

利用水稻近等基因系群体进行 *Ghd7* 和 *Qph1* 上位性分析

杨盖宇 张玉山 鄢文豪 邢永忠

华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070

摘要 应用珍汕 97/Pokkali 的 BC_3F_2 群体, 在第 1 染色体 *sd-1* 附近定位 1 个主效株高 QTL *Qph1*, 它同时对每穗粒数也有较大效应。构建 *Ghd7* 和 *Qph1* 两个 QTL 同时分离的近等基因系群体, 发现 Pokkali 在 *Ghd7* 和 *Qph1* 位点均携带增效等位基因, *Ghd7* 和 *Qph1* 的上位性影响了株高。进一步剖分互作形式发现, 两基因间对株高存在加性 \times 显性和加性 \times 加性效应。通过比较 BC_3F_3 群体中 9 种基因型的表型, 发现 *Qph1* 为珍汕 97 纯合, *Ghd7* 为 Pokkali 纯合的基因型, 能够较好地调控株高、抽穗期和每穗颖花数三者间的关系, 使之达到合理水平。

关键词 产量性状; 加性效应; QTL 上位性效应; 基因互作

中图分类号 S 511; S 334.5 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2011)01-0001-07

多数作物的产量构成因子是复杂的数量性状, 由多个数量性状位点 (quantitative trait locus, QTL) 控制, 同时受环境影响。控制这些复杂性状的遗传体系包括基因主效应、基因间互作效应(上位性)以及基因与环境的互作效应^[1]。Fisher 于 1918 年首次提出上位性, 用以描述非等位基因座累加效应的统计偏差, 并采用正交剖分的方法将遗传方差分为加性、显性和两位点互作方差 3 部分^[2]。Cockerham 于 1954 年进一步将上位性方差分解为加性 \times 加性(AA)、加性 \times 显性(AD)以及显性 \times 显性(DD)^[2]。

上位性是影响复杂农艺性状的重要因素, 水稻全基因组分布的分子标记剖析产量性状遗传基础提供了条件。Yu 等^[3]利用 $F_{2,3}$ 群体, 定位分析了影响产量及其构成因子的 QTLs 和上位性效应, 2 年中共定位了 32 个 QTLs 控制产量及其构成性状, 其中 12 个 QTLs 在 2 年中均被检测到; 同时, 发现大量显著上位性效应广泛存在于基因组中并影响着这些性状。Li 等^[4]利用 F_2 及其后代群体, 对影响千粒质量、每穗粒数、每穗粒重的 19 个 QTLs 进行上位性分析, 发现它们多数是通过互作来影响这些性状, 特别是低遗传力性状, 如每穗粒数和每穗粒重。Xing 等^[5]利用重组自交系群体, 构建了含有 220 个

DNA 标记的遗传连锁图谱, 并利用混合线性模型, 检测到 35 对上位性效应影响产量性状。上述结果都认为上位性效应之所以重要, 是因为上位性不仅是复杂的数量性状的重要遗传组分, 而且单位点主效 QTL 也广泛参与互作。

水稻的株高不仅决定生物学产量, 而且影响水稻抗倒伏能力。抽穗期则决定了水稻品种的地区以及季节适应性^[6], 每穗颖花数和水稻的产量更是密切相关。随着 DNA 分子标记的普及应用, 已经成功地构建了水稻分子标记连锁图谱^[7], 这 3 个性状已定位了大量 QTLs (<http://www.gramene.org/qlt/index.html>), 多个主效 QTL 如 *Ehd1*, *Gn1a*, *GS3*, *Ghd7* 和 *DEP1* 被克隆^[8-15]; 其中, *Ghd7* 同时控制水稻株高、抽穗期和每穗颖花数。在长日照条件下, 增强 *Ghd7* 的表达可延迟抽穗期、增加株高和穗大小; 但另一方面, *Ghd7* 功能减弱的自然变异可使水稻能在温和及较冷地区种植。上述结果表明, *Ghd7* 在水稻产量和适应性方面具有至关重要的作用^[8]。

笔者在珍汕 97 背景的 BC_3F_2 里发现 *Ghd7* 和 *Qph1* 这 2 个 QTL 同时分离, 本研究以此群体为基础, 进行 *Qph1* 和 *Ghd7* 的上位性分析。

收稿日期: 2010-05-17

基金项目: 国家自然科学基金项目(30921091)和“973”项目(2007CB109001)

杨盖宇, 硕士研究生, 研究方向: 水稻分子遗传学. E-mail: yanggaiyu@webmail.hzau.edu.cn

通讯作者: 邢永忠, 博士, 教授, 研究方向: 水稻分子遗传学和基因组学. E-mail: yzxing@mail.hzau.edu.cn

1 材料与方法

1.1 田间试验

Pokkali 是生长在印度最南端喀拉拉邦(Kerala)地区的高株品种,属粳稻品种(*Oryza sativa* L. ssp. *Japonica*)。以高株 Pokkali 为供体亲本,与珍汕 97 杂交,再以轮回亲本珍汕 97(ZS97)为母本,连续回交 3 代得到 1 个高株 BC₃F₁,自交,获得 172 粒 BC₃F₂种子。2004 年 6 月 18 日在华中农业大学试验田种植该近等基因系,每行 10 株,株距 16.5 cm,行距 26.4 cm。在 BC₃F₂群体里发现与 *Ghd7* 连锁的标记 RM432 存在分离,因此,利用与 *Ghd7* 紧密连锁的分子标记 MRG4436 和 MRG2859,鉴定出在 *Ghd7* 位点杂合,*Qph1* 位点纯合的单株自交,获得 *Ghd7* 群体。再从 BC₃F₂群体中选择 *Ghd7* 位点纯合,*Qph1* 位点杂合单株;*Qph1* 位点和 *Ghd7* 位点均杂合的单株,分别收获其自交种子,分别称为 *Qph1* 群体和 *Qph1-Ghd7* 群体。2009 年 5 月 21 日在华中农业大学试验田播种,6 月 17 日移栽,种植密度为 16.5 cm×26.4 cm,*Qph1-Ghd7* 群体移栽 35 行,*Qph1* 群体和 *Ghd7* 群体分别移栽 15 行,每行种植 10 株。为避免成熟后高株对矮株造成影响,在秧苗时期就初步将高矮单株分开,移栽时形成梯度种植。

1.2 数据调查

群体抽穗时,每 2 d 调查 1 次,以单株主茎穗出叶鞘 2 cm 作为抽穗标准,逐株记载再换算为天数为植株最高穗顶到地面的距离记为株高,逐株测量。考虑到试验田的边际效应,去除四周保护行后,采取成熟 1 株收获 1 株的方法,充分晒干后,在室内考查总穗数、有效穗数、实粒数、空粒数、千粒质量等性状。

1.3 SSR 分子标记分析

在 8~9 叶期,从 BC₃F₂和 3 个 BC₃F₃群体的每单株上取 3 cm 新鲜叶片,置于冰上,使用 CATB 法^[16]提取总 DNA。SSR 分析主要参照 Tan 等^[17]的方法。PCR 反应为 20 μL 的反应体系,含 20~50 ng 的模板 DNA,在 PCR 仪(PTC100 或 2700 型)上反应。扩增产物用 4% 聚丙烯酰胺(PAGE)凝胶电泳后用银染检测。

1.4 株高、抽穗期和每穗颖花数基因定位

在齐穗后,从 172 株 BC₃F₂群体中挑选极端高和极端矮的单株各 5 株,等量 DNA 混合获得高秆和矮秆 2 个 DNA 池,随后使用 150 个均匀分布在

12 条染色体上的 SSR 分子标记对亲本和 2 个 DNA 池进行全基因扫描,寻找在 2 个 DNA 池间有多态性的标记。再以与多态性标记连锁的 SSR 标记鉴定 BC₃F₂群体,利用 MapMaker 构建局部连锁图,初步定位株高基因,用 MapMaker/QTL 进行 QTL 分析。同时,利用这些标记鉴定 *Qph1* 群体基因型,进行株高 QTL 分析。用与 *Ghd7* 连锁的 SSR 标记 MRG4436 和 MRG2859 对 *Ghd7* 群体进行基因型鉴定,同时进行株高、抽穗期和每穗颖花数的 QTL 分析。以对数优势比(LOD)≥2.4 为阈值来判断测试位点 QTL 的存在。

1.5 QTL 互作效应分析

利用与 *Ghd7* 紧密连锁的 MRG4436 和 MRG2859,以及与 *Qph1* 紧密连锁的 MRG0339 和 MRG4832 鉴定 *Qph1-Ghd7* 群体基因型,通过 Win-QTL Cart2.0 软件对该群体利用复合区间作图法进行 QTL 位点分析。利用 STATISTICA8.0 的双向方差分析方法进行互作分析,按照两位点遗传方差的正交剖分的方法把两位点遗传方差剖分为加性、显性和两位点互作方差 3 部分,并进一步把两位点互作方差剖分为加性×加性、加性×显性、显性×加性、显性×显性 4 个分量。

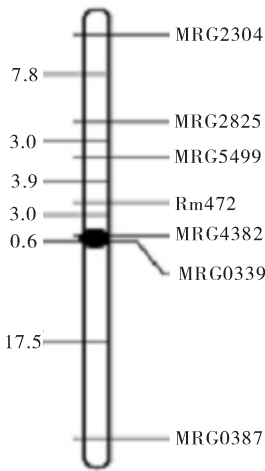
2 结果与分析

2.1 *Qph1* 的定位

珍汕 97 株高为 95.6 cm, Pokkali 的株高为 192.5 cm,高于珍汕 97。在 BC₃F₂群体中,株高变幅在 70.0~232.0 cm 之间,表现双向超亲分离。从 BC₃F₂群体中挑选极端高矮单株各 5 株,等量 DNA 混合获得 2 个 DNA 池,利用覆盖全基因组的 150 个标记对这 2 个 DNA 池进行扫描,发现 8 个 SSR 标记存在分离,其中 7 个都在第 1 染色体上,位于 *sd-1* 附近。1 个位于第 7 染色体与 *Ghd7* 紧密连锁的 MRG4436。利用这 7 个标记鉴定 BC₃F₂群体基因型,构建局部区间连锁图谱(图 1)。

群体内定位到 1 个主效株高 QTL *Qph1*,位于第 1 染色体 MRG4382~MRG0339 区间,加性效应为 57.1 cm,显性效应为 30.6 cm,可以解释 90.3% 的表型变异(表 1)。

在 *Qph1* 群体内,株高呈现双峰分布,以 100 cm 为分界,株高<100 cm 的 24 株,株高>100 cm 的 70 株,高矮株符合单个孟德尔基因期望的 3:1 分离($\chi^2=0.0142$)。在 MRG4382~MRG0339 区



黑圈代表控制株高的 *Qph1*。Black circle indicates the genomic locations for QTL identified for plant height.

图 1 使用 ZS97/Pokkali 的 BC₃F₂ 群体构建第 1 染色体的靶区段连锁图

Fig. 1 The local genetic linkage map with 7 markers on chromosome 1 constructed from BC₃F₂ population derived from ZS97/Pokkali rice cross

表 1 BC₃F₂ 群体和 2 个单杂 BC₃F₃ 群体的 QTL 分析¹⁾

Table 1 QTL analysis of BC₃F₂ and BC₃F₃ population

群体 Population	性状 Trait	QTL	两翼标记 Flanking markers	LOD	A	D	变异率/% Var
BC ₃ F ₂	PH	<i>Qph1</i>	MRG4382~MRG0339	87.3	57.1	30.6	90.3
<i>Qph1</i> 群体 <i>Qph1</i> population	HD	<i>Qph1</i>	MRG4382~MRG0339	106.2	51.0	26.6	92.7
	SPP	<i>Qph1</i>	MRG4382~MRG0339	36.2	26.0	15.2	33.5
	PH	<i>Ghd7</i>	MRG2859~MRG4436	85.4	17.7	10.1	79.5
<i>Ghd7</i> 群体 <i>Ghd7</i> population	HD	<i>Ghd7</i>	MRG2859~MRG4436	101.7	11.4	4.3	83.6
	SPP	<i>Ghd7</i>	MRG2859~MRG4436	62.4	42.2	25.8	56.1

1)PH/cm;株高 Plant height; HD/d;抽穗期 Heading date; SPP;每穗总粒数 Spikelets per panicle; A;加性效应 Additive effect; D;显性效应 Dominant effect; Var;Variation rate; LOD;对数优势比 Logarithm of the odds(下表同 The same as below).

表 2 *Qph1-Ghd7* NIL 群体的产量性状表现¹⁾

Table 2 Phenotypic behavior of double hybrid NIL population

性状 Trait	亲本 Parents		<i>Qph1-Ghd7</i> 群体 NIL population		
	ZS97	Pokkali	平均数 Mean value	最大值 Maximum	最小值 Minimum
PH/cm	93.4	192.3	156.2	210.0	62.0
HD/d	68.2	95.1	86.8	105.0	63.0
SPP	108.3	202.7	177.3	229.3	102.6

1)NIL;近等基因系 Near isogenic lines.

群体里植株高矮分离特别明显,高株呈淡黄色,而矮株则呈浓绿色,在高株和矮株中,生育期都出现了早、中、晚穗的分离(图 2)。

群体的株高和抽穗期均呈现双峰分布(图 3 和图 4)。抽穗期以 80 d 为分界,早穗 74 株,晚穗 206 株。 χ^2 检验,表明抽穗期符合 3 : 1 分离($\chi^2 = 0.3047$)。株高以 121 cm 为分界,矮株 61 株,高株

间,定位到株高 QTL,加性效应 51.0 cm,显性效应 26.6 cm,可以解释株高 92.7% 的表型变异。同时发现,*Qph1* 还影响每穗颖花数,加性效应 26.0 粒,显性效应 15.2 粒,可以解释 33.5% 的表型变异(表 1)。

Ghd7 群体株高、抽穗期、每穗颖花数 3 个性状均出现分离,其中株高和抽穗期均呈现双峰分布,株高以 90 cm 为分界,矮株 20 株,高株 74 株($\chi^2 = 0.6943$);抽穗期以 80 d 为分界,早穗 21 株,晚穗 73 株($\chi^2 = 0.3533$),两者均符合单个孟德尔基因期望的 3 : 1 分离。QTL 分析发现在 MGR4436 附近有 1 个 QTL 同时影响这 3 个性状,分别可以解释株高变异的 79.5%,抽穗期变异的 83.6%,每穗颖花数变异的 56.1%(表 1),此 QTL 应该是已克隆的 *Ghd7*。

2.2 *Qph1-Ghd7* 群体的性状表现

亲本 Pokkali 的抽穗期比珍汕 97 迟,每穗颖花数比珍汕 97 多(表 2),在 *Qph1-Ghd7* 群体中,株高、抽穗期和每穗颖花数均呈现为双向超亲分离。



图 2 *Qph1-Ghd7* 群体的表型观察

Fig. 2 Observation of phenotype in NIL population

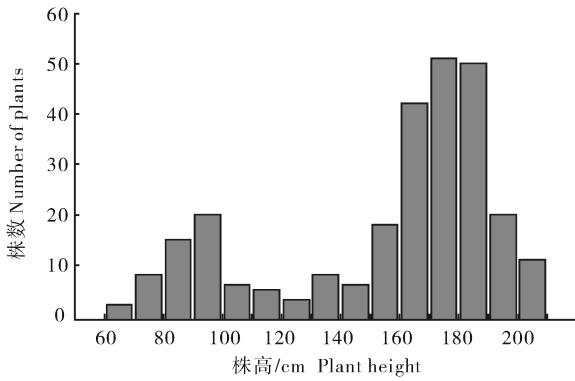
图 3 *Qph1-Ghd7* 群体株高频率分布

Fig. 3 Frequency distribution of PH in NIL population

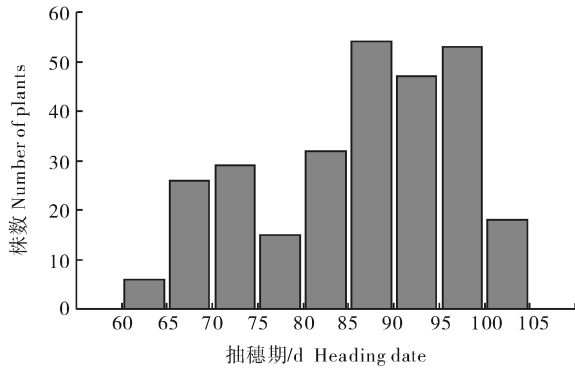
图 4 *Qph1-Ghd7* 群体抽穗期频率分布

Fig. 4 Frequency distribution of HD in NIL population

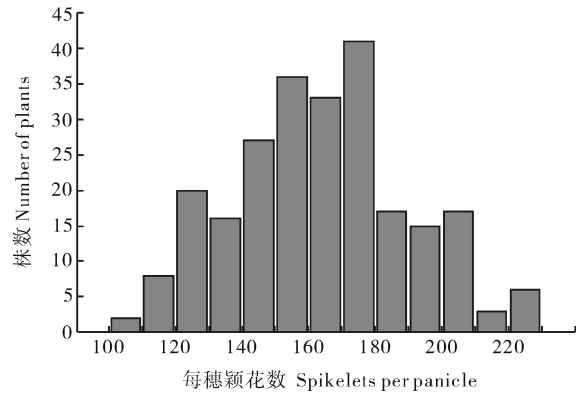
图 5 *Qph1-Ghd7* 群体每穗粒数频率分布

Fig. 5 Frequency distribution of SPP in NIL population

219 株,符合单个孟德尔基因期望的 3 : 1 分离 ($\chi^2 = 1.5429$)。每穗颖花数呈现近似正态的连续分布(图 5)。因为群体高株和矮株中,生育期都出现了早、中、晚穗的分离,即株高和抽穗期 2 个性状发生了交换,不再紧密连锁。由此说明,*Qph1-Ghd7* 群体内存在 1 个效应较大的 QTL 控制抽穗期,另 1 个效应较大的 QTL 控制株高,而有多控制株高和每穗颖花数的 QTL。

2.3 *Qph1-Ghd7* 群体的 QTL 位点分析

以与 *Qph1* 连锁的分子标记 MRG0339 和 MRG4382,与 *Ghd7* 连锁的 MRG4436 和 MRG2859 鉴定 *Qph1-Ghd7* 群体基因型,QTL 分析结果显示,

表 3 *Qph1-Ghd7* 群体的 QTL 分析

Table 3 QTL analysis of double hybrid NIL population

性状 Trait	QTL	两翼标记 Flanking markers	LOD	A	D	变异率/% Var
PH	<i>Qph1</i>	MRG4382~MRG0339	71.5	40.1	21.7	75.6
SPP	<i>Qph1</i>	MRG4382~MRG0339	13.2	9.8	3.2	21.2
PH	<i>Ghd7</i>	MRG2859~MRG4436	19.8	10.2	5.9	28.3
HD	<i>Ghd7</i>	MRG2859~MRG4436	73.2	13.8	5.1	80.5
SPP	<i>Ghd7</i>	MRG2859~MRG4436	36.3	32.1	11.4	45.3

Qph1 同时控制株高和每穗颖花数,可以解释株高变异的 75.6%,每穗颖花数变异的 21.2%。*Ghd7* 分别控制抽穗期、株高和每穗颖花数,可以解释抽穗期变异的 80.5%,株高变异的 28.3%,每穗颖花数变异的 45.3%(表 3)。

在 *Qph1-Ghd7* 群体,*Qph1* 对株高的贡献大于 *Ghd7*,其加性效应为 40.1 cm,比 *Ghd7* 的加性效应(10.2 cm)要大。对于每穗颖花数而言,情况相反,*Ghd7* 对其的贡献要大于 *Qph1*。

2.4 群体株高的互作分析

分子标记 MRG4436 和 *Ghd7* 之间遗传距离仅为 0.2 cM^[8]。在含有 172 个单株的 BC₃F₂ 群体里,分子标记 MRG0339 与 *Qph1* 共分离。因此,分别以 MRG4436 和 MRG0339 的基因型来替代 2 个 QTL 的基因型,对株高和每穗颖花数进行双向方差分析,在 $P=0.0016$ 水平上,*Qph1* 和 *Ghd7* 的互作显著影响株高(表 4),对每穗颖花数则不存在互作效应。

表 4 两位点的双向方差分析¹⁾

Table 4 Two-way ANOVA analysis of two QTLs

性状 Trait	引物 Markers	F	P	SSE/ SST/%
PH	MRG0339(1)	197.07	<0.000 1	55.1
	MRG4436(2)	16.19	<0.000 1	7.3
	(1) * (2)	4.48	0.001 6	4.0
交互方式剖分 Interaction mode				
AD		6.11	0.014 0	
AA		4.44	0.035 9	
DD		2.68	0.102 7	
DA		1.82	0.178 4	

1) SSE/SST: 误差平方和与总平方和之比 The ratio error sum of squares to total sum of squares; AD: 加性×显性 Additive×dominant; AA: 加性×加性 Additive×additive; DD: 显性×显性 Dominant×dominant; DA: 显性×加性 Dominant×additive.

按照两位点遗传方差正交剖分的方法, 进一步剖分 2 个 QTL 之间的互作类型。发现 *Qph1* 和 *Ghd7* 互作对株高影响主要表现为加性×显性(AD)和加性×加性(AA)效应(表 5, 图 6)。

表 5 9 种基因型的 *t* 测验¹⁾

Table 5 *t*-test for nine genotypes

基因型 Genotype	标记 Markers		SPP	PH/cm	HD/d
	MRG0339	MRG4336			
G1	12	22	194.2 A	178.7 A	99.0 AB
G2	22	22	191.2 AB	187.1 A	97.8 AB
G3	22	12	184.1 BC	187.1 A	87.7 C
G4	12	12	182.1 C	166.3 AB	88.4 C
G5	11	22	180.4 C	124.0 C	101.0 A
G6	11	12	167.3 D	93.4 D	92.2 BC
G7	22	11	166.5 D	179.3 A	72.1 D
G8	12	11	159.1 DE	149.1 BC	70.7 D
G9	11	11	151.8 E	91.6 D	75.2 D

1) 珍汕 97 和 Pokkali 等位基因纯合型分别记为 11 和 22, 杂合型记为 12; 不同的字母表示 *t* 测验有显著差异, $P=0.05$, 下同。11 and 12 denote Zhenshan97 and Pokkali alleles are homozygous, 12 deontes heterozygosis. Different alphabets denote significant difference of *t*-test, $P=0.05$. The same as below.

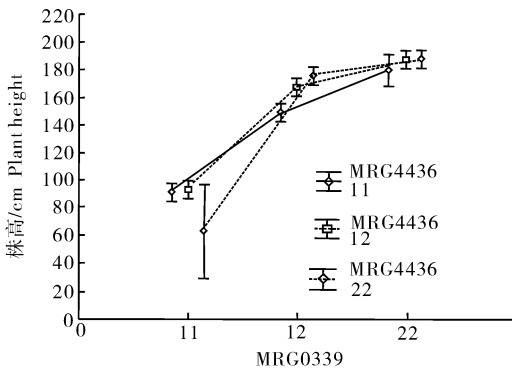


图 6 影响株高性状的两位点互作分析

Fig. 6 Digenic interaction in PH

2.5 9 种基因型的表型比较

Qph1 和 *Ghd7* 组合为 9 种基因型, 9 种基因型中, 基因型 G1、G2 和 G3 的每穗颖花数最多, 它们在两位点均至少携带 1 个 Pokkali 等位基因, 它们的株高差异不显著, 都表现为高株。G4 和 G5 穗大小无显著差异, 都处于大穗水平, 但株高和抽穗期相差很大, 双杂基因型 G4 (12/12) 倾向高株、早穗, *Qph1* 位点纯合为珍汕 97, *Ghd7* 位点纯合为 Pokkali 的重组纯合型 G5 (11/22) 则表现为矮株、晚穗。基因型 G7、G8 和 G9 的穗粒数最小, 抽穗期也最短, 这是因为它在 *Ghd7* 位点均为珍汕纯合 97 型, 这再次证明群体内 *Ghd7* 对穗大小的贡献大于 *Qph1*。在 *Qph1* 位点只要携带 Pokkali 等位基因, 株高至少达到 179 cm。在 *Ghd7* 位点只要带有 Pokkali 等位基因, 每穗颖花数至少达到 180 粒, 抽穗期至少达到 97 d。考虑到植株过高容易造成倒伏, 过矮则容易产生畸变植株, 抽穗期过长无法进行多季种植, 过短则不利于营养积累, 所以在育种中一般要选择株高和抽穗期适中的基因型。综合以上分析, 基因型 G5 (11/22) 能够较好地调和株高和抽穗期的关系, 又倾向于大穗, 使 3 个性状达到合理的水平。

3 讨论

国际水稻研究所对矮源品种低脚乌尖进行了遗传研究, 发现其矮生性由单一隐性基因控制, 将低脚乌尖的株高基因定名为半矮生基因 *sd-1*^[18]。*sd-1* 随后被定位于水稻第 1 染色体的长臂上, 与 RFLP 标记 RG109 和 RG220 紧密连锁^[19]。*sd-1* 又称为绿色革命基因, 2002 年已经被克隆^[20]。本研究在第 1 染色体发现的效应很大的株高 QTL *Qph1*, 在单基因分离的近等基因系群体, 其加性效应超过 50 cm, 理论上, *Qph1* 2 个纯合基因型的株高将相差 100 cm。*Qph1* 定位在 *sd-1* 附近区间, 从小群体里的 QTL 分析结果看来, *Qph1* 和 *sd-1* 是紧密连锁的基因。考虑到 QTL 分析只能定位到 1 个区间, 尚不能把 *Qph1* 定位到 1 个位点, 因此, *Qph1* 和 *sd-1* 到底是不是同一个基因, 还需要进一步的分析。

上位性效应之所以重要, 是因为上位性不仅是复杂的数量性状的重要遗传组分, 而且单位点主效 QTL 也广泛参与互作; 同时, 研究表明上位性效应还是杂种优势形成的重要遗传基础。杂种优势是生物界的普遍现象, 它是指 2 个遗传组成不同的亲本产生的杂种一代在生活力、生长势、抗逆性、产量、品

质等方面优于亲本的现象。自发现杂种优势以来,便在作物育种中开展了广泛的研究与运用,有关杂种优势的遗传机理研究一直备受关注^[21],国内外学者就此提出了多种假说,早期的显性和超显性假说都是基于遗传学单基因理论^[21-22],很难解释非等位基因的互作效应。近年来的有关生理和生化遗传的研究表明,基因产物的功能互作是普遍存在的。功能互作可能是遗传统计上的上位性生物学基础^[1,23]。Yu 等^[3]用汕优 63 分离群体定位了 32 个 QTLs 控制产量及其构成性状,同时,发现大量显著上位性效应广泛存在于基因组中影响着这些性状,因此,他们认为上位性效应是影响产量性状表现和杂种优势形成的重要遗传基础。然而,多数有关上位性效应的研究是基于普通的初级作图群体,由于遗传背景影响和统计方法的局限,可能存在假阳性结果。近等基因系群体由于可以最大限度地屏蔽遗传背景的噪音,非常适合于基因互作的遗传分析。Yamamoto 等^[24]利用近等基因系群体杂交的 F₂ 群体,发现 *Hd2* 和 *Hd6* 存在上位性作用,影响水稻光周期敏感性。

本研究利用近等基因系群体,揭示了 2 个株高主效 QTL *Qph1* 和 *Ghd7* 显著互作影响株高,表现为加性×显性和加性×加性的上位性。加性×加性的上位性效应和加性效应一样通过选择稳定遗传^[25]。有效进行复杂性状改良,必须考虑上位性效应,这也是当前作物遗传改良面临的主要挑战之一。因此,在水稻遗传改良过程中,全面认识复杂的产量性状遗传基础,充分考虑到上位性作用,借助分子标记进行定向遗传,将这些充分应用到作物育种上,就可以培育出各项性状优良的新品种。

Ghd7 是笔者所在小组克隆的多效性基因,在蛋白质水平上发现 5 种不同等位基因,其中高产材料特青和明恢 63 携带功能强大的等位基因。Pokkali 的 *Ghd7* 等位基因在珍汕 97 背景下,对每穗粒数、株高和开花期的加性效应分别为 42.2 粒、17.7 cm 和 11.4 d,显性效应为 25.8 粒、10.1 cm 和 4.3 d,与特青和明恢 63 的 *Ghd7* 等位基因效应相当。Pokkali 的 *Ghd7* 等位基因有益于提高水稻产量。基因间的上位性效应是水稻复杂性状的重要遗传基础,有关上位性的分子基础研究还处在起步的阶段,但是,随着功能基因组的不断深入,功能上位性的不断发现和阐明,将有利于揭示遗传上位性的分子机理。

参 考 文 献

- [1] WADE M J. Epistasis, complex traits, and mapping genes[J]. *Genetics*, 2001, 112/113: 59-69.
- [2] 孔繁玲. 植物数量遗传学[M]. 2 版. 北京: 中国农业大学出版社, 2005: 151-152.
- [3] YU S B, LI J X, XU C G, et al. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 9226-9231.
- [4] LI Z K, PINSON S R M, PARK W D, et al. Epistasis for three grain yield components in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Genetics*, 1997, 145: 453-465.
- [5] XING Y Z, TAN Y F, HUA J P, et al. Characterization of the main effects, epistatic effects and their environmental interactions of QTLs on the genetic basis of yield traits in rice[J]. *Theor Appl Genet*, 2002, 105: 248-257.
- [6] 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.
- [7] HARUSHIMA Y, YANO M, SHOMURA A, et al. A high-density rice genetic linkage map with 2275 markers using a single F₂ population[J]. *Genetics*, 1998, 148: 479-494.
- [8] 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: 761-767.
- [9] YAMAMOTO T, KUBOKI Y, LIN S Y, et al. Fine mapping of quantitative trait loci *Hd-1*, *Hd-2* and *Hd-3*, controlling heading date of rice, as single Mendelian factors[J]. *Theor Appl Genet*, 1998, 97: 37-44.
- [10] YANO M, KATAYOSE Y, ASHIKARI M, et al. *Hd1*, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the *Arabidopsis* flowering time, gene *CONSTANS* [J]. *The Plant Cell*, 2000, 12: 2473-2483.
- [11] DOI K, IZAWA T, FUSE T, et al. *Ehd1*, a B-type response regulator in rice, confers short-day promotion of flowering and controls *FT-like* gene expression independently of *Hd1* [J]. *Genes Dev*, 2004, 18: 926-936.
- [12] FAN C C, XING Y Z, MAO H L, et al. *GS3*, a major QTL for grain length and weight minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein[J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 1164-1171.
- [13] HUANG X Z, QIAN Q, LIU Z B, et al. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice[J]. *Nature Genetics*, 2009, 41: 494-497.
- [14] ASHIKARI M, SAKAKIBARA H, LIN S Y, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production[J]. *Science*, 2005, 309: 741-745.
- [15] 董华林, 张晨昕, 曾波, 等. 利用野生稻高代回交群体分析水稻农艺性状 QTL[J]. *华中农业大学学报*, 2009, 28(6): 645-650.
- [16] DOYLE J J, DOYLE J L. A rapid DNA isolation procedure for

- small quantities of fresh leaf tissue[J]. *Phytochem Bull*, 1987, 19:11-15.
- [17] TAN Y F, XING Y Z, LI J X, et al. Genetic bases of appearance quality of rice grains in Shanyou 63, an elite rice hybrid [J]. *Theor Appl Genet*, 2000, 101(5):823-829.
- [18] CHO Y G, EUN M S, MCCOUCH S R, et al. The semidwarf gene, *sd-1*, of rice (*Oryza sativa* L.). II. Molecular mapping and marker assisted selection[J]. *Theor Appl Genet*, 1994, 89: 54-59.
- [19] SPIELMEYER W, ELLIS H M, CHANDLER M P. Semidwarf (*sd-1*), "green revolution" rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99:9042-9048.
- [20] SASAKI A, ASHIKARI M, UEGUCHI-TANAKA M, et al. Green revolution: a mutant gibberellin-synthesis gene in rice [J]. *Nature*, 2002, 416:701-702.
- [21] XIAO J H, LI J M, YUAN L P, et al. Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers[J]. *Genetics*, 1995, 140:745-754.
- [22] STUBER C W, LINCOLN S E, WOLFF D W, et al. Identification of genetic factors contributing heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers[J]. *Genetics*, 1992, 132:823-839.
- [23] TRUDY F C, MACKAY. The genetic architecture of quantitative traits[J]. *Annual Review of Genetics*, 2001, 35:303-339.
- [24] YAMAMOTO T, LIN H X, SASAKI T, et al. Identification of heading date quantitative trait locus *Hd6* and characterization of its epistatic interactions with *Hd2* in rice using advanced backcross progeny[J]. *Genetics*, 2000, 154:885-891.
- [25] WANG D L, ZHU J, LI Z K, et al. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL×environment interaction by mixed linear model approaches[J]. *Theor Appl Genet*, 1999, 99:1255-1264.

Epistasis analysis between *Ghd7* and *Qph1* in rice using sets of near isogenic lines

YANG Gai-yu ZHANG Yu-shan YAN Wen-hao XING Yong-zhong

*National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Huazhong
Agricultural University, Wuhan 430070, China*

Abstract Plant height, heading date and number of spikelets per panicle are important agronomic traits of rice. Using BC₃F₂ population derived from the cross Zhenshan97/ Pokkali, a main effect QTL for plant height designated *Qph1*, significantly influenced the number of spikelets per panicle as well, was located on chromosome 1 near *sd-1*. Near isogenic line population, in which *Ghd7* and *Qph1* were simultaneously segregated, was constructed to analyze their interaction. The results showed Pokkali carried positive alleles at both *Ghd7* and *Qph1* loci, epistatic interaction between *Ghd7* and *Qph1* affected plant height. Further analysis found that additive×dominance and additive×additive effect affected plant height. Comparing the phenotypes of nine genotypes in BC₃F₃ population, the genotype of Zhenshan 97 homozygous at *Qph1* but Pokkali homozygous at *Ghd7* was found to well coordinate the relationship among plant height, heading date and spikelets per panicle, and the yield could reach to a reasonable level.

Key words yield traits; additive effect; QTL epistasis; gene interaction

(责任编辑:陆文昌)