



## 水稻核不育系4个柱头性状的遗传分析

江建华<sup>1†</sup>, 党小景<sup>1†</sup>, 姚文豪<sup>2</sup>, 胡梦竹<sup>2</sup>, 王雨婷<sup>2</sup>, 胡长敏<sup>1</sup>, 张瑛<sup>1</sup>, 王德正<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>安徽省农业科学院水稻研究所, 水稻遗传育种安徽省重点实验室, 合肥 230031; <sup>2</sup>安徽科技学院, 凤阳 233100

**摘要** 为改良水稻(*Oryza sativa*)核不育系柱头性状提供遗传信息, 调查了粳型核不育系7001S、籼型核不育系Z913S及其杂交、自交获得的F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>和F<sub>2:3</sub>群体的4个柱头性状, 分析了4个性状间的相关性, 并利用主基因+多基因遗传模型对2个世代4个性状进行遗传分析。结果表明, 4个性状两两间呈极显著正相关, 相关系数介于0.274–0.897之间。除F<sub>2:3</sub>群体中花柱长度和柱头外露率分别表现出受2对加性-显性主基因和1对负等效加性-显性主基因+多基因控制外, F<sub>2</sub>和F<sub>2:3</sub>群体的柱头长度、花柱长度、柱头-花柱总长度以及柱头外露率均表现出受2对主基因和多基因控制, 且F<sub>2:3</sub>群体中控制花柱长度的主基因表现出加性-显性效应, 其余均表现出加性-显性-上位性效应。2个世代中4个性状均以主基因遗传为主。

**关键词** 水稻, 核不育系, 柱头性状, 主基因+多基因模型, 遗传分析

江建华, 党小景, 姚文豪, 胡梦竹, 王雨婷, 胡长敏, 张瑛, 王德正 (2021). 水稻核不育系4个柱头性状的遗传分析. 植物学报 56, 284–295.

水稻(*Oryza sativa*)是最主要的粮食作物, 世界一半以上的人口以稻米为主食(袁隆平, 2010)。始于我国20世纪70年代的杂交水稻较同熟期常规稻增产20%以上, 杂交水稻的推广种植使水稻生产力大幅提升(Qian et al., 2016)。当前, 我国杂交水稻年种植面积约 $1.67 \times 10^7$  hm<sup>2</sup>, 以杂交籼稻为主, 而杂交粳稻的种植面积不足杂交水稻种植面积的3% (曹黎明等, 2018)。制种产量低是制约杂交粳稻发展的重要因素, 提高粳型不育系的异交结实率是提高杂交粳稻制种产量的关键环节(杨振玉等, 2016)。异交结实率主要取决于水稻花器性状和开花习性, 花器性状主要包括柱头长度(stigma length, STL)、花柱长度(style length, SYL)、柱头外露率(percentage of exerted stigma, PES)和开颖角度(glume opening angle, GOA)等(计慎敏和张大兵, 2007; 罗伟雄等, 2011)。廖佩言等(1986)研究发现, 柱头-花柱总长度(以下简称柱花总长度)(the sum of stigma and style length, TSSL)和柱头单外露率对异交结实率的贡献率分别为17.86%和7.9%。杨保汉(1997)研究表明, 柱头外露率和制种产量呈极显著正相关, 不育系的柱头外露

率每增加1个百分点, 其异交结实率可提高0.74%–0.92%, 制种产量可增加47–68 kg·hm<sup>-2</sup>。可见, 柱头性状与水稻异交结实率密切相关。

柱头性状主要包括柱头长度、花柱长度、柱花总长度和柱头外露率(单外露率、双外露率和总外露率)等。研究发现, 柱头性状间存在紧密联系, 如柱花总长度与柱头外露率呈显著(Virmanani and Athwal, 1973; Miyata et al., 2007; Takano-Kai et al., 2011)或极显著(刘强明, 2015; Zhou et al., 2017)正相关, 柱头长度、花柱长度和柱花总长度间也表现出极显著正相关(Dang et al., 2016; Zhou et al., 2017)。但当前对于柱头性状的研究远远落后于水稻其它性状(如米质性状)(Wang et al., 2012)、农艺性状(Li et al., 2013; Zhou et al., 2013)以及抗性(Zheng et al., 2013)。目前, 对柱头性状的研究多集中于柱头外露率的QTL定位, 研究者利用不同群体检测到112个控制柱头外露率的QTLs(Xiong et al., 1999; Uga et al., 2003; Yu et al., 2006; Miyata et al., 2007; Hu et al., 2009; Yan et al., 2009; Li et al., 2014; 尹成等, 2014; Rahman et al., 2016, 2017; 李威等, 2017;

收稿日期: 2020-12-09; 接受日期: 2021-03-01

基金项目: 水稻遗传育种安徽省重点实验室开放基金(No.SDKF-201904)和国家自然科学基金(No.31601374)

† 共同第一作者

\* 通讯作者。E-mail: wdzhengqin@163.com

Zhang et al., 2018; Bakti and Tanaka, 2019; Liu et al., 2019), 而其中仅3个QTLs (*qSE7* (Rahman et al., 2017)、*qSE11* (Zhang et al., 2018)和*qSER-7* (Liu et al., 2019))被精细定位。对于柱头长度相关性状的报道则较少。研究者利用重组自交系(recombination inbred line, RIL) (Uga et al., 2003, 2010),  $F_2$ 、回交重组自交系(backcross inbred line, BIL)和双单倍体(doubled haploid line, DH)群体(Uga et al., 2010)以及自然群体(Yan et al., 2009; Marathi et al., 2015; Dang et al., 2016; Zhou et al., 2017)在水稻的11条染色体(除第11号染色体外)上检测到28个控制柱头长度的QTLs, 在水稻第1、2、3、4、6、7、10和11号染色体上检测到21个控制花柱长度的QTLs (Uga et al., 2003, 2010; Marathi et al., 2015; Dang et al., 2016; Zhou et al., 2017), 在水稻的9条染色体(除第8、9和10号染色体外)上检测到16个控制柱花总长度的QTLs (陈兰等, 2012; 刘强明, 2015; Liu et al., 2015; Marathi et al., 2015; Dang et al., 2016)。仅见Liu等(2015)将*qSTL3*精细定位于水稻第3号染色体短臂19.8 kb区间, Dang等(2020)将控制花柱长度的基因*OsSYL2<sup>AA</sup>*克隆。尚未见柱头性状基因功能分析等深层次的研究报道, 说明当前对于柱头性状的研究少而浅, 这可能正是导致至今未见分子标记辅助选择(marked-assisted selection, MAS)选育长柱头、高外露率不育系等育种材料报道的主要原因。

本研究以团队自行选育的短柱头、低外露率的粳型光温敏核不育系7001S (李成荃等, 1994)为母本, 以长柱头、高外露率的籼型温敏核不育系Z913S (江建华等, 2017)为父本进行杂交、自交, 以构建的7001S/Z913S  $F_1$ 、 $F_2$ 和 $F_{2:3}$ 群体为研究对象, 对安徽庐江和海南陵水2个环境下的柱头长度、花柱长度、柱花总长度和柱头外露率4个性状间的相关性进行分析, 同时利用广泛应用于水稻(江建华等, 2009)、油菜(*Brassica campestris*) (田露申等, 2009)、小麦(*Triticum aestivum*) (解松峰等, 2019)、玉米(*Zea mays*) (冯云超等, 2019)和野棉花(*Anemone vitifolia*) (冯常辉等, 2020)等各种农作物的主基因+多基因混合模型(曹锡文等, 2013)对2个世代的4个柱头性状进行遗传分析, 旨在揭示柱头性状间的相关性及其遗传基础, 为水稻柱头性状的QTL定位和全基因组关联分析提供互补验证, 同时也为利用籼稻中柱头相关性状

优异基因改良粳稻柱头性状提供理论基础, 从而为创制长柱头、高柱头外露率的粳型水稻温敏核不育系提供技术指导。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

供试材料包括无色短柱头、低柱头外露率的粳型水稻光温敏核不育系7001S (P1) (图1A), 紫色长柱头、高柱头外露率的籼型水稻温敏核不育系Z913S (P2) (图1A)及其杂交、自交所衍生的7001S/Z913S  $F_1$ 、 $F_2$ 和 $F_{2:3}$ 构成的遗传群体材料。

### 1.2 方法

2017年冬季在海南陵水以7001S (P1)为母本, 以Z913S (P2)为父本, 杂交获得7001S/Z913S  $F_1$ 。2018年正季将 $F_1$ 种植于安徽省农业科学院水稻研究所庐江基地(31°30'23"N, 117°18'9"E), 自交获得 $F_2$ 代种子。2019年正季将P1、P2、 $F_1$ 和 $F_2$ 种植于庐江基地(E1), 5月13日播种, 6月14日移栽。2019年冬季将P1、P2、 $F_1$ 和 $F_{2:3}$ 种植于海南陵水基地(E2), 11月27日播种, 12月29日移栽。2个环境中P1、P2和 $F_1$ 均分别种植4行,  $F_2$ 和 $F_{2:3}$ 群体均种植50行, 每行9株, 株行距16.7 cm × 26.7 cm, 常规栽培管理。

柱头长度(STL)指水稻雌蕊上毛刷状部分的长度, 花柱长度(SYL)指毛刷状底部与子房交界处之间的长度(Marathi et al., 2015; Zhou et al., 2017), 柱花总长度(TSSL)指柱头长度与花柱长度之和(图1B)。

柱头长度相关性状的测量方法: 在植株盛花期从主茎穗(最高穗)上取10个正张开的颖花(取样时间为每天10:00–14:00); 从颖花中剥取8个完整的雌蕊置于带有摄像头(MDX4)的体式显微镜(MZ11, 广州市明美光电技术有限公司)视野中拍照; 利用Micro-Shot v1.2图像处理系统在图片上测量柱头长度相关性状(图1B); 计算单株所有16个柱头(每个雌蕊2个柱头)长度相关性状的平均值, 作为该单株(株系)柱头长度相关性状的表型值。P1、P2和 $F_1$ 各株系调查8个雌蕊即16个柱头长度相关性状数据作为该株系的表型值;  $F_2$ 和 $F_{2:3}$ 分别调查了344个和300个单株, 每单株调查16个柱头长度相关性状数据作为该单株的表型值。

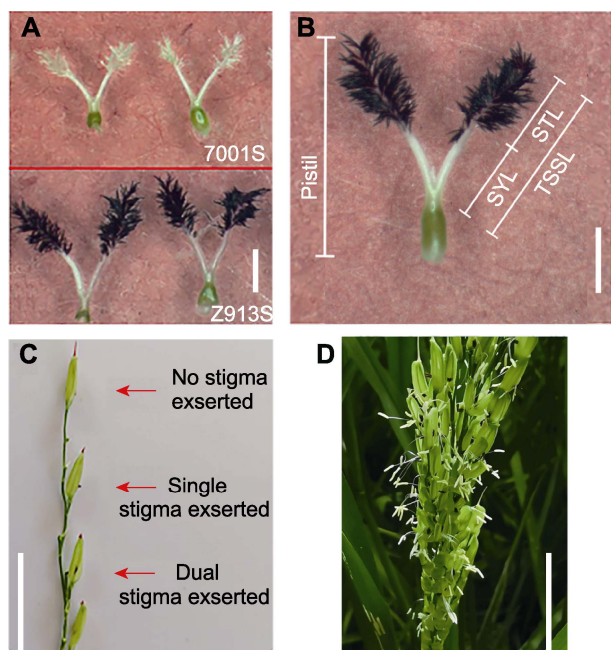


图1 7001S和Z913S雌蕊及柱头表型

(A) 7001S和Z913S的柱头长度比较; (B) 水稻雌蕊各部位名称 (STL: 柱头长度; SYL: 花柱长度; TSSL: 柱花总长度); (C) 水稻柱头无外露、单外露以及双外露的表型; (D) Z913S田间柱头外露表型。 (A), (B) Bars=1 mm; (C), (D) Bars=1 cm

Figure 1 Phenotypes of pistil and stigma of 7001S and Z913S

(A) Stigma morphology of 7001S and Z913S; (B) Names of rice pistil parts defined in this study (STL: Stigma length; SYL: Style length; TSSL: The sum of stigma and style length); (C) Phenotype of single, dual, and no stigma exsertion in a spikelet; (D) Phenotype of exserted stigma in Z913S. (A), (B) Bars=1 mm; (C), (D) Bars=1 cm

柱头外露率在家系开花结束后10天调查, 具体方法参照Miyata等(2007)并略作改动。简而言之, 柱头外露率等于主茎穗的外露柱头数除以总柱头数(总颖花数的2倍)所得的百分比(图1C)。P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>和F<sub>1</sub>分别调查了10个单株的主茎穗, 10个单株主茎穗的均值即为该株系柱头外露率表型值; F<sub>2</sub>和F<sub>2:3</sub>分别调查344个和300个单株, 各单株分别调查主茎穗和2个分蘖穗, 以3个穗子柱头外露率的均值作为该单株柱头外露率表型值。

### 1.3 数据分析

用Excel软件进行柱头性状统计分析和性状间的相关性分析。遗传力的计算公式为:  $H^2 = (V_{F2} - (V_{P1} + V_{P2} + V_{F1})/3) / V_{F2}$ , 其中,  $H$ 表示遗传力;  $V_{P1}$ 、 $V_{P2}$ 、 $V_{F1}$ 和 $V_{F2}$

分别表示P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>1</sub>和F<sub>2</sub>的方差。

F<sub>2</sub>和F<sub>2:3</sub>群体4个柱头相关性状的次数分布按照盖钧镒(2000)的方法进行整理。采用曹锡文等(2013)开发的植物数量性状分离分析软件SEA-G4F2 (P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>1</sub>和F<sub>2</sub>)和SEA-G4F3 (P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>1</sub>和F<sub>2:3</sub>)中的极大似然法和IECM算法估算2个世代4个柱头相关性状, 获得5类24种遗传模型的极大对数似然函数值和AIC (Akaike's Information Criterion)值。根据最佳模型选择原则, AIC值最小的模型为相对最适模型, 当出现与相对最适模型AIC值接近的几个模型时, 这几个模型均作为备选模型, 此时需通过样本分布与理论分布间的均匀性检验和Kolmogorov-Smirnov检验来比较各备选模型适合性概率大小, 从而筛选出最适模型, 同时得出最适模型下各成分分布参数。其中主基因遗传率  $h^2_{mg}(\%) = \sigma^2_{mg} / \sigma^2_p$ ; 多基因遗传率  $h^2_{pg}(\%) = \sigma^2_{pg} / \sigma^2_p$ 。

## 2 结果与讨论

### 2.1 水稻柱头性状间的相关性分析

由表1可知, 在7001S/Z913S组合未经选择的F<sub>2</sub>和F<sub>2:3</sub>群体中, 柱头性状两两之间均呈极显著正相关, 相关系数介于0.274 (F<sub>2</sub>中SYL和PES)–0.897 (F<sub>2</sub>中STL和TSSL)之间。2个世代中的柱花总长度和柱头外露率表型相关系数分别为0.383 (F<sub>2</sub>)和0.365 (F<sub>2:3</sub>) (散点图见图2), 决定系数( $R^2$ )分别达14.68% (F<sub>2</sub>)和13.34% (F<sub>2:3</sub>), 说明在7001S/Z913S后代分离群体的柱头外露率变异中, 13%以上由柱花总长度的变异引起, 这种极显著线性正相关具有一定的生物学意义。

### 2.2 水稻柱头相关性状的遗传分析

#### 2.2.1 柱头相关性状表型特征及次数分布

E1和E2中Z913S 4个柱头相关性状值均极显著高于7001S (表2; 图3)。7001S/Z913S F<sub>1</sub>的4个柱头相关性状均介于双亲之间, 其中STL和TSSL接近于双亲均值, 而SYL和PES偏向于高值亲本。分离群体中4个性状的变异系数介于11.88%–49.68%之间, 说明7001S/Z913S组合中的F<sub>2</sub>和F<sub>2:3</sub>群体有较好的遗传多样性。不同环境中4个性状的遗传力均大于82%, 表明这4个性状以遗传为主。但P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>和F<sub>1</sub>联合方差分

表1 水稻4个柱头性状间的相关性系数

Table 1 Correlation coefficients among four stigma traits of rice

Traits	Stigma length	Style length	The sum of stigma and style length	Percentage of exerted stigma
Stigma length	—	0.432**	0.897**	0.298**
Style length	0.526**	—	0.847**	0.320**
The sum of stigma and style length	0.792**	0.893**	—	0.365**
Percentage of exerted stigma	0.386**	0.274**	0.383**	—

“—”的左下角和右上角分别表示 $F_2$ 和 $F_{2:3}$ 的相关性系数; \*\*表示在1%水平差异显著。  
Lower left triangle and upper right triangle of “—” indicates  $F_2$  and  $F_{2:3}$ , respectively; \*\* indicate significant differences at 1% level.

表2 水稻7001S/Z913S组合 $F_2$ 和 $F_{2:3}$ 群体柱头性状描述

Table 2 Description of stigma traits of the  $F_2$  and  $F_{2:3}$  populations and 7001S/Z913S of rice

Trait	Envi-ron-ment	Parent		$F_1$	$F_2/F_{2:3}$ population					
		7001S	Z913S		Range	Means±standar-d deviation	Coefficient of variation (%)	Heritability (%)	Skew-ness	Kurtosis
Stigma length	E1	0.915	1.571**	1.237	0.782–1.666	1.145±0.143	12.48	82.85	0.54	0.88
	E2	0.915	1.511**	1.204	0.690–1.560	1.122±0.148	13.24	82.37	0.11	0.23
Style length	E1	0.721	0.931**	0.852	0.468–1.160	0.782±0.119	15.20	84.38	0.69	0.36
	E2	0.600	0.924**	0.790	0.394–1.283	0.786±0.201	15.62	82.66	0.11	–0.86
The sum of stigma and style length	E1	1.636	2.502**	2.089	1.406–2.617	1.927±0.229	11.88	91.73	0.63	0.30
	E2	1.521	2.434**	1.994	1.218–2.618	1.907±0.297	15.58	92.54	0.14	–0.50
Percentage of exerted stigma	E1	14.82	51.00**	37.88	3.24–78.52	30.64±15.22	49.68	86.80	0.76	0.47
	E2	22.83	50.37**	38.21	2.33–80.79	40.44±18.01	44.53	90.63	0.10	–0.76

E1: 2019年庐江; E2: 2020年陵水; \*\*表示在1%水平差异显著。  
E1: 2019 in Lujiang; E2: 2020 in Lingshui; \*\* indicate significant differences at 1% level.

析结果(表3)表明, 环境效应对4个柱头性状的表型值以及基因型与环境间的互作效应对PES表型值均存在一定影响。 $F_2$ 和 $F_{2:3}$ 分离群体中4个性状均表现出近似于连续的正态分布, 双向超亲分离, 适于进行遗传分析(图4)。

2.2.2 柱头4个相关性状遗传模型的建立

根据5类24种模型及各性状的次数分布, 求出各性状所有模型下的极大似然值和AIC值(数据未显示)。选AIC值最小及3个与之最为接近的4个模型进行适合性检验。结果表明, E1中STL性状MX2-ADI-AD模型的AIC值最小, 但PG-ADI、MX1-AD-ADI和MX2-ADI-ADI模型的AIC值与之相近, 故PG-ADI、MX1-AD-ADI、MX2-ADI-ADI和MX2-ADI-AD模型可作为STL的备选模型(表4)。应用与E1中STL相同的方法对其它

性状进行备选模型的选择。2个环境下4个柱头性状备选模型的极大似然值和AIC值见表4。

经适合性检验, E1中STL的4个备选模型20个适合性检验统计量均未达显著水平(表4), 但MX2-ADI-AD模型理论分布配合实际分布适合性的概率比PG-ADI、MX1-AD-ADI和MX2-ADI-ADI模型高(数据未显示), 表明MX2-ADI-AD模型比另外3个模型的适合性好。因此, 7001S/Z913S组合E1中STL的最佳遗传模型为MX2-ADI-AD, 表明STL在 $F_2$ 群体中表现出受两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因控制。对于E2中STL, PG-ADI和MX1-AD-ADI模型20个适合性检验统计量均有1个达显著水平; 而MX2-ADI-AD和MX2-AD-AD模型均未达显著水平, 但MX2-ADI-AD模型理论分布配合实际分布适合性的概率比MX2-AD-AD模型高, 表明MX2-ADI-AD模型的适合

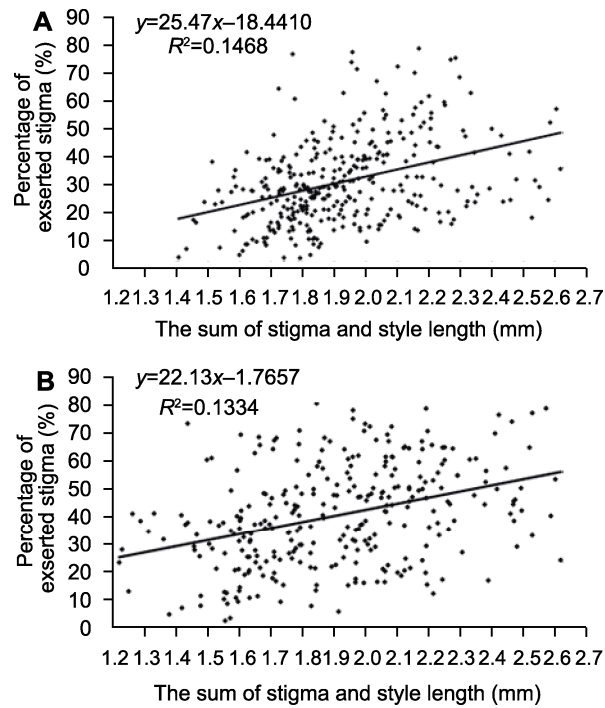


图2 水稻7001S/Z913S组合F<sub>2</sub> (A)和F<sub>2:3</sub> (B)群体柱花总长度和柱头外露率的散点图

Figure 2 Scattered dot of the sum of stigma and style length and percentage of exerted stigma in F<sub>2</sub> (A) and F<sub>2:3</sub> (B) populations of rice 7001S/Z913S

性好。因此, 7001S/Z913S组合E2中STL的最佳遗传模型为MX2-ADI-AD, 表明F<sub>2:3</sub>群体中STL也表现出受两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因控制。

应用与STL相同的方法选择另外3个性状的最佳遗传模型。对于SYL, E1和E2中的最佳遗传模型分别为MX2-ADI-AD和2MG-AD, 表明SYL在2个不同的分离群体中均表现出受两对主基因控制, 但E1中表现为受两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因控制, 而E2中仅表现出受两对加性-显性主基因控制, 不存在多基因效应。对于TSSL, 两个环境中的最佳遗传模型分别为MX2-ADI-AD和MX2-EEAD-AD, 表明TSSL在F<sub>2</sub>群体中表现出受两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因控制, 而在F<sub>2:3</sub>群体中则表现出受两对等加性-显性主基因+加性-显性多基因控制。对于PES, E1中最佳遗传模型为MX2-EEAD-AD, 即在F<sub>2</sub>群体中PES表现出受两对等加性-显性主基因+加性-显性多基因控制; 而E2中PES的最佳遗传模型为MX1-AEND-AD, 即在F<sub>2:3</sub>群体中PES表现为受1对负等效加性-显性主基因+加性-显性多基因控制。4个柱头性状在各自最佳遗传模型下的理论分布拟合曲线与实际分布曲线见图4。

表3 水稻7001S、Z913S和7001S/Z913S F<sub>1</sub> 4个柱头性状的联合方差分析

Table 3 Joint analysis of variance for four stigma traits of rice 7001S, Z913S, and 7001S/Z913S F<sub>1</sub>

Traits	Source of variation	Degrees of freedom	Sum of squares	Mean square	F value	F <sub>0.05</sub>	F <sub>0.01</sub>
Stigma length	Genotypes	2	6.34	3.17	876.00**	3.10	4.85
	Environments	1	0.02	0.02	6.83*	3.95	6.93
	Genotype × Environment	2	0.01	0.01	1.51	3.10	4.85
Style length	Genotypes	2	1.10	0.55	86.84**	3.10	4.85
	Environments	1	0.08	0.08	12.93**	3.95	6.93
	Genotype × Environment	2	0.04	0.02	3.19	3.10	4.85
The sum of stigma and style length	Genotypes	2	12.67	6.33	1174.95**	3.10	4.85
	Environments	1	0.20	0.20	36.45**	3.95	6.93
	Genotype × Environment	2	0.01	0.00	0.86	3.10	4.85
Percentage of exerted stigma	Genotypes	2	16677.93	8338.96	278.09**	3.10	4.85
	Environments	1	136.20	136.20	4.54*	3.95	6.93
	Genotype × Environment	2	327.42	163.71	5.46**	3.10	4.85

\*和\*\*分别表示在P<0.05和P<0.01水平差异显著。\* and \*\* indicate significant differences at P<0.05 and P<0.01, respectively.

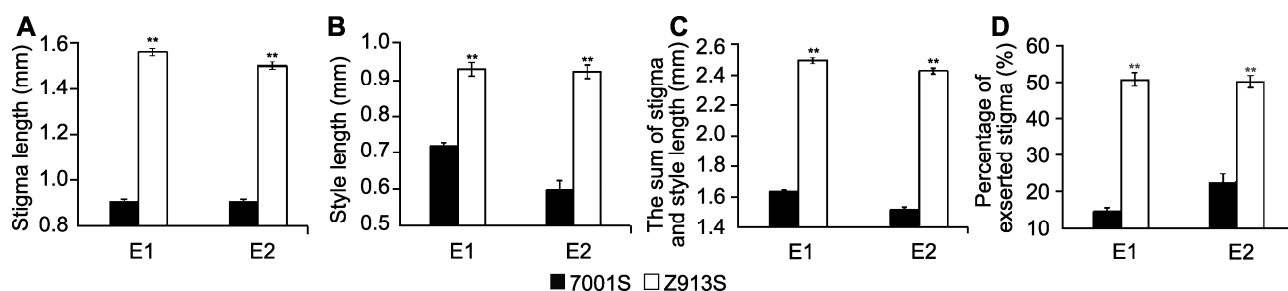


图3 2个环境下水稻7001S和Z913S 4个柱头性状的表现

(A) 柱头长度; (B) 花柱长度; (C) 柱花总长度; (D) 柱头外露率。 \*\* 表示在1%水平差异显著。

Figure 3 Phenotypic evaluations of four stigma traits in two environments of rice 7001S and Z913S

(A) Stigma length; (B) Style length; (C) The sum of stigma and style length; (D) Percentage of exerted stigma. \*\* indicate significant differences at 1% level.

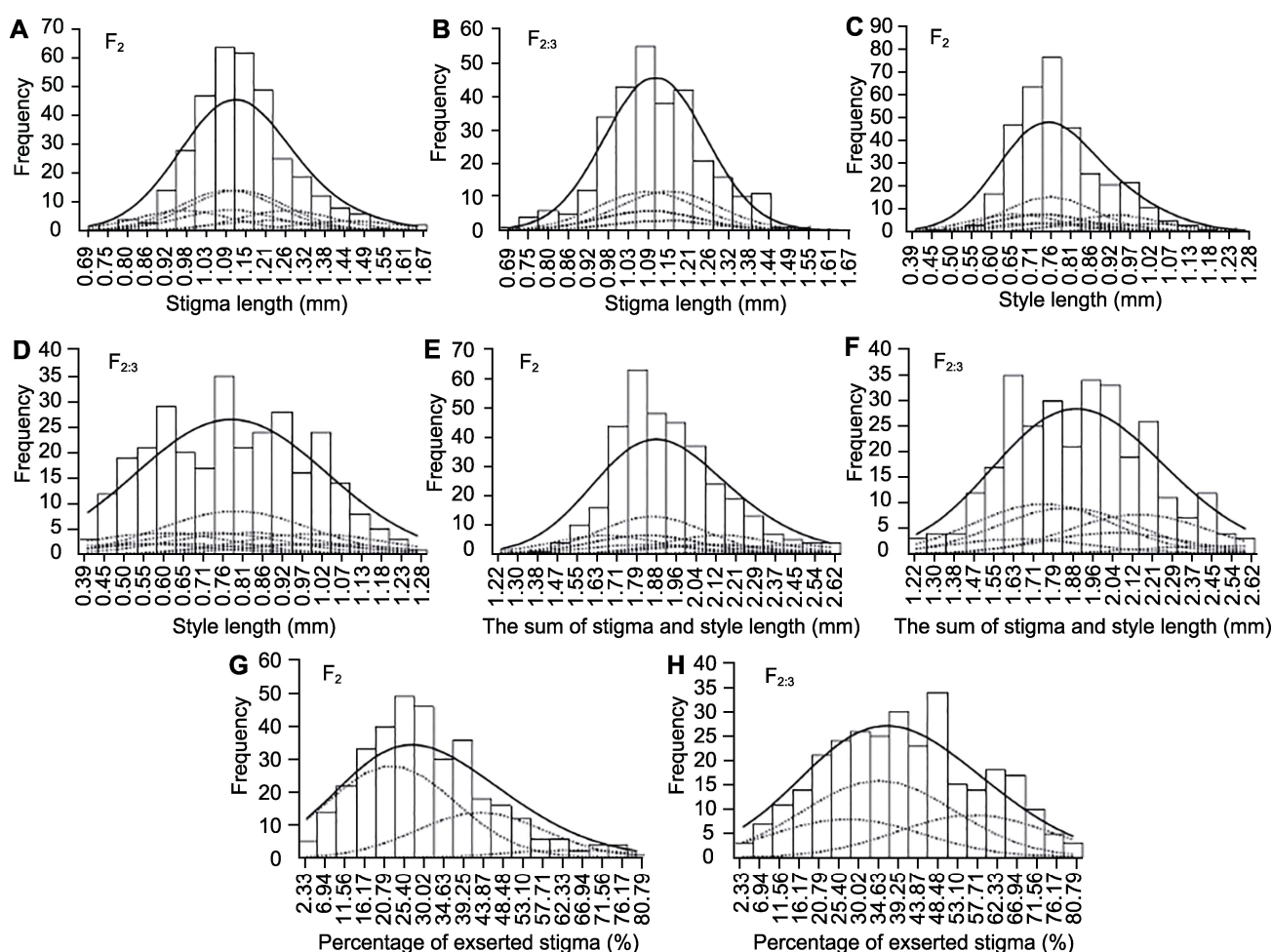


图4 水稻7001S/Z913S组合F<sub>2</sub>和F<sub>2.3</sub>群体4个柱头性状的次数分布和拟合混合分布及其成分分布

(A), (B) F<sub>2</sub>和F<sub>2.3</sub>群体中柱头长度分布; (C), (D) F<sub>2</sub>和F<sub>2.3</sub>群体中花柱长度分布; (E), (F) F<sub>2</sub>和F<sub>2.3</sub>群体中柱花总长度分布; (G), (H) F<sub>2</sub>和F<sub>2.3</sub>群体中柱头外露率分布

Figure 4 Frequency distribution, fitted mixed distribution and its component distribution for four stigma traits of F<sub>2</sub> and F<sub>2.3</sub> populations in the cross of rice 7001S/Z913S

(A), (B) Distribution in F<sub>2</sub> and F<sub>2.3</sub> populations of stigma length; (C), (D) Distribution in F<sub>2</sub> and F<sub>2.3</sub> populations of style length; (E), (F) Distribution in F<sub>2</sub> and F<sub>2.3</sub> populations of the sum of stigma and style length; (G), (H) Distribution in F<sub>2</sub> and F<sub>2.3</sub> populations of percentage of exerted stigma

表4 水稻4个柱头相关性状备选模型配合表型分布的极大似然函数值(MLV)和AIC值(IECM算法)

Table 4 Max log likelihood value (MLV) and Akaike's Information Criterion (AIC) values of candidate models calculated with IECM method for four stigma related traits of rice

Trait	Environment	Candidate model	MLV value	AIC value	Test of goodness-of-fit <sup>a</sup>
Stigma length	E1	PG-ADI	246.62	-481.23	0/0/0/0/0
		MX1-AD-ADI	251.95	-487.89	0/0/0/0/0
		MX2-ADI-ADI	257.05	-490.09	0/0/0/0/0
		<b>MX2-ADI-AD</b>	256.33	-494.66	0/0/0/0/0
	E2	PG-ADI	210.90	-409.81	0/0/0/1/0
		MX1-AD-ADI	210.90	-407.80	0/0/0/1/0
		<b>MX2-ADI-AD</b>	211.65	-397.30	0/0/0/0/0
		MX2-AD-AD	207.63	-397.25	0/0/0/0/0
Style length	E1	MX2-ADI-ADI	322.90	-621.79	0/0/2/0/0
		<b>MX2-ADI-AD</b>	322.69	-627.37	0/0/2/0/0
		MX2-AD-AD	316.56	-623.12	0/1/1/1/0
		MX2-EEAD-AD	313.03	-622.05	0/1/1/1/0
	E2	1MG-A	107.98	-211.96	1/1/0/1/0
		<b>2MG-AD</b>	111.92	-211.84	0/0/0/0/0
		2MG-A	111.21	-214.41	0/0/0/0/0
		MX1-A-AD	112.06	-214.11	0/0/0/0/0
The sum of stigma and style length	E1	2MG-ADI	90.19	-158.38	0/0/0/1/0
		MX1-AD-ADI	92.18	-168.37	0/0/0/1/0
		MX2-ADI-ADI	97.25	-170.51	0/0/0/1/0
		<b>MX2-ADI-AD</b>	95.63	-173.27	0/0/0/1/0
	E2	2MG-EEAD	-12.03	32.05	0/0/1/0/0
		MX1-A-AD	-11.29	32.59	1/1/1/1/0
		MX2-AD-AD	-2.11	22.23	0/0/0/0/0
		<b>MX2-EEAD-AD</b>	-7.10	26.19	0/0/0/0/0
Percentage of exerted stigma	E1	MX2-ADI-ADI	-1538.19	3100.38	0/0/2/0/0
		MX2-ADI-AD	-1538.18	3094.36	0/0/2/0/0
		MX2-AD-AD	-1540.16	3090.32	0/0/2/0/0
		<b>MX2-EEAD-AD</b>	-1545.89	3095.79	0/0/1/0/0
	E2	2MG-AD	-1425.36	2862.71	0/0/2/0/0
		2MG-A	-1426.26	2860.51	0/0/2/1/0
		MX1-AD-AD	-1423.53	2861.07	0/0/2/0/0
		<b>MX1-AEND-AD</b>	-1425.67	2861.34	0/0/2/0/0

<sup>a</sup> 适合性检验中5个数字分别指在 $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$ 、 $nW^2$ 和 $D_n$ 适合性检验中达到显著水平的统计量个数。MG: 主基因模型; PG: 多基因模型; MX: 主基因+多基因模型; A: 加性效应; D: 显性效应; I: 上位性; E: 等效; N: 负向。粗体表示最优模型。

<sup>a</sup> Five digitals in test of goodness-of-fit column denote numbers of significant statistic parameters among  $U_1^2$ ,  $U_2^2$ ,  $U_3^2$ ,  $nW^2$ , and  $D_n$ . MG: Major gene model; PG: Polygene model; MX: Mixed major gene and polygene model; A: Additive effect; D: Dominance effect; I: Epistasis; E: Equal; N: Negative. Bold letter indicates the optimal model.

2.2.3 柱头性状的遗传参数

我们分析了水稻4个柱头性状在 $F_2$ 和 $F_{2:3}$ 群体中各自最佳遗传模型下的遗传参数估计值(表5)。从一阶参数

看, E1中( $F_2$ 群体) STL,  $|d_a|+|d_b|=0.12$ ,  $|h_a|+|h_b|=0.22$ ,  $|i|+|j_{ab}|+|j_{ba}|+|l|=0.40$ ,  $|d_a|+|d_b|+|h_a|+|h_b|+|i|+|j_{ab}|+|j_{ba}|+|l|=0.74$ ,  $|[d]|+|[h]|=0.65$ ; E2中( $F_{2:3}$ 群体)

$|d_a|+|d_b|=0.003$ ,  $|h_a|+|h_b|=0.10$ ,  $|i|+|j_{ab}|+|j_{ba}|+|l|=0.38$ ,  $|d_a|+|d_b|+|h_a|+|h_b|+|i|+|j_{ab}|+|j_{ba}|+|l|=0.48$ ,  $|[d]|+|[h]|=0.54$ , 表明STL在2个群体中均是主基因效应和多基因效应并重, 且均为主基因间的上位性效应最大, 显性效应次之, 加性效应较小。对于SYL,  $F_2$ 群体中 $|d_a|+|d_b|=0.14$ ,  $|h_a|+|h_b|=0.18$ ,  $|i|+|j_{ab}|+|j_{ba}|+|l|=0.17$ ,  $|d_a|+|d_b|+|h_a|+|h_b|+|i|+|j_{ab}|+|j_{ba}|+|l|=0.49$ ,  $|[d]|+|[h]|=0.41$ , 主基因效应和多基因效应基本一致, 且主基因中的加性、显性和上位性效应并重; 而E2中,  $|d_a|+|d_b|=0.25>|h_a|+|h_b|=0.045$ , 表明 $F_{2:3}$ 群体中主基因以加性效应为主。对于TSSL,  $F_2$ 群体 $|d_a|+|d_b|=0.16$ ,  $|h_a|+|h_b|=$

$0.50$ ,  $|i|+|j_{ab}|+|j_{ba}|+|l|=0.52$ ,  $|d_a|+|d_b|+|h_a|+|h_b|+|i|+|j_{ab}|+|j_{ba}|+|l|=1.18$ ,  $|[d]|+|[h]|=1.04$ , 表明主基因效应和多基因效应并重, 而主基因中以显性效应和上位性效应为主; E2中 $|[d]|+|[h]|=0.60>|d|=0.26$ , 表明E2中TSSL以多基因效应为主。对于PES,  $F_2$ 群体 $|d|=10.61<|[d]|+|[h]|=27.68$ , 而E2中 $|d|=17.87>|[d]|+|[h]|=10.65$ , 表明在不同环境/群体中, PES的主基因效应和多基因效应均发挥一定作用。

从二阶遗传参数(表5)看, 水稻4个柱头相关性状在 $F_2$ 和 $F_{2:3}$ 群体中的主基因遗传率介于63.64%–92.13%之间, 多基因遗传率介于17.63%–25.00%之

表5 水稻4个柱头性状遗传参数估计值

Table 5 Estimates of genetic parameters for four stigma traits of rice

Genetic parameter	Trait							
	Stigma length		Style length		The sum of stigma and style length		Percentage of exerted stigma	
	E1	E2	E1	E2	E1	E2	E1	E2
	MX2-ADI-AD	MX2-ADI-AD	MX2-ADI-AD	2MG-AD	MX2-ADI-AD	MX2-EEAD-AD	MX2-EEAD-AD	MX1-AEND-AD
Univalent parameter								
$d_a(d)$	0.06	0.002	0.11	0.05	0.14	−0.26	−10.61	−17.87
$d_b$	0.06	0.001	0.03	−0.20	0.02	—	—	—
$h_a(h)$	−0.12	−0.05	−0.12	0.04	−0.29	—	—	—
$h_b$	−0.10	−0.05	−0.06	−0.005	−0.21	—	—	—
$i$	0.12	0.02	0.05	—	0.17	—	—	—
$j_{ab}$	0.09	0.002	0.02	—	0.10	—	—	—
$j_{ba}$	−0.06	0.001	−0.02	—	−0.01	—	—	—
$l$	0.13	0.36	0.08	—	0.24	—	—	—
$[d]$	−0.45	−0.30	−0.24	—	−0.59	0.06	3.01	−10.51
$[h]$	0.20	−0.24	0.17	—	0.45	0.54	24.67	0.14
Bivalent parameter								
$\sigma^2_p$	0.020	0.022	0.014	0.040	0.053	0.089	232.04	325.28
$\sigma^2_{mg}$	0.013	0.014	0.010	0.033	0.039	0.082	155.72	216.11
$\sigma^2_{pg}$	0.005	0.005	—	—	0.010	—	40.91	80.75
$h^2_{mg}(\%)$	65.00	63.64	71.43	82.50	73.58	92.13	67.11	66.44
$h^2_{pg}(\%)$	25.00	22.73	—	—	18.87	—	17.63	24.82

d: 主基因加性效应值;  $d_a$ : 第1对主基因的加性效应;  $d_b$ : 第2对主基因的加性效应; h: 主基因显性效应值;  $h_a$ : 第1对主基因的显性效应;  $h_b$ : 第2对主基因的显性效应;  $i$ : 加性×加性互作;  $j_{ab}$ : 加性×显性互作;  $j_{ba}$ : 显性×加性互作;  $l$ : 显性×显性互作;  $[d]$ : 多基因加性效应;  $[h]$ : 多基因显性效应;  $\sigma^2_p$ : 表型方差;  $\sigma^2_{mg}$ : 主基因方差;  $\sigma^2_{pg}$ : 多基因方差;  $h^2_{mg}(\%)$ : 主基因遗传率;  $h^2_{pg}(\%)$ : 多基因遗传率。—表示空缺。

d: Main gene additive effect value;  $d_a$ : Additive effect of the first pair of major genes;  $d_b$ : Additive effect of the second pair of major genes; h: Main gene dominant effect value;  $h_a$ : Dominant effect of the first pair of major genes;  $h_b$ : Dominant effect of the second pair of major genes;  $i$ : Epistatic effect value between  $d_a$  and  $d_b$ ;  $j_{ab}$ : Epistatic effect value between  $d_a$  and  $h_b$ ;  $j_{ba}$ : Epistatic effect value between  $h_a$  and  $d_b$ ;  $l$ : Epistatic effect value between  $h_a$  and  $h_b$ ;  $[d]$ : Additive effect of polygene;  $[h]$ : Dominant effect of polygene;  $\sigma^2_p$ : Phenotypic variance;  $\sigma^2_{mg}$ : Major gene variance;  $\sigma^2_{pg}$ : Polygene variance;  $h^2_{mg}(\%)$ : Heritability of major gene;  $h^2_{pg}(\%)$ : Heritability of polygene. — indicates the value is absent.

间,表明这4个柱头性状均以主基因遗传为主。

### 2.3 讨论

本研究对由粳型光温敏核不育系7001S和籼型温敏核不育系Z913S杂交衍生的 $F_2$ 和 $F_{2:3}$ 群体的4个柱头性状STL、SYL、TSSL和PES进行相关性分析。结果表明,4个性状间的相关性系数介于0.274–0.897之间,均表现出极显著正相关,说明柱头性状是复杂的综合性状。其中STL、SYL和TSSL两两间的相关系数均达0.43以上,呈紧密相关,这与Dang等(2016)和Zhou等(2017)利用不同水稻材料构成的自然群体进行分析所得结果一致,表明STL、SYL和TSSL可能由1个或多个相同或紧密连锁的基因位点(QTL)控制。 $F_2$ 和 $F_{2:3}$ 群体中TSSL和PES间的相关系数分别为0.383和0.365,呈极显著正相关,这与前人的研究结果一致(刘强明, 2015; Zhou et al., 2017)。本研究还表明STL与PES间也表现极显著正相关。由于毛刷状柱头(柱头长度部分)是柱头接收外来花粉的器官,因此柱头长度增加及柱头外露率提高必然导致水稻异交结实率增加,从而促进杂交水稻制种产量增加(Miyata et al., 2007; 吴爽等, 2015)。

牛付安等(2012)同时利用主基因+多基因遗传模型和QTL定位的方法对水稻RIL群体穗角进行分析,发现用两种方法检测到的主基因数量具有相对一致性,两者可相互验证。本研究利用主基因+多基因模型中的SEA-G4F2和SEA-G4F3软件(曹锡文等, 2013)对4个柱头性状进行了遗传分析,结果显示,STL、SYL和TSSL均由2对主基因控制,除 $F_{2:3}$ 群体中SYL和TSSL的2对主基因分别表现为加性-显性效应和等加性-显性效应外,其余均表现为加性-显性-上位性效应,这也进一步从遗传层面解释了STL、SYL和TSSL间呈极显著相关的原因,说明这3个性状极可能由相同的主效位点(QTL)控制。而2个世代中PES的最适模型并不一致,分别为MX2-EEAD-AD和MX1-AEND-AD,即 $F_2$ 群体中的PES表现为2对等加性-显性主基因控制,而 $F_{2:3}$ 群体中仅检测到1对负向等效加性-显性主基因,说明相比柱头长度相关性状,PES更易受环境因素的影响(Liu et al., 2019)。结合 $P_1$ 、 $P_2$ 和 $F_1$ 联合方差分析结果,发现4个柱头性状均以基因型遗传为主,但环境效应也对其产生显著(STL和PES)或极显著(SYL和TSSL)影响,且PES同

时受到基因型×环境互作效应的极显著影响,从而导致2个环境中SYL、TSSL和PES检测到的主效基因数量以及主效基因间作用方式不同。本研究同时利用 $F_2$ 和 $F_{2:3}$ 群体在2个环境中对柱头相关性状进行遗传分析,其结果可以互相验证,具有一定的可靠性。即7001S/Z913S组合中的STL、SYL和TSSL可能由2个主效位点(QTL)控制,且控制这3个性状的主效位点可能为相同位点,同时这2个位点中有1–2个也是控制PES的主效位点。进一步结果需要通过后续的QTL定位与连锁分析进行验证。

目前,对于柱头性状的研究主要集中于PES(Xiong et al., 1999; Uga et al., 2003; Yu et al., 2006; Miyata et al., 2007; Hu et al., 2009; Yan et al., 2009; 尹成等, 2014; Li et al., 2014; Rahman et al., 2016, 2017; 李威等, 2017; Zhang et al., 2018; Bakti and Tanaka, 2019; Liu et al., 2019),而对柱头长度相关性状(STL (Marathi et al., 2015; Dang et al., 2016; Zhou et al., 2017)、SYL (Marathi et al., 2015; Dang et al., 2016, 2020; Zhou et al., 2017)和TSSL (Uga et al., 2003, 2010; Yan et al., 2009; 陈兰等, 2012; 刘强明, 2015; Liu et al., 2015; Marathi et al., 2015; Dang et al., 2016))的报道较少。因此,对于4个柱头性状遗传效应的研究也主要集中于PES。从本研究的一阶遗传参数来看,PES以加性效应为主,这与Yan等(2009)的研究结果一致。而STL、SYL和TSSL在不同群体中表现不尽相同。例如,STL在2个群体中均表现出以上位性效应为主,加性效应和显性效应较小。对于SYL而言, $F_2$ 群体中加性、显性和上位性效应并重,而在 $F_{2:3}$ 群体中则表现出以加性效应为主。对于TSSL, $F_2$ 群体中表现出以显性效应和上位性效应为主,而在 $F_{2:3}$ 群体中则以加性效应为主,这与刘强明(2015)利用CSSL群体分析得出TSSL以加性效应遗传为主的结果不尽一致,表明柱头长度性状的遗传较PES更复杂。从二阶遗传参数来看,4个性状在2个世代中的主基因遗传率介于63.64% ( $F_{2:3}$ 群体SYL)–92.13% ( $F_{2:3}$ 群体TSSL)之间,多基因遗传率介于17.63% ( $F_2$ 群体PES)–25.00% ( $F_2$ 群体STL)之间,表明这4个性状均以主基因遗传为主。但本研究同时也发现,4个柱头性状中的多基因效应(加性效应和显性效应)也起较大作用,如 $F_2$ 群体的TSSL,其主基因效应(加性效应、显性效应和上位性效应)绝对值

之和为1.18, 而其多基因效应(加性效应和显性效应)绝对值之和为1.04, 两者基本一致, 其它性状类似。以上结果说明柱头性状虽然属于数量性状, 受主效基因(主基因)和微效基因(多基因)共同控制, 但其同时又与水稻其它数量性状如株高(*sd1*) (Sasaki et al., 2002)、穗粒数(*qSSP7*) (Xing et al., 2008)和生育期(*Ghd7*) (Xue et al., 2008)存在差异, 即本研究中的4个柱头性状其主基因(主效基因)和多基因(微效基因)间的差异并不是很大, 而*sd1*、*qSSP7*和*Ghd7*等主效基因与之对应的微效基因相比其效应差异明显, 这也可能是导致当前柱头性状研究滞后的原因之一。在育种实践中, 籼型水稻的异交率远高于粳型, 尤其是在不育系方面, 这也是限制杂交粳稻和籼粳交杂水稻推广种植的关键性因素。本研究利用核不育系籼粳交后代群体对4个柱头性状进行遗传解析, 为粳型不育系的改良提供了技术路线和理论基础。即育种家在高异交率粳型不育系选育过程中, 可将肉眼易辨的田间柱头外露率的直接观察与柱头长度性状的室内调查相结合, 通过筛选长柱头、高外露率进而提高粳型不育系的异交率。同时, 要统筹考虑主效基因和微效基因的影响, 及时开展早期有效的单株选择, 重点关注高代单株柱头性状的表现, 降低环境因素对柱头性状选择带来的干扰。4个柱头相关性状的基因+多基因遗传分析是对其遗传组成、遗传规律特征及遗传参数进行全面剖析, 不仅可为粳型水稻柱头性状改良提供有益的指导, 也可为柱头性状的基因挖掘、功能分析和分子设计育种提供重要的理论依据。

## 参考文献

- 曹黎明, 程灿, 周继华, 储黄伟, 牛付安, 袁勤 (2018). 上海杂交粳稻产业发展与展望. 中国种业 (9), 19–22.
- 曹锡文, 刘兵, 章元明 (2013). 植物数量性状分离分析 Windows软件包SEA的研制. 南京农业大学学报 36(6), 1–6.
- 陈兰, 张红, 张启武, 江建华, 王洋, 陈杰丽, 洪德林 (2012). 水稻6个异交相关性状的SSR关联分析. 南京农业大学学报 35(2), 1–9.
- 冯常辉, 张友昌, 王孝刚, 张教海, 夏松波, 韩光明, 别墅, 秦鸿德 (2020). 陆地棉现蕾期和开花期性状的遗传分析. 分子植物育种 18, 4747–4753.
- 冯云超, 晏庆九, 张芳魁, 霍仕平, 向振凡, 羊炼, 张兴端 (2019). 玉米果穗露顶主基因+多基因遗传模型及遗传效应. 华北农学报 34(S1), 22–28.
- 盖钧镒 (2000). 试验统计方法. 北京: 中国农业出版社. pp. 99–126, 157–189.
- 计慎敏, 张大兵 (2007). 水稻花器官特征决定以及数量控制的分子机制. 植物学通报 24, 284–292.
- 江建华, 洪德林, 郭媛, 张启武 (2009). 粳稻穗角与谷粒性状的相关性及谷粒性状遗传分析. 植物学报 44, 167–177.
- 江建华, 吴爽, 景春雨, 王德正 (2017). 高异交率水稻籼型温敏核不育系Z913S的选育. 安徽农业科学 45(27), 33–34, 37.
- 李成荃, 许克农, 王守海, 罗彦长, 王德正 (1994). 粳型水稻光敏核不育系7001S的育性与利用研究. 安徽农业科学 22, 11–15.
- 李威, 圣忠华, 朱子亮, 魏祥进, 石磊, 郭亚文, 唐绍清, 王建龙, 胡培松 (2017). 粳稻柱头外露率QTL定位. 中国水稻科学 31, 23–30.
- 廖佩言, 刘景西, 何平, 汪文清 (1986). 水稻花器性状对异交结实影响的初步分析. 农业科学导报 (1), 1–5.
- 刘强明 (2015). 水稻异交相关性状的QTL遗传剖析与柱头长度QTL *qSTL3.1*的精细定位. 博士论文. 南京: 南京农业大学. pp. 21–42.
- 罗伟雄, 李明, 陈军, 罗琼 (2011). 一个新的水稻花器官突变体的鉴定和基因定位. 植物学报 46, 506–513.
- 牛付安, 刘健, 郭媛, 陈兰, 江建华, 洪德林 (2012). 4个环境下稳定表达的控制粳稻穗角性状的新位点. 中国水稻科学 26, 409–416.
- 田露申, 牛应泽, 余青青, 郭世星, 柳丽 (2009). 甘蓝型油菜白花性状的主基因+多基因遗传分析. 中国农业科学 42, 3987–3995.
- 吴爽, 江建华, 汤修竹, 王德正 (2015). 水稻温敏核不育系广莱S的异交特性研究. 杂交水稻 30(3), 35–38.
- 解松峰, 吉万全, 王长有, 胡卫国, 李俊, 张耀元, 师晓曦, 张俊杰, 张宏, 陈春环 (2019). 小麦穗部性状的主基因+多基因混合遗传模型分析. 中国农业科学 52, 4437–4452.
- 杨保汉 (1997). 不育系柱头外露率及其结实率研究. 杂交水稻 12(1), 13–15.
- 杨振玉, 李志彬, 东丽, 朱崴, 蔡卓, 曲丽君, 华泽田 (2016). 中国杂交粳稻发展与展望. 科学通报 61, 3770–3777.
- 尹成, 李平波, 高冠军, 张庆路, 罗利军, 何予卿 (2014). 水稻柱头外露率QTL定位. 分子植物育种 12, 43–49.
- 袁隆平 (2010). 发展杂交水稻 保障粮食安全. 杂交水稻 25(S1), 1–2.
- Bakti C, Tanaka J (2019). Detection of dominant QTLs for

- stigma exertion ratio in rice derived from *Oryza rufipogon* accession 'W0120'. *Breed Sci* **69**, 143–150.
- Dang XJ, Liu EB, Liang YF, Liu QM, Breria CM, Hong DL** (2016). QTL detection and elite alleles mining for stigma traits in *Oryza sativa* by association mapping. *Front Plant Sci* **7**, 1188.
- Dang XJ, Yang Y, Zhang YQ, Chen XG, Fan ZL, Liu QM, Ji J, Li DL, Li YH, Fang BJ, Wu ZX, Liu EB, Hu XX, Zhu SS, She D, Wang H, Li YL, Chen SQ, Wu YF, Hong DL** (2020). OsSYL2<sup>AA</sup>, an allele identified by gene-based association, increases style length in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant J* **104**, 1491–1503.
- Hu SP, Zhou Y, Zhang L, Zhu XD, Wang ZG, Li L, Luo LJ, Zhou QM** (2009). QTL analysis of floral traits of rice (*Oryza sativa* L.) under well-watered and drought stress conditions. *Genes Genomics* **31**, 173–181.
- Li PB, Feng FC, Zhang QL, Chao Y, Gao GJ, He YQ** (2014). Genetic mapping and validation of quantitative trait loci for stigma exertion rate in rice. *Mol Breed* **34**, 2131–2138.
- Li SC, Li WB, Huang B, Cao XM, Zhou XY, Ye SM, Li CB, Gao FY, Zou T, Xie KL, Ren Y, Ai P, Tang TF, Li XM, Deng QM, Wang SQ, Zheng AP, Zhu J, Liu HN, Wang LX, Li P** (2013). Natural variation in *PTB1* regulates rice seed setting rate by controlling pollen tube growth. *Nat Commun* **4**, 2793.
- Liu QM, Qin JC, Li TW, Liu EB, Fan DJ, Edzesi WM, Liu JH, Jiang JH, Liu XL, Xiao LJ, Liu LL, Hong DL** (2015). Fine mapping and candidate gene analysis of *qSTL3*, a stigma length-conditioning locus in rice (*Oryza sativa* L.). *PLoS One* **10**, e0127938.
- Liu Y, Zhang AN, Wang FM, Kong DY, Li MS, Bi JG, Zhang FY, Wang JH, Luo XX, Pan ZQ, Yu XQ, Liu GL, Luo LJ** (2019). Fine mapping a quantitative trait locus, *qSER-7*, that controls stigma exertion rate in rice (*Oryza sativa* L.). *Rice* **12**, 46.
- Marathi B, Ramos J, Hechanova SL, Oane RH, Jena KK** (2015). SNP genotyping and characterization of pistil traits revealing a distinct phylogenetic relationship among the species of *Oryza*. *Euphytica* **201**, 131–148.
- Miyata M, Yamamoto T, Komori T, Nitta N** (2007). Marker-assisted selection and evaluation of the QTL for stigma exertion under japonica rice genetic background. *Theor Appl Genet* **114**, 539–548.
- Qian Q, Guo LB, Smith SM, Li JY** (2016). Breeding high-yield superior quality hybrid super rice by rational design. *Natl Sci Rev* **3**, 283–294.
- Rahman MH, Yu P, Zhang YX, Sun LP, Wu WX, Shen XH, Zhan XD, Chen DB, Cao LY, Cheng SH** (2016). Quantitative trait loci mapping of the stigma exertion rate and spikelet number per panicle in rice (*Oryza sativa* L.). *Genet Mol Res* **15**, gmr15048432.
- Rahman MH, Zhang YX, Zhang KQ, Rahman MS, Barman HN, Riaz A, Chen YY, Wu WX, Zhan XD, Cao LY, Cheng SH** (2017). Genetic dissection of the major quantitative trait locus (*qSE11*), and its validation as the major influence on the rate of stigma exertion in rice (*Oryza sativa* L.). *Front Plant Sci* **8**, 1818.
- Sasaki A, Ashikari M, Ueguchi-Tanaka M, Itoh H, Nishimura A, Swapan D, Ishiyama K, Saito T, Kobayashi M, Khush GS, Kitano H, Matsuoka M** (2002). Green revolution: a mutant gibberellin-synthesis gene in rice. *Nature* **416**, 701–702.
- Takano-Kai N, Doi K, Yoshimura A** (2011). GS3 participates in stigma exertion as well as seed length in rice. *Breed Sci* **61**, 244–250.
- Uga Y, Fukuta Y, Cai HW, Iwata H, Ohsawa R, Morishima H, Fujimura T** (2003). Mapping QTLs influencing rice floral morphology using recombinant inbred lines derived from a cross between *Oryza sativa* L. and *Oryza rufipogon* Griff. *Theor Appl Genet* **107**, 218–226.
- Uga Y, Siangliw M, Nagamine T, Ohsawa R, Fujimura T, Fukuta Y** (2010). Comparative mapping of QTLs determining glume, pistil and stamen sizes in cultivated rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Breed* **129**, 657–669.
- Virmani SS, Athwal DS** (1973). Genetic variability in floral characteristics influencing outcrossing in *Oryza sativa* L. *Crop Sci* **13**, 66–67.
- Wang SK, Wu K, Yuan QB, Liu XY, Liu ZB, Lin XY, Zeng RZ, Zhu HT, Dong GJ, Qian Q, Zhang GQ, Fu XD** (2012). Control of grain size, shape and quality by OsSPL16 in rice. *Nat Genet* **44**, 950–955.
- Xing YZ, Tang WJ, Xue WY, Xu CG, Zhang QF** (2008). Fine mapping of a major quantitative trait loci, *qSSP7*, controlling the number of spikelets per panicle as a single Mendelian factor in rice. *Theor Appl Genet* **116**, 789–796.
- Xiong LX, Liu KD, Dai XK, Xu CG, Zhang Q** (1999). Identification of genetic factors controlling domestication-related traits of rice using an F<sub>2</sub> population of a cross between *Oryza sativa* and *O. rufipogon*. *Theor Appl Genet* **98**, 243–251.
- Xue WY, Xing YZ, Weng XY, Zhao Y, Tang WJ, Wang L, Zhou HJ, Yu SB, Xu CG, Li XH, Zhang QF** (2008). Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading

- date and yield potential in rice. *Nat Genet* **40**, 761–767.
- Yan WG, Li Y, Agrama HA, Luo DG, Gao FY, Lu XJ, Ren GJ (2009). Association mapping of stigma and spikelet characteristics in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol Breed* **24**, 277–292.
- Yu XQ, Mei HW, Luo LJ, Liu GL, Liu HY, Zou GH, Hu SP, Li MS, Wu JH (2006). Dissection of additive, epistatic effect and Q×E interaction of quantitative trait loci influencing stigma exertion under water stress in rice. *Acta Genet Sin* **33**, 542–550.
- Zhang KQ, Zhang YX, Wu WX, Zhan XD, Bakr Anis G, Rahman MH, Hong YB, Riaz A, Zhu AK, Cao YR, Sun LP, Yang ZF, Yang QQ, Cao LY, Cheng SH (2018). *qSE7* is a major quantitative trait locus (QTL) influencing stigma exertion rate in rice (*Oryza sativa* L.). *Sci Rep* **8**, 14523.
- Zheng AP, Lin RM, Zhang DH, Qin PG, Xu LZ, Ai P, Ding L, Wang YR, Chen Y, Liu Y, Sun ZG, Feng HT, Liang XX, Fu RT, Tang CQ, Li Q, Zhang J, Xie ZL, Deng QM, Li SC, Wang SQ, Zhu J, Wang LX, Liu HN, Li P (2013). The evolution and pathogenic mechanisms of the rice sheath blight pathogen. *Nat Commun* **4**, 1424.
- Zhou F, Lin QB, Zhu LH, Ren YL, Zhou KN, Shabek N, Wu FQ, Mao HB, Dong W, Gan L, Ma WW, Gao H, Chen J, Yang C, Wang D, Tan JJ, Zhang X, Guo XP, Wang JL, Jiang L, Liu X, Chen WQ, Chu JF, Yan CY, Ueno K, Ito S, Asami T, Cheng ZJ, Wang J, Lei CL, Zhai HQ, Wu CY, Wang HY, Zheng N, Wan JM (2013). D14-SCF<sup>D3</sup>-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signaling. *Nature* **504**, 406–410.
- Zhou H, Li PB, Xie WB, Hussain S, Li YB, Xia D, Zhao H, Sun SY, Chen JX, Ye H, Hou J, Zhao D, Gao GJ, Zhang QL, Wang GW, Lian XM, Xiao JH, Yu SB, Li XH, He YQ (2017). Genome-wide association analyses reveal the genetic basis of stigma exertion in rice. *Mol Plant* **10**, 634–644.

## Genetic Analysis of Four Stigma Traits with Genic Male Sterile Line in Rice (*Oryza sativa*)

Jianhua Jiang<sup>1†</sup>, Xiaojing Dang<sup>1†</sup>, Wenhao Yao<sup>2</sup>, Mengzhu Hu<sup>2</sup>, Yuting Wang<sup>2</sup>  
Changmin Hu<sup>1</sup>, Ying Zhang<sup>1</sup>, Dezheng Wang<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Rice Genetic Breeding Key Laboratory of Anhui Province, Institute of Rice Research, Anhui Academy of Agricultural Sciences, Hefei 230031, China; <sup>2</sup>Anhui Science and Technology University, Fengyang 233100, China

**Abstract** To provide genetic information suitable for improving stigma-related traits of genic male sterile lines in rice. We investigated four stigma-related traits of 7001S (*japonica* genic male sterile line, P<sub>1</sub>), Z913S (*indica* genic male sterile line, P<sub>2</sub>), F<sub>1</sub> (P<sub>1</sub>×P<sub>2</sub>), F<sub>2</sub> and F<sub>2:3</sub>. Coefficients of linear correlation among four stigma-related traits were calculated, and genetic patterns were analyzed using mixed major-gene plus polygene inheritance models. We found an extremely significant linear positive correlation among four stigma traits, and the correlation coefficients were between 0.274 and 0.897. Genetic analysis revealed that, style length (SYL) and percentage of exerted stigma (PES) were controlled by two major genes with additive-dominant effects and one major gene with additive-equal-negative-dominant effects plus polygenes in F<sub>2:3</sub>, respectively. Stigma length (STL), SYL (except F<sub>2:3</sub>), the sum of stigma and style length (TSSL), and PES (except F<sub>2:3</sub>) were controlled by two major genes plus polygenes in F<sub>2</sub> and F<sub>2:3</sub>. The two major genes expressed additive-dominant-epistatic effects but expressed additive-dominant effects of SYL in the F<sub>2:3</sub> populations. Four stigma traits were mainly governed by major genes in two generations.

**Key words** rice, genic male sterile line, stigma trait, major gene plus polygene model, genetic analysis

Jiang JH, Dang XJ, Yao WH, Hu MZ, Wang YT, Hu CM, Zhang Y, Wang DZ (2021). Genetic analysis of four stigma traits with genic male sterile line in rice (*Oryza sativa*). *Chin Bull Bot* **56**, 284–295.

† These authors contributed equally to this paper

\* Author for correspondence. E-mail: wdzhengqin@163.com

(责任编辑: 朱亚娜)