

# 水稻苗期耐冷性 Meta-QTL 分析及候选基因预测

王洋洋<sup>1,2</sup> 杨传铭<sup>1,2</sup> 张喜娟<sup>2,4</sup> 杨贤莉<sup>2,4</sup> 王立志<sup>2,4</sup> 崔士泽<sup>2,4</sup> 许鑫凯<sup>1,2</sup>  
李红宇<sup>1,\*</sup> 姜树坤<sup>2,3,4,\*</sup>

(<sup>1</sup> 黑龙江八一农垦大学 农学院, 黑龙江 大庆 163319; <sup>2</sup> 黑龙江省农业科学院 耕作栽培研究所/黑龙江省寒地作物生理生态重点实验室/黑龙江省农作物低温冷害工程技术研究中心, 哈尔滨 150086; <sup>3</sup> 黑龙江省农业科学院 齐齐哈尔分院/黑龙江省松嫩平原西部作物种质资源创新与利用工程技术研究中心, 黑龙江 齐齐哈尔 161006; <sup>4</sup> 国家耐盐碱水稻技术创新中心东北中心, 哈尔滨 150086; \*通信作者, email: shukunjiang@haas.cn; ndrice@163.com)

## Meta-QTL Analysis and Prediction of Candidate Genes for Cold Tolerance at Seedling Stage in Rice

WANG Yangyang<sup>1,2</sup>, YANG Chuanming<sup>1,2</sup>, ZHANG Xijuan<sup>2,4</sup>, YANG Xianli<sup>2,4</sup>, WANG Lizhi<sup>2,4</sup>, CUI Shize<sup>2,4</sup>, XU Xinkai<sup>1,2</sup>, LI Hongyu<sup>1,\*</sup>, JIANG Shukun<sup>2,3,4,\*</sup>

(<sup>1</sup>Agricultural College, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing 163319, China; <sup>2</sup>Crop Cultivation and Tillage Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences/Heilongjiang Provincial Key Laboratory of Crop Physiology and Ecology in Cold Region/Heilongjiang Provincial Engineering Technology Research Center of Crop Cold Damage, Harbin 150086, China; <sup>3</sup>Qiqihar Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences/Heilongjiang Provincial Engineering Technology Research Center of Crop Germplasm Resources Innovation and Utilization in Songnen Plain, Qiqihar 161006, China; <sup>4</sup>Northeast Center of National Salt-Alkali Tolerant Rice Technology Innovation Center, Harbin 150086, China; \*Corresponding author, email: shukunjiang@haas.cn; ndrice@163.com)

**Abstract: 【Objective】** Low-temperature stress poses a significant threat to rice production, and the development of cold-tolerant varieties through the identification of cold resistance-related genes represents a critical strategy to address this challenge. Meta-QTL analysis offers a powerful approach to integrate quantitative trait loci governing complex agronomic traits, such as cold tolerance, across diverse genetic backgrounds. By improving the precision and reliability of candidate gene localization, this method provides a robust foundation for the cloning and breeding application of cold tolerance genes in rice. **【Methods】** We conducted a comprehensive meta-analysis of 353 quantitative trait loci (QTLs) associated with cold tolerance at the seedling stage, derived from 38 independent studies. These QTLs were integrated using BioMercator 4.2, followed by Gene Ontology (GO) and Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes (KEGG) enrichment analyses to identify candidate genes within the Meta-QTL regions. **【Results】** A total of 82 Meta-QTLs were identified, of which 67 (81.71%) had confidence intervals of less than 1 Mb. These regions encompassed 9282 annotated genes, including 25 previously reported genes associated with cold tolerance at the seedling stage. GO analysis revealed 99, 230, and 119 genes associated with abiotic stress response, environmental stress response, and transcription factors, respectively. KEGG enrichment analysis further identified 27, 69, and 9 significantly enriched genes related to abiotic stress response, stress response, and transcription factors, respectively. **【Conclusion】** Through the integration and analysis of 353 QTLs related to cold tolerance at the seedling stage, 82 Meta-QTLs were identified. GO analysis pinpointed 448 candidate genes, while KEGG analysis further refined this list to 105 differentially enriched candidate genes. These findings provide valuable insights for molecular marker-assisted breeding and gene cloning for cold tolerance at the rice seedling stage.

**Key words:** rice; cold tolerance; QTL; Meta analysis; candidate gene

**摘 要: 【目的】** 挖掘鉴定耐冷基因进而选育耐冷品种是解决水稻低温冷害难题的最简单、直接和有效的手段之一。利用 Meta-QTL 分析可以有效整合不同遗传背景下控制水稻耐冷等农艺性状的基因位点, 提高候选基因定位

收稿日期: 2025-02-18; 修改稿收到日期: 2025-04-16。

基金项目: 国家重点研发计划项目资助 (2024YFD2301303); 黑龙江省农业科技创新跨越工程重大需求科技创新攻关项目 (CX23ZD01); 黑龙江省自然科学基金杰出青年基金资助项目 (JQ2023C009); 省属科研院所科研业务费专项 (CZKYF2025-1-A004)。

的精度和可靠性,为水稻耐冷基因的克隆和育种利用提供数据支撑。【方法】本研究收集并整理了 38 项独立研究中的 353 个水稻苗期耐冷相关 QTL,利用 BioMercator 4.2 软件对 QTL 关键信息进行整合分析。并利用 GO 分析和 KEGG 分析对鉴定的 Meta-QTL 进行候选基因挖掘。【结果】共鉴定出了 82 个 Meta-QTL,其中 67 个(81.71%)的置信区间小于 1 Mb,共包含 9282 个注释基因,包括已报道的 25 个苗期耐冷基因。利用 GO 分析筛选出了 99、230 和 119 个分别与非生物逆境应答、环境胁迫反应和转录因子相关的基因。进一步利用 KEGG 富集筛选出 27、69 和 9 个分别与非生物逆境应答、胁迫反应和转录因子相关的差异显著性基因。【结论】对 353 个苗期耐冷 QTL 进行整合分析鉴定出 82 个苗期耐冷 Meta-QTL,GO 分析确定了 448 个候选基因,KEGG 进一步确定了 105 个差异表达候选基因。上述结果为水稻苗期耐冷的分子标记辅助育种和基因克隆提供有用的信息。

**关键词:** 水稻;耐冷性;数量性状位点;Meta 分析;候选基因

低温冷害是影响水稻(*Oryza sativa* L.)生长发育和最终产量品质的主要气象灾害之一。全球每年约 1500 万  $\text{hm}^2$  的水稻受低温冷害的影响,涉及中国、日本、朝鲜、印度等 24 个国家和地区。水稻低温冷害按照发生的时期和特征分为障碍型冷害、延迟型冷害和混合型冷害<sup>[1]</sup>。障碍型冷害主要由水稻生殖生长敏感期间(孕穗期和开花期)发生的短时降温所致,引起水稻花粉发育受阻或者受精过程障碍,最终导致结实率减低,在南方稻区和东北北部比较常见;延迟型冷害主要由抽穗以前营养生长期发生的较为持久的低温所致,导致秧苗生长缓慢,分蘖受抑制,致使抽穗期延迟,导致最终产量和品质不同程度下降,在北方稻区比较常见。近年来,受全球气候变暖的影响,极端气候事件趋于频繁,各地区温度波动幅度加大,低温造成的区域性冷害表现出日益频繁且严重的趋势<sup>[2]</sup>。例如,东北地区 5 月末 6 月初插秧稻返青期“倒春寒”频率大幅增加,导致死苗或僵苗,致使缺苗断垄,造成减产。此外,东北直播稻面积不断增加,年均面积在 700 万亩左右<sup>[3]</sup>。但是目前多数生产应用品种由于苗期耐冷性弱,用于直播栽培表现不佳。大量研究表明,水稻苗期耐冷性是由多基因控制的数量性状,传统常规育种改良难度很大,对关键耐冷基因进行基因编辑和分子标记辅助选择是当前北方水稻改良苗期耐冷性的重要技术手段和未来发展方向<sup>[4]</sup>。因此,挖掘鉴定水稻苗期耐冷关键基因意义重大。

前人针对水稻苗期耐冷性状已经开展了大量的 QTL 定位研究,但不同研究采用群体的类型、规模和作图方法等存在差异,造成 QTL 重复性差、置信区间(confidence interval, CI)大,因此,需要将多个独立研究得到的 QTL 进行系统分析,鉴定出重复性好,具有重要应用潜力的关键 QTL<sup>[5-11]</sup>。Meta 分析可以有效整合来自不同研究的 QTL 信息,鉴定出置信区间小、一致性强、对目标性状影响大的 QTL<sup>[12]</sup>。郭书磊等整合了 620 个玉米叶形 QTL,通过 Meta 分析发掘出了 73 个 Meta-QTL,平均置信

区间为 24.5  $\text{cM}$ <sup>[13]</sup>。江培顺等整合了 584 个玉米产量相关性状的 QTL,通过 Meta 分析发掘出了 73 个 Meta-QTL,平均置信区间为 20.03  $\text{cM}$ <sup>[14]</sup>。Yin 等将 182 个与大豆株高相关的 QTL 映射到物理图谱上,通过 Meta 分析获得 36 个 Meta-QTL,平均置信区间为 2.58 Mb<sup>[15]</sup>。Gong 等整理了 140 个与大豆氨基酸相关的 QTL,通过 Meta 分析获得 33 个 Meta-QTL,平均置信区间为 4.13 Mb<sup>[16]</sup>。Courtois 等用 Meta 分析将 675 个水稻耐旱相关 QTL 整合成 119 个 Meta-QTL,平均置信区间为 4.14 Mb<sup>[17]</sup>。Tian 等搜集了 839 个水稻抗稻瘟病 QTL 和 308 个水稻耐热 QTL,通过 Meta 分析得到 67 个抗稻瘟病 Meta-QTL 和 40 个耐热性 Meta-QTL,平均置信区间为 1 Mb 和 1.49 Mb<sup>[18]</sup>。邱红梅等对 33 个与大豆品质相关的含硫氨基酸 QTL 进行 Meta 分析,确定了 8 个 Meta-QTL,通过基因功能注释发现了 6 个氨基酸合成途径酶基因、1 个 11S 大豆球蛋白 A5A4B3 亚基基因及 9 个调控基因<sup>[19]</sup>。刘鑫等收集了 50 个与大豆根长相关的 QTL,通过 Meta 分析确定了 11 个 Meta-QTL,通过基因功能注释发现了 5 个影响大豆根长性状的候选基因<sup>[20]</sup>。综上可以看出,利用 Meta 分析可以对水稻苗期耐冷 QTL 进行系统整合,为基因克隆和分子育种提供数据支撑。

本文系统整理了 1994–2025 年发表的 38 篇水稻苗期耐冷遗传研究文献中的耐冷 QTL 信息,利用 BioMercator 4.2 软件对其中涉及的共 353 个苗期耐冷 QTL 进行 Meta 分析,根据基因功能注释,通过 GO 分析和 KEGG 富集分析进行候选基因预测,以为耐冷关键基因发掘和分子设计育种提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 水稻苗期耐冷相关 QTL 收集

利用中国知网数据库(<https://www.cnki.net>)、PubMed 数据库(<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov>)和

Web of Science 数据库(<https://webofscience.clarivate.cn>), 以“稻”“Rice”“冷”“cold”“chilling”“QTL”“苗期”“seedling”等为关键词, 共检索到 38 篇水稻苗期耐冷 QTL 研究相关文献。对上述文献中水稻苗期耐冷 QTL 信息进行汇总, 包括 QTL 名称、侧翼标记、相关性状、试验地点、试验年份、染色体、LOD(Logarithm of the odds)值和表型方差( $R^2$ )、峰值位置和置信区间。若峰值位置缺失, 则以侧翼标记之间的中点为峰值。另外, 对于缺少置信区间的原始 QTL, 依据 Darvasi 和 Soller<sup>[21]</sup>及 Guo 等<sup>[22]</sup>公布的公式进行计算, 具体如下:

$$CI=530/(N \times R^2) \quad (1);$$

$$CI=163/(N \times R^2) \quad (2);$$

式中,  $N$  代表作图群体的大小,  $R^2$  代表原始 QTL 的贡献率。公式 (1) 适用于 BIL、DH 和  $F_2$  群体, 公式 (2) 适用于 RIL 群体。

## 1.2 水稻苗期耐冷相关性状的 Meta-QTL 分析

将收集的原始 QTL 信息转化为 BioMercator 4.2 软件所需的含有上述信息的 txt 文件, 基于 Markers.Search(<https://archive.gramene.org/db/markers/>)和 RAP-DB(<https://rapdb.dna.affrc.go.jp/>)并结合 Conurtos 等<sup>[23]</sup>试验方法, 确定原始 QTL 侧翼标记在物理图谱上的位置, 以此构建含有物理距离的图谱 map 文件。利用 Map compilation 模块构建一致性图谱, 将整合的 QTL 信息通过 QTL projection 模块映射至上述图谱中, 采用 QTL meta 分析模块进行 Meta 分析, 根据最小 AIC 值(Akaike information criterion, 赤池信息准则)确定最优 QTL<sup>[24]</sup>。

## 1.3 Meta-QTL 区间候选基因的 GO 分析与 KEGG 富集分析

从国家水稻基因数据库(<https://www.ricedata.cn/gene>)收集 Meta-QTL 区间的所有候选基因的 GO 序列信息, 利用 WEGO2.0(<https://wego.genomics.cn/document>)分析生物学功能以筛选目标基因<sup>[25]</sup>。整合筛选出的目标基因, 并导入 KOBAS(<http://bioinfo.org/kobas>)的 Gene-list 富集模块进行 KEGG 富集分析, 探索目标基因的富集可视化程度。

## 1.4 水稻耐冷性 Meta-QTL 区间内候选基因注释

从水稻基因组注释数据库(<https://rice.uga.edu/>)中获取位于 Meta-QTL 区间内已报道基因的相关注释信息, 包括基因名称和已知功能描述, 以筛选出已报道的水稻苗期耐冷基因, 以及非生物逆境应答、胁迫反应和转录因子等注释基因, 用作后续筛选 Meta-QTL 候选基因。

## 2 结果与分析

### 2.1 水稻苗期耐冷 QTL 信息收集

本文整合了 1994–2025 年发表的 38 篇文献中鉴定的 353 个水稻苗期耐冷 QTL 信息(表 1)。38 项研究涉及了不同遗传群体类型, 包括 10 个  $F_2$  群体、15 个重组自交系群体(recombinant inbred line, RIL)、3 个双单倍体群体(doubled haploid, DH)、7 个回交自交系群体(backcross inbred line, BIL)、1 个近等基因系(near iso-genic lines, NIL)和 2 个自然种质群体(national germplasms, NG)。不同研究使用的群体大小也存在差异, 规模最大的群体包含 2570 个株系, 规模最小的群体仅含有 71 个株系。此外, 研究中所采用的 QTL 作图方法也不尽相同, 包括区间作图(interval mapping, IM)、复合区间作图(composite interval mapping, CIM)、完备区间作图(inclusive composite interval mapping, ICIM)和单标记分析法(single marker analysis, SMA)等。各研究鉴定的水稻苗期耐冷 QTL 数量从 1 个到 114 个不等(表 1)。

### 2.2 水稻苗期耐冷 QTL 分布情况

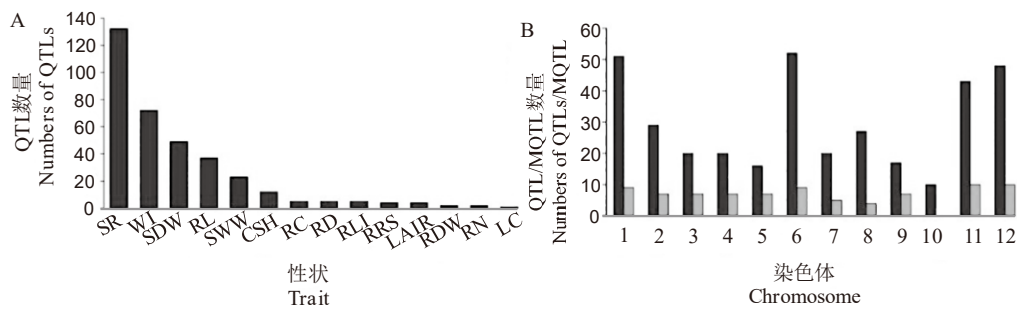
研究收集的 353 个原始 QTL 中, 97 个的增效等位基因来源于籼稻, 122 个的增效等位基因来源于粳稻以及 134 个的增效等位基因来源于野生稻, 每个性状的原始 QTL 数量及其在水稻染色体上的分布如图 1 所示。6 号染色体上映射的原始 QTL 数量最多, 达到了 52 个, 其次是 1 号染色体和 12 号染色体, 分别有 51 个和 48 个, 10 号染色体上的原始 QTL 数量最少, 仅有 10 个。在所研究的水稻苗期耐冷相关性状中, 低温处理后的存活率、枯萎度和幼苗干质量的原始 QTL 数量最多, 分别为 132 个、72 个和 49 个。与存活率相关的原始 QTL 在 1 号染色体分布最多, 有 22 个; 与幼苗干质量和枯萎度相关的原始 QTL 在 6 号和 11 号染色体上数量最多, 分别为 18 个和 11 个。与幼苗干质量相关的原始 QTL 主要位于 6 号染色体上, 与存活率相关的原始 QTL 在每条染色体上均匀分布(表 2)。

### 2.3 水稻苗期耐冷 QTL 的 Meta 分析

对收集到的 353 个原始 QTL 进行 Meta 分析, 在 6 号染色体上映射了 52 个原始 QTL, 整合为 9 个 Meta-QTL, 1 号染色体上映射了 51 个原始 QTL, 整合为 9 个 Meta-QTL, 12 号染色体和 11 号染色体上映射了 48 个和 43 个原始 QTL, 都整合为 10 个 Meta-QTL, 且定位到的 Meta-QTL 为多性状关联位点。整体共鉴定出 82 个水稻苗期耐冷 Meta-QTL,

表 1 水稻苗期耐冷 QTL 信息汇总  
Table 1. Summary of QTLs associated with cold tolerance at the seedling stage in rice

| 作图群体亲本<br>Mapping population parents                     | 群体类型<br>Population type | 群体大小<br>Number of population | 作图方法<br>Mapping method | QTL 数目<br>Number of QTLs | 参考文献<br>Reference |
|----------------------------------------------------------|-------------------------|------------------------------|------------------------|--------------------------|-------------------|
| ZYQ8, JX17                                               | DH                      | 128                          | IM                     | 4                        | [5]               |
| M-202, IR50                                              | RIL                     | 191                          | IM                     | 15                       | [6]               |
| 圭 630, 02428                                             | DH                      | 81                           | CIM                    | 3                        | [26]              |
| Lemont, 特青                                               | RIL                     | 139                          | CIM                    | 5                        | [27]              |
| 密阳 23, 吉冷 1 号                                            | F <sub>2:3</sub>        | 200                          | IM                     | 17                       | [7]               |
| AAV002863, Zhenshan 97B                                  | DH                      | 193                          | IM                     | 5                        | [8]               |
| Dular, Lemont                                            | RIL                     | 123                          | CIM                    | 5                        | [28]              |
| Asominori, IR24                                          | RIL                     | 71                           | CIM                    | 3                        | [9]               |
| 越光/Kasalath, 越光                                          | BIL                     | 182                          | CIM                    | 4                        | [29]              |
| DXWR, 南京 11                                              | BC, F <sub>2:3</sub>    | 144                          | CIM                    | 2                        | [30]              |
| Nipponbare, Kasalath;<br>Nipponbare/Kasalath//Nipponbare | BIL                     | 98                           | CIM                    | 3                        | [31]              |
| Geumobyeo, IR66160-121-4-4-2                             | RIL                     | 153                          | CIM                    | 2                        | [10]              |
| Xiushui 09, IR2061                                       | RIL                     | 240                          | ND                     | 4                        | [11]              |
| GC2, IL112                                               | F <sub>2:3</sub>        | 394                          | IM                     | 7                        | [32]              |
| Lijiangxintuanheigu, Sanhuangzhan-2                      | RIL                     | 204                          | ND                     | 15                       | [33]              |
| HGKN, Hokuriku-142 or Yume-Toiro                         | RIL                     | 162                          | IM                     | 9                        | [34]              |
| Jinbu, BR29                                              | RIL                     | 123                          | CIM                    | 6                        | [35]              |
| Milyang 23, Hapcheonaengmi 3                             | F <sub>2</sub>          | 98                           | ND                     | 4                        | [36]              |
| Xiang 743, Katy                                          | F <sub>2:3</sub>        | 190                          | CIM, MIM               | 7                        | [37]              |
| Xiang 743, Dular                                         | F <sub>2:3</sub>        | 181                          | IM, MIM                | 5                        | [37]              |
| DXWR, XQZB                                               | BIL                     | 94                           | IM                     | 15                       | [38]              |
| IR24, Asominori                                          | RIL                     | 213                          | ICIM                   | 3                        | [39]              |
| Xieqingzao B, DXWR                                       | BIL                     | 229                          | CIM                    | 19                       | [40]              |
| BR1, Hbj.BVI                                             | F <sub>2:3</sub>        | 151                          | ICIM                   | 6                        | [41]              |
| XB, XB/DWR                                               | BIL                     | 202                          | IM, CIM, MIM           | 2                        | [42]              |
| XB, XB/DWR 亚群                                            | BIL                     | 138                          | IM, CIM, MIM           | 3                        | [42]              |
| SN265, 七山占                                               | RIL                     | 118                          | ICIM                   | 2                        | [43]              |
| SN265, IR30                                              | RIL                     | 218                          | ICIM                   | 2                        | [43]              |
| Gr89-1, Shuhui 527                                       | RIL                     | 286                          | IM                     | 3                        | [44]              |
| 93-11, Nipponbare                                        | F <sub>2:3</sub>        | 114                          | CIM                    | 7                        | [45]              |
| 93-11, NIL11                                             | NIL                     | 229                          | CIM                    | 2                        | [45]              |
| BR1, BR18                                                | F <sub>2:3</sub>        | 856                          | CIM, IM, SMA           | 5                        | [46]              |
| 沪恢 99, SN625                                             | RIL                     | 144                          | ICIM                   | 1                        | [47]              |
| DN422, KY131                                             | F <sub>2:3</sub>        | 2570                         | CIM                    | 2                        | [48]              |
| DXWR, SN625                                              | BIL                     | 140                          | ND                     | 114                      | [49]              |
| National germplasms                                      | NG                      | 1992                         | GWAS                   | 9                        | [50]              |
| 丽江新团黑谷, 沈农 265                                           | RIL                     | 144                          | ICIM                   | 4                        | [51]              |
| National germplasms                                      | NG                      | 204                          | GWAS                   | 29                       | [52]              |



A: Meta 分析中利用水稻苗期耐冷相关性状的原始 QTL 数量; SR: 存活率; WI: 枯萎度; SDW: 幼苗干质量; RL: 幼苗根长; SWW: 幼苗鲜质量; CSH: 幼苗茎长; RC: 根系电导率; RD: 根系直径; LAIR: 叶龄抑制率; RRS: 根苗比; LRI: 叶片卷曲度; RDW: 根干质量; RN: 根数; LC: 叶电导率。B: 水稻 12 条染色体上的 QTL 和 Meta-QTL 数量, 分别为深蓝色和蓝色。

A, Number of original QTLs for cold tolerance-related traits at seedling stage in Meta-analysis; SR, Survival rate; WI, Wilting index; SDW, Seedling dry weight; RL, Root length; SWW, Seedling wet weight; SSL, Seedling shoot length; RC, Root conductivity; RD, Root diameter; LAIR, Leaf age inhibition rate; RRS, Root to shoot ratio; LRI, Leaf rolling index; RDW, Root dry weight; RN, Radical number; LC, Leaf conductivity. B, Number of QTLs (dark blue) and Meta-QTLs (light blue) on 12 rice chromosomes.

图 1 水稻苗期耐冷 QTL 和 MQTL 的分布  
Fig. 1. Distribution of QTLs and MQTL for cold tolerance at seedling stage in rice

表 2 原始 QTL 映射至“一致性”图谱的数量

Table 2. Number of initial QTL mapping “Consensus” map

| 染色体<br>Chromosome | SR  | RC | RDW | RD | RRS | RN | WI | LC | RLI | LAIR | SDW | RL | CSH | SWW | Total |
|-------------------|-----|----|-----|----|-----|----|----|----|-----|------|-----|----|-----|-----|-------|
| 1                 | 22  | 0  | 0   | 1  | 2   | 0  | 9  | 0  | 0   | 1    | 4   | 7  | 2   | 3   | 51    |
| 2                 | 12  | 0  | 1   | 1  | 1   | 1  | 3  | 0  | 3   | 0    | 3   | 2  | 2   | 0   | 29    |
| 3                 | 12  | 1  | 0   | 0  | 0   | 0  | 3  | 0  | 0   | 1    | 1   | 1  | 1   | 1   | 21    |
| 4                 | 8   | 0  | 0   | 0  | 0   | 0  | 8  | 0  | 0   | 0    | 1   | 1  | 1   | 1   | 20    |
| 5                 | 7   | 1  | 0   | 0  | 0   | 0  | 1  | 0  | 0   | 0    | 1   | 4  | 0   | 1   | 15    |
| 6                 | 13  | 0  | 0   | 1  | 0   | 0  | 5  | 0  | 0   | 0    | 18  | 5  | 2   | 8   | 52    |
| 7                 | 8   | 1  | 0   | 0  | 0   | 0  | 4  | 1  | 2   | 0    | 0   | 2  | 1   | 1   | 20    |
| 8                 | 9   | 0  | 0   | 0  | 0   | 0  | 11 | 0  | 0   | 0    | 6   | 1  | 0   | 0   | 27    |
| 9                 | 3   | 0  | 0   | 0  | 0   | 0  | 4  | 0  | 0   | 0    | 5   | 3  | 0   | 1   | 16    |
| 10                | 2   | 2  | 0   | 0  | 0   | 0  | 3  | 0  | 0   | 0    | 1   | 2  | 0   | 1   | 11    |
| 11                | 17  | 0  | 1   | 2  | 1   | 0  | 12 | 0  | 0   | 1    | 2   | 2  | 3   | 2   | 43    |
| 12                | 19  | 0  | 0   | 0  | 0   | 1  | 9  | 0  | 0   | 1    | 7   | 7  | 0   | 4   | 48    |
| 总计 Total          | 132 | 5  | 2   | 5  | 4   | 2  | 72 | 1  | 5   | 4    | 49  | 37 | 12  | 23  | 353   |

有 82 个 Meta-QTL 被至少 2 个原始 QTL 映射，其中映射最多原始 QTL 的数目达 16 个(图 2)。除 10 号染色体外，Meta-QTL 在每条染色体上皆有分布，置信区间为 0.01 ~ 3.35 Mb，平均值从原始 QTL 的 2.75 Mb 缩短至 0.63 Mb，其中，置信区间小于 1 Mb 的 Meta-QTL 有 67 个。各区间包含基因数目 1~671 个，82 个水稻苗期耐冷 Meta-QTL 共计包含 9282 个基因，并筛选出了 25 个已报道的苗期耐冷基因/QTL(表 3)。

2.4 水稻苗期耐冷候选基因的 GO 分析及 KEGG 富集分析

利用 WEGO 在线分析软件 (<https://wego.genomics.cn/>)对 82 个 Meta-QTL 区间的 9282 个候选基因进行 GO 分析，注释功能基因为 3191 个，涉及 16 种生物过程、8 种分子功能和 8 种细胞组成。在生物过程中有 1811 个基因与代谢过程相关，占比达到注释功能基因总数的 56.75%，1743 个基因与生物过程相关，占比 54.62%。在分子功能方面，1013 个基因与结合功能相关，占比 31.75%，1246 个基因与催化活性相关，占比 39.05%。在细胞组成中有 1950 个与细胞相关的基因，占比 61.11%，其中 1664 个基因与细胞组分相关，占注释功能基因总数的 51.15%。鉴定发掘到 99 个与非生物逆境应答反应有关、230 个与胁迫反应相关和 119 个与转录因子有关的基因，其中有 43 个目标基因与植物激素调节有关(图 3、表 4)。

利用 KEGG 富集分析，对与非生物刺激反应、胁迫反应以及转录因子有关的基因进行功能注释，采用 Gene-list 模块，经 *t* 检验( $P<0.05$ )，共筛选出 27 个与非生物逆境应答相关的差异显著性基因、69

个与胁迫反应相关的差异显著性基因和 9 个转录因子相关的差异显著性基因。然后利用可视化模块结合 *t* 检验以 Edge weight = 0.1， $N = 7$  为筛选标准，发现差异显著性基因大多集中在光合作用的碳固定、碳代谢、代谢途径及植物激素信号转导途径，分别有 18 个与非生物逆境应答相关的基因、54 个与胁迫反应相关的基因和 9 个转录因子相关的基因，说明这些富集通路与其包含的基因可能与水稻耐冷密切相关(图 4、表 5)。

3 讨论

3.1 Meta-QTL 分析与传统 QTL 分析的比较优势

Meta-QTL 方法能够整合多个不同遗传群体、不同环境条件下的 QTL 数据。通过对大量数据的综合分析，可以有效减小单个实验的误差和环境因素的干扰并缩小其置信区间，为后续的基因功能研究提供较小的染色体区间参考，现已在水稻<sup>[53]</sup>、玉米<sup>[12]</sup>和大豆<sup>[15]</sup>等作物的遗传研究中得到应用。本研究将整合的原始 QTL 映射到物理图谱上，除去部分数据缺失的 QTL，绝大多数 QTL 皆可被映射至物理图谱，尽可能保证 Meta 分析可用的 QTL 数量，以提高 Meta 分析准确性，并将置信区间均值从 2.75 Mb 降至 0.63 Mb。同时，将 Meta 分析鉴定出的 82 个 Meta-QTL 同水稻基因数据库中搜集整理的耐冷相关基因比对，发现 Meta-QTL 1 区间内包含一个已克隆的耐冷基因 *VIG1*(*OsbZIP01*)，它通过与 *OsbZIP18* 共同作用以抑制细胞扩张和增殖、CBF/DREB 途径和 GNP 控制的基因表达，从而正向调节苗期生物量和茎长等性状，以提高苗期耐冷

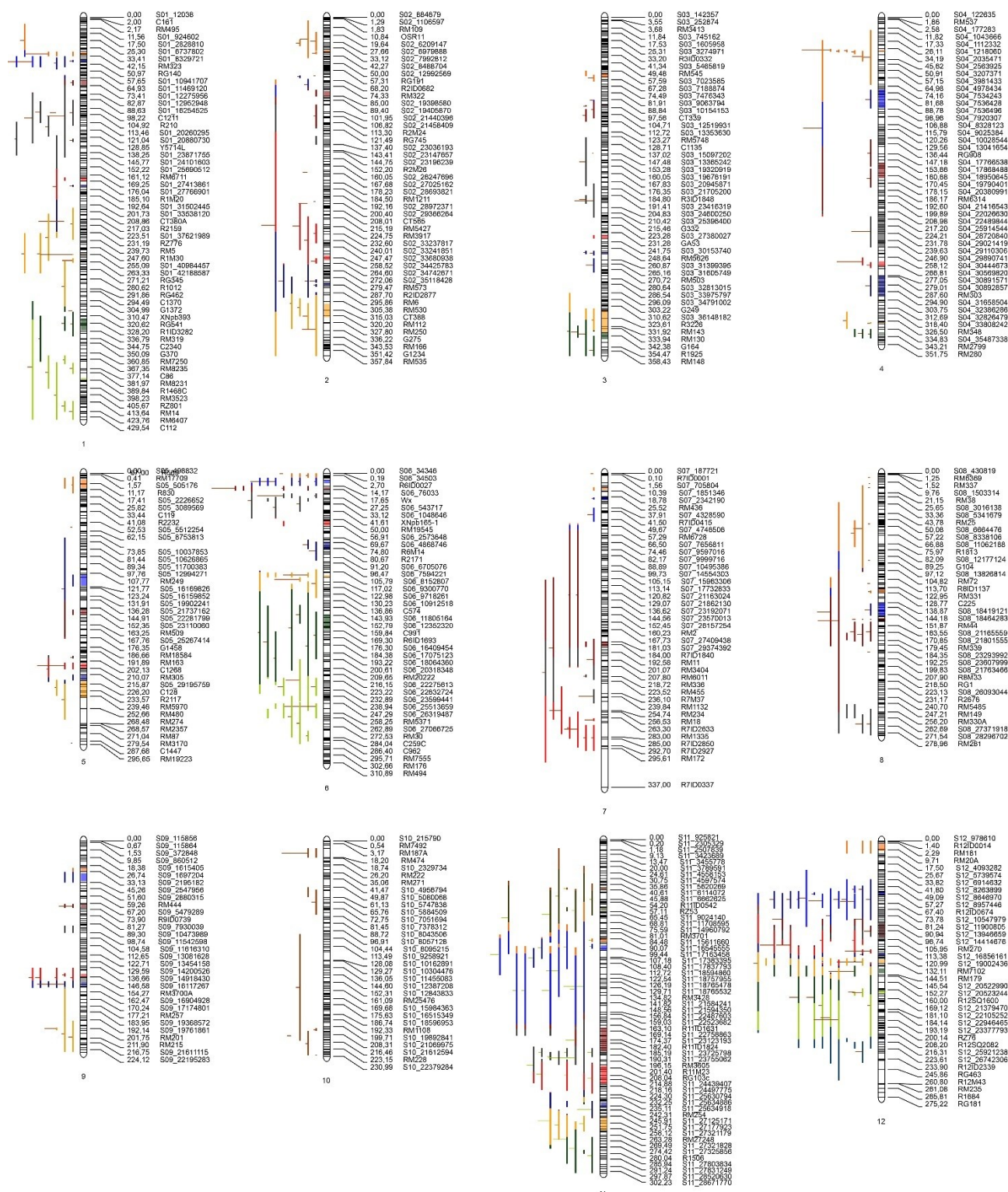


图 2 水稻苗期耐冷“一致性”QTL 图谱和 Meta 分析结果  
Fig. 2. “Consensus” QTL map related to cold tolerance at rice seedling stage and the Meta-analysis results

标尺刻度为物理图距(Mega base, 0.1 Mb); 柱状体代表染色体, 染色体右侧为分子标记及其具体物理位置; 分子标记左侧竖线为映射到“一致性”图谱上的原始 QTL; 染色体上的彩色片段代表 Meta-QTL。

Ruler scale represents physical distance in mega base (mega base, Mb); the bars represent the chromosomes, and molecular markers are located on the right of chromosomes; the original QTLs are positioned on the left side of molecular markers in the “consensus” map; fragments in blue represent confidence intervals of Meta-QTLs on the chromosomes.

图 2 水稻苗期耐冷“一致性”QTL 图谱和 Meta 分析结果

Fig. 2. “Consensus” QTL map related to cold tolerance at rice seedling stage and the Meta-analysis results

表3 水稻苗期耐冷 QTL 的 Meta 分析

| Table 3. Meta-analysis of QTLs associated with cold tolerance at the seedling stage in rice |             |                           |                                      |                                  |                        |                                      |                        |                                              |
|---------------------------------------------------------------------------------------------|-------------|---------------------------|--------------------------------------|----------------------------------|------------------------|--------------------------------------|------------------------|----------------------------------------------|
| 元 QTL<br>Meta-QTL                                                                           | 染色体<br>Chr. | 侧翼标记<br>Flanking marker   | 物理区间<br>Physical<br>interval<br>(Mb) | 元 QTL 位置<br>Meta-QTL<br>location | 置信区间<br>95% CI<br>(Mb) | 原始 QTL 数目<br>No. of original<br>QTLs | 基因数目<br>Gene<br>number | 已报道的耐冷基因<br>Published cold<br>tolerance gene |
| Meta-QTL 1                                                                                  | 1           | S01_8430459-RM323         | 3.785-4.096                          | 3.940                            | 0.311                  | 6                                    | 53                     | <i>OsbZIP01(VTG1)</i>                        |
| Meta-QTL 2                                                                                  | 1           | RM1-RM283                 | 4.662-4.859                          | 4.760                            | 0.197                  | 9                                    | 34                     |                                              |
| Meta-QTL 3                                                                                  | 1           | S01_12150755-S01_12275956 | 6.813-7.347                          | 7.080                            | 0.534                  | 4                                    | 104                    |                                              |
| Meta-QTL 4                                                                                  | 1           | Y5714L-RM10829            | 12.914-13.264                        | 13.089                           | 0.350                  | 10                                   | 60                     | <i>OsCTK1, OsP3B</i>                         |
| Meta-QTL 5                                                                                  | 1           | S01_27714994-S01_27766901 | 17.235-17.605                        | 17.420                           | 0.370                  | 3                                    | 73                     |                                              |
| Meta-QTL 6                                                                                  | 1           | S01_28250887-S01_28381910 | 18.015-18.270                        | 18.142                           | 0.255                  | 3                                    | 38                     |                                              |
| Meta-QTL 7                                                                                  | 1           | S01_40759127-C808         | 25.428-25.527                        | 25.477                           | 0.099                  | 10                                   | 16                     | <i>TCM1</i>                                  |
| Meta-QTL 8                                                                                  | 1           | RM297-RM319               | 32.355-33.654                        | 33.004                           | 1.299                  | 7                                    | 258                    |                                              |
| Meta-QTL 9                                                                                  | 1           | RM8231-R1468C             | 38.735-38.953                        | 38.844                           | 0.218                  | 9                                    | 49                     |                                              |
| Meta-QTL 10                                                                                 | 2           | RG409a-RM423              | 3.573-3.829                          | 3.701                            | 0.256                  | 5                                    | 60                     | <i>OsCRT3</i>                                |
| Meta-QTL 11                                                                                 | 2           | S02_141987-S02_15359168   | 6.348-6.383                          | 6.365                            | 0.035                  | 4                                    | 4                      |                                              |
| Meta-QTL 12                                                                                 | 2           | S02_18887339-S02_19405835 | 7.926-8.568                          | 8.247                            | 0.642                  | 4                                    | 108                    |                                              |
| Meta-QTL 13                                                                                 | 2           | S02_23029608-S02_23147657 | 13.060-14.008                        | 13.534                           | 0.948                  | 3                                    | 153                    | <i>OsLMS</i>                                 |
| Meta-QTL 14                                                                                 | 2           | C424-S02_34742671         | 25.567-26.142                        | 25.854                           | 0.575                  | 9                                    | 96                     |                                              |
| Meta-QTL 15                                                                                 | 2           | S02_35709093-R2ID2877     | 28.499-28.729                        | 28.614                           | 0.230                  | 7                                    | 50                     |                                              |
| Meta-QTL 16                                                                                 | 2           | RM530-RM250               | 30.746-32.239                        | 31.492                           | 1.493                  | 5                                    | 293                    | <i>OsRING1</i>                               |
| Meta-QTL 17                                                                                 | 3           | RM14586-S03_7188874       | 6.073-6.532                          | 6.302                            | 0.459                  | 2                                    | 99                     |                                              |
| Meta-QTL 18                                                                                 | 3           | S03_10154153-S03_10484949 | 8.893-8.898                          | 8.895                            | 0.005                  | 2                                    | 6                      |                                              |
| Meta-QTL 19                                                                                 | 3           | S03_11339312-CT339        | 9.486-9.621                          | 9.553                            | 0.135                  | 4                                    | 25                     | <i>OsSAPK8, OsTCP8</i>                       |
| Meta-QTL 20                                                                                 | 3           | S03_22803832-S03_24600250 | 19.107-20.001                        | 19.556                           | 0.899                  | 3                                    | 152                    |                                              |
| Meta-QTL 21                                                                                 | 3           | R250-S03_31399395         | 25.189-25.436                        | 25.312                           | 0.247                  | 3                                    | 48                     |                                              |
| Meta-QTL 22                                                                                 | 3           | R2856-G164                | 31.514-33.891                        | 32.703                           | 2.379                  | 3                                    | 512                    | <i>OsUGT90A1</i>                             |
| Meta-QTL 23                                                                                 | 3           | R1927-RM227               | 33.885-34.655                        | 34.270                           | 0.770                  | 5                                    | 166                    |                                              |
| Meta-QTL 24                                                                                 | 4           | S04_2035471-S04_2361227   | 3.5615-3.7105                        | 3.636                            | 0.149                  | 7                                    | 22                     |                                              |
| Meta-QTL 25                                                                                 | 4           | S04_753684-S04_7920307    | 7.828-9.825                          | 8.826                            | 1.997                  | 2                                    | 369                    | <i>OsV4</i>                                  |
| Meta-QTL 26                                                                                 | 4           | S04_17868488-S04_20190493 | 15.633-17.295                        | 16.464                           | 1.662                  | 3                                    | 229                    |                                              |
| Meta-QTL 27                                                                                 | 4           | S04_25345578-S04_30302637 | 21.377-24.730                        | 23.053                           | 3.353                  | 2                                    | 671                    |                                              |
| Meta-QTL 28                                                                                 | 4           | S04_30444673-RM1018       | 26.231-26.740                        | 26.485                           | 0.509                  | 3                                    | 125                    | <i>OsPUB2, OsWRKY70</i>                      |
| Meta-QTL 29                                                                                 | 4           | RM349-RM3648              | 32.793-32.900                        | 32.846                           | 0.107                  | 2                                    | 20                     |                                              |
| Meta-QTL 30                                                                                 | 4           | S04_35487338-RM1113       | 33.869-34.065                        | 33.967                           | 0.196                  | 4                                    | 49                     |                                              |
| Meta-QTL 31                                                                                 | 5           | S05_1622816-S05_2206645   | 0.687-1.626                          | 1.156                            | 0.939                  | 3                                    | 187                    | <i>OsWRKY45</i>                              |
| Meta-QTL 32                                                                                 | 5           | S05_15157600-S05_16169826 | 10.909-12.182                        | 11.545                           | 1.273                  | 2                                    | 206                    |                                              |
| Meta-QTL 33                                                                                 | 5           | S05_22950610-S05_23110060 | 14.654-15.233                        | 14.943                           | 0.579                  | 2                                    | 101                    |                                              |
| Meta-QTL 34                                                                                 | 5           | S05_27988265-C1268        | 19.641-19.941                        | 19.791                           | 0.300                  | 3                                    | 51                     | <i>OsDREB1C, COLD6</i>                       |
| Meta-QTL 35                                                                                 | 5           | S05_28253886-RM305        | 20.424-20.96                         | 20.692                           | 0.536                  | 5                                    | 106                    |                                              |
| Meta-QTL 36                                                                                 | 5           | S05_29195759-S05_29385239 | 21.591-22.247                        | 21.919                           | 0.656                  | 4                                    | 119                    |                                              |
| Meta-QTL 37                                                                                 | 5           | S05_29385239-RM480        | 22.342-24.074                        | 23.208                           | 1.732                  | 3                                    | 371                    | <i>OsTCP14</i>                               |
| Meta-QTL 38                                                                                 | 6           | S06_34346-R6ID0027        | 0.011-0.051                          | 0.031                            | 0.040                  | 6                                    | 5                      |                                              |
| Meta-QTL 39                                                                                 | 6           | MRG3332-S06_76033         | 0.788-1.155                          | 0.971                            | 0.367                  | 7                                    | 84                     |                                              |
| Meta-QTL 40                                                                                 | 6           | S06_76033-S06_86257       | 1.537-1.779                          | 1.658                            | 0.242                  | 11                                   | 50                     | <i>ANIP1</i>                                 |
| Meta-QTL 41                                                                                 | 6           | RM587-RM3805              | 2.651-2.843                          | 2.747                            | 0.192                  | 8                                    | 49                     |                                              |
| Meta-QTL 42                                                                                 | 6           | S06_2026942-S06_2573648   | 5.166-5.691                          | 5.428                            | 0.525                  | 2                                    | 87                     |                                              |
| Meta-QTL 43                                                                                 | 6           | RM557-S06_6242039         | 7.367-8.225                          | 7.796                            | 0.858                  | 3                                    | 143                    | <i>qCTS9</i>                                 |
| Meta-QTL 44                                                                                 | 6           | S06_8551070-S06_9117287   | 10.944-11.184                        | 11.064                           | 0.240                  | 9                                    | 40                     |                                              |
| Meta-QTL 45                                                                                 | 6           | S06_12025018-R6ID1693     | 15.176-16.863                        | 16.019                           | 1.687                  | 7                                    | 268                    |                                              |
| Meta-QTL 46                                                                                 | 6           | S06_26319487-RM5371       | 25.263-25.311                        | 25.287                           | 0.048                  | 12                                   | 11                     |                                              |
| Meta-QTL 47                                                                                 | 7           | S07_2206752-S07_2342190   | 1.543-1.878                          | 1.710                            | 0.335                  | 4                                    | 48                     |                                              |
| Meta-QTL 48                                                                                 | 7           | RM428-RM481               | 2.643-2.873                          | 2.758                            | 0.230                  | 4                                    | 35                     |                                              |
| Meta-QTL 49                                                                                 | 7           | S07_29374392-RM432        | 18.112-18.679                        | 18.395                           | 0.567                  | 6                                    | 101                    |                                              |
| Meta-QTL 50                                                                                 | 7           | RM182-RM10                | 21.721-22.013                        | 21.867                           | 0.292                  | 8                                    | 40                     |                                              |
| Meta-QTL 51                                                                                 | 7           | R7ID2633-RM134            | 26.474-26.512                        | 26.493                           | 0.038                  | 10                                   | 8                      |                                              |
| Meta-QTL 52                                                                                 | 8           | R8ID1243-S08_10035358     | 12.475-12.882                        | 12.678                           | 0.407                  | 11                                   | 65                     |                                              |
| Meta-QTL 53                                                                                 | 8           | RZ323a-R8ID1537           | 13.958-15.344                        | 14.651                           | 1.386                  | 4                                    | 216                    |                                              |
| Meta-QTL 54                                                                                 | 8           | RM404-S08_21108492        | 15.581-15.866                        | 15.723                           | 0.285                  | 12                                   | 45                     |                                              |
| Meta-QTL 55                                                                                 | 8           | RM330A-S08_27371918       | 25.657-26.163                        | 25.910                           | 0.506                  | 5                                    | 118                    |                                              |
| Meta-QTL 56                                                                                 | 9           | S09_2137067-S09_2195182   | 2.902-3.316                          | 3.109                            | 0.414                  | 2                                    | 67                     |                                              |
| Meta-QTL 57                                                                                 | 9           | S09_2195182-S09_2547956   | 3.487-4.352                          | 3.919                            | 0.865                  | 2                                    | 141                    |                                              |
| Meta-QTL 58                                                                                 | 9           | S09_5908433-S09_5989512   | 6.857-7.184                          | 7.020                            | 0.327                  | 2                                    | 40                     |                                              |
| Meta-QTL 59                                                                                 | 9           | S09_11240451-S09_11542598 | 9.226-9.763                          | 9.494                            | 0.537                  | 2                                    | 90                     |                                              |
| Meta-QTL 60                                                                                 | 9           | S09_15958987-S09_16117267 | 14.258-14.551                        | 14.404                           | 0.293                  | 5                                    | 58                     |                                              |
| Meta-QTL 61                                                                                 | 9           | S09_16774761-RM434        | 15.114-15.556                        | 15.335                           | 0.442                  | 7                                    | 74                     |                                              |

续表 3 Table 3. Continued

| 元 QTL<br>Meta-QTL | 染色体<br>Chr. | 侧翼标记<br>Flanking marker  | 物理区间<br>Physical<br>interval<br>(Mb) | 元 QTL 位置<br>Meta-QTL<br>location | 置信区间<br>95% CI<br>(Mb) | 原始 QTL 数目<br>No. of original<br>QTLs | 基因数目<br>Gene<br>number | 已报道的耐冷基因<br>Published cold<br>tolerance gene |
|-------------------|-------------|--------------------------|--------------------------------------|----------------------------------|------------------------|--------------------------------------|------------------------|----------------------------------------------|
| Meta-QTL 62       | 9           | S09_20394456-S09_2084017 | 20.145-20.190                        | 20.167                           | 0.045                  | 3                                    | 11                     |                                              |
| Meta-QTL 63       | 11          | S11_6640029-S11_6662625  | 4.353-4.591                          | 4.472                            | 0.238                  | 7                                    | 35                     |                                              |
| Meta-QTL 64       | 11          | R11M17-S11_9024140       | 6.139-6.533                          | 6.336                            | 0.394                  | 7                                    | 69                     |                                              |
| Meta-QTL 65       | 11          | RM536-S11_16884915       | 9.012-9.329                          | 9.170                            | 0.317                  | 13                                   | 55                     |                                              |
| Meta-QTL 66       | 11          | S11_16889698-R11ID1009   | 9.615-10.059                         | 9.837                            | 0.444                  | 14                                   | 65                     |                                              |
| Meta-QTL 67       | 11          | S11_22758863-RM21        | 17.137-19.312                        | 18.224                           | 2.175                  | 6                                    | 322                    | <i>OsICE1</i>                                |
| Meta-QTL 68       | 11          | S11_23793431-C1172       | 19.335-19.679                        | 19.507                           | 0.344                  | 16                                   | 65                     |                                              |
| Meta-QTL 69       | 11          | S11_23795247-S11_2546201 | 20.632-22.264                        | 21.448                           | 1.632                  | 5                                    | 262                    | <i>COG1, CTP1A58</i>                         |
| Meta-QTL 70       | 11          | S11_26184650-RG553c      | 23.884-24.421                        | 24.152                           | 0.537                  | 6                                    | 91                     | <i>OsRAD51A1</i>                             |
| Meta-QTL 71       | 11          | S11_27302936-RM1233      | 25.320-26.517                        | 25.918                           | 1.197                  | 6                                    | 201                    |                                              |
| Meta-QTL 72       | 11          | S11_27344371-S11_2781822 | 28.302-28.648                        | 28.475                           | 0.346                  | 7                                    | 47                     |                                              |
| Meta-QTL 73       | 12          | G24B-S12_3267494         | 0.292-1.087                          | 0.689                            | 0.795                  | 3                                    | 190                    |                                              |
| Meta-QTL 74       | 12          | R3375-S12_8957623        | 5.610-5.855                          | 5.732                            | 0.245                  | 11                                   | 35                     | <i>OsGSTZ1, OsGSTZ2</i>                      |
| Meta-QTL 75       | 12          | S12_13855860-R12ID1072   | 8.906-10.487                         | 9.696                            | 1.581                  | 11                                   | 277                    |                                              |
| Meta-QTL 76       | 12          | RM101-RM270              | 8.789-10.603                         | 9.696                            | 1.814                  | 12                                   | 319                    |                                              |
| Meta-QTL 77       | 12          | S12_18216503-S12_1848723 | 11.696-11.716                        | 11.706                           | 0.020                  | 15                                   | 4                      |                                              |
| Meta-QTL 78       | 12          | RM1337-S12_19944345      | 12.072-12.377                        | 12.224                           | 0.305                  | 12                                   | 55                     |                                              |
| Meta-QTL 79       | 12          | S12_20179243-S12_2049911 | 12.808-13.235                        | 13.021                           | 0.427                  | 15                                   | 70                     |                                              |
| Meta-QTL 80       | 12          | R12ID1349-RM179          | 13.737-14.287                        | 14.012                           | 0.550                  | 13                                   | 68                     |                                              |
| Meta-QTL 81       | 12          | S12_20643952-S12_2091201 | 16.114-16.475                        | 16.294                           | 0.361                  | 8                                    | 55                     |                                              |
| Meta-QTL 82       | 12          | C449-R12ID2187           | 21.550-21.646                        | 21.598                           | 0.096                  | 10                                   | 20                     |                                              |

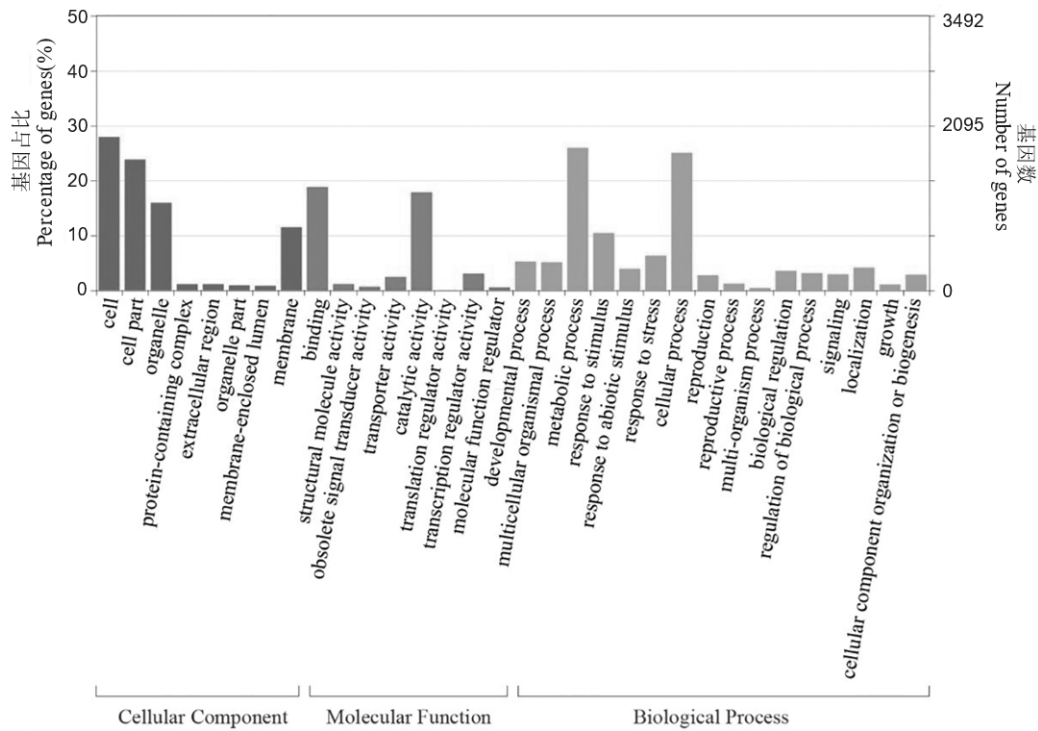
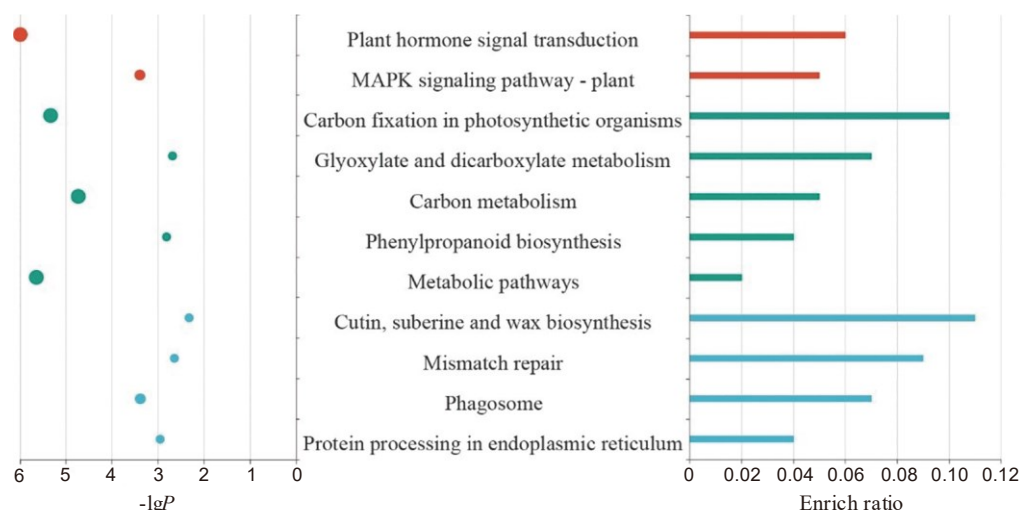


图 3 水稻苗期耐冷 Meta-QTL 区间候选基因 GO 分析

Fig. 3. GO analysis of candidate genes in Meta-QTL interval for cold tolerance at rice seedling stage

性<sup>[54]</sup>。Meta-QTL 3 区间内包含一个已知的耐冷相关基因 *OsCTK1*，它编码一种 I 型酪蛋白激酶，当该基因过表达时水稻苗期离子渗漏率降低，耐冷指数和存活率显著提高；以往研究表明 *OsCTK1* 编码区存在一个 12 bp 碱基插入差异，这一突变

赋予了其更高的激酶活性，因而使其具有更强的耐冷性<sup>[55]</sup>。Meta-QTL 26 区间内包含一个耐冷基因 *OsUGT90A1*，其过表达能够帮助维持水稻遭受低温胁迫期间的膜完整性，并在恢复期间促进叶片生长，这与抗氧化酶活性增加导致的活性氧水平降低



不同颜色代表不同的功能模块; 节点大小代表  $P$  值, 由小到大:  $[0.0001, 0.001)$ ,  $[1 \times 10^{-10}, 0.0001)$ ,  $[0, 1 \times 10^{-10})$ 。

Colors represent different functional modules. The node size represents the  $P$  value, from small to large:  $[0.0001, 0.001)$ ,  $[1 \times 10^{-10}, 0.0001)$ ,  $[0, 1 \times 10^{-10})$ .

图4 水稻苗期耐冷候选基因可视化结果

Fig. 4. Visualization results of candidate genes for cold tolerance of rice seedlings

相关<sup>[56]</sup>。可见, 与以往 QTL 研究相比, Meta-QTL 分析通过整合多遗传群体、多环境下的 QTL 数据, 有效降低单个实验误差与环境干扰, 大幅缩小置信区间, 并且在定位到的 Meta-QTL 区间内发现了 *OsZIP01*、*OsCTK1* 和 *OsUGT90A1* 等基因, 佐证了 Meta 分析对 QTL 信息整合的完整性和可行性, 为深入解析水稻苗期耐冷的遗传机制提供了坚实基础。

### 3.2 Meta-QTL 区间内候选基因的功能预测与分析

将 Meta-QTL 定位结果与已报道的水稻耐冷基因信息进行比对, 在 Meta-QTL 区域内发现了 25 个已报道的水稻耐冷基因。Meta-QTL 9 区间含有一个已知的耐冷基因 *OsCRT3*, 低温胁迫下 *OsCRT3* 构象变化, 增强其与 *OsCIPK7* 的结合亲和力, 从而提高其激酶活性, 并且 *OsCRT3* 有助于钙传感性蛋白质 *OsCBL7/8* 感知的  $\text{Ca}^{2+}$  升高, 该蛋白与质膜上的 *OsCIPK7* 特异性相互作用, 提高水稻的耐冷性<sup>[57]</sup>。Meta-QTL 26 区间含有一个已知的耐冷基因 *OsUGT90A1*, 有助于水稻在低温胁迫期间保护质膜, 其表达最初因低温而增强, 在过表达时有助于在冷胁迫期间保持膜完整性, 并在胁迫恢复期间促进叶片生长, 这与抗氧化酶活性增加导致的活性氧水平降低有关<sup>[56]</sup>。Meta-QTL 37 区间内含有的耐冷基因 *OsPUB2*, 过表达时植株表现出更好的冷胁迫耐受性, 表现在存活率、叶绿素含量、离子渗漏率和冷胁迫诱导基因表达等方面<sup>[58]</sup>。综上所述, 通过对 Meta-QTL 区间内候选基因的功能预测与分析,

在多个 Meta-QTL 区域内发现了 *OsCRT3*、*OsUGT90A1* 和 *OsPUB2* 等已知的水稻耐冷基因, 它们各自通过独特的分子机制, 包括触发构象变化、增强激酶活性、促进钙信号生成、保护质膜、维持膜完整性、提高抗氧化酶活性以及调节相关基因表达等, 全方位促进水稻的耐冷性。这一研究成果, 不仅对水稻耐冷机制提供了更清晰的分子层面解释, 更为水稻耐冷品种的分子育种提供了极具价值的理论依据和潜在基因位点。

### 3.3 Meta-QTL 区间内的植物激素调节相关目标基因

植物激素在水稻生长发育及应对非生物胁迫方面发挥着重要作用<sup>[59]</sup>。植物激素包括脱落酸(Absciscicacid, ABA)、生长素(Auxin, IAA)、芸苔类固醇(Brassinosteroids, BRS)、细胞分裂素(Cytokinin, CTK)、乙烯(Ethylene, ETH)、赤霉素(Gibberellin, GA)、茉莉酸(Jasmonate, JA)、水杨酸(Salicylicacid, SA)和独脚金内酯(Strigolactone, SL), 它们与植物逆境胁迫响应关系密切, 常参与调控植物生长和响应非生物逆境应答等多种过程<sup>[60]</sup>。本研究通过 GO 分析在 82 个 Meta-QTL 区间内筛选出了 43 个参与植物激素调控的目标基因, 并且通过 KEGG 富集分析发现植物激素信号传导途径丰度  $P$  值最大, 说明植物激素信号传导可能对水稻耐冷具有重要作用。Meta-QTL 31 内含有一个已报道的基因 *OsSIZ1*, 低温冷害会导致 *OsSIZ1* 通过抑制 SA 积累, 诱导 *CBF3/DREB1A* 表达, 其编码蛋白与冷响应基因的 *CRT/DRE* 元件结合, 启

表 4 与植物激素调节有关的目标基因

Table 4. Target genes related to plant hormone regulation

| 序号<br>Serial | 染色体<br>Chr. | 基因名称<br>Gene   | 已报道基因<br>Published<br>tolerance gene | GO 注释<br>GO annotation    | 序号<br>Serial | 染色体<br>Chr. | 基因名称<br>Gene   | 已报道基因<br>Published<br>tolerance gene | GO 注释<br>GO annotation    |
|--------------|-------------|----------------|--------------------------------------|---------------------------|--------------|-------------|----------------|--------------------------------------|---------------------------|
| 1            | 1           | LOC_Os01g56200 | OsNPR2;                              | 乙烯应答<br>(GO:0009723)      | 23           | 4           | LOC_Os04g40540 | OsPIMT2                              | 脱落酸应答<br>(GO:0009737)     |
| 2            | 1           | LOC_Os01g56330 | FLR2;                                | 赤霉素生物合成调控<br>(GO:0010371) | 24           | 5           | LOC_Os05g02500 | OsMKP1;                              | 细胞分裂素合成<br>(GO:0009691)   |
| 3            | 1           | LOC_Os01g66890 | OsBTBZ1                              | 脱落酸信号通路调控<br>(GO:0009787) | 25           | 5           | LOC_Os05g03430 | OsSIZ1;                              | 脱落酸应答<br>(GO:0009737)     |
| 4            | 2           | LOC_Os02g50480 | OHK5;                                | 细胞分裂素信号传导<br>(GO:0009736) | 26           | 5           | LOC_Os05g34830 | OsPHD29                              | 脱落酸信号通路调控<br>(GO:0009787) |
| 5            | 2           | LOC_Os02g50970 | OsHk6                                | 脱落酸应答<br>(GO:0009737)     | 27           | 5           | LOC_Os05g37690 | OsNAC52                              | 茉莉酸信号通路<br>(GO:0009867)   |
| 6            | 2           | LOC_Os02g51750 | DSM1;                                | 茉莉酸信号通路调控<br>(GO:2000022) | 28           | 5           | LOC_Os05g38150 | OsCOI1b                              | 正调控脱落酸信号<br>(GO:0009789)  |
| 7            | 2           | LOC_Os02g52150 | OsANN1;                              | 脱落酸应答<br>(GO:0009737)     | 29           | 5           | LOC_Os05g39720 | OsP5CS;                              | 脱落酸信号通路调控<br>(GO:0009787) |
| 8            | 2           | LOC_Os02g52250 | OsANN2                               | 脱落酸应答<br>(GO:0009737)     | 30           | 5           | LOC_Os05g41070 | OsP5CS1                              | 脱落酸信号通路调控<br>(GO:0009787) |
| 9            | 3           | LOC_Os03g55540 | OsHSP24.1                            | 脱落酸应答<br>(GO:0009737)     | 31           | 6           | LOC_Os06g06050 | OsWRKY70                             | 独脚金内酯细胞应答<br>(GO:1902348) |
| 10           | 3           | LOC_Os03g55600 | OsSKIPa                              | 脱落酸信号通路调控<br>(GO:0009787) | 32           | 6           | LOC_Os06g10230 | OsERECTA;                            | 细胞分裂素分解<br>(GO:0009823)   |
| 11           | 3           | LOC_Os03g55800 | OsADR3                               | 脱落酸信号通路调控<br>(GO:0009787) | 33           | 6           | LOC_Os06g10880 | OsER1                                | 生长素信号通路调控<br>(GO:0010928) |
| 12           | 3           | LOC_Os03g58350 | OsSAPK8                              | 脱落酸信号通路调控<br>(GO:0009737) | 34           | 6           | LOC_Os06g14406 | OsAREB1;                             | 水杨酸应答<br>(GO:0009751)     |
| 13           | 3           | LOC_Os03g58390 | OsAOS1                               | 脱落酸应答<br>(GO:0009737)     | 35           | 6           | LOC_Os06g27760 | OsSIZ1;                              | 脱落酸应答<br>(GO:0009737)     |
| 14           | 3           | LOC_Os03g59610 | OsSIRP2                              | 脱落酸生物合成<br>(GO:0009688)   | 36           | 6           | LOC_Os06g29310 | OsMSRB1.1                            | 脱落酸生物合成调控<br>(GO:0010115) |
| 15           | 3           | LOC_Os03g60080 | OsABA2;                              | 脱落酸信号通路调控<br>(GO:0009787) | 37           | 7           | LOC_Os07g04180 | OsAAP1                               | 细胞分裂素含量<br>(TO:0002660)   |
| 16           | 4           | LOC_Os04g35190 | XanDH                                | 脱落酸应答<br>(GO:0009737)     | 38           | 7           | LOC_Os07g30970 | OsNDPK1                              | 水杨酸应答<br>(GO:0009751)     |
| 17           | 4           | LOC_Os04g35210 | SNAC1;                               | 水杨酸信号通路调控<br>(GO:2000031) | 39           | 8           | LOC_Os08g41190 | OsMBTB32                             | 脯氨酸含量<br>(TO:0006002)     |
| 18           | 4           | LOC_Os04g37619 | OsNAC9                               | 脱落酸生物合成<br>(GO:0009688)   | 40           | 9           | LOC_Os09g15240 | OsZAS                                | 独脚金内酯生物合成<br>(GO:1901601) |
| 19           | 4           | LOC_Os04g37920 | OsDRF1                               | 赤霉素分解代谢<br>(GO:0045487)   | 41           | 11          | LOC_Os11g08340 | OsGH3-12                             | 生长素信号传导<br>(GO:0009734)   |
| 20           | 4           | LOC_Os04g38950 | Bph6                                 | 生长素含量<br>(TO:0002672)     | 42           | 11          | LOC_Os11g42660 | WED                                  | 水杨酸代谢调控<br>(GO:0010337)   |
| 21           | 4           | LOC_Os04g39150 | OSZEPI;                              | 脱落酸信号通路调控<br>(GO:0009787) | 43           | 12          | LOC_Os12g16720 | OsSL;                                | 水杨酸生物合成调控<br>(GO:0080142) |
| 22           | 4           | LOC_Os04g40410 | OsABAI                               | 赤霉素应答<br>(GO:0009739)     |              |             |                | ELL1                                 |                           |

动转录过程，使大量冷响应基因表达，从而增强植物的抗寒性<sup>[61, 62]</sup>。Meta-QTL 42 内含有一个已报道的基因 *OsABF2*，遭遇低温冷害时，水稻体内 ABA 含量会增加，ABA 与相应的受体结合，促使 *OsABF2* 蛋白磷酸化，磷酸化后的 *OsABF2* 能够与靶基因启动子区域的 *ABRE* 元件结合，从而激活下游一系列与逆境响应相关基因的表达，使植物能够更好地适应逆境环境<sup>[63]</sup>。Meta-QTL 78 中含有一个已报道的基因 *OsHTD12*，在遭遇低温冷害时，*T20* 编码叶绿体  $\zeta$ -胡萝卜素异构酶 Z-ISO，参与类胡萝卜素及其

代谢物 SL 和 ABA 的生物合成。深入研究发现，SL 与 ABA 之间存在相互调控关系，SL 信号途径能够上调转录因子编码基因 *OsHOX12* 的表达，进而提高 ABA 合成关键基因 *OsNCED1* 的表达水平，促进茎基部 ABA 的合成，而 ABA 通过下调 SL 合成关键基因 *D10* 和 *D27* 的表达，造成 SL 含量降低，说明 ABA 抑制 SL 合成<sup>[64]</sup>。由此，本研究在 82 个 Meta-QTL 区间内筛选出 43 个参与植物激素调控的目标基因，为进一步筛选水稻耐冷候选基因提供了数据参考。

表 5 光合生物碳固定、碳代谢及植物激素信号转导等途径相关的差异表达基因

Table 5. Differentially expressed genes (DEGs) involved in carbon fixation, carbon metabolism, and plant hormone signal transduction pathways in photosynthetic organisms

| 序号<br>Serial | 染色体<br>Chr. | 基因<br>Gene            | 已报道基因<br>Published<br>tolerance gene  | 基因名称<br>Gene name | 序号<br>Serial | 染色体<br>Chr. | 基因<br>Gene            | 已报道基因<br>Published<br>tolerance gene | 基因名称<br>Gene name     |
|--------------|-------------|-----------------------|---------------------------------------|-------------------|--------------|-------------|-----------------------|--------------------------------------|-----------------------|
| 1            | 1           | <i>LOC_Os01g09450</i> |                                       |                   | 35           | 5           | <i>LOC_Os05g41070</i> | <i>OsZIP42</i> ; <i>HBZIP</i>        | 转录因子                  |
| 2            | 1           | <i>LOC_Os01g57730</i> |                                       |                   | 36           | 5           | <i>LOC_Os05g37690</i> | <i>OsCOI1b</i>                       | F-box 蛋白              |
| 3            | 2           | <i>LOC_Os02g51470</i> |                                       |                   | 37           | 5           | <i>LOC_Os05g40230</i> |                                      |                       |
| 4            | 2           | <i>LOC_Os02g51150</i> |                                       |                   | 38           | 5           | <i>LOC_Os05g35290</i> | <i>OsPAL7</i>                        | 苯丙氨酸脱氨酶               |
| 5            | 2           | <i>LOC_Os02g14430</i> | <i>OsPrx30</i>                        | 第三类过氧化物酶          | 39           | 5           | <i>LOC_Os05g40420</i> |                                      |                       |
| 6            | 2           | <i>LOC_Os02g47020</i> |                                       |                   | 40           | 5           | <i>LOC_Os05g25640</i> |                                      | 细胞色素 P450             |
| 7            | 2           | <i>LOC_Os02g14440</i> |                                       |                   | 41           | 6           | <i>LOC_Os06g13720</i> |                                      |                       |
| 8            | 2           | <i>LOC_Os02g07230</i> | <i>OsSPL42</i>                        | 卟胆原脱氨酶            | 42           | 6           | <i>LOC_Os06g06090</i> | <i>OsMAPK6</i> ;<br><i>OsMPK6</i>    | 丝裂原活化蛋白激酶             |
| 9            | 3           | <i>LOC_Os03g12350</i> | <i>ORR1</i>                           | B 型响应调节子          | 43           | 6           | <i>LOC_Os06g29110</i> |                                      |                       |
| 10           | 3           | <i>LOC_Os03g58040</i> |                                       |                   | 44           | 6           | <i>LOC_Os06g27850</i> |                                      |                       |
| 11           | 3           | <i>LOC_Os03g55410</i> |                                       |                   | 45           | 6           | <i>LOC_Os06g04070</i> | <i>OsAdc1</i>                        | 精氨酸脱羧酶                |
| 12           | 3           | <i>LOC_Os03g12030</i> | <i>CUTIL</i> ; <i>WSL4</i>            | 脂肪酸延长酶            | 46           | 6           | <i>LOC_Os06g10880</i> | <i>OsAREB1</i> ;<br><i>OsZIP46</i>   | bZIP 转录因子             |
| 13           | 3           | <i>LOC_Os03g57200</i> |                                       |                   | 47           | 6           | <i>LOC_Os06g14510</i> |                                      |                       |
| 14           | 3           | <i>LOC_Os03g17070</i> |                                       |                   | 48           | 6           | <i>LOC_Os06g29220</i> |                                      |                       |
| 15           | 3           | <i>LOC_Os03g59610</i> | <i>OsABA2</i> ; <i>XanDH</i>          | 黄质醛脱氢酶            | 49           | 6           | <i>LOC_Os06g42130</i> |                                      |                       |
| 16           | 3           | <i>LOC_Os03g55600</i> | <i>OsSAPK8</i>                        | 应激活化蛋白激酶          | 50           | 7           | <i>LOC_Os07g31270</i> |                                      |                       |
| 17           | 3           | <i>LOC_Os03g58290</i> |                                       |                   | 51           | 7           | <i>LOC_Os07g31300</i> |                                      |                       |
| 18           | 3           | <i>LOC_Os03g55800</i> | <i>OsAOS1</i>                         | 丙二烯氧化物合酶          | 52           | 7           | <i>LOC_Os07g31380</i> |                                      |                       |
| 19           | 3           | <i>LOC_Os03g58350</i> | <i>OsIAA14</i>                        | Aux/IAA 转录抑制因子    | 53           | 7           | <i>LOC_Os07g30970</i> | <i>OsNDPK1</i>                       | 核苷二磷酸激酶               |
| 20           | 3           | <i>LOC_Os03g11720</i> |                                       |                   | 54           | 8           | <i>LOC_Os08g40680</i> |                                      |                       |
| 21           | 3           | <i>LOC_Os03g59430</i> |                                       |                   | 55           | 8           | <i>LOC_Os08g41100</i> |                                      |                       |
| 22           | 4           | <i>LOC_Os04g36054</i> | <i>OsARF9</i>                         | 生长素应答因子           | 56           | 8           | <i>LOC_Os08g41090</i> |                                      |                       |
| 23           | 4           | <i>LOC_Os04g35240</i> | <i>OsSAPK7</i>                        | 应激活化蛋白激酶          | 57           | 8           | <i>LOC_Os08g40690</i> |                                      |                       |
| 24           | 4           | <i>LOC_Os04g36680</i> |                                       |                   | 58           | 8           | <i>LOC_Os08g21590</i> |                                      |                       |
| 25           | 4           | <i>LOC_Os04g40950</i> | <i>OsGapC2</i>                        | 甘油醛-3-磷酸脱氢酶       | 59           | 9           | <i>LOC_Os09g15850</i> |                                      |                       |
| 26           | 4           | <i>LOC_Os04g38950</i> | <i>TDD1</i> ; <i>OASB1</i>            | 邻氨基苯甲酸合酶<br>β 亚基  | 60           | 9           | <i>LOC_Os09g15420</i> |                                      |                       |
| 27           | 4           | <i>LOC_Os04g35520</i> | <i>OsAPx7</i>                         | 抗坏血酸过氧化物酶         | 61           | 9           | <i>LOC_Os09g15510</i> |                                      |                       |
| 28           | 4           | <i>LOC_Os04g16680</i> | <i>OsSBPase</i>                       | 景天庚酮糖-1,7-二磷酸酶    | 62           | 9           | <i>LOC_Os09g15500</i> |                                      |                       |
| 29           | 4           | <i>LOC_Os04g41620</i> | <i>OsChia2b</i> ; <i>Cht4</i>         | 几丁质酶              | 63           | 9           | <i>LOC_Os09g15860</i> |                                      |                       |
| 30           | 4           | <i>LOC_Os04g39020</i> | <i>OsALDH10A5</i> ;<br><i>OsBADH1</i> | 甜菜碱醛脱氢酶           | 64           | 9           | <i>LOC_Os09g15850</i> |                                      |                       |
| 31           | 4           | <i>LOC_Os04g37619</i> | <i>ZEPI</i> ; <i>OsABA1</i>           | 玉米黄质环氧化酶          | 65           | 11          | <i>LOC_Os11g11430</i> | <i>OsIAA29</i>                       | Aux/IAA 蛋白            |
| 32           | 5           | <i>LOC_Os05g37170</i> | <i>OsTGA1</i> ;<br><i>OsZIP41</i>     | TGA 转录因子          | 66           | 11          | <i>LOC_Os11g11410</i> | <i>OsIAA27</i>                       | 生长素应答因子               |
| 33           | 5           | <i>LOC_Os05g37470</i> | <i>OsAUX3</i> ; <i>qGL5</i>           | 生长素内向转运载体         | 67           | 11          | <i>LOC_Os11g08300</i> | <i>OsALDH3H2</i>                     | 水稻乙醛脱氢酶               |
| 34           | 5           | <i>LOC_Os05g38170</i> |                                       |                   | 68           | 12          | <i>LOC_Os12g17600</i> | <i>OsRBCS2</i>                       | 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶小亚基 |

4 结论

本研究对1994–2025年发表的38篇文献中定位到的353个水稻苗期耐冷QTL进行了Meta分析，共鉴定出82个Meta-QTL，置信区间大小为0.01~3.35 Mb，平均值从原始QTL的2.75 Mb缩短至0.63 Mb，并从Meta-QTL区间内9282个候选基因内筛选出448个水稻苗期耐冷相关的候选基因，其中43个目标基

因与植物激素调节有关。这些研究为解析水稻苗期耐冷遗传结构以及克隆相关基因提供极具价值的有效信息。

参考文献:

[1] 姜树坤. 寒地水稻低温冷害的致灾机理与减灾保产关键技术[M]. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 2021: 55-58.

Jiang S K. Disaster mechanism of low temperature chilling injury of rice in cold region and key technologies

- for reducing disaster and ensuring yield[M]. Harbin: Heilongjiang Science and Technology Press, 2021: 55-58. (in Chinese)
- [2] 徐敏, 徐经纬, 高苹, 于庚康, 单婵. 江苏水稻障碍型冷害时空变化特征及敏感性分析[J]. 气象, 2015, 41(11): 1367-1373.
- Xu M, Xu J W, Gao P, Yu G K, Shan C. Analysis of spatiotemporal variation characteristics and sensitivity of rice sterile-type chilling injury in Jiangsu[J]. *Meteorological Monthly*, 2015, 41(11): 1367-1373. (in Chinese with English abstract)
- [3] 张喜娟, 来永才, 曾山. 寒地水稻直播栽培机理与技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2018: 21-29.
- Zhang X J, Lai Y C, Zeng S. *Mechanism and technology of direct seeding cultivation of rice in cold region*[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2018: 21-29. (in Chinese)
- [4] Zu X, Luo L, Wang Z, Gong J, Yang C, Wang Y, Xu C, Qiao X, Deng X, Song X, Chen C, Tan B C, Cao X. A mitochondrial pentatricopeptide repeat protein enhances cold tolerance by modulating mitochondrial superoxide in rice[J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 6789.
- [5] Qian Q, Zeng D, He P, Zheng X, Chen Y, Zhu L. QTL analysis of the rice seedling cold tolerance in a double haploid population derived from anther culture of a hybrid between indica and japonica rice[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2000, 45(5): 448-453.
- [6] Andaya V C, MacKILL D J. Mapping of QTLs associated with cold tolerance during the vegetative stage in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(392): 2579-2585.
- [7] 韩龙植, 张三元, 乔永利, 阮仁超, 张俊国, 曹桂兰, 高熙宗. 冷水胁迫下水稻幼苗期根系性状的QTL分析[J]. 作物学报, 2005, 31(11): 1415-1421.
- Han L Z, Zhang S Y, Qiao Y L, Ruan R C, Zhang J G, Cao G L, Gao X Z. QTL analysis of root traits at the seedling stage in rice under cold water irrigation[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(11): 1415-1421. (in Chinese)
- [8] Lou Q, Chen L, Sun Z, Xing Y, Li J, Xu X, Mei H, Luo L. A major QTL associated with cold tolerance at seedling stage in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Euphytica*, 2007, 158(1): 87-94.
- [9] Jiang L, Xun M, Wang J, Wan J. QTL analysis of cold tolerance at seedling stage in rice (*Oryza sativa* L.) using recombination inbred lines[J]. *Journal of Cereal Science*, 2008, 48(1): 173-179.
- [10] Suh J P, Lee C K, Lee J H, Kim J J, Kim S M, Cho Y C, Park S H, Shin J C, Kim Y G, Jena K K. Identification of quantitative trait loci for seedling cold tolerance using RILs derived from a cross between japonica and tropical japonica rice cultivars[J]. *Euphytica*, 2012, 184(1): 101-108.
- [11] Cheng L R, Wang J M, Uzokwe V, Meng L J, Wang Y, Sun Y, Zhu L H, Xu J L, Li Z K. Genetic analysis of cold tolerance at seedling stage and heat tolerance at anthesis in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2012, 11(3): 359-367.
- [12] Goffinet B, Gerber S. Quantitative trait loci: A meta-analysis[J]. *Genetics*, 2000, 155(1): 463-473.
- [13] 郭书磊, 张君, 齐建双, 岳润清, 韩小花, 燕树锋, 卢彩霞, 傅晓雷, 陈娜娜, 库丽霞, 铁双贵. 玉米叶形相关性状的Meta-QTL及候选基因分析[J]. 植物学报, 2018, 53(4): 487-501.
- Guo S L, Zhang J, Qi J S, Yue R Q, Han X H, Yan S F, Lu C X, Fu X L, Chen N N, Ku L X, Tie S G. Analysis of meta-quantitative trait loci and their candidate genes related to leaf shape in maize[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2018, 53(4): 487-501. (in Chinese with English abstract)
- [14] 江培顺, 张焕欣, 吕香玲, 郝转芳, 李博, 李明顺, 王宏伟, 慈晓科, 张世煌. 玉米产量相关性状Meta-QTL及候选基因分析[J]. 作物学报, 2013, 39(6): 969-978.
- Jiang P S, Zhang H X, Lü X L, Hao Z F, Li B, Li M S, Wang H W, Ci X K, Zhang S H. Analysis of meta-QTL and candidate genes related to yield components in maize[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(6): 969-978. (in Chinese)
- [15] Yin Z, Qi H, Chen Q, Zhang Z, Jiang H, Zhu R, Hu Z, Wu X, Li C, Zhang Y, Liu C, Hu G, Xin D, Qi Z. Soybean plant height QTL mapping and meta-analysis for mining candidate genes[J]. *Plant Breeding*, 2017, 136(5): 688-698.
- [16] Gong Q C, Yu H X, Mao X R, Qi H D, Shi Y, Xiang W, Chen Q S, Qi Z M. Meta-analysis of soybean amino acid QTLs and candidate gene mining[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2018, 17(5): 1074-1084.
- [17] Courtois B, Ahmadi N, Khowaja F, Price A H, Rami J F, Frouin J, Hamelin C, Ruiz M. Rice root genetic architecture: Meta-analysis from a drought QTL database[J]. *Rice*, 2009, 2(2): 115-128.
- [18] Tian T, Chen L, Ai Y, He H. Selection of candidate genes conferring blast resistance and heat tolerance in rice through integration of meta-QTLs and RNA-seq[J]. *Genes*, 2022, 13(2): 224.
- [19] 邱红梅, 厉志, 于妍, 高淑芹, 马晓萍, 郑宇宏, 孟凡凡, 侯云龙, 王跃强. 基于元分析的大豆含硫氨基酸相关基因挖掘与信息学分析[J]. 中国油料作物学报, 2015, 37(2): 141-147.
- Qiu H M, Li Z, Yu Y, Gao S Q, Ma X P, Zheng Y H, Meng F F, Hou Y L, Wang Y Q. Mining and analysis of genes related to sulfur-containing amino acids in soybean based on Meta-QTL[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2015, 37(2): 141-147. (in Chinese)

- [20] 刘鑫, 甄善继, 王家军, 王洋. 大豆根长QTL的Meta分析及候选基因挖掘[J]. 大豆科学, 2023, 42(1): 32-40.  
Liu X, Zhen S J, Wang J J, Wang Y. Meta-analysis and candidate gene mining of soybean root length QTLs[J]. *Soybean Science*, 2023, 42(1): 32-40. (in Chinese with English abstract)
- [21] Darvasi A, Soller M. A simple method to calculate resolving power and confidence interval of QTL map location[J]. *Behavior Genetics*, 1997, 27(2): 125-132.
- [22] Guo B, Slepner D A, Lu P, Shannon J G, Nguyen H T, Arelli P R. QTLs associated with resistance to soybean cyst nematode in soybean meta-analysis of QTL locations: Retraction[J]. *Crop Science*, 2006, 46(1): 202.
- [23] Courtois B, Ahmadi N, Khawaja F, Price A H, Rami J F, Frouin J, Hamelin C, Ruiz M. Rice root genetic architecture: Meta-analysis from a drought QTL database[J]. *Rice*, 2009, 2(2): 115-128.
- [24] 田甜, 陈丽娟, 何华勤. 基于Meta-QTL和RNA-seq的整合分析挖掘水稻抗稻瘟病候选基因[J]. 作物学报, 2022(6): 1372-1388.  
Tian T, Chen L J, He H Q. Identification of rice blast resistance candidate genes based on integrating Meta-QTL and RNA-seq analysis[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2022(6): 1372-1388. (in Chinese with English abstract)
- [25] Ashburner M, Ball C A, Blake J A, Botstein D, Butler H, Cherry J M, Davis A P, Dolinski K, Dwight S S, Eppig J T, Harris M A, Hill D P, Issel-Tarver L, Kasarskis A, Lewis S, Matese J C, Richardson J E, Ringwald M, Rubin G M, Sherlock G. Gene Ontology: Tool for the unification of biology[J]. *Nature Genetics*, 2000, 25(1): 25-29.
- [26] 屈婷婷, 陈立艳, 章志宏, 胡中立, 李平, 朱立煌, 朱英国. 水稻籼粳交DH群体苗期耐冷性基因的分子标记定位[J]. 武汉植物学研究, 2003, 21(5): 385-389.  
Qu T T, Chen L Y, Zhang Z H, Hu Z L, Li P, Zhu L H, Zhu Y G. Molecular mapping of genes conferring cold tolerance at seedling stage using doubled haploid lines from an indica-Japonica cross in rice[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2003, 21(5): 385-389. (in Chinese with English abstract)
- [27] 胡莹, 王奕众. 水稻RIL群体苗期耐冷性QTL分析[J]. 武汉植物学研究, 2005, 23(3): 211-215.  
Hu Y, Wang Y Z. Mapping of QTL controlling seedling cold tolerance using recombinant inbred lines of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2005, 23(3): 211-215. (in Chinese)
- [28] 吴杏春, 王茵, 林文雄. 水稻苗期耐冷性状的QTL分析[J]. 中国生态农业学报, 2008, 16(4): 1067-1069.  
Wu X C, Wang Y, Lin W X. QTL mapping in controlling seedling cold tolerance in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2008, 16(4): 1067-1069. (in Chinese)
- [29] 刘晓, 巩迎军, 董彦君, 林冬枝. 一个水稻苗期耐冷性的主效QTL精细定位研究[J]. 中国农学通报, 2009, 25(22): 62-66.  
Liu X, Gong Y J, Dong Y J, Lin D Z. Study on fine mapping of a major QTL for cold tolerance at seedling stage of rice[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25(22): 62-66. (in Chinese with English abstract)
- [30] 夏瑞祥, 肖宁, 洪义欢, 张超, 苏琰, 张小蒙, 陈建民. 东乡野生稻苗期耐冷性的QTL定位[J]. 中国农业科学, 2010, 43(3): 443-451.  
Xia R X, Xiao N, Hong Y H, Zhang C, Su Y, Zhang X M, Chen J M. QTLs mapping for cold tolerance at seedling stage in Dongxiang wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.)[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(3): 443-451. (in Chinese with English abstract)
- [31] 姜树坤, 张喜娟, 姜辉, 孙世臣, 洛育, 白良明, 徐正进, 张凤鸣. 水稻苗期抗冷QTL的检测[J]. 沈阳农业大学学报, 2011, 42(6): 654-657.  
Jiang S K, Zhang X J, Jiang H, Sun S C, Luo Y, Bai L M, Xu Z J, Zhang F M. Detection of QTLs for cold tolerance at seedling stage in rice[J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2011, 42(6): 654-657. (in Chinese)
- [32] Liu F, Xu W, Song Q, Tan L, Liu J, Zhu Z, Fu Y, Su Z, Sun C. Microarray-assisted fine-mapping of quantitative trait loci for cold tolerance in rice[J]. *Molecular Plant*, 2013, 6(3): 757-767.
- [33] Zhang S, Zheng J, Liu B, Peng S, Leung H, Zhao J, Wang X, Yang T, Huang Z. Identification of QTLs for cold tolerance at seedling stage in rice (*Oryza sativa* L.) using two distinct methods of cold treatment[J]. *Euphytica*, 2014, 195(1): 95-104.
- [34] Ranawake A L, Manangkil O E, Yoshida S, Ishii T, Mori N, Nakamura C. Mapping QTLs for cold tolerance at germination and the early seedling stage in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 2014, 28(6): 989-998.
- [35] Kim S M, Suh J P, Lee C K, Lee J H, Kim Y G, Jena K K. QTL mapping and development of candidate gene-derived DNA markers associated with seedling cold tolerance in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2014, 289(3): 333-343.
- [36] Verma S K, Xalxo M S, Saxena R R, Verulkar S B. Identification of QTLs for cold tolerance at seedling stage in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding (the)*, 2014, 74(1): 86.
- [37] Liu W Q, Lu T T, Li Y C, Pan X W, Duan Y H, Min J, Fu X Q, Sheng X N, Xiao J Z, Liu S X, Tan J, Yao Y, Li X X. Mapping of quantitative trait loci for cold tolerance at the early seedling stage in landrace rice Xiang 743[J]. *Euphytica*, 2015, 201(3): 401-409.

- [38] Mao D, Yu L, Chen D, Li L, Zhu Y, Xiao Y, Zhang D, Chen C. Multiple cold resistance loci confer the high cold tolerance adaptation of Dongxiang wild rice (*Oryza rufipogon*) to its high-latitude habitat[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(7): 1359-1371.
- [39] 彭强, 张大双, 吴健强, 王际凤, 黄培英, 朱速松. 水稻苗期耐冷性的QTL定位分析[J]. 贵州农业科学, 2015, 43(5): 11-13, 18.  
Peng Q, Zhang D S, Wu J Q, Wang J F, Huang P Y, Zhu S S. QTL analysis of cold-tolerance at seedling stage in rice[J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2015, 43(5): 11-13, 18. (in Chinese with English abstract)
- [40] Luo X D, Zhao J, Dai L F, Zhang F T, Zhou Y, Wan Y, Xie J K. Linkage map construction and QTL mapping for cold tolerance in *Oryza rufipogon* Griff. at early seedling stage[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2016, 15(12): 2703-2711.
- [41] Biswas P S, Khatun H, Das N, Sarker M M, Anisuzzaman M. Mapping and validation of QTLs for cold tolerance at seedling stage in rice from an indica cultivar Habiganj Boro VI (Hbj.BVI)[J]. *3 Biotech*, 2017, 7(6): 359.
- [42] Yu S, Li M, Xiao Y, Huang D, Chen D. Mapping QTLs for cold tolerance at seedling stage using an *Oryza sativa* × *O. rufipogon* backcross inbred line population[J]. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 2018, 54(2): 59-64.
- [43] 吴爱婷, 宋佳谕, 胡涛, 刘思彤, 高继平, 黄丽湘, 高银隆, 赵明辉. 超级稻沈农265苗期耐冷性QTL定位[J]. 核农学报, 2018, 32(8): 1477-1482.  
Wu A T, Song J Y, Hu T, Liu S T, Gao J P, Huang L X, Gao Y L, Zhao M H. QTLs mapping for cold tolerance at seedling stage in super rice variety Shennong 265[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2018, 32(8): 1477-1482. (in Chinese)
- [44] Deng X, Gan L, Liu Y, Luo A, Jin L, Chen J, Tang R, Lei L, Tang J, Zhang J, Zhao Z. Locating QTLs controlling overwintering seedling rate in perennial glutinous rice 89-1 (*Oryza sativa* L.)[J]. *Genes & Genomics*, 2018, 40(12): 1351-1361.
- [45] Li L, Mao D. Deployment of cold tolerance loci from *Oryza sativa* ssp. *japonica* cv. 'Nipponbare' in a high-yielding Indica rice cultivar '93-11'[J]. *Plant Breeding*, 2018, 137(4): 553-560.
- [46] Das N, Alam N, Hossain K, Biswas P S. Mapping quantitative trait loci for cold tolerance in rice at seedling stage[J]. *Bangladesh Journal of Botany*, 2020, 48(4): 1021-1028.
- [47] 王棋, 范淑秀, 郭江华, 陈兆赫, 梁银培, 刘振宇, 殷业超, 王嘉宇. 利用粳交RIL群体对水稻发芽期和苗期耐冷性的QTL分析[J]. 华北农学报, 2019, 34(1): 83-88.  
Wang Q, Fan S X, Guo J H, Chen Z H, Liang Y P, Liu Z Y, Yin Y C, Wang J Y. QTL analysis of cold tolerance at germination and seedling stages of rice[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2019, 34(1): 83-88. (in Chinese)
- [48] Liu H, Yang L, Xu S, Lü M J, Wang J, Wang H, Zheng H, Xin W, Liu J, Zou D. OsWRKY115 on qCT7 links to cold tolerance in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(7): 2353-2367.
- [49] Guo Z, Yao J, Cheng Y, Zhang W, Xu Z, Li M, Huang J, Ma D, Zhao M. Identification of QTL under brassinosteroid-combined cold treatment at seedling stage in rice using genotyping-by-sequencing (GBS)[J]. *Plants*, 2022, 11(17): 2324.
- [50] Shi H, Zhang W, Cao H, Zhai L, Song Q, Xu J. Identification of candidate genes for cold tolerance at seedling stage by GWAS in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Biology*, 2024, 13(10): 784.
- [51] 杨传铭, 王立志, 张喜娟, 杨贤莉, 王洋洋, 侯本福, 崔士泽, 李青超, 刘凯, 马瑞, 冯延江, 来永才, 李红宇, 姜树坤. 基于高密度遗传图谱的粳稻苗期耐冷QTL分析[J]. 中国水稻科学, 2025, 39(1): 82-91.  
Yang C M, Wang L Z, Zhang X J, Yang X L, Wang Y Y, Hou B F, Cui S Z, Li Q C, Liu K, Ma R, Feng Y J, Lai Y C, Li H Y, Jiang S K. Analysis of QTL controlling cold tolerance at seedling stage by using a high-density SNP linkage map in Japonica rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2025, 39(1): 82-91. (in Chinese with English abstract)
- [52] Singh G, Pradhan A K, Das Jyoti S, Harper C L, Elumalai P, Sanchez D L, Samonte S O P, Talukder S K. Deciphering the genomic regions associated with seedling cold tolerance traits in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Plant Stress*, 2025, 15: 100707.
- [53] Islam M S, Ontoy J, Subudhi P K. Meta-analysis of quantitative trait loci associated with seedling-stage salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Plants*, 2019, 8(2): 33.
- [54] Xiong D, Wang J, Wang R, Wang Y, Li Y, Sun G, Yao S. A point mutation in VIG1 boosts development and chilling tolerance in rice[J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 8212.
- [55] Wu J, Liu H, Zhang Y, Zhang Y, Li D, Liu S, Lu S, Wei L, Hua J, Zou B. A major gene for chilling tolerance variation in Indica rice codes for a kinase OsCTK1 that phosphorylates multiple substrates under cold[J]. *The New Phytologist*, 2024, 242(5): 2077-2092.
- [56] Shi Y, Phan H, Liu Y, Cao S, Zhang Z, Chu C, Schläppi M R. Glycosyltransferase OsUGT90A1 helps protect the plasma membrane during chilling stress in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(9): 2723-2739.
- [57] Guo X, Zhang D, Wang Z, Xu S, Batistić O, Steinhörst L,

- Li H, Weng Y, Ren D, Kudla J, Xu Y, Chong K. Cold-induced calreticulin OsCRT3 conformational changes promote OsCIPK7 binding and temperature sensing in rice[J]. *The EMBO Journal*, 2023, 42(1): e110518.
- [58] Byun M Y, Cui L H, Oh T K, Jung Y J, Lee A, Park K Y, Kang B G, Kim W T. Homologous U-box E3 ubiquitin ligases OsPUB2 and OsPUB3 are involved in the positive regulation of low temperature stress response in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 16.
- [59] Khan M I R, Kumari S, Nazir F, Khanna R R, Gupta R, Chhillar H. Defensive role of plant hormones in advancing abiotic stress-resistant rice plants[J]. *Rice Science*, 2023, 30(1): 15-35.
- [60] Chen M, Presting G, Barbazuk W B, Goicoechea J L, Blackmon B, Fang G, Kim H, Frisch D, Yu Y, Sun S, Higinbottom S, Phimpilai J, Phimpilai D, Thurmond S, Gaudette B, Li P, Liu J, Hatfield J, Main D, Farrar K, Henderson C, Barnett L, Costa R, Williams B, Walser S, Atkins M, Hall C, Budiman M A, Tomkins J P, Luo M, Bancroft I, Salse J, Regad F, Mohapatra T, Singh N K, Tyagi A K, Soderlund C, Dean R A, Wing R A. An integrated physical and genetic map of the rice genome[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(3): 537-545.
- [61] Chaikam V, Karlson D T. Response and transcriptional regulation of rice SUMOylation system during development and stress conditions[J]. *BMB Reports*, 2010, 43(2): 103-109.
- [62] Miura K, Ohta M. SIZ1, a small ubiquitin-related modifier ligase, controls cold signaling through regulation of salicylic acid accumulation[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(7): 555-560.
- [63] Hossain M A, Cho J I, Han M, Ahn C H, Jeon J S, An G, Park P B. The ABRE-binding bZIP transcription factor OsABF2 is a positive regulator of abiotic stress and ABA signaling in rice[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(17): 1512-1520.
- [64] Liu X, Hu Q, Yan J, Sun K, Liang Y, Jia M, Meng X, Fang S, Wang Y, Jing Y, Liu G, Wu D, Chu C, Smith S M, Chu J, Wang Y, Li J, Wang B.  $\zeta$ -carotene isomerase suppresses tillering in rice through the coordinated biosynthesis of strigolactone and abscisic acid[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(12): 1784-1801.