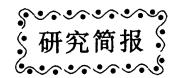


DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.01729



利用品质性状的回交选择导入系挖掘水稻抗纹枯病 QTL

李芳¹ 程立锐¹ 许美容¹ 周政¹ 张帆¹ 孙勇¹ 周永力¹
朱苓华¹ 徐建龙^{1,*} 黎志康^{1,2}

¹ 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; ² International Rice Research Institute, DAPO Box 7777, Metro Manila, Philippines

摘要: 将优质、抗纹枯病的高秆供体 Tarom Molaii 和 Binam 导入半矮秆 IR64 和特青背景, 培育品质性状回交选择构建的 4 个导入系群体 IR64/Tarom Molaii、特青/Tarom Molaii、IR64/Binam 和特青/Binam, 定位了影响水稻抗纹枯病病级(disease scale, DS)、相对病斑高度(relative lesion height, RH)和株高(plant height, PH)的 QTL。结果表明, 4 个导入系群体的 DS 与 RH 高度正相关, 两者与 PH 呈显著负相关。导入系后代各性状均呈现超亲分离, 出现抗性明显优于双亲的抗病个体, 其中 40%左右属半矮秆抗病类型。采用单向方差分析, 在这 4 个群体中分别定位到 10、8、8 和 6 个影响 3 个性状的 QTL, 多数基因座上降低 DS 和 RH 即增强抗病性同时增加株高的等位基因均来自两个供体。未在同一供体两个不同背景下检测到影响 3 个性状的相同 QTL, 表明抗纹枯病 QTL 表达有明显的遗传背景效应。PH 与 DS 及 PH 与 RH 被定位在同一个显著标记位点的 QTL 数分别占两个性状 QTL 总数的 38%和 52%, 表明水稻纹枯病抗性与株高关系密切, 两者存在许多连锁位点。与以往相同群体品质性状 QTL 的定位结果相比, 发现品质性状 QTL 与抗纹枯病 QTL 大多分布在染色体的不同区域, 彼此独立遗传。对利用目标性状选择导入系定位非目标性状 QTL 的效果、影响因素及育种应用进行了探讨, 强调了目标性状选择导入系对非目标性状 QTL 发掘及育种应用的重要性。
关键词: 回交选择导入系; 数量性状基因座(QTL); 水稻纹枯病抗性; 稻米品质; 株高

QTL Mining for Sheath Blight Resistance Using the Backcross Selected Introgression Lines for Grain Quality in Rice

LI Fang¹, CHENG Li-Rui¹, XU Mei-Rong¹, ZHOU Zheng¹, ZHANG Fan¹, SUN Yong¹, ZHOU Yong-Li¹, ZHU Ling-Hua¹, XU Jian-Long^{1,*}, and LI Zhi-Kang^{1,2}

¹ Institute of Crop Sciences / National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; ² International Rice Research Institute, DAPO Box 7777, Metro Manila, Philippines

Abstract: QTLs for disease scale (DS), relative lesion height (RH) and plant height (PH) were mapped using the four introgression lines selected against grain quality from the four introgression populations between two elite varieties, IR64 and Teqing as recurrent parents and two tall varieties, Tarom Molaii and Binam with high grain quality and sheath blight resistance (SBR) as donors. DS had high significant positive correlation with RH, and both of them were significantly negatively correlated with PH. DS, RH and PH presented wide segregations even in the relative small (28–60) introgression populations, including some semidwarf plants segregated with overparent SBR. Ten, eight, eight, and six QTLs for the three traits were identified in IR64/Tarom Molaii, Teqing/Tarom molaii, IR64/Binam and Teqing/Binam, respectively by one way ANOVA analysis. The two donor alleles at most QTLs reduced DS and RH as well as increased PH. No any a common QTL for each of the three traits was detected in the populations of the same donor in the two different backgrounds, indicating there was a obvious genetic background effect on expression of SBR- and PH-QTLs. QTLs linked to the same marker loci between PH and DS, and PH and RH accounted for 38% and 52% of total QTLs for the two traits, respectively, indicating SBR had tight relationship with PH and both of them shared some linked loci. As compared with the previous QTL mapping results of grain quality in the same populations, most QTLs for grain quality and SBR distributed in different chromosome regions and independently inherited. Efficiency, influencing factors and its application in breeding of QTL mapping for non-target traits using introgression lines selected against the target trait were

本研究由国家自然科学基金项目(30671413), 国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2007AA10Z191), 引进国际先进农业科学技术计划(948 计划)项目(2006-G51)资助。

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

Received(收稿日期): 2009-02-05; Accepted(接受日期): 2009-03-20.

deeply discussed, and importance of selective introgression lines in QTL mining and breeding use was also emphasized.

Keywords: Backcross selected introgression lines (SBILs); Quantitative trait locus (QTL); Rice sheath blight resistance (SBR); Grain quality; Plant height

由病原立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani* Kühn)引起的水稻纹枯病为世界性真菌病害,其危害程度仅次于稻瘟病,导致水稻减产和米质下降^[1-3]。近年来随着氮肥用量的增加、多穗品种和密植高产栽培技术的采用,水稻纹枯病的危害逐渐加重,已成为我国南方稻区的第一大病害。纹枯病的病原菌具有强腐生性和宽寄主范围^[3-4],目前尚未发现对此病原菌表现免疫的抗源,表现高抗的材料也寥寥无几^[5],而且该病的发生发展受环境影响较大,接种调查方法不易标准化,这些都导致水稻抗纹枯病育种进展缓慢。因此,鉴定新的抗病基因及其紧密连锁的分子标记,实施分子标记辅助选择育种可能是解决这一问题的有效途径。

研究表明,除通过转基因获得的抗源受少数主基因控制外^[6-8],迄今鉴定出的抗源对纹枯病菌大多呈现部分抗性,受多基因控制。迄今为止,利用多个研究群体共检测到 30 多个抗水稻纹枯病 QTL,涉及水稻全部 12 条染色体^[9-15],其中,来自水稻第 7、9、11 染色体的抗性 QTL 被不同的研究者多次检测到^[9-11,14-15]。潘学彪等^[16]将分别位于第 7、第 9 和第 11 染色体上来自不同品种的抗纹枯病 QTL (*qsB7^{Tq}*、*qsB9^{Tq}* 和 *qsB11^{Le}*)聚合到同一个品种背景,发现其明显的抗性聚合效应,表明聚合多个不同抗纹枯病的 QTL 对于提高品种抗性是可行的。另外,左思敏等^[17]还对 *qsB-11* 进行了精细定位,发现其在重发病条件下能挽回产量损失达 10.7%。然而,以往绝大多数的 QTL 定位是基于来自两个亲本组合的分离群体,其结果只是对每一 QTL 上的两个亲本等位基因进行比较,因而无法确定种质资源中适用于分子育种的最佳等位基因,加上育种家用于抗性改良的品种大多与 QTL 定位群体的亲本不同。因此,以往 QTL 定位的结果就很难直接用于分子标记辅助抗病育种。有鉴于此,有学者^[18]提出利用回交高世代群体定位 QTL 的 AB-QTL 方法,已成为 QTL 定位与品种改良相结合的有效手段,在许多植物 QTL 定位中发挥了越来越重要的作用^[19-21]。

本研究利用两个供体导入到两个不同遗传背景的品质性状选择导入系群体,定位水稻纹枯病抗性 QTL,探讨利用目标性状导入系定位非目标性状 QTL 的方法及效果,为充分利用导入系材料定位和分子标记辅助聚合多个性状 QTL 提供依据和借鉴。

1 材料与方法

1.1 试验材料和田间种植

以国际水稻研究所(IRRI)育成的中感纹枯病品种 IR64 和来自我国广东的中抗品种特青为受体,分别以来

自伊朗的优质高秆抗病品种 Tarom Molaii 和 Binam 为供体,通过杂交和回交培育 4 个 BC₂F₂ 随机导入系群体。通过对这 4 个导入系群体 BC₂F₃ 种子外观品质(精米长、宽、长宽比),蒸煮品质(蒸煮后米粒长、宽及长宽比),理化品质(胶稠度、糊化温度和直链淀粉含量)及香味的检测,入选每个性状的两向极端个体分别形成 4 个有关品质性状的定位群体^[22],经逐代定向选择获得稳定的 BC₂F₅ 品质性状选择导入系群体用于本研究。

2007 年 4 月 25 日于北京中国农业科学院作物科学研究所昌平试验基地播种所有导入系及亲本材料,5 月 20 日移栽,随机区组排列,每株系种 1 行,每行种 7 株,行株距为 20 cm×17 cm,3 次重复。大田管理同常规,只治虫不防病。

1.2 纹枯病抗性鉴定及表型数据采集

菌系 RH-9 是江苏省农业科学院植物保护研究所提供的太湖稻区的强致病性菌株。在水稻分蘖末期至穗分化初期进行嵌入接种^[23]。先将细扁的木质牙签剪成 1 cm 左右长,灭菌后加入 PDA 培养基浸泡,接种纹枯病菌培养 3~5 d 后用于田间接种。每株系接种中间 5 株,每株选 3 个比较一致的分蘖,用镊子将牙签嵌入自上而下第 3 叶鞘内侧,使叶鞘包茎状态不变,并在相应的叶片上做好标记。水稻抽穗后 30 d 左右待病情基本稳定时调查发病情况,采用 Rush^[24]制定并经扬州大学农学院改进的 0~9 病级(disease scale, DS)标准记载,同时测量株高(plant height, PH)和每个接种分蘖的病斑高度和分蘖穗高度,以病斑高度与分蘖穗高度的比值计算相对病斑高度(relative lesion height, RH)。

1.3 导入系的标记基因型鉴定

取入选极端个体少量的 BC₂F₃ 混合种子提 DNA,参照 Cornell 大学遗传连锁图^[25],均匀选择 150 个 SSR 标记用于各群体多态性筛选,获得 IR64/Tarom Molaii、特青/Tarom Molaii、IR64/Binam 和特青/Binam 群体的 SSR 多态标记分别为 113、114、101 和 86 个,其中 4 个群体共同的多态标记有 36 个,占全部标记的 22.6%。全部多态标记在染色体上的相对位置以 Cornell 大学的遗传图谱为参照。

1.4 数据分析与 QTL 定位

以 3 个分蘖的病级及相对病斑高度的平均值代表每一植株的表型值,每株系中间 5 个单株的平均值代表该株系值,以每个株系 3 次重复的平均值进行数据分析和 QTL 定位。利用 SAS PROC CORR^[26]分析不同性状间的相关。采用 SAS PROC GLM^[26]的单向方差分析方法检测影响各性状的 QTL,以 $P < 0.005$ 显著水平作为取舍 QTL 的临界值。当 1 个 QTL 与两个或多个标记连锁时,以 F 值最高者作

为与 QTL 连锁的标记^[20]。

2 结果与分析

2.1 亲本及导入系群体的性状表现

以 DS 为指标的纹枯病抗性在 4 个选择导入系的亲本间都存在显著或极显著差异(表 1), 其中 Tarom Molaii 表现为抗病(DS=2.46), Binam 和特青表现中抗, IR64 表现中感(DS=3.57)。以 RH 为指标的纹枯病抗性在 IR64 与 Tarom

Molaii 和 IR64 与 Binam 之间存在显著差异。2 个供体亲本的株高均极显著高于受体品种 IR64 和特青。4 个导入系群体轮回亲本基因组的平均恢复率为 85.7%~89.8%, 表明导入系的遗传背景基本与轮回亲本接近。DS、RH 和 PH 在 4 个导入系群体中表现出明显的双向超亲分离, 其中 IR64/Tarom Molaii、特青/Tarom Molaii、IR64/Binam 和特青/Binam 群体中抗性明显好于双亲的株系数分别为 2、5、7 和 5 株, 其中约有 40%植株表现为半矮秆抗病(表 2)。

表 1 亲本及 4 个 BC₂F₅ 导入系群体病级(DS)、相对病斑高度(RH)和株高(PH)的表现
Table 1 Performance of disease scale (DS), relative lesion height (RH), and plant height (PH) of the four BC₂F₅ introgression lines and their parents

群体 Population	性状 Trait	P ₁	P ₂	P ₁ -P ₂	导入系 Introgression line			
					轮回亲本平均基因组比例 Average genome portion of the recurrent parent (%)	平均值±标准差 Mean ± SD	变异系数 CV (%)	变幅 Range
IR64/Tarom Molaii	DS	3.57	2.46	1.11**	87.2±6.5	3.61±0.76	20.97	2.04-5.00
	RH	0.30	0.24	0.06*		0.26±0.04	14.83	0.17-0.34
	PH	89.7	113	-23.3**		94.9±10.6	11.16	84.5-136.7
特青(Teqing)/ Tarom Molaii	DS	3.00	2.46	0.54*	89.8±3.8	3.87±1.27	32.76	1.56-7.16
	RH	0.26	0.24	0.02		0.24±0.05	21.56	0.13-0.38
	PH	97.5	113	-15.5*		99.1±8.20	8.30	83.3-129.5
IR64/Binam	DS	3.57	2.76	0.81**	85.7±5.9	3.51±0.80	22.86	1.76-5.36
	RH	0.30	0.23	0.07*		0.26±0.04	14.76	0.16-0.33
	PH	89.7	123	-33.3***		99.7±15.0	15.10	81.0-133.7
特青 (Teqing)/ Binam	DS	3.00	2.76	0.24	89.2±3.2	4.06±1.15	22.39	2.12-6.36
	RH	0.26	0.23	0.03		0.27±0.04	14.86	0.17-0.33
	PH	97.5	123	-25.5**		100.4±15.7	15.70	81.3-165.0

*、**和***分别表示 0.05、0.01 和 0.001 的概率显著水平
*, **, and *** represent significant difference at $P \leq 0.05, 0.01, \text{ and } 0.001$ respectively.

表 2 4 个 BC₂F₅ 导入系群体中抗性优于双亲的株系的株高表现
Table 2 Plant height of the lines with higher resistance than their parents selected from the four BC₂F₅ introgression lines

群体 Population	群体大小 Population size	抗病株系数 No. of resistant lines	平均病级 Average disease scale	抗病株系比例 Percentage of resistant lines (%)	株高表现 Performance of plant height		
					高秆 Tall	半矮秆 Semidwarf	半矮秆比例 Percentage of semidwarf (%)
IR64/Tarom Molaii	28	2	2.22	7.1	1	1	50
特青(Teqing)/ Tarom Molaii	45	5	2.01	11.1	3	2	40
IR64/Binam	60	7	2.32	11.7	5	2	29
特青(Teqing)/ Binam	48	5	2.43	10.4	3	2	40

2.2 性状间的相关

DS、RH 和 PH 在 4 个导入系群体中的相关性非常一致(表 3), DS 和 RH 呈极显著正相关, 表明病级越低, 相对病斑高度越小, 植株抗病性就越强。除特青/Tarom Molaii 群体的 DS 和 PH 没有达到显著相关外, 其余组合的 DS 和 PH 以及 RH 和 PH 之间均存在显著或极显著负相关, 表明植株越高, 病级和相对病斑高度就越低, 植株的抗性就越强。

2.3 QTL 定位

经单向方差分析, 在 4 个群体中定位到影响 3 个性状的 QTL 分别为 10、8、8 和 6 个(表 4 和图 1), 分布在除第 4 和第 9 以外的 10 条染色体上。

IR64/Tarom Molaii 群体中检测到 2、3 和 5 个分别影响 DS、RH 和 PH 的 QTL, 在第 3 染色体的 RM22 位点同时检测到影响 3 个性状的 QTL (*QDs3*、*QRh3* 和 *QPh3a*), 在第 7 染色体的 RM180 位点检测到影响 RH 和 PH 的 QTL

表 3 4 个 BC₂F₅ 导入系群体中病级(DS)、相对病斑高度(RH)和株高(PH)的相关系数

Table 3 Correlation coefficients among disease scale (DS), relative lesion height (RH), and plant height (PH) of the four BC₂F₅ introgression lines

	DS	RH	PH
DS		0.874***	-0.165
		0.799***	-0.226*
RH	0.781***		-0.383*
	0.594**		-0.538**
PH	-0.319*	-0.302*	
	-0.352*	-0.722***	

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

对角线左下角的数据来自 IR64 背景, 上一行代表 IR64/Tarom Molaii, 下一行代表 IR64/Binam; 对角线右上角的数据来自特青背景, 上一行代表特青/Tarom Molaii, 下一行代表特青/Binam。

*, **, and *** represent significant difference at $P \leq 0.05$, 0.01, and 0.001 respectively.

Data below left corner of diagonal are from IR64 background and the upper row data estimated from IR64/Tarom Molaii while the below row data from IR64/Binam; Data above right corner of diagonal are from Teqing background and the upper row data estimated from Teqing/Tarom Molaii while the below row data from Teqing/Binam.

(*QRh7* 和 *QPh7*), 这两个位点的等位基因均来自 Tarom Molaii, 减小 RH 或 DS 并增加株高, 即增强抗病性; 在第 8 染色体的 RM25 位点检测到影响 DS 和 RH 的 QTL (*QDs8* 和 *QRh8b*), Tarom Molaii 的等位基因均增加 DS 和 RH, 即降低抗病性。

特青/Tarom Molaii 群体中检测到 2、3 和 3 个分别影响 DS、RH 和 PH 的 QTL, 第 2 染色体的 RM208 位点和第 11 染色体的 RM224 位点均与 DS 和 RH 显著关联, 前者降低 DS 和 RH 即增强抗病性的等位基因来自特青, 后者则相反, 降低 DS 和 RH 即增强抗病性的等位基因来自 Tarom Molaii。在第 12 染色体的 RM235 同时检测到影响 RH 和 PH 的 2 个 QTL (*QRh12* 和 *QPh12*), 该位点 Tarom Molaii 的等位基因增加 RH 和 PH。

IR64/Binam 群体中检测到 2、4 和 2 个分别影响 DS、RH 和 PH 的 QTL, 在第 2 和第 7 染色体各检测到 1 个影响 DS 的 QTL, *QDs2a* 基因座的 Binam 等位基因增加 DS, *QDs7* 基因座的 Binam 等位基因则降低 DS。在第 1 染色体的 RM265 位点同时检测到影响 RH 和 PH 的 2 个 QTL (*QRh1* 和 *QPh1a*), 该位点降低 RH 和增加 PH 的等位基因来自 Binam。此外, 在第 2、6 和 8 染色体上还检测到 3 个影响 RH 的 QTL (*QRh2a*、*QRh6* 和 *QRh8a*), 除 *QRh8a* 外另 2 个基因座降低 RH 的等位基因均来自 Binam。

特青/Binam 群体中检测到 3、1 和 2 个分别影响 DS、RH 和 PH 的 QTL, 在第 5 染色体的 RM161 位点同时检测到影响 3 个性状的 QTL (*QDs5*、*QRh5* 和 *QPh5*), 该位点降低 DS、RH 和增加 PH 的等位基因来自 Binam。在第 10 和 11 染色体上分别检测到 1 个影响 DS 的 QTL (*QDs10* 和 *QDs11a*), 这两个基因座的 Binam 等位基因均增加 DS,

即降低抗病性的等位基因来自特青。

以上 4 个群体中, 检测到影响株高的所有 QTL, 其增加株高的等位基因均来自供体亲本 Tarom Molaii 和 Binam。

3 讨论

3.1 抗病 QTL 定位的遗传背景效应

以往采用重组自交系、DH 系、F₂ 及其衍生系等群体定位 QTL, 由于群体中不同个体的遗传背景是随机的, 不可避免遗传背景对 QTL 尤其是微效 QTL 的定位结果产生偏差^[27-29]。本研究利用遗传背景基本一致的 IR64 和特青背景的导入系群体, 发现同一供体在 IR64 和特青两个不同背景下 3 个性状没有检测到一个相同的 QTL, 这一方面可能与选择导入系群体偏小有关, 在另一方面至少说明纹枯病抗性 QTL 的检测在一定程度上受到遗传背景的影响。我们以往利用特青背景导入系群体定位纹枯病抗性 QTL 也观察到同样的现象^[30]。加之纹枯病抗性 QTL 的定位结果受环境影响较大^[31], 因此很难将作图群体的 QTL 定位结果直接用于育种群体的品种抗性改良。鉴于此, 对纹枯病抗性改良必须将抗源导入到优良推广品种中, 通过培育高代回交导入系群体, 将纹枯病抗性 QTL 定位与标记辅助改良结合在一起, 更有可能收到预期的效果。

3.2 纹枯病抗性与株高的关系

水稻纹枯病多始于植株基部, 菌丝体在植株表面和体内侵染蔓延, 病害程度不仅与初始菌量有关, 更与田间小气候及影响小气候的植株性状有关^[32]。株高和抽穗期是影响田间小气候的重要植株性状。由于高秆植株上部通风状况较好, 不利于发病小气候的形成, 对病害从植株下部往上部发展不利, 因此高秆植株的纹枯病害一般比矮秆品种轻。近年来, 不少学者从 QTL 定位角度探讨水稻纹枯病抗性与株高和抽穗期的关系, 但不同研究得出的结果不完全一致。国广泰史等^[9]、Zou 等^[14]和 Han 等^[33]发现影响株高和抽穗期的 QTL 与纹枯病抗性 QTL 大多独立分布, 彼此间相关不显著或即便显著但相关程度并不高, 认为虽然纹枯病的发病受株高和抽穗期影响, 但彼此受不同遗传位点控制。Li 等^[15]利用 Lemont/特青重组自交系群体鉴定出 6 个影响纹枯病抗性 QTL, 其中有 5 个与影响株高的 QTL 定位在同一染色体区域, 3 个与抽穗期 QTL 定位在一起, 这一结果较好地解释了群体纹枯病抗性的 47% 变异由株高和抽穗期引起的现象。本研究在 4 个群体中 PH 与 DS 及 RH 的平均相关系数为 -0.2655 和 -0.4860 草药(表 3), 属中等程度的显著相关。从 4 个群体中检测到影响 DS、RH 和 PH 的 QTL 分别为 9、11 和 12 个, 其中 PH 与 DS 及 PH 与 RH 定位在同一个显著标记位点的 QTL 分别为 8 个和 12 个, 分别占两个性状 QTL 总数的 38% 和 52%。由此表明, 水稻纹枯病抗性与株高关系比较密切, 两个性状存在许多连锁位点。

表 4 4 个 BC₂F₅ 导入系群体中检测到影响病级(DS)、相对病斑高度(RH)和株高(PH)的 QTL
 Table 4 QTLs affecting disease scale (DS), relative lesion height (RH), and plant height (PH) of the four BC₂F₅ introgression lines

群体 Population	性状 Trait	QTL	染色体 Chromosome	QTL 的连锁标记 Marker linked with QTL	F 值 F-value	加性效应 ¹⁾ Additive effect	以往检测到影响品质性状的 QTL ²⁾ QTL affecting grain quality previously detected
IR64/Tarom Molaii	DS	<i>QDs3</i>	3	RM22	8.81	-0.45	
	DS	<i>QDs8</i>	8	RM25	11.51	0.63	
	RH	<i>QRh3</i>	3	RM22	8.23	-0.02	
	RH	<i>QRh7</i>	7	RM180	6.73	-0.05	
	RH	<i>QRh8b</i>	8	RM25	6.88	0.03	
	PH	<i>QPh3a</i>	3	RM22	8.32	6.24	
	PH	<i>QPh3b</i>	3	RM85	14.71	7.62	
	PH	<i>QPh6</i>	6	RM204	10.06	6.43	
	PH	<i>QPh7</i>	7	RM180	8.72	14.04	
特青(Teqing)/ Tarom Molaii	PH	<i>QPh11</i>	11	RM224	38.51	21.65	
	DS	<i>QDs2b</i>	2	RM208	7.82	0.56	
	DS	<i>QDs11b</i>	11	RM224	7.65	-0.57	
	RH	<i>QRh2b</i>	2	RM208	7.60	0.07	
	RH	<i>QRh11</i>	11	RM224	7.31	-0.07	
	RH	<i>QRh12</i>	12	RM235	6.85	0.05	
	PH	<i>QPh1b</i>	1	RM431	20.98	15.68	
	PH	<i>QPh8b</i>	8	RM264	20.98	15.68	
	PH	<i>QPh12</i>	12	RM235	20.54	15.70	
IR64/Binam	DS	<i>QDs2a</i>	2	RM279	8.19	0.60	<i>QCklw2; QGc2</i>
	DS	<i>QDs7</i>	7	RM11	7.25	-0.99	
	RH	<i>QRh1</i>	1	RM265	7.65	-0.02	
	RH	<i>QRh2a</i>	2	RM341	8.12	-0.05	
	RH	<i>QRh6</i>	6	RM30	7.92	-0.05	<i>QCkl6a; QAmy6c</i>
	RH	<i>QRh8a</i>	8	RM407	8.70	0.01	
	PH	<i>QPh1a</i>	1	RM265	9.39	7.34	
	PH	<i>QPh8a</i>	8	RM210	6.50	12.15	
特青(Teqing)/ Binam	DS	<i>QDs5</i>	5	RM161	6.86	-0.81	<i>QCkl5; QKld5; QKlr5</i>
	DS	<i>QDs10</i>	10	RM467	12.74	0.60	
	DS	<i>QDs11a</i>	11	RM187	9.64	1.05	
	RH	<i>QRh5</i>	5	RM161	6.84	-0.04	<i>QCkl5; QKld5; QKlr5</i>
	PH	<i>QPh2</i>	2	RM236	8.91	16.71	
	PH	<i>QPh5</i>	5	RM161	6.48	13.75	

¹⁾ 加性效应为 IR64 和特青的等位基因被供体 Tarom Molaii 和 Binam 替代后的效应。

²⁾ 以往在 IR64/Binam 和特青/Binam 群体中检测到影响品质性状的 QTL^[22]; CKLW: 蒸煮后米粒的长宽比; GC: 胶稠度; CKL: 蒸煮后米粒的长度; AMY: 直链淀粉含量; KLD: 蒸煮后米粒长度与蒸煮前米粒长度差; KLR: 蒸煮后米粒长度与蒸煮前米粒长度比。

¹⁾ Additive effect was associated with IR64 and Teqing alleles replaced by the alleles of Tarom Molaii and Binam.

²⁾ QTL associated with grain quality detected from the populations IR64/Binam and Teqing/Binam^[22]. CKLW: cooked kernel length/width ratio, GC: gel consistency, CKL: cooked kernel length, AMY: amylose content, KLD: difference of cooked and uncooked kernel length, KLR: ratio of cooked and uncooked kernel length.

3.3 以不同群体定位的抗病 QTL 的比较

DS 和 RH 是两个高度相关的抗病指标性状(表 3), 本研究在 5 个不同染色体位点同时检测到影响这两个性状的 QTL, 包括第 3 染色体的 RM22、第 5 染色体的 RM161、

第 11 染色体的 RM224、第 2 染色体的 RM208 和第 8 染色体的 RM25 (图 1), 这些位点上影响两个性状的基因作用方向完全相同, 其中前 3 个位点降低 DS 和 RH, 即增强抗性的有利等位基因来自供体 Tarom Molaii 和 Binam。由

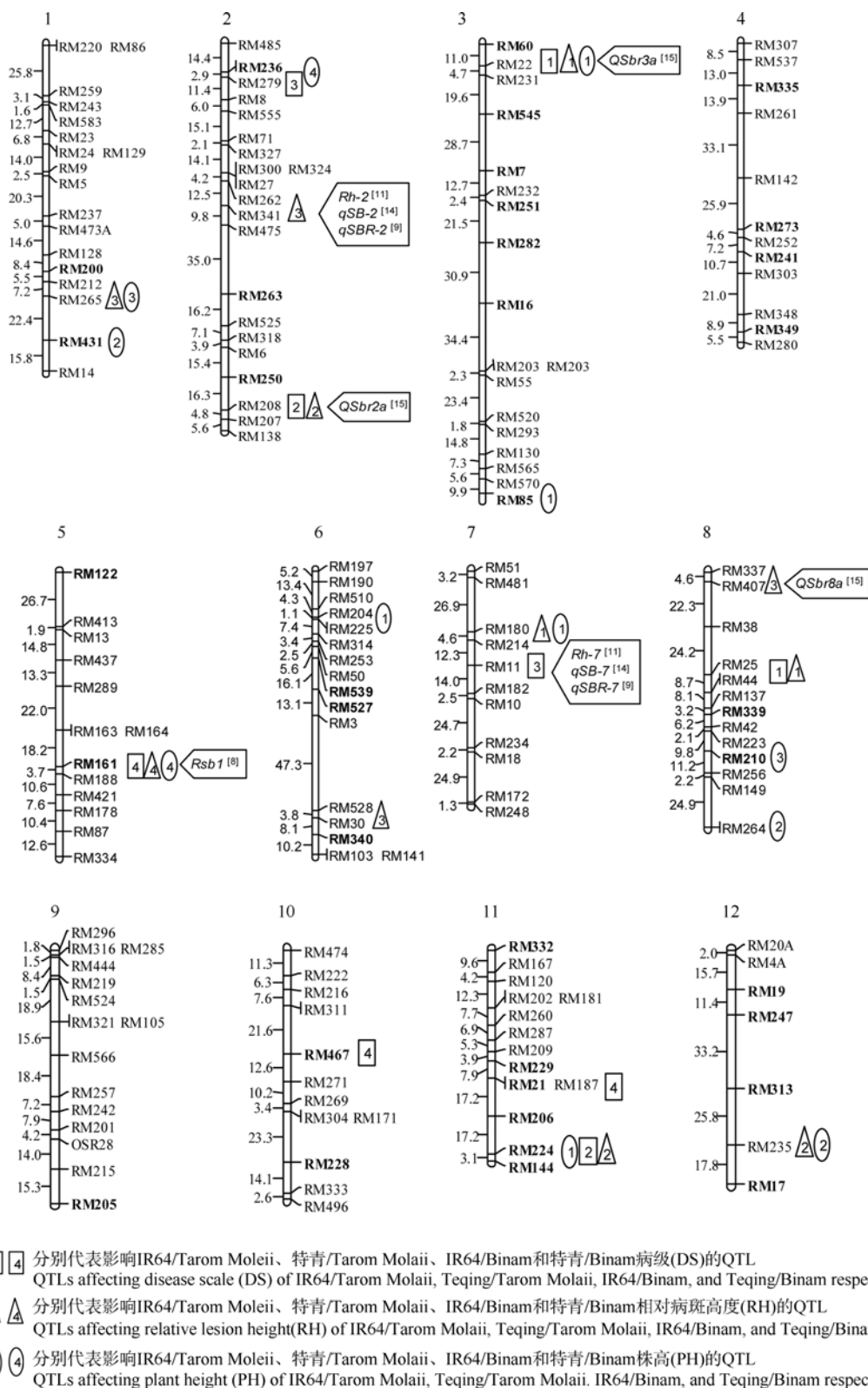


图 1 4 个群体多态标记在 IR64/Azucena 的遗传连锁图上的分布及影响病级(DS)、相对病斑高度(RH)和株高(PH)的 QTL 在染色体上的分布
Fig. 1 Distribution of polymorphic markers and QTLs for disease scale(DS), relative lesion height (RH), and plant height (PH) for the four population on the genetic map of IR64/Azucena

粗体标记表示 4 个群体共同的多态标记; 框线内的 QTL 为以往不同群体检测到的影响纹枯病抗性的 QTL。

Boldfaced markers stand for common markers among the four populations; QTLs inside the box are those previously identified for sheath blight resistance from different mapping populations.

于纹枯病病级的划分受主观因素的影响较大, 研究人员需要有一定的经验, 否则会带来较大的测量误差, 而相对病斑高度可以通过测量产生, 误差相对来说要比病级划分小得多。因此, 我们认为在水稻纹枯病抗性鉴定和抗性评价过程中, 相对病斑高度不失为一个较理想的指标。

借助相同的 SSR 标记或比较图谱^[25,34], 与以往其他群体定位的结果进行比较, 发现第2染色体影响DS和RH的 *QDs2b* 和 *QRh2b*、第3染色体影响DS和RH的 *QDs3* 和 *QRh3*、第8染色体影响RH的 *QRh8a* 分别与抗纹枯病 *QSbr2a*、*QSbr3a* 和 *QSbr8a* 定位于同一染色体区域^[15]; 第2染色体影响RH的 *QRh2a* 及第7染色体影响DS和RH的 *QDs7* 和 *QRh7* 分别与 *Rh-2*、*qSB-2* 和 *qSBR-2* 及 *Rh-7*、*qSB-7* 和 *qSBR-7* 定位在同一染色体区域^[9,11,14]; 第5染色体影响DS和RH的 *QDs5* 和 *QRh5* 与显性抗病主基因 *Rsb1* 定在同一区域^[8], 与第5染色体 C246~RM26 区间上的1个抗纹枯病 QTL 相邻^[10]。在不同群体和不同环境下均检测到上述6个染色体区域影响纹枯病抗性 QTL, 可能是水稻纹枯病抗性基因分布的重要染色体区域, 对标记辅助改良品种的纹枯病抗性具有重要的应用价值。值得一提的是 Che 等^[8]从转基因抗病材料“4011”的第5染色体上鉴定出1个显性主效抗病基因 *Rsb1*, 与本研究中影响DS和RH的微效基因定位在同一染色体区域(RM161~RM188), 这可能是同一个寄主抗病基因对同一病原菌的不同菌系的不同抗性反应的体现^[35-37], 当然还有待进一步的试验证实。

3.4 利用目标导入系定位非目标性状 QTL 的效果及育种应用

回交是从种质资源向优良品种背景转移有利基因的有效手段。近年来, 高代回交导入系群体已经成为重要农艺性状 QTL 定位和遗传改良的主要途径。虽然回交导入系群体在遗传背景纯化、表型的准确鉴定等方面对提高 QTL 定位的效率和精度起了很大作用, 而且具有将 QTL 发掘与品种改良结合在一起的优势, 但传统的回交导入系群体仍难以克服定位群体偏大而带来的基因型和表型鉴定费用居高不下的缺陷, 更重要的是仍无法从两个亲本的定位群体中挖掘出某一 QTL 基因座上存在于种质资源中的最佳等位基因。鉴于此, 将多个种质资源作供体导入到同一个优良品种背景结合目标性状选择的选择导入系定位策略被提出并在国内外许多育种单位实施^[38-41]。选择导入系是从一个高代回交的随机分离群体中选择目标性状的极端个体发展成稳定的株系, 由于株系数量少(30~50个), 一方面可以设置更多的重复来提高表型鉴定的准确性, 另一方面基因型鉴定的费用也大大降低, 而且这些极端株系本身就是标记辅助育种的极好基础材料。因此, 选择导入系在主效 QTL 定位和标记辅助聚合育种上已显示出较好的应用前景^[40,42-43]。

如何利用一个性状的选择导入系群体来定位另一性状的 QTL, 以最大限度地发挥导入系材料及已有的基因型数据的作用是我们一直关心的问题。郑天清等^[42]尝试

利用抗旱导入系定位纹枯病抗性 QTL, 分析抗旱与抗纹枯病的遗传重叠。本文首次利用两个优质抗病供体导入到两个高产品种中, 经多个不同品质性状极端选择培育的品质性状选择导入系群体, 定位纹枯病抗性 QTL, 从研究结果来看, 这种方法是行之有效的。与随机定位群体相比, 选择导入系群体要小得多, 由于品质性状与抗纹枯病几乎是独立遗传的性状, 因此, 选择导入系群体仍表现出双向超亲的表型变异(表1), 这为抗病 QTL 定位奠定了基础。值得一提的是利用目标性状的选择导入系来定位非目标性状的 QTL 时, 目标性状与非目标性状最好是彼此独立遗传, 否则就必须考虑目标性状选择对非目标性状带来的相关响应^[42], 而且选择群体不能太小, 以保证选择群体的非目标性状仍保留一定水平的变异。

高代回交的品质性状选择导入系, 不仅综合性状与受体品种相仿, 而且品质性状得到了很大的改善。本研究在用 IR64/Binam 和特青/Binam 两个选择导入系群体定位的12个品质性状共32个 QTL 中, 只有影响蒸煮后米粒的长宽比、胶稠度、蒸煮后米粒的长度、直链淀粉含量、蒸煮后米粒长度与蒸煮前米粒长度差及蒸煮后米粒长度与蒸煮前米粒长度比这6个性状的7个 QTL 被定位在3个与抗病 QTL 相同的染色体区域。显然多数品质性状的 QTL 与抗纹枯病 QTL 分布在不同的染色体区域, 彼此独立遗传。因此, 通过标记辅助选择, 从同一背景不同供体来源的导入系后代, 选择矮秆个体将非等位的抗病与优质 QTL 进行聚合, 或针对品质与抗病 QTL 的共同区域进行聚合, 有可能培育出高产优质抗病的新品种。

致谢: 水稻纹枯病菌由扬州大学潘学彪教授提供, 实验室王韵、贾倩、杨静、王磊、谢学文、高晓清等同学参与接种工作, 在此一并表示感谢。

References

- [1] McKenzie K S, Rush M C, Groth D E. Registration of two disease-resistant germplasm lines of rice. *Crop Sci*, 1986, 26: 839-840
- [2] Marchetti M A, Bollich C N. Quantification of the relationship between sheath blight severity and yield loss in rice. *Plant Dis*, 1991, 75: 773-775
- [3] Toriyama K. Breeding for resistance to major rice diseases in Japan. Los Baños, Philippines: IRRI, 1972. pp 253-281
- [4] Dasgupta M K. Rice sheath blight: The challenge continues. In: Singh U S, Mukhopadhyay A N, Kumar J, Chaube H S, eds. *Plant Diseases of International Importance Vol I. Diseases of Cereals and Pulses*. New Jersey: Prentice Hall, Englewood Cliff, 1992
- [5] Rush M C, Lindberg G D. Rice disease research. *Rice J*, 1996, 77: 49-52
- [6] Xie Q J, Rush M C, Cao J. Somaclonal variation for disease resistance in rice (*Oryza sativa* L.). In: Grayson B T, Green M B, Copping L G, eds. *Pest Management in Rice*. New York: Elsevier Applied Science, 1990. pp 491-509

- [7] Chang T T. The present status of breeding for resistance to rice blast and sheath blight in Taiwan. *Int Rice Res Newsl*, 1986, 11: 1-7
- [8] Che K P, Zhan Q C, Xing Q H, Wang Z P, Jin D M, He D J, Wang B. Tagging and mapping of rice sheath blight resistant gene. *Theor Appl Genet*, 2003, 106: 293-297
- [9] Kunihiro Y(国广泰史), Qian Q(钱前), Sato H(佐藤宏之), Teng S(滕胜), Zeng D-L(曾大力), Fujimoto K(藤本宽), Zhu L-H(朱立煌). QTL analysis of sheath blight resistance in rice. *Acta Genet Sin* (遗传学报), 2002, 29(1): 50-55 (in Chinese with English abstract)
- [10] Han Y-P(韩月澎), Xing Y-Z(邢永忠), Chen Z-X(陈宗祥), Gu S-L(顾世梁), Pan X-B(潘学彪), Chen X-L(陈秀兰), Zhang Q-F(张启发). Mapping QTLs for horizontal resistance to sheath blight in an elite rice restorer line, Minghui 63. *Acta Genet Sin* (遗传学报), 2002, 29(7): 622-626 (in Chinese with English abstract)
- [11] Pan X-B(潘学彪), Zou J-H(邹军煌), Chen Z-X(陈宗祥), Lu J-F(陆驹飞), Yu H-X(于恒秀), Li H-T(李海涛), Wang Z-B(王子斌), Rush M C, Zhu L-H(朱立煌). Mapping major-QTL for resistance to sheath blight in rice, Jamine 85. *Chin Sci Bull* (科学通报), 1999, 44(15): 1629-1635(in Chinese)
- [12] Pinson S R M, Capdevielle F M, Oard J H. Confirming QTLs and finding additional loci conditioning sheath blight resistance in rice using recombinant inbred lines. *Crop Sci*, 2005, 45: 503-510
- [13] Sato H, Ideta O, Audo I, Kunihiro Y, Hirabayashi H, Iwano M, Miyasaka A, Nemoto H, Imbe T. Mapping QTLs for sheath blight resistance in the rice line Wss2. *Breed Sci*, 2004, 54: 265-271
- [14] Zou J H, Pan X B, Chen Z X, Xu J Y, Lu J F, Zhai W X, Zhu L H. Mapping quantitative trait loci controlling sheath blight resistance in two rice cultivars (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2000, 101: 569-575
- [15] Li Z K, Pinson S R M, Marchetti M A, Stansel J W, Park W D. Characterization of quantitative trait loci (QTLs) in cultivated rice controlling to field resistance to sheath blight (*Rhizoctonia solani*). *Theor Appl Genet*, 1995, 91: 382-388
- [16] Yin Y-J(殷跃军), Zuo S-M(左示敏), Wang H(王辉), Chen Z-X(陈宗祥), Ma Y-Y(马玉银), Zhang Y-F(张亚芳), Gu S-L(顾世梁), Pan X-B(潘学彪). Pyramiding effects of three quantitative trait loci for resistance to sheath blight using near-isogenic lines of rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2008, 22(4): 340-346 (in Chinese with English abstract)
- [17] Zuo S-M(左示敏), Yin Y-J(殷跃军), Zhang L(张丽), Zhang Y-F(张亚芳), Chen Z-X(陈宗祥), Pan X-B(潘学彪). Breeding value and further mapping of a QTL *qsB-11* conferring the rice sheath blight resistance. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2007, 21(2): 136-142 (in Chinese with English abstract)
- [18] Tanksley S D, Nelson J C. Advanced backcross QTL analysis: A method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines. *Theor Appl Genet*, 1996, 92: 191-203
- [19] 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
- [20] 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
- [21] Zhang X, Zhou S X, Fu Y C, Su Z, Wang X K, Sun C Q. Identification of a drought tolerant introgression line derived from Dongxiang common wild rice (*O. rufipogon* Griff.). *Plant Mol Biol*, 2006, 62: 247-259
- [22] Arif M. Molecular Mapping of Genes/QTLs Affecting Resistance to *Xanthomonas Oryza* pv. *oryza* and Grain Quality Traits in Rice (*Oryza sativa* L.). PhD Dissertation of University of Philippines, Los Baños, Philippines. 2002
- [23] Chen Z-X(陈宗祥), Zou J-H(邹军煌), Han Y-P(韩月澎), Xu J-Y(徐敬友), Tong Y-H(童蕴慧), Yu H-X(于恒秀), Zhang Y-F(张亚芳), Pan X-B(潘学彪). An innovated method for research on inheritance of resistance to rice sheath blight and its verification. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2002, 16(1): 74-76 (in Chinese with English abstract)
- [24] Rush M C, Hoff B J, McIlrath W O. A uniform disease rating system for rice disease in the United States. Proc 16th Rice Tech Working Group, Lake Charles, 1976. p 64
- [25] Temnykh S, DeClerck G, Lukashova A, Lipovich L, Cartinhour 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: 1446-1448
- [26] SAS Institute. SAS/STAT User's Guide. Cary: SAS Institute, 1996
- [27] Zang J P, Sun Y, Wang Y, Yang J, Li F, Zhou Y L, Zhu L H, Reys J, Fotokian M, Xu J L, Li Z K. Dissection of genetic overlap of salt tolerance QTLs at the seeding and tillering stages using backcross introgressive lines in rice. *Sci China* (Ser C-Life Sci), 2008, 51(7): 583-591
- [28] Chevin L M, Hospital F. Selective sweep at a quantitative trait locus in the presence of background genetic variation. *Genetics*, 2008, 180: 1645-1660
- [29] Ungerer M C, Linder C R, Rieseberg L H. Effects of genetic background on response to selection in experimental populations of *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*, 2003, 163: 277-286
- [30] Xie X-W(谢学文), Xu M-R(许美容), Zang J-P(藏金萍), Sun Y(孙勇), Zhu L-H(朱苓华), Xu J-L(徐建龙), Zhou Y-L(周永力), Li Z-K(黎志康). Genetic background and environment effects on expression of QTL for sheath blight resistance in reciprocal introgression lines of rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(11): 1885-1893 (in Chinese with English abstract)
- [31] Yuan X-P(袁筱萍), Wei X-H(魏兴华), Yu H-Y(余汉勇), Wang Y-P(王一平), Tang S-X(汤圣祥). Effects of different cultivars and relatives factors on sheath blight resistance of rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2004, 30(4): 739-744 (in Chinese with English abstract)

- English abstract)
- [32] Rush M C, Pan X B, Sha X Y. Development of sheath blight resistance in rice. In: 85th Annu Res Rep, Rice Research Station, LSU Agricultural Center, Crowley, LA, USA, 1995, 85: 380–393
- [33] Han Y P, Xing Y Z, Gu S L, Chen Z X, Pan X B, Chen X L. Effect of morphological traits on sheath blight resistance in rice. *Acta Bot Sin*, 2003, 45: 825–831
- [34] Ware D, Jaiswal P, Ni J, Pan X, Chang K, Clark K, Teytelman L, Schmidt S, Zhao W, Cartinhour S, McCouch S, Stein L. Gramene: A resource for comparative grass genomics. *Nucl Acids Res*, 2002, 30: 103–105
- [35] Martin T J, Ellingboe A H. Differences between compatible parasite/host genotypes involving the *Pm4* locus of wheat and the corresponding genes in *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*. *Phytopathology*, 1976, 66: 1435–1438
- [36] Royer M H, Nelson R R, MacKenzie D R, Diehle D A. Partial resistance of near-isogenic wheat lines compatible with *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*. *Phytopathology*, 1984, 69: 405–409
- [37] Li Z K, Luo L J, Mei H W, Paterson A H, Zhao X H, Zhong D B, Wang Y P, Yu X Q, Zhu L, Tabien R, Stansel J W, Ying C S. A 'defeated' rice resistance gene acts as a QTL against a virulent strain of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Theor Appl Genet*, 1999, 261: 58–63
- [38] Li Z-K(黎志康). Strategies for molecular rice breeding in China. *Mol Plant Breed* (分子植物育种), 2005, 3(5): 603–608 (in Chinese with English abstract)
- [39] Xu J-L(徐建龙), Gao Y-M(高用明), Fu B-Y(傅彬英), Li Z-K(黎志康). Identification and screening of favorable genes from rice germplasm in backcross introgression populations. *Mol Plant Breed* (分子植物育种), 2005, 3(5): 619–628 (in Chinese with English abstract)
- [40] Li Z K, Fu B Y, Gao Y M, Xu J L, Ali J, Lafitte H R, Jiang Y Z, Rey J D, Vijayakumar C H M, Maghirang R, Zheng T Q, Zhu L H. Genome-wide introgression lines and a forward genetics strategy for functional genomic research of complex phenotypes in rice. *Plant Mol Biol*, 2005, 59: 33–52
- [41] Ali A J, Xu J L, Ismail A M, Fu B Y, Vijaycumar C H M, Gao Y M, Domingo J, Maghirang R, Yu S B, Gregorio G, Yanagihara S, Cohen M, Carmen B, Mackill D, Li Z K. Hidden diversity for abiotic and biotic stress tolerances in the primary gene pool of rice revealed by a large backcross breeding program. *Field Crops Res*, 2006, 97: 66–76
- [42] Zheng T-Q(郑天清), Xu J-L(徐建龙), Fu B-Y(傅彬英), Gao Y-M(高用明), Veruka S, Lafitte R, Zhai H-Q(翟虎渠), Wan J-M(万建民), Zhu L-H(朱苓华), Li Z-K(黎志康). Preliminary identification of genetic overlaps between sheath blight resistance and drought tolerance in the introgression lines from directional selection. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(8): 1380–1384 (in Chinese with English abstract)
- [43] Kang L(康乐), Li H(李宏), Sun Y(孙勇), Lu D-C(卢德城), Zhang F(张帆), Huang D-Q(黄道强), Xu J-L(徐建龙), Wang Z-D(王志东), Zhu L-H(朱苓华), Gao Y-M(高用明), Fu B-Y(傅彬英), Li K-H(李康活), Zhou Y-L(周永力), Zhou S-C(周少川), Li Z-K(黎志康). Genetic dissection of yield potential in rice (*Oryza sativa* L.) using introgression lines. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(9): 1500–1509 (in Chinese with English abstract)

欢迎订阅 2010 年《河南农业科学》

《河南农业科学》是河南省农业科学院主办的综合性农业科技期刊, 主要报道粮食作物、经济作物、土壤肥料、水资源高效利用、植物保护、果树蔬菜、畜牧兽医、特种种植及养殖等方面的研究成果和先进技术。多年来, 深受省内外农业科技人员、农业院校师生、基层干部和农民的喜爱, 曾多次得到有关部门的奖励, 连续被评为“全国中文核心期刊”、“全国优秀农业期刊”, 连续获“河南省优秀科技期刊一等奖”。2006 年被评为“中国科技核心期刊”、“中国农业核心期刊”。2008 年被评为“河南省第一届自然科学二十佳期刊”、“河南省第一届自然科学期刊综合质量检测一级期刊”。为了进一步扩大信息量, 满足多层次读者的需求, 本刊将进一步突出创新性、学术性、指导性; 进一步加大对重大、重点项目以及基金项目、创新性成果的报道力度。同时, 继续加强对科技新动态、生产新动向、市场新需求的报道。

本刊为月刊, 国际标准 16 开本, 120 页/期, 彩色封面, 每期定价 8.00 元, 全年 96 元。各地邮局均可订阅, 邮发代号: 36-32。如错过订期, 可直接与本刊编辑部联系订阅。

地址: 河南省郑州市农业路 1 号, 邮编: 450002

E-mail: hnnykx@163.com; hnny@chinajournal.net.cn

电话: 0371-65739041; 传真: 0371-65712747