

水稻抗旱性从常规育种到分子育种的研究进展

尤索法泰, 奥罗鲁欧拉罗素, 莫哈末马卡吉, 奥斯曼拉菲

隶属机构: 马来西亚布特拉大学 (UPM) 作物科学与食品研究所, 沙登 43400, 雪兰莪, 马来西亚
伊洛林大学热带农业和粮食安全系, 伊洛林, P.M.B.1515, 尼日利亚

摘要: 干旱是对农业粮食生产的主要威胁, 特别是在水稻这种半水生植物的种植中。耐旱性是一种复杂的数量性状, 具有复杂的表型, 影响植物的不同发育阶段。水稻对多种干旱条件的敏感性或耐受性是由不同的干旱响应基因与其他刺激信号转导途径的胁迫组件的作用协调的。跨学科研究人员利用基因工程或标记辅助选择等多种方法打破了植物耐受性的复杂机制, 开发出具有更高抗旱性的新品种。本综述的主要目的是突出通过常规育种和使用生物技术工具开发耐旱水稻品种的当前方法, 并全面审查有关抗旱基因、QTL分析、基因转化和标记的可用信息-辅助选择。审查中讨论了干旱胁迫的响应、指标、原因和适应过程。总体而言, 这篇综述系统地介绍了从传统到最新的耐旱水稻品种分子开发的育种方法。这些信息可以作为研究人员和水稻育种者的指导。

关键词: QTL; 非生物胁迫; 作物改良; 耐旱性; 标记辅助选择; 转基因

Drought Resistance in Rice from Conventional to Molecular Breeding: A Review

Yusuff Raffii, Arolu Oladosu, Mohd Y Magaji, Usman Raffii

Institute of Crop Science and Food, Universiti Putra Malaysia (UPM), Serdang 43400, Selangor, Malaysia
Department of Tropical Agriculture and Food Security, University of Ilorin, Ilorin, P.M.B. 1515, Nigeria

Abstract: Drought is the leading threat to agricultural food production, especially in the cultivation of rice, a semi-aquatic plant. Drought tolerance is a complex quantitative trait with a complicated phenotype that affects different developmental stages in plants. The level of susceptibility or tolerance of rice to several drought conditions is coordinated by the action of different drought-responsive genes in relation with other stress components which stimulate signal transduction pathways. Interdisciplinary researchers have broken the complex mechanism of plant tolerance using various methods such as genetic engineering or marker-assisted selection to develop a new cultivar with improved drought resistance. The main objectives of this review were to highlight the current method of developing a durable drought-resistant rice variety through conventional breeding and the use of biotechnological tools and to comprehensively review the available information on drought-resistant genes, QTL analysis, gene transformation and marker-assisted selection. The response, indicators, causes, and adaptation processes to the drought stress were discussed in the review. Overall, this review provides a systemic glimpse of breeding methods from conventional to the latest innovation in molecular development of drought-tolerant rice variety. This information could serve as guidance for researchers and rice breeders.

Keywords: QTL; abiotic stress; crop improvement; drought tolerance; markers assisted selection; transgenic

引言:

气候变化威胁着现代农业的可持续性。世界各地不断变化的气候条件要求不断努力了解和适应可持续作物生产的环境挑战。水稻 (*Oryza sativa* L.) 等作物面临的挑战更大, 水稻是世界一半以上人口的主食, 生长在不利

的环境条件下。2012年, 全球有 1.584 亿公顷用于水稻种植, 产量约为 6.972 亿公吨 (<http://www.irri.org/>)。大部分水稻产品来自亚洲、非洲和拉丁美洲的发展中国家。虽然这些地区在世界稻米产量中占有很大份额, 但

和边缘农民种植的。在缺乏灌溉设施等基本基础设施的情况下,许多地区依赖降雨,在降雨不均匀的情况下受到严重影响,导致干旱和/或洪水。世界上至少 30.9% 的稻米总面积是雨养的,并且受到不同强度的干旱和洪水的影响。干旱是导致雨养地区水稻产量下降的主要非生物胁迫之一。仅在亚洲,就有 2300 万公顷的水稻面积受到不同强度干旱的影响。除此之外,最近的气候变化趋势表明未来几年水资源短缺会增加。这可能导致干旱的强度和频率进一步增加。即使是拥有可靠灌溉设施的地区,也面临着与灌溉水供应减少、淡水资源减少以及工业部门和城市中心需求增加有关的问题。

干旱在作物生产中的发生率和重要性日益增加,使其成为过去几十年研究的一个组成部分。然而,耐旱性状的数量和复杂性使得研究干旱响应具有挑战性。在分析植物的干旱响应时,干旱胁迫的阶段、严重程度、时间和模式及其与其他非生物因素(如温度和盐胁迫)的发生具有重要意义。此外,不同的作物品种、亚种和品种在相同环境条件下表现出对干旱耐受性的响应遗传有所变异,突出了多样性作为干旱耐受性的主要因素的重要性及其在干旱相关研究中的重要性。表现出高耐旱性的品种通常是干旱相关研究的目标,并且是用于开发耐旱作物品种相关基因的最有希望来源。因此,了解植物对干旱胁迫的反应方式是开发耐旱作物的最重要步骤之一。本次审查的目的是(i)描述通过常规育种和使用生物技术工具开发耐久水稻抗旱品种的当前方法,以及(ii)全面审查有关抗旱基因、QTL分析、基因转化和标记辅助选择。

1.0 干旱胁迫下水稻的形态响应

一般来说,干旱胁迫是通过形态、生理和生化反应来衡量的,其衡量特征包括植物含水量减少、细胞伸长和生长减少、气孔关闭、气体交换减少和酶催化反应的中断。此外,在严重干旱条件下,光合作用和新陈代谢会严重中断,最终导致植物死亡。根据安朱姆等人的说法,与细胞分裂相比,干旱胁迫会阻碍细胞扩大。植物生长的这种障碍会影响不同的生化和生理过程,包括离子吸收、呼吸作用、光合作用、生长促进剂、碳水化合物、源库关系和养分代谢。在植物中,了解对抗旱性变化的生理适应可以作为在干旱条件下开发高产品种的选择标准。

在干旱胁迫下,植物的蒸腾速率很高,根部附近将会缺乏足够的水分。干旱严重影响水稻的生长、发育和产量。当缺水时,水稻通常会停止或减缓其生长。由于

根系生长不良,水稻生长发育下降;叶面性状降低,这会影响叶冠的辐射负荷,随着成熟期的临近延迟或降低正常作物的衰老速度,并抑制茎的储备。许多研究报告了干旱条件下水稻的一系列早期形态变化。细胞生长会受到在压力下膨胀下降的影响而受损。干旱影响扩张生长和伸长,并且比细胞分裂更能抑制细胞扩大。此外,它还抑制水稻幼苗发芽并减少分蘖数和株高。生物量产量的减少是干旱胁迫的常见的不利影响。几项研究表明,在干旱条件下,根和枝条的干重和鲜重会减少。减少新鲜根和茎的重量和长度最终会降低水稻的生化过程和光合速率。

1.1 干旱胁迫对产量的影响

干旱胁迫下会导致水稻产量严重下降。孕穗期和开花期的干旱胁迫扰乱了小花的萌发,导致籽粒灌浆缓慢和小穗不育,并导致粒重减少和水稻产量下降。干旱胁迫下水稻最常见的特征包括粒重和大小下降,1000粒重和结实率下降以及小穗不育性的增加。缺水限制了灌浆期,导致粮食产量下降。干旱胁迫会破坏叶片气体的交换,限制源和汇组织的大小,并损害同化易位和韧皮部的负荷。产量下降可能是由于干旱引起的二氧化碳同化率降低或光合色素、气孔导度、茎伸长、水分利用效率、淀粉和蔗糖生物合成酶的活性以及同化分配降低,而导致生长和生产力下降。干旱持续时间和作物生长阶段是谷物产量损失的两个决定因素,干旱胁迫的严酷程度也是如此。遗传、生理、形态和生态事件及其多方面的相互作用涉及细胞分裂、扩大和分化,并影响植物生长。干旱胁迫通过三个主要步骤强烈影响植物生长的数量和质量。由于干旱胁迫下膨压的降低,细胞生长受到显著限制。高等植物在严重干旱胁迫下的细胞伸长可能受到木质部和周围伸长细胞之间水流中断的限制。有丝分裂、细胞伸长和细胞扩增的减少会导致植物叶面积、高度和作物生长在缺水情况下而减少。

1.2 与抗旱性相关的叶片性状的遗传控制

几种抗旱性(DR)机制与叶片性状有关,这些性状经常被用作评估作物抗旱性的标准。叶片卷曲、气孔密度和气孔孔径控制等形态特征,以及表皮蜡、脱落酸(ABA)含量、相对含水量、水势和冠层温度等生理特征,经常被用作避免干旱的标准(DA)。渗透调节、细胞膜稳定性、脯氨酸和糖含量等通常被认为是耐旱性(DT)的标准。DA和DT是DR的两种主要机制,尽管在某些文献中DT经常被解释为等同于DR。由于叶枯病相关性状存在遗传变异,研究人员努力利用QTL定位方

法研究叶枯病相关性状的遗传基础。气孔密度和气孔孔径是决定气孔导度和光合能力的两个主要因素。很多相关人士已经报道了这些因素的基因型变异,但对这些叶片性状背后的遗传机制知之甚少。石丸等人,来自日本晴 (*Oryza sativa* ssp. japonica) 和 Kasalah (*Oryza sativa* ssp. indica) 品种杂交的回交自交系群体中鉴定了 4 个控制水稻正面和背面气孔密度的 QTL。其中, 3 号染色体近轴密度 QTL 与背轴密度 QTL 重叠, 表明同一基因座可能多效控制两个表面的气孔密度。使用来自粳稻 IR69093-41-3-2-2 和籼稻 IR72 品种杂交的 101 个重组自交系 (RIL), 作者检测到 4 个控制气孔大小的 QTL (在染色体 2、6 和 10) 和 10 个 QTL (在染色体 1、2、3、4 和 6 上) 分别控制整个生长阶段和叶片表面的气孔密度。QTL 对密度的贡献范围为 9.3% 至 15.2%, 气孔大小的贡献范围为 9.7% 至 14.3%。然而, 在本研究中没有检测到这两个性状共同 QTL。叶卷和叶干燥是相对容易评分的特征。在低地水稻品种 Co39 和旱稻品种 Moroberekan 的 RILs 的 8 号和 3 号染色体上检测到两个与卷叶时间 (从田间积水排出到出现卷叶的天数) 有关的 QTL。派等人, 使用来自旱稻品种杂交的 F₂ 群体在 7 号染色体上仅检测到一个 QTL, 并且在来自低地品种的群体中未检测到这些区域附近的 QTL。岳等人利用来自低地水稻 ZS97 和旱稻 IRAT109 杂交的 RIL 群体, 在不同干旱胁迫条件下检测了 10 个与叶片卷叶时间有关的 QTL 和 10 个与叶片干燥评分有关的 QTL。两个 QTL, qDlr9 和 qLds3b, 在这两年中分别对叶片滚动时间和叶片干燥评分有显著影响。张等人, 确定了 12 个与 DT 相关的 QTL, 它们对表型变异的贡献范围为 3% 至 14%。其中, 12 号染色体上的 QTL qSDT12-1 定位在岳等人鉴定的含有卷叶 QTL (RM235-MRG5454) 的区域附近, 5 号染色体上的 qSDT5-1 也与岳等人绘制的卷叶 QTL (RM509-RM430) 位于同一位置。

1.3 抗旱生理相关性状的遗传控制

渗透调节和细胞膜稳定性通常被认为是与作物 DT 相关的主要生理指标。通过 QTL 定位分析了这些性状的遗传基础。丽丽等人报道了通过方差分析 (ANOVA) 方法确定的 8 号染色体上的一个 QTL RG1 是渗透调节的主要贡献者。张等人利用一个来自 CT9993/IR62266 的双单倍体群体, 在 1、2、3、8 和 9 染色体上发现了 5 个控制渗透调节的 QTL, 所有有利等位基因都来自于亲本 IR62266。罗宾等利用来自 IR62266-42-6-2 和 IR60080-46A 杂交的 BC3F₃ 家族检测到 14 个用于渗透调节的 QTL (位于染色体 1、2、3、4、5、7、8 和 10 上), 单个 QTL 解释的表

型变异范围为 14% - 25%。在硬粒小麦中, 在 2B、4A、5A 和 7B 染色体上也检测到渗透调节和滚叶 QTL。在一个水稻双单倍体群体中鉴定到 9 个与细胞膜稳定性相关的 QTL (染色体 1、3、7、8、9、11 和 12), 贡献率为 13.4% - 42.1% (111 个)。其中, 一个细胞膜稳定性 QTL 与张等人在同一群体中鉴定的 8 号染色体渗透调节 QTL 定位在同一区域。有趣的是, 该 QTL 与小麦和大麦的渗透调节 QTL 共效, 表明该 QTL 可能对 DT 具有保守性; 该区域可作为利用分子标记辅助选择 (marker-assisted selection, MAS) 以产生抗旱基因型的优良靶点。高水分利用效率是主要作物育种的重要目标。直接测定水分利用效率需要依靠叶片气体交换数据和长期测定植物耗水量和生物量产量, 在大规模筛选植物时存在物流上的困难。碳同位素鉴别差异 ($\delta^{13}C$) 可作为水分利用效率的间接指标。石丸等人发现了 6 个与 $\delta^{13}C$ 相关的 QTL (位于第 2、3、4、6、8 和 11 号染色体上), 它们解释了 0.628 (r^2) 的总表型变异。许等人在第 1、4、7、8 和 11 染色体上鉴定了 7 个与 $\delta^{13}C$ 相关的 QTL, 这些 QTL 对总表型变异的贡献率为 7.6% - 22.2%。然而, 在这两项研究中没有复制常见的 QTL。有趣的是, $\delta^{13}C1.1_E4$ 与一个与叶片长度相关的 QTL 共定位, 表明叶片形态和生理性状可能与 $\delta^{13}C$ 显著相关。在大豆 G、H、J 和 C1 染色体上鉴定到 5 个与 $\delta^{13}C$ 性状相关的 QTL, 在 L 染色体上鉴定到 7 个 QTL。冠层温度也常用来评价人工智能。岳等检测到该性状的 6 个 QTL, 巴布等则检测到水稻 2 号染色体上的 1 个 QTL。在这些研究中没有发现重叠 QTL, 这可能表明冠层温度受环境影响较大。在一个双单倍体群体 (RAC875/Kukri) 中, 位于 3B 染色体上的 2 个 QTL 对冠层温度的影响较大, 贡献率高达 22%。在 Seri/Babax RIL 群体中发现的 3B-b 染色体上的另一个 QTL 解释了干旱胁迫下冠层温度变化的 14%。一般来说, 作物的水分利用效率和冠层温度都没有确定的基因位点。

1.4 与抗旱性相关的根性状的遗传控制

植物根系在植物的生长、发育和健康中起着至关重要的作用, 并且还负责水分和养分的吸收。根系发育直接受到环境因素的影响, 拥有一个深而厚的根系, 允许进入土壤深处的水, 被认为对作物的 DR 很重要。根系是复杂的, 包括根体积、根长、根穿透、根厚度和根/冠比等特征, 这些特征由许多基因控制, 通常被认为是 DA 的贡献者。植物根系结构 (RSA) 具有可塑性和动态性, 使植物能够对环境变化做出反应, 从而促进根系生长和发育, 并避免干旱胁迫早期阶段的水分亏缺。尽

管已经报道了许多与根系相关性状的 QTL, 但对于在自然田间条件下生长的作物中塑料 RSA 的遗传基础, 特别是对干旱胁迫的反应, 人们知之甚少。亚达等人使用源自 IR64/Azucena 杂交的双单倍体种群确定了与六个根性状相关的 39 个 QTL。在同一人群中, 贺马玛丽丽等人确定了 5 个根性状的 28 个 QTL, 郑等人则检测了四个根性状的 12 个 QTL。在来自 Bala/Azucena 杂交的 RIL-F6 群体中, 在三种不同的干旱胁迫条件下分别检测到 17、49 和 51 个与根性状相关的 QTL, 但重复检测到的 QTL 很少或在相似的基因组区域附近绘制。岳等人在水分充足和干旱胁迫条件下的两年实验中, 共鉴定了 74 个与来自 ZS97/IRAT109 RIL 种群的 7 个根性状相关的 QTL。其中, 在干旱胁迫条件下检测到 38 个 QTL, 但在两年内仅复制了 6 个, 在两种水情条件下仅检测到 9 个。曲等人鉴定了 5 个生长阶段的 6 个根性状的 86 个 QTL, 但其中只有 12 个出现在两个以上的生长阶段。这些结果表明, 根性状 QTL 对环境条件和发育阶段高度敏感, 不易复制。在众多不同根性状的 QTL 中, 有很大一部分位于相同的染色体区域或相邻的染色体区域, 即使在不同的人群中也能检测到这种共定位的 QTL。例如, 在 3 号染色体上的 RG104-RG348 标记区域, 亚达等人检测到总根重的 QTL, 贺马玛丽丽等人检测到根干重和根体积的 QTL, 郑等人检测到根穿透能力和根厚度的 QTL。派等人报道了一个对根系性状有重要影响的 QTL (QTL9-2), 与麦米兰等人报道的一个影响多种根系性状的位点相对应。在 1 号染色体上的 RM472-RM104 区域, 岳等人鉴定的根体积 QTL 被发现与郑等人检测到的根厚度和根重的 QTL 重叠。在 4 号染色体上的 RM470-RM303 区域, 岳等人检测到的 QTL 影响不同的性状——包括干旱胁迫下的深根率、最大根长度和根体积——与不同群体中根厚度、根穿透和穿透根干重的 QTL 重叠, 正如张等人报道的那样。所有这些结果表明, 许多与干旱胁迫相关的根性状 QTL 是多效性的。尽管如此, 一些相同根性状的 QTL 也经常检测到。派等人 and 亚达等人在 7 号染色体上的 RG650 标记处检测到最大根长度的 QTL。在几项研究中, 在不同人群中也检测到 9 号染色体上 G1085 标记处的根粗度常见的 QTL。这些共定位的 QTL 和常见的 QTL 在 MAS 中有望用于作物 DR 育种计划中的根性状。

2.0 常规育种

事实证明, 传统的植物育种技术已被证明是非常方便的, 在各种作物和品种中鉴定耐胁迫的遗传性状, 并将这些性状转移到具有良好农艺性能的品种。国际研究

机构在开发具有显著耐旱性的品种方面取得了重大进展。一个很好的例子是 CIMMYT 为提高玉米对干旱和常见病害的耐受性而开展的育种工作。就整体植物生长和经济产量而言, 这些杂种在干旱条件下表现最佳。2006 年, 加纳作物研究所与 CIMMYT 和 IITA 合作开发了一种抗旱玉米品种, Obatanpa GH, 这有助于保障受旱地区的粮食安全。同样, IITA 还开发了 16 个具有一定耐旱性的玉米自交系。

小麦是全球重要的谷类作物, 据估计, 近 50% 的小麦种植面积会遭受周期性干旱。在 CIMMYT, 面包小麦 (*Aegilops tauschii*) 的二倍体野生近缘种与四倍体 (*Triticum turgidum*) 杂交以产生对主要非生物胁迫具有显著耐受性的六倍体。菲律宾 IRRI 也在进行类似的努力, 使用经典育种方法开发耐旱水稻品种。这将进一步提高直播水稻的采用率。ICARDA 和 IRISAT 的植物育种者和研究人员也在努力开发主要谷物和豆科作物的耐旱品种。

3.0 现代育种

植物的耐旱性是一种复杂的现象, 由染色体上大量的小基因和位点控制, 这些基因被称为 QTL。利用现有品种间的抗逆性遗传变异可以通过胁迫环境下的自然选择进行, 也可以通过 QTL 定位和标记辅助选择方法进行。QTL 的定位基本上有助于评估基因总数、它们的位置和作用模式。与为耐旱性选择合适的 QTL 相关的一个主要问题是 QTL 与环境之间的高度相互作用。因此, 一旦确定了耐旱性 QTL, 同源化对于其正确表征是强制性的。早先的评论已经在多种作物物种中绘制了与耐旱性相关性状的 QTL。在棉花中, 在缺水条件下, 通过使用 *Gossypium barbadence* 和 *Gossypium hirsutum* 杂交的 F3 家族鉴定了一组 33 个 QTL。在这 33 个 QTL 中, 有 5 个与生理性状有关, 11 个与植物生产力有关, 17 个与纤维品质有关。最近, NIL 也通过在 *G. barbadence* 和 *G. hirsutum* 之间转移产量和其他性状的 QTL 来开发。在水稻中也发现了大量与耐旱性相关的 QTL。另一项研究确定了 36 种与水稻根系生长有关, 5 种与水稻渗透调节有关。Deeper Rooting 1 (DRO1) 已被证明是一种非常有用的耐旱性 QTL, 因为它增加了植物的根长。例如, 吴家等人报告说, 在引入 DRO1 后, 浅根水稻品种的产量显著提高。

在确定了合适的 QTL 之后, 下一个重要部分是对其进行操作以开发耐旱品种。斯蒂尔等人 (2006) 以菲律宾籼稻品种 “Azucena” 为供体, 通过标记辅助回交方法

改善了印度水稻品种“Kalinga III”的根系形态特征, 并选择不同染色体上的五个片段进行基因渗入。其中4个含有改善根系形态的QTL, 1个含有香气QTL。斯蒂尔等人, (2007) 评估了四个干旱条件下的NIL, 并观察到谷物和稻草产量的提高。ICRISAT的育种者也已在珍珠粟中鉴定出某些与耐旱性有关的QTL。由标记辅助在干旱敏感品种中鉴定的QTL回交开发的基因渗入系导致产量提高和耐旱性更好。这种方法也改善了高粱在限水条件下的保持绿色特性。所有这些研究都清楚地表明, QTL定位和标记辅助育种可以在提高作物对于旱胁迫的耐受性方面发挥重要作用。尽管迄今为止取得的成就看起来很简单, 但正确识别QTL和正确应用标记辅助技术是一项复杂且昂贵的任务。

4.0 干旱条件下粮食高产的 QTL

通过使用以谷物产量作为选择标准的常规育种方法, 已经发布了几个品种。然而, 这些品种是具有新表型特征的新育种系。正如前几节所讨论的那样, 需要以高产干旱易感品种覆盖的大片地区为目标。干旱条件下谷物产量大效应QTL的鉴定和基因渗入可能是对这些地区产生大规模影响的途径之一。IR64和Swarna等流行大型品种的耐旱版本可能会在雨育地区轻松取代这些品种, 因为这些品种的产量潜力和谷物质量已经成为首选。这就需要鉴定在干旱条件下提高谷物产量的QTL。用于通过在干旱胁迫和非胁迫条件下选择来开发品种的表型技术也可用于对大型作图种群进行表型分析。可以开发不同类型的作图群体, 如重组自交系(RIL)、回交自交系(BIL)或双单倍体系(DHL), 并用于在干旱条件下作图QTL。特别是, BILs在QTLs的鉴定和NILs的后续开发方面提供了优势。例如, 开发BC2F3衍生品系可确保遗传背景中高产受体亲本的百分比更高, 从而可以在种群中获得更好的植物类型。这些种群包含具有高背景恢复的品系, 因此导致具有与受体相似的形态的耐旱品系。这些品系可以直接用作基因渗入品系, 也可以用于轻松开发NIL(维持育种)。相反, 这些种群也表明存在一些具有较高百分比供体基因组的系。然而, 其中一些品系在产量潜力、谷物类型和植物形态方面显示出有希望的特征。可以直接对线路进行纯化和部署以进行测试和发布, 也可以筛选此类植物是否存在群体中鉴定的QTL, 并用于在目标环境中进行直接测试, 或者它们可以用作进一步回交程序的亲本。与包含更高百分比的供体基因组的F3衍生系的RIL相比, 使用此类系更容易恢复高百分比的受体背景。

结论与未来前景

非生物胁迫是限制全球作物生产力的重要制约因素。植物对于旱和热胁迫表现出广泛的反应, 这些反应主要通过植物生长和形态的各种变化来描述。尽管干旱和热应激可能对植物的整体生长和发育造成负面影响, 但受到损害的主要阶段是生殖生长。开花期或灌浆期的轻微胁迫会显著降低作物产量。这些压力的其他显著影响是光合作用机制受损、氧化损伤和膜不稳定性。植物承受这些压力的能力因物种而异。最近, 通过采用遗传方法或通过诱导抗性, 在最小化这些非生物胁迫的负面影响方面取得了重大成就。尽管QTL作图和转基因方法等遗传方法取得了重大进展, 但仍有很大的改进空间。例如, 人们对遗传和环境的相互作用知之甚少。同样, 为一种背景确定的QTL在不同的其他背景下表现不佳。同样, 为对抗热和干旱胁迫而开发的转基因植物仍然存在。因此, 大多数开发的转基因植物没有在田间条件下进行测试; 他们在现场条件下的表现仍然是一个问号。使用条件启动子驱动特定发育阶段、特定组织/器官和/或特定环境线索的基因表达, 可以绕过这个问题, 并将使转基因作物能够在各种非生物胁迫下以最小的产量损失生长。

使用转基因方法, 许多基因已被鉴定并用于提高耐旱性; 然而, 大部分研究都是在温室中进行的。因此, 由于野外条件的复杂性, 那些被证明具有抗旱性的基因在用于育种计划之前应该在野外进行进一步的测试。同样, 大多数关于抗旱性的研究都集中在地上性状上, 主要是由于表型分析困难, 地下性状留下了很大的真空。因此, 根系的可塑性和结构在抗旱性研究中应给予足够的重视, 因为它们在干旱条件下对生长和气孔调节起着重要作用。

参考文献:

- [1]Sahebi, M.; Hanafi, M.M.; Rafii, M.Y.; Mahmud, T.M.M.; Azizi, P.; Osman, M.; Miah, G. Improvement of drought tolerance in rice (*Oryza sativa* L.): Genetics, genomic tools, and the WRKY gene family. *BioMed Res. Int.* 2018, 2018, 3158474.
- [2]Chukwu, S.C.; Rafii, M.Y.; Ramlee, S.I.; Ismail, S.I.; Hasan, M.M.; Oladosu, Y.A.; Olalekan, K.K. Bacterial leaf blight resistance in rice: A review of conventional breeding to molecular approach. *Mol. Biol. Rep.* 2019, 46, 1 - 14.
- [3]Hu, H.; Xiong, L. Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2014, 65,

715 - 741.

- [4]Ozga, J.A.; Kaur, H.; Savada, R.P.; Reinecke, D.M. Hormonal regulation of reproductive growth under normal and heat-stress conditions in legume and other model crop species. *J. Exp. Bot.* 2016, 68, 1885 - 1894.
- [5]Anjum, S.A.; Ashraf, U.; Zohaib, A.; Tanveer, M.; Naeem, M.; Ali, I.; Nazir, U. Growth and development responses of crop plants under drought stress: A review. *Zemdirbyste* 2017, 104, 267 - 276.
- [6]Fahad, S.; Bajwa, A.A.; Nazir, U.; Anjum, S.A.; Farooq, A.; Zohaib, A.; Ihsan, M.Z. Crop production under drought and heat stress: Plant responses and management options. *Front. Plant Sci.* 2017, 8, 1147.
- [7]Yue B, Xue W, Xiong L, Yu X, Luo L, et al. 2006. Genetic basis of drought resistance at reproductive stage in rice: separation of drought tolerance from drought avoidance. *Genetics* 172:1213 - 28
- [8]Ishimaru K, Shirota K, Higa M, Kawamitsu Y. 2001. Identification of quantitative trait loci for adaxial and abaxial stomatal frequencies in *Oryza sativa*. *Plant Physiol. Biochem.* 39:173 - 77
- [9]Laza MR, Kondo M, Ideta O, Barlaan E, Imbe T. 2010. Quantitative trait loci for stomatal density and size in lowland rice. *Euphytica* 172:149 - 58
- [10]Lilley JM, Ludlow MM, McCouch SR, O' Toole JC. 1996. Locating QTL for osmotic adjustment and dehydration tolerance in rice. *J. Exp. Bot.* 47:1427 - 36
- [11]Price AH, Young EM, Tomos AD. 1997. Quantitative trait loci associated with stomatal conductance, leaf rolling and heading date mapped in upland rice (*Oryza sativa*). *New Phytol.* 137:83 - 91
- [12]Yue B, Xiong L, Xue W, Xing Y, Luo L, Xu C. 2005. Genetic analysis for drought resistance of rice at reproductive stage in field with different types of soil. *Theor. Appl. Genet.* 111:1127 - 36
- [13]Yue B, Xue W, Xiong L, Yu X, Luo L, et al. 2006. Genetic basis of drought resistance at reproductive stage in rice: separation of drought tolerance from drought avoidance. *Genetic* 172:1213 - 28
- [14]Zhang X, Zhou S, Fu Y, Su Z, Wang X, Sun C. 2006. Identification of a drought tolerant introgression line derived from Dongxiang common wild rice (*O. rufipogon* Griff.). *Plant Mol. Biol.* 62:247 - 59
- [15]Lontoc-Roy M, Dutilleul P, Prasher SO, Han L, Brouillet T, Smith DL. 2006. Advances in the acquisition and analysis of CT scan data to isolate a crop root system from the soil medium and quantify root system complexity in 3-D space. *Geoderma* 137:231 - 41
- [16]Peleg Z, Fahima T, Krugman T, Abbo S, Yakir DAN, et al. 2009. Genomic dissection of drought resistance in durum wheat × wild emmer wheat recombinant inbred line population. *Plant Cell Environ.* 32:758 - 79
- [17]Peleg Z, Fahima T, Krugman T, Abbo S, Yakir DAN, et al. 2009. Genomic dissection of drought resistance in durum wheat × wild emmer wheat recombinant inbred line population. *Plant Cell Environ.* 32:758 - 79
- [18]Xu Y, This D, Pausch R, Vohnhof W, Coburn J, et al. 2009. Leaf-level water use efficiency determined by carbon isotope discrimination in rice seedlings: genetic variation associated with population structure and QTL mapping. *Theor. Appl. Genet.* 118:1065 - 81
- [19]Huang X-Y, Chao D-Y, Gao J-P, Zhu M-Z, Shi M, Lin H-X. 2009. A previously unknown zinc finger protein, DST, regulates drought and salt tolerance in rice via stomatal aperture control. *Genes Dev.* 23:1805 - 17
- [20]Zhang J, Zheng HG, Aarti A, Pantuwan G, Nguyen TT, et al. 2001. Locating genomic regions associated with components of drought resistance in rice: comparative mapping within and across species. *Theor. Appl. Genet.* 103:19 - 29
- [21]Price AH, Steele KA, Moore BJ, Barraclough PP, Clark LJ. 2000. A combined RFLP and AFLP linkage map of upland rice (*Oryza sativa* L.) used to identify QTLs for root-penetration ability. *Theor. Appl. Genet.* 100:49 - 587.
- [22]Price AH, Steele KA, Moore BJ, Jones RGW. 2002. Upland rice grown in soil-filled chambers and exposed to contrasting water-deficit regimes: II. Mapping quantitative trait loci for root morphology and distribution. *Field Crops Res.* 76:25 - 43
- [23]A. Kumar, S. Dixit, and A. Henry, "Marker-assisted introgression of major QTLs for grain yield under drought in rice," *Translational Genomics for Crop Breeding: Abiotic Stress, Yield and Quality*, Volume 2, R. K. Varshney and R. Tuberosa, Eds., 1st edition, 2013.
- [24]Tripathy JN, Zhang J, Robin S, Nguyen TT, Nguyen

- HT. 2000. QTLs for cell-membrane stability mapped in rice (*Oryza sativa* L.) under drought stress. *Theor. Appl. Genet.* 100:1197 - 202
- [25]Teulat B, This D, Khairallah M, Borries C, Ragot C, et al. 1998. Several QTLs involved in osmotic adjustment trait variation in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theor. Appl. Genet.* 96:688 - 98
- [26]Xu Y, This D, Pausch R, Vonhof W, Coburn J, et al. 2009. Leaf-level water use efficiency determined by carbon isotope discrimination in rice seedlings: genetic variation associated with population structure and QTL mapping. *Theor. Appl. Genet.* 118:1065 - 81
- [27]Yadav R, Courtois B, Huang N, McLaren G. 1997. Mapping genes controlling root morphology and root distribution in a doubled-haploid population of rice. *Theor. Appl. Genet.* 94:619 - 32131
- [28]Ashraf, M. (2010). Inducing drought tolerance in plants: recent advances. *Biotechnol. Adv.* 28, 169 - 183. doi: 10.1016/j.biotechadv.2009.11.005
- [29]Badu-Apraku, B., and Yallou, C. G. (2009). Registration of striga-resistant and drought tolerant tropical early maize populations TZE-W Pop DT STR C4 and TZE-Y Pop DT STR C4. *J. Plant Regist.* 3, 86 - 90. doi: 10.3198/jpr2008.06.0356erg
- [30]Valkoun, J. (2001). "Wheat pre-breeding using wild progenitors," in *Wheat in a Global Environment*, eds Z. Bedö and L. Lú ng (Dordrecht: Springer), 699 - 707. doi: 10.1007/978-94-017-3674-9-94
- [31]Tuberosa, R., and Salvi, S. (2006). Genomics approaches to improve drought tolerance in crops. *Trends Plant Sci.* 11, 405 - 412. doi: 10.1016/j.tplants.2006.06.003
- [32]Saranga, Y., Menz, M., Jiang, C. X., Wright, R. J., Yakir, D., and Paterson, A. H. (2001). Genomic dissection of genotype environment interactions conferring adaptation of cotton to arid conditions. *Genome Res.* 11, 1988 - 1995. doi: 10.1101/gr.157201
- [33]Lafitte, H. R., Yongsheng, G., Yan, S., and Li, Z. K. (2007). Whole plant responses, key processes, and adaptation to drought stress: the case of rice. *J. Exp. Bot.* 58, 169 - 175. doi: 10.1093/jxb/erl101
- [34]Steele, K. A., Price, A. H., Shashidar, H. E., and Witcombe, J. R. (2006). Marker-assisted selection to introgress rice QTLs controlling root traits into an Indian upland rice variety. *Theor. Appl. Genet.* 112, 208 - 221. doi: 10.1007/s00122-005-0110-4
- [35]Steele, K. A., Virk, D. S., Kumar, R., Prasad, S. C., and Witcombe, J. R. (2007). Field evaluation of upland rice lines selected for QTLs controlling root traits. *Field Crops Res.* 101, 180 - 186. doi: 10.1016/j.fcr.2006.11.002
- [36]Serraj, R., Krishnamurthy, L., Kashiwagi, J., Kumar, J., Chandra, S., and Crouch, J. H. (2004). Variation in root traits of chickpea (*Cicer arietinum* L.) grown under terminal drought. *Field Crops Res.* 88, 115 - 127. doi: 10.1016/j.fcr.2003.12.001
- [37]Harris, K., Klein, R., and Mullet, J. (2007). Sorghum stay-green QTL individually reduces post-flowering drought-induced leaf senescence. *J. Exp. Bot.* 58, 327 - 338. doi: 10.1093/jxb/erl225