

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2008.01869

控制水稻品种 *Koshihikari* 抽穗期的数量性状位点

张永生¹ 江玲¹ 刘喜¹ 陈亮明¹ 刘世家¹ 翟虎渠³ 万建民^{1,2,*}

(¹ 南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室 / 江苏省植物基因工程技术研究中心, 江苏南京 210095; ² 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081; ³ 中国农业科学院, 北京 100081)

摘要: 利用 *Koshihikari* × *Kasalath* BILs 群体及相应的 *Kasalath/Koshihikari* CSSLs 群体, 在江苏南京和海南陵水两个环境下对抽穗期的 QTL 定位分析。结果表明, 在两地重复检测到 3 个 QTL, 分别位于第 3、6 和 8 染色体上; 在 *qHd-3* 和 *qHd-8* 位点, 来自 *Koshihikari* 等位基因能够提早抽穗, 在 *qHd-6* 位点, 来自 *Koshihikari* 等位基因能够延迟抽穗; 第 3 染色体 *qHd-3* 和第 7 染色体非加性 QTL 之间存在上位性互作, 通过重组自交系和置换系相互验证发现, *qHd-3* 所在的标记区间与 W008 的 *Kasalath* 插入片段位置大体一致, *qHd-8* 所在的标记区间与 W023、W024 的 *Kasalath* 插入片段相吻合, *qHd-7-1* 所在的标记区间位于 W20 的 *Kasalath* 片段之内, 表明确实存在这 3 个位点。同时还对 *Koshihikari* × 桂朝 2 号 RILs 抽穗期的 QTL 定位分析, 在江苏南京和海南陵水分别检测到 3 个加性抽穗期 QTL, 1 对非加性抽穗期 QTL 存在互作。

关键词: 水稻; 抽穗期; QTL; 定位; 互作

Quantitative Trait Loci for Rice Heading Time in *Koshihikari*

ZHANG Yong-Sheng¹, JIANG Ling¹, LIU Xi¹, CHEN Liang-Ming¹, LIU Shi-Jia¹, ZHAI Hu-Qu², and WAN Jian-Min^{1,2,*}

(¹ State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement / Jiangsu Plant Gene Engineering Research Center, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, Jiangsu; ² Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081; ³ Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: In order to verify the quantitative trait loci for rice heading time in *Koshihikari*, QTL mapping of heading time was studied using both *Koshihikari/Kasalath* BILs population and *Kasalath/Koshihikari* CSSLs population in Nanjing, Jiangsu province and Lingshui, Hainan province. The results indicated that three QTL of heading time were detected, which were located on chromosomes 3, 6, and 8, respectively. At *qHd-3* and *qHd-8* loci, the allele from *Koshihikari* can promote heading time for rice, but at *qHd-6-1* loci, the allele from *Koshihikari* could delay heading time for rice. Epistatic interaction was detected between *qHd-3* and the QTL located on chromosome 7. Comparing BILs with CSSLs linkage maps, we found that the marker regions of *qHd-3*, *qHd-8*, and *qHd-7-1* coincided with *Kasalath* segment in W008, W023 and W024, W020, respectively. Meanwhile, QTL mapping of heading time were studied using *Koshihikari/Guichao 2* RILs population, three additive QTL were detected and epistatic interaction was detected between two unadditive QTL of heading time.

Keywords: Rice (*Oryza sativa* L.); Heading date; QTL; Gene mapping; Epistatic interaction

抽穗期是决定水稻品种地区与季节适应性的重要农艺性状。迄今, 不同研究者利用 20 个不同的遗传群体共定位了 618 个水稻抽穗期相关的数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL) ([http://www.](http://www.gramene.org/qtl/index.html)

[gramene.org/qtl/index.html](http://www.gramene.org/qtl/index.html)), 分布于 12 条染色体上, 其中第 3、7 染色体上定位的 QTL 较多, 而第 10 染色体上的较少。大多数研究者只用一个遗传群体在某一环境条件下进行抽穗期 QTL 检测, 且不同遗传群

基金项目: 国家自然科学基金项目(30571142); 国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2006AA100101); 国家科技支撑计划项目(2006BAD01A01); 江苏省高技术招标项目(BG2006301); 高等学校学科创新引智计划(B08025)

作者简介: 张永生(1977-), 男, 山东日照人, 博士研究生。

* 通讯作者(Corresponding author): 万建民。E-mail: wanjm@njau.edu.cn; Tel & Fax : 025-84396516

Received(收稿日期): 2008-04-21; Accepted(接受日期): 2008-06-15.

体在不同的环境下检测到的 QTL 存在较大的差异^[1-2], 即使同一群体在不同环境中的 QTL 也存在差异, 因而很难比较不同遗传背景和不同的环境中抽穗期 QTL 的遗传效应^[3-10]。

目前, Yano 等利用源于粳稻品种 Nipponbare 和籼稻品种 Kasalath 的群体对水稻抽穗期基因进行了较详细的定位研究^[9,11-17], 首先利用包含 186 个单株的 F₂ 群体定位了 5 个抽穗期 QTL(*Hd1~Hd5*)^[9,13], 共解释 84% 的变异; 随后用 BC₁F₅ 群体检测到另外 3 个 QTL(*Hd7*、*Hd8* 和 *Hd11*)^[17], 以及利用 BC₃F₂ 和 BC₄F₂ 高世代回交群体定位了其他 6 个抽穗期 QTL 位点^[8,14-15], 表明控制水稻抽穗期的遗传基础极为丰富。

Koshihikari 是著名的日本优质米品种, 为了解其在不同环境和不同遗传背景中控制抽穗期的 QTL, 更好地利用该优质基因资源, 本研究利用 Koshihikari × Kasalath 的回交重组自交系群体 (backcross inbred lines, BILs), 在两种环境下检测水稻抽穗期的 QTL, 并利用相应的染色体片段置换系 (chromosome segment substitution lines, CSSLs), 在相同的环境条件下, 验证 QTL 的遗传效应和表达稳定性, 同时利用含有共同亲本 Koshihikari 的另一个永久性群体, 即 Koshihikari × 桂朝 2 号重组自交系群体 (recombinant inbred lines, RILs), 在相同环境条件下进行抽穗期的 QTL 定位分析, 验证 QTL 在不同遗传背景下的表达稳定性, 为培育适宜熟期的优质水稻品种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

Koshihikari×Kasalath 的 BILs 群体由 182 个 BC₁F₁₀ 家系组成, 相应的以 Koshihikari 为背景, 以 Kasalath 为供体的染色体片段置换系由 40 个家系组成, 置换片段覆盖了全基因组。另 Koshihikari × 桂朝 2 号 RILs 群体由 184 个 F₁₀ 家系组成。

1.2 材料的种植和性状调查

1.2.1 长日照处理 于 2006 年正季在江苏省农业科学院(江苏南京, 32°N)实验农场。将 Koshihikari、Kasalath 和桂朝 2 号分别种植于 3 个小区, 3 套材料每个家系各种 2 行, 每行 10 株, 田间管理同大田生产。

1.2.2 短日照处理 于 2006 年冬季在海南省陵水县(海南陵水, 18.48°N)南京农业大学南繁基地种

植。方法同上。

1.2.3 抽穗期调查 抽穗期为从播种到见穗的天数。每个家系调查 10 株, 选取各行中间 5 株定点调查, 减少边际的影响。单株第一穗穗尖露出叶鞘 1 cm 记为该单株抽穗。记载单株的见穗日期, 在南京每 2 天调查一次, 在海南陵水每天调查一次。以 10 株抽穗期的平均数为每个家系抽穗期的表型值进行 QTL 分析。

1.3 数据分析

Koshihikari × Kasalath BILs 群体分子连锁图谱包含 162 个 RFLP 标记(<http://www.rgrc.dna.affrc.go.jp/jp/data/KK-BILS182-20030506.xls>), 其相应的 CSSLs 群体的图示基因型由 130 个 RFLP 标记绘出^[18]。Koshihikari × 桂朝 2 号 RILs 群体分子连锁图谱包含 172 个 SSR 标记^[19]。采用 QTLnetwork 软件^[20]混合线性模型对 BILs 群体和 RILs 群体抽穗期数据进行 QTL 分析。遵照 McCouch 等^[21]的原则命名 QTL。对置换系群体各家系与背景亲本抽穗期表型数据进行方差分析和 *t* 测验, 鉴定差异显著性, 如果某置换系在 $P \leq 0.001$ 水平, 与背景亲本存在差异, 则认为该置换系所带的置换片段含有一个控制抽穗期的 QTL。比较携有相互重叠置换片段的置换系的抽穗期, 确定含有抽穗期基因的染色体片段的分子标记区间。

2 结果与分析

2.1 Koshihikari × Kasalath BILs 群体抽穗期表现及 QTL 定位分析

在南京、海南两个地点亲本 Koshihikari 的抽穗期平均值分别为 77.9 d 和 79.8 d, Kasalath 的抽穗期平均值分别为 89.0 d 和 90.4 d, 与 Koshihikari 分别相差 11.1 d 和 10.6 d, 亲本之间的抽穗期差异显著。Koshihikari × Kasalath BILs 群体的抽穗期在南京和陵水分别为 71~131 d 和 73~113 d, 在两个地点均出现超亲分离现象, 两点的抽穗期表型数据均表现为连续分布, 符合数量性状的遗传特征。

QTL 定位分析表明, 在南京和陵水两地各检测到 4 个 QTL (表 1, 图 1), 分别可解释抽穗期表型变异的 67.67% 和 41.53%。其中 *qHd-3*、*qHd-6-1* 和 *qHd-8* 是在两地可重复检测到的 QTL, 位于第 3 染色体标记 R2856~R3226 之间的 *qHd-3* 在两地的效应值最大, 分别为 25.1% 和 15.4%, 其来自 Kasalath 的等位基因具有延迟抽穗的作用, 在两地延迟效应分

表 1 Koshihikari/Kasalath BILs 群体抽穗期数量性状基因座的染色体定位及统计特征

Table 1 Chromosome location and characteristics of QTL for rice heading time in the Koshihikari/Kasalath BILs population

地点 Location	基因座 Locus	染色体 Chr.	标记区间 ¹⁾ Interval ¹⁾	区间距离 Distance (cM)	贡献率 Variance (%)	P 值 P-value	加性效应 ²⁾ Additive ²⁾
江苏南京 Nanjing, Jiangsu	<i>qHd-1-1</i>	1	R1613-R1944 ^a	4.4	3.5	0.000012	2.71
	<i>qHd-3</i>	3	R2856-R3226 ^a	4.0	25.1	0.000000	-6.63
	<i>qHd-6-1</i>	6	S2539-R2123 ^a	4.4	15.3	0.000000	4.71
	<i>qHd-8</i>	8	S2285-R902 ^a	7.1	12.8	0.000000	-5.18
海南陵水 Lingshui, Hainan	<i>qHd-3</i>	3	R2856-R3226 ^a	4.0	15.4	0.000000	-5.38
	<i>qHd-6-1</i>	6	S2539-R2123 ^a	4.4	10.4	0.000000	4.45
	<i>qHd-7-1</i>	7	C261-C1057	6.7	6.6	0.000007	2.19
	<i>qHd-8</i>	8	S2285-R902 ^a	7.1	9.2	0.000000	-4.66

¹⁾ 带“a”的标记距离 QTL 最近。²⁾ 加性效应, 正值和负值示增效等位基因分别来自 Koshihikari 和 Kasalath。

¹⁾ The marker with “a” is the nearest one to the QTL. ²⁾ In additive effect, positive values mean the allele from Koshihikari and negative from Kasalath.

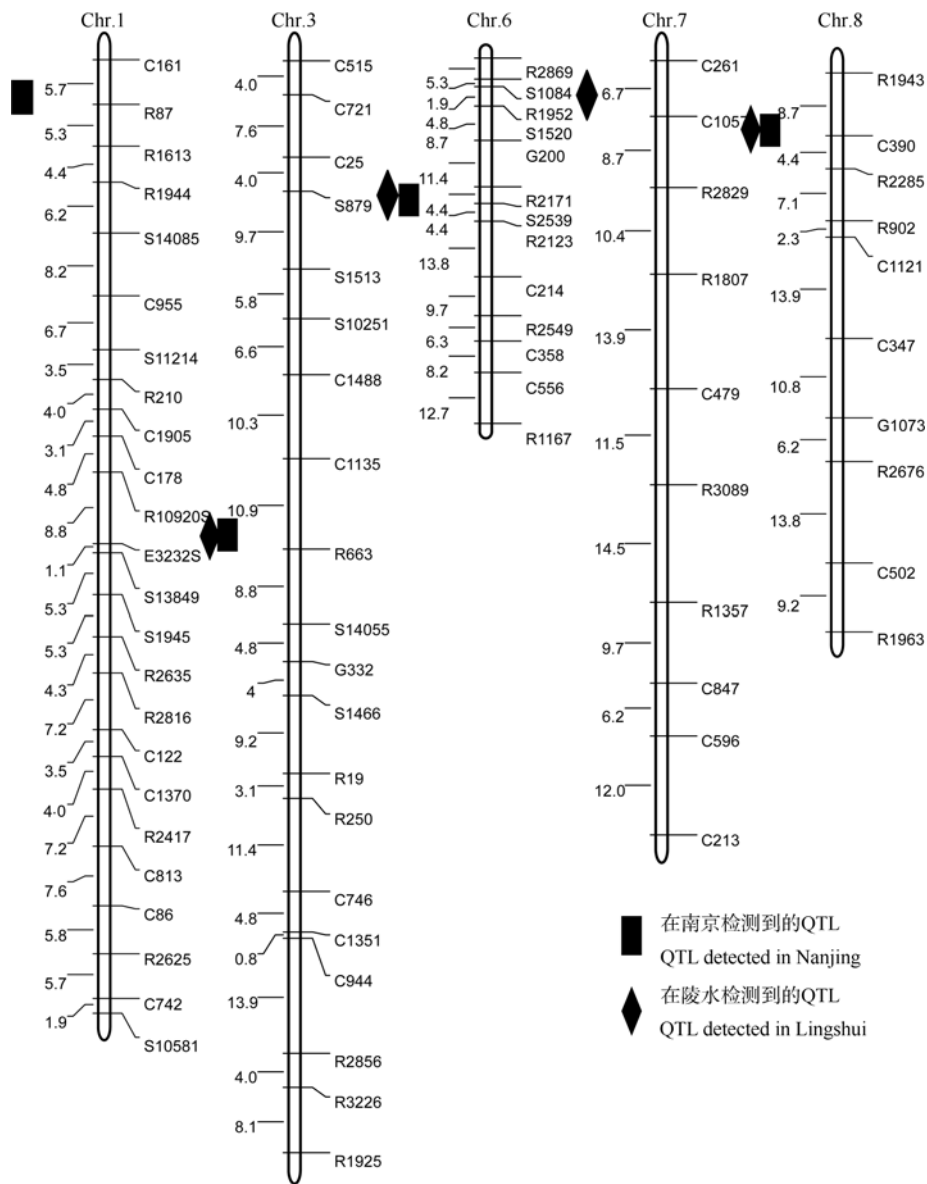


图 1 Koshihikari × Kasalath BILs 群体抽穗期 QTL 在染色体上的位置

Fig. 1 Chromosome location of putative QTL for heading time in the Koshihikari × Kasalath BILs population

别达 6.63 d 和 5.38 d; *qHd-6-1* 贡献率分别为 15.3% 和 10.4%, 其来自 Koshihikari 的等位基因能够提早抽穗。*qHd-8* 在两地分别解释了抽穗期表型差异的 12.8% 和 9.2%, 来自 Kasalath 的等位基因具有延迟抽穗的效应, 分别达 5.18 d 和 4.66 d。此外, 于南京, 在第 1 染色体标记 R1613~R1944 之间还检测到一个控制抽穗期的 QTL *qHd-1*, 其来自 Koshihikari 的等位基因能提早抽穗, 效应达 2.71; 在陵水, 于第 7 条染色体标记 C261~C1057 之间检测到一个 QTL *qHd-7-1*, 其来自 Koshihikari 的等位基因能提早抽穗, 效应为 2.19。

在基因互作方面, 该 BILs 群体检测到第 3 染色体 R2856~R3226 之间和第 7 染色体 C596~C213 之间的 QTL 之间存在上位性作用(表 2)。互作效应对表型的贡献率为 5.45%, 环境对表型的贡献率为 0.03%,

没有检测到与环境存在上位性的 QTL。

与环境互作方面, 在南京和陵水两点重复检测到 *qHd-3*、*qHd-6-1* 和 *qHd-83* 个加性 QTL, 说明这 3 个 QTL 受环境影响较小。而 *qHd-1-1*、*qHd-7-1*(表 1) 仅在单个地点检测到, 表明这 2 个 QTL 受环境影响较大。

2.2 用 Kasalath/Koshihikari CSSLs 群体对 QTL 定位结果进行验证

在南京, Kasalath/Koshihikari 置换系群体中, 共有 W007、W008、W011、W019、W020、W021、W022、W023、W0249 个置换系的抽穗期与背景亲本 Koshihikari 差异较大, *t* 检验达到 0.001 以上的极显著水平($P < 0.001$) (图 2)。这 9 个置换系的 Kasalath 片段上带有控制抽穗期的基因位点, 分别存在于第 3、4、7 和 8 染色体上。

表 2 Koshihikari × Kasalath BILs 群体抽穗期上位性 QTL 的染色体定位及统计特征

Table 2 Chromosome location and characteristics of epistatic for heading time in Koshihikari × Kasalath BILs population

染色体 Chr.	区间 Interval	距离 ¹⁾ Distance ¹⁾ (cM)	染色体 Chr.	区间 Interval	距离 ¹⁾ Distance ¹⁾ (cM)	P 值 P-value	AAij ²⁾	AAEij	H ² _{AAij} ³⁾ (%)	H ² _{AAEij} ⁴⁾ (%)
3	R2856~R3226	2	7	C596~C213	7.2	0.000000	-3.5	0.0000	5.45	0.03

¹⁾ QTL 与左侧标记的距离; ²⁾ 上位性效应; ³⁾ 上位性效应贡献率; ⁴⁾ 上位性 QTL 与环境互作效应贡献率。

¹⁾ Genetic distance between the most likely position of the putative QTL and the left of the side marker; ²⁾ Epistatic effect; ³⁾ Variation explained by epistatic effect; ⁴⁾ Variation explained by interaction effect between epistasis and environment.

	Chr.3				Chr.4				Chr.7					Chr.8					Heading time in Nanjing
	C515	S1513	R663	S1571	R2373	C513	C1016	C445	S2329	C1057	R1357	C596	C213	S2104	R1943	C1121	C347	S11322	
W007	■	■	■																87.75
W008																			115.75
W009																			78.60
W010																			79.40
W011																			84.20
W019																			94.86
W020																			83.40
W021																			89.78
W022																			82.00
W023																			87.38
W024																			85.89
W025																			75.20
Koshihikari																			77.90

图 2 染色体片段置换系图示基因型表示抽穗期 QTL 的位置

Fig. 2 Graphical genotypes of CSSLs heading time

W007 和 W008 在第 3 染色体上共同含有一段 Kasalath 插入片段, 但是置换系 W007 的抽穗期为 87.75 d, 而 W008 的抽穗期为 115.57 d, 原因有二: (1) 在 C515~S1513 和 R663~S1571 之间各含有一个效应值比较大的 QTL, 它们之间不存在互作, 只是

效应值不同, 分别延迟抽穗约 9.7 d (W007) 和 37.7 d (W008); (2) 在 S1513~R663 之间有一个抽穗期 QTL, 可能与位于 C515~S1513 之间的 QTL (W007), 或者与 R663~S1571 之间 QTL (W008) 存在基因互作。BILs 中检测的 *qHd-3* 所在的标记区间与 W008 的

Kasalath 插入片段位置 R663~S1571 大体一致, 推断该片段上确实存在 1 个抽穗期相关基因位点。

同理, 对比置换系 W009、W010 和 W011 可知, 第 4 染色体的 C1016~C445 之间存在 1 个抽穗期 QTL, BILs 群体中没有检测到该 QTL; 比对 W019、W020、W021 和 W022, 在第 7 染色体 C596~C213 之间、S2329~C1057 和 C1057~R1357 各有一个延迟抽穗期的 QTL, 其中 S2329~C1057 之间的 QTL 和 *qHd-7-1* 所在的标记区间位置相吻合。控制 W023 和 W024 置换系抽穗期的 QTL 应该位于第 8 染色体 R1943~C1121, 该位置与 BILs 中检测到的 *qHd-8* 位置相吻合。

2.3 Koshihikari × 桂朝 2 号 RILs 群体抽穗期表现及 QTL 定位分析

桂朝 2 号在南京和海南的抽穗期平均值分别为

87.4 d 和 99 d, 与 Koshihikari 分别相差 9.5 d 和 19.2 d, 差异显著。Koshihikari × 桂朝 2 号 184 个重组自交株系在南京和在陵水的抽穗期的变幅分别为 61~127 d 和 61~126 d。在南京该 RILs 群体检测到 3 个 QTL, 分别位于 1、7 和 11 染色体上(表 3, 图 3), 共解释抽穗期表型变异的 18.41%, 3 个 QTL 的加性效应分别为 2.57、2.47 和 2.32。在海南检测到 3 个 QTL, 分别位于第 6、7 和 10 染色体上, 可解释抽穗期表型变异的 27.91%。第 6 染色体 RM510~RM584 之间的 QTL, 贡献率为 11.50%, 在该位点处, Koshihikari 的等位基因能促进抽穗。第 7 染色体 RM125~RM214 之间的 QTL, 贡献率为 7.61%, 在该位点处, Koshihikari 的等位基因能促进抽穗。在第 10 染色体上 RM271~RM258 之间也检测到一个抽穗期 QTL, 贡献率为 8.80%, 在该位点处, Koshihikari

表 3 Koshihikari × 桂朝 2 号 RILs 群体抽穗期数量性状基因座的染色体定位及统计特征

Table 3 Chromosome location and characteristics of QTL for rice heading time in the Koshihikari × Guichao 2 RILs population

地点 Location	基因座 Locus	染色体 Chr.	标记区间 ¹⁾ Interval ¹⁾	区间距离 Distance (cM)	贡献率 Variance (%)	P 值 P-value	加性效应 ²⁾ Additive ²⁾
江苏南京 Nanjing, Jangsu	<i>qHd-1-2</i>	1	RM443 ^a -RM128	12.7	6.92	0.000011	2.57
	<i>qHd-7-2</i>	7	RM436-RM5344 ^a	19.6	6.09	0.000018	2.47
	<i>qHd-11</i>	11	RM202-RM287 ^a	13.2	5.40	0.000013	2.32
海南陵水 Lingshui, Hainan	<i>qHd-6-2</i>	6	RM510-RM584 ^a	10.7	11.50	0.000000	-3.70
	<i>qHd-7-3</i>	7	RM125-RM214 ^a	7.3	7.61	0.000003	-3.10
	<i>qHd-10</i>	10	RM271-RM258 ^a	20.9	8.80	0.000001	3.10

¹⁾ 带“a”的标记与 QTL 距离最近。 ²⁾ 加性效应, 正值示增效等位基因来自 Koshihikari, 负值示来自桂朝 2 号。

¹⁾ The marker with “a” is the nearest one to the QTL. ²⁾ In additive effect, positive values mean the allele from Koshihikari and negative from Guichao 2.

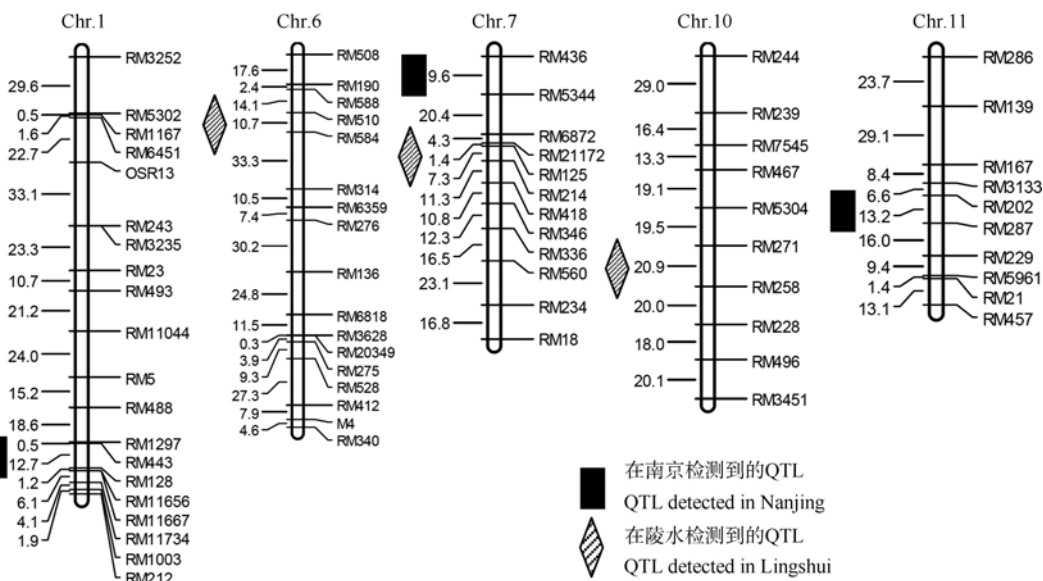


图 3 在 Koshihikari × 桂朝 2 号重组自交系中检测的 QTL 在遗传图谱上的位置
Fig. 3 Distribution of putative QTL in the Koshihikari × Guichao 2 RILs population

的等位基因能延迟 3.1 d 抽穗。

在基因互作方面, 该 RILs 群体检测到两个非加性 QTL 存在互作, 互作发生在 *qHd-1-2* 和第 6 染色体非加性 QTL 之间(表 4)。在互作过程中, 桂朝 2 号的基因型对抽穗期有减效作用, 互作效应对表型

的贡献率为 9.22%, 环境对表型的贡献率为 0.08%, 没有检测到与环境存在上位性的 QTL。

在与环境互作方面, 该 RILs 群体在南京和海南没有重复检测到同一个抽穗期 QTL, 即在南京和海南单点检测到的 QTL 易受环境影响。

表 4 Koshihikari × 桂朝 2 号 RILs 群体抽穗期上位性 QTL 的染色体定位及统计特征

Table 4 Chromosome location and characteristics of epistatic QTL for heading time in Koshihikari × Guichao2 RILs population

染色体 Chr.	区间 Interval	距离 ¹⁾ Distance ¹⁾ (cM)	染色体 Chr.	区间 Interval	距离 ¹⁾ Distance ¹⁾ (cM)	P 值 P-value	AAij ²⁾	AAEij	H ² _{AAij} ³⁾ (%)	H ² _{AAEij} ⁴⁾ (%)
1	RM443–RM128	0.5	6	RM508–RM190	6.0	0.000000	-3.79	0.0001	9.22	0.08

¹⁾ QTL 与左侧标记的距离; ²⁾ 上位性效应; ³⁾ 上位性效应贡献率; ⁴⁾ 上位性 QTL 与环境互作效应贡献率。

¹⁾ Genetic distance between the most likely position of the putative QTL and the left of the marker; ²⁾ Epistatic effect; ³⁾ Variation explained by epistatic effect; ⁴⁾ Variation explained by interaction effect between epistasis and environment.

3 讨论

培育适宜熟期水稻品种是扩大水稻品种种植区域、提高稻米品质的重要途径。Koshihikari 是日本福井县农业试验场于 20 世纪 50 年代育成的早熟优质粳稻品种^[22], 引进我国江苏种植后, 由于熟期的不适应, 影响该品种优质性状的表现。利用其稻米品质的优良性状, 培育适宜熟期的优质水稻品种具有重要意义。为此, 本研究利用含有共同亲本 Koshihikari 的 3 套群体, 检测抽穗期 QTL 在不同遗传背景和不同环境中表达的稳定性。抽穗期 QTL 能否稳定地表达主要取决于性状遗传力和 QTL 本身效应(贡献率), 性状遗传力高, QTL 效应大, QTL 一般较稳定。利用 Kasalath/Koshihikari BILs 群体检测到的 *qHd-3*、*qHd-8* 在相同遗传背景不同遗传结构下多个环境中都能稳定表达, 可能的原因是它们均是主效 QTL, 平均贡献率都较高(表 1), 尽管本研究所用的 CSSLs 群体与 BILs 的遗传结构不同, 但均来源于 2 个共同亲本, 降低了遗传背景的复杂性, 减少了互作效应对 QTL 表达稳定性的影响。置换系 W007、W008 和 W023、W024 分别验证了 *qHd-3* 和 *qHd-8* 的存在, 其中来自 Koshihikari 的 *qHd-3* 和 *qHd-8* 提早抽穗, 这些 QTL 稳定表达也正是 Kasalath、Koshihikari 在南京和海南的抽穗期均无明显差异的原因。

在 BILs 群体中定位到的主效 QTL *qHd-6-1*, 在 CSSLs 群体中没有得到验证。在 CSSLs 群体中, 包含 *qHd6-1* 片段的有 3 个置换系, 在南京的抽穗期分别为: 77.2、76.1 和 75.5 d, 与背景亲本 Koshihikari 的抽穗期 77.9 差异不显著。究其原因, 认为这 3 个

置换系的置换片段都较长, 可能存在其他的抽穗期 QTL, 抑制了 *qHd6-1* 的表达。这与 Yano 等^[14]的报道一致, Yano 等研究认为, *Hd3* 位点上 Kasalath 等位基因本身并不对光周期敏感性起作用, 但对光周期敏感的 *Hd1* 和 *Hd2* 座位上的日本晴等位基因起上位性作用。而 *qHd6-1* 的位置和 *Hd1* 大致相同, 并且 *Hd1* 和 *Hd3* 均位于第 6 染色体上。因此, 在 BILs 群体中可检测到的 *qHd6-1*, 在 CSSLs 群体中没有得到验证的原因, 可能是置换片段上存在互作的抽穗期 QTL, 抑制了 *qHd6-1* 的表达。

但是整合 Koshihikari × Kasalath 和 Koshihikari × 桂朝 2 号重组自交系群体的定位结果发现, 这两套群体在南京和海南没有检测到相同的控制抽穗期的 QTL, 可能是非共同亲本 Kasalath 和桂朝 2 号的抽穗期 QTL 类型不同所致。桂朝 2 号在南京和海南的抽穗期平均值分别为 87.4 d 和 99.0 d, 差异显著, 罗林广等^[5]也证实了桂朝 2 号存在显性的主效感光基因 *Se-1'* 和 *hd2*。此外, 控制同一性状的多个 QTL 之间往往存在互作效应, 该效应具有遗传背景特异性^[23], 在不同的遗传背景下某些 QTL 的表达抑制了其他效应值小的 QTL 的表达, 而且利用由不同材料杂交构建的遗传群体所检测的 QTL, 有时并不是单个 QTL 位点, 而是多个 QTL 互作或效应累加的结果, 因此, 遗传组成也是影响 QTL 检测的重要因素。本研究利用来自 Koshihikari 的两个不同群体检测到的抽穗期 QTL 的不同, 说明其某些抽穗期 QTL 易受遗传背景和环境的影响, 因此在利用 Koshihikari 改良水稻品种时, 应该特别注意不同遗传背景、环境及基因的互作对改良品种熟期的影响。

结合前人研究结果进行分析, 发现在本研究检

测到的 QTL 中, *qHd-3* 与 Takahashi 定位的 *Hd-6*^[16], *qHd-6-1* 与 Yamamoto 定位的 *Hd-1*^[9], *qHd-8* 与 Lin 定位的 *Hd-5*^[13], *qHd-6-2* 与 Yamamoto 定位的 *Hd-3*^[9], *qHd-7-3* 与 Lin 定位的 *Hd-4*^[13] 位置相近。Yano 等曾在第 10 染色体上检测到一个抽穗期 QTL^[13-15], 但是并没有明确具体位置, 本研究在第 10 染色体上介于标记 RM271~RM258 之间检测到的抽穗期 QTL *qHd-10* 可能为一个新的 QTL。此外, 本研究还检测到 *qHd-1-1*、*qHd-1-2*、*qHd-7-1*、*qHd-7-3* 和 *qHd-11* 等效应值较小的 QTL。在 Kasalath/Koshihikari 置换系中检测到的位于第 4 染色体的 C1016~C445 之间的 QTL, 第 7 染色体 S2329~C1057 之间的 QTL, 都未见报道, 可能是新的控制抽穗期的微效 QTL。在 *qHd-3* 和第 7 染色体非加性 QTL 之间、*qHd-1-2* 和第 6 染色体非加性 QTL 之间还检测到 2 对上位性 QTL。这些结果表明, 能稳定表达的抽穗期 QTL 效应较大, 遗传力高, 可作为水稻品种熟期改良的基因来源, 而一些新的微效的 QTL 可能只在特定的组合中出现。

4 结论

qHd-3、*qHd-8* 在相同遗传背景不同遗传结构下多个环境下都能稳定表达; *qHd-1-1*、*qHd-1-2*、*qHd-7-1*、*qHd-7-3* 和 *qHd-11* 只在特定的组合或特定环境下表达; 在第 10 染色体上 RM271~RM258 之间, 第 4 染色体的 C1016~C445 之间, 第 7 染色体 S2329~C1057 之间分别检测到 3 个的控制抽穗期的微效 QTL, 是在以前文献中均未见报道的。同时在 *qHd-3* 和第 7 染色体非加性 QTL 之间、*qHd-1-2* 和第 6 染色体非加性 QTL 之间检测到 2 对上位性 QTL。

致谢: 感谢日本九州大学和农业资源研究所提供 Koshihikari × Kasalath RIL 群体及相应的染色体片段置换系材料和分子数据。

References

- [1] Lu C, Shen L, Tan Z, Xu Y, He P, Chen Y, Zhu L. Comparative mapping of QTL for agronomic traits of rice across environments by using a doubled haploid population. *Theor Appl Genet*, 1997, 94: 145–150
- [2] Xing Y Z, Xu C G, Hua J P, Tan Y F, Sun X L. Mapping and isolation of quantitative trait loci controlling plant height and heading date in rice. *Acta Bot Sin*, 2001, 43: 721–726
- [3] Lin H-X(林鸿宣), Qian H-R(钱惠荣), Xiong Z-M(熊振民), Min X-K(闵绍楷), Zheng K-L(郑康乐). Mapping of major genes for heading date in several rice varieties. *Acta Genet Sin* (遗传学报), 1996, 23(3): 205–213 (in Chinese with English abstract)
- [4] Li P, Lu C F, Zhou K D, Cheng Y, Li R D, Zhu L H. RFLP mapping of major and minor genes for important agronomic characters. *Sci China (Ser C)*, 1996, 26(3): 257–263
- [5] Luo L-G (罗林广). Mapping Quantitative Trait Loci (QTL) Controlling Heading Time and Genotypic Analysis of Main Cultivars in Rice, *Oryza sativa* L. PhD Dissertation of Nanjing Agricultural University, 2001 (in Chinese with English abstract)
- [6] Li Z K, Pinson S R M, Stansel J W, Park W D. Identification of quantitative trait loci (QTL) for heading date and plant height in cultivated rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 1995, 91: 374–381
- [7] Lin S Y, Sasaki T, Yano M. Mapping quantitative trait loci controlling seed dormancy and heading date in rice, *Oryza sativa* L., using backcross inbred lines. *Theor Appl Genet*, 1998, 96: 997–1003
- [8] Yano M, Harushima Y, Nagamura Y, Kurata N, Minobe Y, Sasaki T. Identification of quantitative trait loci controlling heading date in rice using a high-density linkage map. *Theor Appl Genet*, 1997, 95: 1025–1032
- [9] Yamamoto Y, Kuboki Y, Lin S Y, Sasaki T, Yano M. Fine mapping of quantitative trait loci *Hd-1*, *Hd-2*, and *Hd-3*, controlling heading date of rice, as single Mendelian factors. *Theor Appl Genet*, 1998, 97: 37–44
- [10] Xiong L Z, Liu K D, Dai X K, Xu C G, Zhang Q. Identification of genetic factors controlling domestication related traits of rice using an F₂ population of a cross between *Oryza sativa* and *O. rufipogon*. *Theor Appl Genet*, 1999, 98: 243–251
- [11] Yano M, Kojima S, Takahashi Y, Lin H X, Sasaki T. Genetic control of flowering time in rice, a short-day plant. *Plant Physiol*, 2001, 127: 1425–1429
- [12] Yano M, Katayose Y, Ashikari M, Yamanouchi U, Monna L, Fuse T, Baba T, Yamamoto K, Umehara Y, Nagamura Y, Sasaki T. *Hd-1* a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the *Arabidopsis* flowering time gene. *Plant Cell*, 2000, 12: 2473–2483
- [13] Lin H X, Liang Z W, Sasaki T, Yano M. Fine mapping and characterization of quantitative trait loci *Hd-4* and *Hd-5* controlling HD in rice. *Breed Sci*, 2003, 53: 51–59
- [14] Lin H X, Yamamoto T, Sasaki T, Yano M. Characterization and detection of epistatic interactions of 3 QTL, *Hd-1*, *Hd-2*, and *Hd-3*, controlling heading date in rice using nearly isogenic lines. *Theor Appl Genet*, 2000, 101: 1021–1028
- [15] Lin H X, Ashikari M, Yamanouchi U, Sasaki T, Yano M. Mapping quantitative trait locus, *Hd-9* controlling heading date in rice. *Breed Sci*, 2002, 52: 35–41
- [16] Yamamoto T, Lin H X, Sasaki T, Yano M. Identification of heading date quantitative trait locus *Hd-6* and characterization of its epistatic interactions with *Hd-2* in rice using advanced backcross progeny. *Genetics*, 2000, 154: 885–891
- [17] Takeuchi Y, Lin S Y, Sasaki T, Yano M. Fine linkage mapping

- enables dissection of closely linked quantitative trait loci for seed dormancy and heading in rice. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 1174–1180
- [18] Ebitani T, Takeuchi Y, Nonoue Y, Yamamoto T, Tsukeuchi K, Yano M. Construction and evaluation of chromosome segment substitution lines carrying overlapping chromosome segments of *indica* rice cultivar 'Kasalath' in a genetic background of *japonica* elite cultivar 'Koshihikari'. *Breed Sci*, 2005, 55: 65–73
- [19] Wang M-Q(王茂青). QTL Mapping and Genetic Analysis for Rice Quality Traits. MS Dissertation of Nanjing Agricultural University, 2007 (in Chinese with English abstract)
- [20] Zhu J. Demonstration of New Software of QTL Network and Cluster Project. In: Plant & Animal Genomes XV Conference. San Diego, CA, 2007, January 13–17
- [21] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H, Kinoshita T. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet Newsl*, 1997, 14: 11–13
- [22] Okumoto Y, Tanisaka T, Yamagata H. Heading-time genes of the rice varieties grown in South-West-Warm region in Japan. *Jpn J Breed*, 1991, 41: 135–152 (in Japanese with English abstract)
- [23] Xu J-F(徐俊峰). Genotype Analysis of Heading Date in Rice Cultivars and Fine Mapping of the Inhibitor for Photoperiod Sensitivity. PhD Dissertation of Nanjing Agricultural University, 2007 (in Chinese with English abstract)

欢迎订阅 2009 年《作物学报》

《作物学报》是中国科学技术协会主管、中国作物学会和中国农业科学院作物科学研究所共同主办、科学出版社出版的有关作物科学的全国性学术期刊，前身可追溯到 1919 年 1 月中华农学会创办的《中华农学会丛刊》。主要刊登农作物遗传育种、耕作栽培、生理生化、生态、种质资源、谷物化学、贮藏加工以及与农作物有关的生物技术、生物数学、生物物理、农业气象等领域以第一手资料撰写的学术论文、研究报告、简报以及专题综述、评述等。读者对象是从事农作物科学研究的科技工作者、大专院校师生和具有同等水平的专业人士。

《作物学报》从 1999 年起连续 10 年获“国家自然科学基金重点学术期刊专项基金”的资助，2006—2008 年连续 3 年获“中国科协精品科技期刊工程项目（B 类）”资助。从 2002 年起连续 6 年被中国科技信息研究所授予“百种中国杰出学术期刊”称号。2005 年获“第三届国家期刊奖提名奖”。据北京大学图书馆编著的《中文核心期刊要目总览（2008 年版）》登载，《作物学报》被列在“农学、农作物类核心期刊表”的首位。

《作物学报》为月刊，2009 年 192 页/期，定价：50 元/册，全年 600 元。可通过全国各地邮局订阅，刊号：ISSN 0496-3490, CN 11-1809/S, 邮发代号：82-336。也可向编辑部直接订购。

编辑部地址：北京市海淀区中关村南大街 12 号 中国农科院作物所《作物学报》编辑部（邮编 100081）

联系电话：010-82108548；传真：010-82105793；E-mail：xbzw@chinajournal.net.cn

网址：<http://www.chinacrops.org/zwxw/>（向读者免费提供最新录用、下期、当期及过刊全文，有在线投稿、在线审稿、在线查询等功能。）