

# 水稻产量相关性状 QTL 定位

赵建国<sup>2</sup> 蒋开锋<sup>1</sup> 杨莉<sup>1</sup> 杨乾华<sup>1</sup> 万先齐<sup>1</sup> 曹应江<sup>1</sup> 游书梅<sup>1</sup> 罗婧<sup>1</sup> 张涛<sup>1,\*</sup>  
郑家奎<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup>四川省农业科学院 水稻高粱研究所/农业部西南水稻生物学与遗传育种重点实验室/国家水稻改良中心 泸州分中心, 四川 泸州 646100; <sup>2</sup>重庆大学 生物工程学院, 重庆 400044; \* 通讯联系人, E-mail: zhen6102@126.com, yszht@163.com)

## QTL Mapping for Yield Related Components in A RIL Population of Rice

ZHAO Jian-guo<sup>2</sup>, JIANG Kai-feng<sup>1</sup>, YANG Li<sup>1</sup>, YANG Qian-hua<sup>1</sup>, WAN Xian-qi<sup>1</sup>, CAO Ying-jiang<sup>1</sup>, YOU Shu-mei<sup>1</sup>,  
LUO Jing<sup>1</sup>, ZHANG Tao<sup>1,\*</sup>, ZHENG Jia-kui<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup> Institute of Rice and Sorghum, Sichuan Academy of Agricultural Sciences/ Key Laboratory of Southwest Rice Biology and Genetic Breeding, Ministry of Agriculture/Luzhou Branch of National Rice Improvement Center, Luzhou 646100, China; <sup>2</sup> Bioengineering College, Chongqing University, Chongqing 400044, China; \* Corresponding author, E-mail: zhen6102@126.com, yszht@163.com)

ZHAO Jianguo, JIANG Kaifeng, YANG Li, et al. QTL mapping for yield related components in a RIL population of rice. *Chin J Rice Sci*, 2013, 27(4): 344-352.

**Abstract:** A genetic linkage map consisting 207 DNA markers, was constructed based on a recombinant inbred line (RIL) population derived from a cross between indica Luhui 99 and japonica Nipponbare. The markers in the linkage map distributed on all the 12 rice chromosomes and covered 2397 cM of the genome with the average distance between the markers being 12.29 cM. In 2011, the parents and 188 RILs were grown in the experimental field at Luzhou and Deyang experimental farm of the Institute of Rice and Sorghum, Sichuan Academy of Agricultural Sciences. The statistic software of QTL Network 2.0 was applied to detect QTL, QTL × QTL epistatic effects and QTL × environment (QE) interaction for seven traits, including number of panicles per plant, number of spikelet per panicle, number of filled grains per panicle, seed setting rate, 1000-grain weight, grain yield per plant, plant height. A total of 22 QTLs with significant additive effects covering all chromosomes except chromosomes 6, 11 and 12 and two QTL with significant QE interactions were detected. Seven pairs of QTLs showing significant additive × additive epistatic effects were detected except three traits including number of spikelet per panicle, number of filled grains per panicle, and seed setting rate. Genetic contributions were generally low for QTL showing epistatic effects. No significant interaction between epistatic QTL and environment was detected.

**Key words:** genetic linkage map; rice yield components; epistatic effect; QTL × environment interaction

赵建国, 蒋开锋, 杨莉, 等. 水稻产量相关性状 QTL 定位. 中国水稻科学, 2013, 27(4): 344-352.

**摘要:** 以来自泸恢 99 × 日本晴 F<sub>2</sub> 代重组自交系的 188 个家系及双亲为研究材料, 用在亲本间有多态性的 207 个 DNA 标记对群体进行基因型分析, 构建了全长为 2397 cM, 标记间平均距离为 12.29 cM, 覆盖水稻基因组 12 条染色体的连锁图。于 2011 年正季分别在德阳和泸州两地种植于四川农业科学院水稻高粱研究所实验农场, 考查了单株有效穗数、每穗颖花数、每穗实粒数、结实率、千粒重、单株产量、穗长和株高 7 个性状。用基于混合线性模型的 QTL Network 2.0 软件进行 QTL 定位、上位性分析及其与环境的互作分析。7 个性状共检测到 22 个加性主效应 QTL, 位于除第 6、11、12 染色体外的 9 条染色体上, 除每穗颖花数、每穗实粒数、结实率未检测到上位性效应外, 其他 5 个性状共检测到 7 对上位性互作; 另外只发现两个 QTL 与环境发生明显互作。所有加性 × 加性上位性互作的效应及贡献率均较小, 未发现上位性互作效应与环境的显著互作。

**关键词:** 遗传图谱; 水稻产量因子; 上位性效应; QTL 与环境互作

**中图分类号:** Q343.1<sup>+</sup>5; Q945.6<sup>+</sup>5; S511.032

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1001-7216(2013)04-0344-09

提高作物产量是作物育种的主旋律之一, 在我国水稻育种发展史上, 单产曾出现过两次重大突破。第一次是始于 50 年代末 60 年代初期的矮化育种, 第二次是出现在 70 年代初的杂种优势利用。然而,

收稿日期: 2012-10-22; 修改稿收到日期: 2012-12-02。

基金项目: 国家 863 计划资助项目(2011AA10A101); 农业部超级稻专项; 四川省财政基因工程项目(JYGC2011-1); 四川十二五水稻育种攻关计划资助项目(YZGG2011-1)。

近十几年来,我国水稻产量出现了徘徊不前的局面。无论单产还是总产自 1998 年来无明显增加。新育成的超级稻品种虽然在小面积试验示范表现出很高产量,但在大面积生产水平上效果并不明显<sup>[1]</sup>。理想株型与优势利用相结合被认为是再次提高产量潜力的大方向。许多学者提出了一些理想株型模式,如杨守仁等<sup>[2]</sup>的直立大穗型模式、黄耀祥等<sup>[3]</sup>的半矮秆丛生快长超高产株型模式、袁隆平<sup>[4]</sup>的超级稻形态模式、程式华等<sup>[5]</sup>的穗粒兼顾后期活熟功能型的理想株型模式、周开达等<sup>[6]</sup>的重穗型模式、国际水稻研究所 Khush<sup>[7]</sup>的少穗大穗模式。这些模式虽然都以一定的生态环境为依据,但他们有一个共同的特点,即强调大穗或重穗。朱旭东等<sup>[8]</sup>的研究表明,近 30 年来育种家通过减少穗数,增加穗重,使长江流域早稻的产量潜力提升了 15%~20%。由此可见,重穗大穗优异遗传资源的发掘研究具有潜在应用价值。

水稻产量性状一般是由多基因控制的数量性状,遗传基础复杂并易受环境的影响。DNA 分子标记的开发、分子标记连锁图谱的构建及 QTL 分析技术的发展为探讨多基因控制的数量性状提供了有力的研究手段。自 Paterson 等<sup>[9]</sup>第一次运用分子标记进行番茄的 QTL 定位以来,已有大量的关于各种控制重要农艺性状的 QTL 研究的报道(<http://www.gramene.org/>),近年来重要产量性状 QTL 的克隆与功能研究更是有快速增加趋势。涉及构成产量的各个因子,如来自 H89025 的 *MOC1*<sup>[10]</sup>,来自 A12、H125、H2 等的 *D3*<sup>[11]</sup>对水稻分蘖具有重要作用;来自珍汕 97 的 *GS5*<sup>[12]</sup>,来自 WY3 的 *GW2*<sup>[13]</sup>以及来自明恢 63 的 *GS3*<sup>[14]</sup>对水稻谷粒大小及粒重具有重要的调控作用;*DNI*<sup>[15]</sup>以及来自 Habataki 的 *Gnla*<sup>[16]</sup>对每穗实粒数具有重要影响;来自中华 11 辐射突变体的 *LP*<sup>[17]</sup>、*SPI*<sup>[18]</sup>对穗长有调控作用;*OsSIZ1*<sup>[19]</sup>及来自日本晴突变体的 *OsIAA23*<sup>[20]</sup>对结实率有影响等。可见,不同生态环境、不同遗传材料所具有的对产量有重要作用的 QTL/基因是有所不同的;另一方面,在一种遗传材料中发现的优良 QTL/基因转入其他材料时会有不同的效用,有时可能会有相反的结果,如 Xue 等<sup>[21]</sup>比较了含有 *Ghd7* 的不同近等基因系和转基因品种发现 *Ghd7* 的作用效果在不同的遗传背景中并不一致。又如 Yi 等<sup>[22]</sup>将 *qPE9-1* 导入农垦 57 中,虽然农垦 57 的穗型直立了,但是穗长、株高、千粒重及分

蘖数显著降低最终导致单株产量下降 30%。因此,继续挖掘不同遗传资源中的优异 QTL/基因对全面探明产量性状的遗传机理以及丰富育种实践中可用的优异遗传位点都有重要意义。本研究以测序粳稻品种日本晴和一个籼稻品种泸恢 99 为亲本构建的  $F_8$  代重组自交系为材料进行了产量相关性状的 QTL 定位。其中,泸恢 99 每穗实粒数、每穗颖花数分别达到 150 粒和 200 粒以上,单穗重在德阳和泸州两个环境下均大于 4 g。按单穗粒数分类属于大穗型,按单穗重量分类属于中穗型<sup>[23]</sup>。这些性状与日本晴具有明显差异。通过对  $F_8$  重组自交系产量相关性状的 QTL 主效应、QTL 上位效应及 QTL 与环境的互作分析可望鉴定到一些新的或是稳定遗传表达的基因位点,进而为水稻产量及其要素相关性状增效基因的重组和聚合提供有益的基因资源。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

以粳稻品种日本晴、籼稻品种泸恢 99 进行杂交,从  $F_2$  开始通过单粒传法获得 369 个  $F_8$  代重组自交系群体,从中选取 188 个家系用于实验分析。

### 1.2 田间种植与性状考查

于 2011 年正季在德阳、泸州两地将亲本日本晴、泸恢 99 以及 369 个家系种植于四川省农业科学院水稻高粱研究所德阳试验田和泸州泸县试验田。在泸州点,3 月 6 日播种,4 月 15 日移栽;在德阳点,4 月 1 日播种,5 月 8 日移栽。每小区种植 5 行,每行 10 株。株行距为 16.7 cm×26.7 cm,单本栽插,田间水肥及病虫害防治管理同常规大田。

成熟时每小区在中心区域内选取与绝大多数个体性状整齐一致的 3 株,按照考种标准对单株有效穗数、每穗颖花数、每穗实粒数、结实率、千粒重、单株产量、株高 7 个性状进行考查。利用 SPSS 19.0 进行数据的统计分析。结实率进行了反正弦变换。

### 1.3 分子标记连锁图谱构建及 QTL 定位

应用 524 对 SSR 引物和 80 个籼粳间特意的 STS 引物组合(编为 AC#、AP# 系列),对日本晴和泸恢 99 这两个亲本进行差异引物筛选,所用 SSR 引物部分来源于美国 Cornell 大学的研究成果而合成的(<http://www.gramene.org/>),编为 RM# 系列,共 524 对。所有的引物由上海英俊生物技术有限公司合成。DNA 的提取参照 McCouch<sup>[24]</sup>的方法,并根据张涛博士<sup>[25]</sup>提供的方法作了一些优化。

表 1 本研究用到的 InDel 和 STS 引物序列

Table 1. Primer sequences of InDel and STS used in the study.

引物名	染色体	前引物	后引物
Primer	Chromosome	Forward primer (5'-3')	Reverse primer (5'-3')
InDel-C1-3	1	GGGAAATTTGGGAGGAAGAC	CGAGCAAGCTACCCGAATTA
InDel-C1-7	1	TGGCCCAATAGCCCATTAT	CGAGAGCCCGAGAGAGAGA
InDel-C1-8	1	CATTGGGAGCAAGATTCCAG	AGAGGACCTCATCTCCACA
InDel-C1-16	1	TTCATATCCGAGGCAATTT	GCCTTTCTGTTTCATGGCAGT
InDel-C2-2	2	CACATGCTCTGGACACCAAC	GGAGCAAATAAGCCAACCAA
InDel-C2-3	2	ATAGGGTGGGTGTGCTGAAC	GCACAAAACCTGCAGGTCTCC
InDel-C3-3	3	TGGTTTATATTGGAACGGAGGA	GTTACATGCCCTTTTCGCAGT
InDel-C3-6	3	GTTTACGAATGAACCAGT	CTCATTGAGGCAAAGGAC
InDel-C3-7	3	CTGCACCGGAGAAATTTGAT	CGCATGCAGATGAATAGGTG
InDel-C3-8	3	TAATTTCCGGCTCATCCAAGC	GAAGCTCCGCAGGTTTCAG
InDel-C3-10	3	ACAGCCAGTCGGACAAAT	TCTATGGAAGCAGAGCCT
InDel-C3-11	3	GGAATCCCTCCCTTCTTGTC	GGTCGGTAAAGACGGTGAAA
InDel-C3-12	3	CCAGGGATCTTCTCATCCAA	CCTGGCTAGCATACCACACA
InDel-C3-14	3	TATAGCGGACTGGCCAAACT	CCACCCATGTCATCTTCCAT
InDel-C3-17	3	GCATCCAATGGTTGAGATTCC	TGCGCTGCTAAATGAAAAGA
InDel-C3-18	3	CCATCTCTTTCCACGACGAT	AGTGCGGCGAACAGATAAAG
InDel-C3-21	3	GCGAGATGGGCAGCTACTAC	ACACAATGTCCAGCTTGCAG
S3-23-1	3	TGGCAGAGCTCCTAACCAT	ACTCAAGCATCGACGAAACC
S3-23-2	3	TGCAGCCAGTCTGAAGAGAA	GTGTGTTTTCACGAGCTCCAA
AC133007	3	GAATTGCTTGTGTTGTGGCGGT	GTTGGAAGTTCGAAGAAAAAGT
InDel-C4-2	4	AGAAACTGTCTGGAGGGGATT	AGTTGAAGTTCCTTGAGCAGTCG
InDel-C4-4	4	CTCACAGTTTCTAGGCGGAAA	AGCCGAGTAGGGCTGAATAA
InDel-C4-5	4	GACGAACCTCAACTTGGCAAAC	GGATTGTCAAAGGACAACAA
InDel-C4-9	4	GCGTACAGCGAGAGGTTGAC	TCTCTTCGCCACGGAGAC
InDel-C4-12	4	CGTGGCAAATATGGTTCCCTT	TCGGATACGTAAAAACGGAAAA
InDel-C4-13	4	GGATTGCTTTTTGGCAATTT	TTAACAACCTGGAGGGGGAAA
InDel-C4-14	4	GGATGGTGAGGTGAGGTGTT	CGTGTTTTCTCCCCAAATC
S4-8-1	4	CAAAACCCACCCTTAGAGCA	GAATGGGGAGAAGGGAACTC
AL606441	4	TTCGCGATTGACAACATCTT	TAACCTCACCTCTTTCATCA
AL662981	4	TGCTACAATGCATGTTCTTC	GCGCACGTGAAAAATCATAA
InDel-C5-3	5	GCTCCCTCAACTTTTCCTC	TCGGTTGCCTGAATACCTTT
InDel-C6-3	6	CCCTATAAATACAGGAAGCCACA	CGCAAGTGATCTCTCGTTGT
InDel-C6-4	6	CAGTTAACACCAATCCAATCCA	CCAAATGGGCAGTAGTTGAA
InDel-C6-5	6	GCTTCTCCCGAGTATGTCA	TGGTCTGAAAAGTGCCAAAA
InDel-C6-6	6	CCTCATCCAGGGTCATGTA	CGGTCAAGTGTCTCCAGGT
InDel-C6-10	6	GGCATTGTAGCCAAATCCAGA	AAACACACTCCCCATGAGA
InDel-C6-11	6	TCCATGCCTCGGCTAGGT	AACGAACCAAGCAGATCACC
AP005107	6	CGACGCCTTCACTTCTTCTTC	CAGAAGGCAGCCAGAACCA
InDel-C7-1	7	TGACTGTTACCTTTACGTGCAG	CGGGATGAAACAGATTCTGAG
InDel-C7-5	7	TGGTTCCTTGGAGCATCTGTG	GTTCTTACCAGCGTCATT
S7-1-1	7	GGGGGATTTAGGAGAAGTTATTTT	CATGTGTCTATTGGAAGATGTGAA
S7-1-2	7	CCTGCAGAGAACCAATGAGAA	GGGCAGAAACAAAATTGAGG
S7-13-1	7	TTTTTCCCATGTTGCCATGT	GCCTTCCCGATGAAGAGAAT
S7-13-3	7	CTGATGGAATTCGGTTTGCT	CTCTTGCTCACCACGACAAA
AP004263	7	CTACAGAAGTGCGAGGAACA	GCGATATAGTCAACCTGAA
AP005183	7	GCATTTCGATAGCATGTGAA	CACCGTCTTACATGACCTTT
InDel-C8-2	8	TTCAGAAACGGCATCAATCA	GCATATAAGCCTCAGCATGG
AP005524	8	TGAACGATACAGGAACCTCT	CTTTACAAGCCTATCAGCAT
InDel-C8-10	8	TGCTGCTTATGAGGCTGCTA	GCATCACTGTCTCAGCATC
AP006049	8	GCTCTCTTCGTGTTAAGGCA	GGCTTCCATAGTATGACGTG
InDel-C9-3	9	CAATTGGGACAAAGTTGAAAACA	GAGAGGACGTCTATGGAGGAG
InDel-C9-5	9	AACCGGTATAAAACGTGTTGC	AAACATACCTTAAGTTCCAGTTGGT
InDel-C9-6	9	GCATGTATCGTGGACATGGA	TCCTTGATCAACACCGTCAA
InDel-C9-10	9	CCAATTACGGTGACCTGCTA	TGTCGAAACACAACAGTGTCAA
AP005420	9	ACTATTGCATTAATCCCTCG	TTTAGTTGTGCGGCATCAA
AP005686	9	GAATGGCTTGAATTGAGTCT	AAACTTTGGGCCGAACTAAA
InDel-C10-1	10	AATTCTTATGGACGGATACGC	TCAGCATCTCGTAAGCAAAAA
InDel-C10-5	10	CCGGCCACTAATTAAGGTG	CATCATCCCTTTTCCTCATCC
InDel-C10-8	10	CTCAGTTGTTGGGGGATGAG	CTTTGGAGATGTGCCAGAGA
InDel-C10-9	10	CGACACATGGTGCAGATATGA	TGTGACACGGTGTAGTGACG
InDel-C10-10	10	CATGCTACAGAGAGGGAAGC	ACGGCGTCTTTCGGTGTC
InDel-C11-2	11	TGATGAGCTCTCACTTGTTGAAA	CGTACATTGGCTTATGTGATCTG
AC108871	11	GCAACTATAGAGTAGCAGCA	CCCAACTTGATTCCAATTCT
AC136148	11	GCTGCACACTTTTGAATGTT	GAATGCAAAGGTCAAGAAGA
AC134045	11	GACTAACGGCTAGCTGGGAA	CACCTTGTGTTGTGTTGGGA
InDel-C12-8	12	CCTAGTTACAGTCTCTGCTTACC	CGAGAAGAGAAGTTGTGTGTCG
AL713942	12	GAGATTGATACAGGCTACAGA	GTGGTGTGTAATTGTGTACT
AL731785	12	CGCTCAACCTAATCTATTGT	GTGAATCACGATAAAGGCTT
AL732531	12	TCGAGCTAGCGTGTGCAAAAT	CACCTGGGCCGAAATGGAAA
InDel-C12-10	12	CGGTGCTACGTGTAGCAAGA	TGATGGCCAAGAATTATGAGG
SI2-3-2	12	GCTACGCGTATGAACAAAACA	TGCTTGTCATTGCCTTTTAC

用筛选出的亲本间有多态性的分子标记对 188 个家系进行标记基因型分析,利用 JionMap 4.0 进行连锁图谱的构建,标记分组 (Grouping) 取 LOD $\geq$  3.0,采用最大似然算法进行作图,利用 Kosambi 函数将重组率转为图距。初步建成连锁图谱后,针对标记间遗传距离较大的区域根据籼稻粳稻序列间的差异设计 InDel 和 STS 引物,分别编为 InDel #、S # 系列,引物序列见表 1。筛选出在亲本间有多态性的标记继续用于图谱构建以增加标记密度。利用基于混合线性模型<sup>[26]</sup>的 QTL Network 2.0<sup>[27]</sup> 软件进行 QTL 分析。以  $P = 0.005$  为统计检测阈值,即当标记的 P 值小于统计检测阈值时,认为该标记处存在 1 个与性状有关的 QTL;最后将检测到的所有 QTL 以及它们之间的上位性互作以及与合作环境的互作整合到一个全 QTL 模型中,用基于 Gibbs 抽样的 Bayesian 方法估计遗传效应。QTL 的命名参照 McCouch<sup>[24]</sup> 的水稻 QTL 命名方法。

2 结果与分析

2.1 连锁图谱构建及分析

通过对 524 对 SSR 标记,80 对 STS 标记的筛选以及在相应区间再次合成 SSR 引物以及 InDel、STS 标记的设计补充,去除一些连锁不上和连锁位置不合理的标记,最终构建了包含 207 个分子标记的连锁图谱,每条染色体标记数 10 到 25 个,覆盖水稻 12 条染色体,全长 2397 cM,标记区间平均 12.29

cM。其中 SSR 标记 136 个,STS 标记 24 个,InDel 标记 47 个(图 1)。

2.2 亲本与群体的性状表现

德阳和泸州两地重组自交系群体及其双亲的 7 个性状表型分布见表 2。所有性状在重组自交系群体中均表现为连续分布和双向超亲分离,表明这些性状由多个数量性状座位控制。除结实率外,其他性状的偏度和峰度绝对值都小于 1,说明这些性状都呈正态分布。在所有考查性状中,母本泸恢 99 的每穗颖花数、每穗实粒数、千粒重、株高、单株产量为高值性状,父本日本晴单株有效穗数为高值性状,结实率在两地有所不同,但差别不大。

2.3 性状间的相关性分析

相关分析表明,同一性状在德阳和泸州两地表现除每穗颖花数为显著正相关外,其他性状均达极显著正相关(表 3)。其中单株穗数、每穗颖花数、每穗实粒数、千粒重、株高两地间的相关系数较大,结实率和单株产量相关系数相对较小。这说明单株穗数、每穗颖花数、每穗实粒数、千粒重、株高性状的遗传比结实率和单株产量稳定。

性状间的相关分析还表明,单株穗数、每穗颖花数、每穗实粒数、千粒重在两种环境下与单株产量的相关都达到显著或极显著水平,其中相关系数最大的都是每穗实粒数,第二大的都是结实率,株高在两种环境下与单株产量的相关系数均未达到显著水平。产量各性状之间也有较复杂的相关性,单株穗

表 2 亲本与重组自交系群体两环境下水稻产量性状的表型值

Table 2. Phenotypic values of 7 traits among the recombinant inbred line (RIL) population and parents.

性状 Trait	环境 Enviornment	亲本 Parent		重组自交系 RIL population			
		日本晴	泸恢 99	平均值	变异范围	峰度	偏度
		Nipponbare	Luhui 99	Average	Range	Kurtosis	Skewness
单株有效穗 Number of panicles per plant	德阳 Deyang	12.7	8.0	10.2	4.6—17.3	0.479	0.738
	泸州 Luzhou	13.6	8.4	10.9	5.6—17.4	0.373	0.048
每穗颖花数 Number of spikelets per panicle	德阳 Deyang	94.9	219.2	134.2	73.4—219.6	0.419	−0.395
	泸州 Luzhou	90.9	201.4	137.6	75.5—230.1	0.400	−0.135
每穗实粒数 Filled grain number per panicle	德阳 Deyang	82.8	178.8	108.2	35.8—188.8	0.196	−0.068
	泸州 Luzhou	72.4	157.8	111.0	44.8—188.5	0.307	−0.151
结实率 Seed-setting rate/%	德阳 Deyang	87.3	87.9	80.7	0.4—1.0	−1.829	5.875
	泸州 Luzhou	79.7	78.3	81.1	0.4—1.0	−1.001	1.498
千粒重 1000-grain weigh/g	德阳 Deyang	24.2	25.3	23.8	17.2—33.9	0.278	0.510
	泸州 Luzhou	22.1	24.7	23.4	17.8—31.1	0.213	−0.381
株高 Plant height/cm	德阳 Deyang	103.3	125.7	113.7	72.3—160.6	0.123	−0.967
	泸州 Luzhou	96.2	134.0	118.4	79.0—166.2	0.196	−0.762
单株产量 Grain yield per plant/g	德阳 Deyang	25.4	39.1	25.4	8.1—39.7	−0.008	0.449
	泸州 Luzhou	29.8	32.7	27.6	12.6—44.4	0.101	0.039

表 3 重组自交系群体产量相关性状间相关系数

Table 3. Correlation coefficients of rice yield related traits in RIL population.

性状 Trait	单株有效穗数 Number of panicles per plant	每穗颖花数 Number of spikelets per panicle	每穗实粒数 Filled grain number per panicle	结实率 Seed-setting rate	千粒重 1000-grain weight	株高 Plant height	单株产量 Grain yield per plant
单株有效穗数 Number of panicles per plant	0.630**						
每穗颖花数 Number of spikelets per panicle	−0.537**	0.815*					
	−0.537**						
每穗实粒数 Filled grain number per panicle	−0.505**	0.869**	0.714**				
	−0.547**	0.861**					
结实率 Seed-setting rate	0.009	−0.192**	0.309*	0.438**			
	−0.059	−0.197**	0.287**				
千粒重 1000-grain weight	−0.198**	−0.156*	−0.122	0.081	0.876**		
	−0.123	−0.228**	−0.170*	0.085			
株高 Plant height	−0.142	0.271**	0.266**	0.004	−0.030	0.953**	
	−0.237**	0.262**	0.234**	−0.016	−0.065		
单株产量 Grain yield per plant	0.370**	0.249**	0.448**	0.408**	0.177*	0.114	0.398**
	0.282**	0.303**	0.500**	0.371**	0.204**	0.026	

每一性状上下两个数据分别表示泸州和德阳两地性状间的相关系数,对角线数据表示同一性状两地间的相关系数。\* 和 \*\* 分别表示相关分别达到  $P=0.05$  和  $P=0.01$  显著水平。

The data in the top and bottom of each small table were the correlation coefficients between the traits in Luzhou and Deyang sites, respectively. The data in the diagonal of the table represent the correlation coefficients of the same trait between Deyang and Luzhou. \* and \*\* Correlation at  $P=0.05$  and  $P=0.01$  significance level.

数与每穗颖花数、每穗实粒数呈极显著负相关,每穗实粒数与每穗颖花数,千粒重与其他产量性状之间的相关系数均较小且多数未达到显著水平,说明千粒重比较稳定。

2.4 性状 QTL 定位

2.4.1 主效应 QTL

对全基因组进行扫描,7 个性状共检测到 22 个 QTL,分布于除 6、11、12 染色体外的 9 条染色体上(表 4,图 1),单个 QTL 的贡献率为 1.00%~33.49%,单个性状 QTL 个数为 1 到 6 个。

共检测到 5 个单株有效穗 QTL,分别位于第 2、3、4、7、10 染色体上;表型贡献率为 3.82%~10.13%,总贡献率为 23.57%,3 个增效等位基因来自日本晴,另外两个 QTL 的增效等位基因来自泸恢 99。

在第 1、2 染色体上分别检测到一个与每穗颖花数有关的 QTL,增效等位基因均来自泸恢 99,其中第 1 染色体上的 *qSNP1* 对表型的贡献率较大,为 13.65%,第 2 染色体的 *qSNP2* 对表型的贡献率只有 3.72%。

每穗实粒数 QTL 只检测到 1 个,位于第 1 染色体的 InDel-C1-3—RM1 区间,增效基因来自泸恢 99,表型贡献率为 5.98%。

分别于第 3、4 染色体上发现一个结实率相关的 QTL,增效基因分别来自日本晴和泸恢 99,表型贡献率为 5.41%和 5.23%。

千粒重性状共检测到 6 个 QTL,分布于第 2、5、7、8、9 染色体上,其中第 7 染色体有两个 QTL。这些 QTL 对表型的贡献率均较小,在 3.37%~5.71%之间,总贡献率为 27.74%;有 4 个 QTL 的增效基因来自泸恢 99,两个 QTL 的增效等位基因来自日本晴。

在第 1、7、8 染色体上分别检测到 1 个与株高相关的 QTL,表型贡献率为 4.50%~33.49%,总贡献率为 44.16%。其中第 1 染色体 RM212—InDel-C1-16 区间的 *qPH1* 对表型的贡献率为 33.49%。

单株产量共检测到 3 个 QTL,分别位于第 2、5、9 染色体,每个 QTL 对表型的贡献率均较小(1.08%~3.16%),总贡献率为 6.59%,表明这些 QTL 对单产的影响较小,增效等位基因 1 个来自泸恢 99,2 个来自日本晴。

2.4.2 两个 QTL 之间加性×加性上位性作用

在所考查的 7 个性状中,除每穗颖花数、每穗实粒数、结实率 3 个性状未发现有 QTL 之间的上位性作用外,其他 4 个性状均检测到 1~2 对上位性作用(表 5)。在定位的主效应 QTL 中有 4 个参与了 2



表 4 7 个性状的 QTL 定位结果及遗传参数估算

Table 4. Identification of QTL for seven traits and their genetic parameter estimation in RIL population.

QTL	标记区间 Interval	位置 Location/cM	A	P-value	AE <sub>1</sub>	AE <sub>2</sub>	$h_a^2$	$h_{ae}^2$
单株有效穗数 Number of panicles per plant								
<i>qPNP2</i>	RM29—RM341	129.4	0.4587	<0.0001	−0.0583	0.0585	0.0395	0.0032
<i>qPNP3</i>	RM293—RM130	318.0	−0.7220	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0754	<0.0001
<i>qPNP4</i>	InDel-C4-14—RM127	209.1	−0.3707	0.0002	−0.0206	0.0206	0.0382	0.0016
<i>qPNP7</i>	RM429—RM248	170.5	0.9350	<0.0001	−0.0104	0.0104	0.1013	0.0009
<i>qPNP10</i>	RM171—InDel-C10-9	121.6	0.5523	<0.0001	−0.0001	0.0001	0.0567	0.0012
每穗颖花数 Number of spikelets per panicle								
<i>qSNP1</i>	RM1—RM259	30.9	−14.4546	<0.0001	−2.7326	2.7246	0.1365	0.0079
<i>qSNP2</i>	RM138—RM207	290.9	−7.0003	<0.0001	−0.7918	0.8026	0.0372	0.0031
每穗实粒数 Filled grain number per panicle								
<i>qFGP1</i>	InDel-C1-3—RM1	13.0	−10.2057	<0.0001	−2.9683	3.0440	0.0598	0.0084
结实率 Seed-setting rate								
<i>qSSR3</i>	S3-23-1—S3-23-2	202.3	−0.0357	<0.0001	0.0001	−0.0001	0.0541	0.0010
<i>qSSR4</i>	RM127—RM567	221.6	0.0338	<0.0001	0.0002	−0.0002	0.0523	0.0019
千粒重 1000-grain weigh								
<i>qKGW2</i>	RM424—RM29	125.1	0.6077	<0.0001	−0.0002	0.0002	0.0337	0.0005
<i>qKGW5</i>	RM13—RM593	12.7	0.6365	<0.0001	0.0002	−0.0002	0.0462	0.0004
<i>qKGW7.1</i>	RM346—RM336	131.7	−0.7037	<0.0001	−0.0690	0.0684	0.0428	0.0034
<i>qKGW7.2</i>	S7-13-1—S7-13-3	193.1	−0.5692	<0.0001	−0.0002	0.0002	0.0571	0.0010
<i>qKGW8</i>	RM447—AP005524	247.0	−0.6423	<0.0001	0.0001	−0.0001	0.0514	0.0005
<i>qKGW9</i>	InDel-C9-5—RM24194	25.5	−0.4843	<0.0001	−0.0001	0.0001	0.0462	<0.0001
株高 Plant height								
<i>qPH1</i>	RM212—InDel-C1-16	190.3	12.7893	<0.0001	0.0002	−0.0002	0.3349	0.0008
<i>qPH7</i>	RM429—RM248	164.5	−5.8325	<0.0001	−0.0001	0.0001	0.0617	0.0001
<i>qPH8</i>	RM310—RM72	95.0	4.6389	<0.0001	0.0001	−0.0001	0.0450	0.0002
单株产量 Grain yield per plant								
<i>qGYP2</i>	RM29—RM341	135.4	−2.1775	<0.0001	−1.9580	1.9929	0.0316	0.0312
					$P=0.0034$	$P=0.0031$		
<i>qGYP5</i>	RM18038—INDEL-C5-3	83.1	1.5569	0.0010	−0.8091	0.8148	0.0108	0.0036
<i>qGYP9</i>	InDel-C9-6—RM566	69.0	1.8787	<0.0001	−1.5346	1.5384	0.0235	0.0208
					$P=0.0142$	$P=0.0149$		

A—加性效应估计值；P 值—假设检验 P 值；AE—加性位点与环境互作效应估计值；E1—德阳；E2—泸州； $h_a^2$ —加性效应位点遗传方差估计值； $h_{ae}^2$ —加性位点与环境互作效应遗传方差估计值。AE<sub>1</sub>、AE<sub>2</sub> 列中未标明 P 值的说明其显著性未达到 0.05 水平。

A, The estimated additive effect; P-value, The predicted P-value; AE, The predicted additive by environment interaction effect; E1,Deyang; E2, Luzhou,  $h_a^2$ , The heritability of additive effect;  $h_{ae}^2$ , The heritability of additive by environment interaction effect. For AE<sub>1</sub> and AE<sub>2</sub>, figures without P values were not significant at 0.05 level.

个 QTL 间的互作,占 QTL 总数的 18.18%。单株有效穗数检测到 1 对互作 QTL,且 2 个 QTL 均在主效应 QTL 中检测到,对表型贡献率为 2.18%。千粒重检测到 2 对 QTL×QTL 互作,参与互作的 4 个 QTL 均不具有加性主效应,分别是 3.1(第 3 染色体第 1 区间)与 6.12 以及 8.7 与 10.13 的互作;对表型贡献率分别为 3.98%和 5.51%。株高和单株产量都检测到了两对互作,对表型的总贡献率分别是 8.27%和 3.96%。

2.4.3 QTL 与环境的互作

从表 4 和表 5 可以看出,无论是主效应 QTL 还是 2 个 QTL 之间的互作受到环境影响普遍比较微弱。主效应 QTL 与环境互作效应对表型的总贡献

率最小的是株高,仅为 0.11%,最大的是单株产量为 5.56%,每穗颖花数的为 1.10%,其他性状均不超过 1.00%。QTL×QTL 上位性与环境的互作对表型总贡献率最大的也是单株产量,大小为 2.35%,同时所有性状中检测到与环境发生显著互作( $P<0.05$ )的 QTL 共有 2 个,即影响单株产量的 *qGYP2*、*qGYP9*,分别位于第 2、9 染色体。

3 讨论

一般来说,同一性状 QTL 的数目、位置、效应以及稳定性在不同定位群体、不同环境下具有较大的差异。Holland<sup>[28]</sup>认为这可能是遗传异质性,当多个基因控制同一性状时,则其中的基因在不同群

表 5 QTL 加性×加性上位性作用及遗传参数估算

Table 5. The additive×additive epistatic effect of the QTL and the genetic parameter estimate.

性状 Trait	QTL_ <i>i</i>	QTL_ <i>j</i>	AA	<i>P</i> -value	AAE <sub>1</sub>	AAE <sub>2</sub>	<i>h</i> <sup>2</sup> <sub>aa</sub>	<i>h</i> <sup>2</sup> <sub>aae</sub>
单株有效穗 Number of panicles per plant	<i>qPNP7</i>	<i>qPNP10</i>	0.4759	0.0006	−0.0028	0.0029	0.0218	0.0006
千粒重 1000-grain weigh	3.1*	6.12	0.7285	<0.0001	−0.0001	0.0001	0.0398	0.0002
	8.7	10.13	−0.7176	<0.0001	−0.0001	0.0001	0.0551	0.0002
单株产量 Grain yield per plant	2.20	<i>qGYP9</i>	1.2100	0.0089	−0.1538	0.1554	0.0081	0.0005
	9.11	10.7	−2.4242	<0.0001	1.5045	−1.4770	0.0315	0.0230
<i>P</i> =0.0297 <i>P</i> =0.0345								
株高 Plant height	1.13	<i>qPH7</i>	−3.5723	0.0001	−0.0001	0.0001	0.0323	0.0002
	5.8	9.8	−5.8411	<0.0001	−0.0001	0.0001	0.0504	0.0003

QTL\_*i* 和 QTL\_*j*—参与互作的两个 QTL 位点;AA—加性位点×加性位点互作效应估计值;*P* 值—假设检验 *P* 值;AAE—加性×加性上位性与环境互作效应估计值;E1—德阳;E2—泸州;*h*<sup>2</sup><sub>aa</sub>—加性×加性上位性互作遗传方差估计值;*h*<sup>2</sup><sub>aae</sub>—加性×加性上位性与环境互作效应遗传方差估计值。\* 3.1 表示第 3 染色体自上而下第 1 个区间,其余类似。AAE<sub>1</sub>、AAE<sub>2</sub> 列中未标明 *P* 值的说明其显著性未达到 0.05 水平。

QTL\_*i* 和 QTL\_*j*, The two QTLs involved in epistatic interaction; AA, The estimated additive by additive effect; *P*-value, The predicted *P*-value; AAE, The predicted *aa* by environment interaction effect; E1, Deyang; E2, Luzhou; *h*<sup>2</sup><sub>aa</sub>, The heritability of additive by additive effect; *h*<sup>2</sup><sub>aae</sub>, The heritability of *aa* effect by environment interaction effect in the specific environment. \* 3.1 indicates the first interval on the 3rd chromosome, and so on. For AAE<sub>1</sub> and AAE<sub>2</sub>, figures without *P* values were not significant at 0.05 level.

体中分离。在众多的 QTL 定位研究中都有发现增效等位基因在双亲中均有分布,本研究也证实了这一点。在 7 个性状中只有每穗实粒数检测到 1 个 QTL,其增效基因来自泸恢 99,其他 6 个性状的增效等位基因在双亲中均有分布。众多研究发现相关性状的 QTL 常常定位于相同或相邻近的染色体区域。Xiao 等<sup>[29]</sup>发现 3 个千粒重的 QTL 分别与 3 个每穗粒数的 QTL 位于染色体的同一区域;李平<sup>[30]</sup>发现同一染色体区段常常与几种性状的表达有关,可能是一因多效,也可能是基因相互连锁位于同一区间。同时,还发现与性状相关的区间在染色体上呈集中分布的趋势。本研究的结果与这一观点相符合。在第 1 染色体 RM1 附近分别检测到 1 个每穗实粒数和每穗颖花数的 QTL,这两个性状的相关系数在两个环境下都显著正相关,且相关系数均大于 0.86。另外,在第 2、第 7 染色体上同一区间或相邻区间都发现了 QTL 的集中分布。这些为性状的相关性提供了一定的解释。近几年来 QTL 的克隆与功能研究普遍表明 QTL 存在多效性,如 *Ghd7*<sup>[21]</sup>同时控制每穗实粒数、抽穗期和株高;*DEP1*<sup>[31]</sup>对穗长、穗着粒密度、每穗实粒数、粒长和粒重等多个性状均有影响,*GS3*<sup>[14]</sup>对粒长和粒重具有较大效应,同时,对粒宽和粒厚也具有微效作用。

许多研究表明上位性对数量性状有重要作用<sup>[32-33,36]</sup>。本研究检测到 4 个性状共 7 对加性×加性上位性互作,其中大部分 QTL 在主效应 QTL 定

位中都未检测到,占参与互作位点总数的 71.43%。由此可见,大部分未检测到的 QTL 仍以某些方式影响着数量性状的表现。但多数加性×加性上位性互作效应的贡献率及效应值均较小,与曹立勇等<sup>[34]</sup>的研究结果相似。目前对上位性的检测只涉及两个 QTL 的互作,包括加性×加性互作、加性×显性互作以及显性×显性互作。对更多基因座位的互作仍有待开展。

数量性状的表型易受环境条件的影响,由于 QTL×环境互作(Q×E)在决定基因对不同环境的适应性方面起重要作用,因此一直以来它在研究过程中备受重视。在 QTL 研究的早期,由于没有合适的模型来直接分析 Q×E,只能通过比较不同环境下的 QTL 的表现的遗传效应来判断是否存在 Q×E。Lu 等<sup>[35]</sup>利用 DH 群体在多年多点进行田间试验,然后进行 QTL 分析比较同一群体在不同年度间或不同地点间 QTL 检测的异同和效应大小,发现约一半的 QTL 与环境间存在互作。由于每个环境条件的 QTL 分析是独立进行的,没有办法估计 Q×E 的大小。Wang 等<sup>[13]</sup>创建一个混合线性模型,对从多个环境条件下得到的数据同时分析单位点、二位点和 Q×E 效应,从统计学上确定是否存在显著的 Q×E。Xing 等<sup>[36]</sup>在两种环境条件下对 RIL 进行田间试验,搜集相关表型数据,利用这个混合线性模型对两个环境下的数据进行联合分析发现,QTL 与环境间互作也很普遍,接近一半的 QTL

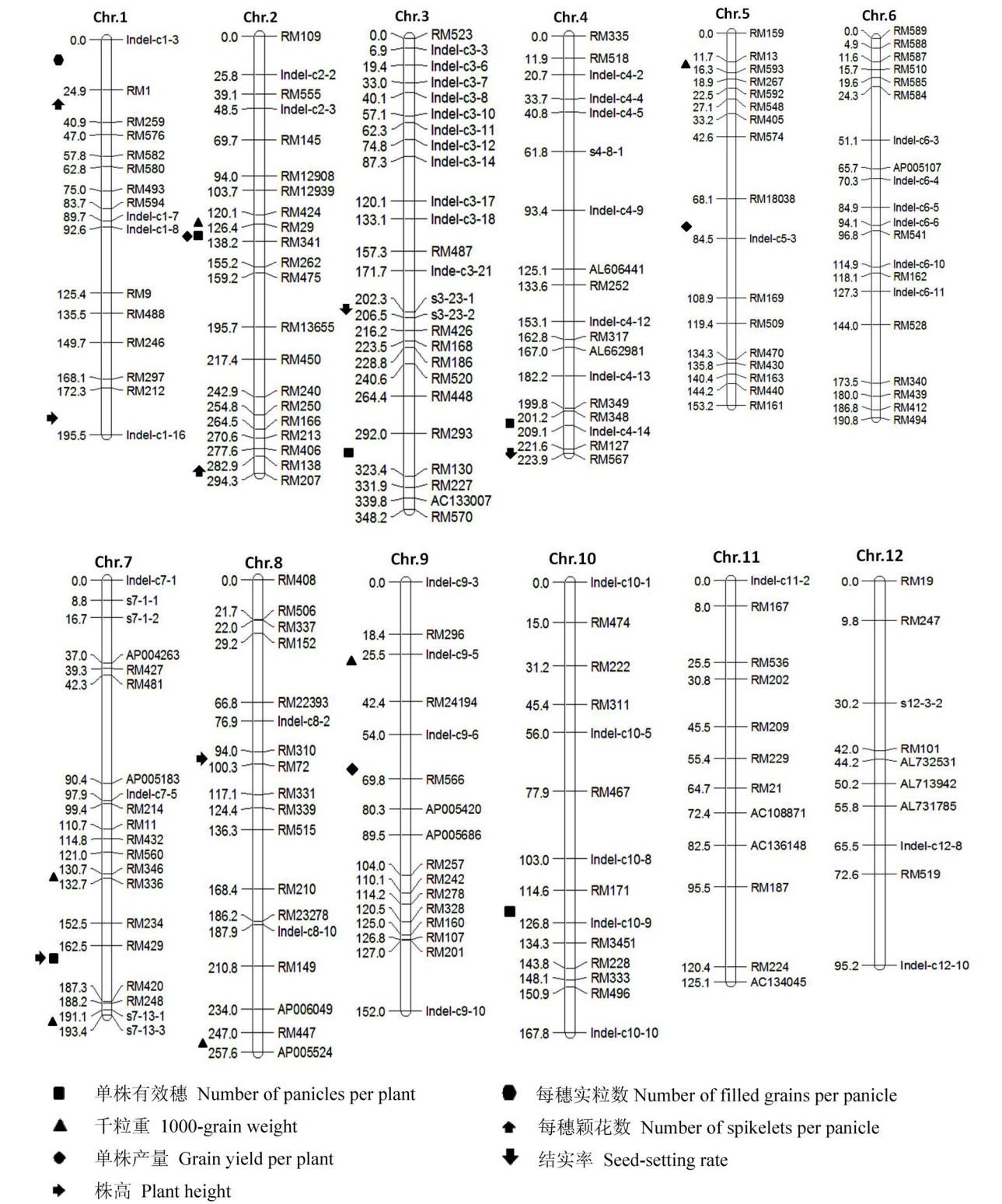


图 1 分子标记连锁图谱及 QTL 在其上的分布  
Fig. 1. Linkage map of DNA markers and distribution of the QTLs on the map.

与环境互动,但是 QTL 与环境互作的效应较小。而本研究中只发现了两个显著( $P<0.05$ )与环境互作的 QTL,他们都是与单株产量有关的位点,其他

位点均未检测到显著的  $Q \times E$ 。由于实验材料分别是在四川的泸州和德阳两地种植,地域比较接近,种植季节相当,因此推测在相近的环境下,QTL 的效



应是相对稳定的。

将定位结果应用于分子标记辅助育种是 QTL 定位研究的重要目的。本研究中,检测到加性效应及对表型贡献率较大的位点有控制单株有效穗的 *qPNP7*,对表型贡献率为 10.13%;控制每穗颖花数的 *qSNP1*,对表型贡献率为 13.65%;以及控制株高的 *qPH1*,对表型贡献率为 33.49%,可以用于分子标记辅助选择。

## 参考文献:

- [1] 张启发. 绿色超级稻的构想与实践. 北京: 科学出版社, 2009: 1.
- [2] 杨守仁, 张步龙, 陈温福, 等. 水稻超高产育种的理论和方法. 沈阳农业大学学报, 2003, 34(5): 321-323.
- [3] 黄耀祥, 林青山. 水稻超高产、特优质株型模式的构想和育种实践. 广东农业科学, 1994(4): 1-6.
- [4] 袁隆平. 杂交水稻超高产育种. 杂交水稻, 1997(6): 4-9.
- [5] 程式华, 翟虎渠. 水稻亚种间超高产杂交组合若干株型因子的比较. 作物学报, 2000, 26(6): 713-718.
- [6] 周开达, 刘太清, 马玉清, 等. 杂交水稻亚种间重穗型组合选育: 杂交水稻超高产育种的理论与实践. 四川农业大学学报, 1995, 13(4): 403-407.
- [7] Khush G S. Prospects and approaches to increasing the genetic yield potential of rice// Evenson R E. Rice Research in Asia, Progress and Priorities. CAB International and IRRI, 1996: 59-71.
- [8] 朱旭东, 张国平, 姚海根, 等. 浙江早稻新品系的产量及其农艺性状比较. 浙江农业科学, 2007(1): 69-73.
- [9] Paterson A H, Lander E S, Hewitt J D, et al. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature*, 1988, 335(6192): 721-726.
- [10] Lu F, Ammiraju J S, Sanyal A, et al. Comparative sequence analysis of MONOCULM1-orthologous regions in 14 *Oryza* genomes. *Proc Natl Acad Sci*, 2009, 106(6): 2071-2076.
- [11] Yan H F, 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. *Genes Genetic Systems*, 2007, 82(4): 361-366.
- [12] Li Y, Fan C, Xing Y, et al. Natural variation in GS5 plays an important role in regulating grain size and yield in rice. *Nat Genet*, 2011, 43(12): 1266-1269.
- [13] Song X J, Huang W, Shi M, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. *Nat Genet*, 2007, 39(5): 623-630.
- [14] Fan C, Xing Y Z, Mao H L, et al. GS3 participates in stigma exertion as well as seed length in rice. *Breeding Sci*, 2011, 61(3): 244-250.
- [15] 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. *Breeding Sci*, 2011, 61(1): 17-25.
- [16] Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science*, 2005, 309(5735): 741-745.
- [17] 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. *Plant Biotechnol J*, 2011, 9(9): 1002-1013.
- [18] Li S, Qian Q, Fu Z, et al. Short panicle1 encodes a putative PTR family transporter and determines rice panicle size. *Plant J*, 2009, 58(4): 592-605.
- [19] Wang H D, Makeen K, Yan Y, et al. OsSIZ1 regulates the vegetative growth and reproductive development in rice. *Plant Mol Biol Rep*, 2011, 29(2): 411-417.
- [20] Ni J, Wang G H, Zhu Z X, et al. OsIAA23-mediated auxin signaling defines postembryonic maintenance of QC in rice. *Plant J*, 2011, 68(3): 433-442.
- [21] Xue W, Xing Y, Weng X, et al. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice. *Nat Genet*, 2008, 40(6): 761-767.
- [22] Yi X H, Zhang Z J, Zeng S Y, et al. Introgression of *qPE9-1* allele, conferring the panicle erectness, leads to the decrease of grain yield per plant in japonica rice (*Oryza sativa* L.). *J Gen Genom*, 2011, 38(5): 217-223.
- [23] 刘坚, 陶红剑, 施恩, 等. 水稻穗型的遗传和育种改良. 中国水稻科学, 2012, 26(2): 227-234.
- [24] McCouch S R. Gene nomenclature system for rice. *Rice*, 2008, 1(1): 72-84.
- [25] 张涛. 水稻糙米蛋白质含量的 QTL 定位及香稻的资源研究. 雅安: 四川农业大学, 2007.
- [26] Wang D L, Zhu J, Li Z L, et al. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL  $\times$  environment interactions by mixed linear model approaches. *Theor Appl Genet*, 1999, 99(7): 1255-1264.
- [27] Yang J, Zhu J. Predicting superior genotypes in multiple environments based on QTL effects. *Theor Appl Genet*, 2005, 110(7): 1268-1274.
- [28] Holland J B. Genetic architecture of complex of traits in plants. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, 10: 156-161.
- [29] Xiao J, Li J, Yuan L, et al. Identification of QTLs affecting traits of agronomic importance in a recombination inbred population derived from a subspecific rice cross. *Theor Appl Genet*, 1996, 92(2): 230-244.
- [30] 李平. 水稻分子图谱的构建与基因分析[学位论文]. 雅安: 四川农业大学, 1994.
- [31] Huang X, Qian Q, Liu Z, et al. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice. *Nat Genet*, 2009, 41(4): 494-497.
- [32] Liu G F, Jian Y, Xu H M, et al. Influence of epistasis and QTL  $\times$  environment interaction on heading date of rice (*Oryza sativa* L.). *J Gen Genom*, 2007, 34(7): 608-615.
- [33] Gao Y M, Zhu J. Mapping QTLs with digenic epistasis under multiple environments and predicting heterosis based on QTL effects. *Theor Appl Genet*, 2007, 115(3): 325-333.
- [34] 曹立勇, 占小登, 庄杰云, 等. 水稻产量性状的 QTL 定位与上位性分析. 中国农业科学, 2003, 36(11): 1241-1247.
- [35] Lu C, Shen L, Tan Z, et al. Comparative mapping of QTLs for agronomic traits of rice across environments using a doubled haploid population. *Theor Appl Genet*, 1996, 93(8): 1211-1217.
- [36] Xing Y Z, Tan Y F, Hua J 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. *Theor Appl Genet*, 2002, 105(2): 248-257.