

水稻胚芽鞘长度与抗旱性的关系及 QTL 定位

胡颂平^{1,2} 杨 华² 邹桂花² 刘鸿艳² 刘国兰² 梅捍卫² 蔡 润¹ 李名寿²
罗利军^{2,*}

(¹上海交通大学 生命科学技术学院, 上海 200240; ²上海市农业生物基因中心, 上海 201106; *通讯联系人:lijun@sagc.org.cn)

Relationship Between Coleoptile Length and Drought Resistance Index of Rice and Their QTLs

HU Song-ping^{1,2}, YANG Hua², ZOU Gui-hua², LIU Hong-yan², LIU Guo-lan², MEI Han-wei², CAI Run¹, LI Ming-shou², LUO Li-jun^{2,*}

(¹School of Life Science and Biotechnology, Shanghai Jiaotong University, Shanghai 200240, China; ²Shanghai Agrobiological Gene Center, Shanghai 201106, China; *Corresponding author: lijun@sagc.org.cn)

Abstract: A set of recombinant inbred lines (RILs) population including 195 lines derived from a cross of Zhenshan 97B (lowland rice variety) and IRAT109 (upland rice variety) was used for correlation analysis and QTL identification for coleoptile length (CL) and drought resistance index (DRI). The correlation coefficient between CL and DRI under water stress was 0.2206^{**}. A total of 13 and 5 QTLs for CL and DRI under different conditions were identified, respectively. The phenotypic variance explained by each QTL ranged from 2.28% to 22.65%. *qCL9* possessed the same location (RM160 - RM215) with *qDRI9*. Seventeen epistasis loci for CL were detected with 58.35% of total contribution; three pairs of epistasis loci for DRI were detected with 11.93% of total contribution. Comparing the QTLs related to drought resistance in other studies, QTLs of CL and DRI were located in the same or adjacent marker interval with the QTLs related to root traits, for instance, dry weight, root depth, root number and root length.

Key words: recombinant inbred lines; coleoptile length; drought resistant index; quantitative trait loci; rice (*Oryza sativa*)

摘 要: 对由水稻品种珍汕 97B 和旱稻品种 IRAT109 构建的重组自交系 195 个株系的胚芽鞘长度及抗旱系数的研究表明,水分胁迫下水稻重组自交系群体的胚芽鞘长度与抗旱系数的相关系数为 0.2206^{**}。应用由 213 个 SSR 标记构建的遗传连锁图对控制胚芽鞘长度和抗旱系数的 QTL 进行了定位。检测到胚芽鞘长度和抗旱系数的主效 QTL 各为 13 个和 5 个,单个 QTL 对表型的贡献率为 2.28%~22.65%;在第 9 染色体上两者的 QTL 出现在相同的分子标记区间(RM160 - RM215)。检测到胚芽鞘长度和抗旱系数的互作位点分别为 17 对和 3 对,影响胚芽鞘长度的互作位点联合贡献率为 58.35%;影响抗旱系数的互作位点联合贡献率为 11.93%。控制胚芽鞘长度和抗旱系数的 QTL 分别与其他研究中控制根系性状(深根干质量、根深、根长、根数等)的 QTL 位于相同的标记区间。

关键词: 重组自交系; 胚芽鞘长度; 抗旱系数; 数量性状座位; 水稻

中图分类号: Q943; S330.4; S511.034

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2006)01-0019-06

胚芽鞘是作物子叶应对生长初期逆境的保护组织,在成熟种子中完成分化。在种子萌发后期,随着细胞的伸长和扩大,胚芽鞘伸长使种子破土生长,保护胚芽露出地面并抵御逆境胁迫。由于胚芽鞘在作物生长初期具有重要意义,已有大量的关于胚芽鞘伸长及生理反应的机理研究报道^[1-5]。王玮等发现在干旱胁迫下小麦胚芽鞘长度与抗旱系数呈极显著正相关,可用作衡量小麦抗旱性的指标;并在小麦的抗旱育种中通过在早期世代对抗旱基因型进行筛选,取得了良好效果^[6-10]。在水稻上已有研究表明在进行直播稻生产时选择长胚芽鞘类型的品种是有利的^[11,12],但未见有更深入的研究报道。本研究探讨了水稻重组自交系群体的胚芽鞘长度与生长后期

综合抗旱性的关系,并利用分子标记对其进行基因定位。为进一步理解水稻胚芽鞘长度与抗旱性关系的分子机理和克隆相关抗旱基因奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

采用珍汕 97B(水稻品种,对干旱敏感)/IRAT109(旱稻品种,抗旱)构建的重组自交系(F₉),共 195 个株系。

收稿日期: 2005-05-13; 修改稿收到日期: 2005-06-24。

基金项目: 国家重点基础研究发展计划资助项目(2004CB117204); 国家高技术研究发展计划资助项目(2003AA207010)。

第一作者简介: 胡颂平(1969-),男,博士后。

1.2 实验方法

1.2.1 田间实验

群体种植方法,干旱处理参见文献[13]。在收获时(2003年10月15日)分别考查干旱胁迫和正常水分条件下群体各株系产量,根据以下公式计算抗旱系数(DRI)^[14]:

$$\text{DRI} = \frac{\text{胁迫下的产量}}{\text{正常条件下的产量}}$$

1.2.2 群体胚芽鞘长度测定

通过在不同浓度聚乙二醇-6000(PEG-6000)的发芽试验中确定了0.75 mol/L(质量分数为15%)的PEG-6000为最佳模拟胁迫浓度(能使大部分品种受到明显胁迫又不致死);每个株系取50粒种子于标准发芽盒中,洗净,再加20 mL 0.75 mol/L的PEG-6000溶液,盖好盒盖,再放于25℃、相对湿度90%的培养箱中发芽7 d后量取胚芽鞘长度,精确到0.1 mm。试验设3次重复,以纯水作对照。

1.3 图谱构建和 QTL 定位

该群体遗传连锁图构建、QTL定位方法等参见文献[13]。

2 结果与分析

2.1 胚芽鞘长度和抗旱系数间的相关性及其频率分布

在干旱胁迫下水稻重组自交系群体各株系的胚芽鞘长度与抗旱系数的相关分析表明,两者存在极显著正相关关系($r=0.2206^{**}$)。水稻重组自交系的胚芽鞘长度的频率分布是一个较标准的正态分布,而其抗旱系数的频率分布则接近正态分布(图1)。群体在两种处理下的胚芽鞘变幅范围、均值、峰度相差不大,而偏度相差较大。群体平均表型值在干旱胁迫下介于双亲之间,在正常供水时则略低于低值亲本珍汕97B;但变幅范围均表现双向超亲分离,偏度和峰度都小于1(表1)。这表明胚芽鞘长度

和抗旱系数是典型的数量性状,适合于进行QTL分析。母本珍汕97B的胚芽鞘长度在两种处理下均比父本短4~5 mm。两亲本的胚芽鞘长度在胁迫条件下均小于正常条件下,方差分析结果表明重组自交系群体在胁迫和正常条件处理下的胚芽鞘长度差异达极显著水平(表1)。

2.2 胚芽鞘长度和抗旱系数的主效 QTL 定位

在两种处理下检测到影响重组自交系群体胚芽鞘长度和抗旱系数的QTL分别为13个和5个,分布在除第3、8、10染色体外的9条染色体上(表2,图2)。

2.2.1 影响胚芽鞘长度的 QTL

共检测到水旱两种条件下影响胚芽鞘长度的主效QTL 13个。干旱胁迫下检测到5个QTL,分布在第2、5、6、9染色体上,其单独贡献率为4.52%~18.69%,联合贡献率为51.82%;而在正常条件下则检测到8个QTL,分布在第1、2、7、11、12染色体上,其单独贡献率为2.28%~22.65%,联合贡献率为77.13%。值得注意的是无论干旱胁迫还是正常供水下,有2个QTL($qCL2a$ 和 $qCL2c$)位于第2染色体两个相邻标记区间上(RM492 - RM145 - RM438),其增效基因均来自父本IRAT109,可分别增加胚芽鞘长0.38和0.43 mm。

2.2.2 影响抗旱系数的 QTL

共检测到5个影响抗旱系数的QTL,分布在第1、4、5、6、9染色体上,其单独贡献率为2.94%~19.79%,联合贡献率为46.81%。

比较重组自交系群体各株系的胚芽鞘长度和抗旱系数的QTL定位结果发现,在第9染色体上影响两者的QTL($qCL9$ 和 $qDRI9$)位于同一个标记区间(RM160 - RM215)(图2);其中 $qCL9$ 的增效基因来自父本IRAT109,加性效应为0.3361,只在胁迫条件下起作用,对胚芽鞘长度的表型贡献率为

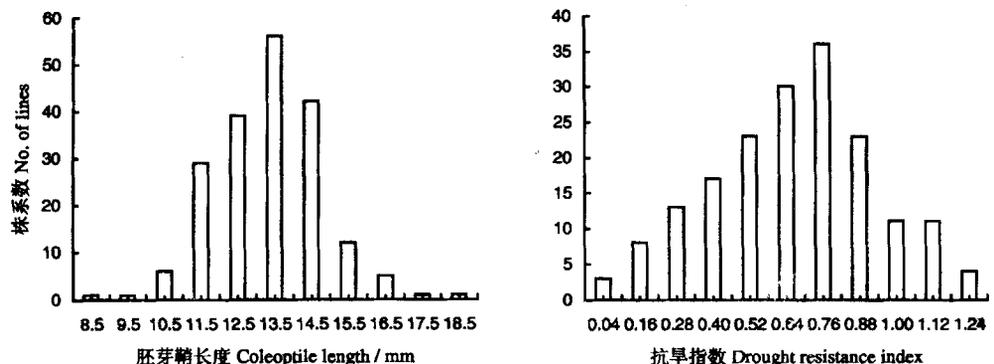


图1 水稻重组自交系群体胚芽鞘长度和抗旱系数的频率分布

Fig. 1. Frequency distribution of coleoptile length and drought resistance index of RILs.

表 1 重组自交系群体与其亲本的胚芽鞘长度的表型值分布特征

Table 1. Phenotypic values of coleoptile length in RILs population and their parents.

处理 Treatment	IRAT109		珍汕 97B Zhenshan 97B		重组自交系 RILs			F 值 F value	
	均值 ±标准差		均值 ±标准差		范围 Range/cm	均值 ±标准差 Mean ±sd/cm	峰度 Kurtosis		偏度 Skew
	Mean	±sd	Mean	±sd					
干旱胁迫处理 Water stress condition	15.07	±1.52	11.07	±0.88	8.47 ~ 18.04	13.11 ±0.10	0.73	0.08	68.63**
正常供水处理 Normal water condition	18.11	±0.85	13.65	±0.70	8.06 ~ 18.11	12.16 ±0.12	0.71	0.45	

表 2 不同条件下影响胚芽鞘长度和抗旱系数的 QTL 位点

Table 2. QTLs for coleoptile length (CL) and drought resistance index(DRI) of RILs under different conditions.

数量性状位点 QTL	处理 Treatment	染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	LOD 值 LOD score	贡献率 R ² / %	加性效应 Additive effect
胚芽鞘长度 CL						
qCL2a	干旱胁迫 Water stress	2	RM145 - RM438	5.00	9.53	0.3759
qCL2b	干旱胁迫 Water stress	2	RM262 - RM263	7.90	18.69	- 0.5266
qCL5	干旱胁迫 Water stress	5	RM274 - RM480	2.67	4.52	- 0.2589
qCL6	干旱胁迫 Water stress	6	RM539 - RM136	7.85	11.46	- 0.4123
qCL9	干旱胁迫 Water stress	9	RM160 - RM215	4.19	7.62	0.3361
qCL1a	正常供水 Normal water	1	RM572 - RM23	8.16	12.77	0.6374
qCL1b	正常供水 Normal water	1	RM476B - RM315	4.40	5.06	- 0.4013
qCL2c	正常供水 Normal water	2	RM492 - RM145	5.19	5.89	0.4328
qCL2d	正常供水 Normal water	2	RM526 - RM525	16.56	22.65	0.8488
qCL7a	正常供水 Normal water	7	RM481 - RM125	9.75	11.48	0.6042
qCL7b	正常供水 Normal water	7	RM478 - RM134	2.32	2.28	- 0.2691
qCL11	正常供水 Normal water	11	RM20B - RM167	10.53	12.16	0.6220
qCL12	正常供水 Normal water	12	RM453 - RM247	5.33	4.84	- 0.3925
抗旱系数 DRI						
qDRI1	-	1	RM104 - RM414	10.52	19.79	0.1095
qDRI4	-	4	RM273 - RM252	5.44	9.43	0.0756
qDRI5	-	5	RM574 - RM169	4.78	7.83	- 0.0689
qDRI6	-	6	RM340 - RM176	1.83	2.94	- 0.0422
qDRI9	-	9	RM160 - RM215	3.70	6.82	- 0.0643

7.62% ; qDRI9 的增效基因则来自母本珍汕 97B , 加性效应为 - 0.0643 , 对抗旱系数的表型贡献率为 6.82% 。

2.3 影响胚芽鞘长度和抗旱系数的互作位点

共检测到 20 对显著的互作位点 , 其单独贡献率为 1.79% ~ 5.93% (表 3) 。有 6 对互作发生在主效与非主效 Q TL 位点之间 , 其余的互作都发生在非主效 Q TL 位点间。

影响胚芽鞘长度的互作位点共有 17 对 , 涉及到除第 4 染色体外的 11 条染色体 ; 其中胁迫条件下检测到 10 对显著互作位点 , 每对互作位点对表型的贡献率为 1.82% ~ 6.68% , 总贡献率达 38.39% ; 6 对具有正效 , 4 对具有负效。正常供水下检测到 7 对显著互作位点 , 涉及第 2、3、5、6、7、8、9 染色体 , 每对互作位点对表型的贡献率为 1.79% ~ 4.99% , 总贡献率为 19.96% ; 4 对为正效 , 3 对为负效。

影响抗旱系数的互作位点只有 3 对 , 涉及第 1、4、7、10、11 染色体 , 每对互作位点对表型贡献率为

2.50% ~ 5.32% , 总贡献率为 11.93% , 全部为负效。

从互作效应的特点看 , 只有 6 对主效 Q TL 参与互作 , 且都是主效 Q TL 与非主效 Q TL 之间的互作 , 其余 14 对均是发生在非主效 Q TL 之间的互作。影响胚芽鞘长度的互作中只有 1 对主效 Q TL (RM145 - RM438) 与其他非主效 Q TL 两次发生互作 , 其他几个主效 Q TL (RM262 - RM263、RM526 - RM525、RM539 - RM136) 均只 1 次与非主效 Q TL 发生互作 ; 两次参与互作的非主效 Q TL 有 4 个 (RM289 - RM509、RM455 - RM351、RM25 - RM544、RM152 - RM52) , 其余只 1 次参与互作。尽管影响胚芽鞘长度的互作位点涉及的染色体较多 , 但以第 2、8 染色体间发生的互作较多。总体上影响胚芽鞘长度的互作位点关系较为复杂。影响抗旱系数的互作位点较少 , 其中 1 对有主效 Q TL 的参与 , 其余均是非主效 Q TL 间的互作 , 其互作关系相对较为简单。

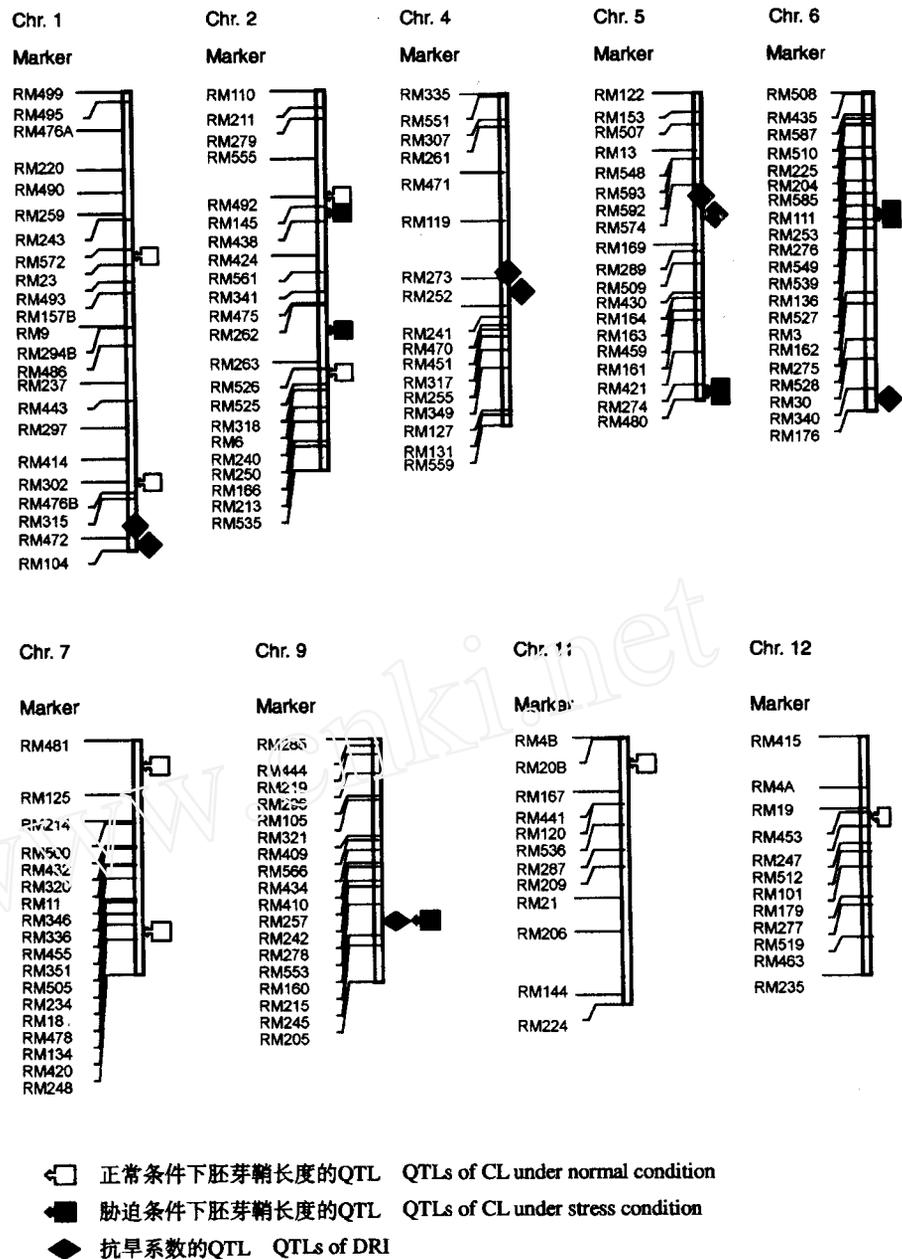


图 2 水稻重组自交系胚芽鞘长度和抗旱系数的 QTL 定位

Fig. 2. Mapping of QTLs for coleoptile length (CL) and drought resistance index (DRI) on the rice linkage map.

3 讨论

近年来,世界水资源危机及可能引发的粮食危机引起了各国政府和科学家的重视,并投入了大量的资金与力量研究培育干旱条件下保障粮食产量的作物新品种。这与过去纯研究植物抗旱性有所区别,即将产量与抗旱性结合起来,以产量的高低作为考察综合抗旱性强弱的标准。在水稻抗旱研究中已发现,幼穗分化的减数分裂期是决定产量的关键时期。在这一时期遇旱,将会引起较大的产量损失。

目前,有大量关于这一时期的各种抗旱生理及形态变化的研究,如叶片渗透调节、叶水势、相对含水量、ABA 含量、卷叶等。实际育种工作中涉及的材料数量大,要对成千上万的材料进行生长中后期的形态及生理生化性状观察测定是非常困难的,而且存在环境条件难控制、操作困难、误差较大等弊端,某些性状取材量大,对个体具有破坏作用。而在萌芽期或苗期对植株进行抗旱性鉴定则简化了实验的难度,但是由于脱离了产量,对实际生产的指导意义可能不大。因此,本研究针对生长早期及中后期抗旱

表 3 不同条件下重组自交系群体胚芽鞘长度和抗旱系数的互作位点

Table 3. Putative epistasis loci for coleoptile length (CL) and drought resistance index (DRI) of RILs under different conditions.

处理 Treatment	标记区间 (i) Marker interval	染色体 Chromosome	标记区间 (j) Marker interval	染色体 Chromosome	LOD 值 LOD score	贡献率 h^2 / %	上位效应 Epistasis effect / %	P 值 P value
胚芽鞘长度 CL								
干旱胁迫 Water stress	RM490 - RM259	1	RM245 - RM205	9	3.91	1.82	0.4992	0.0004
干旱胁迫 Water stress	RM294B - RM486	1	RM216 - RM311	10	3.64	2.29	0.5634	0.0001
干旱胁迫 Water stress	RM145 - RM438	2	RM21 - RM206	11	3.25	2.99	0.5219	< 0.0001
干旱胁迫 Water stress	RM262 - RM263	2	RM253 - RM276	6	2.82	2.18	0.3103	0.0001
干旱胁迫 Water stress	RM318 - RM6	2	RM531 - RM80	8	3.41	1.85	- 0.3499	0.0003
干旱胁迫 Water stress	RM231 - RM489	3	RM444 - RM219	9	3.54	6.68	- 0.5550	< 0.0001
干旱胁迫 Water stress	RM592 - RM574	5	RM539 - RM136	6	3.12	6.04	- 0.3428	< 0.0001
干旱胁迫 Water stress	RM289 - RM509	5	RM25 - RM544	8	3.82	5.93	- 0.6128	< 0.0001
干旱胁迫 Water stress	RM585 - RM111	6	RM512 - RM101	12	4.18	4.54	0.5373	< 0.0001
干旱胁迫 Water stress	RM455 - RM351	7	RM152 - RM52	8	4.04	4.07	0.5514	< 0.0001
正常供水 Normal water	RM110 - RM211	2	RM342 - RM515	8	3.11	4.08	- 0.4674	< 0.0001
正常供水 Normal water	RM145 - RM438	2	RM545 - RM517	3	3.48	2.36	0.2000	< 0.0001
正常供水 Normal water	RM526 - RM525	2	RM105 - RM321	9	3.51	4.99	0.2739	< 0.0001
正常供水 Normal water	RM156 - RM16	3	RM339 - RM342	8	4.39	2.06	0.7429	0.0001
正常供水 Normal water	RM289 - RM509	5	RM25 - RM544	8	2.99	1.79	- 0.4437	0.0002
正常供水 Normal water	RM508 - RM435	6	RM547 - RM404	8	3.63	1.92	- 0.5233	0.0001
正常供水 Normal water	RM455 - RM351	7	RM152 - RM52	8	3.94	2.76	0.6138	< 0.0001
抗旱系数 DRI								
-	RM220 - RM490	1	RM287 - RM209	11	3.57	5.32	- 0.1010	< 0.0001
-	RM104 - RM414	1	RM18 - RM478	7	4.87	4.11	- 0.0719	< 0.0001
-	RM349 - RM127	4	RM228 - RM591	10	3.86	2.50	- 0.0983	0.0003

表 4 抗旱性 QIL 定位比较

Table 4. Comparison of QIL mapping in rice drought tolerance.

标记区间 Marker interval	染色体 Chromosome	本研究中性状 Trait in this research	处理 Treatment	其他研究中性状 Trait in other research	群体 Population	类型 Type	文献来源 Reference
RM274 - RM480	5	胚芽鞘长度 CL	干旱胁迫 Water stress	深根干质量 DRDW	IR5882/ IR52561	重组自交系 RIL	[16]
RM20B - RM167	11	胚芽鞘长度 CL	正常供水 Normal water	根深 RD	IR5882/ IR52561	重组自交系 RIL	[16]
RM160 - RM215	9	胚芽鞘长度/ 抗旱系数 CL/ DRI	干旱胁迫 Water stress	根数/ 根长 RN/ RL	IR1552/ Azucena	重组自交系 RIL	[17]
RM273 - RM252	4	抗旱系数 DRI	-	株高 PH	IR64/ Azucena	加倍单倍体 DH	[18]
RM574 - RM169	5	抗旱系数 DRI	-	干死叶 LD	Bala/ Azucena	重组自交系 RIL	[19]
				根体积 RV	IR64/ Azucena	加倍单倍体 DH	[20]
				根冠比 RSR	IR64/ Azucena	加倍单倍体 DH	[21]

DRDW, Deep root dry weight; RD, Root depth; RN, Root number; RL, Root length; PH, Plant height; LD, Leaf dying rate; RV, Root volume; RSR, Ratio of root to shoot; RIL, Recombinant inbred lines; DH, Double haploid.

鉴定存在的不足,将两者结合起来,对同一遗传群体在萌芽期的胚芽鞘长度与后期产量抗旱系数进行相关分析和 Q TL 定位,探求两者间的关系,为大量材料的早期抗旱性筛选提供依据。

胚芽鞘是有助于胚芽萌发和生长的一种保护组织。在麦类作物中已有研究表明低水势下胚芽鞘长度与干旱条件下叶片的渗透调节能力及大田产量有极为密切的关系^[6, 15]。本研究表明,在低水势模拟干旱胁迫下,水稻的胚芽鞘长度与干旱胁迫下的抗旱系数为极显著正相关 ($r = 0.2206^{**}$),即在干旱环境下,具有较长胚芽鞘的植株其抗旱系数也相对较高。在影响胚芽鞘长度及抗旱系数的主效 Q TL 中, $qCL9$ 和 $qDRI9$ 位于第 9 染色体的同一标记区

间内(RM160 - RM215)。在互作分析中发现,位于第 5 染色体上的 RM289 - RM509 区间在有水与无水条件下对胚芽鞘长度均具有负效应,该区间与影响抗旱系数的 $qDRI5$ 位于第 5 染色体的邻近区间, $qDRI5$ 对抗旱系数也具有负效应,这些结果表明水稻胚芽鞘长度与抗旱系数在分子水平上存在着一定的关联。

与其他水稻抗旱研究定位的 Q TL 进行比较,发现控制其他抗旱性状,尤其是根系性状的 Q TL 与本研究中控制胚芽鞘和抗旱系数的 Q TL 分布在相同或相近的染色体区段(表 4)。有两个胚芽鞘长度 Q TL ($qCL5$, RM274 - RM480; $qCL11$, RM20B - RM167)分别与深根干质量和根深的 Q TL 位于

同一染色体的同一标记区间。尤其是第9染色体上的RM160 - RM215标记区间,在本研究中同时定位到影响胚芽鞘长度和抗旱系数的QTL,而此区间在Zheng等研究中定位到影响根数和根长的QTL。此外,有4个影响抗旱相关性状:株高、干死叶、根体积、根冠比的QTL与本研究所检测到的2个抗旱系数DRI的QTL(*qDRI4*, RM273 - RM252; *qDRI5*, RM574 - RM169)位于相同染色体的同一标记区间上。胚芽鞘是作物种子萌发早期的一种植物组织,影响其性状表现的QTL与影响根系及其他抗旱性状的QTL在染色体上分布位置相同或相近,而这些性状又将对产量直接或间接产生影响。这些在同一研究或不同研究中发现的位于相同或相近标记区间影响不同性状的QTL,可能是一因多效,或是不同性状基因在染色体上成簇分布、紧密连锁^[22]。这些成簇基因的功能或是对表型的作用可能具有一定的关联性。因此,胚芽鞘可能因为与这些抗旱性状具有相同或相关联的QTL而最终与产量产生相关性。而其中的具体相互关系还有待进一步的研究。

综上所述,本研究结果表明低水势下水稻胚芽鞘长度与抗旱系数间存在一定的相关性。QTL定位与比较分析也表明两者在遗传上存在关联。胚芽鞘长度测量方法简单、迅速,实验条件易于控制。因此,可以将其作为一种简单的形态选择指标对大量育种材料进行抗旱性初筛,从而省去大量材料种植管理的麻烦,简化了育种的前期筛选工作,有利于提高育种效率。

参考文献:

- [1] Cosgrove D J, Li Z C. Role of expansin in cell enlargement of oat coleoptiles. *Plant Physiol*, 1993, 103:1321-1328.
- [2] Trethowan R M, Singh R P, Espino J H, et al. Coleoptile length variation of near-isogenic Rht lines of modern CIMM YT bread and durum wheat. *Field Crops Res*, 2001, 70: 167-176.
- [3] Cosgrove D J. Expansive growth of plant cell walls. *Plant Physiol Biochem*, 2000, 38:109-124.
- [4] Haga K, Iino M. Auxin-growth relationships in maize coleoptiles and pea internodes and control by auxin of the tissue sensitivity to auxin. *Plant Physiol*, 1998, 117:1473-1486.
- [5] Philippar K, Fushs I, Luthen H, et al. Auxin-induced K⁺ channels expression represent an essential step in coleoptile growth and gravitropism. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96(21):12186-12191.
- [6] 王 玮, 邹 琦, 杨兴洪, 等. 低水势下冬小麦胚芽鞘长度与叶片的渗透调节能力及大田产量关系的研究. *植物学通报*, 1997, 14(增刊):55-59.
- [7] 王 玮, 邹 琦. 渗透胁迫对不同抗旱性小麦品种胚芽鞘生长的影响. *植物生理学通讯*, 1997, 33(3):168-171.
- [8] 王 玮, 邹 琦. 胚芽鞘长度作为冬小麦抗旱性鉴定指标的研究. *作物学报*, 1997, 23(4):459-467.
- [9] 王 玮, 邹 琦, 杨 军, 等. 水分胁迫条件下抗旱性不同小麦品种芽鞘生长的动态分析. *植物生理学通讯*, 1999, 35(5):359-362.
- [10] 王 玮, 邹 琦, 杨兴洪, 等. 冬小麦抗旱性鉴定的新方法——低水势下胚芽鞘长度法. *中国农学通报*, 2000, 16(5):23-28.
- [11] Biswas J K, Yamauch M. Mechanism of seedling establishment of direct-seeded rice (*Oryza sativa* L.) under lowland conditions. *Bot Bull Acad Sin*, 1997, 38:29-32.
- [12] Yamauchi M, Aguilar A M, Vaughan D A, et al. Rice (*Oryza sativa* L.) germplasm suitable for direct sowing under flooded soil surface. *Euphytica*, 1993, 67:177-184.
- [13] Liu H Y, Zou G H, Liu G L, et al. Correlation analysis and QTL identification for canopy temperature, leaf water potential and spikelet fertility in rice under contrasting moisture regimes. *Chinese Sci Bull*, 2005, 50(4):317-326.
- [14] 金忠男. 稻的抗旱性机理与鉴定. *杂交水稻*, 1991(4):45-47.
- [15] Morgan J M. The use of coleoptile responses to water stress to differentiate wheat genotypes for osmo-regulation, growth and yield. *Ann Bot*, 1988, 62:193-198.
- [16] Kamoshita A, Wade L J, Ali M L. Mapping QTLs for root morphology of a rice population adapted to rainfed lowland conditions. *Theor Appl Genet*, 2002, 104:880-893.
- [17] Zheng B S, Yang L, Zhang W P, et al. 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.
- [18] Moncada P, Martinez C P, Borrero J, et al. Quantitative trait loci for yield and yield components in an *Oryza sativa* × *Oryza rufipogon* BC₂F₂ population evaluated in an upland environment. *Theor Appl Genet*, 2001, 102:41-52.
- [19] Price A H, Steele K A, Moore B J, et al. Upland rice grown in soil-filled chambers and exposed to contrasting water-deficit regimes: . Mapping quantitative trait loci for root morphology and distribution. *Field Crops Res*, 2002, 76:25-43.
- [20] Hemamalini G S, Shashidhar H E, Hitalmani 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.
- [21] Yadav R, Courtois B, Huang N, et al. Mapping genes controlling root morphology and root distribution in a doubled haploid population of rice. *Theor Appl Genet*, 1997, 94(5):619-632.
- [22] Teng S, Qian Q, Zeng D L, et al. QTL analysis of rice peduncle vascular bundle system and panicle traits. *Acta Bot Sin*, 2002, 44(3):301-306.