

水稻苗重的耐冷性动态 QTLs 定位

杨永霞, P. K. Pathak, 朱军

(浙江大学农学系, 浙江杭州 310029)

摘要: 以籼粳交组合 IR64/Azucena 产生的 105 个 DH 群体为遗传材料, 采用包括加性、上位性及其与环境互作效应的条件和非条件 QTL 定位方法, 分析了 3 叶期低温处理下苗期 5 个阶段与秧苗重量有关的 QTLs。结果表明, 在苗重发育的不同阶段, 控制苗重的 QTLs 数目, 效应大小及作用方式不同。与苗重有关的 17 个非条件 QTLs 中, 14 个检测到具有显著的加性×处理互作效应, 这些 QTLs 决定了苗重性状对环境的特异性变异。条件分析表明, 第 23~30 d(低温胁迫后第 1 周)具有各项遗传效应的基因和第 16~37 d(低温胁迫开始后的 3 周内)具有加性×处理互作效应的基因表达较为活跃。另外, 检测到 25 对上位性位点影响苗重, 尤以第 30 d 检测到的上位性位点最多, 同时也揭示了上位性的几个重要特征。

关键词: 动态基因定位; 苗重; 耐冷性; 水稻

中图分类号: S503 **文献标识码:** A

YANG Yong-xia, P. K. Pathak, ZHU Jun (*Dept. of Agronomy, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China*)

Age-specific mapping of QTLs associated with cold tolerance for seedling weight in rice (*Oryza sativa* L.). Journal of Zhejiang University (Agric. & Life Sci.), 2005, 31(2):131-138

Abstract: A doubled haploid (DH) population derived from a cross between a *japonica* male parent Azucena and a *indica* female parents IR64, was used for detecting QTLs related to seedling weight under 3-leaf cold treatment situation at five measuring stages, with additive, epistasis and their *QE* effects by unconditional and conditional mapping methods. The results showed that the numbers, the magnitude of the effects and the operation manner of the QTLs affecting seedling weight were different at different measuring stages. Of the 17 QTLs controlling seedling weight detected by unconditional mapping, 14 QTLs were found with significant additive × treatment interaction effects which determined the differential response of the seedling weight to environmental variation. Conditional QTL analysis indicated that the gene expressions were quite active at the intervals from 23th day to 30th day (a week after cold treatment) for the QTLs with various genetic effects, and the intervals from 16th day to 37th day (within three weeks from cold treatment starting) for the QTLs with additive × treatment interaction effects. In the study, with two mapping methods, there were 25 pairs of QTLs involved in epistasis for seedling weight, and most interactions were detected from 23th day to 30th day. Several important fea-

收稿日期: 2004-09-08

基金项目: 国家自然科学基金项目(39670390).

作者简介: 杨永霞(1980—), 女, 山东泰安人, 硕士研究生, 主要从事数量遗传学研究. E-mail: yyx624@sohu.com.

通讯作者: 朱军, 男, 教授, 博士生导师, 主要从事生物信息学以及数量遗传学研究. Tel: 0571-86971731; E-mail: jzhu@zju.edu.cn.

tures of epistasis were also revealed.

Key words: age-specific mapping; seedling weight; cold tolerance; rice (*Oryza sativa* L.)

水稻是一种喜温作物,对温度非常敏感^[1].在中国南方双季稻栽培区,3、4月份发生的“倒春寒”常常造成早春稻秧苗腐烂,分蘖停止,僵苗不发等,由此造成的生育期延迟对产量的影响是很大^[2].因而有必要开展水稻秧苗期的耐冷性研究.定位水稻秧苗期的耐冷性基因,可为改良水稻的耐冷性提供依据.培育能够耐低温的壮秧,防止烂秧是水稻高产的前提.水稻秧苗重量是决定是否壮秧的重要生理素质之一,在低温逆境下,秧苗越重,干物质生产、积累越多,说明秧苗的活力越大,越能忍耐低温的侵害.

水稻的耐冷性是一个动态过程^[3],传统的分析方法仅分析最终性状,不能有效地探明发育过程中基因的动态表达规律. Zhu^[4]提出的发育数量遗传模型分析方法,可有效的分析 $t-1$ 到 t 时刻的净遗传效应,结合 QTL 定位,可以对影响植株的发育数量性状进行动态 QTL 定位.目前,已经应用于水稻株高^[5]、叶挺长^[6]和干物质重^[7]等的动态 QTL 定位.

本研究采用动态基因定位分析方法,对水稻三叶期低温处理条件下的苗重进行 QTL 定位分析,旨在阐明影响秧苗重量以及与苗重耐冷性有关的 QTLs,为水稻的抗低温逆境胁迫遗传育种提供指导与选择依据.

1 材料与方法

1.1 试验材料

以籼粳交组合 IR64/Azucena 产生的 105 个 DH 群体为遗传材料,研究控制水稻苗重的 QTL 数目、位置及效应.所用的分子标记连锁图谱由 Huang^[8]提供.该图谱包括 175 个标记(含有 146 个 RFLP 标记,其它为同工酶以及 RAPD 标记等),覆盖了水稻全部 12 条染色体,全长 2005 cM,标记间平均距离为 11.5 cM,符合 QTL 定位的基本要求.

1.2 试验设计

用 105 个株系及双亲的干燥、饱满、新鲜种

子进行发芽试验.将每个株系 20 粒催芽的种子等分成 2 组,置于直径 10 cm 装有沙子的育苗盘中于正常温度(25~30 °C)下发芽 9 d. 9 d 之后,将长出的幼苗连根拔起,用水洗干净后在温室中正常温度下进行溶液培养^[9].每个塑料盘含有 10×7 个大小相同,直径为 25 mm 的孔,可以容纳 10 个 DH 株系,每个株系 7 株水稻秧苗.所有株系的营养液一起配置,并调整营养液的 pH 值在 5~5.5 之间.根据需要,每 7 d 更换一次营养液.水稻播种 16 d 后(即 3 叶期),对其中一组水稻秧苗进行白天 15 °C/夜晚 10 °C 的低温处理,处理 6 d 之后,与另一组水稻秧苗保持同样的条件置于正常温度下生长.没有经过低温处理的一组水稻秧苗作为对照.试验过程中温室里的温度保持在 22~35 °C.从水稻播种后第 16 d 开始,16~44 d 之间,每 7 d 观察并记录一次对照和冷处理的水稻秧苗重量.

1.3 统计分析方法

用 QTLMapper 1.6 统计软件^[10]检测水稻 DH 群体的 QTL 加性、加性×处理交互、加×加上位性和加×加上位性与处理交互等效应.条件定位采用 Cao 等^[5]推荐的方法进行,每个水稻秧苗性状的条件表型值运用 Zhu^[4]提出的条件遗传效应值的统计分析方法获得.采用 t 测验结合 jackknife 抽样方法对 QTL 遗传效应值进行检验,显著性水准为 $\alpha=0.005$. QTL 的命名采用 Cao 等^[5]推荐的方法.

2 结果与分析

2.1 苗重的 QTL 效应分析

2.1.1 控制苗重的非条件 QTL 的加性和加性×处理交互效应分析 各测定时期显著影响苗重的具有加性和加性×处理交互效应的非条件 QTLs 列于表 1. 共检测到 17 个与苗重有关的 QTLs,分布在除第 7 和 10 号染色体之外的 10 条染色体上.第 44 d 时检测到显著影响苗重的 QTLs 有 6 个,但只有 Sw1-3 和 Sw5-3

表 1 各测定时期苗重的非条件 QTLs 的位置和效应(加性与加性×处理互作效应)

Table 1 The locations and estimated effects (additive a and additive by treatment ae) of unconditional QTLs for seedling weight at every measuring stage g

QTL	Marker interval	Dis (cM)	16 d		23 d		30 d		37 d		44 d	
			a	ae								
Sw1-3	RG810-RG331	4	-0.022***		-0.148***	0.126***	-0.231***	0.123***	-0.543***	0.362***	-0.994***	
Sw2-1	RG544-RG171	2	0.021***									
Sw2-3	RG654-RG256	6			0.090***	-0.082***				-0.320***		
Sw3-1	RZ329-RZ892	2	0.021**	-0.014***	0.097*	-0.109***				-0.421*		
Sw3-2	RG191-RZ678	2	-0.023***	0.013*								
Sw3-5	CDO87-RG910	5			-0.088*	0.109*	-0.239***	0.193***	-0.585***	0.368*		
Sw4-1	RZ262-RG190	8									1.102**	
Sw4-2	RZ163-RZ579	0										
Sw5-3	RZ67-RZ70	0	0.018***		0.125**	-0.123*	0.262**	-0.204***	0.448***	-0.344**	0.975***	
Sw6-1	RZ398-RG213	20										-0.521*
Sw8-1	RG1-Amy3DE	0						0.165*				
Sw8-3	Amp-2-CDO99	14	0.024***		0.074***	-0.058**	0.216***					
Sw10-2	RG241-RZ625	0										
Sw11-1	CDO127-RZ638	2							-0.357*			
Sw11-2	RZ400-RG118	11										-2.156***
Sw12-1	RZ816-RG341	20									-1.245**	
Sw12-2	RG958-RG181	4										
$h^2(\Sigma a_1)$ or $h^2(\Sigma ae_1)$			52.5%	24.2%	11.8%	12.4%	7.3%	5.5%	12.1%	11.4%	22.9%	8.6%

注: ① * 表示 0.001 < 显著性水平 < 0.005; ** 表示 0.0005 < 显著性水平 < 0.001; *** 表示显著性水平 < 0.0005.

② ae 是低温逆境下的加性×处理互作效应, 适温下的加性×处理互作效应为 -ae.

③ $h^2(\Sigma a_1)$ 和 $h^2(\Sigma ae_1)$ 分别指各测定时期所有具有加性效应、加性×处理互作效应的 QTLs 解释表型变异的贡献率, 以百分比表示(%).

两个 QTLs 可以在 5 个观测时期都检测到显著的加性效应值。其中, Sw1-3 来自 IR64 的等位基因使苗重降低, 而 Sw5-3 则表现为增加苗重。其余的 QTLs 只在一个或几个时期检测到显著的效应值, 因而各测定时期显著影响苗重的非条件 QTLs 的数目和效应是不同的, 这种差异揭示了控制苗重性状的基因在不同发育阶段是选择性表达的。尤其是 Sw11-2, 第 16 d 和 44 d 该位点的加性 \times 处理互作效应值方向不同, 第 16 d 来自 IR64 的等位基因可以增加苗重, 而第 44 d 时来自 Azucena 的等位基因则可以显著增加苗重 2.156 g, 说明了同一位点的基因在不同的时期表达也可能是不同的。

由表 1 可知, 与苗重有关的 17 个非条件 QTLs 中, Sw2-1、Sw11-1 和 Sw12-1 3 个 QTLs 仅仅检测到显著的加性效应值, 这些位点的基因在不同的环境下具有相同的表达模式; 另外 14 个 QTLs 检测到具有显著的加性 \times 处理互作效应, 这些 QTLs 决定了苗重性状对环境的特异性变异。在不同的时期, 具有各项效应的 QTLs 的数目、效应大小及在各个时期对苗重性状的贡献率是不同的。从表 1 可以看出, 第 23 d(低温胁迫结束时)、30 d(低温胁迫后第 1 周)、37 d(低温胁迫后第 2 周)检测到具有加性 \times 处理互作效应的 QTLs 的数目较多, 这些效应的贡献率与该时期的加性效应的贡献率基本持平, 且所有具有加性和加性 \times 处理互作效应的 QTLs 两种效应值都相反, 说明与苗重有关的基因对温度变化是相当敏感的, 这也是低温胁迫后表型值变化的主要原因; 第 16 d(低温胁迫前)和 44 d(低温胁迫后第 3 周), 苗重的发育则以加性效应的贡献比较大。随着苗重的发育, 具有加性和加性 \times 处理互作效应的 QTLs 总的贡献率在第 16 d 和第 44 d 较大, 第 23 d 和第 37 d 次之, 第 30 d 最小。这说明, 随机残差(包括环境误差、抽样误差和其它的遗传效应)对苗重的影响在低温胁迫后 1 周(第 23~30 d)是最大的, 第 16 d 检测到具有加性 \times 处理互作效应的 QTLs 主要是由抽样误差造成的。

2.1.2 控制苗重的条件 QTL 的加性和加性 \times 处理互作效应分析 运用条件 QTL 定位方法, 检测到 14 个与苗重有关的条件 QTLs

(见表 2), 说明在性状发育过程中存在许多新的基因表达效应影响苗重的发育。但是, 不同时期影响苗重的条件 QTLs 的数目、效应大小及作用方式不尽相同。从表 2 可知, 从播种到第 16 d(低温胁迫前), 新的基因表达效应以加性效应为主; 第 16~23 d(低温胁迫中)和第 23~30 d(低温胁迫后第 1 周)以低温胁迫诱导产生的加性 \times 处理互作效应为主, 这 2 个时期检测到的条件 QTLs 的数目也较多, 尤其是低温胁迫后第 1 周, 条件加性 \times 处理互作效应贡献率达 55.9%; 第 30~37 d(低温胁迫后第 2 周)只检测到 3 个条件 QTLs(Sw2-1, Sw2-2 和 Sw3-3), 但是效应值相对较大, 新的基因表达效应也是以加性 \times 处理互作效应为主; 第 37~44 d 则只检测到 1 个条件 QTLs(Sw2-1)。这说明, 从低温胁迫开始到胁迫后 2 周, 存在较多新的加性 \times 处理互作效应影响苗重的发育。条件 QTL 定位方法为更深入地了解苗重性状的逆境反应作用机理提供了一个有力的工具。

另外, 从播种到第 16 d, 检测到 Sw2-1 具有正的条件加性效应值, 而第 23~30 d 和第 30~37 d 检测到负的条件加性效应值, 后期效应相反的基因表达抵消了前期该位点的基因表达效应, 因而非条件方法只在第 16 d 检测到显著的加性效应值, 条件 QTLs 的定位解释了在不同的发育阶段影响苗重的非条件 QTLs 的变化原因。此外, 本研究中 7 个 QTLs(Sw2-2、Sw3-3、Sw7-1 Sw8-2、Sw9-2、Sw9-3 和 Sw11-3), 仅被条件方法检测到, 说明了在非条件方法能够检测到显著的效应值之前, 基因其实已经开始表达, 而条件方法可以灵敏地检测到这些新基因表达效应。

2.1.3 控制苗重的 QTL 加 \times 加上位性以及加 \times 加上位性与处理互作效应分析 条件和非条件 QTL 定位方法共检测到 25 对与苗重有关的上位性互作位点(表 3)。在不同发育时期, 具有上位性互作效应的 QTLs 数目也不尽相同。由表 3 可知, 低温胁迫后第 1 周(第 23~30 d)检测到的上位性互作最多; 第 16 d 和 44 d 的上位性互作次之, 第 23 d 和 37 d 最少。25 对上位性互作位点中, 有 15 对具有显著加 \times 加上位性与处理互作效应, 说明与苗重有关的上位性互作

表 2 各测定时期苗重的条件 QTLs 的位置和效应(加性与加性×处理互作效应)

QTL	Marker interval	Dis (cM)	16 d initial		23 d 16 d		30 d 23 d		37 d 30 d		44 d 37 d	
			a	ae	a	ae	a	ae	a	ae	a	ae
Sw1-3	RG810-RG331	4	-0.026**			0.080**						
Sw2-1	RG544-RG171	2	0.015**	-0.037***								
Sw2-2	RZ58-CDO686	10					0.053***	-0.052**	0.092*	-0.106***		-0.184*
Sw3-1	RZ329-RZ892	2	0.026**									
Sw3-2	RG191-RZ678	2	-0.025**									
Sw3-3	pRD10A-RZ403	0								-0.095***	0.103***	
Sw5-3	RZ67-RZ70	0	0.020***			-0.058***						
Sw7-1	RG769-RZ488	16					0.064***	-0.054***				
Sw8-2	Amy3DE-RZ66	4								-0.078***		
Sw8-3	Amp-2-CDO99	14	0.014*		0.032***	-0.054***						
Sw9-2	RZ12-RG667	6					0.049***	-0.040*				
Sw9-3	RZ792-RZ404	0										
Sw10-2	RG241-RZ625	0			-0.030*							
Sw11-3	Adh1-RG1094	10					-0.052***	0.039*				
$h^2(\sum a_{(i-1)})$ or $h^2(\sum ae_{(i-1)})$			52.0%	7.7%	0.6%	4.6%	19.5%	55.9%	15.8%	33.7%	2.4%	

注:①*表示 0.001 < 显著性水平 < 0.005; **表示 0.0005 < 显著性水平 < 0.001; ***表示显著性水平 < 0.0005.

②ae 是低温逆境下的加性×处理互作效应, 适温下的加性×处理互作效应为 -ae.

③ $h^2(\sum a_{(i-1)})$ 和 $h^2(\sum ae_{(i-1)})$ 分别指各测定时期所有具有条件加性效应、加性×处理互作效应的 QTLs 解释表型变异的贡献率, 以百分比表示(%).

同样受不同温度变化影响. 另外, 有 13 对互作位点可以用条件方法检测到, 说明许多上位性互作仅存在一段时间, 但是对最终性状的建成作用却不容忽视. 表中效应值为正值, 说明参与上位性的两个 QTLs 增效等位基因来自相同的亲本; 效应值为负值, 说明参与上位性的两个 QTLs 增效等位基因分别来自 IR64 和 Azucena.

本研究发现, 相当一部分没有加性效应的 QTLs 却参与了上位性的形成, 所有包含在苗重上位性互作中的 30 个 QTLs 中, 有 42% 的位点不具有显著的加性和(或)加性×处理互作效应, 这些基因座位可能通过修饰其它基因座位而起作用. 尤其是 Sw7-4 和 Sw10-3, 虽然这

两个 QTLs 都不具有加性以及加性×处理互作效应, 但是它们的加×加上位性与处理互作效应值却高达 -1.411, 可解释 7.7% 的表型变异. 而对 Sw11-3 和 Sw11-1 来说, 这两个 QTLs 都存在显著的加性或加性×处理互作效应, 但是其效应值都很小, 其加×加上位性效应值却可以达到 -1.529. 此外, 一个 QTL 与多个 QTLs 在同一时期或不同时期可能存在互作, 如 Sw1-1 与 Sw1-2 和 Sw12-1 在第 30 d 都存在互作; 而 Sw12-2 与 Sw5-3 在第 16 d, 与 Sw5-1 在第 30 d 同时存在互作. 这些都说明上位性是数量性状的重要遗传组成部分, 其作用方式也是多种多样的.

表 3 各测定时期苗重 QTL 的加×加上位性效应及其加×加上位性与处理互作效应

Table 3 The QTL locations and estimated effects (epistasis *aa* and epistasis by treatment *aae*) for seedling weight at every measuring stage

天数/d	QTL _i	QTL _j	<i>aa</i> effect		<i>aae</i> effect		$h^2(\Sigma aa_1)/h^2(\Sigma aae_1)$	$h^2(\Sigma aa_{(t t-1)})/h^2(\Sigma aae_{(t t-1)})$
			<i>t</i>	<i>t t-1</i>	<i>t</i>	<i>t t-1</i>		
16	Sw2-3#	Sw4-1#	0.011*				9.32/9.51	11.3/0.00
	Sw3-2#	Sw3-1#		-0.018*				
	Sw4-2#	Sw10-1	-0.013***					
	Sw6-1#	Sw3-5#		-0.012*				
	Sw10-2#	Sw3-3#			-0.009*			
	Sw12-2#	Sw5-3#	0.011*	0.013*	0.009*			
23	Sw2-1#	Sw1-3#			0.167***	-0.078***	0.00/0.45	0.00/0.37
	Sw6-3	Sw2-3#			0.107***			
30	Sw1-1	Sw1-2		-0.088*		0.072*	4.59/3.92	29.3/59.1
	Sw1-1	Sw12-1#	-0.192***		0.150***			
	Sw2-3#	Sw2-2#	0.113*					
	Sw3-2#	Sw7-2		-0.051***		0.052***		
	Sw3-4	Sw6-4				0.051*		
	Sw6-1#	Sw3-5#	-0.148***		0.109***			
	Sw7-1#	Sw7-3		0.043*				
	Sw7-4	Sw6-2		0.054***		-0.046**		
	Sw9-1	Sw3-5#		-0.056***		0.064**		
	Sw8-1#	Sw7-2	0.154*					
	Sw11-3#	Sw2-2#		0.044**		-0.048*		
	Sw12-2#	Sw5-1	0.179***		-0.123*			
37	Sw2-1#	Sw11-1#	-0.495***		0.370***		3.06/3.72	0.00/0.00
44	Sw5-2	Sw1-2		-0.317***			17.6/7.11	15.2/2.9
	Sw7-4	Sw10-3	-0.819*		-1.411***			
	Sw9-2#	Sw2-1#		-0.338***				
	Sw11-3#	Sw11-1#	-1.529**					

注: ①#表示此 QTL 同时检测到加性和/或加性×处理互作效应.

② $h^2(\Sigma aa_1)$ 、 $h^2(\Sigma aae_1)$ 、 $h^2(\Sigma aa_{(t|t-1)})$ 、 $h^2(\Sigma aae_{(t|t-1)})$ 分别指各测定时期所有具有非条件和条件加×加上位效应以及加×加上位性和处理互作效应的 QTLs 解释表型变异的贡献率, 以百分比表示(%).

2.1.4 各测定时期影响苗重的 QTL 各项遗传效应的总和分析 各测定时期 DH 群体冷处理和对照表型值的差值和影响苗重的 QTL 各项遗传效应的绝对值累加总和列于表 4. 表中 $\Sigma|a_1|$ 、 $\Sigma|aa_1|$ 、 $\Sigma|ae_1|$ 和 $\Sigma|aae_1|$ 分别是苗重从初始时刻到 t 时刻的理想极端表型(累积了所有增效或减效基因)个体的加性效应、加 \times 加上位性效应、加性 \times 处理互作效应和加 \times 加上位性与处理互作效应的累加值. 从表 4 可知, 随着时间的推进, 除了加 \times 加上位性外, 这些效应值都是逐渐增大的, 这是作物在发育进程中表型值能够不断增大的重要原因. 其中具有加性和加 \times 加上位性效应的 QTLs, 其基因表达

模式在不同环境下是相同的, 而具有 QE 互作效应的 QTLs 决定了对环境的特异性变异, 因此, $\Sigma|ae_1|$ 和 $\Sigma|aae_1|$ 可以揭示在逆境胁迫下作物改良的潜力. 本研究中, 低温胁迫后, 冷处理与对照在第 23 d、30、37 和 40 d 的表型值差异分别为 -1.33、-3.13、-4.82 和 -6.36g, 而累积了所有增效基因($\Sigma|ae_1| + \Sigma|aae_1|$)的理想极端表型个体在各时间段内能够分别增加表型值 0.88、1.07、2.19 和 4.09 g, 由此说明, 若将所有的增效基因聚合在一个株系中, 在育种中有望培育出低温胁迫后表型值与适温差异不大, 且耐冷性较强的品种.

表 4 各测定时期 DH 群体冷处理和对照表型值的差值和各项 QTLs 效应的绝对值累加总和

Table 4 The phenotype means of cold treatment minus the CK for DH population and the sum of absolute value for genetic effects of QTLs at every measuring stage

天数/d	Cold-CK	$\Sigma a_1 $	$\Sigma aa_1 $	$\Sigma ae_1 $	$\Sigma aae_1 $	$\Sigma a_{(t t-1)} $	$\Sigma aa_{(t t-1)} $	$\Sigma ae_{(t t-1)} $	$\Sigma aae_{(t t-1)} $
16	0	0.129	0.035	0.092	0.018	0.126	0.043	0.037	0
23	-1.33	0.622	0	0.607	0.274	0.062	0	0.226	0.078
30	-3.13	0.948	0.786	0.685	0.382	0.218	0.336	0.319	0.333
37	-4.82	1.933	0.495	1.815	0.37	0.265	0	0.209	0
44	-6.36	4.316	2.348	2.677	1.411	0.184	0.755	0	0

表 4 中 $\Sigma|a_{(t|t-1)}|$ 、 $\Sigma|aa_{(t|t-1)}|$ 、 $\Sigma|ae_{(t|t-1)}|$ 和 $\Sigma|aae_{(t|t-1)}|$ 分别是 $t-1$ 到 t 时刻内所有 QTL 表达的净加性效应、净加 \times 加上位性效应、净加性 \times 处理互作效应和净加 \times 加上位性与处理互作效应的累加值. 由表 4 可知, 低温胁迫后第 1 周即第 23~30 d 的各种基因表达净效应都较大; 低温胁迫过程中即第 16~23 d 的净加性 \times 处理互作效应、低温胁迫后第 2 周即第 30~37 d 的净加性和加性 \times 处理互作效应也较大, 而低温胁迫后第 3 周即 37~44 d 因为存在上位性效应较大的位点, 因而具有较大的净加 \times 加上位性效应. 从条件 QTLs 的数目和条件效应值在苗重不同测定时期的动态变化可以看出, 低温胁迫后第 1 周(第 23~30 d)具有各种遗传效应的基因, 以及低温胁迫开始后的 3 周内(第 16~37 d)具有加性 \times 处理互作效应的基因表达都很活跃, 这同时也揭示了低温胁迫后各个观测时期表型值变化的内在原因.

3 讨论

低温冷害是稻作生产中的一个突出问题, 低温常使水稻生长发育延迟, 育性降低, 甚至植株死亡. 研究表明^[11,12], 作物在遇到低温逆境时, 体内会发生许多代谢变化, 以此来适应、修复或抵御低温造成的伤害, 这个过程会诱导产生很多基因^[13], 这可能是本研究中检测到很多 QE 互作的原因. 并且一部分基因表现为低温处理后使苗重降低的同时, 另外一些基因可能表现为抵御低温的影响. 但是, 增效等位基因往往分布在不同的亲本中, 因而若通过分子生物学技术将这些增效等位基因聚合在一个材料中, 就有可能培育出期望的耐冷性品种. 本研究对苗重的定位分析为此提供了重要的指导依据.

现代发育遗传研究表明, 控制复杂性状的

基因在不同的发育时间段内是按一定的时空秩序有选择地表达的^[14,15]。因此基于最终数量性状表型值进行静态 QTL 分析的方法不能充分反映发育过程中基因的真实作用方式,因而也就不能精确、完整地定位影响植株性状的所有 QTLs。本研究关于苗重的发育遗传研究就表明在苗重发育的不同阶段,控制苗重的 QTLs 的数目,效应大小及作用方式是不同的。Zhu^[4]提出的发育遗传研究的条件遗传效应分析方法,对深入地了解单个数量性状基因座位(QTL)在性状发育过程中的基因表达行为模式,明晰性状在不同时期对冷害的反应作用机理提供了一个有效的分析工具。对苗重的条件分析表明,不同时期影响苗重的基因表达,其活跃程度是不同的,受低温胁迫的影响,胁迫开始后3周之内具有加性×处理互作效应的基因表达比较活跃。本研究对苗重的发育 QTL 定位结果,对于改进分子标记辅助选择策略以及改良作物的耐冷性具有重要的指导意义。

本研究同时也说明上位性是数量性状的重要遗传组成部分,在不同的时期具有上位性互作的数目及效应也是不同的。通过对影响苗重的上位性效应进行分析,揭示了上位性的几个重要特点。并且,许多只能用条件方法检测到的上位性互作,可能只存在很短的一段时间,但是对最终性状的建成却起着很重要的作用。忽略上位性效应的分析会对结果造成很大的偏差。此外,上位性互作同样是受不同的环境条件影响的,不同的温度下,参与上位性的 QTL 数目及效应也不尽相同。

References:

- [1] Yoshida S. Fundamentals of rice crop science. IRRI, Los Banos, Philippines, 1981:55-89
- [2] XIONG Zhen-min, ZHU Xu-dong, SHAO Da-fu, *et al* (熊振民,朱旭东,邵达夫,等). The study on early testing technology for rice cold tolerance[J]. *Journal of Zhejiang Agr. Sci*(浙江农业科学), 1984, 6: 276. (in Chinese)
- [3] Qian Q, Zeng D L, He P, *et al*. QTL analysis of the rice seedling cold tolerance in a double haploid population derived from anther culture of a hybrid between *indica* and *japonica* rice[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2000, 45(5): 448-453.
- [4] Zhu J. Analysis of conditional genetic effects and variance components in developmental genetics[J]. *Genet*, 1995, 141: 1633-1639.
- [5] Cao G Q, Zhu J, He C X, *et al*. Impact of epistasis and QTL×environment interaction on the developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor. Appl. Genet*, 2001, 103: 153-160.
- [6] HE Ci-xin, ZHU Jun, YAN Ju-qiang, *et al*(何慈信,朱军,严菊强,等). QTL mapping for developmental behavior of leaf sheath height in rice[J]. *Chinese J Rice SCI*(中国水稻科学), 2000, 14(4): 193-198. (in Chinese)
- [7] HE Ci-xin, ZHU Jun, YAN Ju-qiang, *et al*(何慈信,朱军,严菊强,等). QTL mapping for developmental behavior of panicle dry weight in rice[J]. *Chinese J Agr. SCI*. (中国农业科学), 2000, 33(1): 1-9. (in Chinese)
- [8] Huang N, Parco A, Mew T, *et al*. RFLP mapping of Isozymes, RAPD and QTLs for grain shape, brown plant hopper resistance in a doubled haploid rice population[J]. *Molecular Breeding*, 1997, 3: 105-113.
- [9] Yoshida S D, Forno A, Lock J H, *et al*. *A Laboratory Manual for the Physiological Studies of Rice*[M]. International Rice Research Institute, Manila, Philippines, 1976: 20-125.
- [10] Wang D L, Zhu J, Li Z K, *et al*. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL×environment interactions by mixed linear model approaches [J]. *Theor. Appl. Genet*, 1999, 99: 1255-1264.
- [11] Bohnert H J, Nelson D E, Jensen R G. Adaptation to environmental stresses[J]. *Plant Cell*, 1995, 7: 1099-1111.
- [12] Browse J, Xin Z. Temperature sensing and cold acclimation[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4: 241-246.
- [13] Chen T H, Murata N. Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2002, 5: 250-257.
- [14] Stewart A D, Hunt D M. *The Genetic basis of development*[M]. Blackie, Glasgow and London, 1982, 81-179.
- [15] Atchley W R, Zhu J. Developmental Quantitative Genetics, Conditional Epigenetic Variability and growth in mice[J]. *Genet*, 1997, 147: 765-776.