

盐碱胁迫下水稻苗期地上部 Na^+ 、 K^+ 浓度的 QTL 分析

李佳锐,张萃雯,刘化龙,王敬国,孙 健,李 宁,
雷 蕾,李宪伟,邹德堂,郑洪亮

(东北农业大学 寒地粮食作物种质创新与生理生态教育部重点实验室,黑龙江 哈尔滨 150030)

摘要:在盐、碱胁迫条件下检测控制水稻苗期地上部 Na^+ 、 K^+ 浓度的 QTL 位点,为深入研究水稻的耐盐、碱性遗传机制及分子标记辅助育种提供理论依据。利用小白粳子/空育 131 衍生的含有 200 个株系的重组自交系群体,及其包含 142 个 SSR 标记的遗传连锁图谱对盐、碱胁迫条件下水稻苗期盐、碱害级别、地上部 Na^+ 浓度、 K^+ 浓度及 Na^+/K^+ 进行 QTL 分析。在 2 种胁迫条件下共定位到了 15 个 QTL,其中盐、碱胁迫条件下分别检测到 7、8 个 QTL,分布在第 2、3、5、7、8、9、11、12 染色体上,LOD 值为 2.52 ~ 6.59,表型贡献率在 6.10% ~ 28.00%。其中,盐胁迫下与 Na^+ 浓度相关的 $qSSNC3$ 和碱胁迫下与 Na^+/K^+ 相关的 $qASNK3$ 定位在相邻区间;盐胁迫下与 Na^+/K^+ 相关的 $qSSNK2$ 和碱胁迫下与 K^+ 浓度相关的 $qASKC2$ 定位在相同区间;碱胁迫下与碱害级别相关的 $qSAT8$ 和与 Na^+ 浓度相关的 $qASNC8$ 、与 K^+ 浓度相关的 $qASKC8$ 定位在相同或相邻区间,说明 2 种胁迫条件下 Na^+ 、 K^+ 浓度具有一定的遗传重叠。通过相同标记或比较图谱将本研究结果与前人研究结果进行比较分析,发现有 13 个 QTL 为已知 QTL,而位于 RM547 ~ RM22750 的 $qSAT8$ 和 $qASNC8$ 为新的 QTL 位点。

关键词:水稻;QTL;盐碱胁迫; Na^+ ; K^+

中图分类号:S511.03 文献标识码:A 文章编号:1000-7091(2020)02-0035-08

doi:10.7668/hbxb.20190411



QTL Analysis of Na^+ and K^+ Concentrations in Rice Seedling under Salt and Alkaline Stress

LI Jiarui, ZHANG Cuiwen, LIU Hualong, WANG Jingguo, SUN Jian, LI Ning, LEI Lei,
LI Xianwei, ZOU Detang, ZHENG Hongliang

(Key Laboratory of Germplasm Enhancement, Physiology and Ecology of Food Crops in Cold Region,
Ministry of Education, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: QTL sites controlling the concentrations of Na^+ and K^+ in the upper ground of rice seedlings were detected under salt and alkaline stress conditions to provide a theoretical basis for further research on salt tolerance, alkaline tolerance genetic mechanism and molecular marker assisted breeding of rice. A group of 200 recombinant autogenous lines was derived from Xiaobaijingzi/Kongyu 131 and its genetic linkage map containing 142 SSR marks to analyze the QTL of score of salt and alkali toxicity, Na^+ concentration, K^+ concentration and Na^+/K^+ in rice seedling stage under salt and alkaline stress. A total of 15 QTLs were detected under two conditions, seven and eight QTLs were detected under salt and alkaline stress, distributed on chromosomes 2, 3, 5, 7, 8, 9, 11 and 12, LOD values range from 2.52 to 6.59, and phenotype contribution rate ranges from 6.10% to 28.00%. Among them, $qSSNC3$ associated with Na^+ concentration under salt stress and $qASNK3$ associated with Na^+/K^+ under alkaline stress were located in adjacent intervals; $qSSNK2$ associated with Na^+/K^+ under salt stress and $qASKC2$ associated with K^+ concentration under alkaline stress were located in the same interval; $qSAT8$ and $qASNC8$ related

收稿日期:2019-11-03

基金项目:国家重点研发计划(2018YFD0300105-1);国家自然科学基金项目(31601377;31872884);黑龙江省自然科学基金联合引导项目(LH2019C035);“东农”学者计划青年才俊项目(17QC02)

作者简介:李佳锐(1998-),女,黑龙江哈尔滨人,主要从事水稻分子育种研究。

通讯作者:郑洪亮(1987-),男,黑龙江哈尔滨人,助理研究员,博士,主要从事水稻遗传育种与分子生物学研究。

to Na^+ concentration and *qASKC8* related to K^+ concentration were located in the same or adjacent interval under alkaline stress. The results showed that Na^+ and K^+ concentrations had some genetic overlap under two stress conditions. The results of this study were compared with those of previous studies by the same marker or comparative map, 13 QTLs were found to be known as QTLs, while *qSAT8* and *qASNC8*, located between RM547 – RM22750, were the new QTL sites.

Key words: Rice; QTL; Salt and alkaline stress; Na^+ ; K^+

气候变化和不合理的灌溉使全球盐碱地的面积日趋增加。据统计,全世界盐碱地的面积约为 9.54 亿 hm^2 ,且每年以 $1.0 \times 10^6 \sim 1.5 \times 10^6 \text{ hm}^2$ 的速度增长^[1]。松嫩平原西部是我国最主要的内陆盐碱地集中区之一,同时也是世界三大片苏打盐渍土集中分布区之一,盐碱化土地面积 300 万 hm^2 。盐碱地种稻是改良盐碱地最有效的手段之一,所以改良水稻耐盐、碱性是盐碱地种稻的前提。已有研究表明,水稻苗期对盐、碱胁迫最为敏感^[2],而苗期迅速返青成活是盐碱地种稻的关键。盐胁迫主要造成离子毒害和渗透胁迫,增加土壤渗透势^[3],使植株体内的 Na^+ 含量升高,并影响 K^+ 的吸收,引起离子平衡失调,进而引起植物体内的各种生理变化^[4]。碱胁迫会使植株变矮,叶面积指数变小,分蘖减少,叶绿素含量降低,进而生物学产量和经济产量下降^[5-7]。盐、碱双重胁迫则会阻碍水稻的生长发育,使细胞代谢减慢,光合作用和呼吸作用受阻。过度盐碱害甚至还会导致水稻死亡^[8]。综上,盐、碱胁迫不仅会限制水稻的生产面积进一步扩大,而且还会降低水稻产量。

近年来,国内外研究学者对水稻的耐盐、碱性进行了大量的 QTL 定位研究。Sabouri 等^[9]定位到与耐盐等级、苗高、和苗干质量相关的 6 个 QTL。Thomson 等^[10]利用 NILs 群体定位到了 27 个控制水稻苗期耐盐相关性状的 QTL。祁栋灵^[11]利用碱胁迫高产 106/长白 9 号的 $F_{2,3}$ 家系群体,检测到 7 个影响水稻发芽率的 QTL,6 个影响水稻碱害率的 QTL。杨静^[12]利用 Lemont 和特青的双向回交导入系群体,检测到了 18 个与耐盐性相关的 QTL。Lee 等^[13]利用 NILs 群体定位到 2 个影响水稻苗期盐害级别的 QTL。顾兴友等^[14]利用 Pokkali 和 Peta 的 BC₁ 群体,检测到 4 个影响水稻苗期和成熟期耐盐性的 QTL。邢军等^[15]利用东农 425 和长白 10 号的 RIL 群体,检测到 5 个耐盐 QTL 和 10 个耐碱 QTL。目前,在盐胁迫下对水稻 Na^+ 、 K^+ 浓度的 QTL 定位研究较多,但在碱胁迫下的相关研究少有报道,同一试验中在盐、碱胁迫条件下同时进行研究和比较的分析更是鲜见报道。因此,在盐、碱胁迫条件下

同时对水稻 Na^+ 、 K^+ 的遗传机制进行研究具有重大意义,更为耐盐、碱水稻的品种选育奠定基础。

本研究利用小白粳子/空育 131 衍生的含有 200 个株系的 RIL 群体,及其包含 142 个 SSR 标记的遗传连锁图谱对盐、碱胁迫条件下水稻苗期盐、碱害级别、地上部 Na^+ 浓度、 K^+ 浓度及 Na^+/K^+ 进行 QTL 分析,旨在进一步获得耐盐、碱主效 QTL,为水稻耐盐、碱性 QTL 的精细定位和分子辅助选择育种提供科学依据并奠定理论基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料

以陆稻品种小白粳子为母本,耐盐、碱水稻品种空育 131 为父本配置杂交组合,通过“单粒传”得到了包含 200 个家系的 F_3 群体材料。

1.2 水稻苗期耐盐性和耐碱性鉴定

试验于东北农业大学农学院水稻育种研究室内进行,试验共设盐胁迫和碱胁迫 2 种处理。选取籽粒饱满的种子在 50 °C 烘干 48 h 打破休眠,用 0.5% 次氯酸钠处理 10 min 进行表面消毒,再用清水冲洗 3 次后催芽。每个家系及亲本种子选取 24 粒露白发芽一致种子播种于底部剪孔的 PCR 板中,置于 15 L 盛有水的塑料盘中,用 pH 值 5.5 左右的清水培养至三叶一心期。盐胁迫将清水换成含 120 mmol/L NaCl 的营养液处理 12 d,营养液的 pH 维持在 5.5 左右,碱胁迫将清水换成 40 mmol/L NaHCO_3 营养液处理 12 d, pH 维持在 8.5 左右,每 2 d 换 1 次营养液。在盐、碱胁迫 12 d 后,每个株系选取 10 株测量盐、碱害级别,盐、碱害级别规定为 1~9 级(具体分级标准见表 1)。然后收获每个株系的地上部分,105 °C 杀青,随后在 80 °C 条件下烘干至恒质量,每个品种称取 0.5 g 剪碎的烘干苗放入试管中,然后加入 10 mL 浓度为 1 mmol/L 的稀盐酸溶液,于 55 °C 振荡培养箱(ZHSY-50N 型,由上海知楚仪器有限公司制造)中振荡提取 3 h,将样品稀释后用火焰光度计(M410 型,由上海仪电分析仪器有限公司制造)分别测定 Na^+ 、 K^+ 浓度并进一步计算 Na^+/K^+ (性状缩写见表 2)。

表 1 水稻苗期盐、碱害级别的评价标准

Tab. 1 Evaluation criteria for score of salt and alkali toxicity at seedling stage of rice

盐碱害级别 Score of salt and alkali toxicity	考察标准 Visual symptoms	耐性评价 Tolerance
1	幼苗生长正常, 叶片没有受害症状	高抗
3	幼苗几乎正常生长, 但是叶尖和少数叶片发白、卷曲	抗
5	幼苗生长轻度受阻, 小部分叶片卷曲	中抗
7	秧苗生长中度受阻, 少数叶片干枯	感
9	秧苗完全停止发生, 大部分植株接近死亡	高感

表 2 性状全称及缩写

Tab. 2 Characters full name and abbreviation

处理 Condition	性状的中文全称 The full name of the characters in Chinese	性状的英文全称 The full name of the characters in English	性状的英文缩写 Short for characters
盐胁迫 Salt stress	盐害级别	Score of salt toxicity	SST
	地上部 Na ⁺ 浓度	The shoot Na ⁺ concentrations under salt stress	SSNC
	地上部 K ⁺ 浓度	The shoot K ⁺ concentrations under salt stress	SSKC
	地上部 Na ⁺ /K ⁺	The shoot Na ⁺ /K ⁺ under salt stress	SSNK
碱胁迫 Alkaline stress	碱害级别	Score of alkali toxicity	SAT
	地上部 Na ⁺ 浓度	The shoot Na ⁺ concentrations under alkaline stress	ASNC
	地上部 K ⁺ 浓度	The shoot K ⁺ concentrations under alkaline stress	ASKC
	地上部 Na ⁺ /K ⁺	The shoot Na ⁺ /K ⁺ under alkaline stress	ASNK

1.3 遗传连锁图谱的构建及 QTL 分析

本研究在 Xing 等^[16]利用两亲本衍生的 F₂ RIL 群体构建的包含 104 个 SSR 分子标记的遗传图谱基础上新增 38 个 SSR 标记。利用 Mapmaker 3.0 软件构建图谱, 使用 Kosambi 函数将重组率转化为遗传距离 (cM), 新图谱全长 1 290.25 cM, 平均标记间距为 9.09 cM。采用 Mapchart 2.2 进行遗传连锁图谱的绘制, 利用 IciMapping v3.3 的完备区间作图法 (ICIM) 进行 QTL 定位^[17], LOD = 2.5 为 QTL 的阈值, QTL 的命名原则遵循 McCouch 等^[18]方法。

2 结果与分析

2.1 水稻盐、碱胁迫条件下苗期 Na⁺、K⁺ 浓度分析

通过对亲本及重组自交系群体在盐、碱胁迫条

件下盐、碱害级别、地上部 Na⁺、K⁺ 浓度及 Na⁺/K⁺ 的统计分析, 可得出以下结果 (表 3)。在盐、碱胁迫条件下 SST、SSNC、SSKC、SSNK、SAT、ASNC、ASKC、ASNK 在空育 131 和小白粳子两亲本间均呈极显著差异。RIL 群体中 SST 高于 SAT, 表明 RIL 群体相对盐胁迫更耐碱胁迫; SSNC 和 SSKC 分别高于 ASNC 和 ASKC, 但 ASNK 高于 SSNK; SSNC 数据变异范围最大, 为 7.83 ~ 35.02, 其次为 ASNC, 变异范围为 5.87 ~ 20.01, SSNK 和 ASNK 的变异系数最大, 分别为 37.65% 和 32.47%; 除 ASKC 外, 重组自交系的其他性状的平均值均介于小白粳子和空育 131 之间且存在明显的超亲分离现象。对数据进行正态分布的适合性检验, 发现数据基本都符合正态分布, 表现出了典型的数量性状遗传特征, 符合 QTL 定位的要求 (图 1)。

表 3 盐、碱胁迫条件下水稻亲本及重组自交系群体的表型性状

Tab. 3 Phenotypic characters of rice parents and recombinant inbred populations under salt and alkaline stress

处理 Condition	性状 Trait	亲本 Parents		重组自交系群体 RIL population					
		小白粳子 Xiaobaijingzi	空育 131 Kongyu 131	平均值 Mean	标准差 s	变异范围 RV	变异系数/% CV	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
盐胁迫 Salt stress	盐害级别	6.80A	4.03B	6.43	2.00	1.00 ~ 9.00	31.10	-0.54	-0.22
	Na ⁺ 浓度/(mmol/L)	19.33A	11.23B	17.00	4.62	7.83 ~ 35.02	27.18	1.16	2.21
	K ⁺ 浓度/(mmol/L)	3.65B	4.84A	4.35	0.87	2.18 ~ 6.78	20.00	0.22	-0.20
	Na ⁺ /K ⁺	5.30A	2.32B	4.09	1.54	1.63 ~ 9.50	37.65	1.42	2.18
碱胁迫 Alkaline stress	碱害级别	6.53A	4.37B	4.99	1.12	2.20 ~ 8.20	22.44	0.16	0.28
	Na ⁺ 浓度/(mmol/L)	12.37A	8.14B	11.92	2.88	5.87 ~ 20.01	24.16	0.43	-0.32
	K ⁺ 浓度/(mmol/L)	2.20B	2.98A	1.80	0.46	0.90 ~ 4.10	25.56	0.93	2.46
	Na ⁺ /K ⁺	5.62A	2.73B	6.99	2.27	2.61 ~ 16.05	32.47	1.02	1.91

注: 不同大写字母表示在 0.01 水平上差异极显著。

Note: Different capital letter indicate extremely significant difference at the level of 0.01.

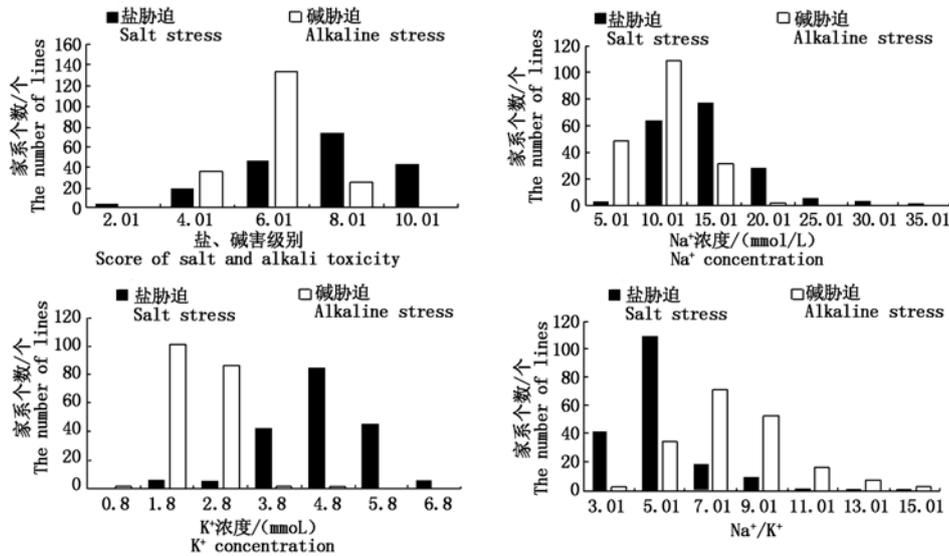


图1 盐、碱胁迫下盐碱害级别、地上部 Na⁺ 浓度、K⁺ 浓度、Na⁺/K⁺ 的分布

Fig. 1 The distribution of score of salt toxicity and alkali toxicity, the shoot Na⁺ concentrations,

K⁺ concentrations, Na⁺/K⁺ under salt stress and alkaline stress

2.2 水稻盐、碱胁迫条件下 Na⁺、K⁺ 相关表型性状的相关性分析

对盐、碱胁迫条件下 SST、SSNC、SSKC、SSNK、SAT、ASNC、ASKC、ASNK 等 8 个性状进行相关分析(表 4)。盐胁迫下,SSNK 与 SSNC 呈极显著正相关,而 SSNK 与 SSKC 呈极显著负相关,SST 与 SSNC、SSNK 呈显著正

相关,说明地上部 Na⁺ 浓度越高,盐害级别越大;碱胁迫下,ASNC 与 ASNK 呈极显著正相关,与 SAT 呈显著正相关,ASKC 与 ASNC 呈显著正相关,ASKC 与 ASNK 呈显著负相关。SSNC 与 SSKC、ASNC 与 ASNK 的相关系数较大,分别为 0.821 和 0.629;SSNK 与 ASKC 呈极显著正相关,相关系数为 0.429。

表 4 各性状间的相关系数

Tab. 4 Correlation coefficients of each trait

处理 Condition	性状 Trait	盐胁迫 Salt stress				碱胁迫 Alkaline stress			
		盐害级别 Score of salt toxicity	Na ⁺ 浓度 Na ⁺ concen- tration	K ⁺ 浓度 K ⁺ concen- tration	Na ⁺ /K ⁺	碱害级别 Score of alkali toxicity	Na ⁺ 浓度 Na ⁺ concen- tration	K ⁺ 浓度 K ⁺ concen- tration	Na ⁺ /K ⁺
盐胁迫 Salt stress	盐害级别	1							
	Na ⁺ 浓度	0.356 *	1						
	K ⁺ 浓度	-0.046	-0.128	1					
	Na ⁺ /K ⁺	0.299 *	0.821 **	-0.624 **	1				
碱胁迫 Alkaline stress	碱害级别	0.241	-0.048	0.006	-0.046	1			
	Na ⁺ 浓度	0.133	0.054	0.013	0.009	0.307 *	1		
	K ⁺ 浓度	-0.037	0.019	0.037	0.429 **	0.100	0.215 *	1	
	Na ⁺ /K ⁺	0.079	0.301 *	-0.028	-0.318 *	0.086	0.629 **	-0.417 *	1

注: * . 在 0.05 水平上显著相关; ** . 在 0.01 水平上极显著相关。

Note: * . Significant correlation at the level of 0.05; ** . Extremely significant correlation at the level of 0.01.

2.3 水稻耐盐、碱相关性状的 QTL 分析

在盐、碱胁迫条件下,对 SST、SSNC、SSKC、SSNK、SAT、ASNC、ASKC、ASNK 等 8 个性状进行 QTL 分析(表 5),2 种条件下共检测到 15 个 QTL,分布在第 2,3,5,7,8,9,11,12 染色体上(图 2),发现有 13 个 QTL 为已知 QTL,LOD 值 2.52 ~ 6.59,表型贡献率为 6.10% ~ 28.00%。

在盐胁迫条件下共检测到 7 个 QTL。检测到 3 个与 SST 相关的 QTL,分布在第 3,5,11 染色体上,

其中 *qSST11* 的贡献率最大,为 9.12%,增效等位基因来自于空育 131;在第 3 和第 9 染色体上检测到 2 个与 SSNC 相关的 QTL,其中 *qSSNC9* 的贡献率较大,为 28.00%,增效等位基因来自于空育 131;在第 11 染色体上检测到 1 个与 SSKC 相关的 QTL 即 *qSSKC11*,它的增效等位基因来自于空育 131;在第 2 染色体上检测到 1 个与 SSKC 相关的 QTL 即 *qSSNK2*,它的增效等位基因来自于空育 131。

在碱胁迫条件下共检测到 8 个 QTL。在第 3,

表 5 水稻苗期各性状的 QTL 及遗传效应

Tab. 5 QTLs and genetic effects of rice traits at seedling stage

处理 Condition	性状 Trait	数量性状 位点 QTL	染色体 Chr.	标记区间 Marker interval	LOD 值 LOD peak	贡献率/% PVE	加性效应 Additive effect	前人研究 Previous studies
盐胁迫 Salt stress	盐害级别	<i>qSST3</i>	3	RM218 ~ RM1324	2.76	8.86	-0.85	程立锐 ^[19]
		<i>qSST5</i>	5	RM405 ~ RM141	2.74	6.62	0.74	柴路 ^[20]
		<i>qSST11</i>	11	RM1233 ~ RM224	3.41	9.12	-0.86	柴路 ^[20]
	Na ⁺ 浓度	<i>qSSNC3</i>	3	RM13893 ~ RM1350	2.56	7.49	-1.80	曲英萍 ^[21]
		<i>qSSNC9</i>	9	RM160 ~ RM24315	6.59	28.00	-3.47	柴路 ^[20]
碱胁迫 Alkaline stress	K ⁺ 浓度	<i>qSSKC11</i>	11	RM286 ~ RM21	2.80	9.69	-0.38	柴路 ^[20]
		Na ⁺ /K ⁺	<i>qSSNK2</i>	2	RM341 ~ RM1358	2.52	6.10	-0.54
	碱害级别	<i>qSAT3</i>	3	RM1230 ~ RM523	2.82	10.13	-0.51	李宁 ^[22]
		<i>qSAT7</i>	7	RM214 ~ RM1364	2.77	8.98	-0.50	梁晶龙 ^[23]
		<i>qSAT8</i>	8	RM547 ~ RM22750	3.05	8.17	-0.46	
	Na ⁺ 浓度	<i>qASNC8</i>	8	RM547 ~ RM22750	3.77	14.99	-1.60	
		<i>qASNC12</i>	12	RM27462 ~ RM1302	3.45	10.68	1.34	索艺宁等 ^[24]
	K ⁺ 浓度	<i>qASKC2</i>	2	RM341 ~ RM1358	5.29	14.01	0.25	程海涛等 ^[25]
<i>qASKC8</i>		8	RM1235 ~ RM547	4.05	14.53	-0.25	程立锐 ^[19]	
Na ⁺ /K ⁺		<i>qASNK3</i>	3	RM1350 ~ RM504	3.22	7.77	0.90	曲英萍 ^[21]

注: QTL 命名中的第一个大写字母 S 和 A 分别代表盐胁迫和碱胁迫。

Note: The first capital letter S and A represent salt stress and alkaline stress.

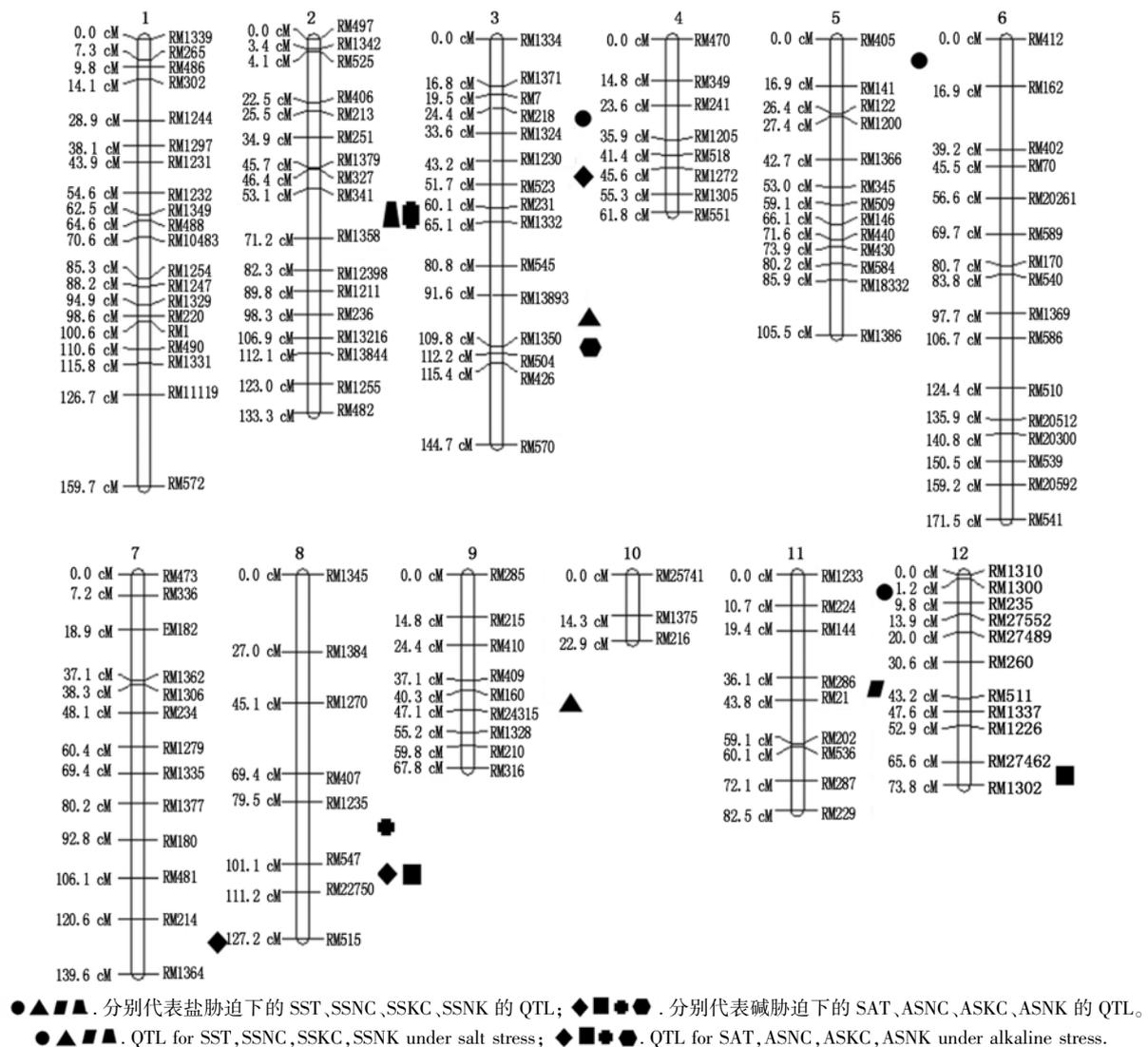


图 2 水稻苗期相关性状的耐盐、碱性的 QTL 定位

Fig. 2 QTL mapping of salt-tolerant and alkali-tolerant traits in rice during seedling stage

7,8 染色体上检测到 3 个与 SAT 有关的 QTL 即 $qSAT3$ 、 $qSAT7$ 、 $qSAT8$, 其中 $qSAT3$ 的贡献率最大, 为 10.13%, 它的增效等位基因来自于空育 131; 在第 8,12 染色体上检测到 2 个有关 ASNC 的 QTL, 其中 $qASNC8$ 的贡献率较大, 为 14.99%, 增效等位基因来自于空育 131; 在第 2 和第 8 染色体上检测到 2 个与 ASKC 相关的 QTL, 其中 $qASKC8$ 的贡献率最大, 为 14.53%, 增效等位基因来自于空育 131; 在第 3 染色体上检测到 1 个与 ASNK 相关的 QTL 即 $qASNK3$, 它的增效等位基因来自于小白粳子。

3 讨论与结论

3.1 水稻苗期耐盐、碱性及 Na^+ 、 K^+ 的关系

水稻的耐盐、碱性是极其复杂的遗传性状, 涉及水稻生长发育过程中不同阶段的一系列生理生化过程。水稻发育过程中种子萌芽期和分蘖拔节的耐盐、碱性要强于幼苗期^[26], 同时水稻苗期是其受盐、碱胁迫较敏感的时期, 所以在苗期对水稻进行相关性状的耐盐、碱性的检测, 结果会较为准确。郑少玲等^[27]认为耐盐的水稻品种自身会对 Na^+ 有积累作用, 水稻地下部的 Na^+ 会抑制其向地上部运输, 所以地上部的 Na^+ 较少, 致使品种本身的耐盐性提高。Sharma^[28]对耐碱品种和敏碱品种做了比较分析, 研究发现耐碱品种体内积累了较低的 Na^+ 和较高的 K^+ , 而敏碱品种恰恰相反, 说明耐碱品种体内存在一种生理机制, 可以在吸收的 K^+ 同时控制 Na^+ 的进入, 进而具有较高的 K^+/Na^+ 。本研究中发现, 盐、碱胁迫条件下水稻的 SST 与 SAT 定位在不同区间, 说明水稻耐盐性和耐碱性之间可能存在不同的遗传机制, 而盐胁迫下与 Na^+ 浓度相关的 $qSSNC3$ 和碱胁迫下与 Na^+/K^+ 相关的 $qASNK3$ 定位在了相邻区间, 盐胁迫下与 Na^+/K^+ 相关的 $qSSNK2$ 和碱胁迫下与 K^+ 浓度相关的 $qASKC2$ 定位在了相同区间, 说明盐、碱胁迫条件下的地上部 Na^+ 、 K^+ 浓度具有一定的遗传重叠。

3.2 盐、碱胁迫下 Na^+ 、 K^+ 的相关性与 QTL 分析

影响相关性状的 QTL 常常被定位在相同或相邻的染色体区域内^[29-31]。盐胁迫下, 郑洪亮等^[32]的研究发现, 影响水稻幼苗前期相对苗高的 RSH 与影响相对根数的 RRN 呈极显著正相关, $qRSH3$ 与 $qRRN3$ 定位在了第 3 染色体的相同区间 RM1324 ~ RM517; 碱胁迫下, 邹德堂等^[33]的研究表明, 影响水稻抽穗期叶长的 LI 与影响叶面积的 LAR 呈极显著正相关, $qALI8$ 与 $qALAR8$ 定位在了第 8 染色体的相同区间 RM22475 ~ Indel66。本研究中, SSNC 与

ASNK 呈显著正相关, SSNK 与 ASKC 呈极显著正相关, ASKC 与 ASNC 呈显著正相关, SAT 与 ASNC 呈显著正相关。同时通过 QTL 定位发现, $qSSNC3$ 和 $qASNK3$ 定位在了相邻区间 RM13893 ~ RM1350 和 RM1350 ~ RM504; $qSSNK2$ 和 $qASKC2$ 定位在了相同区间 RM341 ~ RM1358; $qASKC8$ 与 $qASNC8$ 定位在了相邻区间 RM1235 ~ RM547 和 RM547 ~ RM22750; $qSAT8$ 和 $qASNC8$ 定位在了相同区间 RM547 ~ RM22750, 表明这些 QTL 可能有部分重叠区域或存在紧密连锁, 或者为一因多效。

3.3 与前人研究结果的比较分析

到目前为止, 前人已对水稻耐盐、碱性 QTL 定位进行了大量研究^[34-36]。通过相同的 SSR 标记和比较图谱^[37-39], 将本研究定位到的苗期耐盐、耐碱 QTL 与前人耐盐、耐碱 QTL 结果进行比较, 发现本研究检测到的 15 个 QTL 中有 13 个与前人定位在相邻或相同区间。本研究中影响苗期地上部盐害级别的 $qSST3$ 与程立锐^[19]在盐胁迫下检测到的影响根部 Na^+ 浓度的 $qSRNC3-1$ 定位在了相邻区间; $qSST5$ 与柴路^[20]在盐胁迫下检测到的影响单株产量的 $QTgw5$ 定位在了相邻区间; $qSST11$ 与在盐胁迫下检测到的影响千粒质量的 $QCyp11$ 定位在了相邻区间^[20]; $qSSNC9$ 、 $qSSNC3$ 、 $qSSKC11$ 、 $qSSNK2$ 分别与在盐胁迫下检测到的影响单株产量的 $QTgw9$ ^[20]、影响发芽率的相对盐害率 $qSRGP3-2$ ^[21]、影响单株产量的 GYP ^[20]、影响 Na^+ 浓度的 $QSnC2$ ^[19] 定位在了相邻区间。影响苗期地上部 K^+ 浓度的 $qASKC8$ 与在碱胁迫下检测到的影响千粒质量的 GW 定位在了相邻区间^[19]; $qASNK3$ 与曲英萍^[21]在碱胁迫下检测到的影响死叶率的 $qADLR3-2$ 定位在了相邻区间; $qASKC2$ 、 $qASNC12$ 、 $qSAT3$ 、 $qSAT7$ 分别与在碱胁迫下检测到的影响幼苗前期碱害率的 ADS ^[25]、影响根数的 $qN-ARN3$ ^[24]、影响地上部 Na^+/K^+ 浓度的 $qSNK3$ ^[22]、影响发芽率相对盐害率的 $qAGRA7-2$ 定位在了相邻区间^[23]。这些 QTL 能在不同遗传背景下被检测到, 表明它们是稳定的 QTL。另外, 本研究定位在相同区间 RM547 ~ RM22750 的 $qSAT8$ 和 $qASNC8$, 在前人研究中未见报道, 可能是新的 QTL 位点, 有待进一步研究。

3.4 结论

本研究在盐、碱 2 种胁迫条件下共定位到了 15 个 QTL, 其中盐、碱胁迫条件下分别检测到 7, 8 个 QTL, 分布在第 2, 3, 5, 7, 8, 9, 11 和 12 染色体上, 表型贡献率在 6.10% ~ 28.00%, 其中 13 个 QTL 与前人定位在相邻或相同区间, 而位于 RM547 ~

RM22750 之间的 *qSAT8* 和 *qASNC8* 为新的 QTL 位点。

水稻苗期耐盐性和耐碱性之间可能存在不同的遗传机制,而盐、碱胁迫条件下地上部 Na⁺、K⁺ 浓度具有一定的遗传重叠。

参考文献:

- [1] 王苗,齐树亭,葛美丽. 盐生植物对滨海盐渍土生物改良的研究进展[J]. 安徽农业科学,2008,36(7):2898-2899,2954. doi:10.13989/j.cnki.0517-6611.2008.07.045.
Wang M, Qi S T, Ge M L. Research progress on the biological improvement of the coastal saline soil by halophytes[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2008, 36(7):2898-2899,2954.
- [2] 汪斌,兰涛,吴为人. 盐胁迫下水稻苗期 Na⁺ 含量的 QTL 定位[J]. 中国水稻科学,2007,21(6):585-590. doi:10.16819/j.1001-7216.2007.06.005.
Wang B, Lan T, Wu W R. Mapping of QTLs for Na⁺ content in rice seedlings under salt stress[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2007, 21(6):585-590.
- [3] 刘滨硕,康春莉,王鑫,包国章. 羊草对盐碱胁迫的生理生化响应特征[J]. 农业工程学报,2014,30(23):166-173. doi:10.3969/j.issn.1002-6819.2014.23.021.
Liu B S, Kang C L, Wang X, Bao G Z. Physiological and biochemical response characteristics of *Leymus chinensis* to saline-alkali stress[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2014, 30(23):166-173.
- [4] 张新春,庄炳昌,李自超. 植物耐盐性研究进展[J]. 玉米科学,2002,10(1):50-56. doi:10.3969/j.issn.1005-0906.2002.01.015.
Zhang X C, Zhuang B C, Li Z C. Advances in study of salt-stress tolerance in plants[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2002, 10(1):50-56.
- [5] 梁正伟,杨福,王志春,陈渊. 盐碱胁迫对水稻主要生育性状的影响[J]. 生态环境,2004,13(1):43-46. doi:10.3969/j.issn.1674-5906.2004.01.014.
Liang Z W, Yang F, Wang Z C, Chen Y. Effect of the main growth characteristics of rice under saline-alkali stress[J]. *Ecology and Environment*, 2004, 13(1):43-46.
- [6] 王英,张国民,李景鹏,马军韬,王永力,张丽艳,邓凌伟. 寒地粳稻耐盐碱性种质筛选及相关性状的 QTL 定位[J]. 作物杂志,2016(6):1-8. doi:10.16035/j.issn.1001-7283.2016.06.001.
Wang Y, Zhang G M, Li J P, Ma J T, Wang Y L, Zhang L Y, Deng L W. Advances in alkaline tolerance of *japonica* rice in cold zone[J]. *Crops*, 2016(6):1-8.
- [7] 王志欣. 东北粳稻耐盐碱性种质筛选及相关性状的 QTL 定位[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2012.
Wang Z X. Screening of salt-tolerant alkaline germplasm and QTL mapping of related traits in rice in Northeast China[D]. Harbin:Northeast Agricultural University,2012.
- [8] Kumar K, Kumar M, Kim S R, Ryu H, Cho Y G. Insights into genomics of salt stress response in rice[J]. *Rice*, 2013, 6(1):1. doi:10.1186/1939-8433-6-27.
- [9] Sabouri H, Rezai A M, Moumeni A, Kavousi A, Katouzi M, Sabouri A. QTLs mapping of physiological traits related to salt tolerance in young rice seedlings[J]. *Biologia Plantarum*, 2009, 53(4):657-662. doi:10.1007/s10535-009-0119-7.
- [10] Thomson M, de Ocampo M, Egdane J A, Rahman M A, Sajise A G C, Adorada D, Tumimbang E, Blumwald E, Seraj Z I, Singh R K, Gregorio G B, Ismail A M. Characterizing the *Saltol* quantitative trait locus for salinity tolerance in rice[J]. *Rice*, 2010, 3(2):148-160. doi:10.1007/s12284-010-9053-8.
- [11] 祁栋灵. 水稻耐碱性数量性状座位(QTLs)初步分析[D]. 雅安:四川农业大学,2006.
Qi D L. Preliminary analysis of rice alkali tolerance quantitative trait loci (QTLs) [D]. Yaan:Sichuan Agricultural University,2006.
- [12] 杨静. 利用双向导入系剖析水稻耐盐 QTL 定位的遗传背景效应[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2009. doi:10.7666/d.d072699.
Yang J. Analysis of genetic background effects of salt-tolerant QTL mapping in rice using two-way introduction [D]. Harbin:Northeast Agricultural University,2009.
- [13] Lee S Y, Ahn J H, Cha Y S, Yun D W, Lee M C, Ko J C, Lee K S, Eun M Y. Mapping QTLs related to salinity tolerance of rice at the young seedling stage [J]. *Plant Breeding*, 2007, 126(1):43-46. doi:10.1111/j.1439-0523.2007.01265.x.
- [14] 顾兴友,梅曼彤,严小龙,郑少玲,卢永根. 水稻耐盐性数量性状位点的初步检测[J]. 中国水稻科学,2000,14(2):65-70. doi:10.3321/j.issn:1001-7216.2000.02.001.
Gu X Y, Mei M T, Yan X L, Zheng S L, Lu Y G. Preliminary detection of quantitative trait loci for salt tolerance in rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2000, 14(2):65-70.
- [15] 邢军,常汇琳,王敬国,刘化龙,孙健,郑洪亮,赵宏伟,邹德堂. 盐、碱胁迫条件下水稻 Na⁺、K⁺ 浓度的 QTL 分析[J]. 中国农业科学,2015,48(3):604-612. doi:10.3864/j.issn.0578-1752.2015.03.19.
Xing J, Chang H L, Wang J G, Liu H L, Sun J, Zheng H L, Zhao H W, Zou D T. QTL analysis of Na⁺ and K⁺ concentrations in *Japonica* rice under salt and alkaline stress [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(3):604-612.
- [16] Xing W, Zhao H W, Zou D T. Detection of main-effect and epistatic QTL for yield-related traits in rice under drought stress and normal conditions [J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 2014, 94(4):633-641. doi:10.4141/cjps2013-297.
- [17] Li H H, Ye G Y, Wang J K. A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping [J]. *Genetics*, 2007, 175(1):361-374. doi:10.1534/genetics.106.066811.
- [18] McCouch S R, Cho Y G, Yang M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H, Kinoshita T. Report on QTL nomenclature [J]. *Rice Genet Newslet*, 1997, 14:11-13.
- [19] 程立锐. 利用双向导入系和重组自交系研究水稻重要农艺性状的遗传规律[D]. 北京:中国农业科学院,2011. doi:10.7666/d.Y1932863.
Cheng L R. Study on the inheritance of important agronomic traits of rice by using two-way introduction system and recombinant inbred lines [D]. Beijing:Chinese Academy of Agricultural Sciences,2011.
- [20] 柴路. 利用高代回交导入系定位水稻全生育期耐盐 QTL [D]. 北京:中国农业科学院,2013.
Chai L. Using high-generation backcross introduction to locate salt-tolerant QTLs in rice during the whole growth period [D]. Beijing:Chinese Academy of Agricultural Sciences,2013.

- [21] 曲英萍. 水稻耐盐碱性 QTLs 分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2007.
Qu Y P. Analysis of salt and alkaline QTLs in rice[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2013.
- [22] 李宁. 水稻苗期耐碱 QTL 分析[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2016.
Li N. QTL analysis of alkali tolerance in rice seedling [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2016.
- [23] 梁晶龙. 利用重组自交系群体的水稻耐盐/碱性 QTL 定位分析[D]. 重庆: 重庆师范大学, 2013.
Liang J L. Salt-tolerant/alkaline QTL mapping of rice using recombinant inbred lines [D]. Chongqing: Chongqing Normal University, 2013.
- [24] 索艺宁, 张春可, 于乔乔, 张恩源, 谢冬微, 冷月, 王亮, 孙健. 盐、碱胁迫下水稻苗期根数和根长的 QTL 分析[J]. 华北农学报, 2018, 33(5): 9-15. doi: 10.7668/hbxb. 2018. 05. 002.
Suo Y N, Zhang C K, Yu Q Q, Zhang E Y, Xie D W, Leng Y, Wang L, Sun J. QTL analysis of root number and root length in rice seedling stage under salt and alkali stress[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2018, 33(5): 9-15.
- [25] 程海涛, 姜华, 薛大伟, 郭龙彪, 曾大力, 张光恒, 钱前. 水稻芽期与幼苗前期耐碱性状 QTL 定位[J]. 作物学报, 2008, 34(10): 1719-1727. doi: 10.3321/j.issn.0496-3490. 2008. 10. 006.
Cheng H T, Jiang H, Xue D W, Guo L B, Zeng D L, Zhang G H, Qian Q. Mapping of QTLs underlying tolerance to alkali at germination and early seedling stages in rice [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(10): 1719-1727.
- [26] 陈剑, 潘晓飏, 谢留杰, 黄善军. 盐胁迫对水稻恢复系苗期生长生理的影响[J]. 浙江农业科学, 2016, 57(7): 1039-1042. doi: 10.16178/j.issn.0528-9017. 20160725.
Chen J, Pan X B, Xie L J, Huang S J. Effects of salt stress on growth physiology of rice restorer lines at seedling stage[J]. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2016, 57(7): 1039-1042.
- [27] 郑少玲, 严小龙. 盐胁迫下不同水稻基因型根中 Na^+ 和 Cl^- 分布情况比较[J]. 华南农业大学学报, 1996, 17(4): 24-28.
Zheng S L, Yan X L. Distribution of Na^+ and Cl^- in the roots of different rice genotypes under salt stress [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 1996, 17(4): 24-28.
- [28] Sharma S K. Mechanism of tolerance in rice varieties differing in sodicity tolerance[J]. *Plant and Soil*, 1986, 93(1): 141-145. doi: 10.1007/BF02377155.
- [29] Veldboom L R, Lee M, Woodman W L. Molecular-marker facilitated studies in an elite maize population: I. linkage analysis and determination of QTL for morphological traits[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1994, 88: 7-16. doi: 10.1007/BF00222387.
- [30] Lin H X, Qian H R, Zhuang J Y, Lu J, Min S K, Xiong Z M, Huang N, Zheng K L. RFLP mapping of QTLs for yield and related characters in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92: 920-927. doi: 10.1007/BF00224031.
- [31] Xiao J, Li J, Yuan L, Tanksley S D. Identification of QTLs affecting traits of agronomic importance in a recombinant inbred population derived from a subspecific rice cross[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92: 230-244. doi: 10.1007/BF00223380.
- [32] 郑洪亮, 刘博文, 赵宏伟, 王敬国, 刘化龙, 孙健, 邢军, 邹德堂. 利用连锁和关联分析定位粳稻芽期及幼苗前期耐盐性 QTL[J]. 中国水稻科学, 2014, 28(4): 358-366. doi: 10.3969/j.issn.1001-7216. 2014. 04. 004.
Zheng H L, Liu B W, Zhao H W, Wang J G, Liu H L, Sun J, Xing J, Zou D T. Identification of QTLs for salt tolerance at the germination and early seedling stage using linkage and association analysis in japonica rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2014, 28(4): 358-366.
- [33] 邹德堂, 张恩源, 孙健, 王敬国, 刘化龙, 郑洪亮. 盐、碱条件下水稻剑叶形态相关性状 QTL 分析[J]. 东北农业大学学报, 2017, 48(11): 9-17. doi: 10.3969/j.issn.1005-9369. 2017. 11. 002.
Zou D T, Zhang E Y, Sun J, Wang J G, Liu H L, Zheng H L. QTL analysis on characters related to flag leaf morphology of rice under salt and alkali conditions [J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2017, 48(11): 9-17.
- [34] Flowers T J, Koyama M L, Flowers S A, Sudhakar C, Singh K P, Yeo A R. QTL: their place in engineering tolerance of rice to salinity [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(342): 99-106. doi: 10.1093/jexbot/51.342.99.
- [35] Pandit A, Rai A, Bal S, Sinha S, Kumar V, Chauhan M, Gautam R K, Singh R, Sharma P C, Singh A K, Gaikwad K, Sharma T R, Mohapatra T, Singh N K. Combining QTL mapping and transcriptome profiling of bulked RILs for identification of functional polymorphism for salt tolerance genes in rices (*Oryza sativa* L.) [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2010, 284(2): 121-136. doi: 10.1007/s00438-010-0551-6.
- [36] Mohammadi R, Mendiolo M S, Diaz G Q, Gregorio G B, Singh R K. Mapping quantitative trait loci associated with yield and yield components under reproductive stage salinity stress in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Journal of Genetics*, 2013, 92: 433-443. doi: 10.1007/s12041-013-0285-4.
- [37] Temnykh S, Declerck G, Lukashova A, Lipovich L, Cartinhour S, McCouch S. Computational and experimental analysis of microsatellites in rice (*Oryza sativa* L.): frequency, length variation, transposon associations, and genetic marker potential [J]. *Genome Research*, 2001, 11: 1441-1452. doi: 10.1101/gr.184001.
- [38] Kurata N, Nagamura Y, Yamamoto K, Harushima Y, Sue N, Wu J, Antonio B A, Shomura A, Shimizu T, Lin S Y, Inoue T, Fukuda A, Shimano T, Kuboki Y, Toyama T, Miyamoto Y, Kirihara T, Hayasaka K, Miyao A, Monna L, Zhong H S, Tamura Y, Wang Z X, Momma T, Umehara Y, Yano M, Sasaki T, Minobe Y. A 300 kilobase interval genetic map of rice including 883 expressed sequences [J]. *Nature Genetics*, 1994, 8(4): 365-372.
- [39] Ware D, Jaiswal P, Ni J J, Pan X, Chang K. Gramene: a resource for comparative grass genomics [J]. *Nucleic Acid Research*, 2001, 30(1): 103-105. doi: 10.1093/nar/30.1.103.