

# 东乡野生稻 BILs 群体苗期抗旱性综合评价及其遗传分析

胡标林<sup>1</sup>, 扬平<sup>1</sup>, 万勇<sup>1</sup>, 李霞<sup>1</sup>, 罗世友<sup>1</sup>, 罗向东<sup>2</sup>, 谢建坤<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> 江西省农业科学院水稻研究所, 南昌 330200; <sup>2</sup> 江西师范大学生命科学院, 南昌 330022)

**摘要:**本研究选用早稻、R974//R974/东乡野生稻回交重组自交系及其亲本等 66 份水稻材料, 进行苗期抗旱性鉴定及其综合指标筛选, 测定了水分胁迫下最大根长、根基数、茎长、根干重、根鲜重、根系相对含水量、叶片相对含水量、卷叶级别及干旱反复存活率等 9 个性状。利用主成分分析和逐步回归分析法进行苗期抗旱综合评价, 结果表明株系 1949 最为抗旱; 回归分析和相关分析表明最大根长、根数、根鲜重和根系相对含水量对抗旱性影响显著, 可作为苗期抗旱性鉴定综合指标。采用综合抗旱 D 值进行抗旱遗传分析, 表明 BILs 群体的苗期抗旱性表现 2 对独立主基因 + 多基因控制。结果可知, 东乡野生稻可作为水稻抗旱遗传改良的宝贵资源。

**关键词:** 东乡野生稻; 抗旱性; 主成分分析; 综合评价; 苗期

## Comprehensive Assessment of Drought Resistance of BILs Population Derived from Dongxiang Wild Rice (*Oryza rufipogon* Griff.) at Seedling Stage and Its Genetic Analysis

HU Biao-lin<sup>1</sup>, YANG Ping<sup>1</sup>, WAN Yong<sup>1</sup>, LI Xia<sup>1</sup>, LUO Shi-you<sup>1</sup>, LUO Xiang-dong<sup>2</sup>, XIE Jian-kun<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> Rice Research Institute, Jiangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanchang 330200;

<sup>2</sup> College of Life Sciences, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022)

**Abstract:** 66 rice (*Oryza sativa* L.) materials, including four upland rice, the backcross inbred lines (BILs) derived from the combination R974//R974/Dongxiang wild rice (*Oryza rufipogon* Griff., Hereafter DXWR), and their parents, were employed for evaluation of drought resistance and screening of drought resistance index at seedling stage. Nine traits were monitored for assessment of drought resistance, including maximum root length (MRL), number of root (NR), stem length (SL), dry root weight (DRW), fresh root weight (FRW), root relative water content (RRWC), leaf relative water content (LRWC), level for rolling leaf (LRL), and seedling survivability under repeat drought (SSRD), respectively. Comprehensive assessment of drought resistance based on the principal component analysis (PCA) indicated the line 1949 showed the strongest drought resistance. Analysis on the stepwise regression equation and correlation demonstrated that MRL, RN, FRW, and RRWC significantly influenced the drought resistance, thus could be used as comprehensive index for identification of drought resistance at the seedling stage. The genetic mechanism of drought resistance at the seedling stage in the BILs population was controlled by two independent genes and polygenes, based on comprehensive drought resistance value (CDRV). As a result, the DXWR could be precious resources for genetic improvement of drought resistance in cultivated rice.

**Key words:** Dongxiang wild rice; drought resistance; principal component analysis; comprehensive assessment; seedling stage

收稿日期: 2012-04-05 修回日期: 2012-05-30 网络出版日期: 2013-01-30

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20130130.1620.017.html>

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (30960189); 国家公益性行业 (农业) 科研专项 (201103007); 江西省自然科学基金 (20114BAB204008); 江西省农业科学院创新基金项目 (2010CQN008)

**作者简介:** 胡标林, 硕士, 助理研究员。研究方向: 水稻资源创新及遗传育种。E-mail: hubiaolin992@yahoo.com.cn

**通信作者:** 谢建坤, 博士, 教授。研究方向: 水稻遗传及生物技术。E-mail: xiejiankun@yahoo.com

水稻是最重要的粮食作物之一,我国 65% 以上的人口以其为主食,对国家的粮食安全起着不可替代的作用。然而随着全球性气温升高,水资源日趋匮乏,干旱缺水已经严重影响到水稻安全生产。据统计,干旱导致的减产可超过其他因素所造成减产的总和<sup>[1]</sup>。因此,提高和改良栽培稻的抗旱能力已经成为水稻育种研究中的重中之重<sup>[2-3]</sup>,而从野生稻、早稻等种质资源中鉴定和评价其抗旱基因显得尤为关键,为抗旱基因的利用及水稻抗旱遗传改良奠定基础。

野生稻处于自然生长状态,蕴藏着能抵御自然界各种生物逆境和非生物逆境等逆境特性及丰富的遗传多样性,是栽培稻抗性改良育种的宝贵资源<sup>[4-5]</sup>。目前,已有大量的野生稻抗性基因定位报道<sup>[6-9]</sup>,为开发和利用这些抗性基因奠定了基础。江西东乡野生稻(以下简称东乡野生稻),是中国乃至全球最北的普通野生稻(28°14'N),富集了众多优异特性<sup>[7,10-13]</sup>和丰富的抗逆特性<sup>[14-16]</sup>,是极其珍稀的稻种资源。自 20 世纪 80 年代中期以来,我国水稻育种出现了产量、品质和抗性难有重大突破的艰难局面,其主要原因是栽培稻遗传基础日益狭窄。因此,必须加速发掘和利用近缘或远缘野生资源,以拓宽栽培稻遗传基础。基于上述认识,对东乡野生稻已经开展了大量基础研究<sup>[7,11,15,17-20]</sup>。通过多年的抗旱性预备试验以及对东乡野生稻进行苗期抗旱鉴定研究,结果表明东乡野生稻具有较栽培稻更强的抗旱性,且不同个体间的抗旱性存在较大的差异<sup>[20]</sup>。由于野生栽培稻杂交后代出现疯狂分离的现象,为此通过杂交、回交相结合的方法,利用强抗旱的东乡野生稻材料与籼稻恢复系 R974 杂交,并发展了回交重组自交系(BILs, backcross inbred lines)BC<sub>1</sub>F<sub>3</sub> 群体。为了考察东乡野生稻抗旱性及其遗传特性,利用东乡野生稻回交重组自交系群体进行不同生育期抗旱鉴定,其中全生育期抗旱性研究表明叶片相对含水量、单株分蘖数、穗实粒数、千粒重、株高、单株有效穗数等 6 个性状可作为全生育期抗旱鉴定指标<sup>[17]</sup>。而本试验以 4 个早稻品种为对照,对 R974//R974/东乡野生稻 BC<sub>1</sub>F<sub>3</sub> (BILs) 群体及其亲本进行苗期抗旱性鉴定与抗旱综合指标筛选,旨在加强对东乡野生稻的抗旱基因发掘、创新及利用,丰富现有水稻抗旱基因资源及拓宽其抗旱遗传基础,进而加快水稻抗旱育种的进程。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

以巴西陆稻、中早 3 号、UPLRI-5、IRAT 105 等早稻品种为对照,以籼稻恢复系 R974 与东乡野生稻衍生的 R974//R974/东乡野生稻 BC<sub>1</sub>F<sub>3</sub> 的回交重组自交系(BILs)群体及其亲本为试验材料。2001 年于南昌,利用来自于水桃树下居群抗旱的东乡野生稻单株,与恢复系 R974 构建群体材料 R974/东乡野生稻 F<sub>1</sub>。2002 年于海南,再以恢复系 R974 为母本、以 R974/东乡野生稻 F<sub>1</sub> 材料为父本构建 R974//R974/东乡野生稻 BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> 群体。同年在南昌种植 BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> 群体并进行单株套袋自交,采用系谱法进行加代至 BC<sub>1</sub>F<sub>3</sub>。

### 1.2 试验设计

**1.2.1 种植方法** 抗旱鉴定参照国际水稻研究所的鉴定方法<sup>[21]</sup>(略有删改),于 2008 年在江西省农业科学院水稻研究所温室中采用钵栽土培法进行,设水分胁迫和非水分胁迫处理,其中胁迫处理设 3 次重复。6 月 2 日选取 R974//R974/东乡野生稻 BILs 群体及双亲材料,及 4 份早稻品种巴西陆稻、中早 3 号、UPLRI-5 和 IRAT 105 为研究材料,各选取 100 粒饱满种子放在培养皿中,加清水置室内进行浸种。6 月 3 日取出各材料种子吸干水分后放入垫有滤纸的培养皿中,加浓度为 2% 双氧水(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)后,盖上皿盖于室温下(25~28℃)进行催芽。6 月 6 日挑选各材料中健壮生长基本一致的 60 棵幼芽,每塑料桶播种 20 棵。播种前,先在高约 20 cm 的胶皮塑料桶盛装厚度约 6 cm 的质地细碎沙壤土,加份量基本一致的水和复合肥(N:P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>:K<sub>2</sub>O = 15:15:15)搅拌成稀泥。播种时以不露种子为度。幼苗在 4~5 叶龄前保持土壤湿润或薄水层,以保证其正常生长。干旱时及时浇水,尽量保证各桶用水量相同和均匀一致。

**1.2.2 干旱胁迫处理** 第 1 次干旱胁迫处理:幼苗长至 4~5 叶龄时排除桶中积水,进行第 1 次断水干旱,处理 5 d。当所有材料叶片卷成针状,上午仍处于萎蔫状态,大部分品种叶片不同程度坏死,少数材料出现整株枯死时,记录试验材料的萎蔫株数后进行复透水。第 2 次干旱胁迫处理:第 1 次复水后即停止供水,当所有材料再度萎蔫,上午叶片卷成针状,多数材料整株枯死时,记录萎蔫株数后第 2 次复透水。

### 1.3 测定项目与方法

**1.3.1 叶片相对含水量采用称重法** 第 1 次持续干旱复水前,中午前后的 2 h 内取样,各株系分别取

4~6 个叶片,选取叶片中间 5~10 cm 部分。放在预先称重的密封玻璃试管中,用冷水冷藏(约 10 ℃)。待样本称取鲜重(W)后,把叶片取出放进盛有水的培养皿中,浸泡样本使叶片充分膨胀,4 h 后再取出,用滤纸轻轻拭干样本表面,立即称重,获得样本充分膨胀重量(TW)。随后放进 80 ℃ 的烘箱,24 h 后称干重(DW)。叶片相对含水量为:RWC (%) = [(W-DW)/(TW-DW)] × 100%。

**1.3.2 形态指标及其测定方法** 卷叶计分采用目测法 第 1 次持续干旱复水前,中午前后的 2~3 h 内,考察各材料单株叶片的卷叶萎蔫情况。卷叶计分按郭龙彪等<sup>[22]</sup>提出栽培稻抗旱性的 5 级评分法进行,获得单株卷叶级别值。各材料的卷叶级别值计算如下: $X = \sum (N \times S/T)$ ,其中 X 为材料卷叶级别值;N 为同级卷叶单株数;S 为卷叶级别值;T 为材料内总单株数。茎长及根系性状等测定 茎长和根系等性状测定在干旱复水 5 d 后,各重复参试材料取样 5 株。将样本放入网袋中,在水桶浸泡后再冲洗去泥土,用纸巾拭去根表面的水分后测量根部性状(最大根长、根基数、根鲜重)及茎长。然后放进 80 ℃ 烘箱进行 24 h 烘干,再用电子天平称取根干重,均取其平均值。

**1.3.3 反复干旱存活率调查** 分别于第 1 次干旱处理和第 2 次干旱处理后调查各材料的存活株数,分别于第 1 次和第 2 次复水后 5 d 调查存活率,以幼苗叶片或分蘖叶片转为鲜绿色为存活标志。

$$\text{反复干旱存活率}(\%) = \left( \frac{\text{第 1 次干旱后存活苗数}}{\text{第 1 次干旱前总苗数}} + \frac{\text{第 2 次干旱后存活苗数}}{\text{第 2 次干旱前总苗数}} \right) \times 1/2 \times 100\%$$

## 1.4 水稻苗期综合抗旱评价方法

**1.4.1 隶属函数分析** 试验材料各主成分的隶属函数值按公式(1)求得。

$$\mu(x_i) = \frac{(x_i - x_{i\min})}{(x_{i\max} - x_{i\min})} \quad (i = 1, 2, 3, \dots, n) \quad (1)$$

其中: $\mu(x_i)$  为各材料第 i 个主成分的隶属函数值, $x_i$  为各材料某一主成分得分值, $x_{i\max}$ 、 $x_{i\min}$  分别为所有参试材料中第 i 个主成分的最大值和最小值。对于同一主成分而言,根据各材料隶属函数值的大小,可对其抗旱性进行分级。

**1.4.2 主成分权重  $W_i$**  根据主成分的贡献率的大小按公式(2)进行计算各主成分的权重。

$$W_i = p_i / \sum_{i=1}^n P_i \quad (i = 1, 2, 3, \dots, n) \quad (2)$$

式中  $W_i$  表示第 i 个主成分在所有主成分中的重要程度; $p_i$  为各材料第 i 个主成分的贡献率。经计算,这 5 个主成分的权重系数分别为 0.473、0.197、0.126、0.115 和 0.088。

**1.4.3 试验材料的综合抗旱 D 值** 试验材料的综合抗旱 D 值按公式(3)计算。

$$D = \sum_{i=1}^n [\mu(x_i) \cdot W_i] \quad (i = 1, 2, 3, \dots, n) \quad (3)$$

式中 D 值为水分胁迫下各试验材料用主成分评价所得的抗旱性综合评分值。

## 1.5 数据处理及统计分析方法

本研究所有数据经 Excel 2007 软件处理后,使用 DPS 数据分析软件(V6.85 版)<sup>[23]</sup>对试验材料的 9 个性状进行主成分分析,求得主成分及综合得分,再使用逐步回归分析进行抗旱指标筛选。

## 2 结果与分析

### 2.1 水分胁迫下参试材料形态性状的表现及其相关分析

考察水分胁迫下参试材料茎长、最大根长、根基数、根鲜重、根干重、根系相对含水量、叶片相对含水量、卷叶级别及反复干旱存活等 9 个性状(表 1)。由表 1 可知,干旱条件下 4 个对照品种、R974 及东乡野生稻等 6 份材料间性状差异很大,其中除东乡野生稻茎长和 R974 根基数两性状值大于 4 个对照早稻外,二者其他性状均介于 4 个早稻之间。而从 BILs 群体来看,除叶片相对含水量、卷叶级别的均值大于双亲值外,其他性状的均值都介于双亲之间,同时所有性状的 BILs 群体变异范围都超出双亲值。除根基数外,东乡野生稻的其他性状值大于亲本 R974,这也正是东乡野生稻和 R974 表型性状间的差异所在。

对水分胁迫下 9 个性状间进行相关分析(表 2),结果表明各性状间都存在不同程度的相关性。其中茎长与最大根长、根基数、根鲜重、根干重、根系相对含水量及反复干旱存活率呈显著或极显著正相关,与叶片相对含水量呈显著负相关;最大根长与根基数、根鲜重、根干重、根系相对含水量和反复干旱存活率呈极显著正相关;根基数与根鲜重、根干重呈极显著正相关;根鲜重与根干重、根系相对含水量和反复干旱存活率呈极显著正相关;根干重与反复干旱存活率呈极显著正相关;卷叶级别与反复干旱存活率呈极显著正相关。由此可知,这 9 个性状间存

表 1 水分胁迫下 BILs 群体和对照品种的表型性状

Table 1 The phenotypic traits of check varieties, parents, and BILs population under waterstress conditions

项目 Item	对照品种 Check variety		亲本 Parent		BILs 群体 BILs population				
	IRAT 105	UPLRI - 5	巴西陆稻 Brazil upland rice	中旱 3 号 Zhonghan No. 3	R974	东乡野生稻 Dongxiang wild rice	范围 Rang	均值 Mean	变异 系数 CV
茎长 (cm) SL	41.30	45.83	38.50	33.00	40.60	52.27	30.00 ~ 62.33	45.56	0.15
最大根长 (cm) MRL	21.20	19.63	23.50	10.50	11.97	22.30	5.53 ~ 31.73	17.44	0.32
根基数 RN	31.67	39.33	18.00	15.00	52.33	32.67	22.00 ~ 80.00	42.15	0.24
根鲜重 (g) FRW	3.35	2.86	1.24	0.53	1.98	3.05	0.16 ~ 7.55	2.22	0.58
根干重 (g) DRW	0.31	0.31	0.12	0.07	0.25	0.30	0.03 ~ 0.78	0.27	0.57
根系相对含水量 (%) RRWC	90.75	89.16	90.32	86.79	87.37	90.16	81.30 ~ 96.03	87.40	0.03
叶片相对含水量 (%) LRWC	26.79	27.75	20.00	11.11	15.48	22.50	0 ~ 72.86	23.23	0.59
卷叶级别 LRL	2.75	2.00	4.60	3.19	3.00	3.93	1.10 ~ 5.00	4.03	0.20
反复干旱存活率 (%) SRRD	38.75	57.50	0	45.00	2.50	43.75	0 ~ 70.00	28.58	0.71

CV: coefficient of variation, DRW: dry root weight, FRW: fresh root weight, LRL: level for rolling leaf, LRWC: leaf relative water content, MRL: maximum root length, RN: number of root, SL: stem length, SRRD: seedling survivability under repeat drought

表 2 参试材料 9 个表型性状间的相关分析

Table 2 Correlation analysis among 9 phenotypic traits of all the accessions under waterstress conditions

相关系数 Correlation coefficient	茎长 SL	最大根长 MRL	根基数 RN	根鲜重 FWC	根干重 DWC	根系相对含水量 RRWC	叶片相对含水量 LRWC	卷叶级别 LRL
最大根长 MRL	0.56 **							
根基数 RN	0.37 **	0.31 **						
根鲜重 FRW	0.59 **	0.71 **	0.67 **					
根干重 DRW	0.55 **	0.68 **	0.65 **	0.92 **				
根系相对含水量 RRWC	0.28 *	0.29 **	0.20	0.33 **	0.01			
叶片相对含水量 LRWC	-0.24 *	-0.11	-0.19	-0.18	-0.20	-0.06		
卷叶级别 LRL	0.13	-0.02	0.04	-0.06	-0.01	-0.08	-0.16	
反复干旱存活率 SRRD	0.27 *	0.31 **	0.20	0.32 **	0.34 **	0.04	-0.19	0.61 **

\*, \*\* 分别表示差异达 5%、1% 的显著水平,下同

\* and \*\* mean significance at the 1% and 5% level, respectively, the same as below

在着或大或小的相关性,必然导致所提供的信息发生重叠,因此,直接利用这些性状影响到水稻抗旱性评价的真实性。为了消除这些信息重叠给抗旱评价带来影响,本研究选用了主成分分析法对水稻苗期抗旱性进行综合评价指标构建。

## 2.2 参试材料形态性状的主成分分析

性状主成分分析结果见表 3。可以看出前 5 个

主成分的贡献率分别为 42.039%、17.559%、11.200%、10.254% 和 7.808%,其累积贡献率为 88.859%,而其余贡献率较小可忽略不计。因此,这 5 个相互独立的主成分代表了原来 9 个性状的 88.859% 的信息,这 5 个特征值的特征向量列于表 3。

为了更好地解释这 5 个主成分的实际意义,进行了主成分分配。分配原则主要有如下 3 点:

表 3 指标性状的前 5 个主成分特征向量、主成分特征值、贡献率及累积贡献率

Table 3 Power vector (PV), Eigenvalues (E), Contribution rate (CR), and Cumulative contribution rate (CCR) of first five principal components

特征向量 PV	茎长 SL	最大根长 MRL	根基数 RN	根鲜重 FRW	根干重 DRW	根系相对 含水量 RRWC	叶片相对 含水量 LRWC	卷叶级别 LRL	反复干旱 存活率 SRRD	特征值 E	贡献率 (%) CR	累积贡献 率(%) CCR
PV(1)	0.379	0.404	0.361	0.480	0.459	0.170	-0.162	0.073	-0.247	3.784	42.039	42.039
PV(2)	-0.004	0.096	0.098	0.173	0.088	0.214	0.224	-0.713	0.582	1.580	17.559	59.598
PV(3)	0.195	0.075	-0.192	-0.088	-0.383	0.857	-0.135	0.102	-0.033	1.008	11.200	70.798
PV(4)	-0.008	0.274	-0.198	0.050	0.017	0.062	0.899	0.138	-0.229	0.923	10.254	81.052
PV(5)	-0.375	-0.440	0.706	0.081	-0.038	0.288	0.220	0.145	-0.080	0.703	7.808	88.859

(1) 因为各性状的贡献率只考虑其绝对值, 所以把各特征向量的分量都取绝对值再进行分配; (2) 每个主成分分配主要因素, 同时注意对每一个因素的分配优先考虑靠前的主成分; (3) 一旦某个因素入选为某个主成分, 这一因素对其他主分量的贡献忽略, 如此在实际中避免某一性状重复代入计算, 既避免了人为夸大该性状在评价体系中的地位, 又消除了性状间的多重相关性。具体分配结果: 第 1 主成分的贡献率最大, 为 42.039%, 其中茎长、最大根长、根鲜重、根干重的系数大于其他性状的系数, 说明第 1 主成分主要是茎长、最大根长、根鲜重、根干重等性状的组成; 第 2 主成分的贡献率为 17.559%, 其中卷叶级别、反复干旱存活率的系数绝对值明显大于其他性状的系数绝对值, 说明第 2 主

成分主要反映了卷叶级别、反复干旱存活率; 第 3 主成分的贡献率为 11.200%, 其中根系相对含水量明显大于其他性状的系数, 说明第 3 主成分主要代表了根系相对含水量的信息; 第 4 主成分的贡献率为 10.254%, 其中叶片相对含水量的系数明显大于其他性状的系数, 说明第 4 主成分主要是叶片相对含水量的反映; 第 5 主成分的贡献率为 7.808%, 其中根基数的系数最大, 说明第 5 主成分是对应根基数。

### 2.3 抗旱性综合评价

分配完各主成分后, 利用这 5 个主成分及其成分特征向量值求得各材料的综合抗旱  $D$  值, 再根据综合抗旱  $D$  值大小可对参试材料抗旱性强弱进行排序 (表 4)。由表 4 可知, 株系编号为 1949 的综合抗旱  $D$  值最大, 表示该株系抗旱性最强; 而株系编号

表 4 66 份参试材料 9 个性状前 5 个主成分得分及综合抗旱  $D$  值

Table 4 Scores of the first five principal components and  $D$  value developed from 9 traits for 66 accessions

编号 No.	Y1	Y2	Y3	Y4	Y5	$D$	编号 No.	Y1	Y2	Y3	Y4	Y5	$D$
籼稻 R974	-0.62	1.06	-0.48	-1.33	1.05	0.37	1910	4.15	-0.22	-0.51	-0.13	1.89	0.56
1872	0.71	-0.55	0.87	0.11	2.28	0.45	1912	-0.61	2.94	-0.66	-1.70	0.30	0.40
1873	-1.28	0.27	-0.23	-0.22	-2.08	0.29	1913	1.76	-1.32	-0.26	0.39	-0.86	0.39
1874	-1.31	-0.80	2.22	0.04	0.58	0.36	1914	0.76	-0.80	0.71	-0.25	0.83	0.41
1875	-1.05	-0.99	1.43	0.69	0.31	0.35	1915	-1.09	-0.33	0.22	-0.30	-0.18	0.32
1877	-1.47	-0.10	-1.17	-1.21	-0.34	0.26	1918	2.21	-1.42	0.05	0.35	-0.58	0.42
1878	-0.17	-0.46	1.52	-0.07	0.34	0.39	1920	-0.75	0.12	0.61	-0.15	-0.16	0.36
1879	1.42	2.40	3.10	0.39	0.68	0.59	1923	0.72	-0.21	0.34	0.04	-0.09	0.41
1880	-1.35	-1.36	0.90	-0.21	0.96	0.31	1924	1.67	1.03	-0.67	-0.33	-0.25	0.45
1882	-0.13	-0.97	-0.39	-0.58	-1.11	0.30	1925	2.84	-0.65	-0.95	0.86	-0.63	0.46
1883	-1.04	-0.78	0.11	0.58	-0.50	0.32	1927	-0.04	-1.85	0.50	-0.77	-0.16	0.31
1884	0.46	0.22	0.63	-1.62	-0.55	0.37	1929	2.74	-0.25	-0.41	-0.25	0.99	0.48
1885	-0.35	-0.72	0.54	2.29	-1.88	0.36	1930	3.00	0.93	0.29	0.48	-1.52	0.51
1886	-0.85	-0.71	-1.07	1.06	1.37	0.35	1931	0.05	3.37	-1.76	-0.12	-0.10	0.44
1887	2.31	-0.42	-0.20	-0.24	-1.28	0.42	1932	2.20	-0.57	-0.62	-0.34	0.59	0.44
1888	-4.10	-2.34	-1.69	0.49	0.29	0.13	1933	-2.70	0.13	0.19	0.06	0.16	0.28
1889	-1.20	0.04	0.99	-0.84	0.56	0.35	1936	1.25	-0.11	-1.93	-0.42	0.38	0.38
1890	-1.98	-0.81	-0.85	-1.50	-0.26	0.22	1937	0.46	1.50	0.32	-0.27	0.25	0.45
1891	0.67	-0.96	0.40	-0.65	-0.61	0.36	1939	-0.10	0.62	-0.27	0.11	0.87	0.41
1894	-1.20	0.24	1.09	-1.72	-1.11	0.31	1940	-3.59	-0.76	-0.86	0.40	0.18	0.21
1895	2.02	-0.28	-2.52	1.42	-0.90	0.41	1941	-4.70	2.04	-1.43	2.36	0.35	0.28
1896	-1.09	-0.04	0.20	-0.58	0.13	0.33	1942	1.06	-0.35	-0.09	-0.13	0.35	0.41
1897	-1.83	-0.93	0.24	-0.38	0.26	0.28	1943	1.17	-0.60	-0.13	0.06	1.45	0.43
1898	-1.22	-1.51	-0.66	0.38	0.30	0.28	1944	-1.79	2.23	0.49	1.91	0.68	0.44
1899	0.38	-0.29	-0.37	0.27	0.42	0.39	1945	-3.45	1.29	-1.17	-0.88	-0.23	0.24
1901	-1.04	2.31	0.34	3.48	0.46	0.49	1946	3.87	0.29	-0.68	-0.09	-0.94	0.51
1903	-0.09	2.32	0.66	-1.74	0	0.42	1947	0.97	1.02	0.23	-0.37	0.17	0.45
1904	1.26	-1.75	-1.36	-0.86	0.98	0.35	1949	6.02	0.80	-0.62	0.60	-0.17	0.64
1905	-1.66	-0.25	-1.61	-0.57	-0.09	0.26	东乡野生稻	1.39	-0.33	1.21	0.74	-0.91	0.44
1906	-0.86	-1.97	0.12	1.12	-0.55	0.30	中旱 3 号	-3.49	0.16	0.37	-1.09	-1.01	0.21
1907	-0.09	0.30	0.19	-0.44	-0.61	0.37	巴西陆稻	-0.91	-1.42	1.83	0.96	-1.17	0.33
1908	0.65	-0.77	1.55	-0.56	0.04	0.40	IRAT105	0.25	1.80	0.81	0.44	-0.45	0.46
1909	0.73	-1.24	0.17	0.95	1.30	0.41	UPLRI-5	0.05	2.78	0.15	-0.10	-0.47	0.46

Y1、Y2、Y3、Y4、Y5 为主成分因子得分

Y1, Y2, Y3, Y4, and Y5 refer to scores of principal components

为 1888 的综合抗旱  $D$  值最小,抗旱性最弱。由表 4 还可知,东乡野生稻抗旱  $D$  值较籼稻 R974 大,这说明东乡野生稻较籼稻 R974 的抗旱性强;同时旱稻品种不一定都具有很强的抗旱性(如中早 3 号、巴西陆稻综合抗旱  $D$  值较小),这与陈风梅等<sup>[24]</sup>、陆岗等<sup>[25]</sup> 研究结果相同。

## 2.4 水稻苗期抗旱鉴定指标的筛选

利用已求取的抗旱综合值和性状构建苗期抗旱鉴定回归方程,筛选苗期抗旱指标。以抗旱综合值为依变量,以各性状为自变量,通过逐步回归分析构建的最优回归方程为:

$$Y = -1.216 + 0.004X_2 + 0.002X_3 + 0.039X_4 + 0.015X_6 + 0.002X_7$$

式中  $X_2$ 、 $X_3$ 、 $X_4$ 、 $X_6$  和  $X_7$  分别

表 5 参试材料 9 个性状与综合抗旱  $D$  值间的相关系数

Table 5 The correlation coefficients between 9 traits and  $D$  value

项目 Item	茎长 SL	最大根长 MRL	根基数 RN	根鲜重 FRW	根干重 DRW	根系相对含水量 RRWC	叶片相对含水量 LRWC	卷叶级别 LRL	反复干旱存活率 SSRD
相关系数 Correlation coefficient	0.61 **	0.72 **	0.66 **	0.88 **	0.71 **	0.63 **	0.04	-0.19	0.16

## 2.5 抗旱性遗传分析

由图 1 可知,水分胁迫下 BILs 群体中综合抗旱  $D$  值呈连续的偏正态分布,且出现了超亲分离现象,说明在水稻的抗旱性是典型的数量性状,可能由多个基因控制。

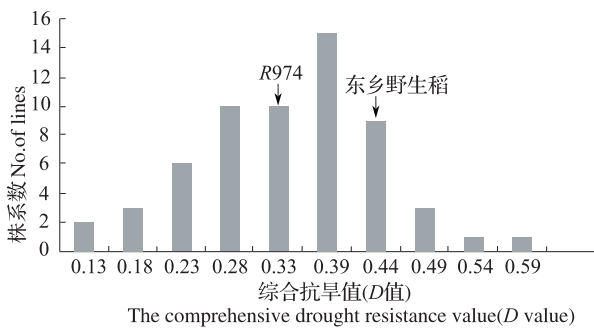


图 1 BILs 群体综合抗旱  $D$  值的分布图

Fig. 1 Distribution diagram of  $D$  value among BILs population

研究<sup>[26-27]</sup> 表明,作物的抗旱性是可遗传的。为了解东乡野生稻苗期抗旱性的遗传关系,结合何小红等<sup>[28]</sup> 提出的回交自交系群体数量性状遗传体系的分析方法进行抗旱性遗传分析。何小红等<sup>[28]</sup> 研究表明,若数量性状由 2 对独立主基因控制,假定亲本  $P_1$  和  $P_2$  基因型为 AABB 和 aabb,则 BILs 的遗传组成为  $1/16AABB + 3/16AAbb + 3/16aaBB + 9/$

代表最大根长、根基数、根鲜重、根系相对含水量及叶片相对含水量等 5 个性状,直接通径系数分别为 0.217, 0.233, 0.214, 0.479 和 0.377,而方程相关系数  $r$  和决定系数  $R^2$  分别为 0.987 和 0.975,  $F$  值为 465.956,方程极显著 ( $P < 0.001$ )。由回归方程可知,在 9 个性状中,最大根长、根基数、根鲜重、根系相对含水量及叶片相对含水量对苗期抗旱性影响显著(表 5)。而由表 5 可知,叶片相对含水量与综合抗旱  $D$  值不显著相关。因此,在进行水稻苗期抗旱鉴定中,选择性地测定最大根长、根基数、根鲜重、根系相对含水量性状,降低了抗旱性状测定的盲目性,从而可以减少指标测定工作量。

16aabb。由哈代 - 温伯格定律可知,  $BC_1F_1$  群体的基因型比例和  $BC_1F_5$  群体的基因型比例是相同的,因此,本研究以  $BC_1F_1$  群体进行遗传分析。首先采用模糊数学中隶属函数方法将群体的综合抗旱  $D$  值定义到  $[0, 1]$  区间,若将综合抗旱  $D$  值隶属值分为 2 级进行抗旱评价(隶属函数值在 0.8 以上,为抗旱型;在 0.8 以下,为不抗旱型),则 BILs 群体中抗旱性分离比为抗:不抗 = 1:15 ( $\chi^2 = 0.16, 0.50 < P < 0.75$ );而若进一步将综合抗旱  $D$  值隶属值分为 3 级进行抗旱评价(隶属函数值在 0.8 以上,为强抗旱型;在 0.5 ~ 0.8 之间,为较抗旱型;在 0.5 以下,为不抗旱型),则 BILs 群体中抗旱性分离比为强抗:中抗:不抗 = 1:6:9 ( $\chi^2 = 1.67, 0.25 < P < 0.50$ ),从而表明 BILs 群体苗期抗旱性受 2 对独立主效基因控制。综上所述,BILs 群体苗期抗旱性遗传模式是 2 对独立主基因 + 多基因控制。

## 3 讨论

### 3.1 主成分分析与抗旱性鉴定的关系

作物的抗旱性是多因素综合作用的复杂的表型现象,单一因素对抗旱性的作用是微效的,采用单一指标对作物抗旱性评价不能全面、真实的反映其实际抗旱能力。为了能够更确切鉴定出水稻的抗旱

性,应选取多个抗旱指标对水稻进行抗旱性的综合评定<sup>[20]</sup>。然而,由于各性状间存在着不同程度的相关性,致使其提供的信息产生部分交叉或重叠,从而影响到评价结果的准确性。为此,本研究采用主成分分析法进行水稻苗期抗旱性综合评价,得到成分得分,进一步求得主成分隶属函数值及抗旱综合得分,从而把抗旱性这一主观的、经验上的模糊判断进行数理统计的定量表达,并由此对水稻苗期的抗旱性进行综合评价,这在抗旱育种研究和生产实践上都具有现实意义。

### 3.2 水稻苗期综合抗旱性指标筛选

水稻的抗旱性不仅与品种类型、表型性状及生理生化性状有关,还与环境因子(水分胁迫发生的强度、时期及持续时间等)密切相关,是一个极其复杂的现象。因此,水稻抗旱性鉴定也相对较为复杂,方法有田间鉴定、干旱棚鉴定、盆栽鉴定和生理生化指标的测定等,不同生育期相应有不同的方法和指标。而相对于水稻其他生育时期来说,苗期抗旱鉴定具有时间短、容量大、重复性好、可操作性强、环境影响小等众多优点<sup>[20,29]</sup>。此外,水稻苗期抗旱鉴定可对众多的种质资源,或抗旱育种过程中大量的早世代材料进行简单、快速筛选,可降低育种材料选择的盲目性、大田工作量及天气条件的影响,进而加快育种进程。因此,水稻苗期抗旱鉴定被广大研究者所青睐。多数研究<sup>[3,30-31]</sup>表明,发达的根系可提高吸水效率,增强抗旱性能。因此,水稻根系性状常作为抗旱性的重要组成部分<sup>[30-32]</sup>。然而,在根系的诸多形态生理性状,如根数量、根长、根冠比、根粗度、根干重、拔根拉力、根穿透力、根的渗透调节能力等,哪些真正反映水稻抗旱的实质,至今未有统一结论。水稻对水分胁迫的响应是多方面的,不仅表现在生理生化上,同时也表现在不同生长发育过程中。作物干旱处理一段时间后,测定生育指标,如叶面积、最大根长、幼苗干重等并与对照比较,由此鉴定参试材料的抗旱性<sup>[33]</sup>,目前已在大豆、棉花、小麦、燕麦等作物的抗旱性鉴定上得到应用<sup>[34-35]</sup>。

因研究材料及测定指标不同,不同研究者所筛选得到抗旱指标也不尽相同。周广生等<sup>[36]</sup>认为新根总长、根干重、根基数可作为水稻苗期抗旱指标;李艳等<sup>[29]</sup>报道叶龄、心叶下倒 1 叶长、心叶下倒 2 叶长和心叶下倒 2 叶叶面积可用于水稻苗期抗旱鉴定;王育红等<sup>[37]</sup>筛选出早稻苗期抗旱性鉴定指标有反复干旱幼苗存活率、叶片萎蔫度、根长、根干重、根冠比、根基粗。本研究结合主成分分析、逐步回归分

析及相关分析等方法,筛选得到最大根长、根基数、根鲜重和根系相对含水量等 4 个抗旱指标,且 4 个抗旱指标间呈极显著相关。而谢建坤等<sup>[20]</sup>研究结果表明,苗期水稻的茎长、最大根长、根干重、根鲜重及根系相对含水量受干旱影响较大,与本研究结果较为相似,同时佐证本研究采用的苗期抗旱鉴定方法是可行的。此外,东乡野生稻 BILs 群体全生育期抗旱研究<sup>[17]</sup>表明,叶片相对含水量、单株分蘖数、穗实粒数、千粒重、株高、单株有效穗数等 6 个性状与其抗旱性密切相关,这说明水稻发达根系有利于干旱环境下穗蘖数和谷粒产量形成。由此,培育根系发达的抗旱节水品种是实现水稻在干旱环境下稳产高产的有效途径之一。

### 3.3 东乡野生稻抗旱性遗传及抗旱育种展望

东乡野生稻历经自然选择具有丰富的遗传多样性,蕴涵着栽培稻丢失或缺少的有利基因,如抗病虫、抗逆境等,是天然的基因库。前期研究表明,东乡野生稻具有较强的抗旱性且不同个体间的抗旱性存在差异<sup>[20]</sup>。为了进一步了解东乡野生稻抗旱性遗传特性及遗传机制,本研究利用栽培稻与东乡野生稻的 BILs 群体对苗期的 9 个性状进行主成分分析,利用抗旱综合得分  $D$  值进行抗旱遗传分析。结果表明,东乡野生稻苗期抗旱性属于数量遗传,且表现为 2 对独立主基因 + 多基因控制模式。与 J. K. Xie 等<sup>[19]</sup>的研究结果一致。刘莹等<sup>[38]</sup>利用 RILs 群体对大豆抗旱根系性状遗传分析表明,比根干重、比总根长、比根体积的遗传均为 2 对主基因加多基因模型。S. X. Zhou 等<sup>[8]</sup>利用 30% PEG 对东乡野生稻渗入系进行抗旱鉴定,在第 2、6 和 12 号染色体上定位到 4 个来自东乡野生稻的正加性效应的抗旱相关 QTLs;付学琴等<sup>[39]</sup>鉴定的 4 个强抗旱东乡野生稻渗入株系可能聚合较多东乡野生稻抗旱相关 QTLs。由此可见,将东乡野生稻的抗旱基因导入栽培稻进行抗旱遗传改良是切实可行的,不仅可以拓宽现有栽培稻遗传基础,又可为栽培稻抗旱改良提供新的抗旱基因资源,将在现代水稻抗旱育种中起到独特的作用。

### 参考文献

- [1] Farooq M, Wahid A, Lee D J, et al. Advances in drought resistance of rice [J]. *Crit Rev Plant Sci*, 2009, 28: 199-217
- [2] Wang D, Pan Y J, Zhao X Q, et al. Genome-wide temporal-spatial gene expression profiling of drought responsiveness in rice [J]. *BMC Genomics*, 2011, 12: 149-163
- [3] Luo L J. Breeding for water-saving and drought-resistance rice (WDR) in China [J]. *J Expe Bota*, 2010, 61, (13): 3509-3517

- [4] Sakai H, Itoh T. Massive gene losses in Asian cultivated rice unveiled by comparative genome analysis [J]. BMC Genom, 2010, 11: 121-133
- [5] Girma G, Tesfaye K, Bekele E. Inter simple sequence repeat (ISSR) analysis of wild and cultivated rice species from Ethiopia [J]. African J Biotechnol, 2010, 9: 5048-5059
- [6] Rahman M L, Jiang W Z, Chu S H, et al. High-resolution mapping of two rice brown planthopper resistance genes, *Bph 20 (t)* and *Bph 21 (t)*, originating from *Oryza minuta* [J]. Theor Appl Genet, 2009, 119: 1127-1246
- [7] Xie J K, Kong X L, Chen J, et al. Mapping of quantitative trait loci for fiber and lignin contents from an interspecific cross *Oryza sativa* × *Oryza rufipogon* [J]. J Zhejiang Univ Sci B (Biomed Biotechnol), 2011, 12(7): 518-526
- [8] Zhou S X, Tian F, Zhu Z F, et al. Identification of quantitative trait loci controlling drought tolerance at seedling stage in Chinese Dongxiang common wild Rice (*Oryza rufipogon* Griff.) [J]. Acta Genet Sinica, 2006, 33(6): 551-558
- [9] Nguyen B D, Brar D S, Bui B C, et al. Identification and mapping of the QTL for Aluminum tolerance introgressed from the new source, *Oryza rufipogon* Griff. into *Indica* rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2003, 106(4): 583-593
- [10] He G M, Luo X J, Tian F, et al. Haplotype variation in structure and expression of a gene cluster associated with a quantitative trait locus for improved yield in rice [J]. Genom Res, 2006, 16: 618-626
- [11] 余守武, 万勇, 胡标林, 等. 东乡野生稻细胞质雄性不育育性恢复的遗传研究 [J]. 分子植物育种, 2005, 3(6): 761-767
- [12] 余丽琴, 徐巧玲, 邱兵余, 等. 原、异位保存东乡野生稻主要农艺性状的比较研究 [J]. 植物遗传资源学报, 2007, 8(1): 99-101
- [13] Luo X J, Wu S, Tian F, et al. Identification of heterotic loci associated with yield-related traits in Chinese common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) [J]. Plant Sci, 2011, 181(1): 14-22
- [14] 简水溶, 万勇, 罗向东, 等. 东乡野生稻苗期耐冷性的遗传分析 [J]. 植物学报, 2011, 46(1): 21-27
- [15] 陈小荣, 陈明, 贺浩华, 等. 协青早 B//协青早 B/东乡野生稻 BC1F9 群体低磷耐性鉴定及其生理机制 [J]. 应用生态学报, 2011, 22(5): 1169-1174
- [16] 黄得润, 陈洁, 赖凤香, 等. 东乡野生稻抗褐飞虱 QTL 分析 [J]. 作物学报, 2012, 38(2): 210-214
- [17] 胡标林, 余守武, 万勇, 等. 东乡野生稻全生育期抗旱性鉴定 [J]. 作物学报, 2007, 33(3): 426-433
- [18] Xie J K, Agrama H A, Kong D L, et al. Genetic diversity associated with conservation of endangered Dongxiang wild rice (*Oryza rufipogon*) [J]. Genet Res Crop Evol, 2010, 57: 597-609
- [19] Xie J K, Wu X L, Jin L, et al. Identification of simple sequence repeat (SSR) markers for acid detergent fiber in rice straw by bulked segregant analysis [J]. J Agric Food Chem, 2006, 54(20): 7616-7620
- [20] 谢建坤, 胡标林, 万勇, 等. 东乡野生稻与栽培稻苗期抗旱性的比较研究 [J]. 生态学报, 2010, 30(6): 1665-1674
- [21] 应存山. 中国稻种资源 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1993: 540-542
- [22] 郭龙彪, 钱前. 栽培稻抗旱性的田间评价方法 [J]. 中国稻米, 2003(2): 26-27
- [23] 唐启义, 冯明光. 实用统计分析及 DPS 数据处理系统 [M]. 北京: 科学出版社, 2002: 333-339, 363-373
- [24] 陈凤梅, 程建峰, 潘晓云, 等. 籼稻抗旱性状的筛选及其育种应用 [J]. 江西农业大学学报, 2000, 22(2): 169-173
- [25] 陆岗, 蔡庆生, 梁耀懋, 等. 水稻种质资源苗期耐旱性鉴定初报 [J]. 广西农业科学, 1998(4): 166-167
- [26] Tuberosa R, Salvi S. Genomics-based approaches to improve drought tolerance of crops [J]. Trends Plant Sci, 2006, 11: 405-412
- [27] Mitra J. Genetics and genetic improvement of drought resistance in crop plants [J]. Curr Sci, 2001, 80(6): 758-763
- [28] 何小红, 盖钧镒. 回交自交系群体数量性状遗传体系的分离分析方法 [J]. 作物学报, 2006, 32(2): 210-216
- [29] 李艳, 马均, 王贺正, 等. 水稻品种苗期抗旱性鉴定指标筛选及其综合评价 [J]. 西南农业学报, 2005, 18(3): 250-255
- [30] 罗利军, 张启发. 栽培稻抗旱性研究的现状与策略 [J]. 中国水稻科学, 2001, 15(3): 209-214
- [31] 郎有忠, 胡健, 杨建昌, 等. 抗旱型稻根系形态与机能的研究 [J]. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 2003, 24(4): 58-61
- [32] Gowda V R P, Henry A, Yamauchi A, et al. Root biology and genetic improvement for drought avoidance in rice [J]. Field Crop Res, 2011, 122(1): 1-13
- [33] 蒋荷, 蒋国龙, 王根来, 等. 水稻品种资源抗旱性鉴定 [J]. 江苏农业科学, 1991, 1: 10-12
- [34] Ali M A, Abbas A, Niaz S, et al. Morpho-physiological criteria for drought tolerance in sorghum (*Sorghum bicolor*) at seedling and post-anthesis stages [J]. Internat J Agric Biol, 2009, 11: 674-680
- [35] Hameed A, Goher M, Iqbal N. Evaluation of seedling survivability and growth response as selection criteria for breeding drought tolerance in wheat [J]. Cereal Res Commun, 2010, 38: 193-202
- [36] 周广生, 崔克辉, 靳德明, 等. 发根力作为栽培稻品种苗期抗旱性鉴定指标的研究 [J]. 中国农业科学, 2005, 38(12): 2571-2576
- [37] 王育红, 姚宇卿, 张灿军, 等. 早稻抗旱性鉴定方法与指标研究——IV 早稻苗期抗旱性 [J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(4): 134-137
- [38] 刘莹, 盖钧镒, 吕慧能, 等. 大豆耐旱种质鉴定和相关根系性状的遗传与 QTL 定位 [J]. 遗传学报, 2005, 32(8): 855-863
- [39] 付学琴, 贺浩华, 罗向东, 等. 东乡野生稻渗入系苗期抗旱遗传及生理机制初步分析 [J]. 江西农业大学学报, 2011, 33(5): 845-850