

水稻抽穗期 QTLs 的检测及上位性和环境互作效应

雷东阳, 陈立云*

(湖南农业大学 水稻科学研究所, 湖南 长沙 410128)

摘要: 利用所构建的 Lemont×特青重组自交系(RIL), 采用混合线性模型和复合区间作图法, 对不同季节获得的水稻抽穗期 QTL 进行定位及上位性和环境互作效应分析. 检测到 3 个控制抽穗期的 QTL, 分别位于第 3、7 和 11 号染色体上, 共解释 18.86% 的遗传变异, 单个 QTL 的表型贡献率为 2.95%~10.56%, 其中 *qHD7-1* 与环境存在显著互作, 贡献率为 2.18%; 另检测到 9 对具有上位性效应的互作位点.

关键词: 水稻; 抽穗期; 数量性状座位; 上位性效应; QTL×环境互作

中图分类号: S511.035.3 文献标志码: A 文章编号: 1007-1032(2010)03-0245-05

Mapping QTLs with epistatic effect and QTL×environmental interaction effect of heading date in rice

LEI Dong-yang, CHEN Li-yun*

(Rice Research Institute, HNAU, Changsha 410128, China)

Abstract: A population of 284 recombinant inbred lines (RIL) from the *indica-japonica* rice cross Lemont×Teqing was used to analyze the main effects, epistatic effects of the QTLs, and QTL by environmental interactions(QEs) controlling heading date(HD). Three QTLs with additive effects for HD were mapped in the chromosome 3, 7 and 11, which accounted for 18.86% of the phenotypic variation. The percentage of phenotypic variation was explained by individual additive QTLs ranged from 2.95% to 10.56%. QTL×environmental interaction was detected on *qHD7-1*, which explained the phenotypic variation of HD with 2.18%. Epistasis analysis indicated that nine pairs of epistasis were detected for heading date. The results indicated that some QTLs were environmentally sensitive and epistasis was important genetic basis for heading date. The information obtained in this study should be very useful for manipulating the QTLs for heading date by molecular MAS.

Key words: rice; heading date; quantitative trait loci; epistasis effect; QTL×environmental interaction

水稻抽穗期的遗传受主效和微效多基因共同控制, 遗传基础比较复杂. 近年来, 随着DNA分子标记技术的建立和发展, 人们利用不同的作图群体开展了对水稻抽穗期数量性状基因座(QTL)的定位研究^[1-3]. 自朱军^[4]对原广义遗传模型进行扩展, 使其能无偏地分析基因和环境的互作效应, Wang等^[5]开发出能分析QTL和环境互作的基于混合线性模型的QTL分析软件后, 已有一些研究者对水稻抽穗期QTL与环境互作进行了分析. Li等^[6]利用双单倍

体(DH)群体, 在 13 个不同环境中共检测到 37 个主效QTL和 29 对上位性 QTLs, 这些 QTL能在 56%的环境中检测到, 认为与环境互作是许多QTL的重要特性. 袁爱平等^[7]利用 2 个籼稻品种为亲本构建的重组自交系(RIL)群体, 检测到 5 个与抽穗期有关的 QTL, 其中 3 个QTL与环境存在显著互作. 刘桂富等^[8]利用 2 个籼稻品种为亲本构建的DH群体, 在 2 个不同季节中共检测到 8 个主效QTL和 5 对上位性 QTLs, 其中的 2 个主效 QTL和 1 对上位性QTL与

收稿日期: 2009-08-23

基金项目: 国家公派留学基金项目(20073021); 湖南省教育厅项目(09C500)

作者简介: 雷东阳(1980—), 男, 湖南邵阳人, 博士, 主要从事水稻遗传育种和分子生物学研究; *通讯作者, chenliyun996@163.com

环境互作显著。

目前有关抽穗期QTL与环境互作的研究,大多采用籼粳交配制的遗传群体,而水稻籼粳亚种间杂种优势利用是当前杂交稻育种研究的主要目标,由于籼粳杂种抽穗期超亲晚熟限制了籼粳亚种间杂种优势的利用^[4],因此,研究亚种间杂种后代抽穗期的遗传控制机理具有重要的实践意义。笔者利用QTL Mapper1.6和已构建的遗传图谱,对Lemont×特青重组自交系(RIL)群体的一年两季数据进行抽穗期QTL定位,对QTL之间及其与环境的互作效应进行分析,旨在揭示水稻抽穗期的遗传机理,为分子标记辅助选择提供依据。

1 材料与方法

1.1 田间试验与数据分析

Lemont 是美国南部的一个半矮秆优质粳稻品种,特青是来源于中国广东的一个高产籼稻品种。选择亲本Lemont和特青及来源于Lemont×特青 F_{13} 的284个RILs,于2007年旱季和雨季分别在菲律宾国际水稻所试验田种植。旱季1月23日播种,雨季7月23日播种,均在播种后21 d单本移栽,每个株系栽2行,每行15株,株行距为20 cm×20 cm,常规田间管理。抽穗时记载每个株系的抽穗期,再换算成播种至抽穗的天数作为抽穗期性状值。

1.2 构建遗传连锁图谱

遗传作图分两步进行。先用 F_{10} 群体对179个RFLP标记和3个形态标记作图^[9],后采用 F_{13} 群体对130个SSR标记、148个RAPD标记和7个同工酶标记^[10]。从中选取均匀分布的164个标记,用MAPMAKER/EXP Version 3.0软件构建分子连锁图谱,用Kosambi函数将重组值转化为遗传距离(cM),该连锁图谱含56个RFLP标记,105个SSR标记及3个形态标记:光叶(gh-1)、紫稃尖©和酚反应(Ph),图谱覆盖1916.5 cM,标记间平均距离11.76 cM。

1.3 QTL定位及互作效应分析

应用基于混合线性模型的统计软件QTL Mapper 1.6^[6],对Lemont×特青RIL群体不同季节下的数据(包括主效QTL、上位性QTL以及QTL与环境

的互作在水稻抽穗期遗传中的作用)进行分析。QTL分析过程中结合了似然比(LR)和 t 测验分析方法。主效QTL和上位性QTL通过最大似然法估计,而QTL与环境互作的效应(包括加性效应与环境互作和上位性效应与环境互作)利用AUP(adjusted unbiased predictor)方法估计。取概率值 $P=0.005$ (相当于 $df=6$ 时优势对数值(LOD)=4.023)为阈值,确定各性状QTL的数目及其在染色体上的位置。用Bayesian检验($P<0.005$)进一步分析主效QTL、上位性QTL及QTL与环境的互作。QTL命名原则遵循McCouch等^[11]的规则。

2 结果与分析

2.1 抽穗期的表型变异

亲本Lemont和特青及其RIL群体抽穗期表型值频率分布如图1所示。RIL群体的抽穗期在不同的环境条件下有明显差异,在旱季和雨季的分布范围分别为57~97 d和64~112 d,旱季抽穗期较雨季抽穗期短,但亲本间的抽穗期差异并不大。群体抽穗期呈正态分布,表现数量性状的特点,其偏斜度和峰值均小于1(旱季和雨季的偏斜度分别为-0.47和0.17;峰值分别为0.52和0.15),适合进行QTL分析。

2.2 抽穗期QTL主效应及其与环境互作

根据Lemont×特青的RIL群体分子标记连锁图,运用混合线性模型的QTL定位方法,联合分析该群体在2007年旱季和雨季的抽穗期,共检测到3个QTL,分别位于第3、7、11染色体上(表1、图2)。其中位于第3染色体上的 $qHD3-1$ 的LOD值、加性效应和贡献率都较其他座位高,其延长抽穗期的等位基因来自父本特青。 $qHD7-1$ 和 $qHD11-1$ 的LOD值较小,加性效应方向相同,都是来自父本特青的等位基因。3个座位的加性效应共解释该群体抽穗期总变异的18.86%。在与环境互作效应的QTL检测中,发现只有 $qHD7-1$ 与环境存在显著的互作效应,贡献率为2.18%。 $qHD3-1$ 不存在环境间显著互作,在不同环境条件下表现相对稳定,且贡献率较大,在育种实践中,选择这种受环境影响小的QTL有助于提高分子标记辅助选择的效率。

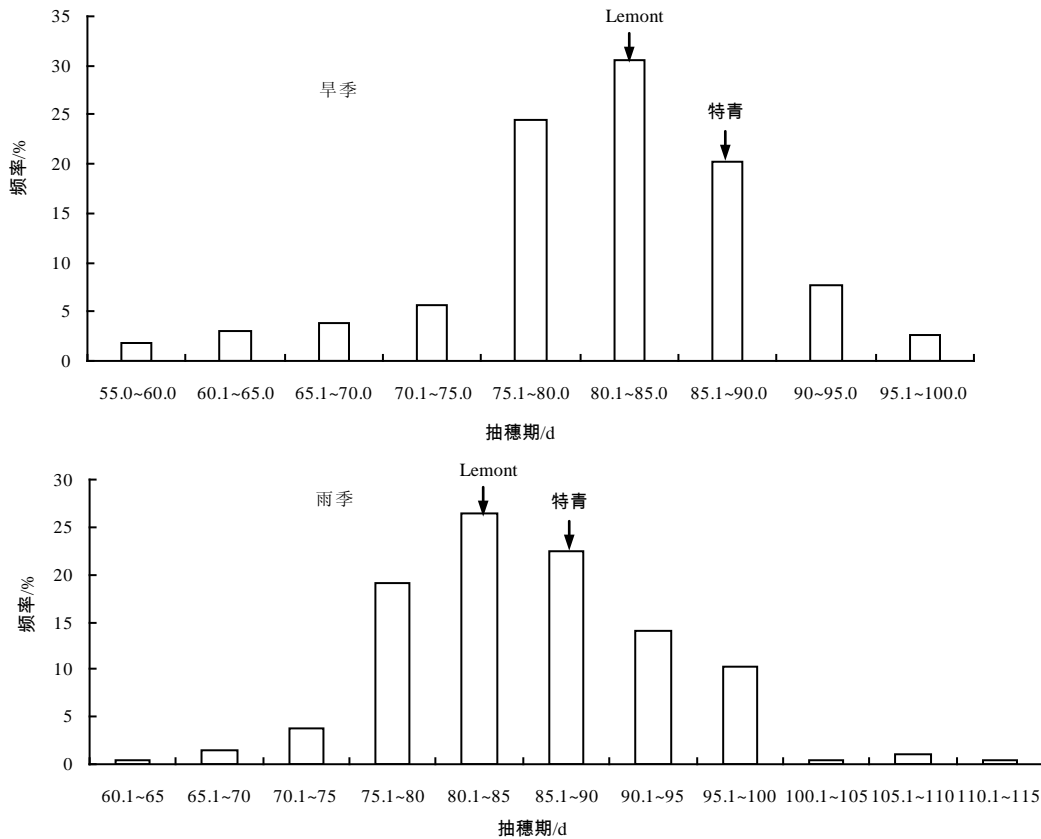


图 1 Lemont×特青重组自交系及亲本的抽穗期表现

Fig.1 The phenotype for heading date of the Lemont/Teqing RIL population and parents in different environment

表 1 Lemont×特青 RIL 群体抽穗期加性效应 QTLs 及环境互作效应

染色体	基因座	标记区间	LOD 值	加性效应	贡献率/%	环境互作效应	贡献率/%
3	<i>qHD3-1</i>	RG348-C636x	15.08	-2.28	10.56		
7	<i>qHD7-1</i>	N16080-CDO497	4.97	-1.50	5.35	-0.76	2.18
11	<i>qHD11-1</i>	RM120-RM202	3.21	-1.19	2.95		

2.3 抽穗期 QTL 上位性效应及其与环境互作

共检测到 9 对显著影响抽穗期的加性×加性上位互作效应 QTL(表 2、图 2)，涉及第 1、2、3、4、6、7、8、10 和 11 共 9 条染色体的 16 个区间，上位性效应对表型的总贡献率为 23.85%，说明上位性效应是一个重要的遗传因素。9 对上位性效应中，

有 3 对为亲本型大于重组型，其余 6 对为重组型大于亲本型；1 对发生在 1 个对抽穗期有显著影响的 QTL 和 1 个互作位点之间，其余发生在没有显著效应的位点之间；3 对发生在同一连锁群内，其余互作效应均发生在非连锁的互作位点间。没有检测到上位性效应与环境的显著互作。

表 2 Lemont×特青 RIL 群体抽穗期的加性×加性上位型效应 QTLs 及其环境互作效应

Table 2 QTLs for heading date with additive × additive interaction effects and additive × environment interaction effects in Lemont/Teqing RIL population

基因座	标记区间	基因座	标记区间	LOD 值	上位性效应	贡献率/%
<i>qHD1</i>	RM5-RM246	<i>qHD6</i>	A07020-RM3	5.91	1.07	1.49
<i>qHD2-1</i>	RM279-RM211	<i>qHD2-2</i>	RM324-CDO718	5.06	-1.37	2.48
<i>qHD2-1</i>	RM279-RM211	<i>qHD8-2</i>	RM230-RM264	12.07	-2.12	5.92
<i>qHD3-2</i>	RM227-RM85	<i>qHD6</i>	A07020-RM3	4.87	1.27	2.10
<i>qHD4-1</i>	G271-RM252	<i>qHD4-2</i>	G177-RG143	6.65	-1.63	3.47
<i>qHD7-2</i>	RM234-CDO405	<i>qHD10-2</i>	RM258-RG1094f	4.81	-1.23	1.98
<i>qHD8-1</i>	C1073a-RM223	<i>qHD10-3</i>	RM222-RM271	4.56	-1.20	1.88
<i>qHD10-1</i>	H19050-RM216	<i>qHD11-2</i>	RZ53-RM120	5.06	-1.03	1.40
<i>qHD11-1</i>	RM120-RM202	<i>qHD12</i>	RG20q-RG901	5.12	1.54	3.13

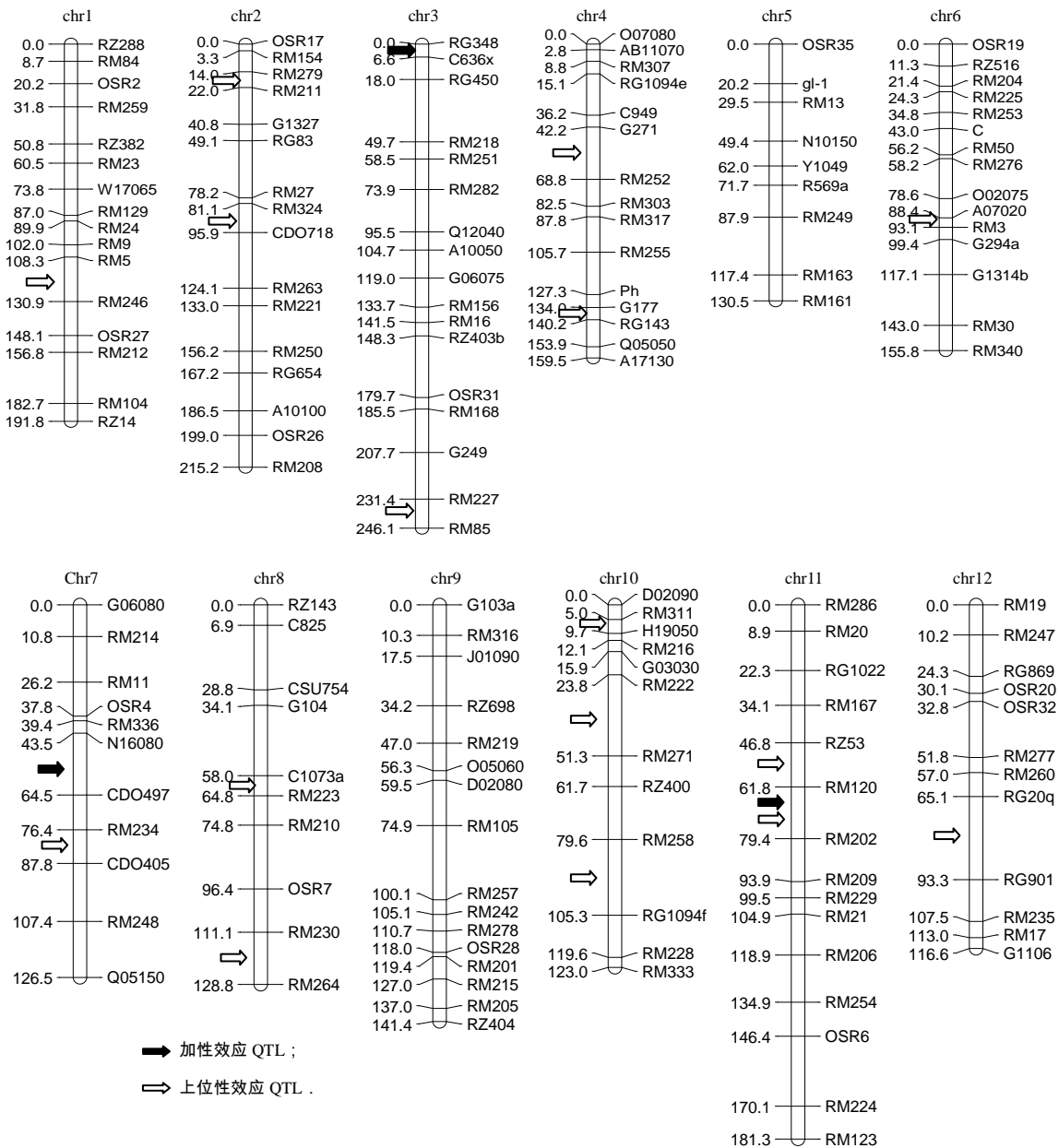


图2 Lemont×特青 RIL 检测到的抽穗期主效和上位性 QTL

Fig.2 Genetic locations of main-effect QTL and epistatic loci affecting heading date in the Lemont/Teqing RIL population

3 讨论

由于定位群体和环境的差异，加之抽穗期遗传基础较复杂，有关抽穗期的 QTL 定位研究的结果不尽相同^[7-8, 12-13]。笔者运用混合线性模型方法对一年两季的抽穗期QTL进行联合分析，共检测到3个显著影响水稻抽穗期的 QTL，分别位于第3、7和11染色体上，其中*qHD3-1*和*qHD7-1*在以往的研究^[7, 14-15]中都有报道。

主效QTL的定位和克隆有助于了解数量性状

的遗传基础，但这仅基于遗传学的单基因模式。从生物化学和发育遗传学的认识出发，基因产物之间应该存在大量的互作^[16]。在传统的数量遗传学研究中，很少有关上位性效应的报道，近年来上位性效应的研究受到重视，已有证据表明，上位性可能是物种分化和适应的重要遗传机制^[17-19]。本研究在上位性检测中，共发现9对存在互作的QTL，涵盖了除第5、9和12号之外的所有染色体，这些互作QTL的总贡献率达23.85%。从互作的类型来看，没有发

现主效基因之间的互作,没有显著效应的基因之间的互作占很大比例,这也说明除了主效QTL起作用之外,还可以通过没有显著效应的基因之间的互作来影响性状的表达.说明上位性比加性效应更加广泛地存在于各染色体之间,是水稻抽穗期性状的重要遗传基础.

基因型与环境互作对QTL的表达具有重要作用^[20-22].明确QTL与环境的互作对分子标记选择及图位克隆都很重要.本研究检测到1个主效QTL与环境发生显著作用,表明水稻抽穗期的一些QTL对环境敏感,在实际育种中可利用在不同环境稳定检测到的QTL进行分子标记辅助选择.

参考文献:

- [1] 林鸿宣,钱惠荣,熊振民,等.几个水稻品种抽穗期主效基因与微效基因的定位研究[J].遗传学报,1996,23(3):205-213.
- [2] 岳兵,邢永忠.水稻抽穗期分子遗传研究进展[J].分子植物育种,2005,3(2):222-228.
- [3] 李泽福,周彤,郑天清,等.水稻抽穗期 QTL 与环境互作分析[J].作物学报,2002,28(6):771-776.
- [4] 朱军.包括基因型×环境互作效应的种子遗传模型及其分析方法[J].遗传学报,1996,23(1):56-68.
- [5] Wang D L, Zhu J, Li Z K, et al. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL×environment interactions by mixed model approaches[J]. Theor Appl Genet, 1999, 99: 1255-1264.
- [6] Li Z K, Yu S B, Lafitte R H, et al. QTL×environment interactions in rice I. Heading date and plant height [J]. Theor Appl Genet, 2003, 108: 141-153.
- [7] 袁爱平,曹立勇,庄杰云,等.水稻株高、抽穗期和有效穗数的 QTL 与环境的互作分析[J].遗传学报,2003,30(10):899-906.
- [8] 刘桂富,杨剑,徐海明.上位性和 QTL×环境互作对水稻(*Oryza sativa* L.)抽穗期的影响[J].遗传学报,2007,24(7):608-615.
- [9] Li Z K, Luo L J, Mei H W, et al. A “defeated” rice resistance gene acts as a QTL against a virulent strain of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. Mol Gen Genet, 1999, 261: 58-63.
- [10] Yu S B, Zhong D B, Sanchez A, et al. An integrated molecular linkage map and genomic regions with clustered QTLs detected in the LT RI population [C]//International Rice Research Institute. Abstract of the 4th International Rice Genetics Symposium. Los Bano: International Rice Research Institute, 2000: 278.
- [11] McCouch S R, Cho Y G, Yano M. Report on QTL nomenclature[J]. Rice Genet Newsl, 1997, 14: 11-13.
- [12] 邵迪,李秋萍,吴比,等.利用染色体片段代换系定位水稻主效抽穗期 QTL[J].湖南农业大学学报:自然科学版,2009,35(4):344-347.
- [13] 黄成,姜树坤,刘梦红,等.水稻抽穗期的 QTL 剖析[J].华北农学报,2009,24(3):7-9.
- [14] Yu S B, Li J X, Xu C G, et al. Identification of quantitative trait loci and epistatic interactions for plant height and heading date in rice[J]. Theor Appl Genet, 2002, 104: 619-625.
- [15] Lin H X, Liang Z W, Sasaki T, et al. Fine mapping and characterization of quantitative trait loci Hd4 and Hd5 controlling heading date in rice[J]. Breed Sci, 2003, 53: 51-59.
- [16] Wright S. Genic and organismic selection[J]. Evolution, 1980, 34: 825-843.
- [17] Allard R W. Genetic basis of the evolution of adaptiveness in plants[J]. Euphytica, 1996, 92: 1-11.
- [18] Rieseberg L H, Sinervo B, Linder C R, et al. Role of gene interactions in hybrid speciation: Evidence from ancient and experimental hybrids[J]. Science, 1996, 272: 741-745.
- [19] 雷东阳,谢放鸣,徐建龙,等.稻米粒形和垩白度的 QTL 定位和上位性分析[J].中国水稻科学,2008,22(3):255-260.
- [20] Cao G, Zhu J, He C, et al. Impact of epistasis and QTL×environmental interaction on the developmental behavior of plant height in rice(*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2001, 103: 153-160.
- [21] Fan C C, Yu X Q, Xing Y Z, et al. The main effects, epistatic effects and environmental interactions of QTLs on the cooking and eating quality of rice in a doubled-haploid line population[J]. Theor Appl Genet, 2005, 110: 1445-1452.
- [22] Zhuang J Y, Lin H X, Lu J, et al. Analysis of QTL×environment interaction for yield components and plant height in rice[J]. Theor Appl Genet, 1997, 95: 799-808.

责任编辑:罗慧敏
英文编辑:胡东平