

胡佳晓, 刘进, 马小定, 涂奋, 周慧颖, 孟冰欣, 崔迪, 黎毛毛, 韩龙植, 余丽琴. 利用东乡普通野生稻染色体片段置换系鉴定抗穗发芽 QTL [J]. 广东农业科学, 2024, 51 (11): 61-68.

HU Jiexiao, LIU Jin, MA Xiaoding, TU Hang, ZHOU Huiying, MENG Bingxin, CUI Di, LI Maomao, HAN Longzhi, YU Liqin. Identification of QTL for pre-harvest sprouting resistance by using chromosome segment substitution lines of dongxiang common wild rice [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2024, 51 (11): 61-68.

## 专题：野生稻研究

# 利用东乡普通野生稻染色体片段 置换系鉴定抗穗发芽 QTL

胡佳晓<sup>1</sup>, 刘进<sup>1</sup>, 马小定<sup>2</sup>, 涂奋<sup>1</sup>, 周慧颖<sup>1</sup>, 孟冰欣<sup>1</sup>, 崔迪<sup>2</sup>, 黎毛毛<sup>1</sup>, 韩龙植<sup>2</sup>, 余丽琴<sup>1</sup>

(1. 江西省农业科学院水稻研究所 / 江西省农作物种质资源研究中心, 江西 南昌 330200;

2. 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

**摘要:**【目的】高温阴雨天气导致水稻生产田出现穗发芽 (Pre-harvest Sprouting, PHS), 种子活力降低, 严重影响水稻产量与品质性状。鉴定筛选抗穗发芽种质及基因资源是培育抗穗发芽水稻新品种、消除稻谷穗发芽产生危害的根本途径。【方法】以强休眠、不易穗发芽的东乡野生稻‘C35’为供体亲本、较易穗发芽的‘日本晴’ (NIP) 为受体亲本构建的染色体片段置换系 (CSSLs) 群体为试验材料, 于 2021—2023 年进行抗穗发芽特性鉴定评价, 筛选抗穗发芽种质和鉴定主效 QTL。【结果】不同环境下东乡野生稻‘C35’休眠性较强、穗发芽率均为 0.00%, ‘日本晴’存在明显穗发芽现象、穗发芽率均值为 31.95%; CSSLs 穗发芽率变幅较大, 不同年份穗发芽率表型重复性较好, 筛选到 10 份强休眠、抗穗发芽的种质; 共检测到 14 个控制穗发芽率 QTL, 4 个 QTL 在不同环境下被重复检测到, 相关 QTL 在染色体上形成 *qPHSRC1*、*qPHSRC2*、*qPHSRC8* 和 *qPHSRC9* 等 4 个 QTL 簇, 其中主效 QTL 簇 *qPHSRC2* 和 *qPHSRC9* 的 LOD 值、表型贡献率和加性效应值较大, *qPHSRC2* 为新发现的主效 QTL 簇。【结论】鉴定筛选出一批抗穗发芽的种质材料, 定位到 14 个抗穗发芽 QTL, 筛选出 4 个重复性较好的 QTL 簇, 发现 1 个调控穗发芽率的新主效 QTL 簇 *qPHSRC2*。

**关键词:** 不同年份环境; 东乡普通野生稻; 染色体片段置换系; 抗穗发芽; QTL 定位

中图分类号: S511

文献标志码: A

文章编号: 1004-874X (2024) 11-0061-08

## Identification of QTL for Pre-harvest Sprouting Resistance by Using Chromosome Segment Substitution Lines of Dongxiang Common Wild Rice

HU Jiexiao<sup>1</sup>, LIU Jin<sup>1</sup>, MA Xiaoding<sup>2</sup>, TU Hang<sup>1</sup>, ZHOU Huiying<sup>1</sup>, MENG Bingxin<sup>1</sup>, CUI Di<sup>2</sup>,

LI Maomao<sup>1</sup>, HAN Longzhi<sup>2</sup>, YU Liqin<sup>1</sup>

收稿日期: 2024-09-05

基金项目: 江西省重大科技研发专项 (20232ACF01001); 国家重点研发计划项目 (2021YFD1200500, 2021YFD1200501-7)

作者简介: 胡佳晓 (1994—), 女, 硕士, 助理研究员, 研究方向为稻种资源保护和鉴定评价, E-mail: hujx9411@163.com;

刘进 (1986—), 男, 博士, 助理研究员, 研究方向为稻种资源鉴定评价和基因挖掘, E-mail: riceliujin@163.com

通信作者: 余丽琴 (1968—), 女, 研究员, 研究方向为稻种资源保护和鉴定评价, E-mail: lqyu480@163.com

( 1. Rice Research Institute, Jiangxi Academy of Agricultural Sciences / Research Center of Jiangxi Crop Germplasm Resources, Nanchang 330200, China; 2. Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China )

**Abstract:** 【 Objective 】 High-temperature and rainy weather lead to pre-harvest sprouting (PHS), severely impacting yield and quality traits of rice. Identification and screening of germplasm or genetic resources is a fundamental pathway for developing new varieties resistant to PHS and eliminating PHS damage. 【 Method 】 In the study, a set of chromosome segment substitution lines (CSSLs) derived from Dongxiang wild rice ('C35') as the donor parent and 'Nipponbare' ('NIP') as the recipient parent were used as the experimental materials, and then PHS resistance were evaluated and QTLs were mapped in 2021–2023, with an aim to screen PHS germplasm and identify major QTLs. 【 Result 】 Dongxiang wild rice 'C35' exhibited strong dormancy under different environments with a pre-harvest sprouting rate (PHSR) of 0.00%; 'Nipponbare' showed significant PHS with an average PHSR of 31.95%. The PHSR varied widely among CSSL populations, the phenotypic repeatability of PHSR was relatively high in different years, and ten lines from the CSSL populations with strong dormancy and resistance to PHS were screened. A total of 14 QTLs controlling the PHSR were detected, and four QTLs were repeatedly detected under different environments. These QTLs formed four QTL clusters (*qPHSRC1*, *qPHSRC2*, *qPHSRC8* and *qPHSRC9*), among which *qPHSRC2* and *qPHSRC9* had higher LOD values, phenotypic contribution rate (%) and additive effect, and *qPHSRC2* was a newly discovered major QTL cluster. 【 Conclusion 】 A batch of PHS resistant germplasms were screened and 14 QTLs were mapped, four QTL clusters were repeatedly identified, and a new major QTL cluster *qPHSRC2* controlling the PHSR was discovered.

**Key words:** different years and environments; Dongxiang common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.); CSSLs; PHS resistance; QTL mapping

【研究意义】水稻 (*Oryza sativa* L.) 是我国乃至全球重要的粮食作物, 确保稻谷安全生产对保障粮食安全至关重要<sup>[1]</sup>。谷物穗发芽导致种子活力降低、加工和食味品质变差, 全球每年因谷物穗发芽造成重大的经济损失<sup>[2]</sup>。我国南方地区常规早稻、中稻灌浆-成熟期常面临高温、持续阴雨天气, 稻谷收割前出现穗发芽, 严重影响水稻产量与品质性状<sup>[3]</sup>。据统计, 我国杂交水稻穗发芽率在 2%~5%, 极端天气年份甚至高达 50%, 随着全球气温升高、极端雨水天气频发, 大面积穗发芽风险增加, 严重威胁我国水稻生产和粮食安全<sup>[4-5]</sup>。鉴定水稻抗穗发芽种质、挖掘抗穗发芽基因资源是培育抗穗发芽新品种的重要途径, 也是积极应对极端天气和保障粮食安全的关键。【前人研究进展】水稻穗发芽与种子休眠性是同一性状的两个极端表现, 属于多基因控制的数量性状, 受基因、种子自身状况和环境共同决定<sup>[5-6]</sup>。目前, 已有超过 200 个水稻穗发芽或种子休眠相关 QTL 被定位, 仅少数几个 QTL/基因被精细定位或克隆<sup>[6]</sup>。杨彬<sup>[7]</sup>利用 GWAS 共定位到 81 个水稻穗发芽相关位点, 仅 12 个位点在不同环境下稳定表达; 杨锟等<sup>[8]</sup>利用构建的 F<sub>2</sub> 群体检测到 9 个水稻穗发芽 QTL, 其中主

效 QTL *qPHS-12* 能稳定遗传, 世代间重演性较好; *PHS9* 编码一个 CC 型谷氧还蛋白, 在胚胎发育后期特异性表达, 与 OsGAP 互作整合抗氧化 (Reactive oxygen species, ROS) 与脱落酸 (Abscisic acid, ABA) 信号, 调控水稻穗发芽程度<sup>[9]</sup>; *OsGA2ox9* 在子房和早期发育阶段的种子中表达水平相对较高, 阻止胚中赤霉素 (Gibberellins, GA) 进入胚乳, 抑制 GA-可溶性糖-ABA 的信号转导, 阻止生长发育早期的种子萌发<sup>[10]</sup>。同时, 种子自身状况 (如成熟度、休眠性、内含物) 和外界环境均会影响水稻种子穗发芽<sup>[11]</sup>, 如一般成熟度越高的种子, 穗发芽率越高, 稻穗上部籽粒穗发芽率最高、其次为稻穗中部籽粒<sup>[12-13]</sup>; 适宜环境下低休眠性品种穗萌率 (即穗发芽率) 显著增加, 引入休眠基因可减少穗发芽<sup>[14]</sup>; 灌浆结实期, 高温会导致灌浆速率加快, 种子提前成熟, 穗发芽明显增多<sup>[15]</sup>。此外, 种子休眠与萌发受 ABA 与 GA 拮抗作用影响, 已克隆的休眠或萌发基因大多与 ABA 和 GA 合成、降解及信号转导相关<sup>[16]</sup>。种子可溶性糖含量也与穗发芽关系密切, *phs8* 突变体种子胚乳糖积累, *OsABI3* 和 *OsABI5* 表达量降低, ABA 敏感性降低, 穗发芽率增加<sup>[17]</sup>。【本研究切入点】从长远来看,

广泛开展水稻抗穗发芽种质资源鉴定评价,尤其在野生稻和地方品种中寻找丢失的休眠基因,并通过分子育种途径适度聚集此类基因,培育抗穗发芽的水稻新品种,是解决穗发芽问题的根本途径。以往研究鉴定水稻抗穗发芽基因甚少,抗穗发芽分子遗传机制尚不明确,仍有待进一步研究完善,鉴定挖掘调控水稻穗发芽的关键基因并阐明其分子遗传机制是关键核心。【拟解决的关键问题】本研究以强休眠性、不易穗发芽的东乡野生稻‘C35’为供体亲本、较易穗发芽的‘日本晴’(‘NIP’)为受体亲本构建的染色体片段置换系 CSSLs 为试验材料,于 2021—2023 年采用整穗发芽法鉴定评价其抗穗发芽特性,筛选抗穗发芽种质并鉴定主效 QTL,以期水稻抗穗发芽遗传改良提供优异基因资源。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与田间种植

以东乡普通野生稻异位圃‘C35’株系为供体亲本、‘日本晴’(‘NIP’)为受体亲本构建的染色体片段置换系(CSSLs)为试验材料,包含 114 个家系,2021 年将亲本和 CSSLs 种植于江西省农业科学院南昌试验田,2022—2023 年种植于江西省农业科学院高安试验基地(宜春)。每个家系 3 行,每行 8 株,单苗栽插,行株间距均为 20.0 cm × 16.5 cm,其他田间管理同当地大田栽培管理。

### 1.2 穗发芽性状鉴定

于抽穗期调查抽穗情况,抽穗后 35 d 在每个家系中间行取 3 个单株主穗,纯水浸泡 1 h 后,

平放于垫有两层湿润滤纸的塑料箱并覆保鲜膜保湿。将塑料箱放置于恒温光照培养箱(温度  $30 \pm 1$  °C,光照/黑暗各 12 h),每天喷水保湿。第 7 天统计发芽数和实粒数,独立计算 3 个稻穗的发芽率(发芽数/实粒数 × 100, %),取均值作为统计单元。

### 1.3 穗发芽 QTL 分析

利用亲本间具有多态性的标记构建遗传图谱,共包含 203 个多态性分子标记,图谱覆盖基因组约 373 239 kb,标记间平均距离为 1 934.78 kb,平均每条染色体标记数为 16.92 个<sup>[18]</sup>。利用 QTL Ici Mapping 4.2 软件的 RSTEP-LRTADD 方法鉴定加性效应 QTL<sup>[19]</sup>,LOD 阈值设定为 2.00,当 LOD 值大于阈值时判定该区段存在 1 个 QTL,并估算每个 QTL 加性效应值和贡献率;QTL 命名遵循 McCouch<sup>[20]</sup>原则。

## 2 结果与分析

### 2.1 亲本及 CSSLs 穗发芽表型鉴定

双亲穗发芽率存在显著差异,其中东乡普通野生稻‘C35’休眠性较强,3 年穗发芽率均为 0.00%,具有较强的抗穗发芽特性,而‘日本晴’灌浆成熟后存在穗发芽情况,3 年穗发芽率分别为 18.7%、25.6% 和 51.55%,穗发芽率均值为 31.95%。不同年份环境下,CSSLs 家系穗发芽率变幅较大,3 年变幅分别为 0.00%~81.10%、0.00%~83.46% 和 0.00%~95.62%,均值在 1.67%~75.21%,偏度值与峰度值接近于 1.00,表现为连续分布,穗发芽率属于多基因控制的数量性状,符合 QTL 作图要求(图 1、图 2)。不同环境下

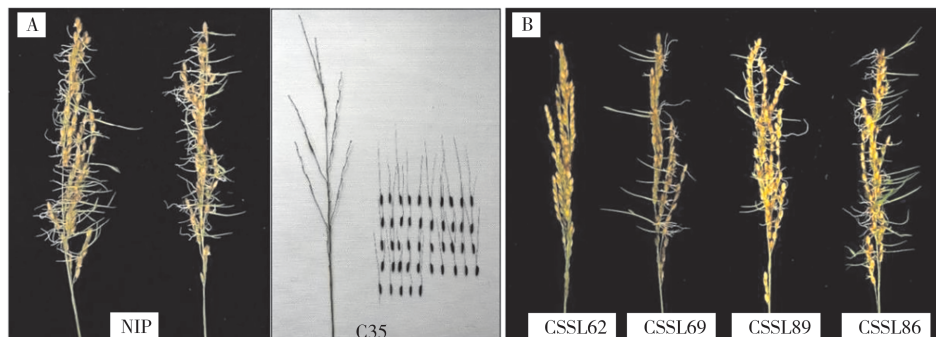


图 1 2023 年亲本‘日本晴’(‘NIP’)、东乡普通野生稻‘C35’(A)和部分 CSSLs 家系(B)穗发芽表型  
Fig. 1 Phenotypes of pre-harvest sprouting from the parents ‘Nipponbare’(‘NIP’), Dongxiang common wild rice ‘C35’(A) and CSSL (B) in 2023

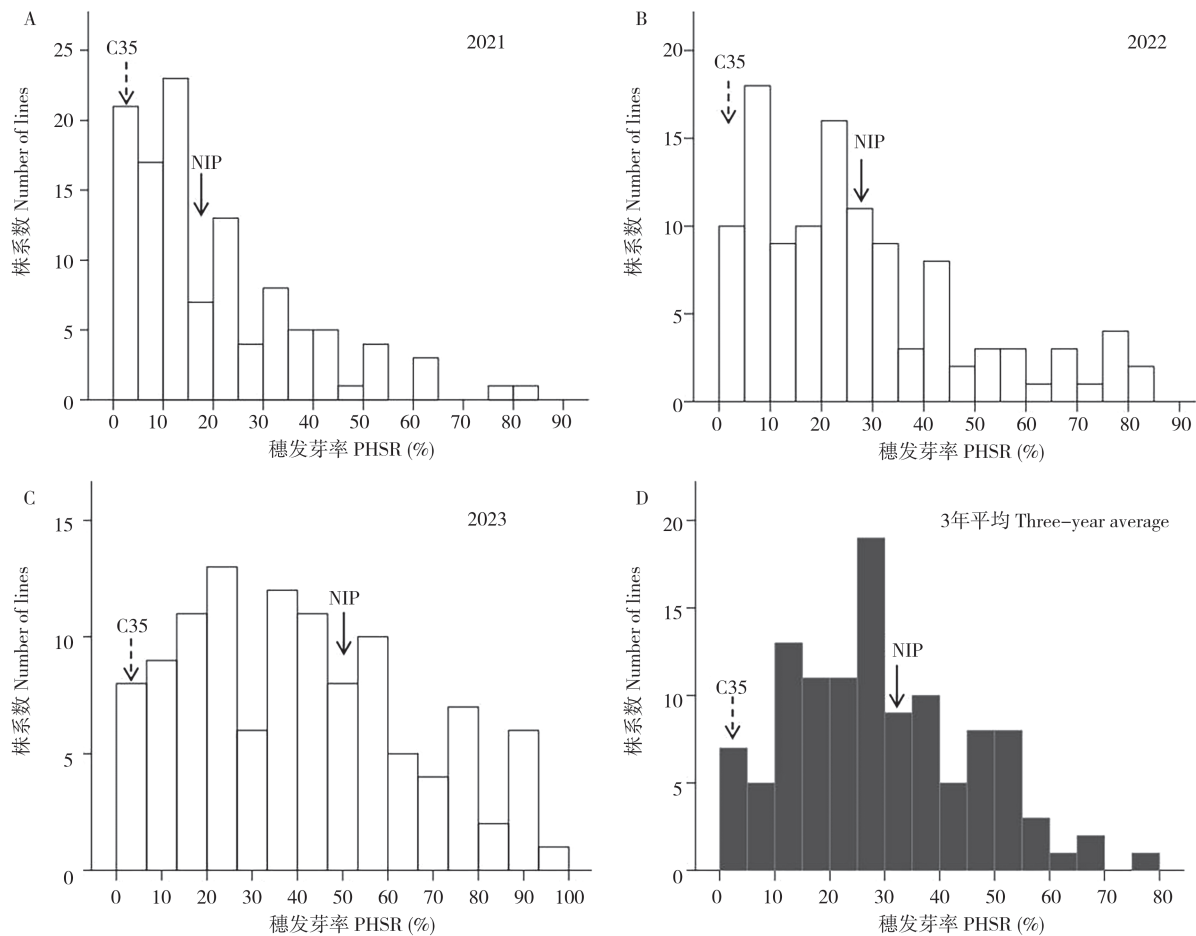


图 2 亲本和 CSSLs 在不同年份环境下穗发芽率表型分布

Fig. 2 Phenotypic distribution of PHSR in parents and CSSLs under different years and environments

穗发芽率表型存在极显著相关性, 均值与各年份环境穗发芽率相关系数较大, 分别为 0.712、0.784 和 0.831, 不同年份环境穗发芽表型重复性较好 (表 1)。此外, 筛选出 10 份 3 年穗发

表 1 不同年份环境下穗发芽率相关性分析

Table 1 Correlation analysis of PHSR under different years and environments

性状 Trait	2021 年穗发芽率	2022 年穗发芽率	2023 年穗发芽率
	PHSR in 2021	PHSR in 2022	PHSR in 2023
2021 年穗发芽率 PHSR in 2021	1.000		
2022 年穗发芽率 PHSR in 2022	0.392**	1.000	
2023 年穗发芽率 PHSR in 2023	0.394**	0.444**	1.000
穗发芽率均值 Average of PHSR	0.712**	0.784**	0.831**

注: “\*\*”表示在 0.01 水平差异显著。

Note: “\*\*” represents significant difference at the 1% level.

芽率均低于 15.0% 的强休眠、不易穗发芽家系和 15 份穗发芽率均高于 50% 的易穗发芽家系。抗穗发芽家系穗发芽率均值在 0.88%~6.57%, 其中 CSSL14、CSSL22、CSSL26、CSSL62 和 CSSL74 在 3 年环境下穗发芽率及均值都低于 5.0%, 具有较强的休眠性和抗穗发芽能力。

## 2.2 CSSLs 抗穗发芽 QTL 鉴定

共检测到 14 个控制穗发芽率的 QTL, 2021 年、2022 年、2023 年和 3 年穗发芽率均值分别检测到 2 个、4 个、4 个和 4 个, 相关 QTL 分布于第 1~2、第 4~9 号染色体上, LOD 值介于 2.15~4.19, 单一 QTL 解释 1.97%~14.06% 表型变异, 加性效应值在 -15.24~16.36, 其中 4 个 QTL ( $qPHSR1$ 、 $qPHSR2$ 、 $qPHSR8$ 、 $qPHSR9$ ) 在不同环境下被重复检测到, 其他 QTL 仅在单一环境下表达 (表 2、图 3)。2021 年环境下检测



表 2 利用 CSSLs 鉴定水稻穗发芽率 QTL  
Table 2 Identification of QTLs for rice PHSR by using the CSSLs

性状 Trait	数量性状位点 QTL	峰值标记 Peak marker	LOD 值 LOD value	表型贡献率 Phenotypic contribution rate (%)	加性效应 Additive effect
2021 年穗发芽率 PHSR in 2021	<i>qPHSR4a</i>	InD-C4-10~DX-S4-6	2.49	7.33	-9.82
	<i>qPHSR9a</i>	S9-6-2~S9-6-2	4.19	14.06	-15.24
2022 年穗发芽率 PHSR in 2022	<i>qPHSR1a</i>	DX-S1-3~DX-S1-4	2.41	10.73	9.79
	<i>qPHSR6a</i>	DX-S6-8~DX-C6-11	2.15	7.56	8.79
	<i>qPHSR8a</i>	DX-S8-17~DX-S8-3-6	2.29	7.35	9.07
	<i>qPHSR9b</i>	S9-6-2~InD-C9-3	2.21	8.48	-11.15
2023 年穗发芽率 PHSR in 2023	<i>qPHSR2a</i>	DX-S2-8~DX-S2-9	2.83	10.93	14.40
	<i>qPHSR4b</i>	DX-S4-9~DX-S4-10	2.71	4.95	10.16
	<i>qPHSR5</i>	5-18~DX-C5-4	2.21	4.11	16.36
	<i>qPHSR7</i>	S7-8-2~Indel-c7-9	2.25	4.15	11.56
穗发芽率均值 Average of PHSR	<i>qPHSR1b</i>	DX-S1-3~DX-S1-4	2.18	6.83	7.38
	<i>qPHSR2b</i>	DX-S2-8~DX-S2-9	2.83	11.12	9.43
	<i>qPHSR6b</i>	DX-C6-4~Indel-c6-5	2.40	1.97	12.22
	<i>qPHSR8b</i>	DX-S8-17~DX-S8-3-6	2.19	6.93	6.99

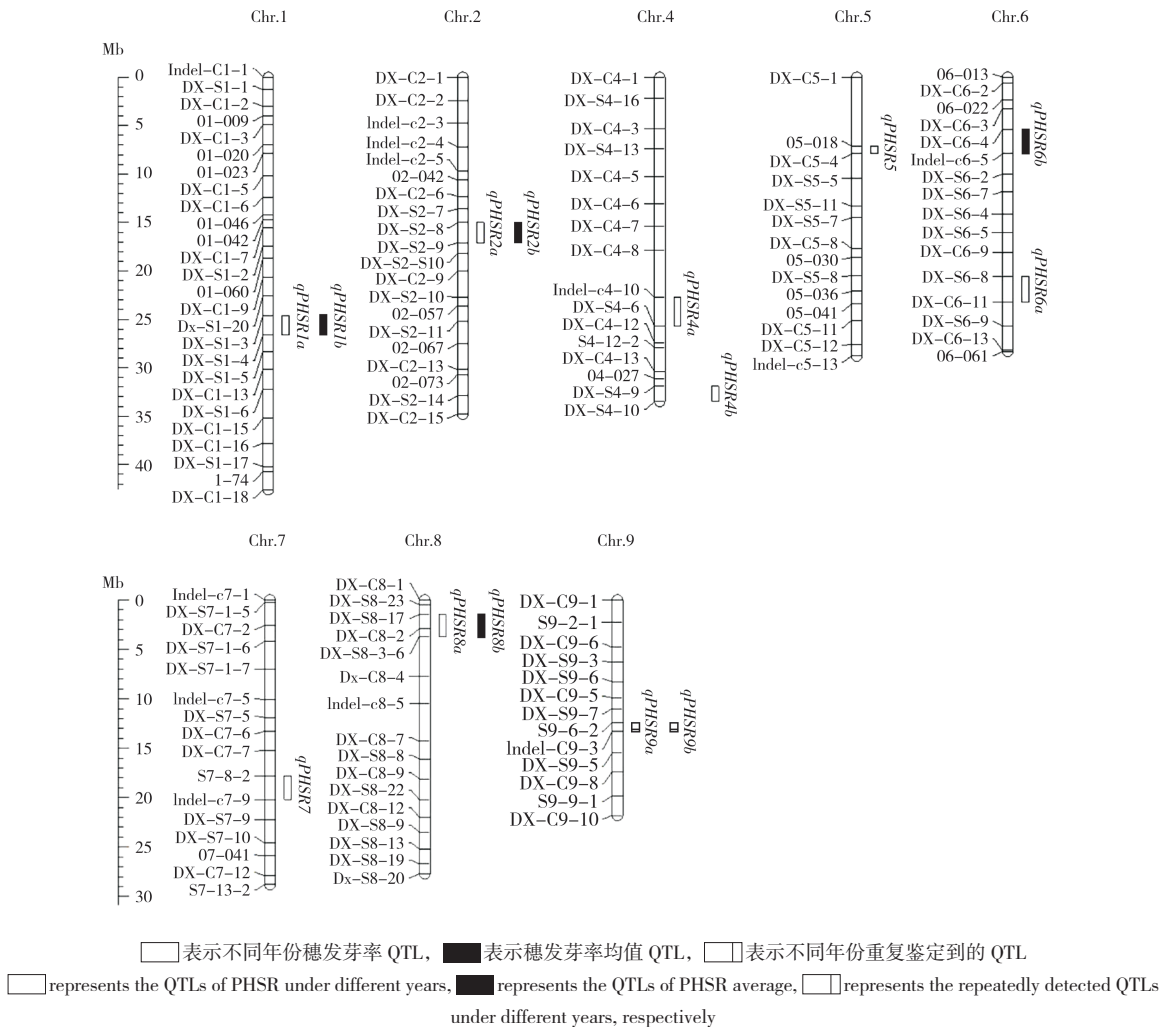


图 3 水稻 CSSLs 穗发芽率 QTL 在染色体上的分布  
Fig. 3 Distribution of QTLs detected for PHSR on the chromosome in rice CSSLs

到 2 个穗发芽率相关的 QTL、分别为 *qPHSR4a* 和 *qPHSR9a*，其中 *qPHSR9a* 表型贡献率和加性效应值分别为 14.06% 和 -15.24，是一个主效 QTL；2022 年环境下检测到 4 个穗发芽率相关的 QTL，分别为 *qPHSR1a*、*qPHSR6a*、*qPHSR8a* 和 *qPHSR9b*，其中 *qPHSR1a* 表型贡献率最大、为 10.73%，*qPHSR9b* 加性效应值最大、为 -11.15；2023 年环境下检测到 4 个穗发芽率相关的 QTL，分别为 *qPHSR2a*、*qPHSR4b*、*qPHSR5* 和 *qPHSR7*，其中 *qPHSR2a* 的表型贡献率和加性效应值较大、分别为 10.93% 和 14.40；检测到 3 年穗发芽率均值相关的 QTL 4 个，分别为 *qPHSR1b*、*qPHSR2b*、*qPHSR6b* 和 *qPHSR8b*，其中 *qPHSR2b* 的表型贡献率和加性效应值较大、分别为 11.12% 和 9.43。

此外，整合分析发现 14 个调控穗发芽率的 QTL 主要聚集于 8 条染色体的 10 个区段，形成 4 个 QTL 簇，*qPHSRC1* (*qPHSR1a* 和 *qPHSR1b*) 位于 1 号染色体 DX-S1-3~DX-S1-4 标记间、*qPHSRC2* (*qPHSR2a* 和 *qPHSR2b*) 位于 2 号染色体 DX-S2-8~DX-S2-9 标记间、*qPHSRC8* (*qPHSR8a* 和 *qPHSR8b*) 位于 8 号染色体 DX-S8-17~DX-S8-3-6 标记间、*qPHSRC9* (*qPHSR9a* 和 *qPHSR9b*) 位于 9 号染色体 S9-6-2~Indel-c9-3 标记间 (图 3)。其中，*qPHSRC2* 和 *qPHSRC9* 的 LOD 值、表型贡献率和加性效应值较大，是 2 个调控穗发芽的主效 QTL 簇，*qPHSRC2* 增效等位基因来自东乡普通野生稻 ‘C35’，*qPHSRC9* 增效等位基因来自 ‘日本晴’，均可显著调控穗发芽表型。

### 3 讨论

穗发芽是指谷物收获前遭遇高温潮湿或连续阴雨天气诱导穗上籽粒发芽的现象，严重影响水稻、小麦等农作物种子活力、产量和品质<sup>[21-23]</sup>。水稻穗发芽与籽粒可溶性糖含量、 $\alpha$ -淀粉酶活性密切相关，易穗发芽水稻种子  $\alpha$ -淀粉酶活性、可溶性糖含量显著高于不易穗发芽材料<sup>[11,21]</sup>；穗发芽与休眠性受 ABA 和 GA 含量及动态变化调控，ABA 诱导休眠、抑制萌发，GA 解除休眠、促进萌发<sup>[16]</sup>。此外，温度和湿度是影响水稻穗

发芽的主要环境因素，高温阴雨天气促进种子穗发芽，低温、干燥环境抑制水稻穗发芽<sup>[3]</sup>。本研究中，供体亲本东乡普通野生稻 ‘C35’ 具有强休眠性，穗发芽率接近于 0%；受体亲本 ‘日本晴’ 和 CSSLs 穗发芽率在不同年份环境中存在明显变化，二者 2023 年穗发芽率显著高于其他年份及均值，这可能与 2023 年灌浆 - 成熟期的持续高温有关；抗穗发芽和易穗发芽极端家系穗发芽表型在不同年份稳定性较好，中间型材料表型受年际环境影响较大，鉴定出 3 年环境下穗发芽率及均值都低于 15% 的抗穗发芽家系 10 份和穗发芽率均高于 50% 的易穗发芽家系 15 份；不同年份穗发芽率呈显著正相关，均值与各年份穗发芽率呈极显著正相关。这表明穗发芽表型受环境和遗传因素共同决定，多环境重复鉴定有利于排除环境干扰，高效准确鉴定筛选出强休眠、抗穗发芽的优异种质。我们将继续利用不同基因型家系探索环境与遗传因素对穗发芽表型的影响及响应规律，为水稻抗穗发芽表型精准鉴定和基因克隆奠定基础。

目前，尽管喷施 ABA、多效唑、烯效唑等抗穗萌化学药剂可在一定程度上抑制穗发芽，但易增加人力、物力成本，且会污染环境<sup>[24]</sup>。鉴定挖掘抗穗发芽种质及基因资源、培育抗穗发芽新品种是应对水稻穗发芽问题的关键途径<sup>[22]</sup>。水稻抗穗发芽和休眠性属于多基因控制的数量性状，已定位的 QTL 相对较多，广泛分布于第 3、5、6、7、9 和 11 号染色体<sup>[6, 8]</sup>。Dong 等<sup>[25]</sup> 利用 RIL 群体检测到 6 个水稻穗发芽相关 QTL，贡献率为 10.7%~25.3%；Gao 等<sup>[26]</sup> 利用保持系 ‘冈 46B’ 和 ‘K81’ 杂交构建  $F_2$  群体，鉴定了 3 个水稻穗发芽抗性相关 QTL，分别为 *qPSR2*、*qPSR5* 和 *qPSR8*，其中主效 QTL *qPSR8* 位于 8 号染色体长臂末端，表型贡献率达 43.04%；Cheon 等<sup>[27]</sup> 在不同环境检测到 5 个水稻穗发芽率 QTL，分别为 *qPHS-3FD*、*qPHS-11FD*、*qPHS-3GH*、*qPHS-4GH* 和 *qPHS-11GH*，其中 *qPHS-11GH* 和 *qPHS-11FD* 在不同环境下稳定表达；Wang 等<sup>[28]</sup> 利用强休眠品种 ‘N22’ 和弱休眠品种 ‘南粳 35’ 杂交衍生群体精细定位了抗穗发芽 QTL *qSd-1-1*，

目标基因编码一个类似 DOG1 蛋白; Mizuno 等<sup>[29]</sup>利用 CSSLs 定位并验证了 2 个主效 QTL *qSDR9.1* 和 *qSDR9.2*, 其中 *qSDR9.2* 与 *OsDSG1* 位于相同染色体区域。本研究共检测到 14 个穗发芽 QTL, *qPHSR1b*、*qPHSR2b*、*qPHSR6b* 和 *qPHSR8b* 为调控 3 年环境穗发芽率均值的 QTL, 其中 *qPHSR2b* 表型贡献率和加性效应值较大, 分别为 11.12% 和 9.43。此外, 相关 QTL 形成 4 个 QTL 簇 *qPHSRC1* (*qPHSR1a* 和 *qPHSR1b*)、*qPHSRC2* (*qPHSR2a* 和 *qPHSR2b*)、*qPHSRC8* (*qPHSR8a* 和 *qPHSR8b*)、*qPHSRC9* (*qPHSR9a* 和 *qPHSR9b*), 其中 *qPHSRC2* 和 *qPHSRC9* 贡献率和加性效应值较大, 是两个调控抗穗发芽特性的主效 QTL 簇。比较分析表明, *qPHSRC8* 与 Gao 等<sup>[26]</sup>定位的主效 QTL *qPSR8* 虽然均位于 8 号染色体, 但是染色体区段不同, 而表型贡献率和加性效应值较大的 *qPHSRC9* 与 Wang 等<sup>[28]</sup>、Mizuno 等<sup>[29]</sup>定位的 *qSDR9.2/OsDSG1* 位于相同染色体区域, 在不同群体中重演性较好; *qPHSRC1*、*qPHSRC2* 和 *qPHSRC8* 是新发现的 3 个调控水稻抗穗发芽的 QTL 簇, 其中 *qPHSRC2* 的表型贡献率和加性效应值较大, 是一个调控水稻抗穗发芽的主效 QTL 簇。后续研究将利用含有目标 QTL 染色体片段的家系构建次级群体, 以期精细定位和解析目标 QTL/ 基因的生物学功能。

#### 4 结论

本研究以强休眠、不易穗发芽的东乡普通野生稻 ‘C35’ 与较易穗发芽的 ‘日本晴’ 为亲本杂交-回交构建的染色体片段置换系 CSSLs 为试验材料, 3 年重复鉴定抗穗发芽特性, 筛选出 10 份强休眠、抗穗发芽的家系; 共检测到控制不同年份环境穗发芽率及均值 QTL 14 个, 形成 4 个稳定表达的 QTL 簇 *qPHSRC1*、*qPHSRC2*、*qPHSRC8* 和 *qPHSRC9*, 其中 *qPHSRC1*、*qPHSRC2* 和 *qPHSRC8* 为新发现的水稻抗穗发芽 QTL 簇, 主效 QTL 簇 *qPHSRC2* 的表型贡献率和加性效应值较大, 增效等位基因来自东乡野生稻 ‘C35’。研究鉴定筛选了多个强休眠、抗穗发芽种质及主效 QTL 簇, 为抗穗发芽目标

QTL/ 基因的精细定位和功能分析奠定了基础。

#### 参考文献 (References):

- [1] SHI J, SHI J X, LIANG W Q, ZHANG D B. Integrating GWAS and transcriptomics to identify genes involved in seed dormancy in rice [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134(11): 1–10. DOI: 10.1007/S00122-021-03911-1.
- [2] 刘佳影, 苏治源, 李秋萍, 刘泽茜, 徐嘉欣, 刘婷婷, 刘睿, 刘钰婷, 何宇欣, 邓飞, 任万军. 田间穗发芽对四川盆地中籼稻米品质的影响 [J]. *四川农业大学学报*, 2024, 42(3): 490–498, 522. DOI:10.16036/j.issn.1000-2650.202312343.  
LIU J Y, SU Z Y, LI Q P, LIU Z X, XU J X, LIU T T, LIU R, LIU Y T, HE Y X, DENG F, REN W J. Influence of pre-harvest sprouting on rice quality of medium indica rice in Sichuan Basin [J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2024, 42(3): 490–498, 522. DOI: 10.16036/j.issn.1000-2650.202312343.
- [3] 管玉圣, 欧阳杰, 郭爽, 黄乾龙, 王静. 水稻穗发芽的温度效应及抗性种质筛选 [J]. *南方农业*, 2018, 12(31): 32–34. DOI: 10.19415/j.cnki.1673-890x.2018.31.009.  
GUAN Y S, OUYANG J, GUO S, HUANG Q L, WANG J. Temperature effect and resistant germplasm screening of panicle sprouting in rice [J]. *South China Agriculture*, 2018, 12(31): 32–34. DOI: 10.19415/j.cnki.1673-890x.2018.31.009.
- [4] 周述波, 林伟, 贺立静, 萧浪涛, 张雪芹. 水稻穗上芽发生的生理变化初步研究 [J]. *杂交水稻*, 2011, 26(4): 68–71. DOI: 10.16267/j.cnki.1005-3956.2011.04.030.  
ZHOU S B, LIN W, HE L J, XIAO L T, ZHANG X Q. Studies on the physiological changes of pre-harvest sprouting in rice [J]. *Hybrid Rice*, 2011, 26(4): 68–71. DOI: 10.16267/j.cnki.1005-3956.2011.04.030.
- [5] 张琪, 贾俊婷, 张爱霞, 刘文华, 陈兵先. 水稻穗发芽研究进展 [J]. *广东农业科学*, 2022, 49(11):128–137. DOI:10.16768/j.issn. 1004-874X.2022.11.014.  
ZHANG Q, JIA J T, ZHANG A X, LIU W H, CHEN B X. Research progress in pre-harvest sprouting of rice [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2022, 49(11): 128–137. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2022.11.014.
- [6] 林鑫焱, 张传忠, 戴兵, 王馨珩, 刘剑锋, 温丽, 徐兴健, 方军. 水稻穗发芽遗传与分子机制的研究进展 [J]. *生物技术通报*, 2024, 40(1): 24–31. DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-0786.  
LING X Y, ZHANG C Z, DAI B, WANG X H, LIU J F, WEN L, XU X J, FANG J. Advances in genetic and molecular mechanisms of pre-harvest sprouting in rice [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2024, 40(1): 24–31. DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-0786.
- [7] 杨彬. 水稻种子休眠相关基因发掘及功能分析 [D]. 南京: 南京农业大学, 2019. DOI:10.27244/d.cnki.gnjnu.2019.002230.  
YANG B. Identification and functional analysis of genes involved in seed dormancy in rice (*Oryza sativa* L.) [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2019. DOI: 10.27244/d.cnki.gnjnu.2019.002230.
- [8] 赵佳梁, 吴保为, 曾博虹, 欧阳冬梅, 曹志斌. 水稻幼穗在不同高温胁迫处理下的转录组对比分析 [J]. *江西农业学报*, 2024, 36(8):21–29. DOI:10.19386/j.cnki.jxnyxb.2024.08.004.  
ZHAO J L, WU B W, ZENG B H, OUYANG D M, CAO Z B. Comparative analysis of rice young panicle transcriptome under different high-temperature stress treatments [J]. *Acta Agriculturae*



- Jiangxi, 2024,36(8):21-29. DOI:10.19386/j.cnki.jxnyxb.2024.08.004.
- [9] XU F, TANG J Y, GAO S P, CHENG X, DU L, CHU C C. Control of rice pre-harvest sprouting by glutaredoxin-mediated abscisic acid signaling [J]. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, 2019, 100(5): 1036-1051. DOI: 10.1111/tpj.14501.
- [10] XING M Q, CHEN S H, ZHANG X F, XUE H W. Rice *OsGA2ox9* regulates seed GA metabolism and dormancy [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(12): 2411-2413. DOI: 10.1111/PBI.14067.
- [11] 余木兰, 唐宁, 夏玉梅, 卜小兰, 詹祎捷, 淡俊豪, 石跃斌, 曹孟良. 水稻穗萌机制及调控的研究进展 [J]. 杂交水稻, 2020, 35(5): 1-6. DOI: 10.16267/j.cnki.1005-3956.20200414.128.
- YU M L, TANG N, XIA Y M, BU X L, ZHAN Y J, DAN J H, SHI Y B, CAO M L. Research progress on the mechanism and regulation of rice pre-harvest sprouting [J]. *Hybrid Rice*, 2020, 35(5): 1-6. DOI: 10.16267/j.cnki.1005-3956.20200414.128.
- [12] 赵庆勇, 陈涛, 赵春芳, 梁文化, 凌俊, 姚姝, 周丽慧, 朱镇, 张亚东, 王才林. 粳稻穗发芽的品种(系)间差异及其影响因素分析 [J]. 江苏农业学报, 2017, 33(3): 481-486. DOI: 10.3969/j.issn.1000-4440.2017.03.001.
- ZHAO Q Y, CHEN T, ZHAO C F, LIANG W H, ZHAO L, YAO S, ZHOU L H, ZHU Z, ZHANG Y D, WANG C L. Varietal difference of pre-harvest sprouting and its influencing factors in rice [J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2017, 33(3): 481-486. DOI: 10.3969/j.issn.1000-4440.2017.03.001.
- [13] 宋建, 张薇, 范宏环, 崔永涛, 王建军. 不同晚粳稻品种类型间穗发芽比较与影响因素分析 [J]. 浙江农业科学, 2023, 64(1): 71-74. DOI: 10.16178/j.issn.0528-9017.20220664.
- SONG J, ZHANG W, FAN H H, CUI Y T, WANG J J. Varietal difference of panicle sprouting and its influencing factors in late japonica rice [J]. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2023, 64(1): 71-74. DOI: 10.16178/j.issn.0528-9017.20220664.
- [14] MAO X X, ZHANG J J, LIU W G, YAN S J, LIU Q, FU H, ZHAO J L, HUANG W J, DONG J F, ZHANG S H, YANG T F, YANG W, LIU B, WANG F. The MKKK62-MKK3-MAPK7/14 module negatively regulates seed dormancy in rice [J]. *Rice*, 2019, 12(1): 2. DOI: 10.1186/s12284-018-0260-z.
- [15] 徐凯, 黄成裕, 韦军, 霍金兰. 2021年盐都区水稻灌浆结实期灾情调查及成因分析 [J]. 大麦与谷类科学, 2022, 39(3): 58-63. DOI: 10.14069/j.cnki.32-1769/s.2022.03.009.
- XU K, HUANG C Y, WEI J, HUO J L. Investigation of the causes of rice production losses in the grain filling stage in Yandu District in 2021 [J]. *Barley and Cereal Sciences*, 2022, 39(3): 58-63. DOI: 10.14069/j.cnki.32-1769/s.2022.03.009.
- [16] SHU K, LIU X D, XIE Q, HE Z H. Two faces of one seed: Hormonal regulation of dormancy and germination [J]. *Molecular Plant*, 2016, 9(1): 34-45. DOI: 10.1016/j.molp.2015.08.010.
- [17] DU L, XU F, FANG J, GAO S P, TANG J Y, FANG S, WANG H R, TONG H N, ZHANG F X, CHU J F, WANG G D, CHU C C. Endosperm sugar accumulation caused by mutation of *PHS8/ISAL* leads to pre-harvest sprouting in rice [J]. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, 2018, 95(3): 545-556. DOI: 10.1111/tpj.13970.
- [18] MA X D, HAN B, TANG J H, ZHANG J N, CUI D, GENG L Y, ZHOU H Y, LI M M, HAN L Z. Construction of chromosome segment substitution lines of Dongxiang common wild rice (*Oryza rufifipogon* Griff.) in the background of the japonica rice cultivar Nipponbare (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 144: 274-282. DOI: 10.1016/j.plaphy.2019.09.041.
- [19] WANG J K, LI H H, ZHANG L Y. QTL ICI Mapping V4.0 [OL]. <http://www.isbreeding.net>.
- [20] MCCOUCH S R. Gene nomenclature system for rice [J]. *Rice*, 2008, 1: 72-84. DOI: 10.1007/s12284-008-9004-9.
- [21] TAI L, WANG H J, XU X J, SUN W H, JU L, LIU W T, LI W Q, SUN J Q, CHEN K M. Pre-harvest sprouting in cereals: Genetic and biochemical mechanisms [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(8): 2857-2876. DOI: 10.1093/jxb/erab024.
- [22] 乔唱唱, 张冬霞, 沈思涵, 马嵩科, 张静, 张俊豪, 柴雪茹, 王贺正. 秸秆还田配施磷肥对旱地小麦土壤养分和磷素利用率的影响 [J]. 江西农业学报, 2024, 36(9): 26-34. DOI: 10.19386/j.cnki.jxnyxb.2024.09.004.
- QIAO C C, ZHANG D X, SHEN S H, MA S K, ZHANG J, ZHANG J H, CHAI X R, WANG H Z. Effect of straw returning with phosphate fertilizer on soil nutrient and phosphate utilization rate in dryland wheat [J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2024, 36(9): 26-34. DOI: 10.19386/j.cnki.jxnyxb.2024.09.004.
- [23] 赵小光, 翟周平, 尚毅, 柴靛, 赵鹏涛. 小麦远源杂交种光合性状的杂种优势分析 [J]. 江西农业学报, 2023, 35(3): 1-6. DOI: 10.19386/j.cnki.jxnyxb.2023.03.001.
- ZHAO X G, ZHAI Z P, SHANG Y, CHAI L, ZHAO P T. Heterosis analysis of photosynthetic characters of wheat distant hybrids [J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2023, 35(3): 1-6. DOI: 10.19386/j.cnki.jxnyxb.2023.03.001.
- [24] 王业文, 张莹, 靳西彪, 魏毅, 朱建清. 抗穗萌药剂组合的筛选及其抑制种子发芽的同功酶电泳研究 [J]. 种子, 2008(8): 18-21. DOI: 10.16590/j.cnki.1001-4705.2008.08.054.
- WANG Y W, ZHANG Y, JIN X B, WEI Y, ZHU J Q. The selection of inhibitors pre-harvest sprouting in rice and study on electrophoretic analysis [J]. *Seed*, 2008(8): 18-21. DOI: 10.16590/j.cnki.1001-4705.2008.08.054.
- [25] DONG Y J, TSUZUKI E, KAMIUNTEN H, TERAHO H, LIN D Z, MATSUO M, ZHENG Y F. Identification of quantitative trait loci associated with pre-harvest sprouting resistance in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Field Crops Research*, 2003, 81(2): 133-139. DOI: 10.1016/S0378-4290(02)00217-4.
- [26] GAO F Y, REN G J, LU X J, SUN S X, LI H J, GAO Y M, LUO H, YAN W G, ZHANG Y Z. QTL analysis for resistance to pre-harvest sprouting in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Plant Breeding*, 2008, 127(3): 268-273. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2007.01450.x.
- [27] CHEON K S, WON Y J, JEONG Y M, LEE Y Y, KANG D Y, OH J, OH H, KIM S L, KIM N, LEE E, YOON I S, CHOI I, BAEK J, KIM K H, PARK H S, JI H. QTL mapping for pre-harvest sprouting resistance in japonica rice varieties utilizing genome re-sequencing [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2020, 295(5): 1129-1140. DOI: 10.1007/s00438-020-01688-4.
- [28] WANG Q, LIN Q B, WU T, DUAN E C, HUANG Y S, YANG C Y, MOU C L, LAN J, ZHOU C L, XIE K, LIU X, ZHANG X, GUO X P, WANG J, JIANG L, WAN J M. *OsDOGIL-3* regulates seed dormancy through the abscisic acid pathway in rice [J]. *Plant Science*, 2020, 298: 110570. DOI: 10.1016/j.plantsci.2020.110570.
- [29] MIZUNO Y, YAMANOUCHI U, HOSHINO T, NONOUE Y, NAGATA K, FUKUOKA S, ANDO T, YANO M, SUGIMOTO K. Genetic dissection of pre-harvest sprouting resistance in an upland rice cultivar [J]. *Breeding Science*, 2018, 68(2): 200-209. DOI: 10.1270/jsbbs.17062.