

粳型恢复系导入群体株高的遗传剖析

王 辉^{1,2,3,4}, 钱益亮^{2,5}, 张宏军², 陈满元^{2,5}, 夏加发⁴,
李泽福⁴, 石英尧^{2,5}, 吴险峰⁶, 王安东³, 朱苓华², 高用明², 徐正进¹

(1 沈阳农业大学 农学院, 辽宁 沈阳 110161; 2 中国农业科学院 作物科学研究所, 北京 100081;
3 安徽省农作物新品种引育中心, 安徽 合肥 230601; 4 安徽省农业科学院 水稻研究所, 安徽 合肥 230031;
5 安徽农业大学, 安徽 合肥 230601; 6 广德县农业科学研究所, 安徽 广德 242200)

摘要: 以将大面积应用的粳型恢复系蜀恢 527 和明恢 86 为轮回亲本, 以另外 3 个水稻品种作为导入亲本, 在回交种植的 BC_2F_2 世代, 按照产量综合性状较优的原则, 在 6 个群体选择单株, 得到 6 个粳型恢复系的产量选择导入群体。通过对 6 个群体在合肥和海南试验点的田间株高性状的单双向方差分析, 总共检测到 0.01 显著水平的 12 个主效 QTL 和 145 对上位互作, 主效 QTL 和上位互作在不同群体之间表现出了遗传稳定性和群体和环境的特异性。一些位点通过上位互作和遗传连锁相互联系起来, 构成了控制株高的协同互作的网络。又发现主效 QTL 与很多的参与上位互作位点紧密连锁或者直接参与了很的上位互作, 由此推断主效 QTL 是由于位点上上位互作效应使之凸显出来。最后提出了改良水稻的株高提高水稻产量的策略。

关键词: 水稻; 选择导入群体; 株高; 遗传剖析; 上位互作

中图分类号: S511.03 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7091(2010)02-0069-09

Plant Height Genetic Dissection of Introgression Groups of Indica Rice Restorer

WANG Hui^{2,3,4}, QIAN Yi-liang⁵, ZHANG Hong-jun², CHEN Man-yuan^{2,5},
XIA Jia-fei⁴, LI Ze-fei⁴, SHI Ying-yao^{2,5}, WU Xian-feng⁶, WANG An-dong³,
ZHU Ling-hua⁵, GAO Yong-ming², XU Zheng-jin¹

(1. College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China; 2. Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agriculture Sciences, Beijing 100081, China; 3. Anhui Provincial Crop Introduction and Breeding Center, Hefei 230601, China; 4. Rice Institute, Anhui Academy of Agriculture Science, Hefei 230031, China; 5. Anhui Agricultural University, Hefei 230601, China; 6. Guangde Institute of Agricultural Science, Guangde 242200, China)

Abstract: 6 introgression groups of indica rice restorer were developed from BC_2F_2 by utilizing Shuhui 527 and Minghui 86 2 widely-used indica rice restorers, respectively as recipient lines and 3 other rice lines as donors. 12 main effect QTLs and 145 pairs of epistasis between 2 marks at 0.01 significance level of plant height in total from 2 trials of the 6 groups were detected by one and two way ANOVA. Genetic stability and specialization of the QTLs and epistasis pairs were simultaneously taking action across groups and trials. Many marks were connected by epistasis or genetic link, which cooperated in rice plant height and constructed genetic network of rice plant height. As found, most main effect QTLs or marks closely linking to them were involved in epistases, which inferred that epistasis was the cause of main effect QTL. At last, the strategy of increasing rice production by modifying plant height is given.

Key words: Rice; Selection introgression group; Plant height; Genetic dissection; Epistasis

株高是重要的农艺性状, 是水稻株型的骨架, 与水稻抗倒伏性、生态适应性和稻谷产量有着密切的

关系^[1]。20 世纪 60 年代以来, 在水稻育种中应用了半矮秆 (Semi-dwarf) 的 *sd1* 基因, 选育并推广的

收稿日期: 2010-01-27

基金项目: 农业部“948”项目 (2006-G1(A))

作者简介: 王 辉 (1972-) 男, 安徽东至人, 高级农艺师, 在读博士, 主要从事杂交水稻新组合的选育工作。

通讯作者: 徐正进 (1958-) 男, 辽宁营口市人, 教授, 博士, 博士生导师, 主要从事水稻育种和水稻栽培的研究。

高用明 (1962-) 男, 安徽芜湖人, 研究员, 博士, 博士生导师, 主要从事水稻分子育种及其数据库建设、生物信息学等方面的研究。

矮脚南特、矮仔占和 R8等系列品种,大幅度降低了生产上水稻株高,增强水稻耐肥抗倒能力,提高了收获指数,使水稻产量增加了 20% ~30%,被称为“绿色革命”(Green Revolution)^[2]。目前有可资利用的近 80个水稻的矮秆或半矮秆突变,但是这些多数突变伴随着多蘖、细秆和露节等不良性状,难以在生产上应用^[3]。杂交水稻的广泛应用被誉为继矮化之后的第二次绿色革命,现在应用的杂交稻的父母本多是半矮秆,配制的杂种收获指数已经很高,适度地提高水稻株高,改良冠层的受光态势,提高生物产量进而增加经济产量^[4]。

水稻株高是由水稻的伸长节数和节间长度决定,营养生长期,水稻的株高是逐渐伸长,抽穗之前,水稻株高迅速增高。赤霉素(GA)和油菜素内酯(BR在株高形成中起着非常重要的调节作用,涉及这两个激素的合成和信号表达的基因都会对水稻的株高产生影响^[5]。水稻的 *sd1* 基因就是赤霉素合成中的 *GA30ox* 的基因突变失活而降低株高,小麦半矮秆的 *Rh*基因是由于赤霉素表达信号途径上产生基因突变而降低株高^[6]。可以推测,影响株高的基因位点应该是很多的,而且以复杂的遗传机制表达,多以数量性状的形式表现。

水稻株高的遗传非常复杂,涉及到诸多的主效和微效基因(位点),以及广泛的基因间互作。根据 Gramene数据库(<http://www.gramene.org/q1>)公布资料,广泛分布在 12个染色体上近 1 000个株高 QTL得以检测,各研究因材料和方法等因素的差异,得出的结果不尽相同^[7-9]。

株高是受质量 数量基因共同控制,而且以数量基因为主^[10-11]。人们从质量遗传的角度成功利用了水稻半矮秆基因 *sd1* 改良水稻株型,提高了产量^[12]。此后,研究并利用控制水稻株高的数量基因

改良水稻株型变得越来越重要。1991年, Bollich^[13] 登记了一个半矮秆的水稻品种 Maybelle 该品种不具有任何已知的矮秆或半矮秆基因,提供了在生产上应用水稻株高的数量基因的实例。

质量基因和数量基因没有本质的区别,质量基因是数量基因的一个极端情况^[14]。很多学者检测了广泛分布于水稻基因组上水稻株高的 QTL^[11,14-16], Huang等^[11]发现 13个矮秆和半矮秆基因与他所检测的主效 QTL有很大的关系,并在遗传上表现出了在不同定位群体和试验环境的稳定性和特异性。

恢复系株高与杂交组合株高关系密切。本研究利用生产上大面积应用的粳型恢复系蜀恢 527和明恢 86作轮回亲本,以 ZDZ57、辐恢 838和特青作为供体亲本,培育了 6个 BC₂F₃群体,通过田间产量性状的严格筛选,获得 BC₂F₃产量选择导入系。本研究利用合肥、海南两个试验点的结果,分群体检测了水稻株高的主效 QTL和位点间的上位互作,研究了因群体或组合而体现出主效 QTL和上位互作的稳定性和特异性,旨在通过两试验点多群体的株高主效 QTL和上位互作的研究,为水稻株型改良的分子设计育种和分子辅助选择的提供参考。

1 材料和方法

1.1 粳型恢复系产量选择导入群体的构建

以优良粳型恢复系蜀恢 527和明恢 86为轮回亲本,各自以 ZDZ57、辐恢 838和特青作为供体亲本,进行一轮杂交、两轮回交和一轮自交。2006年正季 BC₂F₃种植于合肥西郊试验田,选择产量性状优于轮回亲本的单株。当选单株 2006年冬季在海南繁种,2007年春从产量性状优于轮回亲本的优良株系里选择优良代表性单株,获得产量选择导入群体。各群体的当选株系数见表 1。

表 1 恢复系导入群体信息
Tab 1 The information of introgressed lines of yield selection

轮回亲本 Recurrent parents	供体亲本 Donors	群体简称 Abbrev. of group	当选株系数 No. of selected lines	多态性标记数 Mark. number	基因组覆盖 Full length marks cover	相邻标记间距 Average neighbouring marks distance
蜀恢 527 Shuhui 527	ZDZ57	蜀 ZDZ	51	65	1 151.0	25.4
	辐恢 838	蜀辐	39	69	1 627.8	23.0
	特青	蜀特	55	73	1 482.8	21.1
明恢 86 Minghui 86	ZDZ57	明 ZDZ	50	75	1 502.9	21.2
	辐恢 838	明辐	46	68	1 661.3	26.3
	特青	明特	26	60	1 353.2	24.7

1.2 DNA的提取和 SSR基因型分析

取 BC₂F₃单株收获的种子水培至三叶期,采集新鲜叶片提取 DNA。DNA的提取和 SSR标记的多态性筛选方法与钱益亮等^[17]相同。表 1的 SSR标记多态性筛选结果剔除了带型不清楚或差异不明显

以及在相近区域的冗余标记(间距小于 5 cM)。利用筛选的有效 SSR标记对 6个群体分别进行了基因型分析。

1.3 田间试验和数据采集

选择导入系性状考察在两个环境下进行,田间

管理和病虫害防治参照当地生产习惯进行。收获之前在田间量取株高,取 5株平均值。① 2007年正季合肥西郊安徽省农业科学院水稻所试验基地。5月 10日播种,6月 7日移栽,3次重复。每株系种 2行,系内行距 16.7 cm株间行距相距 33.3 cm行内株距 16.7 cm单本栽插。② 2007年冬季至 2008年春季海南三亚南滨农场中国农业科学院作物科学研究所海南试验站。12月 20日播种,1月 20日移栽,3次重复。每株系种 2行,系内行距 16.7 cm株间行距相距 33.3 cm行内株距 16.7 cm单本栽插。

1.4 数据分析

利用 SAS PROC GIM对两地点各群体的表型值进行性状标记间的单双向向方差分析,检测株高的主效 QTL和上位互作位点。

对 $P<0.01$ 的检测结果着重分析:①当单个群体的 1个主效 QTL与 2个或多个标记连锁时,取 F值最高处作为 QTL的可能位置^[9],用作图软件 Mapchar2.0绘制 QTL的染色体分布图。②当检测到的上位互作对 2位点连锁时,将不列入分析,检测到的不同的上位互作对之间有连锁标记时,认为是同一个上位互作,取 F值最高处作为上位互作的最可能结果。③上位互作图是按照上位互作的检测结果,通过实线将上位互作 2位点连起来,在通过虚线将图中的连锁位点连起来,在图中逐步剔除仅一次参与互作或连锁的位点。④不同群体间的不同的上位互作对参与互作的位点相同或者连锁时,认为是上位互作的相同或相似表达,并列举出来,认为与主效 QTL相连锁的位点参与的上位互作与主效 QTL关系密切,并将相同或相似表达的上位互作和与主效 QTL关系密切的上位互作位点列举出来。

2 结果与分析

2.1 轮回亲本和导入群体的株高表现

表 2 轮回亲本及导入群体在 2个试点的株高表现

Tab 2 Plant height of recurrent parents and their introgressed populations in 2 locations

年份—地点 Year—Location	群体 Population	轮回亲本 Recurrent parent	群体表现				
			均值 ±标准差 Mean±SD	极差 Range	变异系数 CV/%	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness
2007—合肥 2007—Hefei	蜀 ZDZ	110.80±1.90	115.48±3.65	20.6	3.16	-0.14	-0.45
	蜀 辐	109.87±2.31	117.95±6.66	25.3	5.65	0.57	-0.59
	蜀 特	109.27±2.39	112.65±5.31	22.6	4.71	0.49	-0.14
	明 ZDZ	117.91±2.67	122.78±4.48	18.8	3.65	-0.28	-0.47
	明 辐	120.26±3.10	121.70±4.51	17.2	3.71	-0.20	-0.56
2008—海南 2008—Hainan	明 特	120.56±3.24	121.59±4.71	19.7	3.87	0.18	-0.11
	蜀 ZDZ	103.87±2.71	104.81±3.25	13.6	3.10	0.35	-0.56
	蜀 辐	104.04±1.90	104.75±2.24	10.1	2.14	-0.64	0.65
	蜀 特	104.91±2.30	105.64±3.29	14.5	3.12	0.35	0.04
	明 ZDZ	112.26±3.80	115.23±3.40	19.6	2.95	-0.24	1.11
	明 辐	114.03±2.39	112.39±4.44	19.0	3.95	-0.05	-0.21
	明 特	114.43±2.95	114.22±4.97	18.9	4.35	-0.72	-0.12

表 2列出了轮回亲本和导入群体的株高表现。

2007年合肥,轮回亲本蜀恢 527的株高平均为 109.98 cm群体蜀 ZDZ平均为 115.48 cm群体蜀 辐平均为 117.95 cm群体蜀 特平均为 112.65 cm,轮回亲本明恢 86的株高平均为 119.58 cm群体明 ZDZ平均为 122.78 cm群体明 辐为平均 121.70 cm明 特平均为 121.59 cm。2008年海南,轮回亲本和导入群体的株高平均值都在不同程度上降低,轮回亲本蜀恢 527的株高平均为 104.27 cm群体蜀恢 527 / ZDZ57平均为 104.81 cm群体蜀 辐平均为 104.75 cm群体蜀 特平均为 105.64 cm,轮回亲本明恢 86的的株高为 113.57 cm群体明 特平均为 115.23 cm群体明 辐平均为 112.39 cm群体明 特平均为 114.22 cm。

明恢 86及其群体比蜀恢 527及相应群体株高多出 10 cm左右。偏峰度分析表明,2007年合肥和 2008年海南各群体株高基本符合正态分布。各群体的株高极差为 10.1~22.6 cm,未见过高或过低的株高数值。

2.2 株高主效 QTL

表 3和图 1列出了在 2个试点总共检测到了在 0.01显著水平上 13个水稻株高的主效 QTL。

可知,广泛分布于第 1 3 5 6 7 8 10条染色体。其中第 3 5染色体各检测到 3个 QTL,第 6 7染色体各有 2个 QTL,第 1 8 10染色体各 1个 QTL。其中合肥点鉴定到 6个主效 QTL,海南试验点鉴定到 7个 QTL。蜀 ZDZ在合肥和海南分别检测到 1个和 2个主效 QTL,蜀 辐在合肥和海南分别检测到 2个和 1个主效 QTL,蜀 特在合肥和海南各检测到 1个主效 QTL,明 ZDZ在合肥和海南分别检测到 1个和 2个主效 QTL,明 辐在合肥和海南分别检测到 1个和 2个主效 QTL,明 特在 2个试验点都没有检测到主效 QTL。

表 3 6 个导入群体在 2 个试验点的株高主效 QTL

Tab 3 Mapping of main effect QTLs underlying plant height in introgressed populations in 2 locations

年份 Year	地点 Location	群体 Population	标记 Marker	QTL	染色体 Chrom	位置 Distance	F 值 F value	加性效应 Additive	显性效应 Dominant	显性度 D/A	贡献率 / % Contribution
2007	合肥	蜀 ZDZ	RM4584	qPH7-1	7	2.2	8.94	2.02			27.56
2007	合肥	蜀辐	RM331	qPH8-1	8	69.0	10.55	3.55			22.67
		蜀辐	RM520	qPH3-3	3	191.6	7.06	3.88	2.03	0.52	28.74
		蜀特	RM186	qPH3-2	3	168.2	5.65	1.10	6.79	6.19	26.09
		明 ZDZ	RM5957	qPH6-2	6	90.5	8.53	2.26			15.36
		明辐	RM579	qPH1-1	1	61.3	7.01	2.89	-12.13	-4.20	22.99
2008	海南	蜀 ZDZ	RM3	qPH6-1	6	74.3	5.81	1.66	2.29	1.38	22.09
2008	海南	蜀 ZDZ	RM4584	qPH7-1	7	2.2	5.33	1.29	3.69	2.87	18.49
		蜀辐	RM334	qPH5-3	5	141.8	5.51	-2.37	1.03	0.44	23.94
		蜀特	RM289	qPH5-2	5	56.7	7.53	2.41	-7.92	-3.29	32.01
		明 ZDZ	RM1108	qPH10-1	10	55.3	11.98	-5.34			21.03
		明 ZDZ	RM122	qPH5-1	5	0	9.49	-1.71			16.50
		明辐	RM6959	qPH3-1	3	65.4	8.11	-3.35	-0.97	-0.29	27.86

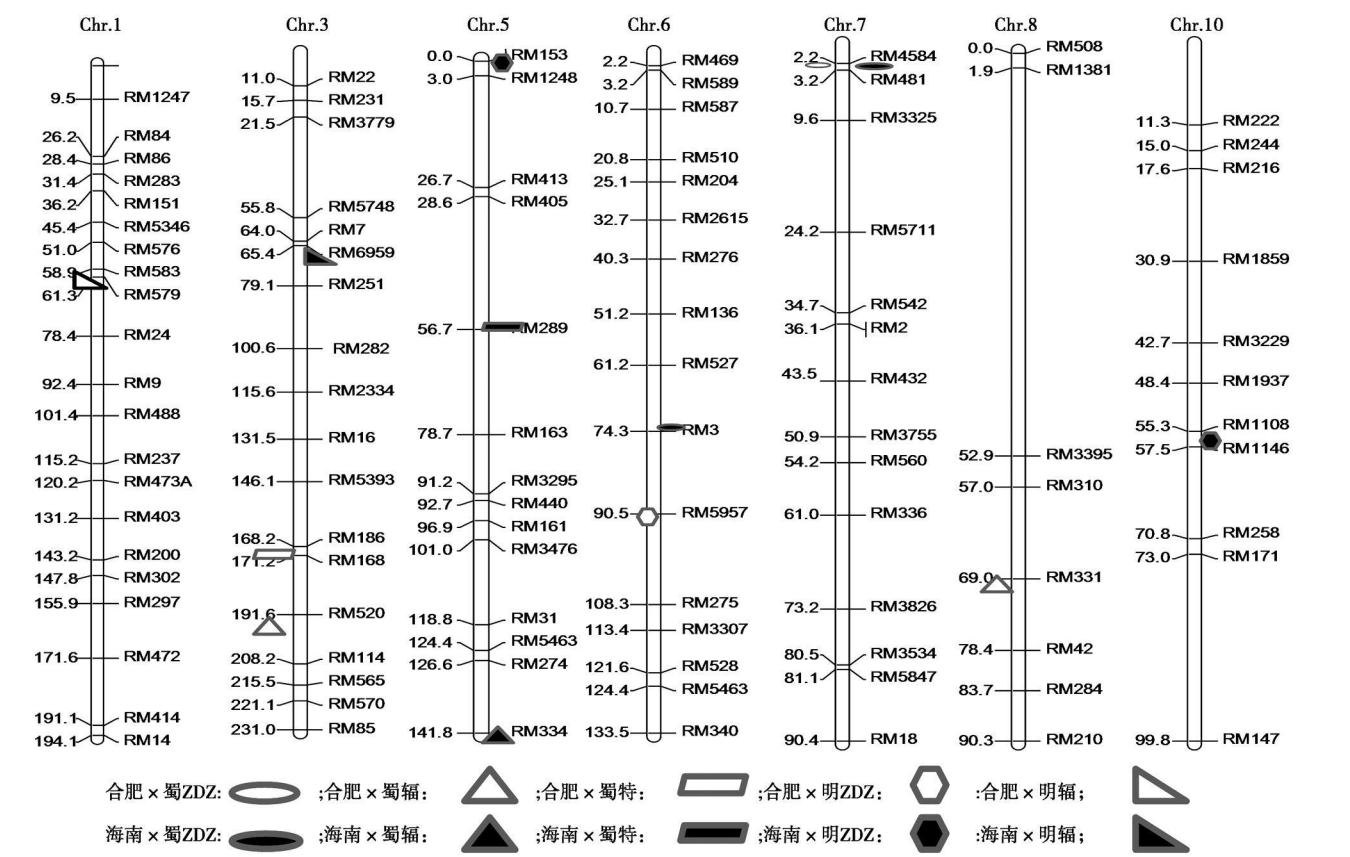


图 1 6 个选择导入群体在 2 个试验点的株高主效 QTL

Fig 1 Main effect QTLs of plant height detected of 6 introgression populations in the 2 locations

蜀 ZDZ 在合肥和海南重复检测到了位于第 7 染色体的株高主效 qPH7-1, 合肥试验点群体蜀特检测到位于 RM186 的 qPH3-2 和群体蜀辐检测到位于 RM520 的 qPH3-3 紧密连锁, 海南试验点的蜀特检测到位于 RM289 的 qPH5-1 和群体蜀辐检测到位于 RM334 的 qPH5-2 紧密连锁, 海南试验点群体蜀 ZDZ 检测到位于 RM3 的 qPH6-1 和合肥试验点群体明 ZDZ 检测到位于 RM5957 的 qPH6-2 紧密连锁, 紧密连锁的很大可能是同一个 QTL。

合肥试验点, 检测的主效 QTL 贡献率介于

15.4% ~ 28.7%, 加性效应变化于 1.10 ~ 3.88 σ^2 , 海南试验点, 检测的主效 QTL 贡献率介于 16.5% ~ 32.0%, 加性效应变化为 -5.34 ~ 2.41 σ^2 。

2.3 株高位点间的上位性互作

表 4 列出了 0.01 显著水平的上位互作的检测结果, 2007 年合肥试验点共检测出了 63 对上位互作对, 2008 年海南试验点共检测出了 82 对的上位互作对, 两点共得到 145 对上位互作对, 平均每检测群体有 12.1 对; 有 166 个位点参与了株高上位互作对, 广泛分布在水稻的 12 条染色体上, 平均每检测群体或每

染色体参与互作上位的位点数为 13.8 个。各群体的上位效应的最大贡献率为 30.11%~64.35%，最小贡献率为 14.24%~39.58%；共有 54 对 AA 上位效应的是正值和 61 对 AA 上位效应的是负值，其中最高 AA 上位效应值分别为 1.78%~11.13%，最低 AA 上位效应值为-8.76%~4.31%。

表 4 0.01 显著水平的株高位点互作对的情况

Table 4 Information of the epistasis pairs of plant height significant at 0.01 level										
年份—地点 Year location	群体 Popula	上位对数 Numbers of EP	参与上 位点位数 Mark number in EP	最大贡 献率 The biggest contribution	最小贡 献率 The smallest contribution	正效应的 AA 互作对数 Number of positive epistasis	负效应的 AA 互作对数 Number of negative epistasis	最高 AA 互作效应 U most AA epistatic effect	最低 AA 互作效应 U demost AA epistatic effect	
2007—合肥 2007—Hefei	蜀 ZDZ	3	4	37.25	20.73	2	0	6.27	0.22	
	蜀辐	3	5	51.87	28.28	2	0	7.08	4.31	
	蜀特	36	33	56.81	21.26	15	16	11.13	-7.21	
	明 ZDZ	4	7	32.47	17.13	2	1	5.53	-3.22	
	明辐	14	16	31.67	18.86	10	4	7.85	-8.76	
	明特	3	5	64.35	39.58	3	0	5.55	0.54	
	合计	63	70			34	21			
2008—海南 2008—Hainan	蜀 ZDZ	8	11	30.11	14.74	1	4	5.48	-4.68	
	蜀辐	4	6	47.23	25.95	1	3	1.78	-6.80	
	蜀特	27	28	48.16	23.80	9	6	8.60	-3.74	
	明 ZDZ	21	24	43.61	17.61	5	12	9.45	-7.90	
	明辐	15	16	41.57	19.98	3	10	8.28	-7.44	
	明特	7	11	56.36	31.68	1	5	4.46	-4.55	
	合计	82	96			20	40			

表 5 在 2 个试验点或群体里检测到的相同或者相似的水稻株高上位互作对

Table 5 Same dgenic interactions or alike for plant height of rice that are simultaneously detected at P<0.01 in 2 locations or populations by two-way analysis of variance based on marker genotypes													
试验点×群体 Location× population	上位互作对 1						试验点×群体 Location× population	上位互作对 2					
	位点 1 Locus ₁			位点 2 Locus ₂				位点 1 Locus ₁			位点 2 Locus ₂		
	Chro	Distance	Mark	Chro	Distance	Mark		Chro	Distance	Mark	Chro	Distance	Mark
合肥×蜀特	1	155.9	RM297	5	78.7	RM163	海南×蜀特	1	155.9	RM297	5	78.7	RM163
合肥×蜀特	2	6.9	RM110	3	168.2	RM186	海南×蜀特	2	6.9	RM110	3	208.2	RM114
合肥×蜀特	2	6.9	RM110	9	47.7	RM566	海南×蜀特	2	6.9	RM110	9	47.7	RM566
合肥×蜀特	2	186.4	RM208	5	78.7	RM163	海南×蜀特	2	186.4	RM208	5	78.7	RM163
合肥×蜀特	3	100.6	RM554	5	78.7	RM163	海南×蜀特	3	100.6	RM554	5	78.7	RM163
合肥×蜀特	3	100.6	RM554	11	50.6	RM479	海南×蜀特	3	100.6	RM554	11	50.6	RM479
合肥×蜀特	3	208.2	RM114	5	78.7	RM163	海南×蜀特	3	208.2	RM114	5	78.7	RM163
合肥×蜀特	5	78.7	RM163	11	85.7	RM187	海南×蜀特	5	78.7	RM163	11	85.7	RM187
合肥×蜀特	6	113.4	RM3307	11	50.6	RM479	海南×蜀特	6	113.4	RM3307	11	79.1	RM5349
合肥×蜀特	8	57.0	RM310	11	50.6	RM479	海南×蜀特	8	57.0	RM310	11	79.1	RM5349
合肥×蜀特	3	131.5	RM16	7	36.1	RM500	海南×蜀特	3	168.2	RM186	7	36.1	RM500
合肥×蜀特	11	50.6	RM479	12	3.2	RM20A	海南×蜀特	11	79.1	RM5349	12	3.2	RM20A
合肥×蜀特	5	78.7	RM163	9	66.1	RM257	海南×蜀特	5	78.7	RM163	9	47.7	RM566
合肥×明 ZDZ	2	6.9	RM110	6	32.7	RM2615	海南×明 ZDZ	2	6.9	RM110	6	32.7	RM2615
合肥×明特	1	101.4	RM488	11	10.3	RM1812	海南×明特	1	101.4	RM488	11	10.3	RM1812
合肥×明特	1	131.2	RM403	6	113.4	RM3307	海南×明特	1	131.2	RM403	6	133.5	RM540
合肥×蜀辐	1	45.4	RM5346	7	54.2	RM560	海南×明辐	1	61.3	RM579	7	73.2	RM3826
合肥×蜀特	5	56.7	RM289	7	3.2	RM481	海南×明 ZDZ	5	56.7	RM289	7	43.5	RM432
合肥×蜀特	2	58.4	RM452	11	50.6	RM479	海南×明特	2	66.0	RM324	11	50.6	RM479
海南×蜀辐	5	56.7	RM289	8	69.0	RM331	海南×蜀特	5	78.7	RM163	8	90.3	RM210
海南×明 ZDZ	1	78.4	RM24	2	195.7	RM535	海南×蜀辐	1	45.4	RM5346	2	196.8	RM138
海南×明 ZDZ	7	43.5	RM432	12	49.3	RM6973	海南×明辐	7	34.7	RM542	12	59.8	RM511

在合肥试验点, 群体蜀 ZDZ、蜀辐、明 ZDZ 和明特检测到的 0.01 显著水平的上位互作对数较少, 分别为 3、3、4、3 对, 参与位点数分别为 4、5、7、3 个; 群体蜀特和明辐检测到的 0.01 显著水平的上位互作对数较多, 分别为 36 和 14 对, 参与位点数分别为 33 和 16 个。在海南试验点, 群体蜀 ZDZ、蜀辐和明特检测到的 0.01 显著水平的上位互作对数较少, 分

别为 8、4、7 对, 参与位点数分别为 11、6、11 个; 群体蜀特、明 ZDZ 和明辐检测到的 0.01 显著水平的上位互作对数较多, 分别为 27、21、15 对, 参与位点数分别为 28、24、15 个。合肥试验点检测到的上位互作的 AA 效应有 34 个为正、21 个为负值, 海南试验点的上位互作的 AA 效应有 20 个为正、40 个为负值。

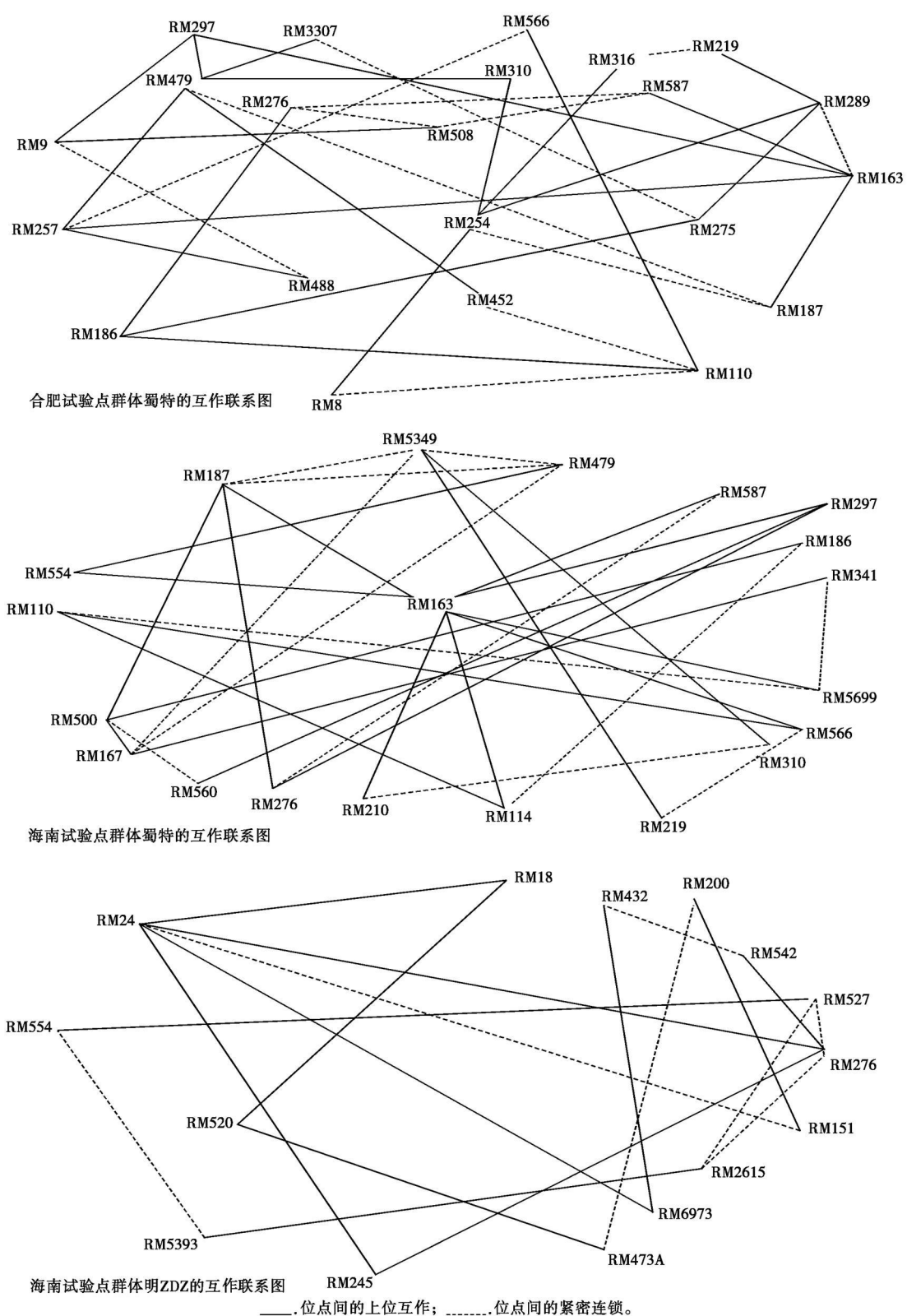


图 2 部分群体 0.01 显著水平部分位点间上位互作联系和位点间的遗传连锁

Fig 2 Map of part of plant height epistasis pairs at 0.01 significance level and mark pairs of genetic linkage

通过对 0.01 显著水平上位互作的比对, 总共有 22 对 4 上位互作为不同的试验点 × 群体里以同样或者相似的方式出现, 也就是检测到的 44 对上位互作, 占本研究所检测到的上位互作对的 30.3%, 没有发现在 3 个以上试验点 × 群体相同或类似表达的

上位互作, 表明水稻株高的上位互作的表达上具有一定遗传稳定性的和群体和环境的特异性。表 5 成对列出了在 2 个检测群体中相同或类似表达的具有 0.01 显著水平的株高上位互作对, 可以看出, 有 16 对上位互作在同群体的合肥和海南 2 试验点同能检

测到, 其中群体蜀特同有 13对、明 ZDZ同有 1对和明特同有 2对; 有 3对上位互作在合肥和海南 2试验点的不同的群体中检测到, 其中合肥蜀辐和海南明辐同有 1对、合肥蜀特和海南明恢 527/ZDZ057同有 1对、合肥蜀特和海南明恢 527特青同有 1对; 有 3对上位互作在海南试验点的 2个群体中检测到, 蜀辐和蜀特同有 1对、明 ZDZ和蜀辐同有 1对、明 ZDZ和明辐同有 1对; 合肥试验点没有检测到同有上位互作对的 2个不同群体。

位点间的上位互作并非独立作用, 位点通过参与多个上位互作的, 将不同的上位互作联系起来, 上位互作也将不同的位点联系起来, 图 2画出了部分定位群体 0.01显著水平的上位联系图, 由此图可以看出, 很多位点因为上位互作和遗传连锁紧密地联系起来, 构成一个遗传的网络, 协同控制着水稻株高地表达。

由图 2知, 群体蜀特合肥试验点的上位联系图囊括了 21个位点参与的 20对上位互作和 11对位点间的遗传连锁, 占 0.01显著水平的上位互作参与位点数的 63.6%和互作对数的 55.6%; 群体蜀特海南试验点的上位联系图囊括了 20个位点参与的 20对上位互作和 10对位点间的遗传连锁, 占 0.01显

著水平的上位互作参与位点数的 71.4%和互作对数的 74.1%; 群体明 ZDZ海南试验点的上位联系图囊括了 15个位点参与的 12对上位互作和 8对位点间的遗传连锁, 占 0.01显著水平的上位互作参与位点数的 62.5%和互作对数的 57.1%。从图 2还可以看出, 位点参与多个上位互作的情况很普遍, 有些位点在网络里参与的上位互作特别多, 成为协同互作的“热”位点: 例如群体蜀特中位于第 5染色体的 78.7 cM处的位点 RM163在合肥试验点的互作联系图中直接参与了 5对上位互作加上与之连锁的位点 RM189参与的 3对上位互作共 8对, 在海南试验点的互作联系图中该位点直接参与了 8对上位互作, 群体明 ZDZ中位于第 1染色体 78 cM处的 RM24直接参与了 4对上位互作加上与之相连锁的位点 RM151参与的 1对上位互作共 5对上位互作, 这些“热”位点在株高遗传中起了重要的作用。

2.4 株高主效 QTL和上位互作的关系

将检测到主效 QTL和上位互作位点进行比对, 表 6将结果列出。可知, 11次被检测出的共 10个主效 QTL与总共 98次上位互作位点相同或者紧密连锁, 占 QTL检测出的总次数的 84.6%和参与上位互作位点次数的 33.8%。

表 6 与水稻株高主效 QTL紧密连锁的参与上位互作位点情况一览表

Tab. 6 Informations of marks tightly linked to main effect QTLs of rice plant height

主效 QTL Main QTL	试验点×群体 Location× population	总次数 Times in total	与主效 QTL相连锁位点参与的上位互作次数 Times of mark linked to main QTL involving in epistasis pair	
			试验点×群体 次数 Location× population time	
qPH1-1	合肥×明辐	19	合肥×蜀 ZDZ 2 合肥×蜀辐, 1 合肥×明辐, 3 合肥×明特, 3 海南×蜀辐, 1 海南×蜀特, 1 海南×明 ZDZ 5 海南×明辐, 1 海南×明特, 2	
qPH3-1	海南×明辐	2	合肥×明辐, 2	
qPH3-2	合肥×蜀特	16	合肥×蜀辐, 1 合肥×蜀特, 5 海南×蜀 ZDZ 1 海南×蜀特, 3 海南×明 ZDZ 3	
qPH3-3	合肥×蜀辐		海南×明辐, 3	
qPH5-2	海南×蜀特	26	合肥×蜀特, 12 海南×蜀辐, 2 海南×蜀特, 11 海南×明 ZDZ 1	
qPH6-1	海南×蜀 ZDZ	12	合肥×蜀 ZDZ 1 合肥×蜀特, 2 合肥×明 ZDZ 1 合肥×明特, 1 海南×蜀 ZDZ 2 海南×蜀特, 1 海南×明 ZDZ 4	
qPH6-2	合肥×明 ZDZ			
qPH7-1	合肥×蜀 ZDZ 海南×蜀 ZDZ	11	合肥×蜀特, 2 合肥×明 ZDZ 1 海南×蜀特, 3 海南×明 ZDZ 1 海南×明辐, 4	
qPH8-1	合肥×蜀辐	6	合肥×蜀特, 2 合肥×明辐, 1 海南×蜀特, 2 海南×明特, 1	
qPH10-1	海南×明 ZDZ	6	合肥×蜀特, 1 海南×蜀 ZDZ 1 海南×蜀特, 1 海南×明 ZDZ 2 海南×明特, 1	

从海南试验点群体明辐检测到的位于第 1染色体 61.3 cM位点 RM579处的 qPH1-1, 6个群体共有 19个参与上位互作的位点与之紧密连锁, 其中群体明 ZDZ明辐、明特和蜀辐分别有 5 4 5 2个位点; 分别从合肥试验点群体蜀特和蜀辐检测到的位于第 3染色体 168.2 cM位点 RM186和 191.6 cM位点 RM520处的 qPH3-2和 qPH3-3紧密连锁, 5个群体共有 16个参与上位互作的位点与二者紧密连锁, 其中群体明恢蜀特、明 ZDZ和明辐分别有 8 3 3个位点; 从海南试验点群体明特检测到的位于第 5染色

体 56.7 cM位点 RM289处的 qPH5-2 3个群体共有 26个参与上位互作的位点与之紧密连锁, 其中群体蜀特分别有 23个位点; 分别从海南试验点群体蜀 ZDZ和合肥试验点群体明 ZDZ检测到的位于第 6染色体 74.3 cM位点 RM5957 处的 qPH6-1 和 90.5 cM处的 qPH6-2紧密连锁, 6个群体共有 19个参与上位互作的位点与之紧密连锁, 5个群体共有 12个参与上位互作的位点与二者紧密连锁, 其中群体明 ZDZ蜀 ZDZ和蜀特分别有 5 3 3个位点。另外, 图 2中在不同群体里参与较多上位互作的“热”

位点 RM163和 RM24分别与 qPH5-2和 qPH1-1紧密连锁。

以上分析表明, 大多数的主效 QTL和位点间上位互作效应关系密切。

3 讨论

本研究采用的群体是通过产量选择回交导入群体, 导入群体的株高分布皆符合正态分布, 可用单双向方差分析来检测株高的主效 QTL和位点间的上位互作, 又由于研究群体在构建过程中承受了选择压力, 不具备严格的随机性, 不可以采用复合区间作图法, 只能将与 QTL密切连锁的标记作为 QTL的大概位置, 不能够计算 QTL和标记之间的距离。

Zhuang等^[19]用同一个群体在 2个试验点 3个环境总共检测到了 44个主效 QTL, 有 17个主效 QTL在不同环境里重复检测到, 其中株高的研究结果在试验点之间差异较大; 李仕贵等^[20]研究了籼粳交的 DH群体在 5个环境共定位了 4个株高的主效 QTL, 每个 QTL都在 2个或者 3个环境上检测到, 然而没有 1个 QTL在所有的 5个环境里检测到; Li等^[21]研究了籼粳交的 DH群体在 13个环境的共检测到了 17个株高主效 QTL, sd1在所有的环境里较高表达, 其它 QTL不能在所有的环境里表达, 体现了株高主效 QTL表达上与环境互作效应。本研究所检测到了 16个(次)的水稻株高的主效 QTL, 仅 qPH1-1在合肥和海南 2个环境的群体蜀ZDZ中检测到, 还有合肥试验点的蜀特和蜀辐 2群体分别检测到紧密连锁的 qPH5-2和 qPH5-3, 其余的 11个主效 QTL在 1个群体的 1个环境中检测出, 体现了遗传的稳定性, 以及因群体和背景不同的遗传特异性。群体明辐在合肥试验点检测出的 qPH1-1与 sd1基因紧密连锁^[11], 表明该群体在该环境该基因的表达有差异。

Li等^[21]研究了株高上位互作与环境的关系, 发现参与 5对上位互作的 10个上位 QTL, 多数上位 QTL在不同的试验环境中检测到, 并不是所有的上位 QTL都能在所有的试验环境中检测到, 同时表现出遗传稳定性和环境特异性。本研究总共检测到的 154对上位互作, 其中 30.3%的上位互作具有另 1个相同或相似表达的上位互作, 上位互作也体现了遗传的稳定性 and 特异性。

Yu等^[8]研究了珍汕 97明恢 63的 $F_{2,3}$ 群体 2年种植的株高表现, 总共检测了 7个主效 QTL的同时, 分别在 2年度检测到 101和 257对上位互作, 上位互作表现了比主效 QTL更为重要的作用。本研

究检测到的广泛分布在 12条染色体上总共 166个位点参与的 154对上位互作, 贡献率为 14.24% ~ 64.35%, 上位双位点的纯合替代后的株高变幅为 -8.76 ~ 11.13, 相比于单位点的主效 QTL的检测结果, 具有更大的遗传贡献率、更高的效应值和更为广泛的位点分布, 体现了更为重要的作用。图 2的上位互作联系图上可知, 很大部分参与上位互作的位点通过互作和连锁相互联系起来, 构成了遗传上位点协同作用于株高形成的网络。水稻株高是一个非常复杂的性状, 涉及到茎秆建成和激素调节等多方面的因素, 与株高的生长发育和代谢方面有关的基因, 都有可能鉴定到主效 QTL或者上位互作, 参与到这个网络里。由于目前缺乏检测三位点或者更高级别上位互作的有效模型, 不能直接展现出多基因复杂作用, 本研究检测到的双位点上上位互作分布广泛、情形复杂、联系紧密, 多基因复杂上位协同互作的情况应该是真实存在的。

通过主效 QTL和上位互作位点的总体比对, 绝大多数(84.6%)主效 QTL具有与之紧密连锁的上位互作位点, 也有很大部分的(33.8%)上位互作位点与主效 QTL连锁, 有些上位互作图上“热”的位点(RM163和 RM24)与一些主效 QTL紧密连锁, 由此可知, 主效 QTL与上位互作关系密切, 大多数主效 QTL是由于该位点参与的上位互作的效应使得该位点的主效特征凸显出来。

两次“绿色革命”都伴随着水稻株型尤其是株高的改良, 大幅度地提高了水稻产量, 进一步提高水稻产量, 株高必须有所调整。徐学等^[22]发现在同一遗传背景条件下, 株高和单株生产力之间极显著正相关。袁隆平^[4]提出在不倒伏的前提下, 适当增加株高, 为水稻高产奠定生物学基础。本研究中主效 QTL或上位互作的双位点纯合替代后, 株高的变化值达到 ± 10 cm, 说明目前水稻株高还具有很大的调整空间。现阶段, 在不降低水稻抗倒伏和抗耐病性能的情况下, 在合适的生育期条件下, 谨慎提升水稻株高, 是增加水稻单产的有效途径。

本研究针对的是籼型水稻恢复系, 至于水稻恢复系配组成杂交稻之后株高的遗传表现, 还需要进一步研究。

参考文献:

- [1] Ken, J, Kiyomi Q, Takayuki K. Identification of a new gene controlling plant height in rice using the candidate gene strategy [J]. *Plant* 2004 218: 388—395.
- [2] 高奋明, 姜 勇, 孔德伟, 等. 水稻株高的遗传控制及其在育种上的应用 [J]. *分子植物育种*, 2005 3: 87—93.

- [3] 王 歆, 于恒秀, 唐 丁, 等. 一个显性矮秆水稻突变体的获得及其遗传分析[J]. 中国农业科学, 2008 41 (12): 3959—3966
- [4] 袁隆平. 选育水稻亚种间杂交组合的策略[J]. 杂交水稻, 1996 11 (2): 1—3
- [5] Wang Y H, Li J. Genes controlling plant architecture[J]. Current Opinion in Biotechnology 2006 17: 1—7.
- [6] Sasaki A, Ashikari M, Ueguchi-Tanaka M, et al. A mutant gibberellin synthesis gene in rice[J]. Nature, 2002 416: 701—702
- [7] 张志勇, 黄育民, 张 凯, 等. 水稻株高 QTL 定位及精确性分析[J]. 厦门大学学报: 自然科学版, 2008 47 (1): 116—121.
- [8] 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
- [9] Cao G, Zhu J, He C, et al. Impact of epistasis and QTL environment interaction on the developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl 2004 103 153—160
- [10] Wang Y H, Li J Y. Plant architecture of rice (*Oryza sativa*) [J]. Plant Molecular Biology 2005 59 75—84
- [11] Huang N, Courtois B, Khush G S, et al. Association of quantitative trait loci for plant height with major dwarfing genes in rice[J]. Heredity 1996 77 130—137.
- [12] Monna L, Kitazawa N, Yoshino R, et al. Positional cloning of rice semi-dwarfing gene *sd1*: rice "green revolution gene" encodes a mutant enzyme involved in gibberellin synthesis[J]. DNA Research 2002 9 11—17.
- [13] Bollich C N, Webb B D, Marchetti M A, et al. Registration of 'Maybelle' rice[J]. Crop Sci 1991 31 1090
- [14] Lin Y R, Schertz K F, Paterson A H, et al. 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.
- [15] Li Z K, Pinson S R M, Samsel J W, et al. Identification of quantitative trait loci (QTLs) for heading date and plant height in cultivated rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet 1995 91 374—381.
- [16] Lin H X, Zhuang J, Qian H, et al. Mapping QTLs for plant height and its components by molecular markers in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Acta Agron Sinica 1996 22 257—263
- [17] 钱益亮, 王 辉, 陈满元, 等. 利用 BC_2F_3 产量选择导入系检测水稻耐盐 QTL [J]. 分子植物育种, 2009 6 (2): 233—241.
- [18] Xu J L, Lafitte H R, Gao Y M, et al. QTLs for drought avoidance and tolerance identified in a set of random introgression lines of rice[J]. Theor Appl Genet 2005 111 1642—1650
- [19] Zhuang J Y, Lin H X, Lu J, et al. Analysis of QTLs environment interaction for yield components and plant height in rice[J]. Theor Appl Genet 1997 95 799—808
- [20] 李仕贵, 马玉清, 何 平, 等. 不同环境条件下水稻生育期和株高的 QTL 分析[J]. 作物学报, 2002 28 (4): 546—550
- [21] Li Z K, Yu S B, Lafitte H R, et al. QTL \times environment interactions in rice. I. Heading date and plant height [J]. Theor Appl Genet 2003 108 141—153
- [22] 徐 学, 刘斌美, 章忠贵, 等. 水稻植株高矮突变系材料的株高性状与产量等相关性分析[J]. 原子核物理评论, 2008 25 (2): 171—175