

利用重组自交系群体定位不同温度条件下玉米种子发芽性状的 QTL

韩贊平^{1,2},陈彦惠²,刘海英²,赵瑞芳²,郭书磊³

(1. 河南科技大学 农学院,河南 洛阳 471003; 2. 河南农业大学 农学院,
河南 郑州 450002; 3. 河南省农业科学院,河南 郑州 450002)

摘要:以基于豫 82×沈 137 和豫 537A × 沈 137 构建的 2 个重组自交系群体的 420 个家系为材料,借助 SNP 分子标记遗传连锁图谱,利用复合区间作图法定位了发芽率(GP)、发芽势(GE)、发芽指数(GI)、活力指数(VI)、苗长(SL)、幼苗干质量(SDW)、根干质量(RDW)7 个种子发芽相关性状的 QTL。结果表明,基于豫 82×沈 137 的重组自交系群体检测到 24 个 QTLs,分布在 1、2、3、5、6、7、10 染色体上,单个 QTL 解释性状遗传变异的 5.61% ~ 11.01%;基于豫 537A × 沈 137 的重组自交系群体检测到 40 个 QTLs,分布在除第 2 染色体外的其余 9 条染色体上,单个 QTL 解释性状遗传变异的 5.39% ~ 11.92%。通过元分析方法将 64 个原初 QTLs 中的 25 个(39.1%)整合进 6 个 mQTLs,分别分布于第 3、5、7、10 染色体上,每个 mQTL 平均包含 4.17 个 QTLs,分别参与 2~4 个性状的调控,其中,mQTL3-2 包含了 7 个 QTLs,参与对 VI、SDW、RDW、GE 等 4 个性状的调控。确定了位于 6 个 mQTLs 对应标记区间的 35 个候选基因,主要参与种子萌发、氧化还原代谢途径、信号传导、逆境抵御等生物学过程。

关键词:玉米; 重组自交系; 温度; 发芽性状; QTL 定位

中图分类号:S513 **文献标志码:**A **文章编号:**1004-3268(2017)07-0009-10

QTL Mapping of Seed Germination Traits under Different Temperature Conditions Using Recombinant Inbred Lines of Maize

HAN Zanping^{1,2}, CHEN Yanhui², LIU Haiying², ZHAO Ruifang², GUO Shulei³

(1. Agricultural College, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China;
2. Agricultural College, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China;
3. Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: Two recombinant inbred lines (RILs) populations which were obtained from Yu 537A × Shen 137 and Yu 82 × Shen 137 and contained 420 family lines were used as materials, two high-density molecular linkage maps were constructed using single nucleotide polymorphism (SNP) molecular marker technology. Through composite interval mapping method, the QTLs of seed vigor-related morphological and physiological traits were detected, including percentage of germination (GP), germination energy (GE), germination index (GI), vigor index (VI), seedling length (SL), seedling dry weight (SDW), root dry weight (RDW). Sixty-four QTLs for seed vigor-related traits were detected in the two connected RILs population in normal and low temperature conditions. The results showed that twenty-four QTLs were found in

收稿日期:2017-01-26

基金项目:国家自然科学基金项目(U1504315);河南科技大学青年基金项目(2015QN031);河南科技大学科研启动基金项目(13480067)

作者简介:韩贊平(1975-),男,河南孟津人,副教授,博士,主要从事玉米遗传改良研究。E-mail:hnlhyhp@163.com

the population based on Yu 82 × Shen 137, and were located on chromosomes 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 and 10, with the explanation of phenotypic variation of a single QTL from 5.61% to 11.01%. Others fourty QTLs were found in the population based on Yu 537A × Shen 137, and located on all chromosomes except 2, with the explanation of phenotypic variation of a single QTL from 5.39% to 11.92%. Six mQTLs were identified on chromosomes 3, 5, 7 and 10 by meta-analysis, and twenty-five initial QTLs were integrated, the consolidation ratio was 39.1%. Each mQTL contained 4.17 QTLs on average, involved in the regulation of two to four traits, including VI, SDW, RDW, GE, mQTL3-2 contained 7 QTLs. Thirty-five candidate genes were located in 6 mQTLs corresponding SNP marker distribution ranges, which involved in the regulation of seed germination, plant development, growth metabolic pathways, signal transduction, withstanding adversity and so forth.

Key words: maize; recombinant inbred lines; temperature; germination trait; QTL mapping

低温冷害是影响玉米种子发芽和产量的关键因素。在我国的玉米生产实践中,障碍型冷害,尤其是萌芽期低温冷害的发生往往造成早播玉米大幅度减产,严重威胁玉米的安全生产。研究玉米耐冷特性,培育高活力玉米品种以抵御低温冷害造成的不利影响是保证玉米安全生产经济有效的途径,同时也对通过控制温度调控种子发芽、降低种子贮藏成本、延长贮存年限具有重要的借鉴意义。

玉米耐冷性是受多基因控制的数量性状,容易受到环境条件的影响^[1-2]。随着玉米高密度分子遗传连锁图谱的构建,国内外科研工作者借助分子标记技术对作物耐冷性相关性状的 QTL 定位开展了比较广泛的研究^[3-11]。在有关玉米耐冷性相关性状的基因定位方面,不同的研究者分别利用不同的定位群体,以叶绿素含量、光合参数、发芽指数、侧根长度等玉米幼苗耐冷性相关指标和性状进行 QTL 检测,分别检测到分布于不同染色体上的主效 QTLs,得出了不尽相同的研究结果。Fracheboud 等^[12]基于 BAc7643 × Ac7729/TZ 和 ETH - DH7 × ETH - DL3 分别构建一套重组自交系群体和 F_{2,3} 群体,以玉米幼苗在低温胁迫下光合作用系统的耐冷性和叶绿素荧光参数为鉴定指标进行了 QTL 检测,前者在检测到的多个 QTLs 中,位于第 3 染色体上的主效 QTL 可解释 28% 的表型遗传变异,它在多个与光合作用相关的指标中均能被检测到,仅在低温胁迫下特异表达;后者检测到玉米幼苗耐冷性主效 QTL 分布在第 6 染色体上,能解释低温胁迫下慢性光抑制遗传变异的 37.4%,且与地上部分干物质质量、暗反应速率等呈显著相关。Hund 等^[13]利用基于 Lo964 × Lo1016 构建的一套 F_{2,3} 群体,对低温胁迫下玉米幼苗根部和芽发育的 QTL 进行定位,共检测到 20 个 QTLs,位于第 5 染色体的主效 QTL 能解释 12% 的萌芽指数变异以及 14% 的初生侧根长度变

异。Jompuk 等^[14]和 Leipner 等^[2]均基于 ETH - DH7 × ETH - DL3 构建的一套 F_{2,3} 群体对玉米苗期耐冷性 QTL 进行检测,结果发现,主效 QTLs 分别分布在第 6 染色体和第 3 染色体上。Guerra-Peraza 等^[15]基于 B73 × Mo17 构建群体 IBM302,以叶片叶绿素含量及光合量子效率为度量指标,检测到耐低温的主效 QTL 分布在第 5 染色体上。

针对低温下玉米萌芽期种子发芽相关性状的 QTL 分析研究开展较少的现状,本研究利用基于豫 82 × 沈 137、豫 537A × 沈 137 获得的 2 个分别包含 208 个、212 个家系的玉米重组自交系群体为材料,分别在正常环境条件[(28 ± 1)℃]和低温环境条件[(18 ± 1)℃]下,研究玉米萌芽期种子发芽相关性状的表型变化,并进行相关性状的 QTL 定位,旨在揭示玉米耐冷性相关性状的基因位点,以期为进一步实现对玉米在多个环境下稳定表达的耐冷性育种主效 QTL 的精细定位提供参考,也为玉米耐冷性育种的分子标记辅助选择提供种质材料。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验所用材料为分别基于豫 82 × 沈 137、豫 537A × 沈 137 获得的 2 个重组自交系群体(分别以 Pop. 1、Pop. 2 表示),分别包含 208、212 个家系。2010 年冬,在海南加代繁殖亲本和各家系,单行区种植,行长 4 m、行距 0.6 m、株距 25 cm,全生育期及时防治病虫害,田间管理同一般大田生产。花期选择长势整齐一致的单株自交授粉,成熟时单株分收分藏,用于室内种子发芽试验。豫 82 和豫 537A 是由河南农业大学选育的种子活力差异明显的 2 个普通玉米自交系。其中,豫 82 选自于豫综 5 号 C₃ 改良群体,从中选择优良单株通过连续多代自交选育而成,株型紧凑,萌芽力好;豫 537A 是利用豫综 5

号 C₂ 改良群体,采用轮回选择的方法,连续自交 6 代选育而成,萌芽力差。沈 137 是沈阳农业科学院利用国外杂交种 6JK - 111 选育而成,配合力高,萌芽力好,具有较强的种子活力。

1.2 种子发芽试验及性状测定方法

选择大小均匀、无破损的玉米种子,按照《农作物种子检验规程》(GB/T 3543.4—1995)的方法在人工气候培养箱中采用沙培法,分别在正常温度[(28 ± 1)℃]、低温处理[(18 ± 1)℃](相对湿度均为 65%,光周期为光照 14 h / 黑暗 10 h)条件下进行种子发芽试验。首先将种子种植于规格为 4 cm × 4 cm 的发芽穴盘中,每穴 2 粒,穴深 5 cm。每天定时定量补水。

温度为(28 ± 1)℃的处理,从第 2 天起,逐日统计每份材料的发芽数,至第 8 天调查结束,3 次重复;温度为(18 ± 1)℃的处理,从第 4 天起,逐日统计每份材料的发芽数,至第 10 天调查结束,3 次重复。发芽率(germination percentage, GP)、发芽势(germination energy, GE)、发芽指数(germination index, GI)、活力指数(vigor index, VI)、苗长(seedling length, SL)、苗干质量(seedling dry weight, SDW)、根干质量(root dry weight, RDW)的测定参照宋松泉等^[16]的方法进行。

1.3 表型数据统计分析与 QTL 定位及命名

首先对百分数数据资料(发芽率)先进行求平方根反正弦 $\text{arc}^{-1} \sin \sqrt{\frac{n}{N}}$ 的数据转换,然后利用 SPSS 17.0 软件对 2 个重组自交系群体所考察性状的表型数据进行平均数、标准差、偏度、峰度等描述性统计以及相关性和方差分析。

利用 Illumina Maize SNP 500G Bead Chip(Illumina, San Diego, California, USA)对亲本进行多态性检测,通过卡平方(χ^2)测验进行多态性标记的偏分离分析,之后用软件 Joinmap 4.0 进行 SNP 分子标记的遗传连锁分析,然后采用 Mapdraw 2.1 绘制分子标记遗传连锁图谱^[17],利用 WinQTLCart 2.5 软件,采用复合区间作图法对所考察性状的 QTL 进行检测,QTL 定位过程中,窗口大小默认为 10 cM,背景标记 5 个,采用正向-反向逐步回归法控制背景,每个性状均单独在 $\alpha = 0.05$ 显著水平下进行 1 000 次排列检验,以 LOD = 2.5 作为阈值在每一连锁群上间隔 1 cM 对 QTL 存在的可能性进行扫描,当某一区间里的 LOD 值大于 2.5 时,该区间里的最大 LOD 值所对应的位点即为 QTL 在该连锁群上可能的位置,同时计算出每个 QTL 对各性状的遗传贡献

率和加性效应。

QTL 的命名参照 McCouch 等^[18]的方法,为 $q +$ 温度环境英文首个字母的小写 + 性状的英文缩写 + 群体编号 + QTL 所在的染色体号,若同一性状在某染色体上有多个 QTLs 时,分别用 -1、-2、-3、…加以区分,QTL 名称均用斜体表示,如 $qlGP1 - 3 - 1$ 表示低温环境条件下豫 82 × 沈 137 群体所检测到的控制发芽率这一性状分布在第 3 染色体上的第 1 个 QTL。

1.4 一致性 QTL 确定和候选基因预测

利用 BioMercator 3.1 软件,采用元分析技术进行一致性 QTL 区间的鉴定,根据一致性 QTL 区间两端标记在玉米物理图谱 B73 RefGen v1 上的位置,将一致性 QTL 区间进行物理图谱定位,利用 Plant GDB(<http://www.plantgdb.org/>)在线区段批量下载工具(download region data)下载一致性区间的预测基因序列并进行生物信息学分析,发掘与玉米种子发芽相关的基因组区域及其候选基因。

2 结果与分析

2.1 不同温度条件下种子发芽相关性状的表型分析

由表 1 可以看出,低温条件下 3 个亲本的 GP、GE、SDW、RDW、GI、VI、SL 明显低于正常条件下的相应性状平均值。3 个亲本中,GP、GE、GI 均以豫 82 最高,沈 137 的 GP、GE 高于豫 537A。重组自交系所有性状的变异系数介于 8.72% ~ 23.50%,表现出超亲分离的特点,偏度和峰度分别介于 -1.25 ~ 0.61 和 -0.24 ~ 1.18,服从正态分布。

由表 2 可以看出,在不同群体、不同温度条件下彼此之间均呈显著正相关关系的有 GP 与 GE、GI、VI,GE 与 GI、VI,GI 与 VI、SL,VI 与 SL、SDW、RDW,SDW 与 RDW。这种相关性在相同群体、不同温度条件或者不同群体、相同温度条件下的表现不一,其他性状之间的相关程度不确定,但相关性质都是一致的。

2.2 不同温度条件下种子发芽相关性状的 QTL 分析

2 种温度条件下共检测到所测定 7 个种子发芽相关性状的 QTLs 64 个(表 3)。其中,在 Pop. 1 中检测到 24 个,分布在第 1、2、3、4、5、6、7、10 染色体上,单个 QTL 解释性状遗传变异的 5.61% ~ 11.01%;在 Pop. 2 中检测到 40 个,分布在除第 2 染色体之外的其余 9 条染色体上,单个 QTL 解释性状遗传变异的 5.39% ~ 11.92%。

表 1 不同温度条件下亲本及 2 个重组自交系群体的表型统计

群体	处理	性状	亲本		家系			
			母本	父本	均值 ± 标准差	变幅	变异系数/%	偏度
Pop. 1	正常温度	GP	1.00	0.97	0.98 ± 0.13	0.84 ~ 1.00	13.27	-0.86
		GE	0.92	0.88	0.94 ± 0.11	0.75 ~ 0.98	11.70	-1.25
		GI	19.05	17.46	18.25 ± 2.29	15.89 ~ 19.26	12.55	-1.17
		VI	10.33	8.21	9.37 ± 1.23	8.43 ~ 12.04	13.13	-0.46
		SL	17.68	17.74	16.99 ± 1.83	12.00 ~ 22.51	10.77	0.19
		SDW	0.53	0.47	0.58 ± 0.06	0.56 ~ 0.71	10.34	0.34
		RDW	0.32	0.29	0.39 ± 0.05	0.33 ~ 0.48	12.82	0.31
	低温	GP	0.54	0.38	0.51 ± 0.12	0.30 ~ 0.80	23.50	-0.12
		GE	0.41	0.48	0.48 ± 0.10	0.25 ~ 0.75	20.80	0.11
		GI	16.34	15.32	16.75 ± 1.46	15.86 ~ 16.91	8.72	-0.79
		VI	6.86	6.13	6.77 ± 1.17	6.04 ~ 7.01	17.28	-0.31
		SL	8.03	8.48	7.69 ± 1.28	4.21 ~ 10.7	16.62	-0.09
		SDW	0.42	0.40	0.44 ± 0.08	0.31 ~ 0.58	18.18	-0.55
		RDW	0.23	0.29	0.26 ± 0.04	0.19 ~ 0.42	15.38	0.49
Pop. 2	正常温度	GP	0.81	0.97	0.87 ± 0.08	0.83 ~ 1.00	9.20	-0.98
		GE	0.74	0.88	0.89 ± 0.08	0.82 ~ 0.96	8.99	-0.44
		GI	18.12	17.46	17.43 ± 1.59	16.34 ~ 18.41	9.17	-0.78
		VI	10.10	8.21	9.29 ± 1.25	7.55 ~ 11.06	13.46	-0.05
		SL	18.84	17.74	18.40 ± 2.30	10.93 ~ 25.66	12.50	-0.09
		SDW	0.58	0.47	0.53 ± 0.11	0.47 ~ 0.85	20.75	0.38
		RDW	0.41	0.29	0.37 ± 0.06	0.26 ~ 0.67	16.22	0.61
	低温	GP	0.45	0.48	0.26 ± 0.03	0.33 ~ 0.52	11.54	-0.60
		GE	0.31	0.38	0.32 ± 0.05	0.27 ~ 0.41	15.63	0.12
		GI	10.53	11.32	10.60 ± 1.25	10.36 ~ 11.81	11.79	-0.84
		VI	6.86	6.13	6.59 ± 1.14	6.74 ~ 8.02	17.30	0.10
		SL	6.80	8.48	7.95 ± 1.16	4.65 ~ 10.84	14.48	-0.05
		SDW	0.45	0.40	0.36 ± 0.06	0.41 ~ 0.52	16.70	0.26
		RDW	0.32	0.23	0.24 ± 0.04	0.30 ~ 0.38	16.67	0.46

表 2 不同温度条件下 7 个种子发芽相关性状之间的表型相关系数

群体	处理	性状	GP	GE	GI	VI	SL	SDW	RDW
Pop. 1	正常温度	GE	0.784 **	1.000					
		GI	0.566 **	0.539 **	1.000				
		VI	0.523 **	0.498 **	0.770 **	1.000			
		SL	0.259 **	0.177 *	0.319 **	0.299 **	1.000		
		SDW	0.193 *	0.201 **	0.072	0.686 **	0.113	1.000	
		RDW	0.215 **	0.197 **	0.257 **	0.328 **	0.136	0.207 **	1.000
		GE	0.346 **	1.000					
	低温	GI	0.311 **	0.355 **	1.000				
		VI	0.270 **	0.257 **	0.877 **	1.000			
		SL	0.217 **	0.236 **	0.552 **	0.510 **	1.000		
		SDW	0.101	0.027	0.331 **	0.720 **	0.257 **	1.000	
		RDW	0.083	0.017	0.298 **	0.477 **	0.327 **	0.557 **	1.000
		GE	0.523 **	1.000					
		GI	0.467 **	0.577 *	1.000				
Pop. 2	正常温度	VI	0.416 *	0.510 **	0.545 **	1.000			
		SL	0.057	0.105	0.326 **	0.612 **	1.000		
		SDW	0.134	0.279	0.196	0.881 **	0.556 **	1.000	
		RDW	0.111	0.133	0.127	0.815 **	0.490 **	0.910 **	1.000
		GE	0.705 **	1.000					
		GI	0.512 **	0.573 **	1.000				
		VI	0.466 **	0.474 **	0.647 **	1.000			
	低温	SL	-0.019	-0.035	0.280 **	0.468 **	1.000		
		SDW	0.026	-0.054	0.249 **	0.891 **	0.437 **	1.000	
		RDW	0.043	0.003	0.241 **	0.834 **	0.387 **	0.932 **	1.000

注: *、** 分别表示在 0.05, 0.01 水平显著、极显著相关。

表3 不同温度条件下7个种子发芽相关性状的QTL检测

群体	性状	处理	QTL	染色体	遗传距离/cm	置信区间/cm	左侧标记	右侧标记	LOD值	贡献率/%	加性效应值	
Pop. 1	GE	正常温度	<i>qnGE1-3</i>	3	84.53	84.07~86.05	PZE-103089927	PZE-103092676	3.05	5.61	-0.02	
		低温	<i>qlGE1-2</i>	2	116.93	116.17~118.93	SYN5428	PZE-102144397	3.50	7.59	0.04	
			<i>qlGE1-5</i>	5	113.55	112.71~115.55	PZE-105123697	SYN20663	2.71	5.82	0.03	
			<i>qlGE1-6</i>	6	1.43	1.42~2.97	PZA00606.3	PUT-163a-94473612-4863	2.95	6.35	-0.03	
	GP	正常温度	<i>qnGPI-3-1</i>	3	54.40	52.40~60.40	PZE-103014908	SYN20663	2.85	7.42	-0.02	
			<i>qnGPI-3-2</i>	3	66.96	65.58~67.31	PZE-103032637	PZE-103036305	2.97	6.41	-0.02	
			<i>qnGPI-5</i>	5	173.68	172.56~175.68	SYN14676	SYN33425	3.66	7.98	-0.02	
	GI	正常温度	<i>qnGII-1-1</i>	1	89.24	88.07~89.70	PZE-101146598	SYN29311	3.62	7.60	0.12	
			<i>qnGII-1-2</i>	1	151.75	150.94~153.22	PZE-101221874	SYN34116	3.39	6.74	0.08	
			<i>qlGII-7-1</i>	7	148.82	147.20~150.82	SYN34644	PZE-107137037	2.88	6.52	0.12	
			<i>qlGII-7-2</i>	7	141.49	139.49~143.49	SYN34644	PZE-107137037	3.88	11.01	0.16	
VI	正常温度	<i>qnVII-1-1</i>	1	22.53	22.36~23.44	PZE-101043600	SYN8490	3.22	7.06	0.06		
			<i>qnVII-1-2</i>	1	73.09	72.83~73.13	PZE-101129358	PZE-101130082	3.38	7.42	-0.08	
	SL	正常温度	<i>qnSL1-7</i>	7	91.99	90.48~93.99	PZE-107073253	PZE-107075781	3.61	7.58	-0.51	
			<i>qnSL1-10</i>	10	17.56	15.56~17.59	SYN17109	PZE-110007326	3.17	6.53	-0.50	
			<i>qlSL1-3</i>	3	13.56	11.56~13.56	PZE-103010968	SYN10329	2.99	7.58	-0.53	
SDW	正常温度	<i>qnSDW1-5</i>	5	94.75	94.36~95.33	PZE-105101905	PZE-105102631	2.66	6.16	0.02		
			<i>qlSDW1-4</i>	4	73.99	73.77~74.32	PZE-104028286	PZE-104028285	2.70	6.09	0.02	
	RDW	<i>qnRDW1-1</i>	1	30.95	29.55~30.99	PZE-107094398	PZE-107094423	3.00	6.41	0.03		
			<i>qnRDW1-10</i>	10	43.45	43.05~43.64	SYN18456	SYN18463	3.19	6.82	0.03	
Pop. 2	GE	正常温度	<i>qnGE2-3</i>	3	156.45	154.98~157.45	SYN31220	PZE-103123325	2.63	6.54	0.02	
			<i>qnGE2-4</i>	4	101.87	101.59~104.87	PUT-163a-31558543-1963	PZE-104084757	2.83	6.34	-0.02	
			<i>qnGE2-5</i>	5	85.61	84.02~86.41	PZE-105102393	PZE-105109134	3.24	8.01	-0.02	
			<i>qlGE2-9</i>	9	53.15	52.82~54.16	PZE-109046861	PZE-109047233	2.56	5.58	-0.03	
			<i>qlGE2-10-1</i>	10	87.42	87.25~87.90	PZE-110040961	PZE-110042144	4.71	10.77	-0.05	
	GP	正常温度	<i>qnGP2-10</i>	10	16.54	14.96~17.90	SYN22564	PZE-110110920	2.52	5.97	-0.02	
			<i>qlGP2-1</i>	1	36.09	32.54~36.17	PZE-101001107	PZE-101052634	2.57	6.63	0.03	
			<i>qlGP2-6</i>	6	15.34	13.07~18.65	PZE-106005121	PZE-106007551	2.80	6.87	-0.03	
			<i>qlGP2-7</i>	7	41.49	41.23~41.55	PZE-107032490	PZE-107045266	3.71	9.06	-0.04	
			<i>qnGI2-8-1</i>	8	76.71	74.70~77.73	PZE-108067511	PZE-108069726	4.77	10.25	0.09	
VI	GI	正常温度	<i>qnGI2-8-2</i>	8	82.42	82.21~83.32	PZB00865.2	PZE-108073195	5.08	10.82	0.10	
			<i>qnGI2-8-3</i>	8	92.08	91.82~92.32	PZE-108086867	PZE-108087618	3.68	8.09	0.08	
		低温	<i>qlGI2-3</i>	3	69.31	69.03~71.11	PZE-103024939	PZE-103027544	2.51	5.49	-0.07	
			<i>qlGI2-8</i>	8	46.05	44.38~47.67	PZE-108021854	PZE-108024244	3.15	7.55	0.08	
			<i>qnVI2-3-1</i>	3	111.57	110.57~111.60	SYN28063	PZE-103180642	3.68	7.78	-0.09	
	SL	正常温度	<i>qnVI2-3-2</i>	3	128.76	126.36~132.76	PZE-103151399	SYN1576	3.71	7.59	-0.10	
			<i>qnVI2-4</i>	4	81.67	80.94~81.89	PZE-104065092	PZE-104067512	2.67	6.66	-0.08	
			<i>qnVI2-5</i>	5	71.50	71.72~71.85	PZE-105084712	PZE-105098349	2.51	5.39	-0.07	
			<i>qnVI2-8</i>	8	82.42	82.21~83.32	PZB00865.2	PZE-108073195	2.81	5.41	0.55	
			<i>qlVI2-9</i>	9	57.82	55.92~58.54	PZE-109055211	SYN34709	3.41	7.36	-0.06	
SL	SL	正常温度	<i>qnSL2-4</i>	4	156.75	156.35~158.58	PZE-104106375	PZE-104108744	2.81	5.41	0.55	
			<i>qnSL2-9-1</i>	9	65.33	65.29~66.30	PZE-109061997	SYN37647	5.51	11.92	-0.83	
			<i>qnSL2-9-2</i>	9	68.02	67.25~69.02	PZE-109064397	PZE-109064469	3.22	8.09	-0.71	
			<i>qnSL2-10-1</i>	10	89.96	88.98~91.69	PZE-110038658	PZE-110040983	3.52	7.73	0.64	
			<i>qnSL2-10-2</i>	10	95.27	95.24~95.28	PZE-110022464	PZE-110025106	4.16	8.81	0.70	
			<i>qnSL2-10-3</i>	10	108.39	104.55~109.85	PZE-110009748	PZE-110015504	3.02	7.88	0.66	

续表 3 不同温度条件下 7 个种子发芽相关性状的 QTL 检测

群体	性状	处理	QTL	染色体	遗传距离/cM	置信区间/cm	左侧标记	右侧标记	LOD 值	贡献率/%	加性效应值
SDW	低温	<i>qlSL2-8</i>	8	100.61	97.88 ~ 100.67	PZE - 108096541	PZE - 108103951	3.21	6.73	0.34	
		<i>qlSL2-9-1</i>	9	57.82	55.92 ~ 58.54	PZE - 109055211	SYN34709	2.72	6.06	-0.33	
		<i>qlSL2-9-2</i>	9	65.33	65.29 ~ 66.30	PZE - 109061997	SYN37647	5.01	10.57	-0.44	
RDW	正常温度	<i>qnSDW2-3</i>	3	111.57	110.50 ~ 111.60	SYN28063	PZE - 103180642	2.52	5.39	-0.03	
		<i>qlSDW2-3</i>	3	113.23	112.41 ~ 114.31	SYN20833	PZE - 103160158	3.26	6.87	-0.03	
		<i>qlSDW2-5</i>	5	138.95	133.05 ~ 139.58	ZM013489 - 0395	SYN14676	2.66	5.81	-0.02	
RDW	低温	<i>qlSDW2-9</i>	9	50.93	50.81 ~ 50.99	PZE - 109045354	PZE - 109046891	2.90	6.11	-0.02	
		<i>qnRDW2-3</i>	3	111.57	110.50 ~ 111.60	SYN28063	PZE - 103180642	3.61	7.71	-0.03	
		<i>qnRDW2-7</i>	7	71.17	70.59 ~ 72.17	PZE - 107089819	SYN16900	2.72	5.67	-0.02	
	低温	<i>qlRDW2-3-1</i>	3	113.23	112.41 ~ 114.31	SYN20833	PZE - 103160158	4.64	9.60	-0.03	
		<i>qlRDW2-3-2</i>	3	140.46	134.21 ~ 144.57	SYN23245	SYN37386	2.88	7.11	-0.02	
		<i>qlRDW2-7</i>	7	76.22	75.47 ~ 77.81	ZM013281 - 0173	PZE - 107093186	2.89	5.98	-0.02	

2.2.1 GP 由表 3 可知,共检测到 8 个 GP 加性 QTLs,其中 Pop. 1 中有 4 个(正常温度下 3 个、低温条件下 1 个),Pop. 2 中有 4 个(正常温度下 1 个、低温条件下 3 个)。它们分别位于第 1、2、3、5、6、7、10 染色体上,单个 QTL 可解释 GP 遗传变异的 5.97% ~ 9.06%。*qlGP2-7* 的遗传贡献率最大,为 9.06%,位于 PZE - 107032490 与 PZE - 107045266 之间;其次是位于 SYN14676 与 SYN3425 之间的 *qnGPI-5*,可解释 7.98% 的表型变异。

2.2.2 GE 由表 3 可知,共检测到 11 个 GE 加性 QTLs,其中 Pop. 1 中有 4 个(正常温度下 1 个、低温条件下 3 个),Pop. 2 中有 7 个(正常温度下 3 个、低温条件下 4 个)。它们分别位于第 2、3、4、5、6、9、10 染色体上,单个 QTL 可解释 GE 遗传变异的 5.58% ~ 10.77%。*qlGE2-10-1* 的遗传贡献率最大,为 10.77%,位于 PZE - 110040961 与 PZE - 110042144 之间,可能是控制 GE 的一个主效 QTL。

2.2.3 GI 由表 3 可知,共检测到 9 个 GI 加性 QTLs,其中 Pop. 1 中有 4 个(正常温度下 2 个、低温条件下 2 个),Pop. 2 中有 5 个(正常温度下 3 个、低温条件下 2 个)。它们分别分布第 1、3、7、8 染色体上,单个 QTL 可解释 GI 遗传变异的 5.49% ~ 11.01%。*qlGI2-7-2* 的遗传贡献率最大,为 11.01%,位于 SYN34644 与 PZE - 107137037 之间,另外,分别位于 PZE - 108067511 与 PZE - 108069726、PZE - 108073195 与 PZB00865.2 之间的 *qnGI2-8-1*、*qnGI2-8-2* 的遗传贡献率分别为 10.25%、10.82%,它们可能是控制 GI 的主效 QTLs。

2.2.4 VI 由表 3 可知,共检测到 9 个 VI 加性 QTLs,其中 Pop. 1 中有 3 个(正常温度下 2 个、低温条件下 1 个),Pop. 2 中有 6 个(正常温度下 5 个、低温条件下 1 个)。它们分别位于第 1、3、4、5、8、9 染

色体上,单个 QTL 可解释 VI 遗传变异的 5.39% ~ 7.78%。*qnVI2-3-1* 的遗传贡献率最大,为 7.78%,位于 PZE - 103180642 与 SYN28063 之间;其次是位于 SYN1576 与 PZE - 103151399 之间的 *qnVI2-3-2*,可解释 7.59% 的表型变异。

2.2.5 SL 由表 3 可知,共检测到 12 个 SL 加性 QTLs,其中 Pop. 1 中有 3 个(正常温度下 2 个、低温条件下 1 个),Pop. 2 中有 9 个(正常温度下 6 个、低温条件下 3 个)。它们分别位于第 3、4、7、8、9、10 染色体上,单个 QTL 可解释 SL 遗传变异的 5.41% ~ 11.92%。*qnSL2-9-1* 的遗传贡献率最大,为 11.92%,位于 PZE - 109061997 与 SYN37647 之间;其次是位于 PZE - 109061997 与 SYN37647 之间的 *qlSL2-9-2*,可解释 10.57% 的表型变异。*qnSL2-9-1* 和 *qlSL2-9-2* 可能是控制 SL 的主效 QTLs。

2.2.6 SDW 由表 3 可知,共检测到 7 个 SDW 加性 QTLs,其中 Pop. 1 中有 3 个(正常温度下 1 个、低温条件下 2 个),Pop. 2 中有 4 个(正常温度下 1 个、低温条件下 3 个)。它们分别位于第 3、4、5、6、9 染色体上,单个 QTL 可解释 SDW 遗传变异的 5.39% ~ 7.11%,其中 *qlSDW1-6* 的遗传贡献率最大,为 7.11%,位于 PZE - 106108187 与 SYN26189 之间。

2.2.7 RDW 由表 3 可知,共检测到 8 个 RDW 加性 QTLs,其中 Pop. 1 中有 3 个(正常温度下 2 个、低温条件下 1 个),Pop. 2 中有 5 个(正常温度下 2 个、低温条件下 3 个)。它们分别位于第 1、3、7、10 染色体上,单个 QTL 可解释 RDW 遗传变异的 5.67% ~ 9.60%,*qlRDW2-3-1* 的遗传贡献率最大,为 9.60%,位于 SYN20833 与 PZE - 103160158 之间。

2.3 一致性 QTL 分析和候选基因

元分析确定的 6 个 mQTLs 分别位于第 3、5、7、10 染色体上,所有 mQTLs 所包含的 QTLs 均在 2 个群体同时被检测到且可能参与调控 2 个或者更多性状,

25个QTLs被整合其中,被包含进mQTL的比例为39.1%,每个mQTL平均包含4.17个QTLs,参与调控

2~4个性状,其中mQTL3-2包含了7个QTLs,参与对VI、SDW、RDW、GE等4个性状的调控(表4)。

表4 不同温度条件下7个种子发芽相关性状的一致性QTL

mQTL	染色体	AIC 值	位置/cM	置信区间/cM	临近标记	物理位置/bp	整合的 QTL 数/个	被整合的 QTL
mQTL3-1	3	177.09	38.13	32.21~44.05	PZE-10307241—PZE-103092676	119 322 681—153 298 314	5	qlSLI-3、qlGI2-3、qnGEI-3、qnGPI-3-1、qnGPI-3-2
mQTL3-2	3	177.09	67.61	61.67~73.54	PZE-103025592—PZE-103035540	18 187 671—28 841 929	7	qnVI2-3-2、qnVI2-3-1、qnSDW2-3、qlRDW2-3-2、qnRDW2-3、qlRDW2-3-1、qnGE2-3
mQTL5-1	5	79.09	93.64	82.74~104.53	PZE-105102393—SYN20663	154 318 857—181 889 176	4	qnGE2-5、qnSDW1-5、qnVI2-5、qlGE1-5
mQTL5-2	5	79.09	141.49	133.49~149.5	ZM013489-0395—PZE-105179864	212 097 827—215 342 366	3	qlRDW1-5、qnGPI-5、qlSDW2-5
mQTL7	7	54.74	76.89	59.84~93.94	SYN18566—PZE-107104709	121 016 018—157 440 679	3	qnRDW2-7、qlRDW2-7、qnSLI-7
mQTL10	10	83.16	33.73	17.96~49.49	PZE-110093304—SYN22564	141 297 647—147 155 426	3	qnSLI-10、qnGP2-10-2、qnRDW1-10

根据各个mQTL所对应的SNP标记分布区间,参照B73的基因组信息,查找与之对应的物理位置,以<http://www.maizegdb.org/>中鉴定的基因信息为对照,确定各个mQTL对应SNP标记分布区间内的候选基因(表5)。35个候选基因分别位于6个mQTLs对应SNP标记分布区间内,它们的主要编码产物按功能可划分为4类:第1类参与蛋白质和DNA合成代谢途径,主要有生长素结合蛋白(GRMZM2G116204)、根冠蛋白(GRMZM2G097316)、核糖体蛋白(GRMZM2G314646)、纤维素合成酶催化亚基(GRMZM2G142898)、谷胱甘肽转移酶(GRMZM2G028556、GRMZM5G895383、GRMZM2-G032856、GRMZM2G416632)、异淀粉酶型淀粉脱支酶(GRMZM2G150796、GRMZM2G063517)、乙酰乳酸合成酶(GRMZM2G143008)、谷氨酰氨合成酶(GRMZM2G09-8290)、半胱氨酸蛋白酶(GRMZM2G098298)、增殖细胞核抗原(GRMZM2G030523、GRMZM2G410710)、苯丙氨酸

酸转运蛋白(GRMZM2G472869)、S-腺苷甲硫氨酸脱羧酶酶原(GRMZM2G461159)、二氢黄酮醇还原酶(GRMZM2G109560、GRMZM2G004683);第2类参与生长发育,主要有翻译起始因子eIF-2B α 亚单位蛋白(GRMZM2G084647)、胚胎细胞发生感应器类似蛋白激酶(GRMZM2G115420)、胚乳发育蛋白(GRMZM2G160687)、细胞壁转化酶(GRMZM2G174249)、高直链淀粉酶(GRMZM2G032628)、衣被蛋白(GRMZM2G028929)、NADP-结合蛋白(GRMZM2G050076);第3类抵御逆境胁迫,主要有抵御干旱、低温和高温胁迫的翻译起始因子eIF-2B α 亚单位蛋白(GRMZM2G084647)、抵御缺铁胁迫的核糖体蛋白(GRMZM2G019325);第4类是一些功能未知的假定蛋白,主要有GRMZM2G155096、GRMZM2G084762、GRMZM5G821639、GRMZM2G174221、GRMZM2G163749、GRMZM2G161302、GRMZM2G307588、GRMZM2G114642。

表5 不同温度条件下种子发芽相关性状与一致性QTL共定位的候选基因

mQTL	基因名称	物理位置/bp	基因ID	编码产物
mQTL3-1	IDP1433	132 847 200—132 851 253	GRMZM2G155096	功能未知假定蛋白
	abp1	133 888 888—133 893 638	GRMZM2G116204	生长素结合蛋白
	rad51b	135 439 981—135 443 437	GRMZM2G084762	功能未知假定蛋白
	gpm628	135 445 422—135 448 935	GRMZM2G084647	翻译起始因子eIF-2B α 亚单位蛋白
	zag2	137 228 194—137 233 945	GRMZM2G160687	胚乳发育蛋白
	gpm110	144 686 962—144 690 119	GRMZM5G821639	功能未知假定蛋白
	RCPI	145 480 710—145 482 029	GRMZM2G097316	根冠蛋白
	gpm24	145 729 813—145 733 247	GRMZM2G174249	细胞壁转化酶
	IDP1696	145 737 418—145 740 276	GRMZM2G174221	功能未知假定蛋白
	gst7	149 438 575—149 439 658	GRMZM2G028556	谷胱甘肽转移酶
mQTL3-2	rps13	27 419 388—27 425 778	GRMZM2G314646	核糖体蛋白
mQTL5-1	ccp1	158 865 959—158 869 458	GRMZM2G098298	半胱氨酸蛋白酶
	als1	163 984 090—163 986 394	GRMZM2G143008	乙酰乳酸合成酶
	ael	168 451 664—168 468 750	GRMZM2G032628	高直链淀粉酶

续表 5 不同温度条件下种子发芽相关性状与一致性 QTL 共定位的候选基因

mQTL	基因名称	物理位置/bp	基因 ID	编码产物
mQTL5 - 2	<i>serk2</i>	176 215 600—176 221 189	GRMZM2G115420	胚胎细胞发生感应器类似蛋白激酶
	<i>phb3</i>	177 824 670—177 827 620	GRMZM2G410710	增殖细胞核抗原
	<i>gst24</i>	211 038 249—211 039 523	GRMZM2G032856	谷胱甘肽转移酶
	<i>gpm203</i>	212 027 167—212 030 047	GRMZM2G163749	功能未知假定蛋白
mQTL7	<i>pca1</i>	214 424 827—214 427 180	GRMZM2G030523	增殖细胞核抗原
	<i>CesA12</i>	117 513 051—117 517 731	GRMZM2G142898	纤维素合成酶催化亚基
	<i>IDP754</i>	118 074 244—118 077 015	GRMZM2G461159	S - 腺苷甲硫氨酸脱羧酶酶原
	<i>gl1</i>	118 517 870—118 523 644	GRMZM2G114642	功能未知假定蛋白
mQTL9	<i>gst23</i>	128 373 590—128 375 197	GRMZM2G416632	谷胱甘肽转移酶
	<i>iso3</i>	129 101 505—129 113 096	GRMZM2G150796	异淀粉酶型淀粉脱支酶
	<i>gpm647</i>	129 438 351—129 451 320	GRMZM2G063517	异淀粉酶型淀粉脱支酶
	<i>IDP96</i>	132 064 765—132 074 425	GRMZM2G161302	功能未知假定蛋白
mQTL10	<i>sbp6</i>	133 170 018—133 173 665	GRMZM2G307588	功能未知假定蛋白
	<i>gpm248</i>	133 604 601—133 606 977	GRMZM2G050076	NADP - 结合蛋白
	<i>dfr1</i>	134 084 067—134 086 005	GRMZM2G004683	二氢黄酮还原酶
	<i>lon1</i>	143 324 584—143 333 421	GRMZM2G109560	二氢黄酮还原酶
mQTL11	<i>a1</i>	144 336 382—144 339 061	GRMZM2G472869	苯丙氨酸转运蛋白
	<i>gst16</i>	147 829 607—147 833 191	GRMZM5G895383	谷胱甘肽转移酶
	<i>cop2</i>	141 964 000—141 969 154	GRMZM2G028929	衣被蛋白
	<i>RPS11</i>	142 067 983—142 070 677	GRMZM2G019325	核糖体蛋白
mQTL12	<i>gln1</i>	146 465 614—146 471 079	GRMZM2G098290	谷氨酰胺合成酶

3 结论与讨论

玉米是利用杂种优势最为充分的异花授粉作物,全生育期对温度反应敏感。萌芽和幼苗期低温直接影响其正常生长发育,降低其对其他逆境胁迫的抵抗力,最终影响产量。

3.1 基因型对不同温度条件的响应差异

2个重组自交系群体对不同温度条件的响应不同。Pop. 1 中检测到 7 个种子发芽相关性状的 24 个 QTLs,分布在第 1、2、3、4、5、6、7、10 染色体上,单个 QTL 解释性状遗传变异的 5.61% ~ 11.01%。Pop. 2 中检测到 7 个种子发芽相关性状的 40 个 QTLs,分布在除第 2 染色体之外的其余 9 条染色体上,单个 QTL 解释性状遗传变异的 5.39% ~ 11.92%。Pop. 1 中所检测到的 24 个 QTLs 中有 10 个加性效应值为负,14 个加性效应值为正;Pop. 2 中所检测到的 40 个 QTLs 中有 27 个 QTLs 加性效应值为负,13 个为正,说明来自于不同亲本间 QTL 的加性效应互为补充,在进行分子标记辅助育种时高值亲本的选择很重要,但也不能忽视低值亲本。

2 个重组自交系群体的 QTL 检测结果存在差异。位于第 3 染色体上调控 SDW 的 QTLs 在基于豫 537A × 沈 137 的重组自交系群体正常温度和低温条件下均被检测到,单个 QTL 对表型变异的贡献率分别为 5.39% 和 6.87%,但在基于豫 82 × 沈 137 的重组自交系群体中第 3 染色体上则没有检测到相应的

QTL。位于第 9 染色体上调控 SL 的 QTLs 在基于豫 537A × 沈 137 的重组自交系群体正常温度和低温条件下都位于 PZE - 109061997—SYN37647 标记区间,单个 QTL 对性状表型变异的贡献率分别为 11.92% 和 10.57%,可能是调控 SL 的主效 QTL,同样,在基于豫 82 × 沈 137 的重组自交系群体中第 9 染色体上也没有检测到相应的 QTL。

研究中未发现可在不同群体、不同温度条件下重复检出的 QTL,而参与调控 VI、RDW、SVI、SL 的 QTLs 可在不同温度条件下重复检出,充分说明环境因素对玉米萌芽期和幼苗性状的影响较大以及数量性状遗传的复杂性。

3.2 不同温度条件下种子发芽 mQTL 在染色体上的热点分布区域

本研究对被整合入 6 个 mQTLs 中的 QTLs 可能参与调控的性状之间的相关性进行了分析,每个 mQTL 平均包含 4.17 个 QTLs,参与调控 2~4 个性状。其中,mQTL3 - 1、mQTL3 - 2、mQTL5 - 1、mQTL5 - 2、mQTL7、mQTL10 等 6 个 mQTLs 中均包含了多个与种子发芽相关且稳定表达的 QTLs,如被整合入位于第 3 染色体上的 mQTL3 - 2 的 7 个原初 QTLs,分别参与了对 VI、SDW、RDW、GE 等 4 个性状的调控,且集中分布在 PZE - 103025592—PZE - 103035540 标记区间,同样被整合入位于第 3 染色体上的 mQTL3 - 1 的 5 个原初 QTLs,分别参与了对 GP、GI、SL、GE 等 4 个性状的调控,且集中分布在

PZE - 103072415—PZE - 103092676 标记区间,结合表 2 所揭示的不同群体、不同温度条件下它们彼此之间均呈现显著的相关关系可知,基因多效性和/或紧密连锁以及相关密切的性状在染色体上往往相距较近,也体现了 QTL 有集中分布于少数染色体上的倾向^[19-20],初步推定 PZE - 103072415—PZE - 103092676 标记区间是参与调控响应温度相关种子发芽性状的 QTLs 在染色体上分布的热点区域。如同 Ye 等^[21]所指出的,仅仅依靠常规的 QTL 分析方法很难全面揭示复杂性状与其构成因素或相关性状在单个 QTL 水平之间的相互关系。

3.3 不同温度条件下种子发芽相关性状的 QTL 与候选基因的对应关系

低温冷害影响种子的萌发和幼苗生长发育,持续的低温会大幅降低蛋白质合成过程中发生的一系列新陈代谢活动、抑制细胞周期信号转导通路和植物生长调节物质的分泌,同时,核酸、脂质、蛋白质破坏的程度相伴增加^[20-21]。在长期的进化过程中,植物受低温胁迫后,细胞能迅速感知外界信号,通过一系列复杂的信号转导并激活特定转录调控因子,提高植物耐受及抵抗低温的能力。本研究探讨了 mQTLs 与标记分布区间之间的对应关系,35 个候选基因分别位于 6 个 mQTLs 对应的 SNP 标记分布区间内。其中,分布基因数目最多的 mQTL7 中有调控纤维素合成代谢的 GRMZM2G142898、调控多胺合成代谢的 GRMZM2G461159^[22]、调控蛋白质代谢的 GRMZM5G895383、调控淀粉合成代谢的 GRMZM2G063517、编码产物为功能未知假定蛋白的 GRMZM2G161302 和 GRMZM2G307588^[23]、调控不育系育性的 GRMZM2G050076^[24]、调控细胞壁生物合成的 GRMZM2G004683、调控花青素合成的 GRMZM2G109560、调控蛋白质生物合成精确性的 GRMZM2G472869^[25]、调控纤维素生物合成的 GRMZM5G895383^[26]。mQTL3 - 1 中有调节生长素生物合成的 GRMZM2G116204^[27],调控染色质重塑和修复的 GRMZM2G084762^[26],运输 RNA 由细胞核到细胞质转移的 GRMZM2G084647,调控玉米胚乳发育的 GRMZM2G160687^[27],编码产物为根冠蛋白的 GRMZM2G097316,调控蔗糖代谢、促进籽粒灌浆、抵御非生物胁迫的 GRMZM2G174249,具有解毒作用的 GRMZM2G028556,编码产物为功能未知假定蛋白的 GRMZM2G155096、GRMZM5G821639 和 GRMZM2G174221^[25]。另外,还有调控淀粉酶合成的 GRMZM2G032628、调节育性的 GRMZM2G115420^[24]、抵御病害胁迫的 GRMZM2G410710^[25]、在 ATP 的存在

下使氨与谷氨酸结合生成谷氨酰胺的 GRMZM2G098290^[28],它们分别在 DNA 和蛋白质合成代谢、生长发育、逆境响应等生物学过程中发挥重要作用。

参考文献:

- [1] Hedges D M, Andrews C J, Johnson D A, et al. Sensitivity of maize hybrids to chilling and their combining abilities at two developmental stages [J]. Crop Science, 1997, 37(3):850-856.
- [2] Leipner J, Stamp P. Handbook of maize: Its biology [M]. New York: Springer-Verlag, 2009:291-310.
- [3] Teng S, Zeng D L, Qian Q, et al. QTL analysis of rice low temperature germinability [J]. Chinese Science Bulletin, 2001, 46(21):1800-1803.
- [4] Miura K, Lin S Y, Yano M, et al. Mapping quantitative trait loci controlling low temperature germinability in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Breeding Science, 2001, 51(4):293-299.
- [5] Fujino K, Sekiguchi H, Sato T, et al. Mapping of quantitative trait loci controlling low-temperature germinability in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 108(5):794-799.
- [6] Zhang Z H, Yu S B, Yu T, et al. Mapping quantitative trait loci (QTLs) for seedling-vigor using recombinant inbred lines of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Field Crops Research, 2005, 91(2/3):161-170.
- [7] Chen J, Hu J, Vick B A, et al. Molecular mapping of a nuclear male-sterility gene in sunflower (*Helianthus annuus* L.) using TRAP and SSR markers [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 113(1):122-127.
- [8] Fujino K, Sekiguchi H, Matsuda Y, et al. Molecular identification of a major quantitative trait locus, *qLTG3-1*, controlling low-temperature germinability in rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(34):12623-12628.
- [9] Fujino K, Matsuda Y. Genome-wide analysis of genes targeted by *qLTG3-1* controlling low-temperature germinability in rice [J]. Plant Molecular Biology, 2010, 72(1/2):137-152.
- [10] Dias P M B, Brunel-Muguet S, Duerr C, et al. QTL analysis of seed germination and pre-emergence growth at extreme temperatures in *Medicago truncatula* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122(2):429-444.
- [11] Li L, Liu X, Xie K, et al. *qLTG-9*, a stable quantitative trait locus for low-temperature germination in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126(9):2313-2322.
- [12] Fracheboud Y, Jompuk C, Ribaut J M, et al. Genetic analysis of cold-tolerance of photosynthesis in maize [J]. Plant Molecular Biology, 2004, 56(2):241-253.

(下转第 85 页)

- 发及苗期生物效应的影响 [J]. 安徽农业科学, 2016, 44(21):61-63.
- [18] 陶亮. 外源多肽对 NaCl 胁迫下巴西蕉幼苗生理特性的影响 [D]. 海口: 海南大学, 2010.
- [19] 安佳佳, 李新国, 李茂富, 等. 大豆多肽对高温胁迫下巴西蕉幼苗生理特性的影响 [J]. 中国农学通报, 2010, 26(19):387-391.
- [20] 李效超, 王蕊, 李新国, 等. 大豆多肽对巴西蕉幼苗抗冷性的影响 [J]. 热带作物学报, 2009, 30(5): 570-574.
- [21] 李合生. 植物生理生化实验原理与技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2001.
- [22] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社, 2011.
- [23] 盛积贵, 李晓梅, 窦三丰. 铜胁迫对辣椒种子发芽及其幼苗生长的影响 [J]. 北方园艺, 2013(7):22-24.
- [24] 张波. 蛋白肽对含铜尾矿砂的微生态调控效应研究 [D]. 武汉: 湖北大学, 2014.
- [25] 杜娟, 孙艳香. 氨基酸对盐胁迫下棉花幼苗生长及丙二醛和过氧化酶的影响 [J]. 种子, 2015, 34(2):8-12.
- [26] 孙克香, 杨莎, 郭峰, 等. 高温强光胁迫下外源钙对甜椒 (*Capsicum frutescens* L.) 幼苗光合生理特性的影响 [J]. 植物生理学报, 2015, 51(3):280-286.
- [27] 王芳, 李永生, 王汉宁, 等. 钙对铅胁迫下玉米幼苗生长及生理特性的影响 [J]. 水土保持学报, 2016, 30(3):202-207.
- [28] 尚宏芹, 高昌勇. 外源 NO 对高温胁迫下辣椒幼苗生长和生理指标的影响 [J]. 核农学报, 2015, 29(8): 1617-1623.
- [29] 李杰, 杨萍, 颜建明, 等. 2,4-表油菜素内酯对低温胁迫下辣椒幼苗根系生长及抗氧化酶系统的影响 [J]. 核农学报, 2015, 29(5):1001-1008.

(上接第 17 页)

- [13] Hund A, Fracheboud Y, Soldati A, et al. QTL controlling root and shoot traits of maize seedlings under cold stress [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109(3): 618-629.
- [14] Jompuk C, Fracheboud Y, Stamp P, et al. Mapping of quantitative trait loci associated with chilling tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings grown under field conditions [J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(414):1153-1163.
- [15] Guerra-Peraza O, Leipner J, Reimer R, et al. Temperature at night affects the genetic control of acclimation to cold in maize seedlings [J]. Maydica, 2011, 56(4): 367-377.
- [16] 宋松泉, 程红焱, 龙春林, 等. 种子生物学研究指南 [M]. 北京: 科学出版社, 2005:30-150.
- [17] 韩赞平. 玉米种子活力相关性状 QTL 定位及基因克隆 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2014.
- [18] McCouch S R, Cho Y G, Yano M P E, et al. Report on QTL nomenclature [J]. Rice Genetics Newsletters, 1997, 14:11-13.
- [19] Bettey M, Finch-savage W E, King G J, et al. Quantitative genetic analysis of seed vigour and pre-emergence seedling growth traits in *Brassica oleracea* [J]. New Phytologist, 2000, 148(2):277-286.
- [20] 孙群, 王建华, 孙宝启. 种子活力的生理和遗传机理研究进展 [J]. 中国农业科学, 2007, 40(1):48-53.
- [21] Ye Z H, Wang J M, Liu Q, et al. Genetic relationships among panicle characteristics of rice (*Oryza sativa* L.) using unconditional and conditional QTL analyses [J]. Journal of Plant Biology, 2009, 52(3):259-267.
- [22] Levine R L, Stadtman E R. Oxidative modification of proteins during aging [J]. Experimental Gerontology, 2001, 36(9):1495-1502.
- [23] Schnable P S, Ware D, Fulton R S, et al. The B73 maize genome: Complexity, diversity, and dynamics [J]. Science, 2009, 326:1112-1115.
- [24] Liu H, Qin C, Chen Z, et al. Identification of miRNAs and their target genes in developing maize ears by combined small RNA and degradome sequencing [J]. BMC Genomics, 2014, 15(1):25.
- [25] Liao C, Peng Y, Ma W, et al. Proteomic analysis revealed nitrogen-mediated metabolic, developmental, and hormonal regulation of maize (*Zea mays* L.) ear growth [J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(14): 5275-5288.
- [26] Nan G L, Ronceret A, Wang R C, et al. Global transcriptome analysis of two ameiotic1 alleles in maize anthers: Defining steps in meiotic entry and progression through prophase I [J]. BMC Plant Biology, 2011, 11(1):120.
- [27] Zhang M, Zhao H, Xie S, et al. Extensive, clustered parental imprinting of protein-coding and noncoding RNAs in developing maize endosperm [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(50):20042-20047.
- [28] Ruan Y L, Jin Y, Yang Y J, et al. Sugar input, metabolism, and signaling mediated by invertase: Roles in development, yield potential, and response to drought and heat [J]. Molecular Plant, 2010, 3(6):942-955.