植物营养与肥料学报 2013,19(5):1025-1036
Journal of Plant Nutrition and Fertilizer doi:10.11674/zwyf.2013.0501

小麦苗期钾、钠吸收相关性状及其 QTL 分析

吴春红[1],梁 雪[1,3],李斯深[2],李絮花[1],宫晓平[1],孔凡美[1]*
(1 山东农业大学资源与环境学院,山东泰安 271018;2 山东农业大学农学院,山东泰安 271018;
3 山东省菏泽市曹县农业局,山东曹县 274400)

摘要:为进一步了解小麦苗期钾、钠吸收的相关性和遗传特征,本试验在温室环境下,以 RIL(Recombinant Inbred Lines, RIL)群体为试验材料,采用营养液培养法对不同 K^+、Na^+ 浓度处理条件下小麦苗期生长及钾、钠的积累、分配及利用等相关的 20 个性状进行了鉴定,探讨了 K^+ 和 Na^+ 的关系及其对小麦苗期生长的影响;并对所有相关性状进行了 QTL(Quantitative trait loci,QTL)分析。结果表明,缺钾条件下,供应钠能够显著提高小麦体内的 Na/K 比,但对小麦的生物量没有显著影响,表明钠替代钾的能力较差。而正常钾条件下,供钠可显著促进钾、钠的吸收,提高了 Na/K 比,但地上部的生物量反而显著下降,表明大量的钾和钠的累积对小麦地上部生物量的形成不利。小麦苗期对钾、钠离子的吸收与累积呈显著正相关。本试验在小麦全部的 21 条染色体上共检测到与生物量及钾、钠相关性状有关的 QTLs 141 个。其中的 103 个 QTLs 组成了 14 个重要的 QTL 簇,有 11 个 QTL 簇同时定位了钾、钠相关性状位点。另外,试验还发现了 8 个在多个养分环境条件下均可检测到的 QTL 位点—高频表达的 QTL 位点(RHF-QTLs),其中 4 个是新发现的位点。这些重要的 QTL 位点为 K^+、Na^+ 关系及其遗传控制的深入研究提供了重要参考。

关键词:小麦;重组自交系;钾;钠;QTL 分析
中图分类号:S512.1.01 **文献标识码**:A **文章编号**:1008-505X(2013)05-1025-12

Potassium and sodium absorption related traits and QTL mapping at the seedling stage of wheat

WU Chun-hong[1], LIANG Xue[1,3], LI Si-shen[2], LI Xu-hua[1], GONG Xiao-ping[1], KONG Fan-mei[1]*
(*1 Resources and Environment College of Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China;*
2 College of Agronomy of Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China;
3 Caoxian Bureau of Agriculture, Caoxian, Shandong 274400, China)

Abstract: Accumulation of K in vacuoles creates necessary osmotic potential for cell extension. Rapid cell extension requires high mobility of osmotic pressure. Na is one of the few other ions which can replace K in this role. To further understand correlation and genetic characteristics of potassium (K) and sodium (Na) absorption and utilization at wheat seedling stage, a hydroponics experiment was conducted with different K and Na treatments in greenhouse using a recombinant inbred lines (RILs). Variance and correlation analysis were conducted for shoot and root biomass, K and Na accumulation respectively. QTL mapping for twenty related traits including the biomass and K/Na related traits was also conducted. The results show that the accumulations of K and Na in wheat seedlings are closely related to each other. Compared with the K deficiency treatment, the Na/K ratio is significantly increased when supplied with Na, but the biomass of wheat seedlings is not increased, so Na has poor ability to replace K when K is deficient. On the other hand, when K is efficient, the Na^+ treatments can significantly promote K^+ accumulation, but decrease shoot biomass. Therefore, excess amounts of K, Na accumulation are not conducive to the formation of the biomass at the seeding stage of wheat. Total 141 QTLs distributed on all the 21

收稿日期:2013-01-03 **接受日期**:2013-05-14
基金项目:国家自然科学基金(31201671);山东省自然科学基金(ZR2011CQ033)项目资助。
作者简介:吴春红(1986—),女,山东德州人,博士,主要从事植物营养遗传研究。E-mail:wuchunhong.123@163.com
* 通信作者 E-mail:fmkong@sdau.edu.cn

chromosomes are detected for the tested 20 traits. Fourteen important QTL clusters which including 104 QTLs are identified, and in which, 11 QTL clusters are co-located with K and Na related traits. Eight high frequency QTLs (RHF-QTLs) which could be detected simultaneously in different treatments are also identified in this experiment. These important QTL sites provide important references for further investigation of K and Na relations in plant nutrition and their genetic control.

Key words: wheat; recombinant inbred lines (RILs); Na; K; QTL

K^+是植物体内一种高浓度、游离态的必需营养元素。植物体内的K^+对植物的生长发育、气孔运动、酶活性和渗透调节等至关重要[1-2]。而Na^+对于绝大多数植物来说不是必需的营养元素[3],但是低浓度Na^+对绝大多数植物的生长有一定的刺激作用。此外,许多研究表明,植物体内Na^+对K^+有一定的替代作用[3-5]。因此,大部分的植物都会有不同程度的Na^+吸收。由于钠与钾是同族元素,其离子状态的水合半径相近,化学性质相似,所以植物对钾、钠离子的吸收机制间存在密切的关系。现阶段对Na^+的吸收途径还不是很清楚,一般认为能够吸收Na^+的运输蛋白有非选择性阳离子通道(CNGC1-20,GLR1等[6]),对Na^+、K^+的选择性相当;钾离子通道(AKT1等[7])在高盐环境中吸收Na^+;Na^+-H^+反向运输蛋白(SOS1[8]和NHX[9])或阳离子反向运输蛋白(CHX)等[10]也参与Na^+的吸收。李青松[11]研究进一步表明,在非盐高钾情况下,小麦NR9405对Na^+的吸收不通过钾吸收系统,而小麦RB6对Na^+吸收有一部分通过钾吸收途径;而在低钾条件下两种基因型小麦均可通过钾吸收系统吸收Na^+。说明冬小麦基因组中控制钾、钠离子吸收的基因确实存在一定的相关性。另外,李青松[11]还证实在150~250 mmol/L NaCl胁迫下,供试小麦地上部和根部K^+含量均随Na^+/H^+反向运输蛋白抑制剂氨氯吡嗪咪(Amiloride)处理浓度的增加呈下降趋势。这表明Na^+/H^+反向运输蛋白不但参与根系Na^+的排泄与细胞内区隔化,而且参与K^+吸收。可见,钾、钠离子在吸收及转运上确实存在非常密切的关系,而且会共用部分吸收/转运系统。

植物钾营养效率的遗传控制较为复杂。Figdore等[12]报道番茄钾营养效率性状是由存在着加性效应的多基因控制的。李共福等[13]对水稻的钾营养效率遗传分析也显示,水稻钾营养效率同样具有数量遗传性状的特征。小麦钾、钠养分吸收性状也是典型的受多基因控制的数量性状。深入探讨小麦体内参与钾、钠离子的吸收与运输的遗传学机理,对于深入理解小麦对钾、钠离子的吸收和运输关系具有重要意义。自从Buschmann等[14]第一个在小麦上克隆到钾转运蛋白以来,小麦钾相关的基因研究进展较慢。QTL(Quantitative trait loci)分析可以把复杂的数量性状分解成不同的QTL,在特定遗传背景和环境条件下,对各QTL进行染色体定位和遗传效应分析[15-16],有助于深入理解复杂性状的遗传控制。作物钾吸收利用性状相关的QTL研究较少,Koyama等[17]在受盐胁迫水稻的第1条染色体上检测到控制茎叶K^+浓度的QTL位点;Lin等[18]在水稻上也定位到控制茎叶和根系K^+浓度的QTL;曹卫东[19]运用全营养、低氮、低磷和低钾的营养液培养小麦,各处理均检测到影响地上部和根系钾吸收量的QTL,其中低钾胁迫时分别检测到2个和12个影响地上部和根系吸钾量的QTL;此外,Ying Guo等[20]通过水培试验也在山川群体小麦中检测到钾性状相关的QTL,其中检测到影响地上部钾含量、根部钾含量和钾总量的高频QTL各1个。与对作物氮、磷、钾营养研究相比,人们对作物钠营养的QTL定位的研究甚少,孙勇[21]在温室和人工气候室条件下对水稻进行盐害胁迫,分别检测到影响地上部Na^+浓度的QTL 4个和1个。试验对小麦钾、钠吸收相关性状进行全基因组QTL扫描,能够获得相关QTL/基因,但目前相关研究仍鲜见报道。

本试验以小麦RIL群体为研究材料,在不同钾、钠浓度处理下对小麦苗期钾、钠吸收利用相关指标进行QTL分析,以期获得与钾、钠吸收利用相关的QTL/基因,为进一步探讨钾、钠离子在吸收、转运上的相互关系提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 供试材料

小麦RIL群体,该群体衍生自川35050/山农483组合,包括130个系,2010年为F_{18}代。利用该群体已构建了较为饱和的分子标记遗传图谱[22]。川35050是中国西南冬麦区的小麦品系,穗较大、强筋;山农483是黄淮麦区的小麦品系,丰产性好,中弱筋;该品系来自著名的小麦种质和小麦育种的骨

于亲本“矮孟牛”。利用该群体已经构建了一张包含 719 个分子标记遗传图谱[22]，图谱总长 4008.4 cm，染色体的平均长度 190.9 cm，两标记间的平均距离为 7.15 cm。

1.2　试验设计

营养液试验采用完全试验方案，K^+ 和 Na^+ 分别设 2 个浓度水平，K^+ 浓度为 1.7（正常钾）和 0.1 mmol/L（低钾），Na^+ 浓度为 0 和 1.5 mmol/L，共 4 个处理，用 T_1、T_2、T_3、T_4 表示，具体方案见表 1，每个处理重复 3 次。其中钾用 KCl，钠用 NaCl，其他营养元素按 Hogland 完全营养液调整。

完全营养液元素组成：$(NH_4)_2SO_4 \cdot H_2O$ 1.0 mmol/L，KH_2PO_4 0.2 mmol/L，KCl 1.5 mmol/L，$CaCl_2$ 1.5 mmol/L，$MgSO_4$ 0.5 mmol/L，$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ 1.0 mmol/L；$(NH_4)_6Mo_7O_{24} \cdot 4H_2O$ 0.1 μmol/L，H_3BO_3 1.0 μmol/L，$CuSO_4 \cdot 5H_2O$ 0.5 μmol/L，$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ 1.0 μmol/L，$MnSO_4 \cdot H_2O$ 1.0 μmol/L，FeEDTA 100 μmol/L；Na 处理用 NaCl 溶液，浓度为 1.5 mmol/L。调节并维持培养液 pH 值为 6.1。

表 1　RIL 群体小麦苗期试验处理

Table 1　The treatments of the nutrient solution culture at wheat seedling stage

处理 Treatments	钾离子浓度 K^+ level (mmol/L)	钠离子浓度 Na^+ level (mmol/L)
T_1	1.7	0
T_2	1.7	1.5
T_3	0.1	0
T_4	0.1	1.5

小麦种子经 10% H_2O_2 灭菌 5 min，蒸馏水冲洗后倒入发芽盒内吸水膨胀一夜（16～24 h），次日取出，整齐地摆放在经双氧水消毒、蒸馏水冲洗过的铺有三层滤纸的发芽盒中，加水于黑暗中萌发 1～2 d，然后在光照下培养 3～5 d 后进行移苗。每个株系选取长势一致的幼苗移栽到具有 128 穴的育苗盘内，每穴 2 株/株系且用海绵固定好，用支架固定好育苗盘放在盛有 20 L 营养液、外侧涂有黑色漆（保证根系避光生长环境）的长形塑料盒中。移苗后蒸馏水缓苗 1 d，50% 营养液处理 3 d，之后进行营养液处理培养。

试验在日光温室进行，气温 7.5℃～33.9℃，平均 18.5℃。每隔 3d 换一次营养液，培养 28 d 收获。收获时用蒸馏水分别将小麦地上部和根部冲洗干净，吸水纸吸干后装入牛皮袋，于烘箱内 105℃ 杀青 30 min 后 70℃ 烘干至恒重，分别称重并测定 K^+、Na^+ 的浓度。

1.3　测定项目与方法

1.3.1 K^+、Na^+ 浓度的测定　将烘干的小麦幼苗用研钵磨碎，用 1/10000 天平称取地上部约 0.0500 g、根系约 0.0200 g 于消煮管中，加入 5 mL HNO_3，180℃ 消煮炉上恒温消解 60 min，此时消煮管中颜色变为无色，待冷却后完全转移并定容到 25 mL 容量瓶中，摇匀，冷却，过滤后用火焰光度计测定。

1.3.2 QTL 定位分析　采用 Windows QTL Cartographer 2.5 软件进行 QTL 复合区间作图（Composite interval mapping）法分析，以 1 cm 为步距区间，QTL 入选临界值为 LOD ≧ 2.5，但是当峰值≧ 3.0 时才认定为一个 QTL，通过该软件进行 1000 次置换检测（Permu 2tation test），确定 QTL 的真实性。检测到的 QTLs 采用 PhotoImpact10 软件在小麦饱和图谱上标记检测到的 QTL 及 QTL 簇的位置。

试验对 20 个相关性状进行 QTL 定位分析，性状名称及其缩写、测定或计算方法如表 2。

2　结果与分析

2.1　不同钾、钠处理对 RIL 群体小麦苗期生长的影响

从衍生自川 35050/山农 483 组合的 RIL 群体第 F_{18} 代小麦的苗期试验结果（表 3）可知，小麦地上部生长受 K^+ 影响较大，低 K 处理（T_3，T_4）地上部生物量显著低于正常 K 处理（T_1，T_2），但其根冠比显著增加。在正常 K 处理条件下，加 Na^+ 的处理（T_2）显著抑制了小麦地上部的生长，并显著增加了其根冠比；但在低 K 条件下，Na^+ 处理（T_4）对小麦的生物量没有显著影响。

2.2　不同处理对苗期小麦体内 K^+ 和 Na^+ 浓度的影响

钾、钠各处理下，小麦地上部和根系的 K^+ 和 Na^+ 浓度及 Na^+/K^+ 浓度比表 4 可知，与 T_1 处理相比，T_2 能显著促进小麦对 K^+ 和 Na^+ 的吸收，地上部及根系的 K^+ 浓度显著提高，Na^+/K^+ 比值也显著提高；与 T_3 处理相比，T_4 处理的小麦地上部和根系 K^+ 的浓度显著降低，但 Na^+/K^+ 比值显著增大。

表2 供试性状的名称和缩写以及对应的测定或计算方法

Table 2 Methods of determining or calculating along with the names and abbreviations of tested traits

性状名称及缩写 Names and abbreviations of traits	测定或计算方法 Methods of determining or calculating	性状名称及缩写 Names and abbreviations of traits	测定或计算方法 Methods of determining or calculating
地上部干重 Sdw 地下部干重 Rdw	70 烘至恒重,1/10000 天平称重 Dry at 70℃, 1/10000 Balance	地上部钠浓度 Snace 地下部钠浓度 Rnace	火焰光度计测定 Flame photometer
生物量根冠比 Br/s	Rdw (g)/Sdw (g)	地上部全钠 Snac	Snace (mg/g) × Sdw (g)
地上部钾浓度 Skce 地下部钾浓度 Rkce	火焰光度计测定 Flame photometer	地下部全钠 Rnac	Rnace (mg/g) × Rdw(g)
地上部全钾 Skc	Skce (mg/g) × Sdw (g)	植株全钠 Tnac	Snac (mg) + Rnac (mg)
地下部全钾 Rkc	Rkce (mg/g) × Rdw (g)	钠吸收量根冠比 Rsnac	Rnac(mg)/Snac(mg)
植株全钾 Tkc	Skc (mg) + Rkc (mg)	钠浓度根冠比 Rsnace	Rnace(mg/g)/Snace(mg/g)
钾吸收量根冠比 Rskc	Rkc (mg)/Skc (mg)	地上部 Na/K 比 Sna/k	Snac(mg)/Skc(mg)
钾浓度根冠比 Rskce	Rkcw (mg/g)/Skce (mg/g)	地下部 Na/K 比 Rna/k	Rnac(mg)/Rkc(mg)
植株 Na/K 比 Tna/k	Tnac (mg)/Tkc (mg)		

注(Note): Sdw—Shoot dry weight; Rdw—Root dry weight; Br/s—Root-shoot ratio of biomass; Skce—Potassium concentration of shoot; Rkce—Potassium concentration of root; Skc—Potassium content of shoot; Rkc—Potassium content of root; Tkc—Potassium total content; Rskc—Root-shoot ratio of potassium content; Rskce—Root-shoot ratio of potassium concentration; Tna/k—Ratio of potassium and sodium content; Snace—Sodium concentration of shoot; Rnace—Sodium concentration of root; Snac—Sodium content of shoot; Rnac—Sodium content of root; Tnac—Sodium total content; Rsnac—Root-shoot ratio of sodium content; Rsnace—Root-shoot ratio of sodium concentration; Sna/k—Potassium-sodium content ratio of shoot; Rna/k—Potassium-sodium content ratio of root.

表3 钾、钠处理对 RIL 群体小麦苗期生长的影响

Table 3 Effects of K and Na treatments on RIL wheat seedling growth

处理 Treat.	干重 Dry weight (g/treatment)		根冠比 Root/shoot ratio
	地上部 Shoot	根系 Root	
T_1	0.50 ±0.17 a	0.08 ±0.04 b	0.17 ±0.04 c
T_2	0.45 ±0.14 b	0.09 ±0.03 ab	0.20 ±0.10 b
T_3	0.37 ±0.11 c	0.10 ±0.03 a	0.30 ±0.22 a
T_4	0.36 ±0.10 c	0.10 ±0.03 ab	0.28 ±0.04 a

注(Note): 同列数据后不同字母表示处理间差异达5%显著水平 Values followed by different letters in a column are significant among treatment at the 5% level.

与 T_1 处理相比,T_3 能够显著增加根系 Na^+ 的浓度,提高根系的 Na^+/K^+ 比;T_4 处理的地上部及根系的 Na^+/K^+ 比值均显著高于 T_2。表明同一 Na 水平下,缺钾会显著增加小麦对 Na^+ 的吸收,而提高 Na^+/K^+ 浓度比值。

2.3 不同处理下小麦苗期部分性状间的相关性分析

不同处理下小麦生物量的形成与钾、钠元素的积累均存在极显著正相关关系,但钠与生物量的相关系数均小于钾与生物量的相关系数(表5)。与 T_3 处理相比,T_4 处理的生物量与钠的累积量的相关系数增加而与钾的相关系数略有下降。钾、钠的吸收量间也存在极显著的正相关关系,且两者间的相关程度受外界 Na^+ 供应浓度的影响较大。加钠(T_2、T_4)的处理中,钾与钠的相关系数均高于相应的无钠处理。

表 4　不同钾、钠处理下苗期小麦体内 K^+ 和 Na^+ 的浓度

Table 4　Concentrations of K^+ and Na^+ in wheat seedings under different K and Na treatments

处理 Treatment	K^+ 浓度 K^+ level(mg/g)		Na^+ 浓度 Na^+ level(mg/g)		Na^+/K^+	
	地上部 Shoot	根系 Root	地上部 Shoot	根系 Root	地上部 Shoot	根系 Root
T_1	32.72 ± 4.57 b	21.74 ± 4.54 b	0.96 ± 0.36 b	1.66 ± 0.91 c	0.03 ± 0.0 1 c	0.08 ± 0.04 d
T_2	62.75 ± 5.05 a	28.67 ± 6.59 a	2.09 ± 0.49 a	3.86 ± 1.25 a	0.04 ± 0.1 b	0.14 ± 0.05 c
T_3	30.00 ± 1.93 c	8.38 ± 2.42 c	0.88 ± 0.40 b	3.55 ± 1.06 b	0.03 ± 0.01 c	0.44 ± 0.12 b
T_4	20.86 ± 2.54 d	7.14 ± 1.65 d	1.55 ± 0.32 c	3.67 ± 0.83 ab	0.08 ± 0.01a	0.54 ± 0.14 a

注(Note)：同列数据后不同字母表示处理间差异达 5% 显著水平 Values followed by different letters in a column are significant among treatments at the 5% level.

表 5　小麦苗期生物量、钾、钠累积总量之间的相关性

Table 5　Correlations between biomass and K and Na accumulations of wheat seedlings

处理 Treatment	植株钾累积量 K accumulation	植株钠累积量 Na accumulation
	植株生物量 Biomass	
T_1	0.937**	0.932**
T_2	0.978**	0.727**
T_3	0.934**	0.564**
T_4	0.907**	0.771**
	植株钾累积量 K accumulation	
T_1		0.629**
T_2		0.731**
T_3		0.530**
T_4		0.737**

注(Note)：** —$P < 0.01$.

2.4　苗期小麦生物量及钾、钠相关性状的 QTL 分析

本研究对 RIL 群体小麦的 20 个相关性状(表 2)进行了 QTL 定位分析，结果检测到 141 个 LOD 峰值大于 3.0 的 QTLs，覆盖了全部 21 条染色(表 6)。其中与小麦生物量相关性状的 QTLs 共 18 个，与钾相关的 QTLs 共 50 个，与钠相关的 QTLs 共 60 个以及 Na/K 比 QTLs 13 个。单个 QTL 可解释表型变异的 6.6%～53.5%，LOD 值高达 9.42。其中贡献率大于 20% 的主效 QTL 位点 11 个，分别是位于 2A 上的 *QRnace-T*$_3$、2D 上的 *QRsnac-T*$_2$、3A 上 *QSkce-T*$_1$ 和 *QRnac-T*$_2$、4A 上的 *QRsnac-T*$_3$、4D 上的 *QSnace-T*$_3$、5A 上的 *QTnac-T*$_1$、6D 上的 *QRsnac-T*$_4$、7A 上的 *QRsnac-T*$_2$ 及 7D 上的 *QRskc-T*$_1$ 和 *QRsnac-T*$_1$。贡献率较大的主效 QTL 位点多为钠相关性状的位点。

2.4.1 重要的 QTL 簇　染色体同一位置同时检测到 2 个或 2 个以上性状 QTL 位点为一个 QTL 簇，本试验共检测到 27 个 QTL 簇。试验中同时定位到 3 个及以上不同性状的重要 QTL 簇有 14 个，依次编码为 C_1～C_{14}，分布在 11 条染色体上(表 7)。C_1、C_2、C_4、C_6～C_{10}、C_{12}、及 C_{14}内的各位点的加性效应来自同一亲本，表现为正连锁关系，其中 C_1、C_2、C_4、C_6、C_{10}、C_{12} 及 C_{14} 簇中各位点的加性效应均来自川 35050，C_7、C_8、C_9 中的各位点的加性效应均来自山农 483。而 C_3、C_5、C_{11}及 C_{13}中位点的加性效应来自不同亲本，表现为负连锁关系。在 C_3 和 C_{13}中分别仅有 *QRsnac. 2-T2* 和 *QRskce-T3* 的加性效应来自川 35050，其他 QTL 的加性效应源自山农 483；而 C_5 和 C_{11}中分别仅有 *QSkce-T1* 和 *QSnace-T4* 的加性效应来自山农 483，其他 QTL 的加性效应源自川 35050。位于 6B 染色体上 C_{13}仅与钾相关，位于 2D 染色体上的 C_3 仅与钠相关；与生物量、钠相关的 QTL 簇和生物量、钾相关的 QTL 簇各有 1 个，分别是位于 3A 染色体上的 C_4 和位于 7B 染色体上的 C_{14}。除此之外，其他 10 个 QTL 簇(C_1，C_2，C_5～C_{12})均同时定位到钾、钠性状，其中 C_2、C_9 及 C_{10}均定位到钠/钾比的 QTLs。位于 4B 染色体上的 C_8 是一个非常重要的 QTL 簇，它同时定位了 *QSdw-T*$_1$, *T*$_2$, *T*$_3$, *T*$_4$、*QSkc-T*$_1$, *T*$_2$, *T*$_4$、*QRkc-T*$_1$, *T*$_2$、*QTkc-T*$_1$, *T*$_2$, *T*$_4$、*QRkce-T*$_1$、*QRnac-T*$_2$ 和 *QTnac-T*$_2$ 共 7 个 QTLs(表 7、图 1)。

表6 小麦苗期生物量及钾、钠吸收/利用相关性状的QTLs汇总

Table 6 QTLs summary of wheat biomass and absorptions or utilizations of K and Na at the seedling stage

性状[a] Trait	QTL数目[b] No. of QTLs	处理 Treatment	染色体名称[c] Name of chromosome	LOD值 LOD value	贡献率[d] Contribution rate (%)	加性效应[e] Additive effect
QSdw	7	T_1,T_2,T_3,T_4	1A,4B,6A,7B	3.02～6.06	8.8～13.6	+、-
QRdw	4	T_2,T_3,T_4	1B,,1D,3A,5A	3.42～6.12	9.6～14.6	+
QBr/s	7	T_1,T_2,T_3,T_4	3B,5A,5B,6A	3.00～6.61	7.8～15.9	+、-
QSkc	12	T_1,T_2,T_4	1A,1B,3B,4A,4B,5A,6A,6B,7B	3.03～5.55	6.6～16.2	+、-
QRkc	10	T_1,T_2,T_3,T_4	1A,2B,3B,4A,4B,6A,7B	3.17～5.87	8.6～13.1	+、-
QTkc	9	T_1,T_2,T_3,T_4	1A,2D,3B,4A,4B,6B,7B	3.24～6.72	8.8～16.1	+、-
QSkce	3	T_1,T_4	2D,3A,4A	3.41～6.36	12.4～20.5	+、-
QRkce	7	T_1,T_2,T_3,T_4	3D,4B,5D6B,7A	3.07～5.64	9.7～32.2	+、-
QRskc	5	T_1,T_2	3B,4A,5A,6B,7D	3.63～6.55	10.4～20.6	+、-
QRskce	4	T_1,T_3	4B,6A,6B,7A	3.05～5.67	10.3～13.5	+、-
QSnac	3	T_1,T_2,T_3	1A,1B,3A,	3.19～5.55	9.7～14.4	+、-
QRnac	10	T_1,T_2,T_3,T_4	1A,1B,2D,3A,4B6A	3.19～5.95	9.2～28.3	+、-
QTnac	9	T_1,T_2,T_3	1A,1B,3A,4A,4B,5A,6B	3.04～4.85	7.9～30.1	+、-
QSnace	5	T_2,T_3,T_4	1A,4A,4D,5B,6A	3.02～4.05	9.2～42.8	+、-
QRnace	12	T_1,T_2,T_3,T_4	1B,2A,2B,2D,3A,6A,6B	3.11～5.25	9.1～22.8	+、-
QRsnac	11	T_1,T_2,T_3,T_4	1B2D,3A,4A,5D,6D,7A,7D	3.04～9.42	7.3～37.0	+、-
QRsnace	10	T_1,T_2,T_3,T_4	1B,2B,2D,3A,3B,6A	2.97～5.07	8.9～16.7	+、-
QSna/k	4	T_1,T_2,T_3	1A2B4D,7A	3.03～3.65	9.5～52.0	+、-
QRna/k	5	T_1,T_2,T_3,T_4	1B,4D,6B,7A	3.09～3.78	9.3～5.7	+、-
QTna/k	4	T_1,T_2,T_4	1A,1B,1D,6A	3.17～4.75	10.6～18.2	+、-

注(Note)：a—QTLs名称 Names of QTLs；b—QTLs数量 No. of QTLs；c—检测到的QTL在染色体上的分布 Distribution of QTLs on chromosome；d—各QTL平均解释度 Average resolution of QTLs；e—+、-分别表示加性效应来自亲本川35050、亲本山农483 Additive effect from chuan35050 parents and shannong 483 respectively.

2.4.2 高频表达QTL位点 本试验共检测到8个出现频率相对较高的位点，这些位点受试验处理的影响相对较小，在2个及2个以上处理(50%以上处理)中均可检测到，即RHF-QTLs位点(relative high frequency QTLs，RHF-QTLs)[18](表7)。其中，6个RHF-QTLs的平均贡献率都达到10%以上，包括 *QSdw-4B*，*QSkc-4B*，*QRkc-4B*，*QTkc-4B*，*QRnace-3A* 和 *QRsnac-3A*。由表8可得出，8个RHF-QTLs位点中绝大部分的加性效应来自亲本山农483。位于4B染色体上的一个重要的QTL位点(表7，C_8)同时定位了4个RHF-QTLs，包括 *QSdw-*T_1*.* T_2*.* T_3*.* T_4，*QSkc-*T_1*.* T_2*.* T_4，*QRkc-*T_1*.* T_2 和 *QTkc-*T_1*.* T_2*.* T_4。

表 7　小麦苗期检测到的重要 QTL 簇汇总

Table 7　The important QTL clusters detected for wheat seedlings

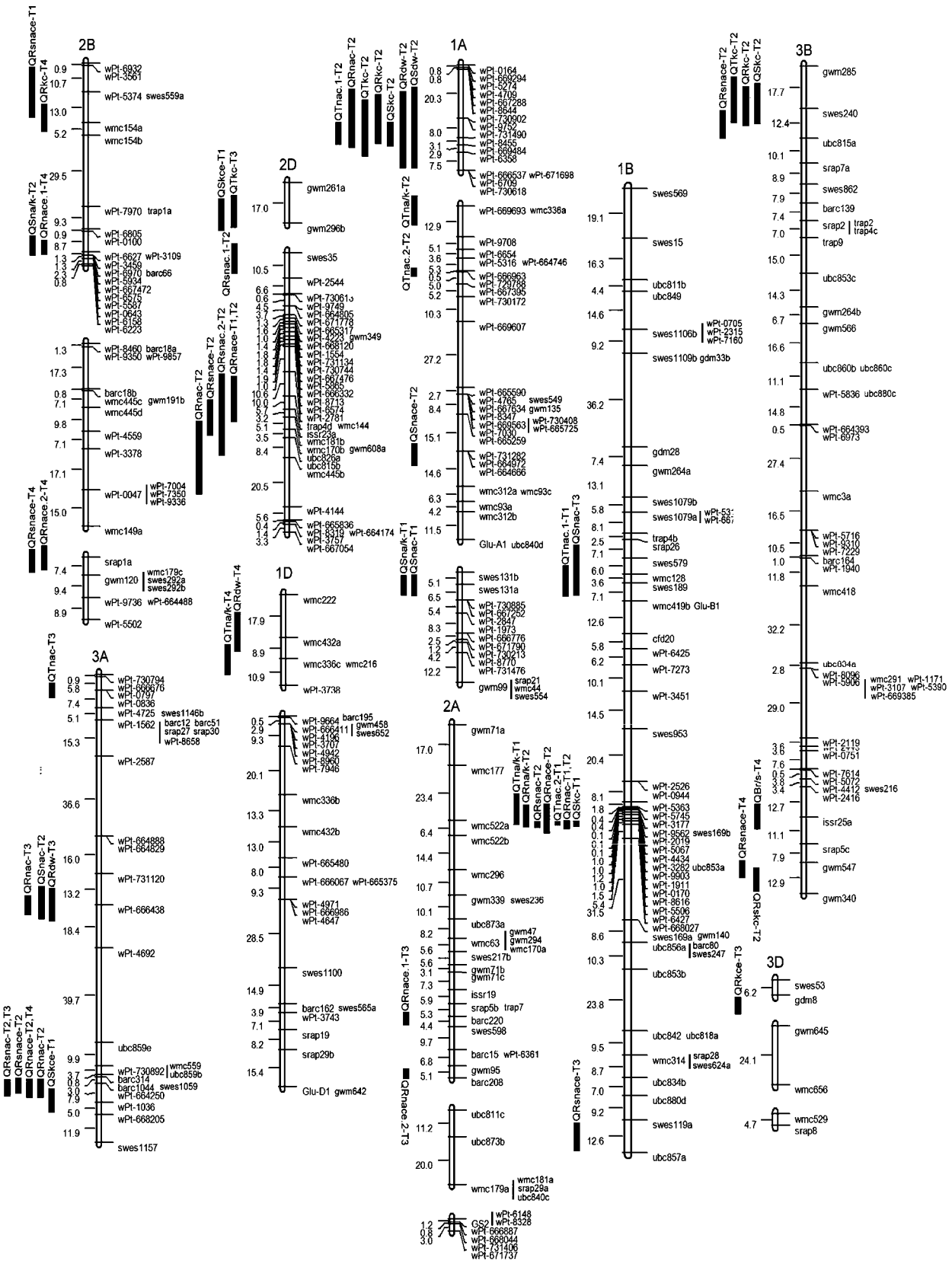
QTL 簇 Cluster code	染色体 Chrom.	标记区间 Maker interval	处理 Treat.	QTLs 位点 Quantitative trait locus	加性效应[a] Additive effect
C_1	1A	*wPt731490 ~ wPt8455*	T_2	*QSdw-T*$_2$, *QRdw-T*$_2$, *QSkc-T*$_2$, *QRkc-T*$_2$, *QTkc-T2*, *QRnac-T*$_2$, *QTnac-T*$_2$	+
C_2	1B	*wPt0170 ~ wPt8616*	T_1, T_2	*QSkc-T*$_1$, *QRnac-T*$_1$. *T*$_2$, *QTnac.2-T*$_1$, *QRnace-T*$_2$, *QRsnac-T*$_2$, *QRna/k-T*$_2$, *QTna/k-T*$_1$	+
C_3	2D	*Issr23 a ~ ubc815 b*	T_1, T_2	*QRnace-T*$_1$. *T*$_2$, *QRsnac. 2 - T*$_2$, *QRsnace-T*$_2$, *QRnac-T*$_2$	+、−
C_4	3A	*wPt666438 ~ - wPt4692*	T_2, T_3	*QRdw-T*$_3$, *QSnac-T*$_2$, *QRnac-T*$_3$	+
C_5	3A	*wPt664250 ~ - wPt1036*	T_1, T_2, T_3, T_4	*QSkce-T*$_1$, *QRnac-T*$_2$, *QRnace-T*$_2$. *T*$_4$, *QRsnace-T*$_2$, *QRsnac-T*$_2$. *T*$_3$	+、−
C_6	3B	*Swes240 ~ ubc815a*	T_2	*QSkc-T*$_2$, *QRkc-T*$_2$, *QTkc-T*$_2$, *QRsnace-T*$_2$	+
C_7	4A	*wPt671707 ~ - barc70 a*	T_1, T_4	*QSkc-T*$_1$, *QRkc-T*$_4$, *QTkc-T*$_1$, *QTnac-T*$_1$	−
C_8	4B	*wPt7569 ~ - swes30*	T_1, T_2, T_3, T_4	*QSdw-T*$_1$. *T*$_2$. *T*$_3$. *T*$_4$, *QSkc-T*$_1$. *T*$_2$. *T*$_4$, *QRkc-T*$_1$. *T*$_2$, *QTkc-T*$_1$. *T*$_2$. *T*$_4$, *QRnac-T*$_2$, *QTnac-T*$_2$	−
C_9	4D	*Gwm609 ~ wPt4572*	T_3	*QSnace-T*$_3$, *QSna/k-T*$_3$, *QRna/k-T*$_3$	−
C_{10}	6A	*wPt671558 ~ wPt665784*	T_1	*QBr/s-T*$_1$, *QRskce.1-T*$_1$, *QRnac-T*$_1$, *QTna/k-T*$_1$	+
C_{11}	6A	*wPt672030 ~ wPt4229*	T_2, T_4	*QSdw-T*$_2$, *QSkc. 1 - T*$_2$, *QSkc. 2 - T*$_2$, *QRkc-T*$_2$, *QRnac-T*$_4$, *QSnace-T*$_4$, *QRnace-T*$_1$, *QRsnace-T*$_4$	+、−
C_{12}	6B	*wPt5176 ~ - wPt5885*	T_2, T_4	*QSkc-T*$_4$, *QTkc-T*$_4$, *QTnac-T*$_2$	+
C_{13}	6B	*wPt8894 ~ wmc487*	T_1, T_3	*QRkce-T*$_2$, *QRskc-T*$_1$, *QRskce-T*$_3$	+、−
C_{14}	7B	*wPt2273 ~ wmc517*	T_1	*QSdw-T*$_1$, *QSkc-T*$_1$, *QRkc-T*$_1$, *QTkc-T*$_1$	+

注(Note)：a—+、−分别表示加性效应来自亲本川 35050、亲本山农 483 Additive effect from chuan35050 parents and shannong 483 respectively.

3　讨论

3.1　钠对小麦苗期生长及钾吸收的影响

大量试验已经证实作物体内 Na^+ 对 K^+ 有部分的替代作用[5,23-24]，并且依据其替代程度可将作物分为四类，与小麦同科作物大麦、燕麦等属于低钾时加入钠增加产量的一类[4,25]。许多研究表明，低钾条件下适当供应钠有助于许多植物如番茄[5]，棉花[23]、水稻[26]等的生长或钾的吸收。但本试验结果表明，正常钾条件下，供应钠(T_2)能够显著促进小麦对 K^+ 的吸收(表 4)，但会抑制地上部生长，增加根冠比(表 3)，这表明，大量 K^+、Na^+ 的吸收对小麦苗期地上部生物量的形成不利。与 T_3 处理相比，T_4 显著抑制 K^+ 的吸收、增加 Na^+ 的积累及提高了 Na^+/K^+ 浓度比值(表 4)，但对苗期生物量的影响不显著(表 3)，表明低钾处理下钠对钾的替代作用较弱，幼苗无法通过增加钠的吸收保证自身正常生长。尽管小麦生物量与钠累积量极显著相关，但其相关系数均明显小于生物量与钾吸收量的相关系数，表明钾仍是决定苗期小麦生长的主要因素。此外，植株体内 K^+ 与 Na^+ 的累积量极显著正相关，而且该相关系数会随 Na^+ 浓度的增加而增加(表 4)，表明两元素在吸收及累积上具有显著的协同效果，低浓度 Na^+ 的吸收会显著影响 K^+ 的吸收。由此也可以推测，高钾条件下，供应钠可能是通过促进了钾的吸收而促进了小麦幼苗的生长。


2B
3A
2D
1D
1A
2A
1B
3B
3D
wPt-6932
wPt-3561
wPt-5374 swes559a
wmc154a
wmc154b
wPt-7970 trap1a
wPt-6805
wPt-0100
wPt-6627 wPt-3109
wPt-3459
wPt-6970 barc66
wPt-5934
wPt-5587
wPt-667472
wPt-5575
wPt-0643
wPt-6158
wPt-6223
wPt-8460 barc18a
wPt-9350 wPt-9857
barc18b
wmc445c gwm191b
wmc445d
wPt-4559
wPt-3378
wPt-0047 wPt-7004 wPt-7350 wPt-9336
wmc149a
srap1a
gwm120 wmc179c swes292a swes292b
wPt-9736 wPt-664488
wPt-5502
wPt-730794
wPt-666676
wPt-0797
wPt-0836
wPt-4725 swes1146b
wPt-1562 barc12 barc51 srap27 srap30 wPt-8658
wPt-2587
wPt-664888
wPt-664829
wPt-731120
wPt-666438
wPt-4692
ubc859e
wPt-730892 wmc559 ubc859b
barc314
barc1044 swes1059
wPt-664250
wPt-1036
wPt-668205
swes1157
gwm261a
gwm296b
swes35
wPt-2544
wPt-73061o
wPt-9749
wPt-664805
wPt-671778
wPt-665317
wPt-4223 gwm349
wPt-668120
wPt-1554
wPt-731134
wPt-730744
wPt-667476
wPt-5865
wPt-666332
wPt-8713
wPt-6574
wPt-2781
trap4d wmc144
issr23a
wmc181b
wmc170b gwm608a
ubc829e
ubc815b
wmc445b
wPt-4144
wPt-665836
wPt-8319 wPt-664174
wPt-3757
wPt-667054
wmc222
wmc432a
wmc336c wmc216
wPt-3738
wPt-9664 barc195
wPt-666411 gwm458 swes652
wPt-4196
wPt-3707
wPt-4942
wPt-8960
wPt-7946
wmc336b
wmc432b
wPt-665480
wPt-666067 wPt-665375
wPt-4971
wPt-666986
wPt-4647
swes1100
barc162 swes565a
wPt-3743
srap19
srap29b
Glu-D1 gwm642
wPt-0164
wPt-669294
wPt-5274
wPt-4709
wPt-667288
wPt-8644
wPt-730902
wPt-9752
wPt-731490
wPt-8455
wPt-669484
wPt-6358
wPt-666537 wPt-671698
wPt-6709
wPt-730618
wPt-669693 wmc336a
wPt-9708
wPt-6654
wPt-5316 wPt-664746
wPt-666963
wPt-729788
wPt-667396
wPt-730172
wPt-669607
wPt-665590
wPt-4765 swes549
wPt-667634 gwm135
wPt-8347
wPt-669563 wPt-730408
wPt-7030 wPt-665725
wPt-665259
wPt-731282
wPt-664972
wPt-664666
wmc312a wmc93c
wmc93a
wmc312b
Glu-A1 ubc840d
swes131b
swes131a
wPt-730885
wPt-667252
wPt-2847
wPt-1973
wPt-6667776
wPt-6717790
wPt-730213
wPt-8770
wPt-731476
gwm99 srap21 wmc44 swes554
gwm71a
wmc177
wmc522a
wmc522b
wmc296
gwm339 swes236
ubc873a
wmc63 gwm47 gwm294 wmc170a
swes217b
gwm71b
gwm71c
issr19
srap5b trap7
barc220
swes598
barc15 wPt-6361
gwm95
barc208
ubc811c
ubc873b
wmc179a wmc181a srap29a ubc840c
GS2 wPt-6148 wPt-8326
wPt-666887
wPt-669044
wPt-731406
wPt-671737
swes569
swes15
ubc811b
ubc849
swes1106b wPt-0705 wPt-2315 wPt-7160
swes1109b gdm33b
gdm28
gwm264a
swes1079b
swes1079a wPt-53 wPt-667
trap4b
srap26
swes579
wmc128
swes189
wmc419b Glu-B1
cfd20
wPt-6425
wPt-7273
wPt-3451
swes953
wPt-2526
wPt-0944
wPt-5363
wPt-5745
wPt-3177
wPt-9562 swes169b
wPt-2018
wPt-5067
wPt-4434
wPt-3282 ubc853a
wPt-9903
wPt-1911
wPt-0170
wPt-8616
wPt-5506
wPt-6427
wPt-668027
swes169a gwm140
ubc856a barc80 swes247
ubc853b
ubc842 ubc818a
wmc314 srap28 swes624a
ubc834b
ubc880d
swes119a
ubc857a
swes285
swes240
ubc815a
srap7a
swes862
barc139
srap2 trap2 trap4c
trap9
ubc853c
gwm264b
gwm566
ubc860b ubc860c
wPt-5836 ubc880c
wPt-664393
wPt-6973
wmc3a
wPt-5716
wPt-9310
wPt-7229
barc164
wPt-1940
wmc418
wPt-8096
wPt-5906
wmc291 wPt-1171 wPt-3107 wPt-5390 wPt-669385
wPt-2119
wPt-0751
wPt-7614
wPt-5072
wPt-4412 swes216
wPt-2416
issr25a
srap5c
gwm547
gwm340
swes53
gdm8
gwm645
wmc656
wmc529
srap8
QRsnace-T1
QRkc-T4
QSna/k-T2
QRnace.1-T4
QRsnace-T4
QRsnace.2-T4
QRnac-T3
QSnac-T2
QRdw-T3
QRsnac-T2,T3
QRsnac-T2,
QRsnace-T2,T4
QRnac-T2
QSkc-T1
QTnac.1-T2
QRnac-T2
QTkc-T2
QSkc-T2
QRdw-T2
QSdw-T2
QSkc-T1
QTkc-T3
QRsnac.1-T2
QRsnac-T2
QRsnac.2-T2
QRsnace-T1,T2
QTna/k-T4
QRdw-T4
QTnac-T3
QTna/k-T2
QTnac.2-T2
QSnace-T2
QSna/k-T1
QSnac-T1
QTnac.1-T1
QSnac-T3
QRnace.1-T3
QRnace 2-T3
QRsnace-T3
QTna/k-T1
QRna/k-T2
QRsnac-T2
QRnac.2-T1
QRnac-T1,T2
QSkc-T1
QRsnace-T2
QTkc-T2
QSkc-T2
QBr/s-T4
QRsnac-T4
QRskc-T2
QRkce-T3

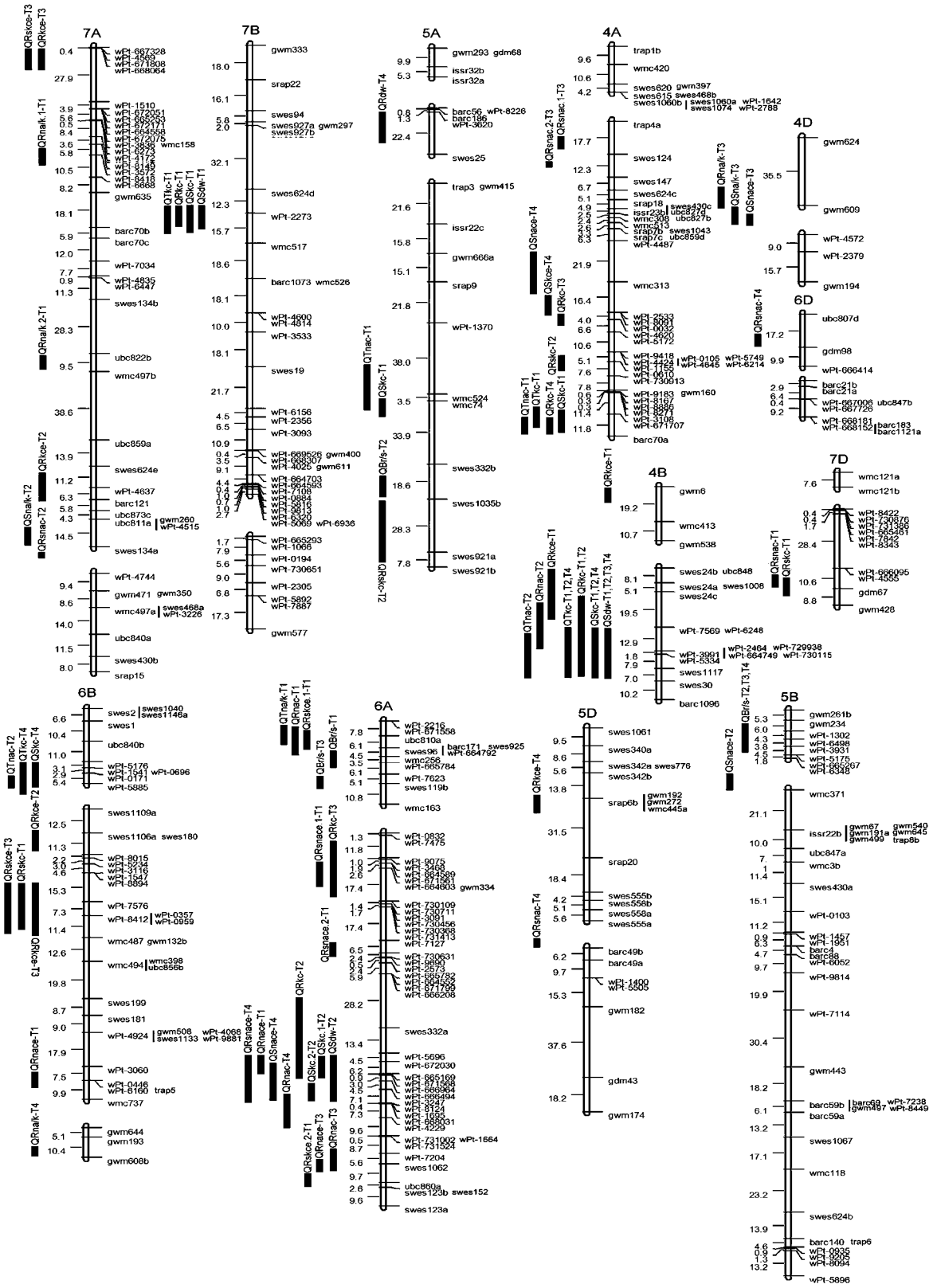


图 1　小麦苗期性状 QTL 位点在遗传图谱上的位置

Fig. 1　Locations of QTLs for wheat seedling traits under different K and Na treatments

表8 不同钾、钠处理下检测到的高频表达QTL位点

Table 8 The relative high frequency QTLs under different potassium and sodium treatments

性状 Trait	QTLs名称 Name of QTLs	处理 Treatment	LODs值 Value of QTLs	加性效应 Additive effect	贡献率(%) Contribution
Sdw(g)	*QSdw_4B*	T_1, T_2, T_3, T_4	3.02～6.06	-0.030～-0.073	5.9～17.8
Skc(mg)	*QSkc_4B*	T_1, T_2, T_4	3.50～5.55	-0.688～-3.736	8.0～14.6
Rkc(mg)	*QRkc_4B*	T_1, T_2	3.52～5.87	-0.348～-0.483	8.7～15.3
Tkc(mg)	*QTkc_4B*	T_1, T_2, T_4	3.69～6.72	-0.758～-4.697	7.8～18.5
Rnac(mg)	*QRnac_1B*	T_1, T_2	3.39～3.70	0.065～0.108	7.6～11.9
Rnace(mg/g)	*QRnace_2D*	T_1, T_2	3.29～3.52	-0.297～-0.668	6.2～11.9
Rnace(mg/g)	*QRnace_3A*	T_2, T_4	3.14～5.25	-0.803～2.126	9.1～21.9
Rsnac	*QRsnac_3A*	T_2, T_3	5.27～6.83	0.191～4.914	11.3～32.7

3.2 小麦苗期生物量及与钾、钠相关的重要QTL

随着分子数量遗传学的迅速发展,人们对植物矿质养分吸收和利用的遗传基础也进行了许多的研究(Rengel等[27];Ozturk等[28];Tesfaye等[29];Rengel等[30];White等[31];Quraishi等[32])。近几年来,随着新的分子标记的开发以及分子遗传图谱的构建,关于小麦营养元素的吸收利用相关性状QTL研究结果也有一些报道。大多数的QTL检测环境涉及到单一的氮、磷、钾元素的不同浓度水平、不同的生长环境等,曹卫东[19]利用小麦RIL群体F_7代通过水培试验设计了正常营养液、低氮、低磷及低钾处理试验,检测到与多个与矿质营养性状相关的QTL位点;An等[33]通过田间试验研究了小麦DH群体在高氮和低氮处理下与氮吸收利用相关性状的QTL位点;Su等在2006年[34]和2009[35]均利用小麦DH群体在低磷和高磷处理下检测到了磷素营养的QTLs;Li等[36]研究了小麦苗期低磷胁迫时相关的磷营养QTL位点。虽然前人试验中检测到许多与矿质养分吸收及利用相关的QTLs,但由于采用的亲本以及鉴定的环境不同,各性状的位点数目、染色体位置和效应在不同的研究中各不相同。

QTL研究中,多个性状位点形成QTL簇是一个普遍现象,QTL簇反映了众多性状同时受同一个QTL/基因控制的现象,表明了这些QTL簇的重要作用及其重要的研究价值。许多QTL研究者均发现了数量不等的QTL簇。例如,Guo等[20]也采用川35050/山农483小麦RIL群体为试验材料在水培条件下进行氮、磷和钾单一元素、两元素及三元素试验,试验在13条染色体上共检测到26个重要的QTL簇。本试验共检测到141个QTL,其中的103个QTL组成了14个重要的QTL簇。其中有4个QTL簇与Guo等[20]检测到的簇完全重合或有叠加区域,C_5与Guo定位到的C_{11}完全重合,且均定位到钾吸收量性状QTL;C_{14}和Guo定位到的C_{25}区间完全吻合,且在此位置都检测到了小麦地上部生物量、钾吸收量和钾利用效率等性状QTL;而C_8和C_{13}的定位区间分别与Guo定位的C_{15}、C_{16}和C_{21}区间有重叠,定位到的性状均与生物量及钾累积量有关,这些位点在不同时期不同处理条件中均被检测到,表明这些QTL位点受环境影响小、稳定性相对较强,可以作为小麦矿质营养进一步研究的重点选择对象。此外,本试验中检测到的C_3同时定位了与钠浓度及累积量相关的QTL,Guo在此位置定位到钾浓度及利用效率的位点,表明钾钠间存在一定的关系;在本试验C_6簇位置定位到地上部、根系及整株苗钾的积累量位点,同时Guo在此位点也检测到钾吸收总量及地上部磷吸收量位点,此位点稳定性相对较强。除此之外,C_1、C_2、C_7、C_9、C_{10}、C_{11}和C_{12}是本试验发现的新位点,这几个QTL簇均同时涉及钾、钠性状位点。在4B染色体上检测到一个重要的QTL簇C_8,该QTL簇同时定位了与地上部干重(Sdw)、地下部干重(Rdw)、地上部全钾(Skc)、地下部全钾(Rkc)、植株全钠(Tnac)、地下部全钠(Rnac)7个性状相关的QTLs,可能是一因多效或紧密连锁的稳定性QTL位点。本试验检测到的14个QTL簇中有11个同时定位了钾、钠相关性状,表明控制钾、钠吸收的QTL/基因间关系紧密,目前关于钾、钠相关的离子通道及转运蛋白的报道也证明了两者之间的密切

关系[6-10]。

此外，本试验还发现了 8 个高频表达 QTL 位点（RHF－QTLs）。其中有 7 个 RHF－QTLs 与钾、钠的累积量或浓度有关。这些位点在超过 50% 的试验处理中均检测到与同一性状有关，表明其在不同试验处理中均能够在一定程度上控制该性状的表型表达。这些 RHF－QTLs 对于该性状的表现具有重要意义。针对本试验材料及其分子标记图谱，这些 RHF－QTLs 中有 4 个是新发现位点，分别为 *QRnac_1B*（T_1，T_2）、*QRnace_2D*（T_1，T_2）、*QRnace_3A*（T_2，T_4）、*QRsnac_3A*（T_2，T_3）。其他 4 个高频表达的 QTLs 均位于 4B 染色体上，且这 4 个 RHF－QTLs 是 QTL 簇 C_8（*wPt-7569－－swes30*）的成员，同时涉及地上部生物量和钾累积量性状，平均贡献率为 *11.5%*，*Guo*[20] 在 *4B* 染色体上 *swes24 c-wPt-3991*、*swes1117-barc1096* 区间定位到涉及地上部和根部生物量、钾累积量及钾利用效率等性状位点，与本试验 C_8 簇有重叠区间。这些重要的 QTL 位点对今后进一步研究小麦钾营养及钠、钾替代问题，探索新的 K^+/Na^+ 离子通道及转运蛋白有一定的参考价值。

4　结论

低钾处理会显著抑制小麦幼苗的生长。低钾条件下，供应钠能够抑制小麦幼苗对 K^+ 的吸收，提高 Na^+/K^+ 浓度比值，但钠替代钾的能力较弱，无法通过钠吸收的增加使其生物量达到正常水平。正常钾条件下，低浓度钠能够促进小麦幼苗的生长并显著促进钾的吸收，但对地上部生物量的影响不显著。钾、钠在吸收/积累上存在密切关系，小麦苗期存在同时与钾、钠吸收相关的相对稳定高频表达的 QTL 位点（RHF－QTLs，7 个）以及重要 QTL 簇（11 个），这些 QTL 位点可作为深入研究钾、钠关系及其遗传控制的重点目标。

参 考 文 献：

[1] Epstein E. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives [M]. New York: Wiley. 1972.

[2] Kochian L V, Lucas W J. Potassium transport in roots [M]. United States: Elsevier, 1989. 15: 93-178.

[3] Marschner H. Mineral nutrition of higher plants [M]. San Diego: Academic Press, 1995.

[4] 姜理英，亿肖娥，石伟勇. 钠钾替代作用及对作物的生理效应[J]. 土壤通报，2001，32(1)：28-31.
Jiang L Y, Yi X E, Shi W Y. The sodium potassium substitution and the corresponding physiological effects on crop [J]. Chin. J. Soil Sci. 2001, 32(1): 28-31.

[5] Scotts F, Gerloff Gc, Gabelman W H. The effect of increasing sodium chloride levels on potassium utilization efficiency of tomato grown under low-potassium stress [J]. Plant Soil, 1989, 119 (2): 295-304.

[6] Demidchik V, Maathuis F J M. Physiological roles of nonselective cation channels in plants: from salt stress to signalling and development [J]. New Phytol., 2007, 175(3): 387-404.

[7] Hirsch R E, Lewis B D, Spalding E P *et al*. A role for the AKT1 potassium channel in plant nutrition [J]. Science, 1998, 280 (5365): 918-921.

[8] Wu S J, Ding L, Zhu J K. SOS1 a genetic locus essential for salt tolerance and potassium acquisition [J]. Plant Cell Environ., 1996, 8(4): 617-627.

[9] Apse M P, Aharon G S, Snedden W A *et al*. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na^+/H^+ antiport in Arabidopsis [J]. Science, 1999, 285(5431): 1256-1258.

[10] Blumwald E. Sodium transport and salt tolerance in plants [M]. Curr. Opin. Cell Biol., 2000, 12: 431-434.

[11] 李青松. 不同基因型冬小麦对钠、钾离子吸收及耐盐机制研究[D]. 陕西：西北农林科技大学博士学位论文，2009.
Li Q S. Study on sodium and potassium uptake of winter wheat in different genotypes and salt tolerance mechanisms [D]. Shaanxi: PhD dissertation of Northwest A&F University, 2009.

[12] Figdore S, Gerloff C, Gabelman W H. The effect of increasing sodium chloride levels on potassium utilization efficiency of tomato grown under low-potassium stress [J]. Plant Soil, 1989, 119: 295-304.

[13] 李共福. 耐低钾水稻品种筛选利用的研究：水稻不同品种在低钾条件下的产量差异及耐低钾品种对钾的吸收利用特点[J]. 湖南农业科学，1985，(3)：15-17.
Li G F. The screening and using of low potassium tolerant rice varieties : yield differences among rice varieties under the condition of low potassium and absorption and utilization characteristics of the tolerant varieties to low potassium [J]. Hunan Agric. Sci., 1985, (3): 15-17.

[14] Buschmann P H, Vaidyanathan R, Gassmann W. Enhancement of Na^+ uptake currents, time dependent inward-rectifying K^+ channel currents, and K^+ channel transcripts by K^+ starvation in wheat root cells [J]. Plant Physiol., 2000, 122: 1387-1397.

[15] Doerge R W. Mapping and analysis of quantitative trait loci in experimental populations [J]. Nat. Rev. Genet. 2002, 3: 43-52.

[16] Quarrie S A, Steed A, Calestani C. A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring × SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments [J]. Theor. Appl. Genet., 2005, 110: 865-880.

[17] Koyama M L, Levesley A, Robert M D *et al*. Quantitative trait loci for component physiological traits determining salt tolerance in rice [J]. Plant Physiol., 2001, 125: 406-422.

[18] Lin H X, Zhu M Z, Yano M *et al*. QTLs for Na^+ and K^+ uptake of the shoots and roots controlling rice salt tolerance [J]. Theor.

Appl. Genet., 2004, 108: 253-260

[19] 曹卫东. 小麦(*Triticun asetivum* L.)苗期氮、磷、钾吸收和利用的数量性状位点研究[D]. 北京: 中国农业科学院博士学位论文, 2000.
Cao W D. Study on QTL for absorption and utilization of nitrogen, phosphorus and potassium in wheat (*Triticun asetivum* L.) seedlings [D]. Beijing: PhD dissertation of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2000.

[20] Guo Y, Kong F M, Li S S *et al*. QTL mapping for seedling traits in wheat grown under varying concentrations of N, P and K nutrients[J]. Theor. Appl. Genet., 2012, 124: 851-865.

[21] 孙勇. 水稻耐盐QTL表达的遗传背景与环境效应研究[D]. 北京: 中国农业科学院博士学位论文, 2007.
Sun Y. Study on effects of genetic background and environment on expression of salt tolerant QTL in rice [D]. Beijing: PhD dissertation of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2007.

[22] Li S S, Jia J Z, Wei X Y *et al*. A intervarietal genetic map and QTL analysis for yield traits in wheat[J]. Mol. Breed., 2007, 20: 167-178.

[23] 陈国安. 钠对棉花生长及钾钠吸收的影响[J]. 土壤, 1992, 24(2): 201-204.
Chen G A. The effects of sodium on cotton growth and potassium and sodium absorption[J]. Soils, 1992, 24(2): 201-204.

[24] 刘国栋, 刘更另. 水稻基因型与钾营养关系的研究[A]. 中国土壤学会第五届青年土壤科学工作者学术讨论论文集[C]. 北京: 中国农业科技出版社, 1994. 535-538.
Liu G D, Liu G L. Study on the relationship between genotypes and potassium nutrition of rice [A]. The Proceedings of the Soil Science Society of China for the Fifth Youth Soil Scientists Academic Discussion. The modern study on soil science[C]. Beijing: Press of Chinese Agricultural Science and Technology, 1994. 535-538.

[25] Cram W J. Negative feedback regulation of transport in cells [A]. Luttge L, Pitman M G. The maintenance of turger, volume and nutrient supply. Transport Ⅱ. Encycolpedia of plant physiology new ser. [M]. New York: Springer, 1976. Ⅱ(A): 284-346.

[26] 刘国栋, 刘更另. 论缓解我国钾源短缺的新对策[J]. 中国农业科学, 1995, 28(1): 5-32.
Liu G D, Liu G L. A new strategy alleviating shortage of potassium resource in China[J]. Sci. Agric. Sin., 1995, 28(1): 5-32.

[27] Rengel Z, Marschner P. Nutrient availability and managem genotypic differences[J]. New Phytol., 2005, 168: 305-312.

[28] Ozturk L, Eker S, Torun B, Cakmak I. Variation in phosphorus efficiency among 73 bread and durum wheat genotypes grown in a phosphorus-deficient calcareous soil[J]. Plant Soil, 2005, 269: 69-80.

[29] Tesfaye M, Liu J, Allan D L, Vance C P. Genomic and genetic control of phosphate stress in legumes[J]. Plant Physiol., 2007, 144: 594-603.

[30] Rengel Z, Damon P M. Crops and genotypes differ in efficiency of potassium uptake and use[J]. Physiol. Plant., 2008, 133: 624-636.

[31] White P J, Hammond J P, King G J. Genetic analysis of potassium use efficiency in *Brassica oleracea* [J]. Ann. Bot., 2010, 105: 1199-1210.

[32] Quraishi U M, Abrouk M, Murat F. Cross-genomemap based dissection of a nitrogen use efficiency ortho-meta QTL in bread wheat unravels concerted cereal genome evolution[J]. Plant J., 2011, 65: 745-756.

[33] An D G, Su J Y, Liu Q Y, Zhu Y G. Mapping QTLs for nitrogen uptake in relation to the early growth of wheat (*Triticum aestivum* L)[J]. Plant Soil, 2006, 284: 73-84.

[34] Su J Y, Xiao Y M, Li M, Liu Q Y. Mapping QTLs for phosphorus-deficiency tolerance at wheat seedling stage [J]. Plant Soil, 2006, 281: 25-36.

[35] Su J Y, Zheng Q, Li H W, Li B. Detection of QTLs for phosphorus use efficiency in relation to agronomic performance of wheat grown under phosphorus sufficient and limited conditions [J]. Plant Sci., 2009, 176: 824-836.

[36] Li Z X, Ni Z F, Peng H R, Liu Z Y. Molecular mapping of QTLs for root response to phosphorus deficiency at seedling stage in wheat (*Triticum aestivum* L)[J]. Prog. Nat. Sci., 2007, 17: 1177-1184.