

水稻穗颈维管束及产量相关性状的 QTL 分析

荆彦辉^{1,2} 付永彩¹ 孙传清¹ 张培江³ 徐正进² 陈温福² 王象坤¹

- (1. 中国农业大学 农学与生物技术学院, 农业生物技术国家重点实验室, 农业部农作物基因组学与遗传改良重点开放实验室, 北京市作物遗传改良重点实验室, 北京 100094; 2. 沈阳农业大学 稻作研究室, 沈阳 110161; 3. 安徽省农业科学院水稻所, 合肥 230031)

摘要 采用 2 个偏粳品种“光三”/C418 的重组自交系群体, 构建 SSR 标记的连锁图谱, 并以此对水稻穗颈维管束数和产量相关性状进行了 QTL (Quantitative Trait Loci) 分析。在第 1, 5, 8 和 11 染色体上检测到 4 个控制穗颈大维管束数的 QTL, 在第 5, 9 和 10 染色体上检测到 3 个控制穗颈小维管束数的 QTL; 共检测到产量及 8 个与产量相关性状的 30 个 QTL。通过分析穗颈维管束数与穗一、二次枝梗数, 穗一、二次枝梗粒数, 穗粒数, 结实率, 单株产量 QTL 在染色体上的分布及连锁关系, 表明穗颈维管束是影响产量的重要解剖结构; 通过增加穗颈大、小维管束数可望增加水稻“库”的容量, 保证“流”的畅通。

关键词 水稻; 穗颈维管束; 产量性状; SSR 标记; 数量性状位点(QTL)

中图分类号 S 511.037

文章编号 1007-4333(2004)05-0016-06

文献标识码 A

Mapping QTLs for vascular bundle in peduncle and yield components of rice (*Oryza sativa* L.)

Jing Yanhui^{1,2}, Fu Yongcai¹, Sun Chuanqing¹, Zhang Peijiang³, Xu Zhengjin²,
Chen Wenfu², Wang Xiangkun¹

- (1. College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University; State Key Laboratory for Agro-biotechnology; Key Laboratory of Crop Genetic Improvement and Genome of Ministry of Agriculture of China; Beijing 100094, China; 2. Shenyang Agricultural University, Shenyang 110061, China; 3. Institute of Rice Research, Anhui Academy of Agricultural Science, Hefei 230031, China)

Abstract The vascular bundle in peduncle of rice is the important channel of the transportation of photosynthetic products for panicle. In this study, a recombination inbred lines population, derived from the cross between the two Japonic-like cultivars: Guangsan and C418, was used to construct SSR marker linkage map and to map the quantitative trait loci (QTL) controlling number of vascular bundles in peduncle, yield and yield components. Four QTLs for the number of large vascular bundles in peduncle were detected on chromosomes 1, 5, 8 and 11, respectively. Three QTLs for the number of small vascular bundles in peduncle were mapped on chromosomes 5, 9 and 10, respectively. A total of thirty QTLs belong to eight traits of yield components were detected. Through the analysis of linkage relationship among QTLs controlling vascular bundles in peduncle, primary and secondary rachis branches and grains per panicle, it was suggested that the increase of number of large and small vascular bundles in peduncle might keep the affluent flow as well as enhance the capacity of yield sink of rice.

Key words rice; vascular bundle; yield trait; QTL

在决定水稻产量的“源、库、流”系统中,源和库都得到了比较深入的研究与改善,在水稻产量不断提高的今天,光合同化物的运输开始受到重视^[1]。

水稻的维管束性状是数量性状,籼稻穗颈大维管束数明显多于粳稻。林巴翠^[2]、凌启鸿^[3]等研究了穗颈大维管束数与穗部性状的关系,并把穗颈维管束

收稿日期: 2004-04-27

基金项目: 国家重大基础发展计划资助项目(2001CB108800); 国家高技术研究发展计划资助项目(2003AA207040)

作者简介: 荆彦辉, 博士研究生; 付永彩, 副教授, 主要从事水稻遗传育种研究, E-mail: yongcaifu@cau.edu.cn

数与穗一次枝梗数的比值作为粳、籼亚种分类的依据之一。

近年来水稻产量性状、农艺性状、抗逆性状及分类性状等QTL定位分析已有大量报道^[4~6],而形态解剖性状的QTL分析及其与籽粒形成的关系研究报道较少。滕胜^[7]等用窄叶青/京系17的DH群体,对穗颈维管束数和穗一次枝梗数、穗颖花数等穗部性状进行了QTL定位;章志宏^[8]等用圭630/02428杂交得到的DH群体,作了穗颈大维管束数及其与穗一次枝梗数比值的QTL定位。但目前还未见从穗颈维管束数与实际产量进行分析的报道。本研究采用不同生态型水稻品种的杂交后代构建的重组自交系群体,对水稻穗颈维管束数和籽粒产量及产量相关性状进行了QTL定位与遗传分析。

1 材料与方法

1.1 RIL群体的构建与性状值的测定

选择穗颈大维管束数,一、二次枝梗数及单株粒数差异较大的2个偏粳型品种“光三”(中国水稻所提供)和C418(辽宁农科院提供)为亲本,通过杂交和自交,获得由150个系组成的重组自交系(RIL)群体(F₉代),田间种植随机区组设计,每小区单苗栽种3行,每行11株,株行距13.3 cm × 26.6 cm,管理同一般生产田。齐穗后10 d左右每个系取5株,每株取一中等大小的茎,用徒手切片法在显微镜下数记穗颈节间大小维管束数。成熟后每个系随机取中间9株考种,考察穗一、二次枝梗数及穗一、二次

枝梗粒数和单株产量、单株粒数、千粒重、空秕率、穗实粒数。

1.2 遗传图谱构建

根据Temnykh等^[9]发表的水稻SSR引物序列合成引物。用在亲本间有多态性的115个SSR标记,调查上述RIL群体150个系的基因型。采用mapmarker/EXP3.0软件,构建连锁图谱,115个SSR标记分布于12条染色体上,各染色体上最多的有17个标记,最少的有5个标记,平均每条染色体9.6个标记,覆盖1981 cm,基本能满足QTL定位需要。

1.3 QTL定位及遗传分析

对单株产量,穗颈大小维管束数,穗一、二次枝梗数,穗一、二次枝梗粒数,穗实粒数,单株粒数,千粒重,空秕率等11个数量性状表型值进行分析,用map manager QTXb17软件,mapmaker regression(单位点相关法)确定与性状显著相关的标记位点($P < 0.01$)。

2 结果与分析

2.1 水稻穗颈维管束数和产量性状的表现

从表1中可以看出,光三和C418在穗颈大维管束数、每穗一次枝梗数、每穗二次枝梗数、每穗一次枝梗粒数、单株粒数及千粒重等性状上存在明显差异,RIL群体中有超亲遗传,但多数处于中亲值附近,呈正态分布,可以进行QTL定位。

表1 亲本及重组自交系群体穗颈维管束数、穗部性状及产量性状的表现

Table 1 Statistics on numbers of vascular bundles in peduncle, traits of panicle and yield components

性 状	品 种		亲本差值 $P_1 - P_2$	RIL 群体				
	光三(P_1)	C418(P_2)		平均	变异范围	标准差	偏度	峰度
穗颈大维管束数/个	22.6	14.0	8.6	19.1	12.0~35.5	4.25	1.4697	1.1996
穗颈小维管束数/个	26.6	27.4	-0.8	25.1	15.2~34.4	4.26	0.1602	-0.8325
每穗一次枝梗数/个	12.7	15.3	-2.6	12.7	8.1~17.0	1.66	0.2398	-0.1407
每穗二次枝梗数/个	33.3	26.8	6.5	30.4	10.1~69.8	8.82	0.6701	2.2077
每穗一次枝梗粒数/粒	74	75	-1.0	71.6	44.5~97.6	10.48	0.3259	-0.2167
每穗二次枝梗粒数/粒	109.0	84.6	24.4	102.1	36.5~247.2	37.1	1.0843	2.0212
单株粒数/粒	1064.5	869.9	195	883.8	265.1~1482	23.5	0.0433	0.6065
千粒重/g	19.7	25.0	-5.3	22.8	17.0~32.5	2.76	0.4609	0.2979
每穗实粒数/粒	190.1	161	29.1	155.4	51~296.5	47.4	0.5506	0.9709
空秕率/%	17.7	19.9	-2.2	18.8	4.4~52.4	9.0	0.6270	0.2321
单株产量/g	18.4	18.3	0.1	16.8	8.4~70.2	5.84	0.5756	1.1616

2.2 QTL 定位

由表 2 和图 1 可知,穗颈大维管束数检测到 4

个 QTL,分别位于第 1,5,8 和 11 染色体,贡献率为 6%~7%,qLVB1、qLVB5 和 qLVB8 加性效应为正,

表 2 穗颈维管束数、穗部性状及产量性状 QTL 定位结果

Table 2 Putative QTLs of numbers of vascular bundles in peduncle, traits of panicle and yield components

性状	位点	染色体	标记	贡献率/ %	P	加性效应
穗颈大维管束数	qLVB1	1	OSR20	7	0.004 85	1.07
	qLVB5	5	RM122	6	0.005 29	1.06
	qLVB8	8	RM223	6	0.007 14	1.02
	qVB11	11	RM224	6	0.007 26	- 1.02
穗颈小维管束数	qSVB5	5	RM31	10	0.000 25	1.43
	qSVB9	9	RM316	5	0.007 69	1.03
	qSVB10	10	RM474	7	0.006 76	1.15
每穗一次枝梗数	qSPN4	4	OSR15	6	0.003 90	0.43
	qSPN5	5	RM31	13	0.000 01	0.64
	qSPN6-1	6	RM253	8	0.000 93	0.49
	qSPN6-2	6	RM276	7	0.001 98	0.46
	qSPN8	8	RM264	5	0.007 87	0.40
每穗二次枝梗数	qSBN6	6	RM276	6	0.004 753	2.21
	qSBN7	7	RM248	7	0.003 43	- 2.27
	qSBN9-1	9	RM257	7	0.001 62	- 2.45
	qSBN9-2	9	OSR29	5	0.005 93	- 2.14
	qSBN12	12	RM260	6	0.006 00	2.16
每穗一次枝梗粒数	qPB G5	5	RM31	11	0.000 12	3.64
	qPB G6-1	6	RM253	9	0.000 35	3.38
	qPB G6-2	6	RM276	7	0.001 38	3.17
每穗二次枝梗粒数	qSB G6	6	RM276	6	0.003 61	9.66
	qSB G9	9	RM257	7	0.001 38	- 10.44
千粒重	qTGW6-1	6	RM527	12	0.000 04	- 1.06
	qTGW6-2	6	RM162	7	0.003 86	- 0.74
	qTGW8	8	RM44	6	0.007 36	- 0.64
	qTGW12	12	RM270	7	0.004 80	- 0.76
每穗实粒数	qSNP1	1	RM246	7	0.001 52	- 13.28
	qSNP11	11	RM20B	6	0.003 24	- 12.35
单株粒数	qGPP1	1	RM246	8	0.001 08	- 65.63
	qGPP8	8	RM126	6	0.003 72	- 58.58
空秕率	qRSS1-1	1	RM302	7	0.00236	- 0.03
	qRSS1-2	1	RM315	8	0.000 61	- 0.03
	qRSS8	8	RM310	6	0.002 80	- 0.03
	qRSS11	11	OSR1	6	0.004 00	0.02
单株产量	qYGP1	1	RM23	6	0.003 87	- 1.26
	qYGP2	2	RM327	5	0.003 02	- 1.06
	qYGP5	5	RM13	5	0.003 35	- 1.03

是来自亲本光三的增效基因, qLVB11 加性效应为 - 1.02, 是来自亲本光三的减效基因; 穗颈小维管束数检测到 3 个 QTL, 分别位于第 5, 9 和 10 染色体, 贡献率为 7%~10%, 加性效应全为正, 来自光三

的基因增加穗颈小维管束数; 穗一次枝梗数检测到 5 个 QTL, 分别在第 4, 5, 6 和 8 染色体上, 最大的贡献率是 13%, 最小的贡献率是 5%, 加性效应 0.4~0.64, 增效基因来自光三; 穗二次枝梗数检测到 5 个 QTL, 分布在第 6, 7, 9 和 12 染色体上, 贡献率为 5%~7%, 其中 qSBN6 和 qSBN12 的加性效应为

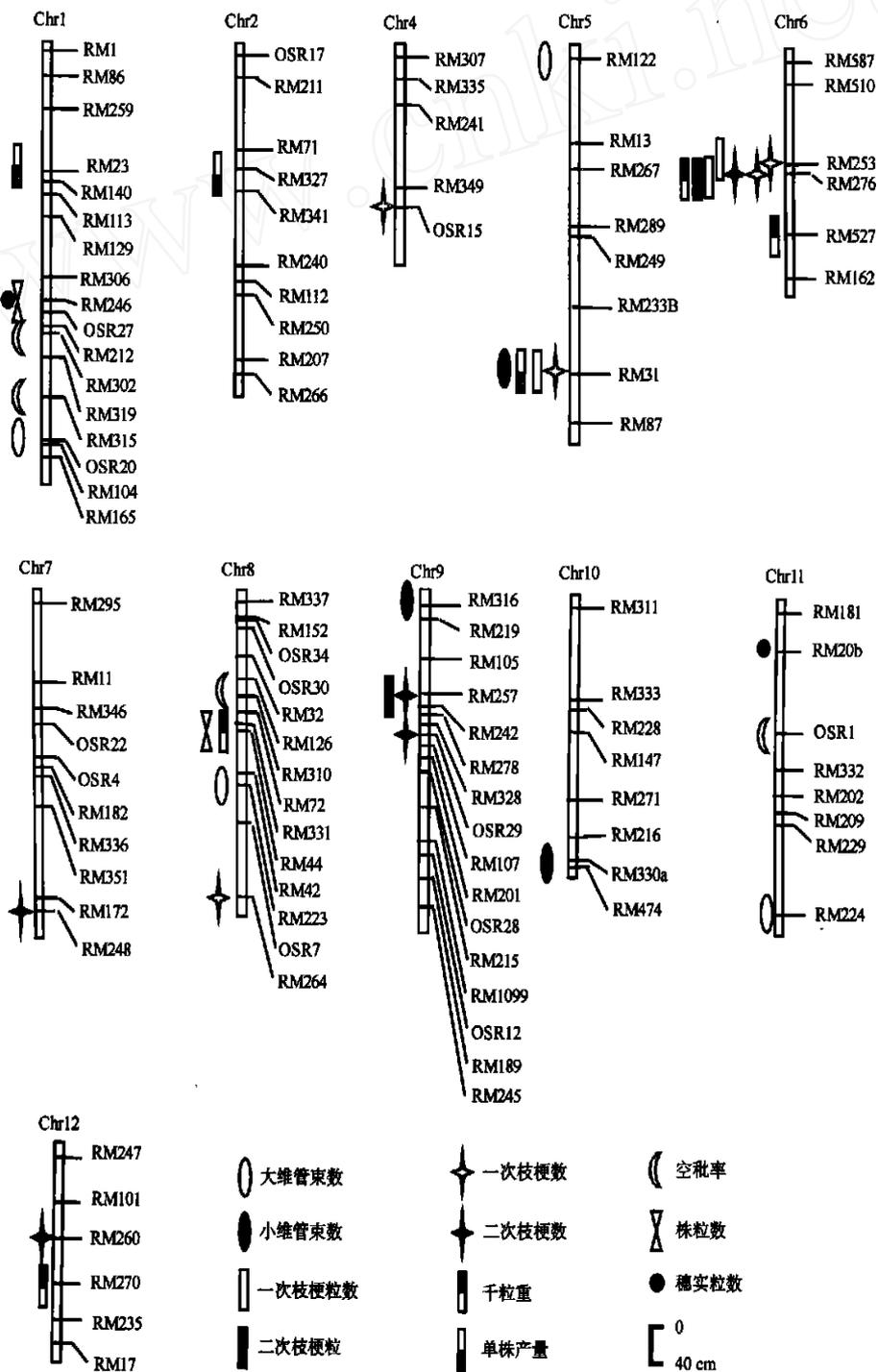


图 1 穗颈维管束数和产量相关性状 QTL 在图谱上的位置

Fig. 1 Locations of QTLs detected for numbers of vascular bundles in peduncle and yield components

正,来自光三的等位基因增加穗二次枝梗数;位于第7,9染色体上QTL的加性效应为负,光三的等位基因减少穗2次枝梗数。

穗一次枝梗粒数检测到3个QTL,位于第5和6染色体上,第5染色体qGPB5的贡献率最高11%,qGPB6-2的贡献率最低8%,3个QTL的加性效应均为正,来自亲本光三的等位基因能增加穗一次枝梗粒数;穗二次枝梗粒数检测到2个QTL,位于第6,9染色体,贡献率分别为6%和7%,qLVB6增加穗二次枝梗粒数,qLVB9是减少穗二次枝梗粒数;千粒重检测到4个QTL,分别位于第6,8和12染色体,贡献率为6%~12%,加性效应都为负,来自光三的等位基因降低千粒重;穗实粒数只在第1,11染色体上检测到2个QTL,贡献率分别为7%和6%,加性效应是-13.28和-12.35,减少穗实粒数的基因来自光三;单株粒数在第1和8染色体上各检测到一个QTL,贡献率是8%和6%,加性效应-65.63和-58.58,光三的等位基因减少株粒数;单株产量检测到3个QTL,位于第1,2和5染色体,贡献率是5%~6%,加性效应为正,光三的等位基因增加单株产量;空秕率检测到4个QTL,位于第1,8和11染色体上,贡献率6%~8%,只有位于第11染色体上的qSS11加性效应为正,其他QTL的加性效应均为负,是来自光三的等位基因减少空秕率,提高结实率。

从表2和图1还可以看出,在第5染色体RM31位点同时定位到控制穗颈小维管束数、一次枝梗数、一次枝梗粒数和单株产量的QTL;在第6染色体RM253位点同时定位到了控制一次枝梗数、一次枝梗粒数的QTL;RM276位点定位到控制一次枝梗数、一次枝梗粒数、二次枝梗数、二次枝梗粒数和千粒重QTL;第9染色体的RM257位点,同时定位到控制穗二次枝梗数和穗二次枝梗粒数的QTL,认为这些QTL在这些位点紧密连锁或一因多效。在第1染色体上相邻RM315和OSR20位点同时定位到影响空秕率QTL和控制穗颈大维管束数的QTL,第8染色体相邻的RM310、RM44和RM223位点分别定位到影响空秕率、单株粒数、千粒重和穗颈大维管束数的QTL,推断穗颈大维管束数QTL对籽粒的充实度有影响,也看到相关性状的QTL成簇分布特性。

3 讨论

1)随着水稻源、库性状的改善,流对产量形成的作用日益受到重视。水稻维管束性状受环境影响较小,主要是由遗传因素决定的^[10]。穗颈维管束数与穗部性状间的关系,徐正进^[11]等从形态上做了相关分析,Sasahara等^[6]和滕胜等^[7]进行了QTL定位和遗传分析,揭示了穗颈维管束数与穗枝梗数和颖花数的显著正相关关系及其遗传基础。通过增加穗颈维管束数,可以增加穗枝梗数和颖花数,既增加了水稻“库”的容量,提高了产量潜力,又保证了“流”的畅通。本研究是从穗颈维管束数和实践产量进行分析,分别在RM31, RM253, RM276和RM257位点,同时定位到穗颈维管束数、穗部性状、产量及产量相关性状QTL,分析表明,控制穗颈维管束数和单株产量及产量相关性状的QTL定位在同一标记位点附近,说明紧密连锁或一因多效是穗颈维管束数与单株产量和产量相关性状高度正相关的遗传学基础,穗颈维管束作为“流”的解剖性状具有遗传学上的意义。

2)滕胜等^[7]、章志宏等^[8]均在第1染色体上定位到控制穗颈大维管束数的QTL,本研究也在第1染色体上定位到控制穗颈大维管束数的QTL,位于长臂端的OSR20位点,由于所用标记不同,无法直接进行位置比较。本研究还在OSR20相邻位置上检测到一个影响结实率的QTL,另外半矮秆基因sd1也位于OSR20附近,sd1基因由于发生383bp片段缺失而使赤霉素合成量减少^[13],使植株变矮。清水正治等^[13]研究发现,用赤霉素处理水稻可以增加穗颈维管束数和穗一次枝梗维管束数。杨建昌等^[14]指出开花后赤霉素水平影响水稻籽粒结实率与充实度。穗颈大维管束数与结实率、籽粒充实及赤霉素合成之间的关系还需深入研究。第8染色体RM223位点定位到控制穗颈大维管束数QTL,在其附近同时定位到控制单株粒数、千粒重和空秕率的QTL,都一定程度暗示了穗颈大维管束与物质的转运有关,会进一步影响产量。

3)在水稻超高产育种实践中,越来越多地发现库大、源足、流不畅的问题。维管束是承载“流”的解剖结构,穗颈大维管束数籼稻明显多于粳稻,徐正进等^[10]设想通过籼粳杂交来改善粳稻的穗颈大维管

束数,从而改善“流”,但是在北方现有籼粳杂交育成的品种中仍保持粳稻穗颈大维管束数特征。马均等^[15]研究表明,重穗型亚种杂交稻维管束的颖花负荷量、总库容负荷量均与汕优 63 相当,重穗型组合杂交稻不仅库容大,而且籽粒充实率、充实程度良好,结实率正常,发达的维管束是重穗的前提。在本研究中由于所用亲本都是偏粳型品种,虽然亲本间穗颈大维管束数有明显差别,但其定位到的 QTL 贡献率较小,用于与分子标记辅助选择效率会低。滕胜^[7]、章志宏^[8]用典型籼粳品种亲本杂交定位的 QTL 贡献率较大,从 QTL 上也表明应该选择亲本间差异大的籼型品种来改良粳型品种,而亚种内杂交作用较小。章志宏等^[8]定位穗颈大维管束数与穗一次枝梗数比在第 1 染色体上的 QTL 贡献率大,且与落粒性基因紧密连锁,并推断其相应区段与水稻籼粳分化有关,联系北方现有籼粳杂交育成的品种中仍保持粳稻穗颈大维管束数特征现象,是否暗示粳稻穗颈维管束少是粳稻对北方生态条件的一种适应性,这有待进一步研究。

参 考 文 献

- [1] 袁隆平. 两系杂交水稻研究进展[J]. 中国农业科学, 1990, 23(3): 1~6
- [2] 林把翠. 水稻の大维管束数と穗の形成に関する研究,第1报 秆の大维管束と草型の关系[J]. 日本作物纪事, 1976, 45(2): 322~327
- [3] 凌启鸿,蔡建中,苏祖芳. 水稻茎秆维管束数与穗部性状关系及其应用的研究[J]. 江苏农学院学报, 1982, 3(3): 7~16
- [4] 邢永忠,徐才国,华金平,等. 水稻穗部性状的 QTL 与环境互作分析[J]. 遗传学报, 2001, 28(5): 439~446
- [5] 徐建龙,薛庆中,罗利军,等. 水稻单株有效穗数和每穗粒数的 QTL 剖析[J]. 遗传学报, 2001, 28(8): 752~759
- [6] Sasahara H, Fukuta Y, Fukuyama T. Mapping of QTLs for vascular bundle system and spike morphology in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Breed Sci, 1999, 49: 75~81
- [7] Teng S, Qian Q, Zeng D L, et al. QTL Analysis of rice peduncle vascular bundle system and panicle traits [J]. Acta Botanica Sinica, 2002, 44(3): 301~306
- [8] 章志宏,李平,王玲霞,等. 与水稻籼粳分化有关的穗颈维管束性状基因的分子标记定位[J]. 遗传学报, 2002, 29(11): 995~1000
- [9] Temnykh S, Park W D, Ayres N, et al. Mapping and genome organization of microsatellite sequences in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Thero Appl Genet, 2000, 100: 697~712
- [10] 徐正进,陈温福,张龙步,等. 水稻穗颈维管束性状的类型间差异及其遗传的研究[J]. 作物学报, 1996, 22(2): 167~172
- [11] 徐正进,陈温福,曹洪任,等. 水稻穗颈维管束数与穗部性状关系的研究[J]. 作物学报, 1998, 24(1): 47~54
- [12] Spielmeier W, Ellis M H, Chandler P M. Semidwarf (sd-1) “green revolution” rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2002, 99: 9043~9048
- [13] 清水正治,武岗洋治. 水稻の形态形成によぼすジレンの影響第6报穗における维管束の分化发达におよぼす影响[J]. 日本作物纪事, 1966, 35(1,2 合并号): 105~112
- [14] 杨建昌,王志琴,朱庆森,等. ABA 与 GA 对水稻籽粒灌浆的调控[J]. 作物学报, 1999, 25(3): 341~348
- [15] 马均,周开达,马文波,等. 重穗型杂交稻穗颈节间维管束与籽粒充实关系的研究[J]. 中国农业科学, 2002, 35(5): 576~579