



陈燕华, 黄大辉, 邱永福, 等. 水稻主要农艺性状的 QTL 分析[J]. 华南农业大学学报, 2014, 35(5): 42-51.

水稻主要农艺性状的 QTL 分析

陈燕华^{1,2}, 黄大辉², 邱永福¹, 张月雄^{1,2}, 刘芳¹, 马增凤², 刘驰², 李容柏¹

(1 广西大学农学院/亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 广西南宁 530005;

2 广西农业科学院水稻研究所, 广西南宁 530007)

摘要:【目的】通过对水稻 *Oryza sativa* 主要农艺性状的遗传研究, 挖掘优异主效 QTL, 为利用分子标记辅助选择进行高产、优质育种提供理论基础。【方法】以粳稻品系中野 1211 与籼稻品系中大 304 构建的重组自交系群体 188 个家系为试验材料, 利用该重组自交系群体构建的含有 142 个 SSR 标记分子连锁图, 采用区间作图法对抽穗期、单株有效穗数、株高、穗长、每穗实粒数、每穗总粒数、结实率、穗着粒密度、粒长、粒宽、粒形、千粒质量和单株质量 13 个主要农艺性状进行早、晚季的全基因组 QTL 定位。【结果和结论】除株高没有检测到相关的 QTL 之外, 其余的每个性状检测到的 QTL 数目为 2~15 个。12 个性状共检测到 73 个 QTL, 分布于水稻的 12 条染色体上, 其中仅在早季能检测到的有 34 个, 仅在晚季能检测到的有 23 个, 两季都能检测到的只有 16 个。单个 QTL 的贡献率在 5.3%~28.4% 之间, 其中超过 20% 以上的有 10 个。检测到的新位点为 12 个。早晚两季在多数染色体的多处区段上均检测到多个紧密连锁的 QTL。检测到的 12 个新位点为水稻主要农艺性状的 QTL 定位增加了新的遗传信息, 重复检测到的 16 个 QTL 可用于水稻分子标记辅助育种。

关键词: 水稻; 重组自交系; 农艺性状; QTL 分析

中图分类号: S511; Q343.15

文献标志码: A

文章编号: 1001-411X(2014)05-0042-10

A QTL analysis of main agronomic characters in rice, *Oryza sativa*

CHEN Yanhua^{1,2}, HUANG Dahui², QUI Yongfu¹, ZHANG Yuexiong^{1,2},

LIU Fang¹, MA Zengfeng², LIU Chi², LI Rongbai¹

(1 College of Agriculture, Guangxi University/State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources, Nanning 530005, China;

2 Rice Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China)

Abstract:【Objective】To identify excellent main effect QTLs conferring high yield, high quality in rice. 【Method】A genetic linkage map consisting of 142 simple sequence repeat (SSR) markers was constructed based on a recombinant inbred line (RIL) population derived from a cross between *Japonica* Zhongye 1211 and *Indica* Zhongda 304 in rice, *Oryza sativa*. Through an interval mapping method, a genome-wide quantitative trait loci (QTL) analysis was carried out for 13 agronomic traits of rice in the early and late seasons in 2012, including heading period, effective tillers per plant, plant height, panicle length, filled grains per plant, grains per panicle, seed setting rate, grain density per panicle, grain length, grain width, grain shape, 1000-grain mass, grain mass per plant. 【Result and conclusion】The number of QTLs related with the traits except that plant height was 2–15. A total of 73 QTLs for 12 traits were identified and mapped on all of the 12 rice chromosomes. Among all the 73 QTLs, there were 34 QTLs identified in the early season rice, 23 QTLs in the late season rice, and 16 QTLs in both of the early and

收稿日期: 2013-11-21 优先出版时间: 2014-07-17

优先出版网址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/44.1110.S.20140717.0908.022.html>

作者简介: 陈燕华 (1978—), 女, 助理研究员, 博士研究生, E-mail: cyh781225@163.com; 通信作者: 李容柏 (1957—), 男, 博士, 研究员, E-mail: lirongbai@126.com

基金项目: 广西科学技术与开发项目 (桂科攻 1123001-3B); 广西大学科研基金 (XDZ11008)

<http://xuebao.scau.edu.cn>

late season rices. Each of the QTLs individually explained 5.3% – 28.4% of the phenotypic variations, among which 10 QTLs were more than 20%. In both cropping seasons, many QTLs closely linked each other were detected in multiple sections of most chromosomes. Twelve new QTL loci are discovered, and 16 QTLs are identified in both cropping seasons can be used in marker-assistant-selected method.

Key words: rice; recombinant inbred lines (RILs); agronomic characters; QTL analysis

高产、优质一直是水稻 *Oryza sativa* 育种的目标,而与水稻高产、优质密切相关的抽穗期、株高、产量构成因子与粒型性状等大多是受多基因控制的数量性状,其遗传基础复杂且易受环境的影响,利用传统的育种方法对其进行改良,效率比较低,进程缓慢.利用分子标记辅助选择(MAS)可以加快育种进程,而要实现 MAS 在育种上的利用,需获得可靠的相关主效 QTL 信息.近 20 多年来,多种 DNA 分子标记的快速发展、高密度的分子连锁图谱的构建以及 QTL 定位分析技术的不断发展为研究复杂的数量性状提供了有力的手段.自 Wang 等^[1]第 1 次利用 AFLP 连锁图定位了稻瘟病抗性的 14 个 QTLs 以来,有关水稻 QTL 各性状定位的研究报道不断增加,水稻许多重要农艺性状的 QTL 定位已取得了很大的成就,有人根据美国 Gramene (<http://www.gramene.org/>) 网站进行统计,有关水稻数量性状已经定位了约 10 大类 300 多种共 1 万多个 QTLs^[2].许多重要农艺性状的 QTL 克隆与功能分析已成为了研究热点,而且这种研究趋势还在不断快速增长.目前已克隆的水稻重要农艺性状主要有:与抽穗期有关的 *Hdl*^[3]、*Hd6*^[3]、*Hd3a*^[4] 和 *Edl*^[5];同时控制株高、抽穗期与粒数的 *Ghd7*^[6];控制分蘖的 *MOCI*^[7] 与 *D3*^[8];控制穗长的 *LP*^[9] 和 *SP1*^[10];影响每穗实粒数的 *Gnla*^[11] 和 *DNI*^[12];对结实率有重要影响的 *OsSIZ1*^[13] 和 *Os-IAA23*^[14];与籽粒产量直接相关的 *Qgy2-1*^[15];与谷粒大小或粒质量相关的 *GS3*^[16]、*GW2*^[17]、*GS5*^[18]、*qSW5*^[19] 和控制粒质量的 *Glf1*^[20] 等.已定位的大量 QTLs 揭示不同的生态环境条件、不同的水稻遗传资源定位出的与主要农艺性状相关的 QTL 是不尽相同的,因此有必要不断挖掘不同稻种资源更多的优异主效 QTL 来揭示各种性状的遗传机理,丰富优异主效位点供育种学家应用.

本试验利用优良的籼稻品系“中大 304”为父本与多数性状与之差异明显的粳稻品系“中野 1211”构建重组自交系群体,以其中 F_7 与 F_8 的 188 个株系为试验材料,利用上述群体构建的含有 142 个 SSR 分子标记遗传连锁图,对群体 2 个世代的 13 个主要农艺性状进行早、晚季的全基因组 QTL 定位分析,以

期为利用分子标记辅助选择进行高产、优质育种提供理论基础.

1 材料与方法

1.1 供试材料

以优良的籼稻品系“中大 304”为父本、粳稻品系“中野 1211”为母本组配杂交,通过单粒传法构建重组自交系群体(F_7 、 F_8),从群体中选取了 188 个株系用作 QTL 定位群体.

1.2 田间种植与性状调查

2012 年早、晚季分别将群体材料与 2 个亲本种植于广西农业科学院水稻研究所实验田里.早季(F_7)3 月 24 日播种,4 月 17 日移栽;晚季(F_8)7 月 21 日播种,8 月 10 日移栽.试验按随机区组设计,重复 2 次,每株系每小区种植 1 行共 10 株,单本种植,株行距为 13.3 cm × 20.0 cm,田间管理按常规管理.按《中国稻种资源》^[21] 评价标准调查中间 5 株各单株的抽穗期、有效穗数、株高、穗长、每穗实粒数、每穗总粒数、结实率、穗着粒密度、粒长、粒宽、粒形、千粒质量和单株质量 13 个主要农艺性状.

1.3 QTL 分析

利用 SSR 标记构建分子标记连锁图谱,由 142 个多态性标记构建覆盖水稻全基因组的连锁图谱,总长约 1 748.8 cM,标记间的平均图距为 12.32 cM,达到 QTL 初步定位的基本要求.运用 Mapmaker/QTL1.1 软件对所考查的 13 个性状进行 QTLs 定位分析,判断 QTL 存在的阈值 $LOD \geq 2.0$. QTL 命名方法参照 McCouch 等^[22] 1997 年提出的方法.

2 结果与分析

2.1 重组自交系及其亲本主要农艺性状的表型值分析

2012 年早、晚两季所考查的重组自交系及其亲本的 13 个主要农艺性状的表型统计参数和表型分布见表 1 与图 1.参照双亲的各性状表现,发现重组自交系群体的各性状表现类型丰富,具有其双亲的各种重组类型,大部分性状表现出双向超亲分离现象,并呈连续分布,峰值和偏值除了抽穗期、穗长和

结实率 3 个性状之外,其余性状均没有超过 1. 图 1 亦显示各性状除粒长宽比(粒形)、单株有效穗数和每穗实粒数 3 个性状之外都为单峰分布,因此可以推测各主要农艺性状大部分均为数量性状,受多基因控制,符合 QTL 作图分析. 在 13 个考察的性状中,抽穗期、单株有效穗数、着粒密度、粒宽和千粒质量 5 个性状为母本“中野 1211”表现高值,其余的 8 个性状为父本“中大 304”表现高值. 重组自交系群体的株高、穗长、粒长、粒宽、粒形和千粒质量 6 个性状在两季表现比较一致,说明其遗传相对比较稳定;其他 7 个性状受环境影响相对比较大.

2.2 重组自交系群体主要农艺性状的 QTL 分析

利用区间作图法对早、晚季所考察的 13 个农艺性状进行 QTL 定位分析. 结果(表 2 和图 2)表明,除株高外,其余 12 个性状每个性状检测到的 QTLs 数目为 2~15 个不等,其中以结实率的最少,

仅为 2 个;粒宽的最多,为 15 个;千粒质量和单株产量分别为 13 和 9 个. 早、晚两季检测到 QTLs 共有 73 个,其中仅在早季能检测到的有 34 个,仅在晚季能检测到的有 23 个,两季都能检测到的只有 16 个:*qETP-4*、*qETP-6*、*qGP-6*、*qSD-6*、*qGW-3*、*qGW-4-2*、*qGW-6-1*、*qGW-6-2*、*qGW-9-1*、*qGW-9-2*、*qGW-11*、*qGW-12-3*、*qTGW-6-2*、*qTGW-7*、*qTGW-9* 和 *qGWP-6*. 检测到的大部分位点与前人报道过的相同或者相近,仅有 12 个为新位点,即 *qSSR-2*、*qSSR-4*、*qSD-6*、*qSD-10*、*qSD-11*、*qGW-11*、*qGW-12-3*、*qGS-6-1*、*qGS-6-2* 和 *qGS-11*、*qGWP-3-1* 和 *qGWP-12-3*. 检测到的 QTL 单个表型贡献率为 5.3%~28.4%,其中大部分效应较小,贡献率大于 20% 的主效 QTLs 共有 10 个:*qETP-4*、*qSSR-4*、*qGW-3*、*qGW-9-2*、*qGW-12-1*、*qTGW-9*、*qTGW-12-3*、*qGWP-3-1*、*qGWP-7* 和 *qGWP-9*.

表 1 重组自交系群体与亲本的农艺性状的表现与分布

Tab. 1 Performances and distributions of quantitative traits in the RIL population and their parents

性状	种植 季节	重组自交系 RILs				亲本	
		变异幅度	$\bar{x} \pm SD$	峰值	偏值	中野 1211	中大 304
抽穗期/d	早季	78.29~95.96	85.25±0.21	1.09	0.52	91.27	85.20
	晚季	59.06~84.20	70.79±0.27	1.67	0.09	74.0	69.00
单株有效穗数	早季	5.52~13.22	8.91±0.11	-0.18	0.01	8.88	7.21
	晚季	5.58~13.83	9.04±0.13	-0.36	0.24	12.7	8.01
株高/cm	早季	80.12~129.75	103.75±0.62	0.78	-0.02	69.97	112.80
	晚季	77.19~114.26	97.99±0.54	0.13	-0.15	64.78	103.70
穗长/cm	早季	16.95~29.48	23.79±0.14	1.04	0.29	14.90	24.60
	晚季	16.89~29.23	23.78±0.14	0.61	-0.09	14.11	24.05
每穗实粒数	早季	30.94~189.40	101.72±1.78	0.55	0.22	74.31	157.43
	晚季	78.57~198.43	131.06±1.80	-0.11	0.26	57.60	138.97
每穗总粒数	早季	80.65~240.37	141.48±1.95	0.72	0.51	107.78	175.55
	晚季	114.63~286.57	184.07±2.24	0.26	0.16	112.27	173.23
结实率/%	早季	24.84~91.68	71.33±0.01	2.14	-0.90	68.89	89.84
	晚季	43.90~90.90	71.53±0.01	-0.26	-0.35	51.28	80.17
穗着粒密度	早季	3.58~9.67	5.96±0.08	0.63	0.62	7.23	7.11
	晚季	4.76~11.70	7.74±0.09	0.76	0.30	7.96	7.20
粒长/mm	早季	7.20~10.36	8.85±0.60	-0.27	-0.15	7.92	9.60
	晚季	7.44~10.36	8.77±0.55	-0.27	-0.15	7.42	9.22
粒宽/mm	早季	2.20~3.08	2.54±0.17	0.80	0.70	3.01	2.26
	晚季	2.20~3.18	2.55±0.18	0.80	0.70	3.00	2.26
粒长宽比	早季	2.71~4.53	3.50±0.34	-0.37	0.01	2.63	4.25
	晚季	2.68~4.38	3.46±0.35	-0.37	0.01	2.47	4.07
千粒质量/g	早季	13.58~26.45	18.96±0.18	0.27	0.58	20.29	18.82
	晚季	14.20~29.00	19.79±0.18	0.68	0.63	20.59	18.07
单株产量/g	早季	6.05~37.09	18.69±0.47	-0.27	0.47	11.98	20.88
	晚季	7.64~52.62	24.96±0.61	0.87	0.70	12.09	22.91

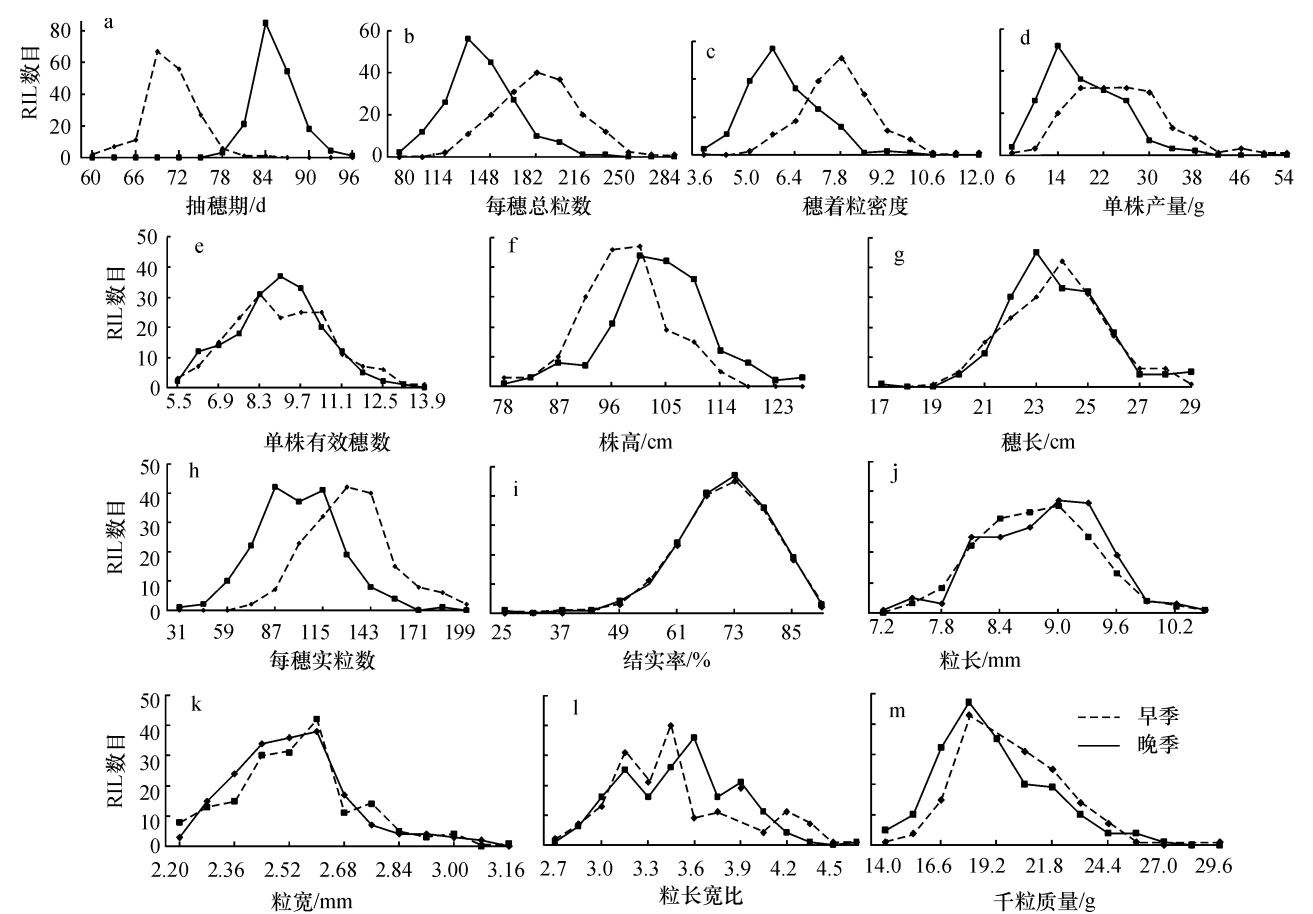


图1 数量性状在重组自交系中的分布

Fig.1 Frequency distributions of phenotypes for agronomic characters of the 188 recombinant inbred lines (F_7 and F_8) derived from cross Zhongye1211/Zhongda 304

73 个 QTLs 在水稻的 12 条染色体上都有分布,第 3、4、6、9 和 12 染色体上分布比较密集,其中 6 号染色体上就分布了控制 7 个性状的 11 个 QTLs;第 2、7 和 10 染色体上分布的 QTL 比较少,其中 2 号染色体上分布最少,只有 3 个. 研究结果显示除第 1、2 和 8 染色体之外的其余 9 条染色体有多处区段上存在着同时控制多个性状的 QTL,早、晚季分别检测到 13 和 8 个同时控制 2~4 个 QTLs 的区间,这些区间通常被认为是具有多效性的 QTL. 如早季在第 6 染色体上的 RM587-RM253 区间同时检测到 4 个与单株有效穗数、每穗总粒数、穗着粒密度和千粒质量相关的 QTLs;第 12 染色体上的区间 RM3326-RM277 也分别分布着控制粒宽、千粒质量和单株产量 3 个性状的 3 个位点. 而晚季在第 6 染色体上的 RM587-RM253 区间亦同时检测到 3 个与单株有效穗数、每穗总粒数和穗着粒密度相关的 QTLs;在第 9 染色体上的 RM257-RM1026 区间同时检测到粒宽、千粒质量和单株产量 3 个位点(图 2).

早、晚季检测到的与水稻各个农艺性状相关的 QTL 具体如下:

1) 抽穗期:早、晚季各检测到 4 个 QTLs,分别位于第 1、2、3、4、8、9 和 10 条染色体上. 单个表型贡献率变幅为 6.9%~17.2%,早、晚季检测到的 QTLs 分别解释性状变异的 50.3% 和 31.6%. 早季在第 1 染色体上检测到的 2 个 QTLs 的表型贡献率较大,分别为 14.9% 和 17.2%,来自中野 1211 的等位基因延长其抽穗期;另外 6 个 QTLs 中有 2 个延长抽穗期的等位基因来自中大 304,其余 4 个位点的增效等位基因亦均来自中野 1211.

2) 有效穗数:两季共检测到 3 个 QTLs,分别位于第 4、5、6 染色体上,其中有 2 个 QTLs 早、晚季均能检测到,重复检测到的 2 个 QTLs 位于第 4 与第 6 染色体上. 在第 4 染色体 RM5365-RM273 区间检测到的 QTL 贡献率较大,早、晚季分别为 20.8% 和 19.2%;在第 6 染色体上的早、晚季均能检测到的 QTL 与第 5 染色体上的 QTL 贡献率和效应差不多,均为微效 QTL. 3 个 QTLs 的增效等位基因均来自中大 304.

3) 穗长:两季检测到 5 个影响穗长的 QTLs,其中早稻检测到 3 个,分布在第 3、4 和 8 染色体上;晚稻检测到 2 个,分布在第 2 和第 9 染色体上. 单个

表 2 主要农艺性状的 QTL 定位及效应分析

Tab.2 The effect analysis and QTL location of main agronomic traits

性状	QTL ¹⁾	Chr.	标记区间	LOD 值		贡献率/%		加性效应	
				早季	晚季	早季	晚季	早季	晚季
抽穗期	<i>qHD-1-1</i>	1	RM472-RM315	4.5		14.9		-2.7	
	<i>qHD-1-2</i>	1	RM486-RM104	5.8		17.2		-4.8	
	<i>qHD-2</i>	2	RM211-RM423		2.5		6.9		-1.9
	<i>qHD-3</i>	3	RM81B-RM6266		3.3		8.3		6.2
	<i>qHD-4</i>	4	RM1112-RM317	2.3		8.1		1.4	
	<i>qHD-8</i>	8	RM339-RM5637		3.6		8.9		-6.4
	<i>qHD-9</i>	9	RM434-RM566		2.8		7.5		-6.2
	<i>qHD-10</i>	10	RM147-RM333	2.6		9.1		-2.3	
单株有效穗数	<i>qETP-4</i> [*]	4	RM5365-RM273	4.6	3.4	20.8	19.2	1.4	1.5
	<i>qETP-5</i>	5	RM274-RM480	2.5		6.6		0.8	
	<i>qETP-6</i> [*]	6	RM587-RM253	3.1	2.0	7.7	7.5	0.8	0.9
穗长	<i>qPL-2</i>	2	RM438-RM561		2.8		8.2		3.8
	<i>qPL-3</i>	3	RM448-RM565	5.2		18.9		-3.4	
	<i>qPL-4</i>	4	RM5635-RM273	2.7		11.9		-1.3	
	<i>qPL-8</i>	8	RM5637-RM3481	3.0		7.2		-4.0	
	<i>qPL-9</i>	9	RM242-RM257		2.7		7.1		4.8
每穗实粒数	<i>qFGP-1</i>	1	RM315-RM212	2.3		7.0		16.4	
	<i>qFGP-5</i>	5	RM3327-RM274	2.6		9.2		15.1	
	<i>qFGP-8</i>	8	RM6208-RM72	2.9		7.6		13.5	
每穗总粒数	<i>qGP-3</i>	3	RM7431-RM1164		2.2		7.9		26.6
	<i>qGP-5</i>	5	RM3327-RM274	2.1		7.3		14.8	
	<i>qGP-6</i> [*]	6	RM587-RM253	3.0	4.0	11.8	13.6	-18.7	-22.5
结实率	<i>qSSR-2</i> [†]	2	RM5897-RM233A	2.5		13.3		0.1	
	<i>qSSR-4</i> [†]	4	RM252-RM1388	2.6		23.0		0.2	
穗着粒密度	<i>qSD-6</i> ^{*†}	6	RM587-RM253	3.2	4.9	13.2	18.9	-0.8	-0.1
	<i>qSD-10</i> [†]	10	RM2504-RM7545	2.3		5.7		0.6	
	<i>qSD-11</i> [†]	11	RM1812-RM332		3.8		9.7		0.7
粒长	<i>qGL-5</i>	5	RM274-RM480		2.2		7.7		-0.3
	<i>qGL-7</i>	7	RM432-RM182		4.9		16.4		0.5
	<i>qGL-10</i>	10	RM147-RM333		3.0		9.3		0.4
粒宽	<i>qGW-1</i>	1	RM1360-RM488	3.4		8.3		-0.3	
	<i>qGW-3</i> [*]	3	RM565-RM81B	8.9	5.5	26.9	18.9	-0.4	-0.41
	<i>qGW-4-1</i>	4	RM307-RM5635	2.8		11.3		-0.1	
	<i>qGW-4-2</i> [*]	4	RM3839-RM451	2.4	2.2	5.6	5.6	-0.2	-0.3
	<i>qGW-5</i>	5	RM164-RM289	4.5		19.4		-0.2	
	<i>qGW-6-1</i> [*]	6	RM1340-RM539	6.6	4.5	15.8	11.7	-0.3	-0.3

续表 2 Continued table 2

性状	QTL ¹⁾	Chr.	标记区间	LOD 值		贡献率/%		加性效应	
				早季	晚季	早季	晚季	早季	晚季
粒宽	<i>qGW-6-2</i> *	6	RM8107-RM7311	7.0	4.7	15.8	11.7	-0.3	-0.3
	<i>qGW-8</i>	8	RM4085-RM22368		2.3		11.2		-0.3
	<i>qGW-9-1</i> *	9	RM219-RM434	2.3	2.1	7.7	7.1	-0.3	-0.3
	<i>qGW-9-2</i> *	9	RM257-RM1026	3.7	3.0	20.8	16.5	-0.4	-0.4
	<i>qGW-10</i>	10	RM5095-RM330A		4.2		10.6		-0.1
	<i>qGW-11</i> *†	11	RM6105-RM5349	3.3	3.1	10.2	9.7	-0.3	-0.3
	<i>qGW-12-1</i>	12	RM5313-RM7003	8.8		24.2		-0.3	
	<i>qGW-12-2</i>	12	RM7003-RM4A		3.9		13.6		-0.2
	<i>qGW-12-3</i> *†	12	RM3326-RM277	4.3	5.0	15.4	16.8	-0.1	-0.2
粒形	<i>qGS-3</i>	3	RM168-RM55		2.5		7.1		0.2
	<i>qGS-6-1</i> †	6	RM8107-RM7311	2.1		5.3		0.4	
	<i>qGS-6-2</i> †	6	RM3463-RM564		2.3		7.6		0.3
	<i>qGS-10</i>	10	RM5095-RM330A		3.3		8.4		0.2
	<i>qGS-11</i> †	11	RM224-RM6105	2.2		6.7		0.4	
	<i>qGS-12</i>	12	RM7003-RM4A	2.7		6.7		0.3	
千粒质量	<i>qTGW-3-1</i>	3	RM448-RM565		4.7		19.2		-4.5
	<i>qTGW-3-2</i>	3	RM565-RM81B	4.2		15.4		-5.3	
	<i>qTGW-4</i>	4	RM307-RM5635	2.4		9.9		-1.7	
	<i>qTGW-5</i>	5	RM164-RM289	2.2		10.5		-2.2	
	<i>qTGW-6-1</i>	6	RM587-RM253	2.2		7.8		-1.4	
	<i>qTGW-6-2</i> *	6	RM1340-RM539	5.7	5.0	14.5	13.5	-4.4	-3.7
	<i>qTGW-6-3</i>	6	RM469-RM8107		4.1		10.1		-3.3
	<i>qTGW-7</i> *	7	RM432-RM182	2.0	3.2	7.0	11.1	1.4	1.7
	<i>qTGW-9</i> *	9	RM257-RM1026	3.3	3.2	25.9	25.8	-4.6	-4.2
	<i>qTGW-11</i>	11	RM6105-RM5349	2.3		15.0		-3.4	
	<i>qTGW-12-1</i>	12	RM12-RM17		3.5		9.6		-3.2
	<i>qTGW-12-2</i>	12	RM5313-RM7003	6.5		19.5		-4.1	
	<i>qTGW-12-3</i>	12	RM3326-RM277	6.1		23.1		-2.4	
单株产量	<i>qGWP-1</i>	1	RM212-RM486	2.1		5.8		4.1	
	<i>qGWP-3-1</i> †	3	RM448-RM565		5.2		27.5		-18.5
	<i>qGWP-3-2</i>	3	RM7431-RM1164	2.1		6.4		5.1	
	<i>qGWP-6</i> *	6	RM469-RM8107	4.4	3.2	10.4	8.0	-9.1	-9.9
	<i>qGWP-7</i>	7	RM429-RM21344		4.1		21.8		-15.1
	<i>qGWP-9</i>	9	RM257-RM1026		3.9		28.4		-17.4
	<i>qGWP-12-1</i>	12	RM12-RM17	2.4		6.3		-7.2	
	<i>qGWP-12-2</i>	12	RM7003-RM4A	2.2		15.3		-7.0	
	<i>qGWP-12-3</i> †	12	RM3326-RM277	2.8		8.9		-3.8	

1) “*”表示早晚季都检测到的 QTL;“†”表示检测到的新的位点.

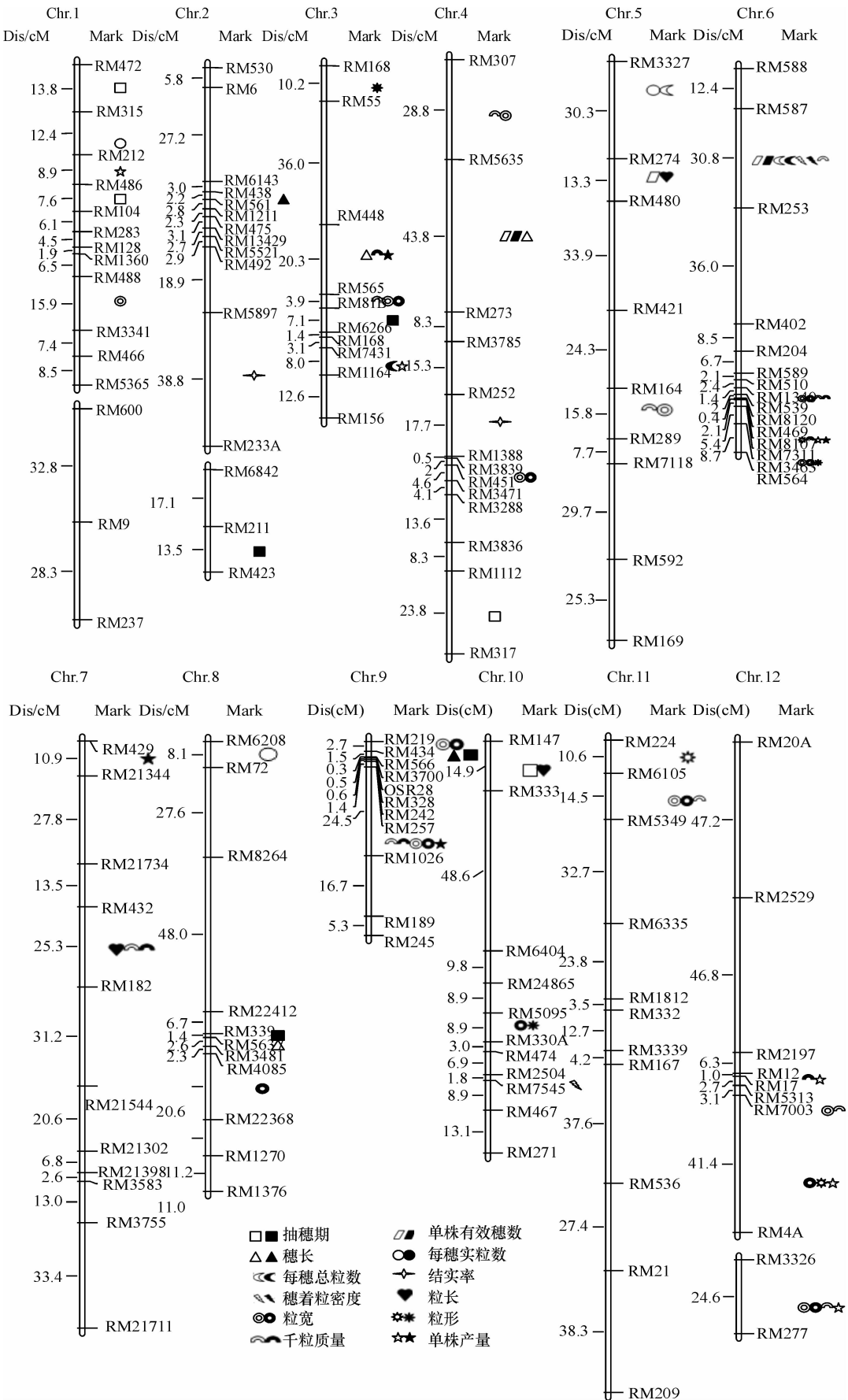


图 2 QTLs 在遗传图谱上的位置

Fig. 2 Locations of the QTLs in the genetic map

QTL 的表型贡献率变幅为 7.1% ~ 18.9%, 其中位于第 2 染色体 RM448-RM565 区间的贡献率最大. 早稻检测到的 3 个 QTLs 增效等位基因来自中大 304, 晚稻检测到的 2 个 QTLs 增效等位基因来自中野 1211.

4) 每穗实粒数: 早季检测到 3 个控制每穗实粒数的 QTLs, 晚季没有检测到. 3 个 QTLs 分别位于第 1、5 和 8 染色体上, 为贡献率都较小 (7.0%、9.2%、7.6%) 的微效 QTLs, 其加性效应表明中大 304 的等位基因分别能使每穗实粒数增加 16.4、15.1 和 13.5 粒.

5) 每穗总粒数: 影响每穗总粒数的 QTL 早、晚两季共检测到 3 个, 分别位于第 3、5 和 6 染色体上, 其中位于第 6 染色体 RM587-RM253 区间的 *qGP-6* 早、晚季都能检测到, 且贡献率相似 (11.8% 和 13.6%), 加性效应方向一致 (-18.7 和 -22.5), 即增效等位基因来自中野 1211. 位于第 3 与 5 染色体上的 QTL 表型贡献率亦相似, 加性效应方向也一致, 增加每穗总粒数的等位基因来自中大 304.

6) 结实率: 控制结实率的 QTLs 仅在早季检测到 2 个, 且为新位点, 分别位于第 2 和第 4 染色体, 表型贡献率分别为 13.3% 和 23.0%, 为主效 QTL, 但是加性效应比较小, 即来自中大 304 的等位基因仅能使结实率增加 0.1% 和 0.2%.

7) 穗着粒密度: 分别在早、晚季检测到 3 个新的控制穗着粒密度的位于第 6、10 和 11 染色体上的 QTLs. 其中在第 6 染色体上的 QTL 早、晚季都检测到, 早、晚季贡献率分别为 13.2% 和 18.9%, 加性效应方向一致, 分别为 -0.78 和 -0.10, 其增效作用来自中大 304 的等位基因. 另外 2 个 QTLs 效应比较小, 贡献率为 5.7% 和 9.7%, 加性效应为 0.56 和 0.71, 增效作用来自中野 1211.

8) 粒长: 仅在晚季检测到 3 个控制粒长的 QTLs, 分别位于第 5、7 和 10 染色体上, 其中分布在 RM432-RM182 区间的 *qGL-7* 贡献率 (15.9%) 和 LOD 值 (4.9) 最大, 来自中大 304 的等位基因能使谷粒长增加 0.5 mm. 另外 2 个 QTLs (*qGL-5* 和 *qGL-10*) 的贡献率分别为 7.6% 和 9.1%, 增效等位基因分别来自中野 1211 和中大 304, 能使谷粒长增加 0.3 和 0.4 mm.

9) 粒宽: 检测到控制粒宽的 QTLs 最多, 共 15 个, 其中有 2 个为新位点, 有 7 个同时在早、晚季都能检测到. 15 个 QTLs 分布于除第 2 与第 7 之外的 10 条染色体上, 其中在第 4、6、9 和 12 染色体上同时分布着 2~3 个 QTLs, 7 个重复检测到的 QTLs 分布在第 3、4、6、9、11 和 12 染色体上. 单个 QTL 表型贡献率变幅为 5.6% ~ 26.9%, 其中位于第 3 染色体

RM565-RM81B 区间、第 5 染色体 RM164-RM289 区间、第 6 染色体 RM1340-RM539 和 RM8107-RM7311 区间、第 9 染色体 RM257-RM1026 区间、第 12 染色体 RM5313-RM7003 和 RM3326-RM277 区间上的 QTL 贡献率较大. 2 个新位点为早、晚季均能检测到的位于第 11 染色体 RM6105-RM5349 区间的 *qGW11* 和位于第 12 染色体 RM3266-RM277 区间的 *qGW12-3*. 检测到的 15 个 QTLs 增效等位基因全部来自于谷粒比较宽的母本中野 1211, 能使粒宽增加 0.1 ~ 0.4 mm.

10) 粒形 (粒长宽比): 早、晚季检测到影响粒形的 QTLs 共有 6 个, 其中有 3 个为新位点. 早季检测到的 3 个 QTLs 分布于第 6、11 和 12 染色体上, 晚季检测到的 3 个 QTLs 分布在第 3、6 与 10 染色体上. 3 个新位点位于第 6 和第 11 染色体上, 其中位于第 6 染色体上的 2 个新位点所在的区间较近, 各个遗传参数大小也相差不大. 6 个 QTLs 均为微效 QTL, 单个表型贡献率在 5.3% ~ 8.4% 之间, 增效作用均来自中大 304 的等位基因, 可使谷粒长宽比增加 0.19 ~ 0.38.

11) 千粒质量: 早、晚两季检测到控制千粒质量的 QTLs 共有 13 个, 检测到的 QTLs 分布于除第 1、2、8 和 10 之外的 8 条染色体上, 其中第 6 和 12 染色体上分布有 3 个; 两季都能检测到的有 3 个, 这 3 个 QTLs 分布在第 6、7 和 9 染色体上. 单个表型贡献率变幅为 7.0% ~ 25.9%, 有 9 个 QTLs 的贡献率超过 10%, 其中 *qTGW-3-1*、*qTGW-9*、*qTGW-12-2* 和 *qTGW-12-3* 的较大, 分别为 19.2%、25.9%/25.8%、19.5% 和 23.1%. 13 个 QTLs 中有 12 个的增效作用来自千粒质量较大的亲本中野 1211, 其加性效应变幅为 1.4 ~ 5.3; 两季重复检测到的位于第 7 染色体 RM432-RM182 区间的 *qTGW-7* 加性效应为 1.4 和 1.7, 来自中大 304 的等位基因表现为增加千粒质量.

12) 单株产量: 在第 1、3、6、7、9 和 12 染色体上共检测到 9 个影响单株产量的 QTLs, 其中第 12 染色体上分布最多, 为 3 个, 位于第 6 染色体 RM469-RM8107 区间上的 *qGWP-6* 为早、晚季能重复检测到的 QTL, 位于第 3 染色体上 RM448-RM565 区间上的 *qGWP-3-1* 和第 12 染色体 RM3266-RM277 上的 *qGWP-12-3* 为检测到的新位点. 9 个 QTLs 的表型贡献率变幅为 5.8% ~ 28.4%, 其中 *qGWP-3-1*、*qGWP-7*、*qGWP-9* 和 *qGWP-12-2* 的贡献率较大, 分别为 27.5%、21.8%、28.4% 和 15.3%. 9 个 QTLs 的加性效应变幅为 3.8 ~ 18.5 g, 只有早季检测到的位于第 1 和第 3 染色体的 2 个位点在中大 304 等位基因表现为增加单株产量的效应, 其余的 8 个位点均在中野 1211 表现为增加单株产量的效应.

3 讨论

目前,有关水稻大多数性状(产量及与产量相关的各因子、品质、抗逆性等)的 QTL 定位已很普遍. 如已定位的与水稻株高相关的 QTL 已超过了1 000多个,与抽穗期相关的 QTL 有 600 多个(<http://www.gramene.org/>),与水稻产量构成因子及产量、粒形等外观品质相关的 QTL 定位也有大量报道^[23-33]. 由于所用的群体、分子标记、作图方法、材料种植环境等因素的不同,以及 QTL 本身的复杂性等,研究的结果也不尽相同. 与前人研究结果比较,本试验共检测到与 12 个主要农艺性状相关的 73 个 QTLs,其中大部分与前人定位到的结果具有相同或者相近的位置,说明定位到的大部分位点在不同的遗传背景及不同环境下相对比较稳定. 本次研究同时也检测到一些前人没有检测到的与结实率、每穗着粒密度、粒形、单株产量等性状相关的 12 个新 QTL 位点,为水稻的这些主要农艺性状的 QTL 定位增加了新的遗传信息.

水稻的许多重要农艺性状都属于数量性状,其外在表现由其本身基因与外界环境相互作用而产生,容易受到环境的影响. 本研究检测到的 QTLs 也存在很大的差异,早、晚两季共检测到与抽穗期、产量及产量构成因子和粒形性状相关的 QTLs 共 73 个,其中仅在早季能检测到的有 34 个,仅在晚季能检测到的有 23 个,两季都能检测到的只有 16 个,分别占同季检测到的总 QTLs 的 32% 和 41%. 两季检测到的 QTLs 存在比较大的差异,可能与所用的同一群体处在不同的世代(F_7 与 F_8)、种植于不同的环境条件(早、晚季)以及大多数为微效 QTL(单个 QTL 表型贡献率变幅为 5.3% ~ 28.4%)有很大关系. 重复检测到的 16 个 QTLs 中,与粒宽性状相关的占 8 个,这可能与粒宽在两季中的表现比较一致、相关系数(0.78)比较大有关.

在 QTL 定位研究中,许多研究结果都发现了同一区段中存在多个 QTLs 的现象^[25,34-35],通常把这样的区段看作一个多效 QTL. 本研究也检测到多个具有多效性的 QTLs,如前面提到的第 6 染色体上的 RM587-RM253、第 9 染色体上的 RM257-RM1026 以及第 12 染色体上的 RM3326-RM277 等. 关于 QTL 的多效性,有些研究认为可能是 QTL 的紧密连锁或者是一因多效所致. 张玉山等^[34]通过对水稻 5 个形态性状的相关性研究与 QTL 定位分析,认为 QTL 多效性和 QTL 紧密连锁是性状相关的主要贡献者;而马大鹏等^[35]的研究则表明 QTL 多效性和 QTL 紧密连锁不是性状相关的充分条件. 本研究发现,同一个区

段里的几个 QTLs 大多数相关性比较高,例如早、晚季均检测到多个同时控制粒宽与千粒质量的区段存在,而粒宽与千粒质量 2 个性状在本研究中有高的相关. 但是也有些相关并不显著,例如早季检测到 2 个粒形与单株产量同时存在的区段,但是这 2 个性状的相关并没有达到显著. 此研究结果亦证实了 QTL 多效性和 QTL 紧密连锁不是性状相关的充分条件.

QTL 定位研究的重要目的是用于分子标记辅助育种,而在分子标记辅助选择育种时主要利用的是效应大及重演性好的主效 QTL,本次研究检测到的所有 QTLs 中,贡献率超过 20% 以上的有 10 个:与单株有效穗相关的 *qETP-4*;与结实率相关的 *qSSR-4*;与粒宽相关的 *qGW-3*、*qGW-9-2* 和 *qGW-12-1*;与千粒质量相关的 *qTGW-9* 和 *qTGW-12-3*;与单株产量相关的 *qGWP-3-1*、*qGWP-7* 和 *qGWP-9*. 其中有些在早、晚季重复检测到的 QTL 贡献率也比较大,如 *qETP-4*、*qGW-3*、*qGW-9-2*、*qTGW-9* 等. 说明效应大的 QTL 受环境影响相对比较小. 在利用分子标记辅助选择育种时,这些受环境影响小的“钝感”的主效基因の利用价值更大.

参考文献:

- [1] WANG G L, MACKILL D J, BONMAN J M, et al. RFLP mapping of genes conferring complete and partial resistance to blast in a durably resistant rice cultivar[J]. *Genetics*, 1994, 136(4): 1421-1434.
- [2] 田翠,张涛,蒋开锋,等. 水稻 QTL 定位研究进展[J]. *基因组学与应用生物学*, 2009, 28(3): 557-562.
- [3] TAKAHASHI Y, SHOMURA A, SASAKI T, et al. *Hd6*, a rice quantitative trait locus involved in photoperiod sensitivity, encodes the subunit of protein kinase CK2[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 2001, 98(14): 7922-7927.
- [4] KOJIMA S, TAKAHASHI Y, KOBAYASHI Y, et al. *Hd3*, a rice ortholog of the *Arabidopsis FT* gene, promotes transition to flowering downstream of *Hd1* under short-day conditions[J]. *Plant Cell Physiol*, 2002, 43(10): 1096-1105.
- [5] DOI K, IZAWA T, FUSE T, et al. *Ehd1*, a B-type response regulator in rice, confers short-day promotion of flowering and controls *FT-like* gene expression independently of *Hd1*[J]. *Genes & Development*, 2004, 18(8): 926-936.
- [6] XUE Weiya, XING Yongzhong, WENG Xiaoyu, et al. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice [J]. *Nat Genet*, 2008, 40(6): 761-767.
- [7] LU Fei, AMMIRAJU J S, SANYAL A, et al. Comparative sequence analysis of *MONOCULMI*-orthologous regions in

- 14 *Oryza* genomes [J]. Proc Natl Acad Sci, 2009, 106 (6): 2071-2076.
- [8] YAN Haifang, SAIKA H, MAEKAWA M, et al. Rice tillering dwarf mutant *dwarf3* has increased leaf longevity during darkness-induced senescence or hydrogen peroxide-induced cell death [J]. Genes & Genetic Systems, 2007, 82(4): 361-366.
- [9] LI Ming, TANG Ding, WANG Kejian, et al. Mutations in the F-fox gene *LARGER PANICLE* improve the panicle architecture and enhance the grain yield in rice [J]. Plant Biotechnol J, 2011, 9(9): 1002-1013.
- [10] LI Shengben, QIAN Qian, FU Zhiming, et al. Short panicle encodes a putative PTR family transporter and determines rice panicle size [J]. Plant J, 2009, 58(4): 592-605.
- [11] ASHIKARI M, SAKAKIBARA H, LIN S, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production [J]. Science, 2005, 1309(5735): 741-745.
- [12] TAGUCHI-SHIOBARA F, KAWAGOE Y, KATO H, et al. A Loss-of-function mutation of rice *DENSE PANICLE 1* causes semi-dwarfness and slightly increased number of spikelets [J]. Breeding Sci, 2011, 61(1): 17-25.
- [13] WANG Huadong, MAKEEN K, YAN Yan, et al. OsSIZ1 regulates the vegetative growth and reproductive development in rice [J]. Plant Mol Biol Rep, 2011, 29(2): 411-417.
- [14] NI Jun, WANG Gaohan, ZHU Zhenmig, et al. OsIAA23-mediated auxin signaling defines postembryonic maintenance of QC in rice [J]. The Plant J, 2011, 68(3): 433-442.
- [15] HE G M, LUO X J, TIAN F, et al. Haplotype variation in structure and expression of a gene cluster associated with a quantitative trait locus for improved yield in rice [J]. Genome Res, 2006, 16(5): 618-626.
- [16] FAN Chuchuan, XING Yongzhong, MAO Hailiang, et al. GS3, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein [J]. Theor Appl Genet, 2006, 112(6): 1164-1171.
- [17] SONG Xianjun, HUANG Wei, SHI Min, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase [J]. Nat Genet, 2007, 39 (5): 623-630.
- [18] LI Yibo, FAN Chuchuan, XING Yongzhong, et al. Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice [J]. Nat Genet, 2011, 43 (12): 1266-1269.
- [19] AYAHIKO S, TAKESHI I, KAWORU E, et al. Deletion in a gene associated with grain size increased yield during rice domestication [J]. Nat Genet, 2005, 40(8): 1023-1028.
- [20] WANG E, WANG Jianjun, ZHU Xudong, et al. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication [J]. Nat Genet, 2008, 40(11): 1370-1374.
- [21] 应存山. 中国稻种资源 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1993: 530-539.
- [22] McMOUCH S R, CHO Y G, YANO M, et al. Report on QTL nomenclature [J]. Rice Genet Newsl, 1997, 14: 11-13.
- [23] 郭龙彪, 罗利军, 邢永忠, 等. 水稻重要农艺性状的两年 QTL 剖析 [J]. 中国水稻科学, 2003, 17(3): 211-218.
- [24] 郑加兴, 张月雄, 覃宝祥, 等. 普通野生稻苗期耐冷性 QTLs 的互作和聚合效应分析 [J]. 华南农业大学学报, 2014, 35(1): 29-36.
- [25] 叶少平, 张启军, 李杰勤, 等. 用矮矮 64S/日本晴 F2 群体对水稻 6 个农艺性状的 QTL 定位 [J]. 中国水稻科学, 2007, 21(1): 39-43.
- [26] 康乐, 李宏, 孙勇, 等. 应用导入系群体进行水稻产量相关性状的遗传剖析 [J]. 作物学报, 2008, 34(9): 1500-1509.
- [27] 赵建国, 蒋开锋, 杨莉, 等. 水稻产量相关性状 QTL 定位 [J]. 中国水稻科学, 2013, 27(4): 344-352.
- [28] 邢永忠, 谈移芳, 徐才国, 等. 利用水稻重组自交系群体定位谷粒外观性状的数量性状基因 [J]. 植物学报, 2001, 43(8): 840-845.
- [29] 郭咏梅, 穆平, 刘家富, 等. 水、旱栽培条件下稻谷粒型和粒重的相关分析及其 QTL 定位 [J]. 作物学报, 2007, 33, 50-56.
- [30] 谭耀鹏, 李兰芝, 李平, 等. 利用 DH 群体定位水稻谷粒外观性状的 QTL [J]. 分子植物育种, 2005(3): 314-322.
- [31] 姚国新, 李金杰, 张强, 等. 利用 4 个姊妹近等基因系群体定位水稻粒重和粒形 QTL [J]. 作物学报, 2010, 36 (8): 1310-1317.
- [32] BAI Xufeng, LUO Lijun, YAN Wenhao, et al. Genetic dissection of rice grain shape using a recombinant inbred line population derived from two contrasting parents and fine mapping a pleiotropic quantitative trait locus *qGL7* [J]. BMC Genet, 2010, 11: 16.
- [33] 晁园, 冯付春, 高冠军, 等. 利用重组自交系群体定位水稻品质相关性状的 QTL [J]. 华中农业大学学报, 2012, 31(4): 397-403.
- [34] 张玉山, 汪剑波, 徐才国, 等. 水稻 5 个形态性状显著相关性的分子基础剖析 [J]. 科学通报, 2010, 55(17): 1682-1689.
- [35] 马大鹏, 罗利军, 汪朝阳, 等. 利用重组自交系群体对水稻产量相关性状的 QTL 分析 [J]. 分子植物育种, 2004 (2): 507-512.