

粳稻资源‘热粳35’重要农艺性状的QTLs定位

李兴星¹, 郑剑¹, 周军杰¹, 秦小健¹, 南文斌¹, 杨永清¹, 张汉马¹, 李贤勇³, 梁永书^{1,2*}

¹重庆师范大学植物环境适应分子生物学重庆市重点实验室, 重庆401331; ²水稻生物学国家重点实验室, 杭州 310060; ³重庆市农业科学院水稻研究所, 重庆400060

摘要: 利用QTL定位方法揭示耐热高产粳稻重要农艺性状QTL的遗传信息, 获得其主效QTL连锁标记, 为进一步揭示其分子机理和耐热高产粳稻品种选育奠定基础。本研究以水稻粳粳交‘热粳35’×‘协青早B’F₂群体作为遗传材料, 选用MapMaker 3.0软件绘制包含156个多态性SSR标记F₂图谱, 采用DPS软件ANOVA分析和WinQTLCart 2.50软件的复合区间(CIM)和多重区间(MIM)作图法, 对亲本、F₂群体重要农艺性状进行T测验、相关分析、QTL定位及其上位性分析。结合已发表文献和水稻公共数据库(www.gramene.org)确定本研究检测QTL物理位置的可靠性和创新性。结果发现, 所有性状在双亲间呈极显著差异, 在F₂群体呈双向超亲分离、近似正态分布, 这些性状为多基因控制的数量性状(QTL)。共检测到24个QTL, LOD值介于3.02~12.25, 加性效应值在-31.33~18.01, 显性效应在-21.15~50.54, 单个QTL贡献率为7.15%~70.56%。共检测到8个一因多效QTL区间, 检测到5对上位性QTLs, 所定位QTL位点不在前人报道物理区间, ‘热粳35’表现出独特遗传模式, 其重要农艺性状QTLs以加/显性效应为主、上位性效应为辅。

关键词: 水稻; SSR; 粳粳杂种; 农艺性状; QTLs定位

水稻粳粳杂种F₁优势强大, 这种优势不仅遗传表现在营养器官, 同时还表现在产量性状(朱立宏等1964; 周开达等1997)。长期以来, 水稻科学家尝试利用粳粳杂种优势来提高水稻产量(程式华2010), 但粳粳杂种F₁由于结实率偏低、结实性不稳定、充实度差, 难以直接用于农业生产。然而, 水稻粳粳交群体后代性状易发生疯狂分离、蕴藏着巨大的遗传潜力(杨守仁1959), 水稻育种家可从其后代中选择到优良单株用于超高产育种(程式华等2001)。因此, 构建粳粳交群体开展重要性状QTL的定位研究、探明粳粳交群体遗传规律和创制遗传多样的育种材料具有重要的理论与实践意义。自杨守仁(1973)首次提出部分粳粳有利性状稳定杂种优势利用研究以来, 我国科学家围绕水稻粳粳杂种优势利用研究做了大量探索性工作, 并践行了不同粳粳亚种间杂种优势利用的新构想(袁隆平等1990, 1996; 杨振玉等1998; 程式华等2000; 张桂权等2007)。最终通过三系法、两系法成功地实现了粳粳亚种间杂种优势利用, 成功培育出一系列超级稻新品种(罗孝和等1992; 许克农等1994; 张建新等2001; 况浩池等2007; 马荣荣等2007; 程式华2010), 为保障国家持续的粮食供给做出了卓越贡献。随着水稻基因组测序计划的成功实施(Yu等2002), 分子标记技术的发展(刘华等1997; McCouch等2002), 生物信息学软件(Lincoln等1992; Li和Wan 2005; Wang等2006)的开发为在

DNA层面揭示水稻粳粳杂种优势的遗传机理提供了新工具。

迄今为止, 国内外学者用SSR标记构建了大量粳粳交遗传图谱(Zhang等2006; 梁永书等2007; 沈希宏等2008), 并借助分子数量遗传学的理论与技术体系(徐云碧1994), 定位、分离和克隆了许多产量、品质、抗性以及育性相关基因(QTL); 利用水稻粳粳交(F₂、DH和RIL)群体分别定位了产量、直链淀粉、稻米蒸煮食味品质、温度响应和抗病相关性状QTL (吴长明等2000; 曹立勇等2002; 张启军等2006; 杨长登等2006; 叶少平等2007; 杨川航等2012; 张佳等2015; 刘丹等2015); 一些控制水稻重要农艺性状QTL被成功克隆(姜树坤等2008), 诸如控制水稻产量和粒型基因*Ghd7*、*BGI*和*GL7* (Xue等2008; Liu等2015; Wang等2015)。Ikehashi (1985)首次报道了粳粳广亲和基因*S-5*, 水稻不育基因*S-5* (Chen等2008)、*S-a* (苏菁等2003)和*S-b* (Li等2006)被成功定位、分离和克隆, 这些研究成果的取得受益于水稻现代分子生物学理论与技术创新。

目前, 国内外水稻科学家在粳粳杂种优势利用和重要农艺性状克隆的基础理论与应用研究两

收稿 2016-03-17 修定 2016-07-11

资助 国家“973”前期专项(2014CB160306)、重庆市自然科学基金(Cstc2014jcyjA80003)和重庆市教委项目(KJ1400516)。

* 通讯作者(E-mail: yongshuliang@yeah.net)。

个方面取得重大研究进展, 这些研究成果的取得都离不开水稻籼粳亚种优异种质资源的创新利用。近年来, 国内外水稻科学家围绕水稻籼粳杂种产量、品质、抗性和不育性等诸多性状遗传机理研究取得重大进展, 鉴定了大量QTL位点, 并克隆到一些控制重要农艺性状基因。前人选用不同遗传背景的籼粳交群体定位QTL的遗传信息难以共享。过去, 我国粳稻种植在东北地区和江淮流域, 能适应长江上游高温伏旱生态环境栽种的粳稻新品种较少。因此, 利用耐热高产粳稻开展重要农艺性状QTLs分析研究报道较少。迄今为止, 人们对耐热高产粳稻新品种重要农艺性状QTL的遗传信息知之甚少。

为此, 本研究以籼粳交‘热粳35’×‘协青早B’ F_2 群体的226个单株作为遗传研究材料, 开展重要农艺性状QTL定位及其上位性分析, 明确控制‘热粳35’重要性状QTL的遗传行为。一方面获得重要农艺性状QTL连锁标记, 为进一步解析其分子机理和分子标记辅助育种奠定基础; 另一方面通过籼粳交群体构建, 创制一批籼粳杂种优势利用育种的中间材料。

材料与amp;方法

1 试验材料

以水稻(*Oryza sativa* L.)籼粳交 F_2 群体‘热粳35/协青早B’的226个单株为遗传研究材料。耐热粳稻品种‘热粳35’由李贤勇研究员提供, 为重庆市农业科学院选育的首个能适应长江上游高温伏旱生态区域栽种的粳稻新品种, 在高温伏旱气候环境下表现出高结实、高产、稳产等优良农艺性状。‘协青早B’是三系籼稻保持系, 具有良好的开花习性, 广泛应用杂种优势利用育种。2014年7月在重庆师范大学生命科学学院试验基地配制‘热粳35/协青早’ F_0 种子。同年8月在海南省陵水县四川农业科学院水稻南繁育种基地种植杂种 F_1 , 12月成熟期收获 F_1 植株, 获得 F_2 种子供遗传分析。

2 田间试验与性状考查

2015年3月在重庆师范大学生命科学学院试验基地选择肥力均匀的试验田, 按照16.6 cm×26.6 cm规格种植‘热粳35’、‘协青早B’和 F_2 群体单株, 每穴单本栽插, 田间水肥管理同常规大田。

在水稻成熟期分别对亲本和 F_2 群体各单株按

照申宗坦(1992)的方法进行调查。亲本基于单行平均值(每行调查中间5株, 求平均值)调查。 F_2 群体基于单株进行性状调查, 3次重复求其平均值: 株高(plant height, PH)、单株穗数(panicle number per plant, PPP)、穗长(panicle length, PL)、穗粒数(spikelet per panicle, SPP)、穗实粒数(full grain number per panicle, FG)、穗瘪粒数(empty grain number per panicle, EG)、穗粒密度(grain setting density, GSD)、结实率(seed setting rate, SSR)、千粒重(1 000-grain weight, 1000-GW)、粒长(grain length, GL)、粒宽(grain width, GW)、长宽比(length/width ratio, L/W)和单穗重(grain yield per panicle, GYPP)。所有性状值采用Microsoft Excel 2003软件完成数据分析和作图, DPS软件的方差分析和相关分析对上述性状进行统计分析。

3 分子图谱构建

从Cornell SSR 2002发表的公共遗传图谱(McCouch等2002)中选取158对均匀分布在水稻12条染色体上的多态性引物用于分子图谱构建, 引物序列来自Gramene网站, 由上海英俊生物技术服务有限公司合成。首先用多态性标记扩增226个 F_2 单株, 根据基因型电泳条带; 然后进行数据统计分析, 将 F_2 单株所扩增电泳带型与亲本‘热粳35’带型相同记为1, 与‘协青早B’带型相同的记为2, 与杂合带型相同的记为3, 缺失数据记为0; 最后用MapMaker/Exp 3.0构建遗传图谱(Lincoln和Daly 1992), 以LOD=3.0将各标记归入连锁群, 以LOD=2.0确定连锁群内标记的顺序; 用“Ripple”命令进行标记连锁群内最佳排序, 计算结果提供的最佳顺序排列。选用“Kosambi”函数计算图距, 用“Map”命令构建连锁图谱, 根据前人发表的图谱确定各连锁群的染色体号。

4 QTL分析

采用WinQTL Cart2.5软件(Wang等2006)进行QTL分析, 应用复合区间作图法(CIM)以LOD=3.0(LR=13.8)为阈值, 检测QTL, 估算QTLs的加性/显性效应和可解释表型变异。扫描区间为2.0 cM, 以“Model 6: Standard Model”进行背景控制, 应用正反向回归法、以P=0.01为阈值。在CIM定位的基础上, 用多重区间(MIM)进行QTL位置和效应的验证, 并检测QTL上位性互作效应。QTL的命名遵循McCouch等(1997)命名原则。

实验结果

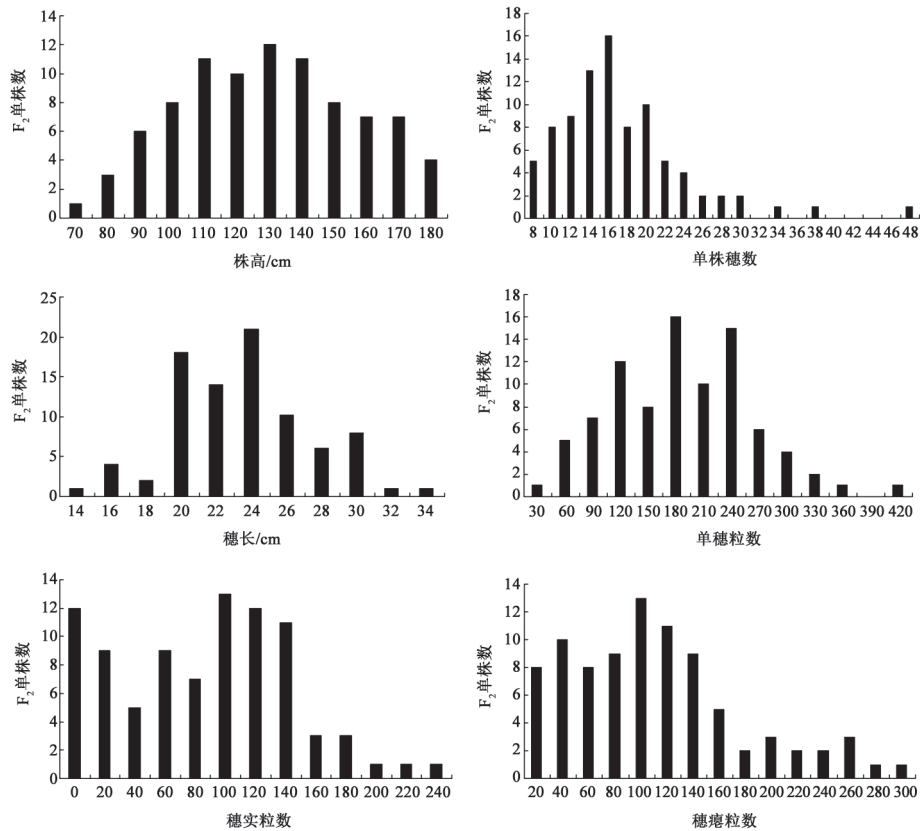
1 亲本、F₁和F₂群体性状表现

株高、单株穗数和单穗重等13个性状在双亲间呈极显著差异(表1、图1和2), ‘协青早B’株

高、单株穗数、穗长、穗瘪粒数、粒重和长/宽等6个性状值显著大于‘热粳35’, 其余7个性状则为‘热粳35’显著大于‘协青早B’; 正反交‘热粳35/协青早B’杂种F₁株高、穗长、穗粒数和穗瘪粒数等4个性状呈超亲本遗传, 其余9个性状呈中亲遗传。

表1 ‘热粳35/协青早B’ F₂群体和亲本农艺性状表现Table 1 Genetic performance of agronomic traits in F₂ population of ‘Rejing35×XieqingzaoB’ and their parents

性状	F ₂			‘热粳35/ 协青早B’ F ₁	遗传力/%	‘协青早B’	‘热粳35’	T检验
	变幅	平均值±标准差	变异系数/%					
株高/cm	69.85~185.56	130.27±26.92	20.66	108.60	28.93	94.60	90.56	6.72
单株穗数	8~48	18.19±7.41	40.74	14.00	16.03	18.25	12.30	21.93
穗长/cm	14.1~35.7	23.51±4.05	17.23	22.45	25.37	19.49	15.60	17.86
穗粒数	34~413	187.27±75.40	40.26	178	31.12	102	156	25.66
穗粒密度	2.18~17.28	80.39±59.52	33.67	7.93	8.67	5.03	9.29	14.56
穗实粒数	0~246	109.50±76.73	74.04	95	43.67	86	145	17.59
穗瘪粒数	2~413	109.50±76.73	70.07	83	87.21	16	12	7.67
结实率/%	0~98.30	43.21±29.24	67.67	53.37	110.65	89.54	92.50	3.58
千粒重/g	1.42~32.23	22.82±8.69	20.57	25.80	17.00	28.90	24.50	20.76
粒长/cm	0.60~1.20	0.77±0.08	10.33	0.78	5.19	0.97	0.65	25.31
粒宽/cm	0.25~0.52	0.34±0.11	32.35	0.28	13.24	0.27	0.32	18.46
长宽比	1.15~3.87	2.40±0.37	15.41	2.78	14.58	3.50	2.00	12.16
单穗重/g	0.18~5.66	2.43±1.29	53.00	4.25	74.90	3.50	5.00	17.25

图1 ‘热粳35/协青早B’ F₂群体株高、单株穗数、穗长、单穗粒数、穗实粒数和穗瘪粒数的频率分布Fig.1 Frequency distribution of PH, PPP, PL, SPP, FG, EG in F₂ population of ‘Rejing35/XieqingzaoB’

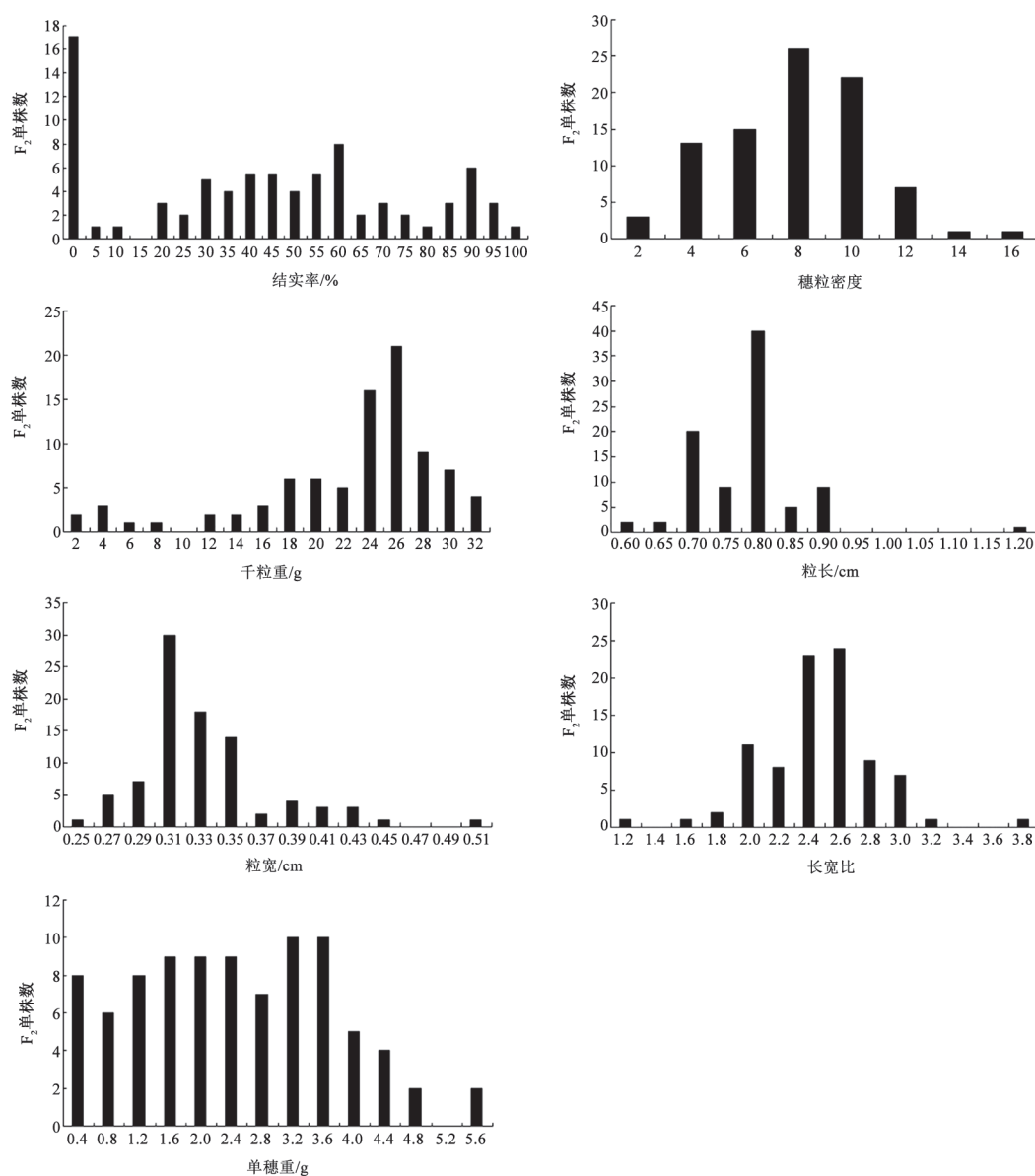


图2 ‘热粳35/协青早B’ F₂群体结实率、穗粒密度、千粒重、粒长、粒宽、长宽比和单穗重的频率分布
Fig.2 Frequency distribution of SSR, GSD, 1000-GW, GL, GW, L/W, GYPP in F₂ population of ‘Rejing35/XieqingzaoB’

F₂群体株高、穗长、穗粒数、穗瘪粒数和粒宽这5个性状均值高于高值亲本, 分别为130.27 cm、23.51 cm、187.27、109.50和0.34 cm, 变异范围分别为69.85~185.56 cm、14.1~35.7 cm、34~413、2~413和0.25~0.52 cm, 变异系数分别为20.66%、17.23%、40.26%、70.07%和32.35%。单株穗数、穗粒密度、粒长和长宽比等4个性状值介于双亲之间, 分别为18.19、7.84、0.77 cm和2.40, 变异范围分别为8~48、2.18~17.28、0.6~1.2 cm和1.15~3.87, 变异系数分别为40.74%、33.67%、10.33%和

15.41%。穗实粒数、结实率、千粒重和单穗重等4个性状均值分别为80.39、43.21%、22.82 g和2.43 g, 变异范围分别为0~246、0~98.3、1.42~32.23 g和0.18~5.66 g, 变异系数分别为74.04%、67.67%、20.57%和53.00%, 这充分说明双亲遗传差异越显著其F₂群体单株性状值变幅越大。

F₂群体各性状值的频率分布见图1和2, 从图中不难看出所有性状值呈不同程度连续变异分布。从频率分布曲线峰值来看各性状值的曲线峰值均符合正态分布, 并存在明显双向超亲遗传分

布, 粒长、长宽比的频率分布相对集中, 其余11个性状分布较分散, 说明这些性状均为多基因控制的数量性状, 符合QTL作图的要求。

2 相关性分析

性状间相关分析(表2)显示, F₂群体株高分别与穗长、穗粒数、穗粒密度、穗瘪粒数、粒宽和

表2 ‘热粳35/协青早B’ F₂群体农艺性状间相关性分析

Table 2 Correlation coefficients among agronomical traits in F₂ population of ‘Rejing35×Xieqingzaob’

性状	PH	PPP	PL	SPP	GSD	FG	EG	SSR	1000-GW	GL	GW	L/W	GYPP
PH	1.00												
PPP	0.02	1.00											
PL	0.76**	-0.05	1.00										
SPP	0.46**	-0.07	0.62**	1.00									
GSD	0.20**	-0.08	0.19*	0.74**	1.00								
FG	0.00	-0.21**	0.05	0.36**	0.44**	1.00							
EG	0.42**	0.07	0.57**	0.69**	0.54**	-0.42**	1.00						
SSR	-0.16*	-0.19*	-0.17*	-0.01	0.11	0.86**	-0.66**	1.00					
1000-GW	-0.10	-0.10	-0.04	0.02	0.08	0.64**	-0.45**	0.67**	1.00				
GL	0.17*	0.03	0.22**	0.09	0.02	0.02	0.09	-0.01	-0.09	1.00			
GW	0.20**	0.07	0.13	0.05	0.02	0.00	0.03	-0.01	-0.05	-0.11	1.00		
L/W	-0.68**	-0.02	0.00	0.02	0.15	0.00	0.05	-0.02	-0.03	0.73**	-0.74**	1.00	
GYPP	0.17*	-0.21**	0.28**	0.53**	0.53**	0.90**	-0.16*	0.70**	0.65**	0.06	-0.05	0.05	1.00

*和**分别表示5%和1%显著水平。

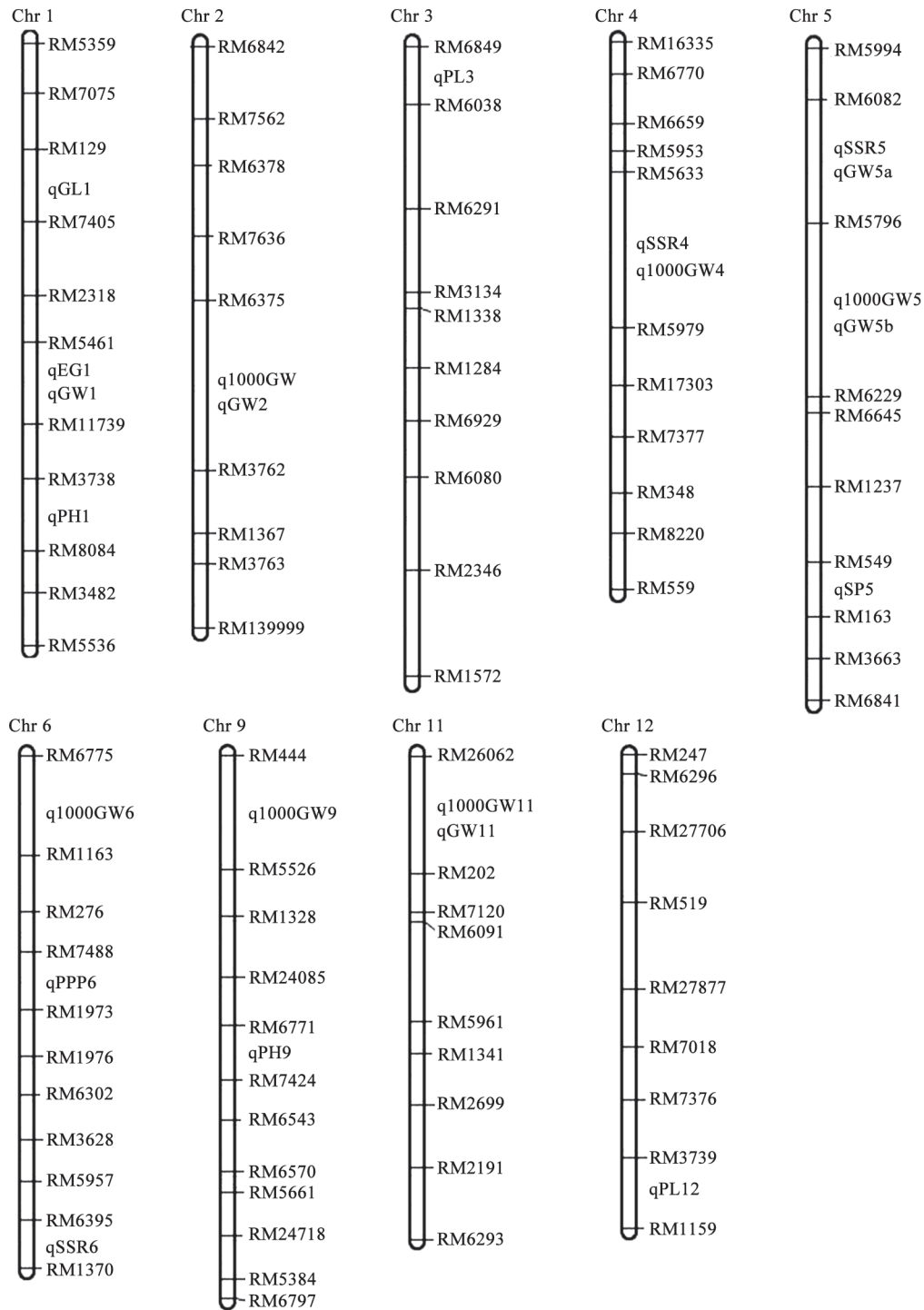
单穗重呈极显著的正相关, 相关系数分别为0.76、0.46、0.20、0.42、0.20和0.17; 与结实率和长宽比成显著负相关, 相关系数分别为-0.16和-0.68; 与单株穗数、穗实粒数、千粒重和粒长呈不显著相关。单株穗数分别与穗实粒数、结实率和单穗重呈显著的负相关, 相关系数分别为-0.21、-0.19和-0.21; 与穗长、穗粒数、穗粒密度、穗瘪粒数、千粒重、粒长、粒宽和长宽比呈不相关。穗长分别与穗粒数、穗粒密度、穗瘪粒数、粒长和单穗重成显著的正相关, 相关系数分别为0.62、0.19、0.57、0.22和0.28; 与结实率呈显著的负相关, 相关系数为-0.17, 与穗瘪粒数、千粒重、粒宽和长宽比呈不相关。穗粒数分别与穗粒密度、穗实粒数、穗瘪粒数和单穗重呈显著的正相关, 相关系数分别为0.74、0.36、0.69和0.53; 与结实率、千粒重、粒长、粒宽和长宽比呈不相关。穗粒密度分别与穗实粒数、穗瘪粒数和单穗重呈极显著的正相关, 相关系数分别为0.44、0.54和0.53; 与结实率、千粒重、粒长、粒宽和长宽比呈不相关。穗实粒数分别与结实率、千粒重和单穗重呈极显著的正相关, 相关系数分别为0.86、0.64和0.90; 与穗瘪粒数呈极显著的负相关, 相关系数为-0.42; 与粒

长、粒宽和长宽比不成相关。穗瘪粒数分别与结实率、千粒重和单穗重呈极显著的负相关, 相关系数分别为-0.66、-0.45和-0.16; 与粒长、粒宽和长宽比呈不相关。结实率与千粒重和单株穗数呈极显著的正相关, 相关系数为0.67和0.70; 分别与粒长、粒宽和长宽比呈不相关。千粒重分别与粒长、粒宽和长宽比呈不相关。粒长与长宽比呈极显著的正相关, 相关系数为0.73; 与粒宽呈不显著相关。粒宽与长宽比呈极显著的负相关, 相关系数为-0.74。

结果表明: (1)双亲间遗传差异不影响其后代农艺性状间相关性的方向, 但影响它们相关性的强弱; (2)群体中农艺性状间的相关性具有传递性, 诸如株高与穗长呈极显著的正相关, 穗长与穗粒数、穗粒密度、穗瘪粒数和单穗重呈极显著的正相关, 株高就与穗粒数、穗粒密度、穗瘪粒数和单穗重呈极显著的正相关。

3 QTL定位

本文共检测到24个QTL (图3和表3), 分布在第1、2、3、4、5、6、9、11和12染色体。LOD值介于3.02~12.25, 加性效应值介于-31.33~25.16, 显性效应值介于-18.79~50.54, 单个QTL贡献率

图3 ‘热粳35/协青早B’ F₂群体农艺性状的QTLs分布Fig.3 QTLs distribution of agronomical trait in F₂ populations of ‘Rejing35×XieqingzaoB’

7.15%~70.56%，其中贡献率大于10%的QTL有18个。在第1和第9染色体上检测到2个株高QTL，其中 $qPH1$ 贡献率为30.15%，LOD值为5.27，加/显性效应值1正1负； $qPH9$ 贡献率为34.47%，LOD值为6.82，

加/显性效应值1负1正。第1染色体上检测到1个单株穗数QTL，LOD值为6.60，贡献率为7.15%，加/显性效应值均为负。第3和第12染色体上检测到2个穗长QTL，其中 $qPL3$ 贡献率为18.92%，LOD值为

表3 ‘热粳35/协青早B’ F₂重要农艺性状的QTL定位Table 3 Locating QTLs for important agronomical traits in F₂ population of ‘Reijing35×XieqingzaoB’

性状	QTLs	染色体	标记区间	物理位置/bp	LOD值	加性效应	显性效应	贡献率/%
株高	<i>qPH1</i>	1	RM8084~RM3738	34 902 085~37 261 443	5.27	-22.31***	21.94***	30.15
	<i>qPH9</i>	9	RM6771~RM7424	14 693 062~16 580 764	6.82	25.16***	-17.44***	34.47
单株穗数	<i>qPPP6</i>	6	RM7488~RM19732	6 998 987~8 262 179	6.60	-3.05***	-0.47	7.15
穗长	<i>qPL3</i>	3	RM6849~RM6038	3 285 730~4 829 483	3.46	2.86**	-3.02***	18.92
	<i>qPL12</i>	12	RM3739~RM1159	24 969 012~25 905 554	3.07	2.21**	-0.52	15.87
穗粒数	<i>qSPP5</i>	5	RM163~RM549	19 189 417~20 239 503	4.67	18.01***	50.54***	12.55
穗瘪粒数	<i>qEG1</i>	1	RM5461~RM11739	26 907 266~33 268 903	4.10	-10.28***	-11.19***	11.72
	<i>qEG9</i>	9	RM444~RM5526	5 926 291~7 313 032	3.36	-31.33***	-21.15***	8.99
结实率	<i>qSSR4</i>	4	RM5633~RM5979	13 074 802~20 599 886	3.02	6.00***	-0.26	12.00
	<i>qSSR5</i>	5	RM6082~RM5796	1 198 755~8 899 751	3.27	0.35	-0.30	67.00
	<i>qSSR6</i>	6	RM6395~RM1370	25 995 532~28 532 453	3.80	-0.18	0	18.32
千粒重	<i>q1000GW1</i>	1	RM5461~RM11739	26 907 266~33 268 903	11.57	1.83*	3.35**	10.91
	<i>q1000GW2</i>	2	RM6375~RM3762	9 555 596~22 462 453	11.07	-3.04**	18.55***	10.28
	<i>q1000GW4</i>	4	RM5633~RM5979	13 074 802~20 599 886	8.64	1.37*	4.44***	11.23
	<i>q1000GW5</i>	5	RM5796~RM6229	1 198 755~13 528 335	11.12	0.16	0.30	10.02
	<i>q1000GW6</i>	6	RM6775~RM1163	208 978~4 189 479	9.08	-18.91***	8.28***	70.27
	<i>q1000GW9</i>	9	RM444~RM5526	5 926 291~7 313 032	7.07	0.15	-18.79***	7.70
	<i>q1000GW11</i>	11	RM26062~RM202	2 252 514~8 984 931	12.25	2.58**	-18.53***	10.45
粒长	<i>qGL1</i>	1	RM129~RM7405	19 336 584~22 229 965	3.36	-0.03	0.02	11.61
粒宽	<i>qGW1</i>	1	RM129~RM7405	19 336 584~22 229 965	5.63	0.10	0.01	68.10
	<i>qGW2</i>	2	RM6375~RM3762	9 555 596~22 462 453	4.44	0	0.01	11.40
	<i>qGW5a</i>	5	RM5796~RM6082	8 899 751~1 198 755	4.12	-0.01	0.01	9.18
	<i>qGW5b</i>	5	RM5796~RM6229	1 198 755~13 528 335	4.11	-0.01	0.01	9.11
	<i>qGW11</i>	11	RM26062~RM202	2 252 514~8 984 931	4.09	0.09	0.01	70.56

*、**和***分别表示在0.05、0.01和0.001水平上差异显著。下表同此。

3.46; *qPL12*贡献率为15.87%, LOD值为3.07, 2个QTL加性效应值均为正, 显性效应值均为负。在第5染色体检测到1个穗粒数QTL, LOD值为4.67, 贡献率为12.55%, 加/显性效应值均为正。在第1和第9染色体检测到2个穗瘪粒数QTL, 其中*qEG1*贡献率11.72%, LOD值为4.10; *qEG9*贡献率为8.99%, LOD值为3.36, 2个QTL加/显性效应值均为负。在第4、第5和第6染色体上检测3个结实率QTL, 其中*qSSR4*贡献率为12.00%, LOD值为3.02, 加/性效应值1正1负; *qSSR5*贡献率为67.00%, LOD值为3.27, 加/显性效应值1正1负; *qSSR6*贡献率为18.32%, LOD值为3.80, 加性效应为负, 显性效应为0。在第1、2、4、5、6、9和11染色体上检测到7个粒重QTL, 其中*q1000GW1*贡献率为10.91%, LOD值为11.57, 加/显性效应均为正; *q1000GW2*贡献率为10.28%, LOD值为11.07, 加/显性效应值1负1正; *q1000GW4*贡献率为11.23%, LOD值为8.64, 加/显性效应值均为正; *q1000GW5*贡献率为10.23%,

LOD值为11.12, 加/显性效应值均为正; *q1000GW6*贡献率为70.27%, LOD值为9.08, 加/显性效应值1负1正; *q1000GW9*贡献率为7.70%, LOD值为7.07, 加/显性效应值1正1负; *q1000GW11*贡献率为10.45%, LOD值为12.25, 加/显性效应值1正1负。在第1染色体上检测到1个粒长QTL, *qGL1*贡献率为11.61%, LOD值为3.36, 加/显性效应值1负1正。在第1、2、5和11染色体上检测到5个粒宽QTL, 其中*qGW-1*贡献率为68.10%, LOD值为5.63, 加/显性效应值均为正; *qGW2*贡献率为11.40%, LOD值为4.44, 加性效应值为零, 显性效应值为正; *qGW5a*贡献率为9.18%, LOD值为4.12, 加/显性效应值1负1正; *qGW5b*贡献率为9.11%, LOD值为4.11, 加/显性效应值1负1正; *qGW11*可贡献率为70.56%, LOD值为4.09, 加/显性效应值均为正。

本文共检测到8个一因多效QTLs (图3), 第1染色体RM129~RM7975区间重复检测到粒长/粒宽QTL, RM5461~RM11739区间重复检测到穗瘪粒

数/粒重QTL; 第2染色体RM6375~RM3762区间重复检测到粒重/粒宽QTL; 第4染色体RM5633~RM5979区间重复检测到结实率/粒重QTL; 第5染色体RM5796~RM6229区间重复检测粒重/粒宽QTL, RM6082~RM5796区间重复检测到结实率/粒宽QTL; 第9染色体RM444~RM5526区间重复检测穗瘪粒数/粒重QTL; 第11染色体RM26062~RM202区间重复检测到粒重/粒宽QTL。这些控制多个性状QTL能在相同标记区间重复检测到, 在开展分子标记辅助育种时可通过1个遗传位点选择达到同时选择2个性状, 也可通过1个农艺性状的选择同时选择到多个性状, 起到事半功倍的效果, 这将加速重要性状基因定位、克隆及分子标记辅助育种的研究进程。

4 QTL互作分析

本文分别检测到3对结实率、1对粒重和1对粒宽QTL间的互作(图4和表4)。第4染色体RM5633~RM5979区间的主效 $qSSR4$ 分别与第5染色体RM6082~RM5796区间的非主效 $qSSR5$ 和第6染色体RM6395~RM1370区间的非主效 $qSSR6$ 存在互作关系, 其中 $qSSR4$ 与 $qSSR5$ 间有3种不显著的互作模式, 分别为加性×显性、显性×加性和显性×显性模式, LOD值

分别为1.75、0.45和4.09; $qSSR4$ 与 $qSSR6$ 有2种不显著的互作模式, 分别为加性×加性和显性×显性, LOD值分别为0.045和6.00; 第5染色体RM6082~RM5796区间非主效 $qSSR5$ 和第6染色体RM6395~RM1370非主效 $qSSR6$ 间有3种不显著的互作模式, 分别为加性×加性、加性×显性和显性×加性模式, LOD值分别为0.13、-0.78和5.56。第1染色体上RM5461~RM11739区间的主效 $q1000GW1$ 和第2染色体上RM6375~RM3762区间的主效 $q1000GW2$ 有2种极显著的互作模式, 分别为加性×加性和显性×显性模式, LOD值分别为3.51和1.90。第1染色体上RM7075~RM129区间非主效 $qGW1$ 和第2染色体上RM6375~RM3762区间非主效 $qGW2$ 间有1种不显著的加性×加性互作模式, LOD值为92.78。从QTL互作分析结果来看, 所检测到的5对互作QTL, 仅1对QTL间的互作效应极显著, 其余4对QTL互作效应极不显著。因此, ‘热粳35’重要农艺性状的遗传表现受QTL互作效应影响较少, QTL互作对粳籼杂种农艺性状遗传表现的贡献不大, ‘热粳35’重要性状遗传模式仍以主效QTL加/显性效应为主。

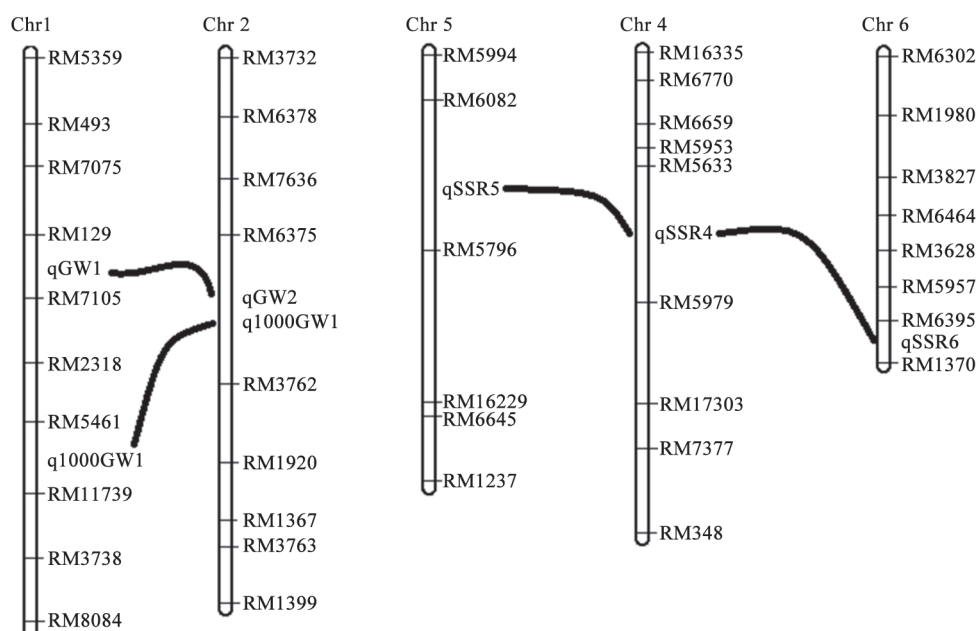


图4 ‘热粳35/协青早B’ F_2 群体农艺性状QTLs的上位性

Fig.4 Epistatic QTLs for several agronomical traits of F_2 population of ‘Rejing35×Xieqingzaob’

$qSSR4$: 结实率QTL (主效); $qSSR5$ 和 $qSSR6$: 结实率QTL (非主效); $q1000GW1$: 千粒重QTL (主效); $q1000GW2$: 千粒重QTL (非主效); $qGW1$ 和 $qGW2$: 粒宽QTL (非主效)。

表4 结实率、粒重和粒宽QTLs的互作分析

Table 4 Analysis of interactions between QTLs of seed setting rate, grain weight and grain width

性状	QTL	标记区间I (染色体)	QTL	标记区间J (染色体)	互作类型	LOD值			
						AA	AD	DA	DD
结实率	<i>qSSR4</i>	RM5633~RM5979 (4)	<i>qSSR5</i>	RM6082~RM5796 (5)	ME×NME		1.75	0.45	4.09
	<i>qSSR4</i>	RM5633~RM5979 (4)	<i>qSSR6</i>	RM6395~RM1370 (6)	ME×NME	0.045			6.00
	<i>qSSR5</i>	RM6082~RM5796 (5)	<i>qSSR6</i>	RM6395~RM1370 (6)	NME×NME	0.13	-0.78	5.56	
千粒重	<i>q1000GW1</i>	RM5461~RM11739 (1)	<i>q1000GW2</i>	RM6375~RM3762 (2)	ME×ME	3.51			1.90
粒宽	<i>qGW1</i>	RM7075~RM129 (1)	<i>qGW2</i>	RM6375~RM3762 (2)	NME×NME	92.78			

性状	加性×加性(AA)		加性×显性(AD)		显性×加性(DA)		显性×显性(DD)	
	效应值	贡献率%	效应值	贡献率%	效应值	贡献率%	效应值	贡献率%
结实率			0.22	5.1	-0.17	1.4	-0.60	31.5
	0.15	3.8					0.15	3.2
	0.08	1.9	0.08	0.6	0.12	1.5		
千粒重	-6.62**	18.7					-7.59**	5.6
粒宽	0.07	12.3						

NME: 非主效应; ME: 主效应。

讨 论

水稻籼粳杂种F₁优势强大源于亲本间极显著差异,这种极显著差异不仅表现农艺性状,还表现在基因组序列,水稻籼粳差异致其后代农艺性状易发生疯狂分离,为水稻育种家创制丰富的育种材料(程侃声1993; Liang等2010),是水稻超高产育种新材料诞生的发源地。同时,水稻籼粳间遗传丰富的多态性标记成为基因(QTL)定位研究中高饱和度遗传图谱绘制的首选材料(McCouch等2002)。当前,国外学者选用不同籼/粳交群体对重要农艺性状做了大量研究,获得了8 846条QTL定位信息(www.gramene.org)。但由于他们选材的不同获得的结果信息差异较大,人们难以贡献资源。过去,粳稻适应于我国北方和长江下游江淮稻区种植,适应长江上游高温伏旱生态区的粳稻新品种较少,‘热粳35’为重庆市首个耐高温伏的耐热高产新品种,该品种的成功选育和推广改变了长江上游不能种植粳稻的历史。目前,我们对‘热粳35’重要农艺性状QTL遗传信息知之甚少。为此,本研究构建热粳遗传群体开展重要农艺性状QTL定位研究:一方面阐明南方耐热粳稻重要农艺性状QTL遗传模式;另一方面以热粳作为筛选耐热遗传材料的基因供体拓展育种资源,为培育耐热粳稻新品种奠定基础。期望能在长江上游大

面积推广粳稻新品种、拓宽粳稻的种植区域。

水稻籼粳杂种优势利用无论过去、现在和将来都是超高产育种永恒的主题,构建水稻籼粳交群体开展水稻重要农艺性状基因QTL定位研究,挖掘重要性状基因逐步实现分子育种具有重要实践意义(黎裕等2010; 王建康等2011)。现有研究表明,水稻籼粳交后代性状大多受多基因控制的数量性状,将多基因系统控制的数量性状QTL解析为单个孟德尔遗传因子迫在眉睫。国内外学者选用不同的籼粳交群体定位QTL所在连锁群、遗传物理位置、数量、效应以及作用模式不尽相同,人们难以将现有QTL研究成果服务于分子育种。张志勇等(2008)和姚晓云等(2015)在第1染色体(5 158 295~9 491 732 bp)和(14 704 764~16 271 090 bp)区间、第9染色体(17 719 660~18 810 067 bp)区间检测到株高QTL,与本研究在第1和9染色体(34 902 085~37 261 443 bp)和(14 693 062~16 580 764 bp)区间检测株高QTL物理位置相差较远。郭小蛟等(2013)、方萍等(2002)和王智权等(2011)分别在第3染色体(5 633 000~6 468 000 bp)和(15 469 002~17 461 607 bp)区间检测到穗长QTL,与本研究第3染色体(3 285 730~4 829 483 bp)和第12染色体(24 969 012~25 905 554 bp)区间检测穗长QTL不在相同位置。Li等(2000)在第5染色体(21 372 057~26 934 304 bp)

物理区间检测到穗粒数QTL, 与本研究第5染色体(19 189 417~20 239 503 bp)检测穗粒数QTL物理位置较近。Redona和Machill (1998)在第1染色体(21 700 215~23 117 968 bp)和(42 253 189~43 046 162 bp)区间检测到穗瘪粒数QTL, 与本研究在第1染色体(26 907 266~33 268 903 bp)和第9染色体(5 926 291~7 313 032 bp)区间检测到QTL不在相同位置。陈庆全等(2007)分别第4染色体(1 128 064~13 154 172 bp)、第5染色体(2 796 876~7 497 918 bp)和(27 313 250~28 547 326 bp)区间检测到结实率QTL; 韩龙植等(2006)在第6染色体(28 599 181~27 253 269 bp)区间检测到结实率QTL; 陈深广等(2010)在第6染色体(8 972 697~11 064 125 bp)区间检测结实率QTL; 高云等(2014)在第4染色体(23 285 463~23 315 504 bp)、第5染色体(526 890~1 258 372 bp)、第6染色体(18 561 151~18 983 458 bp)和(6 517 443~6 942 384 bp)区间检测结实率QTL。与本研究在第4染色体(13 074 802~20 599 886 bp)、第5染色体(1 198 755~8 899 751 bp)和第6染色体(25 995 532~28 532 453 bp)区间检测结实率QTL不在相同物理位置。Redona和Mackill (1998)在第4染色体(26 534 254~31 065 233 bp)检测粒重QTL; Li等(2000)在第1染色体(1 890 153~4 635 793 bp)、第5染色体(2 027 827~2 145 123 bp)和第11染色体(932 068~293 280 bp)区间分别检测粒重QTL; 本研究分别第1、2、4、5、6、9和11染色体的(26 907 266~33 268 903 bp)、(9 555 596~22 462 453 bp); (13 074 802~20 599 886 bp)、(1 198 755~13 528 335 bp)、(208 978~4 189 479 bp)、(5 926 291~7 313 032 bp)和(2 252 514~8 984 931 bp)物理区间检测粒重QTL与前人研究结果相差甚远。Huang等(1997)在第1染色体(34 937 981~40 565 651 bp)区间检测到粒长QTL; Redona和Mackill (1998)分别第2和5染色体(33 613 634~35 937 250 bp)、(1 115 821~1 861 366 bp)和(5 915 709~7 762 249 bp)区间检测到粒宽QTL; Tan等(2000)在第1染色体(1 890 153~5 915 709 bp)和第5染色体(1 568 3074~2 145 123 bp)区间检测粒长QTL; 邢永忠等(2001)在第1染色体(11 101 741~13 053 493 bp)区间检测到粒长QTL;

李泽福等(2003)在第2染色体(1 115 821~1 861 366 bp)和第5染色体(5 915 709~7 762 249 bp)区间检测到粒宽QTL; Wan等(2005)在第1染色体(10 491 017~7 476 678 bp)区间检测到粒长QTL和在第5染色体(1 861 366~6 699 817 bp)检测到粒宽QTL; 于守武等(2008)在第1染色体(6 580 810~7 020 146 bp)检测粒重QTL; 蒋钰东等(2015)在第1染色体(40 797 662~40 166 840bp)同时检测到粒长/粒重QTL。本研究在第1染色体(19 336 584~22 229 965 bp)物理区间检测粒长粒宽QTL, 在第2、5、11染色体(9 555 596~22 462 453 bp)、(1 198 755~8 899 751 bp)、(1 198 755~13 528 335 bp)和(2 252 514~8 984 931 bp)物理区间检测到粒宽QTL。通过比较研究发现本研究定位重要农艺性状QTLs与前人定位结果物理位置有些差异, 可能是一些新的QTL位点, 也是今后研究工作重点关注效应值较大且重复定位的QTLs。

本研究分析了粳稻资源‘热粳35’重要农艺性状QTL, 明确其QTL所在的连锁群、数量、物理位置、效应值以及遗传作用模式。共检测24个QTL, 检测到8个一因多效QTL区域, 检测到5对上位性QTL, 这些QTL以加/显性效应遗传模式为主, 上位性QTL为辅。所检测到QTL物理位置与前人报道QTL位置不同, 耐热高产粳稻‘热粳35’可能拥有一套独特的遗传模式, 这些研究结果可为后续QTL精细定位和分子标记辅助育种奠定了基础。同时, 在开展耐热粳稻育种时, ‘热粳35’可作为长江上游耐热粳稻选育与推广的模式材料。

参考文献

- Cao LY, Zhu J, Zhao ST, He LB, Yan QC (2002). Mapping QTLs for heat tolerance in a DH population from indica-japonica cross of rice (*Oryza sativa*). *J Agric Biotechnol*, 10 (3): 210-214 (in Chinese with English abstract) [曹立勇, 朱军, 赵松涛, 何立斌, 颜启传(2002). 水稻籼粳交DH群体耐热性的QTLs. *农业生物技术学报*, 10 (3): 210-214]
- Chen J, Ding JH, Ouyang YD (2008). A triallelic system of S5 is a major regulator of the reproductive barrier and compatibility of indica-japonica hybrids in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105 (32): 11436-11441
- Chen QQ, Yu SB, Li CH, Mou TM (2007). Identification of QTLs for seed setting rate of rice in eight various environments. *J Agric*

- Biotechnol, 15 (5): 834–840 (in Chinese with English abstract) [陈庆全, 余四斌, 李春海, 牟同敏(2007). 不同环境条件下水稻结实率的QTL定位分析. 农业生物技术学报, 15 (5): 834–840]
- Chen SG, Shen XH, Cao LY, Zhan XD, Feng Y, Wu WM, Cheng SH (2010). QTL mapping for heterosis of yield traits in rice. *Sci Agric Sin*, 43 (24): 4983–4990 (in Chinese with English abstract) [陈深广, 沈希宏, 曹立勇, 占小登, 冯跃, 吴伟明, 程式华(2010). 水稻产量性状杂种优势的QTL定位. 中国农业科学, 43 (24): 4983–4990]
- Cheng SH (2010). *China Super Rice Breeding*. Beijing: Science Press (in Chinese) [程式华(2010). 中国超级稻育种. 北京: 科学出版社]
- Cheng KS (1993). *Asian Rice Indica Japonica Subspecies Identification*. Kunming: Yunnan Science and Technology Press, 56–69 (in Chinese with English abstract) [程侃声(1993). 亚洲稻籼粳亚种的鉴别. 昆明: 云南科技出版社, 56–69]
- Cheng SH, Mao CZ, Zhan XD, Si HM, Sun ZX (2001). Construction of double haploid(DH) and recombinant inbred line (RIL) population of indica-japonica hybrid and their differential in indica and japonica property. *Chin J Rice Sc*, 15 (4): 257–260 (in Chinese with English abstract) [程式华, 毛传澡, 占小登, 斯华敏, 孙宗修(2001). 籼粳交DH群体和RIL群体的构建及籼粳分化. 中国水稻科学, 15 (4): 257–260]
- Cheng SH, Zhai HQ (2000). Breeding strategies for superior high-yielding in hybrid rice. *Agric Mod Res*, 21 (3): 147–150 (in Chinese with English abstract) [程式华, 翟虎渠(2000). 杂交水稻超高产育种策略. 农业现代化研究, 21 (3): 147–150]
- Fang P, Ji TW, Tao QN, Wu P (2002). Detection QTLs for rice panicle length under two nitrogen levels. *Chin J Rice Sci*, 16 (2): 176–178 (in Chinese with English abstract) [方萍, 季天委, 陶勤南, 吴平(2002). 两种供氮水平下水稻穗长QTLs. 中国水稻科学, 16 (2): 176–178]
- Gao Y, Tao YJ, Wan LG, Yu XF, Chen D, Dong GC, Liang GH (2014). Mapping of QTL for seed setting rate using chromosome single segment substituted lines in rice. *Jiangsu Agric Sci*, 42 (11): 17–20 (in Chinese with English abstract) [高云, 陶亚军, 王立广, 于小凤, 陈达, 董桂春, 梁国华(2014). 利用染色体单片段代换系定位水稻结实率QTL. 江苏农业科学, 42 (11): 17–20]
- Guo XJ, Zhang T, Jiang KF, Yang L, Yang QH, You SM, Wan XQ, Luo J, Li ZX, et al (2013). Comparison of panicle length QTL based on F_2 and F_8 populations derived from rice subspecies cross. *Sci Agric Sin*, 46 (23): 4849–4857 (in Chinese with English abstract) [郭小蛟, 张涛, 蒋开锋, 杨莉, 曹应江, 杨乾华, 游书梅, 万先齐, 罗靖, 李昭祥等(2013). 水稻籼粳交 F_8 、 F_2 群体穗长QTL比较分析. 中国农业科学, 46 (23): 4849–4857]
- Han LZ, Zhang SY, Qiao YL, Jin ZH, Xu FR, Cao GL, Dai LY, Rui ZD, Gao XZ (2006). Identification of QTLs for seed setting rate in rice under different growing environments. *Acta Agron Sin*, 32 (7): 1024–1030 (in Chinese with English abstract) [韩龙植, 张三元, 乔永利, 金钟焕, 徐福荣, 曹桂兰, 南钟浩, 戴陆园, 芮钟斗, 高熙宗(2006). 不同生长环境下水稻结实率数量性状位点的检测. 作物学报, 32 (7): 1024–1030]
- Huang N, Parco A, Mew T, Magpantay G, McCouh S, Guiderdoni E, Xu JC, Subudhi P, Angeles ER, Khush GS (1997). RFLP mapping of isozymes, RAPD and QTLs for grain shape, brown planthopper resistance in a doubled haploid rice population. *Mol Breeding*, 3: 105–113
- Ikehashi H, Araki H (1985). Genetics of F_1 sterility in remote crosses of rice. *Rice genetics Proceedings of the International Rice Genetics Symposium, Manila, Philippines*, 119–130
- Jiang SK, Xu ZJ, Chen WF (2008). Analysis of features of 15 successful positional cloning of QTL in rice. *Hereditas*, 30 (9): 1121–1128 (in Chinese with English abstract) [姜树坤, 徐正进, 陈温福(2008). 水稻QTL图位克隆的特征分析. 遗传, 30 (9): 1121–1128]
- Jiang YD, Luo JT, Kuang HC, Yang Y, Chen GZ, He XC, Fu J, Zheng J, Zeng ZM (2015). Identification of QTLs for grain shape and weight using F_2 Generation of two indica rice varieties. *Mol Plant Breeding*, 13 (8): 1689–1694 (in Chinese with English abstract) [蒋钰东, 罗俊涛, 况浩池, 杨扬, 陈光珍, 何兴材, 付均, 郑军, 曾正明(2015). 利用两个籼稻杂交 F_2 定位水稻粒型、粒重QTLs. 分子植物育种, 13 (8): 1689–1694]
- Kuang HC, Zeng ZM, Liu GM, Wen SS, Luo JT, Chen GZ, Yang Y (2007). Creation and application of the heat tolerance and high combining ability indica-japonica rice restored line Luhui17. *Seed*, 26 (10): 60–63 (in Chinese with English abstract) [况浩池, 曾正明, 刘国民, 文绍山, 罗俊涛, 陈光珍, 杨扬(2007). 水稻耐热、高配合力籼粳交恢复系泸恢17的创制与应用. 种子, 26 (10): 60–63]
- Li JX, Yu SB, Xu CG, Tan YF, Gao YJ, Li XH, Zhang QF (2000). Analyzing quantitative trait loci for yield using a vegetative replicated F_2 population from a cross between the parents of an elite rice hybrid. *Theor Appl Genet*, 101: 248–254
- Li Q, Wan JM (2005). SSRHunter: development of a local searching software for SSR Sites. *Hereditas*, 27 (5): 808–810 (in Chinese with English abstract) [李强, 万建民(2005). SSRHunter, 一个本地化的SSR位点搜索软件的开发. 遗传, 27 (5): 808–810]
- Li ZF, Wan JM, Xia JF, Zhai HQ (2003). Mapping quantitative trait loci underlying appearance quality of rice grains (*Oryza sativa* L.) *J Genet Genom*, 30 (3): 251–259 (in Chinese with English abstract) [李泽福, 万建民, 夏加发, 翟虎渠(2003). 水稻外观品质的数量性状基因位点分析. 遗传学报, 30 (3): 251–259]
- Liang YS, Peng Y, Ye SP, Li P, Sun LJ, Ma ZY, Li YP (2007). Comparison of genetic linkage maps based on F_2 、 F_6 populations derived from rice subspecies cross. *Hereditas*, 29 (9): 1110–1120 (in Chinese with English abstract) [梁永书, 彭勇, 叶少平, 李平,

- 孙林静, 马忠友, 李艳萍(2007). 水稻籼粳交F₂、F₆群体遗传连锁图谱的比较分析. 遗传, 29 (9): 1110–1120]
- Liang YS, Zhang QJ, Wang SQ, Cao LY, Gao ZQ, Li P, Cheng SH (2010). Microsatellite analysis of homozygosity progression of heterozygous genotypes segregating in the rice subspecies cross Pei'ai64s/Nipponbrare. Biochem Genet, DOI 10.1007/s10528-011-9436-6.
- Lincoln SE, Daly MJ (1992). Constructing genetics maps with Mapmaker/EXP3.0. Cambridge, MA: Whitehead Institute Technical Report
- Liu D, Wang JY, Cai YS, Sun YY, Sun GH, Feng ZL, Chen WF (2015). Mapping of the QTLs for rice grain shape using recombinant inbred lines of indica-japonica hybridization in rice. J Shenyang Agric Univ, 46 (4): 385–390 (in Chinese with English abstract) [刘丹, 王嘉宇, 柴永山, 孙玉友, 孙国宏, 冯章丽, 陈温福 (2015). 利用籼粳交RIL群体的水稻粒形QTLs定位. 沈阳农业大学学报, 46 (4): 385–390]
- Liu H, Jia JZ (1997). DNA fingerprint applied in crop variety identification. Crop Variety Res, (2): 45–48 (in Chinese with English abstract) [刘华, 贾继增(1997). 指纹图谱在作物品种鉴定中的应用. 作物品种资源, (2): 45–48]
- Liu L, Tong H, Xiao Y, Che R, Xu F, Hu B, Liang C, Chu J, Li J, Chu C (2015). Activation of Big Grain1 significantly improves grain size by regulating auxin transport in rice. Proc Natl Acad Sci USA, 112 (35): 11102–11107
- Li WT, Zeng RZ, Zhang ZM, Ding XH, Zhang GQ (2006). Fine mapping of S-b for rice F1 pollen sterility. Chin Sci Bull, 51(4): 404–408 (in Chinese with English abstract) [李文涛, 曾瑞珍, 张泽民, 丁效华, 张桂权(2006). 水稻F₁花粉不育基因座S-b的精细定位. 科学通报, 51 (4): 404–408]
- Li Y, Wang JK, Qiu LJ, Ma YC, Li XH, Wan JM (2010). Crop molecular breeding in China: current status and perspectives. Acta Agron Sin, 36 (9): 1425–1430 (in Chinese with English abstract) [黎裕, 王建康, 邱丽娟, 马有志, 李新海, 万建民(2010). 中国作物分子育种现状与发展前景. 作物学报, 36 (9): 1425–1430]
- Luo XH, Qiu ZZ, Li RH (1992). Pei-Ai64s-A dual-purpose sterile line whost sterility is induced by low critical temperature. Hybrid Rice, 7 (1): 27–29 (in Chinese with English abstract) [罗孝和, 邱趾忠, 李任华(1992). 导致不育临界温度低的两用不育系培矮64s. 杂交水稻, 7 (1): 27–29]
- Ma RR, Xu DH, Wan XY, Yu SM, Jin QY, Ou YYN, Zhu LF (2007). Heterosis on plant morphology of Yongyou6, an indica-japonica inter-subspecific super high-yielding hybrid rice. Chin J Rice Sc, 21 (3): 281–286 (in Chinese with English abstract) [马荣荣, 许德海, 王晓燕, 禹盛苗, 金千瑜, 欧阳由男, 朱练峰(2007). 籼粳亚种间杂交稻甬优6号超高产株形特征与竞争优势分析. 中国水稻科学, 21 (3): 281–286]
- McCouch SR, Cho YG, Yang M, Paule E, Blinstore M, Morishima H M, Kinoshita T (1997). Report on QTL nomenclature. Rice Genet Newsl, 14: 11–13
- McCouch SR, Teytelman L, Xu YB, Lobos KB, Clare K, Walton M, Fu B, Maghirang R, Li ZK, Xing YZ, et al (2002). Development and mapping of 2240 new SSR markers for rice (*Oryza sativa* L.). DNA Res, 9: 199–207
- Redona ED, Mackill DJ (1998). Quantitative trait locus analysis for rice panicle and grain characteristics. Theor Appl Genet, 96: 957–963
- Shen XH, Chen SG, Cao LY, Zhan XD, Chen DB, Wu WM, Cheng SH (2008). Construction of genetic linkage map based on a RIL population derived from super hybrid rice, XY9308. Mol Plant Breeding, 6 (5): 861–866 (in Chinese with English abstract) [沈希宏, 陈深广, 曹立勇, 占小登, 陈代波, 吴伟明, 程式华(2008). 超级杂交稻协优9308重组自交系的分子遗传图谱构建. 分子植物育种, 6 (5): 861–866]
- Shen ZT (1992). Experiment Design of Crop Breeding. Beijing: China Agriculture Press (in Chinese with English abstract) [申宗坦 (1992). 作物育种试验设计. 北京: 中国农业出版社]
- Su Q, Liu YG (2003). Fine mapping and cloning of the gene S-a for F1 pollen sterility in cultivated rice (*Oryza sativa* L.). Mol Plant Breeding, 1 (5/6): 757–758 (in Chinese with English abstract) [苏菁, 刘耀光(2003). 栽培稻(*Oryza sativa* L.)亚种间F₁花粉不育基因S-a的精细定位及克隆. 分子植物育种, 1 (5/6): 757–758]
- Tan YF, Xing YZ, Li JX, Yu SB, Xu CG, Zhang QF (2000). Genetic bases of appearance quality of rice grains in Shanyou63 an elite rice hybrid. Theor Appl Genet, 101: 823–829
- Wang JK, Li HH, Zhang XC, Yin ZB, Li Y, Ma YC, Li XH, Qiu LJ, Wan JM (2011). Molecular design breeding in crops in China. Acta Agron Sin, 37 (2): 191–201 (in Chinese with English abstract) [王建康, 李慧慧, 张学才, 尹长斌, 黎裕, 马有志, 李新海, 邱丽娟, 万建民(2011). 中国作物分子设计育种. 作物学报, 37 (2): 191–201]
- Wang S, Basten CJ, Zeng ZB (2006). Windows QTL Cartographer 2.50. Raleigh, USA: Department of statistics, North Carolina state university. <http://statgen.ncsu.edu/qtlCart/WQTLCart.Htm>.
- Wang Y, Xiong G, Hu J, Jiang L, Yu H, Xu J, Fang Y, Zeng L, Xu E, Xu J, et al (2015). Copy number variation at the *GL7* locus contributes o grain size diversity in rice. Nat Gen, doi:10.1038/ng.3346
- Wang ZQ, Liu X, Jiang L, Liu SJ, Chen LM, Yin CB, Zhai HQ, Wan JM (2011). Detection of QTLs for related traits of panicle in rice (*Oryza sativa* L.). Jiangsu J Agric Sci, 27 (1): 5–12 (in Chinese with English abstract) [王智权, 刘喜, 江玲, 刘世家, 陈亮明, 尹长斌, 翟虎渠, 万建民(2011). 控制水稻穗形相关性状的QTL定位. 江苏农业学报, 27 (1): 5–12]
- Wan XY, Wan JM, Weng JF, Jiang L, Bi JC, Wang CM, Zhai HQ

- (2005). Stability of QTLs for rice grain dimension and endosperm chalkiness characteristics across eight environments. *Theor Appl Genet*, 110: 1334–1346
- Wu CM, Sun CQ, Chen L, Li ZC, Wang XK (2000). Study on QTL underlying content of amylose and indica-japonica differentiation using recombinant inbred lines in rice. *J China Agric Univ*, 5 (5): 6–11 (in Chinese with English abstract) [吴长明, 孙传清, 陈亮, 李自超, 王像坤(2000). 水稻直链淀粉含量与籼粳分化度的QTL及其相互关系研究. *中国农业大学学报*, 5 (5): 6–11]
- Xing YZ, Tan YF, Xu CG, Bi JP, Sun LX (2001). Mapping quantitative trait loci for grain appearance traits of rice using a recombinant inbred line population. *Bull Bot*, 43 (8): 840–845 (in Chinese with English abstract) [邢永忠, 谈移芳, 徐才国, 毕金平, 孙新立(2001). 利用水稻重组自交系群体定位谷粒外观性状的数量性状基因. *植物学报*, 43 (8): 840–845]
- Xu KL, Li ZB, Li CQ (1994). Identification of and study on wide compatibility in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sina*, 20 (5): 72–78 (in Chinese with English abstract) [许克农, 李泽炳, 李成荃(1994). 水稻广亲和性的鉴定与研究. *作物学报*, 20 (5): 72–78]
- Xu YB, Zhu LH (1994). *Molecular Quantitative Genetics*. Beijing: China Agriculture Press (in Chinese) [徐云碧, 朱立煌(1994). 分子数量遗传学. 北京: 中国农业出版社]
- Xue W, Xing Y, Weng X, Zhao Y, Tang W, Wang L, Zhou H, Yu S, Xu C, Li X, Zhang Q (2008). Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice. *Nat Gen*, 40 (6): 761–767
- Yang CD, Zeng DL, Ma LY, Ji ZJ, Guo LB, Li XM, Qian Q (2006). Mapping QTLs for bacterial blight resistance in a DH population from japonica/indica cross of rice (*Oryza sativa*). *Chin J Rice Sc*, 20 (1): 102–104 (in Chinese with English abstract) [杨长登, 曾大力, 马良勇, 季芝娟, 郭龙彪, 李西明, 钱前(2006). 水稻籼粳交DH群体白叶枯病抗性的QTL定位. *中国水稻科学*, 20 (1): 102–104]
- Yang CH, Wang YP, Tu B, Zeng YQ, Li SG (2012). QTL analysis of cold resistance and ratooning ability by using indica-japonica RIL populations in rice. *Chin J Rice Sc*, 26 (6): 741–745 (in Chinese with English abstract) [杨川航, 王玉平, 涂斌, 曾玉清, 李仕贵(2012). 利用籼粳交RIL群体对水稻耐寒性及再生力的QTL分析. *中国水稻科学*, 26 (6): 741–745]
- Yang SR (1973). The study on indica-japonica hybrid breeding. *Gen Comm*, (2): 34–38 (in Chinese with English abstract) [杨守仁(1973). 籼粳稻杂交育种研究. *遗传学通讯*, (2): 34–38]
- Yang SR, Zhao JS (1959). The study on rice indica-japonica hybrid. *J Agric*, 10 (4): 256–268 (in Chinese with English abstract) [杨守仁, 赵纪书(1959). 籼粳稻杂交问题之研究. *农业学报*, 10 (4): 256–268]
- Yang ZY, Zhang ZX, Wei YL, Zhao YC, Gao Y (1998). Breeding and characteristics of japonica type compatibility line C418. *Hybrid Rice*, 13 (3): 31–32 (in Chinese with English abstract) [杨振玉, 张宗旭, 魏耀林, 赵迎春, 高勇(1998). 粳型特异亲和恢复系C418的选育及其特性. *杂交水稻*, 13 (3): 31–32]
- Yao XY, Li Q, Liu J, Jiang SK, Yang SL, Wang JY, Xu ZJ (2015). Dissection of QTLs for plant height and panicle length traits in rice under different environment. *Sci Agric Sin*, 48 (3): 407–414 (in Chinese with English abstract) [姚晓云, 李清, 刘进, 姜树坤, 杨生龙, 王嘉宇, 徐正进(2015). 不同环境下水稻株高和穗长的QTL分析. *中国农业科学*, 48 (3): 407–414]
- Ye SP, Zhang QJ, Li JQ, Zhao B, Yan DS, Li P (2007). QTL mapping for yield component traits using (Pei'ai64s/Nipponbare) F₂ population. *Chin J Rice Sci*, 21 (1): 39–43 (in Chinese with English abstract) [叶少平, 张启军, 李杰勤, 赵兵, 殷得所, 李平(2007). 用矮矮64S/日本晴F₂群体对水稻6个农艺性状的QTL定位. *中国水稻科学*, 21 (1): 39–43]
- Yu J, Hu SN, Wang J, Wong GKS, Li SG, Liu B, Deng YJ, Dai L, Zhou Y, Zhang XQ, et al (2002). A draft sequence of the rice (*Oryza sativa* ssp. indica) genome. *Science*, 296: 79–92
- Yu SW, Fan YY, Yang CD, Li XM (2008). Fine mapping of quantitative trait loci for grain length and grain width on the short arm of rice chromosome 1. *Chin J Rice Sci*, 22 (5): 465–471 (in Chinese with English abstract) [于守武, 樊叶杨, 杨长登, 李西明(2008). 水稻第1染色体短臂粒长和粒宽QTL的精细定位. *中国水稻科学*, 22 (5): 465–471]
- Yuan LP (1990). Progress of two-line system hybrid rice breeding. *Sci Agric Sin*, 23 (3): 1–6 (in Chinese with English abstract) [袁隆平(1990). 两系法杂交水稻研究的进展. *中国农业科学*, 23 (3): 1–6]
- Yuan LP (1996). Breeding strategies for development of interspecific hybrid rice. *Hybrid Rice*, (2): 1–4 (in Chinese with English abstract) [袁隆平(1996). 选育水稻亚种间杂交组合的策略. *杂交水稻*, (2): 1–4]
- Zhang GQ, Lu YG (2007). Development of the indica-compatibility japonica lines for the breeding of super-rice. *J Shenyang Agric Univ*, 38 (5): 676–680 (in Chinese with English abstract) [张桂权, 卢永根(2007). 水稻粳型亲籼系的创建及其在超级稻育种上的利用. *沈阳农业大学学报*, 38 (5): 676–680]
- Zhang J, Cheng HT, Xu H, Xia YJ, Liu CX, Xu ZJ (2015). Relationship between cooking-eating quality and subspecies differentiation in RILs population from indica and japonica crossing. *Chin J Rice Sci*, 29 (2): 167–173 (in Chinese with English abstract) [张佳, 程海涛, 徐海, 夏英俊, 刘春香, 徐正进(2015). 籼粳稻杂交后代蒸煮食味品质与亚种分化的关系. *中国水稻科学*, 29 (2): 167–173]
- Zhang JX, Zheng JT, Xie HA, Luo JM, Huang XB, Deng ZQ, Wu LY (2001). Breeding the new rice restorer line Minghui86 and its

- hybrid combinations. *J Plant Gen Res*, 2 (1): 34–36 (in Chinese with English abstract) [张建新, 郑家团, 谢华安, 罗家密, 黄显波, 邓则勤, 吴兰英(2001). 水稻新种质明恢86及其系列组合的选育研究. *植物遗传资源科学*, 2 (1): 34–36]
- Zhang QJ, Ye SP, Li JQ, Zhao B, Liang YS, Peng Y, Li P (2006). Construction of a microsatellite linkage map with two sequenced rice varieties. *Acta Genet Sin*, 33 (2): 152–160
- Zhang QJ, Liang YS, Ye SP, Deng QM, Wan LX, Li P, Yu DR, Zou JS, Lv CG (2006). QTL analysis of agronomic traits with sequenced rice varieties. *Acta Agron Sin*, 32 (10): 1503–1510 (in Chinese with English abstract) [张启军, 梁永书, 叶少平, 邓其明, 王玲霞, 李平, 虞德容, 邹江石, 吕川根(2006). 利用已测序水稻品种分析其农艺性状基因座. *作物学报*, 32 (10): 1503–1510]
- Zhang ZY, Huang YM, Zhang K, Wang HC, Jiang LR (2008). Detection of QTL for plant height in rice (*Oryza sativa* L.) and analysis of QTL mapping accuracy. *J Xiamen Univ (Nat Sci)*, 47 (1): 116–121 (in Chinese with English abstract) [张志勇, 黄育民, 张凯, 王候聪, 江良荣(2008). 水稻株高QTL定位及精确性分析. *厦门大学学报(自然科学版)*, 47 (1): 116–121]
- Zhou KD, Wang XD, Li SG, Li P, Li HY, Huang GS, Liu TQ, Shen MS (1997). The study on heavy panicle type of inter-subspecific hybrid rice (*Oryza sativa* L). *Sci Agric Sin*, 30 (5): 91–93 (in Chinese with English abstract) [周开达, 汪旭东, 李仕贵, 李平, 黎汉云, 黄国寿, 刘太清, 沈茂松(1997). 亚种间重穗型杂交稻研究. *中国农业科学*, 30 (5): 91–93]
- Zhu LH, Zhou MZ, Tao SC (1964). Breeding studies on hybridization between *O. sativa* L. Subsp. Hsien and *O. sativa* L. subsp. Keng in the cultivated rice. *Acta Agron Sin*, 3 (1): 69–84 (in Chinese with English abstract) [朱立宏, 周毓珍, 陶世昌(1964). 籼粳稻杂交育种研究. *作物学报*, 3 (1): 69–84]

Locating QTLs for important agronomic traits in japonica rice ‘Rejing35’

LI Xing-Xing¹, ZHENG Jian¹, ZHOU Jun-Jie¹, QIN Xiao-Jian¹, NAN Wen-Bin¹, YANG Yong-Qing¹, ZHANG Han-Ma¹, LI Xian-Yong³, LIANG Yong-Shu^{1,2,*}

¹Chongqing Key Laboratory of Molecular Biology of Plant Environmental Adaptations, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China; ²State Key Laboratory of Rice Biology, Hangzhou 31006, China; ³Rice Research Institute, Chongqing Academy of Agricultural Sciences, Chongqing 400060, China

Abstract: The study was to elucidate the genetic information of QTL determining important agronomical traits and obtain the linkage marker of QTL underlying japonica variety with high yield and heat tolerance character with by method of QTL mapping, and provide some useful information for the further molecular mechanism of japonica variety and its genetic improvement. A F₂ population derived from the cross between japonica ‘Rejing35’ and indica ‘Xieqingzao B’ containing 226 lines was used to perform the QTL analysis. A genetic linkage map containing 156 SSR was constructed by *MapMaker3.0* software; the methods to ANOVA, Correlation, CIM and MIM were applied to perform the phenotypic data analysis and QTL mapping using DPS and *Win-QTLCart 2.50* software. The reliable genomic regions of major QTL were confirmed by comparison with the publicly available QTL data from the website of www.gramene.org and the previously published literature. T-test analysis for thirteen traits showed that a significant difference was lied between ‘Rejing35’ and ‘XieqingzaoB’, a crazy segregation occurs in these traits, and a normal distribution of phenotypic values for all traits was observed in the F₂ population, indicated that these traits were controlled by multiple genes (QTL). Twenty-four QTLs were detected on chromosome 1, 2, 3, 4, 5, 6, 9, 11 and 12 for all traits, respectively, with the LOD values ranged from 3.02 to 12.23, the additive effect from -31.33 to 18.01, the dominative effect from -21.15 to 50.54, and the range of individual QTL explaining phenotypic variation was from 7.15% to 70.56%. Of these, there 8 pleiotropic QTLs were located repeatedly for multiple traits on chromosome 1, 2, 4, 5, 9 and 11, respectively, five pairs of epistatic QTLs were detected, these QTLs were not located on the same genomic region to that of the previously published QTLs. ‘Rejing35’ shows the unique genetic model, The genetic model of additive/dominant QTL underlying agronomic trait is more important than that of epistatic QTL, the genomic regions of all QTLs were not in the same genomic region to the previously published QTLs, there 8 pleiotropic QTLs were detected repeatedly for multiple traits, five pairs of epistatic QTLs were detected for three traits.

Key words: rice; SSR; *indica-japonica* hybrid; agronomic traits; QTL mapping

Received 2016-03-17 Accepted 2016-07-11

This research was supported by the Preliminary Study Plan “973” of China (Grant No. 2014CB160306), the Chongqing Natural Science Foundation (Grant No. Cstc2014jcyjA80003), and the Foundation Project of Chongqing Education Commission (Grant No. KJ1400516).

*Corresponding author (E-mail: yongshuliang@yeah.net).