

高粱苗期耐盐碱性 QTL 定位

唐朝臣, 高建明, 韩 芸, 罗 峰, 裴忠有, 孙守钧

(天津农学院 农学与资源环境学院, 天津 300384)

摘要:为定位混合盐碱胁迫下调控高粱苗期性状的 QTL 位点, 发掘耐盐碱基因位点及其紧密连锁标记。以耐盐碱和盐碱敏感组合 BJ-299 × Tx622B 构建的 F₂ 群体为材料, 采用 SSR 标记技术和区间作图法对 170 个 F_{2:3} 家系进行高粱苗期相对存活率(RL)、相对干质量(RDW)、相对鲜质量(RFW)和相对苗高(RSH)的 QTL 分析。结果表明, 试验材料耐盐碱性状符合数量遗传的特点, 共定位到 3 个 QTL 位点(*qSAT-A*、*qSAT-D* 和 *qSAT-J*) 调控高粱苗期耐盐碱性状, 分布在 A、D 和 J 染色体上, 位于标记 Sam27281 ~ Sam22486、Sam11433 ~ Sam78379 和 Sam62346a ~ Sam38392。*qSAT-A* 和 *qSAT-D* 同时调控 RL、RDW、RFW 和 RSH 性状, 表型贡献率分别为 14.3%、9.7%、8.0%、10.6% 和 8.7%、13.5%、18.8%、13.6%; *qSAT-J* 位点调控 RL 性状, 贡献率为 7.3%。*qSAT-A* 和 *qSAT-D* 为调控高粱苗期耐盐碱性状的重要位点, 有望在高粱耐盐碱性状分子标记辅助育种发挥重要作用。

关键词:高粱; 苗期; 耐盐碱; QTL 定位; SSR 标记

中图分类号:S514.03 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-7091(2015)03-0042-06

doi:10.7668/hbxb.2015.03.008

Identification of QTLs Associated with Complex Salt-alkaline Tolerance at the Seedling Stage in Sorghum

TANG Chao-chen, GAO Jian-ming, HAN Yun, LUO Feng, PEI Zhong-you, SUN Shou-jun

(College of Agronomy & Resources and Environment, Tianjin Agricultural University, Tianjin 300384, China)

Abstract: Aimed to identify QTLs associated with seedling four traits under complex salt-alkaline stress in Sorghum and provide target loci and linked molecular markers for marker assisted selection of Sorghum salt-alkaline tolerant-related traits, an F₂ population with 170 lines derived from cross between BJ-299 × Tx622B were used in this study. Quantitative trait loci (QTLs) for relative livability (RL), relative dry weight (RDW), relative fresh weight (RFW) and relative seedling height (RSH) at seedling stage were analyzed by interval mapping method. The results demonstrated that salt-alkaline tolerance at seedling stage of sorghum was a complex quantitative trait and controlled by multiple genes. Correlation coefficients between each two traits in the F_{2:3} populations under complex salt-alkaline stress condition showed significant positive correlation. A total of 3 QTLs (*qSAT-A*, *qSAT-D* and *qSAT-J*) located on three major chromosome regions (Sam27281 – Sam22486, Sam11433 – Sam78379 and Sam62346a – Sam50778) on chromosome A, D and J, respectively. The negative effects were all from the salt-alkaline sensitive parent Tx622B. *qSAT-A* and *qSAT-D* were controlling four salt-alkaline tolerant related traits simultaneously, and explained phenotypic variation ranging from 8.0% to 18.8%. QTL *qSAT-J* for RL was detected with phenotypic variation explained of 7.3%. The two major QTLs (*qSAT-A*, *qSAT-D*) and three chromosome regions played crucial role in salt-alkaline tolerance of sorghum, which may have a potential in the practice of marker assisted sorghum breeding for improving salt-alkaline tolerance.

Key words: Sorghum; Seedling stage; Salt-alkaline tolerance; QTL mapping; SSR marker

土壤盐渍化是影响农业生产和生态环境的重要问题^[1], 种植耐盐碱作物是当前利用和改良盐碱土

最有效且经济的方法之一。我国盐渍土壤主要分布在华北、东北、西北内陆地区、黄淮海流域以及长江

收稿日期: 2015-01-04

基金项目: 天津市科技支撑计划项目(12ZCZDNC00100); 天津市千人计划项目; 天津市高校优秀青年教师资助计划项目

作者简介: 唐朝臣(1988-), 男, 安徽巢湖人, 在读硕士, 主要从事饲用作物遗传改良研究。

通讯作者: 孙守钧(1961-), 男, 山东文登人, 教授, 博士, 主要从事饲用作物遗传改良研究。

以北的沿海地带,约 9 913 万 hm²,开发利用这些盐碱地对于我国经济转型背景下农业可持续发展具有十分重要意义^[2-5]。高粱 (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) 是一种优良的粮食、饲料和能源作物,它具有适应性广、抗逆性强、耐盐碱、茎秆含糖量高等诸多特点,是世界上生物学产量最高的作物之一,被誉为“生物能源系统中强有力的竞争者”^[6-12]。有关研究表明,高粱与玉米、小麦、水稻等主要作物相比,其在盐碱地上种植可获得较高的生物产量和经济效益^[13-17],但不同基因型高粱的耐盐碱能力差异较大。因此,研究高粱的耐盐碱性、选育耐盐碱高产的甜高粱新品种,对利用和改良盐碱化地区土壤资源具有广阔前景。近些年,关于玉米、小麦、水稻等作物耐盐性 QTL 的研究有了很大进展^[18-22],目前已分离了多个耐盐基因,并鉴定了多个耐盐性 QTL。高粱作为一种重要的耐盐碱作物并且多种于盐渍化的土壤中,关于其耐盐碱性 QTL 的研究很少。高粱耐盐碱性属于多基因控制的数量性状,遗传较为复杂^[23]。针对其耐盐碱性状 QTL 定位,不同的研究者选择不同的试验处理方法和耐盐碱指标来定位高粱耐盐碱性位点会存在差异^[24-26]。目前,通过模拟大田中复合盐碱生态条件下定位高粱苗期耐盐碱性 QTL 的相关文章未见报道。因此,本研究以耐盐碱和盐碱敏感组合 BJ-299 × Tx622B 构建的 F₂ 分离群体和 F_{2,3} 家系为材料,在混合盐碱 (NaCl + Na₂CO₃, pH 值 8.0) 胁迫下定位调控高粱苗期耐盐碱性状 QTL 位点,旨在发掘高粱耐盐碱基因位点及其连锁标记,为培育高粱耐盐碱新品种奠定基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料

以高粱耐盐碱品种 BJ-299 (中国农业科学院作物品种资源研究所,具有耐旱、耐盐碱特点且在不同温度培养下其耐盐碱性较为稳定,甜高粱) 为母本,盐碱敏感品种 Tx622B (美国,保持系) 为父本,杂交得到 F₁,自交获得 170 个单株 F₂ 群体,进一步人工自交获得 F_{2,3} 家系。

1.2 试验方法

1.2.1 耐盐碱性鉴定与筛选 试验在天津农学院作物遗传育种重点实验室进行,在前期大量不同盐碱浓度处理和一些学者研究的基础上^[27-31],本试验盐浓度设 2 个处理,对照处理 2.5 g/L (NaCl, pH 值 7.0) 和盐碱胁迫处理 12.5 g/L (NaCl + Na₂CO₃, pH 值 8.0),每个处理设 2 次重复。采用高建明等^[27]盆栽法将亲本、F₁ 和 F_{2,3} 家系置于光照培养箱进行

培养,连续培养 3 周后对苗期耐盐碱性状进行调查,包括存活率 (Livability)、干质量 (Dry weight)、鲜质量 (Fresh weight)、株高 (Seedling height)。计算出 4 个性状的相对值:相对存活率 (Relative livability, RL)、相对干质量 (Relative dry weight, RDW)、相对鲜质量 (Relative fresh weight, RFW)、相对株高 (Relative seedling height, RSH)。相对性状计算方法:相对性状值 = 盐碱处理下性状的测定值/对照处理下性状的测定值 × 100%^[32]。

1.2.2 基因组 DNA 的提取和 SSR 分析 从亲本、F₁ 和 F₂ 群体每一单株上采集一小片嫩叶,冷冻处理后,采用 Gao 等^[33]改良的 CTAB 法提取基因组 DNA,使用 0.8% 琼脂糖凝胶电泳检测所提 DNA,并将浓度调整为 20 ng/μL。PCR 反应体系为 10 μL:1 μL 的 20 ng/μL 模板 DNA,0.3 μL 的 10 μmol/L 引物,1 μL 的 10 × PCR 反应缓冲液,0.17 μL 的 10 mmol/L dNTPs,0.03 μL 的 Taq DNA 聚合酶,7.5 μL 的 ddH₂O。扩增程序为:95 ℃ 预变性 3 min;95 ℃ 变性 30 s,55 ~ 60 ℃ 退火 30 s (或 1 min),72 ℃ 延伸 45 s,35 个循环;72 ℃ 充分延伸 5 min。扩增完成后:PCR 产物用 2.5% 琼脂糖凝胶电泳检测结果 (100 V 电泳 1 h),最后在凝胶成像仪 (Gene Genius Bio imaging system, Gene Genius, 英国) 上进行照相;产物用 6% 变性聚丙烯酰胺凝胶电泳以 65 W 恒功率分离检测,银染显色后在观察灯箱上进行数据统计,最后用爱普生凝胶扫描仪 (Epson color image scanner, Epson expression 10000 XL, 日本) 进行扫描并保存图像。

1.2.3 SSR 标记筛选及数据统计 为获得表现多态性的引物,先对 250 对 SSR 引物进行 PCR 优化^[34-35],结果共有 223 对引物 PCR 反应体系优化成功。然后利用亲本 BJ-299、Tx622B 对这 223 引物进行多态性筛选。根据 F_{2,3} 家系耐盐碱性状鉴定结果,选取极耐盐碱和盐碱极敏感组的单株各 11 株。利用在亲本间表现出多态性的引物对所选 2 组单株再进行筛选,记录带型,并将 2 组间条带数目进行 χ² 检测,表现出显著差异的引物用于群体分析。采用王成等^[36]方法进行条带统计。

1.3 数据处理方法

利用 Excel 2007 和 SPSS 19.0 软件进行数据处理分析;用 Join Map 3.0^[37] 软件进行连锁群构建;应用 Map QTL 4.0^[38] 分析软件,采用区间作图法 (Interval mapping, IM) 进行高粱耐盐碱性 QTL 定位分析,取 LOD 值 > 2.0 为 QTL 存在的阈值。

2 结果与分析

2.1 BJ-299 × Tx622B 群体苗期相对性状的表现及相关性分析

对 BJ-299 × Tx622B 群体及其亲本 RL、RDW、

RFW 和 RSH 4 个性状绘制频数分布图(图 1),结果均符合正态分布,呈单峰偏态分布特征,说明高粱耐盐碱性属于多基因控制的数量性状,且均呈现超亲分离的现象。遗传上可能存在主基因作用并含有多基因修饰,此群体可以用于 QTL 分析。

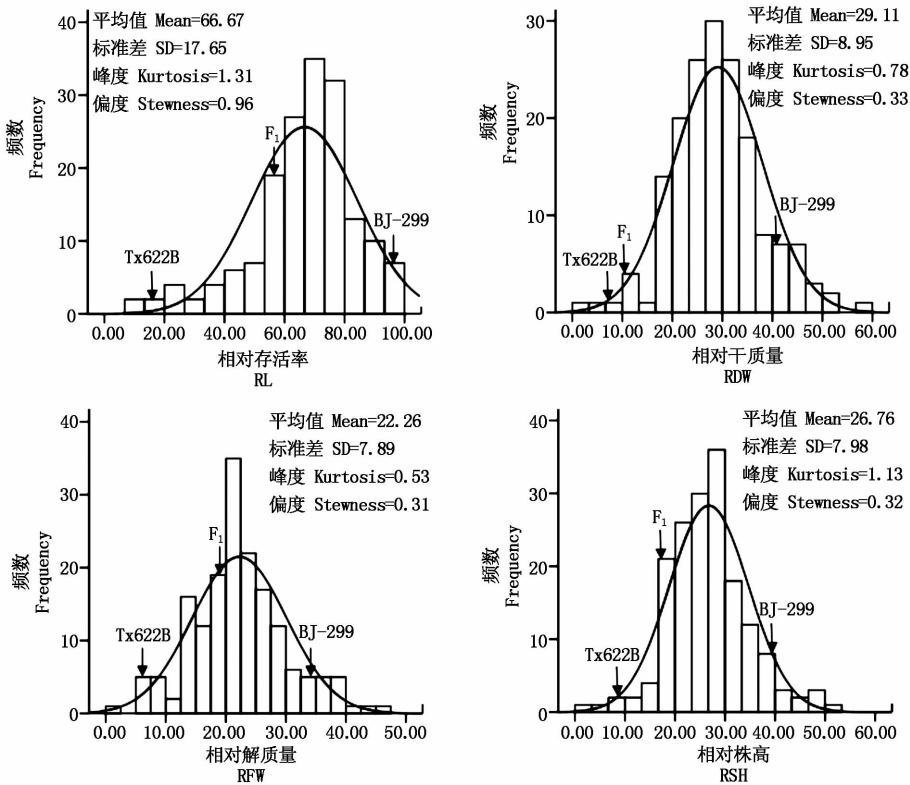


图 1 耐盐碱性状的频数分布及遗传参数

Fig.1 Statistic analysis of salt-alkaline tolerant in F_{2:3} family

相关性分析(表 1)表明,RL、RDW、RFW 和 RSH 性状间均表现出极显著的正相关。RFW 与 RSH 的相关系数最高,为 0.838。RL 与 RFW 的相关系数最低。RDW、RFW 和 RSH 3 个相对生物量表型间的相关系数均明显高于 RL 与上述 3 个性状间的相关系数。

表 1 高粱 F_{2:3} 家系耐盐碱性状之间的相关系数

Tab.1 Correlations among relative values of salt-alkaline tolerant in F_{2:3} family

性状 Traits	RL	RDW	RFW	RSH
RL		0.525 **	0.519 **	0.589 **
RDW	0.525 **		0.828 **	0.750 **
RFW	0.519 **	0.828 **		0.838 **
RSH	0.589 **	0.750 **	0.838 **	

注: **. 表示在 0.01 水平差异显著。

Note: **. Mean significant correlation at 0.01 probability levels.

2.2 SSR 标记连锁群构建

通过亲本 BJ-299、Tx622B 对 223 对 SSR 引物的筛选,选出在双亲间产生多态性的 125 对引物,分布于 10 个连锁群上,多态率为 56.1%。利用这 125 对

表 2 多态性引物筛选结果

Tab.2 Result of screening polymorphism primers

引物名称 Marker	染色体 Chromosome	R +	S -	$\chi^2(P)$
Sam15934	A	9	4	1.23(0.16)
Sam22486	A	10	5	1.01(0.16)
Sam24257	A	10	4	1.62(0.13)
Sam27281	A	11	6	0.84(0.17)
Sam54044	A	9	4	1.23(0.16)
Sam69177	A	10	4	1.62(0.13)
Sam10448b	D	8	6	0.18(0.25)
Sam11433	D	10	6	0.59(0.20)
Sam40503	D	10	6	0.59(0.20)
Sam71928	D	9	4	1.23(0.16)
JXC16	J	9	6	0.36(0.22)
JXC43	J	10	4	1.62(0.13)
Sam62346a	J	8	6	0.18(0.25)

注: R +. 耐盐碱组下条带数; S -. 敏感组下条带缺失数;
 $\chi^2_{(0.05,1)} = 3.84, \chi^2_{(0.01,1)} = 6.63$ 。

Note: R +. Down strips of salt-alkaline tolerance group; S -. Missing down strips of sensitive group.

SSR 引物对极耐盐碱和盐碱极敏感组的各 11 个单株进行检验,并对结果进行 χ^2 检测,最终获得了 13 对具有多态性的引物,多态率为 10.4%,分别位于高粱的 A、D、J 染色体上(表 2)。 χ^2 检测结果显示, χ^2 值越小(P 值越大),说明其扩增条带数目与差异显著的理论条带数目($R + = 11, S - = 11$)越为接近,在进行群体扩增后,最可能表现出显著的差异。用筛选出的 13 对多态性引物对 F_2 群体的 170 个单株 DNA 进行扩增,结果在 F_2 群体中均表现出显著差异。根据本研究的试验材料,标记间距应为 15 cM 时最有利于 QTL 的发现,标记密度过大或过小均不利于 QTL 的发现^[39];因此,围绕着上述标记又筛选出 10 个连锁的标记,最终构建了含 3 个连锁群的高粱 SSR 分子标记遗传连锁图谱(图 2)。

2.3 高粱苗期耐盐碱性状的 QTL 定位

采用 Map QTL 4.0 分析软件的区间作图法(IM),进行高粱耐盐碱性状 QTL 分析,结果如表 3

和图 2 所示,最终分别定位到 3 个与 RL、RDW、RFW 和 RSH 相关的 QTL 位点,为 $qSAT-A$ 、 $qSAT-D$ 和 $qSAT-J$,分布在 A、D 和 J 染色体上。

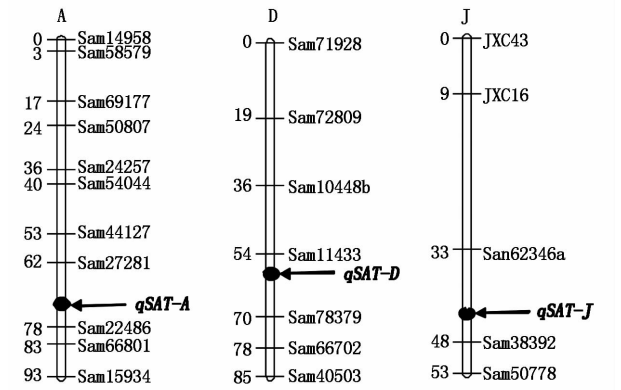


图 2 分子标记遗传连锁图谱及高粱苗期耐盐碱性状 QTL 位点

Fig. 2 SSR markers and positions of QTLs associated with complex salt-alkaline tolerance at the seedling stage

表 3 高粱耐盐碱性状 QTL 遗传效应分析

QTL	性状 Traits	标记区间 Marker interval	染色体 Chr.	LOD	基因效应 Gene effect		显性势 Dominant rate	贡献率/% R^2
					加性 Additive	显性 Dominance		
$qSAT-A$	RL	Sam27281 ~ <u>Sam22486</u>	1	3.78	-8.60	5.82	0.68	14.3
	RDW			2.98	-3.83	0.16	0.04	9.7
	RFW			2.41	-3.03	1.23	0.41	8.0
	RSH			2.77	-0.33	0.27	0.82	10.6
$qSAT-D$	RL	<u>Sam11433</u> ~ Sam78379	4	2.78	-8.05	-10.25	1.27	8.7
	RDW			3.73	-5.55	-1.27	0.23	13.5
	RFW			5.29	-5.80	-1.10	0.19	18.8
	RSH			3.94	-0.49	-0.07	0.14	13.6
$qSAT-J$	RL	Sam62346a ~ Sam38392	10	2.36	-6.95	0.23	0.03	7.3

注:加性效应为负值表示增效基因来自父本 Tx622B;下划线标记为距离 QTL 位点最近的标记;显性势 $DR = |D|/|A|$,若其值 ≥ 1.2 为超显性(OD)。
Note: A negative sign means positive alleles come from the parent Tx622B; Markers underlined were the nearest marker to the QTL; Dominant ratio (DR) = $|D|/|A|$. QTL was classified as over-dominance (OD) if $DR \geq 1.2$.

调控耐盐碱性状的 QTL 位点: $qSAT-A$ 位于 A 染色体的 Sam27281 ~ Sam22486 遗传区间,距离下侧标记的遗传距离为 7.1 cM,加性效应来自 Tx622B,表现为减效,即耐盐碱能力降低;该位点对调控 RL 和 RSH 为主效位点,贡献率为 14.3% 和 10.6%,同时对 RDW 和 RFW 的贡献率为 9.7% 和 8.0%; $qSAT-D$ 定位于 D 染色体 Sam11433 ~ Sam78379,距离上侧标记的遗传距离为 5.0 cM,且加性效应来自 Tx622B,表现为耐盐碱能力降低,该位点对调控 RDW、RFW 和 RSH 性状为主效位点,表型贡献率分别为 13.5%,18.8% 和 13.6%,其中 $qSAT-D$ 对调控的 RL 的贡献率为 8.7%,显性势为 $1.27 > 1.2$,表现为负向超显势; $qSAT-J$ 定位于 Sam62346a ~

Sam38392 标记区间,距离下侧标记的遗传距离为 3.3 cM,加性效应来自 Tx622B,该位点对 RL 的贡献率为 7.3%。

3 结论与讨论

在高粱生长的各个时期中,其耐盐碱性表现不同。国内外研究学者对高粱耐盐碱性的研究主要集中在苗期,该时期对盐碱最敏感,苗期的生长发育状况直接反映了高粱耐盐碱的能力^[29]。因此,本试验将苗期作为高粱耐盐碱性重要时期进行 QTL 定位。根据前期大量不同盐碱浓度处理和前人研究的结果表明,高粱苗期耐盐碱性鉴定时适宜的盐浓度为 8.0 ~ 12.5 g/L,pH 值 7.5 ~ 8.5;盐浓度设置过高

(大于 12.5 g/L),导致试验材料出苗率极低,受害严重,难以获得足够的有效数据,无法正确评价材料的耐盐碱性;盐浓度过低时(小于 8.0 g/L),盐碱胁迫对多数试验材料性状的影响差异不显著,也不能准确评价其耐盐碱性^[27]。因此,本试验盐碱浓度处理设为 12.5 g/L,pH 值 8.0。在不同盐碱土壤中,NaCl 为主要的中性盐,Na₂CO₃ 为重要的碱性盐,但大多数耐盐性研究以中性盐 NaCl 作为盐胁迫^[30-31,40]。然而,单独 NaCl 胁迫作用并不能代表盐碱地中盐碱害并存的真实情况。土壤盐分组成复杂,既含有中性盐(NaCl、Na₂SO₄),又含有碱性盐(Na₂CO₃、NaHCO₃)^[41]。这种由不同盐类混合而引起的混合盐碱胁迫对作物生长的影响比单一盐类(如 NaCl)更为明显^[42-45]。因此,本试验将这 2 种盐按一定比例混合,通过模拟大田中复合盐碱生态条件进行高粱苗期耐盐碱性 QTL 的定位。

高粱耐盐碱性的鉴定指标不一,有研究表明高粱的出苗率和某些相对生物量等指标可以反映耐盐碱性的强弱^[24,27];也有学者采用生理生化指标来衡量高粱的耐盐碱程度^[25-26]。鉴于高粱耐盐碱机制的复杂性,很难用某单个指标来衡量,通常将不同的评价指标综合起来进行评价。本研究则选用 RL、RDW、RFW 和 RSH 作为调查指标研究高粱的耐盐碱性^[32]。

本研究对高粱苗期耐盐碱 4 个性状指标进行 QTL 定位,最终定位到 3 个 QTL 位点,分布在 A、D 和 J 共 3 条染色体上。*qSAT-A* 和 *qSAT-D* 位点同时调控高粱苗期 RL、RDW、RFW 和 RSH 4 个性状,表明该 QTL 位点下控制耐盐碱性状的基因可能存在一因多效现象,这和前述 4 个性状之间存在极显著正相关的结果是一致的。Wang 等^[24]以 L-Tian × Shihong 137 相应的 181 RILs 为材料,定位高粱苗期耐盐性(0.6% NaCl)的 QTL 位点。其在 A 染色体上检测到一个调控盐胁迫下 SH(Shoot height)的 QTL 位点,位于 UGSM2-SB4418,贡献率为 13.5%,与笔者检测到的一个 QTL 位点(*qSAT-A*)位于 Sam27281 ~ Sam22486 遗传区间有部分重叠;在 D 染色体上检测到一个盐胁迫下调控 SFW(Shoot fresh weight)、TFW(Total fresh weight)的同一 QTL 位点,表型贡献率分别为 11.6% 和 11.5%,该位点与笔者检测到的同时调控 4 个耐盐碱性状的 *qSAT-D* 位点相近标记 Sam11433 的物理距离也很近。上述在不同遗传背景下重复检测到调控高粱耐盐碱性的染色体区段中可能携带有稳定表达的耐盐碱基因^[32]。此外,其在 J 染色体上检测到的高粱盐胁迫下 QTL

位点与笔者检测的 QTL 位点不一,本试验 *qSAT-J* 定位于 J 染色体的 Sam62346a ~ Sam38392 标记区间;两者的 QTL 位点不一是由于不同遗传背景及本研究采用混合盐碱胁迫且盐浓度高于其采用单一 0.6% NaCl 决定的。目前尚未有关于本研究在 D 和 J 染色体上调控高粱耐盐碱性 QTL 位点的文献报道。本研究定位的 3 个 QTL 位点有望在高粱耐盐碱性状分子标记辅助育种 P 发挥重要作用。

高粱耐盐碱性遗传受环境、主基因和微效多基因的综合影响,遗传较为复杂,通过对主基因的定位,可在一定程度上调控高粱耐盐碱性遗传。本试验在 A、D 和 J 染色体上各定位到 1 个调控高粱耐盐碱性状的重要位点,分别位于染色体区段 Sam27281 ~ Sam22486、Sam11433 ~ Sam78379 和 Sam62346a ~ Sam38392。位点 *qSAT-A* 和 *qSAT-D* 同时调控高粱苗期耐盐碱 4 个性状,表型贡献率大于 10% 共有 5 个。本研究共发掘 3 个高粱耐盐碱性基因位点及其连锁标记,以期为实现高粱耐盐基因的 QTL 精细定位和培育高粱耐盐碱新品种奠定基础。

参考文献:

- [1] Parida A K, Das A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: A review[J]. Ecotoxicol Environ Safety, 2005, 60: 324 - 349.
- [2] 曾华宗, 罗利军. 植物抗旱、耐盐基因概述[J]. 植物遗传资源学报, 2003, 4(3): 270 - 273.
- [3] 杨劲松. 中国盐渍土研究的发展历程与展望[J]. 土壤学报, 2008, 45(5): 837 - 845.
- [4] 吕晓, 徐慧, 李丽, 等. 盐碱地农业可持续利用及其评价[J]. 土壤, 2012, 44(2): 203 - 207.
- [5] 赵可夫, 李法曾. 中国盐生植物[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 1 - 6.
- [6] 卢庆善. 甜高粱[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2008: 103 - 104.
- [7] 魏鑫, 李玥莹, 关尔鑫. 甜高粱含糖量的意义及其影响因素的初步探讨[J]. 沈阳师范大学学报: 自然科学版, 2010, 28(3): 430 - 432.
- [8] 李桂英, 涂振东, 邹剑秋. 中国甜高粱研究与利用[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2008: 40 - 42.
- [9] 吴发远, 葛江丽. NaCl 胁迫对甜高粱幼苗抗性酶活性的影响[J]. 中国农学通报, 2009, 25(6): 136 - 139.
- [10] 刘公社, 周庆源, 宋松泉, 等. 能源植物甜高粱种质资源和分子生物学研究进展[J]. 植物学报, 2009, 44(3): 253 - 261.
- [11] 张丽敏, 刘智全, 陈冰婧, 等. 我国能源甜高粱育种现状及应用前景[J]. 中国农业大学学报, 2012, 17(6): 76 - 82.
- [12] 罗峰, 裴忠有, 张锦峰, 等. 在天津生态条件下甜高粱品种引进及适应性研究[J]. 天津农业科学, 2013, 19(3): 83 - 87.

- [13] Maas E V. Crop tolerance to saline sprinkling water[J]. Plant and Soil, 1985, 89: 273 – 284.
- [14] Azhar F M, McNeilly T. The genetic basis of variation for salt tolerance in *sorghum bicolor* (L.) Moench seedlings [J]. Plant Breeding, 1988, 101: 114 – 121.
- [15] Igartua E, Gracia M P, Lasa J M. Field responses of grain sorghum to a salinity gradient [J]. Field Crops Research, 1995, 42: 15 – 25.
- [16] 唐朝臣, 罗 峰, 高建明, 等. 盐碱土壤施肥对甜高粱生物产量、糖锤度及相关性状的影响[J]. 黑龙江农业科学, 2014(7): 46 – 50.
- [17] 宁晓光, 赵 秋. 过磷酸钙对滨海盐碱土的改良效果[J]. 天津农业科学, 2014, 20(3): 44 – 46.
- [18] Liang J L, Qu Y P, Yang C G, *et al.* Identification of QTLs associated with salt or alkaline tolerance at the seedling stage in rice under salt or alkaline stress[J]. Euphytica, 2015, 201: 441 – 452.
- [19] Amin A, Mohsen M, Eslam M H, *et al.* QTL mapping of yield and yield components under normal and salt-stress conditions in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2015, 33(1): 102 – 120.
- [20] Isaac K B, Baboucarr M, Bathe D, *et al.* New quantitative trait loci for enhancing adaptation to salinity in rice from Hasawi a Saudi landrace into three African cultivars at the reproductive stage [J]. Euphytica, 2014, 200: 45 – 60.
- [21] Cui D Z, Wu D D, Yamuna S, *et al.* QTL mapping for salt tolerance based on snp markers at the seedling stage in maize (*Zea mays* L.) [J]. Euphytica, 2015, 203(2): 273 – 283.
- [22] 杨彩凤, 巨 伟, 张树华, 等. 不同盐浓度胁迫下小麦苗期苗高和主根长的 QTL 分析[J]. 华北农学报, 2012, 27(2): 91 – 96.
- [23] 韩 芸, 孙守钧, 裴忠有, 等. 高粱耐盐性研究进展[J]. 河南农业科学, 2012, 41(6): 1 – 8.
- [24] Wang H L, Chen G L, Zhang H W, *et al.* Identification of QTLs for salt tolerance at germination and seedling stage of *Sorghum bicolor* (L.) Moench [J]. Euphytica, 2014, 196: 117 – 127.
- [25] 葛江丽, 石 雷, 谷卫彬, 等. 盐胁迫条件下甜高粱幼苗的光合特性及光系统 II 功能调节[J]. 作物学报, 2007, 33(8): 1272 – 1278.
- [26] 孙 璐, 周宇飞, 李丰先, 等. 盐胁迫对高粱幼苗光合作作用和荧光特性的影响[J]. 中国农业科学, 2012, 45(16): 3265 – 3272.
- [27] 高建明, 夏卜贤, 袁庆华, 等. 高粱种质材料幼苗期耐盐碱性评价[J]. 应用生态学报, 2012, 23(5): 1303 – 1310.
- [28] 何 磊, 陆兆华, 管 博, 等. 盐碱胁迫对甜高粱种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 东北林业大学学报, 2012, 40(3): 67 – 71.
- [29] 孙守钧, 刘惠芬, 王 云, 等. 高粱-苏丹草杂交种耐盐性的杂种优势研究[J]. 华南农业大学学报, 2004, 25(S): 24 – 27.
- [30] 张云华, 孙守钧, 王 云, 等. 高粱萌发期和苗期耐盐性研究[J]. 内蒙古民族大学学报: 自然科学版, 2004, 19(3): 300 – 302.
- [31] 王秀玲, 程 序, 谢光辉, 等. NaCl 胁迫对甜高粱发芽期生理生化特性的影响[J]. 生态环境学报, 2010, 19(10): 2285 – 2290.
- [32] 任永哲, 徐艳花, 贵祥卫, 等. 盐胁迫下调控小麦苗期性状的 QTL 分析[J]. 中国农业科学, 2012, 45(14): 2793 – 2800.
- [33] Gao J M, Xia B X, Luo F, *et al.* Marker-assisted breeding for *rfl*, a nuclear gene controlling A1 CMS in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) [J]. Euphytica, 2013, 193: 383 – 390.
- [34] Li M L, Nana Y, Luo L, *et al.* In silico mapping of 1758 new SSR markers developed from public genomic sequences for sorghum [J]. Mol Breeding, 2009, 24: 41 – 47.
- [35] Menz M A, Klein R R, Mullet J E, *et al.* A high-density genetic map of *Sorghum bicolor* (L.) Moench based on 2926 AFLP, RFLP, and SSR markers [J]. Plant Molecular Biology, 2002, 48: 483 – 499.
- [36] 王 成, 罗 峰, 高建明, 等. 高粱抗蚜 QTL 定位[J]. 河南农业科学, 2014, 43(7): 80 – 84.
- [37] Van Ooijen J W, Voorrips R E. JoinMap® 3.0, software for the calculation of genetic linkage maps [M]. Wageningen: Plant Research International, 2001.
- [38] Van Ooijen J W, Boer M P, Jansen C, *et al.* MapQTL 4.0, Software for the calculation of QTL position on genetic maps [M]. Wageningen: Plant Research International, 2002.
- [39] 孔繁玲. 植物数量遗传学 [M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2006: 396 – 397.
- [40] Hasegawa P M, Bressan R A, Zhu J K, *et al.* Plant cellular and molecular responses to high salinity [J]. Annu Rew Plant Physiol Plant Mol Biol, 2000, 51: 463 – 499.
- [41] 贝盏临, 张 欣, 魏玉清. 盐碱胁迫对 M-81E 甜高粱种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 河南农业科学, 2012, 41(2): 45 – 49.
- [42] El-Samad H M A, Shaddad M A K. Comparative effect of sodium carbonate, sodium sulphate, and sodium chloride on the growth and related metabolic activities of pea plants [J]. Journal of Plant Nutrition, 1996, 19(5): 717 – 728.
- [43] Cheng S D, Sheng Y M. Effect of various salt-alkaline mixed stress conditions on sunflower seedlings and analysis of their stress factors [J]. Environ Exp Bot, 2005, 54: 8 – 21.
- [44] 李玉明, 石德成, 李毅丹, 等. 混合盐碱胁迫对高粱幼苗的影响[J]. 杂粮作物, 2002, 22(1): 41 – 45.
- [45] 迟春明, 王志春, 李 彬. 混合盐碱胁迫对帚用高粱萌发及苗期生长的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2008, 26(4): 148 – 151.