

粳稻 8 个异交相关性状及其中亲优势的 QTL 定位与遗传分析

张红¹ 江建华^{1,2} 刘晓丽¹ 吉家曾¹ 牛付安¹ 张有富^{1,3} 洪德林^{1,*}

(¹南京农业大学 作物遗传与种质创新国家重点实验室, 江苏 南京 210095; ²安徽省农业科学院 作物研究所, 安徽 合肥 230031; ³河西学院 农学系, 甘肃 张掖 734000; * 通讯联系人, E-mail: delinhong@njau.edu.cn)

QTL Mapping and Genetic Analysis of Eight Outcrossing-related Traits and Its Mid-parental Heterosis in japonica Rice

ZHANG Hong¹, JIANG Jian-hua^{1, 2}, LIU Xiao-li¹, JI Jia-zeng¹, NIU Fu-an¹, ZHANG You-fu^{1,3}, HONG De-lin^{1,*}

(¹State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ²Institute of Crops, Anhui Academy of Agricultural Sciences, Hefei 230031, China; ³Department of Agronomy, Hexi College, Zhangye 734000, China; * Corresponding author, E-mail: delinhong@njau.edu.cn)

ZHANG Hong, JIANG Jianhua, LIU Xiaoli, et al. QTL mapping and genetic analysis of eight outcrossing-related traits and its mid-parental heterosis in japonica rice. *Chin J Rice Sci*, 2013, 27(3): 247-258.

Abstract: To understand the types of gene action controlling outcross-related traits and its mid-parental heterosis, QTL mapping of eight outcrossing-related traits including panicle exertion degree (PED), flag leaf length (FLL), flag leaf angle (FLA), vertical distance between panicle tip and flag leaf tip (DPFT), second leaf length (SLL), second leaf angle (SLA), vertical distance between panicle tip and second leaf tip (DPST) and length of the first internode (LFI) from the top was conducted using 254 Xiushui 79/C Bao recombinant inbred lines (RILs) and two backcross hybrid populations derived from these RILs. 45 main-effect QTLs (M-QTL) were identified in the three populations. The percentage of phenotypic variance explained by each QTL ranged from 1.5% to 80.3%. Among them, 73.3% QTL showed an additive effect, 4.5% a partial-to-complete dominant effect, and 22.2% an overdominant effect. Eighty-two pairs of digenic epistatic QTL (E-QTL) were detected in the 3 populations, of which 43 pairs were detected in RIL population, and the percentage of phenotypic variance explained by each pair of QTL ranged from 1.0% to 7.0%, with an average 2.7%. Sixteen pairs of E-QTL were detected in XSBCF₁ population. Among them, 11 pairs were detected by using XSBCF₁ phenotypic value, and the percentage of phenotypic variance explained by each E-QTL ranged from 11.2% to 36.8%, with an average 21.0%. Six pairs of E-QTL were detected by using mid-parental heterosis value (*H_{MP}*), and the percentage of phenotypic variance explained by each E-QTL ranged from 33.1% to 76.8%, with an average 55.0%. Twenty-three pairs of E-QTL were detected in CBBCF₁ population. Among them, 16 pairs of E-QTL were detected by using BCF₁ phenotypic value, and the percentage of phenotypic variance explained by each pair of E-QTL ranged from 6.2% to 60.0%, with an average 24.0%. Seven pairs of E-QTL were detected by using the mid-parental heterosis value, and the percentage of phenotypic variance explained by each pair of E-QTL ranged from 21.3% to 44.4%, with an average 31.0%. These results showed that outcrossing-related traits themselves were mainly controlled by multiple loci with additive effects, and the primary genetic basis of mid-parent heterosis for outcrossing-related traits was overdominant and epistatic effect in japonica rice.

Key words: japonica rice; outcross-related trait; main-effect QTL; epistatic QTL

张红, 江建华, 刘晓丽, 等. 粳稻 8 个异交相关性状及其中亲优势的 QTL 定位与遗传分析. 中国水稻科学, 2013, 27(3): 247-258.

摘 要: 为探明控制粳稻异交相关性状及其中亲优势的基因作用类型, 利用秀堡 RIL 群体及其 2 个回交(BCF₁)群体对穗抽 出度、剑叶长、剑叶角度、穗剑高度差、倒 2 叶长、倒 2 叶角度、穗与倒 2 叶(穗二)高度差和倒 1 节间长 8 个异交相关性状及 其中亲优势进行 QTL 定位. 3 个群体中共检测到 45 个显著的主效 QTL(M-QTL), 单个 M-QTL 的贡献率变幅为 1.5%~ 80.3%. 73.3%的 M-QTL 表现为加性效应, 4.5%的 M-QTL 表现为部分或完全显性效应, 22.2%的 M-QTL 表现为超显性 效应. 3 个群体中共检测到 82 对显著的双基因上位性 QTL(E-QTL). RIL 群体中检测到 43 对 E-QTL, 单对 E-QTL 的 贡献率变幅为 1.0%~7.0%, 平均 2.7%. 在以秀水 79 为父本、与秀堡 RIL 群体回交的后代(XSBCF₁群体)中检测到 16 对 E-QTL, 其中利用 BCF₁表型值检测到 11 对 E-QTL, 单对 E-QTL 的贡献率变幅为 11.2%~36.8%, 平均 21.0%; 利用中亲优 势值检测到 6 对 E-QTL, 单对 E-QTL 的贡献率变幅为 33.1%~76.8%, 平均 55.0%. 在以 C 堡为父本、与秀堡 RIL 群体回 交的后代(CBBCF₁群体)中检测到 23 对 E-QTL, 其中利用 BCF₁表型值检测到 16 对 E-QTL, 单对 E-QTL 的贡献率

变幅为 6.2%~60.0%,平均 24.0%;利用中亲优势值检测到 7 对 E-QTL,单对 E-QTL 的贡献率变幅为 21.3%~44.4%,平均 31.0%。上述结果表明,粳稻异交相关性状是由多位点控制的,基因对性状本身的作用类型以加性效应为主;粳稻异交相关性状中亲优势主要遗传基础为超显性效应和上位性效应。

关键词: 粳稻; 异交性状; 主效 QTL; 上位性 QTL

中图分类号: Q343.1⁺5; S511.0351

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2013)03-0247-12

我国杂交粳稻的研究始于 1965 年,经过 40 多年的发展,取得了阶段性的成果,但是相比于杂交籼稻的发展仍严重滞后。目前,杂交籼稻的种植面积已接近籼稻种植面积的 80%,而杂交粳稻仅占全国粳稻种植面积的 3%^[1]。致使杂交粳稻发展缓慢的原因有多种^[2],主要有三:一是粳稻杂交种育种未能充分利用常规育种的成果,育种基础差;二是杂交粳稻适应性不广,对环境条件要求较严^[3];三是不育系开花习性差,异交率低,制种成本高。育种基础差主要是受限于育性恢复基因^[4]。限制杂交粳稻广适性的主要因子是生育期^[5]。针对这两点均已提出相应的策略或发掘相应的有用等位基因加以研究解决^[5-6]。但针对提高粳稻不育系异交结实性状的遗传研究依然甚少。目前我国杂交水稻制种仍主要采用传统的割叶、喷施 GA₃ 和人工拉绳赶粉等措施来排除传粉障碍,改善穗层结构以提高异交结实率。这些措施不仅费工、费力,而且还需要较高的操作技术;同时还增加了制种成本,加重了稻粒黑粉病^[7]。因此,若能通过遗传改良,缩短不育系的剑叶和倒 2 叶长度,增大不育系的剑叶角度和倒 2 叶角度,增加穗颈长,增大剑叶和倒 2 叶与穗部的高度差;或利用二元不育系^[8]产生的杂种优势达到前述效果,将可提高不育系异交率,降低制种成本产生积极效果。

迄今为止,已在水稻除第 4、6 染色体外的 10 条染色体上检测到 18 个控制穗抽出度性状的 QTL^[9-10],克隆了位于第 5 和第 10 染色体上控制最上节间伸长的基因 *eu1* 和 *eu2*^[11-12];检测到 36 个剑叶长 QTL^[13-16],13 个倒 2 叶长 QTL^[13-15],3 个倒 1 节间长 QTL^[17];检测到 46 个剑叶角度 QTL^[18-20],同时克隆了位于第 2 染色体上的增大剑叶角度的基因 *OsLIC*^[21]。遗传效应方面,喻婷等^[22]认为穗抽出度以加性效应为主;李兰芝等^[14]和 Mei 等^[23]均认为超显性效应是水稻剑叶长和倒 2 叶长杂种优势的主要遗传基础。但前人对异交相关性状的研究主要集中于籼稻,对粳稻异交相关性状及其中亲优势的 QTL 定位与遗传基础剖析未见报道。本研究以粳稻交秀水 79/C 堡组合的 254 个重组自交家系为基础群体,利用 RIL 群体中的部分株系分

别与 2 个亲本回交得到 2 个 BCF₁ 群体。对上述 3 个群体的 8 个异交相关性状以及 2 个回交群体中 8 个性状的中亲优势进行 QTL 定位,分析影响这 8 个相关性状及其中亲优势的主效位点和双基因互作位点效应,以阐明粳稻异交相关性状及其中亲优势的分子遗传基础,从而为利用分子标记辅助选择改良粳稻不育系异交相关性状提供分子标记信息。

1 材料与方法

1.1 供试材料和田间种植

供试材料为粳稻品种“秀水 79”、粳稻恢复系“C 堡”、秀水 79/C 堡的 F₁、秀水 79/C 堡组合衍生的 254 个重组自交系构成的群体(以下简称秀堡 RIL 群体)、以秀堡 RIL 群体中部分株系为母本与秀水 79 或者 C 堡回交获得的两个 BCF₁ 群体。粳稻品种秀水 79 剑叶和倒 2 叶短而挺(即叶角小),成熟时稻穗直立;粳稻恢复系 C 堡剑叶和倒 2 叶长而披(即叶角大),成熟时稻穗弯曲;双亲在所研究的 8 个性状上差异较大。配制两个 BCF₁ 群体时,秀堡 RIL 群体已经自交 12 代,株系内绝大多数位点的等位基因均已纯合,性状整齐一致。2009 年正季以秀水 79 为父本,与秀堡 RIL 群体中花期相遇的株系杂交,获得 157 个 XSBCF₁ 株系;以 C 堡为父本,与花期相遇的重组自交系杂交,获得 129 个 CBBCF₁ 株系。2010 年正季将秀水 79、C 堡、F₁(秀水 79×C 堡)、254 个重组自交系、157 个 XSBCF₁ 株系和 129 个 CBBCF₁ 株系种植于南京农业大学江浦试验站。5 月 10 日播种,6 月 14 日移栽。每株系种植 3 行,其中两个 BCF₁ 群体,每株系的第一行种植该回交株系的母本,其余 2 行种植 BCF₁ 杂种 F₁ 植株(移栽前根据母本株系的图示基因型用 1~2 个 SSR 标记对秧苗进行鉴定,剔除假杂种苗)。每行 7 株,株行距 17 cm×25 cm。单本种植,完全随机区组设计。两次重复。常规田间管理。

1.2 性状调查

抽穗期测量每株系第 2 行中间 3 株主茎穗(最高穗)的穗抽出度、剑叶长、剑叶角度、倒 2 叶长、倒 2 叶角度和倒 1 节间长,成熟期测量相同的 3 株主

茎穗的穗剑高度差和穗二高度差。穗抽出色是指剑叶叶枕到穗颈节之间的距离(包颈为负)。剑叶长和倒 2 叶长分别是指各自叶枕到对应的叶片顶端的长度。剑叶角度和倒 2 叶角度分别指各自叶片与稻穗之间的夹角。穗剑高度差和穗二高度差分别指将稻穗与剑叶和倒 2 叶竖直向上拉直时穗顶端(不含芒)与对应叶尖的高度差,穗顶部高于对应叶尖时记为正值,反之记为负值。倒 1 节间长是指穗颈节到剑叶着生节之间的距离。各性状均以 3 株平均值作为该株系重复内性状值,以重复间的平均值进行 QTL 分析。

1.3 遗传连锁图谱

QTL 定位所用的遗传连锁图谱为本研究室所构建^[24]。该图谱含有 111 个标记,全长 1320.2 cM,平均图距为 11.89 cM(图 1)。

1.4 数据分析

运用基于混合线性模型的 QTLMapper 1.6 软件中的复合区间作图法进行主效 QTL(M-QTL)及上位性 QTL(E-QTL)的检测及效应分析^[25]。以 2 次重复的平均值作为各株系的表型值。3 个群体数据单独分析。对单个性状,3 个群体的表型值和 2 个回交群体的中亲优势值分别进行 QTL 分析。依据文献^[23],以 LOD 值 2.0 作为检测到主效 QTL 和双基因上位性 QTL 的阈值。中亲优势值(Mid-parental heterosis, H_{MP}) $H_{MP} = BCF_1 - MP$ 。其中, BCF_1 表示回交株系性状表型值, MP 表示对应回交 RIL 亲本和轮回亲本表型值的均值 [$MP = (RIL + \text{轮回亲本})/2$]。RIL 群体中检测到的主效 QTL,其遗传效应是该位点的加性效应(a)。回交群体中,当使用 BCF_1 性状表型值进行 QTL 分析时,检测到的主效 QTL 的遗传效应是该位点的加性效应和显性效应之和($a+d$);使用中亲优势值(H_{MP})进行 QTL 分析时,所检测到的主效 QTL 的遗传效应是该位点的显性效应(d)^[25]。类似地,RIL 群体中检测到的上位性 QTL 对,其遗传效应是加性 \times 加性互作效应;回交群体中,由 BCF_1 表型值进行 QTL 分析检测到的上位性 QTL 对,估计的 E-QTL 效应是加性 \times 非加性互作效应;由中亲优势值进行 QTL 分析检测到的上位性 QTL 对,估计的 E-QTL 效应是显性 \times 显性互作效应^[26]。通过比较 3 个群体中检测到的同一位点效应的大小,可判断该位点的基因作用类型。当某个 QTL 仅在 RIL 群体中被检测到,或仅在 BCF_1 群体中以性状表型值进行 QTL 分

析时被检测到,则认为该位点的基因对表型的效应以加性效应为主。当某个 QTL 在 BCF_1 群体中由性状表型值进行 QTL 分析时被检测到,同时由中亲优势值进行 QTL 分析时也被检测到,则当 $2d/(a+d) \leq 1$ 时,该 QTL 为完全或部分显性位点;当 $2d/(a+d) > 1$ 时,则该 QTL 为超显性位点。当某个 QTL 在 BCF_1 群体中只以中亲优势值进行 QTL 分析时被检测到,则认为该 QTL 为超显性位点^[23]。按 McCouch 等^[27]的方法命名 QTL。

2 结果与分析

2.1 双亲、 F_1 、RIL 和两个回交群体的性状表现

调查的 8 个性状中,倒 1 节间长双亲间差异显著,其余 7 个性状双亲间差异极显著(表 1)。秀水 79 穗抽出色、穗剑高度差、倒 2 叶角度、穗二高度差和倒 1 节间长均大于 C 堡,另外 3 个性状均是 C 堡大于秀水 79。秀水 79 \times C 堡 F_1 植株穗抽出色、穗剑高度差和穗二高度差 3 个性状表型值显著低于低值亲本,倒 1 节间长与低值亲本相当,其他性状值介于双亲之间。除倒 2 叶角度和倒 1 节间长外,其余 6 个性状均存在显著的中亲优势(H_{MP}) (表 1)。

RIL 群体和 2 个 BCF_1 群体中,8 个性状均存在较大幅度的变异,显示双向超亲分离。RIL 群体中有多个株系与轮回亲本杂交所得的杂种 F_1 的 H_{MP} 高于原始组合(XS \times CB) F_1 。但两个 BCF_1 s 的 H_{MP} 平均水平都显著低于原始组合(XS \times CB) F_1 。如穗抽出色,原始组合(XS \times CB) F_1 的 H_{MP} 为 2.5 cm, XS BCF_1 和 CB BCF_1 所有组合平均的 H_{MP} 均是 0.2 cm(表 1)。说明 BCF_1 杂种平均杂合位点数的减少降低了平均中亲优势值。

利用方差分析估计各性状的广义遗传率(h_B^2), RIL 群体、XS BCF_1 群体和 CB BCF_1 群体的穗抽出色 h_B^2 分别为 82%、73% 和 86%; 剑叶长 h_B^2 分别为 78%、77% 和 79%; 剑叶角度 h_B^2 分别为 36%、41% 和 52%; 穗剑高度差 h_B^2 分别为 66%、62% 和 61%; 倒 2 叶长 h_B^2 分别为 81%、80% 和 85%; 倒 2 叶角度 h_B^2 分别为 33%、38% 和 62%; 穗二高度差 h_B^2 分别为 71%、57% 和 77%; 倒 1 节间长 h_B^2 分别为 86%、84% 和 88%。可见,除剑叶角度和倒 2 叶角度以外的 6 个性状的变异主要是遗传差异引起的。

2.2 8 个异交相关性状及其中亲优势的 M-QTL

3 个群体中共检测到 45 个影响 8 个异交相关性状及其中亲优势的 M-QTL(表 2),检测到的

表 1 梗稻秀堡 RIL 群体及其两个回交群体中 8 个异交相关性状基本统计量

Table 1. Summary statistics of eight outcrossing-related traits in the RIL and their two backcross F₁ populations from a cross of Xiushui 79/C Bao in japonica rice.

材料与参数 Material and parameters	穗抽出色 PED/cm	剑叶长 FLL/cm	剑叶角度 FLA/°	穗剑高度差 DPFT/cm	倒 2 叶长 SLL/cm	倒 2 叶角度 SLA/°	穗二高度差 DPST/cm	倒 1 节间长 LFI/cm
秀水 79 Xiushui 79(XS)	4.9	22.6	16.0	−1.52	34.2	21.8	13.2	26.3
C 堡 C Bao (CB)	3.7	37.5	24.5	−7.35	47.7	12.7	9.0	25.5
XS/CB F ₁								
均值 Mean	1.8	31.7	18.8	−8.05	42.9	16.3	6.7	25.5
H _{MP}	−2.5***	1.6*	−1.4*	−3.62***	2.0**	−0.9	−4.4***	−0.4
XS/CB RILs								
Mean±SD	4.2±2.8	30.9±6.7	24.1±11.5	−5.4±4.0	42.2±8.1	19.6±6.0	10.5±5.1	26.7±4.8
变幅 Range	−3.5~13.8	17.4~45.9	10.8~80.8	−18.1~3.5	24.6~58.1	8.3~40.3	−3.6~24.1	14.7~37.2
RIL−MP	−0.1	0.8	3.8**	−1.0	1.2*	2.3**	−0.7	0.9
变幅 Range	−7.8~9.5	−12.7~15.8	−9.4~60.6	−13.6~7.9	−16.3~17.1	−8.9~23.1	−14.7~13.0	−11.2~11.3
XSBCF ₁								
Mean±SD	5.1±2.7	30.3±6.1	23.9±10.6	−4.0±3.2	41.4±6.8	21.8±5.6	12.3±4.1	27.1±4.1
变幅 Range	−1.2~12.8	18.3~44.2	6.0~64.3	−11.3~3.5	27.9~55.2	10.8~37.0	−0.2~25.5	18.1~37.5
H _{MP}	0.2±1.8	3.3±4.1	3.8±9.0	−1.1±2.7	2.7±4.3	0.9±5.5	−0.1±3.6	0.4±2.9
变幅 Range	−5.0~5.5	−4.9~14.3	−16.1~34.5	−9.5~4.6	−8.4~11.7	−9.6~16.3	−11.7~11.2	−6.5~9.4
CBBCF ₁								
Mean±SD	3.8±2.9	33.4±6.7	20.7±9.4	−6.6±3.7	45.8±8.3	16.4±4.6	8.8±5.0	27.4±4.6
变幅 Range	−1.4~13.1	19.0~47.7	7.5~79.7	−15.7~3.8	27.6~64.3	8.5~31.2	−2.0~22.9	16.5~39.2
H _{MP}	−0.2±2.0	−1.0±4.8	−2.9±8.9	−0.4±3.1	0.5±5.8	0.7±3.8	−1.3±4.1	1.0±2.9
变幅 Range	−6.1~7.4	−14.6~11.5	−26.8~45.8	−9.4~8.5	−13.5~17.3	−7.1~14.3	−12.0~9.7	−5.6~10.3

XSBCF₁表示以秀水 79 为父本、与秀堡 RIL 群体回交的后代;CBBCF₁表示以 C 堡为父本、与秀堡 RIL 群体回交的后代。*, ** 和 *** 分别表示在 α=0.05、α=0.01 和 α=0.001 概率水平上 *t* 测验显著。中亲优势 $H_{MP}=F_1-MP$, 其中, 对于 XS/CB F₁ 来说, $MP=(XS+CB)/2$, 对于 XSBCF₁ 来说, $MP=(RIL+XS)/2$, 对于 CBBCF₁ 来说, $MP=(RIL+CB)/2$ 。

*, **, *** Indicate significant difference at α=0.05, α=0.01 and α=0.001 probability levels by *t*-test, respectively. The mid-parental heterosis, $H_{MP}=F_1-MP$, where MP were the mid-parental trait values (XS+CB)/2 for the XS/CB F₁, (RIL + XS)/2 for XSBCF₁s, (RIL + CB)/2 for CBBCF₁s, respectively.

PED, Panicle exsertion degree; FLL, Flag leaf length; FLA, Flag leaf angle; DPFT, Distance between panicle tip and flag leaf tip; SLL, Second leaf length; SLA, Second leaf angle; DPST, Distance between panicle tip and second leaf tip; LFI, Length of the first internode.

M-QTL 分布于水稻除第 2 和第 6 染色体外的 10 条染色体上(图 1)。

穗抽出色性状检测到 8 个 M-QTL, 分别解释 RIL 群体、XSBCF₁ 群体和 CBBCF₁ 群体中穗抽出色表型方差的 48.5%、56.4% 和 59.9%, 以及 CBBCF₁ 群体中穗抽出色中亲优势值方差的 33.8%。以加性效应为主的 M-QTL 有 7 个(*qPED1.1*、*qPED1.2*、*qPED5*、*qPED8*、*qPED9.1*、*qPED9.2* 和 *qPED9.3*)。位点 *qPED9.4* 以超显性效应为主。

剑叶长性状检测到 7 个 M-QTL, 分别解释 RIL 群体、XSBCF₁ 群体和 CBBCF₁ 群体中剑叶长表型方差的 48.7%、62.7% 和 62.2%, 以及 XSBCF₁ 群体和 CBBCF₁ 群体中剑叶长中亲优势值方差的 22.3% 和 55.8%。以加性效应为主的 M-QTL 有 5 个(*qFLL1.1*、*qFLL1.2*、*qFLL8*、*qFLL9.1* 和 *qFLL12*)。位点 *qFLL9.2* 以部分显性效应为主。位点 *qFLL9.3* 以超显性效应为主。

剑叶角度检测到 4 个 M-QTL, 分别解释 RIL 和 CBBCF₁ 群体中剑叶角度表型方差的 17.0% 和 24.2%, CBBCF₁ 群体中剑叶角度中亲优势值方差的 24.2%。以加性效应为主的 M-QTL 有 3 个(*qFLA4*、*qFLA9* 和 *qFLA11*)。*qFLA5* 以超显性效应为主, 其显性效应可减小剑叶角度 5.3°。

穗剑高度差性状检测到 7 个 M-QTL, 分别解释 RIL 群体、XSBCF₁ 群体和 CBBCF₁ 群体中穗剑高度差表型方差的 35.9%、30.5% 和 25.5%, 以及 XSBCF₁ 群体和 CBBCF₁ 群体中穗剑高度差中亲优势值方差的 29.1% 和 22.5%。以加性效应为主的 M-QTL 有 5 个(*qDPFT4*、*qDPFT5*、*qDPFT8*、*qDPFT9.1* 和 *qDPFT12*)。位点 *qDPFT9.2* 和 *qDPFT9.3* 均以超显性效应为主, 其中 *qDPFT9.2* 显性效应可增加穗剑高度差 2.1 cm, *qDPFT9.3* 显性效应可降低穗剑高度差 1.6 cm。

倒 2 叶长性状检测到 6 个 M-QTL, 分别解释 RIL 群体、XSBCF₁ 群体和 CBBCF₁ 群体中倒 2 叶长

表 2 粳稻秀堡 RIL 群体及其两个回交群体中检测到的 8 个性状的 M-QTL

Table 2. M-QTLs for eight traits detected in RIL and their two backcross F₁ populations from a cross of Xiushui 79 / C Bao in japonica rice.

位点 Locus	标记区间 Marker interval	RIL			XSBCF ₁						CBBCF ₁					
		基于表型值			基于表型值			基于 H_{MP}			基于表型值			基于 H_{MP}		
		Based on			Based on			Based on			Based on			Based on		
		phenotypic value			phenotypic value			H_{MP}			phenotypic value			H_{MP}		
		LOD	a	$R^2/\%$	LOD	a	$R^2/\%$	LOD	a	$R^2/\%$	LOD	a	$R^2/\%$	LOD	a	$R^2/\%$
<i>qPEDI.1</i>	RM265—RM6696										9.10	−2.3	28.7			
<i>qPEDI.2</i>	RM6696—RM3482	29.36	1.4	25.9	10.61	2.7	36.6									
<i>qPED5</i>	RM122—RM1182	2.62	−0.4	2.3												
<i>qPED8</i>	RM22957—RM80	6.42	0.7	5.4												
<i>qPED9.1</i>	RM6839—RM3700	25.66	−1.1	15.0												
<i>qPED9.2</i>	RM3700—RM3600										10.25	2.4	31.2			
<i>qPED9.3</i>	RM3600—RM6570				7.38	−2.0	19.8									
<i>qPED9.4</i>	RM5652—RM410													3.95	1.5	33.8
<i>qFLL1.1</i>	RM265—RM6696	5.49	1.3	4.0												
<i>qFLL1.2</i>	RM6696—RM3482				4.82	3.6	12.9				2.18	−2.1	2.1			
<i>qFLL8</i>	RM22957—RM80	2.75	−0.8	1.5												
<i>qFLL9.1</i>	RM3700—RM3600	30.72	−3.4	27.6							5.29	4.7	10.2			
<i>qFLL9.2</i>	RM3600—RM6570				16.81	−7.2	49.8	2.19	−2.6	22.3						
<i>qFLL9.3</i>	RM5652—RM410	15.37	−2.2	11.7							27.05	10.4	49.9	11.35	5.9	55.8
<i>qFLL12</i>	RM463—RM7018	7.18	−1.3	3.9												
<i>qFLA4</i>	RM551—RM335	3.24	−2.6	3.8												
<i>qFLA9</i>	RM5652—RM410	8.95	−4.2	9.6												
<i>qFLA11</i>	RM287—RM21	4.43	−2.6	3.6												
<i>qFLA5</i>	RM405—RM574													2.65	−5.3	24.2
<i>qDPFT4</i>	RM551—RM335	3.01	−0.7	2.9												
<i>qDPFT5</i>	RM7473—RM480	1.80	−1.3	8.7												
<i>qDPFT8</i>	RM80—RM281	10.59	1.1	8.1												
<i>qDPFT9.1</i>	RM5652—RM410	13.10	1.3	11.1												
<i>qDPFT9.2</i>	RM410—RM257							4.29	2.1	29.1	8.96	−2.9	25.5			
<i>qDPFT9.3</i>	RM257—OSR28													2.16	−1.6	22.5
<i>qDPFT12</i>	RM7018—RM5609	6.97	0.9	5.1	5.47	2.5	30.5									
<i>qSLL1</i>	RM6696—RM3482				4.18	3.3	8.3									
<i>qSLL7</i>	RM346—RM336													2.38	−2.5	6.5
<i>qSLL9.1</i>	RM3700—RM3600	25.69	−4.2	28.8												
<i>qSLL9.2</i>	RM3600—RM6570				24.31	−8.7	57.6	5.42	−4.1	32.6						
<i>qSLL9.3</i>	RM5652—RM410	10.30	−2.7	11.8							45.51	13.4	80.3	15.83	7.5	57.5
<i>qSLL12</i>	RM463—RM7018	5.54	−1.4	3.4												
<i>qSLA9</i>	RM3700—RM3600	2.88	1.1	2.8												
<i>qSLA1</i>	RM1003—RM3453				2.84	−3.4	19.8									
<i>qSLA12</i>	RM3483—RM19							2.71	7.5	60.5						
<i>qDPST1.1</i>	RM265—RM6696										9.62	−4.0	32.2			
<i>qDPST1.2</i>	RM6696—RM3482	19.81	2.5	22.8	8.45	4.1	38.6									
<i>qDPST12</i>	RM7018—RM5609	4.05	0.9	3.1												
<i>qLFI1</i>	RM6696—RM3482	20.86	1.8	14.9	11.02	3.8	27.7									
<i>qLFI3</i>	RM218—RM232													2.78	−1.8	14.4
<i>qLFI5</i>	RM440—RM164				4.06	2.2	9.2									
<i>qLFI9.1</i>	RM5652—RM410	5.91	−1.1	6.0							29.78	6.0	71.8			
<i>qLFI9.2</i>	RM3700—RM3600	29.75	−2.4	27.2												
<i>qLFI9.3</i>	RM3600—RM6570													10.76	3.1	45.5
<i>qLFI9.4</i>	RM201—RM6971				12.17	−3.8	27.6									

表型方差的 44.0％、65.9％和 80.3％,以及 XSBCF₁群体和 CBBCF₁群体中倒 2 叶长中亲优势值方差的 32.6％和 64.0％。以加性效应为主的 M-QTL 有 3 个 (*qSLL1*、*qSLL9.1* 和 *qSLL12*)。位点 *qSLL9.2*以部分显性效应为主。*qSLL9.3*和*qSLL7*均以超显性效应为主。

倒 2 叶角度性状检测到 3 个 M-QTL,分别解释 RIL 群体和 XSBCF₁群体中倒 2 叶角度表型方差的 2.8％和 19.8％,以及 XSBCF₁群体中倒 2 叶角度中亲优势值方差的 60.5％。以加性效应为主的 M-QTL 有 2 个(*qSLA1* 和 *qSLA9*)。位点 *qSLA12* 以超显性效应为主,其显性效应可增大倒 2 叶角度

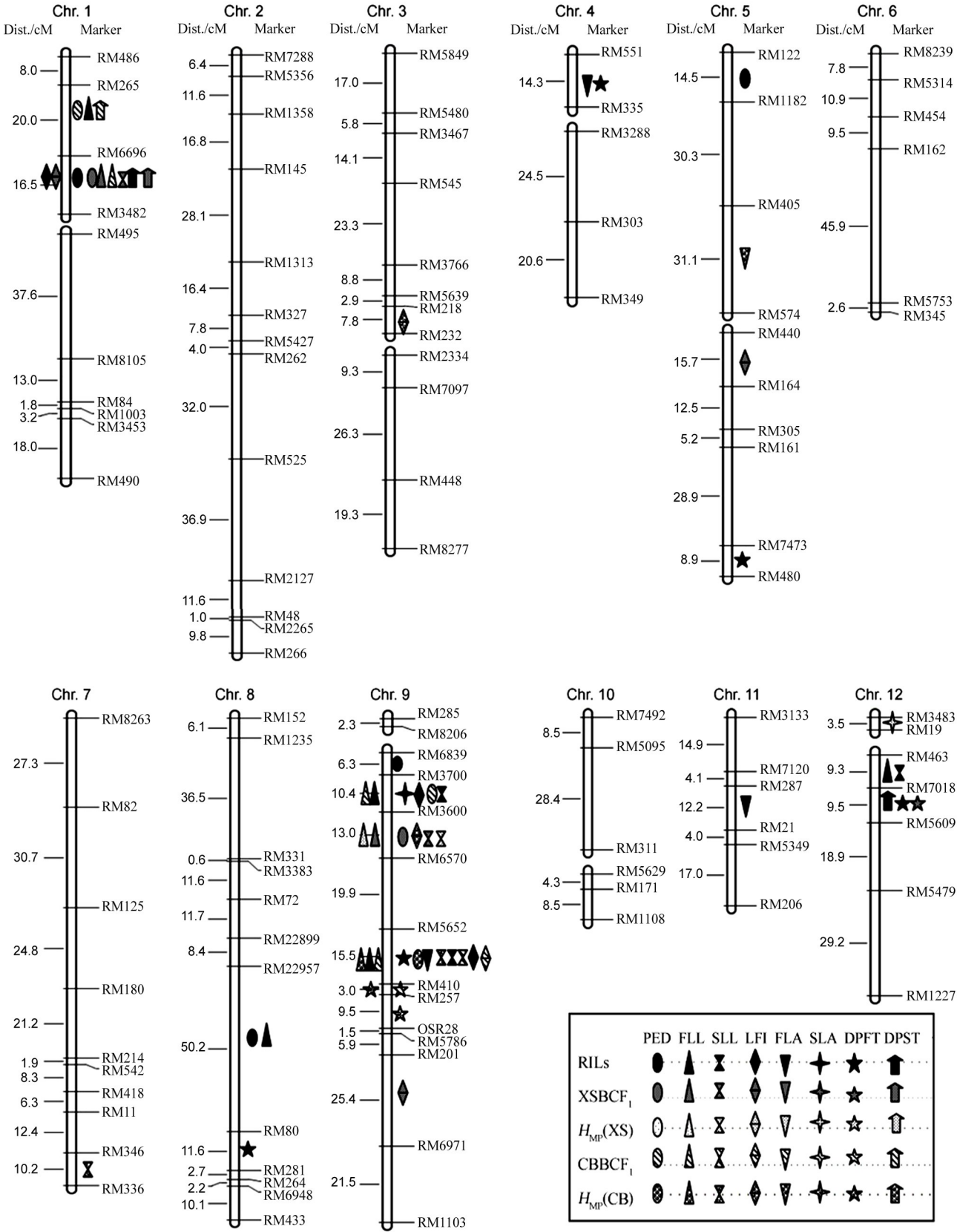


图 1 梗稻秀堡 RIL 群体及其两个回交群体中检测到的 8 个性状及其中亲优势的主效 QTL

Fig. 1. Main-effect QTLs mapped in Xiushui 79 / C Bao RIL and two relative backcross populations for the 8 traits and their H_{MP} in japonica rice.

表 3 粳稻秀堡 RIL 群体中检测到的影响 8 个性状的双基因上位性 QTL

Table 3. Digenic epistatic QTL pairs affecting eight traits identified in RIL population from a cross of Xiushui 79 / C Bao in japonica rice.

性状 Trait	位点 Locus	标记区间 <i>i</i> Marker interval <i>i</i>	位点 Locus	标记区间 <i>j</i> Marker interval <i>j</i>	LOD 值 LOD value	加性效应 <i>i</i> <i>A_i</i>	加性效应 <i>j</i> <i>A_j</i>	上位性效应 <i>AA_{ij}</i>	表型方差 解释率 <i>R</i> ² /%
PED	2.11	RM48—RM2265	9.8	RM410—RM257	3.70			0.4	1.5
	3.1	RM5849—RM5480	10.5	RM171—RM1108	6.93			0.5	2.9
	3.11	RM448—RM8277	10.1	RM7492—RM5095	6.37		0.3 ⁺	−0.4	1.8
	5.1	RM122—RM1182	8.5	RM72—RM22899	5.45	−0.5 ^{***}		−0.4	1.7
	5.7	RM305—RM161	8.5	RM72—RM22899	6.48			0.5	2.3
	6.5	RM5753—RM345	8.9	RM281—RM264	3.03			0.4	1.2
	8.8	RM80—RM281	9.10	OSR28—RM5786	10.77	0.6 ^{***}		−0.4	1.7
	1.2	RM265—RM6696	5.5	RM440—RM164	12.99	1.3 ^{***}		1.5	3.9
FLL	1.9	RM3453—RM490	7.4	RM180—RM214	5.14			1.1	2.3
	2.1	RM7288—RM5356	7.2	RM82—RM125	5.85	0.6 ⁺		1.1	2.1
	2.1	RM7288—RM5356	11.2	RM7120—RM287	6.64	0.6 ⁺		1.0	1.8
	2.4	RM145—RM1313	8.2	RM1235—RM331	6.55	0.7 ⁺		−0.9	1.3
	3.9	RM2334—RM7097	11.2	RM7120—RM287	5.51			−1.1	2.2
	5.1	RM122—RM1182	9.4	RM3700—RM3600	35.47		−3.4 ^{***}	1.2	2.6
	6.5	RM5753—RM345	7.4	RM180—RM214	7.36			−1.3	3.0
	3.10	RM7097—RM448	8.1	RM152—RM1235	5.94			−2.8	3.6
FLA	9.7	RM5652—RM410	11.3	RM287—RM21	19.10	−4.4 ^{***}	−2.6 ^{***}	3.3	5.0
	1.9	RM3453—RM490	6.3	RM454—RM162	3.86			−0.7	2.3
DPFT	2.1	RM7288—RM5356	10.5	RM171—RM1108	5.64			0.9	3.5
	2.10	RM2127—RM48	12.6	RM5479—RM1227	3.87			0.6	1.9
	2.12	RM2265—RM266	8.2	RM1235—RM331	4.26		0.3 ⁺	−0.6	1.7
	3.10	RM7097—RM448	11.2	RM7120—RM287	7.45	0.4 ⁺	0.4 ⁺	1.0	4.8
	9.5	RM3600—RM6570	11.1	RM3133—RM7120	5.77	0.9 ^{***}		0.6	1.7
SLL	1.2	RM265—RM6696	1.5	RM495—RM8105	9.87			1.0	4.4
	1.2	RM265—RM6696	5.6	RM164—RM305	9.40	1.7 ^{***}		1.3	1.9
	1.5	RM495—RM8105	3.10	RM7097—RM448	7.04			−0.9	3.2
	2.4	RM145—RM1313	8.1	RM152—RM1235	6.85			0.8	2.9
	3.1	RM5849—RM5480	10.2	RM5095—RM311	4.60	−0.6 ⁺		−1.5	2.6
	3.11	RM448—RM8277	11.5	RM5349—RM206	4.42			−1.4	2.2
	4.1	RM551—RM335	5.1	RM122—RM1182	2.99			−0.9	1.0
	5.5	RM440—RM164	11.5	RM5349—RM206	6.26	0.3 ⁺		−0.7	2.1
	7.3	RM125—RM180	9.7	RM5652—RM410	10.28		−1.0 ^{***}	−0.7	1.9
	8.7	RM22957—RM80	11.5	RM5349—RM206	3.99			−0.6	1.6
SLA	9.4	RM3700—RM3600	9.11	RM5786—RM201	34.13	−2.0 ^{***}	−0.5 ^{***}	−0.9	3.6
	9.1	RM285—RM8206	9.7	RM5652—RM410	3.56			1.2	2.8
	9.10	OSR28—RM5786	12.6	RM5479—RM1227	3.45			1.6	2.4
DPST	1.3	RM6696—RM3482	7.2	RM82—RM125	23.69	2.5 ^{***}		1.2	3.7
	1.5	RM495—RM8105	5.5	RM440—RM164	5.16			−1.1	3.3
	2.5	RM1313—RM327	7.4	RM180—RM214	4.36			1.0	2.9
	2.8	RM262—RM525	12.6	RM5479—RM1227	9.13			−1.6	7.0
	3.9	RM2334—RM7097	7.8	RM11—RM346	5.77			1.1	3.6
	3.11	RM448—RM8277	5.9	RM7473—RM480	7.42	0.7 ⁺		−1.2	3.8
	5.9	RM7473—RM480	7.4	RM180—RM214	3.85			−0.9	2.2

PED—穗抽出度；FLL—剑叶长；FLA—剑叶角度；DPFT—穗剑高度差；SLL—倒 2 叶长；SLA—倒 2 叶角度；DPST—倒二高度差。*, **, *** 分别表示在 $\alpha=0.05$, $\alpha=0.001$ 和 $\alpha=0.0001$ 概率水平上加性效应与 0 有显著差异。粗体标记表示该区间也检测到主效 QTL。 A_i 和 A_j 分别表示位点 i 和位点 j 的主效应。 AA_{ij} 是位点 i 和位点 j 间上位性效应。 AA_{ij} 正值表示当两互作位点的等位基因来自同一亲本时表现为增效互作,而两互作位点的等位基因来自不同亲本时表现为减效互作;负值则相反。 R^2 表示 AA_{ij} 在 $\alpha=0.05$ 显著水平上解释表型方差的百分率。

PED, Panicle exsertion degree; FLL, Flag leaf length; FLA, Flag leaf angle; DPFT, Distance between panicle tip and flag leaf tip; SLL, Second leaf length; SLA, Second leaf angle; DPST, Distance between panicle tip and second leaf tip. *, **, *** denote there are significant differences between additive effect and zero at $\alpha=0.05$, $\alpha=0.001$ and $\alpha=0.0001$ probability levels, respectively. Markers indicated in bold are those flanking M-QTLs. A_i and A_j are the main effects of the loci i and j . AA_{ij} is the epistatic effect between loci i and j . AA_{ij} value implies that the two-locus genotypes being the same as those in Xiushui 79 or C Bao parent take the positive effects, while the two-locus genotypes of recombination between the two parents take the negative effects. The case of negative AA_{ij} values is just the opposite. R^2 is the proportion of the total phenotypic variation explained by the AA_{ij} at $\alpha=0.005$.

7.5°。

穗二高度差性状检测到 3 个 M-QTL, 分别解释 RIL 群体、XSBCF₁ 群体和 CBBCF₁ 群体中穗二高度差表型方差的 25.9%、38.6% 和 32.2%。这些 M-QTL 均以加性效应为主。

倒 1 节间长性状检测到 7 个 M-QTL, 分别解释 RIL 群体、XSBCF₁ 群体和 CBBCF₁ 群体中倒 1 节间长表型方差的 48.1%、64.5% 和 71.8%, 以及 CBBCF₁ 群体中倒 1 节间长中亲优势值方差的 59.9%。以加性效应为主的 M-QTL 有 5 个(*qLFI1*、*qLFI5*、*qLFI9.1*、*qLFI9.2*、*qLFI9.4*)。位点 *qLFI3* 和 *qLFI9.3* 均以超显性效应为主。

2.3 8 个异交相关性状及其中亲优势的 E-QTL

在 RIL 群体中, 共检测到 43 对 E-QTL(表 3)。其中穗抽出度检测到 7 对 E-QTL, 共解释抽出度表型方差的 13.1%。剑叶长检测到 8 对 E-QTL, 共解释剑叶长表型方差的 19.2%。剑叶角度检测到 2 对 E-QTL, 共解释剑叶角度表型方差的 8.6%。穗剑高度差检测到 6 对 E-QTL, 共解释穗剑高度差表型方差的 15.9%。倒 2 叶长检测到 11 对 E-QTL, 共解释倒 2 叶长表型方差的 27.4%。倒 2 叶角度检测到 2 对 E-QTL, 共解释倒 2 叶角度表型方差的 5.2%。穗二高度差检测到 7 对 E-QTL, 共解释穗二高度差表型方差的 26.5%。倒 1 节间长未检测到 E-QTL。在 43 对 E-QTL 中, 有 3 对 E-QTL, 其所在的 2 个染色体区间都有显著的加性效应; 有 16 对 E-QTL 发生在一个有显著加性效应的区间; 余下的 E-QTL 所在的染色体区间均不存在显著的加性效应。

在 XSBCF₁ 群体中, 共检测到 16 对 E-QTL(表 4)。穗抽出度性状检测到 3 对 E-QTL, 由 BCF₁ 表型值计算检测到的 2 对 E-QTL 共解释穗抽出度表型方差的 51.2%, 两个互作位点对的等位基因均来自亲本秀水 79 时减少穗抽出度 3 cm 左右; 由 H_{MP} 值计算检测到的 1 对 E-QTL 解释穗抽出度中亲优势值表型方差的 75.8%, 两互作位点的等位基因均来自亲本秀水 79 时增加穗抽出度中亲优势值 3 cm。剑叶长性状检测到 3 对 E-QTL, 由 BCF₁ 表型值计算检测到的 2 对 E-QTL 共解释剑叶长表型方差的 38.0%, 互作位点 1.7 和 11.1 的等位基因均来自秀水 79 时增加剑叶长 5.7 cm, 互作位点 2.1 和 8.1 的等位基因均来自秀水 79 时缩短剑叶长 5.9 cm; 由 H_{MP} 值计算检测到的 1 对 E-QTL 解释

剑叶长中亲优势值表型方差的 36.6%, 两互作位点的等位基因均来自亲本秀水 79 时增加剑叶长中亲优势值 6.6 cm。穗剑高度差性状仅由 H_{MP} 值计算检测到 1 对 E-QTL, 解释穗剑高度差中亲优势值表型方差的 68.1%, 两互作位点的等位基因均来自秀水 79 时可降低穗剑高度差中亲优势 4.4 cm。倒 2 叶长性状检测到 4 对 E-QTL, 由 BCF₁ 表型值计算检测到的 4 对 E-QTL 共解释倒 2 叶长表型方差的 53.8%, 两互作位点的等位基因均来自秀水 79 时缩短倒 2 叶长 6 cm 左右; 由 H_{MP} 值计算检测到的 1 对 E-QTL 解释倒 2 叶长中亲优势值表型方差的 33.1%, 两互作位点的等位基因均来自秀水 79 时可减少倒 2 叶长中亲优势值 5.5 cm。倒 2 叶角度性状仅由 H_{MP} 值计算检测到 1 对 E-QTL, 解释倒 2 叶角度中亲优势值表型方差的 42.6%, 两互作位点的等位基因均来自秀水 79 时可减小倒 2 叶角度中亲优势值 8.2°。穗二高度差性状检测到 3 对 E-QTL, 其中, 由 BCF₁ 表型值计算检测到的 2 对 E-QTL 共解释穗二高度差表型方差的 56.6%; 互作位点 2.7 和 12.6 的等位基因均来自秀水 79 时降低穗二高度差 4.8 cm, 互作位点 7.1 和 9.13 的等位基因均来自秀水 79 时增加穗二高度差 5.3 cm; 由 H_{MP} 值计算检测到的 1 对 E-QTL 解释穗二高度差中亲优势值表型方差的 76.8%, 两互作位点的等位基因均来自秀水 79 时降低穗二高度差中亲优势值 5.6 cm。倒 1 节间长性状仅由 BCF₁ 表型值计算检测到 1 对 E-QTL, 解释倒 1 节间长表型方差的 36.8%, 两互作位点的等位基因均来自秀水 79 时可缩短倒 1 节间长 5.4 cm。

在 CBBCF₁ 群体中, 共检测到 23 对 E-QTL(表 5)。穗抽出度性状检测到 3 对 E-QTL, 由 BCF₁ 表型值计算检测到的 2 对 E-QTL 共解释穗抽出度表型方差的 47.8%, 其中互作位点 5.1-12.3 的等位基因均来自 C 堡时增加穗抽出度 2.3 cm, 而互作位点 9.3-9.7 的等位基因均来自 C 堡时缩短穗抽出度 4.4 cm; 由 H_{MP} 值计算检测到的 1 对 E-QTL 解释穗抽出度中亲优势值表型方差的 39.4%。剑叶长性状检测到 3 对 E-QTL, 由 BCF₁ 表型值计算检测到的 2 对 E-QTL 共解释剑叶长表型方差的 26.5%, 互作位点 7.1-7.9 及互作位点 9.4-9.8 的等位基因均来自 C 堡时分别缩短剑叶长 6.0 cm 和 10.1 cm; 由 H_{MP} 值计算检测到的 1 对 E-QTL 解释剑叶长中亲优势值表型方差的 36.7%, 互作位点

表 4 粳稻 XSBCF₁ 群体中检测到的影响 8 个性状及其中亲优势的双基因上位性 QTL

Table 4. Digenic E-QTL pairs affecting the mean performance and mid-parent heterosis of the eight traits identified in the XSBCF₁ population in japonica rice.

性状	位点	标记区间 <i>i</i>	位点	标记区间 <i>j</i>	基于表型值计算					基于 H_{MP} 值计算				
					Calculated based on phenotypic value					Calculated based on H_{MP} value				
					LOD	A_i	A_j	AA_{ij}	$R^2/\%$	LOD	A_i	A_j	AA_{ij}	$R^2/\%$
PED	1. 9	RM3453—RM490	10. 2	RM5095—RM311	5. 29	—0. 7 *		—2. 6	19. 2					
	2. 9	RM525—RM2127	7. 2	RM82—RM125						3. 98		1. 0 *	3. 0	75. 8
	9. 3	RM6839—RM3700	9. 6	RM6570—RM5652	6. 72		—0. 9 *	—3. 4	32. 0					
FLL	1. 7	RM84—RM1003	11. 1	RM3133—RM7120	5. 21			5. 7	18. 4					
	2. 1	RM7288—RM5356	8. 1	RM152—RM1235	6. 52		—2. 1 *	—5. 9	19. 6					
	2. 9	RM525—RM2127	7. 2	RM82—RM125						5. 41	1. 5 *	2. 1 *	6. 6	36. 6
DPFT	10. 2	RM5095—RM311	12. 6	RM5479—RM1227						4. 07			—4. 4	68. 1
SLL	2. 4	RM145—RM1313	8. 2	RM1235—RM331	5. 55		—2. 0 *	—6. 4	14. 6	4. 25		—1. 7 *	—5. 5	33. 1
	3. 1	RM5849—RM5480	6. 1	RM8239—RM5314	3. 66			—5. 6	11. 2					
	3. 10	RM7097—RM448	11. 2	RM7120—RM287	3. 67			—6. 2	13. 6					
	9. 12	RM201—RM6971	12. 3	RM463—RM7018	6. 46		—2. 5 *	—6. 3	14. 4					
SLA	1. 2	RM265—RM6696	6. 3	RM454—RM162						3. 72			—8. 2	42. 6
DPST	2. 7	RM5427—RM262	12. 6	RM5479—RM1227	3. 83			—4. 8	25. 4					
	6. 5	RM5753—RM345	9. 11	RM5786—RM201						3. 72			—5. 6	76. 8
	7. 1	RM8263—RM82	9. 13	RM6971—RM1013	7. 35	2. 3 *		5. 3	31. 2					
LFI	2. 6	RM327—RM5427	5. 2	RM1182—RM405	7. 06			—5. 4	36. 8					

PED—穗抽出色度；FLL—剑叶长；FLA—剑叶角度；DPFT—穗剑高度差；SLL—倒 2 叶长；SLA—倒 2 叶角度；DPST—穗二高度差；LFI—倒 1 节间长。*，**，*** 分别表示在 $\alpha=0.05$ ， $\alpha=0.001$ 和 $\alpha=0.0001$ 概率水平上加性效应与 0 有显著差异。粗体标记表示该区间也检测到 M-QTL。 A_i 和 A_j 分别表示位点 i 和位点 j 的主效应。 AA_{ij} 是位点 i 和位点 j 间上位性效应。 AA_{ij} 正值表示当两互作位点的等位基因均来自亲本秀水 79 时表现为增效互作，而两互作位点的等位基因来自不同亲本时表现为减效互作；负值则相反。 R^2 表示 AA_{ij} 在 $\alpha=0.005$ 显著水平上解释表型方差的百分率。

PED, Panicle exertion degree; FLL, Flag leaf length; FLA, Flag leaf angle; DPFT, Distance between panicle tip and flag leaf tip; SLL, Second leaf length; SLA, Second leaf angle; DPST, Distance between panicle tip and second leaf tip; LFI, Length of the first internode. *, **, *** denote significant differences between additive effect and zero at $\alpha=0.05$, $\alpha=0.001$ and $\alpha=0.0001$ probability levels, respectively. Markers indicate in bold are those flanking M-QTLs. A_i and A_j are the main effects of the loci i and j . AA_{ij} is the epistatic effect between loci i and j . AA_{ij} value implies that the two-locus genotypes being the same as those in Xiushui 79 parent take the positive effects, while the two-locus genotypes of recombination between the two parents take the negative effects. The case of negative AA_{ij} values is just the opposite. R^2 is the proportion of the total phenotypic variation explained by the AA_{ij} at $\alpha=0.005$.

7. 4-11. 5 的等位基因均来自 C 堡时缩短剑叶长中亲优势值 5. 3 cm。剑叶角度性状仅由 BCF₁ 表型值计算检测到 4 对 E-QTL,共解释剑叶角度表型方差的 82. 3%,互作位点 1. 1-12. 5、互作位点 4. 3-12. 5 和互作位点 7. 6-8. 6 的等位基因均来自 C 堡时分别增加剑叶角度中亲优势值 14. 1°、10. 2°和 12. 1°,而互作位点 8. 1-12. 3 的等位基因均来自 C 堡时降低剑叶角度 10. 7°。穗剑高度差性状仅由 BCF₁ 表型值计算检测到 1 对 E-QTL,解释穗剑高度差表型方差的 60. 0%,两互作位点的等位基因均来自亲本 C 堡时可降低穗剑高度差 5. 9 cm。倒 2 叶长检测到 5 对 E-QTL,由 BCF₁ 表型值计算检测到的 2 对 E-QTL 共解释倒 2 叶长表型方差的 44. 7%,其中互作位点 4. 1-12. 1 的等位基因均来自 C 堡时增加倒 2 叶长 15. 1 cm,而互作位点 7. 1-7. 9 的等位基因均来自 C 堡时缩短倒 2 叶长 6. 1

cm;由 H_{MP} 值计算检测到的 3 对 E-QTL 解释倒 2 叶长中亲优势值表型方差的 94. 5%,互作位点 3. 3-7. 4、互作位点 7. 9-10. 2 和互作位点 8. 11-11. 2 的等位基因均来自 C 堡时分别增加倒 2 叶长中亲优势值 6. 2 cm、6. 4 cm 和 12. 1 cm。倒 2 叶角度性状仅由 BCF₁ 表型值计算检测到 1 对 E-QTL,解释倒 2 叶角度表型方差的 40. 4%,两互作位点的等位基因均来自亲本 C 堡时可增加倒 2 叶角度中亲优势值 4. 5°。穗二高度差性状检测到 6 对 E-QTL,由 BCF₁ 表型值计算检测到的 4 对 E-QTL 共解释穗二高度差表型方差的 77. 7%,其中互作位点 2. 9-12. 4 及 3. 2-9. 11 的等位基因均来自 C 堡时分别降低穗二高度差 6. 2 cm 和 5. 4 cm,而互作位点 2. 12-4. 1 及 3. 7-7. 4 的等位基因均来自 C 堡时分别增加穗二高度差 5. 8 cm 和 7. 2 cm;由 H_{MP} 值计算检测到的 2 对 E-QTL 解释穗二高度差中亲

表 5 梗稻 CBBCF₁ 群体中检测到的影响 8 个性状及其中亲优势的双基因上位性 QTL

Table 5. Digenic E-QTL pairs affecting the mean performance and mid-parent heterosis of the eight traits identified in the CBBCF₁ population in japonica rice.

性状	位点	标记区间 <i>i</i>	位点	标记区间 <i>j</i>	基于表型值计算					基于 <i>H_{MP}</i> 值计算				
					Calculated based on phenotypic value					Calculated based on <i>H_{MP}</i> value				
					LOD	<i>A_i</i>	<i>A_j</i>	<i>AA_{ij}</i>	<i>R</i> ² / %	LOD	<i>A_i</i>	<i>A_j</i>	<i>AA_{ij}</i>	<i>R</i> ² / %
PED	5. 1	RM122—RM1182	12. 3	RM463—RM7018	5. 58	0. 9 [*]	0. 9 [*]	2. 3	10. 0					
	6. 2	RM5314—RM454	12. 3	RM463—RM7018						4. 46		1. 0 [*]	2. 7	39. 4
	9. 3	RM6839—RM3700	9. 7	RM5652—RM410	14. 15		2. 1 ^{***}	—4. 4	37. 8					
FLL	7. 1	RM8263—RM82	7. 9	RM346—RM336	5. 33			—6. 0	6. 9					
	7. 4	RM180—RM214	11. 5	RM5349—RM206						3. 89		—1. 7 [*]	—5. 3	36. 7
	9. 4	RM3700—RM3600	9. 8	RM410—RM257	45. 86	3. 7 ^{***}	8. 0 ^{***}	—10. 1	19. 6					
FLA	1. 1	RM486—RM265	12. 5	RM5609—RM5479	5. 79	3. 4 [*]	4. 3 [*]	14. 1	29. 1					
	4. 3	RM3288—RM303	12. 5	RM5609—RM5479	6. 51	3. 6 [*]	4. 4 [*]	10. 2	15. 2					
	7. 6	RM542—RM418	8. 6	RM22899—RM22957	4. 58			12. 1	21. 3					
DPFT	8. 1	RM152—RM1235	12. 3	RM463—RM7018	3. 15			—10. 7	16. 7					
	2. 10	RM2127—RM48	12. 3	RM463—RM7018	8. 07			—5. 9	60. 0					
SLL	3. 3	RM3467—RM545	7. 4	RM180—RM214						3. 90		—2. 2 [*]	—6. 2	24. 3
	4. 1	RM551—RM335	12. 1	RM3483—RM19	2. 61	6. 4 [*]	5. 1 [*]	15. 1	38. 5					
	7. 1	RM8263—RM82	7. 9	RM346—RM336	4. 94	—1. 5 [*]	—1. 6 [*]	—6. 1	6. 2					
SLA	7. 9	RM346—RM336	10. 2	RM5095—RM311						6. 29	—2. 5 ^{**}	—1. 6 [*]	—6. 4	25. 8
	8. 11	RM6948—RM433	11. 2	RM7120—RM287						3. 49			—12. 1	44. 4
DPST	7. 5	RM214—RM542	8. 8	RM80—RM281	3. 88	2. 0 [*]		4. 5	40. 4					
	2. 9	RM525—RM2127	12. 4	RM7018—RM5609	6. 05			—6. 2	19. 4					
	2. 12	RM2265—RM266	4. 1	RM551—RM335	5. 26			5. 8	16. 7					
	3. 2	RM5480—RM3467	9. 11	RM5786—RM201	4. 81			—5. 4	15. 0					
	3. 2	RM5480—RM3467	9. 12	RM201—RM6971						3. 45			—5. 1	21. 3
	3. 7	RM218—RM232	7. 4	RM180—RM214	6. 41	1. 8 [*]	2. 5 ^{**}	7. 2	26. 6					
	6. 2	RM5314—RM454	12. 3	RM463—RM7018						4. 05			5. 7	27. 0

PED—穗抽出色; FLL—剑叶长; FLA—剑叶角度; DPFT—穗剑高度差; SLL—倒 2 叶长; SLA—倒 2 叶角度; DPST—倒 2 高度差。*, **, *** 分别表示在 $\alpha=0.05, \alpha=0.001$ 和 $\alpha=0.0001$ 概率水平上加性效应与 0 有显著差异。粗体标记表示该区间也检测到 M-QTL。 *A_i* 和 *A_j* 分别表示位点 *i* 和位点 *j* 的主效应。 *AA_{ij}* 是位点 *i* 和位点 *j* 间上位性效应。 *AA_{ij}* 正值表示当两互作位点的等位基因均来自亲本 C 堡时表现为增效互作,而两互作位点的等位基因来自不同亲本时表现为减效互作;负值则相反。 *R*² 表示 *AA_{ij}* 在 $\alpha=0.005$ 显著水平上解释表型方差的百分率。

PED, Panicle exsertion degree; FLL, Flag leaf length; FLA, Flag leaf angle; DPFT, Distance between panicle tip and flag leaf tip; SLL, Second leaf length; SLA, Second leaf angle; DPST, Distance between panicle tip and second leaf tip. *, **, *** denote significant differences between additive effect and zero at $\alpha=0.05, \alpha=0.001$ and $\alpha=0.0001$ probability levels, respectively. Markers indicate in bold are those flanking M-QTLs. *A_i* and *A_j* are the main effects of the loci *i* and *j*. *AA_{ij}* is the epistatic effect between loci *i* and *j*. *AA_{ij}* value implies that the two-locus genotypes being the same as those in C Bao parent take the positive effects, while the two-locus genotypes of recombination between the two parents take the negative effects. The case of negative *AA_{ij}* values is just the opposite. *R*² is the proportion of the total phenotypic variation explained by the *AA_{ij}* at $\alpha=0.005$.

优势值表型方差的 48.3%, 互作位点 3.2-9.12 的等位基因均来自 C 堡时降低穗二高度差中亲优势值 5.1 cm, 互作位点 6.2-12.3 的等位基因均来自 C 堡时增加穗二高度差中亲优势值 5.7 cm。

3 讨论

本研究在 RIL 群体、XSBCF₁ 群体和 CBBCF₁ 群体中, 8 个性状共检测到 45 个 M-QTL (平均每个性状 5.63 个) 和 82 对 E-QTL (平均每个性状 10.25 对), 26 个 M-QTL 和 43 对 E-QTL 在 RIL 群体中检测到。通过比较利用 RIL 群体表型值、BCF₁ 表型值和 *H_{MP}* 值检测到的 QTL 遗传效应可以看出 (表 6): RIL 群体中, 各性状检测到的 M-QTL 数目在 1

到 5 个之间, 平均单个性状检测到 M-QTL 3.3 个; 单个性状检测到的所有 M-QTL 贡献率总和和变幅为 2.8%~48.7%, 平均为 33.9%。RIL 群体中各性状检测到的 E-QTL 数目在 0 至 11 对之间, 平均单个性状检测到 5.4 对; 单个性状检测到的所有 E-QTL 贡献率总和和变幅为 0%~27.4%, 平均为 14.5%。XSBCF₁ 群体中, 平均单个性状检测到 1.4 个加性 M-QTL, 单个性状检测到的所有 M-QTL 贡献率总和和平均为 28.9%; 平均单个性状检测到 0.3 个显性 M-QTL, 基于 BCF₁ 表型值和 *H_{MP}* 值计算, 平均单个性状检测到的所有 M-QTL 贡献率总和和平均分别为 13.4% 和 6.9%; 平均单个性状检测到 0.3 个超显性 M-QTL, 基于 *H_{MP}* 值计算, 单个性状检测

表 6 粳稻秀堡 RIL 群体和两个回交群体中检测到的影响 8 个性状的 QTL 基因作用类型

Table 6. Summarized results on gene action of QTLs affecting eight traits detected in the RILs and two BC populations from a cross of Xiushui 79/

C Bao in japonica rice.															
性状 Trait	RIL 群体 RIL population		XSBCF ₁ 群体 XSBCF ₁ population							CBBCF ₁ 群体 CBBCF ₁ population					
	上位性 Additive		上位性 Additive		完全或部分显性 Complete or partial dominance			超显性 Over or under- dominance		上位性 Additive		超显性 Over or under- dominance			
	No.	R ² / %	No.	R ² (F ₁) / %	No.	R ² (F ₁) / %	R ² (H _{MP}) / %	No.	R ² (F ₁) / %	R ² (H _{MP}) / %	No.	R ² (F ₁) / %	No.	R ² (F ₁) / %	R ² (H _{MP}) / %
M-QTLs															
PED	4	48.5	2	56.4							2	59.9	1		38.8
FLL	5	48.7	1	12.9	1	49.8	22.3				2	12.3	1	44.9	55.8
FLA	3	17.0											1		24.2
DPFT	5	35.9	1	30.5				1		29.1	1	25.5	1		22.5
SLL	3	44.0	1	8.3	1	57.6	32.6						2	80.3	64.0
SLA	1	2.8	1	19.8				1		60.5					
DPST	2	25.9	1	38.6							1	32.2			
LFI	3	48.1	3	64.5							1	71.8	2		59.9
Mean	3.3	33.9	1.4	28.9	0.3	13.4	6.9	0.3		11.2	1	25.2	1	15.7	33.2
E-QTLs															
PED	7	13.1	2	51.2				1		75.8	2	47.8	1		39.4
FLL	8	19.2	2	38.0				1		36.6	2	26.5	1		36.7
FLA	2	8.6									4	82.3			
DPFT	6	15.9						1		68.1	1	60.0			
SLL	11	27.4	4	53.8				1		33.1	2	44.7	3		94.5
SLA	2	5.2						1		42.6	1	40.4			
DPST	7	26.5	2	56.6				1		76.8	4	77.7	2		48.3
LFI			1	36.8											
Mean	5.4	14.5	1.4	29.6				0.8		41.6	2	47.4	0.9		27.4

到的所有 M-QTL 贡献率总和平均为 11.2%。CB-BCF₁ 群体中,平均单个性状检测到 1.0 个加性 M-QTL,单个性状检测到的所有 M-QTL 贡献率总和平均为 25.2%;平均单个性状检测到 1.0 个超显性 M-QTL,基于 BCF₁表型值和 H_{MP} 值计算,平均单个性状检测到的所有 M-QTL 贡献率总和平均分别为 15.7%和 33.2%。两个 BCF₁群体中平均单个性状检测到 1.7 对加性 E-QTL,平均单对加性 E-QTL 的贡献率为 22.6%。两个 BCF₁群体中均未检测到显性 E-QTL。在 XSBCF₁群体和 CBBCF₁群体中,平均单个性状分别检测到 0.8 对和 0.9 对超显性 E-QTL;基于 H_{MP} 值计算,单个性状检测到的所有超显性 E-QTL 贡献率总和平均数分别为 41.6%和 27.4%。上述结果表明:粳稻异交相关性状是由多位点控制的,基因对性状本身的作用类型以加性效应为主;超显性效应和上位性效应是粳稻秀堡组合异交相关性状中亲优势的主要遗传基础。

本研究结果表明粳稻秀堡组合异交相关性状中亲优势是超显性和上位性共同作用的结果,这与李兰芝等^[14]和 Mei 等^[23]认为超显性效应是水稻剑叶

长杂种优势的主要遗传基础有些出入,同时李兰芝等^[14]认为倒 2 叶长杂种优势的主要遗传基础也是超显性效应。结论的不同可能与研究者所用的材料以及所分析的性状不同有关。本研究是首次对粳稻的 8 个异交相关性状及其中亲优势进行系统的分子遗传基础剖析,并在前人所调查的性状的基础上,增加了穗剑高度差和穗二高度差这 2 个水稻异交相关性状。

本研究中检测到的能稳定表达且效应值显著的 QTL 一方面可以用来精细定位(如 $qPED1.2$);另一方面可以根据不同的育种目标对表现增效或减效的 QTL 加以应用,如利用增效的加性 QTL $qD-PFT8$ 和 $qDPST12$ 改良不育系的穗剑高度差和穗二高度差,利用增效的显性 QTL $qPED9.2$ 改良二元不育系的穗抽出度。本研究检测到的微效但“稳定”的 QTL(如 $qPED8$)可采用分子标记技术不断聚合有益 QTL 的效应,修饰一些应用范围较广的杂交稻亲本,以间接利用这些基因资源。对于表现明显超亲优势的 F₁ 组合以及在杂种优势形成过程中起重要作用的超显性效应的 QTL(如 $qFLA5$ 和

qSLA12),可筛选出具有理想杂种优势的杂交组合作为二元不育系,再与恢复系杂交配制三交种,以利用粳稻三交种杂种优势提高杂交粳稻的适应性及降低制种成本^[8,28]。

图 1 和表 3 显示控制 8 个性状的 QTL 在基因组中呈不均匀分布,分布于 1、3、4、5、7、8、9、11、12 等 9 条染色体上,且在每条染色体上也呈非均匀分布,大都集中于某些染色体区间,即呈簇状分布。如位于第 9 染色体的 RM5652—RM410 区间内同时存在影响穗抽出度、剑叶长、倒 2 叶长、倒 1 节间长、剑叶角度、穗剑高度差 6 个性状的 QTL。此外集中分布且控制 2 个或 2 个以上性状的 QTL 的染色体区间还有 4 个,分别是第 1 染色体的 RM265—RM3482 区间,第 9 染色体的 RM3700—RM6570 区间,第 8 染色体的 RM22957—RM80 区间和第 12 染色体的 RM7018—RM5609 区间。推测位于同一标记区间的 QTL 位点可能是“一因多效”位点或是控制多个性状的座位紧密连锁,无论这类 QTL 富集区是“一因多效”还是控制不同性状的基因紧密连锁,都为利用标记辅助选择同时改良多个性状提供了可能性^[29]。

参考文献:

- [1] 邓华凤,何强,舒服,等. 中国杂交粳稻研究现状与对策. 杂交水稻, 2006, 21(1): 1-6.
- [2] 汤述翥,张宏根,梁国华,等. 三系杂交粳稻发展缓慢的原因及对策. 杂交水稻, 2008, 23(1): 1-5.
- [3] 汤玉庚,王才林. 再论长江流域杂交粳稻育种攻关中的几个问题. 杂交水稻, 1990(6): 3-6.
- [4] 洪德林,汤玉庚. 粳稻雄性不育恢复基因研究: I. 粳稻雄性不育恢复基因的地理分布. 江苏农业学报, 1985, 1(4): 1-5.
- [5] 江建华,赵其兵,刘强明,等. 利用条件 QTL 定位发掘粳稻生育期和株高及单株有效穗数适用有利等位变异. 中国水稻科学, 2011, 25(3): 277-283.
- [6] 洪德林. 粳稻 BT 型同质恢和非同质恢育性恢复力及后代经济性状研究. 江苏农业科学, 1998(5): 2-7.
- [7] 胡文德,孙大运,江建华,等. 100 份水稻资源对外源 GA₃ 敏感性比较. 南京农业大学学报, 2010, 33(6): 7-12.
- [8] 吉立柱,陆作楣. 粳稻二元不育系开花习性的研究. 天津农业科学, 2002, 8(1): 14-17.
- [9] 乔保建,朱晓彪,王盈盈,等. 不同生长环境下水稻穗抽出度三个相关性状 QTL 定位研究. 作物学报, 2008, 34(3): 389-396.
- [10] 杨德卫,朱镇,张亚东,等. 基于 CSSL 的水稻穗颈长度 QTL 的代换作图. 遗传, 2009, 31(7): 741-747.
- [11] Luo A, Qian Q, Yin H, et al. *EU11*, encoding a putative cy-

- tochrome P450 monooxygenase, regulates internodes elongation by modulating gibberellin responses in rice. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47(2): 181-191.
- [12] Zhu Y, Nomura T, Xu Y, et al. *ELONGATED UPPERMOST INTERNODE* encodes a cytochrome P450 monooxygenase that epoxidizes gibberellins in a novel deactivation reaction in rice. *Plant Cell*, 2006, 18(2): 442-456.
- [13] 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.
- [14] 李兰芝,卢开阳,牟同敏,等. 水稻剑叶和倒二叶形态性状的杂种优势. 武汉大学学报, 2008, 54(4): 472-478.
- [15] 罗伟,胡江,孙川,等. 水稻抽穗期功能叶叶型相关性状遗传分析. 分子植物育种, 2008, 6(5): 853-860.
- [16] 王智权,刘喜,江玲,等. 利用染色体片段置换系(CSSLs)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.
- [17] 杨窑龙,饶玉春,李赓觅,等. 水稻茎秆相关性状遗传分析. 分子植物育种, 2011, 9(2): 160-168.
- [18] Yan J, Zhu J, He C, et al. Molecular marker-assisted dissection of genotype×environment interaction for plant type traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Crop Sci*, 1999, 39(2): 538-544.
- [19] Kobayashi S, Fukuta Y, Morita S, et al. Quantitative trait loci affecting flag leaf development in rice (*Oryza sativa* L.). *Breeding Sci*, 2003, 53: 255-262.
- [20] 胡文德,张红,江建华,等. 粳稻剑叶斜下伸资源的发现及剑叶角度的分离分析和 QTL 定位. 中国水稻科学, 2012, 26(1): 34-42.
- [21] Wang L, Xu Y, Zhang C, et al. *OsLIC*, a novel CCH-Type zinc finger protein with transcription activation, mediates rice architecture via brassinosteroids signaling. *PLoS ONE*, 2008, 3(10): e3521.
- [22] 喻婷,张玲,胡中立,等. 水稻籼梗交 DH 群体花器性状的遗传分析. 武汉植物学研究, 2003, 21(6): 459-463.
- [23] Mei H W, Li Z K, Shu Q Y, et al. Gene actions of QTLs affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two backcross populations. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 649-659.
- [24] 牛付安,刘健,郭媛,等. 4 个环境下稳定表达的控制粳稻穗角性状的新位点. 中国水稻科学, 2012, 26(4): 409-416.
- [25] Wang D L, Zhu J, Li Z K, et al. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL×environment interactions by mixed linear model approaches. *Theor Appl Genet*, 1999, 99: 1255-1264.
- [26] Mather K, Jinks J L. *Biometrical Genetics*, 3rd edn. London: Chapman and Hall, 1982.
- [27] McCouch S R. Gene nomenclature system for rice. *Rice*, 2008, 1(1): 72-84.
- [28] 江建华,刘强明,卢超,等. 粳稻杂种优势遗传基础剖析. 作物学报, 2012, 38(12): 2147-2161.
- [29] 林鸿宣,庄杰云,等. 水稻株高及其构成因素数量性状基因座位的分子标记定位. 作物学报, 1996, 22(3): 257-263.