

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2021.02030

水稻萌发耐淹性种质资源筛选及 QTL 定位

孙志广 王宝祥 周振玲 方磊 迟铭 李景芳 刘金波
Bello Babatunde Kazeem 徐大勇*

连云港市农业科学院 / 江苏省现代作物生产协同创新中心, 江苏连云港 222006

摘要: 萌发耐淹性种质资源的筛选、耐低氧萌发基因的挖掘和利用是选育适宜直播水稻新品种的基础。为简便、高效的评价种质资源的萌发耐淹性, 本研究对来自不同年代和地区的 191 份粳稻种质资源进行了萌发耐淹性鉴定, 共获得 12 份萌发耐淹性强的种质资源, 其中连粳 15 号表现出较强的低氧萌发能力。利用其与籼稻品种黄莉占构建的 $F_{2:3}$ 分离群体, 采用模拟大田的鉴定方法, 在水稻 1 号、3 号、9 号、10 号染色体上共检测到 4 个 QTL, 即 $qGS1$ 、 $qGS3$ 、 $qGS9$ 和 $qGS10$ 。共解释表型变异的 70.9%, 其中 $qGS1$ 、 $qGS3$ 和 $qGS10$, 能够被重复检测到, 贡献率分别为 19.2%~24.0%、12.6%~14.7%、19.1%~20.5%, 是稳定表达的 QTL 位点。这些种质资源和 QTL 的发现为耐低氧发芽水稻新品种的培育提供了重要的亲本资源、基因资源和标记资源, 同时也为选育优良直播稻品种提供了理论依据。

关键词: 水稻; 萌发耐淹性; 种质资源; 数量性状位点

Screening of germplasm resources and QTL mapping for germinability under submerged condition in rice (*Oryza sativa* L.)

SUN Zhi-Guang, WANG Bao-Xiang, ZHOU Zhen-Ling, FANG Lei, CHI Ming, LI Jing-Fang, LIU Jin-Bo, Bello Babatunde Kazeem, and XU Da-Yong*

Lianyungang Academy of Agricultural Sciences / Jiangsu Collaborative Innovation Center for Modern Crop Production, Lianyungang 222006, Jiangsu, China

Abstract: Screening of germplasm resources, exploiting and utilization of genes conferring tolerance to hypoxia are the key to breeding new cultivars adapted to direct seeding. In order to evaluate the germinability of germplasm resources under submerged condition in a simple and efficient way, 191 *japonica* germplasm resources released from different years and regions were screened, 12 *japonica* varieties with high germinability under submerged condition were found. Among them, Lianjing 15, a *japonica* variety, showed stable and high tolerance to hypoxia. Using a $F_{2:3}$ population derived from Lianjing 15 and Huanglizhan (HLZ, a highly susceptible *indica* rice variety), four quantitative trait loci (QTL) conferring tolerance to hypoxia, namely $qGS1$, $qGS3$, $qGS9$, and $qGS10$ were identified under simulated field environment, and they explained 70.9% of the total phenotypic variation. Among them, $qGS1$, $qGS3$, and $qGS10$, were repeatedly detected in different years, accounting for 19.2%–24.0%, 12.6%–14.7%, and 19.1%–20.5% of the total phenotypic variation, respectively. The germplasm resources and QTL found in our study would provide innovative resources for breeding rice cultivars with high germinability under submerged condition, and would also provide a theoretical basis for breeding varieties adapted to direct seeding.

Keywords: rice; germinability under submerged condition (GS); germplasm resources; quantitative trait loci (QTL)

本研究由国家重点研发计划项目(2017YFD0100400), 国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-01-61), 江苏省农业重大品种创制(PZCZ201704), 苏北科技专项(LYG-SZ201930)和连云港市财政专项资金(QNJJ1801, QNJJ1902, QNJJ2001)项目资助。

This study was supported by the National Key Research and Development Program of China (2017YFD0100400), the China Agriculture Research System (CARS-01-61), the Project for Agricultural Significant New Varieties Breeding of Jiangsu Province (PZCZ201704), the Special Project of Science and Technology in Northern Jiangsu Province (LYG-SZ201930), and the Financial Grant Support Program of Lianyungang City (QNJJ1801, QNJJ1902, QNJJ2001).

* 通信作者(Corresponding author): 徐大勇, E-mail: xudayong3030@sina.com

第一作者联系方式: E-mail: zhiguangsun@126.com

Received (收稿日期): 2020-04-27; Accepted (接受日期): 2020-07-02; Published online (网络出版日期): 2020-07-14.

URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20200714.1015.002.html>

水稻是世界上最重要的粮食作物之一,水稻的稳产增产事关全球的粮食安全^[1-3]。在我国,传统的移栽种植模式在长时间里为我国粮食增产、农民增收发挥了十分重要的作用^[4],但是随着我国城镇化的有序推进,农村劳动力大量减少,插秧期间对劳动力的高需求阻碍着传统移栽模式的进行。与传统移栽模式相比,直播稻整地用水量少,连续淹水天数少、对灌溉水利用效率高,而且便于机械化操作^[5-7]。在此背景下,随着适宜新品种的育成和栽培技术的进步,资源和劳动力节约型的轻简栽培方式—直播稻得到了较大的发展^[8-9]。

出苗率低是水稻直播中面临的一个主要问题,当种子被水淹没时,由于氧气浓度急剧降低,种子有氧呼吸受到严重抑制,导致出苗率显著下降^[10]。因此,在淹水条件下,选择出苗能力好的耐淹性水稻品种将在直播稻安全生产中起到十分重要的作用。已有研究表明,在低氧条件下萌发的水稻种子胚芽鞘长度与耐淹成苗率呈极显著的正相关^[11-14]。随着分子标记技术的发展,前人以胚芽鞘长度为指标,利用多种遗传群体定位到多个萌发耐淹性 QTL,侯名语等^[11]以水淹胁迫下暗发芽 5 d 后的胚芽鞘长为指标,评价了 359 份水稻品种的耐低氧发芽能力,其中 11% 粳稻品种芽鞘长度超过 3.0 cm,而芽鞘长度超过 3.0 cm 籼稻品种仅占 2%,其认为籼粳稻在耐低氧发芽能力方面存在差异。随后其利用 Kinmaze/DV85 RIL 群体,在水稻 1 号、2 号、5 号和 7 号染色体上共检测到 5 个低氧发芽相关 QTL 位点,可解释表型变异为 10.5%~19.6%。陈孙禄等^[15]通过对 256 份水稻核心种质进行萌发耐淹性评估,认为籼粳稻的萌发耐淹性差异并不显著,与侯名语的结果不一致,这可能是两者所用试验材料和方法不同造成的。随后其利用 R0380/RP2334 回交自交系群体在水稻 2 号、3 号、8 号染色体上检测到 4 个 QTL,贡献率为 9.37%~17.34%。Jiang 等^[16]利用 USSR5/N22 F₂ 分离群体在水稻 5 号和 11 号染色体上检测到 2 个萌发耐淹性 QTL,贡献率为 10.99%~15.51%。然而以上试验多是在直接淹水胁迫下进行的,为了更准确的模拟大田淹水环境下种子的低氧萌发状态,本研究采用土壤介质下的种子萌发耐淹性鉴定方法,以胚芽鞘长度为指标进行萌发耐淹性种质资源筛选,并进一步构建分离群体挖掘萌发耐低氧 QTL,为培育耐淹萌发能力强的水稻新品种提供参考。

1 材料与方法

1.1 种质资源

供试材料包括 192 份水稻种质资源,其中 191 份为粳稻品种,来自我国江苏、安徽、河南、山东、上海等地区,1 份为籼型常规水稻黄莉占,来自广东省。定位群体来自以连粳 15 号(Lianjing 15, LJ15)为父本,黄莉占(Huanglizhan, HLZ)为母本构建的 F_{2:3} 分离群体,该群体包含 120 个家系。为减少种子休眠带来的影响,所有供试材料均在 50 °C 高温条件下处理 7 d 以打破种子休眠。

1.2 试验方法

模拟大田萌发耐淹鉴定:每品种或家系挑选健康、饱满和均一的种子 90 粒,分 3 次重复,在 2% H₂O₂ 中灭菌 15 min,随后用纯水冲洗 5 次,浸种 48 h 后,每重复挑选 20 粒吸足水分的种子,播种于含有 50 个方孔的秧盘中,秧盘中盛满细土,播种深度 1 cm,方孔规格为 5.5 cm × 5.5 cm × 5.0 cm,每个方孔底部均有直径为 0.8 cm 的小圆孔,以便排水,秧盘置于 57 cm × 38 cm × 9 cm 规格的周转箱中,随后向周转箱中注入纯水至水面距离土壤表面 5 cm,每天注水以保持此高度不变,以萌发 7 d 的胚芽鞘长度(coleoptile length, CL)作为萌发耐淹性的调查指标,每重复随机取 12 粒种子测量胚芽鞘长度,精确到 1 mm。随机区组排列,剔除极大值和极小值后,取 3 次胚芽鞘长度平均值作为表型值进行品种比较分析、遗传分析和 QTL 检测。

梯度试验:分别设置 9 个不同的淹水深度对连粳 15 号和黄莉占进行萌发耐淹性测试,水深分别为 10、30、50、70、90、110、130、150 和 200 mm,其余步骤同上。

以上试验均在温室中进行,温度:(26±2) °C,光暗=14:10,相对湿度 80%左右。

1.3 遗传连锁图谱的构建及 QTL 分析

根据连粳 15 号/黄莉占 F_{2:3} 分离群体的分子数据,利用 Mapmaker/EXP version 3.0 软件(<http://www.softpedia.com/get/Science-CAD/MapMaker.shtml>) 构建分子连锁图谱,运用 Kosambi 函数将重组频率转换为遗传距离(cM),随后结合表型数据,利用 Windows QTL Cartographer version 2.5 软件(<http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>) 以复合区间作图的方法进行 QTL 检测,以 LOD 值 3.0 作为阈值判定 QTL 是否存在,同时利用该软件进行各 QTL 的贡献率和加性效应值的计算。

1.4 数据分析

利用 Microsoft Excel 2010 进行数据整理和频数分布直方图的绘制, SPSS 18.0 软件进行方差、多重比较分析和 KS-检验。

2 结果与分析

2.1 萌发耐淹性种质资源筛选

以萌发 7 d 的胚芽鞘长为指标, 本研究对来自不同年代和地区的 191 份粳稻种质资源进行萌发耐淹能力测试, 结果见附表 1, 191 份种质资源胚芽鞘长频数分布直方图呈偏态分布的特点(图 1-A), 该群体的胚芽鞘长的变化范围为 0~34.6 mm, 变异系数为 21.8%, 表明这些种质资源在萌发耐淹性上具有广泛的遗传多样性。群体胚芽鞘长平均值为 24.1 mm, 其中胚芽鞘长度小于 20 mm 种质资源总共有 19 份, 总占比 9.9%, 处于 20~25 mm 之间的品种最多, 有 90 份, 占比 47.1%, 其次为 25~30 mm, 有 67 份, 占比 35.1%, 其中 >30 mm 品种有 12 个(表 1), 占比 6.3%, 这些种质表现出较强的耐低氧萌发能力, 可作为亲本材料进行萌发耐低氧新品种的培育。其中

连云港地区的半野生稻种质资源鲁稻表现最好, 胚芽鞘长 34.6 mm, 其次为连粳 15 号, 胚芽鞘长 34.2 mm。值得注意的是, 连粳 15 号(连粳 7032/连粳 446)的亲本之一连粳 446 也是由鲁稻与连粳 3 号的杂交后代中选育而来, 推测连粳 15 号的萌发耐淹性大多来自鲁稻, 因此, 应加大力度深入挖掘野生稻种的有利基因以增强水稻品种对生物胁迫和非生物胁迫的抗性。

2.2 不同年代种质资源萌发耐淹性比较分析

根据品种审定年份将 83 份种质资源按照 5 年一个阶段划分为 6 组, 分别为 1990 年前、1991—1995 年、1996—2000 年、2001—2005 年、2006—2010 年和 2010 年后, 通过萌发耐淹性鉴定, 6 个时间段品种的平均胚芽鞘长分别为 24.8、24.7、25.3、26.7、25.4 和 28.8 mm (图 1-B), 经过多重比较分析发现, 前 5 个时间段, 品种之间的胚芽鞘长没有显著性差异, 但均与 2010 年以后品种的胚芽鞘长达到显著性差异, 这表明育种家们已开始加强对萌发耐淹性品种的选择。

2.3 连粳 15 号萌发耐淹性验证

通过对 191 份种质资源进行筛选鉴定, 粳稻品

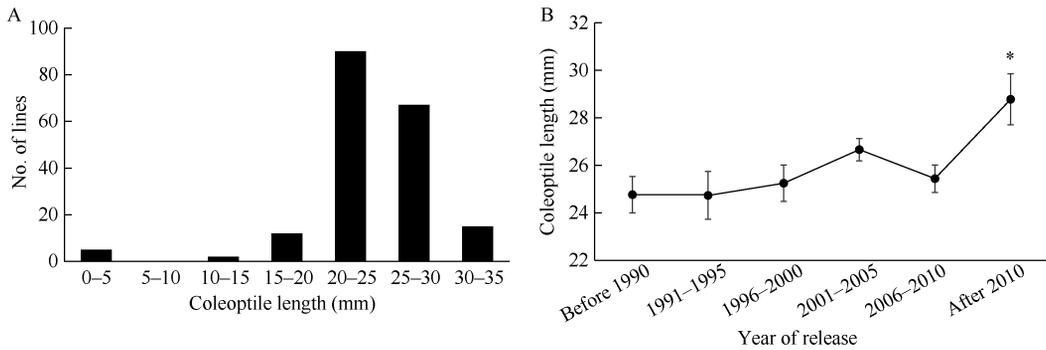


图 1 种质资源萌发耐淹性评价

Fig. 1 Evaluation for germinability of germplasm resources under submerged condition

A: 淹水条件下, 191 份粳稻种质资源萌发耐淹性表型分布直方图; B: 淹水条件下, 不同年代种质资源胚芽鞘长度比较分析。

A: Frequency distribution of 191 japonica germplasm resources for germinability under submerged condition; B: Comparative analysis of coleoptile length of germplasm resources released from different years under submerged condition.

表 1 12 份萌发耐淹性强的种质资源

Table 1 Top 12 germplasm resources with high germinability under submerged condition

编号 Number	品种名称 Cultivar	胚芽鞘长度 Coleoptile length (mm)	编号 Number	品种名称 Cultivar	胚芽鞘长度 Coleoptile length (mm)
1	鲁稻 Ludao	34.6	7	淮稻 10 号 Huaidao 10	31.1
2	连粳 15 号 Lianjing 15	34.2	8	徐稻 4 号 Xudao 4	30.9
3	南粳 45 Nanjing 45	32.5	9	扬粳 186 Yangjing 186	30.7
4	盐粳 7 号 Yanjing 7	32.2	10	华粳 5 号 Huajing 5	30.5
5	连粳 9 号 Lianjing 9	32.0	11	淮稻 6 号 Huaidao 6	30.4
6	连粳 7 号 Lianjing 7	31.1	12	临稻 11 号 Lindao 11	30.1

种连粳 15 号在淹水胁迫下的胚芽鞘长为 34.2 mm, 表现出较强的耐低氧发芽力, 为了验证该表型, 我们重新对其进行鉴定, 连粳 15 号胚芽鞘长为 33.1 mm, 籼稻品种黄莉占胚芽鞘长为 8.6 mm, 显著低于连粳 15 号(图 2-A, B); 同时, 梯度试验表明, 在水深 10 mm 时, 连粳 15 号与黄莉占的胚芽

鞘长无显著性差异, 因为此时淹水深度较浅, 2 个品种的胚芽鞘均能很快伸出水面接触到氧气, 完成正常生长, 而在其他淹水处理下, 连粳 15 号的胚芽鞘长均显著高于黄莉占(图 2-C)。因此, 连粳 15 号和黄莉占可作为理想的材料进行萌发耐淹性 QTL 检测。

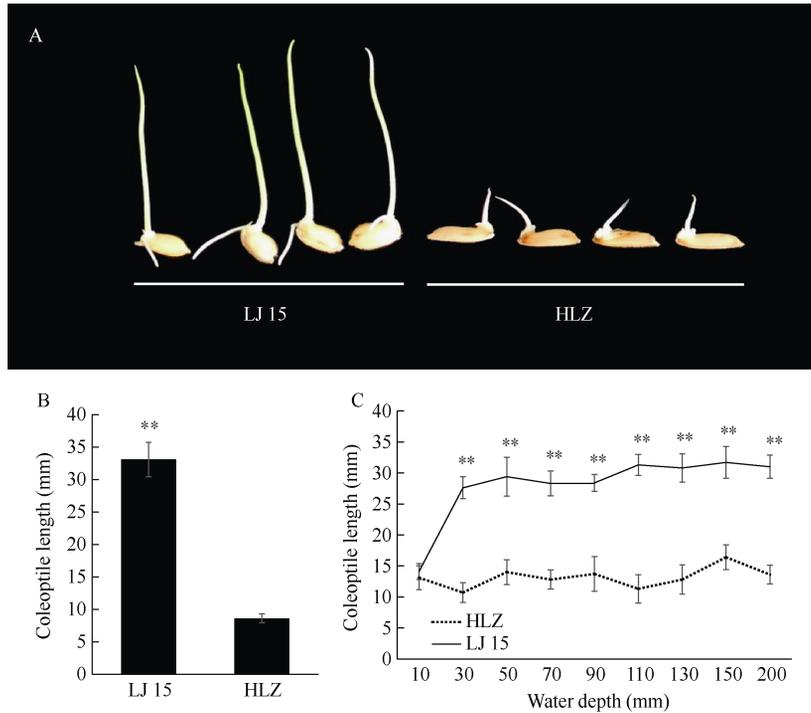


图 2 连粳 15 号和黄莉占的萌发耐淹性表现

Fig. 2 Germinability of Lianjing15 (LJ15) and Huanglizhan (HLZ) under submerged condition

A: 在淹水条件下, 连粳 15 号与黄莉占胚芽鞘长表型图; B: 在淹水条件下, 连粳 15 号与黄莉占的平均胚芽鞘长; C: 连粳 15 号与黄莉占在不同淹水深度条件下的胚芽鞘长度比较分析。

A: Phenotypic image of coleoptile length between LJ15 and HLZ under submerged condition; B: Average coleoptile length of LJ15 and HLZ under submerged condition; C: Comparative analysis of coleoptile length between LJ15 and HLZ under different water depth.

2.4 萌发耐淹性 QTL 检测

利用 512 对分布于 12 条水稻染色体上的 SSR (simple sequence repeat, SSR) 标记进行分离群体双亲间的多态性分析, 其中在连粳 15 号与黄莉占之间呈现良好多态性的 SSR 标记共有 146 对, 占所有检测标记的 28.5%, 随后利用这些标记构建连粳 15 号/黄莉占 $F_{2:3}$ 群体的分子连锁图谱, 图谱全长为 1262.4 cM, 标记之间的平均遗传距离为 8.6 cM, 符合 QTL 检测要求。

为了检测萌发耐淹性 QTL, 本研究于 2018 年对连粳 15 号、黄莉占及其 $F_{2:3}$ 群体进行萌发耐淹性鉴定, 连粳 15 号和黄莉占的胚芽鞘长分别为 31.9 mm 和 5.0 mm, 两者之间存在极显著差异(图 3-A), 连粳 15 号/

黄莉占 $F_{2:3}$ 分离群体胚芽鞘长的变化范围为 0~31.5 mm, 在 20~25 mm 处出现 1 个峰值, 呈典型的正态分布特征(KS-检验, $P > 0.05$), 表明该群体的萌发耐淹性由多个 QTL 共同控制。以平均胚芽鞘长为表型值, 利用 Windows QTL Cartographer 2.5 软件采用复合区间作图法进行分析, 在水稻 1 号、3 号、9 号和 10 号染色体上各检测到 1 个 QTL, 分别命名为 $qGS1$ 、 $qGS3$ 、 $qGS9$ 和 $qGS10$, 分别坐落于标记 RM11307~RM7341、RM15283~RM5626、RM24085~RM24271 和 RM474~RM6404 之间, LOD 值分别为 6.7、3.6、3.3 和 6.1, 贡献率分别为 24.0%、14.7%、11.7%和 20.5%, 共解释表型变异的 70.9% (表 2 和图 4), 加性效应分析表明, 这些增强萌发耐淹性的 QTL 均来自粳稻品种连粳 15 号。

2.5 萌发耐淹性 QTL 的验证

为进一步验证以上 QTL 的真实性, 本研究于 2019 年再次对 120 个连梗 15 号/黄莉占 $F_{2:3}$ 家系及其双亲进行表型鉴定(图 3-B), 结合分子连锁图谱, 利用 Windows QTL Cartographer 2.5 软件对以上位

点进行了重新检测, 结果表明, $qGS1$ 、 $qGS3$ 和 $qGS10$ 均能够被重新检测到, LOD 值分别为 5.1、3.0 和 5.6, 贡献率分别为 19.2%、12.6%和 19.1% (表 2 和图 4), 以上结果证明这些 QTL 是稳定表达真实存在的。

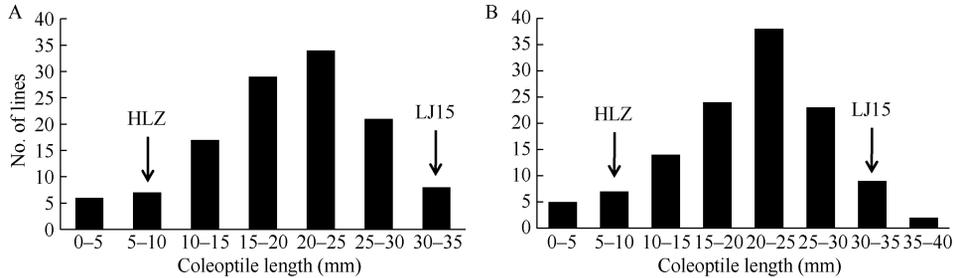


图 3 连梗 15 号/黄莉占 $F_{2:3}$ 群体萌发耐淹性表型分布直方图

Fig. 3 Frequency distribution of germinability under submerged condition (GS) in an $F_{2:3}$ population derived from the cross between Lianjing 15 (LJ15) and Huangzhan (HLZ)

A: 2018 年; B: 2019 年。GS: germinability under submerged condition. A: in 2018; B: in 2019.

表 2 连梗 15 号/黄莉占 $F_{2:3}$ 群体中检测到的萌发耐淹性 QTL

Table 2 QTLs for germinability under submerged condition (GS) detected in the LJ15/HLZ $F_{2:3}$ population

年份	数量性状位点	染色体	标记区间	LOD 值	贡献率	加性效应
Year	QTL	Chr.	Marker interval	LOD scores	PVE (%)	Additive effect
2018	$qGS1$	1	RM11307–RM7341	6.7	24.0	-0.53
	$qGS3$	3	RM15280–RM7134	3.6	14.7	-0.43
	$qGS9$	9	RM24085–RM24271	3.3	11.7	-0.32
	$qGS10$	10	RM474–RM6404	6.1	20.5	-0.50
2019	$qGS1$	1	RM11307–RM7341	5.1	19.2	-0.49
	$qGS3$	3	RM15280–RM7134	3.0	12.6	-0.41
	$qGS10$	10	RM474–RM6404	5.6	19.1	-0.50

3 讨论

水稻直播作为一种轻简、高效、节水、省工的栽培方式, 越来越受到种植者的欢迎^[17]。然而, 在淹水胁迫下, 特别是当种子播在较深土层时, 由于氧气浓度过低导致出苗率急剧下降, 严重制约着直播稻的发展^[18]。多项研究表明, 种子萌发耐淹性存在着品种间差异^[19-21], 选择低氧萌发能力强的稻种是直播稻生产中提高出苗率的一个关键问题。因此, 筛选萌发耐淹性强的种质资源, 挖掘低氧耐受基因, 并解析其低氧适应机制已迫在眉睫。本研究通过对 191 份粳稻种质资源进行萌发耐淹性鉴定, 发现该性状的频率分布直方图呈现偏态分布特点, 说明该性状受到育种家的人工选择, 其中胚芽鞘长为 20~25 mm 的种质资源占比最多, 达到 47.1%, 该群体变异系数为 21.8%, 表明粳稻品种的萌发耐淹性存在广泛的遗传变异, 与前人研究结果一致^[12,16,22]。

经过筛选, 最终获得 12 份萌发耐淹性强的水稻种质(胚芽鞘长>30 mm) (表 1), 这些资源可作为亲本材料用来选育萌发耐低氧的水稻品种。

通过不同年代品种间的比较分析, 我们发现 2010 年后审定的品种平均胚芽鞘长度为 28.8 mm, 相对于前期品种, 在低氧胁迫下的萌发能力显著提高, 这表明随着耕作栽培制度的改变, 育种家们为了适应以直播稻为主的轻简栽培的需要, 已开始加强对品种的萌发耐淹性状的选择。同时我们也比较了不同种植区域种质资源的耐淹萌发能力, 发现并没有达到显著的地域性差异, 这说明在不同区域环境条件下, 萌发耐淹性是水稻在驯化扩散过程中的一个基本特性。

前人研究已经表明, 萌发耐淹性是由多基因控制的数量性状^[14,16,23-24], 本研究通过资源鉴定, 发现粳稻品种连梗 15 号表现出较强的低氧萌发能力, 利用其与籼稻品种黄莉占的 $F_{2:3}$ 群体共检测到 4 个

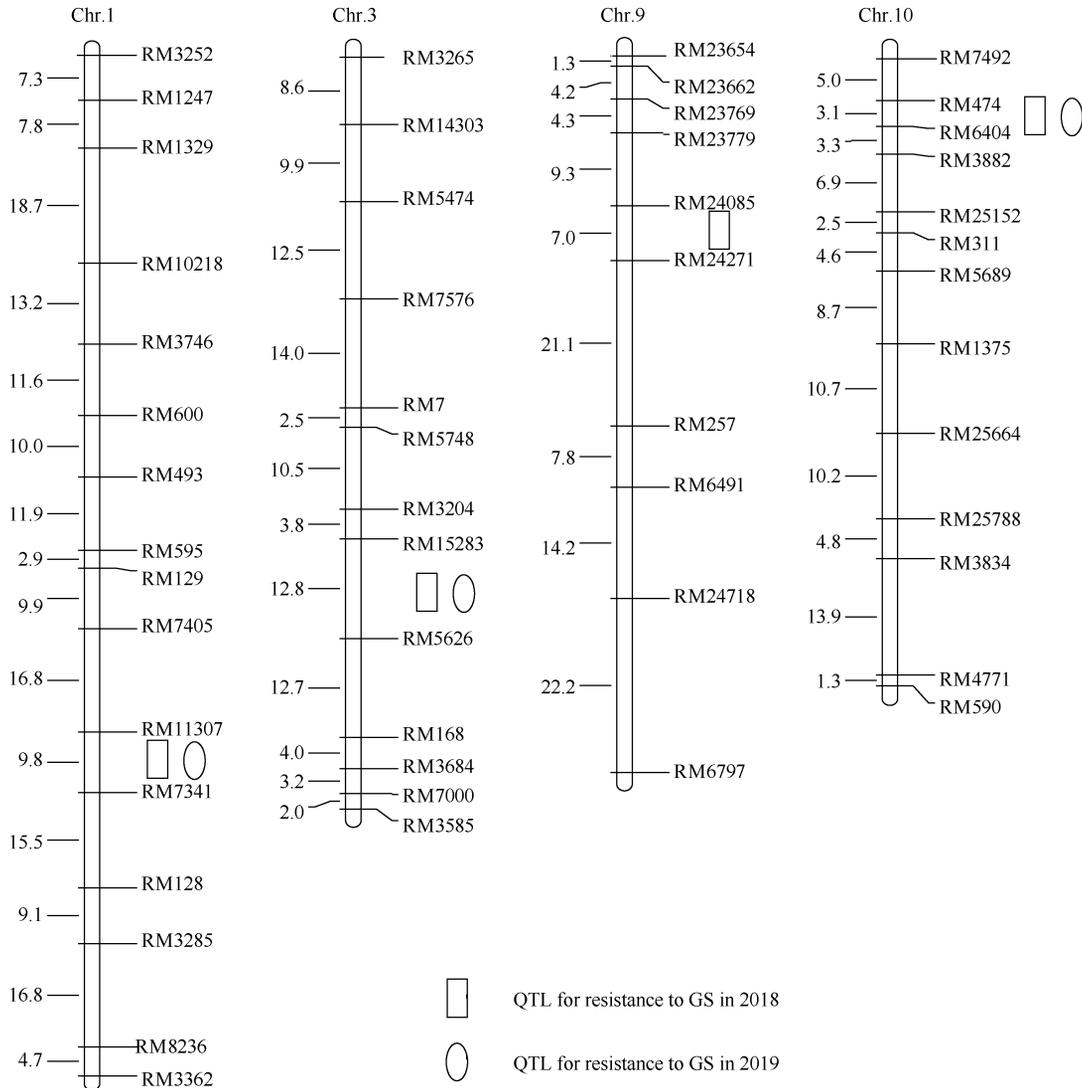


图 4 连梗 15 号/黄莉占 $F_{2.3}$ 群体中检测到的萌发耐淹性 QTL

Fig. 4 QTLs for germinability under submerged condition (GS) detected in LJ15/HLZ $F_{2.3}$ population

染色体右边是分子标记名称, 左边是遗传距离(cM)。

Marker names are given on the right of the chromosome and map distances (cM) on the left. PVE: phenotypic variation explained.

QTL, 再次验证了该观点。孙凯等^[14]利用全基因组关联分析, 在水稻 3 号、4 号、5 号、6 号、8 号、10 号和 11 号染色体上共检测到 15 个与胚芽鞘长度显著关联的位点, 其中位于 3 号染色体上的位点在本研究检测位点 $qGS3$ 两端标记区间内, 这 2 个 QTL 很可能是同一个位点, 随后其通过转录组测序发现该位点区间内基因 *Os03g0592500* 对氧气处理敏感, 该基因编码一个叶绿素 *a-b* 结合蛋白, 并推测该基因对水稻种子耐淹生长具有正调控作用。王洋等^[24]利用粳稻 Nipponbare 与籼稻 Kasalath BIL 群体也在水稻 3 号染色体上检测到 1 个耐低氧发芽能力 QTL, $qSAT-3-B$, 与 $qGS3$ 的物理位置十分接近, 是否为同一个 QTL 尚需进一步确认。目前前人已克隆 2 个耐

淹基因, *CIPK15* 和 *Sub1*, 其中, *CIPK15* 在种子萌发阶段通过糖信号途径产生更多能量促使胚芽鞘快速生长以应对淹水胁迫^[25], 而 *Sub1* 则通过调节乙烯和赤霉素介导的反应, 抑制水稻淹水期的营养生长, 以节约能量促进去淹没后的恢复生长来达到提高水稻耐淹性的目的^[26]。通过比对分析, 这 2 个基因均在水稻 9 号染色体上着丝粒附近, 与本研究检测到的 $qGS9$ 在染色体上的距离超过 1700 kb, 三者为不同的基因。王洋等^[24]也在水稻 9 号染色体上检测到 1 个 QTL, $qSAT-9-B$, 贡献率为 9.5%, 与本研究检测到的 $qGS9$ 有部分重叠区域, 可能为同一个 QTL, 值得注意的是, $qGS9$ 未在连续的 2 年试验中重复检测到, 这可能是由于 $qGS9$ 本身效应较小, 且受到环境

影响, 表达不稳定造成。通过比对分析, 本研究检测到的位于水稻第 1 和 10 染色体上的 QTL, *qGS1* 和 *qGS10*, 与前人报道萌发耐淹性 QTL 没有重叠区域, 是 2 个新的萌发耐淹性 QTL 位点, 而且这 2 个 QTL 都能被重复检测到, 2 次检测中 LOD 值均大于 5, 分别解释表型变异的 19.2~24.0%, 19.1~20.5%, 是稳定表达的 QTL。因此, 利用与之紧密连锁的分子标记, 通过分子标记辅助选择的手段聚合这些萌发耐淹性 QTL, 将有助于加快培育耐低氧萌发水稻新品种。

4 结论

从 191 份粳稻中筛选获得 12 份萌发耐淹性强的种质资源, 并利用连粳 15 号/黄莉占 $F_{2:3}$ 群体, 共检测到 4 个萌发耐淹性 QTL, *qGS1*、*qGS3*、*qGS9* 和 *qGS10*, 分别位于水稻 1 号、3 号、9 号和 10 号染色体上, 贡献率分别为 24.0%、14.7%、11.7%和 20.5%, 其中 *qGS1* 和 *qGS10* 真实可靠, 且贡献率较高, 这些 QTL 的定位为进一步开展相关基因的图位克隆和分子辅助育种奠定基础。

References

- [1] Mahajan G, Chauhan B S. Performance of dry direct-seeded rice in response to genotype and seeding rate. *Agron J*, 2016, 108: 257–265.
- [2] 孙平勇, 李魏, 潘素君, 彭伟业, 戴良英. 水稻品种魔王谷粒形、剑叶性状和株高 QTL 定位. *作物学报*, 2018, 44: 1673–1680.
Sun P Y, Li W, Pan S J, Peng W Y, Dai L Y. Mapping QTLs for grain shape, flag leaf traits, and plant height in rice variety Mowangu. *Acta Agron Sin*, 2018, 44: 1673–1680 (in Chinese with English abstract).
- [3] 张平, 姜一梅, 曹鹏辉, 张福麟, 伍洪铭, 蔡梦颖, 刘世家, 田云录, 江玲, 万建民. 通过分子标记辅助选择将耐储藏主效 QTL *qSS^{9Kas}* 转入宁粳 4 号提高其种子贮藏能力. *作物学报*, 2019, 45: 335–343.
Zhang P, Jiang Y M, Cao P H, Zhang F L, Wu H M, Cai M Y, Liu S J, Tian Y L, Jiang L, Wan J M. Introducing *qSS^{9Kas}* into Ningjing 4 by molecular marker-assisted selection to improve its seed storage ability. *Acta Agron Sin*, 2019, 45: 335–343 (in Chinese with English abstract).
- [4] Peng S B, Tang Q Y, Zou Y B. Current status and challenges of rice production in China. *Plant Prod Sci*, 2009, 12: 3–8.
- [5] Farooq M, Siddique K H M, Rehman H, Aziz T, Lee D J, Wahid A. Rice direct seeding: experiences, challenges and opportunities. *Soil Tillage Res*, 2011, 111: 87–98.
- [6] Kumar V, Ladha J K. Direct seeding of rice: recent developments and future research needs. *Adv Agron*, 2011, 111: 297–413.
- [7] Ghosh D, Singh U P, Brahmachari K, Singh N K, Das A. An integrated approach to weed management practices in direct-seeded rice under zero-tilled rice-wheat cropping system. *Int J Pest Manage*, 2017, 63: 37–46.
- [8] Liu H Y, Hussain S, Zheng M M, Peng S B, Huang J L, Cui K H, Nie L X. Dry direct-seeded rice as an alternative to transplanted-flooded rice in central China. *Agron Sustain Dev*, 2015, 35: 285–294.
- [9] Tao Y, Chen Q, Peng S B, Wang W Q, Nie L X. Lower global warming potential and higher yield of wet direct-seeded rice in central China. *Agron Sustain Dev*, 2016, 36(2): 24–32.
- [10] 赵霞, 杜朝云, 徐春梅, 杨华伟, 吕泽林, 章秀福. 水稻对低氧环境的适应及其机制研究进展. *作物杂志*, 2015, (3): 5–12.
Zhao X, Du C Y, Xu C M, Yang H W, Lyu Z L, Zhang X F. Research advances on the rice adaptation to hypoxia environment and its mechanism. *Crops*, 2015, (3): 5–12 (in Chinese).
- [11] 侯名语, 江玲, 王春明, 万建民. 水稻种子低氧发芽力的 QTL 定位和上位性分析. *中国水稻科学*, 2004, 18: 483–488.
Hou M Y, Jiang L, Wang C M, Wan J M. Quantitative trait loci and epistatic analysis for seed anoxia germinability in rice (*Oryza sativa*). *Chin J Rice Sci*, 2004, 18: 483–488 (in Chinese with English abstract).
- [12] Magneschi L, Kudahettige R L, Alpi A, Perata P. Comparative analysis of anoxic coleoptile elongation in rice varieties: relationship between coleoptile length and carbohydrate levels, fermentative metabolism and anaerobic gene expression. *Plant Biol*, 2009, 11: 561–573.
- [13] 曹栋栋, 阮晓丽, 詹艳, 石瑛琪. 杂交水稻种子不同活力测定方法与其田间成苗率的相关性. *浙江农业学报*, 2014, 26: 1145–1150.
Cao D D, Ruan X L, Zhan Y, Shi Y Q. Relativity analysis between seedling percentage in field and different seed vigor testing methods of hybrid rice seeds. *Acta Agric Zhejiangensis*, 2014, 26: 1145–1150 (in Chinese with English abstract).
- [14] 孙凯, 李冬秀, 杨靖, 董骥驰, 严贤诚, 罗立新, 刘永柱, 肖武名, 王慧, 陈志强, 郭涛. 水稻耐淹成苗率相关性状全基因组关联分析. *中国农业科学*, 2019, 52: 385–398.
Sun K, Li D X, Yang J, Dong J C, Yan X C, Luo L X, Liu Y Z, Xiao W M, Wang H, Chen Z Q, Guo T. Genome-wide association analysis for rice submergence seedling rate. *Sci Agric Sin*, 2019, 52: 385–398 (in Chinese with English abstract).
- [15] 陈孙禄, 王俊敏, 潘佑找, 马健阳, 张建辉, 张红生, 滕胜. 水稻萌发耐淹性的遗传分析. *植物学报*, 2012, 47: 28–35.
Chen S L, Wang J M, Pan Y Z, Ma J Y, Zhang J H, Zhang H S, Teng S. Genetic analysis of rice germination tolerance to flooding. *Chin Bull Bot*, 2012, 47: 28–35 (in Chinese).
- [16] Jiang L, Liu S J, Hou M Y, Tang J Y, Chen L M, Zhai H Q, Wan J M. Analysis of QTLs for seed low temperature germinability and anoxia germinability in rice (*Oryza sativa* L.). *Field Crops Res*, 2006, 98: 68–75.
- [17] 胡涛, 宋佳瑜, 吴爱婷, 刘思彤, 郭志富, 姜秀娟, 高继平, 赵明辉, 黎毛毛. 东乡野生稻低温发芽力 QTL 定位及超级稻耐冷改良. *植物遗传资源学报*, 2018, 19: 627–632.
Hu T, Song J Y, Wu A T, Liu S T, Guo Z F, Jiang X J, Gao J P, Zhao M H, Li M M. QTLs mapping for low temperature germinability in a population of Dongxiang wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) and super rice variety. *J Plant Genet Res*, 2018, 19: 627–632 (in Chinese with English abstract).
- [18] Junichi K, Koji H, Yutaka J. Rice (*Oryza sativa* L.) germplasm

- with better seedling emergence under direct sowing in flooded paddy field. *Plant Genet Resour-C*, 2018, 16: 1–7.
- [19] Yamauchi M, Aguilar A M, Vaughan D A, Seshu D V. Rice (*Oryza sativa* L.) germplasm suitable for direct sowing under flooded soil surface. *Euphytica*, 1993, 67: 177–184.
- [20] Yamauchi M, Biswas J K. Rice cultivar difference in seedling establishment in flooded soil. *Plant Soil*, 1997, 189: 145–153.
- [21] 刘艳, 宋兆强, 夏祥华, 王宝祥, 周振玲, 卢百关, 李健, 秦德荣, 徐大勇. 大田模拟环境下水稻种子耐缺氧能力遗传研究. *西南农业学报*, 2016, 29: 2279–2283.
Liu Y, Song Z Q, Xia X H, Wang B X, Zhou Z L, Lu B G, Li J, Qin D R, Xu D Y. Genetic variation of seed tolerance to anoxia among rice (*Oryza sativa* L.). *Southwest China J Agric Sci*, 2016, 29: 2279–2283 (in Chinese with English abstract).
- [22] 王洋, 王盈盈, 洪德林. 太湖流域水稻种子活力和耐缺氧能力遗传变异研究. *南京农业大学学报*, 2009, 32(3): 1–7.
Wang Y, Wang Y Y, Hong D L. Genetic variation of seed vigor and tolerance to anoxia among rice (*Oryza sativa* L.) varieties in Taihu Lake region. *J Nanjing Agric Univ*, 2009, 32(3): 1–7 (in Chinese with English abstract).
- [23] 张光恒, 曾大力, 胡时开, 苏岩, 阿加拉铁, 郭龙彪, 钱前. 水稻苗期耐淹相关性状 QTL 分析. *作物学报*, 2006, 32: 20–26.
Zhang G H, Zeng D L, Hu S K, Su Y, A J L T, Guo L B, Qian Q. QTL analysis of traits concerned submergence tolerance at seedling stage in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin*, 2006, 32: 20–26 (in Chinese with English abstract).
- [24] 王洋, 郭媛, 洪德林. 水稻幼苗耐缺氧能力的 QTL 分析. *中国水稻科学*, 2010, 24: 18–24.
Wang Y, Guo Y, Hong D L. QTL analysis of the anoxic tolerance at the seedling stage in rice. *Chin J Rice Sci*, 2010, 24: 18–24 (in Chinese with English abstract).
- [25] Lee K W, Chen P W, Lu C A, Chen S, Ho T H D, Yu S M. Coordinated responses to oxygen and sugar deficiency allow rice seedlings to tolerate flooding. *Sci Signal*, 2009, 2: ra61.
- [26] Xu K, Xu X, Fukao T, Canlas P, Maghirang-Rodriguez R, Heuer S, Ismail A M, Bailey-Serres J, Ronald P C, Mackill D J. *Sub1A* is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature*, 2006, 442: 705–708.

附表 1 191 份种质资源的萌发耐淹性表现

Table S1 Germinability of 191 germplasm resources under submerged condition

编号 Number	品种名称 Cultivar	胚芽鞘长 Coleoptile length (mm)	编号 Number	品种名称 Cultivar	胚芽鞘长 Coleoptile length (mm)
1	早丰 11 号 Zaofeng 11	0	97	扬农粳 2 号 Yangnongjing 2	—
2	镇稻 1 号 Zhendao 1	0	98	粳系 103 Jingxi 103	24.6
3	早粳 Zaojing	0	99	台东育 30 Taidongyu 30	24.6
4	梧桐 Wutong	0	100	盐粳 11 号 Yanjing 11	24.7
5	ITA182	0	101	扬粳 4038 Yangjing 4038	24.7
6	临稻 10 号 Lindao 10	13.4	102	ZBS622	24.7
7	华粳 4 号 Huajing 4	13.6	103	盐粳 30192 Yanjing 30192	24.7
8	HP3	17.2	104	盐稻 15 Yandao 15	24.8
9	丹东陆稻 Dandongludao	17.7	105	小黄稻 Xiaohuangdao	24.8
10	绍糯 9714 Shaonuo9714	17.7	106	武运粳 8 号 Wuyunjing 8	24.8
11	南京 11 号 Nanjing 11	18.5	107	ZBS665	24.8
12	淮稻 13 号 Huaidao 13	18.7	108	泗稻 10 号 Sidao 10	24.8
13	三光稻 Sanguangdao	18.8	109	香糯 8333 Xiangnuo 8333	24.9
14	盐稻 10 号 Yandao 10	19.0	110	湖粳 75 Hujing 75	25.0
15	凤凰稻 Fenghuangdao	19.1	111	畚禾 Benhe	25.0
16	矮粳 10 号 Aijing 10	19.2	112	新宁 Xinning	25.2
17	早糯谷 Hannuogu	19.3	113	南粳 40 Nanjing 40	25.2
18	武运粳 7 号 Wuyunjing 7	19.5	114	临稻 18 Lindao 18	25.2
19	冀粳 14 Jijing 14	19.9	115	高雄育 122 Gaoxiongyu 122	25.2
20	南粳 36 Nanjing 36	20.1	116	农虎早 Laohuzao	25.3
21	黄枝糯 Huangzhinuo	20.2	117	连粳 3 号 Lianjing 3	25.4
22	垦鉴稻 10 号 Kenjiandao 10	20.3	118	DY158	25.4
23	台东陆稻 328 Taidongludao 328	20.8	119	中粳区 6 号 Zhongjingqu 6	25.5
24	淮稻 11 号 Huaidao 11	20.8	120	盐粳 4 号 Yanjing 4	25.5

(续附表 1)

编号 Number	品种名称 Cultivar	胚芽鞘长 Coleoptile length (mm)	编号 Number	品种名称 Cultivar	胚芽鞘长 Coleoptile length (mm)
25	南粳 37 Nanjing 37	20.9	121	镇稻 18 Zhendao 18	25.5
26	小黄早 Xiaohuangzao	20.9	122	越粳 618 Yuejing 618	25.6
27	Y136	20.9	123	淮糯 12 Huainuo 12	25.6
28	扬粳 9538 Yangjing 9538	21.0	124	镇稻 88 Zhendao 88	25.6
29	扬粳 687 Yangjing 687	21.1	125	秀水 21 Xiushui 21	25.7
30	武育粳 20 号 Wuyujing 20	21.2	126	南粳 43 Nanjing 43	25.9
31	通科粳 Tongkejing	21.2	127	C418	25.9
32	小葱稻 Xiacongdao	21.3	128	盐粳 6 号 Yanjing 6	25.9
33	圣稻 13 Shengdao 13	21.3	129	镇稻 86 Zhendao 86	26.0
34	盐粳 9 号 Yanjing 9	21.3	130	台东育 66 Taidongyu 66	26.0
35	连粳 8671 Lianjing8671	21.4	131	锅底黑 Guodihei	26.1
36	农林 8 号 Nonglin 8	21.5	132	中粳区 5 号 Zhongjingqu 5	26.1
37	武育糯 16 号 Wuyunuo 16	21.5	133	苏粳 2 号 Sujing 2	26.1
38	京越 1 号 Jingyue 1	21.6	134	桂花球 Guihuaqiu	26.2
39	新稻 18 Xindao 18	21.7	135	连粳 3 号选系 Line of Lianjing 3	26.2
40	矮秆黄 Aiganhuang	21.8	136	黄谷粳稻 Huanggujingdao	26.2
41	香稻 Xiangdao	21.9	137	连粳 5 号 Lianjing 5	26.3
42	迟粳预 1 号 Chijingyu 1	22.0	138	华粳 3 号 Huajing 3	26.3
43	葫芦稻 Huludao	22.1	139	桂花黄 Guihuahuang	26.4
44	双城糯 Shuangchengnuo	22.1	140	新粳 1 号 Xinjing 1	26.4
45	苏州选 271 Suzhouxuan 271	22.1	141	白壳糯 1 Baikenuo 1	26.5
46	武糯 5 系 Wunuo 5	22.3	142	盐粳 5 号 Yanjing 5	26.5
47	中粳区 7 Zhongjingqu 7	22.3	143	连粳 2 号 Lianjing 2	26.5
48	黄粘粳 Huangzhanjing	22.4	144	DY162	26.6
49	苏联种 Sulianzhong	22.4	145	淮稻 8 号 Huaidao 8	26.7
50	HR539	22.6	146	临稻 4 号 Lindao 4	26.7
51	作作稻 Zuozuodao	22.7	147	淮优粳 2 号 Huaiyoujing 2	26.8
52	早熟香 Zaoshuxiang	22.7	148	连粳 6 号 Lianjing 6	26.9
53	盐稻 7 号 Yanjing 7	22.7	149	徐稻 3 号 Xudao 3	27.0
54	盐粳 10 号 Yanjing 10	22.8	150	江北糯 1 号 Jiangbeinuo 1	27.1
55	国优 5 号 Guoyou 5	22.8	151	Kinmaze	27.3
56	L12-3	22.9	152	郑稻 18 Zhengdao 18	27.3
57	浙粳 61 Zhejiang 61	22.9	153	镇稻 108 Zhendao 108	27.4
58	武香粳 1 号 Wuxiangjing 1	22.9	154	剑粳 6 号 Jianjing 6	27.4
59	盐粳 30237 Yanjing 30237	22.9	155	扬辐粳 8 号 Yangfujing 8	27.5
60	HP5	23.0	156	扬糯 2 号 Yangnuo 2	27.5
61	红壳糯 Hongkenuo	23.0	157	R0380	27.5
62	辽粳 287 Liaojing 287	23.1	158	DY110	27.7
63	武育粳 18 号 Wuyujing 18	23.3	159	扬粳 1 号 Yangjing 1	27.8
64	南粳 46 Nanjing 46	23.3	160	淮稻 9 号 Huaidao 9	27.9
65	扬粳 4227 Yangjing 4227	23.3	161	盐稻 8 号 Yandao 8	28.0
66	L1346	23.3	162	淮稻 7 号 Huaidao 7	28.0

(续附表 1)

编号 Number	品种名称 Cultivar	胚芽鞘长 Coleoptile length (mm)	编号 Number	品种名称 Cultivar	胚芽鞘长 Coleoptile length (mm)
67	盐粳 16 Yanjing 16	23.4	163	苏香粳 2 号 Suxiangjing 2	28.1
68	连 16783 Lian 16783	23.4	164	泗稻 12 号 Sidao 12	28.1
69	ZBS152	23.5	165	早丰 9 号 Zaofeng 9	28.2
70	L168-3	23.5	166	盐粳 2 号 Yanjing 2	28.6
71	浙粳 66 Zhejiang 66	23.5	167	武粳 15 Wujing 15	28.6
72	淮稻 2 号 Huaidao 2	23.6	168	9805.0	28.7
73	南粳 44 Nanjing 44	23.6	169	徐稻 5 号 Xudao 5	28.8
74	东道 Dongdao	23.7	170	徐稻 6 号 Xudao 6	28.9
75	HN363	23.7	171	镇稻 2 号 Zhendao 2	28.9
76	常农粳 4 号 Changnongjing 4	23.8	172	南粳 41 Nanjing 41	29.0
77	秀水 04 Xiushui 04	23.9	173	宁粳 1 号 Ningjing 1	29.1
78	中粳区 8 号 Zhongjingqu 8	24.0	174	武运粳 11 号 Wuyunjing 11	29.3
79	武育粳 3 号 Wuyujing 3	24.0	175	临糯 Linnuo	29.3
80	ZBS153	24.0	176	华粳 6 号 Huajing 6	29.4
81	小香稻 Xiaoxiangdao	24.0	177	连粳 4 号 Lianjing 4	29.5
82	新稻 10 号 Xindao 10	24.1	178	盐稻 9 号 Yandao 9	29.8
83	吾别 Wubie	24.1	179	镇稻 99 Zhendao 99	29.8
84	矮城 804 Aicheng 804	24.2	180	临稻 11 号 Lindao 11	30.1
85	花糯 Huanuo	24.2	181	淮稻 6 号 Huaidao 6	30.4
86	奎稻 Kuidao	24.2	182	华粳 5 号 Huajing 5	30.5
87	盐稻 6 号 Yandao 6	24.4	183	扬粳 186 Yangjing 186	30.7
88	宁粳 3 号 Ningjing 3	24.4	184	徐稻 4 号 Xudao 4	30.9
89	武育粳 7 号 Wuyujing 7	24.4	185	淮稻 10 号 Huaidao 10	31.1
90	宁粳 2 号 Ningjing 2	24.4	186	连粳 7 号 Lianjing 7	31.1
91	武运粳 21 Wuyunjing 21	24.5	187	连粳 9 号 Lianjing 9	32.0
92	武香粳 14 Wuxiangjing 14	24.5	188	盐粳 7 号 Yanjing 7	32.2
93	盐糯 12 Yannuo 12	24.5	189	南粳 45 Nanjing 45	32.5
94	昆稻选 7 号 Kundaoxuan 7	24.5	190	连粳 15 号 Lianjing 15	34.2
95	农虎禾-3 Nonghuhe-3	24.5	191	稽稻 Ludao	34.6
96	五优稻 1 号 Wuyoudao 1	24.5			