

利用染色体片段置换系定位低温影响 水稻萌芽期根长和芽长 QTL

余镁霞¹ 邓浩东¹ 谭景艾¹ 宋贵廷¹ 吴光亮¹ 陈利平¹
刘睿琦¹ 邹安东¹ 贺浩华^{1,2} 边建民^{1,2}

(¹作物生理生态与遗传育种教育部/江西省重点实验室, 330045, 江西南昌; ²江西省水稻高水平工程研究中心, 330045, 江西南昌)

摘 要 根和芽的正常生长和发育对保障水稻产量有重要作用。为探究在低温条件下影响幼芽期根长和芽长的 QTL, 以 9311 (受体) 和日本晴 (供体) 染色体片段置换系群体为材料, 将萌发种子置于 15℃ 低温处理 7d, 然后在 25℃ 下恢复生长 7d, 连续测量根长和芽长, 以 25℃ 下根长和芽长作为对照, 定位低温条件下影响根长和芽长的 QTL。15℃ 条件下, 定位到 9 个根长 QTL, 贡献率为 8.65%~24.35%, 其中 *qRL15T7.2* 和 *qRL15T10.3* 在根生长不同时期被重复检测到; 定位到 9 个影响芽长的 QTL, 贡献率为 1.73%~28.89%, 其中 *qBL15T6*、*qBL15T7*、*qBL15T9* 和 *qBL15T10* 被重复检测到。25℃ 条件下, 定位到 9 个根长 QTL, 贡献率为 1.73%~28.89%, *qRL25T7*、*qRL25T9.3*、*qRL25T10* 和 *qRL25T12* 在根生长不同时期被重复检测到; 定位到 5 个影响芽长 QTL, 贡献率为 0.58%~38.26%, *qBL25T3.3* 在芽生长不同时期被重复检测到。其中, 第 2、7、9 和 10 号染色体上 4 个 Bin 标记区域存在既控制根长又控制芽长的 QTL。通过比较发现, 15℃ 下定位到的根长或芽长 QTL 与 25℃ 定位到的根长或芽长 QTL 均不相同, 表明低温条件下控制水稻幼芽期根和芽生长的遗传机制可能与正常温度下不同。

关键词 水稻; 根长; 芽长; QTL; 染色体片段置换系

水稻起源于热带和亚热带, 对低温敏感。随着人口数量的增加, 对水稻的需求量增加, 导致水稻种植面积不断向高纬度低温地区扩展^[1]。低温不仅影响水稻内部代谢物的产生, 如脯氨酸、蔗糖和活性氧等, 还会影响根和芽的形态^[2]。水稻主要依靠根和芽的通气组织输送氧气^[3], 根和芽发育不良会使植株整体缺氧, 不利于产量形成。因此, 在低温条件下, 研究水稻萌发期根和芽的遗传机制对培育耐冷优良品种和促进水稻生产具有重要指导作用。

水稻耐冷性是一个复杂的数量性状, 可以通过较多指标衡量^[4-5]。迄今为止, 已通过存活率、发芽率、发芽力、种子活力等指标定位到多个与水稻耐冷相关的 QTL, 如 *qCTS12*^[6]、*qLTG3-1*^[7]、*COLD-1*^[8]、*qLTB3*^[9] 和 *qCTB7*^[10] 等。但对衡量水稻耐冷性重要指标的根长和芽长的研究相对较少。

在水稻根系众多性状中, 根长是一个能反映水稻在逆境条件下生长发育健壮程度的重要指标。Steele 等^[11]在灌溉和干旱胁迫处理下以近等基因系 (near-isogenic line, NIL) 为材料, 在第 9 号染色

体 RM242-RM201 间定位到 1 个根长 QTL。Shimizu 等^[12]在磷缺乏的条件下, 以籼稻品种 Kasalath 和粳稻品种日本晴构建的染色体片段置换系 (chromosome fragment replacement line, CSSL) 群体为材料, 在第 6 号染色体定位到影响根长的 QTL *qREP-6*。Mitsuhiro 等^[13]通过更换以 NH₄⁺ 为唯一氮源的营养液建立适合量取根长的生长条件, 利用粳稻品种 Koshihikari 和籼稻品种 Kasalath 杂交衍生出的 CSSL, 在第 6 号染色体检测出控制根长的 QTL *qRL6.1*。Wang 等^[14]利用短根保持系协青早 B 和长根恢复系 R9308 杂交获得的重组自交系 (recombinant inbred line, RIL) 群体, 在第 7 号染色体检测到影响根长的 QTL *qRL7*。徐晓明等^[15]以超级稻协优 9308 衍生 RIL 群体与轮回亲本中恢 9308 回交多代的高代回交群体, 在第 4 号染色体定位到影响根长的 QTL *qRL4*。赵春芳等^[16]在低磷条件下, 以 9311 为背景亲本、日本晴为供体亲本衍生的染色体片段置换系为材料, 在第 5 号染色体定位到 1 个与根长相关的 QTL。

作者简介: 余镁霞, 研究方向为农学, E-mail: 1873831573@qq.com; 邓浩东为共同第一作者, 研究方向为农学, E-mail: 1303051137@qq.com

边建民为通信作者, 研究方向为作物遗传与分子育种, E-mail: jmbian81@126.com

基金项目: 国家重点研发计划 (2016YFD0101800); 江西省杰出青年人才资助计划项目 (20192BCB23010); 江西省自然科学基金 (20192ACBL20017); 江西省教育厅科学技术研究项目 (GJJ170241)

收稿日期: 2020-12-14; 修回日期: 2021-01-01; 网络出版日期: 2021-11-22

与根长相比,芽长作为另一个反映水稻生长发育健壮程度的重要指标,前人对其研究甚少。Redona 等^[17]利用粳稻 Labelle 和籼稻 Black Gora 衍生的 RIL 群体,在 18℃和 25℃温度条件下,定位到 4 个影响芽长的 QTL。Fukuda 等^[18]通过籼稻和粳稻杂交的近交系在低温 16℃条件下,检测到改善芽生长的 QTL *qSL3* 和 *qSL8*。Zhang 等^[19]利用粳稻 Lemont 和籼稻 Teqing 杂交衍生的 RIL,在 18℃条件下定位到 4 个影响芽长的主效 QTL。此外,班超等^[20]通过整理水旱条件下水稻根系性状 QTL,得到水稻第 1、2、3、5 和 11 号染色体共 11 个区域很可能存在“一因多效”位点。这表明水稻根和芽可能存在协调发育的可能。但是对水稻根长和芽长的遗传表型及其二者关系,特别是低温条件下的关系知之甚少。

基于此,本研究利用 9311(受体)/日本晴(供体)衍生的 CSSL 群体,在正常温度(25℃)和低温(15℃)条件下,分析水稻萌芽期根长和芽长的遗传表现,并定位其中影响水稻萌芽期根长和芽长 QTL。同时分析 QTL 间的关系,为后续研究其遗传机制提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料与试剂

从受体亲本籼稻 9311 和供体亲本粳稻日本晴杂交、回交的后代群体中选出 121 个性状稳定的株系,利用全基因组重测序技术进行基因分型,获得高质量的 Bin 标记;同时结合 JoinMap 4.2 软件构建 CSSL 群体的高密度图谱。

1.2 试验方法

从亲本和每个株系所收获的种子中选取 40 粒饱满健康的种子,经 3.5%次氯酸钠消毒后,用蒸馏水漂洗干净。随后将种子置于底部放有一层滤纸的 9cm 无菌培养皿中,每个培养皿中加入恰好浸没种子的蒸馏水。并放置于 28℃条件下催芽。待种子萌发后,选择其中整齐一致的 30 粒种子,置于 15℃、12/12h(昼/夜)恒温培养箱处理 7d,然后在 25℃恢复生长 7d,期间每天随机选取 10 粒幼芽测量根长(cm)和芽长(cm),测量后放回培养皿。

1.3 统计分析

采用 IciMapping V4.2 软件完备区间作图法(ICIM)对 CSSL 群体进行数据分析和 QTL 定位^[21-22]。QTL 按照 q+目标性状+所在染色体号数或

连锁群代号原则命名,名称用斜体^[23-24]。用 SPSS 22.0 与 Excel 2017 进行显著性分析。

2 结果与分析

2.1 遗传图谱构建

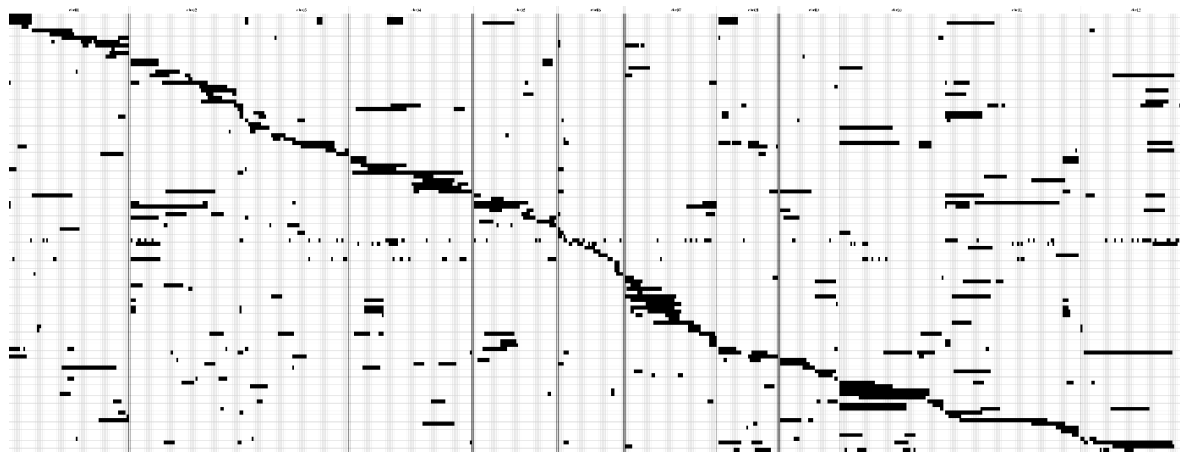
利用多态性标记对 CSSL 群体基因型进行划分,与日本晴相同的基因型转化为标记 2,与 9311 相同的基因型转化为标记 0,无法判断的基因型转化为标记-1。以 100kb 为一个 bin 窗口,滑动所有子代样品的每条染色体,根据每个样品基因型来源,以 bin 为单位得到该群体每个子代 marker 信息,最终获得 655 个 Bin 标记(表 1)。利用这些 Bin 标记构建染色体片段置换系图谱,其中约 97%的基因组被日本晴片段置换覆盖(图 1)。

表 1 染色体标记数及 bin 间遗传距离
Table 1 The bin marker numbers and genetic distance between adjacent bins Mb

染色体 Chromosome	标记数目 Number of marker	平均距离 Mean distance	最小距离 Minimum distance	最大距离 Maximum distance
1	68	0.64	0.10	3.40
2	64	0.56	0.10	2.90
3	59	0.62	0.10	3.45
4	69	0.52	0.10	4.70
5	47	0.64	0.10	3.60
6	37	0.82	0.10	12.85
7	52	0.57	0.10	2.30
8	34	0.84	0.15	8.90
9	33	0.68	0.15	1.85
10	59	0.40	0.10	1.00
11	76	0.38	0.10	2.50
12	57	0.47	0.10	2.95

2.2 2 个温度下亲本和 CSSL 群体表型分析

由表 2 得,15℃条件下,2 个亲本根长在第 1 天和第 2 天、芽长在第 6 天和第 7 天存在显著差异,其余生长时期 2 个亲本根长或芽长差异不显著。25℃条件下,2 个亲本的根长在第 1、2、3、4 天、芽长在第 3、4、5、6 天存在显著差异,其余生长时期差异不显著。CSSL 群体中,幼芽根长和芽长均表现出不同程度的差异,在 2 个温度条件下均呈现连续变异,具有广泛的变异幅度,均表现出明显的超亲分离现象(表 2 和图 2)。表明 15℃和 25℃条件下,水稻幼芽的根长和芽长表现出明显的数量性状特征,符合 QTL 定位要求。



黑色代表日本晴基因型，白色代表 9311 基因型
Black indicates genotypes for Nipponbare, white indicates genotypes for 9311

图 1 染色体片段置换系图谱基因型图示
Fig.1 Graphical genotypes of the CSSLs

表 2 亲本及 CSSL 群体在 2 个温度条件下根长和芽长表型分析
Table 2 Phenotype analysis of root length and bud length under two temperatures of their parents and CSSL population

温度 Temperature	性状 Trait	生长天数 Growth day (d)	亲本 Parents		CSSL 群体 CSSL population					
			9311 (cm)	日本晴 Nipponbare (cm)	均值 Mean (cm)	标准误 Standard error	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	最小值 Minimum (cm)	最大值 Maximum (cm)
15℃	根长	1	2.27	1.62**	2.54	1.03	0.55	-0.38	0.58	4.90
		2	2.69	2.00*	3.57	1.12	0.27	-0.78	1.18	5.97
		3	2.95	2.43	4.33	1.23	0.02	-0.67	1.23	6.93
		4	2.87	2.33	4.87	1.28	-0.13	-0.60	1.46	7.81
		5	2.70	2.43	5.34	1.28	-0.68	1.54	0.00	8.08
		6	2.60	2.33	5.89	1.33	-1.06	2.46	0.00	8.48
		7	2.73	2.51	6.21	1.39	-1.12	2.74	0.00	9.41
	芽长	1	2.45	2.01	1.66	0.59	0.95	-0.37	0.90	3.16
		2	3.07	3.08	2.92	0.48	-0.16	-0.11	1.67	3.88
		3	3.38	3.40	3.93	0.46	-1.39	3.55	2.05	4.87
		4	3.59	3.46	4.50	0.48	-1.53	5.40	2.41	5.60
		5	3.67	4.29	4.75	0.63	-4.01	27.71	0.00	5.85
		6	3.69	5.25**	5.04	0.71	-2.87	23.19	0.00	7.66
		7	4.13	5.53**	5.56	0.91	-1.37	12.57	0.00	9.07
25℃	根长	1	0.43	0.00**	0.40	0.33	0.32	-1.21	0.00	1.07
		2	1.40	0.28**	1.83	0.90	0.05	-1.11	0.20	3.62
		3	2.74	1.61**	3.18	1.17	-0.06	-0.92	0.92	5.70
		4	3.75	2.49**	3.96	1.14	-0.31	-0.79	1.47	6.21
		5	4.50	3.88	4.75	1.22	-0.44	-0.77	2.08	6.94
		6	5.49	4.60	5.24	1.17	-0.62	-0.22	1.87	7.28
		7	6.26	5.71	5.74	1.13	-0.46	-0.42	2.64	7.81
	芽长	1	0.20	0.00	0.25	0.15	4.44	25.49	0.08	1.18
		2	0.82	0.25	0.81	0.29	2.48	10.67	0.39	2.33
		3	1.40	0.73*	1.58	0.43	0.68	0.32	0.90	3.06
		4	2.44	1.02**	2.29	0.54	0.27	-0.69	1.19	3.77
		5	3.09	2.06**	3.14	0.63	0.44	0.92	1.62	5.55
		6	3.72	2.76**	3.76	0.61	-0.08	-0.48	2.26	5.12
		7	4.02	3.68	4.19	0.56	-0.55	0.27	2.43	5.29

“*” 和 “**” 分别表示 2 个亲本之间的差异达到显著 ($P < 0.05$) 和极显著水平 ($P < 0.01$)
“*” and “**” indicate significant differences between the two parents at the levels of 0.05 and 0.01, respectively

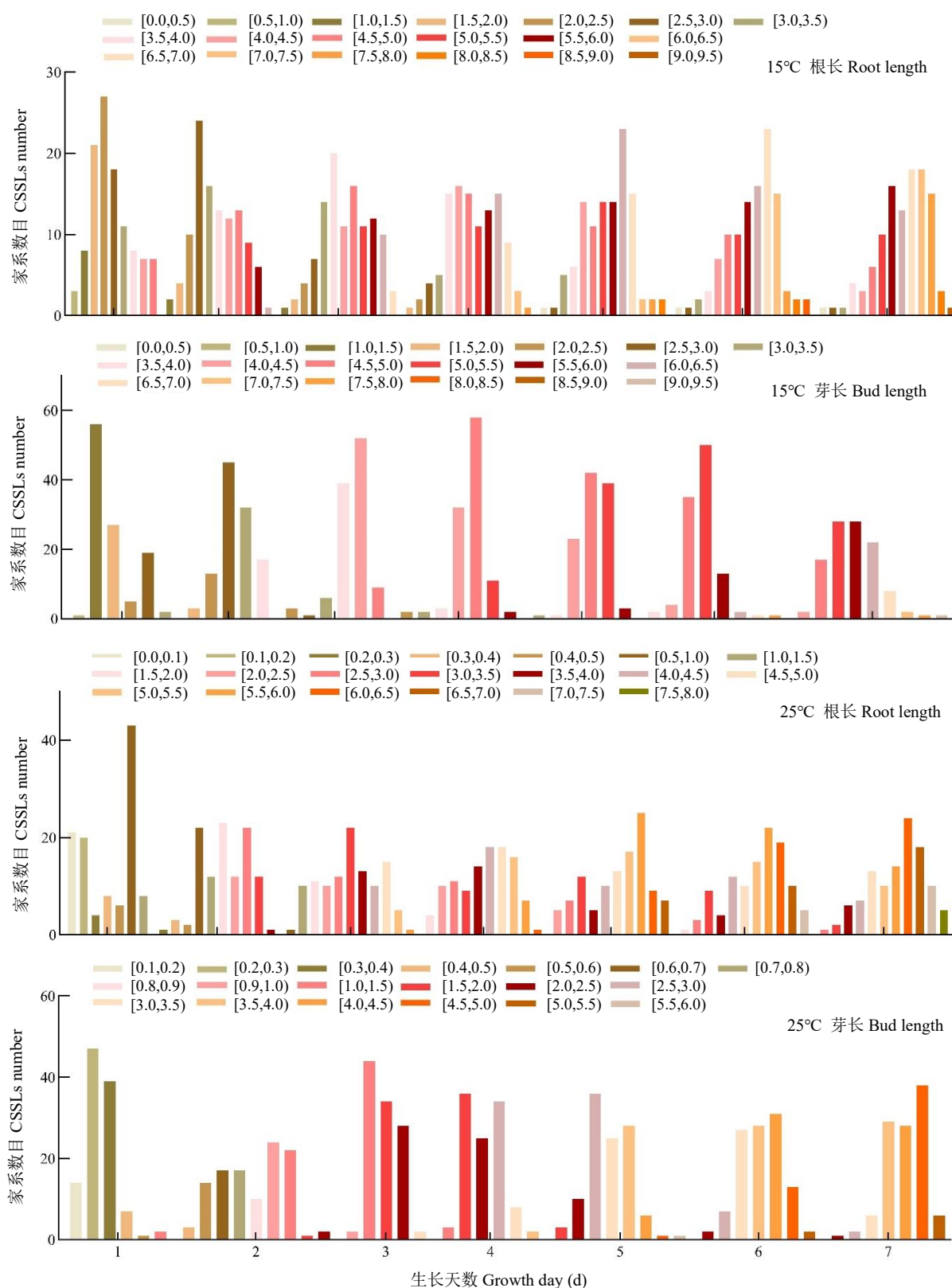


图 2 15°C和 25°C处理下 CSSL 群体表型分布
Fig.2 Phenotypic distribution of CSSL population at 15°C and 25°C

2.3 2 个温度条件下根长和芽长的 QTL 定位

2 个温度条件下共定位 32 个 QTL。其中，18

个 QTL 与根长相关，14 个 QTL 与芽长相关。这些 QTL 分布在水稻的第 1、2、3、6~12 号染色体上，

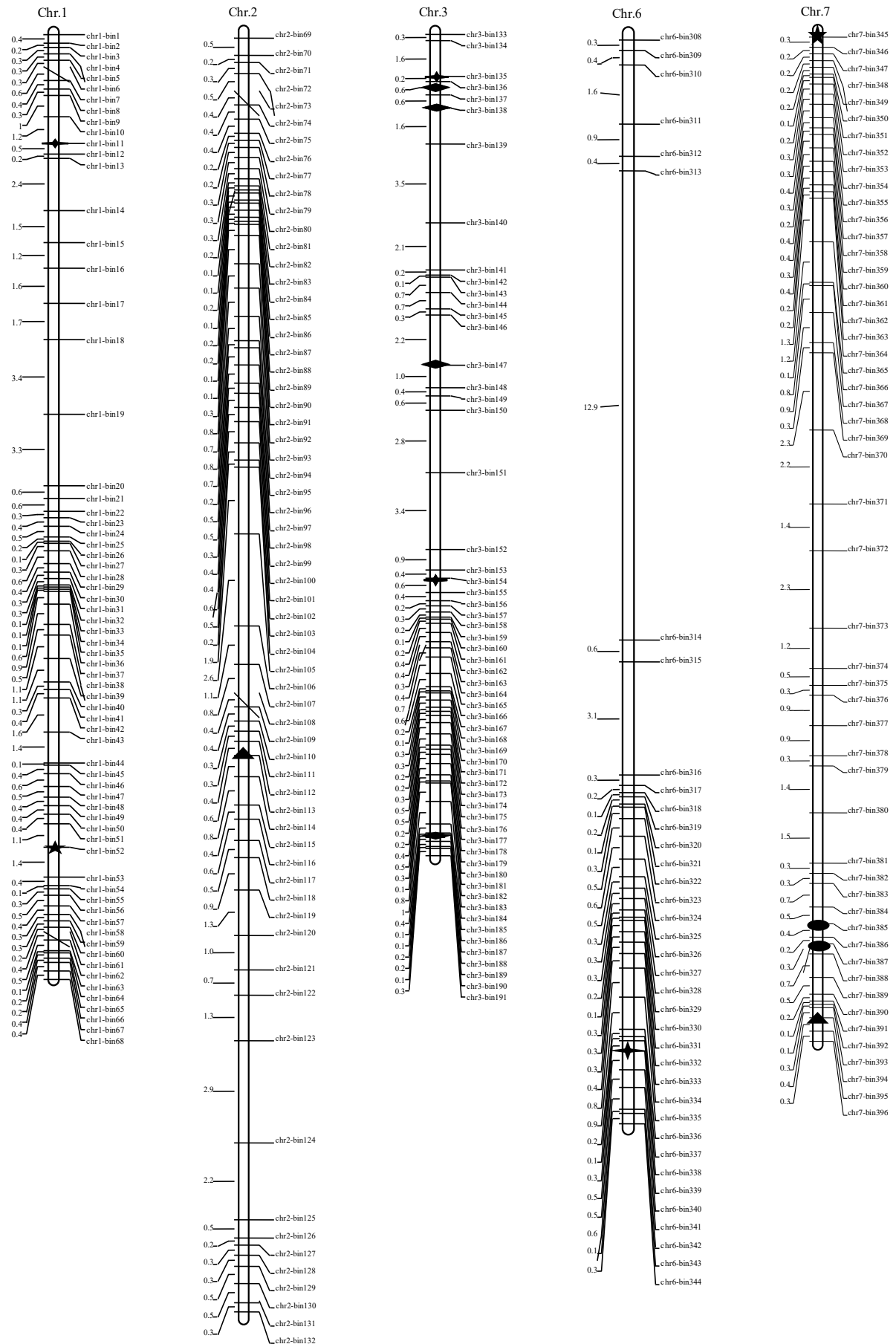
贡献率为 0.58%~38.26%。大部分 QTL (75%) 分布在水稻的第 3、7~10 号染色体 (表 3 和图 3) 上。

有 9 个 QTL 增效等位基因来自日本晴, 其余均来自 9311。

表 3 CSSL 群体定位 2 个温度条件下幼芽生长不同时期影响根长和芽长的 QTL

Table 3 QTL mapping for root length and bud length under two temperatures using CSSL population at different stages of sprout growth

温度 Temperature	性状 Trait	生长天数 Growth day (d)	染色体 Chromosome	QTL	连锁标记 Linkage marker	LOD 值 LOD value	加性效应 Additive effect	贡献率 Contribution rate (%)
15℃	根长	1	2	<i>qRL15T2.1</i>	chr2-bin113	3.07	0.69	11.42
		7	7	<i>qRL15T7.1</i>	chr7-bin385	3.23	-1.15	8.66
		4		<i>qRL15T7.2</i>	chr7-bin387	2.66	-1.03	8.68
		6				3.84	-1.25	11.92
		3		<i>qRL15T7.3</i>	chr7-bin393	3.01	-0.75	9.58
		1	10	<i>qRL15T10.1</i>	chr10-bin501	2.75	-0.61	10.17
		4		<i>qRL15T10.2</i>	chr10-bin504	4.08	-1.16	13.73
		3		<i>qRL15T10.3</i>	chr10-bin505	4.41	-1.28	14.46
		6				5.36	-1.50	17.17
		7		<i>qRL15T10.4</i>	chr10-bin507	8.27	-2.21	24.36
		5		<i>qRL15T10.5</i>	chr10-bin510	4.12	-1.12	15.61
	芽长	1	1	<i>qBL15T1</i>	chr1-bin11	5.24	0.66	17.05
		1	2	<i>qBL15T2</i>	chr2-bin113	3.59	0.41	11.08
		3	3	<i>qBL15T3.1</i>	chr3-bin135	4.51	-0.86	13.82
		3		<i>qBL15T3.2</i>	chr3-bin154	2.79	-0.47	8.22
		5	6	<i>qBL15T6</i>	chr6-bin339	25.36	2.31	19.50
		6				16.24	1.92	14.72
		2	7	<i>qBL15T7</i>	chr7-bin393	2.70	-0.30	10.60
		3				5.55	-0.35	17.37
		4				3.67	-0.35	13.69
		5	8	<i>qBL15T8</i>	chr8-bin425	3.68	0.69	1.73
		6	9	<i>qBL15T9</i>	chr9-bin448	3.27	0.61	2.22
		7				2.96	0.95	11.54
		4	10	<i>qBL15T10</i>	chr10-bin507	2.57	-0.43	8.55
		5				31.09	-2.22	26.92
		6				27.73	-2.19	28.90
25℃	根长	4	1	<i>qRL25T1</i>	chr1-bin52	2.93	-0.92	6.03
		5	7	<i>qRL25T7</i>	chr7-bin345	3.07	-0.73	6.04
		6				3.56	-0.94	10.76
		5	8	<i>qRL25T8.1</i>	chr8-bin415	2.56	-1.06	5.22
		4		<i>qRL25T8.2</i>	chr8-bin430	5.13	-1.25	11.08
		6	9	<i>qRL25T9.1</i>	chr9-bin439	2.83	-0.72	8.43
		5		<i>qRL25T9.2</i>	chr9-bin448	4.37	-1.16	9.24
		2		<i>qRL25T9.3</i>	chr9-bin459	3.32	-0.68	10.24
		3				3.31	-0.93	12.82
		4				5.84	-0.96	12.80
		5				4.28	-0.82	9.03
		4	10	<i>qRL25T10</i>	chr10-bin495	4.47	-0.83	9.51
		5				5.84	-0.98	12.74
		6				3.10	-0.81	9.28
		4	12	<i>qRL25T12</i>	chr12-bin599	3.11	-0.95	6.43
	芽长	5				4.47	-1.18	9.48
		1	3	<i>qBL25T3.1</i>	chr3-bin136	45.91	-0.46	29.14
		1		<i>qBL25T3.2</i>	chr3-bin138	51.60	0.47	38.26
		1		<i>qBL25T3.3</i>	chr3-bin147	21.86	0.46	7.53
		2				7.17	0.77	25.74
		3				2.70	0.75	10.59
		5		<i>qBL25T3.4</i>	chr3-bin186	3.52	1.22	13.60
		1	11	<i>qBL25T11</i>	chr11-bin596	2.59	0.06	0.58



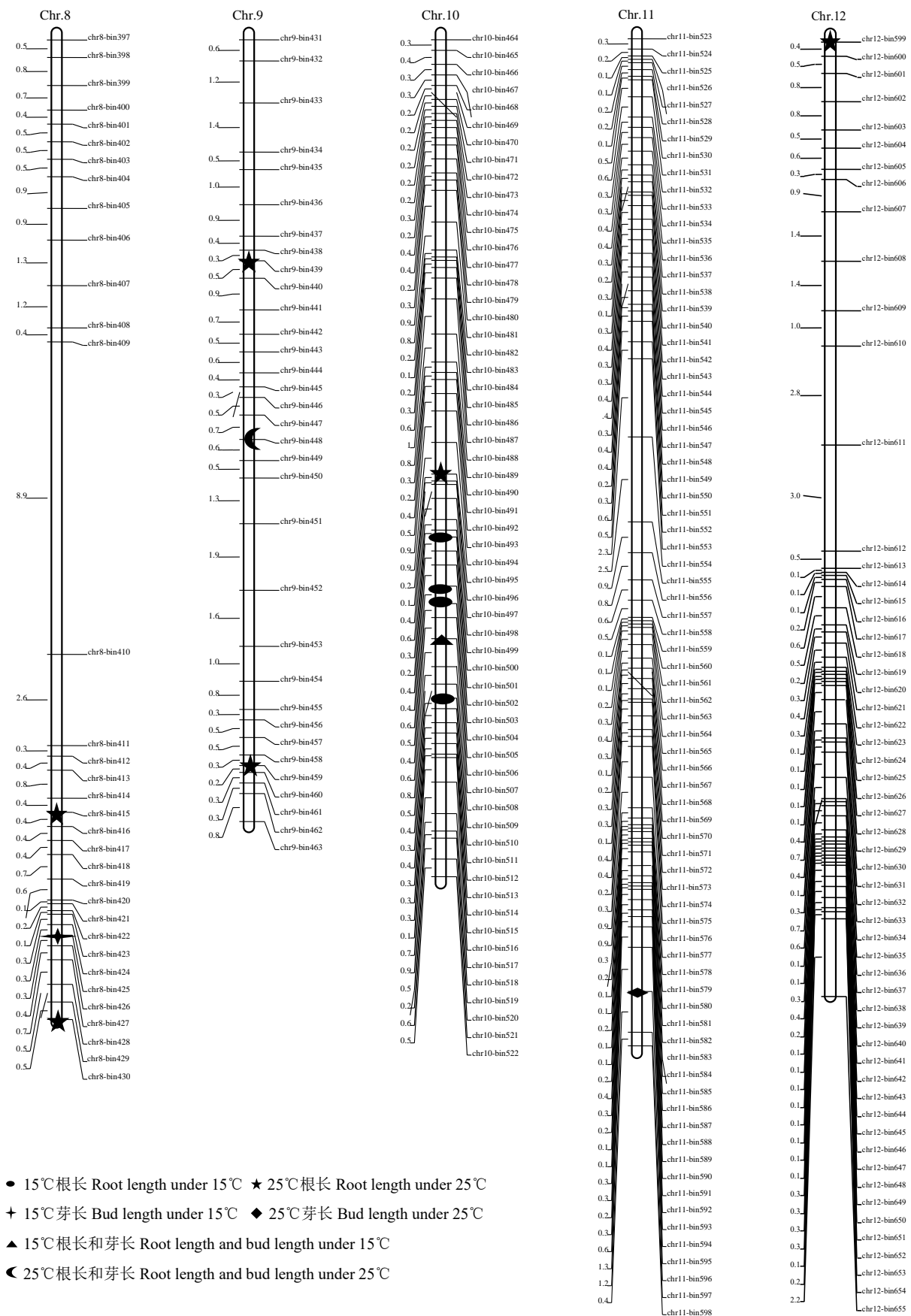


图 3 CSSL 群体定位的 2 个温度处理后影响根长和芽长 QTL 染色体分布
Fig.3 Distribution of QTL related root length and bud length on genetic map under two temperature treatments of CSSL population

2.3.1 15℃条件下 QTL 定位 15℃条件下，共定位到 9 个根长 QTL：*qRL15T2.1*、*qRL15T7.1*、*qRL15T7.2*、*qRL15T7.3*、*qRL15T10.1*、*qRL15T10.2*、*qRL15T10.3*、*qRL15T10.4* 和 *qRL15T10.5*，贡献率为 8.66%~24.36%。其中，*qRL15T7.2* 和 *qRL15T10.3* 在不同时期被重复检测到。除 *qRL15T2.1* 增效等位基因来自于日本晴外，其余均来自 9311。

15℃条件下，定位到 9 个芽长 QTL，分别位于第 1~3、6~10 号染色体上，贡献率为 1.73%~28.90%，其中 *qBL15T6*、*qBL15T7*、*qBL15T9* 和 *qBL15T10* 被重复检测到。*qBL15T3.1*、*qBL15T3.2*、*qBL15T7* 和 *qBL15T10* 促进芽生长的等位基因来自 9311，而 *qBL15T1*、*qBL15T2*、*qBL15T6*、*qBL15T8* 和 *qBL15T9* 促进芽生长的等位基因来自日本晴。

2.3.2 25℃条件下 QTL 定位 25℃条件下，在 6 条染色体共检测到 9 个影响根长的 QTL，贡献率为 5.22%~12.82%。所有位点上促使根生长的等位基因均来自 9311。*qRL25T7*、*qRL25T9.3*、*qRL25T10* 和 *qRL25T12* 被重复检测到。

25℃条件下，有 5 个影响芽长的 QTL 被检测到。其中 *qBL25T11* 位于第 11 号染色体上，*qBL25T3.1*、*qBL25T3.2*、*qBL25T3.3* 和 *qBL25T3.4* 分布于第 3 号染色体。QTL 贡献率为 0.58%~38.26%。只有 *qBL25T3.3* 在芽生长不同时期被重复检测到。除 *qBL25T3.1* 促进芽生长的等位基因来自 9311，其余位点增效等位基因均来自日本晴。

2.4 多效性 QTL 分析

由表 4 可知，第 2、7、9、10 号染色体的 4 个 Bin 标记区域存在同一温度影响不同性状或不同温度影响不同性状的位点。标记 bin113、bin393 和 bin507 所在的位点在 15℃条件下对根长和芽长生长均有影响，这 3 个位点的增效等位基因均来自 9311。标记 bin448 所在的位点对 15℃芽长和 25℃根长产生影响，其等位基因分别来源于日本晴和 9311。

表 4 对性状有多效性的染色体标记对应区域
Table 4 Chromosomal markers corresponding to regions with pleiotropic effects on traits

染色体 Chromosome	连锁标记 Linkage marker	物理位置 Physical location (Mb)	影响性状 Affected trait	
			15℃	25℃
2	bin113	19.75~20.75	根长、芽长	
7	bin393	28.25~28.70	根长、芽长	
9	bin448	11.15~12.45	芽长	根长
10	bin507	15.75~17.20	根长、芽长	

3 讨论

3.1 芽期低温胁迫后水稻恢复生长的遗传机制

为探究芽期低温胁迫后水稻恢复生长的遗传

机制，本研究利用 9311/日本晴衍生的 CSSL 群体在低温（15℃）和正常温度（25℃）下对根长和芽长进行了分析。结果显示，不同亲本在同一温度下存在差异。CSSL 群体根长和芽长在萌发期不同阶段均表现出连续变异，表明低温和正常温度下水稻根长和芽长均表现为数量性状遗传。此外，在幼芽生长不同阶段，只有少数 QTL 被重复检测到，并且在不同时期其加性效应值不同，表明水稻幼芽期不同阶段基因是选择性表达，其耐低温性受多个 QTL（基因）控制，这与陈利华等^[25]研究结果类似。

2 个温度条件下，生长前期 9311 根长显著长于日本晴，后期由于粳稻日本晴生长速度加快^[26-27]，根长差异不显著。生长前期 2 个亲本间芽长无显著差异，生长后期 15℃条件下日本晴芽长显著长于 9311，25℃条件下表现不明显，这可能与粳稻耐冷性强有关。在同一生长时期，2 个温度条件下所定位的 QTL 均不同，即低温和正常温度下，控制水稻芽期生长的基因（QTL）均存在差异，表明低温处理后，幼芽恢复生长遗传机制与常温条件下正常生长可能存在差异。

3.2 定位的根长和芽长 QTL 比较

25℃条件下，检测到 9 个影响根长的 QTL，其等位基因均来自于 9311，其中影响最大的 QTL 为 *qRL25T9.3*（LOD 值 16.75，贡献率 44.89%）；检测到 5 个影响芽长的 QTL，其中影响最大的 QTL 为 *qBL25T3.3*（LOD 值 51.60，贡献率 43.86%），除 *qBL25T3.1* 外，其余 QTL 位点增效等位基因均来自于日本晴。结果表明，常温条件下 2 个亲本等位基因对根长和芽长均产生主要影响。15℃条件下，检测到 9 个影响根长的 QTL，其中影响最大的 QTL 为 *qRL15T10.3*（LOD 值 9.77，贡献率 31.63%），除 *qRL15T2.1* 外，其余 QTL 位点增效等位基因均来自于 9311；检测到 9 个影响芽长的 QTL，*qBL15T3.1*、*qBL15T3.2*、*qBL15T7* 和 *qBL15T10* 中增效等位基因来自于 9311，而 *qBL15T1*、*qBL15T2*、*qBL15T6*、*qBL15T8* 和 *qBL15T9* 中增效等位基因来自于日本晴，其中影响最大的 QTL 为 *qBL15T10*（LOD 值 61.39，贡献率 64.37%），其增效等位基因来源于 9311。结果表明，籼稻 9311 中也存在耐低温的基因。尽管较多的研究表明粳稻较籼稻耐冷，特别是幼苗期和抽穗扬花期，但 Fujino 等^[28]和 Miura 等^[29]研究结果表明，籼稻芽期耐冷性强于粳稻，同时定位了多个籼稻芽期耐冷 QTL，这与本研究结果较一致，表明籼稻和粳稻中可能均存在耐冷的基因。因此，可以聚合这些耐低温的基因（QTL），并通过分

子标记辅助选择技术将其转入到其他籼稻品种中,使其根和芽能够更好地在低温环境下生长。

本研究共定位到了 32 个影响幼芽生长的 QTL。其中 *qRL15T2.1* (19.75~20.75 Mb) 与 Courtois 等^[30]定位到影响每蘖根重 QTL (RG171-RG157) 位置接近。*qRL25T1* (35.9~38.35 Mb) 与 Zheng 等^[31]定位控制根粗 (RZ730-RZ801) 的 QTL 位置相近。徐吉臣等^[32] (C711-G103) 研究中也提及,*qRL25T9.1* (6.5~7.25 Mb) 所在位点控制最大根长。*qRL25T9.3* (20.6~21.05 Mb) 所在位点分别影响水稻生长后期根中木质部血管数目及移栽后生根^[33-34]。在 *qBL25T3.2* 位置分别定位到控制苗长的 *OsMRP5* 和 *oni1*^[35-36]。此外,目前暂未发现与其他位点相同或接近的与根和芽相关性状的 QTL。这些 QTL 的定位为解析水稻芽期遭遇低温冷害后恢复生长的遗传机制提供了参考。通过聚合这些 QTL 使水稻在芽期遭遇低温后更快地恢复生长。

3.3 多效性 QTL 分析

本研究表明,2 个温度条件下,根和芽的生长相互影响。本试验发现标记区域 bin113 (*qRL15T2.1* 和 *qBL15T2*)、bin393 (*qRL15T7.3* 和 *qBL15T7*) 及 bin507 (*qBL15T10* 和 *qRL15T10.4*) 同时在 15℃ 条件下对根长和芽长恢复生长有影响,bin448 (*qBL15T9* 和 *qRL25T9.2*) 对 15℃ 芽长和 25℃ 根长有影响,为多效性 QTL,影响根和芽的协同发育。因此将其视为根和芽协调发育中的多效 QTL^[37]。

4 结论

以 9311 (受体)/日本晴 (供体) CSSL 群体为材料,在 15℃ 低温处理后,共检测到 9 个影响根长及 9 个影响芽长的 QTL。以 25℃ 为对照,共检测到 9 个影响根长及 5 个影响芽长的 QTL。除 *qRL15T2.1*、*qRL25T1*、*qRL25T9.1*、*qRL25T9.3* 及 *qBL25T3.2* 外,其余均可能是新的影响根和芽生长的 QTL。同时,在第 2、7、9 和 10 号染色体上 4 个 Bin 标记区域检测到影响根和芽协调发育的多效性 QTL。此外,在 15℃ 定位的根长或芽长 QTL 与在 25℃ 定位的根长或芽长 QTL 均不相同,表明低温条件下控制水稻幼芽期根和芽生长的遗传机制可能与常温下不同。

参考文献

- [1] Zhang Z Y, Li J J, Pan Y H, et al. Natural variation in *CTB4a* enhances rice adaptation to cold habitats. *Nature Communications*, 2017(8): 14788.
- [2] 刘次桃,王威,毛毕刚,等.水稻耐低温逆境研究:分子生理机制及育种展望. *遗传*, 2018, 40(3): 171-185.
- [3] Groot T T, Bodegom V P, Meijer H, et al. Gas Transport through the root-shoot transition zone of rice tillers. *Plant and Soil*, 2005, 277(1): 107-116.
- [4] 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(2): 122-126.
- [5] 杨洛森,王敬国,刘化龙,等.寒地粳稻发芽期和芽期的耐冷性 QTL 定位. *作物杂志*, 2014(6): 44-51.
- [6] Andaya V C, Tai T H. Fine mapping of the *qCTS12* locus, a major QTL for seedling cold tolerance in rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113(3): 467-475.
- [7] Fujino K, Sekiguchi H. Origins of functional nucleotide polymorphisms in a major quantitative trait locus, *qLTG3-1*, controlling low-temperature germinability in rice. *Plant Molecular Biology*, 2011, 75(1/2): 1-10.
- [8] Li J L, Pan Y H, Guo H F, et al. Fine mapping of QTL *qCTB10-2* that confers cold tolerance at the booting stage in rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(1): 157.
- [9] Shi Y T, Yang S H. *COLD1*: a cold sensor in rice. *Science China Life Sciences*, 2015, 58(4): 409-410.
- [10] Zhou L, Zeng Y W, Zheng W W, et al. Fine mapping a QTL *qCTB7* for cold tolerance at the booting stage on rice chromosome 7 using a near-isogenic line. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121(5): 895-905.
- [11] Steele K A, Price A H, Shashidhar H E, et al. Marker-assisted selection to introgress rice QTLs controlling root traits into an Indian upland rice variety. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112(2): 208-221.
- [12] Shimizu A, Kato K, Komatsu A, et al. Genetic analysis of root elongation induced by phosphorus deficiency in rice (*Oryza sativa* L.): fine QTL mapping and multivariate analysis of related traits. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 117(6): 987-996.
- [13] Mitsuhiro O, Wataru T, Takeshi E, et al. Fine-mapping of *qRL6.1*, a major QTL for root length of rice seedlings grown under a wide range of NH_4^+ concentrations in hydroponic conditions. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121(3): 535-547.
- [14] Wang H M, Xu X M, Zhan X D, et al. Identification of *qRL7*, a major quantitative trait locus associated with rice root length in hydroponic conditions. *Breeding Science*, 2013, 63(3): 267-274.
- [15] 徐晓明,张迎信,王会民,等.一个水稻根长 QTL *qRL4* 的分离鉴定. *中国水稻科学*, 2016, 30(4): 363-370.
- [16] 赵春芳,张亚东,陈涛,等.低磷胁迫下水稻苗期根长性状的 QTL 定位. *华北农学报*, 2013, 28(6): 6-10.
- [17] Redona E D, Mackill D J. Mapping quantitative trait loci for seedling vigor in rice using RFLPs. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92(3/4): 395-402.
- [18] Fukuda A, Terao T. QTLs for shoot length and Chlorophyll content of rice seedlings grown under low-temperature conditions, using a cross between Indica and Japonica cultivars. *Plant Production Science*, 2015, 18(2): 128-136.
- [19] Zhang Z H, Yu S B, Yu T, et al. Mapping quantitative trait loci (QTLs) for seedling-vigor using recombinant inbred lines of rice (*Oryza sativa* L.). *Field Crops Research*, 2004, 91(2): 161-170.
- [20] 班超,张晓玲,穆平.水稻根系性状 QTL 的整合、分类和真实性分析. *中国农学通报*, 2009, 25(19): 20-25.
- [21] Meng L, Li H H, Zhang L Y, et al. QTL IciMapping: Integrated software for genetic linkage map construction and quantitative trait locus mapping in bi-parental populations. *The Crop Journal*, 2015(3): 269-283.
- [22] Li H H, Ye G Y, Wang J K. A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping. *Genetics*, 2007, 175(1): 361-374.

- [23] McCouch S R. Committee on gene symbolization, nomenclature and linkage, rice genetics cooperative. *Rice*, 2008, 1(1): 72-84.
- [24] 王存虎, 刘东, 许锐能, 等. 大豆叶柄角的 QTL 定位分析. *作物学报*, 2020, 46(1): 9-19.
- [25] 陈利华, 万杉. 不同温度条件下水稻种子活力 QTL 的定位分析. *武汉植物学研究*, 2005, 23(2): 125-130.
- [26] 代贵金, 华泽田, 陈温福, 等. 杂交粳稻、常规粳稻、早稻及籼稻根系特征比较. *沈阳农业大学学报*, 2008, 39(5): 515-519.
- [27] 蔡昆争, 骆世明, 段舜山. 水稻群体根系特征与地上部生长发育和产量的关系. *华南农业大学学报*, 2005, 26(2): 1-4.
- [28] Fujino K, Sekiguchi H, Sato T, et al. Mapping of quantitative trait loci controlling low-temperature germinability in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108(5): 794-799.
- [29] Miura K, Lin S Y, Yano M, et al. Mapping quantitative trait loci controlling low-temperature germinability in rice (*Oryza sativa* L.). *Breeding Science*, 2001, 51(4): 293-299.
- [30] Courtois B, Shen L, Petalcorin W, et al. Locating QTLs controlling constitutive root traits in the rice population IAC 165×Co39. *Euphytica*, 2003, 134 (3): 335-345.
- [31] Zheng H G, Babu R C, Pathan M S, et al. Quantitative trait loci for root-penetration ability and root thickness in rice: comparison of genetic backgrounds. *Genome*, 2000, 43(1): 53-61.
- [32] 徐吉臣, 李晶昭, 郑先武, 等. 苗期水稻根部性状的 QTL 定位. *遗传学报*, 2001, 28(5): 433-439.
- [33] Uga Y, Okuno K, Yano M. QTLs underlying natural variation in stele and xylem structures of rice root. *Breeding Science*, 2008, 58(1): 7-14.
- [34] Ikeda H, Kamoshita A, Manabe T. Genetic analysis of rooting ability of transplanted rice (*Oryza sativa* L.) under different water conditions. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(2): 309-318.
- [35] Li W X, Zhao H J, Pang W Q, et al. Seed-specific silencing of *OsMRP5* reduces seed phytic acid and weight in rice. *Transgenic Research*, 2014, 23(4): 585-599.
- [36] Yukihiro I, Fumiko K, Kazuma H, et al. Fatty acid elongase is required for shoot development in rice. *Plant Journal*, 2011, 66(4): 680-688.
- [37] Zhao Y, Jiang C H, Rehman R, et al. Genetic analysis of roots and shoots in rice seedling by association mapping. *Genes and Genomics*, 2019, 41(1): 95-105.

Detection of QTL for Root Length and Bud Length at Germination Stage in Low Temperature Using CSSLs in Rice (*Oryza sativa*)

Yu Meixia¹, Deng Haodong¹, Tan Jing'ai¹, Song Guiting¹, Wu Guangliang¹,
Chen Liping¹, Liu Ruiqi¹, Zhou Andong¹, He Haohua^{1,2}, Bian Jianmin^{1,2}

(¹Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Genetic Breeding (Jiangxi Agricultural University), Ministry of Education/Jiangxi Province, Nanchang 330045, Jiangxi, China; ²Jiangxi Super Rice Engineering Technology Research Center, Nanchang 330045, Jiangxi, China)

Abstract The growth and development of roots and shoots have an important influence on yield. In order to explore the quantitative trait loci (QTL) affecting root length and bud length in bud bursting period under different temperature treatments, the chromosome segment substitution lines (CSSLs) population of 9311 (recipient)/Nipponbare (donor) used as the experimental materials. The germinated seeds were treated at 15°C for seven days and then recovery grew at 25°C for seven days. During the recovered period, 10 seeds were randomly selected to measure root length and bud length. After the treatments, the QTL associated with root length and bud length were detected by the CSSLs population. Under 15°C treatments, nine QTLs affecting root length were detected, the range of contribution rates was 8.65%-24.35%. *qRL15T7.2*, and *qRL15T10.3* were repeatedly detected at different periods of root growth; nine QTL affecting the bud length at 15°C were detected, and the explained phenotypic variations were from 1.73% to 28.89%, *qBL15T6*, *qBL15T7*, *qBL15T9*, and *qBL15T10* were repeatedly detected at different periods of bud growth; Under 25°C treatments, nine QTL affecting the root length were located, the range of contribution rates was 1.73%-28.89%, *qRL25T7*, *qRL25T9.3*, *qRL25T10*, and *qRL25T12* were repeatedly detected; five QTL affecting bud length were detected, and the contribution rates were 0.58%-38.26%, only *qBL25T3.3* was repeatedly detected at different periods of bud growth. Four recombination bin markers were located on chromosomes 2, 7, 9, 10, also affected different traits at the same temperature or different traits at different temperatures. The results showed that the QTL affecting root length and bud length were different under different treatments. The results suggest that the genetic mechanism of controlling the growth of roots and buds at the bud stage of rice under low temperature may be different from under normal temperature.

Key words Rice; Root length; Bud length; QTL; CSSLs