



水稻耐盐相关动态 QTL 的加性和上位性与环境互作分析

孙 健, 尹天娇, 王 烁, 李嘉明, 冷 月, 邹德堂 *

(东北农业大学农学院, 哈尔滨 150030)

摘要: 钠离子(Na^+)、钾离子(K^+)含量和 Na^+/K^+ 值是影响水稻耐盐性的关键指标。水稻的耐盐性由数量性状位点(QTL)控制, 目前在水稻苗期已经鉴定了大量 Na^+ 、 K^+ 含量和 Na^+/K^+ 的 QTL, 但在田间生长期鉴定的 QTL 数量较少。该研究以粳稻‘东农 425’和‘长白 10’杂交衍生的重组自交系(RIL)群体为材料, 对田间试验条件下的盐胁迫和对照进行联合分析, 在水稻不同发育时期鉴定 Na^+ 、 K^+ 含量和 Na^+/K^+ 的发育动态 QTL, 并采用混合线性模型(MCIM)分析各 QTL 的加性(A)和上位性(AA)及其与环境的互作效应(QE)。结果表明:(1) 盐胁迫条件下, 亲本和 RIL 群体的茎 Na^+ 含量(SNC)、茎 Na^+/K^+ (SN/K)、叶 Na^+ 含量(LNC)和叶 Na^+/K^+ (LN/K)在各时期均高于对照, 茎 K^+ 含量(SKC)和叶 K^+ 含量(LKC)均低于对照, 对照条件下双亲性状在大多数时期均无显著差异; 盐胁迫下两个亲本的多个性状在不同发育时期存在显著差异, 其中, SNC 和 LKC 在 4 个时期差异显著, SN/K 和 LN/K 在 3 个时期差异显著, SKC 和 LNC 在 2 个时期差异显著。(2) 采用非条件和条件 QTL 作图方法, 共检测到 13 个加性 QTL 和 11 对上位性 QTL, 其中包括 14 个非条件 QTL 和 10 个条件 QTL; 而 13 个加性 QTL 中有 8 个, 11 对上位性 QTL 中有 7 个具有环境互作效应。(3) *qSKC5-1* 在水稻 4 个发育阶段均被检测到, 其在调控水稻耐盐性中发挥着重要作用。SNC、SN/K 和 LN/K 的所有 QTL 均检测到加性 \times 环境互作效应, 2 对控制 SNC 的上位性 QTL 均检测到上位性 \times 环境互作效应, 说明这些性状的 QTL 对盐环境较为敏感。研究发现, 田间生长条件下水稻 Na^+ 、 K^+ 含量和 Na^+/K^+ 的 QTL 表达与发育时期密切相关; 水稻田间生长条件下耐盐性的遗传非常复杂, 在利用分子标记辅助选择(MAS)培育耐盐水稻新材料应该考虑上位性和环境互作效应。

关键词: 水稻; 耐盐性; QTL; 发育动态; 上位性; 环境互作

中图分类号: Q343.1¹⁺⁷; Q948.1 **文献标志码:** A

Dynamic Quantitative Trait Loci (QTLs) with Additive, Epistatic and QTL \times Environment Interaction Effects for Salt Tolerance in Rice

SUN Jian, YIN Tianjiao, WANG Shuo, LI Jiaming, LENG Yue, ZOU Detang *

(College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: Sodium (Na^+), potassium (K^+) contents and Na^+/K^+ ratio are the key indexes that affect the salt tolerance of rice. The salt tolerance of rice is controlled by quantitative trait loci (QTLs). At present, a number of quantitative trait loci for Na^+ and K^+ contents, as well as the Na^+/K^+ ratio, have been identified at the seedling stage, but few have been identified at the field growth stage. In this study, using a recombinant inbred line (RIL) population derived from a cross between ‘Dongnong 425’ and ‘Changbai

收稿日期: 2020-07-09; 修改稿收到日期: 2020-10-03

基金项目: 黑龙江省普通本科高等学校青年创新人才培养计划(UNPYSCT-2017024)

作者简介: 孙 健(1984—), 男, 博士, 副教授, 主要从事作物种质资源创新及生物技术研究。E-mail: sunjian8416@163.com

* 通信作者: 邹德堂, 教授, 博士生导师, 主要从事水稻遗传育种研究。E-mail: zoudt@sina.cn

10', dynamic QTLs for Na^+ content, K^+ content and the Na^+/K^+ ratio were identified by a combined analysis of salt stress and control conditions at different developmental stages during the field growth stage of rice. The additive (A), epistatic (AA), and QTL \times environmental interaction effects (QE) of these QTLs were analyzed using a mixed linear model (MCIM). The results show that: (1) under the salt stress condition, the Na^+ content of stems (SNC), Na^+/K^+ ratio of stems (SN/K), Na^+ content of leaves (LNC) and Na^+/K^+ ratio of leaves (LN/K) in parents and RIL population were all higher than those of the control at each stage, while the K^+ content of stems (SKC) and K^+ content of leaves (LKC) were all lower than those of the control. There was no significant difference of traits between parents at most stages under control condition. Under the salt stress, a number of traits of the two parents were significantly different at different development stages, among which SNC and LKC were significantly different at four stages, SN/K and LN/K were significantly different at three stages, and SKC and LNC were significantly different at two stages. (2) In total, 13 additive and 11 epistatic QTLs, including 14 unconditional and 10 conditional QTLs were detected using unconditional and conditional QTL mapping methods. We noted that 8 out of 13 additive QTLs and 7 out of 11 epistatic QTLs had significant QE effects. (3) *qSKC5-1* was detected at four developmental stages, suggesting a key role in regulating the salt tolerance of rice. The additive \times QE effect was detected in all QTLs of SNC, SN/K and LN/K, and the epistatic \times QE effect was detected in all QTLs controlling SNC, indicating that the QTLs of these traits were more sensitive to salt environment. The present study demonstrates that the expression of QTLs for Na^+ content, K^+ content and Na^+/K^+ ratio in rice during the field growth stage was closely related to the developmental stages. The heredity of salt tolerance of rice under field growth condition is very complex. Epistatic and QE effects should be considered in producing new salt-tolerant rice materials by molecular marker-assisted selection (MAS).

Key words: rice (*Oryza sativa* L.); salt tolerance; QTL; dynamic development; epistasis; environmental interaction

土壤盐碱化是限制作物生产发展的重要环境因素^[1]。在全球范围内,超过 8 000 万 hm^2 的灌溉土地(约占灌溉土地总面积的 40%)已经被盐碱土破坏^[2]。水稻是世界上主要的粮食作物,但它也易受盐的影响,在水稻生长发育的各个阶段,盐害均会对其造成严重的危害^[3-4]。过量的盐会干扰水稻的代谢活动,造成细胞壁和内质网损伤、质壁分离、细胞质裂解,严重影响水稻的生长发育,甚至导致植株死亡^[5-7]。 Na^+ 是造成水稻盐胁迫的主要离子,过量的 Na^+ 抑制了 K^+ 的吸收,导致水稻细胞内 Na^+/K^+ 的改变^[8-9]。在各种耐盐机制中,细胞质中 Na^+ 含量低和 Na^+/K^+ 值低是盐胁迫下植物存活的重要因素。因此,低 Na^+ 含量和低 Na^+/K^+ 值是水稻表现耐盐性的关键指标^[10]。

培育耐盐碱品种是发展盐碱地水稻种植的有效方法^[11]。许多研究认为水稻的耐盐性是由数量性状位点(QTL)控制的^[12-14]。将已鉴定出的与耐盐性相关的 QTL 和分子标记用于分子标记辅助选择(molecular marker-assisted selection, MAS)中,可以加快耐盐水稻新材料的培育速度,从而扩大盐碱地水稻种植的面积^[6]。由于细胞内 Na^+ 、 K^+ 含量

和 Na^+/K^+ 与水稻品种的耐盐性密切相关,所以对 Na^+ 、 K^+ 含量和 Na^+/K^+ 进行 QTL 定位,有助于为培育耐盐水稻新品种提供重要基因位点。在水稻苗期,已经报道了一些与盐胁迫下 Na^+ 、 K^+ 含量和 Na^+/K^+ 相关的 QTL,包括根的 Na^+/K^+ ^[15-16],幼苗 Na^+ 含量、 K^+ 含量和 Na^+/K^+ ^[4,17],根和芽中 Na^+ 、 K^+ 浓度^[10, 18]等。Lin 等^[19]在水稻 1 号染色体上发现了控制盐胁迫下茎 K^+ 的主效 QTL (SKC1),利用 BC_2F_2 群体对该 QTL 进行了精细定位和图位克隆,对该基因的功能验证结果表明,SKC1 转化盐敏感品种时可以显著提高其耐盐性^[20]。此项研究结果为水稻耐盐 QTL 定位及基因克隆奠定了重要基础。

目前,有关数量性状的发育动态已经在水稻中进行了研究^[21-22],但还没有关于水稻不同发育阶段耐盐性 QTL 分析的报道,无法深入探讨水稻耐盐性的遗传基础。因此,本研究以两个粳稻品种杂交衍生的重组自交系(recombinant inbred lines, RIL)群体为材料,对盐胁迫条件下水稻田间生长期的 Na^+ 、 K^+ 含量和 Na^+/K^+ 的发育动态进行分析,旨在定位与水稻耐盐性相关的发育动态 QTL,并分析

其加性、上位性和环境互作效应,为解析水稻耐盐性的遗传基础提供参考,同时为耐盐水稻 MAS 育种奠定基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料

分别以水稻品种‘东农 425’、‘长白 10’为母本和父本进行杂交,从 F_2 代开始经单粒传构建包含 180 个株系的 RIL 群体用于 QTL 分析。其中,‘东农 425’是优质粳稻品种,但对盐敏感,‘长白 10’是中国东北地区盐碱地广泛种植的耐盐碱粳稻品种。

1.2 田间试验

田间试验于 2017 年在东北农业大学哈尔滨试验基地进行。亲本和 F_9 代 RIL 群体随机区组设计种植,单行区,行长 2 m,行距 30 cm,穴距 10 cm,3 次重复。盐胁迫在水稻分蘖盛期进行,用 6 dS/m(约 66 mmol/L)浓度的 NaCl 溶液灌溉,对照用正常水灌溉,直至水稻成熟。期间每天用电导率仪检测 NaCl 溶液浓度,如遇雨天或浓度变化则重新灌溉。其他栽培管理同当地生产田。

1.3 Na^+ 和 K^+ 含量测定

选择孕穗期(T_1)、抽穗期(T_2)、灌浆期(T_3)和完熟期(T_4)共 4 个发育时期对亲本和 RIL 群体进行取样。第 1 次取样为每行的第 2 株,以后依次为第 3、4、5 株,剪取主茎的茎和叶,用蒸馏水清洗,用滤纸擦干;干净的茎和叶在 105 °C 烘箱中杀青 30 min,然后在 80 °C 条件下烘干备用。

将完全干燥的样品研磨成粉末,过 100 目筛。准确称取 0.1000 g 样品,放入试管,在温度 90 °C 的乙酸(100 mmol/L)中提取 2 h^[19]。取 10 mL 上清液用 M410 型火焰光度计测定 Na^+ 和 K^+ 含量, Na^+/K^+ 为 Na^+ 含量和 K^+ 含量的比值。用于 QTL 定位的耐盐相关性状包括茎和叶的 Na^+ 含量、 K^+ 含量、 Na^+/K^+ ,分别表示为 SNC、SKC、SN/K 和 LNC、LKC、LN/K。

1.4 QTL 分析

用 SPSS 13.0 软件进行基本统计分析,使用表型数据的 3 次重复平均值进行 QTL 分析。利用 102 个 SSR 标记和 113 个 Indel 标记构建遗传连锁图谱,图谱长 2 372.4 cM,标记间的平均距离为 11.0 cM^[23]。基于 Zhu^[24] 提出的发育动态理论模型对非条件和条件 QTL 进行分析。非条件 QTL 是从基因表达的初始时期到 T 时期的累积效应,而条件 QTL 则是(T-1)到 T 时期的净效应。利用

QGA 网站(<http://ibi.zju.edu.cn/software/qga/>)计算 T 时期的条件表型值和 T-1 时期的给定表型值。用 QTL Network 软件(v2.0)^[25]的混合线性模型(MCIM)对 QTL 进行加性(A)、上位性(AA)和环境互作效应(QE)分析。在 95% 置信水平上采用 1 000 次排列确定 QTL 的 LOD 值。QTL 命名遵循 McCouch 等^[26]的命名规则。

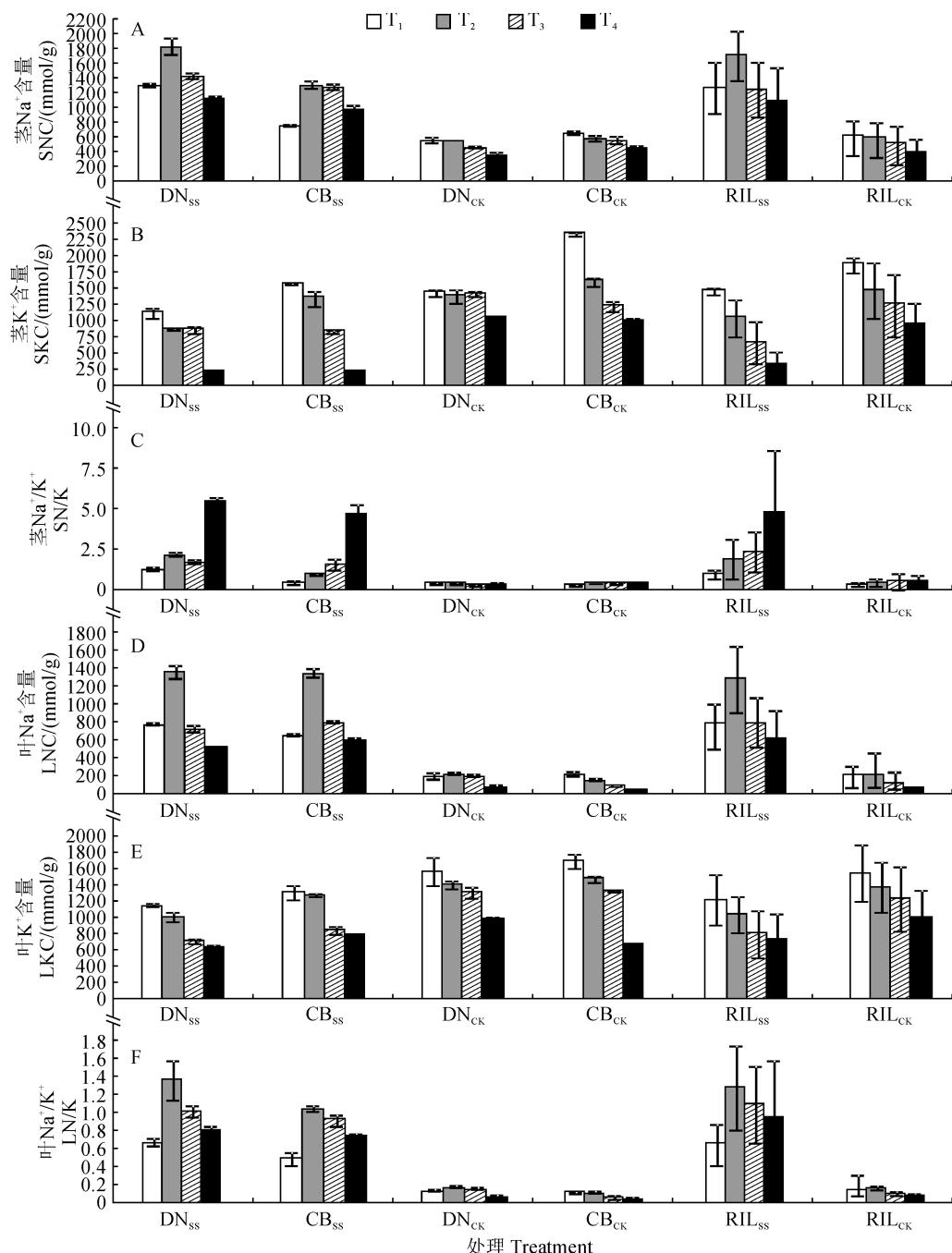
2 结果与分析

2.1 水稻茎叶 Na^+ 、 K^+ 含量和 Na^+/K^+ 的表型变异分析

图 1 显示,与相应对照相比较,盐胁迫水稻亲本和 RIL 群体的 SNC、SN/K、LNC 和 LN/K 值在各发育时期均明显提高,而它们的 SKC 和 LKC 值在各时期均明显降低。在对照条件下,双亲间各耐盐相关性状在大多数时期均无显著差异,双亲各性状数据值各时期均在 RIL 群体变异范围之内,并接近 RIL 群体均值,RIL 群体没有出现超亲分离现象。在盐胁迫条件下,双亲间 SNC 和 LKC 在 4 个发育时期均存在显著差异,而 SN/K 和 LN/K 在 3 个发育时期均存在显著差异,SKC 和 LNC 在 2 个发育时期均存在显著差异;双亲各性状数据值各时期均在 RIL 群体变异范围之内,并接近 RIL 群体均值,RIL 群体没有出现超亲分离现象。另外,RIL 群体绝大多数性状的偏度和峰度绝对值小于 1,说明本群体的 Na^+ 、 K^+ 含量和 Na^+/K^+ 表型数据适合进行 QTL 分析。

2.2 水稻耐盐相关性状发育动态 QTL 的加性和加性×环境互作分析

利用 QTL Network 软件的 MCIM 模型对 RIL 群体在盐胁迫和对照条件下的表型性状进行联合分析,在 4 个发育时期共检测到 9 个非条件加性 QTL 和 4 个条件加性 QTL,分布在水稻第 1、2、3、5、7、9、12 号染色体上,可解释 0.31%~12.90% 的表型变异(表 1)。分别检测到控制 SNC、SKC 和 SN/K 的非条件加性 QTL 1 个、3 个和 2 个,检测到控制 SKC 的条件加性 QTL 2 个。其中, $q\text{SKC}5-1$ 在 4 个时期被连续检测到,加性效应为 -131.6~-80.33,增效等位基因均来自父本‘长白 10’,解释表型变异的贡献率为 7.14%~12.90%,是控制盐胁迫下水稻茎 K^+ 含量的主效 QTL。分别检测到 1 个控制 LNC、LKC 和 LN/K 的非条件加性 QTL,加性效应均为负值,增效等位基因来自父本‘长白 10’;检测到 2 个控制 LNC 的条件加性 QTL,增效等



DN. 东农 425; CB. 长白 10; SS. 盐胁迫; CK. 对照; $T_1 \sim T_4$. 分别代表孕穗期、抽穗期、灌浆期和完熟期 4 个水稻发育时期

图 1 盐胁迫和对照水稻 RIL 群体和亲本不同发育时期叶片和茎 Na^+ 、 K^+ 含量和 Na^+/K^+ 的表型值

DN. Dongnong 425; CB. Changbai 10; SS. Salt stress; CK. Control; $T_1 \sim T_4$ represent the booting stage,

heading stage, filling stage and maturing stage four developmental stages, respectively

Fig. 1 Phenotypic values of RIL population and parents for Na^+ , K^+ contents and Na^+/K^+ ratio in stems and leaves of rice at different developmental stages under the salt stress and control conditions

位基因分别来自父本长‘白 10’和母本‘东农 425’。

上述 13 个加性 QTL 中,有 4 个只具有加性效应,9 个同时具有加性效应和加性×环境互作效应(表 2)。SNC、SN/K 和 LN/K 的所有 QTL 均检测到加性×环境互作效应,说明这些性状的 QTL 对

盐环境较为敏感。

2.3 水稻耐盐相关性状发育动态 QTL 的上位性和上位性×环境互作分析

在不同发育阶段共检测到 11 对上位性 QTL(表 2),这些 QTL 解释了 0.11%~7.91% 的表型变

表1 盐胁迫和对照条件下 Na^+ 、 K^+ 含量和 Na^+/K^+ 发育动态QTL的加性(A)和加性×环境互作(AE)效应

Table 1 Additive (A) and additive × environment interaction (AE) effects of dynamic QTLs for Na^+ content, K^+ content and Na^+/K^+ ratio under salt stress and control conditions

性状 Trait	QTL	染色体 Chr.	标记区间 Marker interval	时期 Stage	加性效应(A) Additive effect		加性×环境互作效应(AE) Additive × environment interaction effect		
					效应 Effect	贡献率 $h^2/\%$	AE_{SS}	AE_{CK}	贡献率 $h^2/\%$
茎 Na^+ 含量 SNC	qSNC1	1	RM1360-RM243	T ₄	113.74	12.08	69.65	-69.59	4.02
	qSKC1	1	Indel10-RM529	T ₃	-63.84	5.95			
	qSKC5-1	5	RM18376-RM509	T ₁	-95.4	8.13	4.45	-4.24	1.12
茎 K^+ 含量 SKC	qSKC5-1	5	RM18376-RM509	T ₂	-131.6	12.90	5.83	-5.12	1.65
	qSKC5-1	5	RM18376-RM509	T ₃	-112.17	11.36	6.17	-5.94	2.08
	qSKC2	2	RM12865-RM12941	T ₄	-80.33	7.14	3.45	-3.20	0.72
茎 Na^+/K^+ SN/K	qSKC9	9	RM285-RM201	T ₃ /T ₂	60.11	6.49	-161.79	162.01	3.43
	qSKC5-2	5	RM598-Indel40	T ₄ /T ₃	-4.11	0.31	-28.47	28.56	0.72
	qSNK1	1	RM243-RM490	T ₄	-1.54	1.41	-1.25	1.25	1.26
叶 Na^+ 含量 LNC	qSNK7	7	RM418-RM320	T ₄	-1.09	1.75	-1.02	1.02	1.81
	qLNC12	12	RM1310-RM1264	T ₂	-115.20	7.77	63.14	-63.33	4.48
	qLNC12	12	RM1310-RM1264	T ₂ /T ₁	-47.98	4.15	49.87	-50.11	4.26
叶 K^+ 含量 LKC	qLKC7	7	RM1357-RM1306	T ₃	-62.15	7.17			
叶 Na^+/K^+ LN/K	qLNC7	7	RM418-RM320	T ₄	-0.43	3.05	-0.11	0.11	1.06

注: AE_{SS} 和 AE_{CK} 分别表示盐胁迫和对照条件下的加性×环境互作效应

Note: AE_{SS} and AE_{CK} indicate the additive QTL × environment interaction effects in salt stress and control conditions, respectively

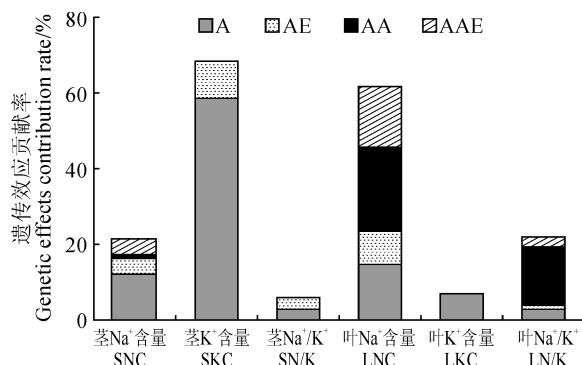
表2 盐胁迫和对照条件下 Na^+ 、 K^+ 含量和 Na^+/K^+ 发育动态QTL的上位性(AA)和上位性×环境互作(AAE)效应

Table 2 Epistatic (AA) and epistatic × environment interaction (AAE) effects of dynamic QTLs for Na^+ content, K^+ content and Na^+/K^+ ratio under the salt stress and control conditions

性状 Trait	QTL _i	标记区间 Marker interval _i	QTL _j	标记区间 Marker interval _j	时期 Stage	上位性效应 Epistatic effect (AA)		上位与环境互作效应(AAE) Epistatic × environment interaction effect		
						效应 Effect	贡献率 $h^2/\%$	AAE_{SS}	AAE_{CK}	贡献率 $h^2/\%$
茎 Na^+ 含量 SNC	qSNC4	RM16794-RM471	qSNC7	RM1357-RM1306	T ₁	-20.80	0.11	-6.84	6.77	0.42
	qSNC2	RM12865-RM12941	qSNC9	RM285-RM201	T ₄ /T ₃	-68.85	1.24	-118.43	120.78	3.82
叶 Na^+ 含量 LNC	qLNC6	RM528-Indel51	qLNC12	RM1310-RM1264	T ₂	-46.20	1.95	-62.45	63.09	2.46
	qLNC1-1	RM9-RM5	qLNC7-1	RM320-RM560	T ₃	-120.92	5.93	-91.59	93.64	4.54
叶 Na^+ 含量 LNC	qLNC1-2	RM486-Indel2	qLNC4	RM335-RM518	T ₄	23.18	0.81			
	qLNC7-2	RM1365-Indel59	qLNC10-1	RM474-RM24952	T ₅	-89.89	7.91	-76.33	74.49	6.85
叶 Na^+/K^+ LN/K	qLNC2	RM207-RM48	qLNC11	RM229-RM21	T ₃ /T ₂	28.07	1.62			
	qLNC3	RM1230-RM571	qLNC10-2	RM25213-Indel90	T ₄ /T ₃	58.06	3.60	29.07	-29.26	2.25
	qLNC7-1	RM180-Indel62	qLNC8	RM1235-RM22475	T ₄ /T ₃	-1.51	4.01			
叶 Na^+/K^+ LN/K	qLNC7-2	RM346-RM1279	qLNC8	RM1235-RM22475	T ₄ /T ₃	-2.01	5.91			
	qLNC7-3	RM1365-Indel59	qLNC7-4	RM1357-RM1306	T ₄ /T ₃	0.47	5.40	0.46	-0.42	2.32

注:i和j分别表示1对上位性QTL中的两个QTL; AAE_{SS} 和 AAE_{CK} 分别表示盐胁迫和对照条件下的上位性×环境互作效应

Note: i and j indicate the two QTLs in a pair of epistatic QTL, respectively; AAE_{SS} and AAE_{CK} indicate the epistatic QTL × environment interaction effects in salt stress and control conditions, respectively



A. 加性效应；AE. 加性×环境互作效应；AA. 上位性效应；
AAE. 上位性×环境互作效应

图 2 不同效应对耐盐相关性状的遗传贡献

A. Additive effects; AE. Additive × environment interaction effects; AA. Epistatic effects; AAE. Epistatic × environment interaction effects

Fig. 2 General contributions of different effects for traits related to salt tolerance

异。在 6 个性状中,只有 SNC、LNC 和 LN/K 检测到了上位性 QTL,而 SKC、SN/K 和 LKC 均未检测到。其中,在 T_1 和 T_4/T_3 时期,分别检测到控制 SNC 的 1 对非条件上位 QTL 和 1 对条件上位性 QTL ($qSNC4/qSNC7$ 和 $qSNC2/qSNC9$),分别解释 0.11% 和 1.24% 的表型变异贡献率;在 T_2 、 T_3 、 T_4 发育时期,共检测到 6 对控制 LNC 的上位性 QTL,包括 4 对非条件 QTL,2 对条件 QTL,解释 0.81%~7.91% 的表型变异贡献率,并以 $qLNC7-2/qLNC10-1$ 的贡献率最大,为 7.91%;在 T_4/T_3 时期,共检测到 3 对控制 LN/K 的条件上位性 QTL,解释 4.01%~5.40% 的表型变异贡献率,没有检测到非条件上位性 QTL。另外,在 11 对上位性 QTL 中,7 对同时具有上位性效应和上位性×环境互作效应,2 对控制 SNC 的上位性 QTL 均检测到上位性×环境互作效应。各上位性×环境互作效应解释表型变异的贡献率为 0.42%~6.85%,说明其遗传效应高度依赖于盐环境。

2.4 QTL 加性、上位性和环境互作效应对水稻耐盐相关性状的遗传贡献

对本研究中检测到 QTL 的加性效应(A)、加性×环境互作效应(AE)、上位性效应(AA)、上位性×环境互作效应(AAE)进行分析,其对水稻耐盐相关性状的遗传贡献如图 2 所示。其中,SNC 以加性效应为主,加性效应的遗传贡献超过总贡献的一半;SKC 和 SN/K 未检测到上位性 QTL,因此,加性效应和加性×环境互作效应对这两个性状的调控起关键作用;

4 种遗传效应对 LNC 的贡献均较大,其中以上位性效应的贡献最大;LKC 只检测到一个 QTL($qLKC7$),只有加性效应,因此,LKC 的表达受加性效应的影响较大;上位性效应在控制 LN/K 中起关键作用,可解释 15.32% 的表型变异,其他 3 个效应的贡献相对较小。

3 讨 论

Na^+ 、 K^+ 含量和 Na^+/K^+ 是决定植物耐盐性的重要因素。一般来说, Na^+ 含量低和 Na^+/K^+ 低被认为有利于提高植物的耐盐性^[27]。在本研究中,盐胁迫下 Na^+ 在水稻品种‘长白 10’地上部的积累在大部分时期明显少于品种‘东农 425’,可能是‘长白 10’较‘东农 425’耐盐性强的原因。‘长白 10’的 SNC 在各发育时期均低于‘东农 425’,而其 LNC 在 T_3 和 T_4 时期却高于‘东农 425’。通过进一步分析可知,‘长白 10’的 LKC 在盐胁迫下各发育时期均高于‘东农 425’,导致其 LN/K 低于‘东农 425’,因此,低 Na^+/K^+ 对提高‘长白 10’的耐盐性也起到了关键作用。

传统的 QTL 定位是利用初始时期和最终时期表型值的差异来评估 QTL 表达在各时期的累积效应。这种静态的 QTL 分析方法不能估计 QTL 表达在不同发育时期的瞬时变化,因此,QTL 在发育过程中的相互作用不能反映出来。自从 Zhu^[24] 提出条件 QTL 分析以来,基于非条件和条件 QTL 分析的动态 QTL 定位策略已用于多种作物中^[28-31]。非条件 QTL 可以解释从一个特定时期开始到结束的累积基因效应,条件 QTL 可以解释在特定发育时期起作用而不受其他时期基因表达影响的净基因效应^[32]。本研究采用非条件和条件 QTL 分析方法,通过对不同发育时期盐胁迫和对照条件的联合分析,定位了水稻耐盐相关性状的加性和上位性动态 QTL。其中,水稻耐盐相关性状 SN/K 和 LKC 只检测到了非条件 QTL,而 SKC 的非条件 QTL 比条件 QTL 的数量明显多,说明这些性状的加性 QTL 是以从盐胁迫开始到发育过程中的任何 T 时期的累积效应为主。同时,还检测到控制 SNC 的 2 个非条件和 1 个条件 QTL,检测到控制 LNC 的 5 个非条件和 4 个条件 QTL,说明控制这两个性状的加性和上位性 QTL 同时具有初始到 T 时期的累积效应和(T-1)到 T 时期的净效应。另外,检测到控制 LN/K 的 1 个非条件 QTL 和 3 个条件 QTL,说明控制 LN/K 的 QTL 是以净效应为主。以上结果

表明,采用具有非条件和条件 QTL 的联合分析方法可以检测到更多的 QTL,这样不仅可以解析 QTL 表达的最终结果,而且可以确定其具体的发育阶段。

上位性效应已被证明在数量性状的遗传中普遍存在^[33-34]。当 1 个 QTL 位点参与 1 对位点的上位性互作时,其效应主要依赖于另一个位点的基因型^[35]。此外,环境互作效应是影响数量性状的另一个重要因素。到目前为止,还鲜有关于上位性效应和环境互作效应在田间试验条件下影响水稻耐盐性的研究。本研究共检测到 11 对上位性 QTL,在 13 个加性 QTL 中仅有 2 个加性 QTL (*qSKC2* 和 *qLNC12*) 参与了上位性互作性效应。说明绝大部分上位性 QTL 位点在单独存在时可能对水稻耐盐性没有显著影响,而是通过与其他 QTL 位点的相互作用发挥功能的。同时,13 个加性 QTL 中有 8 个具有环境互作效应,11 对上位性 QTL 中有 7 对

具有环境互作效应,说明大多数耐盐性状的遗传效应高度依赖于盐环境。从育种的角度来看,依赖于环境的 QTL 在特定环境中可能会起到很大的作用^[36]。因此,本研究中检测到的具有环境互作效应的 QTL 在盐环境中可能会发挥重要作用。

综上所述,本研究结合发育动态、上位性和环境互作等理论,定位了田间生长条件下水稻耐盐相关性状的 QTL。*qSKC5-1* 在 4 个发育时期均被检测到,表明其在调控水稻耐盐性中发挥着重要作用,今后应通过精细定位和图位克隆进一步验证其功能。此外,本研究检测到的 QTL 有的只有加性、上位性效应,有的同时具有加性、上位性或环境互作效应,他们对性状的遗传贡献也差别较大,说明田间试验条件下水稻耐盐性的遗传是非常复杂的。因此,在利用这些 QTL 进行耐盐性分子标记辅助选择 (MAS) 时,育种者应注意上位性效应以及环境互作效应。

参考文献:

- [1] KUMAR K, KUMAR M, KIM S R, et al. Insights into genomics of salt stress response in rice[J]. *Rice*, 2013, **6**: 27.
- [2] XIONG L, ZHU J K. Abiotic stress signal transduction in plants: molecular and genetic perspectives[J]. *Physiology Plantarum*, 2001, **12**: 152-166.
- [3] GROVER A, PENTAL D. Breeding objectives and requirements for producing transgenic for the major field crops of India[J]. *Current Science*, 2003, **84**: 310-320.
- [4] THOMSON M J, OCAMPO M, EGDANE J, et al. Characterizing the *Saltol* quantitative trait locus for salinity tolerance in rice[J]. *Rice*, 2010, **3**: 148-160.
- [5] GARCIA A B, DE ALMEIDA J E, IYER S, et al. Effects of osmoprotectants upon NaCl stress in rice[J]. *Plant Physiology*, 1997, **115**: 159-169.
- [6] SAHI C, SINGH A, KUMAR K, et al. Salt stress response in rice: genetics, molecular biology, and comparative genomics[J]. *Functional Integrative Genomics*, 2006, **6**: 263-284.
- [7] 孟淑君, 张雪海, 王琪月, 等. 水稻根系盐胁迫响应 miRNA 和 tRF 的鉴定[J]. 中国农业科学, 2020, **53**(4): 669-682.
- MENG S J, ZHANG X H, WANG Q Y, et al. Identification of miRNAs and tRFs in response to salt stress in rice roots [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2020, **53**(4): 669-682.
- [8] MUNNS R. Genes and salt tolerance: bringing them together [J]. *New Phytologist*, 2005, **167**: 645-663.
- [9] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, **59**: 651-681.
- [10] WANG Z F, CHEN Z W, CHENG J P, et al. QTL analysis of Na⁺ and K⁺ concentrations in roots and shoots under different levels of NaCl stress in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *PLoS One*, 2012b, **7**: e51202.
- [11] MONIRUZZAMAN M, ALAM M S, RASHID J A, et al. Marker-assisted backcrossing for identification of salt tolerant rice lines[J]. *International Journal of Agricultural Research Innovation & Technology Ijarit*, 2012, **2**: 1-8.
- [12] PRASAD, S R, BAGALI P G, HITTALMANI S, et al. Molecular mapping of quantitative trait loci associated with seedling salt tolerance stress in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Current Science*, 2000, **78**: 162-164.
- [13] GREGORIO G B, SENADHIRA D, MENDOZA R D, et al. Progress in breeding for salinity tolerance and associated abiotic stress in rice[J]. *Field Crop Research*, 2002, **76**: 91-101.
- [14] WANG Z F, WANG J F, BAO Y G, et al. Quantitative trait loci controlling rice seed germination under salt stress [J]. *Euphytica*, 2011, **178**: 297-307.
- [15] YAO M Z, VANG J F, CHEN H Y, et al. Inheritance and QTL mapping of salt tolerance in rice[J]. *Rice Science*, 2005, **12**: 25-32.
- [16] WANG Z F, CHENG J P, CHEN Z W, et al. Identification of QTLs with main, epistatic and QTL × environment interaction effects for salt tolerance in rice seedlings under different salinity conditions[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012a, **125**: 807-815.

- [17] SABOURI H, REZAI A M, MOUMENI A, et al. QTLs mapping of physiological traits related to salt tolerance in young rice seedlings[J]. *Biologia Plantarum*, 2009, **53**: 657-662.
- [18] ZHENG H L, ZHAO H W, LIU H L, et al. QTL analysis of Na^+ and K^+ concentrations in shoots and roots under NaCl stress based on linkage and association analysis in japonica rice[J]. *Euphytica*, 2014, **201**(1): 109-121.
- [19] LIN H X, ZHU M Z, YANO M, et al. QTLs for Na^+ and K^+ up-take of the shoots and roots controlling rice salt tolerance[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, **108**: 253-260.
- [20] REN Z H, GAO J P, LI L G, et al. A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter[J]. *Nature Genetics*, 2005, **37**: 1 141-1 146.
- [21] LIU G F, ZHU H T, LIU S W, et al. Unconditional and conditional QTL mapping for the developmental behavior of tiller number in rice (*Oryza sativa L.*) [J]. *Genetica*, 2010, **138**: 885-893.
- [22] CHENG X X, CHENG J P, HUANG X, et al. Dynamic quantitative trait loci analysis of seed reserve utilization during three germination stages in rice[J]. *PLoS ONE*, 2013, **8** (11): e80002.
- [23] SUN J, XIE D W, ZHANG E Y, et al. QTL Mapping of photosynthetic-related traits in rice under salt and alkali stresses[J]. *Euphytica*, 2019, **215**: 147.
- [24] ZHU J. Analysis of conditional genetic effects and variance components in developmental genetics[J]. *Genetics*, 1995, **141**(4): 1 633-1 639.
- [25] YANG J, ZHU J. Predicting superior genotypes in multiple environments based on QTL effects[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, **110**: 1 268-1 274.
- [26] MCCOUCH S R, CHO Y G, YANO M, et al. Report on QTL Nomenclature[J]. *Rice Genetics Newsletter*, 1997, **14**: 11-13.
- [27] XU Y F, AN D G, LIU D C, et al. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL \times treatment interactions for salt tolerance at seedling stage of wheat[J]. *Euphytica*, 2012, **186**: 233-245.
- [28] HAN Y P, XIE D W, TENG W L, et al. Dynamic QTL analysis of linolenic acid content in different developmental stages of soybean seed[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, **122**: 1 481-1 488.
- [29] ZHENG L N, ZHANG W W, CHEN X G, et al. Dynamic QTL analysis of rice protein content and protein index using recombinant inbred lines[J]. *Journal of Plant Biology*, 2011, **54**: 321-328.
- [30] JIANG P, WAN Z Y, WANG Z X, et al. Dynamic QTL analysis for activity of antioxidant enzymes and malondialdehyde content in wheat seed during germination[J]. *Euphytica*, 2013, **190**: 75-85.
- [31] ZHANG Z H, LIU Z H, CUI Z T, et al. Genetic analysis of grain filling rate using conditional QTL mapping in maize[J]. *PLoS ONE*, 2013, **8**: e56344.
- [32] YAN J Q, ZHU J, HE C, et al. Molecular dissection of developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa L.*) [J]. *Genetica*, 1998, **150**: 1 257-1 265.
- [33] YU S B, LI J X, TAN Y F, et al. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, **94**(17): 9 226-9 231.
- [34] 赵小强,任 斌,彭云玲,等.8种水旱环境下2个玉米群体穗部性状QTL间的上位性及环境互作效应分析[J].作物学报,2019,45(6):856-871.
- ZHAO X Q, REN B, PENG Y L, et al. Epistatic and QTL \times environment interaction effects for ear related traits in two maize (*Zea mays*) populations under eight watering environments[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2019, **45**(6): 856-871.
- [35] HOSSEINIA M, HOUSHMAND B S, MOHAMADIB S, et al. Detection of QTLs with main, epistatic and QTL \times environment interaction effects for rice grain appearance quality traits using two populations of backcross inbred lines (BILs) [J]. *Field Crop Research*, 2012, **135**: 97-106.
- [36] LARK K, CHASE K, ADLER F, et al. Interactions between quantitative trait loci in soybean in which trait variation at one locus is conditional upon a specific allele at another[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1995, **92**: 4 656-4 660.

(编辑:裴阿卫)