

# 水稻苗期耐低钾品种筛选及相关性状的 QTL 定位

罗 曦<sup>1,2</sup>, 吴方喜<sup>1,2</sup>, 林 强<sup>1,2</sup>, 连 玲<sup>1,2</sup>, 何 炜<sup>1,2</sup>, 谢鸿光<sup>1,2</sup>, 陈丽萍<sup>1,2</sup>, 朱永生<sup>1,2</sup>,  
魏毅东<sup>1,2</sup>, 蒋家焕<sup>1,2</sup>, 谢华安<sup>1,2</sup>, 张建福<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>福建省农业科学院水稻研究所, 福州 350019; <sup>2</sup>闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室 / 农业部华南杂交水稻种质创新与分子育种重点实验室 / 福州(国家)水稻改良分中心 / 福建省作物种质创新与分子育种省部共建国家重点实验室培育基地 / 杂交水稻国家重点实验室华南研究基地 / 福建省作物分子育种工程实验室 / 福建省水稻分子育种重点实验室 / 水稻国家工程实验室, 福州 350003)

**摘要:** 对 159 份遗传差异较大的水稻品种进行耐低钾筛选, 根据综合指数筛选出 18 份耐低钾和 10 份低钾敏感的水稻品种。利用筛选得到的耐低钾水稻品种台农 67 和低钾敏感品种制西构建重组自交系, 对耐低钾相关性状进行 QTL 分析和定位, 共检测到 27 个耐低钾相关性状的 QTL, LOD 值为 2.52~9.23, 可解释表型变异为 2.22%~7.25%, 其中贡献率最高的 QTL 是 *qKC-2*, 该 QTL 定位在水稻 2 号染色体上, 可能是 1 个控制水稻钾含量的未知基因, 可进一步通过构建次级群体对该基因进行精细定位和克隆。本研究中设计的 Indel 标记可快速筛选水稻育种材料中的耐低钾基因型, 缩短育种时间, 而且重组自交系中可以选出农艺性状好又耐低钾的株系直接应用于育种。

**关键词:** 水稻; 品种; 耐低钾; QTL; 综合指数

## Screening of Rice Germplasm Resources and Mapping QTLs for Traits Related with Potassium Deficiency Resistance at Seedling Stage

LUO Xi<sup>1,2</sup>, WU Fang-xi<sup>1,2</sup>, LIN Qiang<sup>1,2</sup>, LIAN Ling<sup>1,2</sup>, HE Wei<sup>1,2</sup>, XIE Hong-guang<sup>1,2</sup>,  
CHEN Li-ping<sup>1,2</sup>, ZHU Yong-sheng<sup>1,2</sup>, WEI Yi-dong<sup>1,2</sup>, JIANG Jia-huan<sup>1,2</sup>,  
XIE Hua-an<sup>1,2</sup>, ZHANG Jian-fu<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>Rice Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350019; <sup>2</sup>State Key Laboratory of Ecological Pest Control for Fujian and Taiwan Crops/Key Laboratory of Germplasm Innovation and Molecular Breeding of Hybrid Rice for South China, Ministry of Agriculture/Fuzhou Branch, National Rice Improvement Center/Incubator of National Key Laboratory of Germplasm Innovation and Molecular Breeding Between Fujian and Ministry of Sciences & Technology/Base of South-China, National Key Laboratory of Hybrid Rice/Fujian Engineering Laboratory of Crop Molecular Breeding/Fujian Key Laboratory of Rice Molecular Breeding/National Engineering Laboratory of Rice, Fuzhou 350003)

**Abstract:** 159 genetically-variable rice varieties were tested for low potassium tolerance according to the synthetic appraisal index. The results indicated that there were 18 and 10 rice varieties that were tolerant and sensitive to potassium deficiency, respectively. By deployment of the recombinant inbred lines (RILs) that were derived from the crossing between the varieties of Tainong67 (potassium tolerant) and Zhixi (potassium sensitive), 27 QTLs for potassium deficiency resistance were detected. The LOD values arranged from 2.52 to 9.23, which explained the phenotypic variance of 2.22% to 7.25%. A major QTL *qKC-2* was mapped on

收稿日期: 2019-01-21 修回日期: 2019-01-28 网络出版日期: 2019-02-18

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190121002>

第一作者研究方向为水稻抗逆遗传育种, E-mail: luoxi9110@163.com

通信作者: 张建福, 研究方向为水稻分子遗传育种, E-mail: jianfzhang@163.com

基金项目: 福建省科技厅 2016 年省属公益项目 (2016R1020-11); 国家重点研发计划项目 (2017YFD0100100)

**Foundation project:** The Provincial Public Welfare Project of Department of Science and Technology in Fujian Provincial, China in 2016 (2016R1020-11), National Key Research and Development Projects (2017YFD0100100)

chromosome 2 of rice. This locus was yet reported, and might encode for an unknown gene that is valuable for future fine mapping and gene isolation. The newly-developed indel markers could be used to rapidly screen the genotypes with potassium deficiency resistance, thus shortening the breeding period. The lines with good agronomic traits and potassium deficiency resistance could be chosen from RILs and applied to rice breeding directly.

**Key words:** rice; varieties; potassium deficiency resistance; QTL; synthetic appraisal index

钾是农作物所必须的大量元素之一,钾元素在作物的生长、新陈代谢及抗逆等方面具有重要的作用<sup>[1-2]</sup>。水稻作为我国主要的粮食作物之一,对钾元素的需求十分巨大。据统计:每生产 1000 kg 稻谷需吸收纯钾 15~25 kg,约为氮的 1.2 倍,磷的 7 倍<sup>[3]</sup>。然而我国可溶性钾资源匮乏,随着农作物产量不断提高,缺钾现象越来越严重,目前钾肥需求量的 50% 以上仍依赖进口<sup>[4]</sup>。已有研究表明,耐低钾水稻品种在低钾条件下能够保持较强的生长势<sup>[5]</sup>和较高的产量<sup>[6]</sup>,所以培育耐低钾且高产的水稻品种是缓解我国缺钾的一个有效途径。

近几年,在研究人员的努力下,不但筛选出了非常多耐低钾水稻材料,也对水稻耐低钾的生理机制有了更深刻的了解。研究表明,水稻耐低钾胁迫的相关性状是受遗传控制的数量性状<sup>[7]</sup>,如果要深入了解水稻耐低钾的分子机制,必须先构建定位群体,根据耐低钾相关性状找到其对应的 QTL 位点,才能进一步挖掘相关基因。Wu 等<sup>[8]</sup>利用 DH 群体对水稻苗期的株高、根干重、苗干重、植株钾含量、钾吸收效率和钾利用效率进行 QTL 定位,结果检测到 21 个 QTL,可解释表型变异为 8.6%~15.3%。Miyamotoa 等<sup>[9]</sup>用 NIL 检测到 2 个低钾条件下钠离子浓度的 QTL 和 1 个钾离子浓度的 QTL,可解释的表型变异分别是 8%、74% 和 12%。Venkata 等<sup>[10]</sup>利用 IL 群体检测到 3 个钾离子浓度的 QTL 和 4 个相对茎叶钾含量的 QTL,可解释表型变异为 5.84%~14.8%。然而,目前已报道的水稻钾元素相关的 QTL,多数都是水稻耐盐碱相关研究的部分研究结果,针对水稻耐低钾相关性状的 QTL 定位研究却比较少。

本研究对 159 份水稻育种亲本进行耐低钾筛选,用筛选得到的耐低钾品种台农 67 和低钾敏感品种制西构建的重组自交系定位耐低钾相关性状的 QTL 位点。本研究结果不但为水稻耐低钾品种的培育提供具有耐低钾性状的供体亲本,还为耐低钾育种过程中,中间材料的筛选提供可靠的分子标记,以加快育种进程。本研究定位到的一些贡献率较高的 QTL,可以进一步精细定位得到钾高

效相关基因,为揭示水稻钾高效的分子机制奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

耐低钾筛选的水稻品种来自本课题常用的育种材料,其中包括:常规籼稻、常规粳稻、籼型恢复系、籼型保持系共 159 份。所用定位群体为台农 67 和制西的 F<sub>1</sub> 单籽粒传法构建的 F<sub>7</sub> 重组自交系共 164 个株系。采用 Primer5 软件设计了 293 对 Indel 引物,选择台农 67 和制西有差异的 Indel 引物,再去电泳条带分辨率差的引物后,共有 121 对 Indel 引物 (<http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.2019012002>, 附表 1) 作为构建连锁图谱的分子标记。

### 1.2 试验设计与表型值测定

采用国际水稻研究所常规营养液配方,设正常供钾 (40 mg/L K<sup>+</sup>) 与低钾 (3mg/L K<sup>+</sup>) 两个处理,采用随机区组设计,3 次重复,对供试水稻品种进行筛选。

水培方法:选择饱满的种子用 0.5%NaClO<sub>3</sub> 溶液浸泡 20 min,然后用单蒸水冲洗干净,蒸馏水浸种 24 h,在 30 °C 恒温培养箱中催芽至露白。长出根和芽后,将单粒种子移栽到已经剪去底部的 96 孔 PCR 板中,根朝下芽朝上,然后将 PCR 板放置在装有单蒸水的透明盒子中,蒸馏水深度没过根即可。蒸馏水培养 1 周后加入 1/4 浓度的低钾营养液或全营养液,2~3 d 后换 1/2 浓度的低钾营养液或全营养液,再培养 2~3 d 后换正常浓度的低钾营养液或全营养液。重组自交系各株系也按上述方法培养。

待植株生长到 5 叶期时,取 20 株苗分别测量苗长、根长、苗鲜重、根鲜重。观察并记录叶片缺钾症状。105 °C 杀青 30 min,再将温度降至 75 °C 烘至恒重,分别测量苗干重、根干重,取平均值。

将烘干后的水稻植株磨碎,用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 法消煮和火焰光度法测定钾离子含量。

### 1.3 数据处理与分析

将各性状的表型值输入 Excel 筛选并去除误差大的特异值,根据下列公式计算各性状的相对指数

和综合指数, 相对指数 = 同品种低钾胁迫值 / 同品种正常处理值; 综合指数 = 同品种 6 个相对性状之和 / 6。用 DPS 7.05 软件进行差异分析和相关分析。

用 QTL IciMapping3.3 软件进行连锁图的构建, 用完备区间作图法 (ICIM) 进行 QTL 定位, 设置 LOD>2.5 为检出阈值; QTL 的命名参考 McCouch 等<sup>[11]</sup>提出的规则。

## 2 结果与分析

### 2.1 耐低钾水稻品种的筛选

#### 2.1.1 低钾处理与对照的耐低钾相关性状的差异

表 1 低钾与对照供钾情况下的耐低钾相关性状的差异

Table 1 Differences of traits related with potassium deficiency resistance under low K (3 mg/L K<sup>+</sup>) and control (40 mg/L K<sup>+</sup>) conditions

性状 Trait	处理 Treatment	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	变异系数 (%) CV	变幅 Range	t 值 t-value
苗长 (cm) SL	L	19.74 ± 3.87	19.60	10.12~34.67	5.3851**
	N	22.15 ± 4.22	19.05	11.39~35.86	
根长 (cm) RL	L	8.26 ± 2.01	24.39	3.75~13.44	2.1098*
	N	7.82 ± 1.72	21.97	3.17~12.25	
苗鲜重 (g) SFW	L	0.45 ± 0.22	48.62	0.03~1.21	10.8599**
	N	0.67 ± 0.31	46.62	0.08~1.73	
根鲜重 (g) RFW	L	0.22 ± 0.15	65.86	0.01~0.59	12.7674**
	N	0.27 ± 0.16	60.30	0.03~0.68	
苗干重 (g) SDW	L	0.17 ± 0.07	41.41	0.04~0.43	3.9184**
	N	0.21 ± 0.09	41.43	0.04~0.53	
根干重 (g) RDW	L	0.04 ± 0.01	38.30	0.01~0.08	0.9616
	N	0.04 ± 0.01	38.32	0.01~0.09	

L: 低钾处理; N: 对照处理; \*: 在 0.05 水平显著; \*\*: 在 0.01 水平显著。下同

L: condition of low K<sup>+</sup>, N: condition of Control. \*significant at P<0.05, \*\* significant at P<0.01. SL: Seedling length, RL: Root length, SFW: Seedling fresh weight, RFW: Root fresh weight, SDW: Seedling dry weight, RDW: Root dry weight. The same as below

2.1.2 耐低钾水稻品种的筛选 首先以低钾处理表型值与对照处理的表型值的比值得到不同水稻品种的相对指数, 再将不同品种的 6 个性状 (苗鲜重、根鲜重和苗干重、根干重分别合并为植株鲜重、植株干重) 的相对指数之和的平均值作为综合指数, 根据综合指数及水稻苗在低钾营

行低钾处理 (3 mg/L K<sup>+</sup>), 统计 6 个与水稻耐低钾相关的性状数据 (表 1)。结果表明: 低钾处理下的苗长、苗鲜重、根鲜重、苗干重这 4 个性状比对照的平均值小, 且呈极显著差异, 这与已有研究结果一致<sup>[12]</sup>; 而根长平均值在低钾处理情况下比对照长, 且差异显著, 这与已有研究结果有差异<sup>[13]</sup>。总的来看, 除了根干重外, 各性状平均值在低钾处理和对照条件下差异显著, 而且各表型值的品种间变幅也各不相同。为了综合评价一个水稻品种的耐低钾能力, 本研究引入了相对指数与综合指数这两个指标来鉴定水稻品种耐低钾能力的强弱。

养液处理下的缺钾症状, 将 159 份水稻品种的低钾敏感度分为 4 类 (表 2)。耐低钾或较耐低钾这两个分类综合指数的范围是 0.956~1.446, 从生长状况来看, 这些耐低钾或较耐低钾品种受到低钾胁迫的影响很小, 上述两类占总筛选品种份数的 40.25%。

表 2 不同品种耐低钾综合指数分类

Table 2 Synthetic appraisal index classification of potassium deficiency resistance of different varieties

低钾敏感度分类 Sensitivity classification of Low potassium	综合指数 Synthetic appraisal index	品种数 Number of varieties	缺钾症状 Symptoms of potassium deficiency
耐低钾 Not sensitive to low potassium	1.198~1.446	18	基本无缺钾症状
较耐低钾 Sensitive to low potassium slightly	0.956~1.157	46	叶尖黄枯, 没有影响株高、根长等性状
较不耐低钾 Sensitive to low potassium	0.671~0.944	85	叶片出现少量褐斑, 株高变矮
不耐低钾 Sensitive to low potassium seriously	0.483~0.662	10	叶片出现较多褐斑、黄枯, 植株细弱

鉴定为耐低钾的品种有 18 份(表 3),耐低钾品种各性状的相对指数都比较高,而鲜重平均值变异系数高导致相对植株鲜重指数波动较大,这表明在低钾胁迫的情况下,不同水稻品种吸收水分和养分的能力受到了不同程度的影响。

鉴定为低钾敏感的品种有 10 份(表 4)。不耐低钾的品种相对指数较低,导致综合指数也比较低,在低钾条件下,这些水稻品种的生长受到了明显的抑制。

表 3 耐低钾品种的相对指数和综合指数

Table 3 Relative index and comprehensive index of potassium deficiency resistance varieties

品种名称 Varieties	相对苗长 RSL	相对根长 RRL	相对植株鲜重 RPFW	相对植株干重 RPDW	综合指数 SYI
台农 67	1.46	1.69	1.38	1.26	1.45
密阳 46	1.46	1.48	1.34	1.43	1.43
泸恢 642	1.33	1.66	1.49	1.18	1.41
粤农丝苗	1.10	1.50	1.60	1.45	1.41
广银软占	1.18	1.01	2.25	1.10	1.38
粤晶丝苗	0.89	0.93	2.33	1.25	1.35
中 413	0.90	1.45	1.34	1.68	1.34
广超 1211	1.05	1.01	2.16	1.12	1.33
玉针香	1.06	1.44	1.57	1.23	1.33
泸恢 17	1.13	1.16	1.35	1.56	1.30
明恢 86	1.05	1.18	1.45	1.47	1.29
沪早 9 号	1.20	1.10	1.39	1.41	1.27
高优 771	0.94	1.06	2.11	0.88	1.25
内江 P164	1.15	0.99	1.39	1.44	1.24
印尼常规稻	1.24	1.20	0.97	1.56	1.24
砦塘	1.24	1.39	1.26	1.07	1.24
簇生稻	1.03	1.44	1.05	1.30	1.20
S 3429-40-PN-1-1-2	1.05	1.35	0.95	1.44	1.20

RSL: Relative seedling length, RRL: Relative root length, RPFW: Relative plant fresh weight, RPDW: Relative plant dry weight, SYI: Synthetic appraisal index. The same as below

表 4 不耐低钾品种的相对指数和综合指数

Table 4 Relative index and comprehensive index of low potassium sensitive varieties

品种 Varieties	相对苗长 RSL	相对根长 RRL	相对植株鲜重 RPFW	相对植株干重 RPDW	综合指数 SYI
广粘占	0.94	0.90	0.28	0.52	0.66
外引 7 号	0.71	0.90	0.42	0.61	0.66
天龙 1 号	0.82	1.11	0.25	0.38	0.64
南恢 115	0.72	0.96	0.34	0.46	0.62
IR80098-40-3-1-2	0.73	0.91	0.16	0.57	0.59
制西	0.71	0.80	0.37	0.38	0.57
南恢	0.77	0.71	0.28	0.46	0.55
金农丝苗	0.76	0.79	0.19	0.40	0.54
闽恢 3301	0.79	0.56	0.35	0.34	0.51
稻花香 2 号	0.63	0.73	0.19	0.38	0.48

## 2.2 水稻耐低钾胁迫相关性状的 QTL 定位

### 2.2.1 亲本与 RIL 群体的表型差异

用筛选出的耐低钾品种台农 67 和不耐低钾品种制西为亲本构建重组自交系群体。通过表 5 可知,低钾胁迫的情

况下,台农 67 苗长大于制西,根长小于制西,钾含量高于制西;鲜重、干重没有明显差异。全营养条件下,制西的根长、鲜重、干重、钾含量均高于台农 67;而苗长没有明显差异。从 5 个性状的相对指数来

看,台农 67 的相对指数均极显著高于制西。

RIL 群体各性状的变幅范围表现出双向的超亲分离,大部分性状数值连续且接近于正态分布。低钾处理下的钾含量峰度高,而且分布偏向高值,相对指数中的相对植株干重和相对钾含量分布偏向高值。3 个处理中,钾含量或相对钾含量的变异系数都比其他表型高,说明该 RIL 群体株系之间钾含量差异较大,而且该表型很可能受到一个主效的显性基因调控。

### 2.2.2 低钾胁迫相关性状的 QTL 定位 本研究

表 5 亲本与 RIL 群体的耐低钾性状表现

Table 5 Performance of the parents and RIL population under potassium deficiency condition

处理 Treatment	性状 Trait	亲本 Parents			重组自交系 RIL				
		台农 67 Tainong67	制西 Zhixi	T 检验 T test	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	变异系数 (%) CV	变幅 Range	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness
低钾 Low potassium	苗长 (cm)	20.40	15.49	18.28**	19.46 ± 2.97	15.26	14.23~26.19	-0.556	0.280
	根长 (cm)	5.25	6.06	3.43*	6.53 ± 1.08	16.54	4.44~9.33	0.116	0.278
	植株鲜重 (g)	0.89	0.86	0.38	2.67 ± 0.66	24.72	0.855~4.06	0.403	-0.210
	植株干重 (g)	0.55	0.53	0.29	0.65 ± 0.13	20.00	0.395~0.97	-0.310	0.234
	钾含量 (mg/g)	5.74	5.26	5.65**	5.69 ± 1.58	27.77	3.33~11.20	2.944	1.607
对照 Contral	苗长 (cm)	22.67	22.77	2.27	25.67 ± 3.24	12.62	19.82~32.09	-0.600	0.188
	根长 (cm)	3.43	5.27	5.23**	5.40 ± 0.58	10.74	4.37~6.61	-0.895	0.202
	植株鲜重 (g)	1.15	2.15	7.57**	2.70 ± 0.84	31.11	1.14~4.92	0.194	0.794
	植株干重 (g)	0.61	1.20	8.33**	0.77 ± 0.18	23.38	0.455~1.23	-0.065	0.510
	钾含量 (mg/g)	6.16	19.60	10.50**	14.10 ± 6.31	44.75	5.69~25.40	-1.599	0.212
低钾 / 对照 Low potassium/ contral	相对苗长	0.90	0.68	9.85**	0.76 ± 0.08	10.53	0.58~0.94	0.132	-0.180
	相对根长	1.53	1.15	1.33**	1.21 ± 0.20	16.53	0.80~1.70	-0.253	0.320
	相对植株鲜重	0.77	0.40	10.71**	1.04 ± 0.29	27.88	0.37~1.59	-0.404	0.170
	相对植株干重	0.90	0.44	3.65**	0.87 ± 0.21	24.14	0.54~1.52	3.085	1.470
	相对钾含量	0.93	0.27	17.78**	0.52 ± 0.31	59.62	0.16~1.36	0.304	0.961

控制根长 QTL 共检测到 3 个,低钾条件下检测到 2 个,分别是 qRL-3、qRL-6a,对照条件下检测到 1 个,qRL-6b;其中 qRL-6a、qRL-6b 均定位在 6 号染色体上相同的标记区间,I118-I119。3 个 QTL 的增效等位基因都来自台农 67。qRL-6b 的贡献率为 4.11%,是上述 3 个 QTL 中的最高值。

控制鲜重的 QTL 共检测到 6 个,低钾条件下检测到 1 个:qFW-11a;对照条件下检测到 2 个:qFW-2、qFW-11b;低钾 / 对照条件下检测到 3 个:qRFW-2、qRFW-4b、qRFW-4a。其中 qFW-2、qRFW-2 均定位在 2 号染色体上相同的标记区间,I37-W12。除了 qFW-2 的增效等位基因来自制西外,其他 5 个 QTL 都来自台农 67。qFW-11b 的贡献率为 5.51%。是上述 6 个 QTL 中的最高值。

控制干重的 QTL 共检测到 9 个,低钾条件下检测到 3 个:qDW-6、qDW-1b、qDW-1a;对照条件

用分布在 12 条染色体上的 112 对 Indel 标记和 RIL 群体的表型数据,对水稻低钾胁迫相关性状进行 QTL 定位。除了苗长没有检测到 QTL 外,其他性状在 2 种供钾条件和相对指数下共检测到 27 个 QTL (表 6)。这些 QTL 分布在除 5、7、8 外的其他 9 条染色体上 (图 1),LOD 值范围为 2.52~9.23, QTL 可解释的表型贡献率在 2.22%~7.25% 之间。其中,qKC-2、qRKC-9a、qRDW-11、qRDW-4 贡献率较高,依次是 7.25%、6.81%、6.49%、6.32%。

下检测到 2 个:qDW-4、qDW-11;低钾 / 对照条件下检测到 4 个:qRDW-4、qRDW-12、qRDW-11、qRDW-6;其中 qDW-4、qRDW-4 均定位在 4 号染色体上相同的标记区间,I95-I97。qRDW-11、qDW-11、qRDW-4、qRDW-6、qDW-6 的增效等位基因来自台农 67;qDW-1a、qDW-1b、qRDW-12、qDW-4 的增效等位基因来自制西。qRDW-11 的贡献率为 6.49%,是上述 9 个 QTL 中的最高值。

控制钾含量的 QTL 共检测到 9 个,低钾条件下检测到 4 个:qKC-9、qKC-3b、qKC-3c、qKC-3a;对照条件下检测到 1 个:qKC-2;低钾 / 对照条件下检测到 4 个:qRKC-12、qRKC-9b、qRKC-10、qRKC-9a。其中,qKC-2、qRKC-12 的增效等位基因来自制西,其余 7 个 QTL 的增效等位基因来自台农 67。qKC-2 的贡献率为 7.25%,是上述 9 个 QTL 中的最高值。

表 6 低钾胁迫相关性状的 QTL 定位

Table 6 QTLs mapping of the related traits of low K<sup>+</sup> stress

处理	性状	数量性状位点	染色体	标记区间	LOD 值	贡献率 (%)	加性效应 <sup>1)</sup>	
Treatment	Trait	QTL	Chromosome	Marker interval	LOD scores	PVE	Additive <sup>1)</sup>	
低钾 Low potassium	根长	qRL-3	3	I73~W66	2.67	4.07	1.230	
		qRL-6a	6	I118~I119	2.52	3.38	0.290	
	植株鲜重	qFW-11a	11	I193~I196	3.28	3.74	0.417	
		植株干重	qDW-1a	1	I4~I9	3.06	3.21	-0.001
			qDW-1b	1	I11~W6	3.04	4.02	-0.051
	钾含量	qDW-6	6	I117~I118	3.07	4.22	0.056	
		qKC-3a	3	I49~I52	3.28	2.35	1.263	
		qKC-3b	3	I53~I57	3.42	2.39	1.468	
		qKC-3c	3	I57~W65	3.10	2.60	1.354	
		qKC-9	9	I167~W46	2.89	6.24	2.142	
对照 ContraI	根长	qRL-6b	6	I118~I119	2.74	4.11	0.234	
		植株鲜重	qFW-2	2	I37~W12	3.74	2.41	-0.292
	qFW-11b		11	I189~W52	2.95	5.51	0.137	
	植株干重		qDW-4	4	I95~I97	2.89	2.22	-0.124
		qDW-11	11	I189~W52	2.78	5.31	0.073	
	钾含量	qKC-2	2	I36~I37	9.23	7.25	-0.373	
		相对植株鲜重	qRFW-2	2	I37~W12	2.64	4.77	0.058
	qRFW-4a		4	I92~I95	2.80	4.52	0.027	
	qRFW-4b		4	I95~I97	2.58	3.57	0.259	
	相对植株干重		qRDW-4	4	I95~I97	5.72	6.32	0.345
qRDW-6			6	I123~I124	2.89	6.11	0.335	
qRDW-11			11	I196~I197	3.59	6.49	0.318	
相对钾含量	qRDW-12		12	I204~I205	3.11	5.85	-0.254	
	qRKC-9a		9	I164~W45	3.27	6.81	0.089	
	qRKC-9b	9	W45~I166	4.10	4.44	0.224		
低钾 / 对照 Low potassium/ contraI	相对植株干重	qRKC-10	10	I179~I181	3.03	6.28	0.006	
		qRKC-12	12	W82~I212	2.76	5.83	-0.268	

<sup>1)</sup>正值和负值分别表示增效等位基因来自台农 67 和制西

<sup>1)</sup>Positive value and negative value indicated that the positive allele came from Tainong67 and Zhixi, respectively

总的来说, 27 个 QTL 中, 与根长相关的 QTL 有 3 个, 与鲜重相关的 QTL 有 6 个, 与干重相关的 QTL 有 9 个, 与钾含量相关的 QTL 有 9 个(图 1)。2 号染色体上 I37~W12 区间相近位点检测到 2 个控制干重的 QTL。3 号染色体 I49~W65 之间的不同位点检测到 3 个低钾条件下钾含量的 QTL。4 号染色体的 I95~I97 区间的相近位点检测到 3 个与鲜重、干重相关的 QTL。6 号染色体的 I118~I119 区间的相近位点检测到 2 个控制根长的 QTL。9 号染色体 I164~W46 之间的不同位点检测到 3 个控制钾含量的 QTL。11 号染色体的 I189~W52 区间的相近位点检测到 2 个与鲜重、干重相关的

QTL。上述结果中, 同一位点检测到不同性状的 QTL, 或同一性状在同一染色体的相近区间被检测到。这两种结果说明控制耐低钾相关性状的基因存在一因多效和基因连锁现象。

### 3 讨论

在农业钾素循环中, 只有少部分钾元素通过施肥和秸秆等归还到土壤中, 大部分钾元素随着农作物收获而被带走, 所以需要不断的补充钾肥到土壤中<sup>[14]</sup>。我国耕地普遍缺钾, 近年来随着复种指数和作物产量不断提高, 使缺钾现象越来越严重。然而我国钾资源匮乏<sup>[15]</sup>, 巨大的钾肥需求只能依

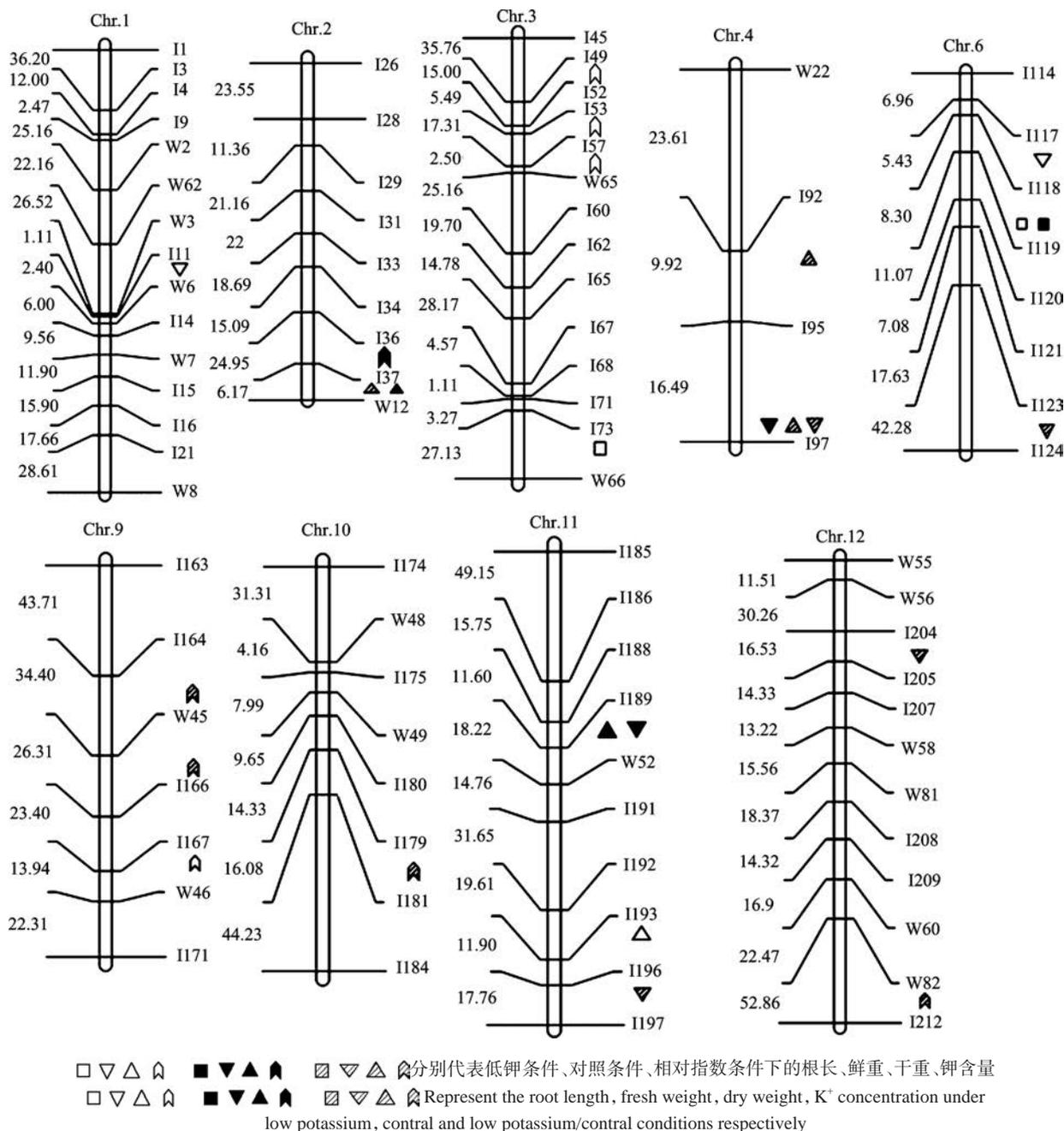


图1 低钾胁迫相关性状的 QTL 在染色体上的分布  
 Fig.1 Positions on chromosomes of QTLs which low K<sup>+</sup> stress traits

赖进口,导致钾肥价格不断升高,农产品成本不断升高。要解决这一问题,除了提高土壤的供钾能力外,最有效的办法就是提高农作物的钾利用效率<sup>[16]</sup>。水稻作为我国的主要粮食作物,培育既高产又耐低钾的水稻品种具有重要的意义。目前耐低钾水稻的研究主要包括耐低钾水稻品种的筛选、耐低钾水稻的生理机制、耐低钾数量性状位点的定位以及相关基因的研究。然而,针对水稻耐低钾相关性状的 QTL 定位的研究却比较少。

本研究用 159 份本课题常用的水稻育种亲本

筛选耐低钾品种,有两个方面的目的:(1)筛选出耐低钾的品种直接用于育种。(2)用耐低钾品种与不耐低钾品种构建重组自交系群体,鉴定水稻耐低钾相关的 QTL,为揭示水稻钾高效的分子机制奠定基础。159 份水稻材料经过低钾处理后,发现低钾处理的平均根长大于对照的平均根长,低钾处理的平均根鲜重小于对照的平均根鲜重,而平均根干重在两种处理下差异不明显。这与已有研究<sup>[17]</sup>的结果类似,其原因可能是本试验中耐低钾或较耐低钾种质在低钾胁迫下根长普遍大于对照根长,从

而影响了平均根长; 已有研究<sup>[18]</sup>表明低钾胁迫对根部的抑制比地上部弱, 结合本研究的结果来看, 在低钾胁迫的情况下水稻根系主要是吸水量变低, 而根长、根干重等根部性状则由不同水稻品种的耐低钾能力而决定。总之, 耐低钾相关性状对低钾胁迫的敏感程度不一样, 某个耐低钾相关性状的绝对值不能全面的反映出某个水稻品种的耐低钾能力。在进行水稻营养高效种质资源筛选研究时, 仅利用单一指标进行筛选会引起一定的误差<sup>[19]</sup>, 因此在实际筛选过程中, 往往采用多个指标相对值的平均数作为综合指数进行筛选, 可使筛选结果更加可靠。

本研究选取了耐低钾水稻品种台农 67 和低钾敏感水稻品种制西构建重组自交系, 对耐低钾相关性状进行 QTL 定位。从两亲本的耐低钾特点来看, 台农 67 各性状的相对指数较高, 说明低钾胁迫对台农 67 的影响较小; 而制西各性状的相对指数较低, 主要因为正常供钾条件下, 制西除了苗长与台农 67 差异不显著外, 其余性状都比台农 67 高 2~3 倍, 特别是钾含量比台农 67 高 3 倍, 制西的这个特点与王为木等<sup>[20]</sup>研究的不耐低钾水稻品种 81394 相似, 具有高肥高效的遗传特点, 这种遗传特点也导致 RIL 群体的钾含量呈偏正态分布。总的来看, RIL 群体在低钾条件下各性状均表现为双向超亲遗传, 也就是说在 RIL 群体中必然可以选出既耐低钾又高产的株系。

本研究共检测到 27 个耐低钾相关性状的 QTL, 其中与根长相关的 QTL 有 3 个, 与鲜重相关的 QTL 有 6 个, 与干重相关的 QTL 有 9 个, 与钾含量相关的 QTL 有 9 个。2 号染色体检测到 1 个对照条件下钾含量的 QTL, 这个 QTL 的 LOD 值为 9.23, 解释表型变异的贡献率达 7.25%, 为 27 个

QTL 中最高, 其增效基因来自制西, 说明在正常供钾的条件下, 制西具有的高肥高效的遗传特点很有可能受到该 QTL 的影响。3 号染色体 I49~W65 之间检测到 3 个低钾条件下钾含量的 QTL, 说明该区间可能含有多个连锁的与低钾应答相关的基因, 但是这 3 个 QTL 解释表型变异的贡献率较低, 属于微效基因。4 号染色体的 I95~I97 区间的相近位点检测到 3 个与鲜重、干重相关的 QTL, 说明存在一因多效或基因的紧密连锁现象。9 号染色体的 I164~W45、W45~I166、I167~W46 这 3 个区间检测到 1 个低钾条件下钾含量的 QTL 和 2 个相对钾含量的 QTL, 3 个 QTL 增效等位基因均来自台农 67, 说明在低钾胁迫条件下, 可能是这 3 个位点相关基因的表达增强了台农 67 的耐低钾能力。

目前水稻中与钾元素相关的已克隆的基因共有 50 个左右, 本次试验检测到 27 个 QTL 中, 有 8 个 QTL 所在的定位区间含有已克隆基因。从表 7 可知, 4 号染色体的 I95~I97 区间包含了 4 个已克隆的钾离子转运蛋白基因, 本次试验也在该区间检测到 3 个 QTL。9 号染色体的 W45~I166 和 I167~W46 标记区间也分别包含 *OsHAK23*、*OsHAK17* 两个钾离子转运蛋白基因。然而, 本次试验在 2 号染色体上检测到的贡献率最高的 *qKC-2* 所在区间内没有已克隆的基因, 该区间内可能含有 1 个控制水稻钾含量的未知基因, 可构建次级群体对该基因精细定位。本试验中的 Indel 标记可用于快速筛选育种中间材料中的耐低钾基因型, 加速育种进程。选择 RIL 群体中各耐低钾性状超过台农 67 的株系进一步完善产量、抗病等性状, 有望繁育出优质、高产且耐低钾的水稻新品种。

表 7 本次试验定位的 QTL 所在区间内已克隆的钾离子相关基因

Table 7 Cloned K<sup>+</sup> related gene in the interval of QTL mapped in the experiments

染色体 Chromosome	数量性状位点 QTL	定位区间 Mapping interval	区间内已克隆的钾相关基因 Cloned K <sup>+</sup> related gene in the interval	表达蛋白 Expression protein
1	<i>qDW-1a</i>	I4~I9	<i>OsHAK3</i> <sup>[21]</sup>	钾转运蛋白
3	<i>qRL-3</i>	I73~W66	<i>OsTPKa</i> <sup>[22]</sup>	双孔钾离子通道
4	<i>qDW-4</i>	I95~I97	<i>AMI</i> <sup>[23]</sup>	钾离子外排逆向转运蛋白
	<i>qRDW-4</i>		<i>OsHAK11</i> <sup>[21]</sup>	钾离子转运蛋白
	<i>qRFW-4b</i>		<i>OsHAK15</i> <sup>[21]</sup>	钾离子转运蛋白
			<i>OsHKT1</i> <sup>[24]</sup>	高亲和性钾离子转运蛋白
6	<i>qDW-6</i>	I117~I118	<i>OsHAK24</i> <sup>[25]</sup>	高亲和性钾离子转运蛋白
9	<i>qRKC-9b</i>	W45~I166	<i>OsHAK23</i> <sup>[26]</sup>	高亲和性钾离子转运蛋白
	<i>qKC-9</i>	I167~W46	<i>OsHAK17</i> <sup>[21]</sup>	高亲和性钾离子转运蛋白

#### 参考文献

[1] 陆景陵. 植物营养学(二). 北京: 中国农业出版社, 2007: 49-50  
Lu J L. Plant nutrition ( II ). Beijing: China Agriculture Press,

2007: 49-50

[2] Ashley M, Grant M, Grabov A. Plant responses to potassium deficiencies: a role for potassium transport proteins. Journal

- of *Experimental Botany*, 2006, 57(2): 425-436
- [3] Dobermann A, Cassman K G, Namaril C P, Sheehy J E. Management of phosphorus, potassium and sulfur in intensive, irrigated lowland rice. *Field Crop Research*, 1998, 56: 113-138
- [4] 王鑫,李恩泽,程芳琴. 国内外钾资源及钾肥生产现状. *广州化工*, 2018, 46(14): 9-10  
Wang X, Li E Z, Cheng F Q. Present situation of domestic and abroad potassium resources and potash production. *Guangzhou Chemical Industry*, 2018, 46(14): 9-10
- [5] 刘建祥,杨肖娥,杨玉爱,吴良欢. 低钾胁迫下水稻钾高效基因型若干生长特性和营养特性的研究. *植物营养与肥料学报*, 2003, 9(2): 190-195  
Liu J X, Yang X E, Yang Y A, Wu L H. Some agronomic and nutritional characteristics for potassium efficient rice genotypes under low potassium stress. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2003, 9(2): 190-195
- [6] 胡泓,王光火,张奇春. 田间低钾胁迫条件下水稻对钾的吸收和利用效率. *中国水稻科学*, 2004, 18(6): 527-532  
Hu H, Wang G H, Zhang Q C. Potassium uptake and use efficiency of rice under low-potassium stress field conditions. *Chinese Journal Rice Science*, 2004, 18(6): 527-532
- [7] 吴平,倪俊建,罗安程,金戈,陶勤南. 应用分子标记研究水稻耐低钾胁迫数量性状位点. *植物营养与肥料学报*, 1997, 3(3): 209-217  
Wu P, Ni J J, Luo A C, Jin G, Tao Q N. Investigation of QTLs underlying rice tolerance for potassium deficiency via molecular markers. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 1997, 3(3): 209-217
- [8] Wu P, Ni J J, Luo A C. QTLs underlying rice tolerance to low potassium stress in rice seedlings. *Crop Science*, 1998, 38: 1458-1462
- [9] Miyamoto T, Ochiaia K, Takeshita S, Matoha T. Identification of quantitative trait loci associated with shoot sodium accumulation under low potassium conditions in rice plants. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2012, 58: 728-736
- [10] Venkata R R, John O, Prasanta K S. Identification of QTLs for salt tolerance traits and prebreeding lines with enhanced salt tolerance in an introgression line population of rice. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2018, 9: 1-15
- [11] McCouch S R, Cho Y G, Yano P E, Paul E, Blinstrub M, Morishima H, Kinoshita T. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet News*, 1997, 14: 11-13
- [12] 赵婧玮. 耐低钾水稻的筛选及基因型鉴定. 长沙: 湖南师范大学, 2014  
Zhao J W. Screening and genotypes identification of low potassium tolerant rice. Changsha: Hunan Normal University, 2014
- [13] 台德卫,张效忠,苏泽胜,王元垒,罗彦长,夏家发. 全球水稻分子育种核心种质资源耐低钾品种的苗期筛选. *植物遗传资源学报*, 2004, 5(4): 356-359  
Tai D W, Zhang X Z, Su Z S, Wang Y L, Luo Y C, Xia J F. Screening for low-kalium tolerance varieties at seedling stage from the core germplasm of integrated international rice molecular breeding program. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2004, 5(4): 356-359
- [14] 陈焯,连宾. 钾素循环及其农业利用. *安徽农业科学*, 2009, 37(25): 12087-12090  
Chen Y, Lian B. Potassium recycle and its utilization in agriculture. *Journal of Anhui Agriculture Science*, 2009, 37(25): 12087-12090
- [15] 曹飞,杨卉芑. 世界钾资源研究系列之三——国内外钾盐开发利用对比. *矿产保护与利用*, 2015(3): 76-78  
Cao F, Yang H F. The third of series study on potassium resources of the world-comparative study on development and utilization of international potassium resources. *Conservation and Utilization of Mineral Resources*, 2015(3): 76-78
- [16] 陈艳丽,吴伟明,程式华,曹立勇. 水稻耐低钾胁迫研究进展. *中国稻米*, 2012, 18(3): 9-13  
Chen Y L, Wu W M, Cheng S H, Cao L Y. Advances in research on rice tolerance to low potassium stress. *China Rice*, 2012, 18(3): 9-13
- [17] 王为木. 水稻适应土壤低钾营养胁迫的机理研究. 杭州: 浙江大学, 2003  
Wang W M. Mechanisms of rice plant adaptation to low potassium in soil. Hangzhou: Zhejiang University, 2003
- [18] 库文珍,彭克勤,萧浪涛,张雪芹,沈志锦,黄欣. 低钾胁迫对不同基因型水稻苗期根系生长和内源激素含量的影响. *亚热带植物科学*, 2008, 37(1): 21-24  
Ku W Z, Peng K Q, Xiao L T, Zhang X Q, Shen Z J, Huang X. Effect of low potassium stress on root growth and endogenous phytohormones contents of different rice genotypes at seedling stage. *Subtropical Plant Science*, 2008, 37(1): 21-24
- [19] 张宁. 氮钾双高效水稻品种筛选及其生理机制研究. 湛江: 广东海洋大学, 2015  
Zhang N. Study on screening for N and K efficiency rice genotype and its physiological mechanisms. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2015
- [20] 王为木,杨肖娥,李华,魏幼璋. 低钾胁迫对两个耐钾能力不同水稻品种养分吸收和分配的影响. *中国水稻科学*, 2003, 17(1): 52-56  
Wang W M, Yang X E, Li H, Wei Y Z. Effect of low potassium stress on the nutrient uptake and distribution of two rice varieties with different potassium sensitivity. *Chinese Journal Rice Science*, 2003, 17(1): 52-56
- [21] Man' a A B, Blanca G, Beatriz C, Alonso R N. Inventory and functional characterization of the HAK potassium transporters of rice. *Plant Physiol*, 2002, 130(2): 784-795
- [22] Stanislav I, Jean C I, Frans J M M. Rice two-pore K<sup>+</sup> channels are expressed in different types of vacuoles. *The Plant Cell*, 2011, 23(2): 756-768
- [23] Sheng P K, Tan J J, Jin M N, Wu F Q, Zhou K N, Ma W W, Heng Y Q, Wang J L, Guo X P, Zhang X, Cheng Z J, Liu L L, Wang C M, Liu X M, Wan J M. *Albino midrib 1*, encoding a putative potassium efflux antiporter, affects chloroplast development and drought tolerance in rice. *Plant Cell Report*, 2014, 33(9): 1581-1594
- [24] Wang R, Jing W, Xiao L Y, Jin Y K, Shen L K, Zhang W H. The rice high-affinity potassium transporter1; 1 is involved in salt tolerance and regulated by an MYB-type transcription factor. *Plant Physiology*, 2015, 168(3): 1076-1090
- [25] Amrutha R N, Sekhar P N, Varshney R K, Kishor P B K. Genome-wide analysis and identification of genes related to potassium transporter families in rice. *Plant Science*, 2007, 172: 708-721
- [26] Gupta M, Qiu X H, Wang L, Xie W B, Zhang C J, Xiong L Z, Lian X M, Zhang Q F. KT/HAK/KUP potassium transporters gene family and their whole-life cycle expression profile in rice. *Molecular Genetics and Genomics*, 2008, 280: 437-452