

分子植物育种 2009 年 第 7 卷 第 4 期 第 690-698 页
Molecular Plant Breeding, 2009, Vol.7, No.4, 690-698

研究报告

Research Report

水稻粒形性状的上位性和 QE 互作效应分析

江良荣* 王伟* 黄建勋 黄荣裕 郑景生 黄育民** 王侯聪

厦门大学细胞生物学与肿瘤细胞工程教育部重点实验室, 厦门, 361005

* 同等贡献作者

** 通讯作者, hym@xmu.edu.cn

摘要 本研究利用基于明恢 86×佳辐占水稻重组自交系(recombinant inbred line, RIL)构建的 SSR 遗传图谱,总标记数为 131。联合两季的稻米粒长(GL)、粒宽(GW)、长宽比(L/W)表型数据,应用混合线性模型方法进行 QTL 定位,并作加性效应、上位效应以及加性 QTL、上位性 QTL 与环境(QTL-by-environment, QE)的互作效应分析。检测到粒长、粒宽和长宽比的加性效应 QTLs 分别为 6 个、4 个和 4 个,贡献率分别为 23.67%、21.41%和 25.78%。检测到 8 对粒长的上位性 QTLs, 5 对粒宽的上位性 QTLs, 2 对长宽比的上位性 QTLs, 贡献率分别为 16.75%、22.36%和 7.55%。环境互作检测中,发现共有 9 个加性 QTLs 和 7 对上位性 QTLs 与环境发生了互作。结果表明,上位效应在粒形性状的遗传与加性效应一样起了重要作用,环境互作效应对粒形性状有一定的影响。

关键词 水稻, 数量性状基因座位, 上位性效应, QE 互作效应

Analysis of Epistatic and QE Interaction Effects of QTLs for Grain Shape in Rice

Jiang Liangrong* Wang Wei* Huang Jianxun Huang Rongyu Zheng Jingsheng Huang Yumin** Wang Houcong

Key Laboratory of the Ministry of Education for Cell Biology and Tumor Cell Engineering, Xiamen University, Xiamen, 361005

* The authors who contribute equally

** Corresponding author, hym@xmu.edu.cn

DOI: 10.3969/mpb.007.000690

Abstract A linkage map consisting of 131 markers was constructed by using a recombinant inbred line (RIL) population derived from the *indica-indica* rice cross Minghui86×Jiafuzhan. Quantitative trait loci (QTLs) was located with a mixed linear model (QTLmapper1.6) based on the grain shape parameters such as grain length (GL), grain width (GW) and length-width ratio (L/W), and made analysis of additive effects, epistatic, and the interaction effects of QTL-by-environment (QE). Six, four and four QTLs were detected to have significant additive effects for GL, GW and L/W, and the contribution rate were 23.67%、21.41% and 25.78%, respectively. Eight, five and two pairs of epistatic QTLs with significant additive-by-additive (AA) interaction effects were identified for three traits, and the contribution rate were 16.75%、22.36% and 7.55%, respectively. Significant QE interactions were found for nine additive QTLs and seven pairs of epistatic QTLs. The results indicated that the epistatic effects played an important role on the inheritance of grain shape, and the environmental factor had certain effects on the three traits.
Keywords Rice (*Oryza sativa* L.), Quantitative trait loci (QTLs), Epistatic effects, QTL-by-environment interaction effects

稻米的粒形(grain shape),包括粒长(grain length, GL)、粒宽(grain wide, GW)和长宽比(length-width ra-

www.molplantbreed.org/doi/10.3969/mpb.007.000690

基金项目 本研究由福建省自然科学基金项目(X0750053)和厦门大学科技创新计划项目(XDKJXC20063004)共同资助

tio, L/W) 是稻米外观品质性状的重要方面,同时与加工品质(石春海和朱军, 1997)、蒸煮品质(Sood and Siddiq, 1986; Chauham et al., 1995)及水稻的产量(徐建龙等, 2002)等均有一定的相关性,直接或间接地影响着稻米的商品价值和稻作的产值。由于可以通过选择稻米粒形来间接改良其它难以直接观察到的品质性状,以及粒形遗传的复杂性,使得稻米粒形的遗传成为水稻育种家们研究的热点之一。

研究表明,稻米粒长、粒宽和长宽比属于受多基因座位调控,受母体基因型影响,以加性效应为主,受环境影响的数量性状遗传模式遗传行为相当复杂(林建荣等, 2003; Miura et al., 2002; 敖雁等, 2000; Mckenzie and Rutger, 1983),仅通过经典遗传学方法,已很难进一步剖析其遗传规律。目前通过数量性状基因定位方法已经获得了相当多的数量性状座位(quantitative trait loci, QTLs)(江良荣等, 2003),个别基因也已克隆出来(Weng et al., 2008; Song et al., 2007; Fan et al., 2006),不过这些研究对上位性和环境互作效应却未能深入探讨,难以了解基因座位的遗传网络情况。本研究利用基于混合线性模型的 QTL 分析软件(Wang et al., 1999)和重组自交系群体,以粒形的 QTL 定位为基础,进一步进行上位性效应和环境互作效应的探索研究,细分粒形的各种遗传因素及互作情况,初步了解其基因座位的遗传网络。

1 材料和方法

1.1 供试材料

明恢 86 与优质常规稻佳辐占组配,单粒传代获得 391 个遗传基本稳定的株系,命名为明佳重组自交系(MJ-RIL)。本研究随机选取重组自交系的 180 个株系及亲本分别于 2006 年 7 月和 2007 年 3 月播种于厦门大学农场,每株系 4 行,每行 6 株,株行距为

20 cm×20 cm,田间管理同一般大田管理。

1.2 性状调查

每小区以区内部的 8 株为考查对象,成熟时混合收种并晒干,用浙江台州市粮仪厂生产的检验砻谷机(JLG4.5)把谷子碾成糙米,对糙米进行表型鉴定:随机取 10 粒糙米,纵向或横向排列,不重叠,无空隙,使用 20 cm 直尺测量长度,精确到小数点后二位,重复三次取平均值得到粒长或粒宽,粒长均值与粒宽均值的比值即长宽比。

1.3 QTL 定位及互作效应分析

基于 MJ-RIL,利用 SSR 分子标记构建了一张连锁图谱,总标记数为 131,标记间的平均图距为 9.6 cm(江良荣等, 2007)。采用 QTL Mapper1.6 遗传统计软件(Wang et al., 1999)进行粒形性状 QTL 定位,上位性及环境效应分析。以 $LOD \geq 2.0$ 作为检测 QTL 的阈值,加性效应 QTL 和上位效应分析均以 $P \leq 0.01$ 为显著水平进行检测。数量性状座位,按照 McCouch 等(1997)提出的原则命名 QTL。

2 结果与分析

2.1 粒形的表型分析

重组自交系及其双亲分别于 2006 年 7 月和 2007 年 3 月播种于厦门大学农场实验田,成熟后收种并进行表型分析(表 1),研究表明:粒长在两年均表现超亲现象,平均值都低于中亲值;粒宽在 2006 年晚季表现超亲现象,平均值略低于中亲值,而 2007 年早季没有表现出超亲现象,平均值略高于中亲值;长宽比在 2006 年晚季表现超亲现象而在 2007 年早季则没有,两年的平均值都低于中亲值。总体上看,除去父本的长宽比在两年相同外,亲本和群体的

表 1 不同环境条件下 MJ-RIL 及亲本粒形的表现

Table 1 The phenotype for grain characteristics of the MJ-RIL and parents in different environments

季节	性状	母本	父本	最大值	最小值	平均值	丰度	偏斜度
Season	Traits	Female parent	Male parent	Max.	Min.	Mean	Kurtosis	Skewness
2006 年晚季	GL (mm)	7.16	8.07	8.46	5.81	7.51	1.915	-0.579
Late in 2006 year	GW (mm)	2.47	2.08	2.70	1.99	2.26	1.028	0.321
	L/W	2.90	3.89	3.92	2.28	3.33	3.787	-0.794
2007 年早季	GL (mm)	7.01	8.01	8.17	5.90	7.36	2.030	-0.641
Early in 2007 year	GW (mm)	2.58	2.06	2.60	2.07	2.33	-0.080	-0.139
	L/W	2.72	3.89	3.69	2.27	3.16	2.593	-0.733

注: GL: 粒长; GW: 粒宽; L/W: 长宽比; 以下同

Note: GL: Grain length; GW: Grain width; L/W: Length-width ratio; The same as below

其它各性状表现略有差别。群体的各性状在不同的环境条件下均表现为连续变异(图 1) 表明稻米的粒长、粒宽和长宽比性状属多基因控制的数量性状。

2.2 粒形的 QTL 定位及 QE 交互效应分析

联合分析不同环境条件下的表型数据，应用基

于混合线性模型的 QTL 分析方法，进行稻米粒形性状的 QTL 定位及加性效应和环境效应分析。

分析获得 6 个粒长的加性效应 QTL (表 2) ,分布在第 1、第 2、第 3、第 8、第 9 和第 12 号染色体上(图 2A) 单个 QTL 加性效应的贡献率在 2.32%~6.53%之间，6 个 QTL 加性效应共解释粒长总变异的 23.67%

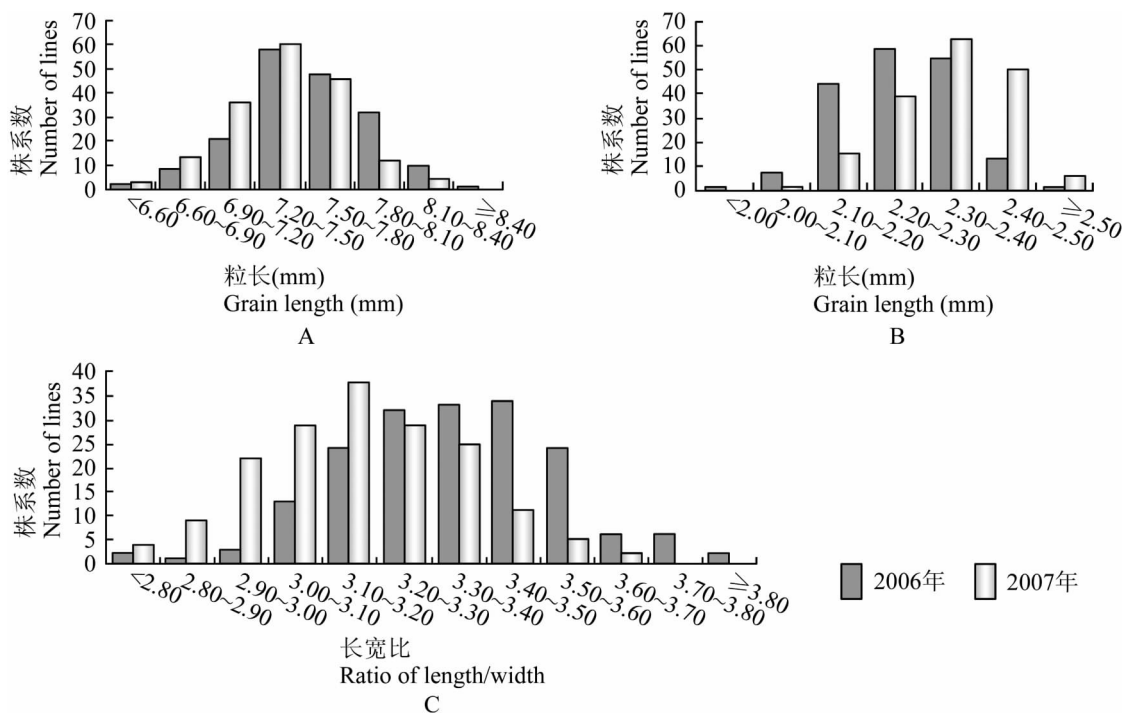


图 1 MJ-RIL 粒形性状在不同环境下的频数分布

Figure 1 Distributions of grain characteristics in MJ-RIL in different environments

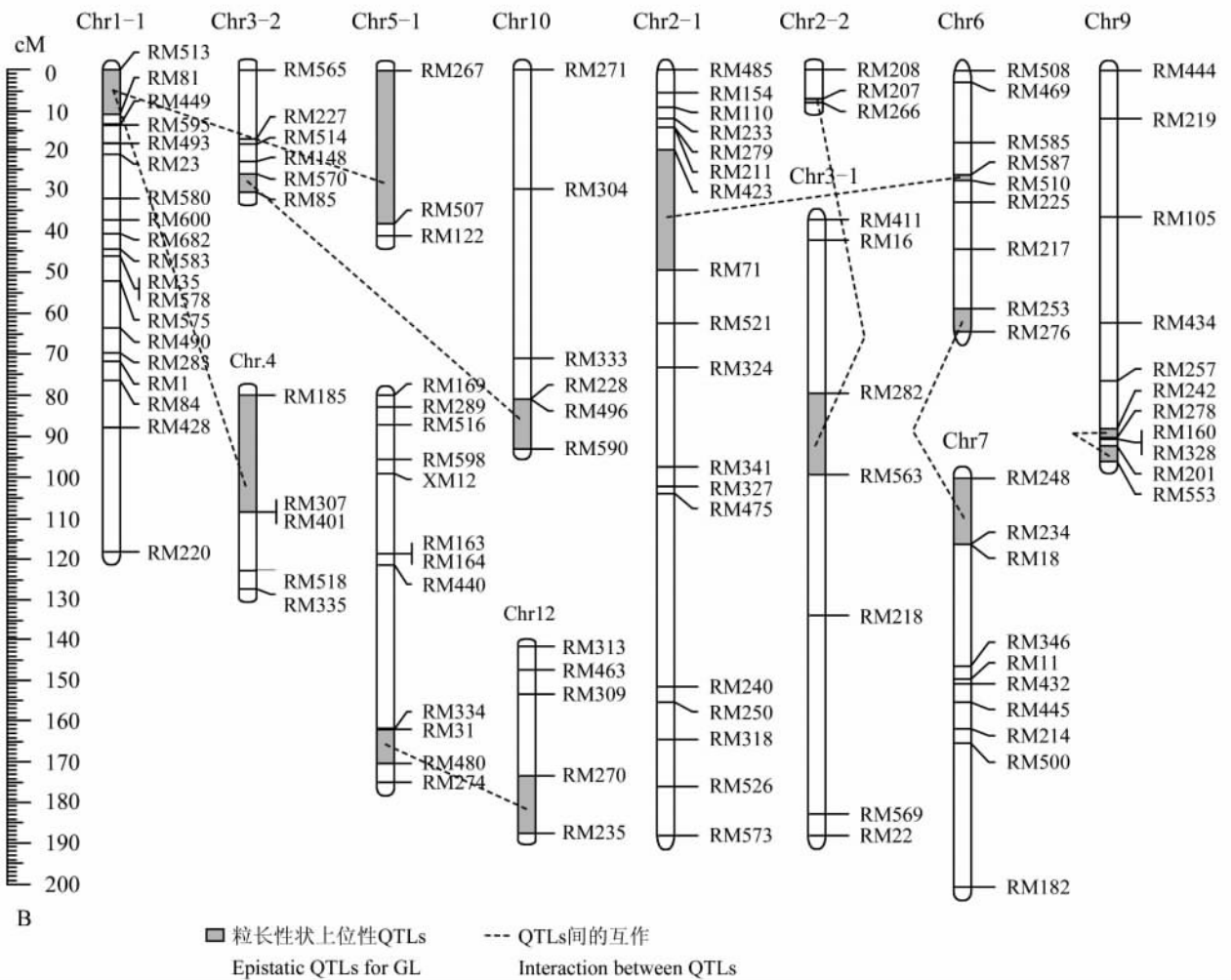
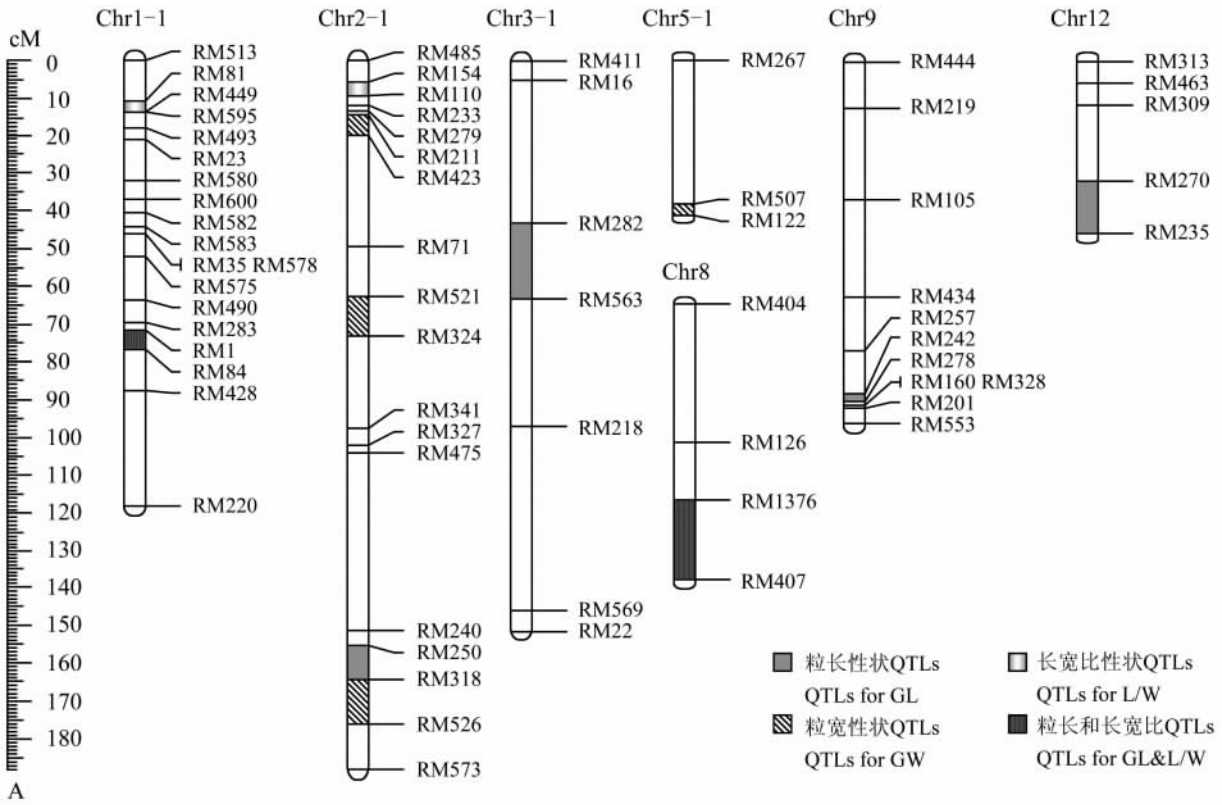
表 2 MJ-RIL 的粒形性状加性效应 QTL 及 QE 交互效应

Table 2 Additive QTLs and QE interaction for grain characteristics based on MJ-RIL

性状 Trait	QTL	标记区间 Marker interval	LOD	加性效应 A ^a	贡献率(%) H ² (A) (%)	QE 效应 AE ^b	QE 贡献率(%) H ² (AE) (%)
GL	<i>qGL-1-1</i>	RM1-RM84	7.00	-0.085 3	4.81	-0.033	1.46
	<i>qGL-2-1</i>	RM250-RM318	5.14	-0.073 6	3.65	0.029	1.12
	<i>qGL-3-1</i>	RM282-RM563	10.65	-0.099 2	6.53		
	<i>qGL-8</i>	RM1376-RM407	3.01	-0.058 7	2.32		
	<i>qGL-9-1</i>	RM242-RM278	5.69	-0.073 3	3.55	-0.009	0.11
	<i>qGL-12</i>	RM270-RM235	3.39	0.065 4	2.81	-0.021	0.54
GW	<i>qGW-2-1</i>	RM211-RM423	5.46	0.023 5	4.53	0.007	0.80
	<i>qGW-2-2</i>	RM521-RM324	7.35	0.024 8	5.36	-0.006	0.52
	<i>qGW-2-3</i>	RM318-RM526	10.91	-0.032 6	9.33		
	<i>qGW-5-1</i>	RM507-RM122	3.38	0.016 2	2.19	0.009	1.53
L/W	<i>qL/W-1-1</i>	RM81-RM449	7.36	-0.071 9	9.76		
	<i>qL/W-1-2</i>	RM1-RM84	8.27	-0.060 0	6.78	-0.005	0.10
	<i>qL/W-2</i>	RM154-RM110	6.28	-0.047 6	4.34	-0.002	0.01
	<i>qL/W-8</i>	RM1376-RM407	6.29	-0.051 5	4.90		

注: A: 加性效应; a: 加性效应值正值, 表明来源于母本明恢 86 的等位基因对性状有增效作用, 而来源于父本佳辐占的等位基因对性状有减效作用, 反之亦然; b: AE 代表 2006 年晚季的效应值, 2007 年早季的效应值大小与其相等, 方向相反

Note: A: Additive effects; a: Positive A values implies that the parent Minghui86 takes positive effect value for the additive effect, while the parent Jiafuzhan takes the negative effect, and vice versa; b: AE represented the effects of QE in 2006, equal to he effects of QE in 2007, but in reverse direction



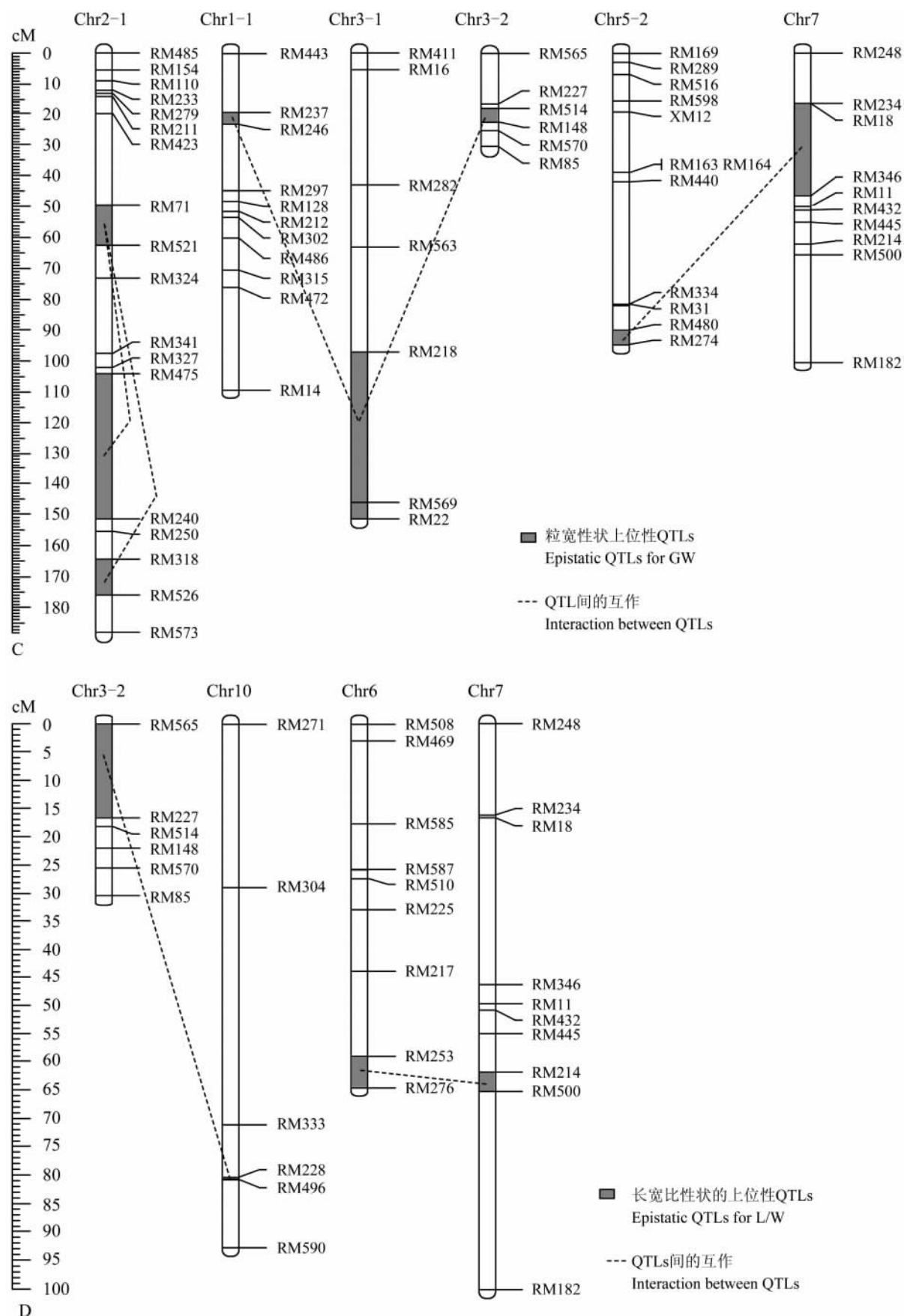


图 2 MJ-RIL 中检测到的粒形各性状的 QTLs 及所在连锁群

Figure 2 QTLs of grain characteristics based on MJ-RIL and the linkage groups they located

(表 2)。除了第 12 号染色体上 *qGL-12* 的加性效应为正值, 其增效等位基因来自于母本明恢 86 之外, 其它 5 个 QTL 的加性效应值均为负值, 其增效等位基因来自于父本佳辐占。第 3 号染色体上的 *qGL-3-1*, 其 LOD 值为 10.65, 加性效应 -0.099 2 和贡献率 6.53% 均为最大。在对这 6 个加性效应 QTLs 与环境互作的分析中, 检测到 *qGL-1-1*、*qGL-2-2*、*qGL-9-1* 和 *qGL-12* 4 个 QTL 与环境互作。除去 *qGL-2-1* 的 QE 互作效应值在 2006 年晚季表现为正值外, 其它 3 个在 2006 年晚季均表现为负值。QE 互作的贡献率在 0.11%~1.46% 之间, *qGL-1-1* 与环境互作的贡献率最大, 4 个座位 QE 效应共解释粒长总变异的 3.33%。

分析获得 4 个粒宽的加性效应 QTLs (表 2), 分布在第 2 号和第 5 号染色体上 (图 2A), 单个 QTL 加性效应的贡献率在 2.19%~9.33% 之间, 总贡献率为 21.41%。其中 *qGW-2-3* 的加性效应值 -0.0326 和贡献率 9.33% 都为最大, 其增效等位基因来自于父本佳辐占。其它 3 个位点的加性效应值都是正值, 增效等位基因都来自于母本明恢 86。在对这 4 个加性效应 QTLs 与环境互作的分析中, 检测到 *qGW-2-1*、

qGW-2-2 和 *qGW-5-1* 3 个 QTLs 与环境互作。*qGW-2-1*、*qGW-5-1* 的 QE 互作效应值在 2006 年晚季表现为正值, *qGW-2-2* 在 2006 年晚季表现为负值。QE 互作的贡献率分别为 0.52%、0.80%、1.53%, 共解释粒宽总变异的 2.85%。

分析获得 4 个长宽比的加性效应 QTLs (表 2), 分布在第 1、第 2 和第 8 号染色体上 (图 2A), 单个 QTL 加性效应的贡献率在 4.34%~9.76% 之间, 4 个 QTL 加性效应共解释长宽比总变异的 25.78%。这 4 个 QTL 的加性效应值都为负值, 即来自母本明恢 86 的等位基因都起减效作用, 而来自父本佳辐占的等位基因都起增效作用。在对这 4 个加性效应 QTL 与环境互作的分析中, 检测到 *qL/W-1-2*、*qL/W-2* 与环境互作。它们的 QE 互作效应值在 2006 年晚季表现为负值, QE 互作的贡献率都非常小, 分别为 0.10% 和 0.01%, 共解释粒长总变异的 0.11%。

2.3 上位性及 QE 互作效应分析

在粒形的上位性及其环境效应分析中, 共检测到 15 对影响粒形性状的上位性 QTLs, 其中 7 对 QTLs 与环境互作 (表 3)。

表 3 MJ-RIL 的粒形性状上位效应 QTL 及环境效应

Table 3 Epistatic QTLs of AA interaction and QE interaction for grain characteristics based on MJ-RIL

性状 Trait	QTL	标记区间 i Marker interval i	QTL	标记区间 j Marker interval j	LOD	上位性效应 AA ^a	H ² (AA) (%)	AAE ^b	H ² (AAE) (%)
GL	<i>qGL-1-2</i>	RM513-RM81	<i>qGL-5-1</i>	RM267-RM507	3.91	0.068 7	3.09	0.023	0.76
	<i>qGL-1-3</i>	RM449-RM595	<i>qGL-4</i>	RM185-RM307	3.96	0.057 4	2.11	-0.029	1.04
	<i>qGL-2-2</i>	RM423-RM71	<i>qGL-6-1</i>	RM587-RM510	3.66	0.060 7	2.42	0.026	0.86
	<i>qGL-2-3</i>	RM207-RM266	<i>qGL-3-1*</i>	RM282-RM563	17.14	0.039 9	1.04	0.015	0.27
	<i>qGL-3-2</i>	RM570-RM85	<i>qGL-10</i>	RM496-RM590	9.47	0.080 4	4.16	-0.028	0.96
	<i>qGL-5-2</i>	RM31-RM480	<i>qGL-12*</i>	RM270-RM235	4.58	0.049 5	1.63	-0.008	0.07
	<i>qGL-6-2</i>	RM253-RM276	<i>qGL-7</i>	RM248-RM234	6.00	0.044 0	1.26		
	<i>qGL-9-1*</i>	RM242-RM278	<i>qGL-9-2</i>	RM201-RM553	6.12	0.040 5	1.04		
	GW	<i>qGW-1</i>	RM237-RM246	<i>qGW-3</i>	RM569-RM22	4.60	-0.018 1	2.73	
<i>qGW-2-4</i>		RM71-RM521	<i>qGW-2-3*</i>	RM318-RM526	22.24	0.022 2	4.08		
<i>qGW-2-4</i>		RM71-RM521	<i>qGW-2-5</i>	RM475-RM240	10.82	0.017 7	2.73		
<i>qGW-3-1</i>		RM218-RM569	<i>qGW-3-2</i>	RM514-RM148	4.15	-0.015 3	1.90		
<i>qGW-5-2</i>		RM480-RM274	<i>qGW-7</i>	RM18-RM346	6.23	-0.035 6	10.92	-0.007	1.10
L/W		<i>qL/W-3</i>	RM565-RM227	<i>qL/W-10</i>	RM228-RM496	8.98	0.051 2	4.95	
	<i>qL/W-6</i>	RM253-RM276	<i>qL/W-7</i>	RM214-RM500	4.77	0.037 4	2.60		

注: a: 上位效应值, 正值表示当 2 个互作位点是同一亲本基因型时表现为增效互作, 而重组型表现为减效互作, 负值则相反; b: QTL 之间的上位性与环境互作效应在 2006 年晚季的效应值, 2007 年早季的效应值大小与其相等, 方向相反; *: 表示该 QTL 同时具有独立的加性效应

Note: a: A positive AA value implies that the two-locus genotypes from the same parent Minghui86 or Jiafuzhan take the positive effects, while the two-locus genotypes of recombination from the parent Minghui86 and Jiafuzhan take the negative effects, the case of negative AA values is just the opposite; b: The AAE is the predicted interaction effects between the epistasis (between QTLs i and j) and environment in 2006, equal to that in 2007, but in reverse direction; *: The QTLs exhibit independently additive effects

影响粒长的上位性 QTLs 共有 8 对,分布在第 1、第 2、第 3、第 4、第 5、第 6、第 7、第 9、第 10 和第 12 号染色体上(图 2B),单个互作对的上位效应贡献率在 1.04%~4.16%之间,总贡献率为 16.75%。上位性 QTLs 效应为正值,表明 2 个互作位点是相同亲本基因型时表现为增效互作,而重组型表现为减效互作。6 对上位性 QTLs 与环境互作,单个互作对的贡献率在 0.07%~1.04%之间,总贡献率为 3.96%。RM449-RM595 和 RM185-RM307, RM570-RM85 和 RM496-RM590,以及 RM253-RM276 和 RM270-RM235 这 3 对的上位性与环境互作的效应值方向一致,均为负值,即 QTL 之间的上位性与环境互作效应在 2006 年晚季的效应值为负值。另外 3 对上位性与环境互作的效应值方向一致,均为正值,即 QTL 之间的上位性与环境互作效应在 2006 年晚季的效应值为正值。

影响粒宽的上位性 QTLs 共有 5 对,分布在第 1、第 2、第 3、第 5 和第 7 号染色体上(图 2C),单个互作对的上位效应贡献率在 1.90%~10.92%之间,总贡献率为 22.36%。RM71-RM521 和 RM318-RM526、RM71-RM521 和 RM475-RM240 这两对互作 QTL 的上位性效应值均为正,说明两个互作位点是相同亲本基因型时表现为增效互作,而重组型表现为减效互作。而另外 3 对互作 QTLs 的上位性效应值为负,说明两个互作位点是相同亲本基因型时表现为减效互作,而重组型表现为增效互作。其中 RM480-RM274 和 RM18-RM346 的上位效应贡献率达 10.92%,为所有检测到的 15 个上位性互作对中最大的一个。它的上位性与环境互作的效应值为负值 -0.007,即 QTL 之间的上位性与环境互作效应在 2006 年晚季的效应值为负值,2007 年早季的效应值大小与其相等,为正值,贡献率为 1.10%。

影响长宽比的上位性 QTLs 共有 2 对,分布在第 3、第 7 和第 10 号染色体上(图 2D),单个互作对的上位效应贡献率分别为 4.95%和 2.60%,总贡献率为 7.55%。上位效应值都是正值,即 2 个互作位点上是与亲本明恢 86 或佳辐占相同基因型时表现为增效互作,而重组型表现为减效互作。没有检测到上位性 QTL 对的环境效应。

3 讨论

3.1 影响稻米粒形的遗传因素

本研究共检测到 14 个影响粒形的加性效应 QTL,其中粒长 6 个,粒宽 4 个,长宽比 4 个,对 3 个性状的贡献率分别为 23.67%、21.41%和 25.75%,单

个 QTL 贡献率在 2.19%~9.76%之间。与前人的研究相比,本实验得到了一些比较接近的结果(雷东阳等, 2008; Li et al., 2003; 徐建龙等, 2002; Tan et al., 2000; 邢永忠等, 2001)。如第 1 号染色体上的 RM1-RM84 区间与徐建龙等(2002)定位到的 C131-RZ288 区间和 Tan 等(2000)定位到的 C161-R753 区间处在相近区域。第 1 号染色体上 RM81-RM449 区间与徐建龙等(2002)定位到的 RD1.5-RM490 比较接近。第 2 号染色体上的 RM318-RM526 区间与 Li 等(2003)定位到的 G257-C560 和 C560-C1408 区间处在相近区域。第 9 号染色体上的 RM242-RM278 区间与邢永忠等(2001)定位到的 RM201-C472, RM242-RG570 区间也都处在相近区域,雷东阳等(2008)在该区间检测到个长宽比的上位性 QTL。第 12 号染色体上的 RM270-RM235 区间与雷东阳等(2008)检测到的长宽比上位性区间 RG901-RM235 相邻近。

研究还检测到 15 对影响粒形性状的上位性 QTLs,其中 RM282-RM563、RM270-RM235、RM242-RM278 和 RM318-RM526 等 4 个位点在加性效应中检测到。有趣的是,本研究中检测到的粒长的上位性 QTL RM570-RM85 和长宽比上位性 QTL RM565-RM277 均与雷东阳等(2008)所检测到的粒长上位性 QTL RM227-RM85 相邻近,粒长上位性 QTL RM270-RM235 和 RM248-RM234 分别与雷东阳等(2008)检测到的长宽比上位性 QTL RG901-RM235 和 RM234-CDO405 相邻近;而长宽比上位性 QTL RM214-RM500 与雷东阳等(2008)检测到的粒长上位性 QTL G06080-RM214 相邻近。尽管利用两对完全不同的亲本构建的群体,一些上位性 QTL 均可被测出来,这在以前的研究中还较少见。

近年的研究表明上位性效应对复杂性状遗传具有重要的意义(雷东阳等, 2008; Hagiwara et al., 2006; Zhang et al., 2005; Zhuang et al., 1997)。在水稻种子活力研究中发现,上位性比加性 QTL 重要得多(Zhang et al., 2005)。本研究结果显示粒长、粒宽和长宽比 3 个性状都受到上位效应的影响,贡献率分别为 16.75%、22.36%和 7.55%。与加性效应的贡献率相比较,也可以看出上位效应在粒形性状的遗传方面起了重要作用。研究表明 3 种类型的互作,即加性效应 QTL 之间的互作、加性效应 QTL 与上位性 QTL 之间的互作、上位性 QTL 之间的互作都有重要作用(雷东阳等, 2008; Hagiwara et al., 2006; Liao et al., 2001; Yu et al., 1997; Zhuang et al., 1997)。Liao 等(2001)运用 QTLmapper 分析表明,特别是第三种上位性有着

重要的作用。Liao 等(2001)和 Li 等(1997)研究这种情况认为加性效应 QTL 和上位性 QTL 会因为遗传背景和环境的不同而互相转变,在亲本差异大的群体可以得到相对较多的上位性位点。本研究得到的上位性互作主要是第三种形式的互作,即上位性 QTL 之间的互作;没有发现加性效应 QTL 之间的互作;有 4 对加性效应 QTLs 和上位性 QTLs 间的互作。

在加性效应 QTL 与环境互作的检测中可以看出遗传效应大的 QTL 受到的环境影响比较小,而遗传效应小的则受到的环境影响较大。这些与 Zhuang 等(1997)和 Paterson 等(1991)研究认为不同性状的 QTL 稳定性不同,效应大的 QTL 遗传稳定性高的结论基本一致。相比之下,粒长受环境影响最大,解释的遗传方差为 3.33%,粒宽次之,解释的遗传方差为 2.85%,长宽比受环境影响最小,解释的遗传方差仅为 0.11%。与谭耀鹏等(2005)和张光恒等(2004)对稻谷的粒形的分析中得到了基本一致的结果。而 Li 等(2003)研究认为外观品质性状的 QTL 定位都受环境影响,但粒长和长宽比的 QTL 定位受环境影响很小。另外,邢永忠等(2001)研究只检测到一个长宽比的 QTL 与环境之间存在显著互作,贡献率达 5.33%,他们认为遗传力高的谷粒外观性状的 QTL 与环境大多不存在互作。

本研究对上位性与环境互作做了分析,对比 3 个性状,粒长的上位性与环境互作效应贡献率最大,解释的遗传方差为 3.96%;粒宽次之,解释的遗传方差为 1.10%;长宽比最小,没有检测到。谭耀鹏等(2005)对稻谷的粒形分析中得到了基本一致的结果。这应该是对应了前面所讲的,粒长受环境影响最大,粒宽次之,长宽比受环境影响最小。

3.2 多效遗传区间

以往的研究中均有在一个区间定位出控制不同性状 QTL 的情况(Hagiwara et al., 2006; 张光恒等, 2004; Li et al., 2003; 邢永忠等, 2001)。本研究在 RM1-RM84 区间检测到了同时控制粒长和长宽比的加性效应 QTL——*qGL-1-1* 和 *qL/W-1-2*, 在加性效应 QTL 与环境互作的分析中这两个 QTL 均存在 QE 互作效应;在 RM1376-RM407 区间检测到同时控制粒长和长宽比的加性效应 QTL——*qGL-8* 和 *qL/W-8*, 在加性效应 QTL 与环境互作的分析中这两个 QTL 均不存在 QE 互作效应。Tan 等(2000)分析控制粒长或粒宽的位点同时控制长宽比的情况,认为长宽比几乎完全受粒长或粒宽主效 QTL 的控制。邢永忠等(2001)

在第 3 号染色体的 C1087 附近区间定位到粒长 QTL 和长宽比 QTL,发现对两个性状的效应方向一致,与粒长和长宽比高度正相关,他们认为这是一因多效的情况,并且长宽比是粒长和粒宽的复合性状,影响粒长和粒宽的主效因子必然影响长宽比。分析本研究这两个位点上同时控制粒长和长宽比的 QTL,可以发现它们对粒长和长宽比的加性效应作用方向均一致,而且 QE 互作的情况也一致。

总之,稻米的粒长、粒宽和长宽比性状都是复杂的数量性状,要想充分的认识它们的遗传规律,需要对它们的遗传基因网络进行深入的研究。本文在对相关性状的 QTL 定位的基础上进行了较为全面的加性效应、上位效应分析及其环境效应的分析,以期今后研究和育种打下基础。

参考文献

- Ao Y., Xu C.W., and Mo H.D., 2000, Quantitative analysis for inheritance of quality characters in *indica* hybrid rice, *Yichuan Xuebao* (Acta Genetica Sinica), 27(8): 706-712 (敖雁, 徐辰武, 莫惠栋, 2000, 籼型杂种稻米品质性状的数量遗传分析, 遗传学报, 27(8): 706-712)
- Chauham J.S., Chauhan V.S., and Lodh S.B., 1995, Comparative analysis of variability and correlations between quality components in traditional rainfed upland and lowland rice, *Indian J. Genet.*, 55(1): 6-12
- Fan C.C., Xing Y.Z., Mao H.L., Lu T.T., Han B., Xu C.G., Li X.G., and Zhang Q.F., 2006, *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.*, 112(6): 1164-1171
- Hagiwara W.E., Onish K., Takamura I., and Sano Y., 2006, Transgressive segregation due to linked QTLs for grain characteristics of rice, *Euphytica*, 150(1-2): 27-35
- 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 (Natural Science)), 46(2): 262-257 (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(自然科学版), 46(2): 262-257)
- Jiang L.R., Li Y.Z., Wang H.C., and Huang Y.M., 2007, Research progresses on appearance quality of rice grain and strategies for its molecular improvement, *Fenzi Zhiwu Yuzhong* (Molecular Plant Breeding), 1(2): 243-255 (江良荣, 李义珍, 王侯聪, 黄育民, 2003, 稻米外观品质的研究进展与分子改良策略, 分子植物育种, 1(2): 243-255)
- Lei D.Y., Xie F.M., Xu J.L., and Chen L.Y., 2008, QTLs mapping and epistasis analysis for grain shape and chalkiness

- degree of rice, *Zhongguo Shuidao Kexue* (Chinese Journal of Rice Science), 22(3): 255-260 (雷东阳, 谢放鸣, 徐建龙, 陈立云, 2008, 稻米粒形和垩白度的 QTL 定位和上位性分析, *中国水稻科学*, 22(3): 255-260)
- 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 (Chinese Journal in English)
- Li Z.K., Pinson S.R.M., Park W.D., Paterson A.H., and Stansel J. W., 1997, Epistasis for three grain yield components in rice (*Oryza sativa* L.), *Genetics*, 145: 453-465
- Liao C.Y., Wu P., Hu B., and Yi K.K., 2001, Effects of genetic background and environment on QTLs and epistasis for rice (*Oryza sativa* L.) panicle number, *Theor. Appl. Genet.*, 103: 104-111
- Lin J.R., Shi C.H., and Wu M.G., 2003, Genetic effects for appearance quality traits in *japonica* hybrid rice under different environments, *Zhongguo Shuidao Kexue* (Chinese Journal of Rice Science), 17(1): 16-20 (林建荣, 石春海, 吴明国, 2003, 不同环境条件下粳型杂交稻稻米外观品质性状的遗传效应, *中国水稻科学*, 17(1): 16-20)
- McCouch S.R., Cho Y.G., Yano M., Paul E., Blinstrub M., Morishima H., and Kinoshita T., 1997, Report on QTL nomenclature, *Rice Genet. Newsl.*, 14: 11-13
- Mckenzie K.S., and Rutger J.N., 1983, Genetic analysis of amylase content, alkali spreading value score and grain dimensions in rice, *Crop Sci.*, 23: 306-313
- Miura K., Lin S.Y., Yano M., and Nagamine T., 2002, Mapping quantitative trait loci controlling seed longevity in rice (*Oryza sativa* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 104(6-7): 981-986
- Paterson A.R., Damon S., Hewitt J.D., Zamir D., Rabinowich H.D., Lincoln S.E., Lander E.S., and Tanksley S.D., 1991, Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: comparison across species, generations, and environments, *Genetics*, 127(1): 181-197
- Shi C.H., and Zhu J., 1997, Analysis of genetic covariances between plant agronomic traits and milling quality traits of *indica* rice, *Zhejiang Nongye Daxue Xuebao* (Journal of Zhejiang Agricultural University), 23(3): 331-337 (石春海, 朱军, 1997, 水稻植株农艺性状与稻米碾磨品质的遗传相关性分析, *浙江农业大学学报*, 23(3): 331-337)
- 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
- Sood B.C., and Siddiq E.A., 1986, Possible physico-chemical attributes of kernel influencing kernel elongation in rice, *Indian J. Genet.*, 46(3): 456-460
- 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
- Tan Y.P., Li L.Z., Li P., Wang L.X., and Hu Z.L., 2005, Quantitative trait loci for grain appearance traits of rice using a doubled haploid population, *Fenzi Zhiwu Yuzhong* (Molecular Plant Breeding), 3(3): 314-322 (谭耀鹏, 李兰芝, 李平, 王玲霞, 胡中立, 2005, 利用 DH 群体定位水稻谷粒外观性状的 QTL, *分子植物育种*, 3(3): 314-322)
- Wang D.L., Zhu J., Li Z.K., and Paterson A.H., 1999, Mapping QTLs with epistatic effects and QTL×environment interactions by mixed linear model approaches, *Theor. Appl. Genet.*, 99: 1255-1264
- 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., and Wan J.M., 2008, Isolation and initial characterization of *GW5*, a major QTL associated with rice grain width and weight, *Cell Research*, 18(12): 1199-1209
- Xing Y.Z., Tan Y.F., Xu C.G., Hua J.P., and Sun X.L., 2001, Mapping quantitative trait loci for grain appearance traits of rice using a recombinant inbred line population, *Zhiwu Xuebao* (*Acta Botanica Sinica*), 43(8): 840-845 (邢永忠, 谈移芳, 徐才国, 华金平, 孙新立, 2001, 利用水稻重组自交群体定位谷粒外观性状的定量性状基因, *植物学报*, 43(8): 840-845)
- Xu J.L., Xue Q.Z., Luo L.Z., and Li Z.K., 2002, Genetic dissection of grain weight and its related traits in rice (*Oryza sativa* L.), *Zhongguo Shuidao Kexue* (Chinese Journal of Rice Science), 16(1): 6-10 (徐建龙, 薛庆中, 罗利军, 黎志康, 2002, 水稻粒重及相关性状的遗传解析, *中国水稻科学*, 16(1): 6-10)
- Yu S.B., Li J.X., Xu C.G., Tan Y.F., Gao Y.J., Li X.H., Zhang Q.F., and Saghai Maroof M.A., 1997, Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 94(17): 9226-9231
- Zhang G.H., Zhang G.P., Qian Q., Xu L.P., Zeng D.L., Teng S., and Bao J.S., 2004, QTL analysis of grain shape traits in different environments, *Zhongguo Shuidao Kexue* (Chinese Journal of Rice Science), 18(1): 16-22 (张光恒, 张国平, 钱前, 徐律平, 曾大力, 滕胜, 包劲松, 2004, 不同环境条件下稻谷粒形数量性状的 QTL 分析, *中国水稻科学*, 18(1): 16-22)
- Zhang Z.H., Yu S.B., Yu T., Huang Z., and Zhu Y.G., 2005, Mapping quantitative trait loci (QTLs) for seedling-vigor using recombinant inbred lines of rice (*Oryza sativa* L.), *Field Crops Research*, 91(2-3): 161-170
- Zhuang J.Y., Lin H.X., Lu J., Qian H.R., Hittamani S., Huang N., and Zheng K.L., 1997, Analysis of QTL×environment interaction for yield components and plant height in rice, *Theor. Appl. Genet.*, 95(5-6): 799-808