

水稻抗褐飞虱种质 Swarnalata 抽穗期和休眠性相关 QTL 检测

王 茜, 吴 涛, 任雅琨, 牟昌铃, 丁宝旭, 魏子尧, 刘 喜, 刘裕强, 江 玲

(南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室/农业部长江中下游籼稻生物学与遗传育种重点实验室, 南京 210095)

摘要:为有效利用抗褐飞虱水稻 Swarnalata, 对 2013 年南京种植的 Swarnalata/02428 F₂ 分离群体进行抽穗期和种子休眠性考察, 利用 172 个分子标记构建了 Swarnalata/02428 F₂ 的分子遗传连锁图谱, 图谱全长为 3311.4cM, 标记间平均图距为 19.22cM。利用 Windows QTL Cartographer V2.5 软件对该分离群体进行抽穗期和种子休眠性相关 QTL 检测, 共检测到 7 个抽穗期相关 QTL, 分别位于第 2、3、6、11 染色体, 其中位于第 11 染色体的 *qHD-11-1* 贡献率最高, 为 28.85%; 检测到 3 个种子休眠性相关 QTL, 分别位于第 3、6、9 染色体, 其中位于第 9 染色体的 *qSd-9* 贡献率最高, 为 22.11%。分析表明, 本研究检测到的抽穗期 QTL 与种子休眠 QTL 所在位置不同, 说明该群体中种子休眠与抽穗期没有直接关系, 它们分别由不同基因控制。本研究不仅为水稻休眠基因的精细定位及克隆奠定基础, 也为更有效利用 Swarnalata 中的抗褐飞虱基因提供基础和一些优良的中间材料。

关键词:水稻; 抽穗期; 种子休眠; QTL

Detection of Quantitative Trait Loci for Heading Date and Seed Dormancy in the Brown Planthopper Resistance Cultivar Swarnalata (*Oryza sativa* L.)

WANG Qian, WU Tao, REN Ya-kun, MOU Chang-ling, DING Bao-xu,
WEI Zi-yao, LIU Xi, LIU Yu-qiang, JIANG Ling

(State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing Agricultural University/ Key Laboratory of Biology, Genetics and Breeding of Japonica Rice in Mid-lower Yangtze River, Ministry of Agriculture, Nanjing 210095)

Abstract: In the present study, one F₂ population derived from brown planthopper resistance cultivar Swarnalata/02428 was planted in 2013 at Nanjing Agricultural University Rice Station (Tuqiao, Nanjing, China). Phenotype values of heading date and seed dormancy in the F₂ population were investigated. Using 172 markers, a molecular genetic map of the F₂ population was constructed, which total length was 3311.4cM and an average marker interval distance was 19.22cM. QTL controlling heading date and seed dormancy was detected in this F₂ population by using QTL Cartographer version 2.5 software. A total of 7 QTL related to heading date were identified. They were located on chromosomes 2, 3, 6 and 11, respectively. Among them, a QTL named *qHD-11-1* was flanked by markers RM286 and Indel 11-2 on chromosome 11, which explained 28.85% of total phenotypic variation with a LOD score of 2.89. Meanwhile, 3 QTL for seed dormancy were found. They were located on chromosomes 3, 6 and 9, respectively. Among them, a QTL named *qSd-9* was located between marker RM219 and RM1328 on chromosome 9 with relative high LOD values of 3.11 and explained phenotypic variations of 22.11%. Results in this study suggest that seed dormancy and heading date are controlled by different genetic factors. These results provide an opportunity for map-

收稿日期: 2014-07-13 修回日期: 2014-08-06 网络出版日期: 2015-06-11

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20150611.0943.008.html>

基金项目: 国家科技支撑计划课题(2013BAD01B02-16); 江苏省自主创新课题(CX(12)1003); 教育部博士点基金(20120097110027)

第一作者研究方向为水稻分子遗传育种。E-mail: 2014201034@njau.edu.cn

通信作者: 江玲, 研究方向为分子遗传育种。E-mail: jiangling@njau.edu.cn

based cloning major QTLs for seed dormancy and heading date or materials for pyramiding program in the brown planthopper resistance rice breeding.

Key words: rice; heading date; seed dormancy; QTL

抽穗期是水稻重要的农艺性状之一,它决定了水稻品种的地区分布及季节适应性,是多基因控制的复杂数量性状。根据 Gramene 网站(<http://www.gramene.org/qtl/>)最新公布的数据,研究者利用不同群体已经定位到 618 个水稻抽穗期 QTL,位于水稻所有 12 条染色体上,而且已经有 50 多个调控基因被克隆,对育种实践起到了重要的指导作用。

休眠是指具有活力的种子在一定的时间内即使在环境条件完全满足萌发需要的条件下也不萌发的现象,与穗发芽抗性直接相关^[1],关系到种子质量或稻米品质^[2]。在水稻栽培中,对种子的休眠性要求具有双重性:一方面,要求播种后种子发芽迅速、整齐、成苗快,另一方面,希望稻谷具有一定的休眠性,防止在灌浆成熟期遇到高温多雨天气时产生穗发芽。影响种子休眠的因素有很多,主要分为内在因素和外在环境因素,内在因素主要有基因调控后熟作用、种皮障碍以及植物激素等,这些因素共同调控种子休眠。外在因素主要有温度、湿度、光照及空气等。随着分子标记技术的发展及高密度作图群体的构建,迄今为止,大量与水稻休眠性相关的 QTL 已被定位。综合不同研究者利用不同遗传群体所得的结果,种子休眠 QTL 分布在水稻的所有 12 条染色体上,有一些位点可被多个群体多次重复检测到。

Swarnalata 是携带抗褐飞虱基因 *Bph6* 的孟加拉国地方品种^[3],具有极强的抗褐飞虱特性,其抗性基因被定位于第 4 染色体的长臂上^[4]。Swarnalata 具有极强的种子休眠性,在海南种植收获的种子经过 50 °C 干热处理 7 d 以上并在室温下放置数月后才能打破休眠。Swarnalata 在南京种植不能抽穗,导致该品种的抗虫性在育种中难以利用。本研究利用强休眠性籼稻品种 Swarnalata 与无休眠广亲和粳稻 02428 杂交构建 F₂ 分离群体,对 Swarnalata 控制抽穗期和种子休眠的 QTL 进行定位,并在 F₂ 群体中选择休眠性弱、抽穗早的 F₂ 单株作为育种的中间材料,期望能在水稻抗虫分子标记辅助育种中加以利用。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试材料为以粳稻 02428 为母本、籼稻 Swarnalata 为父本的杂交 F₁ 自交获得的 91 个单株构成的

F₂ 分离群体。其中 Swarnalata 是来自孟加拉的籼稻品种,具有极强休眠性,但在南京生长条件下不能正常抽穗;02428 是广亲和性常规粳稻品种,基本不具有休眠性。

1.2 表型鉴定

调查亲本及 F₂ 群体各单株的抽穗日期,将单株第 1 穗穗尖露出叶鞘 2~3 cm 的日期记为该单株抽穗日,从播种至抽穗的天数作为抽穗期。

种子休眠性检测参照 J. Wan 等^[5]的方法进行。单株抽穗后 35 d 收获,每株选取 2 穗,取 50 粒成熟饱满的种子置于铺有 2 张滤纸的 9 cm 培养皿内,于 30 °C 和 100% 相对湿度条件下发芽,检测第 7 天的发芽率,重复 3 次。以胚根/胚芽超过半粒种子长作为发芽标准,用种子发芽率评价休眠性的强弱。将发芽率作反正弦转换 [$\arcsin(x)^{1/2}$] 后^[6],用作 QTL 检测的表型数据。

1.3 分子连锁图谱的构建

1.3.1 DNA 的提取 在分蘖期取亲本及 F₂ 分离群体各单株的叶片 1~2 张,参照 S. L. Dellaporta 等^[7]的方法并略作修改提取总 DNA。提取的 DNA 样品完全溶于 TE 缓冲液形成母液,用 MBA2000UV/VS 光谱仪(Perkin Elmer 有限公司)测定其浓度。然后,用灭菌的蒸馏水将 DNA 母液稀释至 20 ng/μL,作为 PCR 扩增反应的模板工作液。

1.3.2 SSR 分析 PCR 反应参照 X. Chen 等^[8]的方法并略作改动。反应在 A200 Gradient Thermal Cycler PCR 仪(LongGene 公司)上进行,扩增产物用 8% 的非变性 PAGE 电泳分离,根据 C. Sanguinetti 等^[9]的方法银染显色。

1.3.3 标记连锁分析 用 172 个覆盖全基因组的 SSR 和 Indel 标记对 91 个 F₂ 单株进行遗传背景分析。将与 Swarnalata 相同带型赋值为“A”,与 02428 相同带型赋值为“B”,杂合型的带型赋值为“H”,特殊的或缺失的带型赋值为“-”,利用 MAPMAKER/EXP3.0^[10] 软件进行连锁分析。

1.4 QTL 分析

采用基于复合区间作图法的软件 Windows QTL Cartographer V2.5^[11] 检测控制抽穗期和种子休眠性的 QTL。将 LOD 值的阈值定为 2.5。QTL 的命名遵循 S. R. McCouch 等^[12]的原则。

2 结果与分析

2.1 Swarnalata 和 02428 及其 F₂ 群体的抽穗期及种子休眠性

Swarnalata 在南京正季不抽穗,02428 的抽穗期为 93 d。Swarnalata/02428 F₁ 衍生的 F₂ 群体的 91 个单株的平均抽穗期为 103 d, 变幅在 85 ~ 120 d, 呈连续性正态分布(图 1), 表明此群体中有多个基因控制抽穗期。F₂ 群体所收获种子在 30 ℃ 条件下第 7 天的发芽率在 0 ~ 100% 呈连续分布(图 2), 且偏向低发芽(强休眠性), 呈偏态分布, 表明此群体中可能含有 1 ~ 3 个主效基因控制种子休眠性。

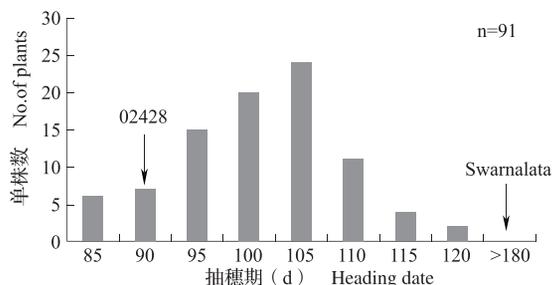


图 1 Swarnalata/02428 F₂ 群体抽穗期分布图
Fig. 1 Distribution of heading date rate of Swarnalata/02428 F₂ population

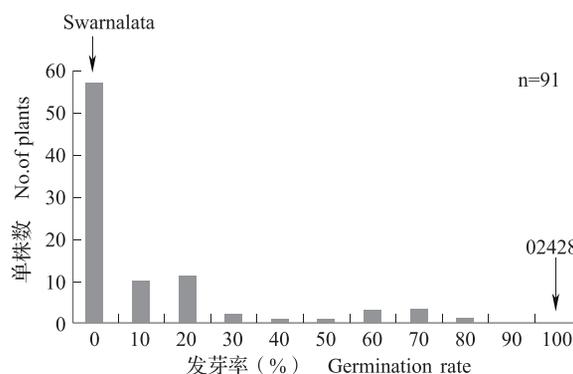


图 2 Swarnalata/02428 F₂ 群体发芽率次数分布图
Fig. 2 Distribution of the germination rate of Swarnalata/02428 F₂ population

2.2 分子连锁图谱的构建

选择覆盖水稻全基因组的 260 对 Indel 标记和 463 对 SSR 标记对亲本 Swarnalata 和 02428 进行分子标记多态性筛选。其中, 231 对标记在 Swarnalata 与 02428 间呈多态性, 占所用总标记的 31.95%。选取 172 对在 12 条染色体上分布均匀的标记用于构建连锁图谱。该图谱全长为 3311.4 cM(图 3), 每条染色体标记数为 8 ~ 24 个, 标记间平均距离为 13.93 ~ 23.77 cM(表 1), 基本满足 QTL 定位的要求。

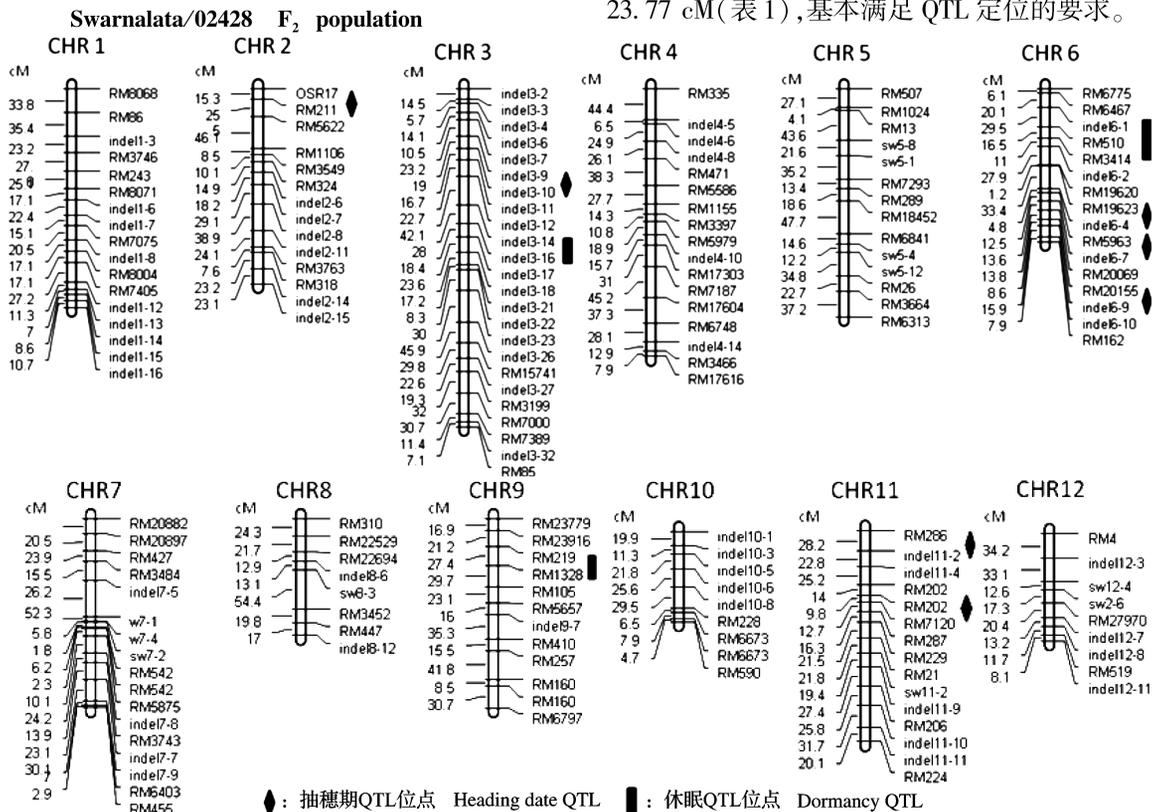


图 3 Swarnalata/02428 F₂ 群体的分子连锁图谱及抽穗期 QTL 和休眠 QTL 在图谱上的位置
Fig. 3 Molecular linkage map of the F₂ population derived from a cross between Swarnalata and 02428 and the positions of mapped heading date and dormancy QTL

表1 Swarnalata/02428 F₂ 群体连锁图构建所用标记信息表

Table 1 Linkage map information of Swarnalata/02428 F₂ population

染色体 Chromosome	标记数 No. of markers	覆盖距离 (cM) Distance	标记间平均距离 (cM) Average interval distance
1	17	318.8	18.74
2	14	284.6	21.89
3	24	492.8	20.53
4	17	390.0	22.94
5	14	332.8	23.77
6	16	222.8	13.93
7	17	265.8	15.64
8	8	163.2	20.40
9	12	266.1	22.18
10	9	127.2	14.13
11	15	296.7	19.78
12	9	150.6	16.73
合计	172	3311.4	19.22

2.3 抽穗期 QTL 检测 利用 Swarnalata/02428 F₂ 群体检测到 7 个控制抽穗期的 QTL, 分别位于第 2、3、6、11 染色体, 依次命名为 *qHD-2*、*qHD-3*、*qHD-6-1*、*qHD-6-2*、*qHD-6-3*、*qHD-11-1*、*qHD-11-2* (图 3、表 2)。其中, *qHD-2*、*qHD-6-2*、*qHD-6-3*、*qHD-11-1* 的加性效应为正值, 表明在这些位点上来自 Swarnalata 的等位基因能够延迟抽穗, 效应值分别为 5.58、0.17、8.82、3.58, 可解释的表型变异分别为 16.78%、17.24%、15.06%、28.85%; *qHD-3*、*qHD-6-1*、*qHD-11-2* 的加性效应为负值, 表明在这些位点来自 02428 的等位基因能够延迟抽穗, 效应值分别为 -4.05、-1.36、-2.37, 可解释的表型变异分别为 13.40%、27.74%、12.99%。其中, 位于第 11 染色体 *qHD-11-1* 的贡献率最高, 达到 28.85%。

2.4 种子休眠性 QTL 检测 利用 Swarnalata/02428 F₂ 群体共检测到 3 个控制种子休眠性的 QTL, 分别位于第 3、6、9 染色体, 依次命名为 *qSd-3*、*qSd-6*、*qSd-9* (图 3、图 4、表 3)。其中, *qSd-3*、*qSd-9* 的加性效应为负值, 表明在这些位点上来自 02428 的等位基因能够增强种子的休眠性, 效应值分别为 -2.36、-4.04, 即分别降低了 2.36%、4.04% 的发芽率, 可解释的表型变异分别为 14.14%、22.11%; *qSd-6* 的加性效应为正值, 表明在该位点上增强种子休眠性的等位基因来自 Swarnalata, 效应值为 10.33, 降低了 10.33% 的发芽率, 可解释的表型变异为 15.46%。

表2 Swarnalata/02428 F₂ 群体中控制抽穗期的 QTL 的染色体定位及统计学特征

Table 2 Chromosomal location and properties of QTL for heading date indentified in the Swarnalata/02428 F₂ population

位点 QTL	染色体 Chr.	区间 Interval	最近标记 NML ¹	LOD 值 LOD score	贡献率 (%) PVE	加性效应 A
<i>qHD-2</i>	2	OSR17 ~ RM211	OSR17	3.20	16.78	5.58
<i>qHD-3</i>	3	Indel3-9 ~ Indel3-10	Indel3-9	2.66	13.40	-4.05
<i>qHD-6-1</i>	6	RM19623 ~ Indel6-4	RM19623	4.28	27.74	-1.36
<i>qHD-6-2</i>	6	RM5963 ~ Indel6-7	RM5963	3.41	17.24	0.17
<i>qHD-6-3</i>	6	RM20155 ~ Indel6-9	RM20155	3.42	15.06	8.82
<i>qHD-11-1</i>	11	RM286 ~ Indel11-2	RM286	2.89	28.85	3.58
<i>qHD-11-2</i>	11	RM202 ~ RM7120	RM202	2.60	12.99	-2.37

¹NML: 距离相应 QTL 位点最近的标记。下同

¹NML: Nearest marker locus of its corresponding QTL. PVE: Explained phenotypic Variations, A: Additive effect. The same as below

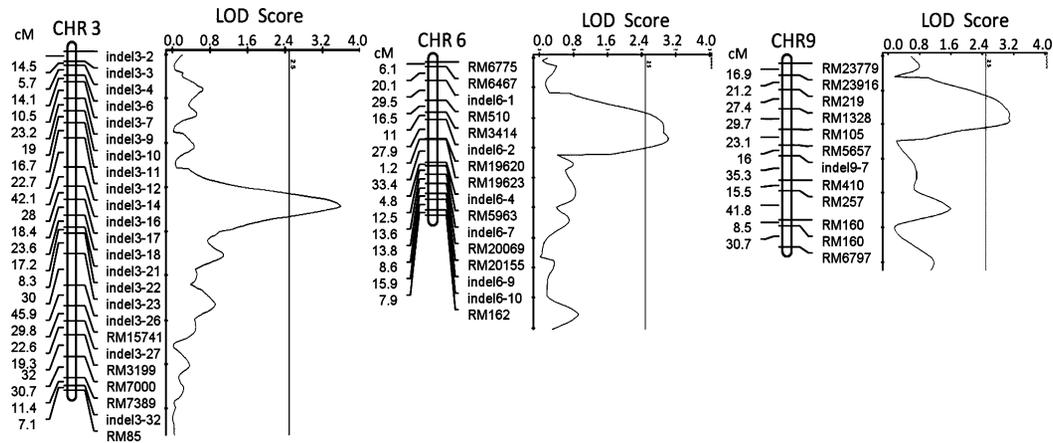


图 4 *qSd-3*、*qSd-6*、*qSd-9* 的染色体连锁图

Fig. 4 The genetic linkage map and QTL regions of the *qSd-3*, *qSd-6* and *qSd-9*

表 3 Swarnalata/02428 F₂ 群体中控制休眠性 QTL 的染色体定位及统计学特征

Table 3 Chromosomal location and properties of QTL for seed dormancy identified in the Swarnalata/02428 F₂ population

位点	染色体	区间	最近标记	LOD 值	贡献率 (%)	加性效应
QTL	Chr.	Interval	NML ¹	LOD score	PVE	A
<i>qSd-3</i>	3	Indel3-14 ~ Indel3-16	Indel3-14	3.60	14.14	-2.36
<i>qSd-6</i>	6	Indel6-1 ~ RM3414	RM510	3.04	15.46	10.33
<i>qSd-9</i>	9	RM219 ~ RM1328	RM219	3.11	22.11	-4.04

2.5 与休眠基因连锁的标记基因型在群体中的分布

根据距离 QTL 最近分子标记的基因型,对 F₂ 群体平均发芽率进行了分组分析(表 4)。在 *qSd-6* 位点上,标记 RM510 为 Swarnalata 基因型(1/1)与 02428 型(2/2)个体间的平均发芽率的差异有统计学意义($P < 0.05$),携带 1/1 基因型的单株可增强种子休眠性。同样,在 *qSd-9* 位点上,标记 RM219 为 Swarnalata 基因型(1/1)与

02428 基因型(2/2)的个体间平均发芽率的差异也具有统计学意义($P < 0.05$),携带 2/2 型的单株可有效增强种子休眠性。表明两个位点增强种子休眠性的基因确实分别来自 Swarnalata 和 02428。

根据抗褐飞虱基因 *Bph6* 所在位置^[4],在 Swarnalata/02428 F₂ 群体中选取了一些休眠性弱、抽穗期短的 F₂ 单株作为育种的中间材料(表 5)。

表 4 按标记基因型及其组合类型分组分析 Swarnalata/02428 F₂ 群体发芽率的分布

Table 4 Distribution of germination percentage of seeds in Swarnalata/02428 F₂ population classified by marker genotype and their combinations

标记基因型及其组合类型			各级萌发率对应的株系数										总数	平均发芽率 (%)	t 测验	
Marker genotype and their combinations			Number of plants for the class of germination percentage												Total	Mean germination rate
Indel3-14 ^a	RM510 ^a	RM219 ^a	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	0.05	0.01		
(Chr. 3)	(Chr. 6)	(Chr. 9)														
1/1			21	1	1			2					25	6.92	a	A
2/2			14	2	6	1							23	9.45	a	A
	1/1		11	2	1					1			15	8.57	a	A
	2/2		11	3	7	2		1	2	1			27	20.58	b	A
		1/1	7	4	3	1	1	3	1				20	23.21	a	A
		2/2	26	4	6	1			2				39	10.00	b	A

^a表示与对应的 QTL 相距最近的分子标记,1/1 代表 Swarnalata 的基因型,2/2 代表 02428 的基因型

^aIndicating the nearest marker to its corresponding QTL,1/1 stands for the genotype of Swarnalata,2/2 stands for genotype of 02428

表 5 休眠性弱、抽穗期短的中选单株的基因型与表型

Table 5 Genotype and phenotype of selected plants with weak dormancy and early heading date

单株编号 Plant name	与 <i>Bph6</i> 连锁的标记基因型		发芽率 (%) Germination rate	抽穗日期 (月/日) Heading date (d/m)	抽穗期 (d) No. of days to heading
	Genotype of <i>Bph6</i> flanked by marker RM5979 and Indel4-10				
	RM5979	Indel4-10			
25-8	1	1	16	8/22	95
21-7	1	1	65	8/28	101
22-1	1	1	21	8/19	92

3 讨论

3.1 种子休眠性位点分析

Swarnalata 具有极强休眠性,但本研究检测来自 Swarnalata 的增强休眠性基因位点仅有一个。O2428 的休眠性很弱,却检测到 2 个增强休眠性基因位点。究其原因,首先,从结果分析,*qSd-6* 是来自于 Swarnalata 的位点,但却可以降低 10.33% 的发芽率,说明此位点的效应明显;而来自于 O2428 的位点 *qSd-3* 和 *qSd-9* 却只分别降低 2.36% 和 4.04% 的发芽率。其次,Swarnalata/O2428 F_2 群体抽穗期从 85 d 至 120 d,跨度较大,导致群体各单株种子灌浆成熟期间所处的环境尤其是温度存在很大的差异,导致种子休眠性受到很大的环境影响。再次,Swarnalata/O2428 F_2 群体仅有 91 个单株,且休眠性呈现偏态分布,其中发芽率为 0 的有 24 株,占群体的 26.37%,也只在南京正季进行了检测,因而有必要进一步扩大群体,多年多点进行验证。此外,唐九友等^[13]利用 Kinmaze/DV85 杂交组合衍生的重组自交 F_{11} 家系 (RILs, recombinant inbred lines) 检测到来自于弱休眠品种 Kinmaze 的位点可以增强种子休眠性,本研究也检测到来自 O2428 的位点可以增强休眠性,说明这一现象并不特殊。

3.2 抽穗期相关 QTL 与已报道 QTL 的比较

本研究共检测到 7 个与抽穗期相关 QTL 位点,其中,在第 3 染色体上 Indel3-9 附近检测到的 *qHD-3* 与 L. Albar 等^[14]利用 IR64/Azucena DH 群体检测到的结果相近,与 Y. Takeuchi 等^[15]利用 Akihikari/Koshihikari DH 群体定位到的结果也相似。

在第 6 染色体上检测到 3 个位点 *qHD-6-1*、*qHD-6-2*、*qHD-6-3*。T. Yamamoto 等^[16]利用 Koshihikari/Kasalath BIL 群体所检测到的位点包含有本研究的 3 个位点, K. Ishimaru 等^[17]利用 Nipponbare/Kasalath F_2 群体检测到的位点含有 *qHD-6-1* 和 *qHD-6-2*。*qHD-6-1* 与 H. W. Mei 等^[18]利用 Lemont/Teqing RI

群体检测到的结果一致,*qHD-6-2* 与 H. X. Lin 等^[19]的定位结果相近,而 *qHD-6-3* 与 Y. C. Cho 等^[20]利用 IR64/Azucena DH 群体检测到的 QTL 也相近。说明在第 6 染色体上一定存在控制抽穗期的 QTL。

在第 11 染色体上检测到的 *qHD-11-1* 和 *qHD-11-2* 之前均没有报道。但是,*qHD-11-1* 位于 Z. K. Li 等^[21]在第 11 染色体检测到的 2 个位点之间,由于这 3 个位点相距较大,推测可能是不同的 QTL。*qHD-2* 是前人未曾报道的控制抽穗期的 QTL, LOD 值为 3.2,可解释表型变异的 16.78%,在该位点上来自 Swarnalata 的等位基因能够延迟抽穗。

3.3 种子休眠相关 QTL 与已报道 QTL 的比较

本研究在第 3 染色体上标记 Indel3-14 附近检测到的 *qSd-3* 与 J. Wan 等^[5] F_2 群体检测到的结果相似,与 K. Xie 等^[22]利用回交群体南粳 35/N22//南粳 35 在第 3 染色体标记 OSR13 与 RM282 间检测到的结果也相似。

本研究在第 6 染色体上标记 Indel6-1 与 RM3414 间检测到的种子休眠性 QTL *qSd-6*,与江玲等^[23]利用“Asominori × IR24”RIL 的 F_{10} 家系在第 6 染色体上检测到的标记 C688 与 XNpb27 之间的种子休眠性 QTL 位置相近,与 X. Y. Gu 等^[24]利用 EM93-1//EM93-1/SS18-2 BC₁ 群体在第 6 染色体上检测到的位于标记 RM549 附近的 QTL 相近,与 W. Jing 等^[25]利用 Ludao/Akihikari F_2 群体在第 6 染色体上检测到的标记 RM586 与 RM253 和标记 RM253 与 RM3 之间的种子休眠性 QTL 位置也相近。

本研究在第 9 染色体上标记 RM219 与 RM1328 间检测到一个控制种子休眠性的 QTL *qSd-9*, LOD 值 3.11,可解释 22.11% 的表型变异,加性效应为 -4.04,增强种子休眠性的基因来自 O2428,在该位点尚未见有相关报道,可能为一个新的位点,其真实性尚需进一步验证。

3.4 抽穗期与种子休眠性的相关性

Y. Takeuchi 等^[26]利用 Nipponbare 和 Kasalath

的 BC₄F₁ 群体研究发现,在第 3 染色体短臂上很小的染色体区域同时包含有 *Sdr1* 和 *Hd8* 两个位点,表明可能存在相同的位点同时控制抽穗期和种子休眠性。但本研究检测到的控制休眠性的 QTL 和控制抽穗期的 QTL 分别位于染色体上的不同位置(图 3),为不同的基因所控制,此结果与王松凤等^[27]的研究结果一致。前人分析表明,存在稳定表达的种子休眠性 QTL,不同群体间也存在一定的差异^[27]。K. Miura 等^[28]认为,造成变异的主要原因是种子成熟期间的温度。H. Ikehashi^[29]也认为种子休眠性受到种子成熟期间温度的影响,且不同品种对温度的反应不同。在本研究中,F₂群体抽穗日跨度较大,早晚相差 35 d 以上,期间气象条件有很大的不同。因此,也认为种子休眠性基因的表达在很大程度上受灌浆成熟期间温度的影响,与抽穗期存在间接关系。

携带有褐飞虱抗性基因 *Bph6* 的孟加拉国地方品种 Swarnalata 具有极强的种子休眠性,在南京正季不能正常抽穗,使其抗性基因的育种利用难度加大。根据本研究结果,可以选用休眠性弱、抽穗期短的单株作为育种的中间材料(表 5)。尽管在海南直接种植 Swarnalata 可以正常抽穗作杂交亲本,但是其休眠性仍旧很强,且杂交后代的休眠性强弱不确定,在育种过程中仍存在很大的困难。此外,如果能改善其抽穗特性,这个材料可以在多个地方应用,充分发挥其抗虫特性。再者,也可以利用该资源挖掘控制抽穗期和休眠相关的基因,为培育生育期、休眠性适宜的水稻品种提供一定的基础。

参考文献

- [1] Koomneef M, Bentsink L, Hilhorst H. Seed dormancy and germination [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2002, 5: 33-36
- [2] 王焘,陶龙兴,黄效林,等. 外源 ABA 对杂交水稻制种 F₁ 穗芽的抑制效应[J]. *作物学报*, 2000, 26(1): 60-64
- [3] Kabir M A, Khush G S. Genetic analysis of resistance to brown planthopper in rice, *Oryza sativa* L [J]. *Plant Breed*, 1988, 100: 54-58
- [4] Qiu Y F, Guo J P, Jing S L, et al. High-resolution mapping of the brown planthopper resistance gene *Bph6* in rice and characterizing its resistance in the 9311 and Nipponbare near isogenic backgrounds [J]. *Theor Appl Genet*, 2010, 121: 1601-1611
- [5] Wan J, Wang Y, Ikehashi C. Quantitative trait loci associated with seed dormancy in rice [J]. *Crop Sci*, 2005, 45(2): 712-716
- [6] Kato K, Nakamura W, Tabiki T. Detection of loci controlling seed dormancy on group 4 chromosomes of wheat and comparative mapping with rice and barley genomes [J]. *Theor Appl Genet*, 2001, 102: 980-985
- [7] Dellaporta S L, Wood J, Hicks J B. A plant DNA miniprep: version II [J]. *Plant Mol Biol Rep*, 1983, 1(4): 19-21
- [8] Chen X, Temnykh S, Xu Y, et al. Development of a microsatellite framework map providing genome-wide coverage in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 1997, 95(4): 553-567
- [9] Sanguinetti C, Dias N E, Simpson A. Rapid silver staining and recovery of PCR products separated on polyacrylamide gels [J]. *Biotechniques*, 1994, 17(5): 914
- [10] Lincoln S E, Daly M J, Lander E S. Constructing genetic linkage maps with MAPMAKER/EXP Version 3.0: A tutorial and reference manual [M]. Cambridge: Whitehead Institute, 1993
- [11] Wang S, Basten C J, Zeng Z B. Windows QTL Cartographer 2.5 [M]. Raleigh: North Carolina State University, 2007
- [12] McCouch S R, Kochert G, Yu Z H, et al. Molecular mapping of rice chromosomes [J]. *Theor Appl Genet*, 1988, 76: 815-829
- [13] 唐九友,江玲,王春明,等. 水稻种子休眠性 QTL 定位及其对干热处理的响应 [J]. *中国农业科学*, 2004, 37(12): 1791-1796
- [14] Albar L, Lorieux M, Ahmadi N, et al. Genetic basis and mapping of the resistance to rice yellow mottle virus. I. QTLs identification and relationship between resistance and plant morphology [J]. *Theor Appl Genet*, 1998, 97: 1145-1154
- [15] Takeuchi Y, Hayasaka H, Chiba B, et al. Mapping quantitative trait loci controlling cool-temperature tolerance at booting stage [J]. *Breed Sci*, 2001, 51: 191-197
- [16] Yamamoto T, Taguchi S F, Ukai Y, et al. Mapping quantitative trait loci for days-to-heading, and culm, panicle and internode lengths in a BC₁F₃ population using an elite rice variety, Koshihikari, as the recurrent parent [J]. *Breed Sci*, 2001, 51: 63-71
- [17] Ishimaru K, Yano M, Aoki N, et al. Toward the mapping of physiological and agronomic characters on a rice function map: QTL analysis and comparison between QTLs and expressed sequence tags [J]. *Theor Appl Genet*, 2001, 102: 793-800
- [18] 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 [J]. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 89-101
- [19] Lin H X, Yamamoto T, Sasaki T, et al. Characterization and detection of epistatic interactions of 3 QTLs, *Hd1*, *Hd2*, and *Hd3*, controlling heading date in rice using nearly isogenic lines [J]. *Theor Appl Genet*, 2000, 101: 1021-1028
- [20] Cho Y C, Suh J P, Choi I S, et al. QTLs analysis of yield and its related traits in wild rice relative *Oryza rufipogon* [J]. *Treat Crop Res*, 2003, 4: 19-29
- [21] Li Z K, Yu S B, Lafitte H R, et al. QTL x environment interactions in rice. I. heading date and plant height [J]. *Theor Appl Genet*, 2003, 108: 141-153
- [22] Xie K, Jiang L, Lu B Y, et al. Identification of QTLs for seed dormancy in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Breed*, 2011, 130: 328-332
- [23] 江玲,曹雅君,王春明,等. 利用 RIL 和 CSSL 群体检测水稻种子休眠性 QTL [J]. *遗传学报*, 2003, 30(5): 453-458
- [24] Gu X Y, Kianian S F, Foley M E. Multiple loci and epistases control genetic variation for seed dormancy in weedy rice (*Oryza sativa*) [J]. *Genetics*, 2004, 166(3): 1503-1516
- [25] Jing W, Jiang L, Zhang W W, et al. Mapping QTL for seed dormancy in weedy rice [J]. *Acta Agron Sin*, 2008, 34(5): 737-742
- [26] Takeuchi Y, Lin S Y, Sasaki T, et al. Fine linkage mapping enables dissection of closely linked quantitative trait loci for seed dormancy and heading in rice [J]. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 1174-1180
- [27] 王松凤,贾育红,江玲,等. 控制水稻种子休眠和抽穗期的数量基因位点 [J]. *南京农业大学学报*, 2006, 29(1): 1-6
- [28] Miura K, Lin S Y, Yano M, et al. Mapping quantitative trait loci controlling seed longevity in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2002, 104: 981-986
- [29] Ikehashi H. Studies on the environmental and varietal differences of germination habits in rice seeds with special reference to plant breeding [J]. *J Cent Agric Exp Stan*, 1973, 19: 160