

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2012.00988

## 水稻第2染色体上抗旱相关性状 QTL 的精细定位

聂元元<sup>1,2</sup> 邹桂花<sup>3</sup> 李瑶<sup>4</sup> 刘国兰<sup>2</sup> 蔡耀辉<sup>1</sup> 毛凌华<sup>1</sup> 颜龙安<sup>1</sup>  
刘鸿艳<sup>2,\*</sup> 罗利军<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup> 江西省农业科学院水稻研究所 / 水稻国家工程实验室(南昌), 江西南昌 330200; <sup>2</sup> 上海市农业生物基因中心, 上海 201106; <sup>3</sup> 浙江省农业科学院作物与核技术利用研究所, 浙江杭州 310021; <sup>4</sup> 江西省农业科学院土壤肥料与资源环境研究所, 江西南昌 330200

**摘要:** 因水资源危机水稻抗旱性的遗传与育种研究成为当今的研究热点之一。鉴定与水稻抗旱性直接相关的性状和产量的 QTL, 可为通过标记辅助选择培育抗旱水稻品种提供标记信息。以从供体 IRAT109 导入到珍汕 97B 背景的 269 个高代近等基因系中筛选出覆盖第 2 染色体目标区段的 87 个近等基因系为材料, 在抗旱鉴定大棚中采用控制式供水, 精细定位了水处理(对照)与干旱胁迫条件下影响水稻水分生理及产量相关性状的 QTL。共检测到 20 个影响叶水势(LWP)、冠层温度(CT)、茎基粗(BCT)的相关 QTL 和百粒重(HGW)、每穗颖花数(SN)、着粒密度(SPD)等产量相关 QTL。根据在不同环境下的表达情况将其分为 3 类, 第 1 类 7 个 QTL, 在 2 种环境下均被检测到; 第 2 类 4 个, 只在对照条件下检测到; 第 3 类 2 个, 分别控制叶水势和茎基粗, 受干旱胁迫诱导, 只在胁迫条件下被检测到, 其中, 叶水势定位在 RIO02037–RIO02038 约 8.2 kb 的区段上, 其加性效应和贡献率分别为-1.0361 和 13.03%, 增效等位基因来自 IRAT109; 茎基粗定位在 RIO02017–RIO02022 约 37.7 kb 的区段内, 加性效应和贡献率分别为 0.2682 和 49.20%, 增效等位基因来自珍汕 97B。在水、旱 2 种条件下均检测到的相对稳定的 7 个 QTL 及干旱胁迫条件下的 2 个 QTL 可能对抗旱性有直接贡献。

**关键词:** 水稻; 近等基因系; 抗旱; 水分生理性状; 产量性状

## Fine Mapping of Drought Resistance QTL on Chromosome 2 in Rice

NIE Yuan-Yuan<sup>1,2</sup>, ZOU Gui-Hua<sup>3</sup>, LI Yao<sup>4</sup>, LIU Guo-Lan<sup>2</sup>, CAI Yao-Hui<sup>1</sup>, MAO Ling-Hua<sup>1</sup>, YAN Long-An<sup>1</sup>,  
LIU Hong-Yan<sup>2,\*</sup>, and LUO Li-Jun<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup> Rice Research Institute, Jiangxi Academy of Agricultural Sciences / Nanchang Branch of Chinese National Center for Rice Improvement, Nanchang 330200, China; <sup>2</sup> Shanghai Agrobiological Gene Center, Shanghai 201106, China; <sup>3</sup> Institute of Crop and Nuclear Technology Utilization, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China; <sup>4</sup> Institute of Soil & Fertilizer and Resource & Environment, Jiangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanchang 330200, China

**Abstract:** In rice breeding research, drought resistance (DR) is one of the most important target traits for variety improvement under ever-increasing severe drought situation in the whole world. Identification of the physiological character and grain yield QTLs directly related to DR will provide useful marker information for developing with DR rice variety via marker-assisted selection (MAS). The 87 introgression lines (ILs) selected from 269 advanced backcross introgression population derived from Zhenshan 97B/IRAT109 in the Zhenshan 97B background were planted in drought facilities for mapping QTLs affecting physiological characters and grain yield under irrigation and drought stress conditions. Twenty QTLs affecting leaf water potential (LWP), canopy temperature (CT), basal culm thickness (BCT), 100-grain weight (HGW), spikelets number per panicle (SN), and spikelets density were identified, which could be grouped into three types based on their behaviors. Type I included seven QTLs which were detected under both conditions; type II consisted of four QTLs which were mapped only in the control condition; and type III consisted of two QTLs which were induced by drought and detected only under the stress. The seven QTLs detected under both environments and the two QTLs detected under drought stress could directly contribute to DT and be used in rice breeding

本研究由国家高技术研究发展计划(863计划)项目(2010AA101803), 国家现代农业产业技术体系建设项目(NXCITY-01), 国家自然科学基金项目(31100237)和浙江省重大科技专项(2010C12003)资助。

\* 通讯作者(Corresponding authors): 刘鸿艳, E-mail: lhy@sagc.org.cn, Tel: 021-62202915; 罗利军, E-mail: lijun@sagc.org.cn, Tel: 021-62204090  
第一作者联系方式: E-mail: happyny@163.com

Received(收稿日期): 2011-09-02; Accepted(接受日期): 2012-02-22; Published online(网络出版日期): 2012-03-29.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20120329.1117.004.html>

for DT by MAS.

**Keywords:** Rice; Near-isogenic lines (NIL); Drought resistance (DR); Water relative physiological; Grain yield

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, 培育节水抗旱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, 挖掘与抗旱基因位点紧密关联的分子标记, 促进分子标记辅助选育, 是培育抗旱水稻品种的有效途径之一。迄今为止, 大量与水稻抗旱性相关的位点已被检测出<sup>[4-7]</sup>, 研究人员获得了大量的抗旱 QTL 连锁标记, 但是尚无利用这些标记育成抗旱品种的报道<sup>[8]</sup>, 为此, 有学者认为选用对干旱胁迫反应敏感且遗传力较高的生理性状作为抗旱性鉴定指标, 结合产量性状, 可以克服直接根据产量表现选育品种的不足, 推动抗旱育种工作的有效进行<sup>[9-11]</sup>。

本实验室利用珍汕 97B×IRAT109 的重组自交系 (RILs,  $F_9$ ) 进行了 2 年抗旱 QTL 定位, 在此基础上, 本研究选择第 2 染色体上影响结实率和产量的 QTL 区段 RM561~RM341 进行深入分析。通过分子标记辅助选择构建该 QTL 区段的近等基因系, 对获得的近等基因系进行田间鉴评。并通过将图谱定位结果与生物信息学结合起来, 对目标区段内的候选基因进行分析, 旨在挖掘抗旱相关的水分生理及产量相关性状 QTL, 为抗旱 QTL 的候选基因克隆和 QTL 标记辅助选育抗旱水稻品种提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

珍汕 97B 是我国南方广泛使用的改良籼型水稻, IRAT109 是西非稻作发展协会培育的具有优良抗旱性状的粳型早稻品种, 通过亲本 IRAT13×IRAT10 系

选而成。以珍汕 97B×IRAT109 为亲本构建重组自交系群体 (RILs)。

在珍汕 97B×IRAT109 的 RILs ( $F_9$ ) 群体中, 选择目标区段来源于抗旱亲本 IRAT109, 其遗传背景较大比例来源于珍汕 97B 的株系与珍汕 97B 回交 3 代并自交 5 代, 获得 269 个高代近等基因系群体 BC<sub>3</sub>F<sub>50</sub>。利用目标区段内 57 对 InDel 和 SSR 标记对该群体进行前景和背景分析, 选择能覆盖目标区段的 87 个株系 (图 1) 用于本研究。

### 1.2 试验方法

2008 年 6 月 16 日在上海白鹤基地大棚抗旱鉴定设施内种植 87 个株系, 设置 2 个重复。为使群体内大部分材料都在幼穗分化期 (水稻对水分最敏感时期) 受到干旱胁迫而分期播种, 6 月 16 日播种珍汕 97B 亲本及群体材料, 5 月 30 日播种 IRAT109 亲本, 每个株系 4 行, 每行 18 株, 株行距为 18 cm × 20 cm。

干旱处理前, 始终保持田间有水层。干旱处理的断水时间设在植株进入幼穗分化期, 在断水 2 周左右形成旱胁迫。对于珍汕 97B 在上海的叶龄为 13.8 d, 一般在 10 叶龄时进入幼穗分化期, 群体株系达到 9~10 叶龄时, 结合剥穗查看生长发育情况, 在移栽 20 d 后断水, 旱处理方法及水分管理同本实验室已报道的方法<sup>[12]</sup>。处理期间, 每 3 d 测一次土壤含水量 (Trime FM-3, IMKO Corporation, Germany), 了解干旱发展进程。断水 39 d 后, 完成田间性状考察, 同时恢复供水, 解除干旱胁迫。

### 1.3 性状调查

在幼穗分化期对近等基因系群体进行干旱胁迫和对照处理, 并进行性状调查。调查性状主要结合

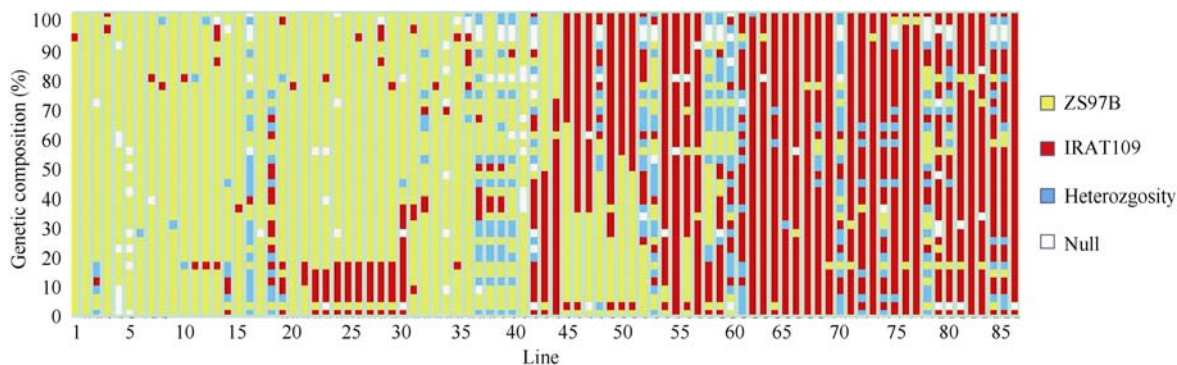


图 1 目标 QTL 区段近等基因系 87 个株系的遗传组成  
Fig. 1 Genetic composition of the target interval in 87 lines

本实验室及相关报道在第2染色体目标区段内(RM561–RM341, 18639788–19358814, 约719 kb)定位到的QTL性状进行。

每株系各选取中间两行处于水分正常和干旱胁迫下的5个单株挂牌。调查产量、产量相关性状(生物学产量、有效穗、百粒重、每穗总粒数、结实率、株高、抽穗期)和抗旱性相关性状(卷叶、枯死叶程度、叶水势、冠层温度、穗颈粗、茎基粗等)。

采用邹桂花等<sup>[13]</sup>的方法直接在田间测量记录株高和抽穗期等,收获后考察产量相关性状。

叶水势和冠层温度的测量均在晴天中午 12:00~14:00 进行。断水 28 d 后,采用压力室法(Model 1000, PMS instrument, USA)测定主穗剑叶的水势。参照 Garrity 和 O'Toole<sup>[14]</sup>的方法,采用手持红外温度探测仪(ST60, Raytek Corporation, USA)测量冠层温度,测定时红外温度探测仪距地面 1.2 m 高,距测量区中心 1 m 远,并与水平线和行向分别成 20°和 10°夹角,以避免探测到地面,每个材料测定中间 2 行,取平均值。

#### 1.4 标记加密与 QTL 检测

珍汕 97B 是籼型水稻, IRAT109 是粳型旱稻, 因

此, 根据日本晴和 9311 在目标区段内基因组序列的比对结果, 选择 10 bp 以上的插入/缺失位点和 SSR 位点设计标记, 共设计了 57 对 InDel 标记和 SSR 标记, 47 对在双亲中表现多态性, 其中能够用于构图的标记有 23 对(表 1)。利用构建好的连锁图谱, 结合水、旱条件下分别测得的产量及其他抗旱相关性状(叶水势、冠层温度、卷叶、枯死叶等)数据, 采用 QTLMapper2.0<sup>[15]</sup>软件进行复合区间作图, 定位主效 QTL。在  $P < 0.05$  的显著水平筛选标记, 对于  $\text{LOD} > 2.0$  的标记区间, 认为该区域存在 QTL。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤含水量变化

在干旱胁迫前, 最湿润和最干旱处的土壤含水量分别是 44.1%和 43.1%, 两者相近。干旱胁迫开始后, 最湿润处的含水量保持在 30%左右, 而最干旱处的含水量急剧下降。在断水 5 d 后, 两者的土壤水分差异为 6.5%, 随着时间的延长, 差异逐渐增大, 在断水 2 周后, 两者土壤含水量相差 15.6%, 已形成明显的水、旱对比处理。干旱胁迫 31 d 后, 最湿润和最干旱处的土壤含水量分别是 31.5%和 9.6%, 相

表 1 第 2 染色体目标区段加密标记引物序列  
Table 1 Marker primer sequence in target interval of chromosome 2

引物名称 Name of primer	正义链 Sense (5'–3')	反义链 Anti-sense (5'–3')
RIO02008	TAAATGCTTGAGTTGCTCTCGC	GTAGAGCCTGAGCAGTTCAAAGATT
RIO02018	GGTGTGGTGGCTGATTGAGGC	GGAACCTGCTTGTCAACCCCT
RM02001	ATCCCTCTTGTTTAATCACTGGCT	CTGCCGTTGTCGTGTGCTTT
RIO02023	CAGCGTTCACCTTTTCCCCG	TTTCTGGAGGGGAAGATATGTGG
RIO02024	GAGAAGCAATGTTTCAGAAAAGTTG	TATGATTTAGGGGACTTGGGAT
RIO02025	TTGGGCAATCATCAGGAGTGTA	TGAGGGCAGTCTATGACCTATGAA
RIO02026	GTTTCCGACGAATAGTAGCCTTA	GAAAGGAAGAGAGGAGAGAGAAG
RIO02029	CCATTGTTTTGCTTATTAGGGGA	CATAGATGGCTAAAGGCGAAGAG
RIO02032	GTATTGCGGTTTTCTGTTTCTGG	TATGGTCAACAAGAGCTTCCCAT
RIO02034	TAGCACAACCAGCCAGTCGTAG	GACAGGCCCTGACAGCATTTG
RIO02037	CTTTCTGGCACAAAACGAAGC	GCTGGAAATCCCATATTCACTT
RIO02038	CCTGAGAGCAAAGAGGTCAACAA	TTTTCAACTACCAAACAGTGCGT
RIO02040	TCTCCGTCCTCTCCCTCGTATTG	ACCGTGACTGTGAGAGGAGGAAG
RIO02041	CCTCAAAGTAGTTGTTGCCGT	ATGTGTCAACAAGGTTATGTCCAGT
RIO02042	CCAAGCAAAGATTTTTCACAGC	CCACACGGCTGAGTCAAGATTA
RIO02043	CCATAGTGGACCGAGTGGAGTAGT	ATGTGGGTTACTGTAGCACTTATGG
RIO02044	CACACCTGGATTAGTTTCAGAAGTCG	CGAGGTTTTGTGTGCTTTGTTAG
RIO02048	GCAGTGTCGCCTCAGTTAATCCTA	CACGCCAAAACCTTACACCCCT
RIO02049	GAGGTGTTACGATTCCCCA	ACCATTTCTCCCTCAACTCCAA
RIO02052	AGTTTTTTCCTAGCAACCACTGA	CAAGAACAACCTATGGATTACAA
RM02002	CTCATCTTCTCCTATCAAGTCCACA	AAGCGTGCTCCCCATGTGA
RM341	CAAGAAACCTCAATCCGAGC	CTCCTCCCGATCCCAATC

差 21.9% (图 2)。说明抗旱大棚形成了明显的水、旱处理。最湿润处水分充足, 适合水稻生长, 最干旱处水分亏缺, 抑制水稻生长。

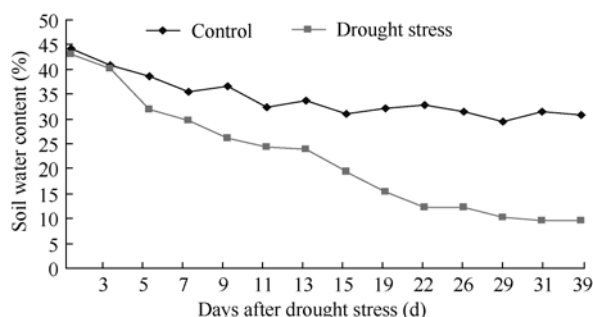


图 2 干旱胁迫期间 0~20 cm 土层土壤含水量变化  
Fig. 2 Water content in 0~20 cm depth soil layer during the period of drought treatment

## 2.2 亲本与近等基因系群体的性状表现

干旱胁迫处理使得珍汕 97B 平均产量降低 62.4%, 而 IRAT109 降低 17.2%, 表明干旱胁迫严重, 而且亲本 IRAT109 比珍汕 97B 更耐旱。正常水分处理条件下, 珍汕 97B 在单株产量、生物学产量、结实率等产量性状和冠层温度、叶水势等水分生理性状上与供体 IRAT109 相差不明显, 而着粒密度、分蘖数和有效穗数显著高于 IRAT109; 但在干旱胁迫条件下, 珍汕 97B 的单株产量、生物学产量、结实率等产量性状下降显著, 而供体 IRAT109 变化不明显。

正常水分下的叶水势均高于干旱胁迫下的叶水势, 2 种水分处理下的叶水势亲本珍汕 97B 均显著低于 IRAT109, 且群体的叶水势更靠近高值亲本 IRAT109。说明在干旱胁迫处理过程中, 抗旱材料通过保持自身较高叶水势提高水稻抗旱性。卷叶和枯死叶级别是和抗旱紧密相关的抗旱指标, 干旱胁迫下, 亲本珍汕 97B 的卷叶和枯死叶级别明显高于亲本 IRAT109, 而群体的性状表现比较靠近亲本珍汕 97B, 由群体的性状调查结果, 可以初步筛选评价抗旱性相对较强的群体株系。各性状方差分析结果表明除穗长外, 所有性状水分处理间均达到了极显著水平(表 2)。由此可见干旱处理的效应很明显。

## 2.3 QTL 定位

正常水分下, 检测到株高、穗长、穗颈粗和结实率 4 个主效 QTL, 其中, 影响结实率的 QTL 在 2 个位点被检测到, 其贡献率分别为 34.73% 和 24.20%。

在干旱胁迫下检测到叶水势和茎基粗的 QTL, 叶水势定位在约 8.2 kb 区间 RIO02037~RIO02038 内, 其加性效应和贡献率分别为 -1.0361 和 13.03%, 增

效等位基因来自亲本 IRAT109。茎基粗定位在区间 RIO02052~RM02002 内, 约 29.1 kb, 其加性效应和贡献率分别为 0.2682 和 49.20%, 增效等位基因来自珍汕 97B。

在 2 种环境下均被检测到的 QTL 有 7 个, 分别控制每穗颖花数、分蘖数、百粒重、着粒密度和始穗期、抽穗期、冠层温度性状。由加密后的定位结果可知, 在目标区段 RIO02052~RM02002 和 RM02002~RM341 有多个 QTL 被重复检测到(表 3)。

## 2.4 QTL 效应分析

根据株系的遗传组成将群体分为 4 组材料与受体亲本珍汕 97B 进行对比, 分析 QTL 区段导入后产生的表型效应。4 组材料分别是: (1)目标区段 RM561~RM341 全导入株系; (2)热点区段 RIO02052~RM02002 导入株系; (3)热点区段 RIO02052~RM02002 杂合株系; (4)热点区段 RIO02052~RM02002 未导入株系。比较结果见表 4。

干旱胁迫下, 导入 RM561~RM341 目标区段的株系在单株产量、每穗颖花数、百粒重和株高等性状上显著高于亲本珍汕 97B, 着粒密度显著低于亲本珍汕 97B, 而在穗长、结实率、抽穗期和分蘖数等性状上差异不显著。热点区段 RIO02052~RM02002 在单株产量、穗长、结实率和每穗实粒数上组间差异不显著, 含 IRAT109 供体片段的基因型组在每穗颖花数、百粒重和着粒密度上显著高于轮回亲本珍汕 97B 的基因型组。杂合组在有效穗数上显著低于来源于双亲纯合等位的材料, 而在其他各性状上表现基本一致, 不存在显著差异。这一结果进一步表明, 在干旱胁迫条件下区段 RIO02052~RM02002 内存在每穗颖花数和着粒密度等相关性状 QTL。

## 2.5 候选基因分析

应用 PlantQTL-GE 网络查询系统<sup>[16]</sup>, 对热点 QTL 区间 RIO02052~RM02002 进行候选基因信息分析, 此区段对应的染色体物理位置为 19 328 670~19 358 814 bp, 约为 30.1 kb, 区段内存在 5 个预测基因(表 5)。其中 2 个基因有简单的功能注释, LOC\_Os02g32660 的 EST 片段在 Bohnert 等<sup>[17]</sup>在水稻耐盐研究中也获得 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucest/25801687?report=est>)。另 3 个基因均为功能未知基因。

## 3 讨论

在干旱环境下能够保持较高叶水势与较低冠层温度的材料具有更强的抗旱性, 育种中选择叶片保

表2 供体、受体亲本和87个近等基因系在对照和干旱胁迫条件下的水分及产量表现  
Table 2 Performance of parents and 87 NILs in physiological character and grain yield across two water treatments

性状 Trait	正常水分 Control				干旱胁迫 Drought Stress				<i>F</i> 值 <sup>1)</sup> <i>F</i> -value <sup>1)</sup>
	珍汕 97B Zhenshan 97B	IRAT109	群体平均值 Means of population	变幅 Range	珍汕 97B Zhenshan 97B	IRAT109	群体平均值 Means of population	变幅 Range	
单株产量 Grain yield per plant	10.87±0.94	8.37±1.95	8.81±1.32	5.45–11.37	4.09±2.85	6.93±2.97	7.63±2.90	2.90–15.41	6.68**
生物学产量 Biomass yield	19.63±2.21	16.96±12.02	17.45±2.34	10.40–24.62	11.35±7.08	15.68±5.99	15.54±3.94	13.14–33.44	108.00**
单株有效穗 Panicle number	6.75±1.50	4.67±1.15	6.41±1.01	4.40–8.80	4.00±1.22	4.20±1.92	5.64±1.29	4.80–11.80	94.50**
穗长 Panicle length	19.60±0.87*	20.63±0.65*	18.43±1.01	16.78–21.55	18.98±1.58	22.19±0.90	18.72±1.32	16.80–27.79	3.01
每穗颖花数 Spikelets number	116.72±36.92	107.00±9.46	101.77±10.92	55.49–113.47	84.04±12.51	96.92±11.00	87.44±10.74	62.51–110.11	7.52**
结实率 Spikelet fertility percentage	0.66±0.13*	0.68±0.05*	0.66±0.05	0.52–0.81	0.53±0.11	0.68±0.06	0.51±0.14	0.16–0.75	58.30**
百粒重 100-grain weight	2.43±0.03	2.88±0.24	2.58±0.11	2.33–2.80	2.27±0.14	3.09±0.18	2.44±0.19	1.70–2.72	28.30**
穗重 Panicle weight	1.50±0.56	2.45±0.76	1.06±0.33	0.28–1.70	1.29±0.23	1.64±0.25	1.23±0.22	0.81–1.90	14.40**
每穗实粒数 Grains number	73.27±29.85	82.99±10.28	43.61±14.04	10.96–71.32	56.29±16.56	65.83±12.57	50.74±7.66	32.12–74.54	14.40**
收获指数 Harvest index	0.55±0.03	0.43±0.19	0.45±0.05	0.33–0.67	0.36±0.10	0.42±0.14	0.41±0.10	0.17–0.55	59.30**
着粒密度 Spikelet density	20.33±6.95	4.70±0.49	4.21±0.55	2.77–5.90	6.15±1.97	4.83±0.45	4.37±0.52	2.69–5.96	4.50*
株高 Plant height	77.80±1.30	91.50±2.10	77.03±5.02	68.10–96.40	63.70±2.20	81.90±1.80	73.21±5.95	63.30–98.60	11.30**
分蘖数 Tiller number	11.80±2.10	5.60±1.70	6.85±1.14	5.20–10.60	10.40±1.21	6.40±1.08	8.64±1.48	6.40–13.40	193.30**
抽穗期 Heading date	63.00±4.10	66.00±3.78	65.91±2.40	56.00–67.00	66.00±3.85	71.00±2.21	68.90±2.95	56.00–69.00	5.86*
始穗期 Initial heading date	59.00±3.20	63.00±2.65	62.45±2.21	52.00–66.00	63.00±2.95	68.00±2.09	65.86±2.43	53.00–66.00	5.25*
冠层温度 Canopy temperature	34.55±1.21*	33.25±1.08*	32.93±1.14	32.40–39.05	36.25±0.91	34.45±0.73	36.60±1.16	33.00–37.70	4.95*
卷叶 Leaf rolling	NA	NA	NA	NA	3.00±0.70	1.00±0.10	1.99±0.95	0.00–4.00	68.90**
枯死叶 Leaf senescence	NA	NA	NA	NA	3.00±0.50	0.00±0.30	1.56±1.02	0.00–4.00	148.90**
穗颈粗 Panicle neck diameter	1.84±0.13	2.04±0.21	1.94±0.16	1.52–2.27	2.10±0.39	1.82±0.21	2.02±0.17	1.65–2.53	11.84**
茎基粗 Basal culm thickness	4.79±0.39	5.93±0.52	4.64±0.36	3.61–5.64	5.67±0.39	5.68±0.42	4.85±0.33	4.06–6.04	18.37**
叶水势 Leaf water potential	–14.00±1.91	–11.30±1.56	–11.55±1.82	9.00–17.00	–16.5±2.67	–13.00±1.83	–13.70±2.42	10.0–21.0	43.61**

<sup>1)</sup> *F* 值为群体水旱对照方差分析结果; \*表示两亲本间在 0.05 水平差异显著; \*\*表示两亲本间在 0.01 水平差异显著; NA: 没有测定该性状值。

<sup>1)</sup> *F*-values are test of variance between water stress and well-watered (control) treatments. \* Significant at 0.05 probability level; \*\* Significant at 0.01 probability level; NA: not available.

表 3 正常水分和干旱胁迫处理下第 2 染色体目标区段精细定位结果  
Table 3 Fine mapping of target regions from chromosome 2 in two water treatments

性状 Trait	位点 Locus	区间 Interval	LOD	贡献率 $H^2$
正常水分 Control				
穗长 Panicle length	<i>qPL-2</i>	RIO02048–RIO02049	2.86	9.57
每穗颖花数 Spikelets number	<i>qSN-2</i>	RIO02052–RM02002	2.99	16.41
结实率 Spikelet fertility percentage	<i>qSF-2</i>	RM02002–RM341	5.94	34.73
百粒重 100-grain weight	<i>qHGW-2</i>	RIO02025–RIO02026	4.64	24.20
		RIO02043–RIO02044	4.71	25.02
始穗期 Initial heading date	<i>qIHD-2</i>	RIO02052–RM02002	3.59	17.94
		RM02002–RM341	2.15	12.09
抽穗期 Heading date	<i>qHD-2</i>	RM02002–RM341	3.34	16.96
		RM02002–RM341	1.85	10.53
株高 Plant height	<i>qPH-2</i>	RIO02042–RIO02043	2.84	12.06
分蘖 Tiller number	<i>qTN-2</i>	RIO02048–RIO02049	2.19	12.86
穗颈粗 Panicle neck diameter	<i>qPND-2</i>	RIO02026–RIO02029	2.44	13.79
着粒密度 Spikelet density	<i>qSPD-2</i>	RM02002–RM341	2.18	12.27
冠层温度 Canopy temperature	<i>qCT-2</i>	RIO02008–RIO02018	4.44	28.51
干旱胁迫 Drought stress				
每穗颖花数 Spikelets number	<i>qSN-2</i>	RIO02049–RIO02052	4.78	24.52
		RIO02052–RM02002	5.11	25.46
百粒重 100-grain weight	<i>qHGW-2</i>	RIO02032–RIO02034	2.84	10.52
		RIO02048–RIO02049	2.45	12.39
始穗期 Initial heading date	<i>qIHD-2</i>	RIO02052–RM02002	3.26	15.84
		RIO02052–RM02002	3.36	18.11
叶水势 Leaf water potential	<i>qLWP-2</i>	RIO02037–RIO02038	2.22	13.03
抽穗期 Heading date	<i>qHD-2</i>	RIO02052–RM02002	3.43	18.48
茎基粗 Basal culm thickness	<i>qBCT-2</i>	RIO02052–RM02002	3.80	49.20
分蘖 Tiller number	<i>qTN-2</i>	RIO02023–RIO02024	2.24	19.06
着粒密度 Spikelet density	<i>qSPD-2</i>	RIO02049–RIO02052	4.51	23.34
		RIO02052–RM02002	5.29	26.58
冠层温度 Canopy temperature	<i>qCT-2</i>	RIO02040–RIO02041	2.35	12.75

表 4 第 2 染色体目标区段不同基因型的表型数据  
Table 4 Phenotype data of different genotypes for target region on chromosome 2

性状 Trait	RM561–RM341		<i>F</i> -value	RIO02052–RM02002			<i>F</i> -value
	++/++	--/--		++/++	++/--	--/--	
产量 Grain yield	8.24±2.0 5	4.09±2.8	12.2 **	8.71±2. 6	8.46±3. 6	8.78±3. 6	2.8
穗长 Panicle length	19.66±0.9 5	18.98±1.5	2.2	18.48±0. 6	18.51±1. 9	18.71±1. 7	2.1
每穗颖花数 Spikelets number	89.21±6.4 9	84.04±12. 1	8.2 **	86.46±11 29	81.42±14 01	74.63±10 98	13.5 **
结实率 Spikelet fertility percentage	0.54±0. 5	0.53±0.1	0.5	0.54±0. 4	0.52±0. 2	0.51±0. 5	0.6
百粒重 100-grain weight	2.51±0. 5	2.27±0.1	6.2 **	2.60±0. 4	2.61±0. 2	2.49±0. 4	5.3 *
每穗实粒数 Grains number	46.02±13 35	48.35±12. 7	14.4	44.62±13 93	43.54±13 04	40.93±13 57	12.2
着粒密度 Spikelet density	4.00±0.3 3	6.15±1.9	4.2 *	4.61±0. 7	4.38±0. 3	4.03±0. 9	5.3 **
单株有效穗 Panicle number	8.40±1.3 5	7.06±1.2	2.2	8.98±2. 3	7.72±1. 7	8.21±1. 2	1.6 *
株高 Plant height	76.38±4.3 3	63.70±2.2	11.3 *	77.75±4. 9	75.68±3. 3	76.94±4. 3	6.2

\*\*表示在  $P<0.01$  水平极显著差异; \*表示在  $P<0.05$  水平显著差异; ++/++:来源于 IRAT109 的纯合基因型组; --/--:来源于珍汕 97B 的纯合基因型组; ++/--: RIO02052 检测为 IRAT109、RM02002 为珍汕 97B 基因型的杂合组。

\*\* Significant at 0.01 probability level; \*Significant at 0.05 probability level. ++/++means the genetic background from IRAT109; --/-- means the genetic background from Zhenshan 97B; ++/-- means the heterozygous genome from both.

表 5 区间 RIO02052–RM02002 的基因预测  
Table 5 Candidate genes within RIO02052–RM02002

候选基因 Putative gene	基因位置 Location (bp)	预测功能 Putative function
LOC_Os02g32620	19 336 159–19 337 868	Hypothetical protein /Receptor protein kinase
LOC_Os02g32630	19 339 869–19 340 318	—
LOC_Os02g32640	19 344 451–19 345 706	—
LOC_Os02g32650	19 346 708–19 349 026	—
LOC_Os02g32660	19 349 880–19 361 259	Glucan branching enzyme/PWY-622 starch biosynthesis

[http://www.gramene.org/Oryza\\_sativa\\_japonica/Location/View?db=core](http://www.gramene.org/Oryza_sativa_japonica/Location/View?db=core)

水效果好、蒸腾速率慢的株系有助于提高水稻抗旱性。但是在田间选育过程中,对于叶片水势与冠层温度不易把握,不利于选育工作的有效进行。此外,水稻产量及抗旱生理相关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抗旱生理相关性状 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,国内外研究者利用不同的作图群体定位了一些水旱条件下,影响水稻生理及产量性状的主效 QTL。将本研究定位的 QTL 与已发表的定位结果相比较,发现利用不同群体、在不同环境下检测的 QTL 存在差异,但也存在一定的共性。在第 2 染色体目标区间 RM561–RM341 内,本研究在不同水分处理条件下,检测到了穗长、每穗颖花数、结实率、百粒重、始穗期、抽穗期、株高、分蘖、穗颈粗、着粒密度、冠层温度、茎基粗、叶水势和穗重等性状的 QTL。在 IR64/Azu 构建的 DH 群体中检测到与控制根长、根数、根重及茎长等多个性状相关的 QTL<sup>[18]</sup>;在 Yue 等<sup>[19]</sup>研究的同一套研究群体中在此区段也定位到了与叶片枯死及叶绿素含量相关 QTL。

在我们同时检测到控制多个数量性状,包括结实率、始穗期、抽穗期以及着粒密度等的重要区段 RIO02052–RM02002 和 RM02002–RM341 内,在很多群体中都能检测到与干旱胁迫及产量相关的 QTL。对热点区域 RIO02052–RM02002 进行候选基因分析,EST CA757648 对应的基因 LOC\_Os02g32660 和水稻抗逆性有关。在来源于旱稻背景的 CT9993 与浅水低洼籼稻 IR62266 构建的 DH 群体中,在此区段定位到一些根性状相关的 QTL 及颖花数和生物学产量相关的 QTL<sup>[20–21]</sup>。在 IR64/Azu 构建的群体中,在该区段定位到了与根和穗性状相关的 QTL,得到控制根长、穗数、穗长、株高、颖花数、结实率及产量等性状的 QTL 位点<sup>[22–25]</sup>。通过对比不同环境下的精

细定位结果可知,在同一位点,运用不同材料、不同检测方法,仍可重复检测到与抗旱相关的位点,它们在分子标记辅助选择中具有潜在的应用价值。

4 结论

共检测到 20 个影响叶水势(LWP)、冠层温度(CT)、茎基粗(BCT)等生理相关 QTL 和百粒重(HGW)、每穗颖花数(SN)、着粒密度(SPD)等产量相关 QTL。提出可能包含多个抗旱相关 QTL 的热点区域 RIO02052–RM02002 和 RM02002–RM341,在分子标记辅助选择中具有一定应用价值。

References

[1] Brown L R, Halweil B. China's water shortage could shake world food security. *World Watch*, 1998, 7: 3–4

[2] 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)

[3] Teng S(滕胜), Qian Q(钱前), Zeng D-L(曾大力), Kunihiro Y(国广泰史), Fujimoto K(藤本宽), Huang D-N(黄大年), Zhu L-H(朱立煌). 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)

[4] Champoux M C, Wang G, Sarkarung S. Locating genes associated with root morphology and drought avoidance in rice via linkage to molecular markers. *Theor Appl Genet*, 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. *Theor Appl Genet*, 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.). *Theor Appl Genet*, 1996, 92: 627–636

[7] Xu J-C(徐吉臣), Li J-Z(李晶昭), Zheng X-W(郑先武), Zou L-X(邹亮星), Zhu L-H(朱立煌). QTL mapping of the root traits in rice seedling. *Acta Genet Sin* (遗传学报), 2001, 28(5): 433–438 (in Chinese with English abstract)

[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. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 1505–1515
- [9] Luo L-J(罗利军), Mei H-W(梅捍卫), Yu X-Q(余新桥), Liu H-Y(刘鸿艳), Feng F-J(冯芳君). Water-saving and drought-resistance rice and its development strategy. *Chin Sci Bull* (科学通报), 2011, 56(11): 804–811 (in Chinese with English abstract)
- [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. *Theor Appl Genet*, 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, eds. *Application of Physiology in Wheat Breeding*. Mexico, International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), 2001. pp 2–86
- [12] Liu H-Y(刘鸿艳), Zou G-H(邹桂花), Liu G-L(刘国兰), Hu S-P(胡颂平), Li M-S(李明寿), Yu X-Q(余新桥), Mei H-W(梅捍卫), Luo L-J(罗利军). Correlation analysis and QTL identification for canopy temperature, leaf water potential and spikelet fertility in rice under contrasting moisture regimes. *Chin Sci Bull* (科学通报), 2005, 50(2): 130–139
- [13] Zou G H, Mei H W, Liu H Y, Liu G L, Hu S P, Yu X Q, Li M S, Wu J H, Luo L J. Grain yield responses to moisture regimes in a rice population: association among traits and genetic markers. *Theor Appl Genet*, 2005, 112: 106–113
- [14] Garrity D P, O'Toole J C. Selection for reproductive stage drought avoidance in rice, using infrared thermometry. *Agron J*, 1995, 87: 773–779
- [15] Wang D L, Zhu J, Li Z K, Paterson A H. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL×environment interactions by mixed linear model approaches. *Theor Appl Genet*, 1999, 99: 1255–1264
- [16] Zeng H, Luo L, Zhang W, Zhou J, Li Z, Liu H, Zhu T, Feng X, Zhong Y. Plant QTL-GE: a database system for identifying candidate genes in rice and Arabidopsis by gene expression and QTL information. *Nucl Acids Res*, 2007, 35: D879–D882
- [17] Bohnert H, Shen J. Transformation and compatible solutes. *Sci Hort*, 1998, 78: 237–260
- [18] Hemamalini G S, Shashidhar H E, Hittalmani S. Molecular marker assisted tagging of morphological and physiological traits under two contrasting moisture regimes at peak vegetative stage in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica*, 2000, 112: 69–78
- [19] 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. *Genetics*, 2006, 172: 1213–1228
- [20] Nguyen T T T, Klueva N, Chamareck V, Aarti A, Magpantay G, Millena A C M, Pathan M, Nguyen H T. Saturation mapping of QTL regions and identification of putative candidate genes for drought tolerance in rice. *Mol Gen Genet*, 2004, 272: 35–46
- [21] Lanceras J C, Pantuwan G, Jongdee B, Toojinda T. Quantitative trait loci associated with drought tolerance at reproductive stage in rice. *Plant Physiol*, 2004, 35: 384–399
- [22] Zhang J, Zheng H G, Aarti A, Pantuwan G, Nguyen T T, Tripathy J N, Sarial A K, Robin S, Babu R C, Nguyen B D, Sarkarung S, Blum A, Nguyen H T. Locating genomic regions associated with components of drought resistance in rice: comparative mapping within and across species. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 19–29
- [23] Moncada P, Martinez C P, Borrero J, Chatel M, Gauch H, Guimaraes E, Tohme J, McCouch S R. Quantitative trait loci for yield and yield components in an *Oryza sativa* × *Oryza rufipogon* BC<sub>2</sub>F<sub>2</sub> population evaluated in an upland environment. *Theor Appl Genet*, 2001, 102: 41–42
- [24] Lafitte R, Blum A, Atlin G. Using secondary traits to help identify drought-tolerant genotypes. In: Fischer K S, Lafitte R, Fukai S, Atlin G, Hardy B, eds. *Breeding Rice for Drought-Prone Environments*. Los Banos, the Philippines: IRRI, 2003. pp 37–48
- [25] Hemamalini G S, Shashidhar H E, Hittalmani S. Molecular marker assisted tagging of morphological and physiological traits under two contrasting moisture regimes at peak vegetative stage in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica*, 2000, 112: 69–78