

不同生长环境下水稻穗伸出度的 QTL 分析

荆豪争^{1,2}, 张斐斐^{1,3,4}, 陈丹^{1,3,4}, 汤翠凤^{1,3,4}, 董超^{1,3,4},
张恩来^{1,3,4}, 杨雅云^{1,3,4}, 阿新祥^{1,3,4}, 戴陆园^{1,3,4}, 徐福荣^{1,3,4,5}

(¹ 云南省农业科学院生物技术与种质资源研究所, 昆明 650223; ² 华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070;

³ 云南省农业生物技术重点实验室, 昆明 650223; ⁴ 农业部西南作物基因资源与种质创制重点实验室/

农业部云南稻种资源科学观测实验站, 昆明 650223; ⁵ 云南中医学院中药学院, 昆明 650500)

摘要:以十和田/昆明小白谷 225 个 F₁₄ 家系为作图群体, 在云南省弥勒县(正常生长环境)、嵩明县(自然低温胁迫环境)、丽江市(自然低温胁迫环境)等 3 个试点不同年份共 5 种不同生长环境下进行了水稻主穗和分蘖穗伸出度的异地鉴定, 并利用 SSR 标记对水稻穗伸出度进行了 QTL 分析。检测结果表明, 在 5 种不同的生长环境下共检测到 12 个与水稻穗伸出度相关的 QTL, 分别分布于第 1(2 个 QTLs)、2、4、6(3 个 QTLs)、7(3 个 QTLs)、9(2 个 QTLs) 号染色体, 对表型的贡献率为 3.72% ~ 22.17%。其中与主穗伸出度相关的 QTL 共 11 个, 与分蘖穗伸出度相关的 QTL 共 7 个, 其中 6 个在主穗和分蘖穗上均检测到。在与主穗伸出度相关的 11 个 QTL 中, *qPE-7-1* 在 4 种环境下均被检测到, 解释的表型变异为 9.49% ~ 22.17%; *qPE-1-1*、*qPE-1-2*、*qPE-6-1* 和 *qPE-9-2* 4 个 QTL 在 2 种环境下均被检测到。在与分蘖穗伸出度相关的 7 个 QTL 中, *qPE-1-2*、*qPE-7-1* 和 *qPE-6-1* 3 个 QTL 在 2 种环境中均被检测到, 解释的表型变异率分别为 4.35% ~ 12.64%、13.22% ~ 20.89% 和 11.49% ~ 15.73%。

关键词: 水稻; 穗伸出度; 不同生长环境; QTL 分析

QTL Analysis of Panicle Exsertion in Rice under Different Growing Environments

JING Hao-zheng^{1,2}, ZHANG Fei-fei^{1,3,4}, CHEN Dan^{1,3,4}, TANG Cui-feng^{1,3,4}, DONG Chao^{1,3,4},
ZHANG En-lai^{1,3,4}, YANG Ya-yun^{1,3,4}, A Xin-xiang^{1,3,4}, DAI Lu-yuan^{1,3,4}, XU Fu-rong^{1,3,4,5}

(¹ Biotechnology and Germplasm Resources Institute, Yunnan Academy of Agriculture Sciences, Kunming 650223;

² College of Plant Science and Technology, Huazhong Agriculture University, Wuhan 430070;

³ Yunnan Provincial Key Lab of Agriculture Biotechnology, Kunming 650223;

⁴ Key Lab of Southwestern Crop Gene Resources and Germplasm Innovation, Ministry of Agriculture, Scientific Observation for Rice Germplasm Resources of Yunnan, Ministry of Agriculture, Kunming 650223;

⁵ School of Chinese Medicine, Yunnan University of Traditional Chinese Medicine, Kunming 650500)

Abstract: Combining with the phenotypic data at five different growing environments of Mile (2012, normal growing environment), Songming (2012, 2013, natural low temperature environment) and Lijiang (2012, 2013, natural low temperature environment) and genotypic data, QTLs controlling the panicle exsertion in rice were analyzed by using a Towoda × Kunmingxiaobaigu -derived RIL population F₁₄ consisting of 225 lines. The results showed that 12 QTLs controlling the panicle exsertion in rice were detected under five different environments. These QTLs were

收稿日期: 2014-08-01 修回日期: 2014-09-28 网络出版日期: 2015-06-10

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20150610.1610.011.html>

基金项目: 国家自然科学基金(31260317); “863”计划项目(2014AA10A603); 云南省农科院院专项(YAAS2014ZY002)

第一作者研究方向为作物遗传育种。E-mail: jinghaozheng@webmail.hzau.edu.cn; 张斐斐为共同第一作者

通信作者: 戴陆园, 研究方向为作物种质资源。E-mail: luyuandai2013@gmail.com

徐福荣, 研究方向为作物遗传育种。E-mail: xfrong@163.com

distributed on chromosome 1 (2 QTLs), 2, 4, 6 (3 QTLs), 7 (3 QTLs), 9 (2 QTLs) chromosome respectively with the variance explained by a single QTL ranged from 3.72% to 22.17%. Among which, 11 QTLs were associated with the panicle exertion of the main spike, and 7 QTLs were associated with the panicle exertion of the spike tillers, 6 QTLs were associated with the panicle exertion of both main spike and spike tillers. Among the 11 QTLs controlling the panicle exertion of main spike, *qPE-7-1* was detected in four growing environments, explaining 9.49% - 22.17% of observed phenotypic variation, and 4 QTLs (*qPE-1-1*, *qPE-1-2*, *qPE-6-1* and *qPE-9-2*) were detected in more than two growing environments. And 3 QTLs (*qPE-1-2*, *qPE-7-1* and *qPE-6-1*,) of 7 QTLs controlling the panicle exertion of spike tillers were detected in more than two growing environments, explaining 4.35% - 12.64%, 13.22% - 20.89% and 11.49% - 15.73% of observed phenotypic variation in respective.

Key words: rice; panicle exertion; different growing environments; QTL analysis

穗伸出度是与水稻产量密切相关的重要农艺性状之一,一直受到育种工作者的高度关注,太长和太短(甚至包颈)都不利于产量的提高。例如在杂交水稻制种过程中,杂交水稻雄性不育系由于穗伸出度差而造成的包颈,是限制不育系繁殖和杂交制种产量提高的重要因素^[1]。同时穗伸出度还与水稻的耐冷性密切相关。徐福荣等^[2]通过自然低温鉴定分析“十和田/昆明小白谷”重组自交系群体主要农艺性状的低温反应,发现穗伸出度易受低温环境影响,是水稻孕穗开花期自然低温胁迫反应较敏感的性状指标。Y. W. Zeng 等^[3]和杨志奇等^[4]在水稻耐冷性研究中也发现穗伸出度与水稻孕穗期耐冷性相关,且前者在第 1 和 5 号染色体上分别定位到了相应的 QTL。

遗传分析表明,水稻穗伸出度为多基因控制的数量性状,且易受环境变化的影响^[2,5-7]。过去对水稻穗伸出度的研究主要集中在控制最上节间伸长的隐性基因 *eui* 的遗传改良上^[8-10]。至今,已有多个 *eui* 单基因被定位,甚至已经被成功克隆。吴玉良等^[11]将 *eui* 基因定位于水稻第 5 号染色体上,并找到了与之相距 33.6 cM 的 RFLP 标记 RG435。张所兵等^[12]将 *eui* 基因定位在水稻第 5 号染色体标记 RM3673 和 RM0012 之间。A. D. Luo 等^[13]和 Y. Y. Zhu 等^[14]成功克隆了 *eui1* 基因。近年来对水稻穗伸出度数量性状基因的定位逐渐增多。S. Hittalmani 等^[15]应用 DH 群体定位了 2 个水稻穗伸出度 QTL。肖珂等^[16]利用越光/Kasalath 构建的重组自交系群体鉴定了 4 个穗伸出度 QTL。杨德卫等^[17]以籼稻品种 9311 为遗传背景的染色体片段置换系为材料,在第 2、3、7、8、9 和 11 号染色体定位了 7 个与穗伸出度相关的 QTL。但这些 QTL 定位研究都是在单个环境中进行的,对于不同生长环境下水稻穗伸出度的遗传研究则鲜有报道。本研究利用十和

田/昆明小白谷重组自交系群体,在云南省弥勒县(正常生长环境)、嵩明县(自然低温胁迫环境)、丽江市(自然低温胁迫环境)等 3 个试点不同年份共 5 种不同生长环境下对水稻主穗和分蘖穗的穗伸出度进行鉴定、QTL 定位和遗传效应分析,为水稻穗伸出度 QTL 的精细定位及克隆奠定基础,从而实现利用分子标记辅助选择育种技术改良水稻穗伸出度。

1 材料与方法

1.1 重组自交系群体的构建

1995 年以十和田(Towada)(P_1 , 粳稻)为母本,昆明小白谷(P_2 , 粳稻)为父本杂交获得 F_1 杂交种子。1996 年在昆明市云南省农业科学院试验农场播种 F_1 杂交种子,1997 年播种 F_2 种子,成熟时分单株收获形成 F_3 家系种子,1998 年播种 F_3 家系种子,成熟时从每个家系选取 10 株,每株各收获 5 粒种子混合而成 F_4 家系种子(下同)。2000 年在云南省宜良县(属籼粳交错区)播种 F_6 家系种子,成熟时每家系只收获其中 1 株的全部种子,即形成本研究的 225 个 F_7 家系的重组自交系群体,经连续重组自交至 2012 年获得 F_{14} , 2013 年获得 F_{15} 。

1.2 田间试验与性状调查

2012 年将亲本及重组自交系群体(F_{14})分别种植于云南省弥勒县(海拔 1450 m、正常生长环境)、嵩明县(海拔 1900 m、自然低温胁迫环境)和丽江市(海拔 2300 m、自然低温胁迫环境),2013 年重复将亲本及重组自交系群体(F_{15})分别种植于云南省嵩明县和丽江市。每个试验点亲本均种植 2 行,重组自交系群体(RIL)每个家系均种植 1 行,每行种植 20 株,株行距为 10.0 cm × 17.5 cm,均单本栽插,水肥条件按当地常规管理正常进行。水稻成熟时,每家系从第 3 株开始连续调查 5 株,每株取其主穗与一个有代表性的分蘖穗。调查穗伸出度(剑叶节至

穗颈节之间的距离。露出剑叶鞘外时,记为正值,包在剑叶鞘内时,记为负值)。试验数据的处理、作图等采用 SPSS 统计软件。

1.3 QTL 分析

利用 132 对在亲本间具有多态性的 SSR 标记构建重组自交系的遗传连锁图谱,以 QTL IciMapping v3.2 软件分析,采用 Kosambi 函数计算遗传距离,形成覆盖水稻全基因组 12 条染色体的遗传连锁图谱。图谱总长 1891.58 cM,相邻分子标记的平均距离为 14.33 cM。利用构建的遗传连锁图,结合群体穗伸出度值,采用复合区间作图法对水稻穗伸出度进行 QTL 定位。以 LOD 值 2.5 为阈值判断 QTL 是否存在,QTL 的命名遵循 S. R. McCouch 等^[18]的原则。

2 结果与分析

2.1 不同环境中 RIL 群体及亲本穗伸出度的变异

在 5 种不同的生长环境中,十和田/昆明小白谷 RIL 群体及其亲本的穗伸出度的鉴定结果(表 1)显示,亲本十和田主穗和分蘖穗的穗伸出

度变异范围分别为 3.00 ~ 7.67 cm 和 1.55 ~ 5.70 cm,亲本昆明小白谷主穗和分蘖穗的穗伸出度变异范围分别为 5.05 ~ 17.90 cm 和 2.75 ~ 13.70 cm,表明昆明小白谷与十和田的穗伸出度具有显著差异,且在不同环境中表现稳定。RIL 群体在 5 种生长环境中主穗穗伸出度平均值分别为 2.85 cm、2.34 cm、8.37 cm、8.19 cm 和 10.54 cm,在 4 种环境中的分蘖穗穗伸出度平均值分别为 1.58 cm、1.48 cm、7.92 cm 和 7.43 cm,穗伸出度均表现为主穗大于分蘖穗。RIL 群体主穗穗伸出度在 5 种环境中变异范围分别为 -4.7 ~ 11.6 cm、-8 ~ 11.8 cm、-1.3 ~ 20.1 cm、-1.7 ~ 23.9 cm 和 3.1 ~ 21.4 cm,分蘖穗穗伸出度在 4 种环境中变异范围分别为 -9.6 ~ 10.5 cm、-8.6 ~ 9.5 cm、-4.6 ~ 17.4 cm 和 -2.2 ~ 18.3 cm,均表现为连续变异,且变异非常丰富。RIL 群体主穗、分蘖穗穗伸出度次数分布均呈近似正态连续分布(图 1)。表明该性状在研究 RIL 群体中的分离是由多基因控制,适合 QTL 分析。

表 1 不同生长环境下水稻亲本及其 RIL 群体的穗伸出度

Table 1 Panicle exertion(PE) of parents and RIL lines under different growing environments (cm)

地点 Site	年份 Year	类型 Type	亲本 Parents		RIL 群体 RIL population				
			十和田 ♀	昆明 小白谷 ♂	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	变异系数 (%) CV	偏斜度 Skewness	峰度 Kurtosis	数值范围 Range
丽江 Lijiang	2012	主穗 Main spike	4.15 ± 2.00	5.05 ± 3.46	2.85 ± 2.85	99.99	0.29	0.12	-4.7 ~ 11.6
		分蘖穗 Spike tiller	1.55 ± 2.41	2.75 ± 3.35	1.58 ± 2.63	166.58	0.04	1.34	-9.6 ~ 10.5
	2013	主穗 Main spike	3.00 ± 1.22	6.00 ± 1.80	2.34 ± 2.93	125.33	-0.14	1.11	-8 ~ 11.8
		分蘖穗 Spike tiller	2.60 ± 0.89	5.20 ± 1.82	1.48 ± 2.65	178.97	-0.24	0.89	-8.6 ~ 9.5
嵩明 Songming	2012	主穗 Main spike	6.65 ± 2.63	17.90 ± 3.84	8.37 ± 3.78	45.21	0.16	0.06	-1.3 ~ 20.1
		分蘖穗 Spike tiller	5.70 ± 2.63	13.00 ± 3.74	7.92 ± 3.81	48.13	-0.04	-0.15	-4.6 ~ 17.4
	2013	主穗 Main spike	4.43 ± 3.28	14.00 ± 4.02	8.19 ± 3.77	46.01	0.48	0.93	-1.7 ~ 23.9
		分蘖穗 Spike tiller	3.58 ± 3.19	13.70 ± 4.10	7.43 ± 3.79	50.95	0.18	-0.31	-2.2 ~ 18.3
弥勒 Mile	2012	主穗 Main spike	7.67 ± 3.27	14.02 ± 3.71	10.54 ± 3.28	31.06	0.3	-0.1	3.1 ~ 21.4

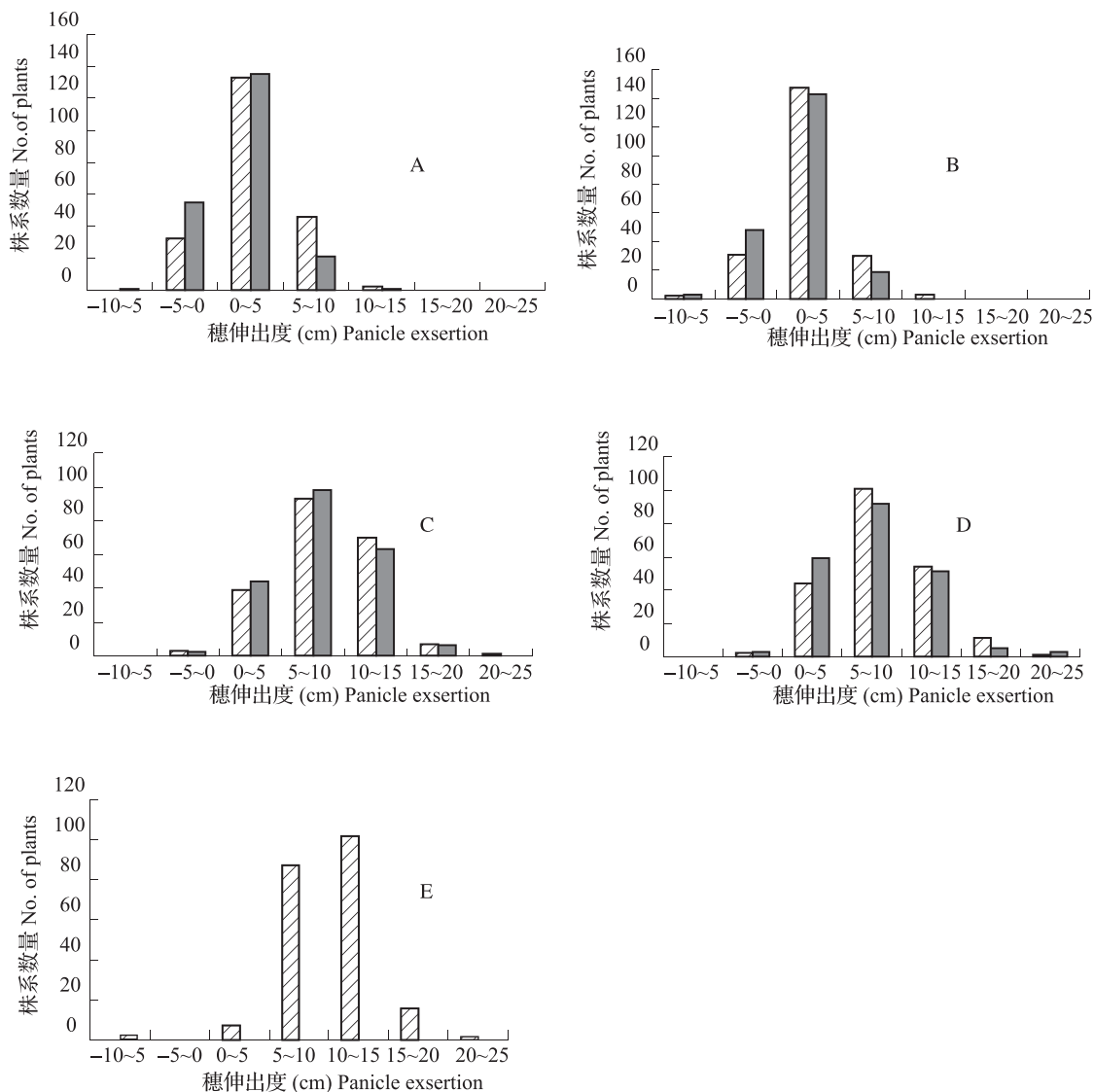
2.2 水稻穗伸出度的 QTL 定位分析

利用已构建的遗传连锁图,结合 RIL 群体在 5 种不同环境下穗伸出度表型值,采用复合区间作图法对水稻穗伸出度进行 QTL 分析,定位结果及其在染色体上的位置详见表 2 和图 2。表 2 显示在 5 种不同环境中共检测到 12 个 QTL,解释表型变异的范

围为 3.72% ~ 22.17%。其中与主穗穗伸出度相关的 QTL 有 11 个,与分蘖穗穗伸出度相关的 QTL 有 7 个,主穗与分蘖穗中均检测到的 QTL 有 6 个。在控制主穗穗伸出度的 11 个 QTL 中,5 个 QTL 至少在 2 种环境中被检测到。它们分别是位于第 1 号染色体 RM297 ~ RM486 间的 *qPE-1-1* 在 2012 年丽江和

2012 年嵩明 2 种环境下均被检测到,分别解释表型变异的 4.27% 和 4.30%,其增效基因均来自亲本十和田;位于第 1 号染色体 RM5781 ~ RM12182 间的 *qPE-1-2* 在 2013 年丽江和 2013 年嵩明 2 种环境下均检测到,表型贡献率分别为 8.20% 和 5.45%,2 种环境下增效基因均来自昆明小白谷;位于第 6 染色体 RM527 ~ RM1161 间的 *qPE-6-1* 在 2012 年和 2013 年嵩明环境下均被检测到,分别解释表型变异的 14.04% 和 12.61%,其增效基因均来自亲本昆明小白谷;位于第 7 染色体 RM5508 ~ RM134 间的 *qPE-7-1* 在除 2012 年丽江外的 4 种环境中均被检测到,表型贡献率分别为 15.79%、20.12%、22.17% 和 9.49%,增效基因均来自昆明小白谷;

位于第 9 号染色体 RM5535 ~ RM3808 间的 *qPE-9-2* 在 2012 年嵩明和 2012 年弥勒 2 种环境中均检测到,表型贡献率分别为 4.27% 和 4.04%,增效基因均来自亲本昆明小白谷。然而,在控制分蘖穗伸出度的 7 个 QTL 中,*qPE-1-2*、*qPE-6-1*、*qPE-7-1* 和 *qPE-7-2* 在 2 种环境中均被检测到,其中 *qPE-1-2* 和 *qPE-6-1* 与在主穗中的检测结果相同,只是表型贡献率有差别;*qPE-7-1* 在 2012 年嵩明和 2013 年丽江 2 种环境中检测到,解释的表型变异分别为 20.89% 和 13.22%;*qPE-7-2* 在 2012 年丽江和 2013 年嵩明 2 种环境中检测到,解释的表型变异分别为 7.68% 和 17.98%,增效基因均来自昆明小白谷。



A: 2012 年丽江; B: 2013 年丽江; C: 2012 年嵩明; D: 2013 年嵩明; E: 2012 年弥勒; ▨ 表示主穗; ■ 表示分蘖穗

A: Lijiang, 2012, B: Lijiang, 2013, C: Songming, 2012, D: Songming, 2013, E: Mile, 2012, ▨ represents main spike, ■ represents spike tiller

图 1 RIL 群体在不同生长环境下的穗伸出度表型分布

Fig. 1 The distribution of panicle exsertion in rice RILs population in different growing environments

表 2 不同生长环境下水稻穗伸出度的 QTL 及其遗传效应

Table 2 QTL detection and genetic effects on panicle exsertion in rice under different environments

地点 Site	年份 Year	类型 Type	数量性状位点 QTL	染色体 Chromosome	标记区间 Marker flanking	阈值 LOD	贡献率(%) PVE	加性 效应 Add	等位 基因来源 Source of allele
丽江 Lijiang	2012	主穗 Main spike	<i>qPE-1-1</i>	1	RM297 ~ RM486	2.60	4.27	0.60	P ₁
			<i>qPE-2</i>	2	RM213 ~ RM3421	4.09	17.79	1.20	P ₁
			<i>qPE-6-3</i>	6	RM412 ~ RM345	2.54	4.41	-0.60	P ₂
			<i>qPE-7-2</i>	7	RM134 ~ RM429	4.66	8.06	-0.82	P ₂
		分蘖穗 Spike tiller	<i>qPE-1-1</i>	1	RM297 ~ RM486	2.74	4.76	0.58	P ₁
			<i>qPE-2</i>	2	RM213 ~ RM3421	2.74	10.92	0.87	P ₁
			<i>qPE-7-2</i>	7	RM134 ~ RM429	4.23	7.68	-0.74	P ₂
			<i>qPE-9-1</i>	9	RM434 ~ RM257	3.42	7.11	-0.70	P ₂
	2013	主穗 Main spike	<i>qPE-1-2</i>	1	RM5781 ~ RM12182	2.51	8.20	-0.84	P ₂
			<i>qPE-7-1</i>	7	RM5508 ~ RM134	7.65	15.79	-1.17	P ₂
		分蘖穗 Spike tiller	<i>qPE-1-2</i>	1	RM5781 ~ RM12182	3.59	12.64	-0.94	P ₂
			<i>qPE-7-1</i>	7	RM5508 ~ RM134	6.73	13.22	-0.97	P ₂
嵩明 Songming	2012	主穗 Main spike	<i>qPE-1-1</i>	1	RM297 ~ RM486	3.41	4.30	0.97	P ₁
			<i>qPE-4</i>	4	RM5611 ~ RM3466	4.21	5.50	0.89	P ₁
			<i>qPE-6-1</i>	6	RM527 ~ RM1161	7.70	14.04	-1.42	P ₂
			<i>qPE-7-1</i>	7	RM5508 ~ RM134	13.60	20.12	-1.71	P ₂
		分蘖穗 Spike tiller	<i>qPE-9-2</i>	9	RM5535 ~ RM3808	3.13	4.27	-0.78	P ₂
			<i>qPE-6-1</i>	6	RM527 ~ RM1161	7.18	15.73	-1.51	P ₂
			<i>qPE-7-1</i>	7	RM5508 ~ RM134	11.67	20.89	-1.75	P ₂
	2013	主穗 Main spike	<i>qPE-1-2</i>	1	RM5781 ~ RM12182	3.30	5.45	-0.88	P ₂
			<i>qPE-4</i>	4	RM5611 ~ RM3466	2.59	3.72	0.73	P ₁
			<i>qPE-6-1</i>	6	RM527 ~ RM1161	6.01	12.61	-1.34	P ₂
			<i>qPE-7-1</i>	7	RM5508 ~ RM134	12.35	22.17	-1.78	P ₂
		分蘖穗 Spike tiller	<i>qPE-1-2</i>	1	RM5781 ~ RM12182	2.92	4.35	-0.79	P ₂
			<i>qPE-6-1</i>	6	RM527 ~ RM1161	5.53	11.49	-1.29	P ₂
			<i>qPE-7-2</i>	7	RM134 ~ RM429	10.90	17.98	-1.62	P ₂
弥勒 Mile	2012	主穗 Main spike	<i>qPE-6-2</i>	6	RM3498 ~ RM4447	7.82	12.08	-1.15	P ₂
			<i>qPE-7-3</i>	7	RM429 ~ RM1306	5.14	7.57	-0.91	P ₂
			<i>qPE-7-1</i>	7	RM5508 ~ RM134	6.43	9.49	-1.01	P ₂
			<i>qPE-9-2</i>	9	RM5535 ~ RM3808	2.83	4.04	-0.66	P ₂

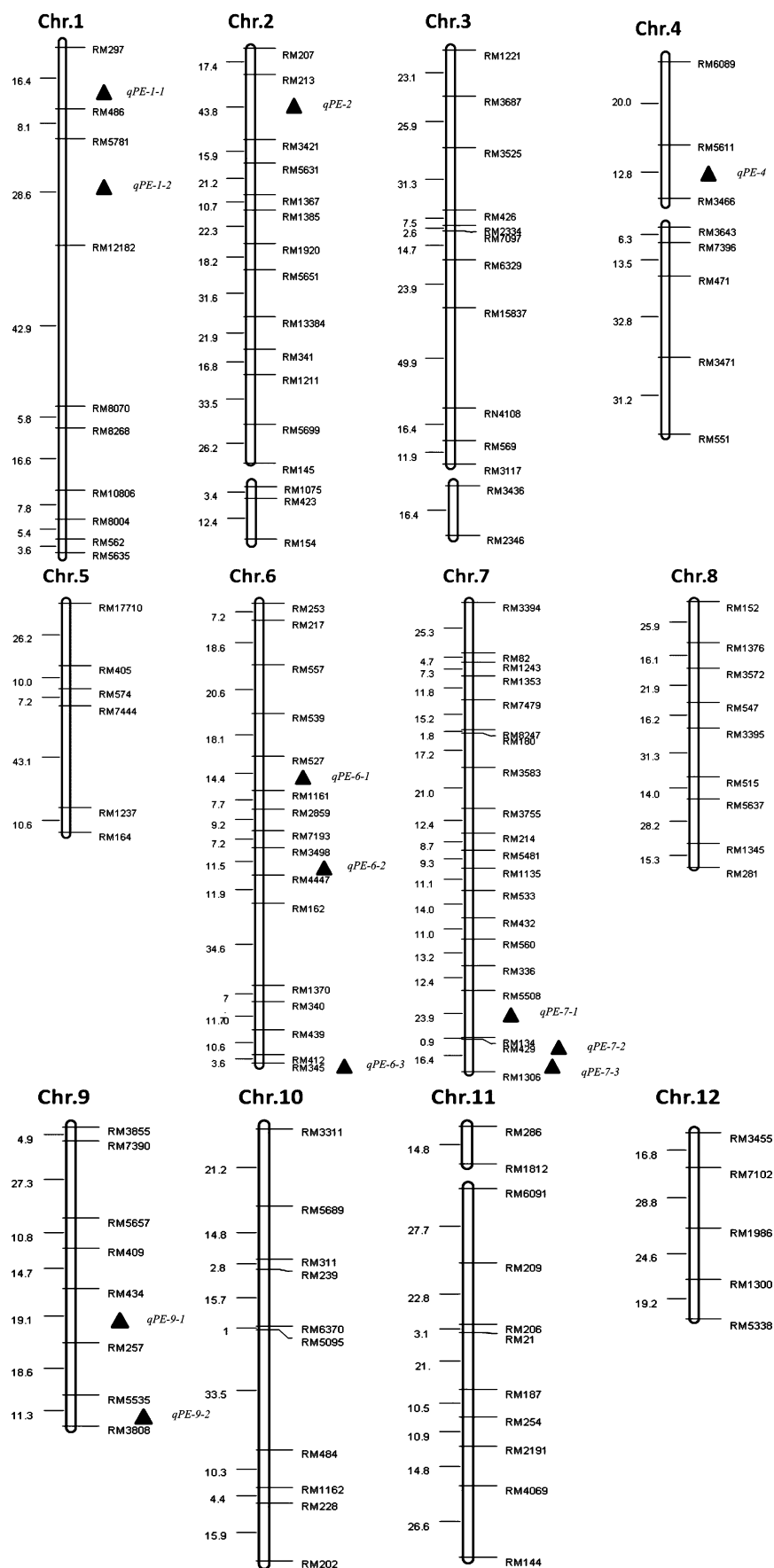


图2 穗伸出度 QTL 在遗传图谱上的分布

Fig. 2 Chromosome location for QTLs of panicle exsertion in rice

3 讨论

3.1 QTL 定位

本研究利用嵩明、弥勒和丽江 3 个试点不同年份共 5 种不同环境,对十和田/昆明小白谷 RIL 群体 225 个家系的主穗和分蘖穗的穗伸出度进行 QTL 定位分析。研究表明,水稻穗伸出度在 RIL 群体中呈近似正态或偏态的连续分布,为多基因控制的数量性状,这与前人研究结果^[5,15,17]是一致的。在 5 种不同环境下,主穗和分蘖穗中共检测到 12 个与水稻穗伸出度相关的 QTL,分布于第 1、2、4、6、7 和 9 号染色体,说明水稻穗伸出度的遗传基础较为复杂。其中 *qPE-7-1* 为主效基因,在 4 种不同环境中均被检测到,其对表型变异的贡献率范围为 9.49% ~ 22.17%,值得进一步研究利用。同时, L. Y. Dai 等^[19]利用特定颖花结实率作为鉴定指标在十和田/昆明小白谷衍生的 F₂ 群体中定位到 1 个主效 QTL *qRCT7*,其解释表型变异的 20.7%。另外, L. Zhou 等^[20]以主穗结实率为鉴定指标在 7 号染色体长臂上定位到 1 个主效 QTL *qCTB7*,其在 F₂ 和 F₃ 解释的表型变异分别为 9% 和 21%,并进一步将其精细定位在一个 92 kb 的区间。经比较发现,距离 *qPE-7-1* 和 *qRCT7* 2 个 QTL 最近的上游标记均为 RM336,且两者的增效基因均来自于昆明小白谷,*qCTB7* 和 *qRCT7* 2 个 QTL 的上游标记都是 RM182,且这 3 个 QTL 在遗传图谱上的位置非常接近。这种控制不同性状的 QTL 同时位于同一染色体的同一区间,可能是部分重叠或为紧密连锁,也可能为同一个 QTL 的一因多效的结果,项目组后续将针对 *qPE-7-1* 进行进一步的精细定位、克隆及功能分析等。

此外,本研究首次分别对主穗和分蘖穗的穗伸出度进行 QTL 定位,结果发现在单个环境下除 2013 年丽江主穗与分蘖穗 QTL 定位结果完全一致外,其他环境下控制分蘖穗与主穗的 QTL 不完全相同,存在一些差异。但总体而言,在 5 种不同环境下,分蘖穗中共检测到的 7 个 QTL,除 *qPE-9-1* 外,其余 6 个 QTL 在主穗中均被检测到,然而,在主穗中检测到的 11 个 QTL 有 5 个在分蘖穗中未检测到。因此,在水稻穗伸出度 QTL 定位分析中,利用主穗的表型性状较分蘖穗具有更广泛的代表性,分蘖穗可作为主穗的一个佐证。

3.2 QTL 与环境

植物表型性状是基因与环境互作的结果,表型性状常随着环境的变化而呈现明显的差异^[4,20-21]。本研究选择的嵩明、弥勒和丽江试点,其水稻生长环境差异主要是温度,嵩明和丽江为高原粳稻区,温度相对较低,可作为水稻孕穗开花期自然低温鉴定环境,弥勒为籼粳交错区,水稻能完成正常生长发育。本研究结果表明,低温环境下研究群体的穗伸出度明显低于正常生长环境下的穗伸出度,不同环境下所检测到的 QTL 也存在较大差异。Y. W. Zeng 等^[3]采用十和田/昆明小白谷所衍生的回交自交系为作图群体,进行水稻孕穗期耐冷性相关性状 QTL 定位时,在第 1 和 5 号染色体上分别检测到 1 个控制穗伸出度的 QTL *qCTB-1-1* 和 *qCTB-5-1*。在本研究中,在 5 号染色体上没有检测到穗伸出度 QTL,而在 1 号染色体上检测到的 2 个穗伸出度 QTL (*qPE-1-1* 和 *qPE-1-2*),从其在遗传图谱上的位置来看,与 Y. W. Zeng 等^[3]检测到的 *qCTB-1-1* 是不同的 QTL,这可能与其所采用的群体类型及种植环境不同有关,因为穗伸出度易受环境的影响^[2]。

另外,在本研究中检测到的 12 个 QTL 中,有 7 个 QTL 均在单一环境中被检测到,说明这些 QTL 受环境影响较大,QTL 与环境存在互作效应,这与前人的研究结果一致^[4,21-22]。其余的 5 个 QTL 至少在 2 种环境下被检测到,说明这些 QTL 比较稳定,受环境影响较小。对于贡献率较大且在不同环境都检测到的主效 QTL,一方面可以对其进行进一步的精细定位与克隆,另一方面可以将其作为适应性广的 QTL 标记,应用于水稻穗伸出度的分子标记辅助选择育种中。

参考文献

- [1] Yuan L P, Virman S S. Status of hybrid rice research and development[J]. Hybrid Rice IRRI, 1988, 7: 24
- [2] 徐福荣, 余腾琼, 汤翠凤, 等. 粳稻十和田/昆明小白谷重组自交系群体主要农艺性状的低温反应[J]. 中国农业科学, 2008, 41(11): 3437-3447
- [3] Zeng Y W, Yang S M, Cui H, et al. QTLs of cold tolerance related traits at the booting stage for NIL-RILs in rice revealed by SSR[J]. Genes Genom, 2009, 31(2): 143-154
- [4] 杨志奇, 杨春刚, 汤翠凤, 等. 粳稻地方品种孕穗期耐冷性鉴定及耐冷性状间相关分析[J]. 植物遗传资源学报, 2010, 11(4): 387-393
- [5] 韩龙植, 乔永利, 张三元, 等. 不同生长环境下水稻主要农艺性状的 QTL 分析[J]. 中国农业科学, 2005, 38(6): 1080-1087
- [6] 杨树明, 曾亚文, 杜娟, 等. 不同生态下云南稻核心种质孕穗期耐冷性状的表型多样性差异[J]. 生态环境学报, 2009, 18(5): 1887-1892

- [7] 杨富龙,饶玉春,李庚冕,等. 水稻茎秆相关性状遗传分析[J]. 分子植物育种,2011,9(2):160-168
- [8] Rutger J N, Carnahan H L. A forth genetic element to facilitate hybrid cereal production a recessive tall in rice[J]. Crop Sci, 1981,21:373-376
- [9] 申宗坦,杨长登,何祖华. 消除籼型野败不育系包颈现象的研究[J]. 中国水稻科学,1987,1(2):95-99
- [10] 何祖华,申宗坦. 水稻穗伸出度的遗传和不育系改良[J]. 中国水稻科学,1991,5(1):1-6
- [11] 吴玉良,何祖华,董继新,等. 水稻株高基因 *eui* 的初步分子定位[J]. 中国水稻科学,1998,12(2):119-120
- [12] 张所兵,朱镇,赵凌,等. 水稻长穗颈基因 *eui* 紧密连锁 SSR 标记获得[J]. 遗传,2007,29(3):365-370
- [13] Luo A D, Qian Q, Yin H F, et al. *EUII*, encoding a putative cytochrome P450 monooxygenase, regulates internodes elongation by modulating gibberellin responses in rice[J]. Plant Cell Physiol, 2006,47(2):181-191
- [14] Zhu Y Y, Nomura T, Xu Y H, et al. *ELONGATED UPPER MOST INTERNODE* encodes a cytochrome P450 monooxygenase that epoxidizes gibberellins in a novel deactivation reaction in rice[J]. Plant Cell, 2006,18(2):442-456
- [15] Hittalmani S, Shashidhar H E, Bagali P G, et al. Molecular mapping of quantitative trait loci for plant growth, yield and yield related traits across three diverse locations in a doubled haploid rice population[J]. Euphytica, 2002,125(2):207-214
- [16] 肖珂,左海龙,巩迎军,等. 控制水稻穗伸出度和株高的数量性状基因定位[J]. 中国农学通报,2008,24(5):95-99
- [17] 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
- [18] McCouch S R, Doerge R W. QTL mapping in rice[J]. Trends Genet, 1995,11(12):482-487
- [19] Dai L Y, Lin X H, Ye C R, et al. Identification of quantitative trait loci controlling cold tolerance at the reproductive stage in Yunnan landrace of rice, Kunmingxiaobaigu[J]. Breeding Sci, 2004,54:253-258
- [20] Zhou L, Zeng Y W, Zheng W W, et al. Fine mapping a QTL *qCTB7* for cold tolerance at the booting stage on rice chromosome 7 using a near-isogenic line [J]. Theor Appl Genet, 2010,121:895-905
- [21] 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[J]. 作物学报,2008,34(3):389-396
- [22] 梁慧珍,余永亮,杨红旗,等. 不同环境下大豆荚粒性状的遗传与 QTL 分析[J]. 中国农业科学,2012,45(13):2568-2579