

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2011.00784

利用极端材料定位水稻粒形性状数量基因位点

张强^{1,2} 姚国新^{1,3} 胡广隆¹ 汤波¹ 陈超¹ 李自超^{1,*}

¹ 中国农业大学农业部作物基因组学与遗传改良重点实验室 / 北京市作物遗传改良重点实验室, 北京 100193; ² 吉林省农业科学院水稻研究所, 吉林公主岭 136100; ³ 孝感学院生命科学学院, 湖北孝感 432100

摘要: 利用极端大粒材料 GSL156 (千粒重 71.9 g) 与特小粒材料川七(千粒重 12.1 g, 轮回亲本)杂交、回交获得的 BC₂F₂ 216 个个体为作图群体, 在北京进行稻谷粒长、粒宽、粒厚、长宽比、千粒重等粒形性状的鉴定。采用单标记分析和复合区间作图法, 利用 SSR 标记对粒形性状进行数量性状基因座检测。结果表明, 上述粒形性状在 BC₂F₂ 群体均呈正态连续分布, 表现为由多基因控制的数量性状; 共检测到与粒形性状相关的 QTL 28 个, 分布于第 1、第 2、第 3、第 4、第 5、第 6 和第 12 染色体上。其中 *qGL3-2*、*qGL3-3*、*qGT12-1*、*qGT2-1*、*qGT5-1*、*qGW1-1*、*qGW12-1*、*qGW2-1*、*qGW5-1*、*qRLW3-1*、*qTGW12-1*、*qTGW2-1*、*qTGW3-3* 和 *qTGW5-1* 对表型变异的贡献率分别为 13.70%、52.51%、21.13%、18.79%、20.92%、14.59%、18.33%、30.03%、20.05%、24.53%、13.47%、11.43%、21.30% 和 15.68%, 为主效 QTL。其中, 第 3 染色体上检测出来的 QTL 最多。在所有检测到的 28 个 QTL 中, 6 个 QTL 的增效等位基因来源于小粒亲本川七, 而其余 QTL 的增效等位基因均来源于大粒亲本 GSL156, 基因作用方式主要表现为加性或部分显性。第 3 染色体 RM7580~RM8208 区间是分别与粒宽、长宽比和千粒重相关的 3 个主效 QTL 的共同标记区间, 第 2 染色体的 RM7636~RM5812 区间、第 5 染色体的 RM3351~RM26 区间和第 12 染色体的 RM1103~RM17 区间是分别与粒宽、粒厚和千粒重相关的 3 个主效 QTL 的共同标记区间, 这些区间对粒形贡献率较大, 为进一步精细定位或克隆这些新的粒重或粒形 QTL 奠定了基础。同时大粒亲本对稻谷粒长、粒宽、粒厚和千粒重等性状的增效作用显著。
关键词: 水稻; 粒形性状; 微卫星标记; 数量性状基因座

Identification of QTLs for Grain Traits in Rice Using Extreme Materials in Grain Size

ZHANG Qiang^{1,2}, YAO Guo-Xin^{1,3}, HU Guang-Long¹, TANG Bo¹, CHEN Chao¹, and LI Zi-Chao^{1,*}

¹ Key Laboratory of Crop Genomics and Genetic Improvement, Ministry of Agriculture / Beijing Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, China Agricultural University, Beijing 100193, China; ² Rice Research Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Gongzhuling 136100, China; ³ School of Life Science and Technology, Xiaogan University, Xiaogan 432100, China

Abstract: The grain length (GL), grain width (GW), grain thickness (GT), ratio of grain length to width (RLW), and 1000-grain weight (TGW) were evaluated in Beijing. Using a BC₂F₂ population including 216 lines derived from a backcross combination between GSL156 with large grain (71.9 g) and Chuanqi with small grain (12.1 g). The quantitative trait loci (QTLs) for above five grain traits were identified by composite interval mapping using SSR markers. The results showed that the five grain traits exhibited a normal continuous distribution in BC₂F₂ population, indicating that they were quantitative traits controlled by multiple genes. A total of 28 QTLs conferring the five grain traits were detected on chromosomes 1, 2, 3, 4, 5, 6, and 12, respectively. Fourteen QTLs, namely *qGL3-2*, *qGL3-3*, *qGT12-1*, *qGT2-1*, *qGT5-1*, *qGW1-1*, *qGW12-1*, *qGW2-1*, *qGW5-1*, *qRLW3-1*, *qTGW12-1*, *qTGW2-1*, *qTGW3-3*, and *qTGW5-1*, were main-effect QTLs and explained 13.70%, 52.51%, 21.13%, 18.79%, 20.92%, 14.59%, 18.33%, 30.03%, 20.05%, 24.53%, 13.47%, 11.43%, 21.30%, and 15.68% of the observed phenotypic variance,

本研究由国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2010CB129504), 国家科技支撑计划项目(2009BADA2B01), 国家自然科学基金项目(30671281, 31000699)和引进国际先进农业科学技术计划(948 计划)项目(2011-G2B)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 李自超, E-mail: lizichao@cau.edu.cn, Tel: 010-62731414

第一作者联系方式: E-mail: zhqiang73@yahoo.com.cn, Tel: 0434-6351744

Received(收稿日期): 2010-10-19; Accepted(接受日期): 2011-01-06.

respectively. Among them, most QTLs were mapped on chromosome 3. Six QTLs had the alleles contributing to positive effect which were derived from small grain parent Chuanqi while the other 22 QTLs alleles from large grain parent GSL156. The modes of gene action were mainly additive or partial dominance. The marker interval RM7580–RM8208 on chromosome 3 was common to the three QTLs for GW, RLW, and TGW, respectively. The marker interval, RM7636–RM5812 on chromosome 2, RM3351–RM26 on chromosome 5, and RM1103–RM17 on chromosome 12, were common to the three major QTLs, which were associated with GW, GT and TGW, respectively. The eight SSR markers used in this study would be useful in molecular breeding in rice. The alleles from parent with larger grain were showed significant effects on GL, GW, GT, and TGW.

Keywords: Rice; Grain trait; SSR marker; Quantitative trait locus

据预测, 2030 年水稻总产在现有基础之上增加 40% 才能满足人口增涨对稻谷的需求^[1], 因此增加水稻产量对粮食安全至关重要。粒重是水稻一个重要的农艺性状, 是产量构成三要素之一, 在谷物驯化和栽培过程中, 大粒被持续选择^[2-3], 粒重的改善与穗粒数等产量性状密切相关, 同时影响垩白粒率、糙米率、精米率、整精米率等品质性状, 从而影响稻米外观、碾磨、蒸煮和营养等品质^[4-7]。因此水稻粒重性状的研究对水稻高产及优质育种具有重要的理论和实践意义。已有研究表明, 水稻粒重是一个复杂性状, 受水稻的粒长、粒宽、粒厚等粒形性状直接影响, 水稻粒形及千粒重性状在杂交后代群体中呈正态连续分布, 被认为是由多基因控制的数量性状^[8-16]。截至 2010 年 9 月底, 根据 Gramene (<http://www.gramene.org/>) 网站公布的数据整理, 扣除重复共有 235 个(Gramene 网站上有 278 个)粒形或粒重相关 QTL 被定位, 分布于水稻的全部 12 条染色体。目前已经克隆了 *GS3*^[17]、*GW2*^[18]、*qSW5*^[19]、*GW5*^[20]、*srs-3*^[21-22]和 *Ghd7*^[23], 精细定位了 *gw3.1*^[24]、*qGL7*^[25]、*qGL7-2*^[26]、*gw8.1*^[27]、*TGW3b*^[28]和 *gw9.1*^[29], 其他多数 QTL 有待进一步验证和精细定位。本研究以粒形性状差异极大的两个水稻品种间杂交获得的 BC₂F₂ 群体为作图群体, 对水稻粒形性状进行 QTL 检测, 以期获得更多的控制粒形性状的位点, 为水稻粒形性状相关 QTL 的精细定位和分子育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以特大粒种质 GSL156 为供体亲本, 极小粒种质川七为轮回亲本, 构建 BC₂F₂ 群体, 将各杂交和回交世代分别种植于中国农业大学北京上庄实验站(39°N, 116°E)和海南三亚南滨实验站(18°N, 19°E)。BC₂F₂ 群体种植于中国农业大学北京上庄实验站, 株行距 23.3 cm×13.3 cm, 氮(N)、磷(P₂O₅)和钾(K₂O)每公顷分别施用 150.0、135.0 和 180.0 kg, 田间管理

按常规的栽培管理方法。种子成熟后, 按单株分别收获。

1.2 测定项目与方法

测定的粒形性状包括稻谷粒长、粒宽、粒厚、长宽比和千粒重。采用《水稻种质资源描述规范和数据标准》^[30]鉴定 BC₂F₂ 群体及其亲本的粒形性状。每份材料随机抽取成熟稻谷 20 粒, 用游标卡尺(精确到 0.01 mm)测量粒长、粒宽和粒厚, 重复 2 次取其平均值; 以“粒长/粒宽”计算每个谷粒的长宽比, 并计算平均值; 用百分之一的电子天平准确称取每个单株 500 粒饱满水稻种子重量, 乘以 2 获得千粒重, 重复 2 次。利用 SPSS11.0 (SPSS Inc. 2002)软件计算群体粒重性状的平均值、标准差、变异系数、峰度、偏度等, 并进行粒长、粒宽、长宽比和粒重之间的相关与偏相关分析。

1.3 DNA 提取及 PCR 扩增

在分蘖盛期自 GSL156、川七及群体后代个体取样, 每个单株取 2 片叶装入带封口的塑料袋, 置 -20℃ 冰箱备用。按 Edwards 等^[31]和 Murray 等^[32]并稍做改进的 CTAB 法提取 DNA。PCR 体系(总反应体积为 15 μL)含模板 DNA 30 ng, 上下游引物各 3 pmol, *Taq* DNA 聚合酶 0.5 U, dNTP 0.4 μmol L⁻¹, PCR 反应 buffer (含 Mg²⁺) 1.5 μL。扩增程序为 94℃ 变性 30 s, 55~65℃ (不同引物要求不一样)复性 40 s, 72℃ 延伸 50 s, 共进行 36 个循环, 然后在 72℃ 延伸 10 s, 待温度降到 10℃ 后, 取出放入 4℃ 冰箱保存备用。采用 8% 的聚丙烯酰胺变性凝胶电泳, 及改良的 Panaud 等^[33]快速银染法检测扩增结果。

1.4 连锁图谱的构建和 QTL 检测

1 513 对 SSR 标记序列参考 McCouch 等公布序列^[34-37], 均匀分布于水稻整个染色体组。参照 Michelmore 等^[38]和 Zhang 等^[39]构建 BSA (Bulked Segregant Analysis)池方法, 在分离的各个群体中选择粒重极大与极小的各 8 株, 构建粒重筛选连锁标记的高低池。对 12 条染色体上均匀分布的 1 513 对引物进行多态性检测。

利用 Tanksley 等^[40]的 AB-QTL 法定位及 Lincoln 等^[41]的 Mapmaker/EXP3.0 软件分析连锁群, 与 GSL156 一致的记为 A, 与川七带型一致的记为 B, 同时具有 GSL156 和川七杂合带型的记为 H, 带型模糊或者由于某种原因缺失的记为 -; 以 Group 命令分组, Kosambi 方法计算遗传距离; 采用高用明等^[42]的 QTL Mapper V2.0 扫描 QTL, 以 LOD 值 2.5 作为 QTL 存在的阈值, 同时计算加性和显性效应。采用 McCouch 等^[43]方法命名 QTL。按 Stuber 等^[44]方法, 根据显性度(DR 比值)即显性效应与加性效应绝对值的比值来判断每个 QTL 的基因作用方式。当 $DR \leq 0.2$ 时, 基因效应为加性; 当 $0.2 < DR \leq 0.8$ 时, 基因效应为部分显性; 当 $0.8 < DR \leq 1.2$ 时, 基因效应为显性; 当 $DR > 1.2$ 时, 基因效应为超显性。采用刘仁虎等^[45]绘图方法在 EXCEL 2003 中完成连锁遗传图。

2 结果与分析

2.1 作图群体粒重性状的表型

BC₂F₂ 群体及其亲本谷粒形性状的表型值列于表 1。亲本 GSL156 和川七的粒长分别为 13.00 mm 和 6.01 mm, 粒宽分别为 4.62 mm 和 2.48 mm, 粒厚分别为 3.48 mm 和 1.68 mm, 长宽比分别为 2.81 和 2.42, 千粒重分别为 71.90 g 和 12.10 g, 双亲间上述粒形性状的差异均达到显著或极显著水平。粒长、粒宽、粒厚、长宽比和千粒重在 BC₂F₂ 群体变异幅度分别为 5.40~11.56 mm、2.03~8.21 mm、1.18~2.62 mm、1.90~4.79 和 8.48~52.47 g。可见, 千粒重的变异最大, 粒长和长宽比其次, 而粒宽和粒厚的变异相对较小。上述粒形性状的峰度和偏度均小于 1, 表明粒形性状在群体上均呈正态连续分布, 是多基因控制的数量性状。

表 1 双亲及其 BC₂F₂ 群体粒形性状的表型值
Table 1 Phenotypic value of grain traits of parents and its BC₂F₂ population

性状 Trait	亲本 Parents			BC ₂ F ₂ 群体 BC ₂ F ₂ Population					
	GL156 (P ₁)	川七 Chuanqi (P ₂)	P ₁ -P ₂ ¹⁾	平均值 Means	变异幅度 Range of variance (%)	标准差 SD	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	变异系数 CV (%)
粒长 GL (mm)	13.00	6.01	6.99***	8.25	5.40~11.56	1.26	0.70	-0.19	0.15
粒宽 GW (mm)	4.62	2.48	2.14***	2.74	2.03~3.61	0.31	0.35	-0.21	0.11
粒厚 GT (mm)	3.48	1.68	1.80**	1.91	1.18~2.62	0.20	0.11	0.86	0.11
长宽比 RLW	2.81	2.42	0.39*	3.05	1.90~4.79	0.57	1.03	0.67	0.19
千粒重 TGW (g)	71.90	12.10	59.80***	21.05	8.48~52.47	7.25	1.06	2.33	0.34

¹⁾ 双亲差值; *, **和***分别代表 0.05、0.01 和 0.001 的显著水平。

¹⁾ Difference between two parents. *, **, and *** denote significant at the 0.05, 0.01, and 0.001 probability levels, respectively. GL: grain length; GW: grain width; GT: grain thickness; RLW: ratio of length to width; TGW: 1000-grain weight.

2.2 粒形性状间的相关分析

表 2 表明, 粒长和长宽比与千粒重极显著正相关; 粒长与粒长宽比和粒厚极显著正相关, 与粒宽无显著相关; 粒宽与粒厚极显著正相关, 与千粒重

和长宽比极显著负相关。偏相关分析结果表明(千粒重为控制因素), 粒长除与长宽比呈极显著正相关外, 与其他粒形性状极显著负相关; 粒宽与粒厚呈极显著正相关, 与长宽比极显著负相关。

表 2 粒形性状相关及偏相关分析
Table 2 Correlation and partial correlation analyses of grains

	粒长 GL	粒宽 GW	粒厚 GT	长宽比 RLW	千粒重 TGW
粒长 GL	1	0.10	0.44**	0.68**	0.77**
粒宽 GW	-0.35**	1	0.65**	-0.49**	-0.54**
粒厚 GT	-0.27**	0.49**	1	0.82**	-0.03
长宽比 RLW	0.84**	-0.79**	-0.43**	1	0.25**

对角线以上数据为相关系数, 对角线以下为偏相关系数(千粒重为控制因素)。**代表 0.01 的显著水平。

Correlation coefficient above the diagonal, partial correlation coefficient under the diagonal (control variable: TGW). ** denotes significant at the 0.01 probability levels, respectively. Abbreviations are the name as given in Table 1.

2.3 分子标记连锁图谱的构建

利用 1 513 对微卫星标记对亲本进行多态性分

析, 其中有 276 对引物在亲本 GSL156 和川七之间表现为多态, 多态性引物所占比例为 18%。参照

McCouch 等^[36]连锁群, 将多态性标记作图排列如图 1。在 BSA 高低池中有差异且与粒重相关的标记共筛选到 28 对, 分别位于第 1、第 2、第 3、第 4、第 5、第 6 和第 12 染色体上。

2.4 粒形性状的 QTL 检测

共检测到与粒长、粒宽、粒厚、长宽比和千粒重等相关的 QTL 28 个, 分布于第 1、第 2、第 3、第 4、第 5、第 6 和第 12 染色体上, LOD 值变异范围为 2.57~19.37, 单个 QTL 对表型变异的贡献率为 4.33%~52.51% (表 3)。

2.4.1 粒长 检测到与粒长相关的 QTL 4 个, 其中 3 个位于第 3 染色体, 1 个位于第 6 染色体。其 LOD 值为 2.57~19.37, 对表型变异的贡献率为 4.33%~52.51%。其中 *qGL3-3* 的 LOD 值为 19.37, 对表型变异的贡献率为 52.51%, *qGL3-2* 的 LOD 值为 6.91, 对表型变异的贡献率为 13.70%, 为主效 QTL。*qGL3-3* 和 *qGL3-1* 增效等位基因来自大粒亲本 GSL156, 而 *qGL3-2* 和 *qGL6-1* 增效等位基因来自小粒亲本川七, 大粒亲本对粒长的增效作用显著。基因作用方式表现为加性、显性或部分显性。

表 3 粒形性状的 QTL 及其遗传效应
Table 3 Summary of QTL detection and genetic effects on grain traits

性状 Trait	基因座 Locus	染色体 Chr.	标记区间 Marker interval	效应值 Effect value			阈值 LOD	增效等位基因来源 Source of favorable allele	贡献率 Variation (%)	基因作用 Gene action
				a ¹⁾	d ²⁾	d/ a ³⁾				
千粒重 TGW	<i>qTGW2-1</i>	2	RM7636-RM5812	2.79	-1.73	-0.62	5.70	GSL156	11.43	PD
	<i>qTGW3-1</i>	3	RM5444-RM1022	2.78	-0.69	-0.25	4.23	GSL156	8.62	PD
	<i>qTGW3-2</i>	3	RM1284-RM15143	-2.83	0.63	0.22	4.33	川七 Chuanqi	8.82	PD
	<i>qTGW3-3</i>	3	RM7580-RM8208	4.45	-1.07	-0.24	7.84	GSL156	21.30	PD
	<i>qTGW5-1</i>	5	RM3351-RM26	4.92	0.29	0.06	6.94	GSL156	15.68	A
	<i>qTGW12-1</i>	12	RM1103-RM17	0.79	5.53	7.02	6.33	GSL156	13.47	SD
粒长 GL	<i>qGL3-1</i>	3	RM5444-RM1022	0.41	-0.33	-0.81	3.02	GSL156	6.25	D
	<i>qGL3-2</i>	3	RM1284-RM15143	-0.62	-0.23	-0.36	6.91	川七 Chuanqi	13.70	PD
	<i>qGL3-3</i>	3	RM7580-RM8208	1.29	-0.40	-0.31	19.37	GSL156	52.51	PD
	<i>qGL6-1</i>	6	RM6818-RM6274	-0.34	-0.06	-0.19	2.57	川七 Chuanqi	4.33	A
长宽比 RLW	<i>qRLW1-1</i>	1	RM3234-RM6642	-0.20	0.00	0.01	2.77	川七 Chuanqi	5.89	A
	<i>qRLW2-1</i>	2	RM7636-RM5812	0.18	-0.01	-0.04	2.93	GSL156	6.05	A
	<i>qRLW3-1</i>	3	RM1284-RM15143	-0.16	-0.17	-1.07	2.94	川七 Chuanqi	6.07	D
	<i>qRLW3-1</i>	3	RM7580-RM8208	0.41	-0.12	-0.29	9.99	GSL156	24.53	PD
粒厚 GT	<i>qGT1-1</i>	1	RM1117-RM297	0.09	0.03	0.34	3.16	GSL156	9.35	PD
	<i>qGT2-1</i>	2	RM7636-RM5812	0.11	-0.06	-0.52	9.76	GSL156	18.79	PD
	<i>qGT3-1</i>	3	RM5444-RM1022	0.08	-0.04	-0.45	4.21	GSL156	8.58	PD
	<i>qGT3-2</i>	3	RM1284-RM15143	-0.07	0.06	0.86	3.54	川七 Chuanqi	7.27	D
	<i>qGT3-3</i>	3	RM7580-RM8208	0.08	0.00	-0.03	3.26	GSL156	8.46	A
	<i>qGT4-1</i>	4	RM5424 ⁴⁾	0.14	0.02	0.11	4.09	GSL156	8.35	A
	<i>qGT4-2</i>	4	RM6006 ⁴⁾	0.13	0.03	0.27	3.20	GSL156	6.59	PD
	<i>qGT5-1</i>	5	RM3351-RM26	0.14	0.08	0.55	10.02	GSL156	20.92	PD
	<i>qGT12-1</i>	12	RM1103-RM17	0.16	0.06	0.41	11.14	GSL156	21.13	PD
粒宽 GW	<i>qGW1-1</i>	1	RM1117-RM297	0.23	-0.04	-0.19	3.91	GSL156	14.59	A
	<i>qGW2-1</i>	2	RM7636-RM5812	0.21	-0.05	-0.23	16.75	GSL156	30.03	PD
	<i>qGW4-1</i>	4	RM6006 ⁴⁾	0.16	0.09	0.58	2.92	GSL156	6.03	PD
	<i>qGW5-1</i>	5	RM3351-RM26	0.11	0.26	2.32	9.36	GSL156	20.05	SD
	<i>qGW12-1</i>	12	RM1103-RM17	0.22	0.11	0.49	9.10	GSL156	18.33	D

¹⁾ 加性效应; ²⁾ 显性效应; ³⁾ 显性度。A: 加性; PD: 部分显性; D: 显性; SD: 超显性。⁴⁾ 单标记分析。

¹⁾ Additive gene effect; ²⁾ Dominance gene effect; ³⁾ Degree of dominance. A: additive; PD: partial dominance; D: dominance; SD: overdominance. ⁴⁾ Single marker analysis. Abbreviations are the name as given in Table 1.

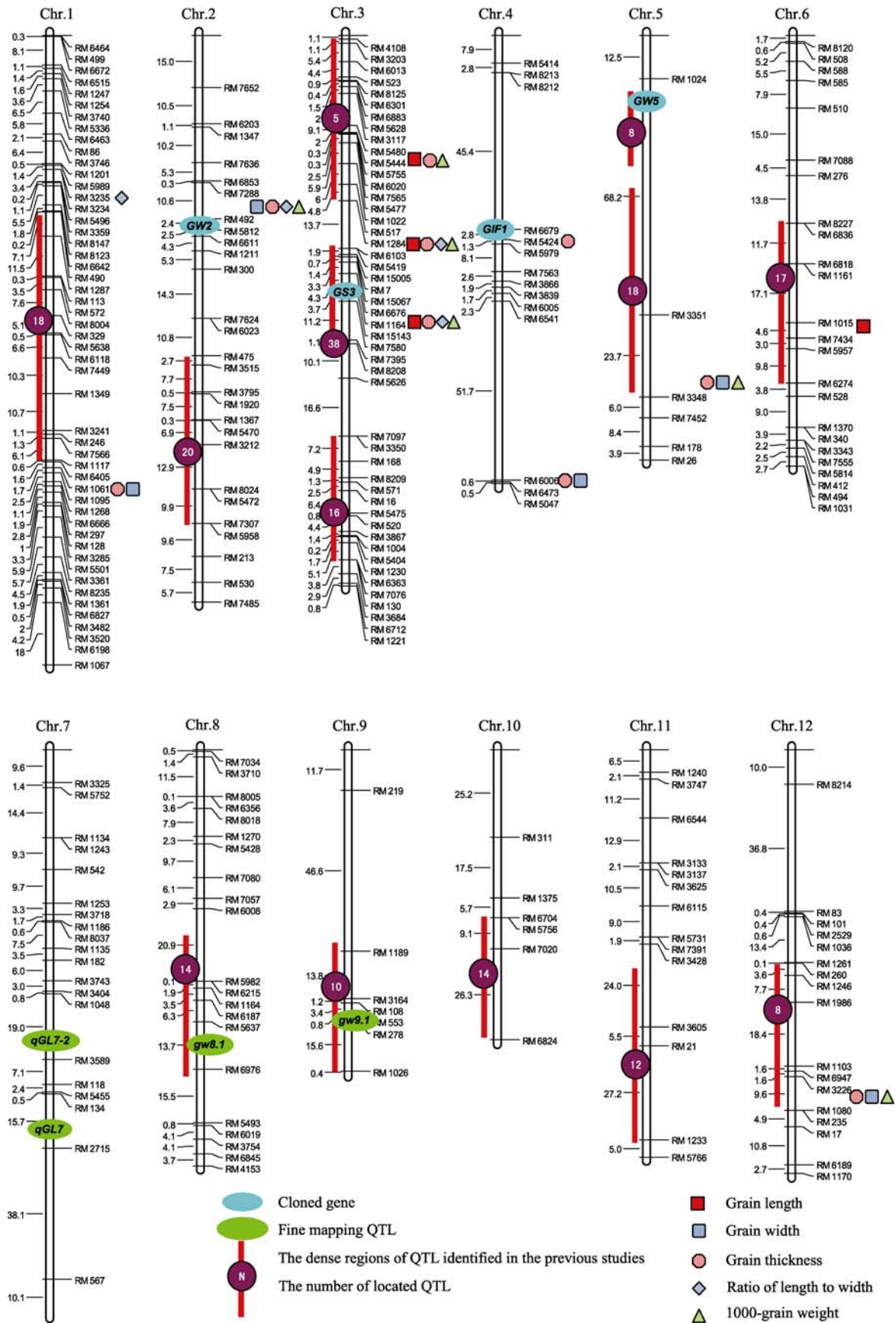


图 1 水稻粒形性状的 QTL 区间分布图
 Fig. 1 Interval distribution of QTL for grain traits in rice

2.4.2 粒宽 检测到与粒宽相关的 QTL 5 个, 第 1、第 2、第 4、第 5 和第 12 染色体各 1 个。其 LOD 值为 3.91~16.75, 对表型变异的贡献率变异范围为 6.03%~30.03%。其中 *qGW2-1*、*qGW5-1*、*qGW12-1* 和 *qGW1-1* 的 LOD 值分别为 16.75、9.36、9.10 和 3.91, 对表型变异的贡献率分别为 30.03%、20.05%、18.33%和 14.59%, 为主效 QTL。所有增效等位基因均来自大粒亲本 GSL156, 大粒亲本对粒宽的增效作用显著。基因作用方式表现为加性、显性、部分显性或超显性。

2.4.3 粒厚 检测到与粒厚相关的 QTL 9 个, 第 3 染色体 3 个, 第 4 染色体 2 个, 第 1、第 2、第 5 和第 12 染色体各 1 个。其 LOD 值为 3.16~11.14, 对表型变异的贡献率为 6.59%~21.13%。其中 *qGT12-1*、*qGT5-1* 和 *qGT2-1* 的 LOD 值分别为 11.14、10.02 和 9.76, 对表型变异的贡献率分别为 21.13%、20.92% 和 18.79%, 为主效 QTL。除 *qGT3-2* 外, 所有增效等位基因均来自大粒亲本 GSL156, 大粒亲本对粒厚的增效作用显著。基因作用方式表现为加性、部分显性或显性。

2.4.4 长宽比 检测到与长宽比相关的 QTL 4 个, 第 3 染色体 2 个, 第 1 和第 2 染色体各 1 个。其 LOD 值为 2.77~9.99, 对表型变异的贡献率为 5.89%~24.53%。其中 *qRLW3-1* 的 LOD 值为 9.99, 对表型变异的贡献率为 24.53%, 为主效 QTL。除 *qRLW1-1* 和 *qRLW3-1* 外, 所有增效等位基因均来自大粒亲本 GSL156, 大粒亲本对长宽比的增效作用显著。基因作用方式表现为加性、部分显性或显性。

2.4.5 千粒重 检测到与千粒重相关的 QTL 6 个, 第 3 染色体 3 个, 第 2、第 5 和第 12 染色体各 1 个。其 LOD 值为 4.23~7.84, 对表型变异的贡献率为 8.62%~21.30%。其中 *qTGW3-3*、*qTGW5-1*、*qTGW12-1* 和 *qTGW2-1* 的 LOD 值分别为 7.84、6.94、6.33 和 5.70, 对表型变异的贡献率分别为 21.30%、15.68%、13.47%和 11.43%, 为主效 QTL。除 *qTGW3-2* 外, 所有增效等位基因均来自大粒亲本 GSL156, 大粒亲本对千粒重的增效作用显著。基因作用方式表现为加性、部分显性或超显性。

3 讨论

3.1 与前人精细定位或克隆的粒形性状 QTL 比较

根据网站 Gramene (截至 2010 年 9 月) QTL 定

位数据显示, 已定位或克隆的粒形或粒重 QTL 235 个, 经过整理, 将 QTL 在染色体上分布集中的区域绘于图 1。这些区域集中了 83.4% (196 个) 的 QTL。本研究所检测到的与粒长、粒宽、粒厚、长宽比和千粒重相关的 QTL 数目分别为 4、5、9、4 和 6 个, 其单个 QTL 对表型变异的贡献率为 4.33%~52.51%。与相关 QTL 在染色体图谱上的相对位置相比较, 大都处于前人研定的密集区, 但亦有未精细定位主效位点被发现。

其中主效 QTL 有 *qGT2-1* 和 *qGW2-1* 与 Song 等^[18]克隆的粒宽基因 *GW2* 位置相近, *qTGW3-3*、*qGL3-3*、*qRLW3-1* 和 *qGT3-3* 与 Li 等^[24]检测到的控制粒重基因 *gw3.1* 和 Fan 等^[17]克隆的控制粒长基因 *GS3* 位置相近, *qGT4-1* 与 Wang 等^[45]在第 4 染色体上克隆的控制籽粒充实度基因 *GIF1* 的位置相近; 本研究定位的第 3 号染色体 RM1284~RM15143 标记区间的 *qGL3-2*, 第 5 号染色体 RM3351~RM26 标记区间的 *GW5-1*、*qGT5-1q* 和 *qTGW5-1*, 第 12 号染色体 RM1103~RM17 标记区间的 *qGW12-1*、*qGT12-1* 和 *qTGW12-1* 还未见精细定位报道。由于材料的原因, 没有定位到 *qGL7*^[24]、*qGL7-2*^[25]、*gw8.1*^[26] 和 *gw9.1*^[27] 的位置。上述在染色体上的位置较相近的 QTL 是否为同一 QTL, 因所采用的作图群体和分子标记均不同, 还有待进一步研究和确认。

3.2 不同粒形性状间的 QTL 比较

本研究检测到与粒长相关的 QTL 4 个, 分别位于第 3 和第 6 染色体上, 而与粒宽相关的 QTL 5 个, 分别位于第 1、第 2、第 4、第 5 和第 12 染色体上, 粒长相关 QTL 与粒宽相关 QTL 所在的染色体均不相同, 而粒厚主效 QTL 与粒宽主效 QTL 位置相同; 偏相关分析结果表明, 粒宽与粒长性状间呈极显著负相关, 粒宽与粒厚呈极显著正相关, 说明粒厚与粒宽有较相似的遗传基础, 这与前人研究结果亦相同^[12-15,47-48]。本研究结果表明, 第 2 染色体 RM7636~RM5812 区间是与粒宽、粒厚、长宽比和千粒重相关的主效 QTL 的共同标记区间, 第 3 染色体 RM7580~RM8208 区间是与粒长、粒厚、长宽比和千粒重相关的主效 QTL 的共同标记区间, 第 5 染色体标记 RM3351~RM26 区间是与粒宽、粒厚和千粒重相关的主效 QTL 的共同标记区间, 第 12 染色体标记 RM1103~RM17 区间的是与粒宽、粒厚和千粒重相关的主效 QTL 的共同标记区间, 这些 QTL 可能一因多效, 为相同 QTL, 还有待进一步研究和确认。

4 结论

水稻粒形性状是由多基因控制的数量性状,粒长与粒宽极显著负相关,而粒厚与粒宽有较相似的遗传基础。第3染色体RM7580~RM8208区间是与粒长、粒厚、长宽比和千粒重相关的主效QTL的共同标记区间,第2染色体RM7636~RM5812区间是与粒宽、粒厚、长宽比和千粒重相关的主效QTL的共同标记区间,第5染色体标记RM3351~RM26区间是与粒宽、粒厚和千粒重相关的主效QTL的共同标记区间,第12染色体标记RM1103~RM17区间是与粒宽、粒厚和千粒重相关的主效QTL的共同标记区间,这些位点未见精细定位报道,相应标记在精细定位和分子育种中利用价值较大。大粒亲本对稻谷粒长、粒宽、粒厚、长宽比和千粒重等性状的增效作用显著;小粒亲本除在粒宽外,亦有部分增效作用。粒形和千粒重基因作用方式主要表现为加性或部分显性。

References

- [1] Khush G. What it will take to feed 5.0 billion rice consumers in 2030. *Plant Mol Biol*, 2005, 59: 1–6
- [2] Doganlar S, Frary A, Tanksley S D. The genetic basis of seed-weight variation: tomato as a model system. *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 1267–1273
- [3] Takeda K, Saito K. Major genes controlling grain size of rice. *Jpn J Breed*, 1990, 30: 280–282
- [4] Webb B D. Rice quality and grades. In: Luh B S ed. *Rice Utilization*. New York: Van Nostrand Reinhold, 1991. pp 89–119
- [5] Xu Z-J(徐正进), Chen W-F(陈温福), Ma D-R(马殿荣), Lü Y-N(吕英娜), Zhou S-Q(周淑清), Liu L-X(刘丽霞). Correlations between rice grain shapes and main qualitative characteristics. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2004, 30(9): 894–900 (in Chinese with English abstract)
- [6] Shi C-H(石春海). Seed shape and breeding for good quality in rice. *China Agric Bull* (中国农学通报), 1994, 10(10): 41–45 (in Chinese with English abstract)
- [7] Meng Q-H(孟庆虹), Pan G-J(潘国君), Li X-H(李霞辉), Zhang R-Y(张瑞英), Yao X-M(姚鑫淼), Wang W-W(王伟威), Guan H-T(关海涛), Huang X-H(黄晓群), Wang C(王翠). Grain thickness of *japonica* rice varieties and its influence on eating quality. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2009, 23(4): 427–432 (in Chinese with English abstract)
- [8] Takite T. Breeding for grain shape in rice. *Agric Sci*, 1989, 44: 39–42
- [9] Zhang G-H(张光恒), Zhang G-P(张国平), Qian Q(钱前), Xu L-P(徐律平), Zeng D-L(曾大力), Teng S(滕胜), Bao J-S(包劲松). QTL Analysis of grain shape traits in different environments. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2004, 18(1): 16–22 (in Chinese with English abstract)
- [10] Lin H-X(林鸿宣), Min S-K(闵绍楷), Xiong Z-M(熊振民), Qian H-R(钱惠荣), Zhuang J-Y(庄杰云), Lu J(陆军), Zheng K-L(郑康乐), Huang N(黄宁). RFLP mapping of QTLs for grain shape traits in *indica* rice (*Oryza sativa* L. subsp. *indica*). *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1995, 28(4): 1–7 (in Chinese with English abstract)
- [11] Xing Y-Z(邢永忠), Tan Y-F(谈移芳), Xu C-G(徐才国), Hua J-P(华金平), Sun X-L(孙新立). Mapping quantitative trait loci for grain appearance traits of rice using a recombinant inbred line population. *Acta Bot Sin* (植物学报), 2001, 43(8): 840–845 (in Chinese with English abstract)
- [12] Wu C-M(吴长明), Sun C-Q(孙传清), Chen L(陈亮), Li Z-C(李自超), Wang X-K(王象坤). Analysis QTL of grain shape by using of RFLP map in rice. *J Jilin Agric Sci* (吉林农业科学) 2002, 27(5): 3–7 (in Chinese with English abstract)
- [13] Xu J-L(徐建龙), Xue Q-Z(薛庆中), Luo L-J(罗利军), Li Z-K(黎志康). Genetic dissection of grain weight and its related traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2002, 16(1): 6–10 (in Chinese with English abstract)
- [14] Li M-M(黎毛毛), Xu L(徐磊), Liu C-W(刘昌文), Cao G-L(曹桂兰), He H-H(贺浩华), Han L-Z(韩龙植). Progress of genetic research and QTL analysis for grain shape in rice. *J Agric Sci Technol* (中国农业科技导报), 2008, 10(1): 34–42 (in Chinese with English abstract)
- [15] Li M-M(黎毛毛), Xu L(徐磊), Ren J-F(任军芳), Cao G-L(曹桂兰), Yu L-Q(余丽琴), He H-H(贺浩华), Han L-Z(韩龙植), Koh H-J(高熙宗). Identification of quantitative trait loci for grain traits in *japonica* rice. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2009, 42(7): 2255–2261 (in Chinese with English abstract)
- [16] Yang L-S(杨联松), Bai Y-S(白一松), Xu C-W(许传万), Hu X-M(胡兴明), Wang W-M(王伍梅), She D-H(佘德红), Chen G-Z(陈桂芝). Research progress of rice grain type and its inheritance. *J Anhui Agric* (安徽农业科学), 2001, 29(2): 164–167 (in Chinese with English abstract)
- [17] Fan C C, Xing Y Z, Mao H L, Lu T T, Han B, Xu C G, Li X H, Zhang Q F. *GS3*, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 1164–1171
- [18] Song X J, Huang W, Shi M, Zhu M Z, Lin H X. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-

- type E3 ubiquitin ligase. *Nat Genet*, 2007, 39: 623–630
- [19] Shomura A, Izawa T, Ebana K, Ebitani T, Kanegae H, Konishi S, Yano M. Deletion in a gene associated with grain size increased yields during rice domestication. *Nat Genet*, 2008: 1023–1028
- [20] Weng J F, Gu S H, Wan X Y, Gao H, Guo T, Su N, Lei C L, Zhang X, Cheng Z J, Guo X P, Wang J L, Jiang L, Zhai H Q, Wan J M. Isolation and initial characterization of *GW5*, a major QTL associated with rice grain width and weight. *Cell Res*, 2008, 18: 1199–1209
- [21] Kitagawa K, Kurinami S, Oki K, Abe Y, Ando T, Kono I, Yano M, Kitano H, Iwasaki Y. A novel Kinesin 13 protein regulating rice seed length. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51: 1315–1329
- [22] Tanabe S, Kurinami S, Ashikari M, Kitano H, Iwasaki Y. Mapping of Small and Round Seed 3 gene in rice. *Rice Genet Newsl*, 2007, 23: 56–58
- [23] Xue W Y, Xing Y Z, Weng X Y, Zhao Y, Tang W J, Wang L, Zhou H J, Yu S B, Xu C G, Li X H, Zhang Q F. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice. *Nat Genet*, 2009, 40: 761–767
- [24] Li J M, Thomason M, McCouch S R. Fine mapping of a grain-weight quantitative trait locus in the pericentromeric region of rice chromosome 3. *Genetics*, 2004, 168: 2187–2195
- [25] Bai X F, Luo L J, Yan W H, Kovi M R, Zhan W, Xing Y Z. Genetic dissection of rice grain shape using a recombinant inbred line population derived from two contrasting parents and fine mapping a pleiotropic quantitative trait locus *qGL7*. *BMC Genet*, 2010, 11: 16
- [26] Shao G N, Tang S Q, Luo J, Jiao G A, Wei X J, Tang A, Wu J L, Zhuang J Y, Hu P S. Mapping of *qGL7-2*, a grain length QTL on chromosome 7 of rice. *J Genet Genomics*, 2010, 37: 523–531
- [27] Xie X B, Song M H, Jin F X, Ahn S, Suh J P, Hwang H, McCouch S R. Fine mapping of a grain weight quantitative trait locus on rice chromosome 8 using near-isogenic lines derived from a cross between *Oryza sativa* and *Oryza rufipogon*. *Theor Appl Genet*, 2006, 113: 885–894
- [28] Liu T M, Shao D, Kovi M, Xing Y Z. Mapping and validation of quantitative trait loci for spikelets per panicle and 1000-grain weight in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2010, 120: 933–942
- [29] Xie X B, Jin F X, Song M H, Suh J P, Hwang H G, Kim Y G, McCouch S R, Ahn S N. Fine mapping of a yield-enhancing QTL cluster associated with transgressive variation in an *Oryza sativa* × *O. rufipogon* cross. *Theor Appl Genet*, 2008, 116: 613–622
- [30] Han L-Z(韩龙植), Wei X-H(魏兴华). Descriptors and Data Standard for Rice (*Oryza sativa* L.)(水稻种质资源描述规范和数据标准). Beijing: China Agriculture Press, 2006. pp 1–132 (in Chinese)
- [31] Edwards K, Johnstone C, Thompson C. A simple and rapid method for the preparation of plant genomic DNA for PCR analysis. *Nucl Acids Res*, 1991, 19: 1349
- [32] Murray M G, Thompson W F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. *Nucl Acids Res*, 1980, 8: 4321–4326
- [33] Panaud O, Chen X, McCouch S R. Development of microsatellite markers and characterization of simple sequence length polymorphism (SSLP) in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol Gen Genet*, 1996, 252: 597–607
- [34] McCouch S R, Kochert G, Yu Z H, Wang Z Y, Khush G S, Coffman W R, Tanksley S D. Molecular mapping of rice chromosomes. *Theor Appl Genet*, 1998, 76: 815–829
- [35] Temnykh S, Park W D, Ayres N, Cartinhour S, Hauck N, Lipovich L, Cho Y G, Ishii T, McCouch S R. Mapping and genome organization of microsatellite sequences in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 697–712
- [36] McCouch S R, Teytelman L, Xu Y B, Lobos K B, Clare K, Walton M, Fu B Y, Maghirang R, Li Z K, Xing Y Z, Zhang Q F, Kono I, Yano M, Fjellstrom R, DeClerck G, Schneider D, Cartinhour S, Ware D, Stein L. Development and mapping of 2240 new SSR markers for rice (*Oryza sativa* L.). *DNA Res*, 2002, 9(suppl): 257–279
- [37] Chen X, Temnykh S, Xu Y, Cho Y G, McCouch S R. Development of a microsatellite framework map providing genome-wide coverage in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 1997, 95: 553–567
- [38] Michelmore R W, Kesseli R V, Kesseli R V. Identification of markers linked to disease-resistance genes by bulked segregant regions by using segregating populations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, 88: 9828–9832
- [39] Zhang Q F, Shen B Z, Dai X K, Mei M H, Saghai Maroof M A, Li Z B. Using bulked extremes and recessive class to map genes for photoperiod—sensitive genic male sterility in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1994, 91: 8675–8679
- [40] Tanksley S D, Nelson J C. Advanced backcross QTL analysis: a method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines. *Theor Appl Genet*, 1996, 92: 191–203
- [41] Lincoln S E, Daly M J, Lander E S. Constructing Genetic Maps with MAPMAKER/EXP 3.0. In: Whitehead Institute Technical Report, 3rd edn. Whitehead Institute, Cambridge, 1992
- [42] Gao Y M, Zhu J. Mapping QTLs with digenic epistasis under multiple environments and predicting heterosis based on QTL

- effects. *Theor Appl Genet*, 2007, 115: 325–333
- [43] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H, Kinosita T. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet Newsl*, 1997, 14: 11–13
- [44] Stuber C W, Lincoln S E, Wolff D W, Helentjaris T, Lander E S. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics*, 1992, 132: 823–839
- [45] Liu R-H(刘仁虎), Meng J-L(孟金陵). MapDraw: a Microsoft Excel macro for drawing genetic linkage maps based on given genetic linkage data. *Hereditas (遗传)*, 2003, 25(3): 317–321 (in Chinese with English abstract)
- [46] Wang E T, Wang J J, Zhu X D, Hao W, Wang L Y, Li Q, Zhang L X, He W, Lu B, Hin H X, Ma H, Zhang G Q, He Z K. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication. *Nat Genet*, 2008, 40: 1370–1374
- [47] Yao G-X(姚国新), Li J-J(李金杰), Zhang Q(张强), Hu G-L(胡广隆), Chen C(陈超), Tang B(汤波), Zhang H-L(张洪亮), Li Z-C(李自超). Mapping grain weight and shape QTLs using four sister near isogenic lines (SNILs) of rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2010, 36(8): 1310–1317 (in Chinese with English abstract)
- [48] Zeng R-Z(曾瑞珍), Akshay T, Liu F(刘芳), Zhang G-Q(张桂权). Mapping of the QTLs for grain shape using single segment substitution lines in rice. *Sci Agric Sin (中国农业科学)*, 2006, 39(4): 647–654 (in Chinese with English abstract)