

# UV-B 辐射增强下水稻苗期硅营养性状的 QTL 定位 及其与环境互作效应分析\*

吴杏春<sup>1</sup> 王茵<sup>1</sup> 王清水<sup>1</sup> 熊君<sup>1</sup> 余彦<sup>1</sup> 方长旬<sup>1</sup> 林文雄<sup>1, 2\*\*</sup>

(1. 福建农林大学农业生态研究所 福州 350002; 2. 生物农药与化学生物学教育部重点实验室 福州 350002)

**摘 要** 以“Lemont”和“Dular”杂交建立的包含 123 个家系的水稻重组自交系(RILs)群体为材料, 选用水稻根系硅吸收能力和叶片硅利用率为指标, 进行水稻硅营养遗传性状 QTL 定位, 并分析其与 UV-B 辐射增强的互作效应。结果表明, 控制水稻叶片硅利用率的 4 个加性 QTL 分别在第 2、3、10 染色体上, 而控制根系硅吸收能力的 1 个加性 QTL 位于第 11 染色体上。QTL 与 UV-B 辐射互作分析发现 2 对控制根系硅吸收能力和 3 对控制叶片硅利用率的基因×环境上位性 QTL, 其中只有 1 对控制根系硅吸收能力的 QTL 效应值较大。说明水稻这两种硅营养性状中, 根系硅吸收能力较叶片硅利用率受 UV-B 辐射影响大, 在抗 UV-B 辐射育种中以叶片硅利用率为水稻硅营养遗传选择的指标具有较高效率。

**关键词** 水稻 苗期 RILs 群体 硅营养性状 UV-B 辐射增强 QTL QTL 与环境互作

**中图分类号:** Q343.1+7 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2010)01-0129-07

## QTL mapping and analysis of QTL-environment interaction associated with two silicon nutrient traits in rice seedlings exposed to enhanced UV-B radiation

WU Xing-Chun<sup>1</sup>, WANG Yin<sup>1</sup>, WANG Qing-Shui<sup>1</sup>, XIONG Jun<sup>1</sup>, YU Yan<sup>1</sup>,  
FANG Chang-Xun<sup>1</sup>, LIN Wen-Xiong<sup>1, 2</sup>

(1. Institute of Agroecology, Fujian Agriculture & Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. Key Laboratory for Biopesticide and Chemical Biology, Fujian Agriculture & Forestry University, Ministry of Education, Fuzhou 350002, China)

**Abstract** Mapping of quantitative trait loci (QTL) and its interaction with the environment (UV-B radiation) were analyzed via two silicon nutrient traits, root uptake to silicon (RUS) and leaf use efficiency of silicon (LUES) in rice RILs population seedlings under enhanced UV-B radiation. The results show that four QTLs controlling LUES are located on chromosomes 2, 3 and 10. Only one QTL that controls RUS is located on chromosome 11. Besides, two and three pairs of genotype-environment (GE) epistasis QTL are detected for RUS and LSUE respectively. Only one of these that controls RUS displays a significant effective value. This indicates that RUS is more severely influenced by UV-B radiation than LUES. Hence it could be more efficient to use LUES as a genetic trait in breeding UV-B resistant rice.

**Key words** Rice, Seedling stage, RILs population, Silicon nutrient trait, Enhanced UV-B radiation, Quantitative trait loci, QTL-environment interaction

(Received Aug. 31, 2009; accepted Nov. 5, 2009)

随着现代工农业的迅猛发展以及人类活动的广泛干扰, 环境恶化日益严重, 其中人类活动过程中产生的氯氟烃类化合物(CFCs)和其他化学物质对臭氧层的破坏尤为突出。而平流层的臭氧浓度每降低 1%, UV-B 辐射强度相应增加 2%<sup>[1]</sup>。UV-B 辐射增强

对生物的生存与发展有严重影响。水稻是我国主要的粮食作物, UV-B 辐射增强会导致其光合作用降低, 生物量减少, 蛋白质合成受抑制, 叶绿体功能受损, DNA 损伤及膜脂过氧化等<sup>[2-5]</sup>。因此, 研究水稻对 UV-B 辐射增强的响应及其适应机制, 筛选培育高

\* 国家自然科学基金项目(30571103)和福建省自然科学基金项目(2060203)资助

\*\* 通讯作者, E-mail: wenxiong181@163.com

吴杏春(1976~), 女, 主要从事植物生态学方面的教学和研究。E-mail: forlearnhere@yahoo.com.cn

收稿日期: 2009-08-31 接受日期: 2009-11-05

抗 UV-B 辐射的水稻品种具有重要的生物学和生态学意义。当前相关研究主要围绕形态、生理、分子机制等方面探讨 UV-B 辐射增强对水稻的影响<sup>[6-14]</sup>, 而对如何提高水稻对 UV-B 辐射增强抗性的研究, 特别是从矿质营养元素调控方面的研究较少。已有研究表明, 稀土镧、铈<sup>[15-17]</sup> 等有利于植物防 UV-B 辐射, 但对于地壳中最丰富的硅元素是否有利于提高植物抗 UV-B 辐射能力尚少见报道。

硅是水稻生命活动中大量需要和吸收的重要元素, 其在水稻高产、稳产、抗病、抗虫、抗倒性等方面都具有重要作用<sup>[18-20]</sup>。Li 等<sup>[21]</sup>采用加硅与缺硅营养液培养离体水稻叶片, 首次证明硅营养能提高水稻叶片抗 UV-B 辐射能力。但关于硅营养对不同抗 UV-B 辐射特性水稻品种的影响, 以及不同水稻品种硅营养特性对其抗 UV-B 辐射能力的影响仍研究甚少。不同水稻品种对硅吸收能力不同, 如籼稻的吸收能力大于粳稻, 而水稻吸硅能力由多基因控制<sup>[22]</sup>。因此, 研究 UV-B 辐射对水稻硅营养特性 QTL 的影响, 有利于从营养角度分析不同水稻品种对 UV-B 辐射增强响应差异的遗传机制。

本研究利用两个对 UV-B 辐射响应差异的水稻品种“Lemont”(抗 UV-B 辐射)<sup>[23]</sup>和“Dular”(UV-B 辐射敏感)<sup>[11]</sup>为亲本所选育的 123 个重组自交系(RILs)群体为材料, 探讨 UV-B 辐射增强对其硅营养遗传性状 QTL 的影响和互作效应, 以期分析不同水稻品种对 UV-B 辐射响应差异的遗传生态学基础, 为从营养遗传角度选育抗 UV-B 辐射品种, 调控水稻抗 UV-B 辐射能力提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

以两个对 UV-B 辐射抗性有差异的水稻品种“Lemont”(抗 UV-B 辐射, 母本)和“Dular”(UV-B 辐射敏感, 父本)杂交产生的 F<sub>1</sub> 代, 通过 1 粒传代产生的 1 套包括 123 个稳定株系的 RILs 群体为试验材料。

### 1.2 试验设计

试验于 2006 年 8~12 月在福建农林大学农业生态研究所网室内进行。包括父母本在内的 125 个水稻品种及其重组自交系的种子浸泡催芽, 播于盛有 20 L 木村 B 营养液(pH= 5.5)的塑料盆(45 cm×33 cm×15 cm)中, 每个塑料盆上漂浮一均匀打有 9×10 孔的塑料泡沫, 选取每个株系发芽一致的种子 20 粒依次播于嵌有海绵的孔中。待水稻长至 3 叶期时(约 12 d), 平均分为对照和处理两组。对照组在自然条件下生长; 处理组苗上方悬挂 5 个 UV-B 辐射灯(40

W, 北京电光源研究所生产), 灯管用 0.08 mm 醋酸纤维素薄膜(英国生产)包裹, 以消除 UV-C 的影响。处理期间不断调整灯管的高度, 使之与植株叶片保持 30 cm 距离。处理时间为每天的 9:00~16:00, 连续处理 21 d 后取样。处理与对照均设 3 个重复。

### 1.3 水稻硅营养性状的测定

叶片硅利用率: UV-B 胁迫 21 d 后, 供试两个亲本及 123 个株系的处理和对照的 3 个重复分别取 10 株, 剪下倒数第 1 片完全展开的功能叶, 放入 70 烘箱中烘至恒重, 然后根据戴伟民等<sup>[24]</sup>的硅钼蓝法略作修改后测定叶片的硅含量[mg·g<sup>-1</sup>(DW)], 作为水稻苗期叶片硅利用率。

根系硅吸收能力: 参照方萍等<sup>[25]</sup>的方法略作修改。UV-B 辐射增强 21 d 后, 供试两个亲本及 123 个株系的处理和对照的 3 个重复各取生长较一致的水稻 5 株, 洗净根系, 用吸水纸轻轻吸干后按顺序置于盛有 100 mL 木村 B 营养液(加硅, 含 SiO<sub>3</sub><sup>2-</sup> 0.2 mmol·L<sup>-1</sup>)的 200 mL 塑料杯中, 使根系完全淹没, 室温下培养 24 h, 用硅钼蓝法<sup>[24]</sup>测定试验前后营养液中硅浓度, 差值为水稻的硅净吸收量, 单株稻苗的硅净吸收量(μg·plant<sup>-1</sup>·d<sup>-1</sup>)作为水稻苗期根系硅吸收能力。

### 1.4 QTL 定位分析

以上述测定的两个水稻硅营养性状为指标进行基因定位。基因定位所用的遗传连锁图谱由福建农林大学农业生态研究所构建。该图谱包含 109 个 SSR 标记, 共覆盖水稻基因组约 2 518 cM, 标记间的平均距离为 22.16 cM, 平均每对染色体覆盖长度为 209.83 cM, 平均每对染色体上的标记数为 9.0 个。采用 QTLmapper1.6 中的混合区间作图法对 QTL 和 QTL 与环境互作进行混合区间作图, 以  $P<0.005$  或  $LOD=2.0$  为阈值判断 QTL 的存在, 若标记区间  $LOD=2.0$ , 则认为区间  $LOD$  最高处所对应的位点即为该性状的 1 个 QTL。同时计算每个 QTL 对各性状的贡献率、加性效应及上位性效应。QTL 命名遵循 McCouch 等<sup>[26]</sup>的原则。

## 2 结果与分析

### 2.1 水稻 RILs 群体根系硅吸收能力、叶片硅利用率的频率分布

正常光照下, “Lemont”和“Dular”的根系硅吸收能力分别为 1.73 μg·plant<sup>-1</sup>·d<sup>-1</sup>、1.28 μg·plant<sup>-1</sup>·d<sup>-1</sup>, 各株系平均值为 1.65 μg·plant<sup>-1</sup>·d<sup>-1</sup>, 最大值和最小值分别为 2.19 μg·plant<sup>-1</sup>·d<sup>-1</sup>、0.94 μg·plant<sup>-1</sup>·d<sup>-1</sup>; “Lemont”和“Dular”的叶片硅利用率分别为 70.87 mg·g<sup>-1</sup>(DW)、63.80 mg·g<sup>-1</sup>

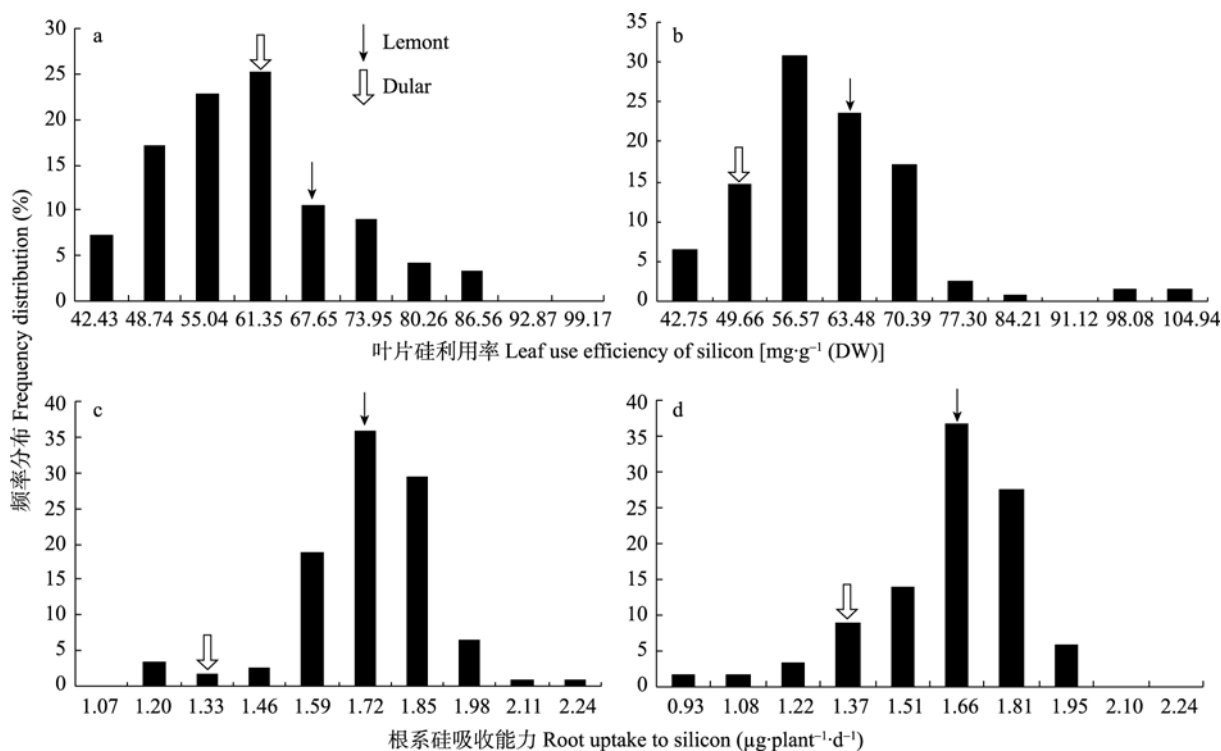


图 1 正常光照(a、c)和 UV-B 辐射增强(b、d)下的水稻 RILs 群体叶片硅利用率、根系硅吸收能力频率分布图  
 Fig. 1 Frequency distributions of RILs associated with root uptake to silicon (RUS) and leaf use efficiency of silicon (LUES) under natural (a, c) and enhanced UV-B radiation (b, d)

(DW), 各株系平均值为  $57.07 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}(\text{DW})$ , 最大值和最小值分别为  $104.89 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}(\text{DW})$ 、 $36.12 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}(\text{DW})$ 。结合图 1a 和图 1c 分析, 正常光照下 RILs 群体的根系硅吸收能力及叶片硅利用率呈正态分布, 且分布区间广泛, 表现出数量遗传的特性, 符合区间作图的需要。

UV-B 辐射增强下, “Lemont”和“Dular”根系硅吸收能力分别为  $1.59 \mu\text{g} \cdot \text{plant}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ 、 $1.24 \mu\text{g} \cdot \text{plant}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ , 各株系平均值为  $1.56 \mu\text{g} \cdot \text{plant}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ , 最大值和最小值分别为  $2.09 \mu\text{g} \cdot \text{plant}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ 、 $0.80 \mu\text{g} \cdot \text{plant}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ; “Lemont”和“Dular”的叶片硅利用率分别为  $62.80 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}(\text{DW})$ 、 $43.19 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}(\text{DW})$ , 各株系平均值为  $57.12 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}(\text{DW})$ , 最大值和最小值分别为  $99.12 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}(\text{DW})$ 、 $35.84 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}(\text{DW})$ 。从图 1b 和图 1d 可见, UV-B 辐射增强下 RILs 群体的根系硅吸收能力及叶片硅利用率呈正态分布, 且分布区间广泛, 表现出数量遗传的特性, 符合区间作图的需要。

另外, 正常光照及 UV-B 辐射增强下水稻 RILs 群体叶片硅利用率、根系硅吸收能力的平均值均处在两亲本值之间, 说明控制相关性状的基因具有加性效应。

## 2.2 水稻硅营养性状的 QTL 主效应及其与 UV-B 辐射增强的互作效应

根据已构建的“Lemont”/“Dular”RILs 群体

分子标记连锁图谱<sup>[27]</sup>, 运用混合线性模型的 QTL 定位方法, 分析该水稻群体的根系硅吸收能力和叶片硅利用率的 QTL 主效应及其与环境互作效应, 结果见表 1、表 2、图 2。

### 2.2.1 根系硅吸收能力

从表 1 可以看出, 正常光照条件下, 检测到 1 个与水稻根系硅吸收能力有关的 QTL(qRUS11), 位于第 11 染色体上的 RM 286~260 区间,  $LOD$  值为 2.81, 加性效应为 0.07, 贡献率为 15.25%, 增加根系硅吸收能力的等位基因来自母本“Lemont”。QTL×环境的加性检测未发现其与环境存在明显的互作, 说明水稻根系吸收硅的营养性状遗传基本不受环境影响。

### 2.2.2 叶片硅利用率

从表 1 可以看出, 正常光照条件下, 检测到 1 个与水稻叶片硅利用率有关的 QTL(qLUES3-a), 位于第 3 染色体的 RM 231~564 区间,  $LOD$  值为 3.15, 加性效应为 3.60, 贡献率为 9.61%, 促进叶片硅利用率的等位基因来自母本“Lemont”。UV-B 辐射增强处理下, 检测到 3 个与水稻叶片硅利用率有关的 QTL, 分别位于第 2 染色体的 RM 279~424、第 3 染色体的 RM 571~468 和第 10 染色体的 RM 171~147 区间,  $LOD$  值分别为 2.40、3.28、3.98, 加性效应分别为 -3.56、4.25、4.74, 贡献率分别为 8.71%、12.48%、15.53%。第 2 染色体上的 qLUES2 促进叶片硅利用

率的等位基因来自父本“Dular”，其他两个 QTL 均来自母本“Lemont”。从表 2 可以看出，检测到的正常光照和 UV-B 辐射增强下的 4 个主效应 QTL 中有 3 个与环境存在显著互作效应，分别是 qLUES3-a、qLUES3-b、qLUES10，*LOD* 值分别为 3.08、2.48、3.82。qLUES3-a 在正常光照下与环境的互作效应为 0.68，UV-B 辐射增强下则为 -0.68，说明正常光照有利于提高叶片硅利用率，而 UV-B 辐射增强降低

了叶片硅利用率，环境互作效应的贡献率为 0.66%。正常光照下，qLUES3-b 与 qLUES10 的环境互作效应分别为 -1.30 和 -1.02，UV-B 增强辐射下分别为 1.30 和 1.02，说明在这两个位点，UV-B 辐射有利于提高水稻叶片硅利用率，其互作贡献率分别为 2.38% 和 0.84%。这 3 个 QTL 的互作贡献率都比主效应 QTL 贡献率小，说明水稻叶片硅利用率受加性×环境的影响较小，遗传率较高。

表 1 水稻 RILs 群体根系硅吸收能力和叶片硅利用率的主效应 QTL

Tab. 1 Major QTL and their effects associated with RUS and LUES in the “Lemont”/“Dular” RILs and their parents

| 性状<br>Trait                              | 环境<br>Environment | QTL      | 染色体<br>Chrom. | 标记区间<br>Interval | <i>LOD</i> | 加性效应<br>Additive effect | 贡献率<br>Variance by additive QTL (%) |
|--|-------------------|----------|---------------|------------------|------------|-------------------------|-------------------------------------|
| 根系硅吸收能力<br>Root uptake to silicon        | CK                | qRUS11   | 11            | RM 286~260       | 2.81       | 0.07 <sup>1)</sup>      | 15.25                               |
| 叶片硅利用率<br>Leaf use efficiency of silicon | CK                | qLUES3-a | 3             | RM 231~564       | 3.15       | 3.60                    | 9.61                                |
|  |                   | qLUES2   | 2             | RM 279~424       | 2.40       | -3.56                   | 8.71                                |
|  | UV-B              | qLUES3-b | 3             | RM 571~468       | 3.28       | 4.25                    | 12.48                               |
|  |                   | qLUES10  | 10            | RM 171~147       | 3.98       | 4.74                    | 15.53                               |

1) 正值和负值分别表示遗传加性效应来源于“Lemont”与“Dular”，下同。1) Positive and negative value means additive effect from “Lemont” and “Dular” respectively. The same below.

表 2 水稻硅营养性状加性 QTL 与 UV-B 辐射增强的互作效应

Tab. 2 Additive QTL and QTL × environment interactions associated with enhanced UV-B radiation and their genetic parameters in the “Lemont”/“Dular” RILs and their parents

| 性状<br>Trait                              | 染色体<br>Chrom. | QTL      | <i>LOD</i> | <i>A</i> | <i>AE<sub>i1</sub></i> | <i>AE<sub>i2</sub></i> | <i>H<sup>2</sup>A</i> (%) | <i>H<sup>2</sup>AE</i> (%) |
|--|---------------|----------|------------|----------|------------------------|------------------------|---------------------------|----------------------------|
| 叶片硅利用率<br>Leaf use efficiency of silicon | 3             | qLUES3-a | 3.08       | 2.67     | 0.68                   | -0.68                  | 5.15                      | 0.66                       |
|  | 3             | qLUES3-b | 2.48       | 2.63     | -1.30                  | 1.30                   | 5.00                      | 2.38                       |
|  | 10            | qLUES10  | 3.82       | 3.25     | -1.02                  | 1.02                   | 7.63                      | 0.84                       |

*H<sup>2</sup>A* 和 *H<sup>2</sup>AE* 分别表示加性 QTL 和 QTL 与环境互作的效应贡献率；*AE<sub>i1</sub>* 和 *AE<sub>i2</sub>* 分别表示 CK(正常光照)和 UV-B 辐射增强下 QTL 与环境互作效应。*H<sup>2</sup>A* and *H<sup>2</sup>AE* indicate the variance by additive QTL and QTL × environment interactions respectively; *AE<sub>i1</sub>*, *AE<sub>i2</sub>* represent the effect of QTL × environment interactions under CK (nature sunlight) and enhanced UV-B radiation respectively.

## 2.3 水稻硅营养性状的 QTL 上位性效应及其与 UV-B 辐射增强的互作效应

### 2.3.1 根系硅吸收能力

从表 3 和图 2 可以看出，正常光照条件下，检测到 2 对与水稻根系硅吸收能力有关的加性×加性上位性 QTL，*LOD* 值分别为 7.29、3.57，上位性效应分别为 -6.47、-0.09，贡献率分别为 6.15%、9.54%，二者是重组型大于亲本的互作效应。UV-B 辐射增强下，检测到 5 对与水稻根系硅吸收能力有关的加性×加性上位性 QTL，*LOD* 值分别为 3.43、4.18、9.51、3.78、4.27，上位性效应分别为 0.08、0.11、2.84、0.09、-0.09，贡献率分别为 7.52%、6.11%、8.15%、5.16%、1.25%，其中只有 qRUS4-b 和 qRUS8-d 是重组型大于亲本的互作效应，另外 4 对均是亲本大于重组型的互作效应。同时检测到 2 个与环境存在互作效应的 QTL，*LOD* 值分别为 2.57、2.20，上位性效应分别为 5.28、0.01，贡献率分别为 6.15%、8.15%，二者均是亲本大于重组型的互作效应。

### 2.3.2 叶片硅利用率

从表 3 和图 2 可以看出，正常光照条件下，检测到 3 对与叶片硅利用率有关的加性×加性上位性 QTL，*LOD* 值分别为 3.60、3.21、2.87，上位性效应分别为 -1.06、4.57、-4.41，贡献率分别为 7.21%、6.81%、8.35%，其中 qLUES6-a 和 qLUES8-f 是亲本大于重组型的互作效应。UV-B 辐射增强下，检测到 4 对与叶片硅利用率有关的加性×加性上位性 QTL，*LOD* 值分别为 5.28、2.99、2.85、5.40，上位性效应分别为 -1.24、3.24、1.77、-4.45，贡献率分别为 6.03%、8.16%、9.58%、9.84%，其中 qLUES2-e 和 qLUES11-e、qLUES3-i 和 qLUES4-c 是亲本大于重组型的互作效应。同时还检测到 3 个与环境存在互作效应的加性×加性上位性 QTL，*LOD* 值分别为 5.16、4.12、6.13，上位性效应分别为 2.58、-3.60、-3.07，贡献率分别为 9.58%、9.84%、8.47%，其中只有 qLUES3-j 和 qLUES4-d 是亲本大于重组型的互作效应。

表 3 水稻 RILs 群体根系硅吸收能力和叶片硅利用率的上位性 QTL 及环境互作效应

Tab. 3 Epistatic QTL and genotype × environment effects associated with RUS and LUES in the “Lemont”/“Dular” RILs and their parents

| 性状<br>Trait   | 环境<br>Environ-<br>ment | QTL              | 标记区间<br>Interval | QTL       | 标记区间<br>Interval | LOD  | Aai                 | 贡献率<br>Variation by epitasis effect of<br>putative QTL (%) |
|---|------------------------|------------------|------------------|-----------|------------------|------|---------------------|--|
| 根系硅吸<br>收能力<br>Root<br>uptake<br>to silicon             | CK                     | qRUS1-a          | RM 292~128       | qRUS8-a   | RM 230~408       | 7.29 | -6.47 <sup>2)</sup> | 6.15   |
|   |                        | qRUS3-e          | RM 218~563       | qRUS4-a   | RM 451~252       | 3.57 | -0.09               | 9.54   |
|   | UV-B                   | qRUS1-b          | RM 220~490       | qRUS8-c   | RM 404~350       | 3.43 | 0.08                | 7.52   |
|   |                        | qRUS1-c          | RM 490~283       | qRUS1-d   | RM 292~128       | 4.18 | 0.11                | 6.11   |
|   |                        | qLUS1-e          | RM 529~312       | qRUS11-c  | RM 260~332       | 9.51 | 2.84                | 8.15   |
|   |                        | qRUS1-f          | RM 529~312       | qRUS3-f   | RM 282~231       | 3.78 | 0.09                | 5.16   |
|   |                        | qRUS4-b          | RM 252~348       | qRUS8-d   | RM 149~502       | 4.27 | -0.09               | 1.25   |
|   |                        | GE <sup>1)</sup> | qRUS1-g          | qRUS8-e   | RM 230~408       | 2.57 | 5.28                | 6.15   |
|   |                        |                  | qRUS1-h          | qRUS11-d  | RM 286~260       | 2.20 | 0.01                | 8.15   |
| 叶片硅<br>利用率<br>Leaf<br>use effi-<br>ciency of<br>silicon | CK                     | qLUES3-g         | RM 231~564       | qLUES3-h  | RM 168~85        | 3.60 | -1.06               | 7.21   |
|   |                        | qLUES6-a         | RM 541~253       | qLUES8-f  | RM 447~264       | 3.21 | 4.57                | 6.81   |
|   |                        | qLUES8-g         | RM 447~264       | qLUES10-a | RM 228~496       | 2.87 | -4.41               | 8.35   |
|   | UV-B                   | qLUES2-c         | RM 279~424       | qLUES2-d  | RM 526~213       | 5.28 | -1.24               | 6.03   |
|   |                        | qLUES2-e         | RM 138~498       | qLUES11-e | RM 332~441       | 2.99 | 3.24                | 8.16   |
|   |                        | qLUES3-i         | RM 571~468       | qLUES4-c  | RM 470~451       | 2.85 | 1.77                | 9.58   |
|   |                        | qLUES10-b        | RM 171~147       | qLUES11-f | RM 286~260       | 5.40 | -4.45               | 9.84   |
|   |                        | GE               | qLUES3-j         | qLUES4-d  | RM 470~451       | 5.16 | 2.58                | 9.58   |
|   |                        |                  | qLUES8-i         | qLUES4-e  | RM 470~451       | 4.12 | -3.60               | 9.84   |
|   |                        |                  | qLUES10-c        | qLUES11-g | RM 286~260       | 6.13 | -3.07               | 8.47   |

1) GE 表示基因型与环境互作; 2) 上位性效应为正值表示为亲本型>重组型, 负值为重组型>亲本型。1) GE represents genotype × environment interaction; 2) Positive and negative value means the direction of additive × additive epistasis effect is parent type > recombinant type and recombinant > parent type respectively.

3 讨论

作物在生长过程中可能受到各种环境因子的综合胁迫, 寻找一种具有综合抗性的性状具有重要的意义。硅是水稻生命活动中大量需要和吸收的重要元素, 水稻品种间抗逆性差异可能与硅营养性状存在密切的关系<sup>[28]</sup>, 其对水稻产量的形成以及抗逆性有很大影响<sup>[29]</sup>。硅可促进植物吸收其他营养物质、通过激活植物防卫机制和强化细胞壁途径降低病原真菌和害虫的侵染危害, 通过提高根系氧化力促进植物在盐和重金属污染条件下生长<sup>[20,28]</sup>。作为水稻的必需营养元素, 硅营养性状遗传无疑对选育抗 UV-B 辐射性状具有重要的参考价值。

Dai 等<sup>[30]</sup>发现了与水稻硅吸收能力相关的 10 个加性效应的 QTL 和 14 个加性与加性上位性互作的基因; Wu 等<sup>[31]</sup>以根系吸硅量、单位根重吸硅速率量、单株根系重为指标在水稻第 1~8 染色体上分别检测 3 个、4 个、3 个与硅营养性状相关的 QTL。本研究以水稻倒数第 1 个完全展开的功能叶的硅含量、单株根系净吸硅量分别表示水稻叶的硅生理利用率和根系硅吸收能力, 分析了这两种硅营养性状的 QTL 及其与 UV-B 辐射增强的互作效应。结果表明, 控制

水稻苗期的这两个硅营养性状 QTL 多位于第 2、3、10、11 染色体上, 在第 10 染色体上检测到、与水稻叶片硅利用率相关、位于 RM 171~147 标记区间的位点 qLUES10 控制着 UV-B 辐射增强下叶片硅利用率, 其加性效应值 4.74 和贡献率 15.53% 均相对较大, 并且在 GE 互作检测中也检测到 RM 171~147 标记区间具有显著的基因型与环境(UV-B 辐射)互作的加性效应 QTL (qLUES10-c)。第 3 染色体的 RM 231~564 和 RM 571~468 各检测到 1 个分别控制正常光照和 UV-B 辐射增强下叶片硅利用率的加性 QTL, 表明该 RILs 群体第 3 条和第 10 条染色体影响水稻叶片硅利用率。因此, 相应的标记区间对于水稻硅营养性状在 UV-B 辐射增强下的特异表达可能具有重要意义, 在水稻抗性遗传和品种改良上也将有一定的研究和利用价值。

对水稻 RILs 群体根系硅净吸收量和叶片硅利用率有显著影响的基因互作分析中, 只检测到 1 对上位性 QTL 显著促进根系硅的吸收和 2 对上位性 QTL 显著影响叶片硅利用率, 其他对根系硅净吸收能力和叶片硅利用率无明显影响。同样, 在上述两个目标性状的基因×环境互作效应分析中, 检测到 2 对控制根系硅吸收能力和 3 对控制叶片硅利用率的

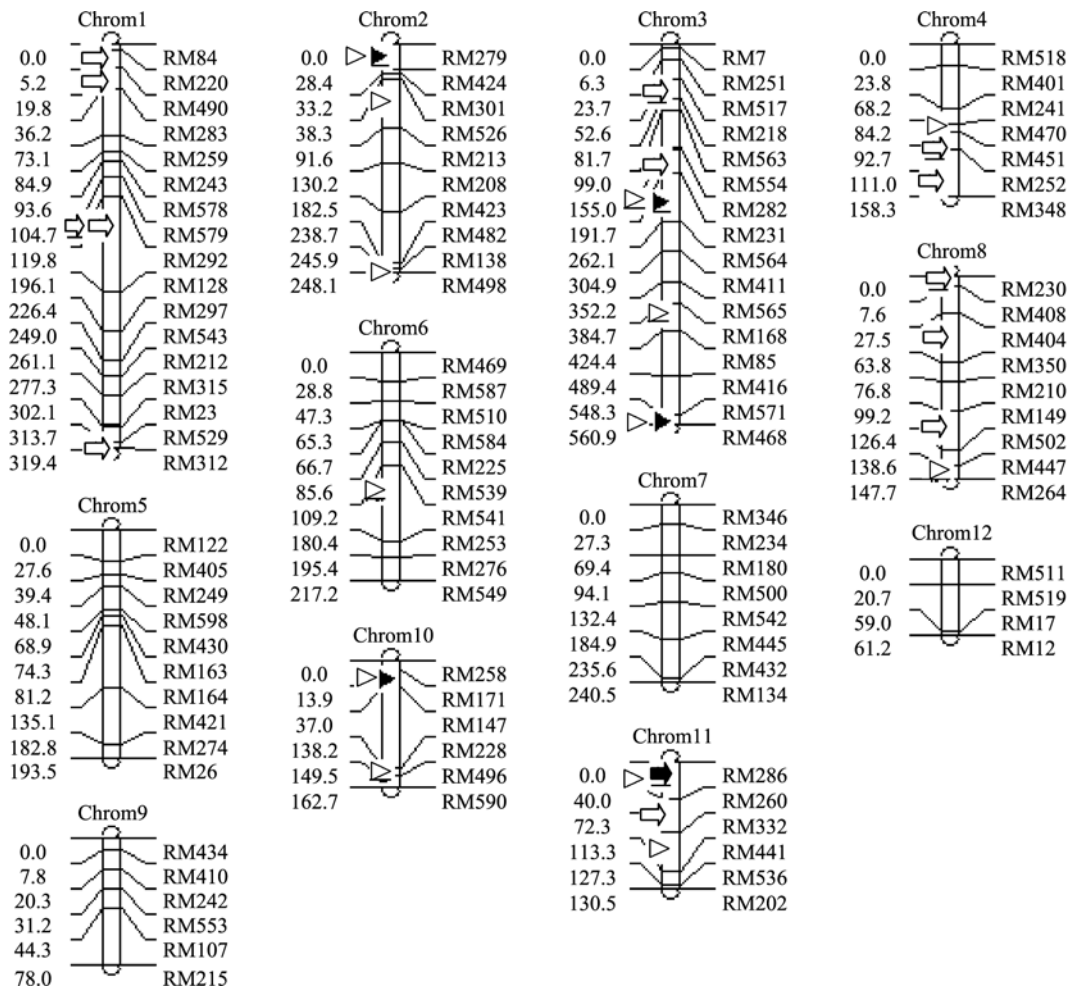


图 2 水稻硅营养性状的 QTL 定位

Fig. 2 Results of QTL mapping associated with the silicon nutrient traits in rice

■ 根系硅吸收能力的加性 QTL; ⇨ 根系硅吸收能力上位性 QTL; ► 叶片硅利用率的加性 QTL; ▷ 叶片硅利用率的上位性 QTL; “—” 表示正常光照的数据, 其他为 UV-B 增强处理的数据。■ and ⇨ represent additive QTL and epistasis QTL of RUS respectively; ► and ▷ represent additive QTL and epistasis QTL of LUES respectively. “—” means QTL detected under natural light, and the others are detected under enhanced UV-B radiation.

基因×环境上位性 QTL, 其中只有 1 对控制根系硅吸收能力的 QTL 效应值较大。这表明水稻这两种硅营养性状中根系硅吸收能力较叶片硅利用率受 UV-B 辐射影响大。因此在抗 UV-B 辐射育种中以叶片硅利用率作为水稻硅营养遗传的选择指标具有较高的效率。

## 参考文献

- [1] Scotto J, Cotton G, Urbach F, et al. Biologically effective ultraviolet radiation: Surface measurements in the United States, 1974 to 1985[J]. Science, 1988, 239: 762–764
- [2] Caldwell M M, Björn L O, Bronman J F, et al. Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems[J]. Photochem Photobiol B: Biol, 1998, 46: 40–52
- [3] 李元, 何永美, 祖艳群. 增强 UV-B 辐射对作物生理代谢、DNA 和蛋白质的影响研究进展[J]. 应用生态学报, 2006, 17 (1): 123–126
- [4] Tevini M, Iwanzik W, Thoma U. Some effects of enhanced UV-B irradiation on the growth and composition of plants[J]. Planta, 1981, 153: 388
- [5] Nedunchezian N, Kulandaivelu G. Effects of UV-B enhanced radiation on ribulose,1,5-biophosphate carboxylase in leaves of *Vigna sinensis* L.[J]. Photosynthetica, 1991, 25: 431–435
- [6] Kakani V G, Zhao K R R, Sailaja D K. Field crop responses to ultraviolet-B radiation: A review[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2003, 120: 191–218
- [7] 李韶山, 王艳, 王小菁, 等. UV-B 诱导的水稻 DNA 损伤和修复研究[J]. 光子学报, 2000, 29(7): 594–598
- [8] 张君玮, 周青. UV-B 辐射对植物水分代谢的影响[J]. 中国生态农业学报, 2009, 17(4): 829–833
- [9] 吴杏春, 林文雄, 郭玉春, 等. UV-B 辐射增强对水稻叶片抗氧化系统的影响[J]. 福建农业学报, 2001, 21(3): 51–55
- [10] Ueda T, Sato T, Hidema J. qUVR-10, a major Quantitative Trait Locus for ultraviolet-B resistance in rice, encodes cyclobutane pyrimidine dimer photolyase[J]. Theor Appl Genet, 2005, 109: 1941–1950

- [11] Cassi-Lit M, Whitecross M J, Nayudu M, et al. UV-B irradiation induces differential leaf damage, ultrastructural changes and accumulation of specific phenolic compounds in rice cultivars[J]. Aust J Plant Physiol, 1997, 24: 261–274
- [12] Markham K R, Tanner G J, Caasi-Lit M, et al. Possible protective role for 3',4'-dihydroxyflavones induced by enhanced UV-B in a UV-tolerant rice cultivar[J]. Phytochemistry, 1998, 49: 1913–1919
- [13] 曾正明, 况浩池, 罗俊涛, 等. UV-B 辐射增强对三系杂交水稻恢复系主要经济性状的影响[J]. 西南农业学报, 2009, 22(3): 550–552
- [14] 黄勇, 周冀衡, 郑明, 等. UV-B 对烟草生长发育及次生代谢的影响[J]. 中国生态农业学报, 2009, 17(1): 140–144
- [15] 梁婵娟, 黄晓华, 陶文沂, 等. 稀土对 UV-B 辐射伤害植物的影响 II. Ce 对 UV-B 胁迫下油菜幼苗保护酶系统影响[J]. 中国稀土学报, 2005, 23(5): 627–630
- [16] 梁婵娟, 周青. Ce 对 UV-B 胁迫下油菜光合与保护酶的影响[J]. 中国生态农业学报, 2007, 15(4): 211–212
- [17] 闫生荣, 张岚, 周青. 镧对 UV-B 胁迫下大豆幼苗膜脂过氧化影响[J]. 大豆科学, 2006, 25(2): 145–148
- [18] 宫海军, 陈坤明, 陈国仓, 等. 硅对小麦生长及其抗氧化酶系统的影响[J]. 土壤通报, 2003, 34(1): 55–57
- [19] Larcher W, Meindl U, Raiser E, et al. Persistent supercooling and silica deposition in cell walls of palm leaves[J]. J Plantphysiol, 1991, 139: 146–154
- [20] 周建华, 王永锐. 硅营养缓解水稻幼苗 Cd、Cr 毒害的生理研究[J]. 应用与环境生物学报, 1999, 5(1): 11–15
- [21] Li W B, Shi X H, Wang H, et al. Effects of silicon on rice leaves resistance to ultraviolet-B[J]. Acta Botanica Sinica, 2004, 46(6): 69–697
- [22] Majumder N D, Rakahit S C, Borthankur D N. Genetics of silica uptake in selected genotypes of rice[J]. Plant Soil, 1985, 88: 449–453
- [23] 吴杏春, 林文雄, 黄忠良. UV-B 辐射增强对两种不同抗性水稻叶片光合生理及超显微结构的影响[J]. 生态学报, 2007, 27: 554–564
- [24] 戴伟民, 张克勤, 段彬伍, 等. 测定水稻硅含量的一种简易方法[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(5): 460–462
- [25] 方萍, 陶勤南, 吴平. 水稻吸氮能力与氮素利用率的 QTLs 及其基因效应分析[J]. 植物营养与肥料学报, 2001, 7(2): 159–165
- [26] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, et al. Report on QTL nomenclature[J]. Rice Genet Newsl, 1997, 14(1): 11–14
- [27] 林文雄, 江宝月, 贾小丽, 等. 水稻抗 UV-B 的 QTLs 定位和环境互作分析[J]. 中国生态农业学报, 2008, 16(3): 644–648
- [28] 房江育, 马雪泷. 硅与植物抗逆性研究进展[J]. 中国农学通报, 2005, 21(11): 304–306
- [29] 吴朝晖. 硅素对水稻生长发育影响研究[J]. 湖南农业科学, 2005(5): 44–46
- [30] Dai W M, Zhang K Q, Duan B W, et al. Genetic dissection of silicon content in different organs of rice[J]. Crops Sci, 2005, 45: 1345–1352
- [31] Wu Q S, Wan X Y, Su N, et al. Genetic dissection of silicon uptake ability in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant Science, 2006, 171: 441–448