

韦敏益, 张月雄, 马增凤, 等. 基于高密度遗传图谱的水稻穗长 QTL 定位与分析 [J]. 华南农业大学学报, 2023, 44(6): 889-895.
WEI Minyi, ZHANG Yuexiong, MA Zengfeng, et al. Detection and analysis of QTL for panicle length in rice using a high-density genetic map [J]. Journal of South China Agricultural University, 2023, 44(6): 889-895.

基于高密度遗传图谱的水稻穗长 QTL 定位与分析

韦敏益¹, 张月雄¹, 马增凤¹, 黄大辉¹, 刘 驰¹, 秦媛媛², 卢颖萍³,
鄢柳慧^{1,3}, 吴子帅¹, 周小龙¹, 吴旭祥⁴, 秦 钢¹

(1 广西农业科学院 水稻研究所/广西水稻遗传育种重点实验室, 广西南宁 530007; 2 广西农业科学院 农业科技信息研究所, 广西南宁 530007; 3 广西农业科学院 柳州分院/柳州市农业科学研究中心, 广西柳州 545000;
4 广东茂名农林科技职业学院, 广东 茂名 525000)

摘要:【目的】深入挖掘与穗长相关的新基因, 为水稻穗长调控的遗传机理研究及分子育种提供依据。【方法】以 2 个优良亲本 ‘ZP37’ 和 ‘R8605’ 及其杂交衍生的 208 个高世代重组自交系 (Recombinant inbred lines, RILs) 为作图群体, 利用全基因组重测序高密度连锁图谱对 3 个不同环境下的穗长数量性状座位 (Quantitative trait locus, QTL) 进行定位, 同时分析它们的聚合效应。【结果】共检测到 11 个穗长 QTL, 分别分布在第 3、4、7、8、9 和 12 号染色体上, 其似然函数比对数值 (Log of odds, LOD) 介于 3.07~12.87 之间, 贡献率在 2.17%~10.94% 之间, 有 7 个 QTL 是新位点, 其余 4 个 QTL 位点与已报道的穗长基因和 QTL 位置重叠或相近。在 2 个不同环境下重复检测到 4 个稳定的 QTL 位点; 对聚合了不同数量穗长 QTL 株系的分析结果表明, 穗长 QTL 表现出累加效应, QTL 数量的增加能显著增加水稻穗长。【结论】本研究结果为水稻穗长 QTL 的克隆和功能解析奠定坚实的基础, 为水稻高产育种提供理论依据和遗传资源。

关键词: 水稻; 穗长; QTL 定位; 高密度遗传图谱

中图分类号: S511; S33

文献标志码: A

文章编号: 1001-411X(2023)06-0889-07

Detection and analysis of QTL for panicle length in rice using a high-density genetic map

WEI Minyi¹, ZHANG Yuexiong¹, MA Zengfeng¹, HUANG Dahui¹, LIU Chi¹, QIN Yuanyuan², LU Yingping³,
YAN Liuhui^{1,3}, WU Zishuai¹, ZHOU Xiaolong¹, WU Xuxiang⁴, QIN Gang¹

(1 Rice Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences/Guangxi Key Laboratory of Rice Genetics and Breeding, Nanning 530007, China; 2 Agricultural Science and Technology Information Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China; 3 Liuzhou Branch, Guangxi Academy of Agricultural Sciences/Liuzhou Research Center of Agricultural Sciences, Liuzhou 545000, China; 4 Guangdong Maoming Agriculture & Forestry Technical College, Maoming 525000, China)

Abstract: 【Objective】 To deeply explore new genes related to panicle length and provide a basis for the study

收稿日期: 2023-07-10 网络首发时间: 2023-09-20 16:13:18

首发网址: <https://link.cnki.net/urlid/44.1110.S.20230920.1048.002>

作者简介: 韦敏益, 助理研究员, 硕士, 主要从事水稻优异基因挖掘和新品种选育研究, E-mail: 714951516@qq.com; 通信作者: 吴旭祥, 高级农艺师, 硕士, 主要从事水稻优良基因的挖掘应用及新品种选育与推广研究, E-mail: wxx8939@126.com; 秦 钢, 研究员, 硕士, 主要从事水稻育种与栽培研究, E-mail: 68578721@qq.com

基金项目: 广西科技计划 (桂科 AB21220016); 广西自然科学基金 (2021GXNSFDA075013, 2022GXNSFAA035266); 广西农业科学院基本科研业务专项及科技发展基金 (桂农科 2022JM21, 桂农科 2021JM05, 桂农科 2021YM04, 桂农科 2021YT027)

of genetic mechanism of panicle length regulation and molecular breeding in rice. 【Method】 Two superior parents, ‘ZP37’ and ‘R8605’, as well as 208 recombinant inbred lines (RILs) derived from the cross of ZP37/R8605 were used as a mapping population to locate quantitative trait loci (QTLs) for panicle length in three different environments through the high-density linkage map of whole genome resequencing, and to analyze their pyramiding effects. 【Result】 A total of 11 QTLs for panicle length were detected on chromosomes 3, 4, 7, 8, 9 and 12, with the logs of odds (LODs) ranging from 3.07 to 12.87 and contribution rates ranging from 2.17% to 10.94%, seven of the QTLs were new loci, and the remaining four QTLs overlapped or were close to the reported panicle length genes and QTLs. Among them, four stable QTLs were detected repeatedly in two different environments, and by analyzing the lines that pyramiding different numbers of panicle length QTLs, the results showed that the panicle length QTLs showed an additive effect, and the increase in the number of QTLs significantly increased the panicle length of rice. 【Conclusion】 The results of this study provide a solid foundation for cloning and functional analysis of rice panicle length QTLs, as well as a theoretical basis and genetic resources for high-yield rice breeding.

Key words: *Oryza sativa* L.; Spike length; QTL mapping; High-density genetic map

水稻 *Oryza sativa* L. 是我国最重要的粮食作物之一, 提高水稻产量是水稻研究者的主要育种任务之一。水稻的有效穗数、穗粒数和粒质量是决定其产量的重要因素^[1]。穗长是与产量相关的性状之一, 与水稻产量密切相关, 可作为产量育种的选择标准^[2]。穗长是典型的数量性状, 并由主数量性状座位 (Quantitative trait locus, QTL) 和次 QTL 控制^[3]。据统计 (<http://www.gramene.org>), 到目前为止, 已检测到超过 250 个穗长 QTL, 分布在 12 条染色体上。然而, 只有少数基因被克隆并应用于水稻育种中。DEP1 基因是一个控制我国水稻产量的关键多效基因, 其能促进细胞分裂, 通过缩短穗节间长度使稻穗变密、枝梗数增加, 同时增加穗粒数, 从而提高产量^[4]。SPI 编码一个可能的多肽转运蛋白 (Peptide transporter, PTR), 通过调节穗分生组织的活性来调节水稻的穗长^[5]。DEP2 编码一个目前功能未知的植物特有蛋白, 通过影响穗指数生长时期的细胞增殖决定穗的生长和伸长^[6]。DEP3 编码一个含有马铃薯糖蛋白样磷脂酶 A2 (Phospholipase A2, PLA2) 超家族结构域的蛋白, 在高产中发挥着重要作用^[7]。大穗基因 LP(EP3) 编码含有 Kelch 重复序列的 F-box 蛋白, LP 可能参与调节植物组织中的细胞分裂素水平从而影响穗长、一级枝梗数和籽粒数^[8]。同时, 许多穗部性状基因也是多效性的, 例如 MOCI^[9]、LAXI^[10] 和 IPAI(OsSPL14、WFP)^[11] 等基因同时影响着穗长、分枝数和分蘖等多个性状; 而 OsSPL18 的缺陷降低了粒宽、粒厚和穗长, 但增加了分蘖^[12]。

穗长的遗传因素及其对水稻产量提高的影响

尚未得到充分认识^[13-14]。深入挖掘与穗长相关的新基因将有助于揭示决定各种类型的品种特异性穗结构的基本机制, 对于水稻穗型塑造及提高水稻产量有着重要意义。

本研究以 2 个优良亲本 ‘R8605’ 和 ‘ZP37’ 及其杂交衍生的 208 个高世代重组自交系 (Recombinant inbred lines, RILs) 为作图群体, 利用通过全基因组重测序构建的包含 2 193 个 bin 标记高密度连锁图谱, 在 3 种不同环境下定位和分析穗长 QTL, 寻找新的、可稳定遗传的位点, 同时分析他们的聚合效应, 以期水稻穗长相关基因的精细定位、克隆及分子育种提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

‘ZP37’ 来自广西农业科学院水稻研究所抗性育种研究室收集的一个地方品种, 具有茎秆粗壮、穗长短、二次支梗极多和抗病性强等特点; ‘R8605’ 是由广西农业科学院水稻研究所选育的粳型恢复系, 具有稻穗极长、耐冷和优质高产等特点。以 ‘R8605’ 为父本、‘ZP37’ 为母本杂交获得 F₁, 收获 F₁ 代种子后多代自交, 使用单粒传法构建了一套包含 208 个家系的重组自交系群体 (F_{8:9} 代)。亲本和 RILs 均于 2019 年早造和 2020 年晚造种植于广西南宁市, 以及 2022 年晚造种植于广西桂平市, 3 种环境分别命名为 2019、2020 和 2022, 早造的播种和插秧时间分别为每年的 3 月 1 日和 4 月 2 日, 晚造的则分别为 7 月 18 日和 8 月 4 日。每个 RIL 或亲本采用块体

设计, 每个株系种 6 行, 每行 6 株, 行株距为 20 cm×20 cm。单苗栽插, 田间管理同当地大田栽培管理。

1.2 表型调查和数据分析

水稻成熟时, 每株选取 3 个较大的穗子, 测量穗长, 即穗颈节至穗顶 (不含芒) 的长度, 计平均值。每个株系随机选取 3 株单株, 以 3 株的平均值为最终的表型值。

用 WPS office Excel 对数据进行记录、分析处理以及绘制 RIL 群体的不同性状在多个环境下的直方图。以 DPS v9.01 进行统计分析, 采用 LSD 法检测差异显著性。

1.3 QTL 定位

前期我们对 ‘R8605’ 和 ‘ZP37’ 及其杂交衍生的 208 个高世代重组自交系群体分别进行全基因组重测序, 以 ‘日本晴’ 基因组 (IRGSP 1.0) 作为 SNP 检测的参考基因组, 获得 526 957 个高质量、双等位基因、纯合的 SNP 标记。使用滑动窗口方法, 构建了一个高密度遗传图谱, 共包含 2 193 个 bin 标记。12 条染色体的总图距 1 542.27 cM, 每条染色体平均标记数为 182.75 个; 遗传距离为 68.68~193.02 cM, 平均遗传距离为 128.52 cM, 相邻 2 个 bin 标记间的平均遗传距离和物理距离分别为 0.76 cM 和 201.29 kb^[15]。利用 QTL IciMapping 软件 3.4 版, 采用完备区间作图法 (Inclusive composite interval mapping, ICIM)^[16-17], 设定 PIN 为 0.001, 以 1 cM 为步长, 对目的性状进行全基因组扫描, 设定似然函数比数值 (Log of odds, LOD) 阈值为 3.0。以 LOD 峰值作为该 QTL 的 LOD 值, 以 LOD 峰值位置的 Bin 标记估算 QTL 的效应, 并计算各个 QTL 的加性效应和对该性状的贡献率, 遵循 Mccouch 等^[18]的原则命名 QTL。加性效应为正表明增效等位基因来自亲本 ‘ZP37’, 为负则表明来自亲本 ‘R8605’。

1.4 稳定 QTL 位点的聚合效应分析

将在 2 个及 2 个以上环境下能重复检测到的位点称为稳定 QTL 位点。分析稳定 QTL 位点定位区间内的 bin 标记的基因型, 记为 ZP37 型、R8605 型以及少数存在的杂合类型。分析 RIL 群体中增效等位基因的分布情况, 将聚合不同数量有利基因的 RIL 群体进行分组, 通过评价各组别的性状表现以分析聚合不同数量有利基因的聚合效应。

2 结果与分析

2.1 亲本 ‘ZP37’ ‘R8605’ 及 RIL 群体的穗长表型分析

对亲本 ‘ZP37’ ‘R8605’ 和 208 个 RIL 株系在 3 个不同的环境下的穗长进行考查和统计分析。‘ZP37’ 的穗长分别为 23.10、23.57 和 23.48 cm, 而 ‘R8605’ 的穗长分别为 37.56、34.63 和 32.05 cm, 3 个环境下 ‘R8605’ 的穗长均极显著高于 ‘ZP37’ (图 1、表 1)。

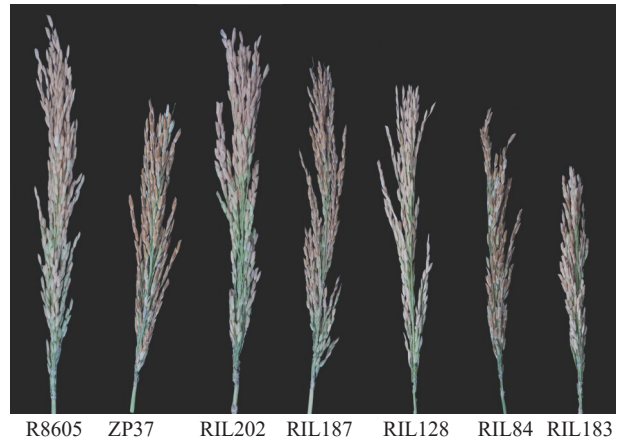


图 1 2020 年亲本 ‘ZP37’ ‘R8605’ 及部分重组自交系穗长差异

Fig. 1 Panicle length differences of ‘ZP37’, ‘R8605’ and some RILs in 2020

表 1 穗长在 RIL 群体中的分布情况

Table 1 Distribution of panicle length traits in RIL population

环境 Environment	亲本穗长/cm Parent panicle length		重组自交系穗长 RIL panicle length				
	ZP37	R8605 ¹⁾	平均值/cm Mean	变幅/cm Range	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	变异系数/% CV
2019	23.10	37.56**	29.08	23.20~38.67	0.42	-0.13	0.11
2020	23.57	34.63**	26.50	19.87~37.20	0.50	1.04	0.11
2022	23.48	32.05**	26.29	20.86~33.80	0.29	0.18	0.08

1) “**” 表示与 ‘ZP37’ 株系相比差异显著 ($P < 0.01$, t 检验)

1) “**” indicates significant difference from ‘ZP37’ strains ($P < 0.01$, t test)

重组自交系群体在 3 个环境下穗长的平均值分别为 29.08、26.50、26.29 cm, 变幅分别为 23.20~38.67、19.87~37.20、20.86~33.80 cm, 呈现出广泛的变异和明显的超亲现象 (图 1)。对穗长的频率分布及峰值进行分析发现, 3 个环境下重组自交系群体的穗长峰度和偏度的绝对值都小于 1, 呈现连续变异的近正态分布, 且 3 个环境下的变化趋势相似, 说明为多基因控制的数量性状, 符合 QTL 区间作图的要求 (表 1、图 2)。

2.2 穗长 QTL 定位

对在 3 个不同环境下种植的 RIL 群体的穗长进行 QTL 分析, 共检测到 11 个 QTL (表 2)。其中, 2019 年共检测到 5 个 QTL, 分别位于第 4、8、9 和 12 染色体上, LOD 为 3.07~5.99, 单个贡献率介于 2.17%~5.87%。2020 年共检测到 5 个 QTL, 分别位于第 3、4、7 和 8 染色体, LOD 为 3.11~12.87, 单个贡献率介于 2.28%~10.94%。2022 年共检测到 5 个 QTL, 分别位于第 4、7、8 和 9 染色体, LOD 值为 3.12~6.33, 单个贡献率介于 2.75%~6.39%。其中 4 个 QTL (*qPL4-2*、*qPL7-1*、*qPL8-1* 和 *qPL9*) 是在 2 个不同的环境下均被检测到。

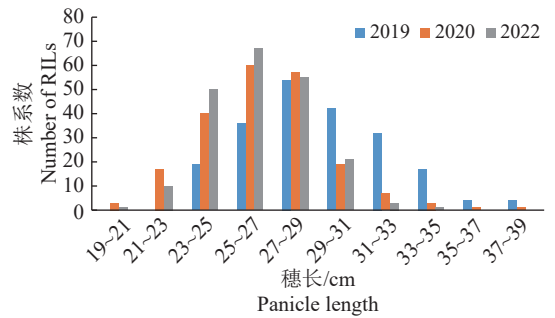


图 2 不同环境下 RIL 群体穗长分布

Fig. 2 Distribution of panicle length in the RIL population in different environments

qPL4-2 位于第 4 染色体的 24.26—24.40 Mb 处, 在 2019 和 2020 年 2 个环境中均被检测到, 表现出较强的稳定性。在 2019 和 2020 年环境下检测到的 LOD 分别为 3.81 和 3.94, 可分别解释 2.17% 和 2.66% 的表型变异。

qPL7-1 位于第 7 染色体的 14.36—14.98 Mb 处, 在 2020 和 2022 年 2 个环境中均被检测到, 表现出较强的稳定性。在 2020 和 2022 年环境下检测到的 LOD 分别为 5.21 和 3.14, 可分别解释 2.45% 和 2.75% 的表型变异。

表 2 不同环境下水稻穗长 QTL 分析

Table 2 QTL analysis of panicle length under different environments

位点 QTL	染色体 Chr.	物理位置/bp Physical position	2019			2020			2022		
			LOD	加性效应 Additive effect	贡献率/% PVE	LOD	加性效应 Additive effect	贡献率/% PVE	LOD	加性效应 Additive effect	贡献率/% PVE
<i>qPL3-1</i>	3	6992384—7197429				3.11	-0.63	2.28			
<i>qPL3-2</i>	3	7324223—7890278				3.43	-0.71	2.89			
<i>qPL4-1</i>	4	20619799—20702562							6.22	-0.68	4.54
<i>qPL4-2</i>	4	24259618—24399641	3.81	-0.69	2.17	3.94	-0.68	2.66			
<i>qPL7-1</i>	7	14356324—14982725				5.21	0.66	2.45	3.14	0.53	2.75
<i>qPL7-2</i>	7	17321645—17418744							3.12	0.53	2.77
<i>qPL8-1</i>	8	25112712—26010194				12.87	-1.39	10.94	6.33	-0.80	6.39
<i>qPL8-2</i>	8	27500184—27682717	5.99	-1.13	5.87						
<i>qPL9</i>	9	20564403—20770874	3.22	-0.82	3.08				5.42	-0.70	4.88
<i>qPL12-1</i>	12	7167759—7401747	3.31	-0.94	4.02						
<i>qPL12-2</i>	12	14722574—14918715	3.07	-0.77	2.70						

qPL8-1 位于第 8 染色体的 25.11—26.01 Mb 处, 在 2020 和 2022 年 2 个环境中均被检测到, 表现出较强的稳定性。在 2020、2022 年环境下检测到的 LOD 分别为 12.87 和 6.33, 可分别解释 10.94% 和 6.39% 的表型变异。

qPL9 位于第 9 染色体的 20.56—20.77 Mb 处,

在 2019 和 2022 年 2 个环境中均被检测到, 表现出较强的稳定性。在 2019 和 2022 年环境下检测到的 LOD 分别为 3.22 和 5.42, 可分别解释 3.08% 和 4.88% 的表型变异。

第 3 染色体上共定位到 2 个穗长相关的 QTL, 分别位于 6.99—7.20 Mb 和 7.32—7.89 Mb 处, 均是

在 2020 年环境下检测到的, 增效基因均来自于 ‘R8605’。 *qPL3-1* 的 LOD 约为 3.11, 贡献率为 2.28%。 *qPL3-2* 的 LOD 约为 3.43, 贡献率为 2.89%。

第 4 染色体上除定位到了在 2 个环境下检测到的 *qPL4-2*, 还在 2022 年环境下检测到了 *qPL4-1*, 定位于 20.62—20.70 Mb 处, 增效基因来自于 ‘R8605’, LOD 约为 6.22, 贡献率为 4.54%。

第 7 染色体上除定位到了在 2 个环境下检测到的 *qPL7-1*, 还在 2022 年环境下检测到了 *qPL7-2*, 定位于 17.32—17.42 Mb 处, 增效基因来自于 ‘ZP37’, LOD 约为 3.12, 贡献率为 2.77%。

第 8 染色体上除定位到了在 2 个环境下检测到的 *qPL8-1*, 还在 2019 年环境下检测到了 *qPL8-2*, 定位于 27.50—27.68 Mb 处, 增效基因来自于 ‘R8605’, LOD 约为 5.99, 贡献率为 5.87%。

第 12 染色体上共定位到 2 个穗长相关的 QTL, 分别位于 7.17—7.40 Mb 和 14.72—14.92 Mb 处, 均是在 2019 年环境下检测到的, 增效基因

均来自于 ‘R8605’。 *qPL12-1* 的 LOD 约为 3.31, 贡献率为 4.02%。 *qPL12-2* 的 LOD 约为 3.07, 贡献率为 2.70%。

以上 QTL 的增效等位基因大部分来自大穗亲本 ‘R8605’, 说明大穗亲本中的 QTL 位点对穗长具有明显的增效作用 (表 2)。

2.3 3 个稳定 QTL 位点的聚合效应分析

在所定位到的 11 个穗长相关 QTL 中, 有 4 个 QTL 即 *qPL4-2*、*qPL7-1*、*qPL8-1* 和 *qPL9* 在 2 个不同环境下均被检测到, 表现出稳定的遗传效应。本研究对其中的 3 个 QTL (*qPL4-2*、*qPL8-1* 和 *qPL9*) 的聚合效应进行分析, 根据 3 个位点的 bin 标记基因型, 先去除杂合类型, 然后将 RIL 群体分为 8 种组合类型, 依次命名为 Hap1~Hap 8 (表 3)。对不同组合类型的表型值和增效等位位点的数量关系进行分析, 结果表明: 在 3 个不同的环境下, 随着不同株系中增效等位 QTL 的增加, 穗长表现出了累加效应, 穗长增加, 且大部分株系之间差异显著 (表 3)。

表 3 穗长 QTL 的聚合效应分析¹⁾

Table 3 Pyramiding effect of the QTLs for panicle length

株系类型	QTL			RIL数量 No. of RILs	不同年份穗长/cm Panicle length in different years		
	<i>qPL4-2</i>	<i>qPL8-1</i>	<i>qPL9</i>		2019	2020	2022
Hap 1	+	+	+	24	32.57a	29.86a	28.75a
Hap 2	-	+	+	18	29.48bc	27.15b	26.92bc
Hap 3	+	+	-	17	30.39b	27.80b	27.23b
Hap 4	+	-	+	34	29.63bc	26.81bc	26.91bc
Hap 5	-	+	-	15	28.91bcd	26.34bcd	25.71cd
Hap 6	-	-	+	30	28.47cde	25.61cde	25.62d
Hap 7	+	-	-	37	27.89de	25.43de	25.57d
Hap 8	-	-	-	20	26.91e	24.44e	24.19e

1) “+” 和 “-” 分别表明含有和不含增效等位基因; 同列数据后的不同小写字母表示相同环境下不同株系类型之间差异显著 ($P < 0.05$, LSD法)

1) “+” and “-” indicate the presence and absence of favorable alleles respectively; Different lowercase letters of the same column indicate significant differences among different types of strains under the same environment ($P < 0.05$, LSD method)

3 讨论与结论

水稻复杂性状 QTL 定位的效率主要取决于标记密度, 增加标记密度是提高 QTL 定位分辨率的有效方法^[19-20]。以往采用 RFLP、SSR、InDel 等传统分子标记构建的遗传图谱, 精度约为 1~10 Mb^[21], 受标记数量、覆盖密度的限制, 定位区间较大且精确度不高。随着高通量测序技术的快速发展, 近年来研究者基于高密度 bin 图谱成功定位了多个粒型、耐低氧萌发、叶绿素含量等水稻复杂性状

QTL, 大大提高了水稻数量性状遗传分析的效率^[22-27]。水稻穗长主要为多基因控制, 是受基因和环境的共同影响的复杂数量性状^[28]。本研究使用了一个包含 2 193 个 bin 标记的高密度遗传图谱, 定位到了 11 个穗长 QTL 位点, 其中定位到的 4 个稳定的穗长 QTL 位点的物理区间平均只有约 470 kb。与以往通过 RFLP、SSR、InDel 等传统分子标记构建的遗传图谱进行的水稻农艺性状 QTL 定位结果相比, 这一距离已经显著缩小^[29-30]。

产量长期以来都是水稻育种过程中的重要目

标之一,并受到许多在不同生物过程中发挥作用的 QTL/基因的控制,这些 QTL/基因的鉴定将有助于在水稻育种中应用优良的等位基因。穗型相关性状是影响水稻产量的直接因素。一般而言,穗长过短,会导致一次枝梗多而紧密,二次枝梗发育受阻;穗长过长会使穗分枝稀疏分布,引起枝梗着粒密度降低,穗粒数减少,影响水稻产量。因此,适宜的穗长可以形成穗枝梗排列适中、着粒密度均匀、穗粒数合适的优良穗型,有利于水稻产量的提高^[31]。然而,穗长的遗传因素及其对水稻产量的影响尚未得到很好的认识^[32]。深入挖掘水稻重要穗长 QTL 可为水稻高产育种提供遗传资源和理论依据。本研究利用 2 个优良亲本‘R8605’和‘ZP37’及其 RIL 群体构建的高密度遗传图谱,对在 3 个不同环境下种植的穗长进行 QTL 分析,共检测到 11 个 QTL,其中 7 个 QTL 是新的位点,目前还未见报道,其余 4 个 QTL 位点与已报道的穗长基因/QTL 位置重叠或相近。如 QTL *qPL8-1*,位于第 8 染色体 25.11—26.01 Mb 处,该区域克隆了一个与穗长相关的理想株型基因 *IPAI(OsSPL14, WFP)*^[11],其正调控水稻直立型密穗基因 *DEP1*,调节水稻株高和穗长,同时还抑制水稻分蘖的发生;*qPL4-2* 与徐华山等^[33]以‘9311’为背景、导入‘日本晴’片段的代换系群体定位到穗长 QTL *pl4*、以及魏少博等^[34]以‘成恢 727’和‘9311’为亲本构建的重组自交系群体定位到的穗长 QTL *qPL4-1* 位置重叠;*qPL8-2* 与 Zhang 等^[35]定位到的与 RM23466 及 InDel8-7 标记连锁的穗长 QTL *qPL8* 位置接近;*qPL9* 与徐华山等^[33]定位到的穗长 QTL *pl9* 位置接近。共定位的结果也在一定程度上证明了本研究结果的可靠性。

在育种实践中,穗长已被广泛调查,但在阐明潜在基因及其与产量构成因素的关系方面却没有引起太多关注。目前有一些已报道的穗部结构基因如 *NALI*,已应用于水稻育种^[36-37]。通过利用同一作图群体在多种不同环境下进行 QTL 定位,检测到受环境影响小、能重复定位到的稳定 QTL 对聚合育种具有重要的意义^[38]。本研究定位的 QTL 中,有 4 个是多个不同的环境下稳定表达的 QTL,可以有效增加水稻穗长。这些都是重要的 QTL,具有较高的研究价值,这些位点值得进一步进行精细定位和候选基因分析,以最终应用于标记辅助选择育种。

许多研究^[39-41]表明,利用分子标记进行辅助聚合育种对性状的改良是很有效的,尤其是涉及数量

性状或复杂性状的改良。本研究鉴定的 4 个遗传效应稳定的穗长相关位点,对其中 3 个位点的聚合效应的分析结果与我们预期一致,聚集多个有利等位基因可以有效改善表型性状,且增效等位位点的聚合主要表现为累加效应,证明这些位点可以运用于水稻聚合育种中,为提高水稻产量和理想植株的培育提供机会。

参考文献:

- [1] XING Y, ZHANG Q. Genetic and molecular bases of rice yield[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61: 421-442.
- [2] LI X, YAN W, AGRAMA H, et al. Mapping QTLs for improving grain yield using the USDA rice mini-core collection[J]. *Planta*, 2011, 234(2): 347-361.
- [3] LIU T, LI L, ZHANG Y, et al. Comparison of quantitative trait loci for rice yield, panicle length and spikelet density across three connected populations[J]. *Journal of Genetics*, 2011, 90(2): 377-382.
- [4] HUANG X, QIAN Q, LIU Z, et al. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice[J]. *Nature Genetics*, 2009, 41(4): 494-497.
- [5] LI S, QIAN Q, FU Z, et al. Short panicle1 encodes a putative PTR family transporter and determines rice panicle size[J]. *The Plant Journal*, 2009, 58(4): 592-605.
- [6] LI F, LIU W, TANG J, et al. Rice *DENSE AND ERECT PANICLE 2* is essential for determining panicle outgrowth and elongation[J]. *Cell Research*, 2010, 20(7): 838-849.
- [7] QIAO Y, PIAO R, SHI J, et al. Fine mapping and candidate gene analysis of dense and erect panicle 3, *DEP3*, which confers high grain yield in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 122(7): 1439-1449.
- [8] LI M, TANG D, WANG K, et al. Mutations in the F-box gene *LARGER PANICLE* improve the panicle architecture and enhance the grain yield in rice[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2011, 9(9): 1002-1013.
- [9] LI X, QIAN Q, FU Z, et al. Control of tillering in rice[J]. *Nature*, 2003, 422(6932): 618-621.
- [10] KOMATSU M, MAEKAWA M, SHIMAMOTO K, et al. The *LAX1* and *FRIZZY PANICLE 2* genes determine the inflorescence architecture of rice by controlling rachis-branch and spikelet development[J]. *Developmental Biology*, 2001, 231(2): 364-373.
- [11] LU Z, YU H, XIONG G, et al. Genome-wide binding analysis of the transcription activator *IDEAL PLANT ARCHITECTURE 1* reveals a complex network regulating rice plant architecture[J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(10): 3743-3759.
- [12] YUAN H, QIN P, HU L, et al. *OsSPL18* controls grain weight and grain number in rice[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2019, 46(1): 41-51.

- [13] CHO Y, KANG H, LEE J, et al. Identification of quantitative trait loci in rice for yield, yield components, and agronomic traits across years and locations[J]. *Crop Science*, 2007, 47(6): 2403-2417.
- [14] MARATHI B, GULERIA S, MOHAPATRA T, et al. QTL analysis of novel genomic regions associated with yield and yield related traits in new plant type based recombinant inbred lines of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *BMC Plant Biology*, 2012, 12(1): 137.
- [15] WEI M, LUO T, HUANG D, et al. Construction of high-density genetic map and QTL mapping for grain shape in the rice RIL population[J/OL]. *Plants*, 2023, 12(16): 2911. <https://doi.org/10.3390/plants12162911>.
- [16] MENG L, LI H, ZHANG L, et al. QTL IciMapping: Integrated software for genetic linkage map construction and quantitative trait locus mapping in biparental populations[J]. *The Crop Journal*, 2015, 3: 269-283.
- [17] 王建康. 数量性状基因的完备区间作图方法[J]. *作物学报*, 2009, 35(2): 239-245.
- [18] MCCOUCH S, KOCHERT G, YU Z, et al. Molecular mapping of rice chromosomes[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1988, 76(6): 815-829.
- [19] PAN Q, ALI F, YANG X, et al. Exploring the genetic characteristics of two recombinant inbred line populations via high-density SNP markers in maize[J]. *PLoS One*, 2012, 7(12): e52777.
- [20] CHEN Z, WANG B, DONG X, et al. An ultra-high density bin-map for rapid QTL mapping for tassel and ear architecture in a large F₂ maize population[J]. *BMC Genomics*, 2014, 15(1): 433.
- [21] GOLICZ A, BAYER P, EDWARDS D. Skim-based genotyping by sequencing[M]//Methods in Molecular Biology. New York: Springer New York, 2014: 257-270.
- [22] 张亚东, 梁文化, 赫磊, 等. 水稻 RIL 群体高密度遗传图谱构建及粒型 QTL 定位[J]. *中国农业科学*, 2021, 54(24): 5163-5176.
- [23] 宋博文, 王朝欢, 赵哲, 等. 基于高密度遗传图谱对水稻粒形 QTL 定位及分析[J]. *作物学报*, 2022, 48(11): 2813-2829.
- [24] 闫晓霞, 朱满山, 王丰, 等. 利用高密度遗传图谱定位水稻耐低氧萌发 QTL[J]. *广东农业科学*, 2023, 50(4): 13-21.
- [25] 潘俊峰, 崔克辉, 刘彦卓, 等. 利用高密度 Bin 图谱定位水稻叶绿素含量 QTL[J]. *广东农业科学*, 2022, 49(9): 132-140.
- [26] ZHANG M, ZHOU Z, CHEN Y, et al. Finding new additive QTL for yield traits based on a high-density genetic map in hybrid rice[J]. *Plant Growth Regulation*, 2021, 93: 105-115.
- [27] LI X, WU L, WANG J, et al. Genome sequencing of rice subspecies and genetic analysis of recombinant lines reveals regional yield- and quality-associated loci[J]. *BMC Biology*, 2018, 16: 102.
- [28] XING Z, TAN F, HUA P, et al. Characterization of the main effects, epistatic effects and their environmental interactions of QTLs on the genetic basis of yield traits in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 105(2/3): 248-257.
- [29] 贾佩陇, 李彪, 黎明辉, 等. 基于水稻染色体片段代换系的苗期耐低氮 QTL 分析[J]. *华南农业大学学报*, 2019, 40(4): 16-24.
- [30] 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.
- [31] 淳雁, 李学勇. 水稻穗型的遗传调控研究进展[J]. *植物学报*, 2017, 52(1): 19-29.
- [32] LIU E B, LIU Y, WU G C, et al. Identification of a candidate gene for panicle length in rice (*Oryza sativa* L.) via association and linkage analysis[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 596.
- [33] 徐华山, 孙永建, 周红菊, 等. 构建水稻优良恢复系背景的重叠片段代换系及其效应分析[J]. *作物学报*, 2007, 33(6): 979-986.
- [34] 魏少博, PRIYA L, 王文生, 等. 两个水稻骨干恢复系重要农艺性状的遗传基础研究[J]. *植物遗传资源学报*, 2017, 18(5): 801-809.
- [35] ZHANG L, WANG J, WANG J, et al. Quantitative trait locus analysis and fine mapping of the *qPL6* locus for panicle length in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(6): 1151-1161.
- [36] FUJITA D, TRIJATMIKO K, TAGLE A, et al. *NALI* allele from a rice landrace greatly increases yield in modern *indica* cultivars[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(51): 20431-20436.
- [37] ZHANG G, LI S, WANG L, et al. *LSCHL4* from *Japonica* cultivar, which is allelic to *NALI*, increases yield of *Indica* super rice 93-11[J]. *Molecular Plant*, 2014(8): 1350-1364.
- [38] KUMAR A, DIXIT S, RAM T, et al. Breeding high-yielding drought-tolerant rice: Genetic variations and conventional and molecular approaches[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(21): 6265-6278.
- [39] 韦敏益, 黄大辉, 张月雄, 等. 分子标记辅助选育香型优质稻新品种‘桂野香占’[J/OL]. *分子植物育种*, 2021: 1-18. (2021-09-28) [2023-07-01]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210928.0926.012.html>.
- [40] ZONG G, WANG A, WANG L, et al. A pyramid breeding of eight grain-yield related quantitative trait loci based on marker-assistant and phenotype selection in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2012, 39(7): 335-350.
- [41] MALLIKARJUNA S, AHMED H U, HENRY A, et al. Genetic, physiological, and gene expression analyses reveal that multiple QTL enhance yield of rice mega-variety IR64 under drought[J]. *PLoS One*, 2013, 8(5): e62795.