

染色体片段导入系在作物遗传育种研究中的应用

王立秋^{1,2}, 张祖新¹, 滕峰¹, 邱法展¹, 肖海林¹, 郑用琏¹

(¹华中农业大学/作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070; ²张家口职业技术学院, 张家口 075000)

摘要: 染色体片段导入系是在轮回亲本的遗传背景上只含有一个或少量供体染色体片段的家系, 可作为 QTL 分析的重要材料。在 QTL 检测时, 染色体片段导入系的遗传背景清楚, 可有效检测微效基因及隐蔽基因, 准确地评价供体染色体片段的遗传效应, 打破优良基因与不良基因的连锁, 提高 QTL 检测的效率和准确性。另外, 染色体片段导入系不仅可用于 QTL 精细定位和基因克隆、QTL 间互作、QTL 与环境互作以及杂种优势的研究, 同时还可用于作物聚合育种和分子设计育种。本文对染色体片段导入系的构建及其在作物遗传育种中的应用进展进行了综述。

关键词: 染色体片段导入系; 数量性状位点 (QTL); 精细定位; 设计育种

Application of Chromosomal Segment Introgression Line (CSIL) in Crop Genetics and Breeding

WANG Li-qiu^{1,2}, ZHANG Zu-xin¹, TENG Feng¹, QIU Fa-zhan¹,
XIAO Hai-lin¹, ZHENG Yong-lian¹

(¹National Key Laboratory of Crop Genetics and Improvement/Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070;

²Zhangjiakou Vocational and Technical College, Zhangjiakou 075000)

Abstract: Chromosomal segment introgression or substitution lines (CSILs or CSSLs) are defined as a set of lines which contains only one or few chromosomal segment from the donor and genetic background of each line is similar to receptor. Compared with the traditional mapping populations, the CSILs might have an advantage for identifying of quantitative trait locus (QTL) due to eliminating of residual background which can lead to decrease power of QTL detecting. Therefore, population of CSILs is one of the ideal materials for QTL identifying and fine mapping, assay of QTL interaction and QTL × environment interaction, as well as for heterosis utilization and QTL pyramiding. In this paper, the advanced progresses on the construction and application of CSIL population in crop plants were reviewed.

Key words: Chromosomal segment introgression lines (CSIL); Quantitative trait locus (QTL); Fine mapping; Breeding by design

随着分子生物学的发展, 越来越多的功能基因已被定位乃至克隆, 然而, 针对特定物种而言, 其基因数目是有限的。因此, 挖掘和抢占基因资源已成为各国科学家的首要目标。虽然, 克隆基因的方法

很多, 但图位克隆仍不失为一个经典而又可靠的方法。作物遗传育种中最关注的目标性状多为数量性状, 鉴定并克隆这些数量性状基因是分子育种领域所关注的热点。目前, 主要农作物 QTL 定位主要采

收稿日期: 2011-03-21 修回日期: 2011-11-16

基金项目: 国家重点基础研究计划项目 (2011CB100100)

作者简介: 王立秋, 教授, 主要从事玉米遗传育种研究

通讯作者: 张祖新, 博士, 教授, 博士生导师。E-mail: zuxinzhang@mail.hzau.edu.cn

用区间作图、复合区间作图和基于混合线性模型的复合区间作图等^[1-3]。采用的作图群体主要包括 F_2 及其衍生群体、回交群体、重组自交系 (RIL) 和加倍单倍体 (DH) 等群体。利用以上方法和群体, 许多研究者对作物重要性状 QTL 进行定位, 发掘了大量的 QTLs 及其紧密连锁的分子标记, 为阐明这些性状的遗传基础积累了宝贵的资料, 也为针对重要数量性状开展分子标记辅助选择 (Marker-aided selection, MAS) 提供了紧密连锁的分子标记。近年来, 为进一步探索数量性状的遗传基础并更好地指导育种实践, 人们应用回交结合 MAS 技术构建了大规模染色体片段代换系 (Chromosomal Segment Substitution Line, CSSL) 或导入系 (Chromosomal Segment Introgression Line, CSIL), 并最早在番茄上成功应用于 QTL 的精细定位^[4-6]、基因克隆^[6-8] 和育种程序^[9], 显示出染色体片段导入系群体将理论与育种应用相结合的优越性。本文就染色体片段导入系在作物遗传与育种研究的应用进展进行简要综述。

1 染色体片段导入系的概念与构建

1.1 染色体片段导入系的概念

染色体片段导入系 (CSIL) 是指利用杂交、回交、自交和 MAS 相结合的方法, 筛选得到的在受体遗传背景上只有一个或少数几个特定供体染色体片段, 其他遗传背景与受体完全相同的家系或品系^[5-6]。染色体片段导入系一般是通过多代回交来建立的, 其具体步骤是将供体亲本与受体亲本杂交获得 F_1 , 以受体亲本作为轮回亲本, 经过多代回交并进一步自交获得 BC_nS 。基于导入片段在染色体上的分布, 导入系群体可分为重叠式和衔接式两种类型。从群体的构建方式及 QTL 检测效益来看, 这两类群体各有其特点: (1) 在构建方式上, 重叠式导入系一般经过多代回交、1 次分子标记选择来实现; 而衔接式导入系则每个回交世代都实施标记选择。(2) 在导入片段的分布上, 衔接式导入系的导入片段为 2 个标记所锚定, 片段首尾相连, 较少的片段覆盖全基因组; 而重叠式导入系的导入片段部分重叠, 有些片段在导入系间多次重复, 因而, 覆盖全基因组所需的系较多。(3) 在工作量上, 衔接式导入系由于每代都进行分子标记辅助前景选择和背景选择, 实验室工作量大。实际上随着回交世代的增加, 所需检测的分子标记数目每代均会减少 50% 以上, 每个导入系每代仅选择 1~2 个高回复率的单株回交,

田间工作量较小。相对而言, 重叠式导入系构建时, 回交世代需要保证较大的群体以避免供体片段的丢失, 田间工作量较大, 回交高世代进行 MAS 时, 所需要的群体也相对较大。(4) 在 QTL 检测上, 虽然两类导入系都可以有效地检测含有功能基因的导入片段, 但由于重叠式导入系特定染色体片段存在冗余, 特定片段的表型贡献可由多个系的表型所评估, 提供了统计学的显著性检验, 因此, QTL 检测准确性更高。另外, 相互重叠的片段也提供了精细定位 QTL 的可能性。但是, 由于重叠式导入系的遗传背景更加复杂, 基因间的互作也会影响 QTL 效应及 QTL 检测效率。

1.2 染色体片段导入系的构建进展

由于染色体片段导入系群体在理论研究和实践应用上的优越性, 受到国内外遗传学家和育种家的青睐。番茄是最早建立染色体片段导入系的作物。Eshed 和 Zamir^[5] 以野生番茄为供体, 通过分布于全基因组的 146 个分子标记进行辅助选择, 建立了以栽培番茄为遗传背景的 120 个染色体片段导入系群体, 各家系包含 1 个或几个供体亲本染色体片段, 所有导入片段覆盖了受体基因组。相似地, Monforte 和 Tanksley^[10] 以野生番茄 *L. hirsutum* LA1777 为供体建立了以栽培番茄 *L. esculentum* cv. E6206 为遗传背景的 99 个染色体片段导入系群体, 导入片段覆盖 85% 以上番茄基因组。这些结果说明, 通过 2~3 轮回交结合分子标记辅助选择, 可以快速建立纯合的染色体片段导入系群体。

我国先后在水稻、玉米、小麦和棉花等主要农作物中构建了 CSIL 群体。在水稻方面, Li 等^[11] 报道, “全球水稻分子育种计划” 项目组将优异种质资源导入到各国的优良品种中去, 从而实现优良基因资源在分子水平上的大规模国际交流, 培育出大量的近等基因导入系, 鉴定和发掘了大批有利新基因资源, 培育了一批高产、优质、抗病虫、水肥高效的广泛适应不同生态环境的优良品种。如对 2 万份水稻 CSILs 的定向选择, 鉴定得到了许多来源不同的耐旱、耐渍、耐盐、特异的农艺性状和生理性状的导入系, 如 273 个耐旱导入系、175 个耐盐导入系和 203 个抗飞虱导入系等。利用我国和国际水稻所的 21 个优良品种作轮回亲本、来源于 24 个国家和地区的 188 份品种资源作供体亲本, 通过杂交、连续回交结合性状筛选, 构建了近 6 万份具有轮回亲本遗传背景的导入系^[12]。更多的学者在水稻、玉米、小麦、棉花等作物上, 利用不同材料构建了许多导入系群体,

并在重要性状的遗传研究和育种中得到应用 (表1)。

表1 不同作物已构建的染色体片段代换系

Table 1 The chromosomal segment introgression lines developed in crop plants

物种 Species	受体 Receptor	供体 Donor	群体大小 Pop. size	基因组覆盖率(%) Coverage	参考文献 References
番茄 Tomato	栽培品种	野生番茄	120	100	[5]
	<i>L. esculentum</i> cv. E6206	<i>L. hirsutum</i> LA1777	99	85	[10]
水稻 Rice	9311	150 个供体	2500	100	[13]
	珍汕 97B	150 个供体	3700	100	[13]
	特青	野生稻	133	93.60	[14]
	9311	日本晴	94	72.50	[15]
	台中 65	低脚乌尖	29	23.47	[16]
	华粳粳 74	6 个供体	217	84.30	[17]
	Koshihikari	NonaBokra	44	100	[18]
玉米 Maize	9311	日本晴	125	100	[19]
	B73	Tx303	89	100	[20]
小麦 Wheat	综 3	衡白 522	78	79.20	[21]
	莱州 953	Am3	97	31.64	[22]
棉花 Cotton	TM-1	海 7124	51	80.90	[23]

2 染色体片段导入系在遗传研究中的应用

2.1 利用染色体片段导入系对 QTL 定位及遗传效应分析

利用分子标记技术在目标性状的分离群体中,将控制目标性状的基因定位于染色体的一定区域内,即 QTL 的初定位。QTL 定位的遗传基础是连锁,当标记与目标性状连锁时,不同标记基因型个体的表型值存在显著差异,通过数量性状表型值与标记基因型间的关联分析来确定各个数量性状位点在染色体上的位置、效应、作用方式以及 QTL 间的相互作用关系。因此,利用分离群体进行 QTL 定位,实际上是利用标记与目标基因的连锁关系。用染色体片段导入系群体进行 QTL 鉴定,与利用分离群体进行 QTL 鉴定不同,CSIL 群体各个导入系内基因型纯合一致,系间基因型具有差异,但这种差异在系间仅局限于少数染色体片段内而不体现于全基因组水平上。QTL 的鉴定是通过含有特定供体染色体区段的 CSIL 的表型值与轮回亲本或受体在相同环境下的表型值的差异显著性比较来进行的,如果 CSIL 表

型值与轮回亲本表型值的差异显著则说明所导入的染色体片段与轮回亲本相对应的染色体区段内存在等位基因差异,也就是说所导入的染色体片段内含有控制目标性状的功能基因^[4,6],同时也可估测等位基因的效应值。比较单片段代换系的纯合体、杂合体及受体三者某一数量性状上表型差异,则可以估测等位基因的作用方式(加性、显性、部分显性或超显性)。而 2 个含有不同染色体片段的纯合 CSILs 杂交,还可以研究基因的互作效应和互作方式^[24]。

Eshed 和 Zamir^[6]利用覆盖番茄全基因组的 50 个染色体片段导入系定位检测出 23 个番茄的可溶性固含物 QTLs 和 18 个番茄果实体积 QTLs 及 11 ~ 22 个其他产量性状 QTLs。他们发现利用染色体片段导入系所检测的番茄果实可溶性固含物和果实重量 QTLs 比利用常规分离群体所检测的 QTL 数要多 1 倍。Luan 等^[25]在陆地棉的 2 个染色体代换系群体中以及其他学者在水稻 CSILs 群体中也发现利用 CSIL 群体可检出效应较小的 QTL,所检出的 QTL 总数远远多于利用其他群体所检出的 QTL 数^[13]。赵芳明等^[26]以初级单片段代换系间杂交衍生的 16 个次级单片段代换系和 15 个双片段聚合系分析了

株高及其构成因素 QTL 的加性效应及加性 × 加性上位性效应, 结果表明, QTL 加性效应和 QTL 间的上位性效应都是株高及构成因素的重要遗传组成。杨德卫等^[15]以覆盖全基因组的 CSIL 为材料, 利用染色体片段代换作图法定位了 7 个穗颈长度 QTLs, 其加性效应值介于 0.10 ~ 3.20 之间, 其中 *qPE-9* 和 *qPE-11* 的加性效应值较大, 表现为主效基因特征。

2.2 QTL 精细定位与克隆

QTL 初步定位说明在某区域可能存在一个控制数量性状的基因, 其位置的 95% 置信区间通常为 10 ~ 30cM^[28-29]。这一精度还不足以将数量性状基因分解成孟德尔因子, 因此, 需对 QTL 实施精细定位。精细定位 QTL 有 3 种途径, 即发展新的统计方法^[30]、增加重组的机会^[4] 和利用次级分离群体^[31-33]。

重叠式导入系和衔接式导入系均可用于基因定位和鉴定的研究, 但两者在进行基因鉴定与定位所基于的理论基础是不同的。重叠式导入系群体是利用导入片段间的重叠区域具有相同的表型来对 QTL 进行识别与定位, 而衔接式单片段导入系则通过导入系间、导入系与亲本间表型差异进行 QTL 识别与定位。从定位 QTL 的效果来看, 重叠式导入系依赖于不同导入系间重叠区段的大小, 衔接式导入系则取决于试验设计时所选择的目标导入片段两侧分子标记的遗传距离与多态性。当 QTL 被确定在某一染色体片段内后, 仍然必须选择适当的 CSIL 开展 QTL 的精细定位。

利用 CSIL 进行 QTL 精细定位可以采用两种方法: (1) 基于 QTL-IL 的分离群体进行 QTL 的精细定位。即将含有 QTL 的染色体片段导入系与轮回亲本杂交, 构建目标 QTL 的次级分离群体, 将 QTL 分解为单个孟德尔因子, 然后进行精细定位。Yamamoto 等^[32]利用 *Hd1*、*Hd2*、*Hd3* 等 3 个抽穗期 QTL-IL 建立了单个 QTL 的次级分离群体, 将这 3 个 QTLs 都分解为单个孟德尔因子并进行精细定位。Lin 等^[34-35]通过构建 QTL-IL 将 *Hd9*、*Hd4* 和 *Hd5* 分解为单个孟德尔因子进行精细定位。基于此思路, Frary 等^[8]在野生番茄与栽培番茄的回交后代中选出了控制果实重量的近等基因系, 通过基因型检测, 确定了控制果实重量的一个主效 QTL 位点, 该位点能减少果实重量的 30%; 他们进一步利用含有该 QTL 的近等基因系构建分离群体, 对该位点进行了精细定位, 通过图位克隆法成功克隆了控制番茄果实重量的主效 QTL *fw2.2*。

(2) 利用重叠系进行染色体置换作图实施 QTL 精细定位。Paterson 等^[4]利用回交群体将番茄几个重要性状的 QTL 定位在大约 20cM 的区段内后, 选择性地构建了 QTL-IL, 然后用替换作图法将控制番茄可溶性固含物含量和果重等性状的 QTL 进一步定位在小于 3cM 的区段内, 并认为控制这两个性状的 QTL 是紧密连锁而不是一因多效。Eshed 和 Zamir^[6]利用替换作图法将原先在回交分离群体中定位的 1 个番茄果重 QTL 分解为 3 个紧密连锁的 QTLs。在玉米上, Salvi 等^[36]利用大群体结合 QTL 区段重叠系对 *vgt1* 的精细定位和克隆, 为玉米 QTL 基因的克隆提供了参考。近几年来, 水稻中利用 QTL-NIL 成功实现了一些重要 QTL 的克隆, 如与抽穗期有关的 QTL-*hd1*^[37]、*hd6*^[38]、*Hd3*^[39] 和 *Ehd1*^[40]; 耐盐 QTL-*SKCI*^[41] 和穗粒数 QTL-*Gn1a*^[42]、子粒产量 QTL-*qGy2-H*^[43]、耐紫外线 QTL-*Qwr-10*^[44]、子粒宽度 QTL-*Gw2*^[45]、子粒大小 QTL-*GS3*^[46]、抽穗期和产量 QTL *Ghd7*^[47] 和株型 QTL *IPAI*^[48]。

2.3 利用染色体片段导入系研究 QTL 间及 QTL 与环境间的互作

Bateson^[49]首次用“上位性”描述某些基因对其他基因的遮盖作用, 此后, 上位性的概念引申为非等位基因间的相互作用, 上位性效应则可进一步分解为加加、加显、显显上位性效应。已有的 QTL 作图研究结果显示, 上位性是数量性状的重要遗传基础^[24, 33, 49-50]。由于染色体片段导入系之间除导入片段外, 其他遗传背景完全相同, 因此, 利用染色体单片段代换系是研究上位性实质的有效手段^[52]。Eshed 和 Zamir^[24]利用 10 个染色体片段导入系进行半双列杂交试验研究 QTL 之间的互作。Lin 等^[33]构建了含 *Hd1*、*Hd2* 和 *Hd3* 共 3 个抽穗期 QTL 的 QTL-NIL, 以及同时含有 2 个或 3 个 QTL 的导入系, 并分析了 QTL 之间的互作, 结果表明, *Hd3* 本身并不影响光周期敏感性, 但它能增强 *Hd1* 和 *Hd2* 的表达。把染色体片段导入系种植在几个不同的环境中, 可以研究 QTL 与环境的互作, 染色体片段导入系与其他品种杂交可以研究 QTL 与不同遗传背景的互作。万向元等^[53]利用 Asominori × IR24 的染色体片段导入系群体, 对稻米粒长、粒宽和长宽比进行连续两年及 4 个地点的 QTL 表达稳定性分析, 共检测到 13 个粒型相关 QTLs, 其中在多个环境中都能被重复检测到的 QTL 有 6 个, 这 6 个 QTLs 所对应导入系的相应性状与背景亲本 Asominori 的表型

差异在8个环境中都达到极显著水平($P < 0.01$),且同一QTL所对应导入系的相应性状表现型在不同环境间呈显著正相关,说明这6个QTLs表达稳定性较高。相似地,翁建峰等^[54]利用以Asominori为遗传背景具IR24染色体片段的CSIL群体,在8个环境对稻米直链淀粉含量(AC)和蛋白质含量(PC)进行QTL定位和表达稳定性分析,结果共检测到8个AC和PC相关QTLs,其中2个QTLs在8个环境中都被重复检出,说明这2个QTLs在多个环境中均能稳定表达,受环境影响较小。

3 染色体片段导入系在育种研究中的应用

3.1 利用染色体片段导入系进行杂种优势研究

水稻方面,余传元等^[55]利用以Asominori为背景、籼稻品种IR24为供体的63个染色体片段导入系,分别与广亲和粳稻品种02428杂交,研究IR24全基因组的染色体片段与02428基因组相应染色体片段间的产量及产量构成性状的杂种优势效应,发现了14个染色体区段在产量上存在显著的亚种间杂种优势,单片段置换后,其CSIL×02428组合 F_1 单株产量比对照组合Asominori×02428增加35%以上,大多数染色体片段在产量及主要产量构成性状上没有显著的杂合效应。而利用10个以粳稻为遗传背景、籼稻为供体的染色体片段置换系及6个粳稻测验种为材料,分析了籼粳亚种间杂种在10个染色体区段上的配合力效应,结果表明,除千粒重外,各置换系主要产量构成性状的GCA值均高于背景亲本Asominori,其中带有第12、第4、第1和第11染色体片段的AIS84、AIS27、AIS3和AIS80置换系各性状GCA的综合表现突出^[55]。这些研究说明在染色体片段水平上,水稻籼粳亚种主要产量构成性状的杂种优势都大于粳亚种内的杂种优势,对粳稻基因组导入特定的籼稻染色体片段,可显著提高杂交粳稻的产量水平。同一亲本所配的不同组合及同一组合在不同性状间的特殊配合力差异较大,最高或最低SCA的组合可来自不同GCA的亲本组合类型,表明在一般配合力与特殊配合力间不存在必然的联系。在双亲一般配合力均高的前提下结合较高的特殊配合力是超高产杂交稻育种中亲本选择的基本规律。

3.2 利用染色体片段导入系进行聚合育种

利用遗传背景相同的导入系之间相互杂交,可以将不同代换片段上的多个优良基因快速聚合于相

同遗传背景中,培育出具有更多优良性状的新品种。张桂权^[56]以优良水稻品种华粳粳74为受体,以来源于世界各地的14个籼稻和12个粳稻为供体,通过回交和分子标记辅助选择方法建立了水稻单片段代换系文库,并基于该文库对控制水稻重要植株形态、品质性状、产量性状和抗病性的QTL位点进行了定位和效应分析。以此文库为平台,针对目前水稻品种普遍存在产量高但稻米品质差的问题,开展了稻米品质的聚合育种研究,已设计并培育出4个符合设计要求的水稻新品种(系)。如在以华粳粳74为受体、黑米品种联鉴33为供体的单片段代换系群体中,选择了一个种皮紫黑色、其他农艺性状与华粳粳74基本相似的黑米新品种华小黑1号,并于2005年通过广东省的品种审定。而以2个单片段代换系W23-07-06-10-06(供体为Lemont)和W03-14-10-04(供体为中4188)之间杂交进行聚合育种,通过分子标记辅助选择选育了优质高产的双片段聚合品系华标1号,其稻米品质达国标二级,产量与对照品种相当。以华粳粳74单片段导入系为材料,基于含有优良目标等位基因的单片段导入系间的杂交结合MAS策略,张桂权及其同事们相继选育了三片段聚合系华标2号、四片段聚合系华标3号,以实现产量和品质性状的同步改良^[56]。杨梯丰等^[57]以籼稻品种华粳粳74为遗传背景且携带谷粒长基因GS3的单片段代换系与携带其他优良基因的单片段代换系杂交进行了分子聚合育种。在 F_4 获得了26份含GS3和其他优良基因的纯合聚合系,如GS3与携带有Wx优良等位基因的聚合系有16份,与粒重QTL *Gwt-1*的聚合系6份,与粒重QTL *Gwt-7*的聚合系5份,香味基因 *fgr-8*的聚合系8份等,这些聚合系都获得了目标谷粒长表型,有效地改良了华粳粳74的外观品质。上述事例说明,优良的导入系材料不仅是理论研究的良好材料,同时也具有重要的育种利用价值。

3.3 利用染色体片段导入系进行分子设计育种

Peleman等^[58]首次提出了“设计育种”(Breeding by design)这一概念,并指出分子设计育种的核心是建立以分子设计为目标的育种理论和技术体系,通过各种技术的集成与整合,对生物体从基因(分子)到整体(系统)不同层次进行设计和操作。在实验室对育种程序中的各种因素进行模拟、筛选和优化,提出最佳的亲本选配和后代选择策略,实现从传统的“经验育种”到定向、高效的“精确育种”的转化,以大幅度提高育种效率。分子设计育种可分

三步进行,即定位所有相关的农艺性状的 QTL、评价这些位点的等位性变异及表型效应、根据预先设定的育种目标进行设计育种^[59]。设计育种借助于分子标记辅助选择技术,根据育种目标设计育种方案,有目的地聚合有利基因,培育和创造优良的新品种或资源。

CSIL 群体不仅可分析数量性状的基因位点 (QTL) 的位置和效应,也可用于基因/QTL 之间的互作、基因/QTL 与环境的互作效应等研究。基因/QTL 间的互作信息,则可直接指导 CSIL 系的选择、CSIL 系间组合方式等,为基因/QTL 的聚合提供分子设计的直接材料和聚合方式及聚合效应等的有利信息。因此,含有优良基因的染色体单片段导入系可直接用于分子设计育种。

4 展望

染色体片段导入系是用杂交、回交、自交,结合标记辅助选择,筛选到的在受体遗传背景上只有一个供体或少数供体亲本染色体片段的活体基因文库。理想状态下,所有导入片段可覆盖受体亲本的全基因组,每个导入系带有供体亲本基因组的不同片段。与轮回亲本比较,导入系与轮回亲本间任何显著性的性状差异都反映了导入片段在供体与受体间的等位差异,因而可有效消除基因组上其他位点分离而产生的遗传噪声,提高 QTL 定位的准确性和稳定性^[7]。目前,在 CSIL 群体构建中,存在供体和受体较单一、导入片段较大、基因组覆盖率有限、回交过程中部分片段丢失、表型鉴定不够充分、有利等位基因挖掘不够以及优良 CSIL 在育种实践中的应用不够等问题。针对上述问题,一方面扩大受体和供体的选择范围,建立以核心种质和骨干亲本为主的遗传信息库,丰富遗传多样性,挖掘并迅速获取这两类材料中所携带的基因及其与环境互作的信息,为分子设计育种提供信息支撑。另一方面,实施定向导入和选择并扩大回交群体数量,以增强导入片段或 QTL 的针对性,防止导入片段丢失。同时筛选或开发新的标记,增加导入片段的标记密度,减小导入片段长度。另外,随着植物基因组序列数据的不断丰富和完善,新的遗传多样性检测技术发展,特别是规模化的 SNP 检测技术的发展,可以预测,在今后几年内,基于 CSIL 发展大的分离群体或者发展染色体片段内的更为精细的重叠系以实现 QTL 的精细定位和基因克隆的成功事例将日益增多。同时,随着 CSIL 群体的不断丰富和改进,CSIL 在植物

数量性状遗传研究中优势,以及利用 CSIL 将理论与育种实践紧密联系的优势也将逐步显现。

参考文献

- [1] Lander E S, Botstein D. Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps [J]. *Genetics*, 1989, 121: 185-199
- [2] Zeng Z B. Precision mapping of quantitative trait loci [J]. *Genetics*, 1994, 136: 1457-1468
- [3] Zeng Z B. Theoretical basis of separation of multiple linked gene effects on mapping quantitative trait loci [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1993, 90: 10972-10976
- [4] Paterson A H, DeVerna J W, Lanini B T, et al. Fine mapping of quantitative trait loci using selected overlapping recombinant chromosomes in an interspecies cross of tomato [J]. *Genetics*, 1990, 124: 735-742
- [5] Eshed Y, Zamir D. A genomic library of *Lycopersicon pennellii* in *L. esculentum*: a tool for fine mapping of genes [J]. *Euphytica*, 1994, 79: 175-179
- [6] Eshed Y, Zamir D. An introgression line population of *Lycopersicon pennellii* in the cultivated tomato enables the identification and fine mapping of yield associated QTL [J]. *Genetics*, 1995, 141: 1147-1162
- [7] Alpert K B, Tanksley S D. High-resolution mapping and isolation of a yeast artificial chromosome contig containing *fw2.2*: A major fruit weight quantitative trait locus in tomato [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93: 15503-15507
- [8] Frary A, Nesbitt T C, Grandillo S, et al. *fw2.2*: a quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size [J]. *Sci* 2000, 289: 85-88
- [9] Bouchez A, Hospital F, Causse M, et al. Marker-Assisted Introgression of Favorable Alleles at Quantitative Trait Loci Between Maize Elite Lines [J]. *Genetics*, 2002, 162: 1945-1959
- [10] Monforte A J, Tanksley S D. Development of a set of near isogenic and backcross recombinant inbred lines containing most of the *Lycopersicon hirsutum* genome in a *L. esculentum* genetic background: A tool for gene mapping and gene discovery [J]. *Genome*, 2000, 43: 803-813
- [11] Li Z K, Fu B Y, Gao Y M, et al. Genome-wide introgression lines and a forward genetics strategy for genetic and molecular dissection of complex phenotypes in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Mol Biol* 2005, 59(1): 33-52
- [12] 龙萍, 杨华, 余四斌, 等. 水稻导入系群体的构建和保存 [J]. *植物遗传资源学报* 2009, 10(1): 51-54
- [13] 余四斌, 穆俊祥, 赵胜杰, 等. 以珍汕 97B 和 9311 为背景的导入系构建及其筛选鉴定 [J]. *分子植物育种*, 2005, 3(5): 629-636
- [14] 郝伟, 金健, 孙世勇, 等. 覆盖野生稻基因组的染色体片段替换系的构建及其米质相关数量性状基因座位的鉴定 [J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2006, 32(3): 354-362
- [15] 杨德卫, 张亚东, 朱镇, 等. 基于 CSSL 的水稻抽穗期 QTL 定位及遗传分析 [J]. *植物学报*, 2010, 45(2): 189-197
- [16] 刘冠明, 李文涛, 曾瑞珍, 等. 水稻单片段代换系代换片段的 QTL 鉴定 [J]. *遗传学报* 2004, 31(12): 1395-1400
- [17] Xi Z Y, He F H, Zeng R Z, et al. Development of a wide Population of chromosome single segment substitution lines in the genetic background of an elite cultivar of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Genome*, 2006, 49: 476-484
- [18] Takai T, Nonoue Y, Yamamoto S, et al. Development of chromosome segment substitution lines derived from backcross between indica donor rice cultivar 'NonaBokra' and japonica recipient cultivar 'Koshihikari' [J]. *Breed Sci*, 2007, 57: 257-261
- [19] 徐华山, 孙永建, 周红菊, 等. 构建水稻优良恢复系背景的重

- 叠片段代换系及其效应分析[J]. 作物学报, 2007, 33(6): 979-986
- [20] Szalma S J, Hostert B M, Ledeaux J R, et al. QTL mapping with near-isogenic lines in maize[J]. Theor Appl Genet 2007, 114: 1211-1228
- [21] 王立秋, 赵永锋, 薛亚东, 等. 玉米衔接式单片段导入系群体的构建和评价[J]. 作物学报, 2007, 33(4): 663-668
- [22] Liu S B, Zhou R H, Dong Y C, et al. Development utilization of introgression lines using synthetic wheat as donor[J]. Theor Appl Genet, 2006, 112(7): 1360-2373
- [23] 王鹏, 丁业掌, 陆琼娴, 等. 陆地棉遗传标准系 TM-1 背景的海岛棉染色体片段置换系的培育[J]. 科学通报, 2008, 53(9): 1065-1069
- [24] Eshed Y, Zamir D. Less than additive epistatic interactions of QTL in tomato[J]. Genetics, 1996, 143: 1807-1817
- [25] Luan M, Guo X, Zhang Y, et al. QTL mapping for agronomic and fiber traits using two interspecific chromosome substitution lines of Upland cotton[J]. Plant Breed, 2009, 10: 1-9
- [26] 赵芳明, 张桂权, 曾瑞珍, 等. 用单片段代换系(SSSLs)研究水稻株高及其构成因素 QTL 加性及上位性效应[J]. 作物学报, 2009, 35(1): 48-56
- [27] 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[J]. 遗传, 2009, 31(7): 741-747
- [28] 章元明. 作物 QTL 定位方法研究进展[J]. 科学通报, 2006, 51(19): 2223-2231
- [29] Kearsey M J, Farquhar A G. QTL analysis in plants: where are we now? [J] Heredity, 1998, 80: 137-142
- [30] Lin Y R, Schertz K F, Paterson A H. Comparative analysis of QTLs affecting plant height and maturity across the Poaceae, in reference to an interspecific sorghum population [J]. Genetics, 1995, 141: 391-411
- [31] Zhang Y S, Luo L J, Xu C G, et al. Quantitative trait loci for panicle size, heading date and plant height co-segregating in trait-performance derived near-isogenic lines of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2006, 113: 361-368
- [32] Yamamoto T, Kubok I Y, Lin S Y, et al. Fine mapping of quantitative trait loci *Hd-1*, *Hd-2* and *Hd-3* controlling heading date of rice as single mendelian factors [J]. Theor Appl Genet, 1998, 97: 37-44
- [33] Lin H X, Yamamoto T, Sasaki T, et al. Characterization and detection of epistatic interactions of 3 QTL, *Hd1*, *Hd2* and *Hd3*, controlling heading date in rice using nearly isogenic lines [J]. Theor Appl Genet, 2000, 101: 1021-1028
- [34] Lin H X, Ashikari I M, Yamamoto T, et al. Identification and characterization of a quantitative trait locus *Hd9*, was controlling heading date in rice [J]. Breed Sci, 2002, 52: 35-41
- [35] Lin H X, Liang Z W, Sasaki T, et al. Fine mapping and characterization of quantitative trait loci *Hd4* and *Hd5* controlling heading date in rice [J]. Breed Sci, 2003, 53: 51-59
- [36] Salvi S, Sponza G, Morgante M, et al. Conserved noncoding genomic sequence associated with a flowering-time quantitative trait locus in maize [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2007, 104(27): 11376-11381
- [37] Yano M, Katayose Y, Ashikari M, et al. *Hd-1*, a major Photoperiod sensitivity quantitative trait locus rice is closely related to the *Arabidopsis* flowering time gene *CONSTANS* [J]. Plant Cell, 2000, 12: 473-2483
- [38] Takahashi Y, Shomura A, Sasaki T, et al. *Hd6*, a rice quantitative trait locus involved in photoperiod sensitivity, encodes the a subunit of protein kinase CK2 [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2001, 98(14): 7922-7927
- [39] Kojima S, Takahashi Y, Kobayashi Y, et al. *Hd3a*, a rice ortholog of *Arabidopsis FT* gene, promotes transition to flowering downstream of *Hd1* under short-day conditions [J]. Plant Cell Physiol, 2002, 43(10): 1096-1105
- [40] Doi K, Izawa T, Fuse T, et al. *Ehd1*, a B-type response regulator in rice, confers short-day promotion of flowering and controls FT-like gene expression independently of *Hd1* [J]. Gene Dev, 2004, 18: 926-936
- [41] Ren Z, Gao J, Li L, et al. A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter [J]. Nat Genet, 2005, 37(10): 1141-1146
- [42] Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production [J]. Sci, 2005, 309: 741-745
- [43] He G M, Luo X J, Tian F, et al. Haplotype variation in structure and expression of a gene cluster associated with a quantitative trait locus for improved yield in rice [J]. Genome Res, 2006, 16(5): 618-626
- [44] Ueda T, Sato T, Hidema J, et al. *qUVR-10*, a major quantitative trait locus for ultraviolet-B resistance in rice, encodes cyclobutane pyrimidine dimer photolyase [J]. Genetics, 2005, 171(4): 1941-1950
- [45] Song X J, Huang W, Shi M, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase [J]. Nat Genet, 2007, 39(5): 623-630
- [46] Fan C C, Xing Y Z, Mao H L, et al. *GS3*, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative trans-membrane protein [J]. Theor Appl Genet, 2006, 112(6): 1164-1171
- [47] Xue W, Xing Y, Weng X, et al. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice [J]. Nat Genet 2008, 40: 761-767
- [48] Jiao Y, Wang Y, Xue D, et al. Regulation of *OsSPL14* by *OsmiR156* defines ideal plant architecture in rice [J]. Nat Genet, 2010, 42: 541-544
- [49] Bateson W. Mendel's Principles of Heredity [M]. Cambridge: University Press, 1909
- [50] Li Z K, Luo L J, Mei H W, et al. Over dominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. 1. Biomass and grain yield [J]. Genetics, 2001, 158: 1737-1753
- [51] Yu S B, Li J X, Xu C G, et al. Identification of quantitative trait loci and epistatic interactions for plant height and heading date in rice [J]. Theor Appl Genet, 2002, 104: 619-625
- [52] Tanksley S D. Mapping polygenes [J]. Annu Rev Gene, 1993, 27: 205-233
- [53] 万向元, 刘世家, 王春明, 等. 利用 CSSLs 群体研究稻米粒型 QTL 的表达稳定性 [J]. 遗传学报, 2004, 31(11): 1275-1283
- [54] 翁建峰, 万向元, 吴秀菊, 等. 利用 CSSL 群体研究稻米 AC 和 PC 相关 QTL 表达稳定性 [J]. 作物学报, 2006, 32(1): 14-19
- [55] 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 [J]. 科学通报, 2005, 50(1): 35-37
- [56] 张桂权. 基于单片段代换系的水稻分子设计育种 [C] // 全国植物分子育种研讨会摘要集, 北京, 2009: 109
- [57] 杨梯丰, 曾瑞珍, 朱海涛, 等. 水稻粒长基因 *GS3* 在聚合育种中的效应 [J]. 分子植物育种, 2010, 8(1): 59-66
- [58] Peleman J D, VanderVoort J R. Breeding by design [J]. Trend Plant Sci, 2003, 8: 330-334
- [59] 万建民. 作物分子设计育种 [J]. 作物学报, 2006, 32(3): 455-462