中国水稻科学(*Chin J Rice Sci*)，2013，27(6)：569－576
http://www.ricesci.cn
DOI：10.3969/j.issn.1001-7216.2013.06.002

水稻产量相关农艺性状杂种优势位点的定位

王智权[1,2] 江玲[1] 尹长斌[3] 王晓玲[2] 雷建国[2] 肖宇龙[2] 刘喜[1] 刘世家[1] 陈亮明[1] 余传元[2] 万建民[1,3,*]

([1]南京农业大学 作物遗传与种质创新国家重点实验室/江苏省植物基因工程技术研究中心，南京 210095；[2]江西省农业科学院 水稻研究所/水稻国家工程实验室，南昌 330200；[3]中国农业科学院 作物科学研究所，北京 100081；[*]通讯联系人，E-mail：wanjm@njau.edu.cn)

QTL Mapping of Heterotic Loci of Yield-related Traits in Rice

WANG Zhi-quan[1,2], JIANG Ling[1], YIN Chang-bin[3], WANG Xiao-ling[2], LEI Jian-guo[2], XIAO Yu-long[2], LIU Xi[1], LIU Shi-jia[1], CHEN Liang-ming[1], YU Chuan-yuan[2], WAN Jian-min[1,3,*]

(*[1]Research Center of Jiangsu Plant Gene Engineering/State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; [2]Jiangxi Academy of Agricultural Sciences/ National Engineering Laboratory of Rice, Nanchang 330200, China; [3]Crop Science Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; [*]Corresponeing author, E-mail: wanjm@njau.edu.cn*)

WANG Zhiquan, JIANG Ling, YIN Changbin, et al. QTL mapping of heterotic loci of yield-related traits in rice. Chin J Rice Sci, 2013, 27(6): 569-576.

Abstract: A total of 66 chromosome segment substitution lines, derived from a cross between indica inbred line IR24 (as the recurrent parent) and japonica inbred line Asominori (as the donor parent), were used to investigate the heterotic loci in indica/ japonica inter-subspecific rice hybrids. Each line was crossed with the background parent IR24, and the heterosis of F_1 hybrids was estimated by comparing the F_1 with its two parental lines. Field experiments were carried out across four different environments (2007, 2008 in Nanjing; 2007, 2008 in Nanchang) to evaluate yield and yield-related traits in the 66 lines and their 66 corresponding F_1 hybrids. Quantitative trait loci (QTL) analyses were conducted using a likelihood ratio test based on the stepwise regression. QTL were detected by statistical software QTL IciMapping using mid-parental heterosis as basic phenotypic data through a new SSR map. As a result, 53 heterotic loci of yield-component traits were identified with significant effects in different environments. Only one heterotic locus linked closely with marker RM488 on chromosome 1 was detected repeatedly in more than one environment, which might improve the plant height in F_1 derivatives. Of all the heterotic loci, 22 (41.51%) showed positive effects, with LOD values ranging from 3.06 to 7.25, explaining 3.74% to 18.5% of the phenotypic variance respetively; 31 loci showed negative effects, with LOD values ranging from 3.07 to 9.70, explaining 0.45% to 30.78% of the phenotypic variance, respectively; Those loci with negative effects mainly affected the traits of grain weight per plant, no. of grains per panicle and seed-setting rate, which were closely related to those genes of hybrid sterility between indica and japonica rice.

Key words: rice; chromosome segments substitution lines; yield component traits; heterosis loci

王智权，江玲，尹长斌，等. 水稻产量相关农艺性状杂种优势位点的定位. 中国水稻科学，2013，27(6)：569-576.

摘　要：利用以籼稻IR24为受体亲本、粳稻Asominori为供体亲本的66个染色体片段置换系，分别与受体亲本IR24杂交构建1套对应的F_1群体，研究杂种优势位点。以中亲优势值作为杂种优势QTL检测的基准表型值，结合新构建的基因型图谱，利用QTL IciMapping软件的逐步回归和极大似然估计结合的方法，检测杂种优势QTL。结果表明，各置换系对应的F_1群体，在4个环境(2007年南京、2007年南昌、2008年南京、2008年南昌)下，共检测到53个与产量构成性状相关的杂种优势位点。其中只发现1个杂种优势位点能在多个环境重复检测到，即来自第1染色体与标记RM488紧密连锁的位点。该位点在杂合状态下增加F_1的株高。22个位点在杂合状态下具有增效作用，占总位点数的41.51%；LOD值变幅为3.06～7.25，贡献率变幅为3.74%～18.5%。31个位点在杂合状态下具有减效作用，LOD值变幅为3.07～9.70，贡献率变幅为0.45%～30.78%，这些具有减效作用的位点主要控制单株产量、每穗实粒数和结实率等性状，与籼粳杂种不育基因密切相关。

关键词：水稻；染色体片段置换系；产量构成性状；杂种优势位点
中图分类号：Q945.6^+5；S511.0351　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1001-7216(2013)06-0569-08

收稿日期：2013-02-27；**修改稿收到日期**：2013-08-19。
基金项目：国家自然科学(地区)基金资助项目(31260356)；国家863计划资助项目(2009AA101101)；江西省自然科学青年基金资助项目(20114BAB214008)；江西省农业科学院博士启动基金资助项目(2011CBS003)。

杂种优势位点(heterotic loci,HL)的定位多采用F_2、F_3、加倍单倍体、重组自交系群体与双亲的回交群体(BCF_1)以及RIL群体的测交F_1群体。F_2群体遗传构成最为完整,有利于QTL定位及加性、显性和上位性效应的分解,但由于每种基因型植株只有1个单株,不能重复表型数据,无法验证和消除误差,因此,对于在不同环境下表现较稳定的性状(如株高、抽穗期、千粒重、穗长等)的定位结果较可信,但对易受环境影响、遗传力较低的产量性状(如水稻的产量、库容、分蘖数、穗粒数和叶形等)的QTL定位结果则不可靠[1]。前人在对各种不同作物杂种优势研究时采用了重组自交系群体与双亲的回交群体(BCF_1)及重组自交系群体的测交F_1群体[2-11],这些群体经多代自交基因型已近乎纯合,遗传稳定,对同一基因型可通过配制大量的F_1种子实现重复实验,同时结合测交群体QTL分析,可对杂种优势的遗传基础以及定位的杂种优势QTL的育种效应作出评价。迄今为止,利用上述群体定位了大量的杂种优势QTL,但不同群体定位的结果有所不同,QTL的遗传效应从超显性、显性到位点间的上位性互作均广泛存在。而利用染色体片段置换系(chromosome segment substitution lines,CSSLs)研究水稻籼粳亚种间杂种优势的报道不多。理论上,利用CSSL群体进行杂种优势研究,可以在同一遗传背景中比较不同染色体区段的杂种优势效应,发掘和定位杂种优势形成的有关基因位点,并且有利于研究这些杂种优势位点的育种价值,结合分子辅助选择技术聚合增效位点或置换减效位点,有可能培育出高产品种。

本研究采用籼型遗传背景的染色体片段置换系群体,与背景亲本IR24杂交构成一套杂种F_1代群体,对水稻产量构成性状进行了杂种优势QTL的定位研究,通过染色体片段置换系与背景亲本构建的杂种F_1群体将所有与产量杂种优势密切相关的增(减)效位点发掘出来,可为育种过程中利用分子标记技术聚合增效位点以及消除减效位点工作提供参考信息。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究共采用两套群体:一套是以籼稻IR24为受体亲本、粳稻Asominori为供体亲本构建的66个染色体片段置换系(包含两个亲本IR24和Asominori),由日本九州大学Yoshimura博士提供[12-13],下文简称IAS群体;另外一套是其对应的杂种群体,由IAS群体各株系为母本与IR24杂交得到的66个F_1组合构成(简称$IASF_1$群体)。

1.2 试验设计

2007年和2008年夏季分别在江苏省南京市江宁区南京农业大学土桥试验站和江西省农业科学院试验基地(下文中E1、E2、E3和E4分别代表2007年南京、2008年南京、2007年南昌和2008年南昌共4个环境)种植以上两套群体。田间各置换系与对应F_1组合相间排列种植,随机区组设计,两次重复,每小区种2行,每行10株,每重复共种植20株,单苗“宽窄行”种植。亲本也设2个重复,每个重复种2个小区,每小区种2行,随机排列在置换系与F_1组合构成的区组间;株距为16.5 cm,宽行为23.5 cm,窄行为16.5 cm。田间肥水管理同常规大田,及时进行病虫害防治。

1.3 考查性状

成熟后及时取样考种。两套群体每重复分别计数中间10株单株有效穗数,按单株有效穗数的均值对每份材料收取5个健康单株,剪收有效穗,分别装好晒干。考查的主要性状有:单株产量(grain weight per plant,GWP)、每穗总粒数(number of spikelets per panicle,SPP)、每穗实粒数(number of grains per panicle,GPP)、结实率(seed-setting rate,SSR)、千粒重(1000-grain weight,TGW)、单株有效穗数(number of panicles per plant,PPP)、单株库容(sink capacity per plant,SCP)和株高(plant height,PH);其中单株库容=每穗总粒数×单株有效穗数×千粒重。各性状表型值均取5株平均值。考种按中国稻种资源评价标准[14]进行。

1.4 数据分析

1.4.1 中亲优势的计算

染色体片段置换系F_1群体的中亲优势(mid-parental heterosis, H_{MP})计算公式为,$H_{MP}=F_{1\,CSSL/IR24}-1/2(CSSL+IR24)$。

1.4.2 杂种优势位点(heterotic loci,HL)的定位

以H_{MP}作为杂种优势QTL检测的基准表型值,结合新构建的基因型图谱,检测该置换系对应F_1群体中水稻产量密切相关农艺性状中表现杂种优势效应的QTL,所得标记的加性效应值即视为杂种优势效应值H_{MP}。QTL的检测采用逐步回归和极大似然估计相结合的方法(likelihood ratio test

with stepwise regression，RSTEP-LRT），又称为RSTEP-LRT方法[15-18]。以LOD值≥3.0作为经验阈值来判断QTL是否存在。QTL命名遵循McCouch等[19]的方法。利用染色体片段置换系群体定位QTL的运算过程已由中国农业科学院作物科学研究所王建康博士编成软件QTL IciMapping（已编制了实现ICIM的交互式用户友好软件QTL IciMapping，可从http://www.isbreeding.net网站下载）。

2 结果与分析

2.1 染色体片段置换系与IR24的杂种群体($IASF_1$)的产量相关性状的中亲优势表型变异

表1列出的是染色体片段置换系与IR24的杂种群体($IASF_1$)的产量相关农艺性状中亲优势与双亲的均值（各环境的均值）。不同农艺性状杂种优势的表现程度有所不同，说明杂种优势的形成比较复杂。除了结实率和千粒重性状表现为负向的中亲优势，其余性状均表现为正向的中亲优势，各性状也普遍存在双向超亲分离现象。以上结果表明，水稻籼粳亚种间组合中结实率是制约产量提高的瓶颈因素。

2.2 $IASF_1$群体产量相关性状中亲优势的方差分析

表2为$IASF_1$群体产量相关性状中亲优势的方差变异情况。$IASF_1$群体各产量相关性状环境之间差异都达到极显著水平，而组合与环境互作之间的差异都未达到显著水平。以上结果表明，各产量性状分离得都比较明显，适宜用来进行QTL的定位和分析，而且产量相关性状的中亲优势受环境的影响比较大。

表1 染色体片段置换系群体F_1的产量相关农艺性状中亲优势与双亲均值的表型变异

Table 1. Phenotypic performance of mid-parental heterosis concerning yield-related traits in $IASF_1$ (CSSL/IR24) derivatives.

性状 Trait	亲本 Parent		$IASF_1$			
	IR24	CSSL	中亲值 Mid-parental value	均值 Average value	中亲优势 H_{MP}	株系间F_1中亲优势变幅 Range of H_{MP} in different lines
单株产量 GWP/g	24.13	24.68	24.41	27.38	2.97±4.35	−9.85～19.19
单株库容 SCP/g	37.83	33.60	35.72	37.71	1.99±5.02	−14.88～20.11
每穗总粒数 SPP	137.99	128.24	133.12	135.42	2.31±13.87	−45.19～62.95
每穗实粒数 GPP	96.76	93.22	94.99	97.07	2.08±12.98	−55.55～51.84
结实率 SSR/%	69.96	72.16	71.06	70.92	−6.63±16.75	−86.90～16.90
千粒重 TGW/g	22.52	22.46	22.49	22.19	−0.30±0.87	−6.49～3.49
单株有效穗数 PPP	12.32	11.78	12.06	12.65	0.59±1.27	−3.42～7.58
株高 PH/cm	87.75	91.66	89.71	92.63	2.92±3.06	−4.95～13.89

中亲值为置换系株系与背景亲本的平均值。

Mid-parental value is the mean value between CSSLs (derived from a cross between IR24 and Asominori) and background parent IR24. H_{MP}, Mid-parental heterosis; GWP, Grain weight per plant; SCP, Sink capacity per plant; SPP, Number of spikelets per panicle; GPP, Number of grains per panicle; SSR, Seed-setting rate; TGW, 1000-grain weight; PPP, Number of panicles per plant; PH, Plant height.

表2 $IASF_1$群体产量相关性状中亲优势的方差分析

Table 2. ANOVA of mid-parental heterosis concerning yield related traits in $IASF_1$ (CSSL/IR24) derivatives.

来源 Source	单株产量 GWP	单株库容 SCP	每穗总粒数 SPP	每穗实粒数 GPP	结实率 SSR	千粒重 TGW	单株有效穗数 PPP	株高 PH
组合 Combination(C)	1.71**	0.88	1.24	1.83**	1.79**	1.39*	1.05	4.46**
环境 Environment(E)	10.04**	14.71**	22.46**	28.15**	7.36**	20.34**	21.76**	17.80**
组合×环境 C×E	1.00	0.55	0.88	1.02	1.07	0.80	0.82	1.10

*，**分别达0.05和0.01显著水平。

*, ** Significant at 0.05 and 0.01 level, respectively.

GWP, Grain weight per plant; SCP, Sink capacity per plant; SPP, Number of spikelets per panicle; GPP, Number of grains per panicle; SSR, Seed-setting rate; TGW, 1000-grain weight; PPP, Number of panicles per plant; PH, Plant height.

2.3　IASF$_1$群体产量相关农艺性状杂种优势位点的定位

以IASF$_1$群体产量相关各性状的中亲优势值为表型数据，利用逐步回归和似然比测验结合的方法对各性状杂种优势位点进行全基因组检测，在4个环境中定位了影响产量构成性状的53个杂种优势位点。

单株产量。利用IASF$_1$群体共检测到7个杂种优势位点，其中，第1、9和12染色体上的RM1003、RM296和RM3331等3个标记位点为增效优势基因，LOD值在3.74～4.14，杂种优势效应介于1.01～4.72，贡献率为5.08%～9.70%(表3)。

单株库容。利用IASF$_1$群体共检测到5个杂种优势位点，均只能在一个环境中检测到，其中第1和第7染色体上的RM3403、RM488和RM248等3个标记位点为增效杂种优势位点，LOD值分别为3.88、3.69和3.60；杂种优势效应分别为2.08、4.03和3.50；但贡献率普遍都不高，分别为6.11%、6.96%和6.89%。另外两个标记位点RM523和RM411均来自第3染色体，杂种优势效应分别为－4.81和－3.47，贡献率也不高，分别为4.48%和3.39%(表3)。

单株有效穗数。利用IASF$_1$群体共检测到2个杂种优势位点，但均表现为负向的杂种优势效应，分别为－0.71和－0.87，贡献率分别为13.76%和13.40%(表3)。

株高。利用IASF$_1$群体共检测到8个杂种优势位点，分别位于第1、3、6和9染色体上。其中，第1染色体上的RM488标记位点能在两个环境检测到，在杂合状态下能增加株高，其LOD值分别为4.07和3.73，杂种优势效应分别为3.10和2.22，贡献率分别为13.87%和6.09%。其余杂种优势位点只能在一个环境中检测到，其中有3个增效的标记位点，3个减效的标记位点，杂种优势效应变幅分别为1.42～2.38和－1.23～－3.23，贡献率变幅为7.36%～12.55%和5.64%～6.86%，对于影响F$_1$株高性状的增(减)效位点的选择利用，应根据不同的育种目标来进行取舍(表3)。

千粒重。利用IASF$_1$群体在4个环境中分别检测到8个杂种优势位点，均只能在一个环境中检测到，其中，有4个标记位点为增效杂种优势位点，分别来自第1、11染色体上的RM5496、RM5410、RM488和RM224等标记位点，杂种优势效应变幅在0.39～1.51，贡献率变幅在7.92%～18.50%(表3)。

每穗总粒数。利用IASF$_1$群体共检测到9个杂种优势位点，也均只能在一个环境中检测到，其中，位于第1、7和12染色体上的RM3403、RM248和RM270等3个标记位点在杂合状态下能增加F$_1$的每穗总粒数，杂种优势效应分别为4.81、13.79和15.04；但贡献率都不高，分别为3.74%、8.08%和7.97%(表4)。

每穗实粒数。利用IASF$_1$群体共检测到4个杂种优势位点，均只能在一个环境中检测到，只有1个增效杂种优势位点，来自第1染色体上的RM1003标记位点，能够增加F$_1$的每穗实粒数，效应值为6.34，但贡献率不高，仅有6.68%(表4)。

结实率。利用IASF$_1$群体共检测到10个杂种优势位点，均只能在一个环境中检测到，其中，有4个标记位点为增效杂种优势位点，分别为来自第6、7、8和12染色体上的RM541、RM248、RM331和RM270等标记位点，杂种优势效应变幅为4.42～7.52，贡献率均较低，为4.67%～12.78%(表4)。

2.4　IASF$_1$群体产量相关农艺性状杂种优势位点在染色体上的分布

从表3和表4可以看出，利用IASF$_1$群体，分别在第1、3、6、7、11和12等染色体上可以发现杂种优势位点成簇分布的现象。这些结果表明，很多QTL能够同时控制多个产量相关农艺性状杂种优势的表现，比如在第1染色体上的标记RM5496、RM572、RM488、RM1003、RM3403和RM5410；第2染色体上的标记RM138；第3染色体上的标记RM523和RM7389；第4染色体上的标记RM307；第6染色体上的标记RM541；第7染色体上的标记RM248；第12染色体上的标记RM270等能控制多个农艺性状。因此，QTL的一因多效可能也是杂种优势形成的遗传基础之一。

3　讨论

尽管IR24是杂交籼稻育种早期的核心种质之一，Asominori为一典型日本粳稻品种，但本研究所定位到的杂种优势位点是否能代表2个亚种间种群的典型杂种优势位点还需要通过大量的测交和位点分析加以证明。此外，任何位点都存在一系列的复

表 3 单株产量、单株库容、单株有效穗数、株高和千粒重性状杂种优势位点的定位

Table 3. Heterotic loci of traits (GWP, SCP, PPP, PH, TGW) in F_1 hybrid population.

性状与环境 Trait and environment	杂种优势位点 Heterotic loci	染色体 Chromosome	标记 Marker	LOD 值 LOD score	显性效应值 Value of dominant effect	贡献率 PVE/%
单株产量 GWP						
E1	*qHGWP1.1*	1	RM572	6.58	−3.79	9.48
	qHGWP3	3	RM7389	6.50	−5.24	9.49
	qHGWP12	12	RM3331	3.89	4.72	5.21
E2	*qHGWP1.2*	1	RM1003	4.14	2.31	9.70
	qHGWP9	9	RM296	3.74	1.01	5.08
E3	*qHGWP1.3*	1	RM3403	4.76	−0.54	0.45
E4	*qHGWP4*	4	RM307	4.95	−4.51	10.24
单株库容 SCP						
E1	*qHSCP3.1*	3	RM523	4.51	−4.81	4.48
	qHSCP3.2	3	RM411	4.10	−3.47	3.89
E2	*qHSCP1.1*	1	RM3403	3.88	2.08	6.11
E4	*qHSCP1.2*	1	RM488	3.69	4.03	6.96
	qHSCP7	7	RM248	3.60	3.50	6.89
单株有效穗数 PPP						
E2	*qHPPP3*	3	RM3856	4.14	−0.71	13.76
E4	*qHPPP6.2*	6	RM508	4.44	−0.87	13.40
株高 PH						
E1	*qHPH1.1*	1	RM488	4.07	3.10	13.87
E2	*qHPH1.2*	1	RM5496	3.99	−3.23	6.08
	qHPH6	6	RM439	7.25	2.38	12.55
	qHPH9	9	RM107	3.72	−1.23	5.64
E3	*qHPH1.1*	1	RM488	3.73	2.22	6.09
	qHPH1.2	1	RM3403	4.87	1.42	7.36
	qHPH3	3	RM523	4.17	−2.06	6.86
E4	*qHPH1.3*	1	RM5410	3.15	2.12	12.37
千粒重 TGW						
E1	*qHTGW1.1*	1	RM5496	4.03	1.51	16.40
	qHTGW1.2	1	RM1003	3.73	−0.61	15.01
E2	*qHTGW1.3*	1	RM5410	6.98	0.39	18.50
	qHTGW11.1	11	RM224	3.16	0.54	7.29
E3	*qHTGW1.4*	1	RM488	4.73	0.83	10.25
	qHTGW6	6	RM541	4.74	−0.66	10.41
	qHTGW7	7	RM118	7.11	−0.69	13.76
E4	*qHTGW11.2*	11	RM206	3.65	−1.06	7.45

QTL 命名中的“H”是 heterosis 的首字母。E1－2007 年南京；E2－2008 年南京；E3－2007 年南昌；E4－2008 年南昌。

The capital alphabet ‘H’ in QTL nomenclature is the first letter of ‘heterosis’. E1, Nanjing(2007); E2, Nanjing(2008); E3, Nanchang (2007); E4, Nanchang(2008). GWP, Grain weight per plant; SCP, Sink capacity per plant; PPP, Number of panicles per plant; PH, Plant height; TGW, 1000-grain weight.

等位基因，不能排除在其他种质中还存在效应更大的杂种优势等位基因，因此，有必要以优良亲本为遗传背景、多个优异种质为基因组供体，通过高代回交和分子辅助选择育种，构建大量的类似近等基因系的遗传和育种群体，在完成定位和综合评价杂种优势位点效应的基础上，实施杂交稻的分子育种计划。通过挖掘与产量杂种优势密切相关的位点，分析其杂合状态下的效应方向，可为育种过程中利用分子标记技术聚合增效位点以及消除减效位点，培育高产品种提供信息。

本研究中染色体片段置换系的受体亲本 IR24 和供体亲本 Asominori 之间的组合 Asominori/IR24 具有强大的杂种优势，但不同的农艺性状杂种优势表现不一致，其中，单株产量、单株库容和每穗

表4　每穗总粒数、每穗实粒数和结实率性状杂种优势位点的定位

Table 4. Heterotic loci of traits (SPP, GPP, SSR) in F_1 hybrid population.

性状与环境 Trait and location	杂种优势位点 Heterotic loci	染色体 Chromosome	标记 Marker	LOD值 LOD score	显性效应值 Value of dominant effect	贡献率 PVE/%
每穗总粒数 SPP						
E1	*qHSPP1.1*	1	RM3403	4.49	4.81	3.74
	qHSPP3.1	3	RM523	3.71	−7.44	3.97
	qHSPP3.2	3	RM7389	4.66	−9.81	5.25
E3	*qHSPP1.2*	1	RM5496	3.07	−18.45	6.09
	qHSPP2	2	RM138	5.11	−17.73	11.08
	qHSPP12	12	RM270	3.62	15.04	7.97
E4	*qHSPP3.3*	3	RM8269	4.67	−6.81	8.01
	qHSPP6	6	RM541	3.98	−11.48	6.89
	qHSPP7	7	RM248	4.72	13.79	8.08
每穗实粒数 GPP						
E1	*qHGPP1.1*	1	RM572	7.44	−14.21	15.54
	qHGPP3	3	RM7389	4.98	−15.33	9.49
E2	*qHGPP1.2*	1	RM1003	3.69	6.34	6.68
E3	*qHGPP2*	2	RM138	4.08	−11.58	9.72
结实率 SSR						
E1	*qHSSR1.1*	1	RM572	8.36	−6.91	17.29
	qHSSR3	3	RM7389	3.26	−5.41	5.57
	qHSSR8	8	RM331	3.92	5.96	6.76
	qHSSR12	12	RM270	3.37	7.52	7.29
E2	*qHSSR1.2*	1	RM3403	6.07	−3.5	18.08
	qHSSR7.1	7	RM214	5.21	−5.88	17.25
	qHSSR7.2	7	RM248	4.13	4.42	12.78
E3	*qHSSR6.1*	6	RM253	6.91	−19.98	30.78
E4	*qHSSR4*	4	RM307	9.70	−11.57	18.99
	qHSSR6.2	6	RM541	3.06	4.52	4.67

QTL命名中的“H”是heterosis的首字母。E1－2007年南京；E2－2008年南京；E3－2007年南昌；E4－2008年南昌。

The capital alphabet ‘H’ in QTL nomenclature is the first letter of ‘heterosis’. E1, Nanjing(2007); E2, Nanjing(2008); E3, Nanchang (2007); E4, Nanchang(2008). SPP, Number of spikelets per panicle; GPP, Number of grains per panicle; SSR, Seed-setting rate.

粒数的杂种优势比较显著，而单株有效穗数和千粒重的杂种优势较小[20-21]，可见，不同性状杂种优势表现的差异性是产量杂种优势遗传基础复杂性的外在反映。通过比较染色体片段置换系(IAS群体)和背景亲本IR24的中亲值与$IASF_1$群体之间的差异表现，利用$IASF_1$群体分别检测到53个(22个增效/31个减效)影响产量构成性状的杂种优势位点。各性状均存在增效和减效杂种优势标记位点。在IAS群体中检测到影响各性状表现的QTL中发现，增效基因既有来自高值亲本也有来自低值亲本，但是从总体上看，来自高值亲本的增效基因其比例较高，暗示根据表型选择亲本的传统方法具有一定的可行性，也说明了低值亲本同样包含增效基因，不能完全根据表型淘汰亲本[22]。这种具有“对立性状”的纯系或杂合系中存在的具有对立效应的QTL常常被认为是超亲分离的遗传基础[23]。对立效应QTL的广泛存在既为数量性状的定向改良增加了难度，同时也为数量性状中优良基因的聚合提供了无限的有利基因资源。从杂种优势效应的方向来看，利用$IASF_1$群体检测到的53个杂种优势标记基因位点中，有22个增效位点，占总位点数的41.51%，表明来自Asominori的等位基因导入到籼稻IR24中能增强F_1的杂种优势表现，因此，来自粳稻亲本Asominori置换片段携带的等位基因能够用来改良籼型杂交稻；对于同一个座位上不同等位基因之间等位基因互作造成的负向杂种优势，如本研究中检测到的31个减效位点，我们应该尽量避免或者通过多代回交重组等育种手段打破这些不利的互作。分开来讲，各性状均存在增效和减效杂种优势标记位点，因此，如不考虑位点间的互作效应的影响，则各

性状最终杂种优势的表型值就取决于增效与减效位点数的比值及各位点的平均显性效应值的平衡。

本研究所用置换系的目标染色体片段仍然较大，因此，所定位的杂种优势位点具有较大的基因组区间。研究发现，在多条染色体上都有杂种优势位点(HL)成簇状分布的现象，这可能是QTL的一因多效或者紧密连锁所致，需要对含有“目标HL簇”的F_1组合深入研究，进一步解析HL成簇状分布的原因，以期为打破不利连锁累赘和协同改良多个性状奠定基础。迄今为止，利用分子育种中标记辅助选择和常规育种中多亲本阶梯式杂交相结合的育种策略逐渐聚合优良基因，培育高产种质新材料已经成为QTL定位的重要研究目标之一。在育种过程中，那些增效的优势位点具有直接的应用价值，可以通过杂交重组结合标记辅助选择不断聚合累加这些有益的等位基因产生的杂种优势，通过染色体片段置换的技术，可能在后代中选择到强优势的株系作为中间材料或直接的育种亲本，再通过与不育系的广泛测配可以选择到强优势的杂交组合。而对于含有劣势位点的F_1组合，如果还有其他的育种价值，则可以通过与背景亲本的回交重组，将劣势位点置换掉，亦可在后代中选择到适宜的株系作为中间材料用于育种。

对于效应比较大并且稳定的主效QTL能够重复验证上，说明这些QTL是稳定遗传的。但由于产量相关农艺性状是典型的数量性状，因此，大部分的标记位点稳定性不好，受环境等外在因素的影响很大，其中有些QTL对环境比较敏感，检测到一些QTL仅能在南京点或南昌点表现出显著的效应，说明这些QTL的表达可能具有环境特异性[24]。Hua等[25]两年共检测到33个杂种优势位点，但只有1个杂种优势位点能在两年同时检测到，其余的杂种优势位点无重演性；陈深广等[26]尝试利用BC_1群体，以中亲优势值表示杂种优势进行杂种优势的QTL定位，检测到控制6个产量性状的共20个杂种优势QTL，只有5个在两个环境中能重复检测到，大部分杂种优势QTL的重演性不好。Li等[10]也检测到多个杂种优势位点，但重演性不高，认为可能是由于不同的遗传背景各QTL之间的互作方式不同，导致同一QTL效应及方向不同。赵芳明等[27]利用单片段置换系(single segment substitution lines, SSSLs)群体对水稻重要农艺性状QTL进行多年多点的研究发现，水稻大多数重要农艺性状QTL的不稳定性，说明水稻部分重要农艺性状的表现不仅受基因等遗传因素的影响，而且外界的环境因素(人为的或非人为的)也起着重要的作用，反映了水稻生长发育过程的可塑性，可能是通过栽培措施能使水稻品种获得高产优质的重要遗传基础。

参考文献：

[1] Mei H W, Li Z K, Shu Q Y, et al. Gene actions of QTL affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two backcross populations. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 649-659.

[2] Stuber C W, Lincln S E, Wolff D W, et al. Identification of genetic factors contributing to heterosis from two elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics*, 1992, 132: 823-839.

[3] Xiao J H, Li J, Yuan L, et al. Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers. *Genetics*, 1995, 140: 745-754.

[4] Li Z K, Pinson S R M, Paterson A H, et al. Epistasis for three grain yield components in rice (*Oryza sativa* L.). *Genetics*, 1997, 145: 453-465.

[5] Li Z K, Luo L J, Mei H W et al. Overdominance epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice: Ⅰ. Biomass and grain yield. *Genetics*, 2001, 158: 1737-1753.

[6] Luo L J, Li Z K, Mei H W, et al. Overdominance epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice: Ⅱ. Grain yield components. *Genetics*, 2001, 158: 1755-1771.

[7] Mei H W, Luo L J, Ying C S, et al. Gene actions of QTLs affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two testcross populations. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 89-101.

[8] Lu H, Romero-Severson J, Bernardo R. Genetic basis of heterosis explored by simple sequence repeat markers in a random-mated maize population. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 494-502.

[9] Syed N H, Chen Z J. Molecular marker genotypes, heterozygosity and genetic interactions explain heterosis in *Arabidopsis thaliana*. *Heredity*, 2005, 94: 295-304.

[10] Li L Z, Lu K Y, Chen Z M, et al. Dominance, overdominance and epistasis condition the heterosis in two heterotic rice hybrids. *Genetics*, 2008, 180: 1725-1742.

[11] Tang J H, Yan J B, Ma X Q, et al. Dissection of the genetic basis of heterosis in an elite maize hybrid by QTL mapping in an immortalized F_2 population. *Theor Appl Genet*, 2010, 120: 333-340.

[12] Kubo T, Nakamura K, Yoshimura A. Development of a series

of Indica chromosome segment substitution lines in japonica background of rice. *Rice Genet Newsl*, 1999, 16:104-106.

[13] Kubo T, Aida Y, Nakamura K, et al. Reciprocal chromosome segment substitution series derived from japonica and indica cross of rice (*Oryza sativa* L.). *Breeding Sci*, 2002, 52: 319-325.

[14] 应存山. 中国稻种资源. 北京: 中国农业科技出版社, 1993: 530-531.

[15] Wang J K, Wan X Y, Crossa J, et al. QTL mapping of grain length in rice (*Oryza sativa* L.) using chromosome segment substitution lines. *Genet Res Cam*, 2006, 88: 93-104.

[16] 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.

[17] Li H H, Ye G, Wang J. A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping. *Genetics*, 2007, 175: 361-374.

[18] Li H H, Ribaut J M, Li Z L, et al. Inclusive composite interval mapping (ICIM) for digenic epistasis of quantitative traits in biparental populations. *Theor Appl Genet*, 2008, 116: 243-260.

[19] McCouch S R. Gene nomenclature system for rice. *Rice*, 2008, 1(1): 72-84.

[20] 余传元, 万建民, 翟虎渠, 等. 利用CSSL群体研究水稻籼粳亚种间产量性状的杂种优势. 科学通报, 2005, 50(1): 32-37.

[21] 余传源. 水稻籼粳亚种间杂种优势利用的遗传基础研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2005.

[22] 王智权. 利用染色体片段置换系剖析水稻籼粳亚种间产量相关农艺性状杂种优势的遗传基础[D]. 南京: 南京农业大学, 2010.

[23] De Vicente M C, Tanksley S D. QTL analysis of transgressive segregation in an interspecific tomato cross. *Genetics*, 1993, 134: 585-596.

[24] Wang Z Q, Yu C Y, Wan J M, et al. Identification of indica rice chromosome segments for the improvement of Japonica inbreds and hybrids. *Theor Appl Genet*, 2012, 124:1351-1364.

[25] Hua J P, Xing Y Z, Wu W R, et al. Single-locus heterotic effects and dominace by dominance interactions can adequately explain the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Genetics*, 2003, 100: 2574-2579.

[26] 陈深广, 沈希宏, 曹立勇, 等. 水稻产量性状杂种优势的QTL定位. 中国农业科学, 2010, 43(24): 4983-4990.

[27] 赵芳明, 朱海涛, 丁效华, 等. 基于SSSL的水稻重要性状QTL的鉴定及稳定性分析. 中国农业科学, 2007, 40(3): 447-456.