成熟期	剑叶	5	<i>qCFL5b</i>	C119~R372	3.49	19.88	-2.46
	倒二叶	2	<i>qCM2a</i>	R1843~S2068	3.42	22.96	-2.68
成熟期	倒二叶	2	<i>qCM2b</i>	S2068~C499	4.07	21.41	-2.83

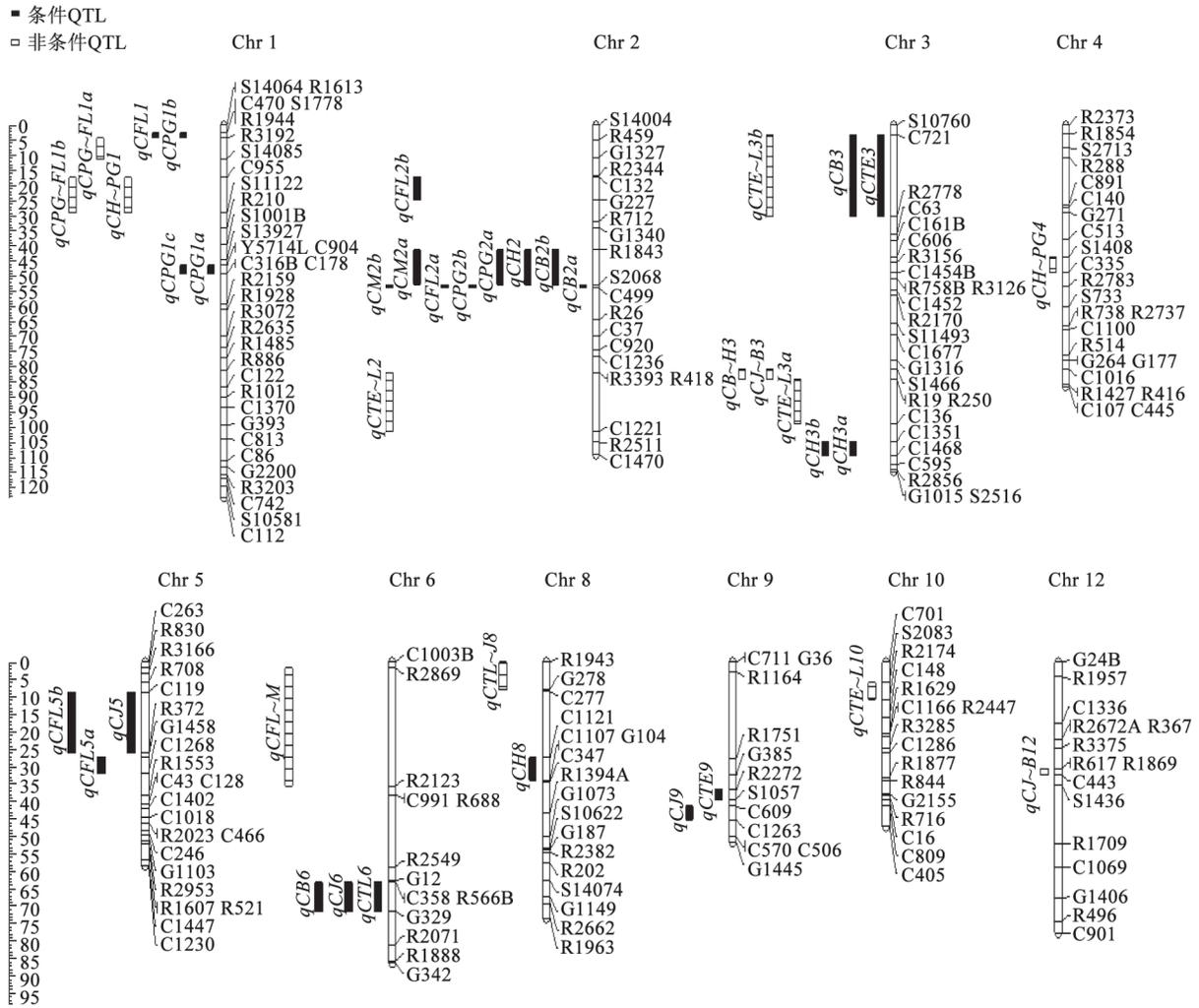


图1 8个时期叶绿素含量的QTLs在染色体上的定位

Fig.1 Locations of the QTLs for chlorophyll content at eight stages on chromosomes

为-1.78和1.67, *qCJ9*控制倒二叶叶绿素含量, 其加性效应值为-1.79。 *qCJ5*和*qCJ9*的增效等位基因来自‘Sasanishiki’, *qCJ6*增效基因均来自‘Habataki’。

在孕穗期, 共检测到4个控制叶绿素含量的QTL。其中, 控制倒一叶叶绿素含量的QTL 2个(*qCB2a*和*qCB3*), 分别位于第2和3号染色体上, *qCB2a*的贡献率为17.23%, 加性效应为-2.03, 而*qCB3*的贡献率仅为9.51%; 控制倒二叶叶绿素含量的QTL 2个(*qCB2b*和*qCB6*), 贡献率分别为15.59%和9.11%。在抽穗期, 共检测到4个控制叶绿素含量的QTL, *qCH3a*和*qCH8*同时控制剑叶的叶绿素含量, 其中, *qCH8*的贡献率较大, 为15.31%, 加性效应为-2.02; *qCH2*和*qCH3b*则控制倒二叶叶绿素含量, 分别位于第2和3号染色体上, *qCH2*贡献率为

20.95%, 加性效应为-2.62, *qCH3b*的贡献率较小, 仅为8.06%。

在灌浆前期, 共检测到5个控制叶绿素含量的QTL: 2个控制剑叶叶绿素含量(*qCPG1a*和*qCPG2a*), 其中, *qCPG2a*贡献率较高, 为19.87%, *qCPG1a*贡献率为12.57%; 3个控制倒二叶叶绿素含量(*qCPG1b*、*qCPG1c*和*qCPG2b*), 分别位于第1和2号染色体上, 贡献率均较小。灌浆中后期, 检测到5个控制叶绿素含量的QTL, 控制剑叶叶绿素含量的有3个, 其中, *qCFL2a*贡献率为20.21%; 控制倒二叶叶绿素含量的有2个, *qCFL5b*的贡献率较大, 为19.88%。在成熟期, 共检测到2个控制叶绿素含量的位点(*qCM2a*和*qCM2b*), 贡献率分别为22.96%和21.41%。

分蘖期到成熟期,共检测到26个控制水稻叶片叶绿素含量的QTL位点,大多数位点的位置不相同,仅在2号染色体上检测到同时控制5个不同时期(孕穗、抽穗期、灌浆前期、盛期、成熟期)叶绿素含量的QTL位点,在第1、3、5、6号染色体上检测到5个控制2~3个时期叶绿素含量的QTL位点。

3 叶绿素含量的动态QTL定位

由表3和图1可见,在检测到的13个条件QTL

中,控制分蘖前期~中后期、分蘖中后期~拔节期、拔节期~孕穗期、孕穗期~抽穗期、抽穗期~灌浆前期、灌浆前期~中后期、灌浆中后期~成熟期叶绿素含量的QTL位点分别为4、1、2、1、2、2和1个,位于第1、2、3、4、6、8、10和12号染色体上。这些QTL的LOD值在2.13~6.77之间,单个QTL贡献率在12.65%~48.54%之间,其中有7个QTL的贡献率大于15%。

表3 控制叶绿素含量的条件QTLs的位置及遗传效应估计

Table 3 Location and genetic effect estimation of conditional QTLs for chlorophyll content

时期	位点	染色体	区间	LOD值	贡献率/%	加性效应
分蘖前期~中后期	<i>qCTE-L2</i>	2	R418~C1221	6.61	20.36	-2.41
	<i>qCTE-L3a</i>	3	R250~C136	6.77	16.71	-2.37
	<i>qCTE-L3b</i>	3	C721~R2778	3.09	24.64	-1.74
	<i>qCTE-L10</i>	10	S2083~R2174	2.50	12.71	1.40
分蘖中后期~拔节期	<i>qCTL-J8</i>	8	R1943~G278	2.78	15.30	-1.88
拔节期~孕穗期	<i>qCJ-B3</i>	3	S1466~R19	2.55	12.81	1.35
	<i>qCJ-B12</i>	12	R1869~C443	2.45	12.70	-1.24
孕穗期~抽穗期	<i>qCB-H3</i>	3	S1466~R19	2.50	12.70	-2.45
抽穗期~灌浆前期	<i>qCH-PG1</i>	1	C955~S11122	3.39	20.04	-1.99
	<i>qCH-PG4</i>	4	S1408~C335	2.85	12.65	-1.70
灌浆前期~中后期	<i>qCPG-FL1a</i>	1	R3192~S14085	2.13	13.07	1.62
	<i>qCPG-FL1b</i>	1	C955~S11122	2.49	19.99	1.58
灌浆中后期~成熟期	<i>qCFL-M</i>	6	R2869~R2123	3.26	48.54	2.52

根据QTL的效应模式,可将它们分为3类。第一类:非条件QTL与条件QTL定位区间一致。如1号染色体上R1944~S11122区间内检测到非条件QTL *qCPG1b*和*qCFL1*,同时也检测到条件QTL *qCH-PG1*、*qCPG-FL1a*和*qCPG-FL1b*;在3号染色体上定位了*qCTE3*和*qCB3*,定位区间与*qCTE-L3b*一致。第二类:条件QTL只在某一特定时期表达,而非条件QTL却能在多个时期重复出现。在第2号染色体上仅有1个在分蘖前期~中后期表达的条件QTL (*qCTE-L2*),而非条件QTL可在孕穗期~成熟期持续表达,另外未发现其他相关的条件QTL。第三类:条件QTL与非条件QTL始终不能在同一区间被检测到。如定位在第4、5、9、10和12号染色体上的QTL均属于此类。综合来看,这些条件QTL,为非条件QTL提供了较为合理的解释。同时,我们还发现在2个阶段和3个阶段持续表达的动态QTL区间各1个,第一个区间是1号染色体R3192~S11122区间,其同时控制抽穗期~灌浆前期

和灌浆前期~中后期的叶绿素含量;第二个区间是3号染色体上S1466~C136位点同时控制分蘖前期~中后期、拔节期~孕穗期和孕穗期~抽穗期的叶绿素含量。

讨 论

本研究在水稻生育进程中的8个不同时期共检测到26个非条件QTL,它们分布在第1、2、3、5、6、8和9号染色体上。LOD值在2.01~9.72之间,单个QTL贡献率在6.64%~30.83%之间,其中贡献率大于15%的QTL有10个,平均每个时期检测到3.25个QTL。在生育前期(分蘖前期~拔节期)和生育后期(成熟期)检测到的控制叶绿素含量的QTL较少,仅为1~3个,而在生育中期检测到的QTL相对较多,一般为4~5个。与以往的研究结果(范淑秀等2010; Zuo等2007; Dong等2007; Yue等2006; 胡颂平等2006; 沈波等2005; Yang等2003)对比后发现,控制叶绿素含量的QTL贡献率一般相对较小,叶绿

素含量大多数是由微效QTL控制。同时, 在一些位于第1、2、3、5和6号染色体上的QTL重演性较好, 有一定的应用潜力。但个别利用群体曾经被检测到的QTL未能在本研究中重现, 这可能是由于检测环境和测定时期不同所导致, 有待进一步研究确定。在生育中后期, 第1和2号染色体上检测到一些控制叶绿素含量的QTL簇, 暗示此处很可能存在不同时期稳定表达的QTL。此外, 本研究中还发现了一些新的QTL位点, 这将为北方高产优质水稻分子育种提供新的“元件”。

本研究中发现并鉴定了一个控制抽穗前稳定表达的QTL (暂命名为 $qC_{r-h}3$)和一个控制抽穗后稳定表达的QTL (暂命名为 $qC_{h-m}1$)。前者位于第3号染色体上S1466~C136之间, 从分蘖期到抽穗期能够稳定表达, 为水稻生育前期维持稳定的叶绿素含量提供了一定的保证, 确保生育前期的有机物积累; 后者位于第1号染色体上R3192~S11122之间, 从抽穗期到灌浆中后期能够稳定表达, 该位点的稳定表达为灌浆期的光合作用提供物质基础。有研究认为, 灌浆开始后, 茎秆中贮藏的有机物向穗部转移, 导致茎秆有机物减少, 易诱发倒伏, $qC_{h-m}1$ 的表达使得灌浆期茎秆仍能够从叶片获得部分有机物, 维持其机械强度, 避免倒伏发生。研究中我们还发现, BILs群体中R3192~S11122基因型为‘Sasanishiki’的株系生育后期持绿时间较长, 植株抗倒伏能力较强, 这也从一个侧面反映出其在育种中的潜在应用价值。对这两个位点的精细定位正在实施之中。

与本课题组姜树坤等(2010)之前的研究结果比较发现, 将生育期分为3个节点检测到的QTL数目(22个)与分为8个节点检测的QTL数目(26个)相当, 说明虽然检测的时间节点增多, 但检测效率并未明显增加。与之前研究相比, 本研究最大的进步就是增加了不同时间节点间的遗传效应(条件QTL)分析, 这些只在某一特定时段表达的位点, 进一步丰富了我们对整个生育期叶绿素含量动态变化的理解。

阿加拉铁等(2008)研究表明, 控制叶绿素含量的QTL在生育中期较多, 到中后期较少, 并且是动态变化的。他们检测到7个控制叶绿素含量的QTL, 在灌浆期前期检测到的4个QTL的总贡献率

较大, 而在后2个阶段分别检测到2~3个QTL, 贡献率均小于初期的总贡献率, 表明随着灌浆的进程, 叶绿素含量逐渐减少。本研究在水稻的8个不同生育时期共检测到13个条件QTL, 虽然数量相对较少, 但其贡献率相对较大, 有一定的可信度和应用价值; 同时有3~4个主效QTL能够持续表达, 而其他微效QTL表现为动态变化, 这与叶绿素的合成与降解动态变化过程相符。在第1和3号染色体上发现条件QTL与非条件QTL重合, 说明控制叶绿素的QTL位点可能是分段表达的, 进一步说明参与水稻叶片叶绿素合成与降解的多数QTL具有表达的时空性; 而第二、第三类QTL也存在, 说明叶绿素含量是一个复杂和易受环境影响的遗传性状。

参考文献

- 阿加拉铁, 曾龙军, 薛大伟, 胡江, 曾大力, 高振宇, 郭龙彪, 李仕贵, 钱前(2008). 水稻灌浆期不同阶段叶绿素含量的QTL分析. 作物学报, 34 (1): 61~66
- 陈温福, 徐正进(2007). 水稻超高产育种理论与方法. 北京: 科学出版社, 1~16
- 范淑秀, 陈温福(2005). 超高产水稻品种叶绿素变化规律研究初报. 沈阳农业大学学报, 36 (1): 14~17
- 范淑秀, 王嘉宇, 毛艇, 徐正进(2010). 水稻孕穗期叶绿素含量的QTL定位. 华北农学报, 25 (4): 69~72
- 高虹, 王嘉宇, 姜树坤, 孙健, 徐正进, 陈温福(2010). 水稻粒长基因GL3的遗传分析和分子标记定位. 植物生理学通讯, 46 (3): 236~240
- 胡颂平, 梅捍卫, 邹桂花, 刘鸿艳, 刘国兰, 蔡润, 李明寿, 罗利军(2006). 正常与水分胁迫下水稻叶片叶绿素含量的QTL分析. 植物生态学报, 30 (3): 479~486
- 姜树坤, 张喜娟, 徐正进, 陈温福(2010). 粳稻叶绿素含量的QTL与其合成降解相关基因的比较分析. 作物学报, 36 (3): 376~384
- 刘道宏(1983). 植物叶片的衰老. 植物生理学通讯, (2): 14~19
- 刘贞琦, 刘振业, 马达鹏, 曾淑芬(1984). 水稻叶绿素含量及其与光合速率关系的研究. 作物学报, 10 (1): 57~61
- 孟军, 陈温福, 徐正进, 李磊鑫, 周淑清(2001). 水稻剑叶光合速率与叶绿素含量的研究初报. 沈阳农业大学学报, 32 (4): 247~249
- 沈波, 庄杰云, 张克勤, 戴伟民, 鲁焯, 傅丽卿, 丁佳铭, 郑康乐(2005). 水稻叶绿素含量的QTL及其与环境互作分析. 中国农业科学, 38 (10): 1937~1943
- 孙小霞, 邓家耀, 江宝月, 贾小丽, 熊君, 林文雄(2008). 水稻生育后期叶绿素含量的QTLs及其与环境的互作分析. 应用生态学报, 19 (12): 2651~2655
- 童汉华, 梅捍卫, 邢永忠, 曹一平, 余新桥, 章善庆, 罗利军(2007). 水稻生育后期剑叶形态和生理特性的QTL定位. 中国水稻科学, 21 (5): 493~499
- 汪斌, 兰涛, 吴为人, 李维明(2003). 水稻叶绿素含量的QTL定位. 遗

- 传学报, 30 (12): 1127~1132
- 王一平, 曾建平, 郭龙彪, 邢永忠, 徐才国, 梅捍卫, 应存山, 罗利军 (2004). 水稻顶部三叶与穗重的关系及其QTL分析. 中国水稻科学, 19 (1): 13~20
- 吴为人, 唐定中, 李维明(2000). 数量性状的遗传剖析和分子剖析. 作物学报, 26 (4): 501~507
- 杨国华, 李绍清, 冯玲玲, 孔进, 李辉, 李阳生(2006). 水稻剑叶叶绿素含量相关性状的QTL分析. 武汉大学学报(理学版), 52 (6): 751~756
- 朱军(1997). 遗传模型分析方法. 北京: 中国农业出版社, 240~292
- Dong YJ, Yang ZN, Xu JL, Lin DZ, Sugimoto Y, Luo LJ, Mei HW (2007). Quantitative trait loci for leaf chlorophyll content at two developmental stages of rice (*Oryza sativa* L.). *Comm Biometry Crop Sci*, 2 (1): 1~7
- Li YS, Zheng XW, Li SQ, Li DM, Zhu LH (2000). Quantitative trait loci analysis of chlorophyll content for flag leaf in rice. *Chin Rice Res Newslett*, 8 (4): 2~4
- Lin XZ, Huang QM, Tu ZP (1991). Studies on high-yielding cultivation of rice in Guangdong by diagnosis and control of chlorophyll content and LAI. *Rice Sci*, 1 (3): 4~6
- McCouch SR, Cho YG, Yano M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H, Kinoshita T (1997). Report on QTL nomenclature. *Rice Genet Newslett*, 14: 11~13
- Wang JK, Li HH, Zhang LY, Li CH, Meng L (2011). QTL ICI Mapping v3.0. <http://www.isbreeding.net>
- Yang QH, LU W, HU ML, Wan CM, Zhang RX, Yano M, Wan JM (2003). QTL and epistatic interaction underlying leaf chlorophyll and H₂O₂ content variation in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Genet Sin*, 30 (3): 245~250
- Yue B, Xue WY, Luo LJ, Xing YZ (2006). QTL analysis for flag leaf characteristics and their relationships with yield and yield traits in rice. *Acta Genet Sin*, 33 (9): 824~832
- Zuo HL, Xiao K, Dong YJ, Xu J, Li Z, Luo L, Mei H (2007). Molecular detection of quantitative trait loci for leaf chlorophyll content at different growth-stages of rice (*Oryza sativa* L.). *Asian J Plant Sci*, 6 (3): 518~522