

谢婷婷, 张令瑄, 郭伟伟, 等. 水稻粒型与粒质量的 QTL 分析[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(6): 99–103.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.06.024

# 水稻粒型与粒质量的 QTL 分析

谢婷婷<sup>1,2</sup>, 张令瑄<sup>1</sup>, 郭伟伟<sup>1</sup>, 赵金凤<sup>2</sup>, 李学勇<sup>2</sup>, 张文会<sup>1</sup>

(1. 聊城大学生命科学学院, 山东聊城 252000; 2. 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

**摘要:**以元江普通野生稻与优良栽培稻亲本特青配制的野生稻染色体片段代换系为材料, 对水稻粒长、粒宽、粒厚、容积、密度、粒质量进行数量性状位点(QTL)定位。结果分别检测到 12 个与粒长相关的 QTLs, 16 个与粒宽相关的 QTLs, 9 个与粒厚相关的 QTLs, 3 个与密度有关的 QTLs, 14 个与籽粒容积有关的 QTLs, 10 个与粒质量相关的 QTLs, 其中 17 个 QTLs 位点被多次重复检测到。相关系数分析及 QTLs 位点分析证明, 容积、粒厚对粒质量的贡献率最大, 且粒型间也有一定的相关性, 尤其是粒厚与容积的相关性最大, 同时也说明粒厚与容积可能有相同的遗传基础。此外, 有研究表明, 野生稻逐渐进化成的栽培稻更有利于提高产量。

**关键词:**水稻; 粒型; 粒质量; 数量性状位点(QTL)

**中图分类号:** S511.032 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2016)06-0099-05

据报道, 2030 年世界水稻总产量必须是当前产量的 140% 才能满足人口对粮食中稻谷的需求<sup>[1]</sup>。粒质量是构成产量的 3 个要素之一, 对提高水稻产量具有重要意义<sup>[2-4]</sup>。而粒质量是一个与籽粒长度、宽度、厚度有关的综合指标, 因而改良粒长、粒宽、粒厚等粒型对提高水稻产量也具有十分重要的意义。在 2000 年的国际水稻遗传大会上, 学者提出了较为权威的稻属分类系统, 将水稻分为 23 个种, 包括 2 个栽培种、21 个野生稻种<sup>[5]</sup>。目前公认的亚洲栽培稻起源于普通野生稻, 中国栽培稻通常被认为起源于中国普通野生稻<sup>[6]</sup>。

至 2013 年 12 月, 在水稻中共定位到 102 个影响粒长的数量性状位点(QTL)、73 个影响粒宽的 QTLs (<http://www.Gramene.org>), 遍布于水稻的 12 条染色体上<sup>[7]</sup>。随着水稻高通量遗传图谱的构建和全基因组序列的公布, 一些水稻粒型基因相继被精细定位和克隆。已经克隆到的与粒宽相关的基因包括: Song 等发现的 *GW2*<sup>[8]</sup>, Shomura 等克隆的 5 号染色体上的控制粒宽的主效基因 *qSW5*<sup>[9]</sup>, Weng 等克隆的 *GW5*<sup>[10]</sup>, Li 等克隆的位于 *GW5* 附近的控制粒宽的微效 QTL *GS5*<sup>[11]</sup>, Wang 等克隆的位于 8 号染色体上的控制粒宽的主效 QTL *GW8*<sup>[12]</sup>, 以及 Fan 等克隆的 *GS3*<sup>[3]</sup>, Qi 等克隆的控制粒长、粒质量的 *GL3.1*<sup>[13]</sup>, Ishimaru 等克隆的控制水稻粒质量的基因 *TGW6*<sup>[14]</sup>。

本研究从粒型的 6 个指标(粒长、粒宽、粒厚、籽粒容积、籽粒密度、粒质量)入手, 分析其各自的遗传规律, 检测各自的 QTL 位点, 并对彼此之间进行相关系数及直接通径系数分析, 重点分析粒长、粒宽、粒厚、籽粒容积、籽粒密度分别对粒质量的贡献率, 以期能为水稻粒型 QTL/基因克隆及水稻的高

产育种提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试材料为云南元江普通野生稻与优良籼稻品种特青(TQ)配制的高代回交渗入系群体, 由中国农业大学孙传清博士提供。

### 1.2 试验方法

1.2.1 遗传图谱构建 根据 Temnykh 等发表的水稻 SSR 序列<sup>[15]</sup>合成引物。用在亲本间有多态性的 112 个 SSR 标记, 调查上述群体 106 个系的基因型。

1.2.2 DNA 提取及 PCR 扩增 采用 CTAB 法(略有改动)提取水稻基因组 DNA<sup>[16]</sup>, 具体操作步骤如下: 取每个株系的适量叶片置于液氮中快速研磨后移入 1.5 mL 离心管中, 加 700  $\mu$ L 1.5% CTAB, 65  $^{\circ}$ C 温浴 30 min 后加 600  $\mu$ L 三氯甲烷/异戊醇(24:1), 颠倒混匀, 12 000 r/min 离心 10 min; 转移上清液至另一管中, 向其中加入 2/3 体积的预冷异丙醇, 置于 -20  $^{\circ}$ C 冰箱中 30 min 以上, 12 000 r/min 离心 10 min; 弃上清, 用体积分数为 70% 的乙醇洗涤沉淀 2 次, 吹干, 加 200  $\mu$ L TE 缓冲液溶解, -40  $^{\circ}$ C 冻存, 在 PCR 分析时作为模板使用。

PCR 扩增采用天根生化科技(北京)有限公司的普通 *Taq* DNA 聚合酶, PCR 反应体系为: 1  $\mu$ L 10  $\times$  *Taq* buffer, 0.1  $\mu$ L dNTP (2.5 mmol/L), 0.4  $\mu$ L Primer (F + R) (10  $\mu$ mol/L), 1  $\mu$ L DNA, 0.1  $\mu$ L *Taq*, 加 ddH<sub>2</sub>O 至 10  $\mu$ L。PCR 反应程序为: 94  $^{\circ}$ C 5 min; 94  $^{\circ}$ C 30 s, 53 ~ 65  $^{\circ}$ C 30 s, 72  $^{\circ}$ C 30 s, 35 个循环; 72  $^{\circ}$ C 5 min, 扩增产物经 8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳分离, 继而进行银染显影并作统计分析。

1.2.3 数据测量 测定性状包括稻米的粒长、粒宽、粒厚、容积、密度、粒质量。采用《水稻种质资源描述规范和数据标准》鉴定群体与亲本的粒型性状。随机抽取 85 株作为分析群体, 每株随机抽取成熟稻米 5 粒, 用游标卡尺测量粒长、粒宽、粒厚, 并取其平均值。按如下公式计算每粒稻米的容积并取其平均值:

收稿日期: 2015-05-17

基金项目: 山东省自然科学基金(编号: ZR2014CL009)。

作者简介: 谢婷婷(1989—), 女, 山东聊城人, 硕士研究生, 主要从事分子复制遗传育种研究。Tel: (0635) 8230714; E-mail: xiettingting\_aa@163.com。

通信作者: 张文会, 博士, 教授, 从事植物生理胁迫的研究。Tel: (0635) 8230714; E-mail: whzhang@lcu.edu.cn。

稻米容积 = 粒长 × 粒宽 × 粒厚。

粒质量是利用电子天平逐个称量,并取其平均值。按如下公式计算每粒稻米的密度并取其平均值:

稻米密度 = 粒质量/每粒米容积。

用软件 DPS7.0 计算粒长、粒宽、粒厚、容积、密度、粒质量的相关系数与直接通径系数。

1.2.4 QTL 分析 采用 Map Manager QTX b17 软件,以概率值小于 0.05 作为判断 QTL 存在的阈值,采用单标记分析法进行定位分析。参考 Temnykh 等报道的水稻 SSR 连锁图谱为框架<sup>[15]</sup>,构建连锁图谱,112 个 SSR 标记分布于 12 条染色

体上,各染色体上最多的有 13 个标记,最少的有 7 个标记,平均每条染色体上有 9.3 个标记,标记平均间距 17.8 cM,基本能满足 QTL 定位的需要。

2 结果与分析

2.1 性状分析

粒长、粒宽、粒厚、容积、密度、粒质量的数据分布情况见图 1,可见 6 组数据均呈正态分布,说明所得数据适于进行 QTL 分析。

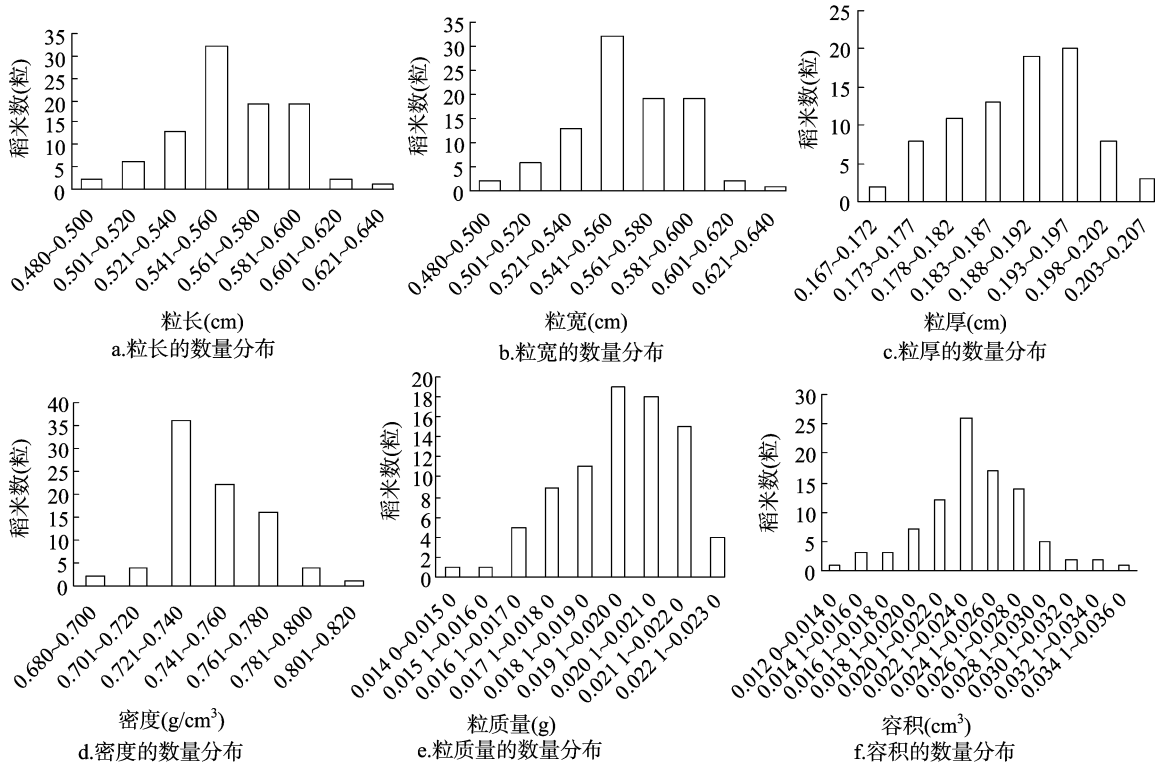


图1 粒长、粒宽、粒厚、容积、密度、粒质量的分布

2.2 相关性分析

粒长、粒宽、粒厚、容积与粒质量的相关性均达到显著水平,由大到小依次为籽粒容积、粒厚、粒宽、粒长,分别为 0.919、0.661、0.530、0.302。粒长、粒宽、粒厚、容积与密度之间也有一定的相关性,除粒长与容积、密度与容积之间的相关性不显著外,其他粒型之间均极显著相关(表 1)。此外,各粒型

性状对粒质量的直接通径系数显示,粒容积对粒质量的直接通径系数最大,为 0.413 9;粒厚次之,为 0.133 3(表 1)。可以看出,容积与粒质量的相关系数以及直接通径系数均是最大的,其次为粒厚,说明籽粒容积对粒质量的贡献率最大,粒厚次之。

表 1 群体中粒长、粒宽、粒厚、密度、容积和粒质量的相关系数、通径系数

性状	粒质量	密度	容积	粒厚	粒宽
粒长	0.302 ** ( -0.028 5)	0.381 **	0.147	-0.315 **	-0.522 **
粒宽	0.530 ** ( -0.035 3)	-0.442 **	0.708 **	0.698 **	
粒厚	0.661 ** (0.133 3)	-0.314 **	0.782 **		
容积	0.919 ** (0.413 9)	-0.211			
密度	0.192(0.010 5)				

注:  $R_{0.05,86} = 0.217$ ;  $R_{0.05,86} = 0.283$ ; 括号内为直接通径系数。

2.3 QTL 分析

2.3.1 粒长 以粒长作为检测标准,共检测到 13 个与粒长相关的 QTLs(表 2),分别位于第 1、2、4、6、8、9、12 号染色体上。其中,2 号染色体上的 RM301、RM341,4 号染色体上的

RM303,12 号染色体上的 RM235 附近的 QTL 位点贡献率分别为 6%、5%、5%、5%,加性效应分别为 0.02、0.02、0.03、0.01,显示来源于 TQ 的等位基因 QTL 位点促进粒长变长。位于 1 号染色体上的 RM212,6 号染色体上的 RM276、

RM5855、RM549、RM564,8 号染色体上的 RM337、RM152,9 号染色体上的 RM105、RM205 附近 QTL 位点的贡献率分别为 22%、10%、10%、10%、11%、7%、5%、9%、10%,加性效应分别为 -0.03、-0.03、-0.03、-0.03、-0.04、-0.01、-0.01、-0.02、-0.03,表明源于野生稻的等位基因 QTL 位点促进粒长变长,尤其是 1 号染色体的 RM212 的贡献率、加性效应均较大,分析其为主效 QTL。

表 2 粒长的 QTL 定位及加性效应等结果

染色体	位点	贡献率 (%)	P 值	加性效应
chr1	RM212	22	0.000 01	-0.03
chr2	RM301	6	0.022 38	0.02
chr2	RM341	5	0.046 93	0.02
chr4	RM303	5	0.049 98	0.03
chr6	RM276	10	0.004 35	-0.03
chr6	RM5855	10	0.004 35	-0.03
chr6	RM549	10	0.004 35	-0.03
chr6	RM564	11	0.002 24	-0.04
chr8	RM337	7	0.018 47	-0.01
chr8	RM152	5	0.035 95	-0.01
chr9	RM105	9	0.007 29	-0.02
chr9	RM205	10	0.003 32	-0.03
chr12	RM235	5	0.045 42	0.01

2.3.2 粒宽 以粒宽作为检测标准,检测到 16 个与粒宽相关的 QTLs(表 3),分别位于第 1、5、7、8、9、12 号染色体上。其中,1 号染色体上的 RM1201、RM1183、RM212、RM6489,5 号染色体上的 RM4777、RM1089、RM7118,7 号染色体上的 RM481、RM82、RM82,8 号染色体上的 RM152、RM339,9 号染色体上 RM201、RM3787、RM1099 的贡献率分别为 22%、7%、17%、18%、7%、17%、18%、5%、11%、8%、7%、6%、22%、29%、14%,加性效应分别为 0.02、0.01、0.01、0.02、0.01、0.01、0.01、0.01、0.01、0.01、0.01、0.01、0.02、0.01,表明来源于 TQ 的等位基因 QTL 位点促进粒变宽。12 号染色体上的 RM235 的贡献率为 8%,加性效应为 -0.01,表明来源于野生稻的等位基因 QTL 位点促进粒变宽。其中 1 号染色体的 RM1201、9 号染色体的 RM3787 附近 QTL 位点的贡献率、加性效应均较大,分析其为主效 QTL。

2.3.3 粒厚 以粒厚为检测标准,共检测到 9 个与粒厚相关的 QTL 位点(表 4),分别位于第 2、3、5、7、9 号染色体上。其中,3 号染色体上的 RM6676,5 号染色体上的 RM1089、RM7118,7 号染色体上的 ID41、RM5711、RM82、RM125,9 号染色体上的 RM3787 的贡献率分别为 10%、14%、14%、7%、11%、18%、16%、7%,加性效应分别为 0.01、0.01、0.01、0.01、0.01、0.01、0.01、0.01,表明来源于 TQ 的等位基因 QTL 位点促进粒厚增加。2 号染色体上的 RM301 附近的 QTL 位点的贡献率为 5%,加性效应为 -0.01,表明来源于野生稻的等位基因的 QTL 位点表现为促进粒变厚。可以看出,加性效应大小均为 0.01,然而贡献率最大的为 7 号染色体的 RM82,分析其为主效 QTL。

2.3.4 籽粒密度 以粒密度为检测标准,检测到 3 个与密度有关的 QTLs(表 5),分别位于第 7、9 号染色体上。7 号染色体上的 RM5344,9 号染色体上的 RM3787、RM1099 附近的

表 3 粒宽的 QTL 定位及加性效应

染色体	位点	贡献率 (%)	P 值	加性效应
chr1	RM1201	22	0.000 01	0.02
chr1	RM1183	7	0.012 08	0.01
chr1	RM212	17	0.000 11	0.01
chr1	RM6489	8	0.008 77	0.02
chr5	RM4777	7	0.014 66	0.01
chr5	RM1089	17	0.000 08	0.01
chr5	RM7118	18	0.000 05	0.01
chr7	RM481	5	0.042 16	0.01
chr7	RM82	11	0.002 04	0.01
chr7	RM82	8	0.009 08	0.01
chr8	RM152	7	0.015 9	0.01
chr8	RM339	6	0.021 73	0.01
chr9	RM201	22	0.000 01	0.01
chr9	RM3787	29	0.000 01	0.02
chr9	RM1099	14	0.000 51	0.01
chr12	RM235	8	0.007 63	-0.01

表 4 粒厚的 QTL 定位及加性效应等结果

染色体	位点	贡献率 (%)	P 值	加性效应
chr2	RM301	5	0.038 56	-0.01
chr3	RM6676	10	0.003 33	0.01
chr5	RM1089	14	0.000 42	0.01
chr5	RM7118	14	0.000 39	0.01
chr7	ID41	7	0.013 68	0.01
chr7	RM5711	11	0.001 95	0.01
chr7	RM82	18	0.000 05	0.01
chr7	RM125	16	0.000 14	0.01
chr9	RM3787	7	0.012 2	0.01

QTL 位点的贡献率分别为 7%、6%、5%,加性效应分别为 0.02、0.01、0.01,表明来自 TQ 的等位基因的 QTL 表现为促进籽粒密度变大。其中 7 号染色体上的 RM5344 附近 QTL 位点的贡献率和加性效应均为最大,分析其为主效 QTL。

表 5 粒密度的 QTL 定位及加性效应

染色体	位点	贡献率 (%)	P 值	加性效应
chr7	RM5344	7	0.013 77	0.02
chr9	RM3787	6	0.026 65	0.01
chr9	RM1099	5	0.034 32	0.01

2.3.5 籽粒容积 以籽粒容积作为检测标准,共检测到 14 个与籽粒容积有关的 QTLs(表 6),分别位于第 2、3、5、7 号染色体上。2 号染色体上的 RM7451、RM7033、RM5984、RM233、RM6,3 号染色体上的 RM6676,5 号染色体上的 RM4777、RM1089、RM7118,7 号染色体上的 ID41、RM481、RM5711、RM82、RM125 附近的 QTL 位点的贡献率均为 0.01,表明来源于 TQ 的等位基因 QTL 位点促进籽粒容积变大。其中贡献率最大的为 7 号染色体上 RM82 附近的 QTL 位点,分析其为主效 QTL。

2.3.6 粒质量 以粒质量为检测标准,共检测到 10 个与粒质量有关的 QTLs(表 7),分别位于第 2、5、7 号染色体上。2 号染色体上的 RM5984、RM6,5 号染色体上的 RM4777、RM1089、RM7118,7 号染色体上的 ID41、RM481、RM5711、

表 6 粒容积的 QTL 定位及加性效应

染色体	位点	贡献率(%)	P 值	加性效应
chr2	RM7451	5	0.036 92	0.01
chr2	RM7033	5	0.040 79	0.01
chr2	RM5984	8	0.011 79	0.01
chr2	RM233	5	0.034 74	0.01
chr2	RM6	5	0.036 52	0.01
chr3	RM6676	6	0.029 85	0.01
chr5	RM4777	8	0.007 37	0.01
chr5	RM1089	18	0.000 05	0.01
chr5	RM7118	19	0.000 05	0.01
chr7	ID41	8	0.009 87	0.01
chr7	RM481	11	0.001 80	0.01
chr7	RM5711	10	0.004 43	0.01
chr7	RM82	21	0.000 01	0.01
chr7	RM125	18	0.000 08	0.01

RM82、RM125 附近的 QTL 位点的贡献率分别为 8%、6%、6%、15%、16%、6%、11%、8%、17%、13%，加性效应均为 0.01，表明来源于 TQ 的等位基因 QTL 位点促进粒质量提高。其中贡献率最大的为 7 号染色体上的 RM82，分析其为主效基因。

表 7 粒质量的 QTL 定位及加性效应

染色体	位点	贡献率(%)	P 值	加性效应
chr2	RM5984	8	0.009 28	0.01
chr2	RM6	6	0.029 93	0.01
chr5	RM4777	6	0.020 29	0.01
chr5	RM1089	15	0.000 23	0.01
chr5	RM7118	16	0.000 21	0.01
chr7	ID41	6	0.020 55	0.01
chr7	RM481	11	0.002 36	0.01
chr7	RM5711	8	0.007 77	0.01
chr7	RM82	17	0.000 11	0.01
chr7	RM125	13	0.000 86	0.01

2.3.7 重复检测到的 QTL 位点 表 8 结果表明，有多个 QTL 位点被多次检测到，被重复检测到的 QTL 位点分布于第 1、2、3、5、7、8、9、12 号染色体上。5 号染色体上的 RM1089、RM7118 附近的 QTL 位点，7 号染色体上的 RM82、RM125 附近的 QTL 位点被重复检测到 4 次，7 号染色体上的 ID41、RM481、RM5711、9 号染色体上 RM3787 附近的 QTL 位点被检测到 3 次，其余的被检测到 2 次。初步分析认为，这些 QTLs 是稳定的 QTLs。此外，从表 8 中也不难看出：籽粒容积与粒质量的 QTL 位点重叠率最高，即以粒质量为限制因素被重复检测到的 QTL 位点在籽粒容积下全部被检测到。这一结果与前面提到的相关系数的分析结果相呼应，籽粒容积对粒质量的贡献最大。

3 讨论

3.1 QTL 位点分析

林鸿宣等检测到了 5 个控制粒长的微效 QTLs、9 个控制粒宽的 QTLs<sup>[17]</sup>。Redona 等定位到 7 个控制粒长的 QTLs、4 个控制粒宽的 QTLs<sup>[18]</sup>。邢永忠等定位到 8 个控制粒长、5 个控制粒宽的 QTLs<sup>[19]</sup>。Rabiei 等定位到 5 个影响粒长、7 个影响粒宽的 QTLs<sup>[20]</sup>。Govindaraj 等定位到 1 个控制粒长、1 个控制粒宽的 QTLs<sup>[21]</sup>。赵芳明等检测到 2 个粒长 QTLs、2 个

表 8 重复检测到的 QTLs

染色体	粒厚	粒宽	粒长	密度	容积	粒质量
chr1		RM212	RM212			
chr2	RM301		RM301			
chr2					RM5984	RM5984
chr2					RM6	RM6
chr3	RM6676				RM6676	
chr5	RM1089	RM1089			RM1089	RM1089
chr5	RM7118	RM7118			RM7118	RM7118
chr5					RM4777	RM4777
chr7	ID41				ID41	ID41
chr7		RM481			RM481	RM481
chr7	RM5711				RM5711	RM5711
chr7	RM82	RM82			RM82	RM82
chr7	RM125	RM125			RM125	RM125
chr8		RM152	RM152			
chr9	RM3787	RM3787		RM3787		
chr9		RM1099		RM1099		
chr12		RM235	RM235			

粒宽 QTLs<sup>[22]</sup>。Amarawathi 等定位到 3 个影响粒长的 QTLs、2 个影响粒宽的 QTLs<sup>[23]</sup>。Hu 等定位到 7 个影响粒长的 QTLs、6 个影响粒宽的 QTLs<sup>[24]</sup>。

在本研究中，共检测到 12 个与粒长有关的 QTLs，其中 1 号染色体的 RM212 贡献率最大，分析其为主效 QTL。检测到 16 个与粒宽相关的 QTLs，其中 1 号染色体的 RM1201、9 号染色体的 RM3787 附近 QTL 位点的贡献率、加性效应均较大，分析其为主效 QTL。检测到 9 个与粒厚相关的 QTL 位点，7 号染色体的 RM82 贡献率最大，分析其为主效 QTL。检测到 3 个与密度有关的 QTLs。检测到 14 个与籽粒容积有关的 QTLs，其中 7 号染色体上 RM82 附近的 QTL 位点贡献率最大，分析其为主效 QTL。检测到 14 个与籽粒容积有关的 QTLs，其中 7 号染色体上 RM82 附近 TQL 位点的贡献率较大，分析其为主效 QTL。检测到 3 个与粒质量相关的 QTLs，7 号染色体上的 RM82 贡献率最大，分析其为主效 QTL。

3.2 籽粒容积对粒质量的贡献率最大，粒厚次之

王余龙等研究表明，不同比重谷粒的长、宽差异较小，厚度、容积差异加大<sup>[25]</sup>。在本研究中，通过对粒长、粒宽、粒厚、籽粒容积、密度、粒质量相关系数的分析表明，除密度与粒质量的相关系数较低外，其余 4 种粒型与粒质量均呈极显著正相关。其中，籽粒容积与粒质量的相关系数与直接通径系数均为最大，粒厚与粒质量的相关系数与直接通径系数均仅次于籽粒容积，说明籽粒容积对粒质量的贡献率最大，而粒厚次之。通过对重复检测到的 QTL 位点的分析，发现以籽粒容积、粒质量分别为指标被重复检测到的概率是最大的，分别为 RM5984、RM6、RM1089、RM7118、RM4777、ID41、RM481、RM5711、RM82、RM125，其次为粒厚，分别为 RM1089、RM7118、ID41、RM5711、RM82、RM125。该结果表明，籽粒容积、粒厚可能与粒质量的遗传基础相近。此外，本研究检测到的粒质量、容积、粒厚的主效 QTL 均位于 7 号染色体的 RM82 附近，分析 RM82 附近分布着与籽粒性状有关的基因簇。综上所述，籽粒容积对粒质量的贡献率最大，粒厚次之。

### 3.3 除粒质量外其他不同粒型间的相关分析与 QTL 比较

大部分学者都认为,不同的粒型性状之间存在着一定的相关关系;但也有研究者认为,粒长、粒宽没有相关性<sup>[7]</sup>。在本研究中,粒长、粒宽、粒厚、容积、密度的主效 QTLs 分别是 1 号染色体的 RM212、1 号染色体的 RM1201 和 9 号染色体的 RM3787、7 号染色体的 RM82、7 号染色体的 RM82、7 号染色体的 RM5344,而且其中的 RM212、RM3787、RM82 均被重复检测到。其中 RM82 在有关粒厚、容积、粒质量的 QTLs 里均被重复检测到,且贡献率都是最大的,由此说明 RM82 附近的 QTL 位点能够稳定遗传,且粒质量、容积、粒厚有较为相近的遗传基础。由本研究可以看出,除容积与密度、粒长与容积之间的相关性不显著之外,其他彼此间都呈极显著相关。其中,粒厚与容积的相关性最大,为极显著相关。其次依次是粒宽与容积的极显著正相关,粒宽与粒厚的极显著正相关,粒长与粒宽的极显著负相关,粒宽与密度的极显著负相关,粒长与密度的极显著负相关,粒长与粒厚的极显著负相关,粒厚与密度的极显著负相关。本研究结果证明,不同粒型之间存在着相关性,这一结论还需要通过构建不同的群体研究,得到大量的证据来进一步验证。

### 3.4 野生稻进化为更有利于提高产量的栽培稻

普通野生稻演化为栽培稻的过程中,经过自然选择和人工选择,由于不断自交,杂合度降低,纯合度提高,在某种程度上满足了现代作物育种提高产量的要求,虽然野生稻还保持着遗传多样性,但就产量而言是极低的<sup>[26]</sup>。野生稻的粒型呈现的长、细、薄等性状不利于产量提高。

在本研究中,共检测到 81 个 QTLs 位点。其中检测到的 12 个有关粒长的 QTLs 位点中有 9 个来源于野生稻等位基因的 QTLs 位点促进粒变长,检测到的 16 个有关粒宽的 QTLs 位点中只有 1 个来源于野生稻的等位基因的 QTL 促进粒变宽。其余检测到的有关粒长、粒宽、粒厚、容积、密度、粒质量的 71 个 QTLs 位点均来源于栽培稻特青的等位基因的促进效应。这说明在野生稻进化为栽培稻的过程中,一些有利于提高产量的性状受到了人工选择。

### 参考文献:

- [1] Khush G S. What it will take to feed 5.0 billion rice consumers in 2030[J]. Plant Molecular Biology, 2005, 59(1): 1-6.
- [2] Doganlar S, Frary A, Tanksley S D. The genetic basis of seed-weight variation: tomato as a model system[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2000, 100(8): 1267-1273.
- [3] Fan C, Xing Y, Mao H, et al. GS3, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112(6): 1164-1171.
- [4] 马丽莲, 郭龙彪, 钱 前. 水稻大粒种质资源和遗传分析[J]. 植物学通报, 2006, 23(4): 395-401.
- [5] 高志强. 水稻遗传图谱构建及粒形和粒重 QTL 定位[D]. 北京: 中国农业科学院, 2011.
- [6] Wang X K, Sun C Q, Cai H W, et al. Origin of the Chinese cultivated rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Chinese Science Bulletin, 1999, 44(4): 295-304.
- [7] 邱先进, 袁志华, 何文静, 等. 水稻粒型性状遗传研究进展[J].

- 江西农业大学学报, 2014(4): 705-709.
- [8] 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(5): 623-630.
- [9] 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.
- [10] Weng J, Gu S, Wan X, 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.
- [11] Li Y, Fan C, Xing Y, 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.
- [12] Wang S, Wu K, Yuan Q, et al. Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice[J]. Nature Genetics, 2012, 44(8): 950-954.
- [13] Qi P, Lin Y S, Song X J, et al. The novel quantitative trait locus GL3.1 controls rice grain size and yield by regulating Cyclin-T1;3[J]. Cell Research, 2012, 22(12): 1666-1680.
- [14] 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.
- [15] Temnykh S P W, Park W D, Ayres N, et al. Mapping and genome organization of microsatellite sequences in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Theoretical & Applied Genetics, 2000, 100(5): 697-712.
- [16] Murray M G, Thompson W F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA[J]. Nucleic Acids Research, 1980, 8(19): 4321-4325.
- [17] 林鸿宣, 闵绍楷, 熊振民, 等. 应用 RFLP 图谱定位分析籼稻粒形数量性状基因座位[J]. 中国农业科学, 1995, 28(4): 1-7.
- [18] Redona E D, Mackill D J. Quantitative trait locus analysis for rice panicle and grain characteristics[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1998, 96(6/7): 957-963.
- [19] 邢永忠, 谈移芳, 徐才国, 等. 利用水稻重组自交系群体定位谷粒外观性状的数量性状基因[J]. 植物学报, 2001, 43(8): 840-845.
- [20] Rabiei B, Valizadeh M, Ghareyazie B, et al. Identification of QTLs for rice grain size and shape of Iranian cultivars using SSR markers[J]. Euphytica, 2004, 137(3): 325-332.
- [21] Govindaraj P, Arumugachamy S, Maheswaran M. Bulk segregant analysis to detect main effect QTL associated with grain quality parameters in Basmati 370/ASD 16 cross in rice (*Oryza sativa* L.) using SSR markers[J]. Euphytica, 2005, 144(1/2): 61-68.
- [22] 赵芳明, 朱海涛, 丁效华, 等. 基于 SSSL 的水稻重要性状 QTL 的鉴定及稳定性分析[J]. 中国农业科学, 2007, 40(3): 447-456.
- [23] Amarawathi Y, Singh R, Singh A K, et al. Mapping of quantitative trait loci for basmati quality traits in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Molecular Breeding, 2008, 21(1): 49-65.
- [24] Hu W, Wen M, Han Z M, et al. Scanning QTLs for grain shape using a whole genome SNP array in rice[J]. Plant Biochem Physiol, 2013(1): 104-109.
- [25] 王余龙, 姚友礼, 李星云, 等. 水稻籽粒有关性状与粒重关系的初步探讨[J]. 作物学报, 1995, 21(5): 573-578.
- [26] 张晓丽, 郭 辉, 王海岗, 等. 中国普通野生稻与栽培稻种 SSR 多样性的比较分析[J]. 作物学报, 2008, 34(4): 591-597.