

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2014.00214

水稻穗部性状的 QTL 分析

吴亚辉 陶星星 肖武名* 郭涛 刘永柱 王慧 陈志强*

华南农业大学国家植物航天育种工程技术中心, 广东广州 510642

摘要: 水稻穗部性状与产量关系密切。以籼稻品种日本晴和一个大穗籼稻材料 H71D 为亲本构建 F₂ 群体, 于 2011 和 2012 年分别以 172 个单株和 138 个单株, 对穗长、一次枝梗数、二次枝梗数、总粒数、穗着粒密度等 5 个穗部性状进行 QTL 定位。以 LOD 3 为阈值, 两年共检测到 38 个 QTL, 其中 2011 年 21 个, 2012 年 17 个, 2 年重复检测到的 QTL 为 4 个, 占总数的 10.5%。5 个性状之间大都具有显著的表型相关性, 相关性较强的性状之间具有较多相同或紧密连锁的 QTL, 效应值较大的 QTL 易于在不同群体和不同环境中被重复检测到。检测到的 QTL 为进一步进行元分析和精细定位打下了基础, 也为通过分子标记辅助选择提高产量提供了有用信息。

关键词: 水稻; 穗部性状; QTL 定位

Dissection of QTLs for Panicle Traits in Rice (*Oryza sativa*)

WU Ya-Hui, TAO Xing-Xing, XIAO Wu-Ming*, GUO Tao, LIU Yong-Zhu, WANG Hui, and CHEN Zhi-Qiang*

National Engineering Research Center of Plant Space Breeding, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Abstract: Rice yield potential is closely related to panicle traits. QTLs for five panicle traits including panicle length, number of primary branches, number of secondary branches, spikelets per panicle and seed setting density were identified by using 172 plants and 138 plants from a F₂ population derived from a cross between Nipponbare and H71D in 2011 and 2012 respectively. A total of 38 QTLs were detected in the two trials, including 21 QTLs in 2011 and 17 QTLs in 2012, of them four QTLs (only 10.5%) were repeatedly detected in both years. Some QTLs controlling different traits shared the same maker interval on the chromosome with each other, which was consistent with their significant phenotypic correlations. QTLs with large effects are easily to be detected in kinds of populations and different environments. These QTLs provide useful information for meta-analysis and fine mapping, as well as MAS for high-yield rice breeding.

Keywords: Rice; Panicle traits; QTL analysis

稻穗是水稻产量的最终体现部位, 穗部性状在产量结构中起着重要作用。水稻穗形相关性状包括穗长、一次枝梗数、二次枝梗数、总粒数、穗着粒密度等。穗着粒密度是总粒数和穗长之比。研究穗形相关性状对选育穗长适中、枝梗数分布合理、着粒密度适当增加的理想品种具有重要意义^[1-3]。

水稻穗部相关性状 QTL (quantitative trait locus) 的定位研究已经有很多报道, 不同研究者利用各种群体定位的结果不尽相同。郭龙彪等^[4]利用水稻汕优 63 (珍汕 97×明恢 63) 重组自交系群体 241 个株系,

对 9 个重要农艺性状进行年度间的 QTL 定位, 2 年共检测到 64 个 QTL, 其中 2 年均检测到的穗长、每穗总粒数、每穗实粒数 QTL 均只有 1 个。叶少平等^[5]利用以培矮 64S 和 Nipponbare 为亲本构建的 F₂ 群体, 对单株穗数、每穗粒数、每穗实粒数、结实率、着粒密度、千粒重 6 个产量构成性状进行 QTL 定位, 共检测到 22 个 QTL, 其中对每穗粒数、每穗实粒数、着粒密度 3 个性状分别检测到 7、3 和 4 个 QTL。程桂平等^[6]以广陆矮 4 号为母本及轮回亲本, 普通野生稻 (*Oryza rufipogon*) 为父本, 构建的 BC₂F₂ 群体,

本研究由国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2012AA101201), 广东省科技计划项目(2011A020102004)和国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-01-12)资助。

* 通讯作者(Corresponding authors): 陈志强, E-mail: chenlin@scau.edu.cn, Tel: 020-85280005; 肖武名, E-mail: heredity24@126.com, Tel: 020-85285871

第一作者联系方式: E-mail: wu.yahui@qq.com, Tel: 15013132648

Received(收稿日期): 2013-08-13; Accepted(接受日期): 2013-08-29; Published online(网络出版日期): 2013-11-14.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20131114.1709.006.html>

对 14 个产量相关性状进行 QTL 定位, 共检测到分别控制穗长、每穗总粒数、每穗实粒数、穗着粒密度的 QTL 为 3、3、1 和 2 个。由此可见, 控制水稻穗部性状的基因座具有较广泛的遗传多样性, 而且其遗传表达易受环境条件的影响。因此, 利用不同的定位群体在不同条件下对水稻穗部性状进行 QTL 分析, 有望鉴定出一些稳定表达的或者新的基因座位, 从而丰富水稻穗部性状研究的理论基础。

本研究利用一个来源于日本晴/H71D 的 F_2 群体, 分别于 2011 年和 2012 年对 172 个单株和 138 个单株的穗长、一次枝梗数、二次枝梗数、总粒数、穗着粒密度等 5 个性状进行 QTL 分析, 与前人的研究结果进行比较, 这将有助于加深我们对水稻穗部性状遗传多样性的认识, 并为进一步的元分析以及利用分子标记辅助选择聚合水稻穗部性状基因提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

以粳稻日本晴(Nipponbare)为母本、大穗籼稻品种 H71D 为父本进行杂交, 于 2010 年早造配制 Nipponbare/H71D 杂交组合, F_1 自交后分别于 2011 年晚造和 2012 年晚造种植成 F_2 群体。

1.2 田间种植与性状考察

分别于 2011 年和 2012 年晚造于华南农业大学校内农场按宽窄行(窄行 20 cm、宽行 40 cm)种植日本晴、H71D 以及 F_2 群体, 单本插。田间水肥管理同常规大田。

成熟后取主穗按申宗坦^[7]的方法考种。考察 5~10 株亲本的主穗, 取平均值, 2011 晚造和 2012 晚造分别随机取 172 个和 138 个 F_2 单株的主穗, 考察穗长(panicle length, PL)、一次枝梗数(number of primary branches, PB)、二次枝梗数(number of secondary branches, SB)、每穗总粒数(spikelets per panicle, SPP)、穗着粒密度(seed setting density, SD)等, 其中穗着粒密度是每穗总粒数与穗长的比值, 单位为粒 cm^{-1} 。遵循 McCouch 等^[8]的方法命名 QTL。

1.3 图谱构建与 QTL 定位

从已发表的 408 对 SSR 引物中选取 123 对多态性较好的引物, 参考 Cornell SSR 2001 及 Gramene 上(<http://www.gramene.org/>)公布的其他遗传图谱调整部分引物的顺序(籼粳杂交标记偏分离比较严重, 而偏分离会影响标记的排序^[9-11]), 利用 IciMapping

3.2^[12]构建覆盖水稻基因组 1927 cM 的遗传图谱, 标记间平均距离为 15.7 cM。采用 ICIM-ADD 方法对 5 个穗部性状进行 QTL 定位分析, 取 $\text{LOD}=3.0$ 为阈值检测 QTL 存在与否。若 $\text{LOD} \geq 3.0$, 则认为该区间 LOD 值最高处所对应的位点即为该性状的 1 个 QTL, 同时计算出每个 QTL 的加性效应和对性状的贡献率。

2 结果与分析

2.1 亲本与群体的性状表现

2011 年和 2012 年 F_2 群体及其双亲 5 个穗部性状均存在显著或极显著性差异(表 1), 表明 2 个亲本的遗传差异较大, 有利于 QTL 定位。除一次枝梗数外, F_2 其他 4 个性状均出现不同程度超亲分离; F_2 群体各性状的偏度和峰度的绝对值都小于或约等于 1, 说明这些性状都呈正态分布, 且均为多基因控制的数量性状。

2.2 F_2 群体各性状间的相关性

2011 年晚造 F_2 群体的总粒数与穗长、一次枝梗数的相关性不显著, 穗长与穗着粒密度呈负相关, 其他性状间则呈极显著正相关; 2012 年晚造各性状间均为极显著正相关(表 2)。这说明穗部各性状间的关系极复杂, 同时容易受环境的影响。

2.3 穗部性状的 QTL 分析

2.3.1 2011 年穗部性状 QTL 的定位结果 2011 年共检测到影响 5 个性状表现的 21 个 QTL (表 3), 分布于除了第 4 和第 9 染色体外的其他 10 条染色体上, LOD 值介于 3.04~6.94。这些 QTL 解释的表型变异贡献率变幅为 7.17%~25.67%, 其中表型变异贡献率大于 10% 的 QTL 有 18 个。共检测到 2 个穗长 QTL, 均位于第 12 染色体上, $qPL-12-1$ 和 $qPL-12-2$ 两个位点的 LOD 值分别为 3.19 和 3.04, 贡献率分别为 15.85% 和 15.99%。两个穗长 QTL 的加性效应均为负值, 增效等位基因均来自 H71D。共检测到 6 个一次枝梗数 QTL, LOD 值范围为 3.04~6.17, 其中 $qPB-3-1$ 和 $qPB-10-4$ 两个 QTL 的增效等位基因来自于 Nipponbare, 其他 4 个 QTL 的增效等位基因均来自 H71D。共检测到 4 个二次枝梗数 QTL, 增效等位基因均来自 H71D, 总的表型变异贡献率高达 76.15%。共检测到 4 个总粒数 QTL, 增效等位基因也都来自 H71D, 其中 $qSPP-10-1$ 的表型变异贡献率高达 25.67%, $qSPP-11-1$ 的加性效应高达 -45.6 粒。共检测到 5 个穗着粒密度 QTL, 其增效等位基因也

表 1 亲本及 F₂ 代群体穗部性状的表现Table 1 Phenotypic performance of panicle traits between parents and the F₂ population from the cross of Nipponbare/H71D

性状 Trait	年份 Year	亲本 Parent		F ₂ 群体 F ₂ population			
		Nip	H71D	变异范围 Range	均值±标准差 Mean ± SD	峰值 Kurtosis	偏度 Skewness
穗长 Panicle length (cm)	2011	22.2±1.5	26.3±1.5*	19.7–34.1	26.5±2.6	-0.117	-0.032
	2012	19.8±1.1	27.0±1.3**	17.7–33.1	24.7±2.8	-0.239	0.001
一次枝梗数 Number of primary branches	2011	8.8±1.2	15.6±1.6**	10.0–21.0	13.6±2.2	0.297	0.514
	2012	7.6±1.1	17.4±3.1**	8.0–19.0	12.2±2.2	0.137	0.455
二次枝梗数 Number of secondary branches	2011	19.5±1.9	72.0±16.9**	15.0–93.0	52.8±14.2	0.038	0.234
	2012	15.4±3.0	63.8±14.0**	10.0–75.0	37.4±14.4	-0.319	0.371
总粒数 Spikelets per panicle	2011	109.7±12.7	367.9±85.2**	37.0–459.0	187.0±107.8	-1.015	0.276
	2012	107.0±16.6	368.0±73.5**	81.0–466.0	230.5±84.2	-0.381	0.542
穗着粒密度 Seed setting density (grain cm ⁻¹)	2011	5.0±0.5	13.9±2.8**	3.2–17.7	10.1±2.7	0.143	0.474
	2012	5.5±0.6	13.7±3.0**	4.1–17.0	9.2±2.9	-0.521	0.486

*和**分别表示 0.05 和 0.01 的显著水平。*, ** Significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

表 2 各性状间的相关性

Table 2 Correlation coefficient between observed traits in the F₂ population

性状 Trait	穗长 Panicle length	一次枝梗数 Number of primary branches	二次枝梗数 Number of secondary branches	总粒数 Spikelets per panicle	穗着粒密度 Seed setting density
穗长 Panicle length		0.200**	0.255**	0.070	-0.055
一次枝梗数 Number of primary branches	0.598**		0.669**	0.056	0.566**
二次枝梗数 Number of secondary branches	0.516**	0.702**		0.248**	0.831**
总粒数 Spikelets per panicle	0.541**	0.742**	0.926**		0.306**
穗着粒密度 Seed setting density	0.285**	0.643**	0.885**	0.956**	

上三角和下三角中的数据分别表示 2011 年和 2012 年性状间的相关系数; *和**分别表示 0.05 和 0.01 的显著水平。

The data in the top right and the left lower triangles of the table were the correlation coefficients between the traits in 2011 and 2012, respectively; *, ** Significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

都来自 H71D, 表型变异贡献率变幅为 9.30%~24.58%, 加性效应变幅为-0.56 ~ -1.51 粒 cm⁻¹。

2.3.2 2012 年穗部性状 QTL 的定位结果 2012 年共检测到 5 个性状的 QTL 为 17 个(表 3), 分布于 6 条染色体上, LOD 值介于 3.06~5.99, 解释的表型变异贡献率为 9.29%~52.62%, 其中表型变异贡献率大于 10%的 QTL 16 个。检测到影响穗长的 QTL 只有位于第 6 染色体上的 *qPL-6-1*, 其 LOD 值为 3.23, 贡献率为 15.22%。2012 年没有检测到影响一次枝梗数的 QTL。共检测到 4 个二次枝梗数 QTL, 其增效等位基因均来自 H71D, 其中 *qSB-1-2* 和 *qSB-10-1* 的表型变异贡献率分别为 25.02%和 21.35%。共检测到 5 个总粒数 QTL, 其增效等位基因都来自 H71D, 其中 *qSPP-10-1* 的表型变异贡献率高达 52.62%, 加性效应高达-64.29 粒。共检测到 7 个穗着粒密度 QTL, 除 *qSD-7-1* 外增效等位基因全部来自 H71D, 表型变异贡献率变幅为 10.57%~45.33%, 加性效应变幅为

-2.06~0.68 粒 cm⁻¹。

2.3.3 2 年定位结果的比较 2 年共检测到 38 个 QTL, 其中 2011 年 21 个, 2012 年 17 个, 2 年间重复检测到的 QTL 有 4 个(表 3 和图 1), 占总数的 10.53%。

2011 年共检测到 2 个穗长 QTL, 2012 年只检测到 1 个穗长 QTL, 2 年中没有重复检测到的穗长 QTL; 2011 年共检测到 6 个一次枝梗数 QTL, 但在 2012 年没有检测到一次枝梗数 QTL, 可能与 LOD 阈值的设定有关, 同时表明一次枝梗数受环境影响较大; 2 年均检测到 4 个二次枝梗数的 QTL, 其中 *qSB-1-1* 被重复检测到, 且 2 年的贡献率均大于 10%; 2 年共检测到控制穗粒数的 QTL 有 8 个, 其中重复检测到的 *qSPP-10-1* 在 2011 年和 2012 年的贡献率分别高达 25.67%和 52.62%; 2 年共检测到控制穗着粒密度的 QTL 12 个, 重复检测到的 QTL 有 2 个 (*qSD-1-1* 和 *qSD-10-1*), 两者的贡献率均较大, 2012 年检测到的 *qSD-7-1* 和 *qSD-7-2* 的增效等位基

因来自于 Nipponbare。第1染色体上的 *qPB-1-1*、*qSB-1-1*、*qSPP-1-1* 和 *qSD-1-1* 均在分子标记 RM495~RM84 区间内, 该区间可能存在一个同时控制一次枝梗数、二次枝梗数、总粒数和穗着粒

密度的 QTL; 第10染色体上的 *qPB-10-2*、*qSPP-10-1*、*qSD-10-1* 等3个 QTL 均位于区间 RM147~RM228, 表明该位点可能存在一个效应值较大的多效性主效 QTL。

表 3 2 年间 5 个穗部性状的 QTL 定位结果及遗传参数估算

Table 3 Identification of QTLs for five panicle traits in F₂ population and their genetic parameters estimated in 2011 and 2012

性状 Trait	位点 QTL	染色体 Chr.	标记区间 Marker interval	LOD 值		加性效应		贡献率	
				LOD score		Additive effect		PVE (%)	
				2011	2012	2011	2012	2011	2012
穗长 Panicle length	<i>qPL-6-1</i>	6	RM3628-RM412		3.23		-1.13		15.22
	<i>qPL-12-1</i>	12	RM277-RM519	3.19		-0.52		15.85	
一枝次梗数 Number of primary branches	<i>qPL-12-2</i>	12	RM519-RM270	3.04		-0.38		15.99	
	<i>qPB-1-1</i>	1	RM495-RM84	3.04		-0.70		7.17	
	<i>qPB-3-1</i>	3	RM16-RM6266	6.17		0.67		16.00	
	<i>qPB-7-1</i>	7	RM82-RM214	3.41		-0.39		12.53	
	<i>qPB-8-1</i>	8	RM152-RM310	6.30		-1.25		17.90	
	<i>qPB-10-1</i>	10	RM311-RM304	3.33		-0.74		8.44	
	<i>qPB-10-2</i>	10	RM147-RM228	4.96		0.15		19.67	
二次枝梗数 Number of secondary branches	<i>qSB-1-1</i> ^a	1	RM495-RM84	5.05	3.06	-7.10	-6.29	15.92	10.09
	<i>qSB-1-2</i>	1	RM84-RM490		3.84		-7.32		13.75
	<i>qSB-2-1</i>	2	RM1358-RM29	5.42		-8.32		25.02	
	<i>qSB-2-2</i>	2	RM262-RM263		3.07		-7.28		11.55
	<i>qSB-6-1</i>	6	RM584-RM276		3.06		-5.67		9.29
	<i>qSB-8-1</i>	8	RM310-RM339	4.08		-8.07		13.86	
	<i>qSB-10-1</i>	10	RM304-RM147	3.92		-11.36		21.35	
总粒数 Spikelets per panicle	<i>qSPP-1-1</i>	1	RM495-RM84	3.47		-34.97		13.10	
	<i>qSPP-1-2</i>	1	RM84-RM490		4.00		-38.27		15.12
	<i>qSPP-2-1</i>	2	RM555-RM5345		3.26		-41.44		12.38
	<i>qSPP-2-2</i>	2	RM262-RM263		3.37		-36.26		11.37
	<i>qSPP-6-1</i>	6	RM584-RM276		3.25		-32.85		10.40
	<i>qSPP-8-1</i>	8	RM152-RM310	3.07		-38.68		13.76	
	<i>qSPP-10-1</i> ^a	10	RM147-RM228	4.87	3.72	-33.33	-64.29	25.67	52.62
穗着粒密度 Seed setting density	<i>qSPP-11-1</i>	11	RM167-RM202	3.20		-45.65		14.59	
	<i>qSD-1-1</i> ^a	1	RM495-RM84	4.41	5.79	-1.15	-1.54	11.35	15.45
	<i>qSD-1-2</i>	1	RM84-RM490		4.57		-1.60		17.36
	<i>qSD-1-3</i>	1	RM23-RM24	4.23		-0.71		10.81	
	<i>qSD-2-1</i>	2	RM29-RM341		3.08		-1.39		10.57
	<i>qSD-2-2</i>	2	RM475-RM262	3.43		-0.56		9.30	
	<i>qSD-5-1</i>	5	RM164-RM274		4.06		-1.41		13.20
	<i>qSD-7-1</i>	7	RM10-RM505		3.25		0.68		11.90
	<i>qSD-7-2</i>	7	RM505-RM234		5.99		1.44		15.20
	<i>qSD-8-1</i>	8	RM152-RM310	4.36		-1.51		15.53	
<i>qSD-10-1</i> ^a	10	RM147-RM228	6.94	3.19	-0.72	-2.06	24.58	45.33	

PVE (%)为可解释的表型变异; ^a表示 2011 年和 2012 年都被检测到的 QTL。

PVE (%): Phenotypic variation explained (%); ^a represents QTL detected in both 2011 and 2012.

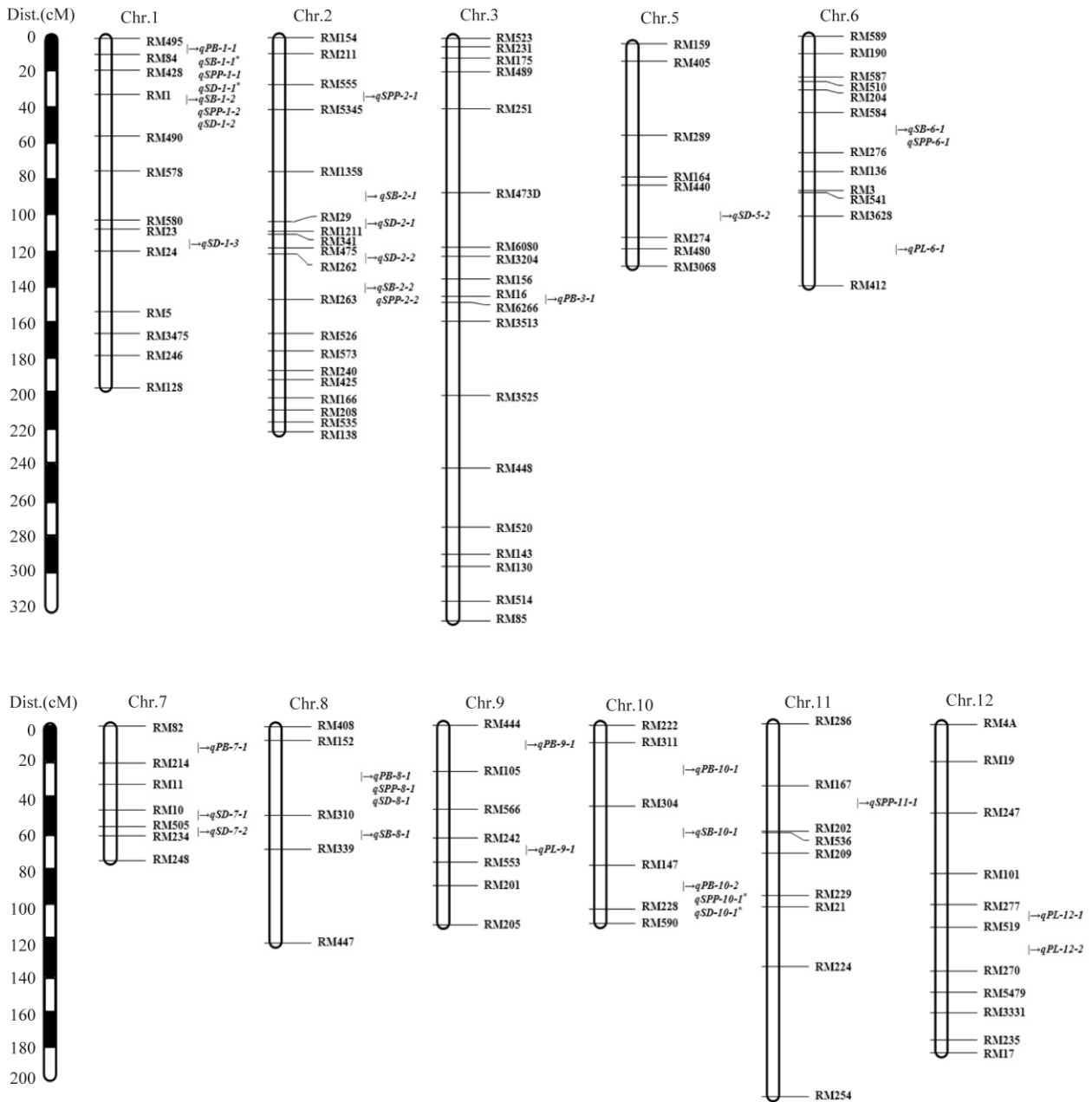


图 1 2 年中检测到的穗部性状 QTL 在染色体上的位置
 Fig. 1 Location of the QTLs for panicle traits detected in 2011 and 2012 in the genetic map
 表示 2 年重复检测到的 QTL。 Indicates the QTL detected in two years.

3 讨论

3.1 QTL 的稳定性

前人的很多研究表明, 数量性状极易受环境的影响, 控制同一性状的 QTL 在不同定位群体中有不同的表现, 同一群体在不同环境、不同年份的检测结果往往也会有所不同^[4-6]。本研究也发现同一群体不同年份间检测到的 QTL 差异是很明显的。2 年共检测到 5 个性状的 38 个 QTL, 其中重复检测的只有

4 个, 重复率分别为 19.0%和 23.5%, 其 2 年间的贡献均大于 10%, 表明这 4 个 QTL 在不同年份和条件下变化较小, 这些对环境影响不敏感且效应值较高的 QTL 对分子标记辅助选择育种具有较大价值。

3.2 多效性 QTL 与 QTL 簇

QTL 的多效性指的是同一区间的 QTL 同时对多个性状产生作用, 这种情况在动植物中普遍存在^[13-16]。本研究的 QTL 定位结果也证实 QTL 多效性的存在。如第 1 染色体上的 *qPB-1-1*、*qSB-1-1*、

qSPP-1-1 和 *qSD-1-1* 均在分子标记 RM495~RM84 区间内, 该区间可能存在一个同时控制一次枝梗数、二次枝梗数、总粒数和穗着粒密度的 QTL; 还有第 10 染色体上的 *qPB-10-2*、*qSPP-10-1*、*qSD-10-1* 等 3 个 QTL 均位于区间 RM147-RM228, 表明该位点可能存在一个效应值较大的多效性主效 QTL。这些集中分布的 QTL 与性状间的相关性是一致的。这种 QTL 成簇分布的现象在遗传上通常表现为一因多效或基因的连锁或基因重叠, 可能是一些具有多效性的未知关键因子同时控制着多种代谢途径, 从而使相关性状在自然选择过程中形成相互适应的有利性状^[17], 要探究其真正原因还需要通过构建近等基因系进行精细定位和克隆来进一步分析。

3.3 与前人定位结果的比较

目前穗部性状的研究已经有很多。邢永忠等^[18]通过珍汕 97/明恢 63 的重组自交系群体对 5 个穗部性状进行 QTL 分析, 以 LOD 2.3 为阈值分别检测到 10、3、6、8、7 个每穗颖花数、每穗实粒数、结实率、穗长和穗着粒密度 QTL。李绍波等^[19]在大田直播条件下, 利用来源于“Lemont/特青”的重组自交系群体, 对 6 个穗部性状进行 QTL 分析, 以 LOD 2.0 为阈值检测到 19 个 QTL, 其中控制穗长、一次枝梗数、二次枝梗数、每穗颖花数、着粒密度的 QTL 分别为 4、2、4、2 和 4 个。沈希宏等^[20]通过对 281 个株系组成的超级杂交稻协优 9308 重组自交系群体 2 年的数据对 7 个穗部性状进行 QTL 检测, 以 LOD 2.5 为阈值检测到 52 个 QTL, 其中包括 7 个控制穗长的 QTL, 8 个控制一次枝梗数的 QTL, 9 个控制二次枝梗数的 QTL, 6 个控制着粒密度的 QTL, 7 个控制每穗总粒数的 QTL。王智权等^[21]以 Asominori/IR24 构建的染色体片段代换系于 2007 和 2008 年对穗部性状进行定位, 以 LOD 2.0 为阈值共检测到 5 个性状的 33 个 QTL, 其中 2 年同时检测到的稳定表达的 QTL 有 10 个。通过 BioMercator V3.1 整合部分已发表的研究结果(目前收集到 79 份图谱, 共 600 个 QTL, 详细数据未列出), 发现本研究的结果与前人的研究结果有很多相同之处。如第 1 染色体上 RM490 附近的 QTL 簇在刘头明^[22]的研究中有过报道, RM428 附近的 *qSPP-1-2* 在叶少平等^[5]的研究中也有过报道; 在第 6 染色体 RM584 和 RM136 附近的 QTL 簇在沈希宏等^[20]、刘头明^[22]以及 Marathi 等^[23]的研究中均有过报道; 第 7 染色体上的 *qPB-7-1* 在黄成^[24]的研究中有过报道。

本研究 2 年间重复检测到的 4 个 QTL 表型变异贡献率均高于 10% (表 3)。其中 2 个 QTL *qSPP-10-1* 和 *qSD-10-2* 已经被报道, *qSPP-10-1* 在叶少平等^[5]、Mei 等^[25]、Jing 等^[26]和 Bai 等^[27]的研究中表型变异贡献率分别为 11%、11%、31%和 14%, *qSD-10-2* 在叶少平等^[5]和 Jing 等^[26]的研究中的表型变异贡献率分别为 13%和 22%。这 2 个效应较大的 QTL 位于同一位点, 该位点可能存在一个同时控制每穗粒数和穗着粒密度的多效性 QTL, 可以考虑构建次级作图群体对这些效应较大的 QTL 进行精细定位。其他 2 个重复检测到的 QTL (*qSB-1-1* 和 *qSD-1-1*) 暂时未见于收集到的文献资料, 这些位点是否是本研究检测到的新位点还有待进一步整合更多已报道的位点并进行元分析。

4 结论

本研究构建了覆盖水稻基因组 1927 cM 的遗传图谱, 标记间平均距离为 15.7 cM。对穗长、一次枝梗数、二次枝梗数、总粒数、穗着粒密度等 5 个穗部性状进行 QTL 定位分析, 2 年共检测到 38 个 QTL, 包括 2011 年的 21 个, 2012 年的 17 个。2 年重复检测到的 QTL 有 4 个, 占总数的 10.5%, 表型变异贡献率较大的 QTL 受环境影响较小, 较容易被重复检测。5 个性状之间大都具有显著的表型相关性, 相关性较强的性状之间具有较多相同或紧密连锁的 QTL。与前人的研究结果相比, 本研究中检测到的部分穗部性状 QTL 已经有过报道, 其中不乏 2 年均检测到且效应非常大的 QTL (如第 10 染色体上的 *qSPP-10-1* 和 *qSD-10-2*), 可以考虑构建次级作图群体对这些 QTL 进行精细定位。

References

- [1] 靳德明, 王维金, 蓝盛银, 徐珍秀, 杨书化. 培矮 64s/E32 产量构成因素和穗部性状的杂种优势及相关分析. 华中农业大学学报, 2001, 20: 516-521
Jin D M, Wang W J, Lan S Y, Xu Z X, Yang S H. Heterosis and correlative analysis of yield components and panicle characters of Pei'ai 64s/E32. *J Huazhong Agric Univ*, 2001, 20: 516-521 (in Chinese with English abstract)
- [2] 徐正进, 陈温福, 孙占惠, 张树林, 刘丽霞, 周淑清. 辽宁水稻籽粒在穗轴上分布特点及其与结实性的关系. 中国农业科学, 2004, 37: 963-967
Xu Z J, Chen W F, Sun Z H, Zhang S L, Liu L X, Zhou S Q. Distribution of rice grain on panicle axis and its relationship with seed setting in Liaoning. *Sci Agric Sin*, 2004, 37: 963-967 (in Chinese with English abstract)

- [3] 董桂春, 居静, 于小风, 张燕, 赵江宁, 李进前, 田昊, 张彪, 王余龙. 不同穗重类型常规籼稻品种产量形成的差异研究. *扬州大学学报(农业与生命科学版)*, 2010, 31(1): 49–54
Dong G C, Ju J, Yu X F, Zhang Y, Zhao J N, Li J Q, Tian H, Zhang B, Wang Y S. Study of difference of yield formation in conventional Indica rice cultivars with different panicle weight. *J Yangzhou Univ (Agric & Life Sci Edn)*, 2010, 31(1): 49–54 (in Chinese with English abstract)
- [4] 郭龙彪, 罗利军, 邢永忠, 徐才国, 梅捍卫, 王一平, 钟代彬, 钱前, 应存山, 石春海. 水稻重要农艺性状的两年 QTL 剖析. *中国水稻科学*, 2003, 17: 211–218
Guo L B, Luo L J, Xing Y Z, Mei H W, Wang Y P, Zhong D B, Qian Q, Ying C S, Shi C H. Dissection of QTLs in two years for important agronomic traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Chin J Rice Sci*, 2003, 17: 211–218 (in Chinese with English abstract)
- [5] 叶少平, 张启军, 李杰勤, 赵兵, 李平. 用(培矮 64s/Nipponbare) F₂ 群体对水稻产量构成性状的 QTL 定位分析. *作物学报*, 2005, 31: 1620–1627
Ye S P, Zhang Q J, Li J Q, Zhao B, Li P. QTL mapping for yield component traits using (Pei'ai 64s/Nipponbare) F₂ population. *Acta Agron Sin*, 2005, 31: 11–17 (in Chinese with English abstract)
- [6] 程桂平, 冯九焕, 梁国华, 刘向东, 李金泉. 栽培稻与普通野生稻 BC₂F₂ 群体产量相关性状的 QTL 分析. *中国水稻科学*, 2006, 20: 553–556
Cheng G P, Feng J H, Liang G H, Liu X D, Li J Q. Identification of QTLs for agronomic traits associated with yield in a BC₂F₂ population between *Oryza sativa* and *Oryza rufipogon*. *Chin J Rice Sci*, 2006, 20: 533–556 (in Chinese with English abstract)
- [7] 申宗坦. 作物育种学实验. 北京: 中国农业出版社, 1995. pp 102–107
Shen Z T. Crop Breeding Experiment. Beijing: China Agriculture Press, 1995. pp 102–107 (in Chinese)
- [8] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H, Kinoshita T. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet Newsllett*, 1997, 14: 11–13
- [9] Lorieux M, Perrier X, Goffinet B, Lanaud C, De León D G. Maximum-likelihood models for mapping genetic markers showing segregation distortion: 1. Backcross populations. *Theor Appl Genet*, 1995, 90: 73–80
- [10] Lorieux M, Perrier X, Goffinet B, Lanaud C, De León D G. Maximum-likelihood models for mapping genetic markers showing segregation distortion: 2. F₂ populations. *Theor Appl Genet*, 1995, 90: 81–89
- [11] 朱成松, 王付华, 王建飞, 李广军, 张红生, 章元明. 回交、DH 和 RIL 偏分离群体遗传图谱的重新构建. *科学通报*, 2007, 52: 918–922
Zhu C S, Wang F H, Wang J F, Li G J, Zhang H S, Zhang Y M. Genetic maps reconstruct of backcross, DH, and RIL segregation distortion populations. *Chin Sci Bull*, 2007, 52: 918–922 (in Chinese)
- [12] Wang J K, Li H H, Zhang L Y, Meng L. Users' Manual of QTL IciMapping Version 3.2, 2012
- [13] Mangin B, Thoquet P, Grimsley N. Pleiotropic QTL analysis. *Biometrics*, 1998, 54: 88–99
- [14] Freyer G, Sørensen P, Kühn C, Weikard R, Hoeschele I. Search for pleiotropic QTL on chromosome BTA6 affecting yield traits of milk production. *J Dairy Sci*, 2003, 86: 999–1008
- [15] Sun F, Liu P, Ye J, Lo L C, Cao S Y, Li L, Yue G H, Wang C M. An approach for jatropha improvement using pleiotropic QTLs regulating plant growth and seed yield. *Biotech Biof*, 2012, 5: 1–10
- [16] Yan W H, Wang P, Chen H X, Zhou H J, Li Q P, Wang C R, Ding Z H, Zhang Y S, Yu S B, Xing Y Z. A major QTL, *Ghd8*, plays pleiotropic roles in regulating grain productivity, plant height, and heading date in rice. *Mol Plant*, 2011, 4: 319–330
- [17] Cai H, Morishima H. QTL clusters reflect character associations in wild and cultivated rice. *Theor Appl Genet*, 2002, 104: 1217–1228
- [18] 邢永忠, 徐才国, 华金平, 谈移芳. 水稻穗部性状的 QTL 与环境互作分析. *遗传学报*, 2001, 28: 439–446
Xing Y Z, Xu C G, Hua J P, Tan Y H. Analysis of QTL× environment interaction for rice panicle characteristics. *Acta Genet Sin*, 2001, 28: 439–446 (in Chinese with English abstract)
- [19] 李绍波, 杨国华, 章志宏, 李绍清, 李阳生, 朱英国. 直播条件下水稻 6 个穗部性状的 QTL 分析. *武汉植物学研究*, 2009, 27: 467–472
Li S B, Yang G H, Zhang Z H, Li S Q, Li Y S, Zhu Y G. Mapping of QTL controlling 6 panicle traits of rice under direct-sowing environment. *J Wuhan Bot Res*, 2009, 27: 467–472 (in Chinese with English abstract)
- [20] 沈希宏, 曹立勇, 陈深广, 占小登, 吴伟明, 程式华. 超级杂交稻协优 9308 重组自交系群体的穗部性状 QTL 分析. *中国水稻科学*, 2009, 23: 354–362
Shen X H, Cao L Y, Chen S G, Zhan X D, Wu W M, Cheng S H. Dissection of QTLs for panicle traits in recombinant inbred lines derived from super hybrid rice, Xieyou 9308. *Chin J Rice Sci*, 2009, 23: 354–362 (in Chinese with English abstract)
- [21] 王智权, 刘喜, 江玲, 刘世家, 陈亮明, 尹长斌, 翟虎渠, 万建民. 控制水稻穗形相关性状的 QTL 定位. *江苏农业学报*, 2011, 27: 5–12
Wang Z Q, Liu X, Jiang L, Liu S J, Chen L M, Yin C B, Zhai H Q, Wan J M. Detection of QTLs for related traits of panicle in rice (*Oryza sativa* L.). *Jiangsu J Agric Sci*, 2011, 27: 5–12 (in Chinese with English abstract)
- [22] 刘头明. 水稻每穗颖花数的遗传基础剖析及其主效 QTLs 精细定位. 华中农业大学博士学位论文. 2009
Liu T M. Dissection of the Genetic Bases of the Number of Spikelets per Panicle and Fine Mapping of Its Major QTLs. PhD Dissertation of Huazhong Agricultural University, 2009 (in Chinese with English abstract)
- [23] Marathi B, Guleria S, Mohapatra T, Parsad R, Mariappan N, Kurungara N, Atwal S S, Prabhu K V, Singh N K, Singh A K. QTL analysis of novel genomic regions associated with yield

- and yield related traits in new plant type based recombinant inbred lines of rice (*Oryza sativa* L.). *BMC Plant Biol*, 2012, 12: 137
- [24] 黄成. 水稻几个农艺性状的 QTL 分析. 沈阳农业大学硕士学位论文, 2010
Huang C. QTL Analysis of Several Rice Agronomic Characters. MS Thesis of Shenyang Agricultural University, 2009 (in Chinese with English abstract)
- [25] Mei H W, Xu J L, Li Z K, Yu X Q, Guo L B, Wang Y P, Ying C S, Luo L J. QTLs influencing panicle size detected in two reciprocal introgressive line (IL) populations in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 648–656
- [26] Jing Z B, Qu Y Y, Pan D J, Fan Z L, Chen J Y, Li C. QTL analysis of yield-related traits using an advanced backcross population derived from common wild rice (*Oryza rufipogon* L.). *Mol Plant Breed*, 2010, 1: 1–10
- [27] Bai X F, Luo L J, Yan W H, Kovi M R, Xing Y Z. Quantitative trait loci for rice yield-related traits using recombinant inbred lines derived from two diverse cultivars. *J Genet*, 2011, 90: 209–215