

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2011.00381

小麦种子根结构及胚芽鞘长度的 QTL 分析

刘秀林^{1,2} 昌小平² 李润植¹ 景蕊莲^{2,*}

¹ 山西农业大学, 山西太谷 030801; ² 农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程 / 农业部作物种质资源与生物技术重点开放实验室 / 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081

摘要: 为探讨小麦种子根结构及胚芽鞘长度的遗传基础, 以小麦 DH 群体(旱选 10 号×鲁麦 14)的 150 个株系为材料, 利用凝胶室培养幼苗, 测定种子根的数目和最大根长、胚芽鞘长度、根苗干重比等性状, 并通过扫描仪测定幼苗种子根的总长度、根直径及角度。利用已经构建的 DH 群体遗传连锁图谱, 采用基于混合线性模型的复合区间作图法分析上述性状的 QTL。在 1A、1B、2B、2D、3B、4A、4D、5A、5B、6A、7A 和 7B 共 12 条染色体上检测到 12 个加性效应 QTL 和 7 对加性×加性互作效应 QTL。QTL 的加性效应值在 0.02~8.45 之间, 对表型变异的贡献率为 5.64%~12.37%。7 对加性×加性互作效应 QTL 分布在 1A-2B(2)、1A-6A、1B-2D、5B-6A、6A-7A 和 6A-7B 等 6 对染色体之间, 其互作效应值为 0.20~7.45, 对表型变异的贡献率为 8.70%~15.90%。在染色体 3B 和 7A 上各检测到 1 个种子根结构相关性状的 QTL 簇。

关键词: 小麦; 种子根结构; 胚芽鞘长度; 数量性状位点; DH 群体; 凝胶室

Mapping QTLs for Seminal Root Architecture and Coleoptile Length in Wheat

LIU Xiu-Lin^{1,2}, CHANG Xiao-Ping², LI Run-Zhi¹, and JING Rui-Lian^{2,*}

¹ Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China; ² National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement / Key Laboratory of Crop Germplasm & Biotechnology, Ministry of Agriculture / Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

Abstract: Root system is important for belowground nutrients acquisition, and is also an important part to respond to drought stress. The purpose of this study was to dissect the genetic basis of seminal root architecture and coleoptile length of wheat by mapping quantitative trait loci (QTLs) of target traits. A doubled haploid (DH) population with 150 lines derived from a cross between two common Chinese wheat varieties Hanxuan 10 and Lumai 14 was used as the plant materials. Gel-chamber was employed to evaluate seminal root architecture traits, including maximum root length (MRL), root number (RN), total root length (TRL), root diameter (RD), root angle (RA), ratio of root dry weight to shoot dry weight (RDW/SDW), and coleoptile length (CL) of seedlings. QTLs for these traits were detected using mixed-model-based composite interval mapping method. A total of 12 additive-effect QTLs and 7 pairs of additive × additive QTLs associated with the target traits were mapped on chromosomes 1A, 1B, 2B, 2D, 3B, 4A, 4D, 5A, 5B, 6A, 7A, and 7B. The phenotypic variation explained by individual additive-effect QTL varied from 5.64% to 12.37%. The additive effects ranged from 0.02 to 8.45. The phenotypic variation explained by each pair of epistatic QTLs varied from 8.70% to 15.90%. The epistatic effects ranged from 0.20 to 7.45. Two QTL clusters for seedling root traits were detected on chromosomes 3B and 7A. These results would be helpful to marker-assisted selection of seminal root architecture and coleoptile.

Keywords: Wheat; Seminal root architecture; Coleoptile length; QTL; DH lines; Gel-chamber

根系在植物的生长发育及生命活动中具有重要作用, 研究植物根系的形态结构特征具有重要的理论和生产实践意义^[1]。对于根系, 由于生长在地下,

缺乏简单、有效的性状检测方法, 加之根部性状受环境影响, 具有较大的遗传变异^[2], 研究难度大。因此, 在过去的几十年中, 对植物的研究大都聚焦于

本研究由国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2010CB125905)和 CGIAR 挑战计划项目(GCP, G7010.02.01)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 景蕊莲, E-mail: jingrl@caas.com.cn

第一作者联系方式: E-mail: liuxiulin1002@126.com

Received(收稿日期): 2010-08-18; Accepted(接受日期): 2010-12-06.

地上部影响作物产量的性状,对根系的关注相对较少^[3],文献报道也只限于根系形态、生理性状及其与抗旱性的关系^[4-10]。利用分子数量遗传学方法可以在分子水平上研究根系形态结构的遗传基础,在水稻上利用不同遗传群体已定位了许多与根系性状相关的 QTL^[11-13];而在小麦上,关于苗期根系性状 QTL 的研究报道较少。张正斌和徐萍^[14]利用小麦 RIL 群体,定位了控制根数、根直径、根干重、根冠比,以及根生长速率的 QTL。周晓果等^[15]利用水培法考察了小麦加倍单倍体(DH)群体在营养液和营养液加 PEG-6000 两种水分条件下的根系性状,并进行 QTL 定位分析,共检测到 11 个加性、15 对加性×加性互作效应 QTL。李卓坤等^[16]利用“永久 F₂”群体,分析营养液培养条件下小麦幼苗根系性状的 QTL,共检测到 7 个加性效应和 12 对加性×加性互作效应 QTL。对根部性状的研究大多是利用营养液培养方法,无法测定根系的开张角度,而该性状对于植物吸收水分和养分具有重要意义,迄今为止,尚未见对种子根角度的研究报道。2004 年, Bengough 等^[17]报道了利用凝胶室观察根系构型的方法,认为凝胶室中的根系构型与大田条件下相似,是较为理想的研究根系结构的方法。Sanguineti 等^[18]利用凝胶法培养幼苗,研究了 57 份硬粒小麦种子根的遗传基础。目前,国内外尚无利用该方法进行大规模根系研究的报道。本研究利用凝胶室培养幼苗,测定种子根结构性状及胚芽鞘长度,并进行数量性状位点(QTL)遗传作图,旨在揭示小麦幼苗根系性状的分子遗传基础,为分子标记选择根系性状奠定基础。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

以小麦 DH 群体(旱选 10 号×鲁麦 14)的 150 个株系为材料。母本旱选 10 号是山西省农业科学院于 1966 年育成的旱地品种,抗旱、耐瘠性强,目前在晋中、陕北的丘陵旱地仍有一定的栽培面积;父本鲁麦 14 由山东省烟台市农业科学研究所于 1986 年育成,曾在鲁、晋南、苏北、冀中南及皖北的高肥水地大面积推广种植^[19]。本实验室已构建了含有 395 个标记的 DH 群体遗传连锁图,覆盖 3 904 cM 的染色体区段,标记之间的平均距离为 9.9 cM,基因组 A、B、D 上分别有 161、177 和 57 个标记^[20]。

1.2 凝胶室培养

将长×宽为 50 cm × 20 cm 的平板玻璃水平放置,

在玻璃板的四周放置 1 mm 厚的塑料条,将微波炉中熔好的 1%琼脂均匀地铺在玻璃板上,室温下凝固 30 min,形成 1 mm 厚的凝胶层。在每个 DH 株系中选择 5 粒大小一致的种子,用 10%次氯酸钠水溶液浸泡 10 min,无离子水浸泡冲洗 5~6 次^[17]。将种子胚朝下摆放在距凝胶板顶部 3.0 cm 的同一水平直线上,种子间距为 2.5 cm。为保证种子正常呼吸,在胶板的左、右两侧和底部分别加 2.0 mm 厚的塑料条,将另一块同样的凝胶板反扣在播放种子的胶板上,使两块胶板之间保留足够的空隙,形成凝胶室。用夹子固定两块玻璃板,垂直置于(20±2)℃黑暗条件下,出苗后转至 16 h/8 h 光照/黑暗条件下培养。

1.3 性状测定及统计分析

播种后第 7 天考察幼苗性状,每个株系 5 株。测定单株种子根的最大根长、根数和胚芽鞘长度。用 EPSON 扫描仪(Seiko Epson Corp, Tokyo, Japan)记录根系形态,然后用 Image J 软件测定根角度,即平面上两侧最外层根之间的夹角;用 WinRHIZO 软件(Version 2009a, b, Regent Instruments Ins., Quebec, Canada)分析单株总根长和根直径。将根和叶分别在 105℃杀青 30 min,然后 80℃烘干至平衡,计算根苗干重比。

利用 SPSS 11.0 软件计算性状的平均值、标准差、峰值、偏度等,以及性状之间的相关系数,以 5 株性状的均值作为株系的表型值。

1.4 QTL 定位分析

采用基于混合线性模型的复合区间作图软件 QTL Network2.0^[21]检测性状的 QTL。加性效应和加性×加性互作效应分析以 $P=0.05$ 为统计检测阈值,即当标记的 P 值小于检测阈值时,认为该标记处存在 1 个与性状有关的 QTL。以“Q+性状名称缩写.研究机构名称缩写-染色体编号”命名 QTL^[22]。

2 结果与分析

2.1 DH 群体及亲本的表型值

凝胶室培养条件下, DH 群体 150 个株系及其双亲种子根性状之间存在较大的差异(表 1)。旱选 10 号的种子根数、总根长、根角度、胚芽鞘长度大于鲁麦 14,而最大根长和根直径小于鲁麦 14,两亲本之间的根苗干重比相同。DH 群体根直径的平均值大于高值亲本鲁麦 14,根数平均值与鲁麦 14 相同,根苗干重比与双亲相同,其余性状介于双亲之间。DH 群体各性状均表现明显的超亲分离(图 1),表明

DH 群体中控制目标性状的等位基因广泛分离, 因此该群体适合于对目标性状进行 QTL 分析。

表 1 DH 群体及其亲本幼苗性状
Table 1 Seedling traits of DH lines and their parents

性状 Trait	旱选 10 号 Hanxuan 10	鲁麦 14 Lumai 14	DH 群体 DH lines			
			平均值±标准差 Mean ± SD	范围 Range	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness
最大根长 MRL (cm)	16.90 ± 0.40	17.60 ± 0.50	17.10 ± 1.30	9.50–20.00	0.3	-0.8
根数 RN	5.00 ± 0.70	4.30 ± 0.90	4.30 ± 0.90	3.00–5.50	-1.4	-0.1
总根长 TRL (cm)	70.10 ± 5.80	63.20 ± 9.10	64.40 ± 11.60	32.00–82.00	-0.1	0.3
根直径 RD (mm)	0.31 ± 0.01	0.33 ± 0.12	0.35 ± 0.05	0.30–0.60	0.1	-0.7
根角度 RA (°)	99.00 ± 9.40	86.70 ± 6.00	86.90 ± 22.30	50.00–150.0	-0.8	0.1
胚芽鞘长度 CL (cm)	4.40 ± 0.40	3.60 ± 0.60	3.70 ± 0.60	2.50–5.00	0.2	-0.4
根苗干重比 RDW/SDW (%)	1.10	1.10	1.10 ± 0.20	0.50–1.40	0.7	0.7

性状观测值为平均值±标准差。MRL: 最大根长; RN: 根数; TRL: 总根长; RD: 根直径; RA: 根角度; CL: 胚芽鞘长度; RDW/SDW: 根苗干重比。

Trait measurements are shown in mean±SD. MRL: maximum root length; RN: root number; TRL: total root length; RD: root diameter; RA: root angle; CL: coleoptile length; RDW/SDW: ratio of root dry weight to shoot dry weight.

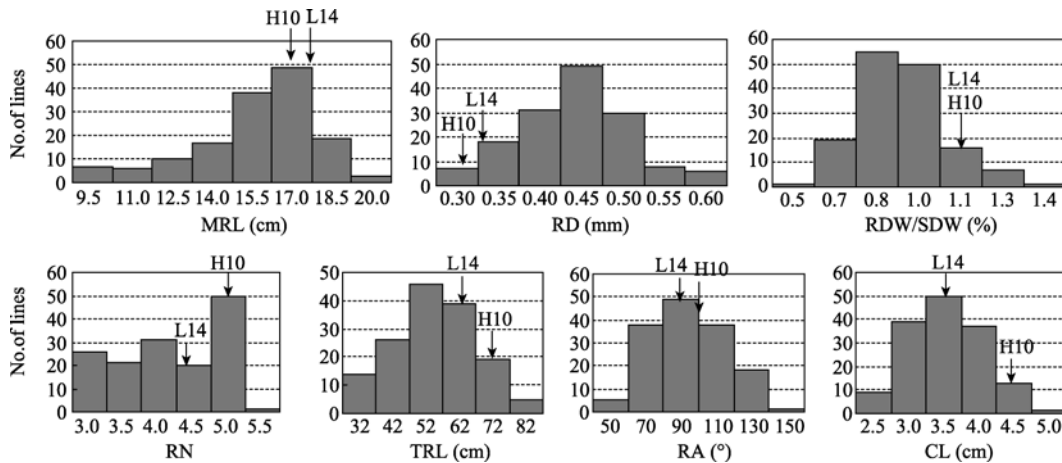


图 1 DH 群体根、苗形态性状的变异分布

Fig. 1 Frequency distribution of root and shoot traits in DH lines

MRL: 最大根长; RD: 根直径; RDW/SDW: 根苗干重比; RN: 根数; TRL: 总根长; RA: 根角度; CL: 胚芽鞘长度。H10: 旱选 10 号; L14: 鲁麦 14。

MRL: maximum root length; RD: root diameter; RDW/SDW: ratio of root dry weight to shoot dry weight; RN: root number; TRL: total root length; RA: root angle; CL: coleoptile length. H10: Hanxuan 10; L14: Lumai 14.

2.2 性状之间的相关性

不同性状之间相关系数变化较大, 介于 0.01~0.65 之间(表 2), 其中最大根长与总根长、根苗干重比呈极显著正相关($P<0.01$), 相关系数分别为 0.65 和 0.45; 根数与总根长、根角度之间也呈极显著正相关($P<0.01$), 相关系数分别为 0.38 和 0.53。根数多的株系往往具有较大的根角度。根苗干重比除了与最大根长极显著相关外, 还与总根长及根直径极显著正相关($P<0.01$), 相关系数分别为 0.35 和 0.24; 胚芽鞘长度仅仅与根数和总根长显著负相关($P<0.05$)。

2.3 根苗性状加性效应 QTL 分析

共检测到 12 个与 7 个根苗性状相关的加性效应

QTL (表 3)。单个 QTL 的加性效应值在 0.02~8.45 之间, 对表型变异的贡献率范围在 5.64%~12.37% 之间。除控制最大根长的 QTL 增效等位基因来自鲁麦 14 外, 其余性状的增效等位基因均来自旱选 10 号。

在 4A 染色体上检测到 1 个控制最大根长的 QTL, 该增效等位基因来源于亲本鲁麦 14, 加性效应值为 0.82, 对表型变异的贡献率为 12.37%。在 2B(2)、3B(1)、7A(1)染色体上共检测到 4 个控制根数的 QTL, 加性效应值在 0.15~0.25 之间, 其中位于 2B 染色体上 Xgwm429~Xgwm388 之间的 QTL 对表型变异的贡献率为 11.90%, 4 个 QTL 联合解释表型变异的 33.24%。在 3B 染色体控制总根长的 QTL 加

表 2 幼苗性状之间的相关系数
Table 2 Correlation coefficients among seedling traits in DH lines

性状 Trait	最大根长 MRL	根数 RN	总根长 TRL	根直径 RD	根角度 RA	胚芽鞘长度 CL
根数 RN	0.02					
总根长 TRL	0.65**	0.38**				
根直径 RD	-0.09	0.06	0.01			
根角度 RA	-0.02	0.53**	0.16*	-0.01		
胚芽鞘长度 CL	-0.04	-0.20*	-0.20*	0.01	-0.10	
根苗干重比 RDW/SDW	0.45**	0.16	0.35**	0.24**	0.07	-0.09

MRL: 最大根长; RN: 根数; TRL: 总根长; RD: 根直径; RA: 根角度; CL: 胚芽鞘长度; RDW/SDW: 根苗干重比。* 和 ** 分别表示 0.05 和 0.01 显著性水平。

MRL: maximum root length; RN: root number; TRL: total root length; RD: root diameter; RA: root angle; CL: coleoptile length; RDW/SDW: ratio of root dry weight to shoot dry weight. * and ** represent the significance at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

表 3 幼苗性状加性效应 QTL
Table 3 Additive effect QTLs for root and shoot traits in wheat seedlings

性状 Trait	QTL	标记区间 Marker interval	位置 ¹⁾ Site ¹⁾ (cM)	加性效应 ²⁾ A ²⁾	贡献率 ³⁾ h ² (%) ³⁾
最大根长 MRL	QMRL.cgb-4A	Xgwm610-Xgwm397	-0.1	-0.82**	12.37
根数 RN	QRN.cgb-2B	CWM529-WMC317	-3.0	0.15***	8.40
	QRN.cgb-2B	Xgwm429-Xgwm388	13.2	0.25**	11.90
	QRN.cgb-3B	P3622-400-P2076-147	3.7	0.19**	7.30
	QRN.cgb-7A	WMC9-P5611-367	18.7	0.15**	5.64
总根长 TRL	QRL.cgb-3B	P2076-147-Xgwm108	4.4	4.92***	9.87
根直径 RD	QRD.cgb-2D	WMC18-Xgwm30	1.3	0.03***	9.56
	QRD.cgb-3B	P2449-185-WMC231	2.6	0.02***	7.72
根角度 RA	QRA.cgb-3B	P3622-400-P2076-147	3.4	8.45***	12.16
胚芽鞘长度 CL	QCL.cgb-4D	Xgwm192-WMC331	10.9	0.21***	10.50
	QCL.cgb-7A	CWM461.1-Xgwm471	1.6	0.15***	8.95
根苗干重比 RDW/SDW	QRdw/Sdw.cgb-5A	Xgwm410-WMC340	9.4	0.05**	6.05

¹⁾ QTL 最高 LOD 值处与邻近标记之间的遗传距离, 正值表示 QTL 与左标记的遗传距离, 负值表示与右标记的遗传距离; ²⁾ 加性效应中的正值表示由亲本旱选 10 号等位基因增加的相应性状值, 负值是由亲本鲁麦 14 号等位基因增加的性状值; *, ** 和 *** 分别表示 0.05、0.01 和 0.001 的显著性水平。 ³⁾ h²(%) 表示加性 QTL 解释的表型变异率。MRL: 最大根长; RN: 根数; TRL: 总根长; RD: 根直径; RA: 根角度; CL: 胚芽鞘长度; RDW/SDW: 根苗干重比。

¹⁾ It is the genetic distance between the most likely location of putative QTL and the nearer flanking marker in marker interval. The positive genetic distance is that between QTL and the left flanking marker, the negative one is that between QTL and the right flanking marker; ²⁾ Positive value of additive effect indicates that increased effect is from Hanxuan10, and the negative value from Lumai14. *, **, and *** represent the significance at 0.05, 0.01, and 0.001, probability levels, respectively; ³⁾ h² (%) indicates the variance explained by additive QTL. MRL: maximum root length; RN: root number; TRL: total root length; RD: root diameter; RA: root angle; CL: coleoptile length; RDW/SDW: ratio of root dry weight to shoot dry weight.

性效应值为 4.92, 即该 QTL 可增加 4.92 cm 的总根长, 对表型变异的贡献率为 9.87%。在 2D、3B 染色体上分别检测到 1 个控制根直径的 QTL, 加性效应值分别为 0.03 和 0.02, 对表型变异的贡献率分别为 9.56% 和 7.72%。控制根角度的 QTL 被定位在 3B 染色体上, 加性效应值为 8.45, 即可增加根角度 8.45°, 对表型变异的贡献率为 12.16%。在 4D、7A 染色体上检测到控制胚芽鞘长度的 QTL, 加性效应值分别为 0.21 和 0.15, 对表型变异的贡献率分别为 10.50% 和 8.95%, 其中位于标记 Xgwm192~WMC331 之间的

QTL 可增加胚芽鞘长度 0.21 cm。5A 染色体上控制根苗干重比的 QTL 对表型变异的贡献率为 6.05%。

2.4 根苗性状加性×加性互作效应 QTL 分析

共检测到 7 对加性×加性互作效应 QTL, 分别控制最大根长、总根长、根角度以及胚芽鞘长度, 位于 1A-2B(2)、1A-6A、1B-2D、5B-6A、6A-7A 和 6A-7B 染色体上, 其加性×加性互作效应值在 0.20~7.45 之间, 对表型变异的贡献率范围为 8.70%~15.90% (表 4)。种子根数、根直径和根苗干重比未检测到互作效应的 QTL。

影响最大根长、总根长的加性×加性互作效应 QTL 位于 1A-2B 染色体上的相同标记区间, 其效应值分别为 0.70 和 3.67, 对表型变异的贡献率分别为 9.18% 和 8.70%。共检测到 4 对控制根角度的加性×加性互作效应 QTL, 分别位于 1A-6A、5B-6A、6A-7A 和 6A-7B 染

色体上, 加性×加性互作效应值在 5.01~7.45 之间, 对表型变异的贡献率范围在 8.89%~15.90%之间。控制胚芽鞘长度的加性×加性互作效应 QTL 被定位在 1B-2D 染色体上, 加性×加性互作效应值为 0.20, 对表型变异的贡献率为 9.34%。

表 4 幼苗性状加性×加性互作效应 QTL
Table 4 Additive × additive effect QTLs controlling root and shoot traits in wheat seedlings

性状 Trait	QTL ₁	标记区间 Marker interval	Site (cM)	QTL ₂	标记区间 Marker interval	Site (cM)	互作效应 ¹⁾ AA ¹⁾	贡献率 h ² (AA)(%)
最大根长 MRL	<i>QMRL.cgb-1A</i>	<i>WMC120-Xgwm135</i>	1.9	<i>QMRL.cgb-2B</i>	<i>Xgwm319-WMC441</i>	1.1	0.70***	9.18
总根长 TRL	<i>QRL.cgb-1A</i>	<i>WMC120-Xgwm135</i>	5.8	<i>QRL.cgb-2B</i>	<i>Xgwm319-WMC441</i>	1.1	3.67***	8.70
根角度 RA	<i>QRA.cgb-1A</i>	<i>WMC93-WMC304</i>	14.7	<i>QRA.cgb-6A</i>	<i>P1832-155-Xgwm617</i>	9.6	6.08***	8.89
	<i>QRA.cgb-5B</i>	<i>Xgwm371-Xgwm335</i>	5.0	<i>QRA.cgb-6A</i>	<i>P3456-460-P3526-130</i>	-0.1	-5.77***	10.80
	<i>QRA.cgb-6A</i>	<i>Xgdm36-P3474-260</i>	-5.0	<i>QRA.cgb-7A</i>	<i>P2071-280-Xgwm260</i>	-3.0	7.45***	15.90
	<i>QRA.cgb-6A</i>	<i>Xgdm36-P3474-260</i>	-5.0	<i>QRA.cgb-7B</i>	<i>P1123-235-Xgwm611</i>	7.7	5.01***	9.23
胚芽鞘长度 CL	<i>QCL.cgb-1B</i>	<i>P3622-280-P3442-309</i>	2.8	<i>QCL.cgb-2D</i>	<i>Xgwm539-P4233-175</i>	13.4	-0.20***	9.34

¹⁾ 加性×加性互作效应方向: 正值指亲本型>重组型; 负值指重组型>亲本型。*、** 和 *** 分别表示 0.05、0.01 和 0.001 的显著性水平。MRL: 最大根长; TRL: 总根长; RA: 根角度; CL: 胚芽鞘长度。

¹⁾ Direction of additive × additive effect: positive value represents parent type > recombinant type; negative value in a reverse order. *, **, and *** represent the significance at 0.05, 0.01, and 0.001 probability levels, respectively. MRL: maximum root length; TRL: total root length; RA: root angle; CL: coleoptile length.

3 讨论

根在植物体生命活动中具有重要的作用, 除支撑自身生长外, 主要行使吸收土壤水分及矿物质的功能。当土壤水分缺乏时, 根又是感受干旱胁迫的主要器官。在干旱胁迫条件下, 植物通过两种途径来适应环境, 一是通过气孔关闭、叶片卷曲、叶片角质层加厚等减少水分的散失; 二是通过改善根部形态性状和活力, 例如增加根数、根长、根苗比及根的穿透力等来吸收更多的水分, 同时根系下扎的角度也影响着对水肥的吸收。因此改良植物的根系结构是提高其生产力的重要途径之一^[23]。

植物的种子根在一生中都发挥着作用。当植物受到干旱胁迫时, 靠近地表的次生根及侧根生长缓慢甚至停止, 植物主要依靠种子根吸收土壤深层的水分来维持植物的生长, 因此, 在干旱条件下, 植物产量的保证很大程度上依靠种子根吸水能力^[18]。种子萌发以及幼苗期是植株形态建成的重要的阶段。研究幼苗的根系形态结构对于认识小麦的耐旱性具有重要意义。景蕊莲等^[24]用植物根系喷雾实验箱培养两叶到六叶期小麦幼苗, 研究根系形态性状的遗传力及其与抗旱性的关系, 结果表明, 小麦幼苗的抗旱性与根苗干重比呈显著正相关。本研究中最大根长与根苗干重比呈极显著正相关, 而种子根

伸长速度快、长度大是抗旱品种的特点之一, 这与前者的研究结果相似。

然而, 根系形态结构方面的研究因植物根系生长于地下, 缺乏简单、有效的检测方法而滞后于地上部性状的研究。目前, 对根部性状的测定大多在人工控制条件下进行^[25], 主要有土培法和水培法。利用土柱或根管等土培法研究根系, 生长环境接近自然条件, 但根系冲洗过程中根系形态容易受到伤害, 根系的构型难以维持, 且费时费力。相比之下, 水培法在根系研究中应用较多, 其优点是能够保持完整的根系, 检测方便, 不过该方法仍然难以维持根系的构型, 无法准确测量根角度等几何学特性^[17]。近年来报道的凝胶室培养法促进了对根部性状的研究^[17]。与土培法相比, 利用凝胶室可以实时观测根系生长状况, 保持根系的构型, 且根系形态结构比较接近于自然, 检测过程中不易伤根。除具有水培方法的所有优点外, 还可以在近似大田生长条件下研究根系的构型^[17]。凝胶室培养法是目前较为理想的探究根部性状的方法。利用凝胶室培养法可以方便地研究根的延长速率、总根长、最大根长、根数、根角度等^[17], 但是由于受凝胶器械限制, 仅限于检测小麦等禾本科作物少数材料的苗期根部性状。本研究借助凝胶室培养小麦 DH 群体的 150 个株系, 成功检测了幼苗种子根的多

项形态结构性状。

本实验检测到的控制小麦种子根结构性状的加性及加性×加性互作效应 QTL 对表型变异贡献率较大, 单个 QTL 可解释表型变异的 5.64%~15.90%。不同研究者利用同一遗传群体检测到的 QTL 之间存在共定位现象。例如, 在 4A 染色体上控制最大根长的 QTL 与 An 等^[26]利用同一 DH 群体在低氮条件下定位的氮利用效率 QTL 位于相同区间, 表明控制根长的基因也可能同时控制氮利用效率。与周晓果等^[15]利用相同遗传群体水培幼苗定位的控制根数的 QTL 均位于 2B 染色体上标记 *Xgwm429~Xgwm388* 之间, 可解释表型变异的 11.90%, 表明该位点存在控制种子根数目的重要基因。通过比较发现, 一些染色体区间是根系性状的热点区间, 这与在不同作物中发现相关性状 QTL 常常定位于相同或相近染色体区段的研究结果相似^[27-29]。例如在染色体 3B 的 *P3622-400~P2076-147~Xgwm108* 标记区间同时存在控制根数、根角度及总根长 3 个 QTL, 其中根数、根角度 QTL 之间仅相差 0.3 cM。An 等^[26]在该区间内也定位了 2 个控制氮利用效率的 QTL。李卓坤等^[16]在该位点检测到 1 个控制小麦根长的 QTL, 张正斌和徐萍^[14]也在该位点定位了一个关于水分利用效率的 QTL。本研究与周晓果等^[15]均在染色体 7A 的同一区间上定位了另一个控制根数的 QTL, 其他研究者也在该位点附近检测到了控制根鲜重^[15]、氮利用效率^[26]的 QTL。由此可见, 染色体 3B 和 7A 上具有控制种子根结构及氮利用效率的重要位点, 这些位点可能存在一因多效基因或紧密连锁的基因, 这为进一步在该区段内发掘控制根系相关性状的重要基因以及分子标记育种奠定了基础。

胚芽鞘长度受遗传及环境因素影响^[30]。研究表明, 干旱条件下胚芽鞘伸长能力较强的植物能够穿过较厚的干土层出苗, 因此较长的胚芽鞘是小麦抗旱性的一个重要指标^[31]。Rebetzke 等^[32]在染色体 4B 上定位的影响胚芽鞘长度的 QTL 正好与矮秆基因位于同一位点, 可解释表型变异的 45%, 说明矮秆基因可能也控制胚芽鞘长度。Landjeva 等^[33]将控制胚芽鞘长度的基因定位在 1A、4A、4B、4D、5A 和 5B 染色体上, 本文在 4D 染色体上检测到 1 个控制胚芽鞘长度的 QTL, 对表型变异的贡献率达 10.50%, 与前人结果相似。本试验所用 DH 群体双亲的株高差异明显, 检测到的两个胚芽鞘长度增效等位基因均来自高秆亲本旱选 10 号, 其 QTL 与 Wu

等^[34]对该群体株高发育动态研究中检测到控制株高的条件、非条件 QTL 均位于 4D 染色体上标记 *Xgwm192~Xwmc331* 之间。

本研究所用的小麦 DH 群体双亲中都存在着对根系性状有贡献的等位基因, DH 群体的每个性状也都有超过双亲的株系, 说明控制幼苗种子根结构性状的 QTL 分散在双亲中, 也预示着通过分子标记选择将能够选育出聚合优良目标性状基因的基因型。

4 结论

通过一套 DH 群体, 定位了小麦种子根结构及胚芽鞘长度的 12 个加性效应 QTL 和 7 对加性×加性互作效应 QTL, 分别位于染色体 1A、1B、2B、2D、3B、4A、4D、5A、5B、6A、7A 和 7B。单个 QTL 的加性效应值在 0.02~8.45 之间, 对表型变异的贡献率为 5.64%~12.37%。在染色体 3B 和 7A 上各检测到 1 个种子根结构相关性状的 QTL 簇。

References

- [1] Ma Y-X(马元喜). Root of Wheat (小麦的根). Beijing: China Agriculture Press, 1999. pp 1-20 (in Chinese)
- [2] Manschadi A M, Hammer G L, Christopher J T, de Voil P. Genotypic variation in seedling root architectural traits and implications for drought adaptation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Soil*, 2008, 303: 115-129
- [3] Manschadi A M, Christopher J, de Voil P, Hammer G L. The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. *Funct Plant Biol*, 2006, 33: 823-837
- [4] Hurd E A. Growth of roots of seven varieties of spring wheat at high and low moisture levels. *Agron J*, 1968, 60: 201-205
- [5] Miao G-Y(苗果园), Zhang Y-T(张云亭), Yin J(尹钧), Hou Y-S(侯跃生), Pan X-L(潘幸来). A study on the development of root system in winter wheat under unirrigated conditions in semi-arid loess plateau. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1989, 19(2): 104-115 (in Chinese with English abstract)
- [6] Liang Y-L(梁银丽), Chen P-Y(陈培元). Characteristic of Wheat Varieties in Arid Region. In: Shan L(山仑), Chen P-Y(陈培元). *Fundamentals of Physiology and Ecology in Arid Agriculture* (旱地农业生理生态基础). Beijing: Science Press, 1998. pp 259-266 (in Chinese)
- [7] Li L-H(李鲁华), Li S-Q(李世清), Zhai J-H(翟军海), Shi J-H(史俊海). Review of the relationship between wheat roots and water stress. *Acta Bot Boreali-Occident Sin* (西北植物学报), 2001,

- 21(1): 1–7 (in Chinese with English abstract)
- [8] Chang X-P(昌小平), Wang H(王嫒), Yang L(杨莉). Changes of root activity and water state at seedling stage of winter wheat varieties with different drought-resistance under different water conditions. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 1996, 32(3): 178–182 (in Chinese with English abstract)
- [9] Duan S-S(段舜山), Gu W-X(谷文祥), Zhang D-Y(张大勇), Li F-M(李凤民). Relationship between root system characteristics and drought resistance of wheat populations in semiarid region. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 1997, 8(2): 134–138 (in Chinese with English abstract)
- [10] Dhanda S S, Sethi G S, Behl R K. Indices of drought tolerance in wheat genotypes at early stages of plant growth. *J Agron Crop Sci*, 2004, 190: 6–12
- [11] Champoux M C, Wang G, Sarkarung S, Mackill D J, Toole T C O, Huang N, McCouch S R. Locating genes associated with root morphology and drought avoidance in rice via linkage to molecular markers. *Theor Appl Genet*, 1995, 90: 969–981
- [12] Ray J D, Yu L X, McCouch S R, Mackill D J, Toole T C O, Huang N, McCouch S R. Mapping quantitative trait loci associated with root penetration ability in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 1996, 92: 627–636
- [13] Mu P(穆平), Li Z-C(李自超), Li C-P(李春平), Zhang H-L(张洪亮), Wu C-M(吴长明), Li C(李晨), Wang X-K(王象坤). QTL mapping and G×E interaction for root traits in a DH population from japonica upland and lowland rice cross under three ecosystems. *Chin Sci Bull* (科学通报), 2003, 48(20): 2162–2169 (in Chinese)
- [14] Zhang Z-B(张正斌), Xu P(徐萍). Reviewed on wheat genome. *Heredity* (遗传), 2002, 24(3): 389–394 (in Chinese with English abstract)
- [15] Zhou X-G(周晓果), Jing R-L(景蕊莲), Hao Z-F(郝转芳), Chang X-P(昌小平), Zhang Z-B(张正斌). Mapping QTL for seedling root traits in common wheat. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2005, 38(10): 1951–1957 (in Chinese with English abstract)
- [16] Li Z-K(李卓坤), Peng T(彭涛), Zhang W-D(张卫东), Xie Q-G(谢全刚), Tian J-C(田纪春). Analysis of QTLs for root traits at seedling stage using an “immortalized F₂” population of wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2010, 36(3): 442–448 (in Chinese with English abstract)
- [17] Bengough A G, Gordon D C, Al-Menaie H, Ellis R P, Allan D, Keith R, Thomas W T B, Forster B P. Gel observation chamber for rapid screening of root traits in cereal seedlings. *Plant & Soil*, 2004, 262: 63–70
- [18] Sanguineti M C, Li S, Maccaferri M, Cometi S, Rotondo F, Chiari T, Tuberosa R. Genetic dissection of seminal root architecture in elite durum wheat germplasm. *Ann Appl Biol*, 2007, 151: 291–305
- [19] Jing R-L(景蕊莲), Chang X-P(昌小平), Jia J-Z(贾继增), Hu R-H(胡荣海). Establishing wheat doubled haploid population for genetic mapping by anther culture. *Biotechnology* (生物技术), 1999, 9(3): 4–8 (in Chinese with English abstract)
- [20] Hao Z F, Chang X P, Guo X J, Jing R L, Li R Z, Jia J Z. QTL mapping for drought tolerance at stages of germination and seedling in wheat (*Triticum aestivum* L.) using a DH population. *Sci Agric China*, 2003, 2: 943–949
- [21] Yang J, Zhu J. Predicting superior genotypes in multiple environments based on QTL effects. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 1268–1274
- [22] McIntosh R A, Hart G E, Devos K M, Rogers W J. Catalogue of gene symbols for wheat. 1999. <http://grain.jouy.inra.fr/ggpages/wgc>
- [23] Reyniers F N, Binh T. Screening with phosphorus³² for rooting depth among varieties of rain-fed rice. In: Paper Presented in the Conference on Rice in Africa, IITA, Ibadan, Nigeria, 1977
- [24] Jing R-L(景蕊莲), Hu R-H(胡荣海), Zhu Z-H(朱志华), Chang X-P(昌小平). A study on heritabilities of seedling morphological traits and drought resistance in winter wheat cultivars of different genotype. *Act Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 1997, 17(2): 152–157 (in Chinese with English abstract)
- [25] Price A H, Steele K A, Moore B J, Jones R G W. Upland rice grown in soil-filled chambers and exposed to contrasting water-deficit regimes: II. Mapping quantitative trait loci for root morphology and distributing. *Field Crops Res*, 2002, 76: 25–43
- [26] An D G, Su J Y, Liu Q Y, Zhu Y G, Tong Y P, Li J M, Jing R L, Li B, Li Z S. Mapping QTLs for nitrogen uptake in relation to the early growth of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant & Soil*, 2006, 284: 73–84
- [27] Xu J-L(徐建龙), Xue Q-Z(薛庆中), Luo L-J(罗利军), Li Z-K(黎志康). QTL dissection of panicle number per plant and spikelet number per panicle in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Genet Sin* (遗传学报), 2001, 28(8): 752–759 (in Chinese with English abstract)
- [28] Zhang K-P(张坤普), Xu X-B(徐宪斌), Tian J-C(田纪春). QTL mapping for grain yield and spike related traits in common wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(2): 270–278 (in Chinese with English abstract)
- [29] Rebetzke G J, Bruce S E, Kirkegaard J A. Longer coleoptiles improve emergence through crop residues to increase seedling number and biomass in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant & Soil*, 2005, 272: 87–100

- [30] Botwright T L, Rebetzke G J, Condon A G, Richards R A. The effect of *rat* genotype and temperature on coleoptile growth and dry matter partitioning in young wheat seedlings. *Aust J Plant Physiol*, 2001, 15: 417–423
- [31] Rebetzke G J, Ellis M H, Bonnett D G, Richards R A. Molecular mapping of genes for coleoptile growth in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2007, 114: 1173–1183
- [32] Rebetzke G J, Appels R, Morrison A, Richards R A, McDonald G, Ellis M H, Spielmeier W, Bonnett D G. Quantitative trait loci on chromosome 4B for coleoptile length and early vigour in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Aust J Agric Res*, 2001, 52: 1221–1234
- [33] Landjeva S, Neumann K, Lohwasser U, Börner A. Molecular mapping of genomic regions associated with wheat seedling growth under osmotic stress. *Biol Plantarum*, 2008, 52: 259–266
- [34] Wu X S, Wang Z H, Chang X P, Jing R L. Genetic dissection of the developmental behaviours of plant height in wheat (*Triticum aestivum* L.) under diverse water regimes. *J Exp Bot*, 2010, 61: 2923–2937

书讯

《中国水稻遗传育种与品种系谱(1986—2005)》

由万建民教授主编、中国农业出版社出版的《中国水稻遗传育种与品种系谱(1986—2005)》已正式出版发行。全书分上、下两篇。上篇六章分别回顾了我国水稻育种的成就，综述了种质资源研究与利用、超高产育种、品质育种、抗性育种和新技术育种的理论、技术和经验；下篇十章分别论述了 1986—2005 年我国水稻育成品种的系谱和选育方法；在附录中还列出了 1986—2005 年期间育成的 2 476 份常规稻和杂交稻品种的育成年代、育种方法和主要经济性状等信息。

本书集科学性、系统性、实用性、资料性于一体，是水稻育种家和大专院校教师和研究生重要的参考书和工具书。

本书定价 200 元，款到即可寄书，需要者请将购买数量、邮寄地址、单位、邮编、收件人等信息发给联系人。

联系人：张万霞 E-mail: wxzhang@caas.net.cn 电话：010-62186687 手机：13718272185

购书汇款：收款单位：中国农业科学院作物科学研究所

开户行：交行农科院支行；账号：110060435018002634046