

基于水稻 QTL 定位分析预测单穗粒重最优基因型

赵彦宏¹ 朱军^{1,*} 杨剑¹ 徐海明¹ 高用明¹ 宋佑胜¹ 石春海¹
邢永忠²

(¹浙江大学生物信息学研究所, 浙江杭州 310029; ²华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室, 湖北武汉 430070)

摘要: 选择符合需要的基因型个体是育种实践中的重要环节, 而理想基因型的预测则又是其前提。本文以水稻“珍汕 97B × 明恢 63”的 F₁ 杂种(汕优 63)所衍生的永久 F₂ 群体为材料, 对单穗粒重进行了 QTL 定位分析, 并对不同环境下单穗粒重的最优株系(SL)和最优杂种(SH)的基因型及其遗传效应值进行了预测。结果表明, QTL 定位分析共检测到 9 个与单穗粒重相关的 QTL, 其中 7 个具有环境互作效应; 上位性是控制水稻单穗粒重遗传变异的一个重要的遗传组分。最优基因型预测显示, 不同环境下最优株系(SL)与最优杂种(SH)的基因型及遗传效应值不同。在两个环境中, SH 的遗传效应值都是最高的。因此, SH 将能够充分挖掘单穗粒重的最大潜力。9 个 QTL 全为杂合或全为纯合均不是最佳选择, 预测得到的 SH 有近一半的 QTL 是纯合基因型。同时讨论了在育种中获得 SL 和 SH 的途径。

关键词: 水稻; QTL 定位; 最优基因型; 单穗粒重

Predicting Superior Genotype for Grain Weight per Panicle Based on QTL Mapping in Rice

ZHAO Yan-Hong¹, ZHU Jun^{1,*}, YANG Jian¹, XU Hai-Ming¹, GAO Yong-Ming¹, SONG You-Sheng¹, SHI Chun-Hai¹, and XING Yong-Zhong²

(¹ Institute of Bioinformatics, Zhejiang University, Hangzhou 310029, Zhejiang; ² National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, Hubei, China)

Abstract: Selecting individuals with improved genotype is important in breeding practice, while predicting superior genotype is the basis of selection. An immortalized F₂ population in rice (*Oryza sativa* L.) derived from F₁ hybrid between Zhenshan 97 B and Minghui 63 was used for QTL mapping on grain weight per panicle (GWP). Based on the results of QTL mapping, the genotypes and genetic effects of superior lines (SL) and superior hybrids (SH) in two different environments were predicted. Results showed that a total of nine QTLs controlling grain weight per panicle were detected in two environments. Epistatic effects were largely contributed to GWP as well as *QE* interaction effects had an impact on GWP. The genotypes and genetic effects of SL and SH in the two environments were different. The genetic effects of the predicted SH were the highest in the two environments, so SH could fully bring out the great potentialities of GWP. Nearly a half of QTLs of the predicted SHs in two environments were homozygous, which implied that heterozygotes at all nine loci were not always advantageous for performance. The paper also mainly discussed how to obtain SL and SH in breeding.

Keywords: Rice; QTL mapping; Superior genotype; Grain weight per panicle

水稻高密度遗传连锁图的构建^[1-8]与 QTL 定位分析方法的发展^[9-13]为水稻性状 QTL 定位分析奠定了基础。目前, 在水稻中已构建了多个组合的 F₂、BC₁、RIL 和 DH 群体等, QTL 定位的性状涉及农艺性状、产量性状、稻米品质、抗逆性等。据 Xu^[14]不完全

统计, 用于水稻 QTL 定位的永久群体就有 14 个, 其中 DH 群体两个, RIL 群体 12 个, 分析的性状达 160 多个。水稻作为世界上主要的粮食作物与禾本科的模式植物, 其 QTL 定位研究一直处于领先水平。

然而, 水稻 QTL 定位的研究成果却很少被应用

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(39893354)

作者简介: 赵彦宏(1973-), 男, 山西和顺人, 博士研究生, 专业方向为生物信息学与数量遗传, 现工作单位为鲁东大学生命科学学院。E-mail: zyhbh@163.com。* 通讯作者(Corresponding author): 朱军, 男, 博士生导师, 主要从事生物信息学与数量遗传研究。Tel: 0571-86971731; E-mail: jzhu@zju.edu.cn

Received (收稿日期): 2006-12-20; Accepted (接受日期): 2007-04-16.

到水稻的育种实践中,造成 QTL 定位的基础研究与育种实践的脱节^[15-17]。当然,其原因是多方面的^[17],但最主要的原因之一是 QTL 定位得到的遗传信息还不能直接用来指导育种工作。虽然 QTL 定位能获得控制性状的 QTL 位置与效应大小等预测结果,但并没有直接告诉育种者哪种基因型将会有最佳的遗传表现,选择哪种基因型将有利于目标性状的改良。因此,要想将 QTL 定位的研究成果应用到育种中,还需要在 QTL 定位结果的基础上进一步预测和分析,得出能够直接指导育种实践的有价值的信息。

本研究对水稻单穗粒重进行了 QTL 定位,并在此基础上进行了最优株系(superior line, SL)和最优杂种(superior hybrid, SH)的预测,给出了具有最佳遗传表现的 QTL 基因型,并讨论了在育种中获得最优基因型的实现途径。

1 材料与方法

1.1 试验材料

具有 241 个株系的水稻重组自交系(RIL)群体衍生于“珍汕 97B × 明恢 63”,由华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室张启发教授提供,基于该 RIL 群体已经构建了包含 221 个标记位点的遗传连锁图谱,覆盖的基因组长度为 1 796.58 cM。本研究将这 241 个株系随机分成两组,进行组间随机交配,获得 240 个系间交配的 F₁ 杂种,组成永久 F₂ (Immortalized F₂, IF₂) 群体,作为本研究的实验材料。

1.2 田间试验

1999 年和 2000 年分别将 IF₂ 群体中的 240 个杂种个体种植于浙江大学农业与生物技术学院教学试验农场,采用完全随机区组设计,设置 2 次重复。全部材料于 5 月 19 日播种,6 月 16 日移栽。肥水管理

和病虫害防治同一般大田。抽穗后,布网防麻雀危害。通过田间调查与室内考种来考察单穗粒重等性状。

1.3 QTL 定位分析

采用新近开发的 QTLNetwork-2.0 软件(<http://ibi.zju.edu.cn/software/qlnetwork/>),对水稻 IF₂ 群体的单穗粒重性状进行 QTL 定位分析。运用基于 Henderson 方法 III 的 F 检验,对基因组进行一维扫描探测主效 QTL 以及二维扫描探测上位性。采用 Permutation 检验方法,且将全基因组扫描的显著性水准(P)设置为 0.05。最后将检测到的所有 QTL 以及它们之间的上位性互作整合到一个全 QTL 模型(full QTL model)中,用基于 Gibbs 抽样的 Bayesian 方法估计遗传效应。QTL 的命名采用高用明等^[18]推荐的方法。

1.4 最优 QTL 基因型及其遗传效应预测方法

根据 QTL 效应预测 2 年单穗粒重的最优株系(或纯系)和最优杂种的遗传效应值及其 QTL 基因型。由 QTL 效应值可以估算出所有 QTL 基因型组合的总遗传效应值,总效应值最高的基因型组合即为最优基因型。参照 Yang 和 Zhu^[19]提出的方法预测。通过 QTLNetwork-2.0 软件中的最优基因型预测模块(Quick SP)实现整个预测运算。

2 结果与分析

2.1 QTL 定位分析

2.1.1 QTL 的鉴定 当 QTL 效应的 P 值 ≤ 0.05 时,认为 QTL 存在;如果邻近位点间图距小于 5 cM,就初步认定是同一个 QTL。经 QTL 定位分析后,检测到 9 个控制水稻单穗粒重的 QTL,并对其进行了初步的命名(见表 1)。这 9 个 QTL 分布在第 2、3、4、6、7、9、11 和 12 条染色体上的不同标记区区内。

表 1 水稻单穗粒重 QTL 的鉴别与命名
Table 1 Identification for QTL controlling grain weight per panicle in rice

染色体 Chrom.	标记区间 Marker-interval	位置* Pos.	QTL 命名 QTL designation	染色体 Chrom.	标记区间 Marker-interval	位置* Pos.	QTL 命名 QTL designation
2	RM240-RM213	8.0	<i>Gup2-1</i>	7	RZ471-RM70	4.0	<i>Gup7-1</i>
3	G144-RG393	8.0	<i>Gup3-1</i>	9	RM215-R1952b	4.0	<i>Gup9-1</i>
3	RG393-C1087	4.0	<i>Gup3-2</i>	11	RM20a-C104	7.0	<i>Gup11-1</i>
4	G102-RM255	3.0	<i>Gup4-1</i>	12	C732-R2672	1.0	<i>Gup12-1</i>
6	R3139-C952	3.0	<i>Gup6-1</i>				

* 表中的位置指的是 QTL 距离所在标记区间左端标记的遗传距离,单位为 cM。

* The position is the genetic distance of QTL from the left marker in the marker interval of the QTL located with unit of genetic distance as centi Morgan (cM).

2.1.2 QTL 遗传主效应分析 控制水稻单穗粒重的 QTL 遗传主效应见表 2。Gup2-1 和 Gup7-1 两个位点均具有加性效应 (a) 与显性效应 (d), 效应值有正有负, 说明单位点的有利等位基因分别来自母本和父本。在这 9 个位点中, 有 4 对 QTL 位点 (Gup2-1 和 Gup3-2、Gup3-1 和 Gup6-1、Gup4-1 和

Gup9-1 以及 Gup11-1 和 Gup12-1) 具有上位性效应, 包括加 × 加 (aa)、加 × 显 (ad)、显 × 显 (dd) 3 种。其中 3 对 QTL 具有较大的显 × 显上位性效应。从表 2 可以看出, 上位性效应对单穗粒重性状起着重要的作用。

表 2 水稻单穗粒重 QTL 的遗传主效应分析
Table 2 Genetic main effects of QTLs for grain weight per panicle in rice

QTL _i	QTL _j	a_i^h	d_i	a_j	d_j	aa_{ij}^h	ad_{ij}	da_{ij}	dd_{ij}
Gup2-1	Gup3-2	-0.105**	0.312*						0.645***
Gup3-1	Gup6-1								0.305***
Gup4-1	Gup9-1						-0.303***		-0.365***
Gup7-1	Gup12-1	0.160***	-0.014*						
Gup11-1	Gup12-1					0.167***	-0.140***	-0.100*	

* QTL_i 和 QTL_j 是指在两维搜索遗传模型中推定的成对的 QTL; ^h a_i 和 d_i 分别为 QTL_i 加性效应和显性效应; ^h aa_{ij} 、 ad_{ij} 、(da_{ij}) 和 dd_{ij} 分别表示 QTL_i 和 QTL_j 之间的加 × 加、显 × 加、加 × 显和显 × 显上位性效应; *, ** 和 *** 分别表示 0.05、0.01 和 0.005 显著性水平。

* QTL_i 和 QTL_j 是一组潜在的 QTLs 在遗传模型中的二维搜索; ^h a_i 和 d_i 是加性和显性效应 of QTL_i, respectively; ^h aa_{ij} 、 ad_{ij} 、(da_{ij}) 和 dd_{ij} stand for the epistatic effects of additive × additive, additive × dominance, (dominance × additive) and dominance × dominance between QTL_i and QTL_j, respectively. *, **, and *** denote significance at 0.05, 0.01, and 0.005 probability levels, respectively.

2.1.3 QTL × 环境 (QE) 互作效应分析 对 2 年的单穗粒重性状数据进行了 QE 环境互作分析, 其结果总结于表 3 中。结果表明, 在 1999 年, 检测到 7 个 QTL 存在 QE 互作效应; 在 2000 年, 也同样检测到这 7 个位点存在环境互作效应。由此可见, 大部分 QTL 存在环境互作效应。所检测到的 QTL 的 QE 互作效应包括加性 × 环境 (ae)、加加 × 环境 (aae)、加显 × 环境 (ade) 和显显 × 环境 (dde) 4 种互作效

应, 在两年中均未检测到具有显性 × 环境互作效应 (de) 的 QTL。在 1999 年和 2000 年中, 相对应位点的 QE 互作效应值大小基本接近, 方向相反, 一正一负。从表 3 可知, 环境互作效应对单穗粒重有较大影响, 单穗粒重在不同的年份中会有不同的遗传表现, 但相对于遗传主效应来看, 环境互作效应要略小一些。

表 3 水稻单穗粒重 QE 互作效应的预测
Table 3 Prediction on QE interaction effects for grain weight per panicle in rice

环境 Environ	QTL _i	QTL _j	$a_i e_h^h$	$d_i e_h$	$a_j e_h$	$d_j e_h$	$aa_j e_h^h$	$ad_j e_h$	$da_j e_h$	$dd_j e_h$
1999 (h = 1)	Gup2-1	Gup3-2	-0.126*							-0.327*
	Gup4-1	Gup9-1								-0.429***
	Gup7-1	Gup12-1	0.035*							
	Gup11-1	Gup12-1					0.075*	-0.150*		
2000 (h = 2)	Gup2-1	Gup3-2	0.115*							0.327*
	Gup4-1	Gup9-1								0.415***
	Gup7-1	Gup12-1	-0.035*							
	Gup11-1	Gup12-1					-0.074*	0.146*		

* $a_i e_h$ 和 $a_j e_h$ 分别表示在环境 h 中 QTL_i 和 QTL_j 的加性 × 环境互作效应; $d_i e_h$ 和 $d_j e_h$ 分别指在环境 h 中 QTL_i 和 QTL_j 的显性 × 环境互作效应; ^h $aa_j e_h$ 、 $ad_j e_h$ 、($da_j e_h$) 和 $dd_j e_h$ 分别指 aa_j 、 ad_j 、(da_j)、 dd_j 与环境 h 的互作效应。*, ** 和 *** 分别表示 0.05、0.01 和 0.005 显著性水平。

* $a_i e_h$ 和 $a_j e_h$ 是 QTL_i 和 QTL_j 在 h -th 环境中的加性互作, respectively; $d_i e_h$ 和 $d_j e_h$ 是 QTL_i 和 QTL_j 在 h -th 环境中的显性互作, respectively. ^h $aa_j e_h$ 、 $ad_j e_h$ 、($da_j e_h$) 和 $dd_j e_h$ 是 aa_j 、 ad_j 、(da_j)、 dd_j 和环境 h 的互作, respectively. *, **, and *** denote significance at 0.05, 0.01, and 0.005 probability levels, respectively.

2.2 最优 QTL 基因型预测

基于前面经 QTL 定位分析检测到的控制单穗粒重的 QTL 遗传效应, 估算出所有 QTL 基因型组合

个体的遗传效应值。其中, 遗传效应值最高的个体就是最优基因型个体。据此, 本研究预测出了单穗粒重的最优株系与最优杂种。在单穗粒重 QTL 遗

传主效应(a 、 d 、 aa 、 ad 和 dd)的基础上, 预测了普通最优株系(general superior line, GSL)和普通最优杂种(general superior hybrid, GSH); 另外, 结合所检测到的 QTL 的环境互作遗传效应(ae 、 de 、 aae 、 ade 和 dde)又预测了不同年份环境条件下的最优株系(superior line, SL)和最优杂种(superior hybrid, SH)。

预测出的这些最优基因型(包括 GSL 和 GSH 以及不同环境下的 SL 与 SH)所对应的遗传效应值列于表 4。为了便于比较, 同时还预测了两个亲本 P_1 和 P_2 以及 F_1 代杂种(汕优 63)在 2 年中单穗粒重的遗传效应值。可以看出, F_1 代杂种(汕优 63)的总遗传效应值在 1999 年和 2000 年中均大于两个亲本, 说明其具有较强的杂种优势, 这与生产实践中汕优 63 在单穗粒重上具有较强的超亲优势相一致。仅就改良单穗粒重而言, 亲本 P_1 适合在类似 2000 年的环境条件下种植, 而亲本 P_2 则适合在类似 1999 年的环境条件下种植。 F_1 在 2000 年中的遗传效应值高于其在 1999 年中的遗传效应值, 说明 F_1 更适合在 2000 年的环境条件下种植。在 1999 年, 最优株系(SL)的遗传效应值明显大于两亲本的遗传效应值, 但在 2000 年, 其遗传效应值却与亲本 P_1 相近。表明在 2000 年的环境中, 亲本 P_1 就可作为最优株系。在两年中, 最优杂种(SH)遗传效应值均明显高于 SL 和 F_1 。由此可见, 所有 QTL 全是杂合状态或全是纯合状态, 都不是最佳的选择。

表 4 水稻单穗粒重的 P_1 、 P_2 、 F_1 、GSL、GSH、SL 和 SH 的遗传效应的预测

Entry	G^a	$G + GE_1$	$G + GE_2$
P_1	0.221	0.205	0.227
P_2	0.113	0.279	-0.042
F_1	1.083	0.327	1.625
SL	0.432	0.668	0.227
SH	1.588	1.370	1.857

^a G 表示普通遗传效应值, $G + GE_1$ 与 $G + GE_2$ 分别表示 1999 年中和 2000 年中的总遗传效应值。群体平均值为 2.183。在两年中的表型值分别为 2.287 和 2.470, 而 P_2 的表型值则分别为 2.493 和 2.133。

^b G indicates general genetic effects. $G + GE_1$ and $G + GE_2$ are total genetic effects in 1999 and 2000, respectively. The estimated population mean is 2.183. In the two years, the phenotype values of P_1 are 2.287 and 2.470, respectively; the phenotype values of P_2 are 2.493 and 2.133, respectively.

在预测遗传效应值的同时, 还预测了 GSL、SL、GSH 和 SH 的 QTL 基因型(QTL genotype, QG), 预测结果见表 5。表中的基因型 QQ 表示某一位点两个

等位基因都来自亲本 P_1 , qq 表示某一位点上的两个等位基因都来自 P_2 , Qq 则表示某一位点两个等位基因分别来自 P_1 与 P_2 。结果显示, SL 的 QTL 基因型在这两年的环境条件下是不相同的, 其差异主要表现在 *Gup2-1* 位点上, 1999 年 *Gup2-1* 位点基因型为 qq , 而 2000 年却为 QQ 。值得注意的是, 2000 年中 SL 的所有 QTL 位点的基因型均为 QQ , 与亲本 P_1 的基因型一样, 也就是说亲本 P_1 则可作为 2000 年环境中的 SL, 这与前面通过遗传效应值分析的结果一致。2 年中 SH 的 QTL 基因型也是不相同的, 3 个 QTL(*Gup3-2*、*Gup11-1* 和 *Gup12-1*)的基因型存在差异。由表 5 可知, 无论是 GSH 还是两年中的 SH, 其均有近一半的位点是纯合的。要获得两年环境条件下的 SH 则需要对这些位点分别加以改良。

3 讨论

选择符合需要的基因型是育种实践的重要环节^[17]。传统的表型选择属于间接选择, 对多基因控制的数量性状选择效率很低, 分子标记辅助选择技术的出现为实现对基因型的直接选择提供了可能^[17]。在分子标记辅助选择时, 首先需要知道什么样的基因型才是理想的基因型。那么最优基因型的预测就成为分子标记辅助选择的重要前提。因此, 本研究的最优基因型的预测将为单穗粒重的分子标记辅助选择指明方向。

QTL 定位分析表明, 上位性是控制水稻单穗粒重遗传变异的一个重要的遗传组分, 这个结论与 Yu 等^[20] 和 Yang 等^[19] 的研究结果一致。因此, 如果在 QTL 分析时忽略上位性效应将会影响到最优基因型的预测。也正因上位性的存在, 杂种 F_1 (汕优 63) 在单穗粒重上表现出较高的超亲现象。因此, 上位性的有效利用将是单穗粒重育种改良的一个重要途径。由于 QE 互作效应的存在, 使得单穗粒重在不同环境(年份)中的表现也存在着明显的差异。

不同环境中亲本 P_1 和 P_2 、 F_1 、SL 与 SH 等的遗传效应值的预测与比较分析, 可为育种者提供改良潜力的预测信息, 避免育种的盲目性。比如, SH 的遗传效应值远大于 F_1 (汕优 63), 同时也明显优于 IF_2 群体中的任何一个杂种。这不仅说明汕优 63 在单穗粒重方面还有很大的改良空间, 而且也表明在这 240 个 F_1 杂种中选到的表现最好的杂种也仍然具有明显的改良潜力。在 2000 年, SL 与 P_1 的遗传

效应值很接近,说明在类似 2000 年的环境条件下, P_1 已无太大的改良空间,即使育种者花费再大的精

力也不能取得明显的改良效果。

表 5 水稻单穗粒重的 SL、GSL、SH 和 GSH 的 QTL 基因型
Table 5 QTL Genotypes of the predicted SLs, GSL, SHs, and GSH for grain weight per panicle in rice

GSL		SL			GSH		SH		
QTL	QG	QTL	QG		QTL	QG	QTL	QG	
			1999	2000				1999	2000
<i>Gwp2-1</i>	<i>Qq</i> *	<i>Gwp2-1</i>	<i>qq</i>	<i>QQ</i>	<i>Gwp2-1</i>	<i>Qq</i>	<i>Gwp2-1</i>	<i>Qq</i>	<i>Qq</i>
<i>Gwp7-1</i>	<i>QQ</i>	<i>Gwp7-1</i>	<i>QQ</i>	<i>QQ</i>	<i>Gwp3-1</i>	<i>Qq</i>	<i>Gwp3-1</i>	<i>Qq</i>	<i>Qq</i>
<i>Gwp11-1</i>	<i>QQ</i>	<i>Gwp11-1</i>	<i>QQ</i>	<i>QQ</i>	<i>Gwp3-2</i>	<i>Qq</i>	<i>Gwp3-2</i>	<i>qq</i>	<i>Qq</i>
<i>Gwp12-1</i>	<i>QQ</i>	<i>Gwp12-1</i>	<i>QQ</i>	<i>QQ</i>	<i>Gwp4-1</i>	<i>Qq</i>	<i>Gwp4-1</i>	<i>qq</i>	<i>qq</i>
					<i>Gwp6-1</i>	<i>Qq</i>	<i>Gwp6-1</i>	<i>Qq</i>	<i>Qq</i>
					<i>Gwp7-1</i>	<i>QQ</i>	<i>Gwp7-1</i>	<i>QQ</i>	<i>QQ</i>
					<i>Gwp9-1</i>	<i>Qq</i>	<i>Gwp9-1</i>	<i>Qq</i>	<i>Qq</i>
					<i>Gwp11-1</i>	<i>QQ</i>	<i>Gwp11-1</i>	<i>qq</i>	<i>QQ</i>
					<i>Gwp12-1</i>	<i>qq</i>	<i>Gwp12-1</i>	<i>Qq</i>	<i>QQ</i>

* *QQ* 和 *qq* 分别代表亲本 P_1 与 P_2 的 QTL 基因型。

* *QQ* and *qq* are QTL genotypes for P_1 and P_2 , respectively.

研究表明,不同年份环境中最优基因型是不同的。因此,在不同的环境下应该选育出不同的 QTL 基因型来满足生产实践的需求。一个环境中选育出来的品系或杂种推广到另一个环境中时往往会冒一定的风险^[19]。由预测得到的 GSH 和 SH 基因型可知,杂合的未必总是最好的,这与 Hua 等^[21]的研究结果相一致。

在育种实践中,可以根据最优基因型预测提供的信息并结合分子标记辅助选择育种的手段,选育出最优杂种与最优株系。由表 5 可知,单穗粒重的 GSL 和 1999 年中 SL 的基因型都与亲本 P_1 的基因型相当接近,只需将亲本 P_1 的 *Gwp2-1* 位点的基因型替换为 *qq*,便可获得 GSL 与 1999 年中的 SL。在育种中,可先将 P_1 与 P_2 杂交,并用 P_1 作为轮回亲本连续回交,结合分子标记辅助选择,将亲本 P_1 的 *Gwp2-1* 位点基因型替换为 *qq*,就可获得 GSL 和 1999 年中的 SL。2000 年中 SL 的 QTL 基因型正好与亲本 P_1 的基因型相同,因此可直接将 P_1 看作 2000 年环境条件下的 SL。1999 年的 SH 有 4 个纯合位点,其中 3 个位点 (*Gwp3-2*、*Gwp4-1* 和 *Gwp11-1*) 的基因型均为 *qq*,而另一个纯合位点 (*Gwp7-1*) 的基因型为 *QQ*。育种时,首先采取杂交与回交的方法,并同时结合分子标记辅助选择的手段,将亲本 P_1 的 3 个位点 (*Gwp3-2*、*Gwp4-1* 和 *Gwp11-1*) 的基因型替换为 *qq*,然后采用相同的办法将亲本 P_2 的 *Gwp7-1* 位点基因型替换为 *QQ*,最后将改造后的 P_1 与改造后的 P_2 杂交,那么杂交产生的 F_1 即为类似 1999 年环境条件

下的 SH。采用类似的方法也可以得到类似 2000 年环境条件下的 SH。另外,也可以直接在由“珍汕 97B × 明恢 63”衍生出的 RIL 群体和 IF_2 群体基础上,根据其各个体的分子标记基因型进行筛选与改造,来选育 SL 和 SH。但是群体中各个体的每个 QTL 的基因型都是未知的,需首先用其分子标记基因型来推测 QTL 基因型。因分子标记基因型与 QTL 基因型并不完全等同,所以此途径的选育效果可能会受到一定的影响。由此可见,最优基因型的预测有助于育种者制订育种策略和开展基因型的分子标记辅助选择育种。但是,正如其他遗传预测一样,本研究预测的有效性还有待于在育种实践中逐步加以证实。

最优基因型及其遗传效应值的预测都是基于 QTL 定位分析的结果,所以 QTL 定位的可靠性直接影响着预测结果的可靠性^[19]。QTL 的准确定位是最优基因型及其遗传效应值准确预测的前提。本研究采用的 QTLNetwork-2.0 软件是在目前应用较为广泛的 QTLMapper 定位软件的基础上发展起来的一种新的定位软件,在定位策略与定位精度等方面都有很大的改进,有助于提高 QTL 定位精度与预测结果的可靠性。

4 结论

在“珍汕 97B × 明恢 63”所衍生的 IF_2 群体中检测到 9 个控制单穗粒重的 QTL,其中 7 个存在环境互作效应。结果显示,上位性是控制水稻单穗粒重

遗传变异的一个重要的遗传组分。基于 QTL 定位结果, 预测出了 GSL、GSH、SL 与 SH 的 QTL 基因型及其遗传效应值。不同环境下单穗粒重的最优株系 (SL) 与最优杂种 (SH) 的基因型及遗传效应值是不同的。在 2 个环境中, SH 的遗传效应值都是最高的。因此, 培育 SH 将有助于挖掘单穗粒重的最大潜力。9 个 QTL 全为杂合或全为纯合均不是最佳的选择。预测得到的 SH 有近一半的 QTL 是纯合基因型。最优基因型的预测为分子标记辅助选择指明了方向。在育种中, 根据预测得到的 QTL 基因型, 采用分子标记辅助选择手段将有望获得 SH 和 SL。

References

- [1] McCouch S R, Kochert G, Yu Z H, Wang Z Y, Khush G S, Coffman W R. Molecular mapping of rice chromosomes. *Theor Appl Genet*, 1988, 76: 815-829
- [2] Saito A, Yano M, Kishimoto N, Nakagarr M, Yoshimura A, Saito K, Kuhara S, Ukai Y, Kawase M, Nagaiue T, Yoshimura S, Ideta O, Ohsawa R, Hayano Y, Iwata N, Sugiura M. Linkage map of restriction fragment length polymorphism loci in rice. *Jpn J Breed*, 1991, 41(4): 665-670
- [3] Kurata N, Moore G, Nagamura Y, Foote T, Yano M, Minobe Y, Gale M. Conservation of genome structure between rice and wheat. *Biol Technol*, 1994, 12: 276-278
- [4] Causse M A, Fulton T M, Cho Y G, Ahn S N, Chunwongse J, Wu K, Xiao J, Yu Z, Ronald P C, Harrington S E, Second G, McCouch S R, Tanksley S D. Saturated molecular map of the rice genome based on an interspecific backcross population. *Genetics*, 1994, 138: 1251-1274
- [5] Harushima Y, Yano M, Shomura A, Sato M, Shimano T, Kuboki Y, Yamanoto T, Lin S Y, Antonio B A, Parco A, Kajiya H, Huang N, Yamamoto K, Nagamura Y, Kurata N, Khush G S, Sasaki T. A high-density rice genetic linkage map with 2275 markers using a single F₂ population. *Genetics*, 1998, 148: 479-494
- [6] Zhuang J Y, Lin H X, Lu J, Qian H R, Hittalmani S, Huang N, Zheng K L. Analysis of QTL × environment interaction for yield components and plant height in rice. *Theor Appl Genet*, 1997, 95: 799-808
- [7] Li Z K. Molecular analysis of epistasis affecting complex traits. In: Paterson A H eds. *Molecular Dissection of Complex Traits*. Boca Raton, Florida: CRC Press, 1997. pp 119-130
- [8] Ali M L, Pathan M S, Zhang J, Bai G, Sarkarung S, Nguyen H T. Mapping QTLs for root traits in a recombinant inbred population from two indica ecotypes in rice. *Theor Appl Genet*, 2000, 101: 756-766
- [9] Lander E S, Botstein D. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics*, 1989, 121: 185-199
- [10] Zeng Z B. Theoretical basis of separation of multiple linked gene effects on mapping quantitative trait loci. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1993, 90: 10972-10976
- [11] Zeng Z B. Precision mapping of quantitative trait loci. *Genetics*, 1994, 136: 1457-1468
- [12] Jansen R C. Interval mapping of multiple quantitative trait loci. *Genetics*, 1993, 135: 205-211
- [13] Wang D L, Zhu J, Li Z K, Paterson A H. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL × environment interactions by mixed linear model approaches. *Theor Appl Genet*, 1999, 99: 1255-1264
- [14] Xu Y B. Global view of QTL: Rice as a model. In: Kang M S ed. *Quantitative Genetics, Genomes and Plant Breeding*. Wallingford (UK): CAB International, 2002. pp 109-134
- [15] Tanksley S D, Nelson J C. Advanced backcross QTL analysis: a method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines. *Theor Appl Genet*, 1996, 92: 191-203
- [16] Spelman R J, Bovenhuis H. Moving from QTL experimental results to the utilization of QTL in breeding programmes. *Anim Genet*, 1998, 29 (2): 77-84
- [17] Fang X-J(方宜钧), Wu W-R(吴为人). Molecular selection. *Mol Plant Breed* (分子植物育种), 2003, 1(1): 1-5 (in Chinese with English abstract)
- [18] Gao Y-M(高明用), Zhu J(朱军), Song Y-S(宋佑胜), He C-X(何慈信), Shi C-H(石春海), Xing Y-Z(邢永忠). Use of permanent F₂ population to analyze epistasis and their interaction effects with environments for QTLs controlling heading date in rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2004, 30(9): 849-854 (in Chinese with English abstract)
- [19] Yang J, Zhu J. Methods for predicting superior genotypes under multiple environments based on QTL effects. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 1268-1274
- [20] Yu S B, Li J X, Xu C G, Tan Y F, Gao Y J, Li X H, Zhang Q F, Saghai Maroof M A S. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 9226-9231
- [21] Hua J P, Xing Y Z, Xu C G, Sun X L, Yu S B, Zhang Q F. Genetic dissection of an elite rice hybrid revealed that heterozygotes are not always advantageous for performance. *Genetics*, 2002, 162: 1885-1895