

利用染色体片段置换系群体检测水稻叶片形态 QTL

周丽慧 赵春芳 赵凌 张亚东 朱镇 陈涛 赵庆勇 姚姝 于新 王才林*

(江苏省农业科学院 粮食作物研究所/江苏省优质水稻工程技术研究中心/国家水稻改良中心南京分中心, 江苏 南京 210014; * 通讯联系人, E-mail: clwang@jaas.ac.cn)

QTL Detection for Leaf Morphology of Rice Using Chromosome Segment Substitution Lines

ZHOU Li-hui, ZHAO Chun-fang, ZHAO Ling, ZHANG Ya-dong, ZHU Zhen, CHEN Tao, ZHAO Qing-yong, YAO Shu, YU Xin, WANG Cai-lin*

(*Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/Jiangsu High Quality Rice Research & Development Center/Nanjing Branch of China National Center for Rice Improvement, Nanjing 210014, China; * Corresponding author, E-mail: clwang@jaas.ac.cn*)

ZHOU Lihui, ZHAO Chunfang, ZHAO Ling, et al. QTL detection for leaf morphology of rice using chromosome segment substitution lines. *Chin J Rice Sci*, 2013, 27(1): 26-34.

Abstract: The morphological characteristic is one of profitable targets in rice promotion of plant type and yield. A population of chromosome segment substitution lines (CSSLs) derived from backcross between indica recipient 9311 and japonica donar Nipponbare was employed to map quantitative trait loci for the top three leaf size (i. e., leaf length, width and area) and main panicle yield (i. e., spikelet number of main panicle, 1000-grain weight of main panicle, seed setting rate of main panicle, main panicle weight), and analyzed their correlation between leaf and yield traits. Correlation analysis revealed that there were significant correlation among traits of leaf size in CSSLs population. Traits of leaf morphology were significantly positively correlated with main panicle weight. Most of traits of leaf morphology had no correlation with seed setting rate, 1000-grain weight. A total of 20 QTLs for the top three leaf size were located at 10 regions on 7 chromosomes except for chromosomes 2, 7, 8, 10 and 12 in two years, with explained phenotypic variations ranging from 3.82% to 14.61% and that of six ones were above 10%. Various QTLs were distributed in cluster, and three QTLs were detected in both two years. Furthermore, eight QTLs were novel QTL, comparing with the other mapping results. A total of 16 QTLs for the traits of main panicle yield were detected at 13 regions on 7 chromosomes of 1, 2, 3, 5, 7, 8 and 10 in two years, and 5 regions were in common with QTLs of leaf morphology and yield.

Key words: rice; chromosome segment substitution lines; quantitative trait loci; leaf morphology; yield; main panicle

周丽慧, 赵春芳, 赵凌, 等. 利用染色体片段置换系群体检测水稻叶片形态 QTL. *中国水稻科学*, 2013, 27(1): 26-34.

摘要: 水稻叶片的形态改良是水稻株型育种和产量育种的重要目标之一。以 9311/日本晴染色体片段置换系(CSSLs)群体为材料,定位了上 3 叶叶片长、宽、叶面积共 9 个性状 QTL,分析了叶片性状与产量性状之间的相关性,同时定位了主穗重及产量构成因素(颖花数、千粒重、结实率)相关 QTL。结果表明,CSSLs 群体的叶片性状之间存在显著或极显著相关性;叶片性状与主穗重呈显著或极显著正相关,与主穗颖花数呈极显著正相关;叶片形态多数性状与结实率、千粒重没有显著相关性。两年共定位到 20 个叶片性状 QTL,分布于第 1、3、4、5、6、9、11 共 7 条染色体的 10 个区间,贡献率为 3.82%~14.61%,其中贡献率大于 10% 有 6 个,多个 QTL 成簇分布在相同区间,3 个 QTL 在两年间重复检测到,8 个 QTL 为前人未报道的新位点。两年共检测到 16 个与控制主穗产量相关的 QTL,分布于第 1、2、3、5、7、8、10 共 7 条染色体 13 个区间,其中有 7 个主穗产量相关 QTL 所在 5 个区间与叶片形态 14 个 QTL 所在区间一致。

关键词: 水稻; 染色体片段置换系; 数量性状基因座; 叶片形态; 产量; 主穗

中图分类号: Q943.2; S511.034

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2013)01-0026-09

水稻理想株型的塑造是超高产育种主要途径之一^[1],叶片作为绿色植物进行光合作用的主要器官,其产生的光合产物占植物内总物质的 90%~95%^[2]。叶片的大小是水稻理想株型的重要组成部分

分,特别是上 3 叶(包括剑叶、倒 2 叶和倒 3 叶),有人称它们为“高效叶面积叶”^[3],它们是构成水稻后期冠层结构绿色叶面积的主要部分,其形态性状直接影响群体的叶面积指数和受光效率,从而影响产

量及品质。有研究表明,水稻籽粒中 80% 以上碳水化合物来自上 3 叶的合成,50% 以上的碳水化合物来自剑叶的光合作用^[4],水稻叶片形态的改良是水稻株型育种与产量育种的重要目标之一。

有研究者通过与水稻叶片形态有关的突变体,定位和克隆了数个叶形相关基因^[5-7],但相关基因所造成的叶片形态的改变往往伴随着其他性状的极端表型,如植株明显矮化、叶序紊乱、花序或根异常等。虽然从自然品种或资源中发现了不少与上 3 叶叶片形态相关的 QTL^[4, 8-16],但真正可利用的 QTL 却很少。其原因可能与许多因素如定位群体不同,QTL 效应甚微弱,环境稳定性较差,不利基因连锁等有关。

染色体片段置换系群体由于其背景相对一致,前景为少量或单一片段,被认为是进行 QTL 定位的最理想群体。水稻功能叶片是光合作用的主要源性状,穗部产量及其相关性状则是主要的库性状,本研究利用分别以粳、籼测序品种扬稻 6 号(9311)与日本晴为受体与供体所构建的染色体片段置换系(CSSLs)群体,通过 QTL 定位研究源与库的遗传关系,以期为叶片形态性状和穗部产量性状的改良乃至株型育种和超高产育种提供新的基因资源,对培育库源关系协调的高产品种提供一定的指导作用。

1 材料与方法

1.1 供试材料

受体亲本粳稻品种 9311 及其为背景、籼稻品种日本晴为供体构建 CSSLs,CSSLs 的构建过程见文献^[17]。为了克服部分区间片段未覆盖或者部分区间片段长度较大等缺点,在 Zhu 等^[17]创建的 CSSLs 群体的基础上从保存的 BC₄F₁ 材料中检测到背景一致而部分覆盖区段不同的系自交选取纯系,选取 BC₄F₂ 纯合系中片段长度过大的材料与轮回亲本杂交获得 F₁,从中挑选片段小的系自交选取纯系,获得 24 个新增系,加上 Zhu 等^[17]获得的系共 119 个系。置换片段总长度(去除重叠片段)为 1202 cM,占染色体总长度的 78.6%。

1.2 田间种植与性状调查

分别于 2009 年与 2010 年夏季在江苏省农业科学院种植 CSSLs 群体及其亲本,所有材料每年 5 月至 11 月种植于院内试验田中,随机区组设计,2 个重复,每小区种植 3 行,每行 10 株,单本栽插,株、行距分别为 26.6 cm、33.3 cm,正常田间管理。

齐穗后调查每个小区中间 5 株主穗叶片相关性

状,包括上 3 叶叶片长、宽,计算叶面积(长度与宽度的乘积);成熟后每个小区取中间 5 株,自然晾干后调查主穗产量等性状,包括主穗重、主穗颖花数(或称主穗小穗数)、千粒重、结实率。2009 年和 2010 年均对叶片各性状,主穗产量等性状进行调查,方法参考 Li 等^[4]。

1.3 数据分析与 QTL 定位

采用 SPSS 17.0 软件进行性状相关分析、差异性比较等;采用 Wang 等^[18]的 RSTEP-LRT 方法,利用其开发的软件 QTL IciMapping 3.1 (LOD 值为 2.0),将分子标记检测的结果和两年田间性状的调查值相结合,对 CSSLs 群体各株系进行全基因组范围内上 3 叶形态性状及主穗重及构成因素 QTL 分析,QTL 的命名遵循 McCouch 等^[19]的原则。

2 结果与分析

2.1 叶片形态的表型变异

双亲及 CSSLs 群体叶片表型及性状参数分布如表 1、图 1 所示。2009 年和 2010 年绝大部分性状在双亲之间呈现显著或极显著差异,年度间表现较为稳定。所有考查性状在 CSSLs 群体中呈连续分布,各株系出现明显的超亲分离现象,表现出较大幅度的变异,CSSLs 各株系均值及变异系数(略)等在年度间的表现较为稳定。表明上 3 叶大小属于多基因控制的数量性状,且性状表现稳定。

2.2 叶片形态各性状间的相关分析

从表 2 中列出的 CSSLs 群体上 3 叶各性状之间的相关系数可知,两年的相关分析结果接近,表明上 3 叶各性状遗传较为稳定。结果表明:1) 相同叶位的叶片长度与对应叶面积呈极显著正相关,与叶片宽度不一定呈显著相关;相同叶位叶片宽度与对应叶面积呈极显著正相关,符合叶片各性状之间的一般规律。如剑叶长度与剑叶叶面积、剑叶宽度与叶面积呈极显著正相关,其余叶位叶片情况类似。叶片宽度与长度有的呈极显著或显著正相关,但也有不同的情况,如 2009 年倒 2 叶、倒 3 叶的叶片长度与宽度。2) 不同叶位叶片长度之间呈极显著正相关,叶片宽度之间呈极显著正相关,叶面积情况类似,说明叶片同一类性状之间存在相关性。如剑叶、倒 2 叶、倒 3 叶长度之间呈极显著正相关。同样地,上 3 叶宽度之间、叶面积之间情况类似。3) 不同叶位不同类别性状之间,有的呈显著或极显著相关关系,如剑叶宽与倒 2 叶叶面积等;但也有部分性状之

表 1 上 3 叶叶片大小在双亲间差异显著性分析

Table 1. Difference of leaf morphology of the top three leaves between 9311 and Nipponbare.

叶片性状 Trait	2009		2010	
	9311	日本晴 Nipponbare	9311	日本晴 Nipponbare
剑叶长 Flag leaf length/cm	31.43±4.09	32.03±3.47 ^{NS}	25.26±4.05	31.60±5.23 ^{**}
剑叶宽 Flag leaf width/cm	2.32±0.09	1.49±0.07 ^{**}	2.06±0.14	1.42±0.06 ^{**}
剑叶叶面积 Flag leaf area/cm ²	73.11±10.24	47.62±5.61 ^{**}	52.39±11.8	44.92±7.14 ^{NS}
倒 2 叶长 Length of the 2nd leaf from the top/cm	42.39±4.87	43.98±3.42 ^{NS}	37.12±5.39	46.03±4.49 [*]
倒 2 叶宽 Width of the 2nd leaf from the top/cm	2.28±0.15	1.19±0.06 ^{**}	2.04±0.07	1.12±0.05 ^{**}
倒 2 叶叶面积 Area of the 2nd leaf from the top/cm ²	96.72±14.20	52.23±4.60 ^{**}	75.79±11.79	51.84±6.95 ^{**}
倒 3 叶长 Length of the 3rd leaf from the top/cm	53.02±4.67	47.56±1.64 ^{**}	49.93±7.12	41.99±3.92 ^{**}
倒 3 叶宽 Width of the 3rd leaf from the top/cm	1.97±0.11	1.09±0.07 ^{**}	1.85±0.07	1.09±0.10 ^{**}
倒 3 叶叶面积 Area of the 3rd leaf from the top/cm ²	104.08±7.12	51.94±3.87 ^{**}	92.41±14.05	45.87±7.44 ^{**}

** 和 * 分别表示日本晴与 9311 间的差异在 0.01 和 0.05 水平上显著; ^{NS} 表示差异不显著。

** and * represent significant difference between 9311 and Nipponbare at the 0.01 and 0.05 level, respectively; ^{NS} represent no significant difference.

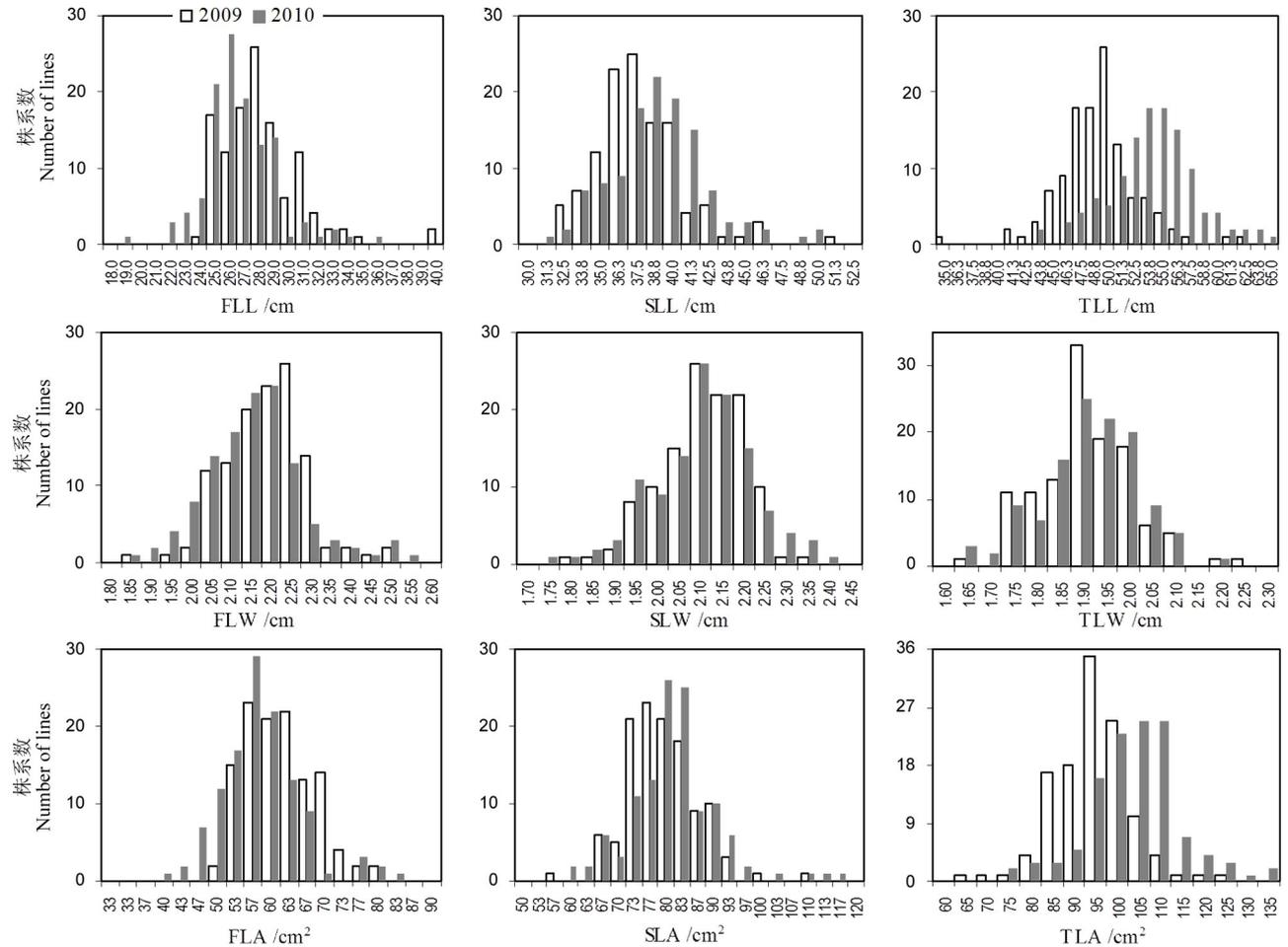


图 1 染色体片段代换系叶片形态性状频率分布

Fig. 1. Frequency distribution of leaf morphology of the top three leaves in CSSLs.

表 2 叶片形态各性状间的相关系数

Table 2. Correlation coefficients between leaf traits.

性状 Trait	年份 Year	剑叶长 Flag leaf length	剑叶宽 Flag leaf width	剑叶 叶面积 Flag leaf area	倒 2 叶长 Length of the 2nd leaf from the top	倒 2 叶宽 Width of the 2nd leaf from the top	倒 2 叶 叶面积 Area of the 2nd leaf from the top	倒 3 叶长 Length of the 3rd leaf from the top	倒 3 叶宽 Area of the 3rd leaf from the top
剑叶宽 Flag leaf width	2009	0.334**							
	2010	0.460**							
剑叶叶面积 Flag leaf area	2009	0.910**	0.663**						
	2010	0.886**	0.783**						
倒 2 叶长 Length of the 2nd leaf from the top	2009	0.793**	0.309**	0.757**					
	2010	0.845**	0.499**	0.805**					
倒 2 叶宽 Width of the 2nd leaf from the top	2009	0.058	0.835**	0.387**	0.066				
	2010	0.217*	0.836**	0.540**	0.212*				
倒 2 叶叶面积 Area of the 2nd leaf from the top	2009	0.687**	0.677**	0.832**	0.843**	0.540**			
	2010	0.735**	0.808**	0.894**	0.851**	0.645**			
倒 3 叶长 Length of the 3rd leaf from the top	2009	0.560**	0.459**	0.618**	0.733**	0.318**	0.785**		
	2010	0.682**	0.605**	0.714**	0.727**	0.374**	0.724**		
倒 3 叶宽 Area of the 3rd leaf from the top	2009	0.041	0.713**	0.331**	-0.016	0.823**	0.386**	0.118	
	2010	0.161	0.721**	0.456**	0.183*	0.890**	0.576**	0.239**	
倒 3 叶叶面积 Area of the 3rd leaf from the top	2009	0.459**	0.729**	0.657**	0.533**	0.669**	0.805**	0.801**	0.628**
	2010	0.563**	0.835**	0.769**	0.595**	0.753**	0.841**	0.816**	0.707**

* 和 ** 分别表示 0.05 和 0.01 水平上显著相关。

* Significantly correlated at the 0.05 level; ** Significantly correlated at the 0.01 level.

表 3 上 3 叶叶片各性状与主穗产量性状间的相关系数

Table 3. Correlation coefficients between leaf traits and yield traits of main panicle.

性状 Trait	年份 Year	主穗颖花数 Number of spikelets per main panicle	主穗千粒重 1000-grain weight of main panicle	主穗结实率 Seed setting rate of main panicle	主穗重 Main panicle weight
剑叶长 Flag leaf length	2009	0.388**	-0.005	0.035	0.318**
	2010	0.423**	0.006	-0.008	0.395**
剑叶宽 Flag leaf width	2009	0.254**	0.245**	-0.023	0.298**
	2010	0.308**	0.105	0.089	0.399**
剑叶叶面积 Flag leaf area	2009	0.416**	0.088	0.018	0.373**
	2010	0.433**	0.034	0.029	0.439**
倒 2 叶长 Length of the 2nd leaf from the top	2009	0.392**	0.179	-0.015	0.374**
	2010	0.508**	-0.092	-0.128	0.345**
倒 2 叶宽 Width of the 2nd leaf from the top	2009	0.197*	0.209*	0.070	0.284**
	2010	0.167	0.132	0.062	0.245**
倒 2 叶叶面积 Area of the 2nd leaf from the top	2009	0.415**	0.252**	0.020	0.444**
	2010	0.449**	-0.007	-0.040	0.380**
倒 3 叶长 Length of the 3rd leaf from the top	2009	0.232*	0.322**	0.029	0.344**
	2010	0.290**	0.109	0.033	0.352**
倒 3 叶宽 Area of the 3rd leaf from the top	2009	0.175	0.178	0.097	0.256**
	2010	0.128	0.084	0.126	0.196*
倒 3 叶叶面积 Area of the 3rd leaf from the top	2009	0.267**	0.346**	0.073	0.398**
	2010	0.248**	0.123	0.100	0.353**

间没有显著的相关关系,如剑叶长与倒 3 叶宽等。

2.3 叶片形态与主穗重及产量构成因素间的相关分析

功能叶片进行光合作用为水稻籽粒提供了大部分碳水化合物^[2,4],其对产量的贡献也为很多研究结果所证实^[20]。本研究对各系上 3 叶形态与主穗

产量性状进行了相关性分析,结果表明:3 叶各性状与主穗重呈极显著或显著正相关。上 3 叶各性状除个别年份个别性状(如倒 2 叶宽、倒 3 叶长宽等)外,其余性状与主穗颖花数呈极显著或显著正相关。但上 3 叶各性状与结实率相关不显著,与千粒重也仅有少数几个性状在 2009 年存在显著或极

表 4 主穗产量性状在 CSSLs 群体中的表现及分布

Table 4. Phenotype values of main panicle yield in the CSSLs population.

产量构成因子 Yield component	年份 Year	平均值 Mean	变幅 Range	变异系数 CV/%
主穗颖花数 Number of spikelets per main panicle	2009	193.16±21.58	141.00—278.13	11.17
	2010	221.36±22.51	165.80—310.60	10.17
主穗千粒重 1000-grain weight of main panicle/g	2009	30.87±1.64	25.44—36.57	5.31
	2010	27.61±1.56	22.35—32.37	5.66
主穗结实率 Seed setting rate of main panicle/%	2009	89.14±4.62	58.71—94.95	5.18
	2010	92.15±4.04	66.77—96.73	4.39
主穗重 Main panicle weight/g	2009	5.30±0.69	3.26—7.54	13.04
	2010	5.61±0.68	2.28—8.22	12.07

表 5 叶片形态 QTL 定位、遗传参数估算及 QTL 所在系编号

Table 5. QTL of leaf traits, their coefficients and lines.

QTL	染色体 Chromosome	所在遗传区间 Location/cM	相邻标记 Neighboring marker	LOD 值 LOD value		加性效应 Additive effect		可解释的表型变异 PVE/%		QTL 所在系编号 No. of CSSLs
				2009	2010	2009	2010	2009	2010	
				剑叶长 Flag leaf length						
<i>qFLL1</i>	1	148.6—155.2	RM1068	2.99	2.01	2.73	1.75	7.37	3.82	C13/C14/C16
<i>qFLL3</i>	3	60.5—69.0	RM1319	3.04		3.36		7.52		C33/C34
<i>qFLL5</i>	5	110.4—122.0	RM26		4.43		3.36		9.53	C51/C56
<i>qFLL6</i>	6	86.2—100.0	RM6782		4.07		4.52		8.68	C68
<i>qFLL11</i>	11	87.6—112.5	RM5474		2.69		-3.63		5.58	C108
剑叶宽 Flag leaf width										
<i>qFLW1</i>	1	34.3—41.0	RM259	3.91		-0.12		12.48		C3/C4
<i>qFLW4</i>	4	116.4—125.9	RM1113		3.02		0.13		9.48	C43/46/C47
<i>qFLW5</i>	5	104.5—110.4	RM3321		2.29		0.11		6.48	C50/C51/C55
剑叶叶面积 Flag leaf area										
<i>qFLA5</i>	5	110.4—122.0	RM26		3.72		10.57		10.31	C51/C56
倒 2 叶叶长 Length of the 2nd leaf from the top										
<i>qSLL1</i>	1	148.6—155.2	RM1068	4.75	2.11	3.98	2.72	13.14	4.81	C13/C14/C16
<i>qSLL5</i>	5	110.4—122.0	RM26		4.91		5.42		12.82	C51/C56
倒 2 叶叶宽 Width of the 2nd leaf from the top										
<i>qSLW1</i>	1	34.3—41.0	RM259	2.33		-0.09		7.38		C3/C4
倒 2 叶叶面积 Area of the 2nd leaf from the top										
<i>qSLA1.1</i>	1	34.3—41.0	RM259	2.21		-6.98		6.65		C3/C4
<i>qSLA1.2</i>	1	148.6—155.2	RM1068	2.39	2.03	7.25	7.48	7.18	5.23	C13/C14/C16
<i>qSLA5</i>	5	110.4—122.0	RM26		4.96		15.25		14.61	C51/C56
倒 3 叶叶长 Length of the 3rd leaf from the top										
<i>qTLL1.1</i>	1	148.6—155.2	RM1068	4.30		4.49		12.37		C13/C14/C16
<i>qTLL1.2</i>	1	155.2—170.7	RM1387		2.48		3.83		7.17	C13/C15/C16
<i>qTLL3</i>	3	60.5—69.0	RM1319	2.23		-3.70		5.67		C33/C34
<i>qTLL5</i>	5	110.4—122.0	RM26		2.04		4.06		5.39	C51/C56
倒 3 叶叶宽 Width of the 3rd leaf from the top										
<i>qTLW9</i>	9	54.5—65.2	RM1189		2.12		0.08		6.97	C93/C94/C96/C97

显著相关。说明上 3 叶性状的变化可能影响主穗颖花数,基本不影响结实率,对千粒重的影响较为有限,但最终会影响主穗重。

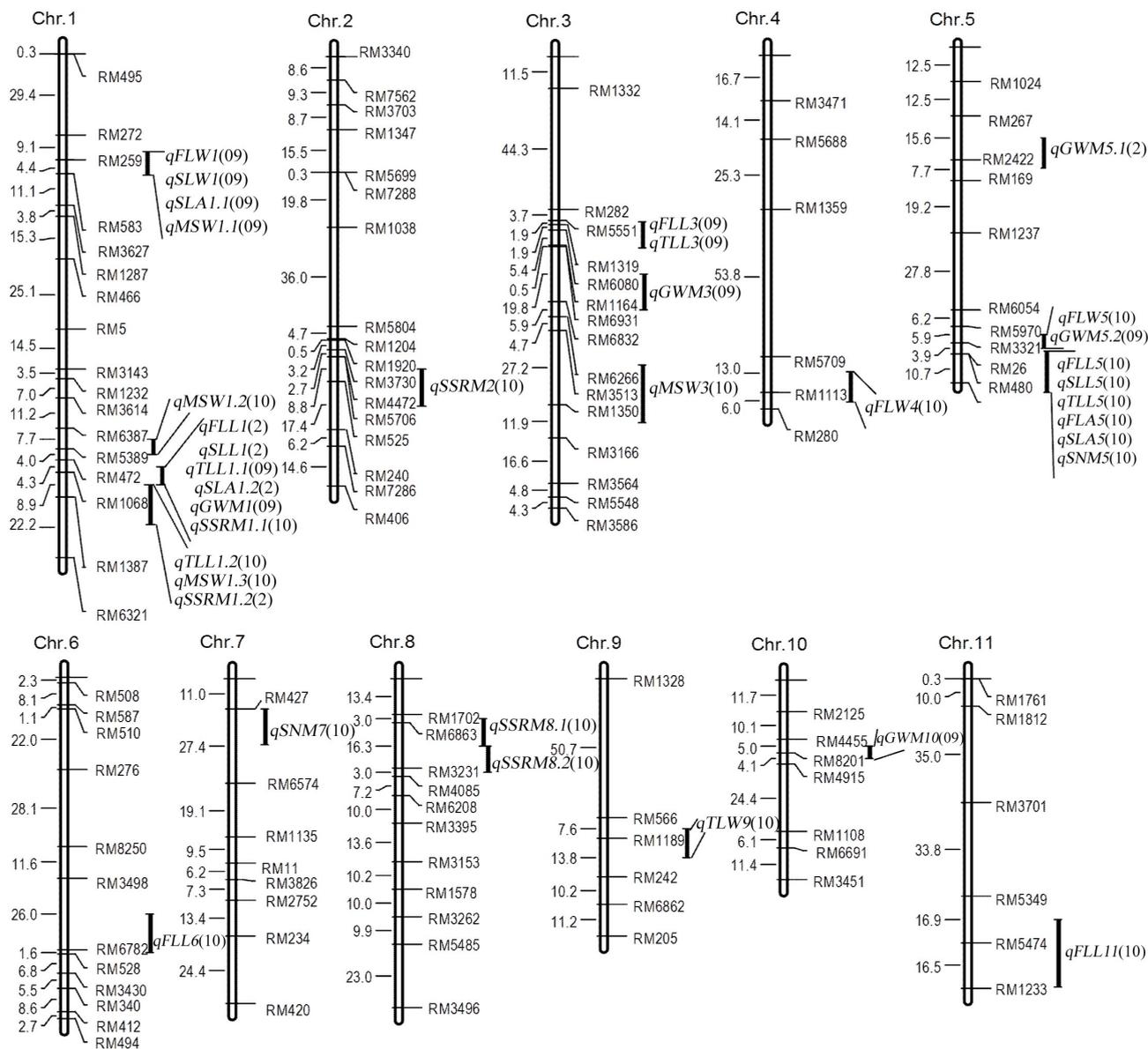
从各系主穗产量性状的平均值和分布来看(表 4),主穗产量相关性状在群体中表现变幅较大,特别是主穗颖花数和主穗重,表明相应的主穗产量性状也有丰富的遗传变异。

2.4 叶片形态和主穗产量相关性状的 QTL 定位

利用 IciMapping 3.1 软件,将分子标记检测结果与田间性状调查值相结合,两年共检测到 20 个控

制上 3 叶形态性状的 QTL(表 5),分布于除第 2、7、8、10、12 染色体以外的 7 条染色体共 10 个区间(图 2),贡献率在 3.82%~14.61%,其中贡献率大于 10%的 QTL 有 6 个,大部分贡献率为 5%~10%,没有检测到倒 3 叶叶面积 QTL。

表 5 中 QTL 加性效应大部分为正,说明来自供体亲本日本晴相应 QTL 使叶片长度、宽度、叶面积增加;但也有部分 QTL 加性效应为负,如 *qFLL11*、*qFLW1*、*qSLW1*、*qSLA1.1*、*qTLL3* 等,说明来自供体亲本日本晴的 QTL 使相应性状变小。



染色体左边数字表示遗传距离(单位: cM)。(09)、(10)、(2)分别表示该 QTL 只在 2009 年、2010 年和两年内均检测到。

Data on the left of the chromosome were genetic distances (unit: cM). (09), Detected only in 2009; (10), Detected only in 2010; (2), Detected in the two years.

图 2 叶片形态及主穗产量 QTL 在染色体上的定位

Fig. 2. Location of QTL of leaf traits and main panicle yield.

上 3 叶各性状 QTL 加性效应绝对值变幅分别为: 剑叶长 1.75~4.52 cm, 剑叶宽 0.11~0.13 cm, 剑叶叶面积 10.57 cm², 倒 2 叶长 2.72~5.42 cm, 倒 2 叶宽 0.09 cm, 倒 2 叶叶面积 6.98~15.25 cm², 倒 3 叶长 3.70~4.49 cm, 倒 3 叶宽 0.08 cm。

图 2 显示多个性状 QTL 定位于同一染色体的相同区域, 如第 1 染色体 RM1068 附近定位到上 3 叶叶片长、倒 2 叶叶面积 QTL, 第 5 染色体 RM26 附近定位到上 3 叶叶片长、剑叶和倒 2 叶的叶面积

QTL, 第 3 染色体 RM1319 附近定位到剑叶和倒 3 叶叶片长, 第 1 染色体 RM259 附近定位到上 2 叶宽、倒 2 叶叶面积 QTL 等。

两年内能重复检测到的 QTL 有 3 个, 分别为控制剑叶长的 *qFLL1*、控制倒 2 叶长 *qSLL1*、控制倒 2 叶叶面积 *qSLA1.2*, 均位于第 1 染色体的相同位置。

同样地, 两年共检测到 16 个与控制主穗产量相关的 QTL(图 2), 其中主穗重 4 个、主穗颖花数 2

个、千粒重 5 个、结实率 5 个。两年能同时检测到的 QTL 2 个,分别为控制千粒重的 *qGWM5.1* 和控制结实率的 *qSSRM1.2*。16 个 QTL 分布于第 1、2、3、5、7、8、10 共 7 条染色体 14 个区间,其中有 7 个主穗产量相关 QTL 所在 5 个区间与上 3 叶某些 QTL 所在区间一致,这 5 个区间分别为第 1 染色体 RM259 附近、RM1068 附近、RM1387 附近,第 5 染色体 RM3321 附近、RM26 附近。

3 讨论

水稻功能叶对单株产量、结实率、千粒重、主穗重等有重要的影响^[11, 21], Yoshida^[20]认为剑叶是决定千粒重大小的因素之一。本研究对叶片形态各性状与主穗重及其构成因素的相关分析表明,功能叶形态性状与主穗重及构成因素之间的关系如下:叶片形态大部分性状与主穗结实率不存在显著的相关,与主穗千粒重相关的叶片性状有限,而与主穗颖花数之间存在显著或极显著的正相关,最终与主穗重显著或极显著的正相关。这可能需要从以下几个角度来分析:首先,各器官形成时期存在差异,上 3 叶形成时期与颖花数形成时期相同。其次,QTL 之间的位置相近与否,本研究发现主穗产量相关 QTL 所在的区间与上 3 叶形态性状一些 QTL 所在区间一致、相邻或接近(图 2),QTL 的连锁遗传(或一因多效)可能导致相关性状同时表现。如 2009 年在第 1 染色体 RM259 附近叶片宽度、叶面积与主穗重几个 QTL(*qFLW1*、*qSLW1*、*qSLA1.1* 和 *qMSW1.1*) 位于同一区域,且加性效应均为负值(表 5,主穗产量相关性状 QTL 数据未列),表现为主穗重与叶片宽度、叶面积同时变小。2009 年在第 1 染色体 RM1068 附近发现的千粒重、叶片长度、叶面积几个 QTL(*qFLL1*、*qSLL1*、*qTLL1.1*、*qSLA1.2* 和 *qGWM1*) 位于同一区域,表现为千粒重、叶片长度、叶面积同时变大。2010 年在第 1 染色体 RM1387 附近发现的倒 3 叶叶长 *qTLL1.2* 与主穗重 QTL *qMSW1.3*、结实率 QTL *qSSRM1.2* 位于相同区域,且倒 3 叶叶长与主穗重、结实率加性效应方向不同(前者为正,后两者为负),该位置的 QTL 对倒 3 叶叶长与主穗重、结实率的影响表现为前者长度变长,后者主穗重、结实率下降。同样的情况在第 5 染色体 RM3321 附近、RM26 附近以及相邻位置的 QTL 之间出现。最后,产量性状之间相互制约,如一般情况下颖花数少了粒重和结实率增加,本研究

中主穗颖花数与结实率和千粒重存在负相关(数据未列出)也印证了这一点。

本研究中发现来自供体和受体亲本 QTL 增效基因与减效基因并存,这可能也是 CSSLs 群体各系叶片相关性状出现超亲分离(图 1 和表 1)的主要原因之一。但也有性状在双亲之间没有显著差异,但后代仍然出现超亲分离,可能因为亲本自身为多个增效基因与减效基因并存的一个“综合体”,遵循孟德尔遗传定律和摩尔根连锁互换定律,杂交后代性状变幅出现远大于双亲差异的超亲分离现象,所以 QTL 定位分析,“双亲之间性状差异尽可能大”不一定是进行 QTL 分析的充分必要条件。

Yue 等^[22]利用珍汕 97/IRAT109 构建的 RIL 群体定位到的在第 5 染色体上控制叶片长度、宽度、叶面积的 3 个位点与本研究中 3 个控制上 3 叶长的 QTL(*qFLL5*、*qSLL5*、*qTLL5*)、1 个剑叶宽度 QTL (*qFLW5*)、2 个倒 2 叶叶面积 QTL (*qFLA5*、*qSLA5*)位于相同的位置。Cui 等^[23]利用珍汕 97B/明恢 63 构建的 RIL 群体定位到的在第 1 染色体上控制剑叶叶面积的 QTL 与本研究中的控制倒 2 叶叶面积的 *qSLA1.2* 位置可能一致。利用珍汕 97/明恢 63 构建的 RIL 群体在第 5 和第 11 染色体定位的控制叶长的 2 个位点(Gramene QTL 登录号分别为 AQAE007、AQAE012)与本研究中的 2 个剑叶长度 QTL(*qFLL5*、*qFLL11*)位于相同的染色体区域。Wang 等^[24]利用珍汕 97/93-11 构建的 RIL 再选系回交 2~3 代获得的置换系在第 1 染色体 RM10386 附近定位的与剑叶叶面积 QTL 与本研究中倒 2 叶叶面积 *qSLA1.1* 比较接近,但可能不是相同的 QTL。利用珍汕 97B/密阳 46 构建的 RIL 群体定位到的在第 1、第 5 染色体上控制叶面积的 QTL(登录号分别为 AQEJ029、AQEJ075)可能分别与本研究中控制叶面积的 *qSLA1.2*、*qFLA5*、*qSLA5* 位置一致。利用 IR64/Azu 构建的 DH 群体定位到的在第 1 染色体上的控制叶片长度的 1 个位点(登录号 AQBC076)与本研究中上 3 叶 3 个 QTL (*qFLL1*、*qSLL1*、*qTLL1.1*) 位于相同的位置。通过与 QTL 紧密连锁分子标记物理距离的比较,在第 6 染色体发现的控制剑叶长度的 1 个 QTL(登录号 AQBC083)与本研究中的 *qFLL6* 相距较近,但由于 *qFLL6* 位置偏下且与前者没有重叠区域,可能不是同一 QTL。利用 Lemont/特青构建的 RIL 群体定位的分别第 1、第 4 染色体上的控制叶片长度

的 1 个 QTL(登录号 AQCUI35)和叶片宽度的 1 个 QTL(登录号 AQFW159)分别与本研究控制上 3 叶长度的 3 个 QTL($qFLL1$ 、 $qSLL1$ 、 $qTLL1.1$)、剑叶宽 $qFLW4$ 位于相同的位置,在第 9 染色体发现的控制叶片宽度 QTL(登录号 AQCUI225)与本研究 $qTLW9$ 相距较近,但可能不是同一 QTL。本研究中多个 QTL 与前人发现的 QTL 在不同的染色体区域,如控制叶片长度的 4 个 QTL(剑叶 $qFLL3$ 、 $qFLL6$,倒 3 叶 $qTLL1.2$ 、 $qTLL3$)、叶片宽度的 3 个 QTL(剑叶 $qFLW1$,倒 2 叶 $qSLW1$ 、倒 3 叶 $qTLW9$)、叶面积的 1 个 QTL($qSLA1.1$)。以上研究结果为新基因的进一步定位和利用奠定了基础。

叶片多个性状 QTL 以及主穗产量相关 QTL 定位于同一染色体的相同或相邻区域(图 2),这可能为部分区域重叠,或者为紧密连锁,或者为一因多效^[25],也形成了各性状间错综复杂的相关关系(表 2),这与很多研究结果较为相似^[26-28]。本研究中某些 QTL 可能是一因多效:1)复合性状是构成性状代数运算的结果^[29],长与宽为构成性状,叶面积为复合性状,有控制叶片长、叶面积或者叶宽的 QTL 位于染色体同一位置,如第 1 染色体 RM1068,第 5 染色体 RM26 附近等。2)有的性状之间存在极显著的相关性,且相关系数较大(表 2)。3)不同叶位同类性状可能为某个 QTL 控制,如第 1 染色体 RM1068 附近有控制上 3 叶叶长的 QTL、上 3 叶长宽比的 QTL,第 5 染色体 RM26 附近有控制上 3 叶叶长的 QTL 等(图 2)。但也不排除部分区域存在重叠、紧密连锁等,这有待于通过对这些 QTL 的精细定位和克隆来进一步证实。也已有叶片 QTL 可能为一因多效的报道,如 Wang 等^[24]精细定位的叶片剑叶叶面积 QTL $qFL1$ 与产量相关性状可能表现为一因多效。

目前叶片的形态改良主要通过传统的育种方法进行,由于该性状为多基因控制的数量性状^[30],且受种植地点、肥力水平等环境条件影响,所以该性状的育种选择效率难以提高,虽取得了一定的成效但总体进展不大。利用不同的材料构建相应的遗传群体并借助分子生物学技术发现新基因,并有目的地进行分子设计与常规技术育种,可为叶片形态改良乃至理想株型的塑造提供了新的思路。

参考文献:

[1] 顾铭洪. 水稻高产育种中一些问题的讨论. 作物学报, 2010,

36(9): 1431-1439.

- [2] 朱雄涛,汪真. 水稻高光效生理育种初探. 福建稻麦科技, 2003(6): 14-17.
- [3] 凌启鸿. 作物群体质量. 上海:上海科学技术出版社, 2000: 25-28.
- [4] Li Z K, Pinson S R M, Stansel J W, et al. Genetic dissection of the source-sink relationship affecting fecundity and yield in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol Breeding*, 1998, 4(5): 419-426.
- [5] Fujino K, Matsuda Y, Ozawa K, et al. Narrow LEAF7 controls leaf shape mediated by auxin in rice. *Mol Gen Genom*, 2008, 279: 1617-1623.
- [6] Qi J, Qian Q, Bu Q Y, et al. Mutation of the rice narrow leaf1 gene, which encodes a novel protein, affects vein patterning and polar auxin transport. *Plant Physiol*, 2008, 147: 1947-1959.
- [7] Kawakatsu T, Itoh J I, Miyoshi K, et al. Plastochron2 regulates leaf initiation and maturation in rice. *Plant Cell*, 2006, 18: 612-625.
- [8] 李仕贵,何平,王玉平,等. 水稻剑叶性状的遗传分析和基因定位. 作物学报, 2000, 26(3): 261-265.
- [9] Li Y S, Zheng X W, Li S P, et al. Quantitative trait loci analysis of leaf morphology in rice. *Chin Rice Res Newsl*, 2001, 9(1): 2-4.
- [10] 沈波,庄杰云,张克勤,等. 水稻叶片性状和根系活力的 QTL 定位. 遗传学报, 2003, 30(12): 1133-1139.
- [11] 王一平,曾建平,郭龙彪,等. 水稻顶部三叶与穗重的关系及其 QTL 分析. 中国水稻科学, 2004, 19(1): 13-20.
- [12] 肖珂,左海龙,巩迎军,等. 控制水稻剑叶形态相关性状的数 量基因位点(QTL)的定位. 上海师范大学学报:自然科学版, 2007, 36(2): 66-70.
- [13] 曹刚强,高用明,朱军. 多环境下水稻 DH 群体剑叶长度的 QTL 分析. 作物学报, 2007, 32(2): 223-229.
- [14] 彭茂民,杨国华,张菁晶,等. 不同遗传背景下水稻剑叶形态性状的 QTL 分析. 中国水稻科学, 2007, 21(3): 247-252.
- [15] 童汉华,梅捍卫,邢永忠,等. 水稻生育后期剑叶形态和生理特性的 QTL 定位. 中国水稻科学, 2007, 21(5): 493-499.
- [16] 叶少平,张启军,李杰勤,等. 用培矮 64S/日本晴 F₂ 群体对水稻 6 个农艺性状的 QTL 定位. 中国水稻科学, 2007, 21(1): 39-43.
- [17] Zhu W Y, Lin J, Yang D W, et al. Development of chromosome segment substitution lines derived from backcross between two sequenced rice cultivars, indica recipient 93-11 and japonica donor Nipponbare. *Plant Mol Bio Rep*, 2009, 27(2): 126-131.
- [18] Wang J K, Wan X Y, Li H H, et al. Application of identified QTL-marker associations in rice quality improvement through a design-breeding approach. *Theor Appl Genet*, 2007, 115: 87-100.
- [19] McCouch S R. Gene nomenclature system for rice. *Rice*, 2008, 1(1): 72-84.
- [20] Yoshida S. Fundamentals of rice crop science. Manila: IRRI,

1981: 1-6.

- [21] 王智权, 刘喜, 江玲, 等. 利用染色体片段置换系群体检测水稻剑叶形态性状 QTL. *南京农业大学学报*, 2010, 33(6): 1-6.
- [22] Yue B, Xue W Y, Luo L J, et al. QTL analysis for flag leaf characteristics and their relationships with yield and yield traits in rice. *Acta Genet Sin*, 2006, 33: 824-832.
- [23] Cui K H, Peng S B, Xing Y Z, et al. Molecular dissection of the genetic relationships of source, sink and transport tissue with yield traits in rice. *Theor Appl Genet*, 2003, 106(4): 649-658.
- [24] Wang P, Zhou G L, Yu H H, et al. Fine mapping a major QTL for flag leaf size and yield-related traits in rice. *Theor Appl Genet*, 2011, 123: 1319-1330.
- [25] 李仕贵, 马玉清, 何平, 等. 不同环境条件下水稻生育期和株高的 QTL 分析. *作物学报*, 2002, 28(4): 546-550.
- [26] Xiao J H, Li J M, Yuan L P, et al. Identification of QTLs affecting traits of agronomic importance in a recombinant inbred population derived from a subspecific rice cross. *Theor Appl Genet*, 1996, 92: 230-244.
- [27] Kobayashi S, Fukuta Y, Sato T, et al. Molecular marker dissection of rice (*Oryza sativa* L.) plant architecture under temperate and tropical climates. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 1350-1356.
- [28] Hittalmani S, Huang N, Courtois B, et al. Identification of QTL for growth and grain yield-related traits in rice across nine locations of Asia. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 679-690.
- [29] 李慧慧, 张鲁燕, 王健康. 数量性状基因定位研究中若干常见问题的分析与解答. *作物学报*, 2010, 36(6): 918-931.
- [30] 吕川根, 宗寿余, 邹江石, 等. 水稻叶片形态因子及其在 F₁ 代的遗传. *作物学报*, 2005, 31(8): 1074-1079.