

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2008.01696

## 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

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; <sup>2</sup> International Rice Research Institute, DAPO Box 7777, Metro Manila, Philippines)

**摘要:** 日益严重的水资源危机使水稻的耐旱育种尤为迫切, 干旱环境下较高的植株水分含量有助于提高或维持作物产量的稳定性, 挖掘与耐旱性密切相关的分子标记有助于提高耐旱品种的选育效率。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, 采用 PVC 管栽培, 分析了干旱(胁迫)条件下水稻植株水分状况相关性状与籽粒产量、生物量的相关性并定位了相关 QTL。研究表明, 植株水分相关性状(相对含水量、叶片水势、渗透势、卷叶度)均与籽粒产量显著相关。检测到 7 个相对含水量 QTL, 7 个叶片水势 QTL, 5 个渗透势 QTL 及 5 个卷叶 QTL; 另检测到 5 个产量 QTL, 7 个生物量 QTL。分析发现, 不仅 *QLwp5*、*QLr5*、*QRwc5* 和 *QΨ5* 同时分布在 RM509~RM163 区域, 且该区域还分布有对水分环境表现稳定的产量 QTL(*QGy5*), 效应方向一致, 从遗传学角度解释了籽粒产量与水分相关性状之间的显著相关性。另外, *QLr5*、*QRwc5*、*QΨ5*、*QLr2*、*QLr7*、*QLr8*、*QLr9*、*QRwc3*、*QRwc4a*、*QRwc12* 及 *QΨ7* 等 11 个 QTL 曾在不同遗传背景群体中被检测到, 它们控制相同目标性状。研究认为 RM509~RM163 区域及 *QLr2*、*QLr7*、*QLr8*、*QLr9*、*QRwc3*、*QRwc4a*、*QRwc12* 和 *QΨ7* 所分布的染色体区域对水分环境或者遗传背景相对稳定, 在水稻分子标记辅助选择(MAS)耐旱育种实践中有较重要利用价值。

**关键词:** 水稻; 干旱; 植株水分状况; 回交导入系; 数量性状位点

## Locating QTLs for Plant Water Status under Drought Condition in Overlapping Introgression Lines of Rice (*Oryza sativa* L.)

ZHAO Xiu-Qin<sup>1</sup>, XU Jian-Long<sup>1</sup>, ZHU Ling-Hua<sup>1</sup>, and 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, DAPO Box 7777, Metro Manila, Philippines)

**Abstract:** Drought tolerance (DT) is becoming one of the most important target traits in rice variety improvement under ever-increasing severe drought situation all over the world and identifying genomic regions contributing to DT will help to develop cultivars suitable to drought environments. The maintenance of higher plant water status are known to contribute to increase yield and yield stability under drought in cereals. In present study, the relationship between the traits related to plant water status and grain yield (GY) was analyzed and the quantitative trait loci (QTLs) linked to target traits were mapped by means of 55 introgression lines (ILs) selected from 254 advanced backcross introgression population derived from Lemont/Teqing in the Teqing background. The ILs and parents were planted in PVC pipes in screen house and phenotyped under drought and/or irrigation conditions. Significant phenotypic correlation between GY and the traits related to plant water status was observed. QTLs related to plant water status were identified which included seven for relative water content (RWC), seven for leaf water potential (LWP), five for osmotic potential ( $\Psi$ ) and five for leaf rolling (LR) under drought condition, moreover, five QTLs for grain yield (GY) and five QTLs for biomass (BM) were detected under both drought and control conditions. By comparing the coincidence of

基金项目: 引进国际先进农业科学技术计划(948 计划)项目(2004-Z18 和 2006-G1)

作者简介: 赵秀琴(1970–), 女, 博士, 研究方向: 作物生理生态及生理遗传学。

\*通讯作者(Corresponding author): 黎志康, 男, 研究员。专业方向: 水稻分子育种。E-mail: lizhk@caas.net.cn

Received(收稿日期): 2008-01-28; Accepted(接受日期): 2008-03-28.

QTLs with specific traits, we genetically dissected the nature of association among different traits related to plant water status and the association between GY and plant water status under drought. This study demonstrated that the region RM509–RM163 on chromosome 5 identified for plant water status-related DT component QTLs also had pleiotropic effects on yield under stress and control conditions. Moreover, the eleven QTLs, *QLr5*, *QRwc5*, *QΨ5*, *QLr2*, *QLr7*, *QLr8*, *QLr9*, *QRwc3*, *QRwc4a*, *QRwc12*, and *QΨ7* controlling the same traits were detected in different genetic populations which means these regions were relatively stable to the environment or/and genetic backgrounds. The consistent QTLs for plant water status under stress might be useful for marker assisted selection (MAS) breeding in rice for DT improvement.

**Keywords:** Rice; Drought; Plant water status; Backcross introgression lines; Quantitative trait locus

随着全球水资源的日益枯竭和分布不均匀, 干旱已成为 21 世纪农业面临的最主要问题之一。作为全球主要粮食作物的水稻, 其安全生产更受到水资源短缺的严重威胁。培育耐旱节水品种已成为水稻主要育种目标之一<sup>[1-2]</sup>。挖掘与耐旱基因位点紧密关联的分子标记是促进分子标记辅助选育(MAS)耐旱品种的有效途径。

近年来随着 DNA 分子标记技术的不断发展与完善, 已涌现出大量水稻耐旱 QTL 的研究报道<sup>[3-6]</sup>。相比之下, 耐旱育种进展仍然十分缓慢<sup>[4]</sup>。究其原因, 传统耐旱育种多以产量为筛选指标, 而产量是复杂遗传基础与环境因素互作的结果, 在逆境下产量的遗传力极不稳定, 造成选择效率低下<sup>[4,7-8]</sup>。因此, 有学者认为, 明确作物耐旱的生理生化特征及其紧密连锁的分子标记可能有助于提高育种效率<sup>[4,7,9]</sup>。通过研究干旱胁迫下水稻的形态特征和生理生化变化, 发现反映植株水分状况的一些性状, 如相对含水量、叶片水势、渗透调节能力等不仅是鉴别抗旱性的有效参数, 且与逆境下的水稻产量有一定相关性<sup>[10-13]</sup>。目前虽已有干旱环境下水稻植株水分状况相关性状遗传学研究的报道<sup>[13-17]</sup>, 但其与干旱条件下产量的遗传关系尚不明, 这在一定程度限制了耐旱生理参数在育种实践中的应用。因此, 明确这些水分相关性状与水稻耐旱性的关系, 定位与耐旱相关的重要水分性状位点, 鉴别其紧密连锁的分子标记将有助于提高抗旱育种的效率。

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, 分析了干旱环境下水稻植株相对含水量(relative water content, RWC)、叶片水势(leaf water potential, LWP)、渗透势(osmotic potential,  $\Psi$ )、卷叶度(leaf rolling, LR)及产量(grain yield, GY)、生物量(biomass, BM)等性状之间的相关性, 并定位了目标性状 QTL。旨在挖掘与水稻耐旱性密切相关的水分相

关性状 QTL, 为辅助选育耐旱品种提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.2 试验材料

特青是我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。采用的定位群体来自供体 Lemont 导入特青遗传背景的 254 个高代回交导入系(IL)群体<sup>[3]</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)用于本研究。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), 纯合片段数为 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 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<sup>[18]</sup>, 说明利用这套跨叠系定位 QTL 是有效的。同时, 由于 55 个 IL 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, 抽穗期变幅为 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。

### 1.2 试验设计

于 2005 年在国际水稻研究所(IRRI)进行试验。材料种植在高 70 cm, 直径 25 cm 的 PVC 管中。管内套一适合内径与高度的尼龙布袋, 袋中装 17 kg 混合土壤(壤土: 河土 = 3: 1)并在秧苗移栽前定量浇透 3 次水。播种 14 d 后, 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, 考查反映植物水分状况的相关指标, 包括相对含水量、叶片水势、叶片渗透势及卷叶度, 之后复水至收获, 收获后考查对照与胁迫处理下植株的生物量及产量, 一方面用于 QTL 定位, 另一方面用于标记胁迫处理强度。对照为正常灌水, 保持 2~3 cm 水层。

### 1.3 性状考查

1.3.1 叶片卷叶度(LR) 参考 IRRI(1996)方法<sup>[17]</sup>目测 LR。LR 分为 5 级, 1 级为叶片完全展开, 部分叶片略微卷曲为 2 级, 依此类推, 完全卷曲为 5 级。

1.3.2 叶片水势(LWP) 采用压力室法测量黎明前植株最上部完全展开叶的 LWP (Soilmoisture Equipment Corp., Santa Barbara, CA)。测量过程中先在钢筒里面放置一浸湿纸巾, 以避免水分过度蒸发<sup>[19]</sup>。

1.3.3 叶片渗透势( $\Psi$ ) 取植株的倒 2 叶的部分叶片, 在液氮中冷却 20 min 后贮存于-20℃冰箱中备用。检测前, 叶片在室温下平衡。采用 Vapor5200 型露点渗透仪(美国 Wescor 公司)测定不同处理叶片汁液的渗透浓度。渗透势:  $\Psi(\text{MPa}) = -iCRT$ , 其中  $i = 1$ ,  $C$ ,  $R$ ,  $T$  分别为渗透浓度、气体常数及卡尔文温度。

1.3.4 相对含水量(RWC) 渗透势取样后余下的倒 2 叶用于 RWC 的检测。称重后(鲜重)放入盛有蒸馏水的 50 mL 试管, 置 4℃冰箱过夜后取出, 轻轻拭去附着在叶片表面的水分, 再称重(饱和重), 并在烘箱中杀青, 80℃烘至恒重。RWC = [(鲜重-干重)/(吸

涨后饱和重-干重)] $\times 100\%$ <sup>[20]</sup>。

1.3.5 生物量(BM)及产量(GY) 收获植株后, 考查单株地上部干重及籽粒产量。

### 1.4 QTL 检测

以水、旱条件下分别测得的 BM、GY, 干旱条件下的 LWP、 $\Psi$ 、RWC 和 LR 等性状值为输入数据, 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的 QTL, 以  $P < 0.005$  显著水平作为取舍主效 QTL 的临界值。当 1 个 QTL 与两个或两个以上标记连锁时, 以  $F$  值最高的标记作为与 QTL 连锁的标记列出<sup>[3]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 亲本与导入系群体的性状表现

干旱胁迫处理使特青和 Lemont 的 GY 分别降低 74%和 92%, BM 分别降低 48%和 57%, 表明胁迫处理严重, 且干旱对产量的影响显著大于对生物量的影响(表 1)。对照条件下, 两个亲本间 GY、BM 差异不显著, 而在干旱环境下轮回亲本特青的 GY、BM 显著高于 Lemont, 表明特青的耐旱力强于 Lemont。特青的 RWC、LWP 和  $\Psi$  分别比 Lemont 高出 20.80%、3.37 bar 和 1.20 MPa, LR 则比 Lemont 低 1.58, 表明干旱环境下特青的保水能力显著强于 Lemont。ANOVA 分析表明, 各目标性状在 IL 表现出显著差异, 且呈正态超亲分布。

表 1 55 个特青背景回交导入系及亲本在干旱处理下叶片相对含水量、水势、渗透势、卷叶度及水旱处理下的产量和生物量的表现  
Table 1 Phenotypic performance of relative water content (RWC), leaf water potential (LWP), leaf osmotic potential ( $\Psi$ ), leaf rolling (LR) and biomass (BM), grain yield (GY) of the 55 ILs and the two parents, Lemont (donor) and Teqing (recipient) under drought (stress) and/or irrigated (control) conditions

| 处理<br>Treatment | 性状<br>Trait                     | 特青<br>Teqing | Lemont | 导入系 Introgression lines       |                |               |            |            |
|-----------------|---------------------------------|--------------|--------|-------------------------------|----------------|---------------|------------|------------|
|                 |                                 |              |        | 均数 $\pm$ 标准误<br>Mean $\pm$ SD | 变异系数<br>CV (%) | 变异幅度<br>Range | 斜度<br>Skew | 峰度<br>Kurt |
| 干旱 Drought      | 相对含水量 RWC (%)                   | 72.40***     | 59.60  | 53.68 $\pm$ 13.31             | 24.79          | 26.58–79.25   | 0.04       | 0.95       |
|                 | 叶片水势 LWP (bar)                  | -15.50*      | -18.87 | -18.39 $\pm$ 2.82             | 15.33          | -2.80–10.80   | 0.79       | 0.07       |
|                 | 渗透势 $\Psi$ (Mpa)                | -3.56**      | -4.76  | -5.42 $\pm$ 0.94              | 34.69          | -9.88–2.74    | 0.03       | 0.55       |
|                 | 卷叶度 LR                          | 2.00         | 3.58** | 3.50 $\pm$ 1.37               | 39.14          | 1.00–5.00     | 0.87       | -0.28      |
|                 | 生物量 BM (g plant <sup>-1</sup> ) | 35.00**      | 28.00  | 30.05 $\pm$ 10.17             | 33.84          | 10.0–55.0     | 0.11       | 0.98       |
|                 | 产量 GY (g)                       | 4.90**       | 1.23   | 2.30 $\pm$ 1.80               | 78.23          | 0.11–7.74     | 0.78       | 0.22       |
| 对照 Control      | 生物量 BM (g plant <sup>-1</sup> ) | 67.50        | 65.00  | 68.01 $\pm$ 6.66              | 39.20          | 20.0–180.0    | 0.40       | 0.28       |
|                 | 产量 GY (g)                       | 18.68        | 16.03  | 15.71 $\pm$ 5.22              | 33.28          | 5.11–29.63    | -0.06      | -0.28      |

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

\*, \*\*, and \*\*\* represent significantly different at  $P < 0.05$ , 0.01, and 0.001, respectively.

相关分析表明, 干旱环境下反映植株水分状况的几个相关性状 LWP、RWC 及  $\Psi$  与 GY 之间呈显著正相关(分别为  $r = 0.32^{**}$ ,  $0.42^{***}$ ,  $0.28^{*}$ )(表 2), 表明

相对较高的 RWC、LWP 及  $\Psi$  有助于植株细胞膨压的维持, 促进产量的形成。LR 与 GY、BM 之间分别为显著负相关及正相关( $r = -0.37^{**}$  及  $0.32^{*}$ ), 表明卷

叶度高, 植株耐旱性就相对较差, 在干旱条件下的产量就低; 而 BM 高的植株, 由于植株叶面蒸腾耗水相对较多, 叶片卷曲度就随之增加。GY 与 BM 间的显著负相关( $r = -0.45^{***}$ ), 表明在土壤水分受限的

条件下 BM 大的植株籽粒产量受损较多。LWP、RWC、 $\Psi$  及 LR 等几个性状之间也存在显著的相关性, 其中 RWC 与  $\Psi$  之间的  $r = 0.81^{**}$ , 表明干旱条件下较高渗透势有利于植株维持较高的 RWC。

表 2 干旱条件下水稻相对含水量、叶片水势、渗透势、卷叶度及与产量和生物量之间的相关系数  
Table 2 Correlation coefficients among relative water content (RWC), leaf water potential (LWP), leaf osmotic potential ( $\Psi$ ) and leaf rolling (LR) and grain yield (GY), biomass (BM) in the 55 Teqing ILs under drought condition

|                  | 产量 GY                | 生物量 BM            | 叶片水势 LWP            | 相对含水量 RWC           | 渗透势 $\Psi$          |
|------------------|----------------------|-------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| 生物量 BM (g)       | -0.45 <sup>***</sup> |                   |                     |                     |                     |
| 叶片水势 LWP (Bar)   | 0.32 <sup>**</sup>   |                   |                     |                     |                     |
| 相对含水量 RWC (%)    | 0.42 <sup>***</sup>  |                   | 0.30 <sup>**</sup>  |                     |                     |
| 渗透势 $\Psi$ (MPa) | 0.28 <sup>*</sup>    |                   | 0.35 <sup>**</sup>  | 0.81 <sup>***</sup> |                     |
| 卷叶度 LR           | -0.37 <sup>**</sup>  | 0.32 <sup>*</sup> | -0.31 <sup>**</sup> | -0.35 <sup>**</sup> | -0.37 <sup>**</sup> |

<sup>\*</sup>, <sup>\*\*</sup>和<sup>\*\*\*</sup>分别表示在 0.05、0.01 和 0.001 的概率显著水平。

<sup>\*</sup>, <sup>\*\*</sup>, and <sup>\*\*\*</sup> represent significantly different at  $P < 0.05$ , 0.01, and 0.001, respectively.

## 2.2 水稻植株水分相关性状 QTL

在第 3、4~7 及 12 染色体上检测到 7 个影响干旱环境下水稻叶片相对含水量(RWC)的位点(*QRwc3*、*QRwc4a*、*QRwc4b*、*QRwc5*、*QRwc6*、*QRwc7* 和 *QRwc12*)。

Lemont 等位基因在 *QRwc3*、*QRwc7* 和 *QRwc12* 等 3 个位点对 RWC 有增效作用, 而在其余 4 个位点有减效作用(表 3, 图 1)。

在第 2、3、5、6、8 和 12 染色体上检测到 7 个

表 3 从 55 个 IL 中检测到的影响干旱条件下叶片相对含水量、水势、渗透势及卷叶度的 QTL  
Table 3 QTLs for relative water content (RWC), leaf water potential (LWP), leaf osmotic potential ( $\Psi$ ), and leaf rolling (LR) detected in 55 IL from Lemont/Teqing with Teqing background under drought condition

| 性状<br>Trait         | QTL                         | 染色体<br>Chromosome | 标记区间<br>Marker interval | F 值<br>F-value | 加性效应 <sup>1)</sup><br>Additive effect <sup>1)</sup> |
|---------------------|-----------------------------|-------------------|-------------------------|----------------|---|
| 相对含水量<br>RWC (%)    | <i>QRwc3</i>                | 3                 | RM16–RM168              | 4.81           | 3.88  |
|                     | <i>QRwc4a</i>               | 4                 | RM261–RM307             | 5.70           | -3.52   |
|                     | <i>QRwc4b</i>               | 4                 | RM252–RM303             | 4.93           | -3.70   |
|                     | <i>QRwc5</i>                | 5                 | RM509–RM163             | 10.15          | -5.79   |
|                     | <i>QRwc6</i>                | 6                 | OSR19–RM204             | 5.07           | -4.72   |
|                     | <i>QRwc7</i>                | 7                 | RM234–RM248             | 15.70          | 9.56  |
|                     | <i>QRwc12</i>               | 12                | OSR20–RM277             | 15.49          | 7.93  |
| 叶片水势<br>LWP (Bar)   | <i>QLwp2</i>                | 2                 | RM250–RM48              | 8.46           | -1.11   |
|                     | <i>QLwp3</i>                | 3                 | RM36–RM282              | 11.01          | 2.19  |
|                     | <i>QLwp5</i>                | 5                 | RM509–RM163             | 13.98          | -1.47   |
|                     | <i>QLwp6</i>                | 6                 | OSR19–RM204             | 4.85           | 0.97  |
|                     | <i>QLwp8a</i>               | 8                 | RM126–RM483             | 22.27          | 1.46  |
|                     | <i>QLwp8b</i>               | 8                 | RM223–RM210             | 9.07           | 1.12  |
|                     | <i>QLwp12</i>               | 12                | OSR20–RM277             | 16.19          | 1.43  |
| 渗透势<br>$\Psi$ (MPa) | <i>Q<math>\Psi</math>2</i>  | 2                 | RM250–RM48              | 5.68           | -0.32   |
|                     | <i>Q<math>\Psi</math>5</i>  | 5                 | RM509–RM163             | 20.70          | -0.56   |
|                     | <i>Q<math>\Psi</math>7</i>  | 7                 | RM234–RM248             | 10.01          | 0.56  |
|                     | <i>Q<math>\Psi</math>11</i> | 11                | RM229–RM21              | 6.69           | -0.30   |
|                     | <i>Q<math>\Psi</math>12</i> | 12                | OSR20–RM277             | 15.67          | 0.55  |
| 卷叶度<br>LR           | <i>QLr2</i>                 | 2                 | RM250–RM48              | 7.87           | 0.50  |
|                     | <i>QLr5</i>                 | 5                 | RM509–RM163             | 12.81          | 0.64  |
|                     | <i>QLr7</i>                 | 7                 | RM214–RM445             | 10.71          | -0.54   |
|                     | <i>QLr8</i>                 | 8                 | RM223–RM210             | 11.55          | 0.70  |
|                     | <i>QLr9</i>                 | 9                 | RM242–RM278             | 6.72           | 0.46  |

<sup>1)</sup> 加性效应为特青等位基因被 Lemont 替代后产生的效应。

<sup>1)</sup> QTL effects were associated with the Lemont allele (the effect due to substitution of the Teqing allele by the Lemont allele).

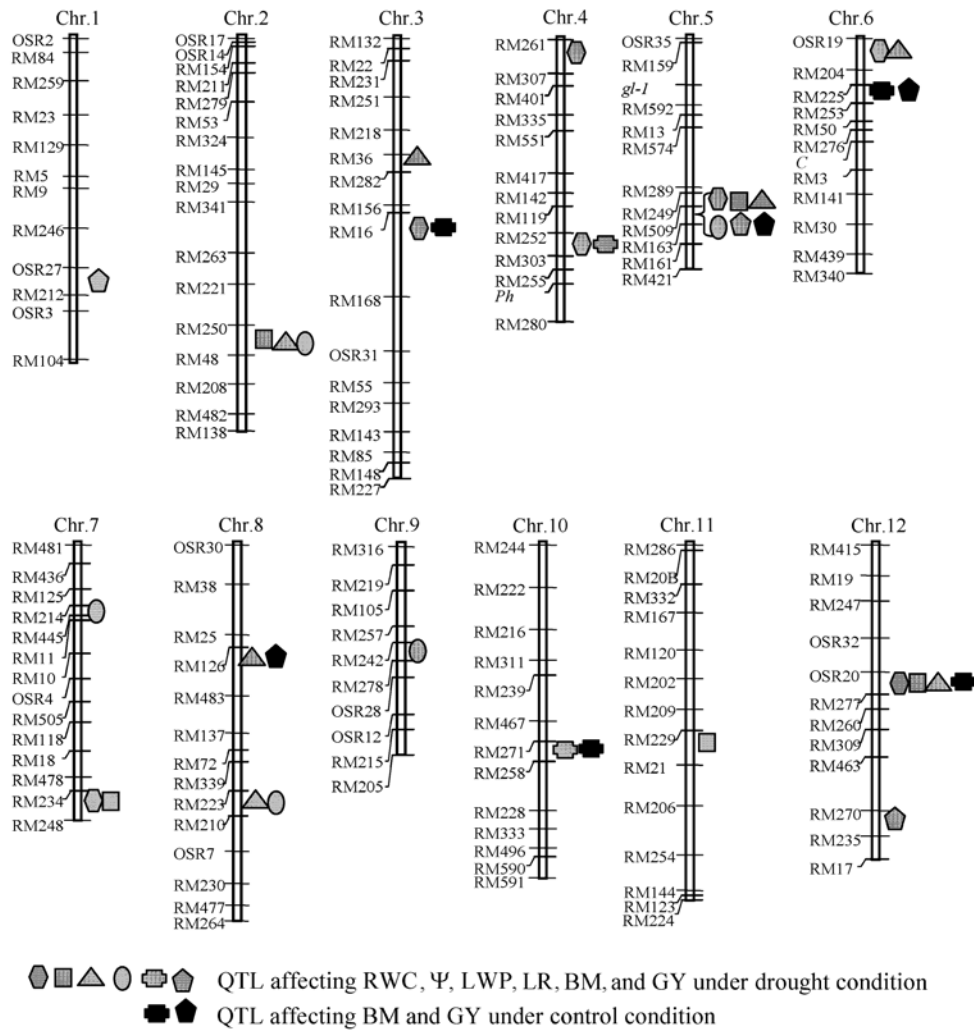


图 1 干旱条件下从 55 个特青背景回导入系中检测到影响植株相对含水量(RWC)、渗透势( $\Psi$ )、水势(LWP)、卷叶度(LR)及旱环境下生物量(BM)、产量(GY)的主效 QTL 在基因组中的分布

Fig. 1 The genome distribution of QTLs for relative water content (RWC), osmotic potential ( $\Psi$ ), leaf water potential (LWP), leaf rolling (LR) and the biomass (BM), grain yield (GY) under drought and/or control conditions

与黎明前叶片水势显著相关的 QTL ( $QLwp2$ 、 $QLwp3$ 、 $QLwp5$ 、 $QLwp6$ 、 $QLwp8a$ 、 $QLwp8b$  和  $QLwp12$ )。除  $QLwp2$  及  $QLwp5$  外, 在其余位点 Lemont 等位基因均提高 LWP(表 3, 图 1)。

在第 2、5、7、11~12 染色体上检测到 5 个影响干旱环境下水稻渗透势的位点( $Q\Psi2$ 、 $Q\Psi5$ 、 $Q\Psi7$ 、 $Q\Psi11$  和  $Q\Psi12$ )。Lemont 等位基因在  $Q\Psi7$  和  $Q\Psi12$  对渗透势有正向效应, 而在其余 3 个位点为负向效应(表 3, 图 1)。

在第 2、5、7~9 染色体上检测到 5 个影响干旱环境下水稻叶片卷叶度的位点( $Qlr2$ 、 $Qlr5$ 、 $Qlr7$ 、 $Qlr8$  和  $Qlr9$ )。除  $Qlr7$  外, Lemont 等位基因在其余 4 个位点均增加干旱环境下叶片卷叶度(表 3, 图 1)。

### 2.3 水稻产量与生物量 QTL

在第 1、5、6、8 和 12 染色体上检测到影响水稻 GY 的 5 个 QTL。其中灌溉条件下检测到 3 个( $QGy5$ 、 $QGy6$  和  $QGy8$ )，干旱胁迫下 3 个( $QGy1$ 、 $QGy5$  和  $QGy12$ )(表 4, 图 1),  $QGy5$  在对照、干旱胁迫环境下均被检测到, Lemont 等位基因在两种环境下都减少 GY;  $QGy6$  和  $QGy8$  只在对照条件下被检测到, Lemont 等位基因在前后两个位点分别降低和增加 GY;  $QGy1$  和  $QGy12$  受干旱诱导, 只在干旱环境下表达, Lemont 等位基因均减少 GY。

在第 3~4、6、10 和 12 染色体上检测到 5 个影响水稻生物量的 QTL。其中对照条件下 4 个 ( $QBm3$ 、 $QBm6$ 、 $QBm10$  和  $QBm12$ )，干旱条件下 2 个( $QBm4$

表 4 从 55 个 IL 中检测到的影响对照与干旱条件下水稻产量、生物量的 QTL

Table 4 QTLs for grain yield (GY) and biomass (BM) detected in 55 IL from Lemont/Teqing with Teqing background under drought and control conditions

| 性状<br>Trait                        | QTL          | 染色体<br>Chr. | 标记区间<br>Marker interval | 对照 Control                    |   | 干旱 Drought                    |                         |
|------------------------------------|--------------|-------------|-------------------------|-------------------------------|---|-------------------------------|-------------------------|
|                                    |              |             |                         | <i>F</i> 值<br><i>F</i> -value | 加性效应 <sup>1)</sup><br>Additive effect <sup>1)</sup> | <i>F</i> 值<br><i>F</i> -value | 加性效应<br>Additive effect |
| 产量 GY<br>(g plant <sup>-1</sup> )  | <i>Qgy1</i>  | 1           | OSR27–RM212             |                               |   | 4.30                          | –1.09                   |
|                                    | <i>Qgy5</i>  | 5           | RM509–RM163             | 4.41                          | –2.17   | 6.82                          | –0.97                   |
|                                    | <i>Qgy6</i>  | 6           | RM225–RM253             | 4.03                          | –1.78   |                               |                         |
|                                    | <i>Qgy8</i>  | 8           | RM126–RM483             | 4.71                          | 2.09  |                               |                         |
|                                    | <i>Qgy12</i> | 12          | RM270–RM235             |                               |   | 4.06                          | –0.26                   |
| 生物量 BM<br>(g plant <sup>-1</sup> ) | <i>QBm3</i>  | 3           | RM16–RM168              | 6.91                          | –6.31   |                               |                         |
|                                    | <i>QBm4</i>  | 4           | RM252–RM303             |                               |   | 6.27                          | 2.68                    |
|                                    | <i>QBm6</i>  | 6           | RM225–RM253             | 6.51                          | 4.60  |                               |                         |
|                                    | <i>QBm10</i> | 10          | RM271–RM258             | 6.79                          | 9.84  | 5.13                          | –2.75                   |
|                                    | <i>QBm12</i> | 12          | OSR20–RM277             | 5.24                          | –6.37   |                               |                         |

<sup>1)</sup> 加性效应为特青等位基因被 Lemont 替代后产生的效应。  
<sup>1)</sup> QTL effects were associated with the Lemont allele (the effect due to substitution of the Teqing allele by the Lemont allele).

和 *QBm10*(表 4, 图 1), *QBm10* 在两个环境下均被检测到, 但效应方向相反。Lemont 等位基因在水田环境下增加 BM, 而在干旱环境下降低 BM。Lemont 等位基因在 *QBm4* 和 *QBm6* 位点增加 BM, 而在 *QBm3* 和 *QBm12* 位点则降低 BM。

3 讨论

干旱环境下植株水分状况与产量有着一定相关性, 是田间筛选耐旱株系的参考指标<sup>[17]</sup>, 而相对含水量、叶片水势和渗透势是反映植物体内水分状况的重要有效参数<sup>[17,21-22]</sup>, 与耐旱性密切相关。当作物感受到干旱胁迫时, 渗透势主动降低以维持叶片水势<sup>[23]</sup>, 继而维持细胞膨压及与膨压密切相关的各种生理生化代谢过程; 较高相对含水量的维持则与气孔开闭、光合作用及植株的生长直接相关<sup>[16,24-25]</sup>。缺水条件下, 植株叶腹面的泡状细胞失水, 膨压降低导致叶片卷曲, 因卷曲度与植株水分之间显著相关, 且评价方法简单方便, 是育种家田间选育耐旱品种时参考的一个重要形态指标<sup>[25-27]</sup>。但是尽管这些性状与耐旱性显著相关, 由于表型性状的检测大多耗时耗力, 且对植株的破坏性较大, 一定程度上限制了其遗传学基础的研究进展。分子标记技术的完善, 有助于挖掘与其紧密关联的分子标记, 对 MAS 耐旱水稻品种有着重要的理论指导价值。

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 QTL<sup>[28-30]</sup>, 但对于干旱环境下水稻相对含水量、叶片水势、渗透势、卷叶度等性状进

行 QTL 定位的报道还较少, 且与生物量、产量 QTL 同时进行定位及比对分析的报道则更少。植株水分状况相关性状的田间考察受环境条件的影响较大, 因此定位群体不能太大以便性状考察能在一个较短的时间段完成, 保证数据的可靠性。本研究从 Lemont 导入到特青背景的 254IL 中, 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 IL, 其生育期接近, 基本排除了生育期不同导致植物耐旱性反应不同的可能性, 大大提高了表型鉴定的准确度, 确保了 QTL 定位的可靠性。

植株水分状况与籽粒产量显著相关(表 2), 且相关 QTL 定位结果部分解释了其高度相关的遗传学基础(表 4, 图 1)。如在第 5 染色体 RM509~RM163 区域附近, 不仅同时分布有控制 LWP、RWC、 $\Psi$ 和 LR 等性状的 QTL, 亦有控制 GY 的 QTL, 且基因效应方向一致, 从遗传学角度解释了干旱条件下作物含水量与产量的正相关性; 同时, 该位点还影响对照环境下的籽粒产量, 并且效应方向一致。利用相同遗传背景的 254 IL 亦多次检测到该区域与水旱环境下籽粒产量密切相关<sup>[3,31]</sup>。表明该位点通过影响植株水分状况使得水稻在干旱环境下能够维持一定的产量, 表现为对水分环境相对稳定, 为重要的耐旱位点之一。进一步分析发现, 除分布在第 2~4 染色体上的影响植株水分状况的相关性状 QTL 区域外, 其余目标区域(RM19~RM204、RM238~RM248、RM223~RM210、RM242~RM278、RM209~R229、RM20~

RM277)均在前人研究中被检测到有 GY-QTL 分布<sup>[3,30]</sup>, 表明植物水分性状确实与产量有一定的遗传相关性。

叶片相对含水量、叶片水势、渗透势、卷叶度等性状是对生理生化过程不同阶段不同角度的反映, 存在一定的因果关系<sup>[17,22]</sup>, 因此, 各个性状之间存在显著的遗传相关(表 2)。如 7 个 RWC-QTL 中有 4 个(*QRwc5*, *QRwc6*, *QRwc7* 和 *QRwc12*), 5 个  $\Psi$ -QTL 有 4 个(*Q $\Psi$ 3*, *Q $\Psi$ 5*, *Q $\Psi$ 7* 和 *Q $\Psi$ 12*), 7 个 LWP-QTL 中有 5 个(*QLwp2*, *QLwp5*, *QLwp6*, *QLwp8b* 和 *QLwp12*), 5 个 LR-QTL 有 3 个 (*QLr2*, *QLr5* 和 *QLr8*) 分别与其他性状定位在相同位点(表 3, 图 1)。

借助相同的 SSR 标记或比较图谱<sup>[32-34]</sup>, 发现本文定位到的 5 个 LR-QTL(*QLr2*, *QLr5*, *QLr7*, *QLr8* 和 *QLr9*), 7 个 RWC-QTL 的 4 个 (*QRwc3*, *QRwc4a*, *QRwc5* 和 *QRwc12*)和 5 个  $\Psi$ -QTL 的 2 个 (*Q $\Psi$ 5* 和 *Q $\Psi$ 7*)均被前人检测到<sup>[15-17,27,35]</sup>, 且 *QLr7*, *QRwc3*, *QRwc5* 和 *Q $\Psi$ 7* 在不同的研究中被多次检测到。说明这些 QTL 受遗传背景的影响相对较小, 具有较好的稳定性, 在分子标记辅助选择中可能具有应用价值。由于土壤干旱刺激直接作用于植物根部, 将本文的植物水分状况相关 QTL 与近年发表的利用相同染色体标记定位的根系相关性状 QTL 进行比较, 发现除第 3 染色体的 RM36~RM282 及第 4 染色体 RM260~RM307 标记区域外, 在其余水分相关区域, 均有根部相关性状(根长、根生物量及根容量) QTL 被检测到<sup>[36-39]</sup>, 表明干旱环境下的根系对植株地上部分的生理活动有重要的调控作用。地上部耐旱性状与根系之间的遗传相关性以及对植株耐旱性表达的影响将在下一步工作中深入研究。

## 4 结论

定位到 7 个叶片水势 QTL (*QLwp2*, *QLwp3*, *QLwp5*, *QLwp6*, *QLwp8a*, *QLwp8b* 和 *QLwp12*), 5 个卷叶 QTL(*QLr2*, *QLr5*, *QLr7*, *QLr8* 和 *QLr9*), 7 个相对含水量 QTL(*QRwc3*, *QRwc4a*, *QRwc4b*, *QRwc5*, *QRwc6*, *QRwc7* 和 *QRwc12*), 5 个渗透势 QTL(*Q $\Psi$ 2*, *Q $\Psi$ 5*, *Q $\Psi$ 7*, *Q $\Psi$ 11* 和 *Q $\Psi$ 12*)及 5 个生物量 QTL(*QBm3*, *QBm4*, *QBm6*, *QBm10* 和 *QBm12*), 5 个产量 QTL(*Qgy1*, *Qgy5*, *Qgy6*, *Qgy8* 和 *Qgy12*), 其中 *Qgy5*, *QBm10* 在水旱环境均被检测到, *Qgy5* 在两种环境下效应方向一致, 对水分环境相对稳定, 而 *QBm10* 则对环境不稳定, 在两个环境条件下效应

方向相反。在第 5 染色体的 RM509~RM163 区域同时分布有控制相对含水量、叶片水势、渗透势、卷叶及对水分环境稳定的产量 QTL, 且效应方向一致, 表明该区域对利用植株水分相关 QTL 的水稻 MAS 耐旱育种实践有重要理论价值; 另外, *QLr2*, *QLr5*, *QLr7*, *QLr8*, *QLr9*, *QRwc3*, *QRwc4a*, *QRwc5*, *QRwc12*, *Q $\Psi$ 5* 和 *Q $\Psi$ 7* 在前人研究中均被检测到, 它们能在不同环境或遗传背景下稳定表达, 在分子标记辅助选择中可能具有一定应用价值。

## References

- [1] Luo L-J(罗利军), Zhang Q-F(张启发). The status and strategy on drought resistance of rice (*Oryza sativa* L.). *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2001, 15(3): 209-214 (in Chinese with English abstract)
- [2] Teng S(滕胜), Qian Q(钱前), Zeng D-L(曾大力). Analysis of gene loci and epistasis for drought tolerance in seedling stage of rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Genet Sin* (遗传学报), 2002, 29(3): 235-240 (in Chinese with English abstract)
- [3] 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. *Theor Appl Genet*, 2005, 111: 1642-1650
- [4] 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. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 1237-1246
- [5] 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
- [6] Shen L, Courtois B, McNally K, Robin S, Li Z K. Evaluation of near-isogenic lines of rice introgressed with QTLs for root traits through marker-aided selection. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 70-83
- [7] Bruce W B, Edmeades G O, Barker T C. Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. *J Exp Bot*, 2002, 53: 13-25
- [8] Ribaut J M, Jiang C, Gonzalez-de-Leon D, Edmeades G O, Hoisington D A. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize: 2. Yield components and marker-assisted selection strategies. *Theor Appl Genet*, 1997, 94: 887-896
- [9] 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, eds. *Application of Physiology in Wheat Breeding*. Mexico: International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), 2001. pp 2-86
- [10] O'Toole J, Chang T T. Drought resistance in cereals: rice, a case study. In: Mussell H, Staples R C, eds. *Stress Physiology of Crop Plants*. New York: John Wiley & Sons, 1979. pp 373-405
- [11] Chandva B R, Pathan M, Blum A. Comparison of measure-

- ment methods of osmotic adjustment in rice cultivars. *Crop Sci*, 1999, 39: 150–158
- [12] Hsiao T C, O'Toole J C, Yambao E B, Turner N C. Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiol*, 1984, 75: 338–341
- [13] Zhang J, Nguyen H T, Blum A. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *J Exp Bot*, 1999, 50: 291–302
- [14] Lilley J M, Ludlow M M, McCouch S R, O'Toole J C. Locating QTLs for osmotic adjustment and dehydration tolerance in rice. *J Exp Bot*, 1996, 47: 1427–1436
- [15] 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. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 1288–1296
- [16] Babu R C, Nguyen B D, Chamarerk V, Shanmugasundaram P, Chezian P, Jeyaprakash P, Ganesh S K, Palchamy A, Sadasivam S, Sarkarung S, Wade L J, Nguyen H T. Genetic analysis of drought resistance in rice by molecular markers: Association between secondary traits and field performance. *Crop Sci*, 2003, 43: 1457–1469
- [17] Price A H, Townend J, Jones M P, Audebert A, Courtois B. Mapping QTLs associated with drought avoidance in upland rice grown in the Philippines and West Africa. *Plant Mol Biol*, 2002, 48: 683–695
- [18] Zhao X Q, Xu J L, Zhao M, Lafitte R, Zhu L H, Fu B Y, Gao Y M, Li Z K. QTLs affecting morph-physiological traits related to drought tolerance detected in overlapping introgression lines of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Sci*, 2008, 174: 618–625
- [19] Hong L L, Xin Y, Qin Y, Xiao S D, Yoshichika K, Sang S K, Wei A S, Zhang C T. The role of aquaporin RWC3 in drought avoidance in rice. *Plant Cell Physiol*, 2004, 45: 481–489
- [20] Wang Z-Q(王志琴), Yang J-C(杨建昌), Zhu Q-S(朱庆森), Lang Y-Z(郎有忠). Effects of exogenous polyamines on photosynthetic rate and grain plumpness in rice under water deficit stress. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 1998, 12(3): 185–188 (in Chinese with English abstract)
- [21] Turner N C, O'Toole J C, Cruz R T. Response of seven diverse rice cultivars to water deficits: I. Stress development, canopy temperature, leaf rolling and growth. *Field Crops Res*, 1986, 13: 257–271
- [22] Teulat B, Borries C, This D. New QTLs identified for plant water status, water-soluble carbohydrate and osmotic adjustment in a barley population grown in a growth-chamber under two water regimes. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 161–170
- [23] Morgan J M. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann Rev Plant Physiol*, 1984, 35: 299–319
- [24] Manickavelu A, Nadarajan N, Ganesh S K, Gnanamalar R P, Babu R C. Drought tolerance in rice: Morphological and molecular genetic consideration. *Plant Growth Regul*, 2006, 50: 121–138
- [25] Lawlor D W, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and association metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 275–294
- [26] Jongdee B, Fukai S, Cooper M. Leaf water potential and osmotic adjustment as physiological traits to improve drought tolerance in rice. *Field Crops Res*, 2002, 76: 153–163
- [27] Courtois B, McLaren G, Sinha P K, Prasad K, Yadav R, Shen L. Mapping QTLs associated with drought avoidance in upland rice. *Mol Breed*, 2000, 6: 55–66
- [28] 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, 139: 1147–1162
- [29] 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.). *Breed Sci*, 2002, 52: 319–325
- [30] Rae A M, Howell E C, Kearsey M J. More QTL for flowering time revealed by substitution lines in *Brassica oleracea*. *Heredity*, 1999, 83: 586–596
- [31] Zhao X-Q(赵秀琴), Zhu L-H(朱玲华), Xu J-L(徐建龙), Li Z-K(黎志康). QTL mapping of yield under irrigation and rainfed field conditions for advanced backcrossing introgression lines in rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(9): 1536–1542 (in Chinese with English abstract)
- [32] Temnykh S, Declerck G, Lukashova A, Lipovich L, Cartin-hour S, McCouch S. Computational and experimental analysis of microsatellites in rice (*Oryza sativa* L.): Frequency, length variation, transposon associations, and genetic marker potential. *Genome Res*, 2001, 11: 1441–1452
- [33] 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, Kirihaara T, Hayasaka K, Miyao A, Monna L, Zhong H S, Tamura Y, Wang Z X, Momm T, Umehara Y, Yano M, Sasaki T, Minobe Y. A 300 kilobase interval genetic map of rice including 883 expressed sequences. *Nat Genet*, 1994, 8: 365–372
- [34] Ware D, Jaiswal P, Ni J J, Pan X, Chang K. Gramene: A resource for comparative grass genomics. *Nucl Acid Res*, 2002, 30: 103–105
- [35] Champoux M C, Wang G, Sarkarung S, Mackill D J, O'Toole J C, Huang N, McCouch S R. Locating genes associated with root morphology and drought avoidance in rice via linkage to molecular markers. *Theor Appl Genet*, 1995, 90: 969–981
- [36] Steele K A, Price A H, Shashidhar H E, Witcombe J R. Marker-assisted selection to introgress rice QTLs controlling root traits into an Indian upland rice variety. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 208–221
- [37] Xu C G, Li X Q, Xue Y, Huang Y W, Gao J, Xing Y Z. Comparison of quantitative trait loci controlling seedling characteristics at two seedling stages using rice recombinant inbred lines. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 640–647
- [38] Li Z C, Mu P, Li C P, Zhang H L, Li Z K, Gao Y M, Wang X K. QTL mapping of root traits in a doubled haploid population from a cross between upland and lowland *japonica* rice in three environments. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 1244–1252
- [39] Qu Y Y, Mu P, Zhang H L, Chen C Y, Gao Y M, Tian Y X, Wen F, Li Z C. Mapping QTLs of root morphological traits at different growth stages in rice. *Genetica*, 2007, 133: 187–200