

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2013.01754

## 利用双向回交导入系定位水稻苗期耐亚铁毒和锌毒的 QTL

张 建 Aijaz Ahmed SOOMRO 柴 路 崔彦茹 王小倩 郑天清  
徐建龙\* 黎志康

中国农业科学院作物科学研究所 / 农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程, 北京 100081

**摘 要:** 铁和锌是水稻生长必需的微量元素,但在低洼或酸性土壤中,过量的二价铁和锌对水稻生长具毒害作用,最终造成生物量和产量下降。为探讨水稻苗期耐亚铁毒、锌毒的遗传机制,利用优质粳稻品种 Lemont 和高产籼稻品种特青为亲本构建的高代双向回交导入系和 308 个在染色体上均匀分布的 SNP 标记剖析耐亚铁毒、锌毒相关的 QTL。从双向导入系共检测到 42 个影响耐亚铁毒、锌毒相关性状如苗高、苗干重、根干重以及胁迫与对照相对值的 QTL,多数位点增强亚铁毒、锌毒抗性的有利等位基因来自 Lemont。其中同时在 2 个背景下表达的 QTL 有 4 个,占定位 QTL 总数的 9.52%,说明大多数 QTL 的表达具有明显的遗传背景效应。同一遗传背景下同时影响耐亚铁毒和锌毒的 QTL 有 9 个,其中 *QSDw5* 在 2 个背景中均被检测到,其效应大小和方向一致,说明水稻苗期耐亚铁毒、锌毒之间存在遗传重叠位点。因此,通过分子标记辅助选择从 Lemont 中导入或聚合有利的遗传重叠区域,可以提高特青对亚铁毒、锌毒的抗性水平。

**关键词:** 耐亚铁毒害; 耐锌毒害; QTL; SNP; 水稻

## Mapping of QTL for Iron and Zinc Toxicity Tolerance at Seedling Stage Using a Set of Reciprocal Introgression Lines of Rice

ZHANG Jian, Aijaz Ahmed SOOMRO, CHAI Lu, CUI Yan-Ru, WANG Xiao-Qian, ZHENG Tian-Qing, XU Jian-Long\*, and LI Zhi-Kang

Institute of Crop Sciences / National Key Facility for Crop Gene Resources & Genetic Improvement, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

**Abstract:** Ferrum and zinc are essential microelements for rice. However, rice growing in lowland or acid soil is easily subjected to ferrous iron and zinc toxicities which harm plant growth and finally result in deduction of biomass and yield in production. The aim of this study was to identify quantitative trait locus (QTL) underlying ferrous iron toxicity tolerance (FTT) and zinc toxicity tolerance (ZTT) of rice using a reciprocal advanced backcross introgression lines, which was derived from the cross between Lemont (*japonica*) and Teqing (*indica*), and 308 evenly distributed single nucleotide polymorphism (SNP) markers developed from the two parents. A total of 42 putative QTLs affecting shoot height (SH), shoot dry weight (SDW), and root dry weight (RDW) under control and stress conditions and for the relative value of the stress to the control were detected, the alleles at most loci improving the tolerance of ferrous and zinc toxicities were from Lemont. Among them, only four QTLs (9.5%) were detected under the two backgrounds, indicating the expression of most QTLs is specific to genetic background. Nine QTLs were detected from the same genetic background affecting the tolerance of both ferrous and zinc toxicities, in which *QSDw5* was expressed under the two backgrounds with the same direction and similar quantity of gene additive effect, suggesting that there is a genetic overlap between FTT and ZTT at seedling stage in rice. It is likely, therefore, to improve Teqing's FTT and ZTT by introgressing and pyramiding Lemont favorable alleles at the overlapping QTLs via marker-assisted selection.

**Keywords:** Ferrous iron toxicity tolerance; Zinc toxicity tolerance; Quantitative trait locus (QTL); Single nucleotide polymorphism (SNP); Rice

本研究由国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2012AA101101)和引进国际先进农业科学技术计划(948 计划)项目(2011-G2B)资助。

\* 通讯作者(Corresponding author): 徐建龙, E-mail: xujianlong@caas.cn

Received(收稿日期): 2013-03-07; Accepted(接受日期): 2013-06-04; Published online(网络出版日期): 2013-08-01.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20130801.1725.006.html>

铁和锌是水稻生长必需的微量元素, 但土壤中铁锌的过量积累会对水稻生长带来毒害。其中, 亚铁毒害是低洼地水稻栽培中面临的主要生理病害, 尤其是在热带和亚热带的酸性土壤中<sup>[1]</sup>。在厌氧环境中, 铁主要以二价形式存在, 极易被水稻吸收并过量积累而造成亚铁毒害<sup>[2]</sup>。而在二价铁污染的土壤中, 水稻也容易发生锌离子毒害<sup>[3]</sup>。水稻遭受铁、锌毒害后均会抑制生长, 进而造成生物量和产量下降<sup>[4-5]</sup>。

目前, 对水稻苗期耐亚铁毒害的遗传研究较多, 通过考察在  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫下的耐亚铁毒害的相关性状, 如叶斑指数(leaf bronzing index, LBI)、苗高、根长、地上部苗干重、根干重、分蘖数以及地上部相对苗干重等, 定位到一些耐亚铁毒害的 QTL<sup>[6-11]</sup>。对水稻在耐锌毒害生理方面的研究报道较多<sup>[12-13]</sup>, 而对其遗传方面的研究较少, Dong<sup>[14]</sup>以苗期受害等级为耐锌毒害的指标共检测到 3 个主效 QTL。植物中的锌铁控制运转相关蛋白(zinc-regulated transporters, iron-regulated transporter like protein, ZIP)参与细胞内锌和铁的跨膜运输, 调节植物细胞内锌、铁平衡与分配<sup>[15]</sup>。在高浓度  $\text{Fe}^{2+}$  和  $\text{Zn}^{2+}$  胁迫条件下, 水稻中会生成活性氧, 进而破坏细胞膜、蛋白和核酸, 存在的自由基又会氧化叶绿素, 使光合作用降低, 最终导致光合产物下降<sup>[16-17]</sup>。目前虽然定位到一些与耐亚铁毒、锌毒相关的 QTL<sup>[6-11,14]</sup>, 但由于采用不同的遗传群体和分子标记, 而且评价指标各异, 因此定位到的结果很难相互比较, 也未见有研究水稻苗期耐亚铁毒和锌毒遗传关系的报道。

本试验采用 Lemont/特青构建的高代双向回交导入系分别进行水稻苗期耐亚铁毒、锌毒的 QTL 定位, 试图分析水稻苗期耐亚铁毒和锌毒的遗传机制, 为分子标记辅助改良水稻耐亚铁毒和锌毒害水平提供参考。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料

以美国南部的优质粳稻品种 Lemont 和我国高产的籼稻品种特青配置杂种  $F_1$ ,  $F_1$  植株分别与双亲回交, 分别形成 Lemont 和特青背景的双向回交  $\text{BC}_1\text{F}_1$  群体, 从双向回交后代随机选单株分别与各自的轮回亲本进行 2~4 次不等的连续回交并经自交多代稳定, 最后分别获得 183 个 Lemont 背景导入系(LT-IL), 包括 30 份  $\text{BC}_2\text{F}_5$ 、122 份  $\text{BC}_3\text{F}_4$  和 31 份  $\text{BC}_4\text{F}_3$ , 204 个特青背景导入系(TQ-IL), 包括 117 份

$\text{BC}_2\text{F}_5$ 、62 份  $\text{BC}_3\text{F}_4$  和 25 份  $\text{BC}_4\text{F}_3$ 。

### 1.2 苗期耐铁、锌毒害的鉴定

试验于 2012 年 6 月 7 日至 9 月 4 日在中国农业科学院作物科学研究所温室进行, 通过湿帘和排气扇调节温室内的温、湿度, 在整个生长和胁迫期间的昼夜平均温度分别为  $30^\circ\text{C}$  和  $25^\circ\text{C}$  左右, 湿度约为 60%。从每株系挑选饱满的种子约 50 粒浸种、催芽, 选取露白整齐均一的种子播于底部带有尼龙网的泡沫板(10 行 $\times$ 13 列)里。用 pH 为 5.0 的清水培养 7 d, 然后换用 Yoshida<sup>[18]</sup>营养液培养至二叶一心期分别开始进行亚铁毒、锌毒胁迫处理。亚铁毒处理采用  $\text{FeSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$ , 将营养液  $\text{Fe}^{2+}$  浓度提高至  $280\text{ mg L}^{-1}$  (对照为  $2.0\text{ mg L}^{-1}$ ), 锌毒处理采用  $\text{ZnSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$ , 将营养液  $\text{Zn}^{2+}$  浓度提高至  $180\text{ mg L}^{-1}$  (对照为  $0.01\text{ mg L}^{-1}$ ), 每 5 d 更换一次营养液, 每 2 d 调节 pH 至 5.0。处理和对照均设 2 次重复, 完全随机排列。处理 20 d 后, 测量处理和对照的苗高, 地上部苗干重和根干重。

### 1.3 SNP 基因型分析

在北京大学生命科学院完成 SNP 位点的挑选、芯片制定和 SNP 基因型分型。先对特青和 Lemont 进行全基因组重测序, 分别得到 6 644 677 680 和 5 236 481 956 bp 的测序数据量。以日本晴的 MSU6.1 版的基因组序列作为参考基因组(参考基因组为 372 317 567 bp), 将测序数据与参考基因组比对, 获得基因组序列一致的碱基数, 特青为 6 154 118 505 bp, Lemont 为 4 969 908 313 bp, 特青和 Lemont 的基因组覆盖率分别为 92.39%和 93.56%。在一致序列的基础上, 将检测到的基因型与参考序列之间存在多态性的位点过滤, 得到一个初步的 SNP 数据集。根据 reads 覆盖度的不同, 在特青和 Lemont 之间得到了 223 001 个 SNP (reads = 3), 206 433 个 SNP (reads = 4), 186 504 个 SNP (reads = 5)。在 SNP 数据集的基础上, 挑选 384 个在基因组上均匀分布(平均每 5 cM 选 1 个)的 SNP, 经美国 Illumina 公司打分, 从 SNP 数据集中选分值高的部分 SNP 进行实验验证, 发现当 reads 覆盖度  $\geq 9$  的时候, SNP 实验验证的成功率高达 99%。随后将 SNP 数据集根据基因组上的分布等分成 384 份, 并根据 Illumina 分值和 SNP 的 reads 覆盖度从每一份中挑选 1 个 SNP 位点。

以筛选出来在双亲间有多态的 384 个 SNP 标记送往美国 Illumina 公司制作芯片, 采用 SNP 芯片分别鉴定双向导入系群体基因型, 由于存在基因型数据的缺失, 最终选取 2 个背景下 308 个相同的 SNP

位点,用于构建 12 条染色体的 SNP 遗传连锁图。

#### 1.4 数据分析及 QTL 定位

利用 SAS PROC CORR<sup>[19]</sup>分析各性状间的相关关系, *t* 测验检验双亲各性状间平均数的差异显著性。以对照与胁迫条件下相关表型数据和相对值[(处理值-对照值)/对照值×100%]为输入数据,结合 308 个 SNP 标记基因型数据,采用 IciMapping 3.2 软件<sup>[20]</sup>检测影响 2 种环境下各性状及胁迫与对照相对值的 QTL,选用 LOD≥2.5 作为阈值来判断 QTL 的存在与否。同时采用 SAS PROC GLM 检测各性状的 QTL ( $P<0.001$ ),与 ICIM 定位的结果比较验证。对于 QTL 初定位,凡落在 5000 kb (相当于 20 cM)范围内且基因效应方向相同的归并为同一个 QTL。当一个 QTL 与 2 个或多个标记连锁时,以 *F* 值最高的标记作为与 QTL 连锁标记列出<sup>[21]</sup>。为避免使用一个固定的 QTL 阈值而导致第 II 类错误的发生,对所有在一个环境下(对照或胁迫条件)检测到的 QTL,重新检测其在另一个环境下在概率 0.05 水平的显著性,只要达到 0.05 水平显著,也一并列出该 QTL 的统计参数<sup>[22]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 双向导入系物理图谱及群体结构分析

Lemont 和特青之间有多态的 308 个 SNP 标记覆盖基因组的大小为 360.81 Mb,平均占国际水稻基因组测序计划<sup>[23]</sup>公布的基因组大小(382.15 Mb)的 94.40%,变幅从第 9 染色体的 88.13%到第 12 染色体的 98.78%。根据水稻基因组 12 条染色体的总遗传距离(1526.8 cM),308 个 SNP 标记在 12 条染色体上分布较为均匀,平均约每 5 cM 存在 1 个 SNP 位点,2 个相邻标记间的最大距离为 6.1 Mb。

双向导入系的大部分遗传背景与各自的轮回亲本相同,其中 Lemont 背景导入系中轮回亲本 Lemont 基因组平均占 83.86%,变幅为 20.24%~100.00%,特青背景导入系轮回亲本特青基因组平均占 91.05%,变幅为 60.95%~100.00% (图 1)。

### 2.2 亲本及导入系耐亚铁毒、锌毒相关性状的表現

由于受环境影响,双亲在两次试验中表现略有差异,但变化趋势基本一致(表 1)。Lemont 和特青在 Fe<sup>2+</sup>或 Zn<sup>2+</sup>胁迫条件下,苗高、苗干重、根干重均低于正常条件。在 2 次试验中,正常和胁迫条件下特青的苗高、苗干重均显著或极显著高于 Lemont;在 Zn<sup>2+</sup>胁迫条件下,特青仅苗干重极显著高于 Lemont。

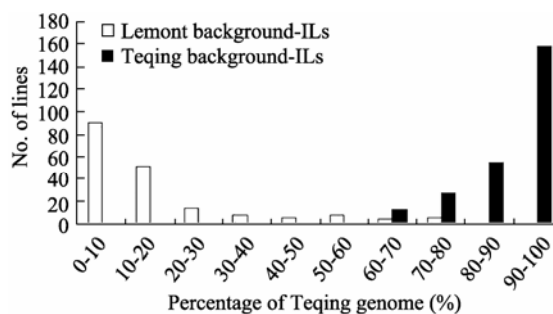


图 1 双向导入系群体特青基因组所占比例的频率分布  
Fig. 1 Frequency distribution of the Teqing genome in the reciprocal introgression line populations

Lemont 在 Fe<sup>2+</sup>胁迫与正常条件下苗高的相对值显著高于特青,其余 2 个性状的相对值差异均未达到显著水平。Lemont 在 Zn<sup>2+</sup>胁迫与正常条件下苗高、苗干重的相对值显著高于特青,而根干重的相对值差异未达到显著水平。Lemont 在 Fe<sup>2+</sup>胁迫和 Zn<sup>2+</sup>胁迫的苗干重比正常条件下平均损失分别为 9.65%和 15.50%,而特青分别为 13.75%和 21.10%,表明 Lemont 比特青具有较强的耐亚铁毒、锌毒的特性。双向回交导入系群体的耐亚铁毒、锌毒相关性状都表现出超亲分离,呈连续变异(表 1)。

### 2.3 耐亚铁毒和锌毒相关性状间的相关

正常条件下,双向回交导入系群体的 CSH、CSDW、CRDW 彼此呈极显著正相关(表 2)。在 Fe<sup>2+</sup>或 Zn<sup>2+</sup>胁迫条件下,除 Lemont 背景导入系 FSH 与 FRDW 或 ZSH 与 ZRDW 相关不显著外,其余性状间均显著或极显著正相关。Fe<sup>2+</sup>或 Zn<sup>2+</sup>胁迫与对照相对值性状之间,苗高和苗干重相对值均呈极显著正相关,而苗高相对值与根干重相对值相关不显著,表明地上部和地下部对 Fe<sup>2+</sup>和 Zn<sup>2+</sup>胁迫有不同抗性机制。双向回交导入系群体同一性状在 Fe<sup>2+</sup>或 Zn<sup>2+</sup>胁迫下与正常条件下呈显著或极显著正相关,表明 SH、SDW 与 RDW 在 Fe<sup>2+</sup>或 Zn<sup>2+</sup>胁迫与正常条件下的变化趋势一致;而同一性状 Fe<sup>2+</sup>或 Zn<sup>2+</sup>胁迫与对照相对值与对照值之间均存在显著或极显著负相关,表明正常条件下生长量越大则耐 Fe<sup>2+</sup>或 Zn<sup>2+</sup>能力越差。同一性状在 Fe<sup>2+</sup>胁迫与 Zn<sup>2+</sup>胁迫之间均呈显著或极显著正相关,表明双向导入系耐亚铁毒与耐锌毒之间有可能存在一些相同的遗传机制。

### 2.4 耐亚铁毒相关性状的 QTL 定位

从特青背景导入系共检测到对照条件下、Fe<sup>2+</sup>或 Zn<sup>2+</sup>胁迫条件下以及处理与对照的相对值影响苗

表 1 双向导入系苗期 Fe<sup>2+</sup>和 Zn<sup>2+</sup>胁迫下相关性状的表现  
Table 1 Performance of ferrous and zinc toxicity tolerance related traits in the reciprocal introgression lines

条件 Condition	性状 <sup>1)</sup> Trait	背景 Background	Lemont (P <sub>1</sub> )	特青 (P <sub>2</sub> )	P <sub>1</sub> -P <sub>2</sub> <sup>2)</sup>	平均数±标准差 Mean ± SD	变异系数 CV (%)	变幅 Range
对照 Control	CSH (cm)	TQ	26.5	31.7	-5.2**	31.2±3.2	10.1	20.8 to 41.5
		LT	24.8	29.2	-4.4*	24.7±2.0	7.9	18.1 to 31.0
	CSDW (mg)	TQ	48.3	59.4	-11.1**	54.0±10.1	18.8	28.3 to 84.0
		LT	28.0	35.8	-7.8**	30.9±6.3	20.4	18.0 to 53.2
铁处理 Fe stress	FSH (cm)	TQ	7.5	9.4	-1.9*	9.4±2.0	21.4	4.3 to 16.3
		LT	6.7	7.8	-1.1	6.8±1.1	16.6	4.3 to 11.3
	FSDW (mg)	TQ	24.5	27.1	-2.6*	29.8±3.0	10.1	20.7 to 39.1
		LT	22.7	24.8	-2.1*	22.5±1.7	7.3	16.6 to 26.8
锌处理 Zn stress	ZSDW (mg)	TQ	43.3	51.5	-8.2**	48.8±9.7	19.8	22.9 to 78.3
		LT	25.4	30.7	-5.3**	26.1±5.2	20.1	16.4 to 43.6
	ZRDW (mg)	TQ	6.8	8.2	-1.4	8.4±1.8	21.5	3.3 to 14.3
		LT	6.5	7.6	-1.1	5.5±1.1	20.5	2.5 to 10.0
铁相对值 Fe relative value (%)	FRSH	TQ	22.2	23.1	-0.9	23.6±2.3	9.8	16.3 to 32.1
		LT	21.3	22.2	-0.9	21.2±1.3	6.4	16.9 to 23.9
	FRSDW	TQ	41.8	48.4	-6.6**	41.0±8.4	20.4	18.8 to 63.8
		LT	23.1	27.3	-4.2**	23.6±4.1	17.5	13.5 to 41.7
锌相对值 Zn relative value (%)	ZRRDW	TQ	6.3	7.1	-0.8	6.1±1.6	25.9	2.9 to 12.0
		LT	6.1	6.9	-0.8	5.3±1.0	18.8	2.5 to 9.3
	FRRDW	TQ	-7.5	-14.5	6.96*	-4.3±2.9	67.4	-27.3 to 0
		LT	-8.5	-15.1	6.60*	-8.9±5.0	56.8	-27.8 to -0.2
铁相对值 Fe relative value (%)	FRSDW	TQ	-10.4	-13.3	2.95	-9.6±7.4	77.8	-39.2 to 0
		LT	-9.3	-14.2	4.96	-15.1±10.5	69.3	-49.2 to 0
	FRRDW	TQ	-9.3	-12.8	3.43	-11.0±9.2	83.5	-44.4 to 0
		LT	-3.0	-2.6	-0.42	-18.2±12.1	66.6	-50.0 to 0
锌相对值 Zn relative value (%)	ZRRDW	TQ	-16.2	-27.1	10.90*	-24.0±5.1	21.0	-35.1 to -4.2
		LT	-14.1	-24.0	9.86*	-14.1±5.3	37.5	-30.8 to -0.6
	ZRRDW	TQ	-13.5	-18.5	5.06	-23.5±10.0	43.4	-48.7 to -1.8
		LT	-17.5	-23.7	6.24*	-22.3±10.8	48.5	-53.0 to -0.3
ZRRDW	TQ	-16.0	-24.5	8.47	-34.1±15.7	45.9	-49.2 to 0	
	LT	-9.0	-11.5	2.58	-20.7±11.6	56.3	-54.3 to 0	

<sup>1)</sup> CSH: 对照条件下的苗高; CSDW: 对照条件下的苗干重; CRDW: 对照条件下的根干重; FSH: 铁处理条件下的苗高; FSDW: 铁处理条件下的苗干重; FRDW: 铁处理条件下的根干重; ZSH: 锌处理条件下的苗高; ZSDW: 锌处理条件下的苗干重; ZRDW: 锌处理条件下的根干重; FRSH: 铁处理与对照的苗高相对值; FRSDW: 铁处理与对照的苗干重相对值; FRRDW: 铁处理与对照的根干重相对值; ZRSH: 锌处理与对照的苗高相对值; ZRSDW: 锌处理与对照的苗干重相对值; ZRRDW: 锌处理与对照的根干重相对值。<sup>2)</sup> \*和\*\*分别表示差异达 0.05 和 0.01 显著水平。

<sup>1)</sup> CSH: shoot height under control condition; CSDW: shoot dry weight under control condition; CRDW: root dry weight under control condition; FSH: shoot height under ferrous stress condition; FSDW: shoot dry weight under ferrous stress condition; FRDW: root dry weight under ferrous stress condition; ZSH: shoot height under zinc stress condition; ZSDW: shoot dry weight under zinc stress condition; ZRDW: root dry weight under zinc stress condition; FRSH: relative value of shoot height under ferrous condition to control condition; FRSDW: relative value of shoot dry weight under ferrous condition to control condition; FRRDW: relative value of root dry weight under ferrous condition to control condition; ZRSH: relative value of shoot height under zinc condition to control condition; ZRSDW: relative value of shoot dry weight under zinc condition to control condition; ZRRDW: relative value of root dry weight under zinc condition to control condition. <sup>2)</sup> \* and \*\* indicate the significance at  $P < 0.05$  and  $0.01$  based on  $t$ -tests.

高、苗干重和根干重的 23 个 QTL, 分布在除第 4、第 10 和第 12 染色体外的 9 条染色体上。从 Lemont 背景导入系共检测到上述 3 种条件下影响苗高、苗

干重和根干重的 QTL 22 个, 分布在除第 9 和第 10 染色体外的 10 条染色体上(图 2)。

从特青背景导入系检测到对照和 Fe<sup>2+</sup>胁迫下影

响 SH 的 QTL 9 个, 包括对照条件下的 9 个和  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫下的 5 个(表 3)。除 *QSh1*、*QSh3a* 和 *QSh6a* 外, 其余位点增加苗高的等位基因均来自特青。从 Lemont 背景导入系检测到对照和  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫下影响 SH 的 QTL 6 个(表 3), 包括对照条件下的 5 个和  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫下的 5 个。除 *QSh5* 和 *QSh11* 外, 其余位点减小 SH 的等位基因均来自特青。根据 QTL 在不同环境下的表达差异, 将这些 QTL 分成 3 组。第 1 组是仅在对照条件下检测到的 5 个 QTL, 包括特青背景下检测到的 4 个(*QSh3a*、*QSh6b*、*QSh8b* 和 *QSh11*)和 Lemont 背景下检测到的 1 个(*QSh5*); 第 2 组是在对照与  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫条件下同时检测到的 9 个 QTL, 包括特青背景下检测到的 5 个(*QSh1*、*QSh5*、*QSh7*、*QSh8a* 和 *QSh9*)和 Lemont 背景下检测到的 4 个(*QSh2a*、*QSh3b*、*QSh6a* 和 *QSh11*); 第 3 组是仅在  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫条件下在 Lemont 背景下检测到的 1 个 QTL (*QSh2b*)。另外, 从双向导入系检测到 5 个影响  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫与对照相对值的 QTL, 包括特青背景下检测到的 2 个(*QSh6b* 和 *QSh9*)和 Lemont 背景下检测到的 3 个(*QSh2a*、*QSh5* 和 *QSh6a*), 除特青背景导入系的 *QSh6b* 外, 其余位点减小 SH 相对值即降低耐亚铁毒的不利等位基因均来自特青。

从特青背景导入系检测到对照和  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫条件下影响 SDW 的 QTL 6 个(表 3), 包括第 2 组在对照条件下和  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫条件下同时检测到的 5 个 QTL (*QSdw1*、*QSdw5*、*QSdw7a*、*QSdw8a* 和 *QSdw9*)和第 3 组仅在  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫条件下检测到的 1 个 QTL (*QSdw8b*)。除 *QSdw1* 外, 其余位点增加苗干重的等位基因来自特青。从 Lemont 背景导入系检测到对照和  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫条件下影响 SDW 的 QTL 6 个(表 3), 包括第 1 组仅在对照条件下检测到的 3 个(*QSdw4*、*QSdw5* 和 *QSdw7a*), 第 2 组在  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫和对照条件下同时检测到的 1 个(*QSdw2a*)和第 3 组仅在  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫条件下检测到的 2 个(*QSdw6a* 和 *QSdw11*)。除 *QSdw6a* 外, 其余位点增加苗干重的等位基因均来自特青。此外, 从双向导入系检测到影响  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫与对照相对值的 QTL 5 个, 包括特青背景下检测到的 2 个(*QSh5* 和 *QSh9*) 和 Lemont 背景下检测到的 3 个(*QSdw2a*、*QSdw5* 和 *QSdw6a*), 除 *QSdw2a* 外, 其余位点减小 SDW 相对值即降低耐亚铁毒的不利等位基因均来自特青。

从特青背景导入系检测到对照和  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫条件下影响 RDW 的 QTL 4 个(表 3), 包括第 1 组的 *QRdw2*

和 *QRdw4a*, 第 2 组的 *QRdw8* 和第 3 组的 *QRdw1*。除 *QRdw1* 外, 其余位点增加根干重的等位基因均来自特青。从 Lemont 背景导入系检测到对照和  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫条件影响 RDW 的 QTL 7 个(表 3), 包括第 1 组的 *QRdw1*、*QRdw4b*、*QRdw5b* 和 *QRdw12*, 第 2 组的 *QRdw5a* 和第 3 组的 *QRdw2* 和 *QRdw6*。除 *QRdw6* 外, 其余位点增加干重的等位基因均来自特青。此外, 从双向导入系检测到影响  $\text{Fe}^{2+}$  胁迫与对照相对值的 QTL 4 个, 包括特青背景下检测到的 2 个(*QRdw1* 和 *QRdw4a*)和 Lemont 背景下检测到的 2 个(*QRdw1* 和 *QRdw6*), 除 Lemont 背景下的 *QRdw1* 外, 其余位点减小 RDW 相对值即降低耐亚铁毒的不利等位基因均来自特青。

## 2.5 耐锌毒相关性状的 QTL 定位

从特青背景导入系检测到对照和  $\text{Zn}^{2+}$  胁迫条件下影响 SH 的 QTL 10 个(表 3), 包括第 1 组仅在对照条件下检测到的 3 个 QTL (*QSh5*、*QSh8a* 和 *QSh11*), 第 2 组在  $\text{Zn}^{2+}$  胁迫和对照条件下同时检测到的 6 个 QTL (*QSh1*、*QSh3a*、*QSh6b*、*QSh7*、*QSh8b* 和 *QSh9*) 和第 3 组仅在  $\text{Zn}^{2+}$  胁迫条件下检测到的 *QSh2b*。除 *QSh7*、*QSh8b* 和 *QSh9* 外, 第 1 组的 3 个 QTL 和 *QSh7*、*QSh8b* 和 *QSh9* 位点增加苗高的等位基因均来自特青, 而其余 4 个位点增加苗高的等位基因来自 Lemont。从 Lemont 背景导入系检测到对照和  $\text{Zn}^{2+}$  胁迫条件下影响 SH 的 QTL 7 个(表 3), 包括第 1 组仅在对照条件下检测到的 3 个 QTL (*QSh3b*、*QSh5* 和 *QSh11*), 第 2 组在  $\text{Zn}^{2+}$  胁迫和对照条件下同时检测到的 2 个 QTL (*QSh2a* 和 *QSh6a*)和第 3 组仅在  $\text{Zn}^{2+}$  胁迫条件下检测到的 2 个 QTL (*QSh2b* 和 *QSh7*), 除 *QSh5* 和 *QSh11* 外所有 QTL 增加苗高的等位基因均来自 Lemont。另外, 从双向导入系检测到影响  $\text{Zn}^{2+}$  胁迫和对照相对值的 5 个 QTL, 包括特青背景下检测到的 3 个(*QSh2b*、*QSh7* 和 *QSh8a*)和在 Lemont 背景下的 2 个(*QSh5* 和 *QSh7*), 其减小 SH 相对值即降低耐锌毒的不利等位基因均来自特青。

从特青背景导入系检测到对照和  $\text{Zn}^{2+}$  胁迫条件下影响 SDW 的 QTL 8 个(表 3), 包括第 1 组的 3 个(*QSdw1*、*QSdw7a* 和 *QSdw8a*), 第 2 组的 2 个(*QSdw5* 和 *QSdw9*)和第 3 组的 3 个(*QSdw2b*、*QSdw7b* 和 *QSdw8b*)。除 *QSdw1* 和 *QSdw2b* 外, 其余位点增加苗干重的等位基因均来自特青。从 Lemont 背景导入系检测到对照和  $\text{Zn}^{2+}$  胁迫条件下影响 SDW 的 QTL 7 个(表 3), 包括第 1 组的 2 个(*QSdw2a* 和 *QSdw7a*), 第

表 2 双向导入系群体苗期 Fe<sup>2+</sup>和 Zn<sup>2+</sup>胁迫下相关性状的相关系数

Table 2 Correlation coefficients between ferrous and zinc toxicity tolerance related traits in the reciprocal introgression lines

	对照苗高 CSH	对照苗 干重 CSDW	对照根 干重 CRDW	铁处理 苗高 FSH	铁处理 苗干重 FSDW	铁处理 根干重 FRDW	锌处理 苗高 ZSH	锌处理 苗干重 ZSDW	锌处理 根干重 ZRDW	铁苗高 相对值 FRSH	铁苗干重 相对值 FRSDW	铁根干重 相对值 FRRDW	锌苗高 相对值 ZRSH	锌苗干重 相对值 ZRSDW	锌根干重 相对值 ZRRDW
对照苗高 CSH		0.75***	0.51***	0.71***	0.50***	0.30	0.60***	0.46**	0.33	-0.50***	-0.38	-0.24	-0.63***	-0.38*	-0.24
对照苗干重 CSDW	0.85***		0.77***	0.51***	0.72***	0.44**	0.34*	0.65***	0.51***	-0.41**	-0.40**	-0.35*	-0.60***	-0.49***	-0.34*
对照根干重 CRDW	0.68***	0.83***		0.40**	0.64***	0.34*	0.25	0.64***	0.58***	-0.22	-0.21	-0.66	-0.39*	-0.23	-0.58
铁处理苗高 FSH	0.82***	0.70***	0.53***		0.65***	0.28	0.70***	0.46**	0.33	0.25	0.16	-0.15	-0.22	-0.08	-0.10
铁处理苗干重 FSDW	0.76***	0.80***	0.65***	0.84***		0.45**	0.32	0.66***	0.52***	0.12	0.33	-0.21	-0.30	-0.12	-0.19
铁处理根干重 FRDW	0.58***	0.62***	0.53***	0.58***	0.80***		0.20	0.28	0.39**	-0.08	-0.01	0.45**	-0.19	-0.23	0.02
锌处理苗高 ZSH	0.76***	0.59***	0.45**	0.67***	0.65***	0.50***		0.47**	0.29	-0.06	-0.07	-0.08	0.19	0.03	0
锌处理苗干重 ZSDW	0.68***	0.68***	0.56***	0.58***	0.70***	0.55***	0.90***		0.71***	-0.07	-0.04	-0.35*	-0.12	0.22	-0.04
锌处理根干重 ZRDW	0.56***	0.61	0.51***	0.44***	0.54***	0.45***	0.60***	0.78		-0.05	-0.04	-0.22	-0.13	0.13	0.30
铁苗高相对值 FRSH	-0.33*	-0.27	-0.26	0.26	0.11	0.13	-0.15	-0.17	-0.21		0.72***	0.14	0.59***	0.41**	0.19
铁苗干重相对值 FRSDW	-0.29	-0.48**	-0.39*	0.05	0.10	0.12	-0.04	-0.12	-0.20	0.59***		0.20	0.42**	0.47**	0.20
铁根干重相对值 FRRDW	-0.14	-0.27	-0.50	0.13	0.11	0.42**	0.08	-0.04	-0.07	0.47**	0.60***		0.23	0.04	0.56***
锌苗高相对值 ZRSH	-0.40**	-0.42	-0.37*	-0.26	-0.22	-0.16	0.28	0.19	0.09	0.30	0.38*	0.33		0.52***	0.30
锌苗干重相对值 ZRSDW	-0.26	-0.47**	-0.37*	-0.18	-0.19	-0.12	0.27	0.28	0.13	0.15	0.55***	0.33	0.76***		0.35*
锌根干重相对值 ZRRDW	-0.10	-0.20	-0.44**	-0.06	-0.09	-0.06	0.24	0.22	0.51	0.09	0.19	0.44***	0.49**	0.51***	

右上角为 Lemont 背景导入系性状间的相关，左下角为特青背景导入系性状间的相关。性状缩写见表 1。\*、\*\*和\*\*\*分别表示性状间的相关达到 0.05、0.01 和 0.001 显著水平。

Numbers below diagonal are for Teqing background-ILs, and those above diagonal for Lemont background-ILs. Trait abbreviations are the same as those given in Table 1. \*, \*\*, and \*\*\* stand for significant correlation at  $P \leq 0.05$ , 0.01, and 0.001, respectively.

表 3 双向导入系中检测到影响耐亚铁毒和锌毒相关性状的主效 QTL  
 Table 3 Main-effect QTL affecting ferrous and zinc toxicity tolerance related traits detected in the reciprocal introgression lines

QTL	背景 Background	染色体 Chr.	标记区间 <sup>1)</sup> Marker interval <sup>1)</sup> (bp)	对照 Control		Fe 处理 Fe stress		Fe 相对值 Fe relative value		Zn 处理 Zn stress		Zn 相对值 Zn relative value			
				LOD	Add <sup>2)</sup>	LOD	Add <sup>2)</sup>	LOD	Add <sup>2)</sup>	LOD	Add <sup>2)</sup>	LOD	Add <sup>2)</sup>	LOD	Add <sup>2)</sup>
苗高 Shoot height															
<i>QSh1</i>	TQ	1	<u>9765185-10822085</u>	5.30	-1.90	4.89	-1.87			3.76	-1.20				
<i>QSh2a</i>	LT	2	<u>8454851-9511612</u>	1.83	-0.62	7.20	-3.58	3.42	-11.56	2.33	-0.52				
<i>QSh2b</i>	TQ	2	<u>23557743-24626496</u>							2.64	-0.92	3.34	-2.72		
	LT	2	<u>24626496-27547601</u>			<u>1.81</u>	<u>-0.47</u>			3.21	-0.41				
<i>QSh3a</i>	TQ	3	<u>17511092-18569787</u>	3.22	-2.07					3.84	-1.82				
<i>QSh3b</i>	LT	3	<u>26517642-27447623</u>	5.73	-0.84	<u>1.81</u>	<u>-0.44</u>								
<i>QSh5</i>	TQ	5	<u>18339192-19546328</u>	4.44	0.91	3.89	1.36								
	LT	5	<u>18339192-19546328</u>	5.37	0.97			3.22	-2.27			4.85	-2.38		
<i>QSh6a</i>	LT	6	<u>9146196-9656257</u>	10.21	-1.26	4.79	-0.88	5.05	-6.91	6.57	-0.46				
<i>QSh6b</i>	TQ	6	<u>28333687-29381647</u>	<u>1.70</u>	<u>-0.85</u>			4.54	8.49	3.22	-4.27				
<i>QSh7</i>	TQ	7	<u>27495091-29303506</u>	4.35	2.84	4.47	2.83			<u>2.39</u>	<u>1.67</u>	3.69	-11.43		
	LT	7	<u>27495091-29303506</u>							2.54	-0.30	<u>2.44</u>	<u>-2.34</u>		
<i>QSh8a</i>	TQ	8	<u>18396373-19556500</u>	3.74	1.09	5.45	1.12					<u>1.71</u>	<u>-2.03</u>		
<i>QSh8b</i>	TQ	8	<u>24714824-26929959</u>	3.49	1.34					4.56	1.16				
<i>QSh9</i>	TQ	9	<u>5390612-7237057</u>	5.15	4.21	4.49	3.91	4.44	-12.70	3.64	3.09				
<i>QSh11</i>	LT	11	<u>749467-1767997</u>	7.75	0.96	8.04	0.96								
	TQ	11	<u>1767997-2857452</u>	2.99	0.67										
苗干重 Shoot dry weight															
<i>QSdw1</i>	TQ	1	<u>9765185-10822085</u>	3.67	-5.43	4.74	-5.54								
<i>QSdw2a</i>	LT	2	<u>8454851-9511612</u>	<u>1.73</u>	<u>1.99</u>	2.72	0.99	3.14	6.97			<u>2.29</u>	<u>4.74</u>		
<i>QSdw2b</i>	TQ	2	<u>23557743-24626496</u>							<u>2.12</u>	<u>-3.70</u>	3.93	-5.57		
<i>QSdw4</i>	LT	4	<u>25526863-26638271</u>	4.27	1.49					6.60	2.06				
<i>QSdw5</i>	LT	5	<u>17301701-18339192</u>	5.24	2.66			<u>2.36</u>	<u>-4.72</u>	4.58	1.61	3.20	-7.64		
	TQ	5	<u>18339192-19546328</u>	5.95	5.36	7.58	5.45	<u>1.76</u>	<u>-1.18</u>	<u>2.37</u>	<u>2.90</u>	4.58	-3.87		
<i>QSdw6a</i>	LT	6	<u>8126604-9146196</u>			3.40	-1.70	4.48	-13.13						
<i>QSdw6b</i>	LT	6	<u>24249085-28333687</u>							4.48	1.66	2.52	4.53		

(续表 3)

QTL	背景 Background	染色体 Chr.	标记区间 <sup>1)</sup> Marker interval <sup>1)</sup> (bp)	对照 Control		Fe 处理 Fe stress		Fe 相对值 Fe relative value		Zn 处理 Zn stress		Zn 相对值 Zn relative value	
				LOD	Add <sup>2)</sup>	LOD	Add <sup>2)</sup>	LOD	Add <sup>2)</sup>	LOD	Add <sup>2)</sup>	LOD	Add <sup>2)</sup>
苗干重 Shoot dry weight													
<i>QSdw7a</i>	TQ	7	<u>7321600–8393665</u>	6.72	6.49	7.73	6.23						
	LT	7	<u>7321600–10263906</u>	3.32	1.90								
<i>QSdw7b</i>	TQ	7	<u>27495091–28445737</u>							3.40	4.41	<u>2.37</u>	<u>-31.12</u>
<i>QSdw8a</i>	TQ	8	<u>18396373–19556500</u>	4.47	4.44	3.97	3.01					<u>2.24</u>	<u>-3.28</u>
<i>QSdw8b</i>	TQ	8	<u>24714824–26929959</u>			<u>2.35</u>	<u>3.19</u>			4.68	4.67		
	LT	8	<u>26929959–27849015</u>							3.15	1.19		
<i>QSdw9</i>	TQ	9	<u>5390612–7237057</u>	4.07	4.14	5.64	4.57	2.77	-5.32	<u>1.99</u>	<u>4.39</u>		
<i>QSdw11</i>	LT	11	<u>749467–1767997</u>			4.90	2.18			<u>1.71</u>	<u>1.03</u>		
根干重 Root dry weight													
<i>QRdw1</i>	TQ	1	<u>9765185–10822085</u>			2.55	-0.95	2.50	-10.88				
	LT	1	<u>9765185–10822085</u>	3.55	0.33			<u>1.58</u>	<u>7.17</u>				
<i>QRdw2</i>	TQ	2	<u>8454851–9511612</u>	3.38	0.36								
	LT	2	<u>8454851–9511612</u>			3.21	0.29			4.82	0.42		
<i>QRdw3</i>	TQ	3	<u>17511092–18569787</u>							<u>1.75</u>	<u>-0.87</u>		
<i>QRdw4a</i>	TQ	4	<u>2249986–4560663</u>	<u>1.68</u>	<u>0.29</u>			3.08	-26.54				
<i>QRdw4b</i>	LT	4	<u>26638271–28545803</u>	4.00	0.35					2.68	0.47		
<i>QRdw5a</i>	LT	5	<u>6448201–10338341</u>	5.53	0.54	4.11	0.62						
<i>QRdw5b</i>	LT	5	<u>18339192–19546328</u>	3.01	0.62							<u>1.52</u>	<u>-6.39</u>
<i>QRdw6</i>	LT	6	<u>8126604–9146196</u>			4.14	-1.42	<u>2.08</u>	<u>-13.67</u>				
<i>QRdw8</i>	TQ	8	<u>18396373–19556500</u>	3.12	0.70	<u>2.39</u>	<u>0.61</u>					3.12	-6.92
<i>QRdw12</i>	LT	12	<u>24328785–25495817</u>	<u>1.59</u>	<u>0.30</u>					4.69	0.46		

<sup>1)</sup> 下画线的物理距离表示最靠近 QTL 的位点。<sup>2)</sup> 下画线的数字表示检测到的 QTL 的 LOD 值在 1.5 和 2.5 之间; 加性效应为 Lemont 等位基因被特青等位基因替代后的效应。

<sup>1)</sup> The underlined physical sites are those closer to the true QTL positions. <sup>2)</sup> The underlined numbers indicate that these QTL were detected at the subthreshold of  $1.5 < \text{LOD} < 2.5$ . Additive effect (Add) is the effect associated with substitution of a “Lemont” allele by the corresponding “Teqing” allele.



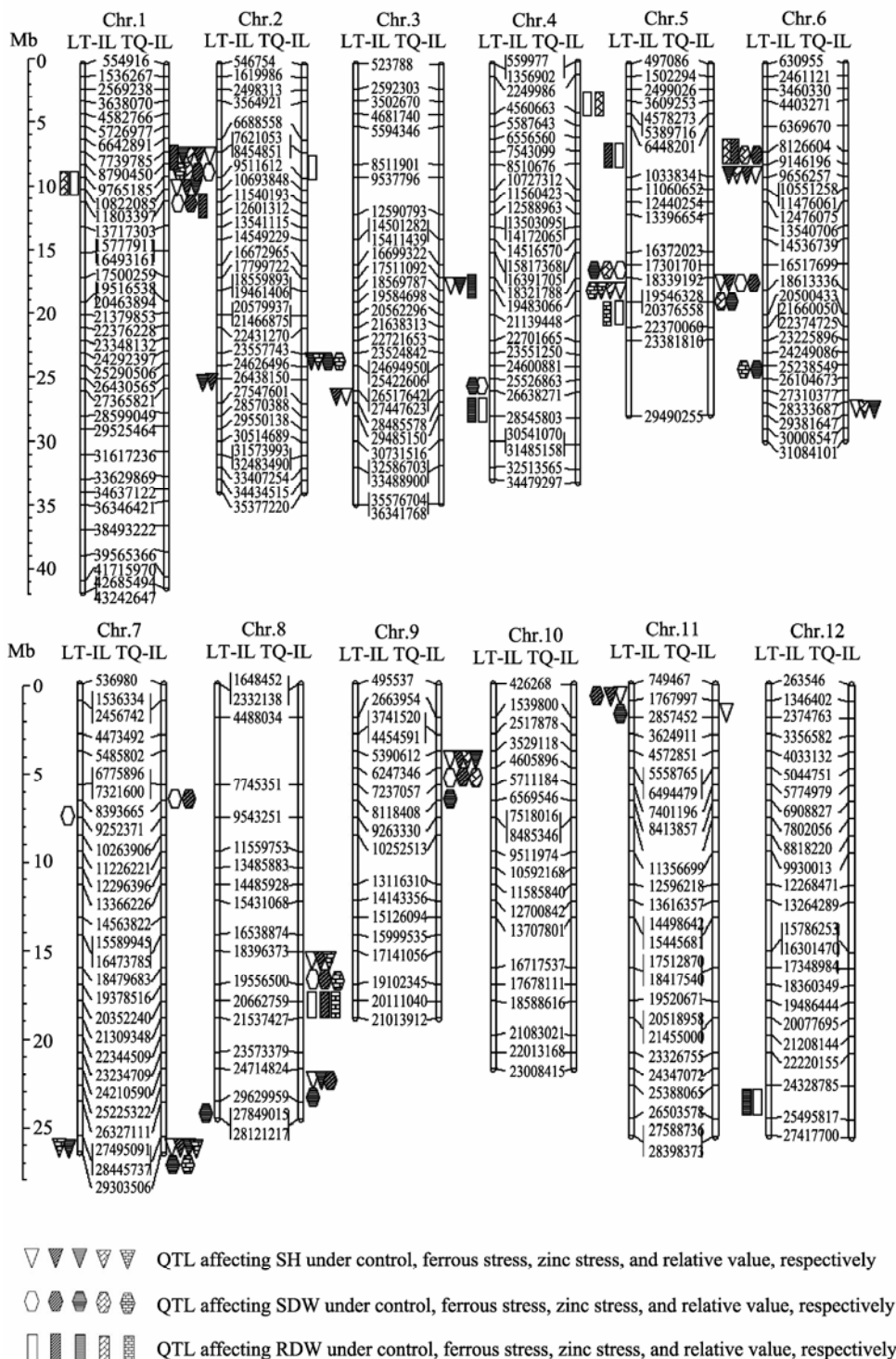


图 2 双向导入系物理图谱及影响水稻苗期耐亚铁毒和锌毒相关性状的主效 QTL 在染色体上的分布  
 Fig. 2 Distribution of QTL affecting ferrous and zinc toxicity tolerance related traits detected in the two reciprocal introgression lines derived from the cross of Lemont/Teqing

2 组的 2 个(*QSdw4* 和 *QSdw5*)和第 3 组的 3 个(*QSdw6b*、*QSdw8b* 和 *QSdw11*), 所有 QTL 增加苗干重的等位基因均来自特青。从双向导入系还检测到影响  $Zn^{2+}$ 胁迫 SDW 和对照相对值的 7 个 QTL, 包括

特青背景下检测到的 4 个(*QSdw2b*、*QSdw5*、*QSdw7b* 和 *QSdw8a*)和在 Lemont 背景下的 3 个(*QSdw2a*、*QSdw5* 和 *QSdw6b*), 除 *QSdw2a* 和 *QSdw6b* 外, 其余位点减小 SDW 相对值即降低耐锌毒的不利等位基

因均来自特青。

从特青背景导入系在对照和  $Zn^{2+}$  胁迫条件下检测到影响 RDW 的 QTL 4 个, 包括第 1 组的 3 个 (*QRdw2*, *QRdw4a* 和 *QRdw8*) 和第 3 组的 1 个 (*QRdw3*), 除 *QRdw3* 外, 其增加根干重的等位基因均来自特青。在 Lemont 背景导入系中, 检测到对照和  $Zn^{2+}$  胁迫条件下影响 RDW 的 QTL 6 个, 包括第 1 组的 3 个 (*QRdw1*, *QRdw5a* 和 *QRdw5b*)、第 2 组的 2 个 (*QRdw4b* 和 *QRdw12*) 和第 3 组的 1 个 (*QRdw2*), 所有位点增加 SDW 的等位基因均来自特青。另外, 从双向导入系还检测到影响  $Zn^{2+}$  胁迫 RDW 和对照相对值的 QTL 各 1 个, 即 *QRdw8* 和 *QRdw5b*, 其减小 RDW 相对值即降低耐锌毒的不利等位基因均来自特青。

### 3 讨论

#### 3.1 水稻苗期耐亚铁毒、锌毒 QTL 及其遗传重叠

利用双向导入系群体检测到影响对照、胁迫及胁迫与对照相对值条件下耐亚铁毒和锌毒相关性状 (苗高、地上部苗干重和根干重) 的 QTL 中, 真正对耐亚铁毒和锌毒有贡献的 QTL 仅有两类, 一是通过胁迫与对照的相对值检测到的 QTL (例如 *QSdw5*), 其解释了由于胁迫所造成表型变化的稳定性; 二是能够在对照和胁迫条件下同时检测到, 且基因效应大小相似、方向一致的稳定表达的 QTL (例如 *QSh1*)。在特青背景下检测到耐亚铁毒的 QTL 有 12 个, 耐锌毒的 QTL 有 10 个, 其中同时影响耐亚铁毒和锌毒的 QTL 有 5 个, 包括 *QSh7*、*QSh8a*、*QSdw5*、*QSdw9* 和 *QRdw8*, 占 QTL 总数的 22.7%; Lemont 背景检测到耐亚铁毒的 QTL 和耐锌毒的 QTL 各 10 个, 其中共同影响耐亚铁毒和锌毒的 QTL 也有 5 个, 包括 *QSh2a*、*QSh5*、*QSh6a*、*QSdw2a* 和 *QSdw5*, 占 QTL 总数的 25%。其中, *QSdw5* 在 2 个背景下均被检测到, 并且其加性效应的大小和方向一致。这表明水稻苗期耐亚铁毒和锌毒存在一些的遗传重叠位点, 共同影响对亚铁毒和锌毒的抗性。

在特青背景导入系的 3 个染色体区段同时定位到耐亚铁毒的 2 个或 3 个相关性状的 QTL, 包括第 1 染色体 9 765 185~10 822 085 区间的 *QSh1*、*QSdw1* 和 *QRdw1*, 第 8 染色体 18 396 373~19 556 500 区间的 *QSh8a* 和 *QRdw8*, 第 9 染色体 5 390 612~7 237 057 区间的 *QSh9* 和 *QSdw9*。从 Lemont 背景导入系同时定位到耐亚铁毒的 2 个或 3 个相关性状的 QTL 的染

色体区段有 3 个, 包括第 2 染色体 8 454 851~9 511 612 区间的 *QSh2a* 和 *QSdw2a*, 第 5 染色体 17 301 701~19 546 328 区间的 *QSh5* 和 *QSdw5*, 第 6 染色体 8 126 604~9 656 257 区间的 *QSh6a*、*QSdw6a* 和 *QRdw6*。从特青背景导入系的 3 个染色体区段同时定位到耐锌毒 2 个或 3 个相关性状的 QTL, 包括第 2 染色体 23 557 743~24 626 496 区间的 *QSh2b* 和 *QSdw2b*, 第 7 染色体 27 495 091~29 303 506 区间的 *QSh7* 和 *QSdw7b*, 第 8 染色体 18 396 373~19 556 500 区间的 *QSh8a*、*QSdw8a* 和 *QRdw8*。从 Lemont 背景导入系的 2 个染色体区段同时定位到耐锌毒的 2 个以上相关性状的 QTL, 包括第 2 染色体 8 454 851~9 511 612 区间的 *QSh2a* 和 *QSdw2b*, 第 5 染色体 17 301 701~19 546 328 区间的 *QSh5*、*QSdw5* 和 *QRdw5b*。上述重叠位点中, 除第 2 染色体区段的 *QSh2a* 和 *QSdw2a* 基因效应方向相反外, 其余位点在不同性状中的基因效应方向一致。

#### 3.2 QTL 定位的遗传背景效应

本研究检测到影响苗期耐亚铁毒、锌毒相关性状的 42 个 QTL 中, 同时在 2 个背景下表达的仅有 4 个 (表 2), 占 9.5%, 说明绝大多数 QTL 的表达具有明显的遗传背景效应。以往利用 Lemont 和特青构建的双向导入系群体研究水稻数量性状的试验中也发现相同的现象, 就是虽然双向导入系的亲本相同, 但是在不同回交背景下同时表达的 QTL 很少<sup>[24-27]</sup>。在 2 个背景同时定位到的 QTL 中, 虽然遗传背景影响主效 QTL 的表达, 但并不影响基因作用的方向<sup>[25,27]</sup>。在本研究中, 除 *QRdw1* 外, 其余 3 个位点在 2 个背景中基因作用方向一致, 即降低耐亚铁毒和锌毒的不利等位基因来自特青, 与上述现象基本一致。

#### 3.3 不同群体定位到耐亚铁毒和锌毒的 QTL 比较

根据 SNP 标记的物理位置, 将本研究定位到的耐亚铁毒和锌毒的 QTL 与前人的研究结果比较, 发现特青背景导入系影响耐亚铁毒的 *QSh1*、*QSdw1* 和 *QRdw1* 与  $Zn^{2+}$  胁迫相关的 *qZNT-1* 定位在一起<sup>[14]</sup>; 影响双向导入系耐亚铁毒的 *QSdw5* 与铁胁迫下影响苗高的 *QPh5* 定位在一起<sup>[9]</sup>; 特青背景导入系第 9 染色体上影响亚铁毒的 *QSh9* 和 *QSdw9* 与影响铁胁迫下相对苗高的 *qTFS-9* 定位在一起<sup>[10]</sup>。另外, 耐亚铁毒和锌毒相关的 *QSh5*、*QSdw5*、*QRdw5b* 与水稻  $Zn^{2+}$  运输相关的基因 *OsZIP2* (23 262 252~23 264 744)<sup>[28]</sup> 紧

邻; 在 Lemont 背景导入系检测到的与耐锌毒相关的 *QRdw4b* 与  $\text{Fe}^{2+}$  运输相关的基因 *OsYSL2* (26 652 325~26 655 465)<sup>[29]</sup> 位于同一区间。在特青背景导入系检测到的影响铁毒的 *QSh9* 和 *QSdw9* 与  $\text{Fe}^{2+}$  运输相关的转录因子 *OsWRKY80* (24 734 518~24 734 438)<sup>[30]</sup> 相邻。这些位点的等位性还有待进一步证明。

### 3.4 不同亚铁毒和锌毒抗性指标性状的评价

水稻苗期耐  $\text{Fe}^{2+}$  和  $\text{Zn}^{2+}$  胁迫的评价体系直接影响到相关抗(耐)基因检出的效果。评价体系包括处理方式、处理时期、处理浓度、处理时间长度和考察性状等几个方面。考察性状有受害等级、苗高、根长、地上部苗干重、根干重、含水量等一般指标<sup>[7-9]</sup>, 也有的考察叶绿素指数、电解质外渗率、MDA 含量和离子浓度等生理指标<sup>[1,6,11]</sup>。从考察的性状来看, 评价受害等级操作不方便, 而且难于定量比较; 测量相关生理指标又比较繁琐且难于精确测定。通过不同评价体系定位到的 QTL 均有不同之处<sup>[31]</sup>, 而且定位结果也难于相互比较, 因此, 建立高效的水稻苗期耐亚铁毒和锌毒胁迫的评价体系显得十分重要。

水稻应对短时间高浓度离子胁迫和长时间低浓度离子胁迫可能存在不同的抗性机制, 借鉴前人的研究方法和预备试验, 选择在二叶一心期胁迫处理 20 d, 考察易于测定的苗高、地上部苗干重、根干重等指标, 同时用处理和对照的相对值评价, 这样可以消除幼苗生长本身引起的差异, 其大小可直接反映株系对  $\text{Fe}^{2+}$  和  $\text{Zn}^{2+}$  毒害的抗性。从本研究定位结果来看, 通过苗高和地上部苗干重可以检测到很多共同的位点, 其效应大小和方向也基本一致, 而地上部苗干重较苗高易于考察且试验测量误差较小, 因此我们认为地上部苗干重是较为有效的考察指标。

### 3.5 利用分子标记辅助选择提高水稻苗期 $\text{Fe}^{2+}$ 和 $\text{Zn}^{2+}$ 胁迫抗性的启示

从苗高和苗干重来看, 特青显著高于 Lemont, 但是在  $\text{Fe}^{2+}$  和  $\text{Zn}^{2+}$  胁迫条件下的干重损失上, 特青低于 Lemont, 说明 Lemont 比特青具有较强的抗性。我们检测到影响  $\text{Fe}^{2+}$  和  $\text{Zn}^{2+}$  胁迫下与对照相对值的 QTL, 大部分增加相对值即提高抗性的有利等位基因来自 Lemont, 但是在一些位点提高相对值的有利等位基因来自特青, 如 *QSh6b*、*QSdw2a* 和 *QSdw6b* 等。因此利用分子标记辅助选择聚合双亲的有利等位基因, 就完全有可能提高品种对亚铁毒和锌毒的抗性水平, 培育出符合育种目标的新品种。

## 4 结论

利用双向导入系群体分别检测到 22 个和 20 个影响水稻苗期耐亚铁毒和锌毒相关性状的 QTL, 其中 4 个在 2 个背景下共同表达, 9 个在同一遗传背景下同时影响耐亚铁毒和锌毒, 即为耐两种金属毒害的遗传重叠位点。利用分子标记辅助选择聚合耐亚铁毒和耐锌毒的遗传重叠位点, 可以提高水稻苗期对亚铁毒和锌毒的抗性水平。

## References

- [1] Zhou J-L(周建林), Tang J-J(唐建军). Physiological indices for evaluating iron-toxicity tolerance of rice (*Oryza sativa* L.). *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2001, 12(1): 159-160 (in Chinese with English abstract)
- [2] Gross J, Stein R J, Fett-Neto A G, Fett J P. Iron homeostasis related genes in rice. *Genet Mol Biol*, 2003, 26: 477-497
- [3] Song A, Li P, Li Z J, Fan F L, Nikolic M, Liang Y C. The alleviation of zinc toxicity by silicon is related to zinc transport and antioxidative reactions in rice. *Plant Soil*, 2011, 344: 319-333
- [4] Fageria N K, Rabelo N A. Tolerance of rice cultivars to iron toxicity. *Plant Nutr*, 1987, 10: 653-661
- [5] Ajay Rathore V S. Effect of  $\text{Zn}^{2+}$  stress in rice on growth and photosynthetic process. *Photosynthetica*, 1995, 1: 571-584
- [6] Wu P, Hu B, Liao C Y, Zhu J M, Wu Y R, Senadhira D, Paterson A H. Characterization of tissue tolerance to iron by molecular markers in different lines of rice. *Plant Soil*, 1998, 203: 217-226
- [7] Wan J L, Zhai H Q, Wan J M, Ikehashi H. Detection and analysis of QTLs for ferrous iron toxicity tolerance in rice, *Oryza sativa* L. *Euphytica*, 2003, 131: 201-206
- [8] Wan J L, Zhai H Q, Wan J M, Yasui H, Yoshimura A. Detection and analysis of QTLs associated with resistance to ferrous iron toxicity in rice (*Oryza sativa* L.) using recombinant inbred lines. *Acta Agron Sin*, 2004, 30: 329-333
- [9] Wan J L, Zhai H Q, Wan J M. Mapping of QTLs for ferrous iron toxicity tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Genet Sin*, 2005, 32(11): 1156-1166
- [10] Ye H-X(叶红霞), Li M(李梅), Zhuang J-Y(庄杰云), Shen S-Q(沈圣泉). Analysis of gene effects of tolerance to high  $\text{Fe}^{2+}$  Stress at seedling stage in rice. *Mol Plant Breed* (分子植物育种), 2007, 5(1): 105-109 (in Chinese with English abstract)
- [11] Dufey I, Hakizimana P, Draye X, Lutts S, Bertin P. QTL mapping for biomass and physiological parameters linked to resistance mechanisms to ferrous iron toxicity in rice. *Euphytica*, 2009, 167: 143-160
- [12] Liu M-L(刘美玲), Liu X-N(刘湘南), Li T(李婷), Xiu L-N(修丽娜). Analysis of hyperspectral singularity of rice under Zn pollution stress. *Trans CSAE* (农业工程学报), 2010, 26(3): 191-196 (in Chinese with English abstract)
- [13] Xu J-M(徐建明), Li C-S(李才生), Mao S-G(毛善国), Wang

- X(汪鑫), Fan C-Y(樊趁英), Huang P-F(黄鹏飞), Li Y-W(李耀文). Effect of Zinc on rice seedlings growth and activity of SOD and POD. *J Anhui Agric Sci* (安徽农业科学), 2008, 36(3): 877–878 (in Chinese with English abstract)
- [14] Dong Y J, Ogawa T, Lin D Z, Koh H J, Kamiunten H, Matsuo M, Cheng S H. Molecular mapping of quantitative trait loci for zinc toxicity tolerance in rice seedling (*Oryza sativa* L.). *Field Crops Res*, 2005, 95: 420–425
- [15] Wang H(汪洪), Jin J-Y(金继运). The physiological and molecular mechanisms of Zinc uptake, transport, and hyperaccumulation in plants: a review. *Plant Nutr Fert Sci* (植物营养与肥料学报), 2009, 15(1): 225–235 (in Chinese with English abstract)
- [16] Doran G, Eberbach P, Helliwell S. The impact of rice plant roots on the reducing conditions in flooded rice soil. *Chemosphere*, 2006, 63: 1892–1902
- [17] Chung M J, Walker P A, Brown R W, Hogstrand C. Zinc-mediated gene expression offers protection against H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-induced cytotoxicity. *Toxicol Appl Pharmacol*, 2005, 205: 225–236
- [18] Yoshida S, Forno D A, Cock J H, Gomez K A. Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice, 3rd edn. Manila, The Philippines: IRRI, 1976. pp 1–83
- [19] SAS Institute. SAS/STAT User's Guide. Cary NC, USA: SAS Institute, 1996. pp 25–36
- [20] Li H H, Ye G Y, Wang J K. A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping. *Genetics*, 2007, 175: 361–374
- [21] Xu J L, Lafitte H R, Gao Y M, Fu B Y, Torres R, Li Z K. QTLs for drought avoidance and tolerance identified in a set of random introgression lines of rice. *Theor Appl Genet*, 2005, 111: 1642–1650
- [22] Li Z K. QTL mapping in rice: a few critical considerations. In: Khush G S, Brar D S, Hardy B, eds. Rice Genetics IV. Science Publishers, Inc., and International Rice Research Institute, New Delhi, India, and Los Banos, The Philippines, 2001. pp 153–172
- [23] International Rice Genome Sequencing Project. The map-based sequence of the rice genome. *Nature*, 2005, 436: 793–800
- [24] Mei H W, Xu J L, Li Z K, Luo L J. QTLs influencing panicle size detected in two reciprocal introgressive line (IL) populations in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 648–656
- [25] Xie X-W(谢学文), Xu M-R(许美容), Zang J-P(藏金萍), Sun Y(孙勇), Zhu L-H(朱苓华), Xu J-L(徐建龙), Zhou Y-L(周永力), Li Z-K(黎志康). Genetic background and environmental effect on expression of QTL for sheath blight resistance in reciprocal introgression lines of rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(11): 1885–1893 (in Chinese with English abstract)
- [26] Yang J(杨静), Sun Y(孙勇), Cheng L-R(程立锐), Zhou Z(周政), Wang Y(王韵), Zhu L-H(朱苓华), Cang J(苍晶), Xu J-L(徐建龙), Li Z-K(黎志康). Genetic background effect on QTL mapping for salt tolerance revealed by a set of reciprocal introgression line populations in rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(6): 974–982 (in Chinese with English abstract)
- [27] Wang Y(王韵), Cheng L-R(程立锐), Sun Y(孙勇), Zhou Z(周政), Zhu L-H(朱苓华), Xu Z-J(徐正进), Xu J-L(徐建龙), Li Z-K(黎志康). Genetic background effect on QTL expression of heading date and plant height and their interaction with environment in reciprocal introgression lines of rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(8): 1386–1394 (in Chinese with English abstract)
- [28] Ramesh S A, Shin R, Eide D J, Schachtman D P. Differential metal selectivity and gene expression of two zinc transporters from rice. *Plant Physiol*, 2003, 133: 126–134
- [29] Koike S, Inoue H, Mizuno D. OsYSL2 is a rice metal-nicotianamine chelates transporter that is regulated by iron and expressed in the phloem. *Plant J*, 2004, 39: 415–424
- [30] Ricachenevsky F K, Sperotto R A, Menguer P K, Fett J P. Identification of Fe-excess-induced genes in rice shoots reveals a WRKY transcription factor responsive to Fe, drought and senescence. *Mol Biol Rep*, 2010, 37: 3735–3745
- [31] Dufey I, Hiel M P, Hakizimana P, Draye X, Lutts S, Kone B, Drame K N, Konate K A, Sie M, Bertin P. Multienvironment quantitative trait loci mapping and consistency across environments of resistance mechanisms to ferrous iron toxicity in rice. *Crop Sci*, 2012, 52: 539–550