

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2008.00781

# 利用两种方法构建的近等基因系对水稻两个多效区段遗传效应进行评价

张玉山<sup>1</sup>, 吴薇<sup>1</sup>, 徐才国<sup>2</sup>

1. 电子科技大学中山学院, 中山 528402;

2. 华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070

**摘要:** 水稻每穗颖花数是水稻产量的重要构成因子之一。适当的抽穗期和株高对水稻高产是非常必要的。依据珍汕 97 和 HR5 衍生的重组自交系初步定位的结果, 利用高世代回交的方法构建了第 7 染色体同时控制抽穗期、株高和每穗颖花数的靶区段近等基因系(BC<sub>4</sub>F<sub>2</sub>); 利用基于重组自交系群体的杂合区段自交的方法构建了第 8 染色体同时控制抽穗期、株高和每穗颖花数的靶区段近等基因系, 并利用两个近等基因系对这两个多效区段的遗传效应进行了准确的评价。两个近等基因系的 QTL 分析结果表明, 3 个性状都是由一个 QTL 或紧密连锁的 QTL 控制, 而且加性效应和显性效应的方向均相同; 同时 3 个性状在各自的近等基因系中呈现典型的双峰分布或不连续分布, 这些结果暗示 3 个性状可能是一因多效的结果。文章还对抽穗期和株高与水稻产量的关系、3 个性状显著正相关在育种中的应用及两种构建近等基因系方法的优缺点也进行了讨论。

**关键词:** 每穗颖花数; 株高; 抽穗期; 重组自交系; 近等基因系; 水稻; 珍汕 97; HR5

## Two pleiotropic intervals of rice were assessed using NILs constructed by two methods

ZHANG Yu-Shan<sup>1</sup>, WU Wei<sup>1</sup>, XU Cai-Guo<sup>2</sup>

1. University of Electronic Science and Technology of China Zhongshan Institute, Zhongshan 528402, China;

2. National Key Laboratory of Crop Genetics Development of Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

**Abstract:** Spikelets per panicle (SPP) is one of the important yield components in rice (*Oryza sativa* L.). Appropriate heading date (HD) and plant height (PH) are prerequisites for desired yield. In this study, the near isogenic lines (NILs) of chromosome 7, which harbored QTLs controlling HD, PH and SPP were constructed based on the primary QTLs results of the recombinant inbred lines (RILs) derived from Zhenshan 97 and HR5. The near isogenic lines (RILs) of chromosome 8, which harbored QTLs of HD, PH, and SPP, were constructed using heterogeneous inbred family based on RILs. The genetic effects of two pleiotropic intervals were assessed accurately in these two NILs. The QTLs identified by the two near isogenic lines indicated that the three traits were controlled by the same QTL or tightly linked QTL. The QTLs controlling the three traits had the same direction on additive effects and dominant effects. And these traits showed bimodal or discontinuous distributions in respective NILs. These results imply that the same gene might control the three traits simultaneously (i.e., the gene pleiotropism). Along with this, the relationships between HD and PH and yield, the application of signifi-

收稿日期: 2007-11-19; 修回日期: 2008-01-04

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(编号: G1998010200)和电子科技大学中山学院博士启动基金资助项目资助[Supported by the National Key Program of Basic Research and Development Design (No.G1998010200) and the Doctoral Fund for Promoting Scientific Research from Zhongshan Institute, University of Electronic Science and Technology of China]

作者简介: 张玉山(1970-), 男, 黑龙江人, 讲师, 博士, 研究方向: 水稻分子数量遗传学。Tel: 0760-5673295; E-mail: class2007ok@163.com

cantly positive correlation for the three traits in breeding program, and the advantage and disadvantage of the two constructing NILs methods were also discussed in this study.

**Keywords:** spikelets per panicle (SPP); plant height (PH); heading date (HD); recombinant inbred lines (RILs); near isogenic lines (NILs); rice; Zhenshan 97(ZS97); HR5

抽穗期是决定水稻品种地区适应性和产量的重要性状,从生理上,水稻生育期可分为营养生长阶段和生殖生长阶段。抽穗期是形成源库基础,抽穗时其产量总库容量(总颖花数)已确定。因此,抽穗期与产量高低有密切的内在联系。作为产量性状的重要构成因子,每穗颖花数、千粒重、穗长等性状也受抽穗期直接影响<sup>[1]</sup>,抽穗期的总颖花量反映了籽粒产量的总库容能力<sup>[2]</sup>。因此,每穗颖花数对产量性状具有相当的代表性。早期研究表明,抽穗期和株高存在密切的上位性互作<sup>[3]</sup>,甚至抽穗期、株高和每穗颖花数是由同一QTL控制的,存在着显著的正相关<sup>[4]</sup>。尽管使用各种初级群体( $F_2$ 群体、DH系和RILs)可以对上述3个性状进行QTL定位,但由于初级群体背景的异质性,故背景间存在较强互作,很难准确评价靶QTL的遗传效应。

近等基因系由于只有靶区段存在差异,而其他背景高度一致,可以最大限度地消除了背景互作的影响。因此能够对靶区段QTL遗传效应进行更为准确评价。早期一些研究者曾使用高世代回交的方法构建近等基因系,来评价靶QTL的遗传效应和证实靶QTL真实性<sup>[5]</sup>。

目前,构建近等基因系的方法主要有两种:一种是利用高世代回交的方法构建的轮回亲本背景的近等基因系,许多研究者利用这种方法对QTL效应进行了精确评价,并使数量性状呈现质量性状分离规律<sup>[6,7]</sup>。另一种方法就是基于永久群体(DH系和RIL群体)构建的双亲嵌合背景的近等基因系。Inukai等<sup>[8]</sup>和Tuinstra等<sup>[9]</sup>都曾利用这种方法构建了近等基因系。

本研究分别利用以上两种方法,对两个多效区段分别构建了水稻第7染色体轮回亲本背景的近等基因系和第8染色体的双亲嵌合背景的近等基因系,并在近等基因系中对这两个多效区段的遗传效应进行准确评价,试图揭示抽穗期和株高对每穗颖花数作用的分子机制。抽穗期和株高与水稻产量的关联、两个靶区段在高产品种改良中的应用、构建近等基因系两种方法的优缺点都进行了讨论。

## 1 材料和方法

### 1.1 重组自交系的构建和种植

珍汕 97(Zhenshan 97)是广泛种植在中国的高产杂种汕优 63 的三系保持系,表现早抽穗、株高较矮和小穗。HR5 是从上海农业生物基因中心引进的大穗亲本,表现晚抽穗、株高较高和大穗。以珍汕 97 为母本,HR5 为父本杂交得到 $F_1$ 代,通过一粒传连续自交得到重组自交系 $F_6$ 代。从该群体随机选取 190 个单株,连同两个亲本(珍汕 97 和 HR5)分别于 2001 年( $F_6$ 代)和 2002 年( $F_7$ 代)5 月中旬种植在苗床上,25 天后移栽在华中农业大学实验田网室,按照完全随机区组实验,两个重复。每株系种植 20 株,两行种植,密度为  $17\text{ cm} \times 27\text{ cm}$ ,田间管理如同大田生产管理。逐株记载抽穗期,至成熟期,逐株测量株高后,分单株收获每行中间 8 株,装入网袋中,晾晒半个月干燥后,室内考种每穗颖花数。同一年内以对应两个重复内的单株性状平均值作为该株性状值。

### 1.2 第 7 染色体近等基因系的构建和种植

使用珍汕 97 作为母本和轮回亲本,HR5 为供体亲本,采用高世代连续回交的办法连续回交 4 代( $BC_4$ ),结合分子标记辅助选择获得 $BC_4F_1$ 若干株,随后进行前景选择和背景选择。前景选择使用的两个标记基于重组自交系初步定位结果,背景选择使用 126 个均匀分布在水稻全基因组的 SSR 分子标记。挑选背景回复率高度类似于珍汕 97 的单株,收获自交种子( $BC_4F_2$ ),2005 年在华中农业大学实验田网室种植 $BC_4F_2$ 群体( $n=140$ )。性状考察和田间种植管理如同重组自交系。

### 1.3 第 8 染色体近等基因系的构建和种植

2002 年夏在重组自交系同一个家系内(20 株)发现,一些单株在性状每穗颖花数、抽穗期和株高都发生明显分离,随机选择 4 株高株,秋季收获这 4 株单株的种子,每株收获种子 1 000 粒。

2003 年春从每个单株种子中,各取 300 粒分别播种在 4 块苗床上,25 天后移栽秧苗,从每块苗床上取

秧苗 200 株插秧在网室内, 形成 4 个小群体。田间调查中发现其中一个群体的单株在每穗颖花数、株高和抽穗期 3 个性状都存在明显分离。于是对这个群体进行详细田间调查, 逐株记载抽穗期, 至成熟期, 逐株测量株高后, 分单株收获种子进行室内每穗颖花数考种, 考种方法如同重组自交系方法。该群体即为基于重组自交系群体构建的双亲嵌合背景的NIL-F<sub>2</sub>群体。

#### 1.4 分子标记分析和数据处理

重组自交系各单株 DNA 抽提方法采用 CTAB 大样抽提; 第 7 和第 8 染色体近等基因系各单株 DNA 抽提方法采用 CTAB 小样抽提法。CTAB 大样和小样抽提法完全参照参考文献[10]。分子标记分析按照文献[11]描述的步骤进行。

分子标记连锁图谱使用软件 Mapmaker/EXP 3.0<sup>[12]</sup>构建, 重组自交系 QTL 分析使用混合线性模型的复合区间分析软件 QTLmapper1.6<sup>[13]</sup>。近等基因系 QTL 分析使用 Mapmaker/QTL 1.1<sup>[14]</sup>扫描软件, 利用 F<sub>2</sub>-F<sub>2</sub>群体表型数据进行 QTL 扫描。

## 2 结果与分析

### 2.1 第 7 染色体BC<sub>4</sub>F<sub>1</sub>靶单株背景纯和情况

对于第 7 染色体靶区段近等基因系的靶单株 BC<sub>4</sub>F<sub>1</sub>, 使用 126 个均匀分布 12 条染色体的 SSR 分子标记, 对靶单株进行了全基因组筛选。有 4 个分子标记与珍汕 97(轮回亲本)带型不同。它们分别位于第 1、第 4 和第 7 染色体上。其中第 1 染色体分子标记 RM243 的带型完全与 HR5 相同, 其余 3 个标记均为杂合带型。由于这 4 处都没有扫描到株高、抽穗期和每穗颖化数 QTL, 因此该株是可以作为近等基因系的靶单株, 其背景纯和率为 96.8%(122/126)。

### 2.2 第 8 染色体靶区段近等基因系靶区段的 QTL 定位和背景纯合情况

从第 8 染色体靶区段近等基因系的分离群体中, 分别挑选株高最高和最矮的极端单株各 5 株, 取 5 株高株叶片混合, 5 株矮株叶片混合, 分别抽提 DNA, 即获得代表高株和矮株的高矮 DNA 池。

从重组自交系构建的全基因组分子标记连锁图谱中, 选择均匀分布在 12 条染色体上的 126 个 SSR 标记, 对高矮池进行全基因组背景选择和靶区段的检测。在高矮池之间, 有 3 个区段(共 10 个分子标记)显示多态性, 即第 8 染色体的一个区段 MRG4432-RM547(该区段 6 个分子标记都有多态性); 第 8 染色体 RM433-RM447;

第 7 染色体 MRG5720-MRG0357。对矮池来说, 这 3 个区段的基因型全部为 Zhenshan 97; 对高池来说, 这 3 个区段的基因型全部为 HR5。而高矮池在其它区段, 没有多态性。背景差异区段共 17.2 cM, 占全基因组 (1 549.5 cM) 的 1.1%。与 RILs(F<sub>7</sub>)的理论杂合区段比率 1.6%较为一致。

### 2.3 第 7 和第 8 染色体近等基因系靶区段分子标记连锁图谱

从重组自交系的全基因连锁图谱中, 选取第 7 染色体靶区段 RM180-RM2 的 6 个 SSR 分子标记, 利用 BC<sub>4</sub>F<sub>2</sub>群体的 140 个单株的分子标记基因型数据和 Mapmaker/EXP3.0 软件, 构建了第 7 染色体靶区段分子标记连锁图谱, 6 个 SSR 分子标记分在同一个连锁群中(图 1)。

利用第 8 染色体靶区段 NIL-F<sub>2</sub>群体( $n=190$ )有多态性的 10 个 SSR 分子标记数据和 Mapmaker/EXP3.0 软件, 构建了第 7 染色体靶区段 (MRG5720-MRG0357)、第 8 染色体靶区段 (MRG4432-RM547 和 RM433-RM447) 等 3 个靶区段分子标记连锁图谱。使用 Mapmaker/QTL 软件和 NIL-F<sub>2</sub>群体的 190 个单株的株高、每穗颖花数和抽穗期 3 个性状表型值, 进行 QTL 扫描。由于在靶区段 (MRG5720-MRG0357) 和靶区段 (RM433-RM447) 均没有扫描到控制任何性状的 QTL, 而只在第 8 染色体靶区段 (MRG4432-RM547) 扫描到了控制 3 个性状的 QTL, 因此使用了 MRG4432-RM547 的 6 个分子标记, 重点构建了第 8 染色体这个靶区段分子标记连锁图谱, 这 6 个 SSR 分子标记分在同一个连锁群中(图 1)。

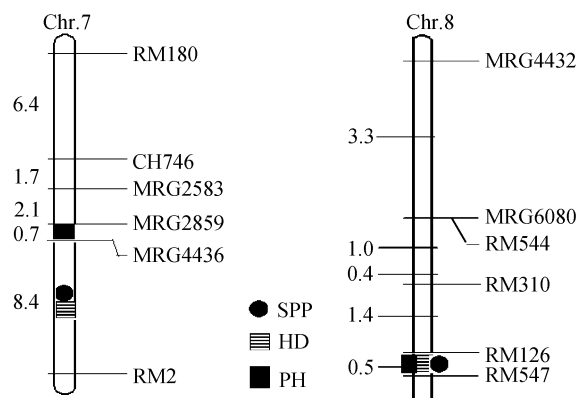


图 1 水稻第 7 和第 8 染色体靶区段分子标记连锁图谱  
3 种符号分别代表 3 种性状的 QTL 位置。

Fig. 1 The target molecular linkage maps of chromosomes 7 and 8 in rice

The three types of symbols indicate the locations of QTLs controlling the three traits, respectively.

## 2.4 珍汕 97 和 HR5 品种 3 个性状的表现

从表 1 可以看出, 3 个性状即抽穗期、株高和每穗颖花数, HR5 均比珍汕 97 高很多, 而且这些差异达到极显著水平。表明 HR5 是个高值亲本, 珍汕 97 为低值亲本。

表 1 HR5 和 ZS97 品种 3 个性状表现

Table 1 Phenotypic performance s of HR5 and Zhenshan 97 (ZS97)

性状 Trait	HR5 (亲本 1) 均值±标准差 HR5 (P <sub>1</sub> ) Mean±SD	ZS97 (亲本 2) 均值±标准差 ZS97(P <sub>2</sub> ) Mean±SD	两个亲本差 P <sub>1</sub> -P <sub>2</sub>
SPP	386.3±32.4	120.2±10.4	266.1
HD (d)	97.0±2.6	66.4±2.5	30.6
PH (cm)	114±4.4	77.8±7.1	36.2

注: SPP、HD 和 PH 分别表示每穗颖花数、抽穗期和株高 3 个数量性状。

Note: SPP, HD and PH indicate three quantitative traits of spikelets per panicle, heading date and plant height, respectively.

表 2 3 个性状在重组自交系群体和近等基因系群体的相关系数( $r_{0.05,0.01}=0.138, 0.181$ )

Table 2 Correlation coefficients of the three traits in RILs and NILs ( $r_{0.05,0.01}=0.138, 0.181$ )

群体 Population	性状 Traits	抽穗期 HD	株高 PH
RILs	PH	0.68	
	SPP	0.53	0.49
NILs (Chr.7)	PH	0.56	
	SPP	0.62	0.77
NILs (Chr.8)	PH	0.42	
	SPP	0.42	0.76

注: RILs、NILs (Chr.7) 和 NILs (Chr.8) 分别表示重组自交系群体、第 7 染色体靶区段近等基因系群体和第 8 染色体靶区段近等基因系群体。

Notes: RILs, NILs (Chr. 7) and NILs (Chr. 8) indicate populations of recombinant inbred lines, near isogenic lines which harbored targeting region in chromosome 7, near isogenic lines which harbored targeting region in chromosome 8, respectively.

## 2.5 抽穗期、株高和每穗颖化数在重组自交系和近等基因系群体的相关系数

从表 2 可以看出, 无论在重组自交系群体还是在近等基因系群体中, 3 个性状都呈现极其显著的正相关性( $P<0.01$ )。

## 2.6 3 个性状在重组自交系和近等基因系群体中分布

如图 2 所示, 在重组自交系群体中, 抽穗期、株高和每穗颖花数 3 个性状都呈现较明显的正态分布, 暗示多基因控制这 3 个性状; 在第 7 染色体靶区段近等基因系群体中, 3 个性状都呈现不连续分布, 表明每个性状可能由单基因控制。而在第 8 染色体靶区段近等基因系群体中, 3 个性状也呈现典型的双峰分布<sup>[4]</sup>。

## 2.7 利用重组自交系群体对 3 个性状的 QTL 定位

在重组自交系群体中, 对于抽穗期、株高和每穗颖花数 3 个性状, 共检测到 13 个 QTLs。其中位于第 7 染色体区段 MRG2859-MRG4436-RM2 同时控制这 3 个性状, 来自 HR5 片段均可增加这 3 个性状的表型值; 且有最大的 LOD 值并可解释最大的表

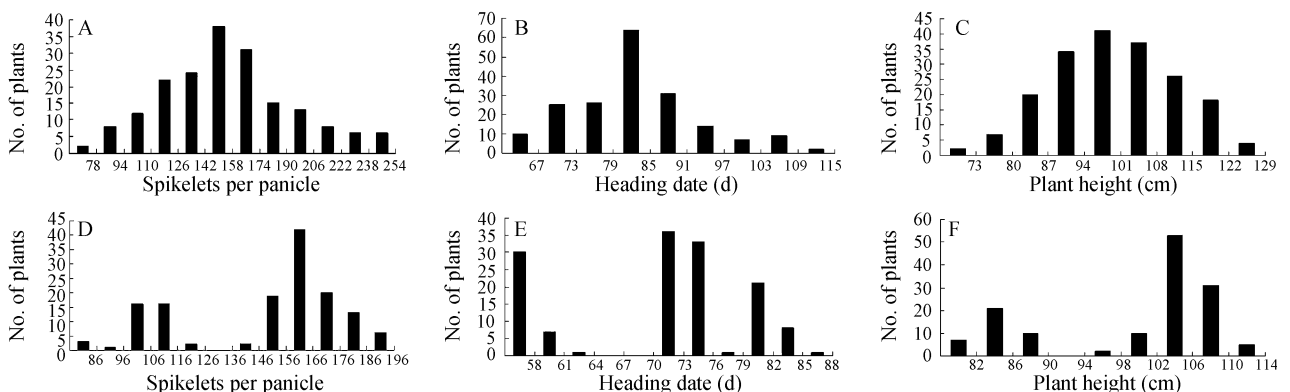


图 2 水稻重组自交系群体(A、B、C)和第 7 染色体靶区段近等基因系群体(D、E、F)3 种性状频数分布图

Fig. 2 Frequency distribution of phenotype of three rice traits in RILs population(A, B, C)and near isogenic lines of chromosome 7 target region(D, E, F)

型方差。第 8 染色体区段 MRG4432–RM547–RM126 控制株高和抽穗期两个性状，来自 HR5 片段可增加株高和抽穗期性状的表型值，这个区段没有检测到控制每穗颖花数性状的 QTL (表 3)。

2.8 利用两种近等基因系群体对 3 个性状 QTL 定位

结合靶区段分子标记连锁图谱和两种近等基因系的株高、抽穗期和每穗颖花数 3 个性状的表现型数据，使用区间作图法对 3 个性状进行 QTL 定位。

在第 7 染色体近等基因系群体( $n = 140$ )中，对 3 个性状共检测到两个 QTL，其中控制每穗颖花数和抽

穗期的 QTL 定位在相同的区段，而控制株高的 QTL 定位在与之紧密连锁的区段。即区段 MRG2859–MRG4436–RM2 可同时控制这 3 个性状，并可解释非常大的表型方差(65.5%~92.3%)，来自 HR5 片段可增加这 3 个性状的表型值(表 4)。

而在第 8 染色体近等基因系群体( $n = 190$ )中，检测到区段 RM547–RM126 可以同时控制抽穗期、株高和每穗颖花数 3 个性状，来自 HR5 片段均可增加这 3 个性状的表型值，并可解释非常大的表型方差(66.0%~81.1%)。

表 3 在重组自交系中控制 3 个性状的 QTL 效应  
Table 3 Effects of QTL controlling the three traits in RILs

性状 Trait	染色体 Chr.	区间 Interval	LOD 值 LOD	加性效应 Add.	解释表型方差 Var %
HD	7	<b>RM3767–MRG4436</b>	26.9	−7.9	0.217
	8	MRG4432–MRG5553	10.9	−4.1	0.059
	10	RM258–RM147	2.7	−2.2	0.018
PH	3	MRG4813–MRG5949	2.9	−1.8	0.021
	7	<b>CH742–CH743</b>	15	−3.9	0.098
	8	<b>RM547–RM126</b>	5.2	−2.5	0.042
SPP	11	MRG1859–MRG6240	3.6	−2.9	0.055
	1	MRG2746–RM490	2.7	−6.7	0.022
	2	RM221–RM6	6.1	−9.9	0.047
	3	MRG5301–MRG2392	5.2	−8.1	0.031
	3	MRG5053–MRG2844	3.3	−7.2	0.025
	3	MRG5949–RM293	7	−10.3	0.051
	7	<b>RM3767–MRG4436</b>	26.9	−20.6	0.205

注：SPP、HD 和 PH 分别表示每穗颖花数、抽穗期和株高 3 个数量性状，粗体区间表示靶区间。  
Notes: SPP, HD and PH indicate three quantitative traits of spikeletes per panicle, heading date and plant height, respectively. The bold regions indicate targeting regions.

表 4 在近等基因系中控制 3 个性状的 QTL 效应  
Table 4 Effects of QTL controlling the three traits in NILs

NILs	性状 Trait	QTL 命名 QTL	区间 Interval	LOD 值 LOD	加性效应 A	显性效应 D	解释表型方差 Var (%)
NILs(Chr.7)	SPP	<i>QSp7</i>	MRG4436–RM2	32.4	28.6	23.9	65.5
	HD	<i>QHd7</i>	MRG4436–RM2	76.1	12.3	6.3	92.3
	PH	<i>QPh7</i>	MRG2859–MRG4436	38.2	22.3	4.1	72.3
NILs(Chr.8)	SPP	<i>QSp8</i>	RM547–RM126	31.2	24.9	22.6	73.5
	HD	<i>QHd8</i>	RM547–RM126	24.8	8.3	2	66
	PH	<i>QPh8</i>	RM547–RM126	39.1	10.1	5.2	81.1

注：RILs、NILs (Chr. 7) 和 NILs (Chr. 8) 分别表示重组自交系群体、第 7 染色体靶区近等基因系群体和第 8 染色体靶区近等基因系群体；SPP、HD 和 PH 分别表示每穗颖花数、抽穗期和株高 3 个数量性状。  
Notes: RILs, NILs (Chr. 7) and NILs (Chr. 8) indicate populations of recombinant inbred lines, near isogenic lines which harbored targeting region in chromosome 7, near isogenic lines which harbored targeting region in chromosome 8, respectively. And SPP, HD and PH indicate three quantitative traits of spikeletes per panicle, heading date and plant height, respectively.



### 3 讨论

#### 3.1 株高、抽穗期和产量构成因子的 QTL 经常表现为紧密连锁的 QTL

许多研究者报道抽穗期、株高和产量性状紧密连锁和相关。如在水稻第 3 号染色体 C1087-RZ403 区间同时检测到抽穗期、每穗颖花数、每穗实粒数、结实率和穗着粒密度的主效 QTL<sup>[15]</sup>。郭龙彪等<sup>[11]</sup>也报道第 7 染色体的 C1023-R1440 区间, 存在同时影响株高、抽穗期、有效穗、穗长和结实率等 5 性状的主效 QTL。Li 等<sup>[16]</sup>报道分别位于第 3、8 和 9 染色体控制株高的 QTL, *QPh3a*、*QPh8a* 和 *QPh9a* 也同时控制对应染色体的抽穗期。其中 *QPh8a* 与本研究定位的第 8 染色体靶区段 RM547-RM126 很相近。Zhuang 等<sup>[17]</sup>报道分别位于第 2、3、4、5 和 8 的株高 QTL 也同时控制对应染色体的产量性状。

#### 3.2 第 7 和第 8 染色体两个多效区段可能是一因多效结果

本研究中, 使用高世代回交的方法和基于 RILs 的方法分别构建了第 7 染色体和第 8 染色体靶区段近等基因系(区段 MRG2859-MRG4436-RM2 和区段 RM547-RM126), 在每个近等基因系中, 控制抽穗期、株高和每穗颖花数的 3 个性状的 QTL 相同或紧密连锁; 同时控制抽穗期、株高和每穗颖花数加性效应和显性效应方向相同, 即抽穗期长的单株, 株高也较高, 同时每穗颖花数也较大, 反之则反。3 个性状相关分析表明它们显著正相关; 同时 3 个性状的频数分布呈现典型的双峰分布或不连续分布。这些表明 3 个性状可能是由同一基因控制, 而不是由 3 个紧密连锁的基因分别控制每一性状。

#### 3.3 株高和抽穗期与产量性状显著正相关的必然联系

一因多效以及抽穗期、株高和每穗颖花数性显著正相关也进一步说明, 高产品种必须适当延长抽穗期, 经过较长时间才能积累更多的碳水化合物; 同时也必须具有适当的高度。正如苏祖芳等<sup>[2]</sup>报道, 在一定范围内, 适当增加株高和穗下节间的比例, 可提高产量。高产水稻的穗下节间增长有利于叶层在空间的伸展, 增加受光量, 有利于光能利用。

#### 3.4 株高、抽穗期与产量性状显著正相关在育种上的应用

本研究在育种中也具有指导意义。如果通过 QTL 聚合方法试图将多个高产 QTLs 聚合到抽穗短

且株高矮化的品种中, 必将破坏原有的源-库平衡, 结果不可能得到期望的既高产、同时抽穗期短、株高又矮的品种。所以在进行有关产量的品种改良时, 必须兼顾适当的源-库平衡和抽穗期、株高和每穗颖花数性的显著正相关的问题。

若抽穗期、株高和每穗颖花数 3 个性状高度正相关, 在这种情况下, 可以进行品种的早期鉴定。多数产量相关性状只能等到晚期(成熟期)才能明显鉴定, 但我们曾根据株高或抽穗期来进行高产品种的早期鉴定, 甚至在苗期就可以对产量性状进行鉴定, 产量性状与株高和抽穗期性状确有较好的一致性。

#### 3.5 近等基因系是 QTL 定位和效应评价的强大的工具

同重组自交系相比, 近等基因系在 QTL 定位和效应评价等方面更具优势。因为近等基因系背景高度相似, 只有来自供体一小片段差异, 使得靶区段 QTL 的遗传效应和表现型更容易突显出来; 而重组自交系由于背景是两个亲本的嵌合体, 背景之间存在着强烈的互作, 有可能掩盖靶 QTL 的表现型和效应大小。

在本研究的重组自交系中, 检测到第 8 染色体区段 RM547-RM126 只控制株高性状, 且加性效应只有 2.5; 而在该区段的近等基因系中, 区段 RM547-RM126 不只控制株高性状, 而且同时控制抽穗期和每穗颖花数性状, 并且具有更大的加性效应(5.2)。

#### 3.6 高世代回交方法和基于永久群体的方法在构建近等基因系中各有优缺点

经典的高世代回交办法, 从头开始构建。Yamamoto 等<sup>[6]</sup>和 Takahashi 等<sup>[18]</sup>曾使用了该方法分别精细定位和克隆了水稻抽穗期 QTL。这种方法主要包括以下几步: (1) 两个亲本杂交产生  $F_1$  代; (2) 以其中一个亲本作为轮回亲本进行 3~4 次连续回交并结合分子标记辅助选择技术, 获得背景高度类似轮回亲本的  $BC_3F_1$  或  $BC_4F_1$ ; (3) 最后自交一次获得近等基因系群体。近等基因系背景趋同轮回亲本背景。

另外一种方法是在永久性作图群体(如 RILs 或 DH)的基础上基于性状表现快速构建的近等基因系, 这种方法无需预先定位靶 QTL。这种方法的原理是: 高世代永久性作图群体如 RILs( $F_5$  或  $F_6$ )经过多次自交, 基因组绝大部分都已经纯合, 但理论上 RILs( $F_5$  或  $F_6$ )仍然有 6.25% ( $1/2^4$ ) 或 3.13% ( $1/2^5$ ) 的杂合率存在。如果某个单株杂合区段正好是靶 QTL 区段, 那

么该单株自交就构建成了近等基因系, 该近等基因系的背景是双亲嵌合体的背景。

本研究中第7染色体近等基因系就是利用高世代回交方法构建的轮回亲本背景的近等基因系; 第8染色体近等基因系是基于重组自交系构建的双亲嵌合体背景的近等基因系, 我们使用RILs F<sub>6</sub>代。这种方法只需要一次自交即可, 因而大大加快了近等基因系的构建进程。

高世代回交法构建的轮回亲本背景的近等基因系耗时较长, 但由于单株之间背景高度相似, 故极适合微效QTL遗传效应评价; 而基于重组自交系构建的双亲嵌合体背景的近等基因系构建耗时短, 能够达到快速构建近等基因系的目的。但近等基因系间表现型差异大可能是构建的前提, 即双亲嵌合体背景的近等基因系可能更适合对效应大的QTL进行遗传效应评价。

## 参考文献(References):

- [1] GUO Long-Biao, LUO Li-Jun, XING Yong-Zhong, XU Cai-Guo, WANG Yi-Ping, MEI Han-Wei, ZHONG Dai-Bin, YING Cun-Shan, SHI Chun-Hai. QTL mapping and interaction analysis for the important agronomic traits of Shanyou 63 recombinant inbred lines in rice. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2002, 10(4): 327-333.  
郭龙彪, 罗利军, 邢永忠, 徐才国, 王一平, 梅捍卫, 钟代彬, 应存山, 石春海. 水稻汕优63重组自交系重要农艺性状的QTLs和互作分析. *农业生物技术学报*, 2002, 10(4): 327-333.
- [2] SU Zu-Fang, XU Nai-Xia, SUN Cheng-Ming, ZHANG Ya-Jie. Study on the relationship between rice plant type indices after heading stage and yield formation. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, 36(1): 115-120.  
苏祖芳, 许乃霞, 孙成明, 张亚洁. 水稻抽穗后株型指标与产量形成关系的研究. *中国农业科学*, 2003, 36(1): 115-120.
- [3] Yu SB, Li JX, Xu CG, Tan YF, Li XH, Zhang QF. Identification of quantitative trait loci and epistatic interactions for plant height and heading date in rice. *Theor Appl Genet*, 2002, 104(4): 619-625. [\[DOI\]](#)
- [4] Zhang YS, Luo LJ, Xu CG, Zhang QF, Xing YZ. Quantitative trait loci for panicle size, heading date and plant height co-segregating in trait-performance derived near-isogenic lines of rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2006, 113(2): 361-368. [\[DOI\]](#)
- [5] YAN Chang-Jie, GU Ming-Hong. Advanced backcross QTL analysis and its potential in rice high yield breeding. *Hereditas(Beijing)*, 2000, 22(6): 419-422.  
严长杰, 顾铭洪. 高代回交QTL分析与水稻育种. *遗传*, 2000, 22(6): 419-422.
- [6] Yamamoto T, Kubiki Y, Lin SY, Sasaki T, Yano M. Fine mapping of quantitative trait loci *Hd-1*, *Hd-2* and *Hd-3*, controlling heading date of rice, as single Mendelian factors. *Theor Appl Genet*, 1998, 97(1-2): 37-42. [\[DOI\]](#)
- [7] Wang GW, He YQ, Xu CG, Zhang QF. Identification and confirmation of three neutral alleles conferring wide compatibility in inter-subspecific hybrids of rice (*Oryza sativa* L.) using near-isogenic lines. *Theor Appl Genet*, 2005, 111(4): 702-710. [\[DOI\]](#)
- [8] Inukai T, Zeigler RS, Sarkarung RS, Bronson M, Dung LV, Kinoshita T, Nelson RJ. Development of pre-isogenic lines for rice blast-resistance by marker-aided selection from a recombinant inbred population. *Theor Appl Genet*, 1996, 93(4): 560-567. [\[DOI\]](#)
- [9] Tuinstra MR, Ejeta G, Goldsbrough PB. Heterogeneous inbred family (HIF) analysis: a method for developing near-isogenic lines that differ at quantitative trait loci. *Theor Appl Genet*, 1997, 95(5-6): 1005-1011. [\[DOI\]](#)
- [10] ZHANG Yu-Shan. Analysis of QTLs affecting traits of agronomic importance and construction of near isogenic lines with major QTL [Dissertation]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2006.  
张玉山. 水稻重要农艺性状的QTL分析和主效QTL近等基因系的构建[学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2006.
- [11] Wu KS, Tanksley SD. Abundance, polymorphism and genetic mapping of microsatellites in rice. *Mol Gen Genet*, 1993, 241(1-2): 225-235. [\[DOI\]](#)
- [12] Lincoln S, Daly M, Lander E. Constructing genetic maps with MAPMAKER/EXP 3.0. 3rd edn, Whitehead Institute Technical Report, Cambridge, Massachusetts, 1992.
- [13] Wang DL, Zhu J, Li ZK, Paterson AH. Mapping QTL with epistatic effects and genotype environment interactions by mixed linear model approaches. *Theor Appl Genet*, 1999, 99(7-8): 1255-1264. [\[DOI\]](#)
- [14] Lincoln S, Daly M, Lander E. Mapping genes controlling quantitative traits with MAPMAKER/QTL1.1: a tutorial and reference manual, 2nd edn. Whitehead Institute Technical Report, Cambridge, Massachusetts, 1993.
- [15] XING Yong-Zhong, XU Cai-Guo, HUA Jin-Ping, TAN Yi-Fang. Analysis of QTL × environment interaction for rice panicle characteristics. *Acta Genetica Sinica*, 2001, 28(5): 439-446.  
邢永忠, 徐才国, 华金平, 谈移芳. 水稻穗部性状的QTL与环境互作分析. *遗传学报*, 2001, 28(5): 439-446.
- [16] Li ZK, Pinson SRM, Stansel JW, Park WD. Identification of quantitative trait loci (QTLs) for heading date and plant height in cultivated rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 1995, 91(2): 374-381.
- [17] Zhuang JY, Lin HX, Lu J, Qian HR, Hittalmani S, Huang N, Zheng KL. Analysis of QTL × environment interaction for yield components and plant height in rice. *Theor Appl Genet*, 1997, 95(5-6): 799-808. [\[DOI\]](#)
- [18] Takahashi Y, Shomura A, Sasaki T, Yano M. *Hd6*, a rice quantitative trait locus involved in photoperiod sensitivity, encodes the  $\alpha$  subunit of protein kinase CK2. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98(14): 7922-7927. [\[DOI\]](#)