

粳稻发芽期耐碱性的 QTL 检测

祁栋灵^{1,2} 李丁鲁³ 杨春刚⁴ 李明哲³ 曹桂兰¹ 张俊国⁴ 周庆阳⁵ 徐锡哲³
张三元^{4,*} 韩龙植^{1,*}

(¹中国农业科学院作物科学研究所/国家农作物基因资源与基因改良重大科学工程/农业部作物种质资源与生物技术重点开放实验室, 北京 100081; ²中国热带农业科学院橡胶研究所/国家重要热带作物工程技术研究中心/省部共建国家重点实验室培育基地-海南省热带作物栽培生理学重点实验室, 海南 儋州 571737; ³韩国农村振兴厅 国立农业科学院, 韩国 水原 441-707; ⁴吉林省农业科学院水稻研究所, 吉林 公主岭 136100; ⁵四川农业大学园艺系, 四川 雅安 625014; * 通讯联系人, E-mail: lzhan58@yahoo.com.cn; jlgzszsy12@126.com)

Detection of QTL for Alkali Tolerance at the Germination Stage in japonica Rice

Qi Dong-ling^{1,2}, LEE Jung-ro³, YANG Chun-gang⁴, LEE Myung-chul³, CAO Gui-lan¹, ZHANG Jun-guo⁴, ZHOU Qing-yang⁵, SUH Seok-cheol³, ZHANG San-yuan^{4,*}, HAN Long-zhi^{1,*}

(¹Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences/The National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, NFCRI/Key Laboratory of Crop Germplasm Resources and Biotechnology, Ministry of Agriculture, Beijing 100081, China; ²Institute of Rubber Research, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences/State Engineering and Technology Research Center for Key Tropical Crops/State Key Laboratory Breeding Base of Cultivation & Physiology for Tropical Crops, Hainan Provincial Key Laboratory for Tropical Crops Physiology, Danzhou 571737, China; ³National Academy of Agricultural Sciences, RDA, Suwon 441-707, Korea; ⁴Institute of Rice Research, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Gongzhuling 136100, China; ⁵Horticultural Department, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China; * Corresponding authors, E-mail: lzhan58@yahoo.com.cn, jlgzszsy12@126.com)

Abstract: The quantitative trait loci (QTLs) for germination capacity and relative alkali damage rate for germination capacity in rice under alkali stress (0.15% Na₂CO₃ solution) were identified by using an F_{2,3} population, which included 200 individuals and lines derived from a cross between two japonica cultivars Gaochan 106 and Changbai 9 with microsatellite markers. The germination capacity and its relative alkali damage rate showed a continuous and near normal distribution in F₃ lines. Seven QTLs associated with the germination capacity under alkali stress were detected, which explained 4.05% to 12.61% of the observed phenotypic variances. *qGC-6* and *qGC-9* were located in RM225—RM204 and RM219—RM3700, respectively, which accounted for 12.61% and 10.85% of the observed phenotypic variation, respectively. Six QTLs correlated with relative alkali damage rate for germination capacity under alkali stress were detected. *qRGC-2*, *qRGC-6-1*, *qRGC-9*, and *qRGC-12* were major QTLs located in RM29—RM221, RM225—RM204, RM219—RM3700, and RM260—RM3226, respectively, which explained 28.07%, 15.35%, 15.61% and 18.91% of the observed phenotypic variation, respectively. Given the long distances between the markers further research should be conducted. Most of the alleles were partially dominant or overdominant.

Key words: rice; alkali tolerance; germination capacity; relative alkali damage rate; microsatellite marker; quantitative trait locus

摘要: 以粳稻交高产 106/长白 9 号的 200 个 F_{2,3} 株系为作图群体,在 0.15% Na₂CO₃ 溶液胁迫下,进行了水稻发芽率及其相对碱害率的鉴定评价,并以 SSR 标记构建的分子连锁图谱为基础,对水稻发芽率及其相对碱害率进行了数量性状基因座(QTL)检测。结果表明,在 F₃ 株系群中水稻发芽率及其相对碱害率均呈单峰接近正态的连续分布。共检测到碱胁迫下与水稻发芽率相关的 QTL 7 个,对表型变异的贡献率范围为 4.05%~12.61%,其中位于第 6 染色体 RM225—RM204 区间的 *qGC-6* 和位于第 9 染色体 RM219—RM3700 区间的 *qGC-9* 对表型变异的贡献率分别为 12.61% 和 10.85%。共检测到与水稻发芽率相对碱害率相关的 QTL 6 个,对表型变异的贡献率为 4.82%~28.07%,其中位于第 2 染色体 RM29—RM221 区间的 *qRGC-2*、位于第 6 染色体 RM225—RM204 区间的 *qRGC-6-1*、位于第 9 染色体 RM219—RM3700 区间的 *qRGC-9* 和位于第 12 染色体 RM260—RM3226 区间的 *qRGC-12* 对表型变异的贡献率较大,分别为 28.07%、15.35%、15.61% 和 18.91%,为高效 QTL,但其相应的区间距离均较远,需要进一步深入研究。所检测的 QTL 增效等位基因主要表现为部分显性和超显性。

关键词: 水稻; 耐碱性; 发芽率; 相对碱害率; 微卫星标记; 数量性状基因座

中图分类号: Q943.2; Q945.78; S511.03

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2009)06-0589-06

水稻是一种对盐碱中度敏感的作物。土壤盐碱化是导致湿热地区、干旱半干旱、海湾和海岸线地区水稻减产的主要原因之一。水稻在萌芽期、芽期、幼苗期、分蘖期、开花期、孕穗期和成熟期等各个生长发育阶段都可能遭受不同程度的盐碱胁迫,其中水稻发芽期盐碱胁迫常发生在盐碱稻区水稻秧田和

直播田,影响水稻基本苗和光合群体的建立。如果在水稻种子萌发阶段受到盐碱胁迫,就会导致水稻

收稿日期: 2009-03-19; **修改稿收到日期:** 2009-05-05。

基金项目: 国家科技支撑计划资助项目(2006BAD13B01); 国家 973 计划资助项目(2004CB117201); 中韩科技合作项目(2006—2009)。

第一作者简介: 祁栋灵(1979—),男,硕士。

发芽势的降低和发芽不齐^[1]。因此,水稻发芽期耐盐碱性是水稻早期生长发育阶段非常重要的抗逆性状之一,有关水稻发芽期耐碱性的 QTL 研究对该性状的分子标记辅助选择育种具有重要意义。近些年来,在盐碱稻作区盐碱危害防治措施^[2]、耐盐碱水稻品种选育^[3]、与耐盐碱相关的基因片段的克隆与分析^[4-5]、耐盐碱数量性状的分子检测^[6]以及逆境信号的应答与传递^[7]等方面研究都取得了较大进展。尤其在水稻耐盐性数量性状基因座的分子检测方面,Prasad 等^[8]在 0.5% NaCl 胁迫下,检测到与水稻发芽率相关的 QTL 2 个,即 *qSGEM-6* 和 *qSGEM-7*。林鸿宣等^[9]、龚继明等^[10]和 Lin 等^[11]共检测到在盐胁迫下与幼苗存活天数有关的 QTL 14 个。Koyama 等^[12]以 Na⁺ 浓度、K⁺ 浓度、Na⁺ 吸收量、K⁺ 吸收量、Na⁺ 与 K⁺ 吸收比等为鉴定指标,共检测到与上述性状相关的 QTL 11 个,主要集中在分布于第 1、4 和 6 染色体上。还有一些学者,以水稻成熟期的茎叶重、主穗长、株高和结实率^[13]、单株活力和育性耐盐级别总数^[14]等性状作为耐盐指标,开展上述性状的 QTL 研究。然而,至今关于水稻耐盐碱性的遗传及分子机理研究,主要局限于水稻耐盐性研究,而对水稻耐碱性的遗传及分子机理研究报道甚少。本研究将强耐碱性水稻品种长白 9 号作为耐碱性基因源,开展水稻发芽期耐碱性数量性状基因座的分子检测,旨在深入认识水稻耐碱遗传机理,为水稻耐碱性分子标记辅助选择和精细定位提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 作图群体构建

本研究以耐碱性强的粳稻品种长白 9 号和耐碱性弱的粳稻品种高产 106 作为杂交亲本,2002 年配制杂交组合高产 106/长白 9 号,获得 F₁ 种子;2003—2004 年,经繁殖加代获得 F_{2:3} 株系 200 个。长白 9 号和高产 106 均由吉林省农业科学院水稻研究所培育和提供。

1.2 水稻耐碱性鉴定

2005 年 8 月,在中国农业科学院作物科学研究所水稻种质资源课题实验室进行作图群体及其亲本的发芽期耐碱性鉴定。将 F₃ 株系种子放入 50℃ 恒温箱中,高温处理 48 h,使种子充分干燥,并打破种子休眠。将每个株系约 200 粒种子用 3.0% 的 NaClO₃ 溶液浸泡,消毒 20 min,用蒸馏水冲洗 3 次。发芽试验设蒸馏水、0.15% Na₂CO₃^[15] 两个处理,3

次重复。从消毒过的种子中每个株系挑选 50 粒饱满种子,置于垫有滤纸的口径为 9 cm 的培养皿中。在培养皿里分别加入蒸馏水或 0.15% Na₂CO₃ 溶液 10 mL,加盖后,放入 30℃ 恒温箱中催芽。每天定时更换一次蒸馏水或 0.15% Na₂CO₃ 溶液。催芽后第 7 天,以水稻种子的芽长等于种子长度的一半,根长等于种子长度为发芽标准^[16],统计种子的发芽粒数。以发芽率和发芽率的相对碱害率作为水稻发芽期耐碱性指标。发芽率=(发芽粒数/供试总粒数)×100%;发芽率的相对碱害率=[(对照发芽率-碱胁迫下发芽率)/对照发芽率]×100%。

1.3 基因型检测

1.3.1 DNA 提取

2004 年 5 月在中国农业科学院作物科学研究所昌平试验田分别移栽高产 106/长白 9 号杂交组合 F₂ 代 200 个个体及其亲本,并在分蘖期每个单株取 4~5 片叶片装入带封口的塑料袋,放置于-70℃ 超低温冰箱里备用。按照酚-氯仿提取法^[17]提取水稻全基因组 DNA,利用紫外分光光度计测定 DNA 浓度,用 0.8% 琼脂糖检测 DNA 质量,并用 TE 缓冲液(包含 10 mmol/L 的 Tris-HCl,1 mmol/L 的 EDTA,pH 8.0)稀释至 20 ng/μL 备用。

1.3.2 SSR 标记检测

从 RiceGenes Database(www.gramene.org)中选择均匀分布于水稻全基因组上的 SSR 引物 840 对,委托北京塞百盛基因生物有限公司合成。经长白 9 号和高产 106 两个亲本间 SSR 标记多态性试验,从中筛选两个亲本间扩增条带有差异的引物,利用这些筛选出的引物对 200 个 F₂ 株系的 DNA 进行 PCR 扩增。PCR 反应体系(总反应体系体积为 20 μL)含 10× PCR Buffer(含 20 mmol/L Mg²⁺) 2 μL,2.0 mmol/L dNTP 1.5 μL,2 U/μL Taq 酶 0.5 μL,2 μmol/L 引物 2 μL,20 ng/μL DNA 2 μL,ddH₂O 12 μL。扩增程序为 94℃ 下 5 min,94℃ 下 1 min,59℃ 下 50 s,72℃ 下 1 min,共 34 个循环,然后 72℃ 下 10 min,待温度降到 10℃ 后取出来放在 4℃ 冰箱内备用。扩增结果采用 6% 的聚丙烯酰胺凝胶电泳及银染法检测。

1.4 QTL 分析

利用 MAPMAKER/EXP(Version 3.0)软件,对 F₂ 代 200 个基因型进行染色体片段的交换率计算和连锁分析,并把交换率转换为遗传图距单位(centiMorgan, cM)。用 Kosambi 函数计算遗传距离,用 Excel 文件的绘制遗传连锁图的宏文件绘制

表 1 碱胁迫下 F₃ 株系种子发芽率及其相对碱害率

Table 1. Germination capacity and its relative alkali damage rate for F₃ lines under alkali stress.

指标 Characteristic	亲本 Parent		F ₃ 株系 F ₃ lines			
	长白 9 号	高产 106	变异范围	平均值	标准差	变异系数
	Changbai 9	Gaochan 106	Variation range	Mean	Sd	CV
发芽率 Germination capacity						
对照 CK	98.70	80.25	33.33~100.00	89.09	14.34	16.10
碱胁迫 Alkali stress	82.32	47.53	3.30~97.60	52.17	18.29	35.06
相对碱害率 Relative alkali damage rate	16.59	40.77	0.51~98.89	31.10	20.81	66.91

连锁图谱^[18],构建的连锁图谱总共覆盖水稻基因组约 1246.2 cM,标记间平均距离为 16.84 cM。利用 WinQTL Cartographer 2.0 软件进行水稻耐碱性数量性状基因座检测。取 LOD = 2.0 为阈值检测 QTL (statgen. ncsu. edu/qtlcart/)。QTL 的命名原则遵循 McCouch 等^[19]方法。按照 Stuber 等^[20]方法进行判定,根据 DR (显性效应与加性效应比值的绝对值)的大小来判断每个 QTL 的基因作用方式:当 $DR \leq 0.2$ 时,基因效应为加性;当 $0.2 < DR \leq 0.8$ 时,基因效应为部分显性;当 $0.8 < DR \leq 1.2$ 时,基因效应为显性;当 $DR > 1.2$ 时,基因效应为超显性。

2 结果与分析

2.1 作图群体的发芽期耐碱性鉴定

在对照(蒸馏水)和碱胁迫下,F₃ 株系的种子发芽率及其相对碱害率如表 1。从发芽率看,对照条件下长白 9 号的发芽率高于高产 106,而碱胁迫下长白 9 号的发芽期耐碱性明显强于高产 106。从对照和碱胁迫下 F₃ 株系发芽率及其相对碱害率的变异范围和平均值可见,碱胁迫下水稻萌发明显受到抑制,而 F₃ 株系的发芽率存在广泛的变异,发芽率

的相对碱害率变异范围也较大。从变异系数看,碱胁迫下 F₃ 株系的发芽率及其相对碱害率的变异系数明显大于对照条件下,说明 F₃ 株系发芽期对碱胁迫的反应存在较大差异。碱胁迫下 F₃ 株系的发芽率及其相对碱害率的株系次数分布(图 1)表现为单峰且近似正态的连续分布。可以认为,上述性状是由多个基因所控制的数量性状。

2.2 水稻发芽期耐碱性的 QTL 检测

碱胁迫下水稻发芽率及其相对碱害率的 QTL 检测结果示于表 2 和图 2。在第 2、5、6、7、9、10、11 和 12 染色体上共检测到与碱胁迫下水稻种子发芽率及其相对碱害率相关的 QTL 13 个,LOD 值范围为 2.16~3.49,对表型变异的贡献率范围为 4.05%~28.07%。

2.2.1 发芽率

共检测到碱胁迫下与发芽率相关的 QTL 7 个,分别位于第 5、6、9、10、11、11 和 12 染色体上,LOD 值变异范围为 2.16~3.47,对表型变异的贡献率范围为 4.05%~12.61%。其中,位于第 6 染色体 RM225—RM204 区间的 *qGC-6* 和位于第 9 染色体 RM219—RM3700 区间的 *qGC-9* 对表型变异的贡献率分别为 12.61%和 10.85%,为主效基因。在所

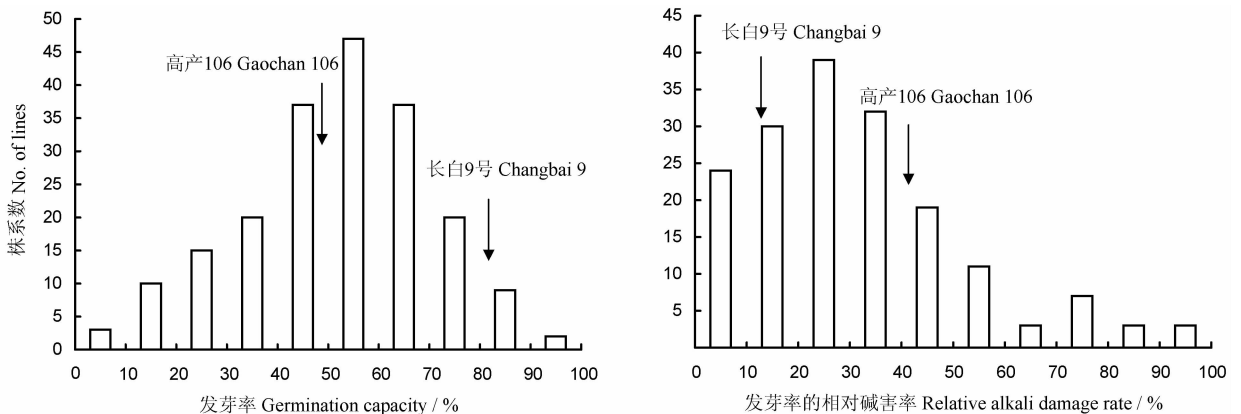


图 1 碱胁迫下水稻种子发芽率及其相对碱害率在 F₃ 株系中的频次分布

Fig. 1. Distribution of germination capacity and its relative alkali damage rate in F₃ lines under alkali stress.

表2 碱胁迫下水稻发芽期耐碱性的 QTL 及其遗传效应

Table 2. QTLs and their genetic effects for alkali tolerance at the germination stage in rice under alkali stress.

数量性状基因座 QTL	染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	阈值 LOD	贡献率 Variation explained/%	效应值 Effect value		基因作用 Gene action
					加性效应 ¹⁾ Additive ¹⁾	显性效应 Dominance	
发芽率 Germination capacity							
<i>qGC-5</i>	5	RM305—RM5401	2.82	6.69	-0.59	0.88	超显性 Overdominance
<i>qGC-6</i>	6	RM225—RM204	2.99	12.61	-0.75	1.30	超显性 Overdominance
<i>qGC-9</i>	9	RM219—RM3700	2.45	10.85	-0.93	0.98	显性 Dominance
<i>qGC-10</i>	10	RM7492—RM239	2.16	4.13	-0.70	0.53	部分显性 Partial dominance
<i>qGC-11-1</i>	11	RM7654—RM206	3.47	7.07	-0.71	-0.02	加性 Additive
<i>qGC-11-2</i>	11	RM21—RM202	2.95	4.05	0.62	0.67	显性 Dominance
<i>qGC-12</i>	12	RM260—RM3226	2.58	5.09	0.40	-0.84	超显性 Overdominance
发芽率的相对碱害率 Relative alkali damage rate for germination capacity							
<i>qRGC-2</i>	2	RM29—RM221	2.33	28.07	0.01	-2.43	超显性 Overdominance
<i>qRGC-6-1</i>	6	RM225—RM204	3.44	15.35	2.73	-1.78	部分显性 Partial dominance
<i>qRGC-6-2</i>	6	RM584—RM225	2.25	4.82	-0.39	-0.48	部分显性 Partial dominance
<i>qRGC-7</i>	7	RM560—RM3753	2.48	5.82	-0.17	-0.88	超显性 Overdominance
<i>qRGC-9</i>	9	RM219—RM3700	3.05	15.61	1.28	-1.29	显性 Dominance
<i>qRGC-12</i>	12	RM260—RM3226	3.49	18.91	-0.64	1.94	超显性 Overdominance

¹⁾ 加性效应为正值表示增效等位基因来源于长白9号, 为负值表示来源于高产106。

¹⁾ The positive value of additive effect indicates that the allele from Changbai 9 has a positive effect on the trait, and the negative one indicates the allele from Gaochan 106 has a positive effect.

检测到的7个QTL中, *qGC-11-2*和*qGC-12*的增效等位基因来源于耐碱亲本长白9号, 而其余增效等位基因均来自碱敏感亲本高产106。基因的作用方式主要为显性和超显性。

2.2.2 发芽率的相对碱害率

共检测到碱胁迫下与发芽率的相对碱害率相关

的QTL 6个, 分别位于第2、6、6、7、9和12染色体上, LOD变异范围为2.25~3.49, 对表型变异的贡献率范围为4.82%~28.07%。其中位于第2染色体RM29—RM221区间的*qRGC-2*、位于第6染色体RM225—RM204区间的*qRGC-6-1*、位于第9染色体RM219—RM3700区间的*qRGC-9*和位于第

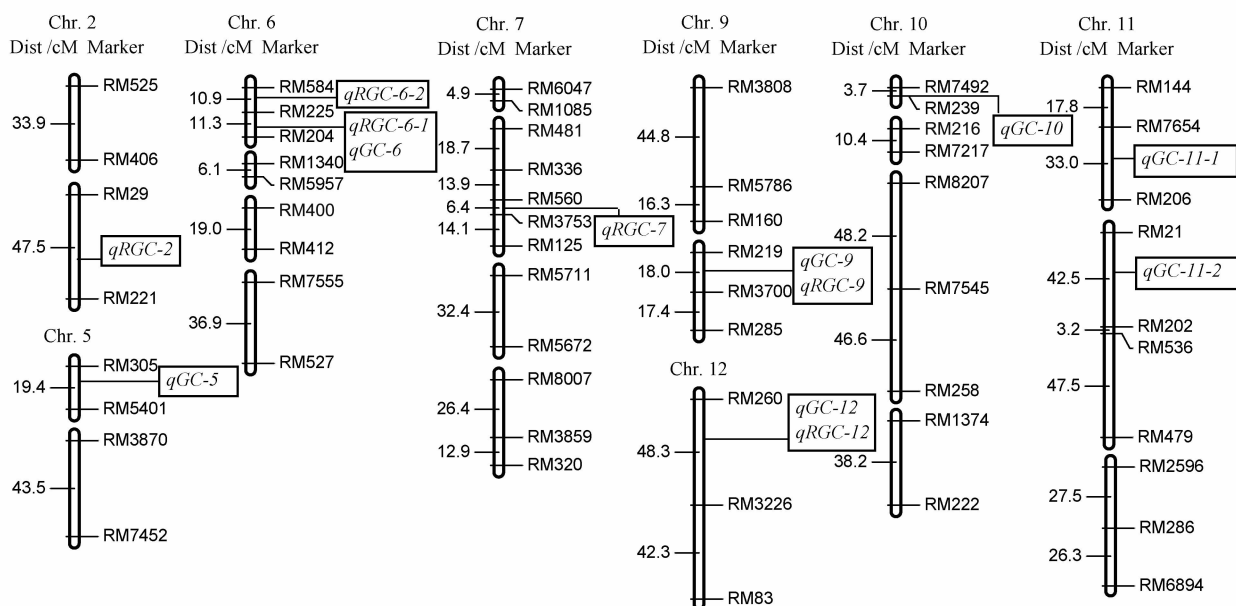


图2 碱胁迫下水稻发芽期耐碱性的 QTL 区间分布图

Fig. 2. Likelihood intervals for QTLs associated with alkali tolerance at the germination stage under alkali stress.

12 染色体 RM260—RM3226 区间的 *qRGC-12* 对表型变异的贡献率较大,分别为 28.07%、15.35%、15.61%和 18.91%,为主效基因。在所检测到的 6 个 QTL 中,*qRGC-2*、*qRGC-6-1* 和 *qRGC-9* 的增效等位基因来自耐碱亲本长白 9 号,而其余 QTL 的增效等位基因来自碱敏感亲本高产 106。基因的作用方式主要为部分显性和超显性。

3 讨论

3.1 水稻发芽期耐碱性遗传

已有研究表明,水稻耐盐碱性是一个复杂的遗传性状。Akbar 等^[21-22]研究指出,在盐胁迫下,至少有 3 对基因控制水稻产量性状。Akbar 等^[23]又认为,盐胁迫下水稻苗期的苗高、地上部 Na^+ 、 Cl^- 含量、茎叶干质量、根部干质量等性状具有较强的基因加性效应,遗传力较高。Moeljo 等^[24]研究表明,盐胁迫下水稻单株死叶率和茎叶干质量的遗传变异主要表现为等位基因间的加性效应和互作。Jones 等^[25]研究发现,水稻苗期耐盐性可能由少数几个基因所控制,其遗传变异来源于加性和显性效应,并以加性遗传效应为主。Qi 等^[26]研究表明,碱胁迫下死叶率由多基因所控制,而死苗率由主效和微效基因共同控制;祁栋灵等^[27]又研究指出,碱胁迫下水稻幼苗前期根数、根长和苗高及其相对碱害率均表现为具有 1~2 个峰连续分布,为由主效基因和微效基因共同控制的数量性状。

本研究表明,在 0.15% Na_2CO_3 碱溶液胁迫下, F_3 株系的发芽率及其相对碱害率的株系次数分布呈接近正态的连续分布,表明发芽率及其相对碱害率是由多基因控制的数量性状;碱胁迫下发芽率及其相对碱害率相关 QTL 的增效等位基因主要表现为部分显性、显性或超显性。说明水稻发芽率及其相对碱害率在杂交早期后代不易稳定,而在高世代才稳定,故对其进行选择时,要在世代相对较稳定时进行。

3.2 水稻发芽期耐碱性 QTL 定位

前人^[8-14]以水稻植株体内盐离子浓度、生物积累量、耐盐性、产量性状等作为耐盐性指标,已检测到与水稻耐盐性相关的 QTL 几十个,这些 QTL 集中分布于第 1、6 和 7 染色体上。而至今有关水稻发芽期耐碱性的 QTL 检测未见报道。Lin 等^[11]在第 1、6 和 7 染色体上检测到与幼苗生存率相关的 QTL 3 个,其中 *SNC-7* 和 *SKC-1* 为主效 QTL,分别解释表型变异的 48.5%和 40.1%。顾兴友等^[13]

检测到与水稻苗期耐盐性相关的 QTL 4 个,分别分布在第 5、6、7 和 9 染色体上,其所有增效等位基因来自耐盐亲本。林鸿宣等^[9]在第 5 染色体上检测到盐胁迫下与幼苗存活天数相关的 QTL 1 个,对表型变异的贡献率达到 11.6%。Prasad 等^[8]在第 5、6、7 和 10 染色体上检测到与幼苗期耐盐性相关的 QTL 7 个。孙勇等^[28]在除第 5 和 10 染色体外的其他染色体上检测到与 6 个性状相关的 QTL 23 个,包括与叶片耐盐级别相关的 QTL 5 个、与幼苗存活天数相关的 QTL 6 个、与地上部 K^+ 浓度相关的 QTL 4 个、与地上部 Na^+ 浓度相关的 QTL 4 个、与根 K^+ 浓度相关的 QTL 1 个、与根 Na^+ 浓度相关的 QTL 3 个。

本研究共检测到与碱胁迫下水稻发芽率及其相对碱害率相关的 QTL 13 个。其中,与发芽率相关的 *qGC-6* 和与发芽率相对碱害率相关的 *qRGC-2*、*qRGC-6-1*、*qRGC-9* 和 *qRGC-12* 对表型变异的贡献率较大,分别为 12.61%、28.07%、15.35%、15.61%和 18.91%,为主效基因。*qGC-6* 与 *qRGC-6-1*、*qGC-9* 与 *qRGC-9* 分别位于第 6 和第 9 染色体的相同区间,两个标记间距离相对较近,分别为 11.3 cM 和 18.0 cM,而 *qRGC-2*、*qRGC-11-2* 和 *qRGC-12* 所处的标记区间距离较远,分别为 47.5 cM、42.5 cM 和 48.3 cM。对前 2 个 QTL 有必要探讨其相邻标记在分子标记辅助选择中应用的可能性,而后 3 个 QTL 需要进一步精细定位。

将本研究所检测的 QTL 作相互比较可以发现,*qGC-6* 与 *qRGC-6-1*、*qGC-9* 与 *qRGC-9*、*qGC-12* 与 *qRGC-12* 分别位于染色体的相同区间。与 Qi 等^[26]和祁栋灵等^[27]利用相同作图群体所报道的有关死叶率和死苗率相关的 QTL 以及幼苗前期的有关 QTL 进行比较则可发现,*qRGC-2* 与 *qDLR2-2*^[26]、*qGC-6* 和 *qRGC-6-1* 与 *qDSR6-1*^[26]、*qRGC-6-2* 与 *qDLR6-1*^[26]、*qGC-10* 与 *qDLR10-2*^[26]、*qGC-11-1* 与 *qDSR11-1*^[26]、*qGC-11-2* 与 *qRRN11-1* 和 *qRL11-1*^[27] 分别位于染色体的相同区间。这些位于同一区间的 QTL 可能为同一 QTL,一因多效,或者为非常相近的紧密连锁的 QTL。而与 Prasad 等^[8]研究结果比较,*qGC-6* 和 *qRGC-6-1* 与盐胁迫下 *qSGEM-6*^[8] 均位于第 6 染色体,且相互很近。

本研究所检测到的 13 个发芽期耐碱性 QTL 中,5 个 QTL 的增效等位基因来自耐碱亲本长白 9 号,而其余 QTL 的增效等位基因来自碱敏感亲本高产 106。这说明耐碱性基因并不完全来自耐碱亲

本,碱敏感亲本中也可能隐藏着一些耐碱基因,通过杂交遗传重组而表达出来。Xiao 等^[29]从低产的马来西亚野生稻第 1 和 2 染色体中检测到分别增产 18% 和 17% 的 QTL; Li 等^[30]在低产野生稻中检测到对表型变异的贡献率分别达 11% 和 16% 的高产 QTL。韩龙植等^[31]所检测到的与幼苗期耐冷性和分蘖期耐冷性相关 QTL 增效等位基因中,一半以上来自冷敏亲本。这种类似现象在水稻育种研究中常常会出现,至于其遗传机理目前尚不清楚,需要深入研究。

本研究所选用的组合为粳粳杂交。由于两个亲本的亲缘关系较近,尽管从 840 对 SSR 引物中筛选到 106 对两个亲本间扩增条带有差异的引物,但能够采用的只有 74 对,所采用的 SSR 标记相对较少,构建的遗传图谱中 SSR 标记覆盖度较低。这会影响到 QTL 的检测效果,需要进一步增加分子图谱上 SSR 标记覆盖度,以检测更多的相关 QTL。

参考文献:

- [1] 李红梅, 金素荣. 盐碱对水稻生产的危害及防治措施. 垦殖与稻作, 2003(5): 223-227.
- [2] 佟立纯, 谷音. 盐碱对水稻生产的危害及防治对策. 垦殖与稻作, 2006(2): 45-46.
- [3] 张俊国, 张三元, 赵劲松, 等. 耐盐碱、高产、优质水稻新品种长白 10 的选育报告. 吉林农业科学, 2003, 28(1): 20-22.
- [4] 谢国生, 柳蓼奎, 高野哲夫, 等. 盐碱胁迫对水稻幼苗中基因差异表达的影响. 应用与环境生物学报, 2005, 11(2): 129-133.
- [5] 刘大丽, 张欣欣, 程玉祥, 等. 逆境下水稻(*Oryza sativa* L.) *rHsp90* 基因的克隆及功能分析. 分子植物育种, 2006, 4(3): 317-322.
- [6] Flowers T J. Improving crop salt tolerance. *J Exp Bot*, 2004, 55(396): 307-319.
- [7] Hashimoto M, Kisseleva L, Sawa S, et al. A novel rice PR10 PROTEIN, RSOsPR10, specifically induced in roots by biotic and abiotic stresses, possibly via the jasmonic acid signaling pathway. *Plant & Cell Physiol*, 2004, 45(5): 550-559.
- [8] Prasad S R, Bagali P G, Hittalmani S, et al. Molecular mapping of quantitative trait loci associated with seedling tolerance to salt stress in rice (*Oryza sativa* L.). *Curr Sci*, 2000, 78(2): 162-164.
- [9] 林鸿宣, 柳原城司, 庄杰云, 等. 应用分子标记检测水稻耐盐性的 QTL. 中国水稻科学, 1998, 12(2): 72-78.
- [10] 龚继明, 何平, 钱前, 等. 水稻耐盐性 QTL 的定位. 科学通报, 1998, 43(17): 1847-1850.
- [11] Lin H X, Zhu M Z, Yano M, et al. QTLs for Na⁺ and K⁺ uptake of the shoots and roots controlling rice salt tolerance. *Theor Appl Genet*, 2004, 108(2): 253-260.
- [12] Koyama M L, Levesley A, Koebner R M D, et al. Quantitative trait loci for component physiological traits determining salt tolerance in rice. *Plant Physiol*, 2001, 125(1): 406-422.
- [13] 顾兴友, 梅曼彤, 严小龙, 等. 水稻耐盐性数量性状位点的初步检测. 中国水稻科学, 2000, 14(2): 65-70.
- [14] Zhang G Y, Guo Y, Chen S L, et al. RFLP tagging of a salt tolerance gene in rice. *Plant Sci*, 1995, 110(2): 227-234.
- [15] 祁栋灵, 张三元, 曹桂兰, 等. 水稻发芽期和幼苗前期耐碱性的鉴定方法研究. 植物遗传资源学报, 2006, 7(1): 74-80.
- [16] 韩龙植. 水稻种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社, 2006: 105-106.
- [17] 邹喻莘, 葛颂, 王晓东. 系统与进化植物学中的分子标记. 北京: 科学出版社, 2001: 7-18.
- [18] 刘仁虎, 孟金陵. MapDraw 在 Excel 中绘制遗传连锁图的宏. 遗传, 2003, 25(3): 317-321.
- [19] McCouch S R, Cho Y G, Yang M, et al. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet Newsl*, 1997, 14: 11-13.
- [20] Stuber C W, Lincoln S E, Wolff D W, et al. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics*, 1992, 132(3): 823-839.
- [21] Akbar M, Yabuno T, Nakao S. Breeding for saline-resistant varieties of rice: I. Variability for salt tolerance among some rice varieties. *Jpn J Breeding*, 1972, 22(5): 278-284.
- [22] Akbar M, Yabuno T. Breeding saline-resistant varieties of rice: IV. Inheritance of delayed-type panicle sterility induced by salinity. *Jpn J Breeding*, 1977, 27(3): 237-240.
- [23] Akbar M, Khush G S, Hillerislambers D. Genetics of salt tolerance in rice//Banta S J. Rice Genetics I. Proceedings of the International Rice Genetics Symposium. Manila, Philippines: IRRI, 1985: 399-409.
- [24] Moeljopawira S, Ikehashi H. Inheritance of salt tolerance in rice. *Euphytica*, 1981, 30(2): 291-230.
- [25] Jones M P. Genetic analysis of salt tolerance in mangrove swamp rice// Banta S J. Rice Genetics I. Proceedings of the International Rice Genetics Symposium. Manila, Philippines: IRRI, 1985: 411-422.
- [26] Qi D L, Guo G Z, Lee M C, et al. Identification of quantitative trait loci for the dead leaf rate and the seedling dead rate under alkaline stress in rice. *J Genet Gen*, 2008, 35(5): 299-305.
- [27] 祁栋灵, 郭桂珍, 李明哲, 等. 碱胁迫下梗稻幼苗前期耐碱性的数量性状基因座检测. 作物学报, 2009, 35(2): 301-308.
- [28] 孙勇, 藏金萍, 王韵, 等. 利用回交导入系群体发掘水稻种质资源中的有利耐盐 QTL. 作物学报, 2007, 33(10): 1611-1617.
- [29] Xiao J H, Grandillo S, Ahn S N, et al. Genes from wild rice improve yield. *Nature*, 1996, 384: 223-224.
- [30] Li D J, Sun C Q, Fu Y C, et al. Identification and mapping of genes for improving yield from Chinese common wild rice (*O. rufipogon* Griff.) using advanced backcross QTL analysis. *Chinese Sci Bull*, 2002, 47(18): 1533-1537.
- [31] 韩龙植, 乔永利, 曹桂兰, 等. 水稻生长早期耐冷性 QTL 分析. 中国水稻科学, 2005, 19(2): 122-126.