

# 盐胁迫下(落羽杉×墨西哥落羽杉)×墨西哥落羽杉 回交子代根尖分生区 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup> 流特征及 QTL 定位

朱庆林<sup>1,2</sup>, 王紫阳<sup>2</sup>, 於朝广<sup>2</sup>, 尤 慧<sup>2</sup>, 崔罗敏<sup>1</sup>, 杨 颖<sup>2,①</sup>, 喻方圆<sup>1,①</sup>

[1. 南京林业大学林草学院、水土保持学院, 江苏 南京 210037;

2. 江苏省中国科学院植物研究所(南京中山植物园) 江苏省植物资源保护与利用重点实验室, 江苏 南京 210014]

**摘要:** 为明确盐胁迫下落羽杉属 (*Taxodium* Rich.) 植物 Na<sup>+</sup> 和 K<sup>+</sup> 流特征及其外排速率 QTL 定位, 以落羽杉 [*T. distichum* (Linn.) Rich.] 和墨西哥落羽杉 (*T. mucronatum* Ten.) 为亲本, 以(落羽杉×墨西哥落羽杉)×墨西哥落羽杉回交子代 (BC<sub>1</sub>代) 为实验材料, 采用非损伤微测技术 (NMT) 测定盐胁迫 (150 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl) 下 BC<sub>1</sub>代根尖分生区 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup> 流速, 并采用隶属函数法和 Ward's 聚类分析对 BC<sub>1</sub>代的耐盐性进行综合评价, 同时开展 Na<sup>+</sup> 和 K<sup>+</sup> 外排速率的 QTL 定位分析。结果显示: 盐胁迫下, 落羽杉和墨西哥落羽杉的 Na<sup>+</sup> 和 K<sup>+</sup> 均为外排, 且墨西哥落羽杉具有更强的排 Na<sup>+</sup>、保 K<sup>+</sup> 潜力; 97 个 BC<sub>1</sub>代中有 89 个通过调节 Na<sup>+</sup> 和 K<sup>+</sup> 外排维持离子稳态, 且 Na<sup>+</sup> 和 K<sup>+</sup> 外排速率变异较大 (变异系数分别为 68.68% 和 61.07%)。相关性分析结果显示 Na<sup>+</sup> 外排速率与 K<sup>+</sup> 外排速率在 0.01 水平呈显著负相关。基于隶属函数值的 Ward's 聚类分析结果显示: 89 个 BC<sub>1</sub>代被分为 4 组, 包括高耐盐潜力型 (7 个 BC<sub>1</sub>代)、较高耐盐潜力型 (17 个 BC<sub>1</sub>代)、较低耐盐潜力型 (40 个 BC<sub>1</sub>代) 和低耐盐潜力型 (25 个 BC<sub>1</sub>代)。此外, Na<sup>+</sup> 外排速率定位到 3 个主效 QTL, 可解释 7.65% ~ 14.35% 的表型变异; K<sup>+</sup> 外排速率定位到 13 个主效 QTL, 能解释 1.20% ~ 3.68% 的表型变异; 且 3 个与 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup> 外排相关的 QTL 存在重叠。综合分析结果表明: (落羽杉×墨西哥落羽杉)×墨西哥落羽杉 BC<sub>1</sub>代根尖分生区 Na<sup>+</sup> 排除能力越强, K<sup>+</sup> 保持能力则越强, 筛选出的 7 个高耐盐潜力 BC<sub>1</sub>代及 3 个与 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup> 外排相关的重叠 QTL 可用于落羽杉属耐盐品种筛选。

**关键词:** 落羽杉属; K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>体内平衡; 耐盐性; QTL 定位; 非损伤微测技术 (NMT)

中图分类号: Q948.113; Q943.2; S664.1 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2025)04-0001-08

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2025.04.01

## Characteristics and QTL mapping of Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> flows in root apical meristem of backcross generations of (*Taxodium distichum* × *T. mucronatum*) × *T. mucronatum* under salt stress

ZHU Qinglin<sup>1,2</sup>, WANG Ziyang<sup>2</sup>, YU Chaoguang<sup>2</sup>, YOU Hui<sup>2</sup>, CUI Luomin<sup>1</sup>, YANG Ying<sup>2,①</sup>, YU Fangyuan<sup>1,①</sup> [1. College of Forestry and Grassland, College of Soil and Water Conservation, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. Jiangsu Key Laboratory for Conservation and Utilization of Plant Resources, Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences (Nanjing Botanical Garden Mem. Sun Yat-Sen), Nanjing 210014, China], *J. Plant Resour. & Environ.*, 2025, 34(4): 1-8, 22

**Abstract:** To clarify characteristics of Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> flows in *Taxodium* Rich. species under salt stress and QTL mapping for their outflow velocities, *T. distichum* (Linn.) Rich. and *T. mucronatum* Ten. were taken as parents and their backcross generations (BC<sub>1</sub> generations) of (*T. distichum* × *T. mucronatum*) ×

收稿日期: 2025-02-24

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31700588)

作者简介: 朱庆林 (1998—), 女, 广西钦州人, 硕士研究生, 主要研究方向为森林培育。

① 通信作者 E-mail: yo.ri@163.com; fyyu@njfu.edu.cn

引用格式: 朱庆林, 王紫阳, 於朝广, 等. 盐胁迫下(落羽杉×墨西哥落羽杉)×墨西哥落羽杉回交子代根尖分生区 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup> 流特征及 QTL 定位[J]. 植物资源与环境学报, 2025, 34(4): 1-8, 22.

*T. mucronatum* were taken as experimental materials, the  $\text{Na}^+$  and  $\text{K}^+$  flow velocities in root apical meristem of  $\text{BC}_1$  generations under salt stress ( $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ) were measured by using non-invasive micro-test technology (NMT), salt tolerance of  $\text{BC}_1$  generations was comprehensively evaluated by using membership function method and Ward's clustering analysis, and QTL mapping analysis was conducted for  $\text{Na}^+$  and  $\text{K}^+$  outflow velocities. The results show that both *T. distichum* and *T. mucronatum* exhibit  $\text{Na}^+$  and  $\text{K}^+$  outflows under salt stress, while *T. mucronatum* possesses stronger  $\text{Na}^+$  outflow and  $\text{K}^+$  retention capacity; among 97  $\text{BC}_1$  generations, 89  $\text{BC}_1$  generations maintain ion homeostasis by regulating  $\text{Na}^+$  and  $\text{K}^+$  outflows, and the  $\text{Na}^+$  and  $\text{K}^+$  outflow velocities have relatively high variations (the coefficients of variation are 68.68% and 61.07%, respectively). The correlation analysis result shows that  $\text{Na}^+$  outflow velocity has significant negative correlation with  $\text{K}^+$  outflow velocity at 0.01 level. The result of clustering analysis based on membership function value shows that the 89  $\text{BC}_1$  generations are classified into four groups, including high salt tolerance potential type (7  $\text{BC}_1$  generations), relatively high salt tolerance potential type (17  $\text{BC}_1$  generations), relatively low salt tolerance potential type (40  $\text{BC}_1$  generations), and low salt tolerance potential type (25  $\text{BC}_1$  generations). Additionally,  $\text{Na}^+$  outflow velocity is mapped to three major QTLs, explaining 7.65%–14.35% of phenotypic variation;  $\text{K}^+$  outflow velocity is mapped to thirteen major QTLs, explaining 1.20%–3.68% of phenotypic variation; and three QTLs associated with  $\text{Na}^+$  and  $\text{K}^+$  outflows are overlapped. The comprehensive analysis result reveals that  $\text{BC}_1$  generations of (*T. distichum*  $\times$  *T. mucronatum*)  $\times$  *T. mucronatum* with stronger  $\text{Na}^+$  outflow capacity in root apical meristem exhibit stronger  $\text{K}^+$  retention capacity, and the seven  $\text{BC}_1$  generations with high salt tolerance potential and three overlapping QTLs associated with  $\text{Na}^+$  and  $\text{K}^+$  outflows can be utilized for screening salt-tolerant cultivars of *Taxodium*.

**Key words:** *Taxodium* Rich.;  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  homeostasis; salt tolerance; QTL mapping; non-invasive micro-test technology (NMT)

落羽杉属 (*Taxodium* Rich.) 隶属于柏科 (Cupressaceae), 原产于北美和墨西哥, 属下有 3 个种, 分别为落羽杉 [*T. distichum* (Linn.) Rich.]、池杉 [*T. distichum* var. *imbricarium* (Nutt.) Croom] 和墨西哥落羽杉 (*T. mucronatum* Ten., 以下简称墨杉)。研究表明, 在盐碱化土壤中种植的落羽杉和池杉经常出现生态性褪绿、生长不良甚至死亡的现象, 严重阻碍其推广<sup>[1-2]</sup>。相比之下, 墨杉在耐盐性方面具有显著优势<sup>[3]</sup>。研究发现, 落羽杉在低盐浓度 (质量分数 0.15% NaCl) 土壤中能正常生长, 较高土壤盐浓度 (质量分数 0.30% NaCl) 及盐分和水分交互效应明显抑制落羽杉的生长<sup>[4]</sup>; 墨杉在  $5 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$  下大多能正常生长<sup>[3]</sup>。落羽杉属内种间杂交优良子代无性系中山杉 (Zhongshanshan) 在中国沿海湿地木材林、防护林、风景名胜林和城市绿化工程中被广泛应用<sup>[2]</sup>。研究表明: 不同落羽杉属杂交子代的耐盐性存在显著差异<sup>[5-6]</sup>, 耐盐新品种选育是目前江苏省落羽杉国家林木种质资源库建设的重点工作。

当植物受到盐胁迫时,  $\text{Na}^+$  大量涌入细胞, 导致细胞内正电荷显著增加<sup>[7]</sup>。为了维持细胞内和细胞外之间的电荷平衡, 细胞必须排出多余的  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  等

阳离子。在盐胁迫下, 细胞内  $\text{Na}^+$  浓度升高,  $\text{K}^+$  浓度降低, 导致细胞内  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  比迅速下降<sup>[8]</sup>。植物在盐胁迫条件下维持离子平衡 (特别是  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  比) 的能力对其耐盐性至关重要; 耐盐植物通常表现出很强的  $\text{Na}^+$  排除能力和  $\text{K}^+$  保留能力<sup>[9-10]</sup>。在盐胁迫条件下, 植物排出  $\text{Na}^+$  并保留  $\text{K}^+$  的能力依赖于一套复杂的调控系统<sup>[11-13]</sup>, 其调节作用主要通过质膜转运系统实现:  $\text{Na}^+$  通过  $\text{K}^+$  转运蛋白<sup>[14]</sup> 和非选择性通道<sup>[15-18]</sup> 内流, 经  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  逆向转运蛋白排出<sup>[19]</sup>;  $\text{K}^+$  则通过低亲和性通道<sup>[20-22]</sup> 和高亲和性共转运体<sup>[18, 21]</sup> 进行转运。研究盐胁迫下落羽杉属杂交子代根系中  $\text{Na}^+$  排出和  $\text{K}^+$  保留能力的遗传变异机制, 有助于阐明其耐盐性变异机制。目前, 关于落羽杉属重要生长性状的遗传分析和 QTL 定位研究已有一定进展。例如, 利用 (落羽杉  $\times$  墨杉)  $\times$  墨杉回交子代 ( $\text{BC}_1$  代) 群体, 构建了首张高密度遗传图谱, 包含 11 个连锁群<sup>[23]</sup>。在此基础上, 开展了落羽杉属生长性状的 QTL 定位研究, 识别出 5 个与株高、地径、胸径和冠幅等生长性状相关的主效 QTL, 以及 7 个与硬枝扦插生根能力相关的主效 QTL<sup>[24]</sup>。此外, 还检测到 8 个与光合作用相关的主效 QTL, 涵盖 98 个标记<sup>[25]</sup>。然而, 目前尚未见关于落羽

杉属植物耐盐性的 QTL 定位研究报道,不利于落羽杉属耐盐品种选育。

非损伤微测技术(non-invasive micro-test technology, NMT)是一种活体检测技术,可在不损伤样品的前提下检测分子/离子进出生物活体的流速和方向<sup>[26]</sup>。与检测其他耐盐性相关指标相比,使用 NMT 评估离子流速指标在效率和便利性方面具有显著优势<sup>[27-28]</sup>。笔者采用 NMT 测定了盐胁迫下(落羽杉×墨杉)×墨杉 BC<sub>1</sub>代根尖分生区 Na<sup>+</sup>和 K<sup>+</sup>流速和方向,分析了 BC<sub>1</sub>代的耐盐潜力,并进行了 Na<sup>+</sup>和 K<sup>+</sup>外排速率的 QTL 定位分析,以期落羽杉属优良遗传位点和耐盐基因的挖掘奠定理论基础。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

作图群体为(落羽杉×墨杉)×墨杉 BC<sub>1</sub>代。落羽杉是在江苏省中国科学院植物研究所园区内挑选出的 1 株优良单株,墨杉种植于东南大学校园内。1973 年,以落羽杉为母本、墨杉为父本开展杂交工作;1988 年,从 F<sub>1</sub>代中筛选出 1 个优秀的无性系‘中山杉 302’(‘Zhongshanshan 302’);2011 年,以‘中山杉 302’为母本与墨杉回交,获得 217 个 BC<sub>1</sub>代(命名为 C1 至 C217),在这些苗木中挑选出 157 个用于遗传图谱构建。2023 年 4 月,将这 157 个 BC<sub>1</sub>代及 2 个亲本植株扦插繁殖于江苏省中国科学院植物研究所苗圃地;2024 年 4 月,将株龄 1 a 的扦插苗从土壤移栽至水培系统(容积为 5 L 的黑色避光容器),每个水培系统 3 株,水培溶液为 Hoagland 营养液[pH (5.8±0.2),电导率为 1.2~1.5 mS·cm<sup>-1</sup>],每周更换 1 次营养液并保持通气,气体流速 2 L·min<sup>-1</sup>。其中 97 个 BC<sub>1</sub>代发育状态良好、根系发达,可用于后续实验。同年 7 月,每个 BC<sub>1</sub>代和亲本筛选出 12 株样株(白根数量不少于 15 且不少于 2 cm、根毛密集、生长一致的无性系)进行盐胁迫处理,即在水培系统中加入 NaCl 至终浓度 150 mmol·L<sup>-1</sup>。

### 1.2 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>流检测及分析

1.2.1 样品前处理 在盐胁迫 6 h 后,选取 97 个 BC<sub>1</sub>代和 2 个亲本植株白色、完整的活体根尖分生区,固定在培养皿底部,加入测试液(0.1 mmol·L<sup>-1</sup> KCl、0.5 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl, pH 6.0)浸没根,静置 20 min 左右,弃去测试液并加入 5 mL 新鲜测试液上机检测。

1.2.2 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>流检测 使用 NMT Physiolyzer<sup>®</sup>设备(美国 YOUNGER 公司)测定根系中 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>进出的实时流速,反映 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>流的速率和方向。在 BX63 显微镜(日本 Olympus 公司)下找到根尖,将 Na<sup>+</sup>和 K<sup>+</sup>流速微传感器[型号分别为 NMT-HC-02 和 NMT-HC-17,旭月(北京)科技有限公司]尖端定位于距离根尖顶点 700 μm 的根表面上的点,且尖端距根表面 30 μm,实时记录 5 min 的离子流,每隔 6 s 记录 1 次数据,共记录 50 次,每个株系检测 12 株样株。

1.2.3 数据处理 通过 imFluxes V2.0 软件[旭月(北京)科技有限公司,美国 YOUNGER 公司]直接读取并输出流速数据,正值代表外排,负值代表内流。流速数据包括 50 个连续时间点的流速值,每个时间点的流速值为 12 株样株在该时间点的平均值,将 50 个时间点的平均值作为各株系的最终流速值。采用 EXCEL 2019 软件对数据进行统计分析。

采用模糊数学中的隶属函数分析法,基于 Na<sup>+</sup>和 K<sup>+</sup>外排速率对 BC<sub>1</sub>代株系耐盐性进行综合评价,隶属函数值越大表示耐盐性越强<sup>[29-30]</sup>。采用 R 4.3.0 软件,基于隶属函数值进行聚类分析,首先将隶属函数值作为特征变量输入 stats 包的 hclust()函数,采用 Ward.D2 算法和欧氏距离进行层次聚类分析;然后通过 cutree()函数在树状图高度 0.5 处进行大类划分,随后在各大类内以高度 0.3 为阈值进行亚类划分,最终实现基于隶属函数的耐盐性多级分类。

### 1.3 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>外排速率 QTL 定位

首先,使用 R 4.3.0 中的 shapiro.test()函数对各性状数据进行 Kolmogorov-Smirnov(K-S)正态性检验;然后,利用 IciMapping V4.1 软件中的完备复合区间作图法(ICIM)对 50 个时间点的 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>流进行 QTL 定位<sup>[31]</sup>。QTL 分析时步距设为 1.0 cM,逐步回归概率设置为 0.001。将似然函数比值对数值(logarithm of the odd score, LOD)不低于 2.5 作为主效 QTL 的判定标准,并统计各主效 QTL 的加性效应值、显性效应值及其表型变异解释率。

## 2 结果和分析

### 2.1 盐胁迫下(落羽杉×墨杉)×墨杉 BC<sub>1</sub>代根尖分生区 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>流特征分析

2.1.1 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>流速分析 结果显示:亲本墨杉和落羽杉根尖分生区的 Na<sup>+</sup>和 K<sup>+</sup>均呈现外排,其中,墨杉

Na<sup>+</sup>外排速率的平均值为 869.25 pmol · cm<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>, K<sup>+</sup>外排速率的平均值为 123.22 pmol · cm<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>, 落羽杉 Na<sup>+</sup>外排速率的平均值为 248.68 pmol · cm<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>, K<sup>+</sup>外排速率的平均值为 232.66 pmol · cm<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>, 即墨杉 Na<sup>+</sup>外排速率大幅高于落羽杉, 而落羽杉 K<sup>+</sup>外排速率高于墨杉, 由此可见, 墨杉具有更强的排 Na<sup>+</sup>、保 K<sup>+</sup>潜力。

盐胁迫下(落羽杉×墨杉)×墨杉 BC<sub>1</sub>代根尖分生区的 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>流速如图 1 所示。结果显示: 第一象限(Na<sup>+</sup>和 K<sup>+</sup>流速均大于 0)有 89 个 BC<sub>1</sub>代, 表现为 Na<sup>+</sup>外排和 K<sup>+</sup>外排; 有 5 个 BC<sub>1</sub>代(编号 17、26、55、96、161)落入第二象限(Na<sup>+</sup>流速小于 0, K<sup>+</sup>流速大于 0), 表现为 Na<sup>+</sup>内流和 K<sup>+</sup>外排, 表明这 5 个 BC<sub>1</sub>代对盐胁迫非常敏感; 落入第三象限(Na<sup>+</sup>和 K<sup>+</sup>流速均小于 0)的只有 1 个 BC<sub>1</sub>代(编号 85), 表现为 Na<sup>+</sup>内流和 K<sup>+</sup>内流; 第四象限(Na<sup>+</sup>流速大于 0, K<sup>+</sup>流速小于 0)有 2 个 BC<sub>1</sub>代(编号 59、173), 表现为 Na<sup>+</sup>外排和 K<sup>+</sup>内流, 展现出较强的耐盐潜力。由于不同流向的离子流速无法相互比较, 后续研究主要对具有相同流向的离子流速进行分析, 鉴于落入第一象限的 BC<sub>1</sub>代数量最多, 具有统计学意义, 因此, 后续对第一象限的 89 个 BC<sub>1</sub>代离子外排速率进行统计分析。

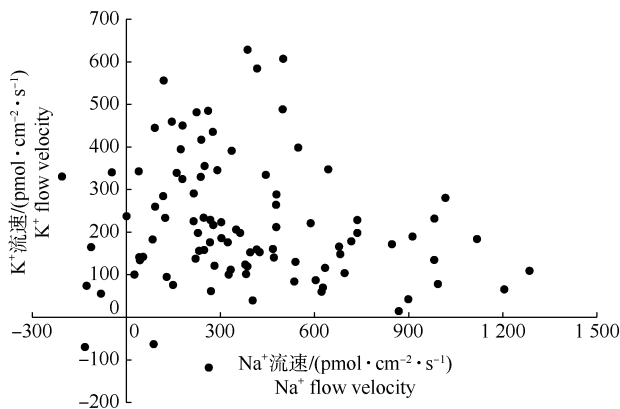


图1 盐胁迫下(落羽杉×墨西哥落羽杉)×墨西哥落羽杉回交子代(BC<sub>1</sub>代)根尖分生区 Na<sup>+</sup>和 K<sup>+</sup>流速

Fig. 1 Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> flow velocities in root apical meristem of backcross generations (BC<sub>1</sub> generations) of [*Taxodium distichum* (Linn.) Rich. × *T. mucronatum* Ten.] × *T. mucronatum* under salt stress

2.1.2 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>外排速率分析 对第一象限的 89 个 BC<sub>1</sub>代根尖分生区的 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>外排速率进行统计和分析, 结果(表 1)显示: 这 89 个 BC<sub>1</sub>代的 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>外排速

率差异较大, 其中, Na<sup>+</sup>外排速率的变化范围为 0.54 ~ 1 285.78 pmol · cm<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>, 平均值为 421.16 pmol · cm<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>; K<sup>+</sup>外排速率的变化范围为 13.95 ~ 628.77 pmol · cm<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>, 平均值为 229.55 pmol · cm<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>。这 89 个 BC<sub>1</sub>代根尖分生区 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>外排速率的变异系数分别为 68.68% 和 61.07%, 说明短期盐胁迫下根尖分生区 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>外排速率在 BC<sub>1</sub>代间变异较大。

表1 盐胁迫下 89 个(落羽杉×墨西哥落羽杉)×墨西哥落羽杉回交子代(BC<sub>1</sub>代)根尖分生区 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>外排速率统计分析

Table 1 Statistic analysis of Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> outflow velocities in root apical meristem of the 89 backcross generations (BC<sub>1</sub> generations) of [*Taxodium distichum* (Linn.) Rich. × *T. mucronatum* Ten.] × *T. mucronatum* under salt stress

统计量 Statistic	外排速率/(pmol · cm <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> ) Outflow velocity	
	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>
最大值 Maximum	1 285.78	628.77
最小值 Minimum	0.54	13.95
平均值 Mean	421.16	229.55
标准差 Standard deviation	289.25	140.19
变异系数/% Coefficient of variation	68.68	61.07

2.1.3 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>外排速率相关性分析 进一步分析第一象限的 89 个 BC<sub>1</sub>代根尖分生区 Na<sup>+</sup>外排速率与 K<sup>+</sup>外排速率之间的相关性, 结果(图 2)显示: Na<sup>+</sup>外排速率与 K<sup>+</sup>外排速率在 0.01 水平(双侧)显著负相关( $P=0.0058$ ,  $R^2=0.084$ ), 二者线性拟合方程为  $y=-0.1408x+288.8400$ , 表明 Na<sup>+</sup>排除能力越强, K<sup>+</sup>保持能力则越强。

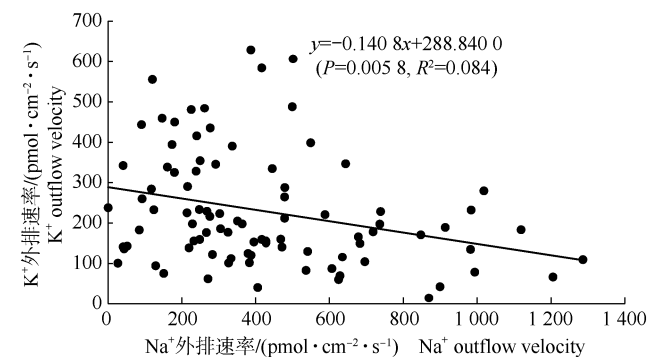


图2 盐胁迫下 89 个(落羽杉×墨西哥落羽杉)×墨西哥落羽杉回交子代(BC<sub>1</sub>代)根尖分生区 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>外排速率相关性分析

Fig. 2 Correlation analysis of Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> outflow velocities in root apical meristem of the 89 backcross generations (BC<sub>1</sub> generations) of [*Taxodium distichum* (Linn.) Rich. × *T. mucronatum* Ten.] × *T. mucronatum* under salt stress

2.1.4 基于隶属函数值的 Ward's 聚类分析 聚类结果(表 2)显示:89 个 BC<sub>1</sub> 代根据耐盐潜力可分为 4 组。其中,组 I 为高耐盐潜力型,共 7 个 BC<sub>1</sub> 代,隶属函数值介于 0.78~1.00 之间。组 I 可进一步细分为 2 个亚组, I - i 亚组的隶属函数值在 0.92~0.93 之间,表明 I - i 亚组的耐盐潜力在高耐盐潜力型中处于较高水平,可能具有更为高效的耐盐机制; I - ii 亚组的隶属函数值处于 0.78~0.84 范围,虽然整体耐盐潜力低于 I - i 亚组,但仍明显高于其他组。组 II 为较高耐盐潜力型,共 17 个 BC<sub>1</sub> 代,隶属函数值介于 0.60~0.72 之间。组 III 为较低耐盐潜力型,包含 40 个 BC<sub>1</sub> 代,是 BC<sub>1</sub> 代数量最多的组,隶属函数值介于

0.39~0.59 之间;该组按耐盐潜力由高到低又可分为 III - i、III - ii 和 III - iii 亚组,隶属函数值分别为 0.54~0.58、0.46~0.53 和 0.40~0.45。组 IV 为低耐盐潜力型,包含 25 个 BC<sub>1</sub> 代,隶属函数值介于 0.10~0.37 之间;该组同样可分为 3 个亚组,即 IV - i、IV - ii 和 IV - iii,隶属函数值分别为 0.30~0.37、0.19~0.27 和 0.11~0.15。

2.2 (落羽杉×墨杉)×墨杉 BC<sub>1</sub> 代根尖分生区 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>外排速率 QTL 定位分析

2.2.1 正态分布分析 对 89 个(落羽杉×墨杉)×墨杉 BC<sub>1</sub> 代根尖分生区的 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup> 外排速率进行 Kolmogorov-Smirnov (K-S) 正态性检验。结果(图 3)

表 2 89 个(落羽杉×墨西哥落羽杉)×墨西哥落羽杉回交子代(BC<sub>1</sub> 代)基于隶属函数值的耐盐潜力 Ward's 聚类结果  
Table 2 Ward's clustering result of the 89 backcross generations (BC<sub>1</sub> generations) of [*Taxodium distichum* (Linn.) Rich. × *T. mucronatum* Ten.] × *T. mucronatum* based on membership function value

组别 Group	隶属函数值 Membership function value	耐盐潜力 Salt tolerance potential	BC <sub>1</sub> 代数量 Number of BC <sub>1</sub> generations	BC <sub>1</sub> 代编号 No. of BC <sub>1</sub> generations
I	0.78-1.00	高 High	7	
I - i	0.92-0.93		2	101, 138
I - ii	0.78-0.84		5	27, 83, 118, 151, 178
II	0.60-0.72	较高 Relatively high	17	15, 58, 61, 65, 68, 76, 79, 99, 123, 128, 132, 137, 169, 172, 177, 180, 187
III	0.39-0.59	较低 Relatively low	40	
III - i	0.54-0.58		12	18, 52, 73, 93, 94, 97, 112, 127, 139, 155, 176, 181
III - ii	0.46-0.53		15	24, 37, 41, 44, 51, 86, 92, 111, 120, 133, 157, 164, 166, 167, 175
III - iii	0.40-0.45		13	35, 36, 70, 72, 75, 77, 84, 108, 119, 130, 153, 163, 195
IV	0.10-0.37	低 Low	25	
IV - i	0.30-0.37		12	33, 42, 67, 71, 107, 115, 125, 126, 140, 141, 154, 171
IV - ii	0.19-0.27		11	25, 28, 43, 82, 89, 90, 106, 116, 165, 170, 189
IV - iii	0.11-0.15		2	63, 136

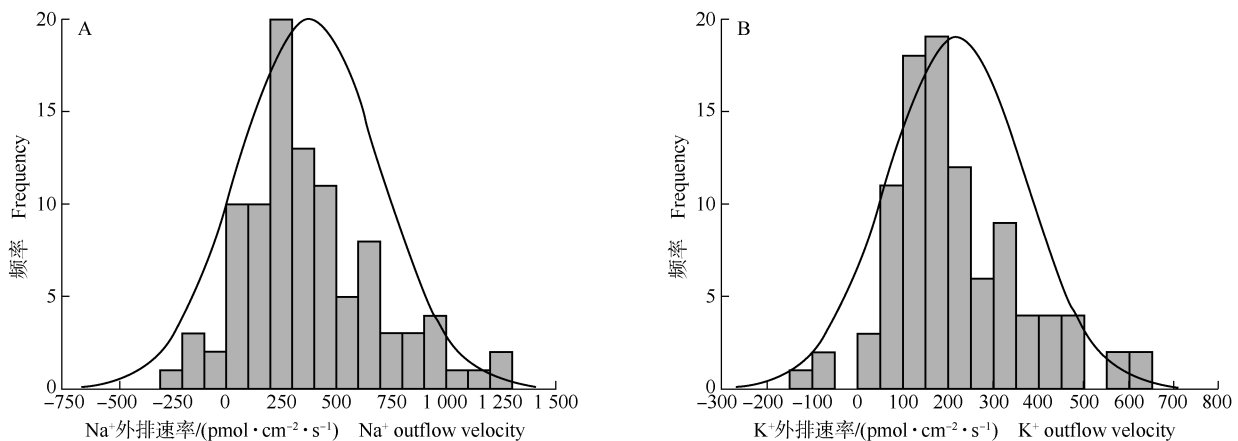


图 3 盐胁迫下 89 个(落羽杉×墨西哥落羽杉)×墨西哥落羽杉回交子代(BC<sub>1</sub> 代)根尖分生区 Na<sup>+</sup>(A)、K<sup>+</sup>(B) 外排速率正态分布分析  
Fig. 3 Normal distribution analysis of Na<sup>+</sup> (A) and K<sup>+</sup> (B) outflow velocities in root apical meristem of the 89 backcross generations (BC<sub>1</sub> generations) of [*Taxodium distichum* (Linn.) Rich. × *T. mucronatum* Ten.] × *T. mucronatum* under salt stress

显示:89个BC<sub>1</sub>代的Na<sup>+</sup>和K<sup>+</sup>外排速率均符合正态分布( $P>0.05$ ),其频率分布呈现典型的单峰曲线特征,其中多数BC<sub>1</sub>代的Na<sup>+</sup>和K<sup>+</sup>外排速率集中在均值周围。这种连续变异的分布模式表明Na<sup>+</sup>和K<sup>+</sup>外排速率属于典型的数量性状,其变异可能由多个微效基因共同调控,且基因效应呈累加性,这是后续QTL定位分析的必要前提条件。

2.2.2 Na<sup>+</sup>外排速率的QTL定位 对89个BC<sub>1</sub>代根尖分生区的Na<sup>+</sup>外排速率进行QTL定位分析,结果(表3)显示:共定位到3个主效QTL,位于2条连锁

群,其中,qNa1-1和qNa1-2位于1号连锁群,qNa6-1位于6号连锁群。qNa1-1和qNa1-2均在11个相同的检测时间点被定位到,即18、30、72、120、138、156、162、174、216、270、294 s,而qNa6-1只在264 s这1个时间点被定位到。3个主效QTL的加性效应值均为负数;qNa1-1和qNa6-1的显性效应值均为负数,而qNa1-2的显性效应值为正数。qNa1-1的表型变异解释率最大,为12.19%~14.35%,qNa1-2能解释7.65%~9.16%的表型变异,qNa6-1能解释8.61%的表型变异。

表3 89个(落羽杉×墨西哥落羽杉)×墨西哥落羽杉回交子代(BC<sub>1</sub>代)根尖分生区Na<sup>+</sup>外排速率主效QTL特征

Table 3 Characteristics of major QTLs for Na<sup>+</sup> outflow velocity in root apical meristem of the 89 backcross generations (BC<sub>1</sub> generations) of [*Taxodium distichum* (Linn.) Rich. × *T. mucronatum* Ten.] × *T. mucronatum*

名称 Name	连锁群 ID Chain group ID	标记区间 Marker interval	置信区间/cM Confidence interval	区间长度/cM Interval length	似然函数比值对数值 Logarithm of the odd score
qNa1-1	1	Marker9995-Marker11098	30.96-31.71	0.75	24.31-28.55
qNa1-2	1	Marker99664-Marker15863	34.00-35.58	1.58	18.84-23.62
qNa6-1	6	Marker101642-Marker56513	21.62-22.28	0.66	2.55

名称 Name	表型变异解释率/% Phenotypic variance explained	加性效应值 Additive effect value	显性效应值 Dominance effect value	检测时间/s Detection time
qNa1-1	12.19-14.35	-247.62--196.36	-1 586.00--1 457.88	18, 30, 72, 120, 138, 156, 162, 174, 216, 270, 294
qNa1-2	7.65-9.16	-610.11--494.59	438.55-568.13	18, 30, 72, 120, 138, 156, 162, 174, 216, 270, 294
qNa6-1	8.61	-690.38	-797.14	264

2.2.3 K<sup>+</sup>外排速率的QTL定位 对89个BC<sub>1</sub>代根尖分生区的K<sup>+</sup>外排速率进行QTL定位分析,结果(表4)显示:共定位到13个主效QTL,位于9条连锁群,其中,1和7号连锁群各有2个QTL,9号连锁群

有3个QTL,2、4、5、6、8和11号连锁群各有1个QTL。13个QTL在50个检测时间点均被定位到,且加性效应值和显性效应值均为负数。13个QTL的区间长度为0.64~5.37 cM,表型变异解释率为1.20%~3.68%。

表4 89个(落羽杉×墨西哥落羽杉)×墨西哥落羽杉回交子代(BC<sub>1</sub>代)根尖分生区K<sup>+</sup>外排速率主效QTL特征

Table 4 Characteristics of major QTLs for K<sup>+</sup> outflow velocity in root apical meristem of the 89 backcross generations (BC<sub>1</sub> generations) of [*Taxodium distichum* (Linn.) Rich. × *T. mucronatum* Ten.] × *T. mucronatum*

名称 Name	连锁群 ID Chain group ID	标记区间 Marker interval	置信区间/cM Confidence interval	区间长度/cM Interval length	似然函数比值对数值 Logarithm of the odd score
qK1-1	1	Marker89684-Marker96793	32.46-33.23	0.76	4.61-9.29
qK1-2	1	Marker72793-Marker26856	90.71-91.36	0.64	4.66-10.09
qK2-1	2	Marker51849-Marker13503	21.62-22.28	0.66	5.13-9.47
qK4-1	4	Marker33351-Marker23375	42.94-44.30	1.36	4.66-9.45
qK5-1	5	Marker42442-Marker39613	54.29-56.32	2.02	5.51-9.87
qK6-1	6	Marker39611-Marker61697	24.71-26.39	1.68	4.85-9.70
qK7-1	7	Marker90856-Marker101784	1.31-3.28	1.97	4.93-10.45
qK7-2	7	Marker66651-Marker58553	79.35-80.06	0.71	4.08-8.96
qK8-1	8	Marker83672-Marker115595	26.20-27.59	1.39	4.88-9.84
qK9-1	9	Marker98187-Marker12249	1.97-7.34	5.37	5.77-10.67
qK9-2	9	Marker70951-Marker33824	44.46-47.97	3.52	5.48-10.69
qK9-3	9	Marker63868-Marker36508	75.60-76.26	0.66	4.74-9.75
qK11-1	11	Marker91495-Marker10079	109.18-111.86	2.68	5.03-9.87

续表4 Table 4 (Continued)

名称 Name	表型变异解释率/% Phenotypic variance explained	加性效应值 Additive effect value	显性效应值 Dominance effect value	检测时间/s Detection time
qK1-1	1.20-3.38	-624.09--506.78	-615.69--488.60	所有检测时间 All detection time
qK1-2	1.21-3.59	-623.94--509.38	-622.39--483.71	所有检测时间 All detection time
qK2-1	1.25-3.39	-637.55--514.36	-597.21--461.15	所有检测时间 All detection time
qK4-1	1.20-3.36	-624.85--506.49	-615.69--488.99	所有检测时间 All detection time
qK5-1	1.30-3.48	-607.02--488.79	-662.15--531.08	所有检测时间 All detection time
qK6-1	1.22-3.36	-620.87--498.93	-628.07--510.91	所有检测时间 All detection time
qK7-1	1.20-3.47	-623.05--506.01	-619.18--490.85	所有检测时间 All detection time
qK7-2	1.25-3.43	-621.43--495.22	-655.17--514.98	所有检测时间 All detection time
qK8-1	1.21-3.41	-616.58--503.57	-648.23--499.41	所有检测时间 All detection time
qK9-1	1.27-3.64	-610.97--490.93	-661.75--540.49	所有检测时间 All detection time
qK9-2	1.27-3.68	-611.65--482.88	-669.57--538.36	所有检测时间 All detection time
qK9-3	1.22-3.64	-614.74--486.95	-650.23--525.86	所有检测时间 All detection time
qK11-1	1.21-3.37	-620.57--500.31	-628.89--511.84	所有检测时间 All detection time

### 3 讨 论

研究表明:在盐胁迫下,植物通过调节 Na<sup>+</sup> 和 K<sup>+</sup> 的外排来维持细胞内离子稳态<sup>[9,32-34]</sup>。在盐胁迫下,97 个(落羽杉×墨杉)×墨杉 BC<sub>1</sub> 代中有 91 个(占比 93.80%)根尖分生区出现 Na<sup>+</sup> 外排,有 94 个(占比 96.90%)出现 K<sup>+</sup> 外排,有 89 个(占比 91.75%)同时出现 Na<sup>+</sup> 和 K<sup>+</sup> 外排,表明多数 BC<sub>1</sub> 代是通过调节 Na<sup>+</sup> 和 K<sup>+</sup> 外排维持离子稳态,这与众多植物在盐胁迫下的应对策略一致<sup>[7,35-36]</sup>。BC<sub>1</sub> 代 Na<sup>+</sup> 外排速率与 K<sup>+</sup> 外排速率在 0.01 水平显著负相关,表明 BC<sub>1</sub> 代可能通过拮抗性调节这 2 种离子的转运来维持细胞内 K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> 比的平衡,这是耐盐适应的重要机制之一<sup>[37]</sup>。文中基于隶属函数值的聚类分析划分出不同耐盐潜力的 BC<sub>1</sub> 代,为后续筛选耐盐品种提供了重要参考。然而,目前的聚类分析仅依据 Na<sup>+</sup> 和 K<sup>+</sup> 外排速率,后续可纳入更多耐盐相关指标,如脯氨酸和丙二醛含量等,使耐盐性评价体系更为全面、准确。

供试 89 个 BC<sub>1</sub> 代根尖分生区的 Na<sup>+</sup> 和 K<sup>+</sup> 外排速率均符合正态分布,表明其属于典型数量性状,受多个微效基因协同调控,反映盐胁迫下落羽杉属根系离子流速调控涉及复杂的遗传网络。与 Na<sup>+</sup> 外排速率相关的 qNa1-1 和 qNa1-2 及与 K<sup>+</sup> 外排速率相关的 qK1-1 均位于 1 号连锁群上 30.96~35.58 cM 置信区间内;同样,与 Na<sup>+</sup> 外排速率相关的 qNa6-1 及与 K<sup>+</sup> 外排速率相关的 qK6-1 在 6 号连锁群上 21.62~26.39 cM 置信区间内;由于文中使用的 IciMapping

V4.1 软件的完备复合区间作图方法默认最小标记区间为单个 QTL 区间,参照 Zhang 等<sup>[38]</sup> 将重叠 QTL 或区间长度在 5 cM 以内的 QTL 视为同一基因座,因此,可以将 qNa1-1、qNa1-2 和 qK1-1 视为同一基因座,将 qNa6-1 和 qK6-1 视为同一基因座。即与 Na<sup>+</sup> 外排速率相关的 3 个主效 QTL 均与 K<sup>+</sup> 外排速率相关的主效 QTL 重叠。在重叠区域检测到不同性状的 QTL 有 3 个原因:1) 一因多效性<sup>[39]</sup>,即一个基因对多种性状的代谢途径有影响,例如,盐胁迫下,胡杨(*Populus euphratica* Oliv.) 细胞 Na<sup>+</sup> 的排除和 K<sup>+</sup> 的维持均依赖于质膜上较强的质子泵<sup>[32]</sup>;2) 影响不同性状的 QTL 成簇分布<sup>[40-43]</sup>;3) 相邻标记间的距离较大,可能包含多个 QTL<sup>[44-47]</sup>。这 3 个稳定 QTL 标记可为分子辅助育种在落羽杉属耐盐品种筛选中的应用提供技术支撑。

在实际育种工作中,可依据这些 QTL 标记对候选植株进行早期筛选,提高育种效率,加速耐盐新品种的培育进程。但文中仅在实验室水培及短期盐胁迫条件下开展研究,实验条件与实际盐碱地环境存在较大差异。未来应开展田间实验,验证这些 QTL 标记在自然环境中的稳定性和可靠性;同时,深入研究 QTL 对应的具体基因及其功能,解析其调控耐盐性的分子机制,为落羽杉属植物耐盐性改良提供更坚实的理论支撑。

#### 参考文献:

- [1] 林雪锋,邱智敏,张丽君,等. 4 个落羽杉属树种引种造林试验[J]. 防护林科技, 2013(6): 28-30.
- [2] 於朝广,徐建华,芦志国,等. “杂交墨杉”新品种区域试验初报[J]. 南方林业科学, 2015, 43(6): 27-30.

- [3] 周玉珍, 李火根, 史骥清, 等. 墨西哥落羽杉耐盐能力及其无性系之间的差异[J]. 林业科技, 2008, 33(6): 7-10.
- [4] 汪贵斌, 曹福亮. 盐分和水分胁迫对落羽杉幼苗的生长量及营养元素含量的影响[J]. 林业科学, 2004, 40(6): 56-62.
- [5] 陈永辉, 伍寿彭, 李永荣, 等. 落羽杉中山杉系列新品种选育初报[J]. 江苏林业科技, 2006, 33(4): 1-5.
- [6] 陈永辉, 伍寿彭, 毕绘蟾, 等. 中山杉无性系耐盐力的水培试验[J]. 江苏林业科技, 1990, 17(2): 11-16.
- [7] ZHOU H P, SHI H F, YANG Y Q, et al. Insights into plant salt stress signaling and tolerance [J]. Journal of Genetics and Genomics, 2024, 51(1): 16-34.
- [8] CHEN Z H, POTTOSIN I I, CUIN T A, et al. Root plasma membrane transporters controlling  $K^+/Na^+$  homeostasis in salt-stressed barley[J]. Plant Physiology, 2007, 145(4): 1714-1725.
- [9] XIAO F, ZHOU H P. Plant salt response: perception, signaling, and tolerance[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1053699.
- [10] MA Q, HU J, ZHOU X R, et al. ZxAKT1 is essential for  $K^+$  uptake and  $K^+/Na^+$  homeostasis in the succulent xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum* [J]. The Plant Journal, 2017, 90: 48-60.
- [11] ASSAHA D V M, UEDA A, SANEOKA H, et al. The role of  $Na^+$  and  $K^+$  transporters in salt stress adaptation in glycophytes [J]. Frontiers in Physiology, 2017, 8: 509.
- [12] PANTHA P, OH D H, LONGSTRETH D, et al. Living with high potassium: balance between nutrient acquisition and K-induced salt stress signaling[J]. Plant Physiology, 2023, 191(2): 1102-1121.
- [13] KUMARI J, RATHORE M S.  $Na^+/K^+$ -ATPase a primary membrane transporter: an overview and recent advances with special reference to algae[J]. The Journal of Membrane Biology, 2020, 253(3): 191-204.
- [14] SCHACHTMAN D P, KUMAR R, SCHROEDER J I, et al. Molecular and functional characterization of a novel low-affinity cation transporter (LCT1) in higher plants[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94(20): 11079-11084.
- [15] WHITE P J, DAVENPORT R J. The voltage-independent cation channel in the plasma membrane of wheat roots is permeable to divalent cations and may be involved in cytosolic  $Ca^{2+}$  homeostasis [J]. Plant Physiology, 2002, 130(3): 1386-1395.
- [16] RIEDELSBERGER J, MILLER J K, VALDEBENITO-MATURANA B, et al. Plant HKT channels: an updated view on structure, function and gene regulation[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(4): 1892.
- [17] ALMEIDA P, KATSCHNIG D, DE BOER A H. HKT transporters: state of the art[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2013, 14(10): 20359-20385.
- [18] ALI A, RADDATZ N, PARDO J M, et al. HKT sodium and potassium transporters in *Arabidopsis thaliana* and related halophyte species[J]. Physiologia Plantarum, 2021, 171(4): 546-558.
- [19] JI H T, PARDO J M, BATELLI G, et al. The salt overly sensitive (SOS) pathway: established and emerging roles [J]. Molecular Plant, 2013, 6(2): 275-286.
- [20] QUINTERO F J, BLATT M R. A new family of  $K^+$  transporters from *Arabidopsis* that are conserved across phyla[J]. FEBS Letters, 1997, 415(2): 206-211.
- [21] FANG S M, HOU X, LIANG X L. Response mechanisms of plants under saline-alkali stress [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 667458.
- [22] SHABALA S, CUIN T A. Potassium transport and plant salt tolerance[J]. Physiologia Plantarum, 2008, 133(4): 651-669.
- [23] YANG Y, XUAN L, YU C G, et al. High-density genetic map construction and quantitative trait loci identification for growth traits in (*Taxodium distichum* var. *distichum* × *T. mucronatum*) × *T. mucronatum*[J]. BMC Plant Biology, 2018, 18: 263.
- [24] 杨颖, 段豪, 郭金博, 等. [落羽杉×墨西哥落羽杉(墨杉)]×墨杉回交子代扦插生根性状的遗传变异及QTL定位[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2020, 44(3): 49-57.
- [25] 郭金博, 华建峰, 殷云龙, 等. ‘中山杉302’×墨西哥落羽杉回交子代叶片光合性状和叶绿素含量的QTL定位[J]. 植物资源与环境学报, 2021, 30(3): 1-7.
- [26] HAN M X, YANG H, YU G, et al. Application of non-invasive micro-test technology (NMT) in environmental fields: a comprehensive review [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2022, 240: 113706.
- [27] NI L, WANG S, SHEN T, et al. Calcium/calmodulin-dependent protein kinase OsDMI3 positively regulates saline-alkaline tolerance in rice roots [J]. Plant Signaling and Behavior, 2020, 15(11): e1813999.
- [28] WU H H, SHABALA L, ZHOU M X, et al. Root vacuolar  $Na^+$  sequestration but not exclusion from uptake correlates with barley salt tolerance[J]. The Plant Journal, 2019, 100: 55-67.
- [29] 杜玉玲, 潘晨慧, 李丹阳, 等. 利用隶属函数法对7种一、二年生花卉耐盐性的综合评价[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(6): 105-111.
- [30] 郑巨云, 曾辉, 王俊铎, 等. 陆地棉品种资源萌发期耐盐性的隶属函数法评价[J]. 新疆农业科学, 2018, 55(9): 1579-1592.
- [31] 王建康. 数量性状基因的完备区间作图方法[J]. 作物学报, 2009, 35(2): 239-245.
- [32] PARK H J, KIM W Y, YUN D J. A new insight of salt stress signaling in plant [J]. Molecules and Cells, 2016, 39(6): 447-459.
- [33] ZHANG Y H, FANG J P, WU X B, et al.  $Na^+/K^+$  balance and transport regulatory mechanisms in weedy and cultivated rice (*Oryza sativa* L.) under salt stress[J]. BMC Plant Biology, 2018, 18: 375.
- [34] SUN J, DAI S X, WANG R G, et al. Calcium mediates root  $K^+/Na^+$  homeostasis in poplar species differing in salt tolerance [J]. Tree Physiology, 2009, 29(9): 1175-1186.

- ten years later [J]. Trends in Plant Science, 2010, 15(1): 31-39.
- [35] FRANCIS A, DHAKA N, BAKSHI M, et al. Comparative phylogenomic analysis provides insights into *TCP* gene functions in *Sorghum* [J]. Scientific Reports, 2016, 6(1): 38488.
- [36] 刘晓燕, 王丽娟, 杨生辉, 等. 库尔勒香梨 *HB* 基因家族鉴定及其在越冬过程中的表达分析 [J]. 果树学报, 2025, 42(1): 1-15.
- [37] 陈智华, 乔振升, 李嘉其, 等. 滇杨 *TCP* 基因家族的全基因组鉴定与分析 [J]. 生物技术通报, 2024, 40(11): 214-226.
- [38] SCHOMME C, PALATNIK J F, AGGARWAL P, et al. Control of jasmonate biosynthesis and senescence by miR319 targets [J]. PLoS Biology, 2008, 6(9): e230.
- [39] ZHOU M, LI D, LI Z, et al. Constitutive expression of a *miR319* gene alters plant development and enhances salt and drought tolerance in transgenic creeping bentgrass [J]. Plant Physiology, 2013, 161: 1375-1391.
- [40] MEI Y, LIU Z, ZHENG J, et al. Genome-wide identification and expression pattern analysis of the *TCP* gene family in radish (*Raphanus sativus* L.) [J]. Horticulturae, 2022, 8: 656.
- [41] ZHOU Y, XU Z, ZHAO K, et al. Genome-wide identification, characterization and expression analysis of the *TCP* gene family in *Prunus mume* [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1301.
- [42] 安新艳, 楼盼盼, 郝娟. 植物 *TCP* 转录因子的研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2020, 48(15): 20-23, 27.
- [43] LI H, YUAN H, LIU F, et al. *BpTCP7* gene from *Betula platyphylla* regulates tolerance to salt and drought stress through multiple hormone pathways [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 2020, 141: 17-30.
- [44] 王世泽, 李云, 韩玉翠, 等. 烟草 *TCP* 家族成员鉴定及表达分析 [J]. 生物工程学报, 2024, 40(1): 226-238.
- [45] PANZADE K P, VISHWAKARMA H, KHARATE P S, et al. Genome-wide analysis and expression profile of *TCP* gene family under drought and salinity stress condition in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) [J]. 3 Biotech, 2024, 14(5): 138.
- [46] LIU H, GAO Y, WU M, et al. *TCP10*, a *TCP* transcription factor in moso bamboo (*Phyllostachys edulis*), confers drought tolerance to transgenic plants [J]. Environmental and Experimental Botany, 2020, 172: 104002.

(责任编辑: 佟金凤)

(上接第8页 Continued from page 8)

- [35] GAO Y, LU Y, WU M Q, et al. Ability to remove  $\text{Na}^+$  and retain  $\text{K}^+$  correlates with salt tolerance in two maize inbred lines seedlings [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1716.
- [36] VAN ZELM E, ZHANG Y X, TESTERINK C. Salt tolerance mechanisms of plants [J]. Annual Review of Plant Biology, 2020, 71: 403-433.
- [37] JIANG W X, WANG X, WANG Y X, et al. S-ABA enhances rice salt tolerance by regulating  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  balance and hormone homeostasis [J]. Metabolites, 2024, 14: 181.
- [38] ZHANG D, LI H Y, WANG J S, et al. High-density genetic mapping identifies new major loci for tolerance to low-phosphorus stress in soybean [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 372.
- [39] MORRISON J, KNOBLAUCH N, MARCUS J H, et al. Mendelian randomization accounting for correlated and uncorrelated pleiotropic effects using genome-wide summary statistics [J]. Nature Genetics, 2020, 52: 740-747.
- [40] 杨树明, 曾亚文, 王荔, 等. 不同生长环境下水稻氮、磷、钾利用相关性状的 QTL 定位分析 [J]. 植物营养与肥料学报, 2015, 21(4): 823-835.
- [41] 吕婉玉, 高阳, 潘奥, 等. 陆地棉早熟相关性状的 QTL 定位与相关基因的初步鉴定 [J]. 植物遗传资源学报, 2022, 23(3): 800-810.
- [42] 姚晓云. 利用 BIL 和 CSSL 群体鉴定外观品质主效 QTL [J]. 分子植物育种, 2020, 18(11): 3634-3642.
- [43] TIAN H, YIN Y, LI X, et al. Identification of *HSSP1* as a regulator of soybean protein content through QTL analysis and Soy-SPCC network [J/OL]. Plant Biotechnology Journal. (2025-04-18) [2025-05-30]. <https://doi.org/10.1111/pbi.70092>.
- [44] 王迪, 李永祥, 王阳, 等. 控制玉米雄穗分枝数目和雄穗重的主效 QTL 的定位 [J]. 植物学报, 2011, 46(1): 11-20.
- [45] 秦鸿德. 陆地棉产量与纤维品质性状 QTL 定位和标记辅助轮回选择 [D]. 南京: 南京农业大学, 2007: 40.
- [46] 谭行之, 葛宇, 徐文龙, 等. 南瓜遗传连锁图谱的构建及粒宽性状的 QTL 定位 [J]. 西北植物学报, 2013, 33(4): 697-702.
- [47] 严苓方, 杨晓梦, 杜娟, 等. 大麦籽粒苯丙氨酸含量 QTL 初步定位分析 [J]. 麦类作物学报, 2021, 41(7): 851-856.

(责任编辑: 吴蕊夷)