

水稻抗倒力及相关抗倒伏性状的 QTL 分析

胡江¹ 藤本宽² 郭龙彪¹ 曾大力¹ 张光恒¹ 董国军¹ 王小虎¹ 朱立煌³ 钱前^{1,*}

(¹ 中国水稻研究所 水稻生物学国家重点实验室, 浙江 杭州 310006; ² 日本国际农林水产业研究中心, 日本 筑波 305-8686; ³ 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 北京 100101; * 通讯联系人, E-mail: qianqian188@hotmail.com)

QTL Analysis of Lodging Resistance Force and Lodging Resistance Related Traits in Rice

HU Jiang¹, Kan FUJIMOTO², GUO Long biao¹, ZENG Da li¹, ZHANG Guang heng¹, DONG Guo jun¹, WANG Xiao hu¹, ZHU Li huang³, QIAN Qian^{1,*}

(¹ State Key Laboratory of Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China; ² Japan International Research Center for Agricultural Sciences, Tsukuba 305 8686, Japan; ³ Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; * Corresponding author, E-mail: qianqian188@hotmail.com)

Abstract: A set of 127 doubled haploid (DH) lines derived from a cross between an indica parent Zhaiyeqing 8 and a japonica variety Jingxi 17 were used to investigate the traits related to lodging resistance such as the lodging resistance force, plant perimeter, plant height, panicle number per plant, gravity center height and aboveground fresh biomass. The quantitative trait loci (QTLs) were identified based on the molecular linkage map. Except for aboveground fresh biomass, a total of eight QTLs affecting other five traits were detected. One QTL each for lodging resistance force, plant perimeter and panicle number per plant was detected on chromosomes 8, 8 and 12 with the explained variance of 18.4%, 12.6% and 10.6%, respectively. Two QTLs for plant height were located on chromosomes 4 and 8 with the explained variance of 12.7% and 12.5%, respectively. Three QTLs related to gravity center height were on chromosomes 4, 8 and 10 with the explained variance of 12.5%, 14.6% and 10.0%, respectively. There were significant positive correlations between the lodging resistance force and plant perimeter, plant height, gravity center height and aboveground fresh biomass.

Key words: rice; lodging resistance related trait; lodging resistance force; doubled haploid population; quantitative trait locus; gene mapping

摘要: 以典型的籼粳交(窄叶青8号/京系17)的F₁花培加倍单倍体为材料,考查了抗倒力、株围、株高、有效穗数、重心高和地上部生物量等抗倒伏相关性状。利用该群体的分子连锁图谱进行QTL区间作图分析,除地上部生物量外,其他5个性状均检测到了相关的QTL,其中与抗倒力、株围、有效穗数相关的QTL各1个,分别位于第8、8和12染色体上,贡献率分别为18.4%、12.6%和10.6%。与株高相关的QTL 2个,位于第4和第8染色体上,贡献率分别为12.7%和12.5%。与重心高相关的QTL 3个,位于第4、8和10染色体上,贡献率分别为12.5%、14.6%和10.0%。相关分析表明,抗倒力与株围、株高、重心高和地上部生物量均呈极显著正相关。

关键词: 水稻; 抗倒伏性状; 抗倒力; 加倍单倍体; 数量性状座位; 基因定位

中图分类号: Q943.2; Q945.78; S511.034

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2008)02-0211-04

水稻是我国第一大粮食作物,其产量的高低直接关系到国家的粮食安全。倒伏是水稻产量的一个重要限制因素。据测算,水稻在乳熟期、蜡熟期和黄熟期倒伏将分别减产34%、21%和20%^[1]。20世纪60年代的“绿色革命”就是通过矮化育种提高水稻的耐肥和抗倒能力而获得高产、稳产。虽然矮化品种有利于抗倒,但由于受它自身的生物合成量的限制,并不利于产量的进一步提高。因此,在不倒伏的前提下适当提高株高,通过获得高生物合成量来挖掘产量潜力已成为水稻高产育种研究的热点^[2-5]。近年来推广和流行的直播稻免除了传统的育秧和移栽工序,在节省劳力的同时更有利于水稻的机械化、轻型化生产,但由于其根系分布较浅,倒伏风险加大,因而在生产上更需要抗倒性强的品种^[6-9]。

本研究以籼粳交加倍单倍体(DH)群体(窄叶青8号/京系17)为材料,考查了抗倒力及相关抗倒伏性状在DH群体中的表现,通过QTL分析,研究抗倒伏微效基因的作用及其遗传机制,以探讨它在育种中的应用价值。

1 材料与方法

1.1 供试群体

通过典型的籼稻品种窄叶青8号与粳稻品种京系17的

F₁代花药培养,获得了一个由127个稳定株系组成的DH群体。

1.2 测定方法

DH群体及其双亲种植于中国水稻研究所试验基地,2次重复,常规大田管理。抗倒力的测定参照Kashiwagi等^[10],并略作调整。抽穗时分别记载DH群体及其双亲的抽穗日期,各株系分别在抽穗两周后取样测量,应用AIKOH推拉力计(MODEL 9500 SERIES)转动45°测定各株系的抗倒力(图1)。同时,考查该株系的株围、株高、有效穗数和重心高等与抗倒伏相关的性状。其中株围为贴地稻基部的周长,重心高为贴地稻基部至重心平衡点(重心平衡点是地上部植株放在0.5 cm杆上平衡时的接触点)的距离。每个株系取中间8个单株调查,取平均值用于数据分析。

1.3 图谱构建

利用RFLP、RAPD、SSR、AFLP以及同工酶标记,构建

收稿日期: 2007-01-09; 修改稿收到日期: 2007-08-01。

基金项目: 国家973计划资助项目(2005CB120805); 国家863计划资助项目(2006AA10A102)。

第一作者简介: 胡江(1980-),男,硕士,研究实习员。



图1 固定在特制转动支架上的压力仪

Fig. 1. The fixed instrument for pushing resistance force.

水稻抽穗后两周,在茎秆20 cm处压弯至45°倾角,此时压力仪上记录的最大压力值即为所测植株的抗倒力。A—压力仪水平0°;B—压力仪转动45°;C—田间测量。

Measurement of maximum force pushing a plant to 45° on 20 cm culm height at 2 weeks after heading. A, Push pull gauge was on horizontal; B, Push pull gauge was at 45°; C, Lodging resistance force was measured when plants were bent to 45°.

了该DH的高密度分子连锁图谱,共计234个标记,并均匀分布于水稻12条染色体上^[11]。

1.4 数据分析和QTL分析

QTL定位采用区间作图法,用Mapmaker/QTL 1.1b软件进行^[12]。以LOD值2.4为阈值来判断QTL的存在与否,即标记区间 $LOD > 2.4$,则认为该区间LOD值最高处所对应的位点即为该性状的1个QTL。QTL的命名原则遵循McCouch等^[13]。

2 结果与分析

2.1 抗倒伏相关性状的表型与变异

DH群体及其双亲抗倒伏性状的相关表型分布见表1。双亲之间除抗倒力和株围未达到显著差异外,其余4个性状

的差异都达到了显著或极显著水平。6个性状在DH群体中均表现为双向超亲分离,除有效穗数的偏度和峰度以及株围的峰度大于1外,其余的均小于1。各性状的均值介于双亲之间,适合于QTL分析。

2.2 抗倒伏相关性状的相关分析

各抗倒伏相关性状的相关分析表明(表2),水稻植株的抗倒力与株围、株高、重心高、地上部生物量均呈极显著正相关。株高与重心高、地上部生物量、有效穗数的相关性也达到1%的显著水平。表明该DH群体株高越高,地上部生物量也越大,抗倒力也越强,同时重心提高,有效穗数降低。

2.3 QTL定位

利用该DH群体的QTL定位结果如图2和表3。除地上部生物量外,其他5个性状共检测到8个相关的QTL。其

表1 亲本与DH群体抗倒伏相关性状的表型与分布

Table 1. Performance and distribution of lodging resistance-related traits in the DH population and their parents.

性状 Trait	亲本 Parent			DH群体 DH population			
	窄叶青8号 Zhaiyeqing 8	京系17 Jingxi 17	T统计量 T statistic	平均值 Mean	变异范围 Range	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
抗倒力 Lodging resistance force/N	19.57	21.94	0.92	25.88	11.47 ~ 44.69	0.36	-0.43
株围 Plant perimeter/cm	10.53	9.79	0.96	10.34	7.63 ~ 14.79	0.88	1.26
株高 Plant height/cm	97.06	105.63	6.57**	98.59	68.8 ~ 136.94	0.33	0.32
有效穗数 Panicle number per plant	11.69	8.81	2.26*	9.79	6.00 ~ 20.56	1.36	3.90
重心高 Gravity center height/cm	36.19	38.73	5.22**	34.80	21.17 ~ 48.64	0.20	0.35
地上部生物量 Aboveground fresh biomass/(kg·plant ⁻¹)	1.25	0.94	2.19*	0.98	0.50 ~ 1.57	0.46	0.86

*, ** 分别表示在5%和1%水平上差异显著。下表同。

*, ** indicate significant difference at 5% and 1% levels, respectively. The same as in the tables below.

表2 抗倒伏相关性状在DH群体中的相关系数

Table 2. Coefficients of correlation among the traits related to lodging resistance in the DH population.

性状 Trait	抗倒力 Lodging resistance force	株围 Plant perimeter	株高 Plant height	有效穗数 Panicle number per plant	重心高 Gravity center height
株围 Plant perimeter	0.289**				
株高 Plant height	0.424**	-0.025			
有效穗数 Panicle number per plant	-0.135	0.315**	-0.361**		
重心高 Gravity center height	0.413**	-0.195*	0.916**	-0.460**	
地上部生物量 Aboveground fresh biomass	0.666**	0.401**	0.608**	0.181*	0.555**

表 3 DH 群体抗倒伏性状的 QTL 定位

Table 3 . Biometrical parameters of QTL for lodging resistance in DH population .

性状 Trait	位点 QTL	染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	LOD 值 LOD score	贡献率 Variance explained/%	加性效应 Additive effect
抗倒力 Lodging resistance force	<i>qPRF 8</i>	8	RZ617 - G2132	4 .11	18 .4	0 .6381
株围 Plant perimeter	<i>qPP 8</i>	8	RG1 - CT56	3 .18	12 .6	- 0 .9224
株高 Plant height	<i>qPH 4</i>	4	G271 - C513	2 .59	12 .7	9 .7692
	<i>qPH 8</i>	8	G2132 - G192	3 .14	12 .5	9 .5668
有效穗数 Panicle number per plant	<i>qPN 12</i>	12	G2140 - RG457	2 .76	10 .6	- 1 .4678
重心高 Gravity center height	<i>qGCH 4</i>	4	G271 - C513	2 .92	12 .5	3 .7308
	<i>qGCH 8</i>	8	G2132 - G192	3 .73	14 .6	3 .9978
	<i>qGCH 10</i>	10	C16 - CT221	2 .52	10 .0	3 .2280

中在第 8 染色体上检测到了 1 个与抗倒力相关的 QTL ,LOD 值为 4 .11 ,贡献率达 18 .4% ,加性效应为正 ,表明来自京系 17 的等位基因可以增加植株的抗倒力。在第 8 染色体上还检测到 1 个与株围相关的 QTL ,其 LOD 值为 3 .18 ,贡献率为 12 .6% ,加性效性为负 ,表明来自窄叶青 8 号的等位基因可以增加植株的株围。共检测到 2 个与株高相关的 QTL ,它们的贡献率分别为 12 .7% 和 12 .5% ,其增效等位基因均来自京系 17。在第 12 染色体上检测到 1 个与有效穗数相关的 QTL ,来自窄叶青 8 号的该等位基因每丛可以增加 1.46 个有效穗。在第 4、8、10 染色体上共检测到 3 个与重心高有关的 QTL ,累计贡献可达 37 .1% ,他们的加性效应均为正值 ,表明来自京系 17 的等位基因可以增加植株的重心高。

3 讨论

国内外的研究表明 ,倒伏除了与种植密度、氮肥施用量以及病虫害密切相关外 ,还与植株的许多物理性状有关 ,如

株高、节间长粗、茎秆壁厚、茎鞘干物质质量及根系数量与分布等 ,尤其与株高显著相关^[14-18]。但在相同株高的条件下 ,不同品种的抗倒伏能力差异十分显著 ,表明株高并不是决定倒伏的唯一主要因素^[10, 19-20]。马均等^[20]的研究显示 ,株高为 100、110 和 110 ~ 120 cm 的轻穗、中穗和重穗型品种在第 3、4 和第 5 节间茎秆的弯曲力矩和抗折力均逐渐增大 ,而抗倒伏能力却并未降低。本研究的 QTL 分析表明 ,在第 8 染色体上 G2132 相邻的区域内 ,来自京系 17 的等位基因 ,可以增加植株的高度和抗倒力。相关分析也表明株高与植株的抗倒力及地上部生物量均呈极显著的正相关 ,即高的植株具有高生物合成量 ,并且其抗倒力也增强 ,再次表明植株高度的适当增加 ,不仅不会减小水稻植株的抗倒力 ,而且由于株高的适当增加 ,可以改善群体的通风透光状况 ,使茎秆粗壮 ,根系发达 ,反而增加植株的抗倒力 ,从而构筑高产的生物学基础。当然 ,我们的研究结果也与取样的时间、部位以及单秆或多秆等有关。在水稻的灌浆和成熟过程中 ,植株的抗倒伏

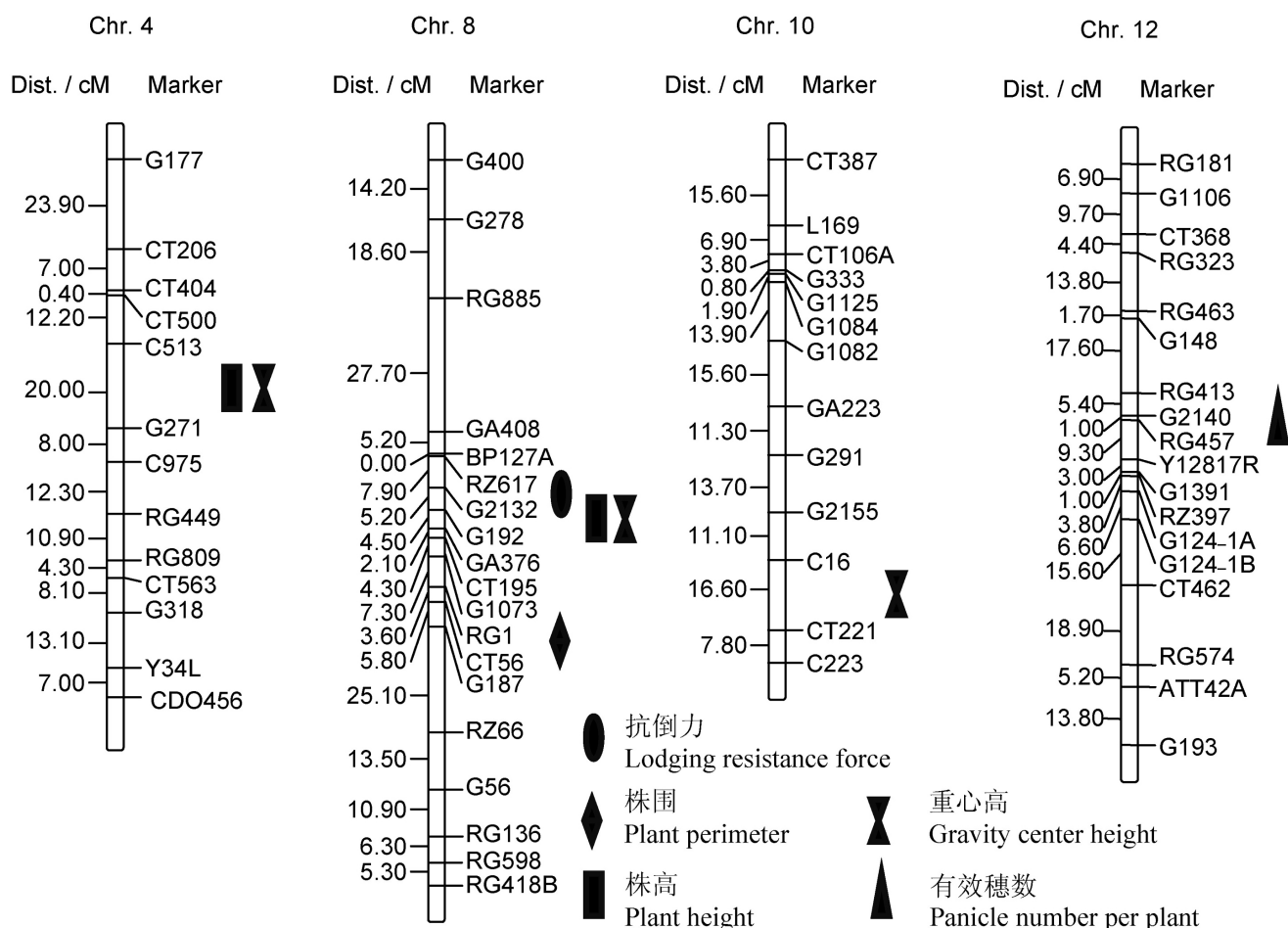


图 2 DH 群体抗倒伏性状的 QTL 图谱

Fig .2 . QTL map of lodging resistance related traits in the DH population .

能力也在逐渐发生变化,而我们选择了植株最重的乳熟期作为取样时间,这样可以减少后期病虫害的影响。在测定抗倒力时,测定部位都是在距地面 20 cm 处,没有考虑各株系重心高低的差异,所以植株重心所在高度的抗倒力大小是否有类似结果,有待进一步研究。

Lu 等^[21]和李仕贵等^[22]在不同环境下用窄叶青 8 号/京系 17 的 DH 群体分别在第 4、7 和 8 染色体重复检测到控制株高的 QTL。叶少平等^[23]也在不同环境下用培矮 64S/日本晴的 F₂ 和 F₂₋₃ 群体在第 1 和第 4 染色体重复检测到与株高相关的 QTL。Li 等^[24]、Mei 等^[25-26]和郭龙彪等^[27]用不同的群体均在第 3 和第 8 染色体定位到了控制株高的 QTL。本研究利用窄叶青 8 号/京系 17 的 DH 群体检测到两个控制株高的 QTL,即 *qPH 4* 和 *qPH 8*,与上述在第 4 和第 8 染色体上报道的控制株高的 QTL 所在区间重叠或相近,表明在第 4 和第 8 染色体上存在控制株高的 QTL,但在同一染色体上的这些 QTL 是否是同一个基因座位,有待进一步验证。本研究在第 4 和第 8 染色体上检测到的控制重心高的 QTL 位点均与控制株高的基因座位所在区间相互重叠,表明株高与重心高的遗传机制密切相关,这也解释了两者高达 91.6% 的相关性的原因。在第 12 染色体上还检测到一个控制有效穗数的 QTL(*qPN 12*),对该位点的报道较少,仅徐建龙等^[28]在该区段附近定位到一个与有效穗数相关的 QTL。

Li 等^[24]和郭龙彪等^[27]的研究结果表明双亲表型之间虽然没有显著差异,但却仍能成功地检测到相关的 QTL。这是由于双亲之间实际上存在着一系列不同的等位基因,只不过这些等位基因的作用相互抵消,而使双亲表型相近,其后代却能表现出明显的超亲分离。本研究所利用的 DH 群体的双亲虽在抗倒力和株围性状上不存在显著差异,但都成功地在第 8 染色体上检测到了 1 个相关的 QTL。肖应辉等^[29]利用 Nipponbare/Kasalath//Nipponbare 的回交重组自交系群体也在第 8 染色体上检测到抗倒伏指数的 *qLI 8*,而与 Kashiwagi 等^[10]用日本晴和 Kasalath 的回交重组自交系检测到的基部抗倒力及张秋英等^[30]用珍汕 97B/密阳 46 的重组自交系检测到的抗倒伏能力的 QTL 位点有所差异,显示出不同材料的抗倒伏性控制基因有所不同。这为通过聚合不同抗倒伏性基因,选育更强的抗倒伏品种提供了种质基础。

参考文献:

- [1] 李文熙. 水稻倒伏的原因及减轻危害的对策. 韩国作物学会志, 1991, 36(5): 383-393.
- [2] 杨守仁, 张龙步, 陈温福, 等. 水稻超高产育种的理论和方法. 中国水稻科学, 1996, 10(2): 115-120.
- [3] 袁隆平. 杂交水稻超高产育种. 杂交水稻, 1997, 12(6): 1-6.
- [4] 程式华, 翟虎渠. 杂交水稻超高产育种策略. 农业现代化研究, 2001, 21(3): 147-150.
- [5] 陈温福, 徐正进, 张龙步. 水稻超高产育种——从理论到实践. 沈阳农业大学学报, 2003, 34(5): 324-327.
- [6] 金千瑜, 欧阳由男, 陆永良, 等. 我国南方直播稻若干问题及其技术对策研究. 中国农学通报, 2001, 17(5): 44-48.
- [7] 顾掌根, 王岳钧. 水稻直播高产机理研究初报. 浙江农业科学, 2001(2): 51-54.

- [8] 王崇福, 倪胜, 李耀武, 等. 单季稻直播田中后期倒伏控制途径. 中国稻米, 2005(5): 40.
- [9] 陈翻身, 许四五. 水稻直播栽培三个技术瓶颈问题形成原因及对策. 中国稻米, 2006(2): 33-34.
- [10] Kashiwagi T, Ishimaru K. Identification and functional analysis of a locus for improvement of lodging resistance in rice. *Plant Physiol*, 2004, 134(22): 676-683.
- [11] Zhu L H, Chen Y, Xu Y B, et al. Construction of a molecular map of rice and gene mapping using a double haploid population of a cross between indica and japonica varieties. *Rice Genet Newsl*, 1993, 10: 132-134.
- [12] Lander E S. MAPMAKER: An interactive computer package for constructing primary genetics linkage maps of experimental and natural populations. *Genomics*, 1987, 1: 174-181.
- [13] McCouch S R, Chao Y G, Yano M, et al. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet Newsl*, 1997, 14: 11-13.
- [14] 孙旭初. 水稻茎秆抗倒性的研究. 中国农业科学, 1987, 20(4): 32-37.
- [15] 李荣田, 姜廷波, 秋太权, 等. 水稻倒伏对产量影响及倒伏和株高关系的研究. 黑龙江农业科学, 1996(1): 13-17.
- [16] Terashima K. Ecophysiological study of root lodging tolerance in direct seeded rice cultivars. *JARQ*, 1997, 31: 155-162.
- [17] 张忠旭, 陈温福, 杨振玉, 等. 水稻抗倒伏能力与茎秆物理性状的关系及其对产量的影响. 沈阳农业大学学报, 1999, 30(2): 81-85.
- [18] 杨惠杰, 杨仁崔, 李义珍, 等. 水稻茎秆性状与抗倒性的关系. 福建农业学报, 2000, 15(2): 1-7.
- [19] Ookawa T, Ishihara K. Varietal difference of physical characteristics of the culm related to lodging resistance in paddy rice. *Jpn J Crop Sci*, 1992, 61: 419-425.
- [20] 马均, 马文波, 田彦华, 等. 重穗型水稻植株抗倒伏能力的研究. 作物学报, 2004, 30(2): 143-148.
- [21] Lu C, Shen L, Tan Z, et al. Comparative mapping of QTL for agronomic traits of rice across environments using a doubled haploid population. *Theor Appl Genet*, 1996, 93: 1211-1217.
- [22] 李仕贵, 马玉清, 何平, 等. 不同环境条件下水稻生育期和株高的 QTL 分析. 作物学报, 2002, 28(4): 546-550.
- [23] 叶少平, 李杰勤, 张启军, 等. 不同环境条件下水稻株高的 QTL 定位分析. 四川农业大学学报, 2006, 24(1): 20-24.
- [24] Li Z K, Pinson S R M, Stansel J W, et al. Identification of quantitative trait loci for heading date and plant height in cultivated rice. *Theor Appl Genet*, 1995, 91: 374-381.
- [25] Mei H W, Luo L J, Ying C S, et al. Gene actions of QTLs affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two testcross populations. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 89-101.
- [26] Mei H W, Li Z K, Shu Q Y, et al. Gene actions of QTLs affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two backcross populations. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 649-659.
- [27] 郭龙彪, 罗利军, 邢永忠, 等. 水稻汕优 63 重组自交系重要农艺性状的 QTL 和互作分析. 农业生物技术学报, 2002, 4: 327-333.
- [28] 徐建龙, 薛庆中, 罗利军, 等. 水稻单株有效穗数和每穗粒数的 QTL 剖析. 遗传学报, 2001, 28(8): 752-759.
- [29] 肖应辉, 罗丽华, 闫晓燕, 等. 水稻品种倒伏指数 QTL 分析. 作物学报, 2005, 31(3): 348-354.
- [30] 张秋英, 欧阳由男, 戴伟民, 等. 水稻基部伸长节间性状与倒伏相关性分析及 QTL 定位. 作物学报, 2005, 31(6): 712-717.