

周丽慧, 张亚东, 朱 镇, 等. 利用染色体片段置换系群体检测水稻产量相关性状 QTL[J]. 江苏农业学报, 2015, 31(1): 1-9.  
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2015.01.001

# 利用染色体片段置换系群体检测水稻产量相关性状 QTL

周丽慧, 张亚东, 朱 镇, 陈 涛, 赵庆勇, 姚 姝, 赵 凌, 赵春芳, 于 新, 王才林

(江苏省农业科学院粮食作物研究所/江苏省优质水稻工程技术研究中心/国家水稻改良中心南京分中心, 江苏 南京 210014)

**摘要:** 为了发掘单株产量及其构成因素相关性状的定量性状基因座(QTL), 本研究以 9311/日本晴染色体片段置换系群体为材料, 调查了单株产量及单株产量构成因素(单株实粒数、单株总颖花数、结实率、每穗实粒数、有效穗数、每穗颖花数、千粒质量等 8 个性状)。利用 IciMapping v3.1 软件, 将分子标记检测结果与田间性状调查值相结合, 定位了与单株产量、单株实粒数、千粒质量、每穗颖花数、结实率、单株总颖花数 6 个性状有关的 QTL, 未定位到与有效穗数(EPN)和每穗实粒数(GPP)有关的 QTL。共定位到的 10 个相关 QTLs, 分别分布于第 1 条、第 2 条、第 5 条、第 7 条、第 8 条染色体的 7 个区间, 贡献率为 7.52%~44.59%, 其中 4 个 QTLs 的贡献率大于 10.00%。单株产量 *qGY1*, 单株实粒数 *qGN1*, 结实率 *qSSR1.2*、*qSSR2* 和 *qSSR8*, 加性效应值为负值, 表明 9311 的等位基因表现为增效作用; 单株总颖花数 *qSN2*, 结实率 *qSSR1.1*, 千粒质量 *qTGW5*, 每穗颖花数 *qSPP5* 和 *qSPP7*, 加性效应值为正值, 表明日本晴的等位基因表现为增效作用。10 个 QTLs 位点中, 除 *qSN2*、*qTGW5*、*qSPP5* 与已克隆的 *LP*、*qSW5*、*OsNADH-GOGAT2* 可能位于同一区域外, 其余 7 个位点均未被克隆或精细定位。

**关键词:** 水稻; 染色体片段置换系; 数量性状基因座; 产量

**中图分类号:** S511.03      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1000-4440(2015)01-0001-09

## Quantitative trait locus (QTL) detection for rice yield-related traits using chromosome segment substitution lines

ZHOU Li-hui, ZHANG Ya-dong, ZHU Zhen, CHEN Tao, ZHAO Qing-yong, YAO Shu, ZHAO Ling, ZHAO Chun-fang, YU Xin, WANG Cai-lin

(*Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/Jiangsu High Quality Rice Research and Development Center/ Nanjing Branch of Chinese National Center for Rice Improvement, Nanjing 210014, China*)

收稿日期: 2014-07-28

基金项目: 国家水稻产业技术体系项目(CARS-01-47); 江苏省农业科技自主创新基金项目[CX(11)1022]

作者简介: 周丽慧(1981-), 女, 湖南沅江人, 硕士, 助理研究员, 主要从事水稻遗传育种研究。(Tel) 13645176538; (E-mail) zhoulihui@jaas.ac.cn

通讯作者: 王才林, (E-mail) clwang@jaas.ac.cn

**Abstract:** To identify the quantitative trait locus (QTL) referring to yield and its components for improvement of yield, a population of chromosome segment substitution lines (CSSLs) derived from backcross between *indica* recipient 9311 and *japonica* donor Nipponbare were employed, and the yield-related traits, such as grain yield per plant (GY), grain number per plant (GN), spikelet

number per plant(SN), seed setting rate(SSR), grain number per panicle(GPP), effective panicles number(EPN), spikelet number per panicle(SPP), and 1 000-grain weight(TGW) were measured. A total of ten QTLs for the yield-related traits except for EPN and GPP were located at seven regions on chromosomes 1, 2, 5, 7 and 8, with explained phenotypic variations(EPV) ranging from 7.52% to 44.59%, four of which with EPV above 10.00%. *qGY1*, *qGN1*, *qSSR1.2*, *qSSR2* and *qSSR8* derived from 9311 allele showed negative effect, while the others, including *qSN2*, *qSSR1.1*, *qTGW5*, *qSPP5* and *qSPP7* derived from Nipponbare allele, exhibited positive effect. Three QTLs, *qSN2*, *qTGW5*, *qSPP5* were located on the same regions as the reported cloned loci *LP*, *qSW5*, *OsNADH-GOGAT2*, respectively, and the rest seven QTLs were not cloned or fine mapped.

**Key words:** rice; chromosome segment substituted line(CSSL); quantitative trait locus(QTL); yield

追溯近六十年水稻品种的改良史,从上世纪五十年代评选出的地方良种到六十年代矮化育种、七十年代的杂交水稻直到目前正在研究的超高产水稻品种,都是以产量性状的提高作为前提和目标<sup>[1]</sup>,高产一直是水稻育种的第一目标。近年来由于靠进一步扩大水稻种植面积的潜力已经有限,今后进一步增加产量的途径只能依赖于单位面积产量的提高。对单株个体而言,单株产量是由单株的有效穗数、每一单穗的颖花数、结实率和千粒质量 4 个因素决定。

育种研究是以有利基因的发现和利用为前提而开展的。目前关于单株产量及构成因素相关性基因或 QTL 的克隆或精细定位有较多相关的报道,如每穗实粒数基因 *Gnla*<sup>[2]</sup> 和 *qGN4-1*<sup>[3]</sup>,密直立穗和每穗实粒数基因 *DEP*<sup>[4]</sup>、*DEP3*<sup>[5]</sup>,每穗颖花数基因 *Ghd7*<sup>[6]</sup> 或 *qSSP7*<sup>[7]</sup>、*SPPI*<sup>[8]</sup>,大穗基因 *LP*<sup>[9]</sup>,每穗粒数 NADH-谷氨酸合酶基因 *OsNADH-GOGAT2*<sup>[10]</sup>。控制分蘖或穗数的 *OsTBI* 或 *FCI*<sup>[11-12]</sup>、*HTD2*、*D88* 或 *DI4*<sup>[13-15]</sup> 和 *DST*<sup>[16]</sup>。理想株型基因 *IPA1*<sup>[17]</sup>,蔗糖转运蛋白质基因 *OsSUT2*<sup>[18]</sup> 在分蘖数、千粒质量上表现一因多效,*OGRI* 基因影响分蘖、降低育性<sup>[19]</sup>。粒宽和粒质量基因 *GW2*<sup>[20]</sup>、*qSW*<sup>[21]</sup>、*GW5*<sup>[22]</sup>,粒长和粒质量基因 *PGL1*<sup>[23]</sup>、*qGL3*<sup>[24]</sup>、*GS3*<sup>[25]</sup>,粒质量基因 *gw3.1*<sup>[26]</sup>、*TGW6*<sup>[27]</sup>、*HGW*<sup>[28]</sup>,粒宽、粒质量和结实率基因 *GS5*<sup>[29]</sup>。影响结实率基因 *OsSIZ1*<sup>[30]</sup>,与磷转运有关同时影响结实率基因 *OsPT8*<sup>[31]</sup> 等。

尽管大量基因或 QTL 的发掘为水稻产量性状的改良提供了先决条件,但是相关基因资源在产量上的育种利用仍然效率不高,可能与产量性状为数量性状的特点(如位点的数量较多及位点间的互作等)、背景不同、基因的多效性、产量相关性状的此长彼消、产量以外其他性状的极端表型等有关。因

此选择不同的材料配置合适的群体挖掘更多与之有关的位点,对今后研究产量性状相关基因及其遗传特点,有着极其重要的意义。

本研究利用丰产性好的籼稻品种扬稻 6 号(9311)与普通粳稻品种日本晴所构建的 CSSLs 群体,研究 QTL 定位,以期为单株产量相关性状的改良及超高产育种提供新的基因资源。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

受体亲本籼稻品种 9311 及其为背景、粳稻品种日本晴为供体的染色体片段置换系(CSSLs),CSSLs 的构建过程为:以籼稻品种 9311(*Oryza sativa* L. ssp. *indica* cv. 9311)为受体亲本,粳稻品种日本晴(*Oryza sativa* L. ssp. *japonica* cv. Nipponbare)为供体亲本,得到杂交后代 BC<sub>4</sub>F<sub>1</sub>,用覆盖水稻全基因组的亲本间具多态性的 SSR(Simple sequence repeat)标记检测 BC<sub>4</sub>F<sub>1</sub> 单株的基因型,选择基因组内含有少量杂合片段单株的种子种植得到 BC<sub>4</sub>F<sub>2</sub> 群体,通过对 BC<sub>4</sub>F<sub>2</sub> 群体中单株的基因型检测,获得一套纯合的高代回交置换系<sup>[32]</sup>。CSSLs 共 119 个纯系,置换片段总长度(去除重叠片段)为 1 202 cM,占染色体总长度的比例,约为 78.6%<sup>[33]</sup>。

### 1.2 田间种植与性状调查

于 2010 年夏季在江苏省农业科学院种植 CSSLs 群体及其亲本,所有材料 5 月至 11 月种植于院内试验田中,随机区组设计,2 个重复,每小区种植 3 行,每行 10 株,单本栽插,株、行距分别为 26.6 cm、33.3 cm,正常田间管理。

成熟后每个小区取中间 5 株,自然晾干后调查水稻产量相关性状,包括单株产量、单株实粒数、千粒质量、有效穗数、每穗实粒数、每穗颖花数、单株总

颖花数、结实率。相关产量性状的测定与计算参考 Jiang 等<sup>[34]</sup>的方法,有效穗数为单株内实粒数在 5 粒以上的穗的数目;单株总颖花数为单株全部颖花的数目;单株实粒数为单株除去空瘪粒以外的所有粒的数目;单株产量调查方法为单株脱粒后所有实粒的质量;千粒质量=单株产量/单株实粒数 $\times 1\ 000$  (g);结实率=单株实粒数/单株总颖花数 $\times 100\%$ ;每穗实粒数=单株实粒数/有效穗数;每穗颖花数=单株总颖花数/有效穗数。

### 1.3 数据分析与 QTL 定位

采用 SPSS17.0 软件进行性状相关分析、差异性比较等;采用 Wang 等<sup>[35]</sup>的 RSTEP-LRT 方法,利用其开发软件 QTL IciMapping v3.1 (LOD 值为 2.0),将分子标记检测的结果和田间性状的调查值相结合,对 CSSLs 群体各株系进行全基因组范围内单株

产量及其构成因素 QTL 分析研究,QTL 的命名遵循 McCouch 等<sup>[36]</sup>的原则。

## 2 结果与分析

### 2.1 CSSLs 群体表型变异

*t* 测验显示,绝大部分性状在双亲之间呈现极显著差异,仅有效穗数在双亲间差异不显著,与粳稻品种日本晴相比,9311 是丰产性较好的常规籼稻品种,除有效穗数接近一致以外,产量各性状均较大程度优于日本晴(表 1)。单株产量在 CSSLs 群体中变幅较大,单株总颖花数、单株实粒数、每穗颖花数、每穗实粒数、千粒质量、结实率等都出现类似情况,各株系出现明显的超亲分离现象,表现出较大幅度的变异(图 1)。

表 1 双亲产量性状

Table 1 Yield-related traits of rice 9311 and Nipponbare

亲本	有效穗数	单株总颖花数	单株实粒数	每穗颖花数	每穗实粒数	千粒质量 (g)	结实率 (%)	单株产量 (g)
9311	9.80 $\pm$ 0.84	1687.00 $\pm$ 202.97	1529.20 $\pm$ 237.77	172.15 $\pm$ 15.23	155.92 $\pm$ 19.42	29.74 $\pm$ 1.02	90.38 $\pm$ 4.16	45.67 $\pm$ 8.55
日本晴	10.60 $\pm$ 2.19	910.20 $\pm$ 174.88**	636.00 $\pm$ 123.67**	86.39 $\pm$ 9.58**	60.54 $\pm$ 8.71**	23.63 $\pm$ 0.18**	69.88 $\pm$ 2.95**	15.01 $\pm$ 2.82**

\*\*表示亲本间差异达 0.01 极显著水平。

### 2.2 产量相关性状间相关分析

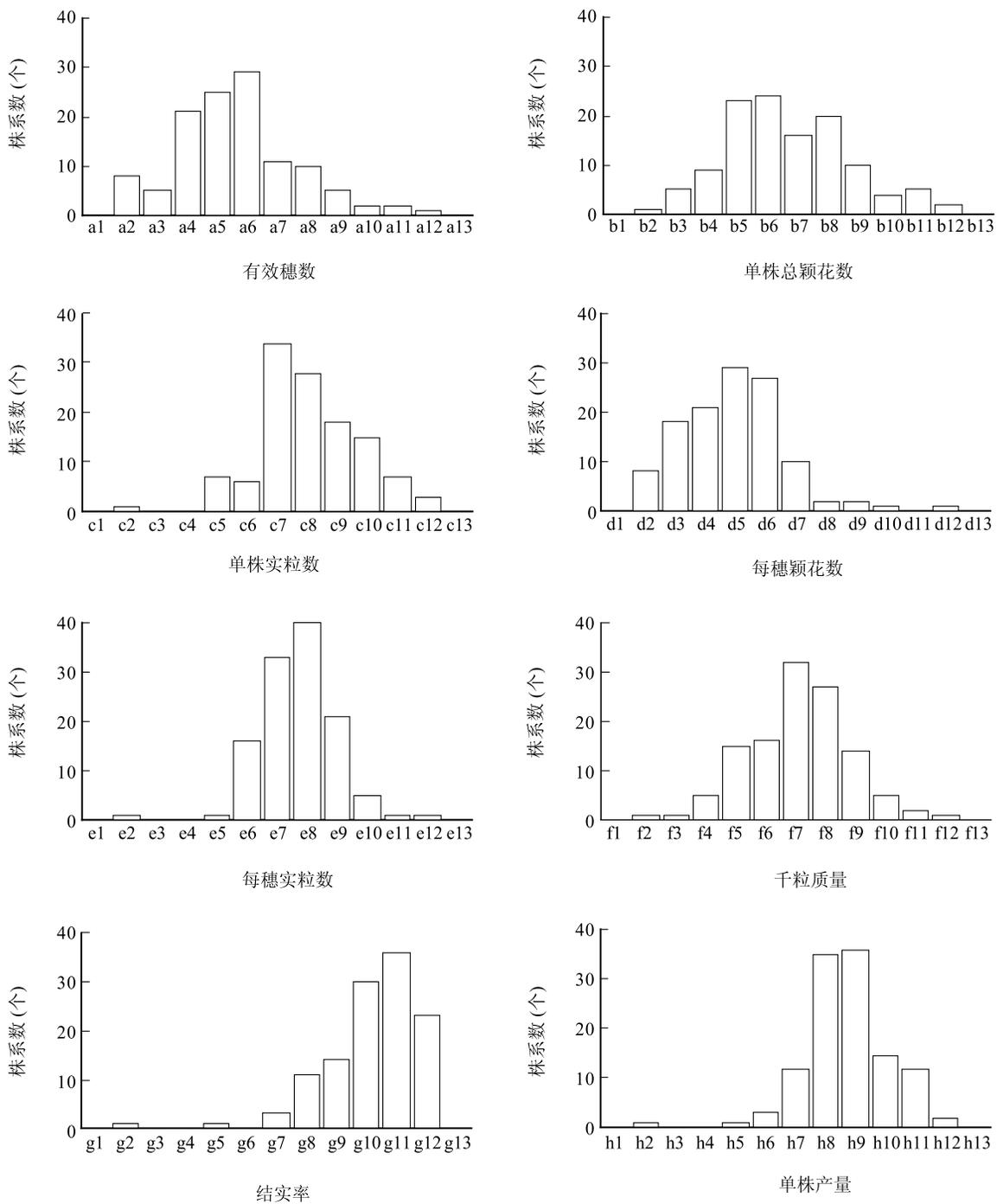
对各系产量相关性状的相关分析结果见表 2。单株产量除与千粒质量、结实率相关关系不显著外,与其构成因素各性状间均呈极显著正相关;单株实粒数与其构成因素(有效穗数和每穗实粒数)均呈极显著正相关;同样地单株总颖花数及其构成因素(有效穗数和每穗颖花数)间情况一致。千粒质量与单株产量相关关系不显著,与结实率呈极显著正相关外,而与产量其余性状均呈极显著负相关。结实率与有效穗数、单株总颖花数、每穗颖花数均呈极显著负相关,与实粒数没有显著相关性。有效穗数与每穗颖花数和每穗实粒数均呈极显著负相关。

各系产量相关性状与其构成因素之间的关系从图 2 可以看出,图 2A 反映了单株实粒数与千粒质量之间的此长彼消,散点图中某一点与两坐标轴围成方形面积的大小可反映单株产量的大小;图 2B

中的任一点与两坐标轴(单株总颖花数与结实率)围成方形面积的大小可表明单株实粒数的大小;图 2C 中的任一点与两坐标轴(每穗实粒数与有效穗数)围成方形面积的大小可表明单株实粒数的大小;图 2D 中的任一点与两坐标轴(每穗颖花数与结实率)围成方形面积的大小可表明每穗实粒数的大小。图 2 中,点所在的横坐标值和纵坐标值虽存在负向效应,但仍可通过两者协调找到最佳的组合方式,实现面积(产量)的最大化。

### 2.3 产量相关性状的 QTLs 定位

利用 IciMapping v3.1 软件,将分子标记检测结果与田间性状调查值相结合,共检测到 10 个产量相关性状 QTLs(表 3),分布于第 1、2、5、7、8 染色体共 7 个区间(图 3),贡献率在 7.52%~44.59%,其中贡献率大于 10.00%的 QTL 有 4 个,大部分贡献率接近 10.00%,没有检测到有效穗数和每穗实粒数有关的 QTLs。



a1:7.2 穗;a2:7.8 穗;a3:8.4 穗;a4:9.0 穗;a5:9.6 穗;a6:10.2 穗;a7:10.8 穗;a8:11.4 穗;a9:12.0 穗;a10:12.6 穗;a11:13.2 穗;a12:13.8 穗;a13:14.4 穗。 b1:1 200;b2:1 320;b3:1 440;b4:1 560;b5:1 680;b6:1 800;b7:1 920;b8:2 040;b9:2 160;b10:2 280;b11:2 400;b12:2 520;b13:2 640。 c1:820;c2:940;c3:1 060;c4:1 180;c5:1 300;c6:1 420;c7:1 540;c8:1 660;c9:1 780;c10:1 900;c11:2 020;c12:2 140;c13:2 260。 d1:150; d2:161;d3:172;d4:183;d5:194; d6:205;d7:216;d8:227;d9:238;d10:249;d11:260;d12:271;d13:282。 e1:80;e2:94;e3:108;e4:122;e5:136;e6:150;e7:164;e8:178;e9:192;e10:206;e11:220;e12:234;e13:248。 f1:21.8 g;f2:22.7 g;f3:23.6 g;f4:24.5 g;f5:25.4 g;f6:26.3 g;f7:27.2 g;f8:28.1 g;f9:29.0 g;f10:29.9 g;f11:30.8 g;f12:31.7 g; f13:32.6 g。 g1:49.0%;g2:51.5%;g3:54.0%;g4:56.5%;g5:59.0%;g6:61.5%;g7:64.0%;g8:66.5%;g9:69.0%;g10:71.5%;g11:74.0%;g12:76.5%; g13:79.0%。 h1:18.0 g;h2:21.5 g;h3:25.0 g;h4:28.5 g;h5:32.0 g;h6:35.5 g;h7:39.0 g;h8:42.5 g;h9:46.0 g;h10:49.5 g;h11:53.0 g;h12:56.5 g;h13: 60.0 g。

图 1 各系产量性状频率分布图

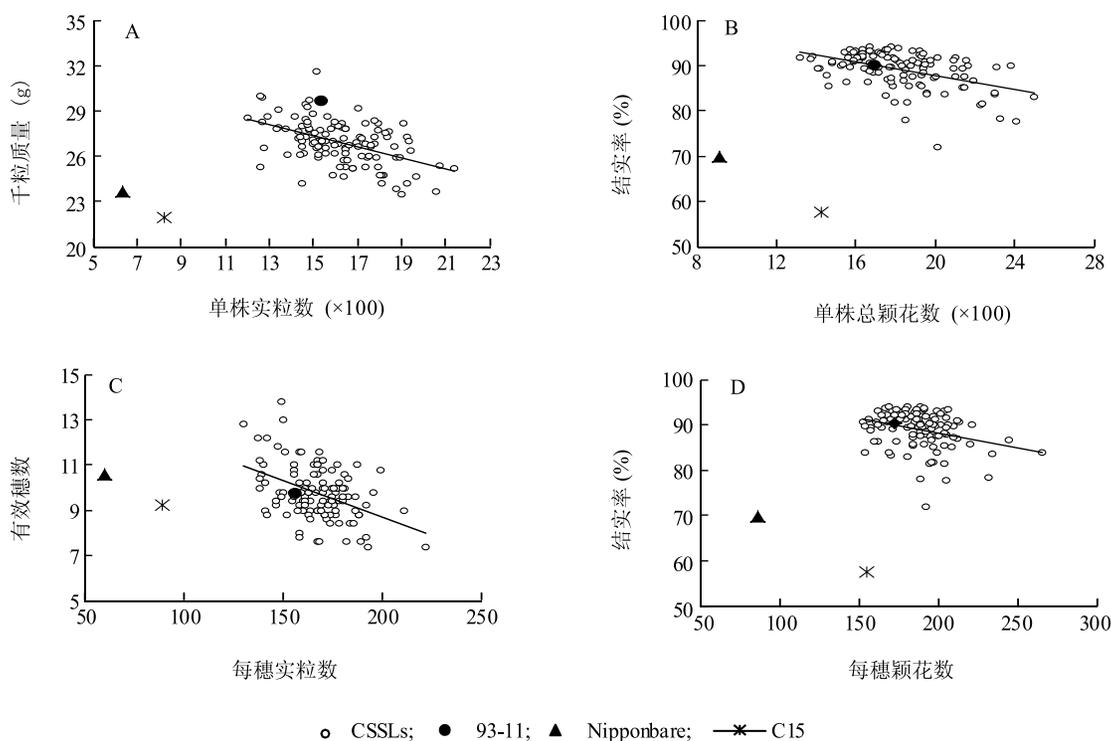
Fig. 1 The number of CSSLs corresponding to different yield-related traits

表 2 产量性状间的相关系数

Table 2 Correlation coefficients between yield-related traits

指 标	有效穗数	单株总颖花数	单株实粒数	每穗颖花数	每穗实粒数	千粒质量	结实率
单株总颖花数	0.681 **						
单株实粒数	0.664 **	0.933 **					
每穗颖花数	-0.294 **	0.487 **	0.416 **				
每穗实粒数	-0.430 **	0.282 **	0.374 **	0.890 **			
千粒质量	-0.261 **	-0.561 **	-0.483 **	-0.431 **	-0.276 **		
结实率	-0.256 **	-0.467 **	0.120	-0.316 **	0.147	0.356 **	
单株产量	0.627 **	0.768 **	0.888 **	0.242 **	0.276 **	0.033	0.052

\*\*表示相关性达 0.01 极显著水平。



C15: 表示 CSSLs 群体中的 1 个系; CSSLs: 除 C15 以外其余 118 个系; 93-11: 轮回亲本扬稻 6 号; Nipponbare: 供体亲本日本晴。

图 2 群体 2 个产量性状之间的散点图

Fig. 2 Scatter diagram between two yield-related traits in CSSLs

单株产量  $qGYI$  被定位在第 1 染色体  $RM1387$  附近, 加性效应为  $-5.58$ , 可解释表型变异为 12.39%, 来自供体亲本日本晴的替换片段对单株产量的作用表现为减产, 纯合系的单株产量比轮回亲本单株减产 11.16 g。单株实粒数  $qGNI$  与  $qGYI$  定位在同一区域, 加性效应为  $-208.13$ , 可解释表型变异为 10.42%, 来自日本晴的替换片段对单株实粒数的作用表现为减少, 从加性效应值可看出纯合系

的单株实粒数比轮回亲本减少 416 粒。这一区域还定位到结实率  $qSSRI.2$ , 加性效应为  $-10.34$ , 可解释表型变异为 44.59%, 来自供体亲本日本晴的替换片段对结实率的作用表现为降低, 纯合系的单株产量比轮回亲本单株降低 20.68%。 $RM1387$  附近同一区域内的位点, 可能由于一因多效作用, 结实率降低, 从而引起单株实粒数的下降, 最终导致单株产量的下降。

结实率其余的 3 个 QTLs 中有 2 个 QTLs 分别位于第 2 染色体 *RM7286* 附近、第 8 染色体 *RM6863* 附近的 *qSSR2* 与 *qSSR8*, 加性效应为负, 贡献率小于 *qSSRI. 2*, 来自供体亲本日本晴的替换片段表现为结实率降低。另 1 个 QTL *qSSRI. 1* 与 *qSSRI. 2* 相邻, 其加性效应为 6.13, 可解释表型变异为 15.68%, 该位点的日本晴替换片段表现为结实率提高。相邻 2 个 QTLs *qSSRI. 1* 与 *qSSRI. 2* 效应值相反且数值接近, 也部分解释了 C15 只含有来自日本晴 *qSSRI. 2*, 结实率表现为严重下降 (图 1、图 2B、图 2C), 而 C13、C16 2 个系均含有来自日本晴 *qSSRI. 1* 和 *qSSRI. 2*, 结实率表现正常。

单株总颖花数 *qSN2* 被定位在第 2 染色体 *RM7286* 附近, 位置与结实率加性效应负向位点

*qSSR2* 位于同一替换片段上, 加性效应为正, 数值为 190.44, 可解释表型变异为 7.97%, 来自供体亲本日本晴的替换片段对单株总颖花数的作用表现为增加, 纯系增加的幅度理论上可以达到 381 个; 千粒质量 *qTGW5* 被定位在第 5 染色体 *RM2422* 附近, 加性效应为 2.38, 可解释表型变异为 8.20%, 来自供体亲本日本晴的替换片段对千粒质量的作用表现为增大, 理论上纯合系的千粒质量比轮回亲本增大 4.76 g。检测到 2 个每穗颖花数 QTLs *qSPP5* 和 *qSPP7* 分别位于第 5 染色体 *RM26* 附近、第 7 染色体 *RM427* 附近, 加性效应分别为 21.77、28.60, 可解释表型变异分别为 8.64%、7.52%, 相应日本晴替换片段对该性状的作用为增效。

表 3 产量相关性状 QTLs 定位、遗传参数估算及 QTLs 所在系编号

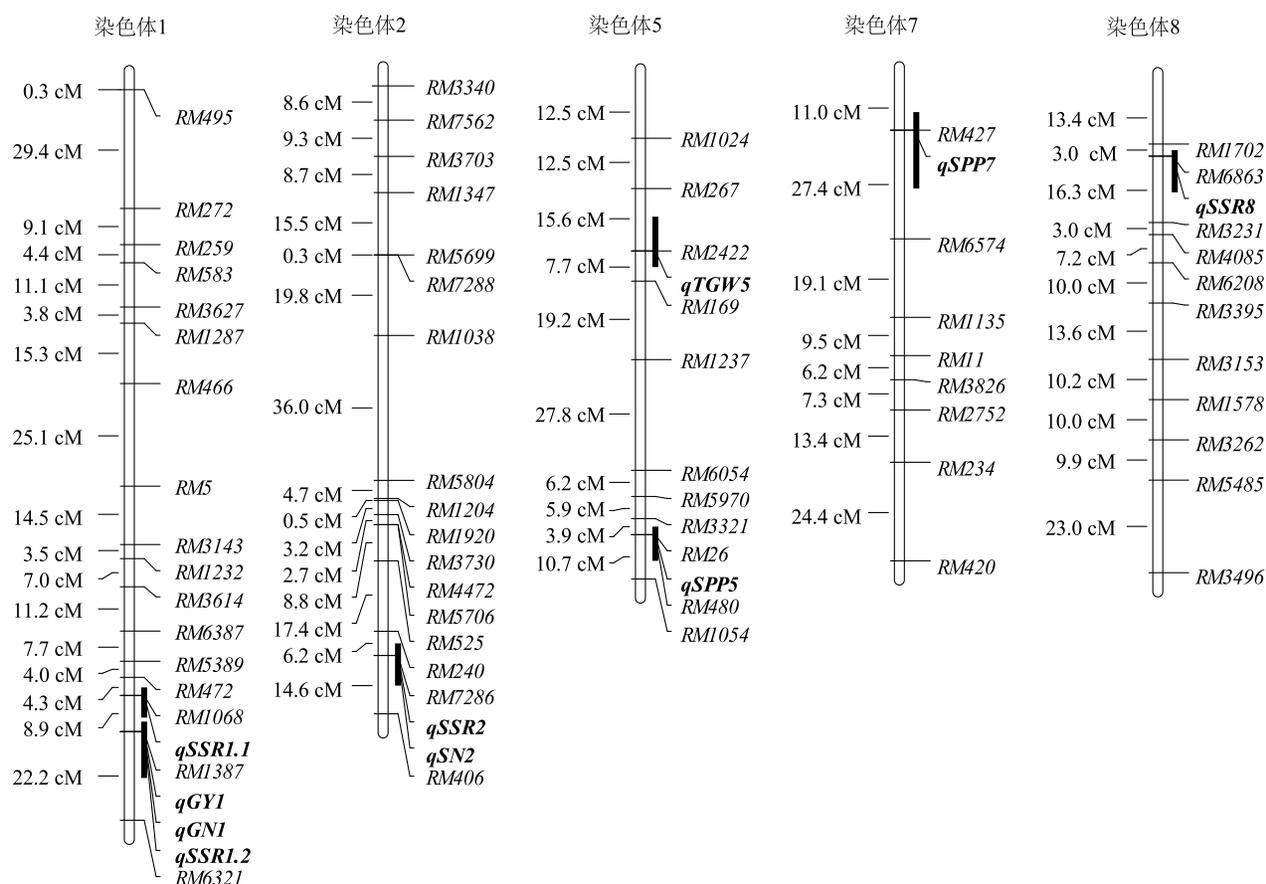
Table 3 QTLs of yield-related traits, estimation of genetic coefficients and the lines

QTLs	染色体	所在遗传区间 (cM)	相邻标记	LOD 值	可解释的表型变异 (%)	加性效应	QTLs 所在系编号	
单株产量	<i>qGY1</i>	1	155.2 ~ 170.7	<i>RM1387</i>	3.45	12.39	-5.58	C13/C15/C16
单株实粒数	<i>qGN1</i>	1	155.2 ~ 170.7	<i>RM1387</i>	2.87	10.42	-208.13	C13/C15/C16
千粒质量	<i>qTGW5</i>	5	32.8 ~ 44.5	<i>RM2422</i>	2.23	8.20	2.38	C52
每穗颖花数	<i>qSPP5</i>	5	110.4 ~ 122.0	<i>RM26</i>	2.36	8.64	21.77	C51/C56
	<i>qSPP7</i>	7	5.5 ~ 24.7	<i>RM427</i>	2.04	7.52	28.60	C73
结实率	<i>qSSRI. 1</i>	1	148.6 ~ 155.2	<i>RM1068</i>	6.24	15.68	6.13	C13/C14/C16
	<i>qSSRI. 2</i>	1	155.2 ~ 170.7	<i>RM1387</i>	14.87	44.59	-10.34	C13/C15/C16
	<i>qSSR2</i>	2	138.6 ~ 149.0	<i>RM7286</i>	3.95	9.47	-4.14	C20/C21/C29
	<i>qSSR8</i>	8	14.9 ~ 24.6	<i>RM6863</i>	3.51	8.36	-5.46	C82/C85
单株总颖花数	<i>qSN2</i>	2	138.6 ~ 149.0	<i>RM7286</i>	2.16	7.97	190.44	C20/C21/C29

### 3 讨论

高产历来是作物科学研究者最重要的目标之一, 水稻产量相关基因的研究也一直是水稻育种和水稻分子生物学的重点研究内容。单位面积稻谷产量是由这一面积范围内稻株分化的颖花量、结实率和千粒质量 3 个因素决定的, 颖花量又可分解为有效穗数及每穗颖花数。本研究以 9311 与日本晴构建的 119 个 CSSLs 群体为研究对象, 初步进行了单株产量及其构成因素 QTL 分析。与前人的研究结果相比, 本研究中单株总颖花数 *qSN2* 与从中花 11 辐射诱变突变体第 2 染色体 *RM475* 标记附近克隆

到一个大穗基因 *LP*<sup>[9]</sup> 位于同一个区域范围内。千粒质量 *qTGW5* 与水稻品种 *Asominori* 中克隆的 *gw5*<sup>[22]</sup> 位于同一个区域范围内, 与日本晴中克隆的粒宽和粒质量 QTL *qSW5*<sup>[21]</sup> 也位于同一区域, 对应 9311 测序图谱的位置 *gw5* 与 *qSW5* 基本是同一位置, 但由于 *gw5* 在日本晴中是缺失的, 且本研究中 *qTGW5* 与 *Shomura* 等<sup>[21]</sup> 发现的 *qSW5* 均来自日本晴, 大体可确定 *qTGW5* 是 *qSW5* 的 1 个很好的候选基因。每穗颖花数 *qSPP5* 与水稻品种日本晴中 *NADH*-谷氨酸合酶基因 *OsNADH-GOGAT2* 位于同一区域, *OsNADH-GOGAT2* 基因参与编码铁氧化还原蛋白质, 日本晴中该基因敲除后引起叶片中氮素含量



右边加粗的文字表示 QTL。

图3 产量相关性状 QTLs 在染色体上的定位

Fig.3 Location of QTLs of yield-related traits on chromosomes

的下降,同时导致穗粒数的下降<sup>[10]</sup>。第7染色体每穗颖花数 *qSPP7* 与明恢63中克隆的控制抽穗期和穗粒数基因 *Ghd7* 或 *qSPP7*<sup>[6-7]</sup> 相比,位置位于其上方,不在同1个位点。第1染色体上有研究者克隆了与穗粒数、颖花数等有关的 QTLs,如 *Gn1a*<sup>[2]</sup>、*SPP1*<sup>[8]</sup> 等,但本研究第1染色体中2个结实率 QTLs、1个单株产量 QTL 和1个单株实粒数 QTL 均未被精细定位或克隆,另外第2染色体和第8染色体中结实率 *qSSR2*、*qSSR8* 也是未被精细定位或克隆的新位点。以上研究结果为新基因的进一步定位和利用奠定了基础。为了进一步确定这些 QTLs 的准确性,我们将利用携带此 QTL 的 CSSL 与 9311 杂交,通过分析 F<sub>2</sub> 的性状分离比例以及性状与 QTL 的连锁关系进行验证。

通过对 CSSLs 各系产量及产量构成因素间的分析,不难看出产量相关性状间有2个相互关系:性状

与构成因素间的正向关系、部分互为某一性状构成因素的性状间的负向关系。这与栽培、生理等研究得出的相关结论较为一致:(1) 水稻产量与产量构成因素之间的关系有较多的研究,一般认为水稻的超高产应该是在一定穗数的基础上主要依靠成穗质量(高成穗、高结实和高粒质量),挖掘大穗的潜力来进一步提高产量<sup>[37-40]</sup>。(2) 颖花数过大易导致结实率下降,千粒质量的提高与颖花及实粒数的增加互为矛盾,增穗不一定能增加颖花数、实粒数,也可能影响千粒质量。超高产遗传研究和超高产栽培技术研究,需要遗传和育种研究发现和利用有利基因(或基因组合)培育高产品种,栽培和生理研究通过后天的措施实现产量构成因素之间的协调发展,最终实现进一步的高产。

本研究中发现低值亲本日本晴的产量相关性状的表型远不及另一亲本 9311,但其后代中出现了一

些系,其产量性状有所改善,少数系甚至优于 9311。这可能对育种利用有所启发:性状较优的材料与该性状表现较差的材料杂交的后代中可能挑选到更好的材料;育种中应该重视不同资源的利用,特别是差异较大的材料,比如籼稻与粳稻之间的基因交流等。在综合考虑其他性状如米质、育性恢复性、综合农艺性状等基础上,可以对一些产量及产量构成因素等性状优于 9311 的系进行直接育种利用,比如作为常规籼稻和作为杂交籼稻恢复系配置组合等。CSSLs 群体中有部分系的产量相关性状较轮回亲本 9311 有所改善,但定位的增效位点却很少,可能与原背景检测分子标记密度有限,未能发现系中其他更小片段的存在有关,期望通过相关系与轮回亲本构建  $F_2$  分离群体,对产量相关性状 QTLs 的进一步定位,同时将定位中加密标记后获得的杂交纯合后代补充到 CSSLs 群体中,使 CSSLs 进一步完善。

#### 参考文献:

- [1] 顾铭洪. 水稻高产育种中一些问题的讨论[J]. 作物学报, 2010, 36(9): 431-439.
- [2] ASHIKARI M, SAKAKIBARA H, LIN S Y, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production[J]. Science, 2005, 309(741): 741-745.
- [3] DESHMUKH R, SINGH A, JAIN N, et al. Identification of candidate genes for grain number in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Functional & Integrative Genomics, 2010, 10(3): 339-347.
- [4] HUANG X Z, QIAN Q, LIU Z B, et al. Natural variation at the *DEPI* locus enhances grain yield in rice[J]. Nature Genetics, 2009, 41(4): 494-497.
- [5] QIAO Y L, PIAO R H, SHI J X, et al. Fine mapping and candidate gene analysis of dense and erect panicle 3, *DEP3*, which confers high grain yield in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2011, 122(7): 1439-1449.
- [6] XUE W Y, XING Y Z, WENG X Y, et al. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice[J]. Nature Genetics, 2008, 40(6): 761-767.
- [7] XING Y Z, TANG W J, XUE W Y, et al. Fine mapping of a major quantitative trait loci, *qSSP7*, controlling the number of spikelets per panicle as a single Mendelian factor in rice[J]. Theor Appl Genet, 2008, 116(6): 789-796.
- [8] LIU T M, MAO D H, ZHANG S P, et al. Fine mapping *SPPI*, a QTL controlling the number of spikelets per panicle, to a BAC clone in rice (*Oryza sativa*) [J]. Theor Appl Genet, 2009, 118(8): 1509-1517.
- [9] LI M, TANG D, WANG K J, et al. Mutations in the F-box gene larger panicle improve the panicle architecture and enhance the grain yield in rice[J]. Plant Biotechnology Journal, 2011, 9(9): 1002-1013.
- [10] TAMURA W, KOJIMA S, TOYOKAWA A, et al. Disruption of a novel NADH-glutamate synthase 2 gene caused marked reduction in spikelet number of rice[J]. Frontiers in Plant Nutrition, 2011, 2: 57.
- [11] GUO S Y, XU Y Y, LIU H H, et al. The interaction between *OsMADS57* and *OsTBI* modulates rice tillering via *DWARF14* [J]. Nature Communications, 2013, 4(3): 1566.
- [12] MINAKUCHI K, KAMEOKA H, YASUNO N, et al. FINE CULMI (*FCI*) works downstream of strigolactones to inhibit the outgrowth of axillary buds in rice[J]. Plant and Cell Physiology, 2010, 51(7): 1127-1135.
- [13] LIU W Z, WU C, FU Y P, et al. Identification and characterization of *HTD2*: a novel gene negatively regulating tiller bud outgrowth in rice[J]. Planta, 2009, 230(4): 649-658.
- [14] GAO Z Y, QIAN Q, LIU X H, et al. *Dwarf 88*, a novel putative esterase gene affecting architecture of rice plant[J]. Plant Molecular Biology, 2009, 71(3): 265-276.
- [15] ARITE T, UMEHARA M, ISHIKAWA S, et al. *dI4*, a Strigolactone-Insensitive mutant of rice, shows an accelerated outgrowth of tillers[J]. Plant and Cell Physiology, 2009, 50(8): 1416-1424.
- [16] LI S Y, ZHAO B R, YUAN D Y, et al. Rice zinc finger protein *DST* enhances grain production through controlling *Gn1a/OsCKX2* expression[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2013, 110(8): 3167-3172.
- [17] JIAO Y Q, WANG Y H, XUE D W, et al. Regulation of *OsS-PLI4* by *OsmiR156* defines ideal plant architecture in rice[J]. Nature Genetics, 2010, 42(6): 541-544.
- [18] EOM J S, CHO J I, REINDERS A, et al. Impaired function of the tonoplast-localized sucrose transporter in rice, *OsSUT2*, limits the transport of vacuolar reserve sucrose and affects plant growth [J]. Plant Physiology, 2011, 157(1): 109-119.
- [19] KIM S R, YANG J I, MOON S, et al. Rice *OGR1* encodes a pentatricopeptide repeat-DYW protein and is essential for RNA editing in mitochondria[J]. The Plant Journal, 2009, 59(5): 738-749.
- [20] SONG X J, HUANG W, SHI M, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase[J]. Nature Genetics, 2007, 39: 623-630.
- [21] SHOMURA A, IZAWA T, EBANA K, et al. Deletion in a gene associated with grain size increased yields during rice domestication [J]. Nature Genetics, 2008, 40(8): 1023-1028.
- [22] WENG J F, GU S H, WAN X Y, et al. Isolation and initial characterization of *GW5*, a major QTL associated with rice grain width and weight[J]. Cell Research, 2008, 18(12): 1199-1209.
- [23] HEANG D, SASSA H. Antagonistic actions of HLH/bHLH proteins are involved in grain length and weight in rice [J]. PLoS ONE, 2012, 7(2): e31325.
- [24] ZHANG X J, WANG J F, HUANG J, et al. Rare allele of *OsPP-KLI* associated with grain length causes extra-large grain and a sig-

- nificant yield increase in rice[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2012, 109(52): 21534-21539.
- [25] MAO H L, SUN S Y, YAO J L, et al. Linking differential domain functions of the GS3 protein to natural variation of grain size in rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2010, 107(45): 19579-19584.
- [26] LI J M, THOMSON M, MCCOUCH S R. Fine mapping of a grain-weight quantitative trait locus in the pericentromeric region of rice chromosome 3[J]. Genetics, 2004, 168(4): 2187-2195.
- [27] ISHIMARU K, HIROTSU N, MADOKA Y, et al. Loss of function of the IAA-glucose hydrolase gene *TGW6* enhances rice grain weight and increases yield[J]. Nature Genetics, 2013, 45(6): 707-711.
- [28] LI J, CHU H W, ZHANG Y H, et al. The rice *HGW* gene encodes a ubiquitin-associated (UBA) domain protein that regulates heading date and grain weight[J]. PLoS ONE, 2012, 7(3): e34231.
- [29] LI Y B, FAN C C, XING Y Z, et al. Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice [J]. Nature Genetics, 2011, 43(12): 1266-1269.
- [30] THANGASAMY S, GUO C L, CHUANG M H, et al. Rice *SIZ1*, a SUMO E3 ligase, controls spikelet fertility through regulation of anther dehiscence[J]. New Phytologist, 2011, 189(3): 869-882.
- [31] JIA H, REN H, GU M, et al. The phosphate transporter gene *Os-Phl1*;8 is involved in phosphate homeostasis in rice[J]. Plant Physiology, 2011, 156(3): 1164-1175.
- [32] ZHU W Y, LIN J, YANG D W, et al. Development of chromosome segment substitution lines derived from backcross between two sequenced rice cultivars, Indica recipient 93-11 and japonica donar Nipponbare[J]. Plant Mol Bio Rep, 2009, 27(2): 126-131.
- [33] 周丽慧,赵春芳,赵凌,等.利用染色体片段置换系群体检测水稻叶片形态 QTL[J]. 中国水稻科学, 2013, 27(1): 26-34.
- [34] JIANG G H, XU C G, LI X H, et al. Characterization of genetic basis for the yield and its component traits of rice using doubled haploid population[J]. Acta Genet Sinica, 2004, 31(1): 63-72.
- [35] WANG J K, WAN X, LI H, et al. Application of identified QTL-marker associations in rice quality improvement through a design-breeding approach[J]. Theor Appl Genet, 2007, 115: 87-100.
- [36] MCCOUCH S R, CHO Y G, YANO M, et al. Report on QTL nomenclature[J]. Rice Genet Newsl, 1997, 14: 11-13.
- [37] 凌启鸿,张洪程,蔡建中,等.水稻高产群体质量及其优化控制探讨[J]. 中国农业科学, 1993, 26(6): 1-11.
- [38] 凌启鸿. 水稻群体质量理论与实践[M]. 北京:中国农业出版社, 1995: 108-220.
- [39] 蒋彭炎,冯来定,洪晓富. 水稻三高一稳栽培法论丛[M]. 北京:中国农业科技出版社, 1993: 1-3.
- [40] 黄仲青,李奕松,蒋之垣. 关于水稻“四少四高”栽培模式的探讨[C]//高佩文,谈松. 水稻高产理论与实践. 北京:中国农业出版社, 1994: 127-130.

(责任编辑:袁伟)