

## 我国水稻耐冷性 QTL 定位研究进展

李春光<sup>1</sup>, 王北兰<sup>2</sup>, 宋晓慧<sup>3</sup>, 刘永巍<sup>1</sup>, 孟巧霞<sup>1</sup>, 宋冬明<sup>1</sup>, 程芳艳<sup>1</sup>

(1. 黑龙江省农垦科学院 水稻研究所, 黑龙江 佳木斯 154007; 2. 黑龙江省农垦科学院 测试化验中心, 黑龙江 佳木斯 154007; 3. 黑龙江省农垦科学院 农作物开发研究所, 黑龙江 佳木斯 154007)

**摘要:** 为了解水稻耐冷遗传机制, 开展分子标记辅助育种, 对水稻芽期、苗期和孕穗开花期耐冷性基因定位的研究进展进行了综述, 并对今后水稻耐冷性研究提出了建议和展望。

**关键词:** 水稻; 耐冷性; QTL 定位

**中图分类号:** S511

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1002-2767(2012)04-0138-04

水稻是我国重要的粮食作物, 水稻生产在确保我国粮食安全中具有基石的作用, 全国有近2/3的人口(主要集中在淮河流域以南各省)以稻米为主食<sup>[1]</sup>。水稻属喜温作物, 对低温极为敏感, 在芽期、苗期、孕穗期和开花期均易遭受低温冷害的影响, 许多高产、优质的品种由于低温冷害造成产量与品质下降。数十年来, 育种者一直致力于水稻耐冷性遗传理论与品种改良, 长期不懈的努

力, 在理论上取得很大突破, 并使生产上应用的水稻品种的耐冷性大大增强, 减轻了低温导致的水稻减产<sup>[2]</sup>。日本是国际上耐冷性研究最早的国家<sup>[3]</sup>, 随后美国和中国等国家相继开展了此项研究。随着 DNA 分子标记技术日趋成熟, 与水稻相关的耐冷性基因定位方面(QTL)研究日趋深入, 解释的耐冷性状的遗传机制, 增强水稻耐冷能力, 为水稻耐冷生物育种提供依据, 减少因冷害造成的损失。

我国关于水稻耐冷性 QTL 定位研究起步较晚, 但是却取得长足的进步, 如芽期、苗期以及孕穗开花期等不同时期耐冷性相关 QTL 定位研究

**收稿日期:** 2012-01-15

**第一作者简介:** 李春光(1978-), 男, 河北省石家庄市人, 硕士, 助理研究员, 从事水稻生物育种研究。E-mail: nklcg@126.com。

### 参考文献:

- [1] 张静茹, 陆致成, 巩文红, 等. 我国大小兴安岭的野生果树资源[J]. 中国果树, 2004(5): 141-144.
- [2] 顾模. 东北中部果树资源的调查[M]. 北京: 科学出版社, 1956.
- [3] 张冰冰, 刘慧涛, 杨静, 等. 吉林省李属果树种质资源的研究[J]. 吉林农业科学, 1997(3): 52-55.

- [4] 李锋, 计秀杰. 我国东北部野生、半野生李属果树分布及特点[C]//中国园艺学会. 全国首届野生果树资源与开发利用学术研讨会论文汇编. 北京: 中国园艺学会, 2004.
- [5] 林凤起, 刘慧涛, 张冰冰, 等. 野生果树—欧李[J]. 北方园艺, 1987(4): 37.
- [6] 颜良, 栗辉. 黑龙江省野生观果树种在城市园林绿化中的应用[J]. 林业调查规划, 2005, 30(6): 98-10.

## Preliminary Opinion on Utilization Wild Plum Resource in Heilongjiang Province

GAO Jia-yuan

(Berry Research Institute of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Heilongjiang, Suiling 152204)

**Abstract:** In order to develop and utilize the wild plum resource in Heilongjiang province, the research status and the existing problems in development and utilization in Heilongjiang province were expounded. Then some opinions aiming at developing and utilizing wild plum resource were proposed from strengthening research of wild plum resource, protection and management of wild plum resource and product development.

**Key words:** Heilongjiang province; wild plum resource; development and utilization

的报道相继出现。为了解水稻耐冷遗传机制,开展分子标记辅助育种,现综述了水稻芽期、苗期和孕穗开花期耐冷性基因定位的研究进展。

## 1 芽期耐冷性 QTL 定位研究进展

我国关于水稻芽期耐冷性 QTL 方面研究较多,并且从分子生物学的角度证明了水稻芽期耐冷性基因为数量遗传。滕胜等报道了籼粳亲本及其双单倍低温条件下水稻的发芽力差异显著,共检测到 2 个表现时间不同的与低温发芽力相关的 QTL,说明芽期耐冷性状的遗传机制是多基因控制的复杂遗传现象<sup>[4]</sup>。乔永利等以籼粳稻及其 F<sub>3</sub> 家系为材料,发现芽期耐冷性状为数量性状,检测到 3 个遗传贡献率较大的芽期耐冷性有关的 QTLs<sup>[5]</sup>。陈玮等利用 RIL 群体,检测到 4 个控制水稻芽期耐冷性的 QTLs,其中, QTL<sub>qSCT-11</sub> 的效应最大,在 10℃ 低温处理 13 d 时,对性状的贡献率达 26%~30%,被检测到的 LOD 值也高达 16~19,为正加性效应,增效等位基因存在于亲本 Lemont 中, Rm<sup>2</sup>02 为与 QTL<sub>qSCT-11</sub> 紧密连锁的 SSR 标记,该主效 QTL 的增效基因,可作为分子标记辅助选择的操作对象,用于水稻芽期耐冷性的遗传改良<sup>[6]</sup>。张露霞等鉴定了籼粳亚种亲本及其后代重组自交系和染色体片段置换系群体株系的已死苗率,在 RIL 群体中检测到 3 个芽期耐冷性 QTLs,分别命名为 qCTBP5-1、qCTBP5-2 和 qCTBP12,通过 CSSL 图示基因型分析,证实了 qCTBP5-2 的存在<sup>[7]</sup>。林静、张亚东等以籼粳交组合“热研 2 号/密阳 23”RILs 群体的 111 个家系为材料,在 5℃ 低温条件下成苗率为指标,进行了芽期耐冷性鉴定,共检测到与芽期耐冷性有关的 QTL 2 个,对表型变异的贡献率分别为 10.60% 和 15.79%<sup>[8]</sup>。之后,林静、朱文银等又以籼稻品种 9311 为受体、粳稻品种日本晴为供体构建的 95 个染色体片段置换系为材料,在 5℃ 低温条件下进行了芽期耐冷性鉴定,利用代换作图法共鉴定出 4 个与芽期耐冷性相关的 QTL,其中 qCTB-5-1、qCTB-5-2 和 qCTB-5-3 分别定位在第 5 染色体上,qCTB-7 定位在第 7 染色体上<sup>[9]</sup>。龚勋、蔡海亚等以粳籼交 Lemont/Teqing 的 F<sub>13</sub>RILs 群体为材料,构建了水稻芽期耐冷性主效 QTL<sub>qSCT-11</sub> 所在染色体区段的高密度分子标记连锁图谱,通过测定 Lemont/Teqing 的 RILs 群体在 10℃ 低温的芽期耐冷性,说明主效 QTL 位于第 11 号染色体短臂区域 ID7924-3 与 Rm<sup>2</sup>02 之间<sup>[10]</sup>。杨杰等分析亲本和 BILs 的芽期

耐冷性表现,共检测到 4 个苗期耐冷性 QTLs,有明显的加性效益<sup>[11]</sup>。巩迎军等对 2 个芽性状耐冷性(低温发芽和芽期耐冷性)为指标,以 182 个越光(粳型)/Kasalath(籼型)//越光 BILs 为材料,进行 QTL 定位和分析,发现 BIL 群体中这 2 个芽性状耐冷性均呈连续分布,属于数量性状遗传,两性状间的相关性不显著;控制低温发芽的 4 个 QTL 其贡献率为 6.72%~12.78%;芽期耐冷性相关的 4 个 QTL 贡献率为 6.61%~14.93%;其中第 11 染色体上的 2 个 QTL 位于相同区域内,并且其增强耐冷性等位基因均来自耐冷性较差亲本 Kasalath。其检测到的 QTLs 两侧的连锁分子标记可为水稻芽性状耐冷性分子育种提供理论依据<sup>[12]</sup>。

## 2 苗期耐冷性 QTL 定位研究进展

我国学者在开展了水稻苗期成苗率、枯萎率、苗重和根系性状等多个与耐冷性状相关的 QTL 定位研究,为分子标记辅助选择育种提供了重要依据。詹庆才等以籼稻品种及其(RIL)群体为材料,在 4 种温度条件下共定位了 10 个 QTLs,其可解释的表型变异从 4.85% 到 22.47%。发现了 2 个可作为苗期耐冷性分子标记辅助选择的依据的 QTLs(RM104 和 RM160 位点)<sup>[13]</sup>。屈婷婷等报道了 3 个与苗期耐冷性相关的 QTLs,贡献率分别为 7.9%、18.3% 和 24.4%,同时检测到控制水稻苗期耐冷性的上位性互作位点 8 个,其中有 2 对互作的贡献率在 15% 左右,这 2 对互作的增效基因型均为来自 2 个亲本的重组基因型,证明了水稻苗期耐冷性是受多基因控制的性状,基因的上位性互作是其重要的遗传基础之一<sup>[14]</sup>。詹庆才等利用粳稻品种北海 289 和籼稻品种 Dular 杂交的 118 个 F<sub>2</sub> 分离群体为材料,进行了苗期耐冷性 QTLs 分析。以定位了 3 个与低温下幼苗高度相关的 QTLs,与低温下叶绿素含量有关的 4 个 QTLs,与枯萎和死苗相关的 4 个 QTLs,这些 QTLs 控制的表型变异最小的仅为 3.82%,最大的达 34.66%。其中 RM160 位点是一个同时具有抵御低温下幼苗生长迟钝、缺绿、枯萎和死苗的多效基因位点<sup>[15]</sup>。随后,詹庆才等用以 RIL 群体为材料,在 3 种不同低温处理情况下共定位了 11 个与叶绿素含量相关的 QTLs,其中 3 个 QTLs 在 3 种环境中都能表现稳定,其余位点表现并不稳定,由此推断,水稻苗期耐冷性是一个由多基因控制的复杂遗传现象<sup>[16]</sup>。杨永霞等利用籼稻与粳稻及其 DH 群体为材料,分析了控制苗

重的 QTLs,通过分析表明检测到的 QTLs 中多数 QTL 具有显著的加性 $\times$ 处理互作效应,是决定其性状变异性的决定性位点<sup>[17]</sup>。胡莹、王奕众以 1 个水稻“粳籼交”重组自交系(RIL)群体作为苗期耐冷性鉴定材料,以低温冷害处理后恢复期的秧苗存活率作为检测指标,结果表明在重组自交系群体中,苗期耐冷性表现为连续变异,在两个方向上均出现大量超亲分离,发现了 5 个苗期耐冷相关的 QTL,相对性状的贡献率分别为 7%~21%。进一步揭示了水稻苗期耐冷性 QTL 具有丰富的位点多样性,表明耐冷性普遍较强的粳稻是发掘苗期耐冷性优异基因的主要稻种资源<sup>[18]</sup>。韩龙植等报道了 17 个与根系性状相关的 QTLs,其中 qCRWT2 和 qCRWT11 与根干重相关,其遗传贡献率为 0.6%和 12.2%;qCRD2 和 qCRD11 与最大根的根径相关,其遗传贡献率为 15.0%和 15.2%,说明了控制这些性状的基因为部分显性或显性或超显性<sup>[19]</sup>。寻梅梅等报道了 2 个苗期耐冷性 QTLs,分别位于第 2 和第 3 染色体上,命名为 qSCT 2 和 qSCT 3。对苗期冷害具有抗性的 2 个数量性状基因座均来自苗期耐冷亲本 Nipponbare<sup>[20]</sup>。吴杏春等利用 Lemont/Dular 品种杂交的水稻 RIL 群体,以叶龄抑制率为水稻耐冷指标,检测到 5 个与水稻耐冷性状相关的 QTL,集中分布于第 2 和第 7 染色体上。其中 qGRP-2a、qGRP-2c 和 qGRP-7b 这 3 个 QTLs 贡献率较大,分别为 40%、42%和 45%,为主效基因<sup>[21]</sup>。刘晓等采用 182 个粳籼回交重组自交系(BILs)和 162 个 RFLP 分子标记技术,对苗期低温处理后的叶片卷曲性状进行 QTL 定位,结果表明群体中苗期该性状体现数量性状遗传的特点,检测到 4 个 QTLs 分布 4 条染色体上,在其遗传贡献率最高的为 qCTS-12,达到 21.9%,并且将其主效基因(qCTS-12-1)进行了精确定位<sup>[22]</sup>。刘之熙等利用籼稻(耐冷型)与粳稻(非耐冷型)资源杂交得到的 RIL 为材料,进行低温条件下 QTL 分析,定位出位于染色体 9 上的 RM105-Rm<sup>2</sup>57 区间的 QTL 是控制苗期耐冷性状的主效 QTL<sup>[23]</sup>。郑加兴等以 2 份普通野生稻核心种质资源 DP15 和 DP30 为供体、9311 为受体构建染色体片段代换系鉴定苗期耐冷性 QTL,结果表明两个抗源 DP15 和 DP30 所含的苗期耐冷性 QTL 的数量、位点及耐冷性效应均存在明显的差异,在基本上覆盖 2 个亲本全基因组的 230 份 BC<sub>4</sub>F<sub>2</sub> 代换系中共发现 19 个苗期耐冷性 QTL,分布在水稻 12 条染色体上<sup>[24]</sup>。

### 3 孕穗开花期耐冷性 QTL 定位研究进展

我国在水稻孕穗开花期 QTL 定位研究的报道相对较少。曾亚文等报道,共筛选出 157 个在农林 20 和冲腿间显示多态性的 RFLP 标记,其中 55 个被用于农林 20/冲腿杂交后代的 70 个 F<sub>3</sub> 系统的孕穗期耐冷性 QTL 分析,结果表明孕穗期耐冷性 QTLs 主要分布在第 1,3~8,10 和第 12 染色体上<sup>[25]</sup>。刘凤霞等对东乡野生稻孕穗开花期耐冷性 QTL 进行了分析,定位了 3 个影响孕穗开花期耐冷性 QTL,其中 2 个 QTL 位点来自野生稻的等位基因能提高回交群体孕穗开花期的耐冷性。在第 5 染色体上定位了 1 个育性主效 QTL,来自野生稻的等位基因使回交群体的结实率降低 78%<sup>[26]</sup>。韩龙植等报道了 9 个与孕穗期耐冷性或相对耐冷性相关的 QTL,解释了遗传变异率 5.6%~10.3%,所检测到的耐冷性 QTL 的增效等位基因多数来自父本,基因作用的方式主要为部分显性、显性和超显性<sup>[27]</sup>。王麒等通过对黑龙江省水稻品种(系)进行孕穗期耐冷性的 SSR 标记筛选,筛选出 2 个有价值的引物,其中 Rm<sup>2</sup>29 是高通用性引物,与耐冷基因的 QTL 紧密连锁,可作为耐冷性筛选的标准候选。引物 Rm<sup>2</sup>59 认为其与黑龙江水稻品种的孕穗期耐冷性状相关度高,可以作为鉴定标准引物的辅助<sup>[28]</sup>。

### 4 建议及展望

目前我国耐冷性 QTL 定位研究多以栽培稻的芽期、苗期为主,且以地上部分研究的较多,水稻芽期与苗期的地下部分及孕穗期研究较少。因此今后研究的方向应该注重不同时期地下部分和孕穗期的耐冷 QTL 分析。野生稻抗逆基因种质资源丰富,但是利用较少,野生稻耐冷性的分子标记的开发与利用必将会成为新的研究方向。采用生物信息学技术,实现 QTL 图谱整合,是 QTL 研究的一个新方向,目前,我国在这方面的报道还较少,除了刘涛等 2011 年报道了构建水稻苗期耐冷 QTLs 的一致性图谱并发现 18 个“真实 QTLs”及其连锁标记<sup>[29]</sup>外,还未见其它水稻耐冷性 QTL 图谱整合相关报道。

虽然目前水稻耐冷性相关的 QTL 定位以初级定位为主,缺少精细定位,标记的方法也以 SSR 为主,但随着水稻遗传连锁图谱的日益完善,SNPs 等新型标记的开发与应用,特别是随着分子标记技术日趋成熟,水稻耐冷性状相关的 QTLs 相继被开发与应用,水稻耐冷性的 QTL 定

位的位点也会更丰富和准确,也必将为水稻耐冷育种做出更加重要的贡献。

#### 参考文献:

- [1] 凌启鸿. 论水稻生产在确保我国粮食安全和环境健康建设中的重要作用-中国作物学会栽培专业委员会换届暨学术研讨会论文集[C]. 北京:中国作物学会出版社,2007.
- [2] 韩龙植,张三元. 水稻耐冷性鉴定评价方法[J]. 植物遗传资源学报,2004,5(1):75-80.
- [3] Nishiyama I. Effects of temperature on the vegetative growth of rice plants[M]//Proceedings of the symposium on climate and rice. Manila:IRRI,1976:159-185.
- [4] 滕胜,曾大力,钱前,等. 低温条件下水稻发芽力 QTL 的定位分析[J]. 科学通报,2001,46(13):1104-1108.
- [5] 乔永利,韩龙植,安平永,等. 水稻芽期耐冷性 QTL 的分子定位[J]. 中国农业科学,2005,38(2):217-221.
- [6] 陈玮,李炜. 水稻 RIL 群体芽期耐冷性基因的分子标记定位[J]. 武汉植物学研究,2005,23(2):116-120.
- [7] 张露霞,王松凤,江玲,等. 利用重组自交系群体检测水稻芽期耐冷性 QTL[J]. 南京农业大学学报,2007,30(4):1-5.
- [8] 林静,张亚东,朱镇,等. 利用重组自交系群体检测水稻芽期耐冷性 QTL[J]. 江西农业学报,2008,20(3):1-3.
- [9] 林静,朱文银,张亚东,等. 利用染色体片段置换系定位水稻芽期耐冷性 QTL[J]. 中国水稻科学,2010,24(3):233-236.
- [10] 龚勋,蔡海亚,刘少佳,等. 水稻芽期耐冷性主效 qSCT-11 的分子标记定位研究[J]. 毕节学院学报,2008,26(4):71-74.
- [11] 杨杰,仲维功,王军,等. 水稻芽期耐冷性的 QTL 分析[J]. 基因组学与应用生物学,2009,28(1):46-50.
- [12] 巩迎军,阮雯君,荀星,等. 水稻芽性耐冷性的 QTL 分析[J]. 分子植物育种,2009,7(2):273-278.
- [13] 詹庆才,曾曙珍,熊伏星,等. 水稻苗期耐冷性 QTLs 的分子定位[J]. 湖南农业大学学报,2003,29(1):7-11.
- [14] 屈婷婷,陈立艳,章志宏,等. 水稻籼梗交 DH 群体苗期耐冷性基因的分子标记定位[J]. 武汉植物学研究,2003,21(5):385-389.
- [15] 詹庆才,朱克永,陈祖武,利用水稻 F<sub>2</sub> 分离群体进行苗期耐冷性数量性状基因定位[J]. 湖南农业大学学报:自然科学版,2004,30(4):303-306.
- [16] 詹庆才,朱克永,陈祖武,等. 利用分子标记进行水稻苗期耐冷性相关性状的 QTLs 研究[J]. 杂交水稻,2005,20(1):50-55.
- [17] 杨永霞,P. K. Pathak,朱军. 水稻苗重的耐冷性动态 QTLs 定位[J]. 浙江大学学报:农业与生命科学版,2005,31(2):131-138.
- [18] 胡莹,王奕众. 水稻 RIL 群体苗期耐冷性 QTL 分析[J]. 武汉植物学研究,2005,23(3):211-215.
- [19] 韩龙植,张三元,乔永利,等. 冷水胁迫下水稻幼苗期根系性状的 QTL 分析[J]. 作物学报,2005,31(11):1415-1421.
- [20] 寻梅梅,江玲,刘世家,等. 利用回交重组自交系群体检测水稻苗期耐冷性基因座[J]. 南京农业大学学报,2006,29(2):123-126.
- [21] 吴杏春,王茵,林文雄. 水稻苗期耐冷性状的 QTL 分析[J]. 中国生态农业学报,2008,16(4):1067-1069.
- [22] 刘晓,巩迎军,董彦君,等. 一个水稻苗期耐冷性的主效 QTL 精细定位研究[J]. 中国农学通报,2009,25(22):62-66.
- [23] 刘之熙,刘伟,肖子发,等. 水稻苗期耐冷性 QTLs 的定位[J]. 杂交水稻,2010(25):59-63.
- [24] 郑加兴,马增凤,宋建东,等. 普通野生稻苗期耐冷性 QTL 的鉴定与分子定位[J]. 中国水稻科学,2011,25(1):52-58.
- [25] 曾亚文,叶昌荣,申时全. 水稻穗期耐冷性近等基因系的选育及耐冷性遗传研究[J]. 自然科学进展,2001,11(1):94-96.
- [26] 刘凤霞,孙传清,谭禄宾,等. 江西东乡野生稻孕穗开花期耐冷基因定位[J]. 科学通报,2003,48(17):1864-1867.
- [27] 韩龙植,乔永利,张媛媛,等. 水稻孕穗期耐冷性 QTLs 分析[J]. 作物学报,2005,31(5):653-657.
- [28] 王麒,冯延江,曾宪楠,等. 黑龙江省水稻品种(系)孕穗期耐冷性 SSR 标记的筛选[J]. 东北农业大学学报,2010,41(3):1-5.
- [29] 刘涛,王敬国,刘化龙,等. 水稻苗期耐冷 QTL 的图谱整合[J]. 作物杂志,2010(3):15-19.

## Research Progress of QTLs Analysis for Cold Tolerance in Rice in China

LI Chun-guang<sup>1</sup>, WANG Bei-lan<sup>2</sup>, SONG Xiao-hui<sup>3</sup>, LIU Yong-wei<sup>1</sup>, MENG Qiao-xia<sup>1</sup>, SONG Dong-ming<sup>1</sup>, CHENG Fang-yan<sup>1</sup>

(1. Rice Research Institute of Heilongjiang Land Reclamation Sciences, Jiamusi, Heilongjiang 154007; 2. Testing Laboratory Center of Heilongjiang Land Reclamation Sciences, Jiamusi, Heilongjiang 154007; 3. Crop Research Institute of Heilongjiang Land Reclamation Sciences, Jiamusi, Heilongjiang 154007)

**Abstract:** For understanding the genetic mechanism of rice cold tolerance and developing breeding by molecular marker-assisted, the progress on quantitative traits loci (QTLs) analysis for cold tolerance in rice was reviewed in the stages of germination, seedling, booting and flowering stage. Meanwhile, the proposals and prospects of studies on cold tolerance of rice in the future were put forward.

**Key words:** rice; cold tolerance; quantitative trait locus