

# 稈稻重要數量性狀之基因定位研究<sup>1</sup>

簡禎佑<sup>2</sup>、郭婷玫<sup>3</sup>、林順福<sup>3</sup>

## 摘要

本試驗以兩個稈稻品種（越光與台農 67 號）雜交所產生之 102 個 F<sub>2</sub> 衍生系為材料，調查 11 個重要農藝性狀，共定位得到 42 個數量性狀基因座（QTL），其中 2 個（qHD-3、qHD-10）與抽穗期相關；4 個（qPH-2、qPH-7、qPH-9、qPH-10）與株高相關；3 個（qNT-8、qNT-9、qNT-10）與分蘗數相關；7 個（qFLL-2、qFLL-3、qFLL-4、qFLL-5、qFLL-9、qFLL-10、qFLL-11）與劍葉長度相關；5 個（qFLW-3、qFLW-4、qFLW-6、qFLW-11、qFLW-12）與劍葉寬度相關；5 個（qGY-1、qGY-7、qGY-8、qGY-9、qGY-10）與產量相關；1 個（qPN-3）與穗數相關；5 個（qSN-3、qSN-8、qSN-9、qSN-10、qSN-12）與每穗粒數相關；3 個（qSF-7、qSF-8、qSF-11）與稔實率相關；2 個（qTGW-1、qTGW-7）與千粒重相關；5 個（qPW-1、qPW-3、qPW-8、qPW-9、qPW-12）與平均穗重相關。其中以 qHD-10 的概度值最大（LOD=8.1），對抽穗期的變異解釋量亦最大（29%），而比對 GRAMENE 資料庫與相關研究，可知該 QTL 為已選殖確認之 Ehd1 基因。另由本試驗結果，位於水稻第 10 條染色體在 63 cM 附近可同時得到與抽穗期、株高、分蘗數、劍葉長、產量及每穗粒數等性狀相關之基因座，該位點緊密連鎖之分子標誌（RM5304）可直接作為稈稻育種選拔之利用。

關鍵詞：數量性狀基因座、基因定位、最大概度值

---

<sup>1</sup> 行政院農業委員會桃園區農業改良場研究報告第 443 號。

<sup>2</sup> 桃園區農業改良場助理研究員(通訊作者, jianjenyou@tydais.gov.tw)。

<sup>3</sup> 國立台灣大學農藝學系碩士生及副教授。

## 前 言

全球目前栽培稻主要為 *Oryza sativa* L.，以栽培地區及生育特性可分為二個亞種：*Indica* (印度型) 與 *Japonica* (日本型) (Subudhi *et al.* 2006)，印度型稻又名“秈稻”，可視為熱帶型稻；日本型稻又名“秈稻”，可視為溫帶型稻。台灣地處亞熱帶氣候，原為印度型稻之適栽區，先民於日本殖民之前多栽植原生或秈稻型品種，日本帝國殖民期間引進日本秈稻品種於台灣種植 (鄧, 1999)，初期適應力不佳致產量偏低，後經逐步改良並馴化，逐漸可適應台灣亞熱帶氣候環境栽植；台灣光復後，歷經稻作試驗人員不斷改良，使台灣秈稻品種產量日益提升，民國 70 年代以後的育種方向更朝著優質、高產的目標進行 (羅, 2012)。依據 2011 年農業委員會農糧署臺灣糧食統計要覽資料，台灣目前約有 88.7% 的栽培面積栽植秈稻品種，且臺灣生產稻米幾乎皆為國內食用，由此可知秈稻品種廣受消費大眾的口感喜好，其對於國內糧食供應亦有莫大的貢獻。

一般水稻育種在國內試驗改良場所，仍循傳統雜交育種方式進行，唯自 1990 年代起，隨著生物技術的迅速進展，分子標誌利用於水稻品種鑑別、種子純度鑑定、遺傳分析的應用方興未艾，許多作物過去易受環境影響的性狀，因其為多基因控制且各別基因為微效作用而不易分析，在水稻基因體解序 (IRGSP, 2004) 之後，更多分子標誌資訊可供利用，上述之數量性狀基因座 (QTL) 所在的染色體上位置與基因對外表性狀的貢獻效力等研究陸續被揭露 (Babu *et al.*, 2003; Farooq *et al.*, 2010; He *et al.*, 1999)。除了數量性狀基因座定位 (QTL mapping) 之外，進一步據圖選殖 (map-based cloning) 各別基因 (Ashikari and Matsuoka, 2006; Ding *et al.*, 2011; Fan *et al.*, 2006; Jiang *et al.*, 2010; Takahashi *et al.*, 2001; Yano *et al.*, 2000)，以及利用分子標誌輔助育種選拔的例子 (Kanbar and Shashidhar, 2011; Madoka *et al.*, 2008; Takeuchi *et al.*, 2006; Yan *et al.*, 2009) 也越來越多。例如：Neeraja *et al.* (2007) 僅花費 2~3 年的時間，成功地將耐淹水性基因座 (*Sub1*) 回交導入東南亞地區廣為栽培的水稻品種 Swarna 上，以解決此地常因淹水而造成產量大減的問題；而陳等 (2012) 利用分子標誌輔助抽穗期相關 QTL (*Hd1*、*Hd6* 及 *Ehd1*) 之前景選拔，為國內第一個利用分子標誌輔助選拔育成的品種，此一途徑確可加速一般育種選拔之時效。

國內秈稻品種「台農 67 號」為民國 67 年農業試驗所所育成，曾為民國 70~80 年代台灣栽培面積最廣之品種 (羅, 2012)，具強稈、產量高、適應性廣的特性，廣受

農民的喜愛；而日本品種「越光」為 1979 年所育成，具有極佳的食味品質，米粒外觀亦晶白透亮，鮮少白堊質，因此，仍為目前日本廣為栽培之品種 (Kojima *et al.*, 2004)，且持續用以作為試驗雜交之親本。本試驗即利用日本良質品種「越光」與台灣豐產品種「台農 67 號」雜交，以所建立之後裔行系進行重要之農藝性狀基因座定位，期能瞭解控制各性狀基因位置與其對外表型的貢獻程度，進而利用各基因座附近的分子標誌作為爾後育種選拔之參考。

## 材料與方法

### 一、試驗材料與性狀調查

本試驗以越光與台農 67 號所雜交之 102 個  $F_2$  後裔行，經世代推進繁殖，各  $F_2$  衍生系個別依編號分開收穫，100 年二期作於本場收穫  $F_{2.6}$  世代種子。試驗於 101 年一期作種植於本場試驗田，各  $F_{2.6}$  後裔行種植 3 行，每行 20 株，行株距 30×15 公分，依序排列單本植，兩親（越光與台農 67 號）種於最後作為對照，生育期間三要素用量  $N-P_2O_5-K_2O=120-72-90 \text{ kg ha}^{-1}$ 。

各系行於田間調查抽穗期、株高、分蘖數、劍葉長度和劍葉寬度性狀，而產量及其相關性狀（穗數、每穗粒數、稔實率、千粒重及平均穗重）則於收穫後調查。各性狀之調查標準如下，抽穗期（HD）：以各行系內整體抽穗程度達 50% 時，記錄為抽穗日期，與插秧日相距天數為抽穗期；株高（PH）與分蘖數（NT）：於各系糊黃熟時期調查 10 株，平均後代表該系行之值；劍葉長度（FLL）與劍葉寬度（FLW）：於糊黃熟期選取 6 株、每株 3 片健康劍葉葉片，測量後平均；穀粒產量（GY）：各系收穫適期割取 30 株，烘乾後秤量重量，再行推算為每公頃產量；穗數（PN）、每穗粒數（SN）、稔實率（SF）、千粒重（TGW）和平均穗重（PW）：於各系行收穫適期割取 5 株，烘乾後秤量及計數，再換算各性狀資料。

### 二、親本與 $F_2$ 基因型分析及連鎖圖譜建立

各別剪取兩親本與 102 個  $F_2$  單株之葉片，以改良式 CTAB 法 (Doyle and Doyle, 1990) 萃取 DNA，並參考陳等 (2010)、Orjuela 等 (2010) 及 McCouch 等 (2002) 所使用之 SSR 及 Indel 分子標誌 (marker) 設計引子，進行 PCR (polymerase chain reaction) 擴增，篩選兩親間具有多型性的分子標誌，進一步分析各  $F_2$  單株的基因型

(genotype)。

本試驗族群之分子標誌連鎖圖譜建立(郭, 2012), 利用軟體 MAPMAKER 3.0 (Lincoln *et al.*, 1993) 進行。資料輸入後以指令“group 3 40”設定 LOD=3.0 為門檻值及最大遺傳距離為 40 cM 的條件, 進行各分子標誌分群; 再以指令“compare”確認各連鎖群內分子標誌的排列順序, “map”指令計算各分子標誌間的距離; 最終可得對應於水稻 12 條染色體的連鎖群。

### 三、各系行基因型與各數量性狀基因座定位

將 102 個 F<sub>2.6</sub> 後裔行各性狀外表型 (phenotype) 資料, 與郭 (2012) 分析之分子標誌基因型 (marker genotype) 及所建立的連鎖群圖譜, 利用 Windows QTL Cartographer 軟體 (Wang *et al.*, 2012) 進行分析, 資料依軟體格式匯入後以 CIM (Composite Interval Mapping, 綜合區間定位法) 進行分析, 為使試驗所調查之性狀皆可測得相關 QTL 位置以供後續選拔參考, 僅初步將 LOD (Likelihood ratio of odds, 概度對數值) 設為 2.0, 在水稻 12 條染色體上逐步檢測, 倘 LOD 值大於 2.0 者, 可視為在該區定位得到 QTL。最後再以 MapChart 軟體 (Voorrips, 2002) 參考前述定位所得資料進行連鎖群繪圖與標定。

## 結果與討論

### 一、梗稻雜交後裔族群農藝性狀表現

梗稻越光與台農 67 號雜交後裔 102 個 F<sub>2.6</sub> 衍生系之重要農藝性狀如表 1 所示。台農 67 號較越光晚抽穗 23 天, 後裔族群的抽穗期 (HD) 介於 66 至 100 天之間, 平均 82.3 天。台農 67 號平均株高 (PH) 較越光高 20.7 公分, 而整體後裔族群平均 104.3 公分, 最矮之行系與越光相近 (87.9 公分), 但另有 31 個行系株高高於台農 67 號者, 最高為 129.1 公分。越光每株分蘖數 (NT) 15.9 支, 稍高於台農 67 號之 14.3 支, 而各後裔行最高與最低分蘖之間相差 10.2 支, 整體平均 12.9 支。台農 67 號劍葉長度與劍葉寬度 (FLL、FLW) 皆大於越光, 意即越光劍葉葉片較窄細且相對為短, 而所有後裔行系中亦有劍葉長、寬與越光相近屬細短者, 亦另有劍葉長寬如台農 67 號屬長且寬者。

因各行系的生育期不同, 故於收穫前以抽穗日先行推算各系的收穫適期, 實際再

於田間評估行系內各株的生育情況，選取成熟度適中者割取稻穗，以調查產量及其相關性狀。由表 1 結果可知，102 個 F<sub>2.6</sub> 衍生系各系產量差異極大( 2,776~9,897 kg ha<sup>-1</sup> )，其中低於越光 ( 3,622 kg ha<sup>-1</sup> ) 者有 3 個行系，但高於台農 67 號 ( 5,573 kg ha<sup>-1</sup> ) 者卻有 80 個行系，整體族群平均 ( 6,389 kg ha<sup>-1</sup> ) 也高於台農 67 號的產量，意即此雜交組合後裔行中，有許多具高產潛能之行系，可供育種選拔使用。越光每株穗數 ( PN ) 14.2 支，高於台農 67 號之 13.4 支，其餘包括每穗粒數 ( SN )、稔實率 ( SF )、千粒重 ( TGW ) 及平均穗重 ( PW ) 等產量相關性狀，皆以台農 67 號高於越光；而雜交後裔族群各產量相關性狀之表現，最大或最小值皆超出兩親範圍，且由表一可知各性狀之偏歪值 ( skewness )，除稔實率 ( SF ) 外，各性狀表現大致符合常態分布趨勢。

表 1. 101 年一期稈稻 F<sub>2</sub> 衍生系及其兩親本之重要農藝性狀

Table 1. Major agronomic traits of F<sub>2</sub>-derived lines and their *japonica* type parents in first cropping season, 2014

Trait <sup>§</sup>	F <sub>2</sub> - derived lines						Parents	
	Skewness	Kurtosis	Min.	Max.	Median	Mean	Koshihikari	TNG67
HD	-0.011	-0.285	66	100	83	82.3 ± 7.18	81	104
PH	0.286	-0.073	87.9	129.1	103.8	104.3 ± 8.31	87.1	107.8
NT	0.231	0.641	8.4	18.6	12.8	12.9 ± 1.78	15.9	14.3
FLL	0.385	0.827	24.8	43.7	32.1	32.3 ± 3.32	24.4	38.4
FLW	-0.068	-0.310	12.25	16.64	14.64	14.60 ± 0.98	12.60	16.88
GY	-0.329	1.014	2775.8	9897.1	6524.3	6389.2 ± 1225.7	3622.2	5572.8
PN	0.061	0.099	6.0	19.4	13	13.1 ± 2.52	14.2	13.4
SN	-0.210	0.450	60.0	150.2	106.1	105.9 ± 15.94	70.9	118.8
SF	-3.145	14.278	66.4	94.7	89.6	88.4 ± 5.74	90.9	92.7
TGW	-0.208	1.012	19.1	30.1	25	24.9 ± 1.80	24.2	24.3
PW	0.142	0.120	1.53	3.70	2.58	2.59 ± 0.42	1.72	2.23

<sup>§</sup> HD, heading date (days); PH, plant height (cm); NT, number of tillers; FLL, flag leaf length (cm); FLW, flag leaf width (mm); GY, grain weight (Kg ha<sup>-1</sup>); PN, panicle number per plant; SN, spikelet number per panicle; SF, spikelet fertility (%); TGW, 1000-grain weight (g); PW, average panicle weight (g).

## 二、連鎖圖譜建立

本研究以越光與臺農 67 號兩水稻品種為親本雜交產生之 102 個 F<sub>2</sub> 衍生後代做為基因定位之族群，以 MAPMAKER 建立之遺傳圖譜共分析了 112 組多型性分子標誌（其中有 2 組分子標誌與其它分子標誌位於相同位置），此 112 組分子標誌共分為 15 個連鎖群，可分別對應於水稻 12 條染色體上（圖一）。連鎖圖譜總長為 1781.2 cM，相鄰分子標誌平均距離為 16.2 cM，其中有 3 個遺傳距離大於 40 cM，分別為第 2 條染色體上，CH0226 與 RM5651 之區間；第 6 條染色體上 RM276 與 CH0648 之區間，以及第 8 條染色體上 RM7057 與 CH0868 之區間。

## 三、梗稻雜交後裔族群農藝數量性狀基因座定位

綜合梗稻雜交組合(越光/台農 67 號)之 102 個 F<sub>2:6</sub> 衍生系的 11 個重要農藝性狀，與其後裔行分子標誌資料（郭，2012），進行 QTL 定位，結果如表 2 所示。影響抽穗期的 2 個 QTL，在染色體第 3 條靠近 RM5626 及第 10 條 RM5304 附近，其中以 qHD-10 可解釋 29.0% 的外表型變異解釋量較大，而此 QTL 的 LOD 值高達 8.1；兩者的累加性效應（additive effect）各為 -1.34 與 -5.47，表示後裔行系中，基因組內具有數量基因 qHD-3 或 qHD-10 時，可使抽穗期提早 1.34 與 5.47 天。

影響株高表現的基因座則有 4 個，分別位在第 2、7、9 及 10 條染色體上之 SSR 分子標誌 RM3865、RM6403、RM6839 及 RM5304 附近，相距 10.0、3.0、1.0、6.0 cM 處，其中以 qPH-10 的變異解釋量（17.3%）及 LOD 值（4.1）最大；累加性效應作用則以 qPH-7 與 qPH-10 兩者較大，唯其效應相反，具有越光 qPH-7 對偶基因之行系可使株高表現增加 4.15 公分，而具有越光 qPH-10 對偶基因則使株高降低 4.78 公分。與分蘖數相關的 QTL 位於第 8、9 及 10 條染色體上 153.3、14.0 及 63.0 cM 位置，三者以 qNT-10 之 LOD 值（3.0）最大，且與 qHD-10、qPH-10 皆座落在 RM5304 附近（圖 1）。另分別測得 7 個與 5 個 QTL 影響劍葉長度及劍葉寬度，其中個別基因座對劍葉長度變異的解釋為 7.4~15.5%，以 qFLL-5 影響劍葉長度最大，其他則另有 qFLL-2、qFLL-3、qFLL-4、qFLL-9、qFLL-10 及 qFLW-11 等 6 個 QTL；對劍葉寬度解釋則在 7.7~15.7% 間，以 qFLW-3 及 qFLW-6 個別可解釋變異量較大，其他則另有 qFLW-4、qFLW-11 及 qFLW-12 等 3 個 QTL 之解釋變異量均大於 7.7%。

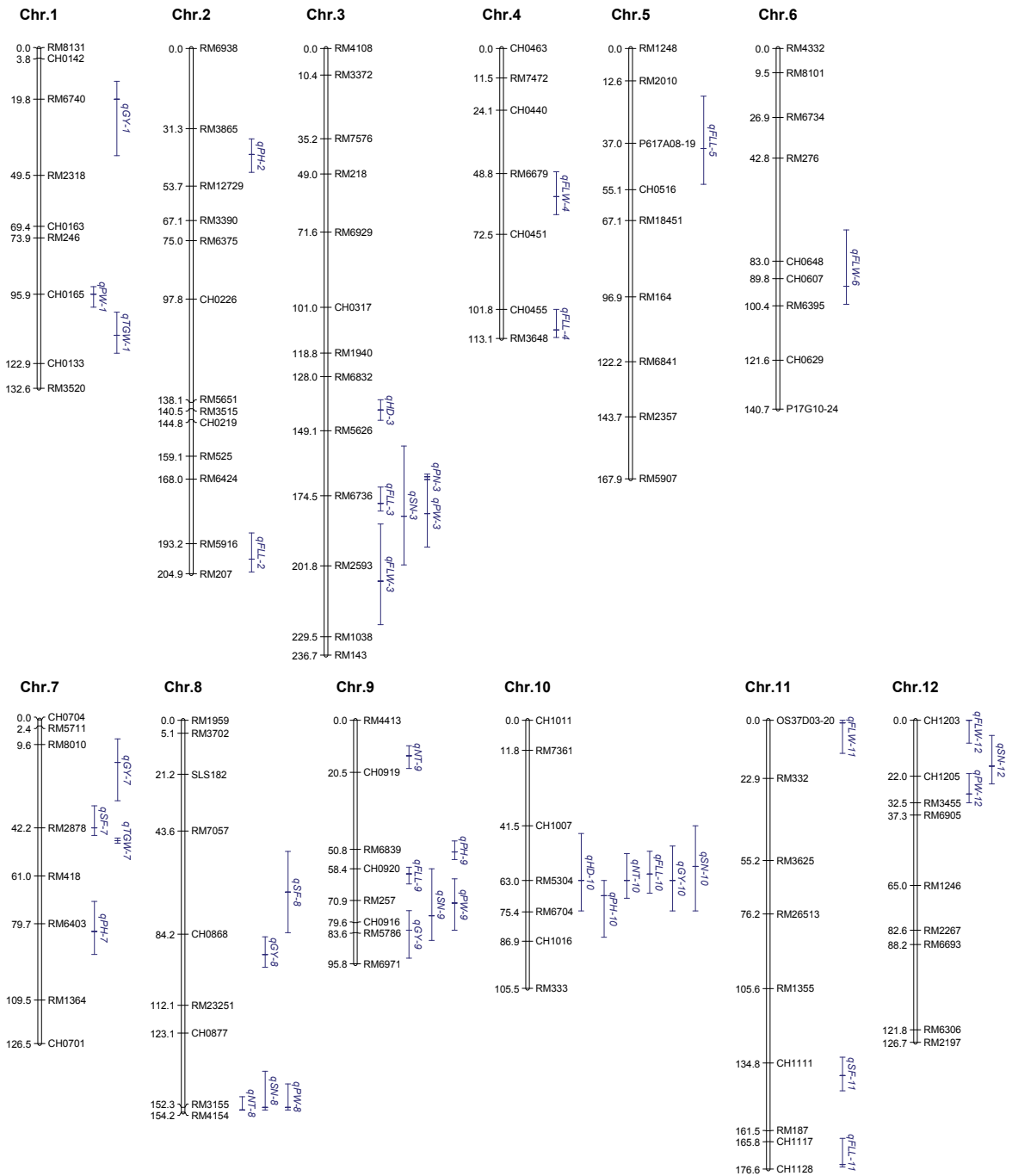


圖 1. 稈稻雜交後裔各重要數量性狀基因座定位

Fig 1. Chromosomal locations of QTLs for 11 main agronomic traits detected from 102 F<sub>2</sub>-derived lines

表 2. 稈稻間雜交所衍生 F<sub>2</sub> 後裔系之各重要數量性狀基因座定位、累加性效應及其對外表型變異解釋率

Table 2. The QTL locations, additive effects and phenotypic variation of major agronomic traits detected from 102 F<sub>2</sub>-derived lines

Trait	Number of QTL detected	QTL	Chr.	Position (cM)	Nearest marker (NM)	Distance between QTL and NM (cM)	LOD	Add.	PVE (%)
HD	2	qHD-3	3	141.0	RM5626	-8.1	2.1	-1.34	9.6
		qHD-10	10	63.0	RM5304	0	8.1	-5.47	29.0
PH	4	qPH-2	2	41.3	RM3865	+10.0	2.2	1.78	11.8
		qPH-7	7	82.7	RM6403	+3.0	2.5	4.15	11.4
		qPH-9	9	51.8	RM6839	+1.0	2.7	-0.64	11.3
		qPH-10	10	69.0	RM5304	+6.0	4.1	-4.78	17.3
NT	3	qNT-8	8	153.3	RM4154	-0.9	2.6	0.53	9.5
		qNT-9	9	14.0	CH0919	-6.5	2.2	0.33	12.4
		qNT-10	10	63.0	RM5304	0	3.0	-0.91	11.4
FLL	7	qFLL-2	2	199.2	RM207	-5.7	2.3	1.20	7.4
		qFLL-3	3	177.5	RM6736	+3.0	2.0	-1.36	7.5
		qFLL-4	4	109.8	RM3648	-3.3	3.4	1.21	11.1
		qFLL-5	5	39.0	P617A08-19	+2.0	4.6	-0.31	15.5
		qFLL-9	9	60.4	CH0920	+2.0	2.1	-1.32	7.9
		qFLL-10	10	60.5	RM5304	-2.5	2.8	-1.31	10.1
		qFLL-11	11	174.8	CH1128	-1.8	2.9	1.39	10.3
FLW	5	qFLW-3	3	207.8	RM2593	+6.0	3.6	-0.58	15.7
		qFLW-4	4	57.8	RM6679	+9.0	2.4	0.36	11.1
		qFLW-6	6	92.8	CH0607	+3.0	4.0	-0.54	14.4
		qFLW-11	11	1.0	OS37D03-20	+1.0	2.4	0.36	7.7
		qFLW-12	12	0.0	CH1203	0	3.0	-0.43	9.0

※ Chr., refers to Chromosome. LOD, refers to Maximum likely hood ratio of odds. Add., refers to additive effect. PVE, refers to phenotypic variance explained by individual QTL.



表 2. 稈稻間雜交所衍生 F<sub>2</sub> 後裔系之各重要數量性狀基因座定位、累加性效應及其對外表型變異解釋率 (續)

Table 2. The QTL locations, additive effects and phenotypic variation of major agronomic traits detected from 102 F<sub>2</sub>-derived lines ( continued )

Trait	Number of QTL detected	QTL	Chr.	Position (cM)	Nearest marker (NM)	Distance between QTL and NM (cM)	LOD	Add.	PVE (%)
GY	5	qGY-1	1	19.8	RM6740	0	2.6	-478.7	8.3
		qGY-7	7	16.6	RM8010	+7.0	3.2	355.3	14.2
		qGY-8	8	92.2	CH0868	+8.0	2.2	528.8	9.4
		qGY-9	9	82.6	RM5786	-1.0	2.8	-491.7	9.0
		qGY-10	10	63.0	RM5304	0	5.7	0.0	18.4
PN	1	qPN-3	3	167.1	RM6736	-7.4	2.0	1.04	14.0
SN	5	qSN-3	3	182.5	RM6736	+8.0	4.5	-10.57	18.9
		qSN-8	8	152.3	RM3155	0	4.0	0.41	10.7
		qSN-9	9	76.9	CH0916	-2.7	3.9	-7.56	12.9
		qSN-10	10	57.5	RM5304	-5.5	3.9	-9.14	15.6
		qSN-12	12	18.0	CH1205	-4.0	2.5	-6.14	7.9
SF	3	qSF-7	7	42.2	RM2878	0	2.4	1.20	9.5
		qSF-8	8	67.6	CH0868	-16.6	3.1	3.41	26.7
		qSF-11	11	139.8	CH1111	+5.0	2.3	-2.13	12.9
TGW	2	qTGW-1	1	111.9	CH0133	-11.0	2.5	0.26	17.5
		qTGW-7	7	47.2	RM2878	+5.0	2.0	0.32	12.4
PW	5	qPW-1	1	95.9	CH0165	0	2.2	-0.04	7.4
		qPW-3	3	181.5	RM6736	+7.0	3.0	-0.23	13.5
		qPW-8	8	152.3	RM3155	0	3.2	0.00	10.4
		qPW-9	9	71.9	RM257	+1.0	2.9	-0.19	10.9
		qPW-12	12	29.0	RM3455	-3.5	2.3	-0.11	9.1

※ Chr., refers to Chromosome. LOD, refers to Maximum likely hood ratio of odds. Add., refers to additive effect. PVE, refers to phenotypic variance explained by individual QTL.

本研究共測得 5 個影響產量的數量性狀基因座 ( qGY-1、qGY-7、qGY-8、qGY-9 及 qGY-10 )，以位在第 10 條染色體 RM5304 附近的 qGY-10 解釋量 ( 18.4% ) 最大，位在第 7 條染色體 RM8010 附近之 qGY-7 ( 14.2% ) 次之，而來自越光之 qGY-7 與 qGY-8

對偶基因可使產量增加，但 qGY-1 與 qGY-9 卻使產量減少。僅測得 1 個影響穗數 (qPN-3) 之 QTL，對外表型變異解釋率 14.0%，可影響每株穗數 1.04 穗。影響每穗粒數之 QTL 則有 5 個，以 qSN-3 及 qSN-10 的影響程度較大，僅具有越光 qSN-8 對偶基因可使每穗粒數些微增加外，餘皆使每穗粒數大幅減少。影響稔實粒率之 QTL 則有 3 個，分別位於染色體第 7、8 及 11 條上，其中以 qSF-8 可解釋該性狀變異量的 26.7% 最大，其可影響稔實率 3.41%。影響千粒重之 QTL 在第 1 及 7 條染色體上之 qTGW-1 與 qTGW-7，其對外表型變異解釋程度各為 17.5% 與 12.4%。至於與平均穗重 (PW) 表現相關的 QTL，在本試驗可定位得知在第 1、3、8、9、12 條染色體上，對此性狀的相關性為 7.4~13.5% 不等。

本試驗調查 11 個重要之農藝性狀，各可定位得到不等數量的 QTL 分布於水稻 12 條染色體上，由圖 1 可更清楚瞭解各 QTL 其  $LOD \geq 2.0$  所座落染色體區間及附近的 marker，如欲針此雜交族群個別 QTL 進行後續遺傳分析或育種選拔，即可以位於該 QTL 兩端的 marker 進行追蹤或篩選。此外，由本試驗結果可發現數個控制不同性狀外表型的 QTL，時而位於染色體上相同或及相近的位點，例如：qHD-10、qNT-10 與 qGY-10 皆位於第 10 條染色體 63 cM 處 (圖 1)，qPH-10、qFLL-10 與 qSN-10 亦位在附近位置 (相距 6.0、-2.5、-5.5 cM)，而上述 6 個 QTL 除 qGY-10 (累加性效應為 0) 外，其他 5 個之累加性效應皆為負值 (表 2)，意即此 5 個 QTL 若源自越光而來者，將使雜交族群抽穗期縮短 5.47 天、株高降低 4.78 公分、分蘗數減少 0.91 支、劍葉長縮短 1.31 公分、每穗粒數減少 9.14 粒。

另在染色體第 3 條 181.5 cM 處、第 8 條 152.3 cM 處及第 9 條 76.9 cM 處附近，亦可定位得到若干個影響不同性狀的 QTL 位於鄰近片段。如此情況，在染色體上極短區間內可定位得到數個影響不同外表型表現之 QTL，有可能為單一基因的多效性表現，亦有可能是緊密連鎖但為控制不同性狀的數個基因座落相近位置 (Takeuchi *et al.*, 2006)，如為後者，在育種選拔時欲得到一優良表現基因，但同時存在另一緊密連鎖基因座為不利表現時，則需以更大量的雜交族群，藉片段間的基因重組方可去除鄰近之連鎖累贅 (linkage drag)。

本試驗所有測得的 42 個 QTL 中，以 qHD-10 LOD 值最大 ( $LOD = 8.1$ )，且對外表性狀的變異解釋量亦最大 (PVE 29%)，經比對 GRAMENE 資料庫 (GRAMENE, 2013) 與相關研究 (陳等, 2010; Doi *et al.*, 2004; Takeuchi, 2011)，可知該 QTL 為已選殖確認之 *Ehd1* (*Early heading date 1*) 基因。日本學者 Doi 等人 (1998) 利用種

稻品種「台中 65 號」與非洲野生稻 (*Oryza glaberrima*) 所建立的回交族群，定位得到 *Ehd1*，並確定其可在短日照條件下促進水稻提早開花。而一般來說，水稻提早開花將使營養生長期縮短，植株的分蘗數與地上部乾物重也跟著減少，亦使光合作用合成的同化物質減少，間接降低最終稻穀產量。由 Endo-Higashi 與 Izawa (2011) 的研究結果可知，水稻植株在結合兩個促進提早開花的基因 (*Hd1* 與 *Ehd1*) 之作用下，因減少稻穗的一次枝梗數，導致每穗粒數減少；本試驗結果與之有相同趨勢，雖目前尚未精確定位得知 qHD-10 位置，但由該 QTL 與 qSN-10 的累加性效應，可知越光所控制該性狀的對偶基因，促使雜交族群抽穗期減短及使每穗粒數減少，且不僅於此，同在 RM5304 附近的 qPH-10、qNT-10 及 qFLL-10 等對偶基因，也使株高、分蘗數及劍葉長度縮短或減少。

由 Jiang 等人 (2010) 以 2 個稈稻栽培品種 Lijiangxintuanheigu 與 Shennong265，雜交之 F<sub>2</sub> 族群進行劍葉長之 QTL 定位結果，位於第 3、6 及 9 條染色體上；而本試驗所得的 7 個與劍葉長度表現相關之 QTL，qFLL-3 與上述結果所在位置不同，而 qFLL-9 則與該試驗之位置相近，可能為同一個基因座；由於該研究之 qFLL9 已進一步完成細定位工作，可取與之共同分離的分子標誌以驗證本試驗 qFLL-9 是否與 qFLL9 為同一基因座。

由 Guo *et al.* (2005) 針對優良雜交稻組合 (珍汕 97/明恢 63) 所建立之重組自交系，測得三個與產量表現相關的 QTL (*yd1a*、*yd1b* 及 *yd7*)，其中 *yd1b* 與 *yd7* 與本試驗所得影響產量表現之 qGY-1 及 qGY-7 位置相近；而 Tian *et al.* (2006) 將不同野生稻 (*O. rufipogon* Griff.) 片段導入中國秈稻品種「桂朝 2 號」的背景，分析 159 個漸滲雜交系 (introgression lines) 與產量表現的關係，可測得二 QTL-*qYP7* 與 *qYP8*，似乎也與本試驗之 qGY-7 及 qGY-8 位置相近；但 Thomson *et al.* (2005) 分析野生稻 (*O. rufipogon*) 與稈稻品種「Jefferson」的 BC<sub>2</sub>F<sub>2</sub> 行系，所得的五個對偶基因中，僅 *yld9.1* 與本試驗結果相似，其餘四個位在第 2、3、6 條染色體上，在本研究則未發現。由本試驗與前人研究結果對照，控制同一性狀的數量基因座往往因分析時使用不同的族群親本、不同的族群結構而會有相異的結果，甚至相同的族群材料在不同生長環境或相異的年期調查，也可能因 QTL 與環境的交感作用而測到不同的對偶基因 (Zhang *et al.*, 2008)。

## 誌 謝

本試驗材料由台南區農業改良場陳榮坤先生與農業試驗所嘉義分所廖大經先生提供，試驗期間場內同仁協助田間管理與考種作業，特此一併誌謝。

## 參考文獻

- 陳正昇、陳榮坤、金漢煊、林彥蓉。2010。以分子輔助選種導入 *hd1*、*Hd6* 和 *ehd1* 抽穗期基因至水稻越光品種。作物、環境與生物資訊 7:1-20。
- 陳榮坤、林彥蓉、羅正宗。2012。水稻新品種臺南 16 號之育成。臺南區農業改良場研究彙報 60:1-12。
- 鄧耀宗。1999。臺灣稻作發展之演變及背景。p.9-12。刊於：張采泉編輯。臺灣稻作發展史。臺灣省政府農林廳。臺灣。
- 郭婷玫。2012。利用分子標誌輔助選拔低白堊質稻米之優良品系。國立台灣大學農藝研究所碩士論文。p.7-9。
- 羅正宗。2012。70 年來臺灣蓬萊稻之育種進展。p.34-48。刊於：陳品川總編輯。稻 100 穗：「臺灣稻米產業百年回顧與展望」。中華民國稻米協進會。臺灣。
- 臺灣糧食統計要覽。2011 年。(http://www.afa.gov.tw/GrainStatistics\_index.asp)
- Ashikari, M. and M. Matsuoka. 2006. Identification, isolation and pyramiding of quantitative trait loci for rice breeding. Trends Plant Sci. 11:344-350.
- Babu, R.C., B.D. Nguyen, V. Chamarek, P. Shanmugasundaram, P. Chezian, P. Jeyaprakash, S.K. Ganesh, A. Palchamy, S. Sadasivam, S. Sarkarung, L.J. Wade and H.T. Nguyen. 2003. Genetic analysis of drought resistance in rice by molecular markers: association between secondary traits and field performance. Crop Sci. 43:1457-1469.
- Ding, X.P., X.K. Li and L.Z. Xiong. 2011. Evaluation of near-isogenic lines for drought resistance QTL and fine mapping of a locus affecting flag leaf width, spikelet number, and root volume in rice. Theor. Appl. Genet. 123:815-826.
- Doi, K., A. Yoshimura and I. Nobuo. 1998. RFLP mapping and QTL analysis of heading date and pollen sterility using backcross populations between *Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud. Breed. Sci. 48:395-399.

- Doi, K. , T. Izawa, T. Fuse, U. Yamanouchi, T. Kubo, Z. Shimatani, M. Yano and A. Yoshimura. 2004. *Ehd1*, a B-type response regulator in rice, confers short-day promotion of flowering and controls *FT*-like gene expression independently of *Hdl*. *Genes Dev.* 18:926-936.
- Doyle, J. J. and J. L. Doyle. 1990. Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus* 12:13-15.
- Endo-Higashi, N. and T. Izawa. 2011. Flowering time genes *Heading date 1* and *Early heading date 1* together control panicle development in rice. *Plant Cell Physiol.* 52:1083-1094.
- Fan, C.C, Y.Z. Xing, H.L. Mao, T.T. Lu, B. Han, C.G. Xu, X.H. Li and Q.F.Zhang. 2006. *GS3*, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein. *Theor. Appl. Genet.* 112:1164-1171.
- Farooq, M., A.G. Tagle, R.E. Santos, L.A. Ebron, D. Fujita and N. Kobayashi. 2010. Quantitative trait loci mapping for leaf length and leaf width in rice cv. IR64 derived lines. *J. Inte. Plant Bio.* 52:578-584.
- GRAMENE. 2013. (<http://gramene.org/qtl/>)
- Guo, L.B., Y.Z. Xing, H.W. Mei, C.G. Xu, C.H. Shi, P. Wu and L.J. Luo. 2005. Dissection of component QTL expression in yield formation in rice. *Plant Breed.* 124:127-132.
- He, P., S.G. Li, Q. Qian, Y.Q. Ma, J.Z. Li, W.M. Wang, Y. Chen and L.H. Zhu. 1999. Genetic analysis of rice grain quality. *Theor. Appl. Genet.* 98:502-508.
- IRGSP. 2004. <http://rgp.dna.affrc.go.jp/IRGSP/index.html>.
- Jiang, S., X. Zhang, J. Wang, W. Chen and Z. Xu. 2010. Fine mapping of the quantitative trait locus qFLL9 controlling flag leaf length in rice. *Euphytica* 176:341-347.
- Kanbar, A. and H.E. Shashidhar. 2011. Participatory selection assisted by DNA markers for enhanced drought resistance and productivity in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica* 178:137-150.
- Kojima, Y., T. Ebitani, Y. Yamamoto and T. Nagamine. 2004. Development and utilization of isogenic lines Koshihikari Toyama BL. p.209. In: Kawasaki, S. (eds.) *Rice Blast: Interaction with Rice and Control*. Kluwer Academic Publishers. Netherlands.

- McCouch, S. R., L. Teytelman, T. Xu, K. B. Lobos, K. Clare, M. Walton, B. Fu, R. Maghirang, Z. Li, Y. Xing, Q. Zhang, I. Kono, M. Yano, R. Fjellstrom, G. DeClerck, D. Schneider, S. Cartinhour, D. Ware and L. Stein. 2002. Development and mapping of 2240 new SSR markers for rice (*Oryza sativa* L.). *DNA Res.* 9:199-207.
- Madoka, Y., T. Kashiwagi, N. Hirotsu and K. Ishimaru. 2008. Indian rice “Kasalath” contains genes that improve traits of Japanese premium rice “Koshihikari”. *Theor. Appl. Genet.* 116:603-612.
- Neeraja, C.N., R. Maghirang-Rodriguez, A. Pamplona, S. Heuer, B.C.Y. Collard, E.M. Septiningsih, G. Vergara, D. Sanchez, K. Xu, A.M. Ismail and D.J. Mackill. 2007. A marker-assisted backcross approach for developing submergence-tolerant rice cultivars. *Theor. Appl. Genet.* 115:767-776.
- Orjuela, J., A. Garavito, M. Bouniol, J. D. Arbelaez, L. Moreno, J. Kimball, G. Wilson, J. F Rami, J. Tohme, S. R. McCouch and M. Lorieux 2010. A universal core genetic map for rice. *Theor. Appl. Genet.* 120:563-572.
- Subudhi, P.K., T. Sasaki and G.S. Khush. 2006. Rice. p.1-5. In: Kole, C.(eds.) *Genome mapping and molecular breeding in plants: Cereals and Millets*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Germany.
- Takahashi, Y., A. Shomura, T. Sasaki and M. Yano (2001) Hd6, a rice quantitative trait locus involved in photoperiod sensitivity, encodes the alpha subunit of protein kinase CK2. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:7922-7927.
- Takeuchi, Y. 2011. Developing isogenic lines of Japanese rice cultivar ‘Koshihikari’ with early and late heading. *Japan Agricultural Research Quarterly* 45:15-22.
- Takeuchi, Y., T. Ebitani, T. Yamamoto, H. Sato, H. Ohta, H. Hirabayashi, H. Kato, I. Ando, H. Nemoto, T. Imbe and M. Yano. 2006. Development of isogenic lines of rice cultivar Koshihikari with early and late heading by marker-assisted selection. *Breeding Sci.* 56:405-413.
- Tian, F., D.J. Li, Q. Fu, Z.F. Zhu, Y.C. Fu, X.K. Wang and C.Q. Sun. 2006. Construction of introgression lines carrying wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) segments in cultivated rice (*Oryza sativa* L.) background and characterization of introgressed segments associated with yield-related traits. *Theor. Appl. Genet.* 112:570-580.

- Thomson, M.J., T.H. Tai, A.M. McClung, X.H. Lai, M.E. Hinga, K.B. Lobos, Y. Xu, C.P. Martinez and S.R. McCouch. 2003. Mapping quantitative trait loci for yield, yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza rufipogon* and the *Oryza sativa* cultivar Jefferson. *Theor. Appl. Genet.* 107:479-493.
- Voorrips, R.E. 2002. MapChart: Software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs. *J. Heredity* 93:77-78.
- Wang, S., C.J. Basten and Z.B. Zeng. 2012. Windows QTL Cartographer 2.5. Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC.  
(<http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>)
- Yan, C.J., S. Yan, Y.C. Yang, X.H. Zeng, Y.W. Fang, S.Y. Zeng, C.Y. Tian, Y.W. Sun, S.Z. Tang and M.H. Gu. 2009. Development of gene-tagged markers for quantitative trait loci underlying rice yield components. *Euphytica* 169:215-226.
- Yano, M., Y. Katayose, M. Ashikari, U. Yamanouchi, L. Monna, T. Fuse, T. Baba, K. Yamamoto, Y. Umehara, Y. Nagamura and T. Sasaki. 2000. Hd1, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the Arabidopsis flowering time gene CONSTANS. *Plant Cell* 12:2473-2484.
- Zhang, J.Z., K. Xiao, Y.J. Zhang, Y.J. Dong, J.L. Xu, Z.K. Li, L.J. Luo and M. Matsuo. 2008. Quantitative trait loci analysis for plant morphological traits in rice (*Oryza sativa* L.) under different environments. *Int. J. Plant Breed. Genet.* 2:1-8.

# Studies on QTL Mapping for Major Agronomic Traits of *Japonica* Rice<sup>1</sup>

Jen-You Jian<sup>2</sup>, Tin-Mei Kuo<sup>3</sup>, and Shun-Fu Lin<sup>3</sup>

## Abstract

The major agronomic traits of 102 F<sub>2</sub>-derived lines obtained from a cross between Koshihikari and Tainung No. 67 were surveyed for QTL mapping. Among 42 mapped QTL, two QTL (qHD-3 and qHD-10) associated with heading date, four QTL (qPH-2, qPH-7, qPH-9 and qPH-10) associated with plant height, three QTL (qNT-8, qNT-9 and qNT-10) related to tiller numbers per plant, seven QTL (qFLL-2, qFLL-3, qFLL-4, qFLL-5, qFLL-9, qFLL-10, and qFLL-11) related to flag leaf length, five QTL (qFLW-3, qFLW-4, qFLW-6, qFLW-11, and qFLW-12) associated with flag leaf width, five QTL (qGY-1, qGY-7, qGY-8, qGY-9 and qGY-10) related to grain yield, one QTL (qPN-3) influencing panicle numbers, five QTL (qSN-3, qSN-8, qSN-9, qSN-10 and qSN-12) relevant with spikelet numbers per panicle, and three QTL (qSF-7, qSF-8 and qSF-11) associated with performance of spikelet fertility, two QTL (qTGW-1 and qTGW-7) corresponded to 1000-grain weight, and five QTL (qPW-1, qPW-3, qPW-8, qPW-9 and qPW-12) related with average panicle weight were identified, respectively. Among all of them, qHD-10 was detected with the highest LOD value (8.1) and contribution of phenotypic variance on heading date (29%). This gene was verified as cloned *Ehd1* based on GRAMENE database and related researches. Besides, several QTL related with heading date, plant height, tiller numbers, flag leaf length, grain yield and grain numbers per panicle were congruently detected around 63 cM region of chromosome 10. A closely linked marker (RM5304) at this region could be used for indirect selection in the rice breeding program.

Key words: Quantitative trait loci (QTL), gene mapping, Likelihood ratio of odds (LOD)

---

<sup>1</sup>. Contribution No.443 from Taoyuan DARES, COA.

<sup>2</sup>. Assistant Researcher (Corresponding author, jianjenyou@tydais.gov.tw) Taoyuan DARES, COA.

<sup>3</sup>. Graduated student, Associate Professor, respectively, Department of agronomy, NTU.