

## 研究报告

## Research Report

# 稻米垩白性状的 QTL 检测、上位性及环境效应分析

江良荣<sup>1,2</sup> 黄荣裕<sup>1,2</sup> 黄育民<sup>1,2</sup> 王侯聪<sup>1,2</sup> 郑景生<sup>1,2\*</sup>

1 厦门大学生命科学学院, 厦门, 361102; 2 厦门市植物遗传重点实验室, 厦门, 361102

\* 通讯作者, zheng21006@xmu.edu.cn

**摘要** 水稻的垩白性状是当前限制中国稻米品质提升的最主要因素。研究垩白形成机理及遗传特性, 将有利于提高育种中垩白性状的改良效率。本课题组先前构建了广陆矮4号/佳辐占重组自交系(GJRIL)及遗传图谱。本研究连续2年在上杭县和龙海市两地共种植6季GJRILs, 据各季垩白性状表型数据进行遗传分析, 结合遗传图谱进行QTL定位、上位性分析和环境效应分析。遗传分析发现垩白粒率和垩白度呈偏态分布, 推测垩白性状受主效基因与微效基因共同影响。QTL定位中, 垩白粒率获得3个QTLs *qPGWC2*、*qPGWC4* 和 *qPGWC5*, 遗传贡献率分别为2.84%、3.74%和14.09%; 垩白度获得3个QTLs *qDEC1*、*qDEC4* 和 *qDEC5*, 遗传贡献率分别为2.96%、4.88%和7.79%。上位性分析中, 垩白粒率和垩白度分别获得7对和5对上位性QTLs, 贡献率为0.23%~3.55%。RM307~RM518区间内同时检测到垩白粒率和垩白度的QTLs, 并参与了垩白粒率和垩白度的上位性互作。RM598~RM5140区间内也同时检测到垩白粒率和垩白度的QTLs, 也参与了垩白度的上位性互作。环境效应分析发现, 垩白度的3个QTLs及<sup>c</sup>*qDEC10*和<sup>c</sup>*qDEC9*这对上位性QTLs均与2010年早季龙海种植环境发生显著或极显著的互作效应。

**关键词** 水稻, 垩白, 数量性状遗传座位, 上位性分析

## QTL Mapping, Epistasis and Environmental Effects Analysis for Rice Chalkiness Trait

Jiang Liangrong<sup>1,2</sup> Huang Rongyu<sup>1,2</sup> Huang Yumin<sup>1,2</sup> Wang Houcong<sup>1,2</sup> Zheng Jingsheng<sup>1,2\*</sup>

1 School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen, 361102; 2 Key Laboratory of Xiamen Plant Genetics, Xiamen, 361102

\* Corresponding author, zheng21006@xmu.edu.cn

DOI: 10.13271/j.mpb.015.001385

**Abstract** Rice (*Oryza sativa* L.) chalkiness is the most important limiting factor for currently improving rice quality in China. Studying rice chalky formation mechanism and hereditary character will be helpful for increasing the efficiency of the improvement of chalky quality in breeding. A Guanglu'ai No.4/Jiafuzhan recombinant inbred line (GJRIL) was developed and its genetic map was constructed previously by our research group. In this study, the genetic analysis of rice chalkiness was carried out basing on the chalky phenotyping data of GJRIL from a total of 6 growth seasons of two different locations, Shanghang county and Longhai city, in two consecutive years. Then the QTL mapping, epistasis and environmental effects of chalkiness were studied by using these phenotyping data and the genetic map. The genetic analysis indicated that percentage of grains with chalkiness (PGWC) and degree of endosperm chalkiness (DEC) showed skewness distribution, suggesting that chalkiness trait was affected by both major and minor genes together. In QTL mapping, three PGWC QTLs, *qPGWC2*, *qPGWC4* and *qPGWC5*, were detected, which explained 2.84%, 3.74% and 14.09% of the genetic variation, respectively. Three DEC QTLs,

基金项目: 本研究由福建省中青年教育科研项目(JAT160014)和厦门大学中央高校科研基本业务费(2010121088; 2013121-040)共同资助

引用格式: Jiang L.R., Huang R.Y., Huang Y.M., Wang H.C., and Zheng J.S., 2017, QTL mapping, epistasis and environmental effects analysis for rice chalkiness trait, *Fenzi Zhiwu Yuzhong* (Molecular Plant Breeding), 15(4): 1385-1394 (江良荣, 黄荣裕, 黄育民, 王侯聪, 郑景生, 2017, 稻米垩白性状的 QTL 检测, 上位性及环境效应分析, 分子植物育种, 15(4): 1385-1394)

*qDEC1*, *qDEC4* and *qDEC5*, were mapped, which explained 2.96%, 4.88% and 7.79% of the genetic variation, respectively. In QTL epistasis analysis, 7 and 5 pairs of epistasis QTLs for PGWC and DEC were identified respectively, and their contribution rates ranged from 0.23% to 3.55%. The RM307~RM518 interval harbored the PGWC and DEC QTLs, which were involved in epistatic interaction of PGWC and DEC respectively. The RM598~RM5140 interval also harbored the PGWC and DEC QTLs, which also participated in epistatic interaction of DEC. Environmental effect analysis showed the three DEC QTLs (*qDEC1*, *qDEC4* and *qDEC5*) and a pair of epistatic QTLs between *qDEC10* and *qDEC9* all exhibited significant or very closely significant interaction effects under the environmental conditions in early season at Longhai city of Fujian province in 2010.

**Keywords** Rice (*Oryza sativa* L.), Chalkiness, Quantitative trait loci, Epistasis analysis

稻米垩白不仅使稻米外观变差,而且垩白部位硬度低、整精米率低、蒸煮后饭粒裂纹多、饭粒蓬松中空,严重影响稻米的加工、蒸煮食味品质(蔺万煌等, 2001; 齐春华, 2011)。不少研究表明,垩白性状已成为目前限制我国稻米品质提升的最主要因素(高洪儒等, 2011; 徐霞等, 2011; 金京花等, 2012; 孟维韧等, 2012)。因此,如何快速改善稻米的垩白性状已成为目前中国水稻育种界亟待解决的问题。前人研究表明稻米垩白受环境条件的影响较大,特别是灌浆期的温度,但品种间存在明显差异,垩白性状还是受基因控制为主(程方民等, 2000; 陈能等, 2001; Cheng et al., 2005; Yamakawa et al., 2007; Kaneko et al., 2016);垩白为数量性状,受多基因控制,以加性效应为主(金正勋等, 2000; 廖伏明等, 2000)。可见,改良稻米垩白性状的首要任务是改善品种自身的与垩白相关遗传物质。因而迫切需要发现与克隆相关基因,进行功能分析,全面解析垩白性状的遗传网络。

目前不少研究者利用不同类型遗传群体进行了垩白性状的 QTL 定位及上位性互作效应分析,已获得 200 多个与垩白相关的 QTLs(He et al., 1999; Tan et al., 2000; 曾大力等, 2002; Li et al., 2003; Li et al., 2004; Wan et al., 2005; 刘家富等, 2007; 周立军等, 2009a; 周立军等, 2009b; 陶亚军等, 2015; Gao et al., 2016; 王林森等, 2016)。尽管遗传座位众多,且易受环境影响,但有些遗传座位还是能在不同遗传群体、不同环境条件中稳定地出现,克隆这些基因及解析其功能,对于了解垩白性状的遗传网络很重要。目前真正意义上针对垩白性状克隆的基因仅有 *Chalk5*。*Chalk5* 编码了一种液泡 H<sup>+</sup> 转运焦磷酸酶(V-PPase),具有无机焦磷酸酯水解作用及 H<sup>+</sup> 迁移活性。增加 *Chalk5* 的表达,会影响胚乳中 pH 值的体内平衡,从而影响蛋白体的合成及类囊泡状结构的产生,产生空气间层,最终导致垩白的产生(Li et al., 2014)。编码 E3 泛素连接酶的控制粒宽的 *GW2* 基因(Song et al.,

2007)被认为也会影响垩白性状。一些与淀粉合成与运输等相关的基因,如 *OsSSI*、*OsSSIIa*、*OsSSIIIflo5*、*FLO2*、*FLO4*、*GIF1* 和 *OsRab5a* 等(Kang et al., 2005; Ryoo et al., 2007; Wang et al., 2008; She et al., 2010; Wang et al., 2010; Fujita et al., 2011; Zhang et al., 2011)被认为也是影响水稻垩白的因素。然而这些基因往往会导致胚乳形成白粉状,在育种中易于通过选择予排除,在实际生产中并不会对稻米品质形成实质的影响。此外,目前已被精细定位的垩白性状主效 QTLs 有 3 个,即 *qPGWC-7*、*QTLqPGWC-8* 和 *qACE9*。*qPGWC-7* 被定位于 7 号染色体的一个 44 kb 长的区间内(Zhou et al., 2009),*QTLqPGWC-8* 被定位于 8 号染色体的一个 142 kb 的区间内(Guo et al., 2011),*qACE9* 则获得候选基因 LOC\_Os09g12660(Gao et al., 2016)。这些基因的克隆及功能分析值得期待。

佳辐占是本课题组于 2003 年育成的优质早籼稻新品种,其优点是抗稻瘟病、高产稳产、长粒形、千粒重达 30 g、米质达 1 级优质米标准,特别是垩白粒率和垩白度在不同环境条件下均接近 0(Wang et al., 2007)。本研究将借助广陆矮 4 号/佳辐占重组自交系群体,利用连续两年在福建上杭县和龙海市两地种植 6 季的表型数据进行稻米垩白性状的 QTL 定位、上位性分析及环境效应分析,寻找佳辐占中无垩白相关遗传因子,以期发掘和利用其优质基因,为分子标记辅助育种改良垩白性状及基因克隆提供前提条件。

## 1 结果与分析

### 1.1 垩白性状的遗传分析

#### 1.1.1 亲本材料的垩白性状

在 2010 年和 2011 年两年 6 季的种植中,广陆矮 4 号(Guanglu'ai 4, GLA4)的垩白粒率(PGWC)和垩白度(DEC)分别为 96.0%~100.0%和 28.8%~52.0%;佳辐占(Jiafuzhan, JFZ)的垩白粒率和垩白度分别为 0%~19.0%和 0%~4.6%(表 1)。结果显示,GLA4 的垩

表 1 两地多季种植中亲本的稻米垩白性状  
Table 1 Rice chalkiness of parents in different growing sites

时间和地点 Time & site	GLA4		JFZ	
	垩白粒率(%) PGWC (%)	垩白度(%) DEC (%)	垩白粒率(%) PGWC (%)	垩白度(%) DEC (%)
	2010.07 SH	96.0	34.4	0.0
2010.11 SH	100.0	28.8	0.0	0.0
2011.07 SH	100.0	51.8	1.0	0.3
2011.11 SH	99.0	46.7	2.0	0.4
2010.07 LH	100.0	52.0	19.0	4.6
2011.07 LH	100.0	36.0	1.0	0.1

注: 07: 早季; 11: 晚季; SH: 上杭县; LH: 龙海市  
Note: 07: Early season; 11: Late season county; SH: Shanghang city; LH: Longhai city

白率粒在各个种植点均接近 100% ,垩白度的波动稍大 ,JFZ 除 2010 早季龙海种植点的垩白粒率和垩白度较大外 ,其它种植点的表现均较为稳定 接近0。结果表明遗传因素对垩白性状起到决定性的作用。

### 1.1.2 GJRIL 中垩白性状的遗传特性

在两年两地共 6 季的种植中 ,GJRIL 的垩白粒率和垩白度的群体平均值分别为 34.38%~60.04%和 7.18%~23.72% (表 2)。垩白粒率表现偏态分布 ,其中上杭种植的 4 季表现偏向低值亲本分布 ,而龙海的 2 季则表现为偏向高值亲本分布(图 1A)。垩白度也表现完全偏态分布 ,6 季均表现为偏向低值亲本分布(图 1B)。由此可见 稻米垩白性状很可能受主效基因与微效基因共同影响。

表 2 稻米垩白性状在 GJRIL 中的分离状况  
Table 2 Phenotyping of rice chalkiness in GJRIL

性状 Trait	收种时间和地点 Time & site	平均 Mean	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness	最小值 Min.	最大值 Max.	观测数 Number
垩白粒率(%) PGWC (%)	2010.07 SH	34.38±2.77	-1.0	0.6	0.0	98.0	140
	2010.11 SH	38.04±2.63	-1.2	0.5	0.0	100.0	162
	2011.07 SH	46.41±2.87	-1.5	0.2	1.0	100.0	145
	2011.11 SH	35.59±2.60	-1.1	0.6	0.0	100.0	166
	2010.07 LH	56.47±2.75	-1.5	-0.2	1.0	100.0	167
	2011.07 LH	60.04±2.88	-1.4	-0.4	0.0	100.0	156
垩白度(%) DEC (%)	2010.07 SH	8.12±0.84	1.3	1.4	0.0	41.5	140
	2010.11 SH	8.19±0.72	2.1	1.5	0.0	44.6	162
	2011.07 SH	13.57±1.10	1.0	1.2	0.2	61.8	145
	2011.11 SH	7.18±0.64	0.8	1.3	0.0	35.4	166
	2010.07 LH	23.72±1.64	-0.4	0.8	0.1	75.6	167
	2011.07 LH	23.08±1.51	-0.7	0.6	0.1	68.9	156

注: 07: 早季; 11: 晚季; SH: 上杭县; LH: 龙海市  
Note: 07: Early season; 11: Late season; SH: Shanghang county; LH: Longhai city

## 1.2 稻米垩白性状的 QTL 分析

QTL 分析显示 ,垩白粒率和垩白度分别检测到 3 个 QTLs。垩白粒率 QTLs 分别位于 2 号染色体的 RM266~RM48 区间、4 号染色体的 RM307~RM518 区间和 5 号染色体的 RM598~RM5140 区间 ,加性效应贡献率分别为 2.84%、3.74%和 14.09% (表 3; 图 2)。垩白度 QTLs 分别位于 1 号染色体的 RM472~RM529 区间、4 号染色体的 RM307~RM518 区间和 5 号染色体的 RM598~RM5140 区间 ,加性效应贡献率分别为 4.88%、2.96%和 7.79% (表 3; 图 2)。这 6 个 QTLs 分布于 4 个区间内 ,其中 4 号染色体的 RM307~RM518 区间和 5 号染色体的 RM598~RM5140 区间均同时检测到垩白粒率和垩白度的 QTLs。

## 1.3 稻米垩白性状的 QTL 上位性分析

QTL 上位性分析中 垩白粒率检测到  $qPGWC1-1$  和  $qPGWC8$ 、 $qPGWC1-2$  和  $qPGWC9$ 、 $qPGWC2-1$  和  $qPGWC11$ 、 $qPGWC2-2$  和  $qPGWC11$ 、 $qPGWC3-1$  和  $qPGWC4$ 、 $qPGWC3-2$  和  $qPGWC4$  及  $qPGWC3-3$  和  $qPGWC4$  七对上位性 QTLs , 遗传贡献率分别为 1.78%、3.03%、1.73%、1.77%、3.15%、3.55%及 0.23% (表 4; 图 3) ; 垩白度检测到  $qDEC1-1$  和  $qDEC4$ 、 $qDEC1-2$  和  $qDEC12$ 、 $qDEC1-3$  和  $qDEC9$ 、 $qDEC4$  和  $qDEC5$  及  $qDEC10$  和  $qDEC9$  等五对上位性 QTLs 遗传贡献率分别为 2.01%、2.62%、3.19%、1.18% 及 3.25% (表 4; 图 3)。

其中 RM307~RM518 区间的 QTLs  $qPGWC4$  和

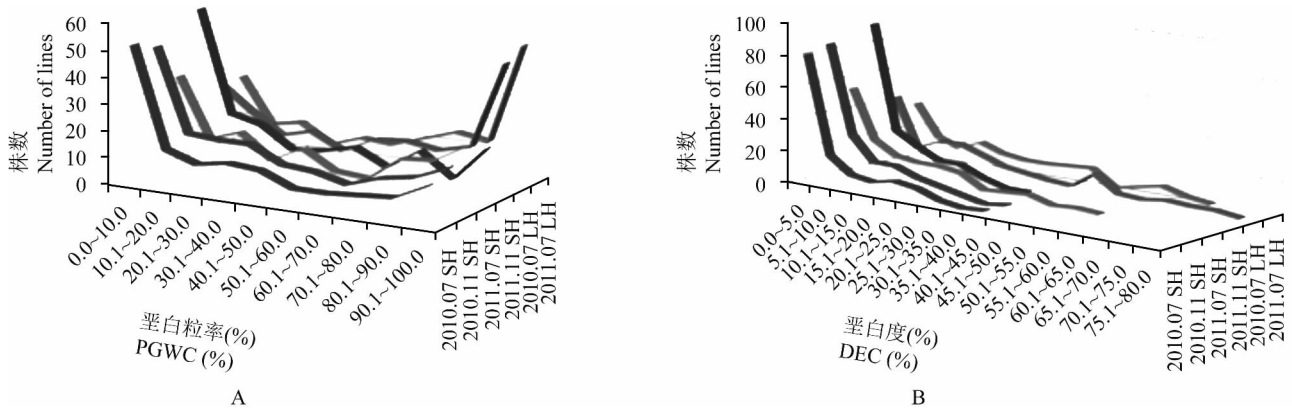


图 1 GJRIL 中稻米垩白性状的分布

注: A: 垩白粒率分布; B: 垩白度分布

Figure 1 Distribution curve of rice chalkiness in GJRIL

Note: A: Distribution of PGWC; B: Distribution of DEC

表 3 GJRIL 群体稻米垩白性状的 QTLs

Table 3 QTLs for rice chalkiness in GJRIL

性状 Trait	QTLs	区间 Interval	加性效应 A	贡献率(%) H <sup>2</sup> <sub>(A)</sub> (%)	p-Value
垩白粒率 PGWC	<i>qPGWC2</i>	RM266~RM48	4.15	2.84	0.000 0**
	<i>qPGWC4</i>	RM307~RM518	12.14	3.74	0.000 0**
	<i>qPGWC5</i>	RM598~RM5140	13.47	14.09	0.000 0**
垩白度 DEC	<i>qDEC1</i>	RM472~RM529	3.72	4.88	0.000 0**
	<i>qDEC4</i>	RM307~RM518	3.02	2.96	0.000 0**
	<i>qDEC5</i>	RM598~RM5140	4.66	7.79	0.000 0**

注: QTL 名称的组成为字母“q+性状简称+染色体号”(McCouch et al., 1997); \*\*: 极显著水平; \*: 显著水平; A: 加性效应; H<sup>2</sup><sub>(A)</sub>: 遗传贡献率

Note: Name of QTL, “q+name of trait+number of chromosome”; \*\*: Very significant level; \*: Significant level; A: Additive effect; H<sup>2</sup><sub>(A)</sub>: The heritability of additive effect

表 4 GJRIL 群体稻米垩白性状的上位性 QTL

Table 4 Epistasis QTLs for rice chalkiness in GJRIL

性状 Trait	QTL i	区间 i Interval i	QTL j	区间 j Interval j	加性效应 AA	贡献率(%) H <sup>2</sup> <sub>(AA)</sub> (%)	p-Value
垩白粒率 PGWC	<i>qPGWC1-1</i>	RM428~RM86	<i>qPGWC8</i>	RM506~RM337	6.39	1.78	0.000 0**
	<i>qPGWC1-2</i>	RM128~RM297	<i>qPGWC9</i>	RM444~RM316	4.87	3.03	0.000 0**
	<i>qPGWC2-1</i>	RM423~RM492	<i>qPGWC11</i>	RM209~RM229	-3.69	1.73	0.001 3**
	<i>qPGWC2-2</i>	RM322~RM438	<i>qPGWC11</i>	RM209~RM229	-4.46	1.77	0.000 0**
	<i>qPGWC3-1</i>	RM504~RM532	<i>qPGWC4</i>	RM119~RM471	7.82	3.15	0.000 0**
	<i>qPGWC3-2</i>	RM426~RM503	<i>qPGWC4</i>	RM307~RM518	-5.88	3.55	0.000 0**
	<i>qPGWC3-3</i>	RM5475~RM468	<i>qPGWC4</i>	RM119~RM471	-4.05	0.23	0.000 0**
垩白度 DEC	<i>qDEC1-1</i>	RM578~RM35	<i>qDEC4</i>	RM471~RM401	3.94	2.01	0.000 0**
	<i>qDEC1-2</i>	RM581~RM23	<i>qDEC12</i>	RM511~RM117	4.13	2.62	0.000 0**
	<i>qDEC1-3</i>	RM212~RM486	<i>qDEC9</i>	RM444~RM316	2.46	3.19	0.000 0**
	<i>qDEC4</i>	RM307~RM518	<i>qDEC5</i>	RM598~RM5140	2.16	1.18	0.000 0**
	<i>qDEC10</i>	RM271~RM311	<i>qDEC9</i>	RM444~RM316	2.46	3.25	0.000 0**

注: QTL 名字前的字母“e”: 上位性 QTL; 尾后的“- 数字”: 同一性状在同一染色体上有多 QTLs; AA: 加性效应; H<sup>2</sup><sub>(AA)</sub>: 遗传贡献率

Note: “e+Name of QTL”: Epistasis QTL; “- number”: There are more than one QTLs for the same trait on one chromosome; AA: Additive by additive effects; H<sup>2</sup><sub>(AA)</sub>: The heritability of additive by additive effect



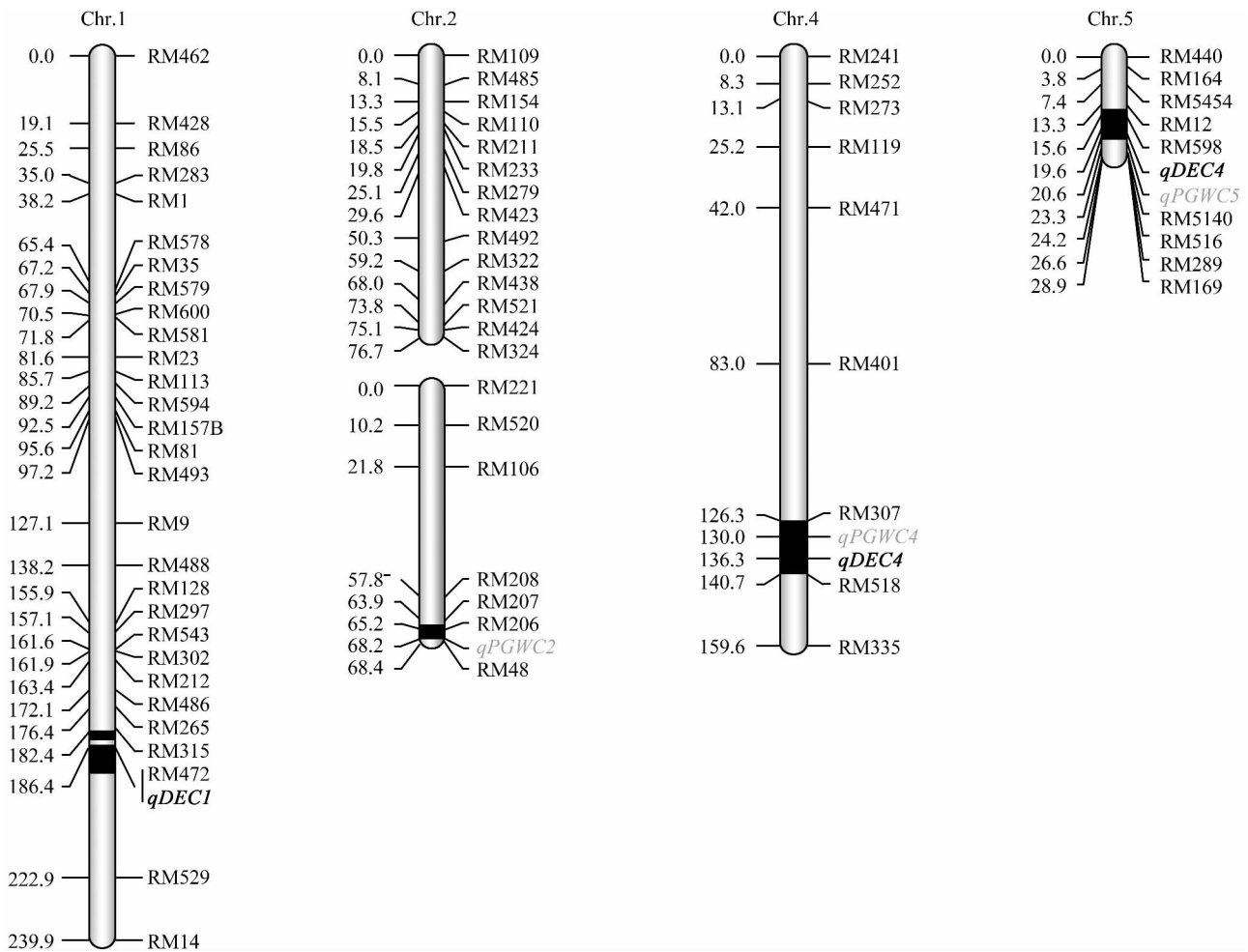


图 2 GJRIL 群体水稻垩白性状的 QTL

注: 浅灰色: 垩白粒率 QTL; 黑色加粗: 垩白度 QTLs

Figure 2 QTL of rice chalkiness in GJRIL

Note: French grey: QTLs for PGWC; Black bold: QTLs for DEC

*qDEC4* 也分别参与了垩白粒率和垩白度的上位性互作, 而 RM598~RM5140 区间的 QTL *qDEC5* 也参与垩白度性状的上位性互作。*qPGWC4* (RM119~RM471)、*qPGWC11* (RM209~RM229) 和 *qDEC9* (RM444~RM316) 分别与 2 个上位性 QTLs 发生互作, 其中 RM444~RM316 在垩白粒率和垩白度的 QTL 上位性分析中均被检测到, 且遗传贡献率均相对较大。

#### 1.4 水稻垩白性状的 QTL 环境效应分析

利用 6 个季度的数据进行了垩白性状 QTL 的环境效应分析, 结果发现, 垩白度的 3 个 QTLs (*qDEC1*, *qDEC4* 和 *qDEC5*) 与环境 5, 即 2010 年早季龙海种植点 (2010.07 LH) 发生显著或极显著的效应, 对表型的贡献率分别为 0.87%、0.79% 和 0.57% (表 5); *qDEC10* 和 *qDEC9* 这对上位性 QTLs 的环境效应也达到极显著水平, 对表型的贡献率为 1.33% (表 6)。

表 5 垩白度 QTLs 与 2010.07 LH 的环境效应

Table 5 Environmental effects between DEC QTLs and the 2010.07 LH environment

QTLs	区间 Interval	加性效应 AE5	贡献率 (%) $H^2_{(AE5)}$ (%)	<i>p</i> -Value
<i>qDEC1</i>	RM472~RM529	2.70	0.87	0.001 4**
<i>qDEC4</i>	RM307~RM518	2.65	0.79	0.004 4**
<i>qDEC5</i>	RM598~RM5140	1.64	0.57	0.046 1*

注: \*\*: 极显著水平; \*: 显著水平; AE5: 性效应;  $H^2_{(AE5)}$ : 遗传贡献率

Note: \*\*: Very significant level; \*: Significant level; AE5: Additive by environment interaction effect;  $H^2_{(AE5)}$ : The heritability of additive by environment interaction effects

## 2 讨论

本研究是利用两年两地种植共 6 个季度的表型数据进行 QTL 分析, 所得 QTLs 均能在 6 个季度中被

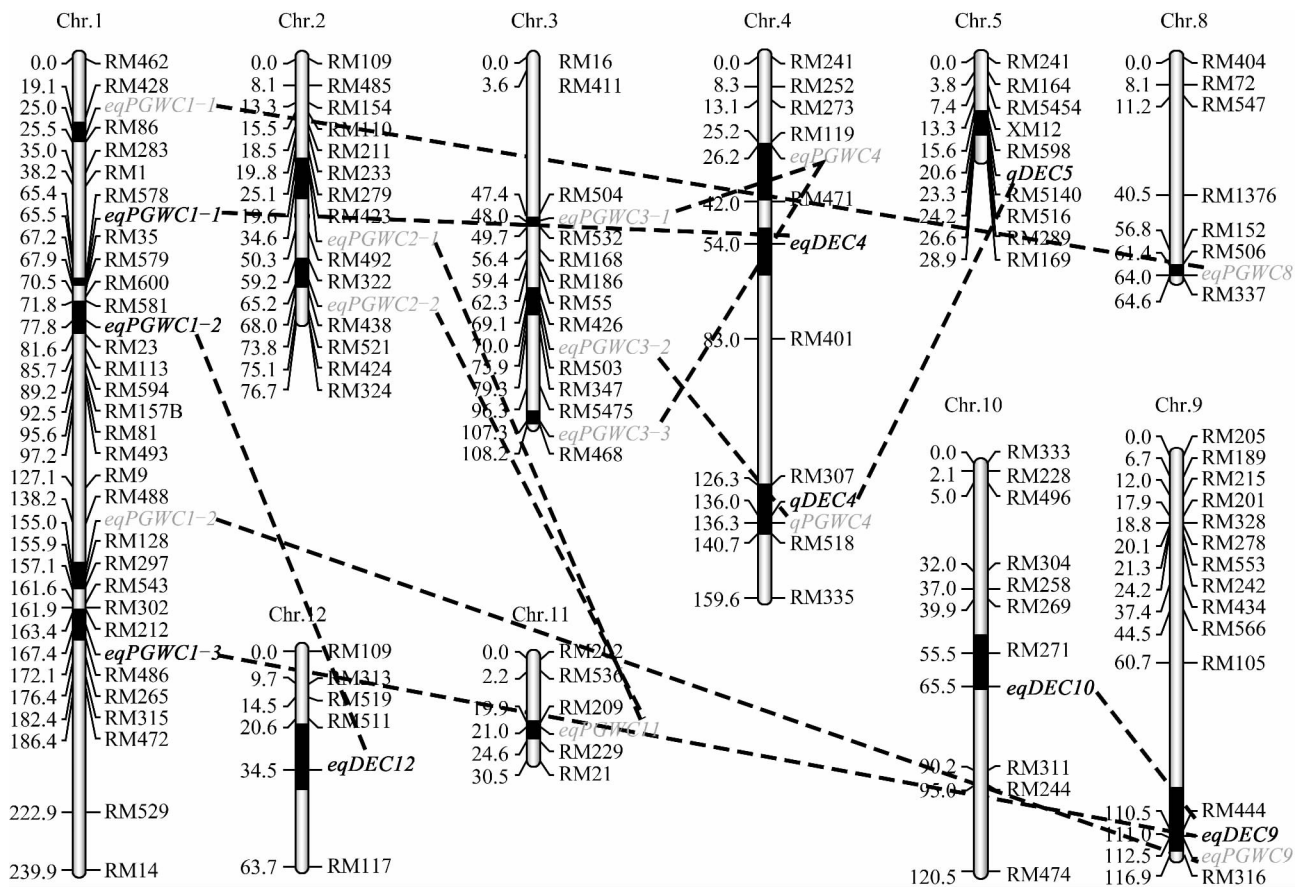


图 3 GJRIL 中垩白性状上位性 QTLs

注: 浅灰色: 垩白粒率 QTLs 或上位性 QTLs; 黑色加粗: 垩白度 QTLs 或上位性 QTLs; 虚线: QTLs 之间的交互

Figure 3 Epistasis QTLs of rice chalkiness traits in GJRIL

Note: French grey: QTLs or epistasis QTLs for PGWC; Black bold: QTLs for DEC; Dash line: Interaction between the two QTLs

表 6 垩白度上位性 QTLs 与 2010.07 LH 的环境效应

Table 6 Environmental effect between DEC eQTLs and the 2010.07 LH environment

QTL i	区间 i Interval i	QTL j	区间 j Interval j	加性效应 AAE5	贡献率(%) $H^2_{(AAE5)}$ (%)	p-Value
<i>qDEC1-1</i>	RM578~RM35	<i>qDEC4</i>	RM471~RM401	1.70	0.33	0.110 5
<i>qDEC1-2</i>	RM581~RM23	<i>qDEC12</i>	RM511~RM117	1.57	0.28	0.243 3
<i>qDEC1-3</i>	RM212~RM486	<i>qDEC9</i>	RM444~RM316	1.10	0.37	0.168 0
<i>qDEC4</i>	RM307~RM518	<i>qDEC5</i>	RM598~RM5140	0.00	0.04	0.997 0
<i>qDEC10</i>	RM271~RM311	<i>qDEC9</i>	RM444~RM316	2.64	1.33	0.001 4**

注: \*\*: 极显著水平; AAE5: 加性效应;  $H^2_{(AAE5)}$ : 遗传贡献率

Note: \*\*: Very significant level; AAE5: Additive by additive by environment interaction effects;  $H^2_{(AAE5)}$ : The heritability of additive by additive by environment interaction effects

稳定地检测到。QTL 定位中 垩白性状 QTL 分布 4 个区间, 分别是 1 号染色体的 RM543~RM302、1 号染色体的 RM472~RM529、4 号染色体的 RM518~RM307 和 5 号染色体的 RM5140~RM598。我们先前的研究中在 5 号染色体的 RM5140~RM598 检测到了垩白性状的主效 QTL, 遗传贡献率约 40% (王情英等,

2011) Liu 等(2012)在相近的区间内(RM289~RM34-37)检测到了 1 个垩白粒率的主效 QTL, 贡献率达 25%。其余 3 个区间内目前还未见有报道已克隆基因或精细定位的 QTL。

QTL 上位性分析发现 RM307~RM518 区间的 *qPGWC4* 和 *qDEC4*、RM598~RM5140 区间的 *qDEC5*

分别参与了相应垩白性状的上位性互作。<sup>c</sup>*qPGWC4* (RM119~RM471)、<sup>c</sup>*qPGWC11* (RM209~RM229)和<sup>c</sup>*qDEC9* (RM444~RM316)分别与 2 个上位性 QTLs 发生互作,其中 RM444~RM316 在垩白粒率和垩白度的上位性分析中均被检测到,且遗传贡献率均相对较大。由此可见,上位性互作虽然单对 QTLs 遗传贡献率不大,不过由于互作位点多,综合贡献率不小,也是稻米垩白形成的一个重要的因素。

在垩白性状 QTL 的环境效应分析中发现,垩白度的 3 个 QTLs (*qDEC1*, *qDEC4* 和 *qDEC5*)及<sup>c</sup>*qDEC10* 和<sup>c</sup>*qDEC9* 这对垩白度上位性 QTLs 与 2010 年龙海早季(2010.07 LH)环境发生显著或极显著的互作效应。

### 3 材料与方 法

#### 3.1 试验材料及遗传群体

以广陆矮 4 号(Guanglu' ai 4 hao, GLA4)为母本,本课题组选育的优质早籼稻品种佳辐占(Jiafuzhan, JFZ)为父本,在厦门大学现代农业科研与教学基地配置杂交组合 F<sub>2</sub> 分离群体采用单粒传方式继代,获得广陆矮 4 号/佳辐占的重组自交系(recombinant inbred line, RIL),简称 GJRIL。本研究于 2009 年早季将收获晒干的 GJRIL 各株系种子平均分成 6 份于冰柜储存,于 2010 年和 2011 年连续两年分别在漳州龙海早季和上杭茶地早晚季种植,获得不同种植环境 6 季的垩白性状表型数据。稻株种植的株行距为 20×20 cm,单本插植,水分、肥料、病虫害防治等田间栽培管理按一般大田生产进行。

#### 3.2 稻米垩白性状表型分析

水稻成熟后分别收取亲本及每个重组自交系的谷粒,晒干后,检测垩白粒率(percentage of grains with chalkiness, PGWC)及垩白度(degree of endosperm chalkiness, DEC)。

利用浙江台州市粮仪厂的检验砻谷机 JLGJ4.5 制备糙米,用日本 KETT 试验碾米机 PEARLEST 碾制精米。挑选 100 粒以上发育正常的整精米,撒播于扫描仪上,谷粒与谷粒之间不接触与重叠,联机电脑上打开日本 SATAKE 公司的分析软件 JMW12,选择食用大米国标 GB1354 标准及籼稻分析功能,点击开始进行扫描分析,运行完成后软件返回稻米的垩白粒率及垩白度表型值。

#### 3.3 QTL 定位、上位性分析及遗传图谱绘制

本实验室基于 GJRIL 的 180 个株系,构建了

SSR 标记遗传图谱,该图谱全长约 1 015.7 cm,含 127 对 SSR 标记,平均标记间距为 8 cm(江良荣等,2007)。本研究利用该图谱及该群体 2 年两地 6 个季度的稻米垩白性状的表型数据进行 QTL 定位、上位性及环境效应分析。

应用 QTLNetwork 2.1 进行 QTL 定位。首先按用户手册制作 map 文件和 data 文件;然后打开软件 QTLNetwork 2.1,点击新建文件,导入 map 文件和 data 文件,接着设定相关参数,如选择分析的显著水平为 0.05、MCMC 分析方法等,点击确定,软件开始运行计算,完成后软件返回分析结果。

QTL 的命名方式为“q+性状简称+染色体号”(McCouch et al., 1997),上位性 QTL 在其名字左上角加上“e”。

利用 MapChart 2.2 软件绘制遗传图谱(Voorrips, 2002)。

#### 作者贡献

江良荣是本项目的设计与执行者,并完成了数据分析及论文写作任务;黄荣裕与王侯聪完成田间设计与田间试验;黄育民和郑景生是项目的构思与策划者,并完成数据采集、表型分析及论文修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

#### 致谢

本研究由福建省中青年教育科研项目(JAT160014)和厦门大学中央高校科研基本业务费(2010121088; 2013121040)共同资助。

#### 参考文献

- Chen N., Li T.G., and Luo Y.K., 2001, Effect of the changes of temperature on the formation of chalkiness of early indica rice during endosperm development, *Zhejiang Nongye Xuebao* (Acta Agriculture Zhejiangensis), 13(2): 103-106 (陈能, 李太贵, 罗玉坤, 2001, 早籼稻胚乳充实过程中温度变化对垩白形成的影响, *浙江农业学报*, 13(2): 103-106)
- Cheng F.M., Hu D.W., and Ding Y.S., 2000, Dynamic change of chalkiness and observation of grain endosperm structure with scanning electron microscope under controlled temperature condition, *Zhongguo Shuidao Kexue* (Chinese Journal of Rice Science), 14(2): 83-87 (程方民, 胡东维, 丁元树, 2000, 人工控温条件下稻米垩白形成变化及胚乳扫描结构观察, *中国水稻科学*, 14(2): 83-87)
- Cheng F.M., Zhong L.J., Wang F., and Zhang G. P., 2005, Differ-



- ences in cooking and eating properties between chalky and translucent parts in rice grains, *Food Chemistry*, 90(1-2): 39-46
- Fujita N., Satoh R., Hayashi A., Kodama M., Itoh R., Aihara S., and Nakamura Y., 2011, Starch biosynthesis in rice endosperm requires the presence of either starch synthase or  $\alpha$ , *Journal of Experimental Botany*, 62(14): 4819-4831
- Gao H.R., Zhao B.P., Zhang J., Song L.J., Wu H.T., Yu Y.M., and Zhang S.L., 2011, Analysis on rice quality traits of regional trial, *Heilongjiang Nongye Kexue (Heilongjiang Agricultural Sciences)*, (10): 5-7 (高洪儒, 赵北平, 张君, 宋丽娟, 武洪涛, 于艳敏, 张书利, 2011, 水稻区试品系品质性状分析, *黑龙江农业科学*, (10): 5-7)
- Gao Y., Liu C.L., Li Y.Y., Zhang A.P., Dong G.J., Xie L.H., Zhang B., Ruan B.P., Hong K., Xue D.W., Zeng D.L., Guo L.B., Qian Q., and Gao Z.Y., 2016, QTL analysis for chalkiness of rice and fine mapping of a candidate gene for *qACE9*, *Rice*, 9(1): 41
- Guo T., Liu X.L., Wan X.Y., Weng J.F., Liu S.J., Liu X., Chen M.J., Li J.J., Su N., Wu F.Q., Cheng Z.J., Guo X.P., Lei C.L., Wang J.L., Jiang L., and Wan J.M., 2011, Identification of a stable quantitative trait locus for percentage grains with white chalkiness in rice (*Oryza sativa*), *Journal of Integrative Plant Biology*, 53(8): 598-607
- He P., Li S.G., Qian Q., Ma Y.Q., Li J.Z., Wang W.M., Chen Y., and Zhu L.H., 1999, Genetic analysis of rice grain quality, *Theor. Appl. Genet.*, 98(3): 502-508
- Jiang L.R., Huang J.X., Zhang K., Huang Y.M., Wang H.C., Song S.Y., and Zhou K.F., 2007, Rice genetic map construction based on elite *Indica* rice, *Jiafuzhan*, *Xiamen Daxue Xuebao (Journal of Xiamen University)*, 46(2): 262-267 (江良荣, 黄建勋, 张凯, 黄育民, 王侯聪, 宋思杨, 周克夫, 2007, 基于优质早籼稻品种佳辐占的遗传图谱的构建, *厦门大学学报*, 46(2): 262-267)
- Jin J.H., Fang X.Q., Shen H.B., and Quan C.Z., 2012, Current situation of rice-quality on the new rice varieties or lines in jilin province, *Beifang Shuidao (North Rice)*, 42(5): 22-24 (金京花, 方秀琴, 沈海波, 全成哲, 2012, 浅谈吉林省新育成水稻品种(系)米质分析现状, *北方水稻*, 42(5): 22-24)
- Jin Z.X., Qiu T.Q., Sun Y.L., and Jin X.Y., 2000, Combining ability analysis of chalkiness rate in grains of *Japonica* rice hybrids, *Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal of Rice Science)*, 14(4): 199-202 (金正勋, 秋太权, 孙艳丽, 金学泳, 2000, 粳稻杂种后代稻米垩白率的配合力分析, *中国水稻科学*, 14(4): 199-202)
- Kaneko K., Sasaki M., Kuribayashi N., Suzuki H., Sasuga Y., Shiraya T., Inomata T., Itoh K., Baslam M., and Mitsui T., 2016, Proteomic and glycomic characterization of rice chalky grains produced under moderate and high-temperature conditions in field system, *Rice*, 9(1): 1-16
- Kang H., Park S., and Matsuoka M., 2005, White-core endosperm *floury endosperm-4* in rice is generated by knockout mutations in the  $C_4$ -type pyruvate orthophosphate dikinase gene (*OsPPDKB*), *The Plant Journal*, 42(6): 901-911
- Li J.M., Xiao J.H., Grandillo S., Jiang L.Y., Wan Y.Z., Deng Q. Y., Yuan L.P., and McCouch S.R., 2004, QTL detection for rice grain quality traits using an interspecific backcross population derived from cultivated Asian (*O. sativa* L.) and African (*O. glaberrima* S.) rice, *Genome*, 47: 697-704
- Li Y.B., Fan C.C., Xing Y.Z., Yun P., Luo L.J., Yan B., Peng B., Xie W.B., Wang G.W., Li X.H., Xiao J.H., Xu C.G., and He Y.Q., 2014, *Chalk5* encodes a vacuolar  $H^+$ -translocating pyrophosphatase influencing grain chalkiness in rice, *Nat. Genet.*, 46(4): 398-404
- Li Z.F., Wan J.M., Xia J.F., and Zhai H.Q., 2003, Mapping quantitative trait loci underlying appearance quality of rice grains (*Oryza sativa* L.), *Acta Genetica Sinica*, 30(3): 251-259
- Liao F.M., Zhou K.L., Yang H.H., Xu Q.S., and Long H.P., 2000, Combining ability and heritability of grain quality characters in *Indica* hybrid rice, *Hunan Nongye Daxue Xuebao (Journal of Hunan Agricultural University)*, 26(5): 323-328 (廖伏明, 周坤炉, 阳和华, 徐秋生, 龙和平, 2000, 籼型杂交水稻米质性状配合力及遗传力研究, *湖南农业大学学报*, 26(5): 323-328)
- Lin W.H., Xiao L.T., Peng K.Q., Hong Y.H., and Zou D.S., 2001, Chalkiness formation in rice kernel and its regulation, *Hunan Nongye Daxue Xuebao (Journal of Hunan Agricultural University)*, 27(3): 235-239 (蔺万煌, 萧浪涛, 彭克勤, 洪亚辉, 邹冬生, 2001, 稻米垩白的形成及其调控, *湖南农业大学学报*, 27(3): 235-239)
- Liu J.F., Kui L.M., Zhu Z.F., Tan L.B., Wang G.J., Li Q.W., Shu J.H., and Sun C.Q., 2007, Identification of QTLs associated with processing quality and appearance quality of common wild rice (*Oryza rufipogon* griff.), *Nongye Shengwu Jishu Xuebao (Journal of Agricultural Biotechnology)*, 15(1): 90-96 (刘家富, 奎丽梅, 朱作峰, 谭禄宾, 王桂娟, 黎其万, 束继红, 孙传清, 2007, 普通野生稻稻米加工品质和外观品质性状 QTL 定位, *农业生物技术学报*, 15(1): 90-96)
- Liu X., Wang Y., and Wang S.W., 2012, QTL analysis of percentage of grains with chalkiness in *Japonica* rice (*Oryza sativa*), *Genet. Mol. Res.*, 11(1): 717-724
- McCouch, S.R., Cho Y.G., Yano M., Paul E., Blinstrue M., Morishima H., and Kinoshita T., 1997, Report on QTL nomenclature, *Rice Genet. Newsl.*, 14: 11-13
- Meng W.R., Quan C.Z., Liu F.M., Quan D.X., Jin C.H., Wu Z.W., and Zhou G.C., 2012, Character analysis on grain quality of different varieties of *Japonica* rice, *Hubei Nongye Kexue (Hubei Agricultural Sciences)*, 51(2): 361-363 (孟维韧, 全成哲, 刘方明, 全东兴, 金成海, 吴占文, 周广春, 2012, 不



- 同水稻品种(系)稻米品质性状分析, 湖北农业科学, 51 (2): 361-363
- Qi C.H., 2011, Characteristics of rice quality and cluster analysis of species in Liaoning province, Nongye Keji Yu Zhuangbei (Agricultural Science & Technology and Equipment), (2): 14-16 (齐春华, 2011, 辽宁地区水稻品质性状特性及品种聚类分析, 农业科技与装备, (2): 14-16)
- Ryoo N., Yu C., Park C.S., Baik M.Y., Park I.M., Cho M.H., Bhoo S.H., An G., Hahn T.R., and Jeon J.S., 2007, Knock out of a starch synthase gene *OsSSIIIaFlo5* causes white-core floury endosperm in rice (*Oryza sativa* L.), Plant Cell Rep., 26: 1083-1095
- She K.C., Kusano H., Koizumi K., Yamakawa H., Hakata M., Imamura T., Fukuda M., Naito N., Tsurumaki Y., Yaeshima M., Tsuge T., Matsumoto K., Kudoh M., Itoh E., Kikuchi S., Kishimoto N., Yazaki J., Ando T., Yano M., Aoyama T., Sasaki T., Satoh H., and Shimada H., 2010, A novel factor *Floury Endosperm2* is involved in regulation of rice grain size and starch quality, The Plant Cell, 22(10): 3280-3294
- Song X.J., Huang W., Shi M., Zhu M.Z., and Lin H.X., 2007, A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase, Nature Genetics, 39(5): 623-630
- Tan Y.F., Xing Y.Z., Li J.X., Yu S. B., Xu C. G., and Zhang Q. F., 2000, Genetic bases of appearance quality of rice grains in Shanyou 63, an elite rice hybrid, Theor. Appl. Genet., 101: 823-829
- Tao Y.J., Xu M.B., Wang F., Chen D., Zhou Y., and Liang G.H., 2015, QTL mapping of chalkiness using chromosome single segment substituted lines in rice, Huabei Nongxuebao (Acta Agriculturae Boreali-Sinica), 30(1): 1-8 (陶亚军, 徐梦彬, 王飞, 陈达, 周勇, 梁国华, 2015, 利用染色体单片段代换系定位水稻垩白 QTL, 华北农学报, 30(1): 1-8)
- Voorrips R.E., 2002, MapChart: Software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs, The Journal of Heredity, 93 (1): 77-78
- Wan X.Y., Wan J.M., Weng J.F., Jiang L., Bi J.C., Wang C.M., and Zhai H.Q., 2005, Stability of QTLs for rice grain dimension and endosperm chalkiness characteristics across eight environments. Theor. Appl. Genet., 110(7): 1334-1346
- Wang E., Wang J.J., Zhu X.D., Hao W., Wang L.Y., Li Q., Zhang L.X., He W., Lu B.R., Lin H.X., Ma H., Zhang G.Q., and He Z.H., 2008, Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication, Nat. Genet., 40(11): 1370-1374
- Wang H.C., Huang H.K., Qiu S.M., Zhang S., Fang Y.S., Cai J.L., Zheng X., Huang Y.M., Chen R.M., Sun C.Z., Chen S.L., Chi X.W., Liao X.Y., Zhang W.Q., and Zhong X.B., 2007, Breeding and application of Jiafuzhan, a new breed of early *indica* rice of high quality, Front. Biol. China., 2(2): 144-150
- Wang L.S., Chen L.M., Wang P.R., Wang Z.R., Zheng H., Ma H. Y., Jiang L., Zhao Z.G., and Wan J.M., 2016, Detecting the QTL of rice chalkiness traits using advanced backcrossing population, Nanjing Nongye Daxue Xuebao (Journal of Nanjing Agricultural University), 39(2): 183-190 (王林森, 陈亮明, 王沛然, 王卓然, 郑海, 马宏阳, 江玲, 赵志刚, 万建民, 2016, 利用高世代回交群体检测水稻垩白相关性状 QTL, 南京农业大学学报, 39(2): 183-190)
- Wang Q.Y., Jiang L.R., Zheng J.S., Huang R.Y., Wang H.C., and Huang Y.M., 2011, Major QTLs mapping and analysis for rice grain chalkiness and grain shape traits, Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding), 9(5): 547-553 (王倩英, 江良荣, 郑景生, 黄荣裕, 王侯聪, 黄育民, 2011, 稻米垩白和粒形的主效 QTL 定位分析, 分子植物育种, 9(5): 547-553)
- Wang Y.H., Ren Y.L., Liu X., Jiang L., Chen L.M., Han X.H., Jin M.N., Liu S.J., Liu F., Lv J., Zhou K.N., Su N., Bao Y.G., and Wan J.M., 2010, OsRab5a regulates endomembrane organization and storage protein trafficking in rice endosperm cells, The Plant Journal, 64(5): 812-24
- Xu X., Ying X.H., Duan B.W., Zhu Z.W., and Huang H.Y., 2011, Quality analysis and evaluation of rice varieties from Guangxi Zhuang Autonomous Region, Nanfang Nongye Xuebao (Journal of Southern Agriculture), 42(6): 575-577 (徐霞, 应兴华, 段彬伍, 朱智伟, 黄和勇, 2011, 广西地区水稻品种稻米品质分析与评价, 南方农业学报, 42(6): 575-577)
- Yamakawa H., Hirose T., Kuroda M., and Yamaguchi T., 2007, Comprehensive expression profiling of rice grain filling-related genes under high temperature using DNA microarray, Plant Physiology, 144(1): 258-277
- Zeng D.L., Qian Q., Ruan L.B., Teng S., Kunihiro Y., Fujimo H., and Zhu L.H., 2002, QTL analysis of chalkiness size in three dimensions, Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal Rice Science), 16(1): 11-14 (曾大力, 钱前, 阮刘表, 滕胜, 国广泰史, 藤本宽, 朱立煌, 2002, 稻米垩白三维切面的遗传分析, 中国水稻科学, 16(1): 11-14)
- Zhang G.Y., Cheng Z.J., Zhang X., Guo, X.P., Su, N., Jiang, L., and Mao L., Wan J.M., 2011, Double repression of soluble starch synthase genes *SSIIa* and *SSIIIa* in rice (*Oryza sativa* L.) uncovers interactive effects on the physicochemical properties of starch, Genome, 54: 448-459
- Zhou L.J., Chen L.M., Jiang L., Zhang, W.W., Liu, L.L., Liu X., Zhao Z.G., Liu S.J., Zhang L.J., Wang J.K., and Wan J.M., 2009, Fine mapping of the grain chalkiness QTL *qPGWC-7* in rice (*Oryza sativa* L.), Theor. Appl. Genet., 118: 581-590
- Zhou L.J., Jiang L., Liu X., Cheng H., Chen L.M., Liu S.J., and Wan J.M., 2009a, QTL mapping and interaction analysis for 1 000 Grain weight and percentage of grains with chalkiness

in rice, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 35(2): 255-261 (周立军, 江玲, 刘喜, 陈红, 陈亮明, 刘世家, 万建民, 2009a, 水稻千粒重和垩白粒率的 QTL 及其互作分析, 作物学报, 35(2): 255-261)

Zhou L.J., Liu X., Jiang L., Zheng L.N., Chen L.M., Liu S.J., Zhai H.Q., and Wan J.M., 2009b, Analysis of QTL and GE

effects on PGWC in rice (*Oryza sativa* L.) using CSSL and BIL populations, *Zhongguo Nongye Kexue (China Agricultura Sinica)*, 42(4): 1129-1135 (周立军, 刘喜, 江玲, 郑蕾娜, 陈亮明, 刘世家, 翟虎渠, 万建民, 2009b, 利用 CSSL 和 BIL 群体分析稻米垩白率 QTL 及互作效应, 中国农业科学, 42(4): 1129-1135)

### 《分子植物育种》征稿启事

《分子植物育种》是由国家科技部批准,国家新闻出版署核准的刊物。本刊“立足国内,面向国际”,是一份为转基因育种、分子标记辅助育种及常规育种服务的国际化科学杂志。围绕水稻、小麦、玉米、油菜、大豆、棉麻、薯类、果树、蔬菜、花卉、茶叶、林草等,刊登分子遗传育种理论、分子育种方法、分子育种研究动态以及优良种质培育等方面的科学论文应用成果。从 2003 年创刊以来,已被美国化学文摘(CA),英国《国际农业与生物科学研究文摘》(CABI),中国科学引文数据库(CSCD)、中国期刊全文数据库(CJFD)、中文科技期刊数据库,中国核心期刊(遴选)数据库,中国生物学文摘和中国生物学数据库(CBA)等多家中外文献数据库收录。本刊是北京大学图书馆《中文核心期刊要目总览》之核心期刊、中国科学技术信息研究所的中国科技论文统计源期刊之核心期刊,是中国科学院文献情报中心的中国科学引文数据库(CSCD)核心库来源期刊。

特向您征集研究论文和研究报告:

研究论文:反映我国植物分子生物学和分子育种领域在基础理论、应用研究和高新技术开发方面的、在国内外公开出版的刊物上尚未发表过的原始研究工作报告。论文篇幅要求在 8 个印刷页面以上,相当某些国际刊物的 Full length paper。

研究报告:以简明的形式发表的原始研究工作报告。论文篇幅要求在 5~8 个印刷页面左右。

欢迎登录在线投稿系统网址 <http://www.molplantbreed.org>。也可以通过投稿邮箱 [mpb@molplantbreed.org](mailto:mpb@molplantbreed.org), [mpb@hibio.org](mailto:mpb@hibio.org) 或 [molplantbreed@126.com](mailto:molplantbreed@126.com) 来稿。