

水稻产量、株高及其相关性状的 QTLs 定位

刘桂富¹ 卢永根¹ 王国昌¹ 黄宁²

(1 华南农业大学农学系, 广州 510642; 2 国际水稻研究所, 马尼拉, 1099)

摘要 用具有 176 个 RFLP 标记的 DH 群体及其图谱, 对控制水稻产量、株高及其相关性状的 QTLs 进行区间作图。共定位了 47 个 QTLs, 其中影响产量及其相关性状的 QTLs 33 个, 影响株高及其相关性状的 QTLs 14 个, 并估算了每个 QTL 的加性效应和贡献率。一些性状的定位结果与其他人的研究有所差异, 可能是研究材料和环境条件的不同所引起。水稻数量性状基因型与环境互作的研究将对此作进一步探讨。

关键词 产量; 株高; 相关性状; QTL 定位; 水稻

中图分类号 Q 348

近几年来, RFLP 标记已广泛用于玉米、番茄等许多作物经济性状的 QTLs 定位研究 (Stubber et al, 1992)。在水稻方面还刚刚起步, 虽已对一些重要农艺性状的 QTLs 进行了定位 (林鸿宣等, 1996; 谭震波等, 1997), 但仍有许多数量性状未涉及到, 尤其是不同的研究材料或环境条件对同一性状的 QTLs 定位结果是否一致, 尚少见有报道。因此, 本研究应用一个籼粳交组合的 DH 群体为材料, 对水稻的 2 组性状 (产量及其相关性状和株高及其相关性状) 的 QTLs 进行区间作图, 并估算出每个 QTL 的加性效应值及贡献率大小, 以进一步探讨这些性状的 QTLs 座位以及不同研究材料或环境条件对相同性状 QTLs 定位结果的影响。

1 材料与方法

1.1 植物材料

亲本 IR64 (IRRI 育成的籼型品种) 和 Azucena (菲律宾粳型地方品种), 以及它们的 135 个双单倍体 (doubled haploid, DH) 品系。一些 DH 品系由于种子不足, 故只有 125 个 DH 品系参加试验, 试验用种由国际水稻研究所提供。

1.2 田间试验

在广州华南农业大学教学实验农场进行。1995 年 3 月 7 日播种, 4 月 12 日移栽 (单株插植)。试验采用 2 次重复的区组设计, 每小区 4 行, 每行 16 株, 株行距 20 cm × 30 cm, 定点考察中央 10 个单株的 2 组性状: 产量及其相关性状组包括单株粒质量和穗质量、每株穗数、每穗实粒数、千粒质量、干草质量、分蘖数 (移栽后 45 d) 和生育期共 8 个性状; 株高及其相关性状组包括株高、穗长和穗颈长共 3 个性状。各性状均以 10 个单株平均数作基本统计单位。

1.3 QTLs 区间作图

利用 Huang 等 (1994) 的 RFLP 标记图谱, 用 Mapmaker/QTL 软件对所有性状检测每个区间存在 QTLs 的可能性, 当某一个座位的 LOD 值大于 2.0 (阈值定为 2.0) 时, 则认为可能是 QTL 的位置, 连接相邻座位这些 LOD 值大于 2.0 的点绘成 QTLs 似然图, 并假定曲线最大峰处 (即

LOD 值极大)所对应的座位为一个真实的 QTL, 这样将所有可能的 QTLs 一一确定在染色体的区间位置上, 并同时估算出每个 QTL 的加性效应值和贡献率大小.

2 结果分析

2.1 亲本及其 DH 群体的性状表型值

就观测的 2 组性状, 计算出亲本 IR64 和 Azucena 2 次重复的平均值, 并作显著性测验, 结果见表 1.

表 1 亲本的性状表型值及其显著性测验和 DH 群体的遗传参数估算

性状	亲本			DH 群体					
	IR64	Azucena	F 值 ¹⁾	平均值	变幅	环境方差(σ_e^2)	遗传方差(σ_g^2)	有效因子数	QTLs 数
单株粒质量/g	16.2±1.91	18.5±3.82	0.61	11.47±5.16	1.16~24.36	9.11	17.51	7~10	5
单株穗质量/g	20.3±0.14	23.8±5.52	0.81	15.22±5.52	6.95~29.02	15.22	15.25	8~13	4
每株穗数	15.6±0.21	6.2±1.13	135.31**	11.83±2.79	6.26~18.80	0.66	7.12	6~7	4
每穗实粒数	83.3±0.71	153.0±10.61	87.22**	71.07±33.45	20.89~154.70	56.50	1062.40	5~7	7
千粒质量/g	23.3±0.28	27.4±1.20	21.66**	23.85±5.54	15.54~32.16	0.76	29.93	3~5	0
干草质量/g	30.3±1.41	26.0±5.23	1.53	30.83±8.47	18.12~52.01	14.67	57.58	5~8	6
分蘖数	19.7±3.11	6.80±0.35	34.15**	13.17±3.43	6.32~21.74	4.90	6.66	9~11	3
生育期/d	153.5±2.12	146.5±0.71	21.60**	153.22±7.26	142.30~171.40	5.19	48.10	5~7	4
株高/cm	101.5±3.61	153.5±9.19	55.57**	121.08±22.98	75.12~178.53	48.75	479.33	6~7	5
穗长/cm	25.2±0.14	33.6±2.47	23.66**	27.28±4.07	21.18~37.45	3.07	13.49	5~8	6
穗颈长/cm	5.1±0.78	7.4±1.13	5.88*	4.64±3.48	-2.31~13.33	0.94	11.17	6~7	3

1) 同列中 * 和 ** 分别表示 5% 和 1% 显著水准

方差分析结果的 F 值表明, 一些性状如每株穗数、每穗实粒数、千粒质量、株高、穗长、分蘖数和生育期在双亲间的表型值差异达到极显著水平, 穗颈长达显著水平, 满足 QTLs 作图的基本要求. 其余性状在亲本间的差异不显著.

表 1 亦列出了各个性状表型值 2 次重复平均后整个 DH 群体的平均值及其变异幅度. 一些性状如每株穗数、千粒质量、株高、穗长、分蘖数和生育期的 DH 群体平均值介于两亲本平均值之间; 其余性状则相反. 但所有性状均表现出较宽的变异幅度, 并均有性状超亲的 DH 品系出现. 经 Mapmaker/QTL 软件检验, 这些性状都表现为连续性的变异, 基本上呈正态分布, 符合 QTLs 区间作图的要求.

2.2 产量及其相关性状的 QTLs 定位

运用区间作图法对产量及其相关性状 2 次重复的平均数进行 QTLs 定位及其遗传参数的估算, 结果列于表 2. 控制单株粒质量和穗质量的 QTLs 分别被检测到 4 和 5 个, 各自分布于第 1、3、7、8 和 10 染色体上的相应区间内. 这些 QTLs 的 LOD 值均在 2.1~5.0 之间; 每个 QTL 都有加性效应值存在, 对产量起正效或起负效作用, 增减幅度在 1.6~2.6 g 之间, 单个 QTL 对各自性状的贡献率都比较小, 均在 18% 以下, 属于微效基因, 但所有 QTLs 对各自性状的联合贡献率分别达到 63.4% (单株粒质量) 和 55.3% (单株穗质量), 控制了产量变异方差的一半以上.

表2 QTLs的区间作图及其遗传参数估算

性状	染色体编号	标记区间	LOD 值	加性效应值	贡献率/%
单株粒质量/g	1	RG 810~ RG 331	4.07	-1.99	14.4
	3	RZ 284~ RZ 574	2.99	2.43	16.2
	7	RZ 488~ RG 769	2.54	1.86	10.4
	8	RZ 617~ RG 978	3.64	2.05	12.6
	10	G 1084~ RG 257	2.69	1.65	9.8
单株穗质量/g	1	RG 810~ RG 331	4.93	-2.32	17.1
	3	RZ 284~ RZ 574	2.90	2.53	15.4
	7	RZ 488~ RG 769	2.18	1.77	8.5
	8	RZ 617~ RG 978	4.16	2.34	14.3
每株穗数	1	RZ 730~ RZ 801	3.83	-1.34	18.0
	4	RG 163~ RZ 590	4.59	-1.35	19.3
	10	CDO 98~G 2155	2.50	0.91	9.6
	12	RG 958~ CDO 344	5.76	-1.36	21.3
每穗实粒质量	1	RZ 730~ RZ 801	3.61	-11.93	12.6
	3	RZ 284~ RZ 574	3.50	15.05	15.9
	4	RZ 449~ RG 788	3.52	13.33	13.4
	4	RG 163~ RZ 590	2.54	12.81	11.8
	7	PGMS 0.7~ RG 477	2.76	11.12	9.8
	7	RZ 488~ RG 769	2.80	12.49	11.1
	8	RG 978~ RG 1	2.33	10.59	8.3
干草质量/g	1	RZ 730~ RZ 801	3.18	3.34	13.1
	3	RZ 284~ RZ 574	4.62	-4.83	24.2
	4	RG 908~ RG 91	2.89	-3.00	11.1
	5	RG 556~ RZ 390	2.69	-2.66	9.6
	7	PGMS 0.7~ RG 477	4.13	-3.50	14.6
	8	RG 978~ RG 1	2.63	-2.86	9.4
分蘖数	8	Amp-2~ CDO 99	5.52	-1.64	18.7
	10	G 2155~ RG 134	2.60	1.05	9.3
	12	RG 958~ CDO 344	8.00	-1.90	27.8
生育期/d	1	RG 810~ RG 331	2.33	2.19	8.6
	3	RZ 284~ RZ 574	2.82	-3.21	14.6
	7	PGMS 0.7~ RG 477	5.65	-3.49	19.4
	8	RG 975~ RG 1	2.86	-2.64	10.5
株高/cm	1	RZ 730~ RZ 801	13.33	18.65	50.9
	3	RZ 394~ RZ 284	2.97	-8.11	11.3
	4	RG 218~ RZ 262	3.52	-8.51	12.4
	4	RG 163~ RZ 590	2.44	8.53	11.2
	7	RZ 488~ RG 769	2.33	-7.39	8.9
穗长/cm	1	RZ 730~ RZ 801	3.55	1.85	16.1
	3	RG 418A~ RG 910	2.96	1.51	11.8
	3	RZ 574~ RZ 678	2.59	-2.07	17.0
	6	RG 433~ Cat-1	2.72	-1.31	9.7
	8	A 18A 1120~ TGMS 1.2	2.78	-1.56	11.1
	10	RG 257~ RG 241	3.41	-1.77	15.5
穗颈长/cm	1	RG 146~ RG 345	2.90	1.91	16.4
	4	RG 190~ RG 908	2.35	-1.09	8.9
	8	RG 978~ RG 1	2.28	1.19	9.2

对于单株粒质量和单株穗质量,这 2 个性状实际上只有 1 个穗枝梗质量的差异,因而两性状定位出来的 QTLs 当中,分别有 4 个是位于相同标记区间内,而仅有第 10 染色体上 1 个 QTL 的差异可能是导致两性状有所差异的遗传原因。

有关产量 6 个相关性状的 QTLs,共检测到 24 个,分别位于第 1、3、4、5、7、8、10 和 12 共 8 条染色体上。其中控制单株穗数的 QTLs 有 4 个,每穗实粒数的 7 个,干草质量的 6 个,分蘖数的 3 个和生育期的 4 个,没有检测到控制千粒质量的 QTLs。所有 QTLs 的 *LOD* 值均在 2.0 以上,有正或负效加性效应值的存在,贡献率亦都较小,均属微效基因。

这些性状都与产量密切相关,因而在所定位出来的 QTLs 当中,控制各性状的 QTLs 与控制单株粒质量或穗质量的 QTLs 或多或少是位于相同或相邻区间内的。例如控制单株穗数的 2 个 QTLs 与控制单株粒质量的 2 个 QTLs 就分别同处于第 1 和第 10 染色体上,表现出不同性状间 QTLs 的连锁性。类似地,这些性状彼此之间亦都有一定的相关性,因而控制它们的 QTLs 亦都有一些是位于相同连锁群上。

2.3 株高及其相关性状的 QTLs 定位

表 2 亦包括了对株高、穗长及穗颈长 QTLs 的定位结果。共有 5 个 QTLs 控制株高,其中位于第 1 染色体的 QTL,其 *LOD* 值高达 13.33,加性效应使株高增加 18.65 cm,贡献率则高达 50.9%,属于主效基因类型。这个 QTL 也许就是水稻育种中应用最广的半矮生性(semi-dwarfism)主效基因 *sd-1* 的座位(Aquino et al, 1966)。其余 4 个 QTLs 则属于微效基因。这 5 个 QTLs 的联合贡献率已达 94.7%,几乎控制了株高的整个变异。

株高、穗长及穗颈长 3 个性状之间,亦都有相关,因而 QTLs 定位的结果亦都表明了这种关系。从表 2 可以看出,任 2 个性状之间至少各有 2 个 QTLs 是位于同一连锁群内,有可能是导致它们相关的遗传原因。

2.4 有效因子数与 QTLs 数的比较

若以两亲本各性状表型方差的加权值作为 DH 群体各性状环境方差(σ_e^2)的估值,则在算出 DH 群体各性状的遗传方差(σ_g^2)后可按公式 $K = (\text{表型最大值} - \text{表型最小值})^2 / 4\sigma_g^2$ 和 $K = (\text{表型最大值} - \text{群体平均值})^2 / \sigma_g^2$ (Snape et al, 1984) 算出控制各性状的有效因子数,其结果连同所测出各性状的 QTLs 数见表 1,表中所有性状的 QTLs 数均不高于其有效因子数,这表明尚有一些 QTLs 未能检测出来。

3 讨论

分子数量遗传学表明,一个性状的 QTLs 分布的真实模型和总体参数是未知的,推断染色体的某一特定位置是否存在某一 QTL 是依据于统计概率而进行的,因而其真实性有待重复试验的验证。鉴于此而进行的本研究,其结果表明一些数量性状(产量、株高及其相关性状)是受多个 QTLs 控制,多数 QTL 均表现为微效,且有一些性状的 QTLs 数、单个 QTL 的加性效应及贡献率等随研究材料和环境条件的不同而有所差异(林鸿宜等, 1996; 谭震波等, 1997)。这与玉米等其他作物的研究有相似的结果(Stubber et al, 1992)。用同一研究材料在不同环境条件下对水稻数量性状基因型与环境互作效应的研究,将会提供更系统详细精确的探讨。

影响数量性状 QTLs 检测效率的因素很多(徐云碧等, 1994),其中要求试验材料应尽量降低遗传背景的差异,试验设计则应尽量降低试验环境的误差,以及所检测的性状表型值应在双亲间有显著差异,等等。本研究用 DH 群体为试验材料,利用 DH 品系内的同质性和纯合

性, 有效地限制了群体内的剩余遗传方差, 并采用 10 个单株 2 次重复的区组设计, 亦有效地降低了环境误差, 因而检测结果是准确可靠的。对于所检测的性状, 多数在双亲间表型值的差异显著, 满足 QTLs 作图的基本要求; 有些虽然不显著, 但其 DH 群体平均值均介于两亲本表型值之外, 表现有超亲分离(见表 1), 其原因可能是控制这些性状的 QTLs 在双亲间呈离散型分布而降低了两者的差异, 因此本研究对这些性状的 QTLs 定位结果仍是有效的。

本研究有效地检测出控制产量、株高及其相关性状的 QTLs, 但在数量上却都比有效因子数少(见表 1), 有些性状(如千粒质量)甚至未能检测出应有的 QTLs, 可能是受到区间作图方法的限制, 或者是使用该方法时临界阈值取值的缘故。更有效的 QTLs 定位方法或更适当的区间作图临界阈值还有待作进一步的研讨。

参 考 文 献

- 林鸿宣, 庄杰云, 钱惠荣, 等. 1996. 水稻株高及其构成因素数量性状基因座位的分子标记定位. 作物学报, 22(3): 257~263
- 谭振波, 沈利爽, 袁祚廉, 等. 1997. 水稻再生能力和头季稻产量性状的 QTLs 定位及其遗传效应分析. 作物学报, 23(3): 289~295
- 徐云碧, 朱立煌. 1994. 分子数量遗传学. 北京: 中国农业出版社, 158~170
- Aquino R C, Jennings P R. 1996. Inheritance and significance of semi-dwarfism in an *indica* rice variety. Crop Sci, 6: 551~554
- Huang N, McCouch S, Mew T, et al. 1994. Development of an RFLP map from a doubled haploid population in rice. Rice Genetic Newsletter, 11: 134~137
- Snape J W, Wright A J, Simpson E. 1984. Methods for estimating gene numbers for quantitative characters using doubled haploid lines. Theor Appl Genet, 67: 143~148
- Stubber C W, Lincoln S E, Wolff D W, et al. 1992. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. Genetics, 132: 823~829

IDENTIFICATION OF QTLs FOR PLANT YIELD, PLANT HEIGHT AND THEIR RELATED TRAITS IN RICE

Liu Guifu¹ Lu Yonggen¹ Wang Guochang¹ Huang Ning²

(1 Dept. of Agronomy, South China Agric. Univ., Guangzhou, 510642; 2 IRRI, Manila, 1099)

Abstract

Based on a DH population and map with 176 RFLP makers, QTLs for plant yield, plant height and their related traits have been interval mapped. Forty seven QTLs were detected, among them, thirty three for plant yield and its related traits, fourteen for plant height and its related traits, and the additive effects and the percentage of variation explained for all QTLs detected were estimated. The results identified of some traits may be different from others because the material and environment were changed, and the true reasons of the difference will be provided by the research about quantitative trait genotype×environment interaction effects in rice.

Key words plant yield; plant height; related traits; QTL mapping; rice

【责任编辑 张 砾】