

不同水分条件下水稻苗期根系性状的 QTL 分析

翟荣荣¹ 冯跃¹ 王会民² 陈艳丽¹ 吴伟明¹ 占小登¹
沈希宏¹ 戴高兴³ 杨占烈⁴ 曹立勇¹ 程式华¹

(1. 中国水稻研究所,国家水稻改良中心/国家水稻生物学重点实验室,浙江 杭州 310006;
2. 沈阳农业大学农学院,辽宁 沈阳 450002;3. 广西农业科学院,广西 南宁 530007;
4. 贵州省水稻研究所,贵州 贵阳 550006)

摘要:以超级杂交稻协优 9308(协青早 B/中恢 9308)衍生的 234 个重组自交系(RIL)为材料,在正常水分和 20% 聚乙二醇(PEG-6000)模拟水分胁迫处理下对水稻苗期最长根长、总根长、根表面积、根体积、根平均直径、根尖数、根鲜重和根冠比进行 QTL 定位分析。采用复合区间作图法,共检测到影响 8 个根部性状的 21 个 QTL,单个 QTL 可解释的表型变异介于 4.80%~11.35%。其中,正常水分条件下检测到 7 个 QTL,分布在第 2、3、9、10、11 染色体上;水分胁迫条件下检测到 14 个 QTL,分布在第 2、3、5、6、9 染色体上。不同水分条件下检测到的 QTL 位点差异很大,表明不同水分条件下的遗传机制不同。在第 3 和第 6 染色体上各检测到 1 个根部性状的 QTL 簇,尤其在第 3 染色体 RM6283-RM7370 区间发现苗期根系性状与抗旱性及产量相关性状之间存在连锁关系,利用这些 QTL 紧密连锁的分子标记进行辅助选择,可望同时对多个相关性状进行遗传改良。

关键词:水稻;根系性状;干旱胁迫;QTL

QTL MAPPING FOR ROOT TRAITS IN RICE SEEDLINGS UNDER DIFFERENT WATER SUPPLY CONDITIONS

ZHAI Rong-rong¹ FENG Yue¹ WANG Hui-min² CHEN Yan-li¹ WU Wei-ming¹ ZHAN Xiao-deng¹
SHEN Xi-hong¹ DAI Gao-xing³ YANG Zhan-lie⁴ CAO Li-yong¹ CHENG Shi-hua¹

(1. State Key Laboratory of Rice Biology, National Center for Rice Improvement, China National Rice Research Institute, Hangzhou, Zhejiang 310006;
2. College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning 110161; 3. Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning, Guangxi 530007; 4. Guizhou Rice Institute, Guiyang, Guizhou 550006)

Abstract: A recombinant inbred line (RIL) population with 234 lines derived from a super hybrid rice Xieyou 9308 were treated with normal water condition and 20% polyethylene glycol (PEG-6000). Eight root traits including the maximum root length, total root length, root surface area, root volume, root average diameter, number of root tip, root fresh weight and root/shoot ratio were measured and further used for QTL analysis. A total of 21 QTLs were detected and each locus explained 4.80%~11.35% of phenotypic variance. 7 QTLs on chromosome 2, 3, 9, 10 and 11 under normal water condition and 14 QTLs on chromosome 2, 3, 5, 6, 9 under drought stress were detected, respectively. The QTLs detected under the two water supply conditions had significant differences, which indicated that there was different

收稿日期:2011-12-11 接受日期:2012-03-28

基金项目:浙江省重大科技专项“8812”计划(8812-1),农业部超级稻研究计划(2010-3)

作者简介:翟荣荣(1985-),女,河北衡水人,博士,主要从事水稻遗传育种研究。Tel:0571-63370265;E-mail:zhxr729@163.com

冯跃(1982-),男,辽宁盘锦人,博士,主要从事水稻遗传育种研究。Tel:0571-63370540;E-mail:fy_555500@163.com

翟荣荣和冯跃并列为第一作者。

通讯作者:程式华(1958-),男,浙江富阳人,研究员,主要从事水稻遗传育种研究。Tel:0571-63370188;E-mail:shcheng@mail.hz.zj.cn

曹立勇(1966-),男,浙江萧山人,研究员,主要从事水稻遗传育种研究。Tel:0571-63370329;E-mail:caolyg@163.com

genetic mechanism controlling rice root traits at the two different water conditions. Two important QTL clusters on chromosome 3 and 6 for root traits were detected, especially the QTL for seedling root traits detected between RM6283 and RM7370 on chromosome 3 had linkage relation with the QTLs for drought resistance and yield related traits. It would be possible to improve multiple traits using DNA makers closely linked to these QTLs.

Key words: rice; root traits; drought stress; QTL

水稻是重要的粮食作物,世界 50% 以上的人口以水稻为主食^[1]。水稻也是耗水量最大的粮食作物,平均每生产 1kg 稻谷需耗水 5000L^[2],是其他作物需水量的 2~3 倍^[3]。水稻种植中采用的淹水灌溉方式造成了水资源的巨大浪费^[4]。然而,全世界约有 45% 的稻作产区没有灌溉系统^[5],随着全球水资源的日益匮乏和旱灾的日益严重,干旱已成为水稻产量降低和不稳定的主要因素。因此,开展水稻抗旱遗传机理研究,选育耐旱水稻品种,开发节水稻作农业成为解决这一问题的有效途径^[6]。

根系在植物吸收水分和矿质营养过程中起着重要作用,其发育状况直接影响作物地上部的生长发育和物质生产^[7,8],然而根系本身的发育又受到各种生物及非生物环境胁迫的影响,尤其是干旱和营养缺乏^[9]。幼苗根系是最早感受土壤干旱的器官,对水稻苗期耐旱能力有重要作用。关于根系性状与抗旱性之间的关系,前人已做了大量研究。刘胜群^[10]发现玉米中耐旱品种较不耐旱品种根系干重大,根系相对发达,根系在水平和垂直方向上的分布广,且深层根干重比率大。景蕊莲等^[11]研究根系形态性状的遗传力及其与抗旱性的关系,结果表明小麦幼苗的抗旱性与根干重呈显著正相关。郝树荣等^[12]对水稻根系的研究认为,干旱胁迫诱导根系变长,尽可能多地吸收更深层土壤的水分以满足作物生长发育的需要。

随着分子生物学技术的飞速发展,近十几年来水稻根系的抗旱机理研究取得了一定进展,对水稻的根粗、根数、根系密度、根系穿透能力、根冠比、根干重、最大根长等一系列抗旱相关性状进行了遗传分析与 QTL 定位^[13~17]。但由于水稻抗旱性状遗传机理复杂,又易受外界环境条件的影响,QTL 定位结果在水稻抗旱遗传改良中的应用仍有限。本研究以超级杂交稻协优 9308(协青早 B/中恢 9308)衍生的重组自交系(RIL)群体为材料,在正常水分条件和 20% 聚乙二醇(PEG-6000)模拟干旱胁迫条件下对水稻苗期抗旱相关根系性状进行 QTL 定位和分析,旨在挖掘耐旱相关根系性状 QTL,为分子标记辅助选择培育抗旱水稻品种提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

以遗传稳定的超级杂交稻协优 9308 重组自交系(RIL)群体的 234 个株系及亲本为材料。该群体由协青早 B(XQZB)与中恢 9308(R9308)杂交产生的 F₁经单粒传(SSD)方法构建,已自交 14 代。

1.2 试验设计

试验于 2011 年 4~5 月在中国水稻研究所富阳实验基地人工气候箱中进行。通过不同浓度(15%、20%、25%)聚乙二醇(PEG-6000)的预培养试验,确定 20% PEG-6000 为最佳模拟干旱胁迫浓度(能使大部分株系受到明显胁迫又不致死)。将 XQZB、R9308 及 RIL 群体各株系的种子用蒸馏水洗净,用 10% 的 NaOCl 溶液消毒 30min 后,再用蒸馏水冲洗干净,32℃ 催芽至种子露白。取发芽一致的种子播于覆盖有带孔 PVC 板的培养箱中,每 3d 换 1 次营养液^[18],pH5.0~6.0。每个株系和亲本各种植 20 株,重复 2 次,置于人工气候箱中生长,昼夜温度分别为 28℃ 和 22℃,每天光照 14h,相对湿度 65%~85%。于二叶一心期进行干旱处理,10d 后取样测定根系形态学指标,以基本营养液培养作为对照(CK)。

1.3 根系指标测定

植株干旱处理 10d 后取样,每个重复取生长一致的 6 株幼苗,先用蒸馏水冲洗,其中 3 株用剪刀把幼苗的茎和根分开,按单根一条条分开,不重叠、不交叠并排于装有去离子水的透明根盘中,利用 WinRHIZO LA6400XL 根系专用大幅面透视扫描仪扫描根系,获取各单株根系图片。然后用 WinRHIZOPro 软件分析并获得根系总根长(RTL)、根表面积(RSA)、根平均直径(RAD)、根体积(RV)、根尖数(RTN);另外 3 株用直尺测量最长根长(MRL),然后将新鲜根和茎分开,称量茎叶鲜重和根鲜重(RFW)。根冠鲜重比(RS)为根鲜重和茎叶鲜重的比值。

1.4 数据统计及 QTL 分析

利用 SPSS 13.0 软件对根系相关性状进行数据统计分析。在本实验室先前构建的分子遗传图谱^[19]基

基础上,进一步补充了分子标记位点,应用于 QTL 分析的水稻遗传图谱包含 198 个 SSR 座位,共覆盖水稻基因组 1814.5cM,标记间平均距离为 9.2cM。以 2 个重复的平均值作为输入数据,采用 Windows QTL Cartographer 2.5 软件,应用复合区间作图法(Composite interval mapping,CIM)进行 QTL 检测。以 $LOD > 2.4$ 为阈值(若标记区间 $LOD > 2.4$,则认为该区间 LOD 值最高处所对应的位点为 1 个 QTL)。根据软件运算结果统计每个 QTL 的加性效应和可解释的表型贡献率。按照 McCouch 等^[20]原则命名 QTL。

2 结果与分析

2.1 亲本与 RIL 群体根系性状的表型分析

表 1 干旱和正常水分条件下亲本和 RIL 群体的根系性状表现

Table 1 Performance of root traits for the parents and RIL population under drought and normal water conditions

处理 treatment	性状 trait	亲本 parent		RIL 群体 RIL population		
		协青早 B XQZB	中恢 9308 R9308	变幅 range	峰度 kurtosis	偏度 skewness
0% PEG	最大根长 MRL(cm)	13.61	9.93	6.47 ~ 15.60	-0.12	0.32
	根鲜重 RFW(g)	0.052	0.029	0.017 ~ 0.081	0.62	0.66
	根冠比 RS	0.359	0.278	0.168 ~ 0.527	0.40	0.50
	总根长 RTL(cm)	146.67	43.94	29.25 ~ 199.34	0.79	0.92
	根平均直径 RAD(mm)	0.341	0.233	0.161 ~ 0.507	0.69	0.49
	根表面积 RSA(cm ²)	15.58	3.17	1.92 ~ 19.07	0.98	0.96
	根体积 RV(cm ³)	0.134	0.018	0.010 ~ 0.179	0.85	0.91
	根尖数 RTN	519.8	169.3	99.5 ~ 913.5	0.62	0.59
20% PEG	最大根长 MRL(cm)	10.69	8.44	5.27 ~ 14.25	-0.35	0.16
	根鲜重 RFW(g)	0.038	0.019	0.013 ~ 0.070	-0.10	0.19
	根冠比 RS	0.635	0.473	0.235 ~ 0.753	0.43	0.31
	总根长 RTL(cm)	82.48	41.08	23.00 ~ 153.12	0.70	0.71
	根平均直径 RAD(mm)	0.235	0.225	0.172 ~ 0.333	0.16	0.23
	根表面积 RSA(cm ²)	6.14	2.91	1.74 ~ 9.15	-0.35	0.14
	根体积 RV(cm ³)	0.037	0.017	0.010 ~ 0.055	-0.70	0.13
	根尖数 RTN	503.7	148.1	130.5 ~ 813.0	-0.10	0.36

Note: MRL: maximum root length; RFW: root fresh weight; RS: root-shoot ratio; RTL: total root length; RAD: root average diameter; RSA: root surface area; RV: root volume; RTN: root tip number. The same as following tables and figure 1.

2.2 根系性状间的相关分析

由表 2 可见,2 种水分处理条件下,最大根长(MRL)与根鲜重(RFW)、根冠比(RS)均呈极显著正相关;总根长(RTL)与根表面积(RSA)、根体积(RV)、根尖数(RTN)和 RFW 均呈极显著正相关;RSA 与 RV、RTN 和 RFW 均极显著正相关;根平均直径(RAD)与 RV 极显著正相关;RV 与 RTN 极显著正相关;RTN 与 RFW 极显著正相关;RFW 与 RS 极显著正相关。正常水分条件下,RTL 与 RS 呈显著正相关,RSA 与 RAD 呈极显著正相关;而在干旱胁迫条件下相

正常水分条件与干旱胁迫条件下,双亲及 RIL 群体根系性状的表型分布见表 1。可以看出除根冠比外,双亲各性状在干旱胁迫条件下均比正常水分条件有不同程度的降低; t 测验结果显示,除根冠比和根尖数外,亲本 XQZB 在正常水分条件和干旱胁迫条件下各性状的差值均极显著高于 R9308 的性状差值(数据未显示),表明 R9308 对干旱胁迫的敏感程度小于 XQZB。此外,2 种水分条件下各根系性状在 RIL 群体中分布的峰度系数和偏度系数均小于 1,变异幅度大,呈现连续的正态分布,并存在明显的双向超亲分离现象,表现出数量性状的遗传特点,符合 QTL 区间作图的需要。

关性均不显著。干旱胁迫条件下,MRL 与 RTL、RSA 和 RV 均呈极显著正相关,RV 与 RFW 呈极显著正相关;而在正常水分条件下相关性均不显著。干旱胁迫条件下 RAD 与 RTL、RTN 呈极显著负相关,相关系数分别为 -0.34 和 -0.22。

2.3 2 种水分处理条件下水稻根系性状的 QTL 分析

采用复合区间作图法,在 2 种水分处理条件下,共检测到 8 个根系性状的 21 个 QTL,其中正常水分条件下检测到 7 个 QTL,干旱胁迫条件下检测到 14 个 QTL,单个 QTL 可解释的表型变异介于 4.80% ~

表 2 水稻根系性状的相关性分析
Table 2 Correlation analysis of root traits in rice

处理 treatment	性状 trait	最大根长 MRL	总根长 RTL	根表面积 RSA	根平均直径 RAD	根体积 RV	根尖数 RTN	根鲜重 RFW
0% PEG	总根长 RTL	0.11						
	根表面积 RSA	0.12	0.78 **					
	根平均直径 RAD	0.05	-0.04	0.58 **				
	根体积 RV	0.06	0.45 **	0.90 **	0.84 **			
	根尖数 RTN	0.06	0.87 **	0.63 **	-0.11	0.32 * *		
	根鲜重 RFW	0.40 **	0.35 **	0.20 **	-0.15	0.02	0.39 **	
	根冠比 RS	0.23 **	0.21 *	0.08	-0.17	-0.04	0.21 *	0.65 **
20% PEG	总根长 RTL	0.29 **						
	根表面积 RSA	0.33 **	0.91 **					
	根平均直径 RAD	0.01	-0.34 **	0.06				
	根体积 RV	0.31 **	0.66 **	0.91 **	0.45 **			
	根尖数 RTN	0.14	0.87 **	0.83 **	-0.22 **	0.64 **		
	根鲜重 RFW	0.44 **	0.35 **	0.40 **	0.06	0.38 **	0.40 **	
	根冠比 RS	0.31 **	0.08	0.13	0.08	0.14	0.04	0.24 **

注: * 和 ** 表示在 0.05 和 0.01 水平差异显著。

Note: * and ** mean significant difference at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

11.35% 之间(表 3)。

正常水分条件下,除最大根长、总根长、根体积没有检测到 QTL 外,其余 5 个性状共检测到 7 个 QTL,分别位于第 2、3、9、10 和 11 染色体上(表 3 和图 1)。其中在第 2 和 3 染色体上共检测到 2 个影响根表面积的 QTL,位于第 3 染色体上 RM227 - RM148 区间的 QTL 为主效 QTL,可解释的表型贡献率为 11.35%,加性效应值为 -0.857,增效等位基因来自亲本 XQZB;位于第 2 染色体上的 *qRSA-2*,可解释 9.04% 的表型变异,增效等位基因来自亲本 XQZB。根鲜重和根尖数各检测到 1 个 QTL,分别位于第 10 和第 11 染色体上,可解释的表型贡献率为 6.28% 和 7.66%,增效等位基因均来自亲本 XQZB。在第 11 染色体上 RM167 - RM5704 区间检测到 1 个影响根平均直径的主效 QTL,可解释的表型贡献率为 10.44%,增效等位基因来自亲本 R9308。在第 3 和第 9 染色体共检测到 2 个影响根冠比的 QTL,可解释的表型贡献率为 6.03% 和 5.00%,增效等位基因均来自亲本 XQZB。

在干旱胁迫条件下,8 个根系性状共检测到 14 个 QTL,主要分布在第 2、3、5、6 和 9 染色体上(表 3 和图 1)。其中最大根长检测到 2 个 QTL,分别位于第 2 和 3 染色体上 RM4702 - RM145 和 RM16 - RM5626 标记区间,可解释的表型贡献率为 8.30% 和 7.01%,增效等位基因均来自亲本 XQZB。根鲜重检测到 3 个 QTL,分别位于第 3、6 和 9 染色体上,可分别解释根鲜重表型变异的 6.67%、5.11% 和 4.80%,增效等位基因均来自亲本 XQZB。在第 5 染色体上 RM3800 -

RM3870 区间检测到 1 个影响根平均直径的 QTL,可解释的表型贡献率为 9.23%,增效等位基因来自亲本 XQZB。在第 3 和第 6 染色体上共检测到 2 个影响总根长的 QTL,可解释的表型贡献率为 8.68% 和 8.07%,增效等位基因均来自亲本 XQZB。在第 3 和第 6 染色体上共检测到 2 个影响根表面积的 QTL,可解释的表型贡献率为 7.43% 和 7.84%,增效等位基因均来自亲本 XQZB。在第 2 和第 6 染色体共检测到 2 个影响根体积的 QTL,位于第 6 染色体上 RM510 - RM19417 区间的为主效 QTL,可解释的表型贡献率为 10.37%,增效等位基因来自亲本 XQZB;位于第 2 染色体上的 *qRV-2*,可解释 5.86% 的表型变异,增效等位基因来自亲本 XQZB。在第 3 和第 6 染色体上共检测到 2 个影响根尖数的 QTL,可解释的表型贡献率为 8.42% 和 6.34%,增效等位基因均来自亲本 XQZB。

3 讨论

根系系统在植物生长发育过程中具有重要作用,包括固持植株、吸收水分和养分等^[21]。根系性状是植物抗旱研究的热点之一^[22]。衡量根系大小的指标中根重、根体积、根数量、根长、根表面积和根冠比等具有较高的遗传力;衡量根系形态的指标中根直径、根毛长度、根密度等也具有较高的遗传力。这些根系指标均表现典型的数量性状遗传^[23]。目前,在水稻上已利用不同群体定位了许多与根系抗旱性相关的 QTL,但这些研究主要集中在根系穿透力或者根系形态性状,包

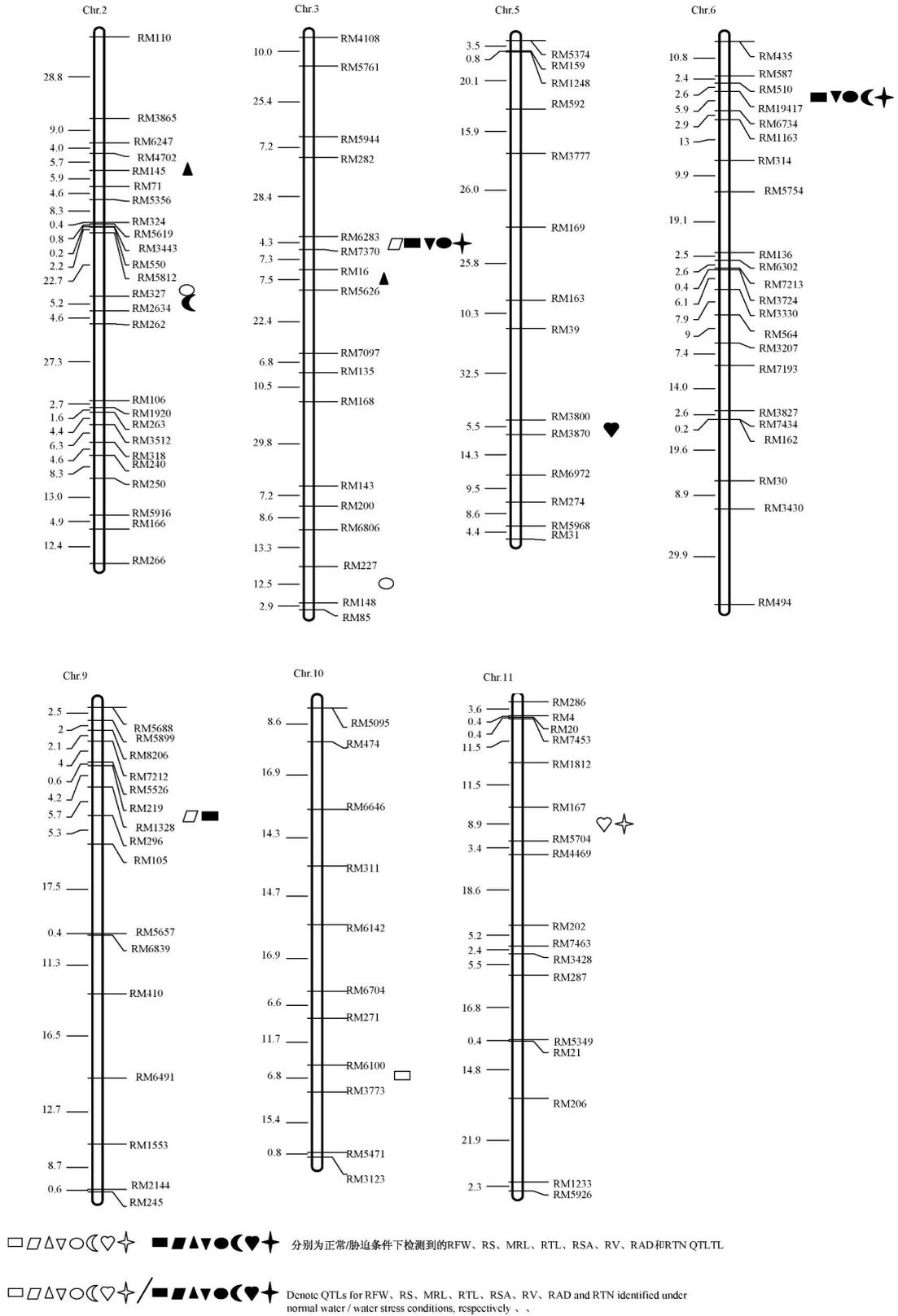


图 1 RIL 群体的根部性状 QTL
Fig. 1 QTL for root traits in the RIL population

表 3 正常水分条件和干旱胁迫条件下 RIL 群体根系性状 QTL 定位结果

Table 3 QTL detected for root traits under different water conditions in the RIL population

处理 treatment	性状 trait	QTL	标记区间 marker interval	LOD	加性效应 additive	R ² (%)
0% PEG	根鲜重 RFW	<i>qRFW-10</i>	RM6100 - RM3773	2.70	-0.003	6.28
	根冠比 RS	<i>qRS-3</i>	RM6283 - RM7370	2.95	-0.002	6.03
		<i>qRS-9</i>	RM219 - RM1328	2.41	-0.002	5.00
		<i>qRSA-2</i>	RM5812 - RM327	3.41	-0.760	9.04
	根表面积 RSA	<i>qRSA-3</i>	RM227 - RM148	3.71	-0.857	11.35
		<i>qRAD-11</i>	RM167 - RM5704	3.62	0.020	10.44
20% PEG	根平均直径 RAD	<i>qRAD-11</i>	RM167 - RM5704	3.62	0.020	10.44
	根尖数 RTN	<i>qRTN-11</i>	RM167 - RM5704	2.45	-41.922	7.66
	最大根长 MRL	<i>qMRL-2</i>	RM4702 - RM145	4.06	-0.518	8.30
		<i>qMRL-3</i>	RM16 - RM5626	3.58	-0.477	7.01
	根鲜重 RFW	<i>qRFW-3</i>	RM6283 - RM7370	3.30	-0.003	6.67
		<i>qRFW-6</i>	RM510 - RM19417	2.63	-0.002	5.11
		<i>qRFW-9</i>	RM219 - RM1328	2.47	-0.002	4.80
	总根长 RTL	<i>qTRL-3</i>	RM6283 - RM7370	3.46	-6.926	8.68
		<i>qTRL-6</i>	RM510 - RM19417	3.31	-7.088	8.07
	根表面积 RSA	<i>qRSA-3</i>	RM6283 - RM7370	2.82	-0.436	7.43
		<i>qRSA-6</i>	RM510 - RM19417	3.01	-0.452	7.84
	根平均直径 RAD	<i>qRAD-5</i>	RM3800 - RM3870	3.38	-0.009	9.23
根体积 RV	<i>qRV-2</i>	RM327 - RM2634	2.43	-0.003	5.86	
	<i>qRV-6</i>	RM510 - RM19417	4.22	-0.003	10.37	
根尖数 RTN	<i>qRT-3</i>	RM6283 - RM7370	2.86	-40.861	8.42	
	<i>qRT-6</i>	RM510 - RM19417	2.40	-35.942	6.34	

括根生物量、根冠比和根长^[24-26]。然而所有根系性状(如根体积、根直径、根表面积等)QTL的分子遗传研究都有助于更好地理解水稻根系抗旱机制。本研究主要利用 XQZB/R9308 衍生的 RIL 群体分析了不同水分条件下水稻苗期抗旱相关根系性状 QTL,并与前人研究结果进行比较,为更好地理解水稻根系抗旱的分子机制奠定了基础。

本研究在 2 种水分环境下共检测到 21 个影响水稻苗期根系性状的 QTL,其中正常水分条件下检测到 7 个 QTL,位于第 2、3、9、10 和 11 染色体上,可解释的表型贡献率介于 5.00% ~ 11.35% 之间;在干旱胁迫条件下检测到 14 个 QTL,位于第 2、3、5、6 和 9 染色体上,可解释的表型贡献率介于 4.80% ~ 10.37% 之间。未检测到在 2 种水分环境下共同表达的 QTL。在胁迫与非胁迫的 QTL 定位比较研究中,未检测到稳定表达的 QTL 或共同 QTL 比例很低已有许多报道, Courtois 等^[27]在 3 种不同年份和地点的干旱胁迫试验中,未检测到不同环境下共同控制叶片相对生长率的 QTL;沈波等^[28]在比较水分胁迫与非水分胁迫条件下水稻叶片叶绿素含量 QTL 的研究中,未检测到在 2 种环境下共同表达的 QTL; Messmer 等^[29]分析发现不同水分处理环境下玉米散粉期、吐丝期、株高、小区产量、小区粒数和百粒重 6 个性状具有不同的遗传基础,尤其是小

区产量和小区粒数,未发现不同水分环境下稳定表达的 QTL。这些结果说明不同 QTL 只对不同环境下的表型变化负责,也就是说,不同的 QTL 可能在各自的环境中更为有效^[30-32]。因此,在水稻抗旱性研究中,最好在干旱胁迫环境下进行遗传改良。另外,本研究在正常水分条件下,未检测到影响最大根长、总根长、根体积的 QTL;在干旱胁迫条件下,未检测到影响根冠比的 QTL。QTL 的检测受体大小、阈值、标记数以及目标性状遗传率等的限制。若 LOD 值设置在 2.0,还可检测到 2 个、2 个、3 个和 3 个分别影响正常水分条件下最大根长、总根长、根体积和干旱胁迫条件下根冠比的 QTL 及更多影响其他根系性状的 QTL(数据未显示),表明该群体根系性状的遗传及对于干旱胁迫的反应受微效多基因控制。

水稻根系性状与植株抗旱性及产量等性状密切相关^[33]。将本研究的 QTL 定位结果与已报道的水稻抗旱性及产量相关性 QTL 相比较,可在一定程度上揭示苗期根系性状 QTL 对水稻抗旱性及产量形成的影响。如本研究在第 3 染色体上 RM6283 - RM7370 标记区间检测到影响干旱胁迫条件下根鲜重、总根长、根表面积及根尖数的 QTL 和正常水分条件下根冠比的 QTL, Liang 等^[34]利用回交群体在相同区间检测到影响百粒重的 QTL;杨玲等^[35]在临近区间检测到影响水

分胁迫条件下气孔阻力的 QTL。又如本研究在第 3 染色体上 RM16 – RM5626 标记区间检测到影响干旱胁迫条件下最大根长的 QTL,赵秀琴等^[36]以 Lemont 导入特青背景的回交导入系为材料,在第 3 染色体上 RM16 – RM168 标记区间检测到影响干旱胁迫条件下植株相对含水量和生物量的 QTL;沈希宏等^[37]检测到控制着粒密度的 QTL 与标记 RM16 连锁。这种现象在其他作物研究中也类似报道,如 Tuberosa 等^[38]在玉米抗旱研究工作中发现苗期根系 QTL 与成熟期产量之间存在连锁关系;周蓉等^[39]也发现大豆苗期根系性状与植株抗逆性及产量性状间存在关联。这些结果从遗传定位角度表明植株抗旱性和产量性状与根系性状存在连锁关系。而在生理研究上,多数研究结果表明水稻根系性状对植株抗旱性^[40,41]及地上部生长、产量形成^[42~44]起着重要作用。因此,笔者认为在水稻抗旱性和产量遗传育种研究中,苗期根系性状应该作为一项重要的参考指标。

本研究发现在检测不同水分条件下水稻苗期根系性状 QTL 过程中,同一染色体上相同染色体区域定位到控制相关性状的 QTL,表现出一因多效还是紧密连锁效应。本研究在第 3 染色体上 RM6283 – RM7370 标记区间检测到影响干旱胁迫条件下根鲜重、总根长、根表面积和根尖数的 QTL 和正常水分条件下根冠比的 QTL;在第 6 染色体上 RM510 – RM19417 标记区间检测到影响干旱胁迫条件下根鲜重、总根长、根表面积、根体积和根尖数的 QTL;在第 9 染色体上 RM219 – RM1328 标记区间检测到影响干旱胁迫条件下根鲜重和正常水分条件下根冠比的 QTL;在第 11 染色体上 RM167 – RM5704 标记区间检测到影响干旱胁迫条件下根平均直径和根尖数的 QTL。这与不同作物相关性状 QTL 常常被定位于相同或相邻染色体区域的研究结果相一致^[44,45]。如果要准确区分这些 QTL 的遗传效应是源于一因多效还是紧密连锁,必须把这些 QTL 通过回交构建单个 QTL 近等基因系,将复合 QTL 剖分为单个孟德尔遗传因子,对其精细定位。育种中,利用这些 QTL 紧密连锁的分子标记进行辅助选择,可同时对多个相关性状进行遗传改良,达到事半功倍的效果。

4 结论

本研究共检测到影响 8 个根部性状的 21 个 QTL,主要集中在第 3 和 6 染色体上。不同水分条件下检测到的 QTL 位点差异很大,表明不同水分条件下的遗传机制不同。在第 3 和 6 染色体上各检测到 1 个根部性

状的 QTL 簇,尤其在第 3 染色体 RM6283 – RM7370 区间发现苗期根系性状与抗旱性及产量相关性状之间存在连锁关系,利用这些 QTL 紧密连锁的分子标记进行辅助选择,可望同时对多个相关性状进行遗传改良。

参考文献:

- [1] Wang Y H, Li J Y. Branching in rice[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2010, 14(1): 94 – 99
- [2] Shen L, Courtois B, McNally K L, Robin S, Li Z. Evaluation of near-isogenic lines of rice introgressed with QTLs for root depth through marker-aided selection[J]. *Theor Appl Genet*, 2001, 103(1): 75 – 83
- [3] Tuong T P, Bouman B, Mortimer M. More rice less water-integrated approaches for increasing water productivity in irrigated rice based systems in Asia [J]. *Plant Prod Sci*, 2005, 8(3): 231 – 241
- [4] 徐林娟, 徐正浩, 李 舸, 何 勇, 谢法权, 孙映宏, 袁侠凡. 不同土壤水分供给下水稻叶水势的变化规律[J]. *核农学报*, 2011, 25(3): 0553 – 0558
- [5] Robin S, Pathan M S, Courtois B, Lafitte R, Carandang S, Lanceras S, Amante M, Nguyen H T, Li Z. Mapping osmotic adjustment in an advanced back-cross inbred population of rice [J]. *Theor Appl Genet*, 2003, 107(7): 1288 – 1296
- [6] Gomez S M, Boopathi N M, Kumar S S, Ramasubramanian T, Zhu C S, Jeyaprakash P, Senthil A, Babu R C. Molecular mapping and location of QTLs for drought-resistance traits in indica rice (*Oryza sativa* L.) lines adapted to target environments [J]. *Acta Physiol Plant*, 2009, 32: 355 – 364
- [7] Moudal S, Kour K. Genetic variability and correlation coefficients of some root characteristics and yield components in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under rainfed condition[J]. *Environ Ecol*, 2004, 22: 646 – 648
- [8] 王志芬, 陈学留, 余美炎, 王同燕, 王奎波, 任凤山, 徐 兵. 冬小麦生长发育与根系关系的³²P 示踪研究[J]. *核农学报*, 1997, 11(3): 173 – 178
- [9] 聂元元. 水稻抗旱性相关 QTL 精细定位[D]. 武汉: 华中农业大学, 2009
- [10] 刘胜群, 宋凤斌. 玉米不同耐旱性品种根系构型和动态建成研究[J]. *扬州大学学报(农业与生命科学版)*, 2007, 28(1): 68 – 78
- [11] 景蕊莲, 胡荣海, 朱志华, 吕小平. 冬小麦不同基因型幼苗形态性状遗传力和抗旱性的研究[J]. *西北植物学报*, 1997, 17(2): 152 – 157
- [12] 郝树荣, 郭相平, 王为木, 张烈君, 王 琴, 王青梅, 刘展鹏. 水稻分蘖期水分胁迫及复水对根系生长的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2007, 25(1): 149 – 152
- [13] Nguyen H T, Babu R C, Blum A. Breeding for drought resistance in rice: physiology and molecular genetics considerations [J]. *Crop Sci*, 1997, 37(5): 1426 – 1434
- [14] Fukai S, Cooper M. Development of drought-resistant cultivars using physiomorphological traits in rice [J]. *Field Crops Res*, 1995, 40(2): 67 – 86

- [15] Yue B, Xue W Y, Xiong L Z, Yu X Q, Luo L J, Cui K H, Jin D M, Xing Y Z, Zhang Q F. Genetic basis of drought resistance at reproductive stage in rice: separation of drought tolerance from drought avoidance [J]. *Genetics*, 2006, 172(2): 1213-1228
- [16] Coudert Y, Perin C, Courtois B, Khong N G, Gantet P. Genetic control of root development in rice, the model cereal [J]. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(4): 219-226
- [17] Gowda V R P, Henry A, Yamauchi A, Shashidhar H E, Serraj R. Root biology and genetic improvement for drought avoidance in rice [J]. *Field Crops Res*, 2011, 122(1): 1-13
- [18] 薛应龙, 夏镇澳. 植物生理学实验手册[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1982: 61-64
- [19] 沈希宏, 陈深广, 曹立勇, 占小登, 陈代波, 吴伟明, 程式华. 超级杂交稻协优9308重组自交系的分子遗传图谱构建[J]. *分子植物育种*, 2008, 6(5): 861-866
- [20] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H, Kinoshita T. Report on QTL nomenclature [J]. *Rice Genet Newsl*, 1997, 14: 11-13
- [21] Zheng B S, Yang L, Zhang W P, Mao C Z, Wu Y R, Yi K K, Liu F Y, Wu P. Mapping QTLs and candidate genes for rice root traits under different water-supply conditions and comparative analysis across three population, Molecular genetics of rice root development [J]. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 1505-1515
- [22] 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分析及其QTL定位[J]. *科学通报*, 2003, 48(20): 2162-2169
- [23] 李卓坤, 彭涛, 张卫东, 谢全刚, 田纪春. 利用“永久F₂”群体进行小麦幼苗根系性状QTL分析[J]. *作物学报*, 2010, 36(3): 442-448
- [24] Cui K H, Huang J L, Xing Y Z, Yu S B, Xu C G, Peng S B. Mapping QTLs for seedling characteristics under different water supply conditions in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Physiol Plant*, 2008, 132(1): 53-68
- [25] Zhang W P, Wu P, Shen X Y, Wu Y R. Genetic analysis of root growth in rice seedlings under different water supply conditions[J]. *Acta Bot Sin*, 2001, 43(10): 1024-1030
- [26] Zhang W P, Shen X Y, Wu P, Hu B, Liao C Y. QTLs and epistasis for seminal root length under a different water supply in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 118-123
- [27] Courtosis B, McLaren G, Sinha P K, Prasad K, Yadav R, Shen L. Mapping QTLs associated with drought avoidance in upland rice [J]. *Mol Breed*, 2000, 6: 55-66
- [28] 沈波, 庄杰云, 樊叶杨, 蒋靓, 郑康乐. 不同供水条件下水稻叶绿素含量的QTL分析[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2007, 33(4): 400-406
- [29] Messmer R, Fracheboud Y, Banziger M, Vargas M, Stamp P, Ribaut J M. Drought stress and tropical maize: QTL-by-environment interactions and stability of QTLs across environments for yield components and secondary traits[J]. *Theor Appl Genet*, 2009, 119(5): 913-930
- [30] Lu C F, Shen L S, He P, Chen Y, Zhu L H, Tan Z B, Xu Y B. Comparative mapping of QTLs for agronomic traits of rice across environments by using a doubled-haploid population [J]. *Theor Appl Genet*, 1997, 94(1): 145-150
- [31] Austin D F, Lee M. Detection of quantitative trait loci for grain yield and yield components in maize across generations in stress and nonstress environments[J]. *Crop Sci*, 1998, 38(5): 1296-1308
- [32] Price A H, Steele K A, Moore B J, Jones R G W. Upland rice grown in soil-filled chambers and exposed to contrasting water-deficit regimes: II. Mapping quantitative trait loci for root morphology and distribution[J]. *Field Crop Res*, 2002, 76(1): 25-43
- [33] Rebouillat J, Dievart A, Verdeil J L, Escoute J, Giese G, Breitler J C, Gantet P, Espeout S, Guiderdoni E, Périn C. Molecular genetics of rice root development[J]. *Rice*, 2009, 2(1): 15-34
- [34] Liang Y S, Zhan X D, Gao Z Q, Lin Z C, Yang Z L, Zhang Y X, Shen X H, Cao L Y, Cheng S H. Mapping of QTLs associated with important agronomic traits using three populations derived from a super hybrid rice Xieyou9308 [J]. *Euphytica*, DOI 10.1007/s10681-011-0456-4
- [35] 杨玲, 孙娜, 余有见, 胡海涛. 水分胁迫下水稻叶片相关生理性状的QTL定位[J]. *浙江农业学报*, 2009, 21(5): 490-494
- [36] 赵秀琴, 徐建龙, 朱苓华, 黎志康. 利用回交导入系定位干旱环境下水稻植株水分状况相关QTL[J]. *作物学报*, 2008, 34(10): 1696-1703
- [37] 沈希宏, 曹立勇, 陈深广, 占小登, 吴伟明, 程式华. 超级杂交稻协优9308重组自交系群体的穗部性状QTL分析[J]. *中国水稻科学*, 2009, 23(4): 354-362
- [38] Tuberosa R, Sanguineti M C, Landi P, Giuliani M M, Salvi S, Conti S. Identification of QTL for root characteristics in maize grown in hydroponics and analysis of their overlap with QTL for grain yield in the field at two water regimes[J]. *Plant Mol Biol*, 2002, 48: 697-712
- [39] 周蓉, 陈海峰, 王贤智, 伍宝荣, 陈水莲, 张晓娟, 吴学军, 杨中路, 邱德珍, 江木兰, 周新安. 大豆幼苗根系性状的QTL分析[J]. *作物学报*, 2011, 37(7): 1151-1158
- [40] Ekanayake I J, Garrity D P, Masajo T M, O'Toole J C. Root pulling resistance in rice: inheritance and association with drought tolerance [J]. *Euphytica*, 1985, 34(3): 905-913
- [41] Basu S, Roychoudhury A, Saha P P, Sengupta D N. Comparative analysis of some biochemical responses of three indica rice varieties during polyethylene glycol-mediated water stress exhibits distinct varietal differences[J]. *Acta Physiol Plant*, 2010, 32(3): 551-563
- [42] 刘桃菊, 戚昌瀚, 唐建军. 水稻根系建成与产量及其构成关系的研究[J]. *中国农业科学*, 2002, 35(11): 1416-1419
- [43] 张耗, 黄钻华, 王静超, 王志琴, 杨建昌. 江苏中籼水稻品种演化过程中根系形态生理性状的变化及其与产量的关系[J]. *作物学报*, 2011, 37(6): 1020-1030
- [44] 张坤普, 徐宪斌, 田纪春. 小麦籽粒产量及穗部相关性状的QTL定位[J]. *作物学报*, 2009, 35(2): 270-278
- [45] 兰进好, 李新海, 高树仁, 张宝石, 张世煌. 不同生态环境下玉米产量性状QTL分析[J]. *作物学报*, 2005, 31(10): 1253-1259