

## 利用高代回交导入系定位水、旱条件下 影响水稻根系及产量的 QTL

赵秀琴<sup>1</sup>, 徐建龙<sup>1</sup>, 朱苓华<sup>1</sup>, 黎志康<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>中国农业科学院作物科学研究所/农作物基因资源与遗传改良国家重大科学工程, 北京 100081, 中国; <sup>2</sup>International Rice Research Institute, Metro Manila, Philippines)

**摘要:** 严重的水资源危机使得水稻耐旱性的遗传与育种研究成为当今的研究热点之一。【目的】鉴定与水稻耐旱性直接相关的根系性状 QTL, 为通过根系性状 QTL 的标记辅助选择培育耐旱水稻品种提供标记信息。【方法】以从供体 Lemont (粳稻) 导入到特青 (籼稻) 背景的 254 个高代回交导入系中筛选出覆盖供体全基因组的 55 个回交导入系为材料, 采用 PVC 管栽培, 定位了灌溉 (对照) 与干旱 (胁迫) 条件下影响根系及产量性状的 QTL 以及胁迫与对照间性状差值的 QTL。【结果】共检测到 25 个影响根长 (RL)、根数 (RN)、根重 (RW) 和单株粒籽产量 (GY) 的主效 QTL, 根据在不同环境下的表达情况, 将其分为 3 类, 第 1 类 4 个, 在两种环境下均被检测到; 第 2 类 12 个, 只在对照条件下检测到; 第 3 类 9 个, 受干旱胁迫诱导, 只在胁迫条件下被检测到。此外还检测到 11 个影响胁迫与对照条件下性状差值的 QTL。【结论】在水、旱两种条件下均检测到的相对稳定的 3 个 QTL (*QR12b*, *QR18b*, 和 *QRn12*) 及影响两种条件下性状差值 (即性状稳定性) 的 11 个 QTL 可能对耐旱性有直接贡献。

**关键词:** 水稻; 回交导入系; 干旱; 根; 标记辅助选择

## QTL Mapping of Yield and Root Traits Under Irrigation and Drought Conditions Using Advanced Backcrossing Introgression Lines in Rice

ZHAO Xiu-qin<sup>1</sup>, XU Jian-long<sup>1</sup>, ZHU Ling-hua<sup>1</sup>, LI Zhi-kang<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>Institute of Crop Sciences/National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; <sup>2</sup>International Rice Research Institute, Metro Manila, Philippines)

**Abstract:** 【Objective】 In rice breeding research, drought tolerance (DT) is becoming one of the most important target traits for variety improvement under ever-increasing severe drought situation in the whole world. Identification of the root character QTLs which are directly related to DT will provide useful marker information for development of DT rice variety via marker-assisted selection (MAS) against the root QTL. 【Method】 The 55 introgression lines (ILs) selected from 254 advanced backcross introgression population derived from Lemont/Teqing in the Teqing background were planted in PVC pipe in solarium and phenotyped for root characters and grain yield under irrigation and drought stress conditions. QTLs affecting root length (RL), root number (RN), root weight (RW), grain yield (GY) and their stability of expression in both drought and water conditions were identified. 【Result】 A total of 25 main-effect QTL for the four traits were identified, which can be grouped into three types based on their behaviors. Type I included four QTLs which were detected both under two conditions; type II consisted of 12 QTLs which were mapped only at the control condition; and type III consisted of nine QTLs which were induced by drought and detected only under the stress. In addition, eleven QTLs (*QGy6*, *QGy8*, *QGy12*, *QR18a*, *QR112*, *QRn11*, *QRn12*, *QRw1a*, *QRw1b*, *QRw7* and *QRw12a*) affecting trait differences between stress and control were identified. 【Conclusion】 There were three QTLs (*QR12b*, *QR18b* and *QRn12*) which expressed in both of the two environments with same direction and magnitude of gene effect. These three

收稿日期: 2007-04-17; 接受日期: 2007-07-10

基金项目: 农业部“948”资助项目 (2004-Z18 和 2006-G5)

作者简介: 赵秀琴 (1970-), 女, 山西太原人, 博士, 研究方向为作物生理遗传学。通讯作者黎志康 (1952-), 男, 安徽芜湖人, 研究员, 博士, 研究方向为水稻分子遗传学。Tel: 010-62136042; E-mail: lizhk@caas.net.cn

root-QTLs and other eleven QTLs affecting trait differences were considered to directly contribute to DT. The results will provide useful information for fine-mapping of DT-related root QTL and DT rice breeding by MAS.

**Key words:** Rice; Introgression lines (ILs); Drought; Root; Marker-assisted selection

## 0 引言

【研究意义】水资源匮乏已对耗水量大的水稻安全生产形成严重威胁<sup>[1]</sup>, 面对 21 世纪剧增的粮食需求, 培育耐旱节水品种已成为当前水稻主要育种目标之一<sup>[2,3]</sup>。利用分子生物学技术, 挖掘与耐旱基因位点紧密关联的分子标记, 促进分子标记辅助选育 (MAS), 是培育耐旱水稻品种的有效途径之一。【前人研究进展】作物产量及抗逆性属受多基因控制的数量性状, 分子标记技术的发展与完善, 克服了传统遗传学的不足, 实现了目标数量性状位点 (QTL) 的准确追踪, 促进了作物标记辅助育种进程。迄今大量与水稻耐旱性相关的位点已被检测出<sup>[4-8]</sup>。在水稻抗旱育种实践中, 通常采用干旱条件下的产量表现来评价品种的耐旱性。然而在干旱环境下作物基因型与环境互作方差增加, 使产量的遗传力降低, 因而仅通过对产量的选择来培育耐旱品种的效率并不高<sup>[9,10]</sup>。为此, 有学者认为选用对干旱胁迫反映敏感且遗传力较高的二级性状作为耐旱鉴定指标, 可以克服直接根据产量表现选育品种的不足, 推动耐旱育种工作的有效进行<sup>[9-11]</sup>。建立发达的根系以躲避干旱土壤层或提高吸收土壤水的竞争力是植物避旱的一种重要而有效的机制<sup>[5,12-14]</sup>。由于根重、根数量、根长等性状的遗传力较高<sup>[15]</sup>, 因而通过改良根系性状可以促进耐旱水稻品种的有效选育。【本研究切入点】目前关于水稻根系性状 QTL 的研究已取得较大进展, 但多为单一环境下的定位结果<sup>[4-8]</sup>。根系性状的表达除受作物本身的遗传因素控制外, 在很大程度上还受到外界环境条件以及基因与环境互作的影响<sup>[8]</sup>。因此, 挖掘在水、旱条件下均可稳定表达的根系性状 QTL 及其紧密连锁的分子标记, 将有效地促进耐旱水稻品种分子辅助选育。【拟解决的关键问题】为挖掘在水、旱环境下稳定表达的根部性状 QTL, 本研究利用 Lemont (粳稻) 导入到特青 (籼稻) 遗传背景的跨叠整个供体基因组的高代回交导入系为材料, 定位了灌溉与干旱环境下影响水稻根部性状及产量的 QTL, 旨在挖掘耐旱相关的根系性状 QTL, 为耐旱 QTL 的精细定位和通过根性状 QTL 标记辅助选育耐旱水稻品种提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

本研究采用的定位群体来自于供体 Lemont 导入特青遗传背景的 254 个高代回交导入系群体 (ILs)<sup>[16]</sup>。利用已构建完成的遗传图谱 (含 160 个均匀分布的 SSR 标记, 连锁图全长 1 677 cM, 两个标记之间的平均距离为 11.3 cM) 及导入系的基因型分析结果, 从 254 个导入系群体中筛选出 55 个导入系 (ILs)。这 55 个 ILs 的平均每个株系导入的杂合片段数为 4.9 个 (0~19), 纯合片段为 9.7 个 (2~25), 导入片段的平均长度 37.4 cM, 55 个株系导入片段总长度为 15 569.6 cM, 为 Lemont 基因组的 9.3 倍, 而且各株系的导入片段相互跨叠覆盖整个供体基因组。曾利用 55 ILs 和 254 ILs 分别定位旱环境下水稻粒重 QTL, 发现在两个群体中检测到的主效 QTL 除效应大小略有差异外, 其在染色体上的分布及效应方向基本一致, 说明了利用这套跨叠系定位 QTL 的有效性。同时, 由于 55 个 ILs 的遗传背景已接近轮回亲本特青, 多数株系生育期与特青相仿, 抽穗期变幅在 86~89 d, 基本排除了由于生育期不同而引起株系间耐旱性反应不同的可能性。特青是中国大面积推广的高产籼稻品种, Lemont 则是美国南部推广的优质高产粳稻品种。本研究所用的材料为该 55 ILs 及其双亲。

### 1.2 试验方法

试验于 2005 年在国际水稻研究所 (IRRI) 进行。材料种植在 70 cm 高, 直径 25 cm 的 PVC 管中。为保证性状考查时不对根系造成损伤, 影响结果的准确性, 在 PVC 管内套了一个适合内径与高度的尼龙布袋, 袋中装 17 kg 的混合土壤 (壤土: 砂土=3:1) 并在秧苗移栽前定量浇 3 次透水。播种 14 d 后, 每株系种植 3 个 PVC 管, 每个管中移栽 3 株长势一致的幼苗, 秧苗返青后间为 1 株苗。试验设干旱胁迫和对照两个处理, 均为 3 次重复。胁迫处理的株系移栽 15 d 后断水, 在断水 40 d 时, 不同株系之间表现出显著的胁迫差异, 再复水至收获; 对照为正常定量灌水, 保持水层。收获时将尼龙袋从管中取出, 从侧面剖开袋子, 将根柱小心冲洗, 考查株系的根长 (RL, cm), 根数 (RN), 根干重 (RW, g) 及单株产量 (GY, g)。

### 1.3 QTL 检测

以水、旱条件下分别测得的产量及根部性状(根长, 根数和根重)和各性状干旱与对照的差值为输入数据, 利用已构建的分子标记连锁图, 采用 SAS PROC GLM 软件的单向方差分析检测影响各性状及干旱与对照差值的 QTL<sup>[9]</sup>, 以  $P < 0.005$  显著水平作为取舍主效 QTL 的临界值。当 1 个 QTL 与 2 个或 2 个以上标记连锁时, 以  $F$  值最高的标记作为与 QTL 连锁的标记列出<sup>[16]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 亲本与导入系群体的性状表现

干旱胁迫处理使得特青的平均产量降低了 74%, Lemont 降低了 92%, 表明干旱胁迫严重(表 1)。对照条件下, 特青的产量与供体 Lemont 相仿, 根长、根数和根重则显著低于 Lemont; 但在干旱胁迫条件下, 特青的产量及根系的发达程度显著高于 Lemont。干旱导致特青的根长、根数和根生物量分别降低 0.33 cm (0.9%), 74.36 条 (73%), 0.51 g (75%), Lemont 的根长、根数和根生物量分别降低 6.4 cm (16%), 88.2 条 (78%), 0.74g (83%)。在 3 个根部性状中, 根数和根生物量对干旱环境反应较大, 而特青的根长

较 Lemont 对环境相对稳定。比较 55 个导入系在两个水分环境下各个性状的表现, 发现其平均产量、根数及根生物量均显著降低, 分别降低了 87%, 72% 和 74%, 但平均根长增加了 10%, 表明根系延长是该群体适应干旱的主要方式之一。

### 2.2 产量及根系性状 QTL 定位

在第 1、5、6、8 和 12 染色体上检测到影响水稻 GY 的 5 个 QTL, 包括灌溉条件下的 3 个, 干旱胁迫下的 3 个及胁迫与对照差值的 3 个(图, 表 2)。根据这些 QTL 在对照、干旱胁迫环境下的不同表达方式可分为 3 类, 第一类是在对照和干旱条件下均被检测到的 QTL, 包括 *QGy5*, Lemont 等位基因在两种环境下都减少 GY; 第二类只在对照条件下检测到的 QTL 包括 *QGy6* 和 *QGy8*, Lemont 等位基因在前后两个位点分别降低和增加 GY; 第三类是受干旱诱导表达的 QTL 包括 *QGy1* 和 *QGy12*, Lemont 等位基因均减少 GY。*QGy6*、*QGn8* 和 *QGn12* 对 GY 在干旱与对照条件下的差值有贡献, 3 个位点上的 Lemont 等位基因均增加 GY 的差值, 即降低性状的稳定性。

在第 2、3、5、8 和 12 染色体上检测到影响水稻根长的 7 个 QTL, 包括对照条件下的 5 个, 胁迫条件下的 4 个及胁迫与对照差值的 2 个(图, 表 2)。

表 1 55 个特青背景回交导入系在对照和干旱胁迫条件下的根部特征及产量的表现

Table 1 Phenotypic performance of root length (RL), root number (RN), root dry weight (RW) and grain yield (GY) in 55 ILs with Teqing background under control and drought stress conditions

处理及性状 Treatment and trait	特青 Teqing		Lemont			导入系 ILs		斜度 Skew	峰度 Kurt
	平均数	平均数	平均数±标准误	变异系数	变异幅度	Skew	Kurt		
	Mean	Mean	Mean ± SD	CV%	Range				
对照 Control									
根长 RL (cm)	36.11	40.8**	33.09±5.97	18.05	20.83~46.17	0.08	-0.41		
根数 RN	102.06	112.8**	103.22±28.33	27.45	35.67~177.00	0.27	0.31		
根重 RW(g)	0.68	0.89**	0.72±0.27	38.11	0.29~1.08	0.94	0.24		
产量 GY(g/plant)	18.68	16.03	15.71±5.22	33.28	5.11~29.63	-0.06	-0.28		
干旱胁迫 Stress									
根长 RL(cm)	35.78*	34.4	36.39±5.82	15.99	26.40~50.67	0.37	-0.44		
根数 RN	27.69*	24.6	29.10±6.53	22.43	14.00~55.5	0.48	0.99		
根重 RW(g)	0.18*	0.14	0.20±0.06	28.76	0.05~0.32	-0.03	-0.21		
产量 GY(g/plant)	4.9***	1.23	2.30±1.80	78.23	0.11~7.74	0.78	0.22		
两种环境差值 Difference									
根长 RL(cm)	-0.33	-6.4**	3.31*±8.10	244.71	-14.77~27.00	0.37	0.94		
根数 RN	-74.36	-88.2*	-74.12*±28.39	38.3	-149.33~-12.67	-0.5	0.45		
根重 RW(g)	-0.51	-0.74*	-0.53*±0.28	52.8	-1.43~-0.05	0.22	0.67		
产量 GY(g/plant)	-13.78	-14.8*	-13.67**±5.21	38.11	-23.99~-1.34	0.17	-0.52		

\*和\*\*、\*\*\*分别表示在 0.05, 0.01 和 0.001 的概率显著水平

\*, \*\*, \*\*\* represent significant difference at  $P < 0.05$ , 0.01 and 0.001

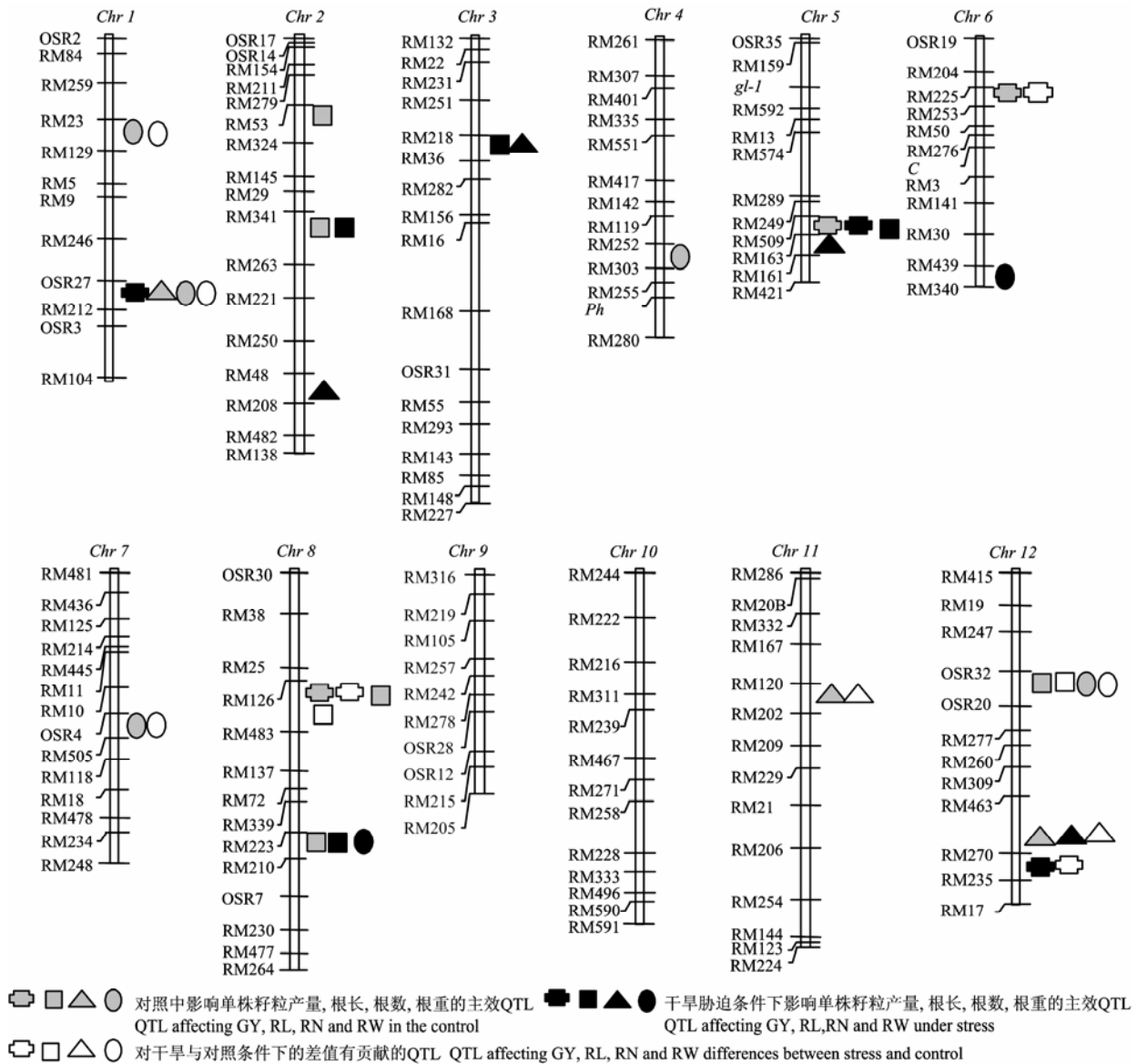


图 对照和干旱条件下从 55 个特青背景回交导入系中检测到影响单株籽粒产量 (GY) 及其根部性状根长 (RL), 根数 (RN) 和根重 (RW) 的主效 QTL 在基因组中的分布

Fig. The genome distribution of QTLs for grain yield per plant (GY), root length (RL), root number (RN) and root weight (RW) detected in 55 ILs with Teqing background in control and water stress conditions

*QR12b* 和 *QR18b* 属于第一类在对照与胁迫条件下稳定表达的 QTL, Lemont 等位基因在两个水分环境下均增加 RL; *QR12a*、*QR18a* 和 *QR112* 属于第二类只在对照环境下表达的 QTL, Lemont 等位基因除在 *QR112* 位点降低 RL 外, 在另 2 个位点均增加 RL; *QR13b* 和 *QR15* 属干旱诱导的第三类 QTL, Lemont 等位基因在 2 个位点均降低 RL。此外, *QR18a* 和 *QR112* 还影响 RL 在干旱胁迫与对照的差值, Lemont 等位基因在 2

个位点均降低性状稳定性, 即具有降低耐旱性的作用。

在第 1、2、3、5、11 和 12 染色体上检测到影响水稻根数的 6 个 QTL, 包括对照条件下的 3 个, 干旱条件下的 4 个以及影响胁迫与对照差值的 2 个 (图, 表 2)。*QRn12* 是唯一在胁迫与对照环境下均表达的 QTL, Lemont 等位基因在两个环境下均增加 RN, 且效应相对较大; *QRn1* 和 *QRn11* 属第二类只在对照条件下表达的 QTL, Lemont 等位基因在这 2 个位点分

表 2 从 55 个特青背景回交导入系中检测到的影响水、旱环境下水稻根长、根数、根重及其产量 QTL

Table 2 QTL affecting root length (RL), root number (RN), root weight (RW) and grain yield per plant (GY) detected in 55 ILs with Teqing background in control and drought stress conditions

性状 Trait	QTL	染色体 Chr	标记区间 Marker interval	对照 Control		干旱胁迫 Stress		差值 Difference	
				<i>F</i>	<i>a</i> *	<i>F</i>	<i>a</i>	<i>F</i>	<i>a</i>
产量	<i>Qgy1</i>	1	<u>OSR27</u> -RM212			4.30	-1.09		
GY (g/plant)	<i>Qgy5</i>	5	<u>RM509</u> -RM163	4.41	-2.17	6.82	-0.97		
	<i>Qgy6</i>	6	<u>RM225</u> -RM253	4.03	-1.78			6.62	2.25
	<i>Qgy8</i>	8	RM126- <u>RM483</u>	4.71	2.09			6.52	2.33
	<i>Qgy12</i>	12	RM270- <u>RM235</u>			4.06	-0.26	4.93	4.01
根长	<i>Qrl2a</i>	2	RM53- <u>RM324</u>	7.53	3.28				
RL (cm)	<i>Qrl2b</i>	2	RM341- <u>RM263</u>	6.49	2.57	10	3.03		
	<i>Qrl3b</i>	3	<u>RM218</u> -RM36			5.71	-3.47		
	<i>Qrl5</i>	5	<u>RM249</u> -RM509			5.06	-2.76		
	<i>Qrl8a</i>	8	RM126- <u>RM483</u>	7.88	3.08			9.34	4.21
	<i>Qrl8b</i>	8	RM223- <u>RM210</u>	9.23	3.42	4.5	2.61		
	<i>Qrl12</i>	12	<u>OSR32</u> -OSR20	4.26	-6.27			9.66	12.01
	根数	<i>Qrn1</i>	1	<u>OSR27</u> -RM212	5.62	11.74			
RN	<i>Qrn2</i>	2	RM48- <u>RM208</u>			5.38	-2.88		
	<i>Qrn3</i>	3	<u>RM218</u> -RM36			5.23	-3.74		
	<i>Qrn5</i>	5	<u>RM163</u> -RM161			4.09	-2.81		
	<i>Qrn11</i>	11	RM120- <u>RM202</u>	5.57	-15.35			4.08	13.1
	<i>Qrn12</i>	12	RM463- <u>RM270</u>	11.13	15.83	22.04	14.32	13.1	-16.94
根重	<i>Qrw1a</i>	1	<u>RM23</u> -RM129	5.4	0.1			9	-0.15
RW (g)	<i>Qrw1b</i>	1	OSR27- <u>RM212</u>	10.87	-0.13			9.59	0.16
	<i>Qrw4</i>	4	<u>RM252</u> -RM303	12.88	0.13				
	<i>Qrw6</i>	6	RM439- <u>RM340</u>			5.74	-0.04		
	<i>Qrw7</i>	7	RM10- <u>OSR4</u>	6.69	0.09			12.8	-0.15
	<i>Qrw8</i>	8	RM223- <u>RM210</u>			8.2	-0.03		
	<i>Qrw12</i>	12	OSR32- <u>OSR20</u>	4.1	-0.07			4.64	0.09

下划线标记表示接近 QTL 一侧的标记。\*加性效应为特青等位基因被 Lemont 替代后产生的效应

The underlined markers are those closer to the true QTL positions. \*QTL effects were associated with the Lemont allele (the effect due to substitution of the Teqing allele by the Lemont allele)

别增加和降低 RL; *QRn2*, *QRn3* 和 *QRn5* 属干旱诱导 QTL, Lemont 等位基因在 3 个位点均降低 RN。另外 *QRn11* 和 *QRn12* 还影响干旱与对照下 RN 差值, Lemont 等位基因在前后 2 个位点分别增加和降低性状差值。

在第 1、4、6、7、8 和 12 染色体上检测到 7 个影响水稻根干重的 QTL, 包括对照条件下的 5 个, 干旱环境下的 2 个及胁迫与对照差值的 4 个 (图, 表 2)。检测到只在对照条件下表达的第二类 QTL 包括 *QRw1a*, *QRw1b*, *QRw4*, *QRw7* 和 *QRw12*, Lemont 等位基因除在 *QRw1b* 和 *QRw12* 位点降低 RW 外, 在其余 3 个位点均增加 RW; 检测到受胁迫诱导的第三类 QTL 包括 *QRw6* 和 *QRw8*, Lemont 等位基因均降低 RW。另外, *QRw1a*, *QRw1b*, *QRw7* 和 *QRw12* 还影响干旱胁迫与对照的差值, Lemont 等位基因在 *QRw1a* 和 *QRw7* 位点降低性状差值, 而在另 2 个位点则增加不同环境下的性状差异。

### 3 讨论

在干旱环境下具有发达根系的水稻品种有着显著的生长优势, 育种中选择具发达根系特征的材料有助于提高水稻耐旱性, 但是根部性状的田间鉴定工作耗时耗力, 不利于选育工作的有效进行。此外, 水稻产量及根系性状属易受环境影响的数量性状。因此, 挖掘在水、旱环境下均可稳定表达的根系性状 QTL 并鉴定与其紧密连锁的分子标记可有效促进目标性状的选择。近年来, 人们用回交导入系或染色体片段替换系定位了许多重要性状 QTL<sup>[16-19]</sup>, 但定位水、旱环境下水稻根系性状及产量的报道还较少。本研究从 Lemont 导入到特青背景的 254 ILs, 根据基因型分析结果, 筛选到导入片段彼此跨叠且覆盖整个供体 Lemont 基因组的 55 个 ILs。利用这 55 个稳定 ILs, 可以大大降低根部性状表型鉴定的工作量, 从而提高表型鉴定的准

确度, 确保 QTL 定位的可靠性。

不同性状或同一性状的不同 QTL 对干旱胁迫有不同的反应。本研究表明水稻籽粒产量 (GY) 及其 3 个根部性状 (RN, RL 和 RW) 对干旱胁迫表现出不同的反应, 在总共检测到的 25 个主效 QTL 中, 12 个 (48%) 只在灌溉条件下检测到; 9 个 (36%) 只在干旱胁迫条件下检测到, 受干旱胁迫诱导; 4 个 (16%) 在两种环境中都被检测到, 其中 3 个 QTL (*QRl2b*、*QRl8b*、和 *QRn12*) 在对照和干旱条件下的效应大小相似, 方向一致; *QGy5* 在两种环境下的效应方向一致, 但效应大小差异较显著。另外检测到 11 个 (44%) QTL 包括 3 个 GY (*QGy6*、*QGy8* 和 *QGy12*)、2 个 RL (*QRl8a* 和 *QRl12*)、2 个 RN (*QRn11* 和 *QRn12*) 和 4 个 RW (*QRw1a*、*QRw1b*、*QRw7* 和 *QRw12a*) 对各性状在干旱与对照条件下的差值有贡献, 其中 3 个 GY 位点特青等位基因降低干旱与对照的差值, 即增加性状在不同环境下的稳定性, 与先前检测到绝大多数影响株高和产量的耐旱有利等位基因来自特青的结论相吻合<sup>[16]</sup>。另外影响 3 个根性状稳定性的 8 个 QTL 中, 有 5 个位点增加性状的稳定性的等位基因来自特青, 再次表明轮回亲本特青具有较强的耐旱性<sup>[20]</sup>。研究认为, 只有在两种环境下表现相似的 QTL 如 *QGy6*、*QGy8* 和 *QGy12* 及对减小干旱与对照差值 (即增加性状稳定性) 的 11 个 QTL 对耐旱性有贡献, 而受干旱诱导的 QTL 可能与耐旱适性反应有关, 未必对耐旱性有实质性贡献。

借助相同的 SSR 标记或比较图谱<sup>[21-23]</sup>, 将本研究结果与以往对产量和根部性状 QTL 的定位结果相比较, 发现除新定位到的 *QGy12*、*QRl2b* 和 *QRn12* 外, 本研究中检测到的其它 22 个 QTL 分别与前人检测到的影响水稻产量或耐旱性位点有关<sup>[10,16,24-27]</sup>, 说明这些根系和产量 QTL 受遗传背景的影响相对较小, 具有较好的稳定性, 这些能在不同环境或遗传背景下稳定表达的 QTL 在分子标记辅助选择中可能具有应用价值。另外, 在 3 个新检测到的 QTL 中, *QGy12* 和 *QRn12* 紧密相邻, 而且 *QRn12* 在两个不同水分环境中均被稳定检测到, 效应较大; *QRl2b* 在水、旱条件下亦均能稳定表达, 这 2 个位点增强耐旱性的有利等位基因均来自供体 Lemont, 暗示该 2 个位点在水稻耐旱标记辅助选育中有利用价值。

有效排除连锁累赘及聚合不同有利耐旱相关 QTL 是标记辅助选育耐旱品种的有效途径之一。从本研究的 QTL 定位结果来看, 在第 12 染色体的 RM270 附近

同时分布有控制产量及根数的 QTL, 但是 Lemont 等位基因表现为增加根数的稳定性的同时降低产量的稳定性, 目前尚不明确这种现象是“一因多效”还是紧密连锁, 如果是紧密连锁, 就需要进一步精细定位, 利用分子标记排除影响根数 QTL 对产量的不利连锁累赘。尽管特青带有较多的耐旱有利 QTL, 但供体 Lemont 也存在一些增强耐旱性的有利 QTL, 如影响根数的 *Qrn12*、影响根重的 *Qrw1a* 和 *Qrw7* 分布在不同的染色体上, 通过标记辅助选择将 *Qrn12*、*Qrw1a* 和 *Qrw7* 进行合理配置或与产量 QTL 聚合, 有可能通过改善干旱条件下的根系性状来增强水稻的耐旱性。

## 4 结论

本研究利用从 Lemont 导入到特青背景的高代回交导入系群体中筛选到覆盖供体全基因组的 55 个导入系, 定位到了影响水稻产量及与耐旱性有关的根系性状的 25 个 QTL, 包括 3 个在水旱环境下均可稳定表达的根系性状 QTL (*QRl2b*、*QRl8b*、和 *QRn12*), 11 个对干旱与对照差值有贡献的 QTL, 包括 3 个 GY (*QGy6*、*QGy8* 和 *QGy12*)、2 个 RL (*QRl8a* 和 *QRl12*)、2 个 RN (*QRn11* 和 *QRn12*) 和 4 个 RW (*QRw1a*、*QRw1b*、*QRw7* 和 *QRw12a*)。除 *QRl2b*、*QGy12* 和 *QRn12* 外, 其余 22 个均与前人研究中检测到的与水稻耐旱相关的 QTL 定位在同一或相邻区域, 这些能在不同环境或遗传背景下稳定表达的 QTL 以及新检测到的 *QRn12* 和 *QRl2b*, 在分子标记辅助选择中可能具有一定应用价值。

## References

- [1] Brown L R, Halweil B. China's water shortage could shake world food security. *World Watch*, 1998, 7: 3-4.
- [2] 罗利军, 张启发. 栽培稻抗旱性研究的现状与策略, 中国水稻科学. 2001, 15: 209-214.  
Luo L J, Zhang Q F. The status and strategy on drought resistance of rice (*Oryza sativa* L.). *Chinese Journal of Rice Science*, 2001, 15: 209-214. (in Chinese)
- [3] 腾 胜, 钱 前, 曾大力. 水稻苗期耐旱性基因位点及其互作的分析. 遗传学报, 2002, 29: 235-240.  
Teng S, Qian Q, Zeng D L. Analysis of gene loci and epistasis for drought tolerance in seedling stage of rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Genetica Sinica*, 2002, 29: 235-240. (in Chinese)
- [4] Champoux M C, Wang G, Sarkarung S. Locating genes associated with root morphology and drought avoidance in rice via linkage to molecular markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 1995, 90: 969-981.

- [5] Price A H, Tomos A D. Genetic dissection of root growth in rice (*Oryza sativa* L.) II. Mapping quantitative trait loci using molecular markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, 95: 143-152.
- [6] Ray J D, Yu L X, McCouch S R. Mapping quantitative trait loci associated with root penetration ability in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92: 627-636.
- [7] 徐吉臣, 李晶昭, 郑先武. 苗期水稻根部性状的 QTL 定位. *遗传学报*, 2001, 28: 433-438.  
Xu J C, Li J Z, Zheng X W. QTL mapping of the root traits in rice seedling. *Acta Genetica Sinica*, 2001, 28(5): 433-438. (in Chinese)
- [8] Zheng B S, Yang L, Zhang W P. Mapping QTLs and candidate genes for rice root traits under different water-supply conditions and comparative analysis across three populations. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 107: 1505-1515.
- [9] Bruce W B, Edmeades G O, Barker T C. Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53: 13-25.
- [10] Lafitte H R, Price A H, Courtois B. Yield response to water deficit in an upland rice mapping population: associations among traits and genetic markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109: 1237-1246.
- [11] Reynolds M P, Trethowan R M, Ginkel M, Rajaram S. General considerations in physiological breeding. In: Reynolds M P, Ortiz-Monasterio J I, McNab A (ed). *Application of Physiology in Wheat Breeding*. International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT). 2001: 2-86.
- [12] Ekanayake I J, O'Toole J C, Garrity D P. Inheritance of root characters and their relations to drought resistance in rice. *Crop Science*, 1985, 25: 927-933.
- [13] O'Toole J C. Adaptation of rice to drought-prone environments. In: *Drought Resistance in Crops with the Emphasis On rice*. Manila: IRRI, 1982: 195-213.
- [14] Fukai S, Cooper M. Development of drought-resistant cultivars using physio-morphological traits in rice. *Field Crops Research*, 1995, 40: 67-86.
- [15] Caradus J R. Genetic control of phosphorus uptake and phosphorus status in plants. In: *Genetic Manipulation of Crop Plants to Enhance Integrated Nutrient Management in Cropping System*. Patancheru, India: ICRISAT Asia Centre, 1995: 55-74.
- [16] Xu J L, Lafitte H R, Gao Y M, Fu B Y, Torres R, Li Z K. QTLs for drought escape and tolerance identified in a set of random introgression lines of rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111: 1642-1650.
- [17] Eshed Y, Zamir D. An introgression line population of *Lycopersicon pennellii* in the cultivated tomato enables the identification and fine mapping of yield-associated QTL. *Genetics*, 1995: 1147-1162.
- [18] Kubo T, Aida Y, Nakamura K, Tsunematsu H, Doi K, Yoshimura A. Reciprocal chromosome segment substitution series derived from japonica and indica cross of rice (*Oryza sativa* L.). *Breeding Science*, 2002, 52: 319-325.
- [19] Rae A M, Howell E C, Kearsley M J. More QTL for flowering time revealed by substitution lines in *Brassica oleracea*. *Heredity*, 1999, 83: 586-596.
- [20] Lafitte H R, Vijayakumar C H M, Gao Y M, Shi Y, Xu J L, Fu B Y, Yu S B, Ali A J, Domingo J, Maghirang R, Torres R, Mackill D, Li Z K. Improvement of rice drought tolerance through backcross breeding: evaluation of donors and results from drought nurseries. *Field Crop Research*, 2006, 97: 77-86.
- [21] Temnykh S, Declerck G, Lukashova A, Lipovich L, Cartinhour S, McCouch S. Computational and experimental analysis of microsatellites in rice (*Oryza sativa* L.): frequency, length variation, transposon associations, and genetic marker potential. *Genome Research*, 2001, 11: 1441-1452.
- [22] Kurata N, Nagamura Y, Yamamoto K, Harushima Y, Sue N, Wu J, Antonio B A, Shomura A, Shimizu T, Lin S Y, Inoue T, Fukuda A, Shimano T, Kuboki Y, Toyama T, Miyamoto Y, Kirihara T, Hayasaka K, Miyao A, Monna L, Zhong H S, Tamura Y, Wang Z X, Momma T, Umehara Y, Yano M, Sasaki T, Minobe Y. A 300 kilobase interval genetic map of rice including 883 expressed sequences. *Nature Genetics*, 1994, 8: 365-372.
- [23] Ware D, Jaiswal P, Ni J J, Pan X, Chang K. Gramene: A resource for comparative grass genomics. *Nucleic Acid Research*, 2002, 30: 103-105.
- [24] 穆平, 李自超, 李春平, 张洪亮, 吴长明, 李晨, 王象坤. 水、旱稻根系性状与抗旱性相关性分析及其 QTL 定位. *科学通报*, 2003, 48(20): 2162-2169.  
Mu P, Li Z C, Li C P, Zhang H L, Wu C M, Li C, Wang X K. Correlation and QTL analysis on root traits and drought tolerance in irrigation and upland rice. *Chinese Science Bulletin*, 2003, 48(20): 2162-2169. (in Chinese)
- [25] 赵秀琴, 朱苓华, 徐建龙, 黎志康. 灌溉与自然降雨条件下水稻高代回交导入系产量 QTL 的定位. *作物学报*, 2007, 33(9): 1536-1542.  
Zhao X Q, Zhu L H, Xu J L, Li Z K. QTL Mapping of yield under irrigation and rainfed field conditions for advanced backcrossing introgression lines in rice. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(9): 1536-1542.
- [26] Lanceras J C, Pantuwan G, Jongdee B, Toojinda T. Quantitative trait loci associated with drought tolerance at reproductive stage in rice. *Plant Physiology*, 2004, 135: 384-399.
- [27] Venuprasad R, Shashidhar H E, Hittalmani S, Hemamalini G S. Tagging quantitative trait loci associated with grain yield and root morphological traits in rice (*Oryza sativa* L.) under contrasting moisture regimes. *Euphytica*, 2002, 128: 293-300.