

Analysis of Additive and *AE* Interaction Effects of QTLs Controlling Plant Height ,Heading Date and Panicle Number in Rice (*Oryza sativa* L.)

YUAN Ai-Ping^{1,2}, CAO Li-Yong^{1,3,*}, ZHUANG Ji-Yun¹, LI Run-Zhi², ZHENG Kang-Le¹,
ZHU Jun^{3,①}, CHENG Shi-Hua^{1,①}

(1. China National Rice Research Institute, Chinese National Center for Rice Improvement, Hangzhou 310006, China ;

2. Center for Biotechnology of Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China ;

3. Agricultural and Biotechnology College, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract : Plant height (PH) ,heading date (HD) and productive panicle number (PN) are important agronomic traits in rice. Appropriate plant height ,heading date and panicle number are prerequisites for the desired high and stable yield level in rice breeding programs. A recombinant inbred line (RIL) population consisting of 304 individuals was derived from a cross between indica varieties Zhong156 and Gumei2 ,from which a linkage map consisting of 168 RFLP ,SSLP ,RAPD and RGA markers that distribute on all the 12 rice chromosomes was constructed ,and covers 1447.9 cM of the rice genome.

The parents and 304 F₉ lines were grown in the paddy field in China National Rice Research Institute (CNRRI) ,Hangzhou , China in 2001. The experiments were carried out in two seasons followed a randomized complete block design. QTLMapper 1.01 was applied to detect QTLs and QTL × environment (QE) interaction for HD (heading data) ,PH (plant height) and PN (panicle number) and conditional mapping for PH and PN was performed as well.

A total of 15 QTLs with significant additive effects were detected ,among which 4 QTLs had significant *QE* interaction. Ten QTLs with additive × additive epistatic effects for PH ,HD and PN were detected ,among which none showed significant epistasis × environment interaction. These QTLs explained 12.12% ,1.38% and 5.00% of the total phenotypic variance for PH ,HD and PN ,respectively ,and contributions were generally lower due to the strong epistatic effects.

In conditional QTL analysis ,the numbers of QTLs showing significant additive and epistatic effects were 7 and 6 for PH ,and 3 and 3 for PN ,respectively. Among the QTLs having significant additive effects for PH ,*qPH7-2* showed both additive effects and *QE* interaction ,*qPH7-1* and *qPH10* showed *QE* interaction only ,and the remaining 4 QTLs showed additive effects only. Each of the 3 QTLs having significant additive effects for PN did not display significant *QE* interaction. No epistatic *QE* interactions was detected. In addition ,conditional QTL analysis indicated that the expression of QTLs for PH and PN may vary depending on the QTLs for HD.

Key words : quantitative trait loci (QTL) ; conditional QTL analysis ; unconditional QTL analysis ; additive effects ; AA interacted effects

收稿日期 2002 - 11 - 18 ;修回日期 2003 - 05 - 28

基金项目 浙江省重点项目(010007015) ,国家 863 计划(2001AA211081)和农业部水稻生物学重点实验室开放项目(Supported by Key program of Zhejiang Province (010007015) ,National 863 Program (2001AA211081) and Open Program of Key Laboratory of Rice Science ,Chinese Ministry of Agriculture)

作者简介 袁爱平(1976 -) ,女 ,山西太原人 ,硕士研究生 ,研究方向 水稻遗传育种

* 曹立勇与袁爱平有同等贡献

① 通讯作者. shcheng@mail.hz.zj.cn jzhu@zju.edu.cn ;Tel 0571-63370188 0571-86971444

水稻株高、抽穗期和有效穗数的 QTL 与环境的互作分析

袁爱平^{1,2}, 曹立勇^{1,3,*}, 庄杰云¹, 李润植², 郑康乐¹, 朱 军³①, 程式华¹①

(1. 中国水稻研究所, 国家水稻改良中心, 杭州 310006; 2. 山西农业大学生物工程中心, 太谷 030801; 3. 浙江大学农业与生物技术学院, 杭州 310029)

摘 要: 株高、抽穗期和有效穗数是水稻的重要农艺性状, 合适的株高、抽穗期和有效穗数对水稻的高产稳产是至关重要的。该实验应用中 156/谷梅 2 号的重组自交系(RIL)群体, 建立由 168 个 DNA 分子标记组成的遗传连锁图, 以一年两季作为不同的环境效应, 对水稻株高、抽穗期和有效穗数进行了非条件和条件 QTL 定位, 在非条件 QTL 定位中共检测到 7 个株高 QTLs, 5 个抽穗期 QTLs 和 3 个有效穗数 QTLs 和 10 对加加上位性互作位点, 条件 QTL 定位结果表明, 抽穗期这一性状对株高和有效穗数 QTLs 的表达既有抑制作用, 也有较大的贡献率。

关键词: 数量性状基因(QTL); 非条件 QTL 定位; 条件 QTL 定位; 加性效应; 上位性互作效应

中图分类号: Q943 文献标识码: A 文章编号: 0379-417X(2003)10-0899-08

水稻的许多重要农艺性状如株高和生育期等是数量性状, 受遗传多基因控制。由于它们在农业生产上的重要性和遗传上的复杂性, 许多科学研究工作者一直对该域进行研究。但由于受研究条件的限制, 没有突破性进展。随着分子标记连锁图的构建和遗传统计模型的发展, 推动了数量性状基因定位的研究, 水稻许多重要性状几乎都进行了 QTL 定位, 一些研究初步揭示了产量性状的基本遗传规律。但是, 由于物质遗传多样性, 这方面的研究还必须深入。基因型与环境的互作, 即数量性状在不同环境中的表达存在差异, 是数量遗传学、遗传育种和生物进化等学科的主要问题之一。分子标记的出现, 使得研究基因与环境的互作效应从基因型水平到单个基因水平, 许多研究者以不同年份作为不同的环境, 来比较同一个群体的 QTL 定位情况, 阐述 QTL 与环境的关系。改良株高、生育期和有效穗数这些性状将可以达到提高品种产量和抗倒的目的。QTL 在不同环境里是否稳定表达是育种工作者特别关心的, 是可否作为靶基因进行标记辅助选择的重要条件之一, 尽可能多地聚合与环境不发生互作的增效基因或 QTL 是分子育种的重要目标。本研究利用 QTL Mapper1.01 和条件遗传统计软件对重组自交系(RIL)群体的株高、有效穗数、生育期一年两季数据进行条件和非条件 QTL 定位, 探讨同一年不同季节的株高、生育期和有效穗数性状 QTL 之间及其与环境的关系。

1 材料和方法

1.1 中 156/谷梅 2 号重组自交系 RFLP 和 SSLP 分析

1995 年用高产品种中 156 与低产品种谷梅 2 号杂交, 构建重组自交系, 从 F_8 开始, 每个株系取 20 个单株苗期的叶片混合提取总 DNA, 代表 F_7 单株的基因型。RFLP 分析参照 McCouch 等^[1]的方法, 但探针标记、分子杂交和信号检测采用 ECL 检测系统(Amersham Pharmacia Biotech)。选用的限制性内切酶为 *Bam*H I、*Dra* I、*Eco*R I、*Eco*R V、*Hin*d III 和 *Xba* I。所用的 RFLP 探针, 由美国康乃尔大学 Tanksley 实验室提供。SSLP 所用的引物购自 Research Genetics 公司, PCR 反应按手册操作, 扩增产物在 2% ~ 3% 的 MetaPhor™ 琼脂糖(FMC)上电泳, 对照 SSLP 框架图谱^[2], 选择那些在双亲间显示多态、且有可能填补图谱上空白区的引物, 才用于群体的扩增, RAPD、RGA 的标记定位见 Zhuang 等^[3]。获得有多态性的 168 个 RFLP 和 SSLP 等标记, 应用 MAPMAKER/EXP3.0 构建连锁图, 重组值用 Kosambi 函数转换成遗传图距(cM), 构建了一张含 168 个 RFLP 和 SSLP 等标记的水稻分子标记连锁遗传图谱, 该图谱各标记均匀分布于全部 12 条水稻染色体上(图 1)。

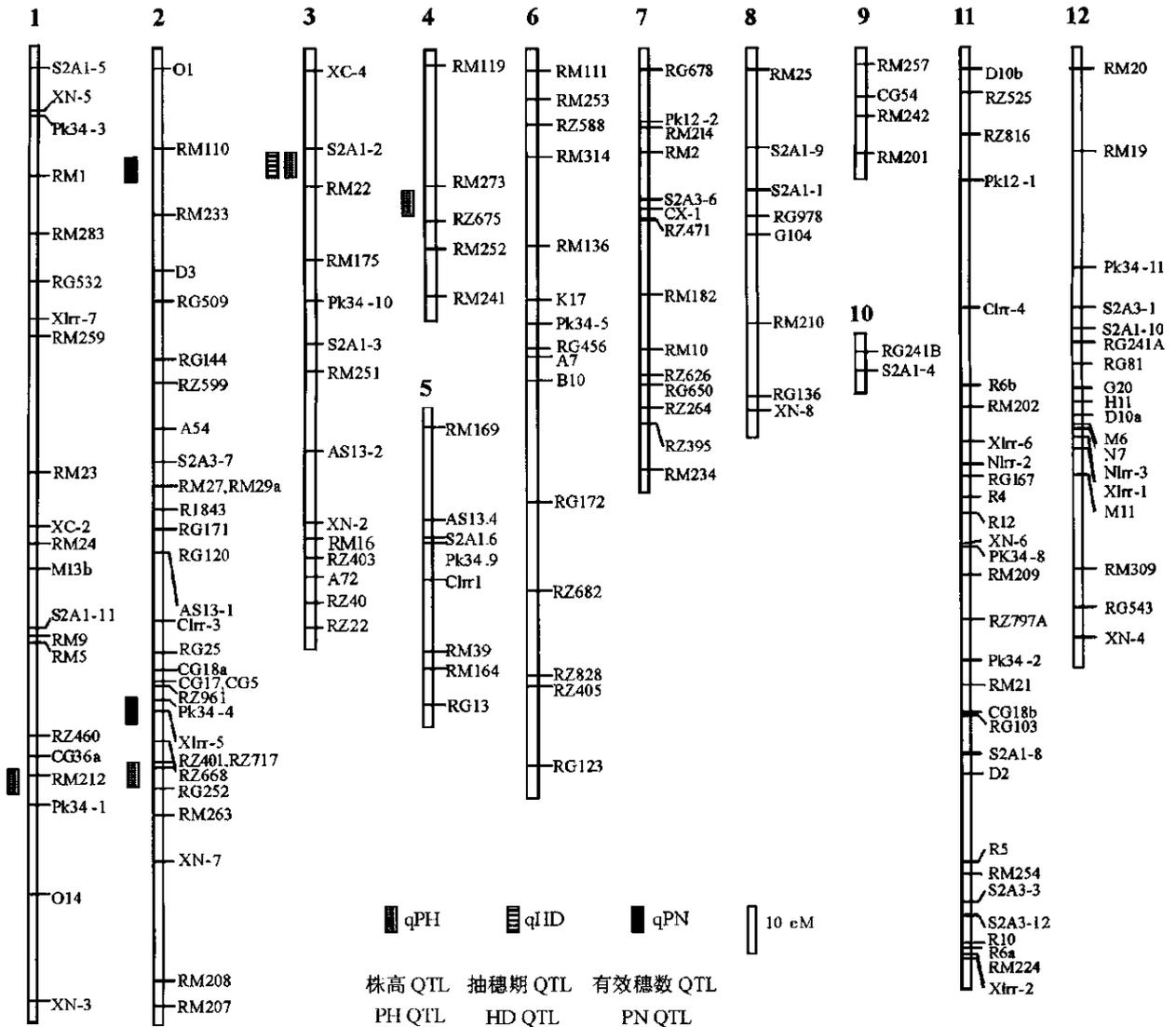


图 1 中 156 和谷梅 2 号的 RIL 群体的连锁图谱及所检测到的具有主效应的 QTLs

Fig.1 The QTL map of RIL populations of Zhong156 and Gumei2 and main effecting QTL

1.2 田间试验与数据分析

利用中 156/谷梅 2 号 304 个 F_2 重组自交系及双亲,采用 5 行区 2 重复的完全随机区组试验,于 2001 年分单季和连晚两季在杭州中国水稻研究所试验场种植实验材料,单季 5 月 15 日播种,连晚 6 月 13 日播种,均为 25 d 移栽,单本插,密度为 $16.5 \times 25 \text{ cm}^2$,成熟时,分单株收获,每小区考查中间行的 8 株单株,记载抽穗期(HD),考种株高(PH)和有效穗数(PN),以平均值作为该自交系重复内性状值,以重复间的平均值作为性状值进行 QTL 分析。

1.3 QTL 定位及互作效应分析

采用 QTL Mapper1.0^[4]和条件遗传统计软件^[5]检测控制产量性状的加性效应 QTL 和上位性 QTL,将不同季别当作环境因子处理,进行水稻株高、抽穗期、有效穗数性状的非条件 QTL 定位、上位性分析及其与环境的互作效应分析,同时对株高和有效穗数进行条件 QTL 定位分析(剔除抽穗期对株高和有效穗数的影响)。以 $LOD \geq 2.5$ 作为阈值来判断 QTL 的存在与否,加性效应 QTL 和上位性互作效应分析以 $P \leq 0.005$ 为显著水平进行检验。QTL 的命名原则遵循文献 [6]。

2 结果与分析

2.1 性状的表型与变异

衍生的 304 个中 156/谷梅 2 号 F_9 重组自交系群

体及双亲在单季及连晚两季的株高、生育期、有效穗数性状的表现,差异达显著水平,该群体的 304 个 F_9 重组自交系在两个季节下的株高、抽穗期、有效穗数性状呈正态分布,表现数量性状的特点,其偏斜度和峰值小于 1 (个别除外) 适合于进行 QTL 分析(表 1)。

表 1 中 156/谷梅 2 号重组自交系群体的性状变化
Table 1 Phenotypic behavior of Zhong156/Gumei2 RIL population

环境 Environment	亲本 Parents		RIL 群体 RIL population					
	中 156 Zhong156	谷梅 2 号 Gumei2	平均数 Mean	最大值 Max	最小值 Min	标准差 Stdev	偏斜度 Skewness	峰值 Kurtosis
单季 Single season								
株高 PH	104.15	128.34	102.86	145.00	73.00	13.41	-0.36	-0.90
抽穗期 HD	76.00	83.00	73.73	91.00	63.00	6.35	0.22	-0.51
有效穗数 PN	15.00	10.00	12.24	22.00	6.25	2.70	0.67	0.33
连晚 Late season								
株高 PH	99.14	105.23	97.89	124.00	68.00	9.33	-0.22	0.98
抽穗期 HD	65.00	74.00	64.34	97.00	52.00	7.04	0.66	1.35
有效穗数 PN	14.10	9.25	10.73	21.00	4.50	2.76	0.74	0.69

2.2 株高、抽穗期以及有效穗数性状的 QTL 和加上位性互作位点分析

用混合线性模型的 QTL 定位方法以及区间作

图法联合分析一年两季数据,对株高、抽穗期和有效穗数分别检测到 7 个、5 个和 3 个 QTL(表 2),上位性互作位点分别检测到 6 对、2 对、2 对(表 3), QTL 和互作位点在染色体上的位置见图 1。

表 2 中 156/谷梅 2 号 RIL 群体中检测到的 3 个性状的加性效应 QTLs
Table 2 QTLs of additive and QE interaction for three traits in RIL population of Zhong156 and Gumei2

性状 Trait	数量性状座位 QTL	标记区间 Marker	遗传距离 ²⁾ cM	LOD 值 LOD score	加性效应 A	贡献率 $H^2(A)$ (%)	环境互作 效应 ¹⁾ AE1	贡献率 $H^2(AE1)$ (%)
株高 PH	<i>qPH1-4</i>	<i>RM212-PK34-1</i>	4	2.69	-1.55**	1.04		
	<i>qPH2-4</i>	<i>RZ717-RG252</i>	0	7.61	-1.50**	1.28		
	<i>qPH3</i>	<i>S2A-12-RM22</i>	2	17.44	3.67**	7.71		
	<i>qPH4</i>	<i>RM273-RZ675</i>	6	6.30	1.36**	1.05		
	<i>qPH7-1</i>	<i>RG678-PK12-2</i>	0	86.90	6.21**	22.04	1.67**	3.18
	<i>qPH7-2</i>	<i>RZ626-RG650</i>	2	11.12	-2.27**	2.95		
	<i>qPH10</i>	<i>RG241B-S2A1-4</i>	0	86.90	-5.04**	14.49		
抽穗期 HD	<i>qHD3</i>	<i>S2A1-2-RM22</i>	4	44.42	1.67**	1.5		
	<i>qHD7-1</i>	<i>RG678-PK12-2</i>	0	44.42	4.41**	10.48	2.00**	4.32
	<i>qHD7-2</i>	<i>PK12-2-RM214</i>	0	64.26	5.17**	14.36	2.24**	5.42
	<i>qHD7-3</i>	<i>S2A3-6-RZ471</i>	2	4.73	1.01**	0.55		
	<i>qHD10</i>	<i>RG241B-S2A1-4</i>	4	30.88	-3.23**	5.63	-0.93**	0.46
有效穗数 PN	<i>qPN2-1</i>	<i>RM110-RM233</i>	14	4.04	-0.49**	3.25		
	<i>qPN2-3</i>	<i>RZ961-PK34-4</i>	4	5.61	0.58**	4.53		
	<i>qPN7-2</i>	<i>PK12-2-RM214</i>	2	5.84	-0.37**	1.88		

** $P \leq 0.005$ 1) AE_1 互作是单季下的处理效应,在连晚下的处理效应与其方向相反,大小一样 2) QTL 最高 LOD 值处与左侧标记的距离。

1) AE_1 represented the effect of QTL \times environment under single season, AE_2 in late season is the reverse of AE_1 , but value is the same 2) Genetic distance between the most likely positive of the putative QTL and the left-hand side marker.

表 3 Zhong156/Gumei2 RIL 群体中检测到的 3 个性状的加性 × 加性上位性互作效应
Table 3 Additive × additive epistatic effects for three traits in RIL populations of Zhong156 and Gumei2

性状	数量性状座位	标记区间	遗传距离 ¹⁾	数量性状座位	标记区间	遗传距离 ¹⁾	LOD 值	上位性效应 ²⁾	贡献率
Trait	QTL	Marker 1	cM	QTL	Marker 2	cM	LOD score	AA	H ² (AA) (%)
株高 PH	<i>qPH1-1</i>	<i>S2A1-5-XN-5</i>	2	<i>qPH2-1</i>	<i>RG509-RG144</i>	0	4.19	1.77**	1.80
	<i>qPH2-2</i>	<i>RM27-RM29a</i>	0	<i>qPH4</i>	<i>RM273-RZ6754</i>	6	6.30	-1.42**	1.15
	<i>qPH3</i>	<i>S2A1-2-RM22</i>	2	<i>qPH11-3</i>	<i>XN-6-PK34-8</i>	8	17.44	1.63**	1.52
	<i>qPH7-1</i>	<i>RG678-PK12-2</i>	0	<i>qPH10</i>	<i>RG241B-S2A1-4</i>	4	86.90	2.73**	4.27
	<i>qPH7-2</i>	<i>RZ626-RG650</i>	2	<i>qPH9</i>	<i>RM257-CG54</i>	0	11.12	1.52**	1.33
	<i>qPH8-2</i>	<i>RG978-G104</i>	3	<i>qPH11-5</i>	<i>PK34-2-RM21</i>	0	5.55	-1.90**	2.05
	抽穗期 HD	<i>qHD3</i>	<i>S2A1-2-RM22</i>	4	<i>qHD7-1</i>	<i>RG678-PK12-2</i>	0	44.42	1.30**
<i>qHD7-3</i>		<i>S2A3-6-RZ471</i>	2	<i>qHD11</i>	<i>RZ797A-PK34-2</i>	2	4.73	0.93**	0.47
有效穗数 PN	<i>qPN1</i>	<i>PK34-3-RM1</i>	0	<i>qPN2-2</i>	<i>RG120-ASI3-1</i>	0	44.42	0.44**	2.60
	<i>qPN6-1</i>	<i>RM253-RZ588</i>	4	<i>qPN7-2</i>	<i>PK12-2-RM214</i>	2	4.73	-0.42**	2.40

** $P \leq 0.005$; 1) QTL 最高 LOD 值处与左侧标记的距离 ; 2) 效应方向 : 正值亲本型 > 重组型 ; 负值重组型 > 亲本型。

1) Genetic distance between the most likely positive of the putative QTL and the left-hand side marker ; 2) direction of effect : positive value , parent type > recombinant type ; negative value , recombinant type > parent type .

2.2.1 株高、抽穗期和有效穗数的 QTL 分析

株高检测到 7 个主效应 QTLs , 分别位于第 1、2、3、4、7、10 染色体上 , 其加性效应值在 1.20 ~ 6.21 cm 之间 , 贡献率在 1.04% 和 22.04% 之间 , 共解释株高性状总变异的 62.5% 。其中有 4 个 QTLs 的增加株高的等位基因来自于母本中 156 , 另外 3 个 QTLs 的增加株高的等位基因来自于父本谷梅 2 号 ; 同时还检测到 *qPH7-1* 和环境的显著互作效应 , 其互作效应是 1.669 , 贡献率为 3.18% 。

抽穗期检测到 5 个 QTLs , 分别位于第 3、7、10 染色体上 , 其中第 7 染色体上有 3 个 QTLs , 其效应值在 1.01 ~ 5.17 d , 贡献率在 0.55% 和 14.36% 之间 , 共解释抽穗期性状总变异的 32.52% 。除第 10 染色体上的 1 个主效应 QTL 的延长抽穗期的等位基因来自于母本中 156 外 , 其余 4 个主效应 QTLs 的增加抽穗期的等位基因均来自于父本谷梅 2 号。其中 *qHD7-1*、*qHD7-2* 和 *qHD10* 与环境有显著的互作效应 , 贡献率在 0.46% 和 4.32% 之间。

共检测到 3 个有效穗数 QTLs , 分别位于第 2 和 7 染色体上 , 其贡献率在 1.88% 和 4.53% 之间 , 共解释有效穗数性状总变异的 15.3% 。位于第 2 染色体上的 *qPN2-3* 的增加有效穗数的等位基因来自于母本中 156 , 位于第 2 染色体上的 *qPN2-1* 和位于第 7 染色体上的 *qPN8* 的增加有效穗数的等位基因都来自于父本谷梅 2 号。未检测到有效穗数 QTL 和环境的互作。

2.2.2 株高、抽穗期和有效穗数的加加上位性互作效应分析

共检测到 10 对显著影响株高、抽穗期及产量构成性状的加性 × 加性上位性互作效应 , 其中 6 对影响株高 , 主要为亲本型大于重组型的上位性效应 ; 2 对影响抽穗期 , 上位性效应为亲本型大于重组型 ; 有效穗数 2 对 , 既有亲本型大于重组型又有重组型大于亲本型的上位性效应 ; 它们分别解释这些性状总变异的 12.12%、1.38%、5.00% 。在所有的上位性效应中 , 多数加性 × 加性上位性互作效应的贡献率及效应值均较小 , 在 10 对上位性互作中 , 1 对发生在 2 个 QTL 之间(称为 I 型) , 5 对发生在 1 个 QTL 和 1 个互作位点之间(称为 II 型) , 其余 4 对发生在 2 个非连锁的互作位点之间(称为 III 型) 。没有检测到上位性效应与环境的显著互作。

在所检测到的所有 QTLs 中 , 有 10 个 QTLs 既有加性效应又有上位性效应 , 其中有 5 个株高 QTLs , 3 个抽穗期 QTLs , 2 个有效穗数 QTLs ; 3 个性状的加性效应值都远远大于上位性效应值 , 说明加性效应对 3 个性状的表现起着主要的作用。

2.3 抽穗期固定时检测到的株高和有效穗数的 QTLs 结果与分析

在去除抽穗期对株高和有效穗的影响后 , 共检测到 7 个影响株高的主效应 QTLs 和 3 个影响有效穗数的主效应 QTLs , 以及 6 对影响株高、3 对影响有

效穗数的上位性 QTLs。

2.3.1 抽穗期固定时株高和有效穗数的主效应 QTL 分析

在条件 QTL 定位中,影响株高的 QTL-*qPH7-1* 和 *qPH10* 仅表现出与环境的互作,即在一定的环境下才能影响株高的表现,而在非条件 QTL 定位中,表现出加性效应,这说明抽穗期性状决定了这两个 QTL 的表达;*qPH7-2* 既表现加性效应也表现出与环境的互作效应,在非条件 QTL 定位中也表现出加性效应,这说明抽穗期性状对这个 QTL 的表达基本没有贡献;另外 4 个株高 QTLs 虽没有检测出与环境的互作,但在非条件 QTL 定位中没有检测到具有加性

效应,表明这 4 个 QTLs 的表达受到抽穗期这一性状的抑制。

在条件 QTL 定位中,影响有效穗数的 QTL-*qPN2-3* 在非条件 QTL 定位中也得到表达,说明抽穗期性状对这个单株有效穗数的 QTL 表达基本没有贡献,而 *qPN7-1*、*qPN10* 在非条件 QTL 定位中没有得到表达,表明有效穗数的这 2 个 QTL 的表达受到抽穗期这一性状的抑制,而在非条件 QTL 定位中得到表达的 *qPN2*、*qPN7-2* 在条件 QTL 定位中没有得到表达,说明抽穗期性状决定了这两个有效穗数的 QTL 表达(表 4)。

表 4 抽穗期固定时株高、有效穗数性状的加性效应及其与环境的互作效应

Table 4 QTLs with additive and/or additive × environment effects for PH, PN trait detected in RIL populations of Zhong156 and Gumei2 under conditional QTL mapping

性状 Trait	数量性状位点 QTL	标记区间 Marker	遗传距离 ²⁾ cM	LOD 值 LOD score	加性效应 A	贡献率 H ² (A) (%)	环境互作 效应 ¹⁾ AE1	贡献率 H ² (AE1) (%)
株高	<i>qPH1-2</i>	<i>RM283-RG532</i>	8	4.35	-1.39**	2.14		
PH	<i>qPH2-3</i>	<i>AS13-1-Clrr-3</i>	0	9.81	-2.07**	4.80		
	<i>qPH2-4</i>	<i>AS13-1-Clrr-3</i>	4	9.32	-2.11**	4.97		
	<i>qPH5-1</i>	<i>RM169-AS13-4</i>	0	9.81	1.35**	2.02		
	<i>qPH7-1</i>	<i>RG678-PK12-2</i>	0	8.31			1.38**	4.27
	<i>qPH7-2</i>	<i>RZ264-RZ395</i>	4	19.18	-2.62**	7.66	1.33**	3.92
	<i>qPH10</i>	<i>RG241B-S2A1-4</i>	4	13.22			-1.06*	1.26
有效穗数	<i>qPN2-3</i>	<i>RZ961-PK34-4</i>	4	7.24	0.61**	4.56		
PN	<i>qPN7-1</i>	<i>RG678-PK12-2</i>	0	7.23	-0.49**	2.87		
	<i>qPN10</i>	<i>RG241B-S2A1-4</i>	4	6.26	0.64**	4.96		

** $P \leq 0.005$; 1) AE₁ 互作是单季下的处理效应,在连晚下的处理效应与其方向相反,大小一样; 2) QTL 最高 LOD 值处与左侧标记的距离。

1) AE₁ represented the effect of QTL × environment under single season, AE₂ in late season is the reverse of AE₁, but value is the same; 2) Genetic distance between the most likely positive of the putative QTL and the left-hand side marker.

表 5 抽穗期固定时株高、有效穗数性状的加性 × 加性上位性效应及其与环境的互作效应

Table 5 QTLs with epistasis and epistasis × environment interaction effects for PH, PN trait detected in RIL populations of Zhong156 and Gumei2 under conditional QTL mapping

性状 Trait	座位 i QTLi	标记区间 Marker 1	遗传距离 ¹⁾ cM	座位 j QTLj	标记区间 Marker 2	遗传距离 ¹⁾ cM	LOD 值 LOD score	上位性效应 ²⁾ AA	贡献率 H ² (AA) %	
株高	<i>qPH1-1</i>	<i>S2A1-5-XN-5</i>	2	<i>qPH12</i>	<i>RM309-RG54</i>	4	4.52	1.67**	3.11	
	PH	<i>qPH1-3</i>	<i>Xlrr-7-RM259</i>	0	<i>qPH7-1</i>	<i>RG678-PK12-2</i>	0	8.31	-1.35**	2.04
		<i>qPH2-1</i>	<i>D3-RG509</i>	10	<i>qPH5-2</i>	<i>RM39-RM164</i>	0	5.89	-1.44**	2.31
		<i>qPH7-1</i>	<i>RG678-PK12-2</i>	0	<i>qPH10</i>	<i>RG241B-S2A1-4</i>	4	4.00	1.94**	4.20
		<i>qPH8-1</i>	<i>G104-RM210</i>	0	<i>qPH11-4</i>	<i>RZ797A-PK34-2</i>	4	4.74	-1.30**	1.90
		<i>qPH11-1</i>	<i>D10b-RZ525</i>	20	<i>qPH11-6</i>	<i>S2A1-8-D2</i>	4	4.73	-1.64**	2.98
	有效穗数	<i>qPN5-1</i>	<i>RM169-AS13-4</i>	0	<i>qPN12-1</i>	<i>H11-D10a</i>	2	4.51	-0.52**	3.26
PN	<i>qPN6-2</i>	<i>RM111-RM253</i>	2	<i>qPN7-1</i>	<i>RG678-PK12-2</i>	0	7.23	0.54**	3.48	
	<i>qPN8</i>	<i>G104-RM210</i>	0	<i>qPN11</i>	<i>CG18b-RG103</i>	8	4.32	0.57**	3.96	

** $P < 0.005$; 1) QTL 最高 LOD 值处与左侧标记的距离; 2) 效应方向: 正值亲本型 > 重组型, 负值重组型 > 亲本型。

1) Genetic distance between the most likely positive of the putative QTL and the left-hand side marker; 2) direction of effect: positive value, parent type > recombinant type; negative value, recombinant type > parent type.

2.3.2 抽穗期固定时株高和有效穗数的加加上位性效应分析

在条件 QTL 定位中共检测到 6 对影响株高和 3 对影响有效穗数的上位性互作 QTLs, 贡献率分别在 1.9% 到 4.2% 之间和 3.26% 到 3.96% 之间; 没有检测到上位性 QTL 与环境的互作效应(表 5), 在这 9 对上位性互作效应中, 只有株高 *qPH7-1* 和 *qPH10* 之间的上位性互作效应在条件 QTL 定位和非条件 QTL 定位中都得到表达, 说明这一对上位性互作效应的表达不受抽穗期性状的影响; 其余 8 对上位性互作效应在非条件 QTL 定位中都没有检测到, 表明株高和有效穗数的这 8 对上位性互作效应受到抽穗期性状的抑制。

3 讨论

3.1 多态性检测

在以往的大多数图谱构建和基因定位的研究中, 采用的是亚种间杂交群体。因为亲缘关系远, 亲本间的多态性高, 容易建立所有的连锁群。本研究采用品种间杂种, 两个亲本都是籼稻, 结果表明多态性较低。对于 RFLP 标记 412 个探针中, 只有 73 个在两亲本间显示多态性, 仅占 17.8%, 远比亚种间的多态性低^[6,7]。对于候选基因, 在 51 个探针中有 11 个在双亲间表现多态性, 占 21.6%, 这同样比亚种间的多态性低。对于 SSLP 标记, 总共使用了 260 对 SSR 引物, 其中 56 对引物在亲本间扩增出多态性带, 占 21.5%。SSR 检测多态性的能力比起亚种间的多态性而言, 也是偏低的^[8]。对于 RAPD 标记而言, 300 个十碱基引物中只有 79 个在双亲间扩增出多态性带, 多态性只有 26.3%, 也是比较低的。RGA 标记是这些标记中比较特殊的, 在全部 25 对引物中均检测到多态性, 其中的一个原因是在扩增出大量的 DNA 带的基础上, 通过分辨率很高的 PAGE 凝胶以及检测灵敏度极高的银染系统, 可以检测到 2 个碱基差异的带。从而使 RGA 标记的多态性达到百分之百^[8]。另外, 还有 44 个差异表达 cDNA 克隆应用于本群体亲本的多态性检测, 有多态的共 6 个, 多态性频率为 13.6%。其中来自 mRNA 差别显示的 cDNA 克隆有 6 个, 有多态的有 2 个, 来自 cDNA 微阵列的 cDNA 克隆有 38 个, 有多态的有 4 个。

3.2 遗传连锁图的构建

遗传连锁图的构建采用 304 个重组自交系。在总共 301 个标记中, 经过卡平方检验, 有 60 个标记 (19.9%) 异常分离, 其他 241 个标记 (80.1%) 正常分离。因此这 241 个标记用 Mapmaker 2.0^[9] 进行分析。以 LOD 值 4.0 以及最高重组值 40% 建立了 12 个连锁群。另外还有 73 个标记无法划归任何连锁群。12 个连锁群包括 46 个 RFLP 标记, 51 个 SSLP 标记, 19 个 RAPD 标记, 42 个 RGA 标记, 6 个 CG 标记和 4 个来源于 mRNA 差别显示或 cDNA 微阵列的 cDNA 克隆。

品种间的低多态性对遗传连锁图的构建显然是不利的, 例如, 仅将一个 RFLP 探针 RG241B 和另外一个 RGA 标记 S2A1-4 定位于在第 10 染色体上, 出现这种情况的原因, 主要是因为两亲本间的多态性低。因此, 我们的遗传连锁图的第 10 染色体仅含有 2 个标记, 而且第 4 和第 9 染色体的标记数也较少。本图谱上的标记在染色体上的排序与 Causse 等^[7] 和 Chen 等人^[8] 的图谱一致。我们注意到第 10 染色体的不足, 虽然不影响主基因的定位, 但对 QTL 的分析确有一定的影响, 如果该染色体上有一些影响株高、抽穗期的数量位点位于这两个标记之外, 将无法被检测出来。

3.3 株高、单株有效穗数、抽穗期的 QTL 定位

对水稻株高、有效穗数、抽穗期性状的 QTL 定位研究尽管较多但大多集中在多年多点的研究上, 而在一年两季同一地点的研究不多。

以往对抽穗期长短的遗传研究表明, 水稻抽穗期的遗传比较复杂, 抽穗期遗传受制于主效基因或微效多基因控制^[10]。有效穗数的遗传属多基因控制的性状^[11], 易受环境条件影响, 遗传率较低。

对株高的 QTLs 报道很多, 已定位的株高 QTLs 分布在水稻的所有染色体上, 且有一定数量的主效基因和多个微效基因^[12]。本研究中第 5 和第 12 染色体上没有检测到株高 QTLs, 而且在同一染色体上检测到的 QTLs 数目、位置和贡献率的大小也有所不同, 在第 7 染色体上检测到 1 个贡献率较大的主效 QTL。普遍认为株高是由质量性状基因和数量性状基因共同控制的, 并且质量性状基因对株高起着重要的作用, 进一步的假设认为主效基因和微效基因是处在同一个位点的不同的等位基因, 前人已在第

1 和第 5 染色体上定位了 3 个控制株高的主基因, 本实验采用两种 QTL 定位方法, 在第 1 染色体上都检测到了控制株高的 QTL, 从一定程度上肯定了这一假设的正确性。

本研究采用条件和非条件 QTL 定位技术定位上述 3 个性状的 QTL, 发现抽穗期这一性状对株高和单株有效穗数 QTLs 的表达既有抑制作用, 也有较大的贡献率, 这与生产实际相符。

在本研究中发现同一染色体上同一区间的 QTL 影响了不同的性状, 如位于第 7 染色体上的控制株高的主效应 *qPH7-1* 和同一染色体上控制抽穗期的主效应 *qHD7-1* 位于同一个区间, 且效应值的方向相同, 具有相同的遗传距离, 它们在两个性状中同时作为主效 QTL 和上位性 QTL 存在。只是在株高性状中 *qPH7-1* 的贡献率要大于抽穗期性状中 *qHD7-1* 的贡献率。控制株高的 *qPH8-1*、*qPH10* 和控制有效穗数的 *qPN8*、*qPN10* 分别是位于第 8 和第 10 染色体上同一个区间, 且具有相同的遗传距离, 它们同时作为上位性 QTL 存在。*qPH8-1* 和 *qPN8* 都仅表现为加性效应; *qPH10* 也仅表现为加性效应, *qPN10* 既表现加性效应又表现上位性效应。由此推测 *qPH7-1* 和 *qPN7-1*、*qPH8-1* 和 *qPN8* 可能分别是同一个基因, 且表现同样的效应; 也有可能分别是紧密连锁的两个不同的位点表现同样的效应。*qPH10* 和 *qPN10* 可能是一因多效, 也可能是紧密连锁的两个不同位点。大多数和株高、抽穗期、有效穗数相关的 QTL 分布在染色体的不同区域, 如能通过分子标记辅助选择实现有利的 QTL 的重组, 可能产生兼具矮秆、农艺综合性状优良的水稻品种。

参考文献 (References):

- [1] McCouch S R, Nelson R J, Tohme J, Zeigler R S. Mapping of blast resistance genes in rice. R S Zeigler, S A Leong and P S Teng (eds.). Rice Blast Disease, CAB International in association with International Rice Research Institute, 1994, 167 ~ 186.
- [2] Temeykh S, Park W D, Ayres N, Cartinhour S, Hauck N, Lipovich L, Cho Y G, Ishii T, McCouch S R. Mapping and genome organization of microsatellite sequences in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 698 ~ 712.
- [3] Zhuang J-Y, Ma W-B, Wu J-L, Chai R-Y, Lu J, Fan Y-Y, Jin M-Z, Hei Leung, Zheng K-L. Mapping of leaf and neck blast resistance genes with resistance gene analog, RAPD and RFLP in rice. *Euphytica*, 2002, 128: 363 ~ 370.
- [4] Wang D L, Zhu J, Li Z K, Paterson AH. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL × environment interaction by mixed linear model approaches. *Theor Appl Genet*, 1999, 99: 1255 ~ 1264.
- [5] Zhu J. Analysis of conditional genetic effects and variance components in developmental genetics. *Genetics*, 1995, 141: 1633 ~ 1639.
- [6] McCouch S R, Kochert G, Yu Z-H, Wang Z-Y, Khush G S, Coffman W R, Tanksley S D. Molecular mapping of rice chromosomes. *Theor Appl Genet*, 1988, 76: 815 ~ 829.
- [7] Causse M A, Fulton T M, Cho Y G, Ahn S N, Chunwongse J, Wu K S, Xiao J H, Yu Z H, Ronald P C, Harrington S E, Second G, McCouch S, Tanksley S D. Saturated molecular map of the rice genome based on an interspecific backcross population. *Genetics*, 1994, 138: 1251 ~ 1274.
- [8] Chen X, Temkh, Xu Y, Cho Y G, McCouch. Development of a microsatellited framework map providing genome-wide coverage in rice. *Theor Appl Genet*, 1997, 95: 553 ~ 567.
- [9] Lander E, Green P, Abrahamson J, Barlow A, Daley M, Lincoln S, Newburg L. MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic maps of experimental and natural populations. *Genomics*, 1987, 1: 174 ~ 181.
- [10] Cai Jun-mai, Zhou Yuan-chang, Li Wei-ming. Studies on the inheritance of hybrid of rice heading time. II. The inheritance of gene interaction at the time of heading. *Journal of Fujian Agricultural College*, 1988, 17(1): 1 ~ 9.
蔡俊迈, 周元昌, 李维民. 杂交水稻抽穗期遗传研究: II. 抽穗期基因互作的遗传. *福建农学院学报*, 1988, 17(1): 1 ~ 9.
- [11] Xu Jian-long, Xue Qing-zhong, Lo Lijun, Li Zhi-kang. QTL dissection of panicle number per plant and spikelet number per panicle rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Genetica Sinica*, 2001, 28(8): 752 ~ 759.
徐建龙, 薛庆中, 罗利军, 李志康. 水稻单株有效穗数和每穗粒数的 QTL 剖析. *遗传学报*, 2001, 28(8): 752 ~ 759.
- [12] Cao Gang-qiang, Zhu Jun, He Ci-xin, Gao Yong-ming, Wu Ping. QTL Analysis for Epistatic Effects and QTL × Environment Interaction Effects on Final height of Rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Genetica Sinica*, 2001, 28(2): 135 ~ 143.
曹刚强, 朱军, 何慈信, 高用明, 吴平. 水稻株高的上位性效应和 QTL × 环境互作效应的 QTL 分析. *遗传学报*, 2001, 28(2): 135 ~ 143.

(责任编辑 周素)