

普通小麦 (*T.aestivum* L.) 不同作图群体抽穗期 QTL 分析

宋彦霞^{1,2}, 景蕊莲², 霍纳新², 任正隆¹, 贾继增²

(¹四川农业大学农学院, 雅安 625000; ²中国农业科学院作物科学研究所/农业部作物种质资源与生物技术重点开放实验室, 北京 100081)

摘要: 【目的】对小麦抽穗期进行数量性状位点 (QTL) 分析。【方法】以早选 10 号/鲁麦 14 和温麦 6 号/山红麦两个作图群体为材料, 在大田及温室条件下, 观察小麦抽穗期等性状。利用混合线性模型, 进行 QTL 分析。

【结果】抽穗期在两个作图群体中均呈现连续分布, 表现为多基因控制的数量性状; 共检测到 9 个 QTL 位点, 分别位于染色体 2D、3B (2 个)、3D、4A、5B、6B、6D 和 7D 上, 对抽穗期的贡献率在 3.97%~22.91% 之间; 有 15 组 QTL 位点之间存在基因互作效应, 互作的加性效应大小范围为 0.77~2.16 d, 互作效应对性状的贡献率在 4.35%~21.44% 之间。【结论】抽穗期 QTL 的检测受环境影响较大; 抽穗期 QTL 位点在染色体上的分布较多; 不同染色体间则存在基因互作现象。

关键词: 小麦; 加倍单倍体 (DH) 群体; 重组自交系 (RIL) 群体; 抽穗期; QTL

Detection of QTLs for Heading in Common Wheat (*T.aestivum* L.) Using Different Populations

SONG Yan-xia^{1,2}, JING Rui-lian², HUO Na-xin², REN Zheng-long¹, JIA Ji-zeng²

(¹ College of Agronomy, Sichuan Agricultural University, Yaan 625000; ² Key Laboratory of Crop Germplasm & Biotechnology of Agricultural Ministry / Crop Science Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: 【Objective】 The study looked at detection of quantitative trait loci (QTLs) for heading date of wheat. 【Method】 Recombinant inbred lines (RIL) and doubled-haploid (DH) population derived from crosses of the wheat cultivars ‘Wenmai6’ × ‘Shanhongmai’ and ‘Hanxuan10’ × ‘Lumai14’ respectively were used for QTL analysis. Data was collected for days-to-heading and was recorded in both field and greenhouse environments. The presence of a QTL was declared at a significance threshold of $p=0.005$ by Mixed-model composite interval mapping using QTLMapper1.6. 【Result】 Nine QTLs located on chromosome 2D, 3B, 3D, 4A, 5B, 6B, 6D and 7D were detected and their individual effects ranged between 3.97% and 22.91% to the total phenotypic variation. Gene-interaction analysis indicated that there were gene-interactions between 15 QTL pairs with additive effects ranging from 0.77 to 2.16 days. 【Conclusion】 Detection of QTLs for heading data is sensitive to environment. QTLs of heading data spread around chromosomes, and gene-interaction occurs frequently.

Key words: Wheat (*T. aestivum* L.); Doubled haploid (DH) population; Recombinant inbred (RIL) population; Heading date; QTL

0 引言

【本研究的重要意义】抽穗期是小麦长期适应不同地区和气候环境条件的重要性状表现。小麦抽穗期作为重要的育种目标性状之一, 它不仅与生育期关系密切, 而且直接或间接影响产量、抗病、抗逆等许多

重要的农艺性状。【前人研究进展】在遗传上, 小麦抽穗期受到多基因系统的协调互作控制。根据对环境信号的反应不同, 这些基因分为三大类: (a) 春化基因 (*Vrn*): 控制冬小麦进行正常的幼穗分化前必须通过一定时间低温处理; (b) 光周期基因 (*Ppd*): 决定小麦对日照长短的反应; (c) 早熟性基因 (*Eps*):

收稿日期: 2005-10-20; 接受日期: 2006-05-11

基金项目: 国家农业“973”项目 (2004CB117200)

作者简介: 宋彦霞 (1977-), 女, 山西长治人, 博士研究生, 研究方向为小麦功能基因组学。通讯作者为贾继增 (1945-), 男, 河南偃师人, 研究员, 研究方向为基于基因组学的种质资源研究。Tel: 010-62186623; E-mail: jzjia@mail.caas.net.cn

在春化反应和光周期反应都得到满足的情况下, 小麦到达抽穗期的天数由独立于春化和光周期作用的早熟性基因决定^[1]。近年来, 对春化基因和光周期基因的定位及作用研究比较深入。例如, 春化反应基因 *Vrn-A1*、*Vrn-B1*、*Vrn-D1* 分别定位在小麦 5A^[2]、5B^[3] 和 5D^[4] 染色体的长臂上, 其中 *Vrn-A1* 的作用最强, 表现为春化不敏感性^[5]。2003 年, Yan 等通过图位克隆得到了该基因^[6]。光周期控制基因 *Ppd-A1*、*Ppd-B1*、*Ppd-D1* 分别定位于小麦 2A、2B 和 2D 染色体上, 其中效应最强的是 *Ppd-D1*, 其次为 *Ppd-B1*, 效应最弱的是 *Ppd-A1*, 它们均表现为光周期不敏感型^[7,8]。2005 年 Adrian 等^[9]在大麦中图位克隆了 *Ppd-H1* 基因。而早熟性基因 (*Eps*) 的研究相对较少, 用中国春的非整倍体和染色体代换的方法, 小麦中 *Eps* 被定位在染色体 2B、3A、4A、4B、6B、6D、7B 上^[1,7,10]。分子标记技术的发展以及小麦分子标记遗传连锁图谱的成功绘制, 促进了控制数量性状基因的定位研究。2000 年 Sourdille 等用 Courtot × Chinese Spring 的 DH 群体在 7BS 的 *Xfbb324* 和 *Xfbb53* 区间定位了一个 *Eps*^[11]; 2003 年 Shindo 等在 Chinese Spring × 斯卑尔托小麦 KT19-1 的 RIL 群体中发现了 4 个与 *Eps* 连锁的标记, 即: 2B 的 *Xpsr135b* 和 *Xabc451*, 6B 的 *Xcdo202* 和 1A 的 *X1Bamy1*^[12]; 2004 年 Hanocq 等在 Renan × Récital 的 RIL 群体中也找到了 *Eps* 的 4 个 QTL 位点, 即: 2B 的 *Xgwm148*、2D 的 *Xgwm261*、5B 的 *Xgwm371* 和 7A 的 *Xrz995*^[13]。【本研究切入点】早熟性是中国普通小麦遗传资源最突出的特点之一^[14]。发现控制小麦抽穗期的基因及其作用模式是深入认识和挖掘中国小麦资源, 促进小麦早熟性育种的基础。【拟解决的关键问题】本研究的目的是应用两个作图群体定位并比较中国小麦中的 *Eps* 基因位点, 发现其效应大小及方向, 为培育生育期适当的小麦提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料来源

早选 10 号/鲁麦 14DH 群体创建于 1997 年, 以早选 10 号为母本、鲁麦 14 为父本, 通过对 F₁ 的花药培养, 产生单倍体株系, 加倍后获得, 共 150 个株系; 早选 10 号有返青早、灌浆速度快, 籽粒饱满等特点; 鲁麦 14 属冬性、半矮秆、多穗型品种。温麦 6 号/山红麦 RIL 群体创建于 2002 年, 以温麦 6 号为母本, 山红麦为父本, 通过一粒传加代获得 F₆ 重组自交群体, 共 116 个株系; 温麦 6 号为半冬性中熟小麦品种,

生育期 232 d 左右, 是目前黄淮海麦区的大面积推广品种, 山红麦是熟期较晚的农家品种。上述两个群体及其连锁图谱信息均由农业部作物种质资源与生物技术重点实验室提供。

1.2 田间试验设计

2003 年 9 月 24 日在中国农业科学院试验田秋播两个作图群体以及亲本早选 10 号、鲁麦 14、温麦 6 号和山红麦, 行距 25 cm, 行长 150 cm, 每个株系均匀播种 10 个单株; 为了比较环境对 QTL 检测的影响, 2004 年 12 月中旬在中国农业科学院温室进行相同材料的重播, 播种盒规格为 60 cm × 42 cm × 12 cm, 每个株系均播种 5 个单株。2005 年 3 月, 待材料完全通过春化反应后移入 20℃ 的温室, 温室光照时间为 10 h, 小麦生长期实施水肥管理使小麦正常生长成熟。

1.3 抽穗期记载

单株主穗的 1/3 抽出旗叶时记为抽穗, 计算从播种到抽穗的日数为抽穗期。

1.4 分子标记作图和 SSR 分析

分子标记作图数据来自霍纳新^[15]和景蕊莲等^[16]。早选 10/鲁麦 14DH 群体的分子连锁图谱包括 356 个标记, 连锁图总长 2536.3 cM, 平均标记距离为 7.3 cM。温麦 6 号/山红麦重组自交系群体的分子连锁图谱包括 152 个标记位点, 连锁图总长 3148 cM, 平均标记距离 20.7 cM。两个作图群体的标记均遍及小麦的 21 条染色体, 可用于 QTL 作图分析。

1.5 统计分析

应用 SAS 软件对抽穗期进行统计描述, 并绘制性状分布图。采用浙江大学朱军等的 QTLMapper1.6 软件分析小麦抽穗期 QTL 的主效效应及加性互作效应。

2 结果与分析

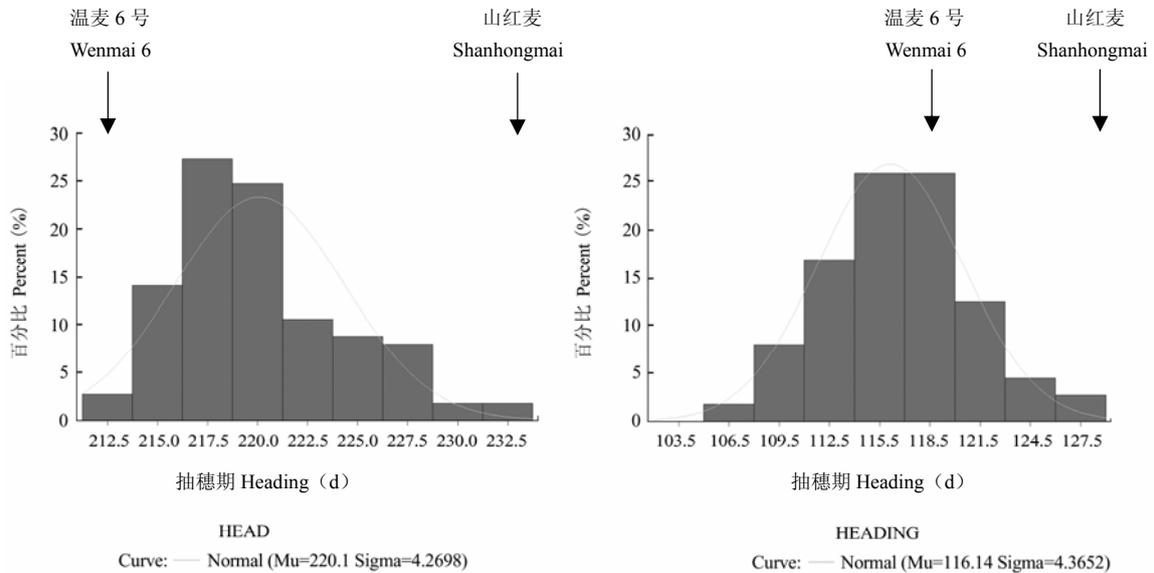
2.1 作图群体与亲本的抽穗期表型变异分析

温麦 6 号/山红麦 RIL 群体 (简写 RIL1) 和早选 10 号/鲁麦 14DH 群体 (简写 DH1) 在不同环境条件下的抽穗期表现见图 1, 基本统计特征见表 1。亲本山红麦和温麦 6 号在大田条件下抽穗期相差 25 d, 在温室里相差 26 d; 早选 10 号和鲁麦 14 的抽穗期分别相差 1 d 和 2 d, 差异较小。两个群体抽穗期在两个环境条件下均表现多样性, 并出现许多超亲类型。如 RIL1 群体抽穗期在 2 个环境条件下的分布范围分别为: 213~233 d 和 106~128 d, DH1 为 212~226 d 和 108~122 d, 群体抽穗期表现出了连续变异的特征, 且 RIL1 的表型差异明显大于 DH1。

表 1 抽穗期表型值的统计特征

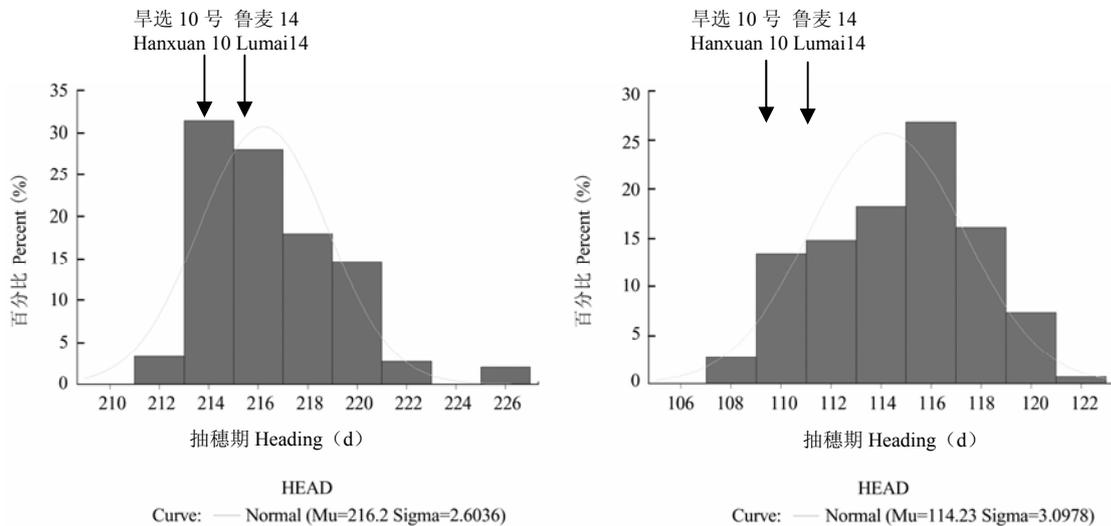
Table 1 Statistical properties of phenotype values

年份 Years	亲本 Parents	群体 Lines	平均值 Mean	最大值 Max	最小值 Min	标准差 SD
2003 大田 Field	温麦 6 号 Wenmai 6	213	220.10	233	213	4.27
	早选 10 号 Hanxuan 10	213	216.00	226	212	2.60
2004 温室 Greenhouse	温麦 6 号 Wenmai 6	116	116.14	128	106	4.37
	早选 10 号 Hanxuan 10	110	114.29	122	108	3.10



A. RIL1 2003 年大田抽穗期分布图
RIL1 heading distribution of field condition in 2003

B. RIL1 2004 年温室抽穗期分布图
RIL1 heading distribution of greenhouse condition in 2004



C. DH1 2003 年大田抽穗期分布图
DH1 heading distribution of field condition in 2003

D. DH1 2004 年温室抽穗期分布图
DH1 heading distribution of greenhouse condition in 2004

图 1 抽穗期性状分布图

Fig. 1 Frequency distribution of heading date of different populations

2.2 小麦抽穗期的主效 QTL 分析

应用混合线型复合区间作图法, LOD=2.5 为阈值, 在不同环境不同群体中共检测到 9 个早熟性的 QTL 位点, 分别位于染色体 2D、3B、3D、4A、5B、6B、7D 和 6D。

在早选 10 号/鲁麦 14 DH 群体中共检测到 7 个 QTL (表 2)。其中, 2003 年大田试验中检测到 4 个 QTL, 分别位于染色体 2D、3B、5B 和 6B, 表型变异解释率各为 5.84%、16.36%、22.91%和 11.09%。2004 年温室条件下检测到 3 个 QTL, 分别位于染色体 4A、3B 和 7D, 表型变异解释率为 10.38%、12.53%和 12.68%。它们在染色体上的分布情况见图 2。

在温麦 6 号/山红麦 RIL 群体中大田和温室共检测到 2 个主效 QTL 位点 (表 2), 分别位于 6D 染色体

xpsp3200-D132 区间和 3D 染色体的 MS114-M60P35-120 区间, 各自的表型变异解释率为 8.79%和 3.97%。它们在染色体上的分布情况见图 2。

试验结果表明, 2 个作图群体在 2 个环境重复中均检测到抽穗期的 QTL 位点, 但在群体间和环境重复间没有发现共同的 QTL 位点。说明小麦早熟性基因的遗传控制非常复杂, 并且对环境条件非常敏感。

2.3 小麦抽穗期 QTL 位点间的基因互作分析

用朱军等发展的 QTLMapper V1.6 软件, LOD=2.5 为阈值, 分析小麦早熟性 QTL 位点间的互作效应 (表 3)。

在温麦 6 号/山红麦 DH 群体中, 2 年数据共检测到 9 组标记区间内存在基因互作效应 (表 3)。其中 2003 年大田环境下检测到 2 组: 一是 1B 染色体的

表 2 抽穗期的 QTL 定位

Table 2 QTL detection of heading date

群体 Population	标记区间 Chr-Int	染色体 Chr	QTL 位置 Site	LOD	加性效应 A	贡献率 H ²
DH1	WMC144-WMS157*	2D	0.00	5.25	-0.7407	5.84%
	WMS299-M539.1*	3B	0.04	6.44	1.2403	16.36%
	WMS371-WMS335*	5B	0.00	7.45	1.4675	22.91%
	A1142.1-A8166.1*	6B	0.12	5.97	1.0212	11.09%
	WMS265-WMC161**	4A	0.02	3.45	0.9994	10.38%
	A2478.1-WMC505.1**	3B	0.00	3.55	0.9218	12.53%
	WMS295-WMC346**	7D	0.02	3.99	-0.9272	12.68%
RIL1	xpsp3200-D132*	6D	0.14	6.31	1.3389	8.79%
	MS114-M60P35-120**	3D	0.01	3.50	-1.0463	3.97%

* 表示大田条件下所得结果; ** 表示温室条件下所得结果。下同

* Indicated the results of field condition; ** Showed the results of greenhouse condition. The same as below

表 3 基因间的互作分析

Table 3 Interaction analysis of the genes

群体 Population	标记区间 Chr-Ini	染色体 Chr	标记区间 Ch-Inj	染色体 Chr	LOD	贡献率 H ² AAij	加性效应 AAij	
RIL1	cSSR592-M42P45-308*	1B	M22P41c-S617*	5A	6.54	20.51%	2.0455	
	MS304-cSSR574*	5A	xpsp3200-D132-6D*	6D	6.31	21.44%	-2.0915	
	xpsp2999-M50P39b**	1A	M61p40c-MS47**	2B	6.68	16.93%	-2.1603	
	MS71-MS95**	2A	xpsp3079-MC432**	4D	3.12	5.13%	1.1893	
	MS515-M35P43a**	2D	S205-S186**	5A	4.53	5.98%	-1.2837	
	S311-D93**	2D	M36P33a-xpsp3079**	4D	7.38	13.82%	1.9515	
	MS2-MS52**	3D	M36P33d-M70P36d**	4D	3.81	7.40%	1.4278	
	S174-M42P38d**	5D	M22P41a-M22P41c**	6A	3.46	4.35%	-1.0951	
	S350-M35P43c**	7A	M61p35e-MC517**	7B	3.85	9.86%	1.6485	
	DH1	A3446.6-A2043.3*	1B	WMS408-WMS604*	5B	5.50	12.31%	-1.0757
		WMC44-WMS259**	1B	WMS285-X3030**	3B	5.59	7.74%	0.8630
WMC432-WMC222**		1D	WMC380-WMS540**	5B	3.51	6.13%	0.7677	
WMC474-WMS374**		2B	WMC21-WMC505.2**	3A	4.64	9.34%	0.9478	
WMC453.1-WMC18**		2D	WMS260-A3156.3**	7A	5.19	8.28%	-0.8925	
WMS410-WMC340**		5A	A3474.2-M162**	6A	5.94	15.82%	1.2335	

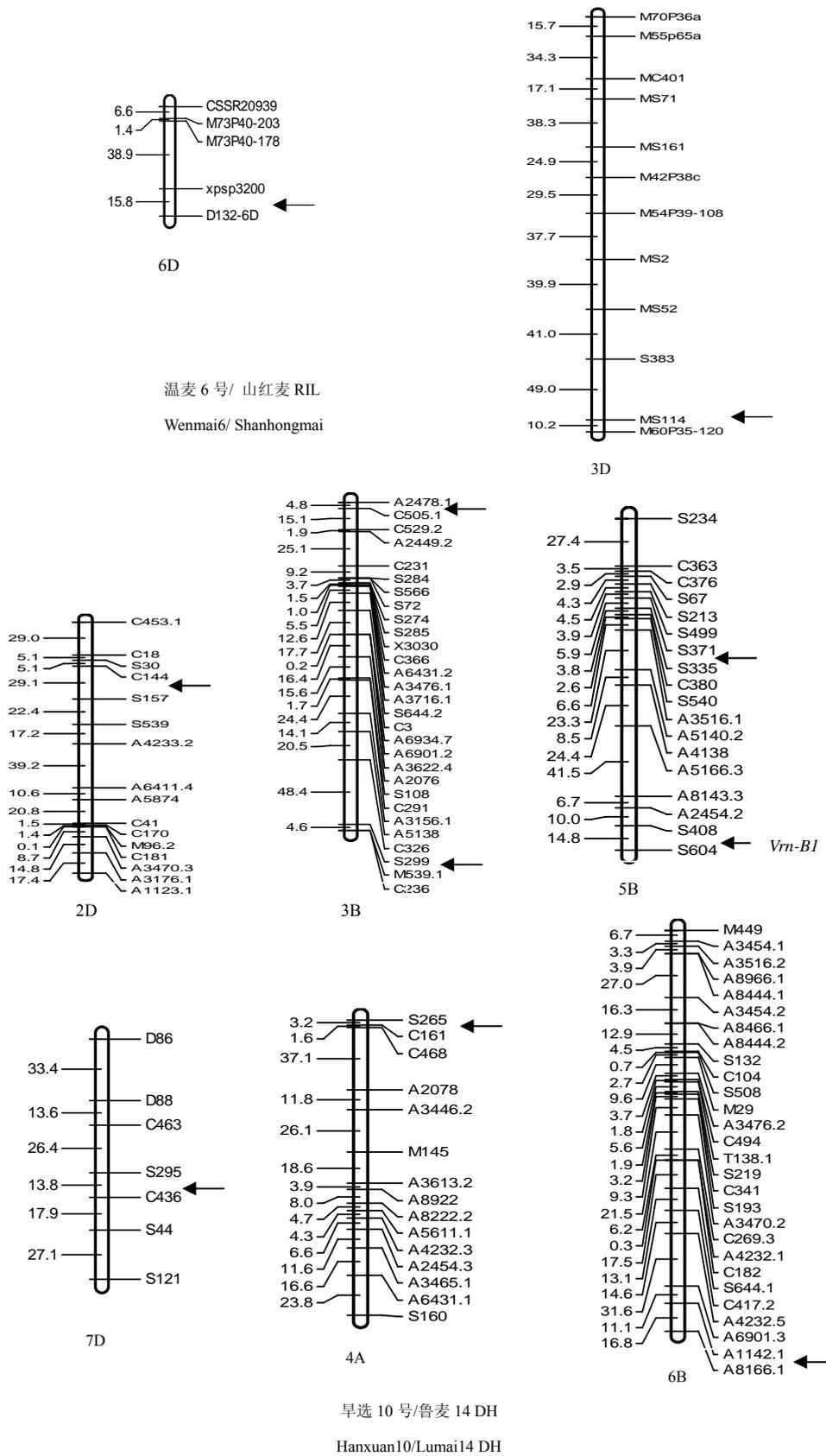


图 2 QTL 位点在小麦遗传连锁图谱上的位置

Fig. 2 QTL position on wheat molecular genetic map

cSSR592—M42P45-308 与 5A 染色体上的 M22P41c—S617 之间, 互作效应的 LOD 值为 6.54, 贡献率为 20.51%; 另一个是 5A 染色体的 MS304—cSSR574 与 6D 染色体的 xpsp3200—D132 之间, LOD 值为 6.31, 贡献率为 21.44%。在温室条件下, 共检测到 7 组标记间存在互作现象, 涉及小麦 7 条染色体 (2A、2D、3D、4D、5A、5D、6A、7A 和 7B)。位于 1A xpsp2999—M50P39b 与 2B M61p40c—MS47 间的互作效应最强, LOD 值 6.68, 贡献率 16.93%, 其次是 2D S311—D93 和 4D M36P33a—xpsp3079 间的互作, LOD 值 7.38, 贡献率 13.82%。剩余位点互作效应的 LOD 值在 3.12~4.53 之间。

早选 10 号/鲁麦 14 DH 群体中共检测到 6 组标记间存在互作效应。2003 年的大田环境, 在 1B A3446.6—A2043.3 与 5B WMS408—WMS604 之间检测到一组互作, LOD 值为 5.50, 贡献率 12.31%; 在 2004 年温室条件下, 检测到 5 组互作, 遍布小麦 10 条染色体组, 效应最大的互作是 5A WMS410—WMC340 与 6A A3474.2—M162 间, LOD 值 5.94, 贡献率 15.82%, 其余的互作效应, LOD 值在 3.51~5.94 之间, 贡献率为 6.13%~15.82%。

3 讨论

3.1 关于作图群体亲本的选择

在配制作图群体时, 通常都是选用双亲目标性状差异大的两份材料作亲本, 这样的材料后代分离较大, 适合对目标性状进行作图, 在本试验中温麦 6 号与山红麦差异较大, 抽穗时间可相差 25 d 以上; 而早选 10 号与鲁麦 14 抽穗期相近, 仅相差 1~2 d。但在两个作图群体中, 抽穗期性状分离均较大, 说明两亲本中控制抽穗期的基因不同。由此可见, 后代是否分离并非决定于表型性状的差异, 而是决定于基因型的差异。目标性状在分离群体中, 由于发生了基因的分离、纯合和基因重排, 使基因间产生了新的互作关系, 来自亲本的差异基因得以表现, 从而产生超亲的性状分离现象。

3.2 早熟性基因的 QTL 定位

有关小麦抽穗期的 QTL 定位研究有许多报道, 但多数研究集中于春化作用和光周期反应的相关基因, 而对早熟性基因的研究相对较少。迄今为止, 细胞遗传学的研究表明, 小麦早熟性基因分布广泛, 共涉及 10 条染色体: 1A、2B、2D、3B、4A、5B、6B、6D、7A、7D。随着分子标记连锁图谱的构建及 QTL

定位技术的发展, 将目标基因定位于染色体的具体区域已成为可能。

本试验中, 检测到对抽穗期影响最大的 QTL 位于 5B 染色体的 WMS371—WMS335 之间, 与 Tóthe 等^[17]、Hanocq 等^[13]在小麦中及 Laurie 等^[18]在大麦中定位的早熟基因位置一致。虽然春化基因也在小麦 5B 染色体上, 但它位于 Xgwm408 和 Xgwm604 之间^[13, 17, 18], 与本研究定位的 QTL 位置不同, 所以推测该位点为小麦早熟性基因位点。2002 年 Jindřich 等^[19]用染色体替换的方法证明在 3B 上有 1 个或多个基因影响小麦早熟性, 且与光周期作用基因互作。本试验中在 3B 上定位了 2 个主效 QTL 位点, 并将其进行了较准确的作图。这两个位点的效应仅次于 5B 上的位点, 可见 3B 染色体也是影响抽穗期的一条主要染色体。6B 和 2D 染色体上的 QTL 位点与 Shindo 等^[12]和 Hanocq 等^[13]定位的 QTL 位置相近, 但仍需进一步的试验验证它们是否位于染色体的同一位置。另外, 在 6D、3D、4A 和 7D 上也检测到了早熟性的 QTL。2003 年, Shindo 等^[12]曾在 6D 和 7D 染色体上检测到小麦抽穗期的 QTL^[17], 但由于试验中小麦抽穗期受到早熟基因及光周期基因的共同影响, 所以不能确定它们是否与该实验中的早熟性 QTL 相对应。2004 年 Hanocq 等^[13]在 7D 上定位了光周期基因, Gervais 等^[20]2003 年也在 7D 上检测到光周期基因的 QTL, Börner 等^[21]2002 年推测 7D 上有春化基因位点, 而本试验在 7D 上定位到了早熟性基因 QTL, 它们位置各有差异, 说明小麦 7D 染色体集中了影响抽穗期的 3 种类型的基因, 是影响抽穗期的另一条关键染色体。1985 年 Hoogendoorn 等^[1]用染色体代换的方法发现 4A 上带有早熟性基因, 本试验首次对该基因进行了较为准确地作图定位。

3.3 不同群体间 QTL 定位分析

Yano 等^[22]对水稻的抽穗期 QTL 进行了深入的研究, 发现控制水稻抽穗期的主效 QTL 共有 13 个, 分布在不同材料的不同位点。小麦早熟性基因在不同的作图群体中也进行了 QTL 定位研究, 不同的作图群体由于亲本间早熟性基因及其遗传背景的差异导致 QTL 位点的不同。如‘Courtot’×‘Chinese Spring’DH 群体 7BS 的 Xfbd324—Xfbb53 区间^[11], ‘Chinese Spring’×‘Spelta’RIL 群体 2B、2B、6B、1A 的 Xpsr135b、Xabc451、Xcdo202、X1Bamyl 位点附近^[12], ‘Renan’×‘Récital’RIL 群体 2B、2D、5B、7A 的 WMS148、WMS261、WMS371、Xrz995 位点附近^[13], 以及本试验中温麦 6 号×山红麦 DH 群体 6D、3D 的

xpsp3200、MS114 标记和早选 10 号×鲁麦 14DH 群体的 2D、3B、5B、6B、4A、3B、7D 的 WMC144、WMS299、WMS371、A1142.1、WMS265、A2478.1、WMS295 标记处检测到早熟性的 QTL。这些都说明小麦抽穗期在不同材料中也是不相同的。

有些位点则可在不同群体中得到重复,如‘Renan’×‘Récital’^[13]和早选 10 号×鲁麦 14 在 5B 的相同位置检测到共同的 QTL, 2B、2D、6B 染色体都在两个群体中检测到 QTL 位点。

检测不同的作图群体,可发掘更多的 QTL 位点,而全面掌握性状控制基因在染色体上的定位情况是对其进行遗传研究的基础。在不同群体间发现的共同 QTL 位点,不仅在分子标记辅助选择中更有利用价值,而且它们还可能是在物种长期进化过程中相对稳定的基因位点。通过这类位点的研究,人们可能预测一些重要 QTL 在物种中的位置并分析其进化过程。

3.4 环境条件对早熟性基因 QTL 定位的影响

抽穗期的表现易受环境条件的影响, QTL 与环境的互作是影响抽穗期的重要因素。Lu 等^[23]利用 DH 群体在 3 个环境下检测到 4 个水稻抽穗期的 QTL 位点,但没有一个抽穗期 QTL 在 3 个环境中同时得到检测,认为抽穗期 QTL 的检测对环境敏感。在小麦抽穗期的研究中,通过不同的环境重复检测到共同 QTL 位点的试验已见报道^[16, 13, 20, 21],但是检测影响小麦抽穗起的早熟性基因与环境的关系则较为复杂,2004 年 Hanocq 等^[13]的实验中,重复到的两个早熟性基因 QTL 位点位于 2B、2D 上,同光周期基因位置相近,引起了它们与光周期基因的关系的争议;2000 年 Sourdille 等^[11]在 7BS 上的早熟性基因 QTL 位点得到重复。以上两个试验中得到的结果都是同一地区大田环境下不同年份间的重复,环境差异有限。本试验中设置了大田条件与温室条件的重复试验,环境差异较大,小麦生长期虽然春化条件和光周期条件得到满足,但光照和温度的显著差异可能是导致没有检测到可重复 QTL 位点的直接影响因素。1996 年, Slafer 等^[24]的研究结果也曾证明早熟性可被植株生长温度改变,早熟性本身是基因型和温度互作的结果。

综上所述,早熟性 QTL 检测受环境条件的影响较大,在设置试验重复时,应注意避免温度对早熟性 QTL 检测的影响。另外,早熟性 QTL 在染色体上的位置分散,不同染色体间的基因互作频繁,在分子标记辅助育种中应着重考虑不同材料的合理配组,使早熟性基因互作效应趋向于育种目标的需求。

4 结论

4.1 小麦抽穗期性状在早选 10 号/鲁麦 14DH 和温麦 6 号/山红麦 RIL 两个作图群体中均表现近似正态的连续分布。作图群体后代的性状分离取决于两亲本的基因型差异,性状表现相近的亲本配置分离群体,后代也可能产生明显的性状分离。

4.2 影响小麦抽穗期的主效 QTL 主要分布在染色体 5B、3B 与 7D 等染色体上;不同群体中影响抽穗期的主效 QTL 不同。有较多的互作位点影响抽穗期。

4.3 抽穗期 QTL 检测受环境条件的影响较大,因此应增加试验重复。

References

- [1] Hoogendoorn J. A reciprocal F₁ monosomic analysis of the genetic control of time of ear emergence, number of leaves and number of spikelets in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 1985, 34: 545-558.
- [2] Kato K, Miura H, Sawada S. QTL mapping of genes controlling ear emergence time and plant height on chromosome 5A of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, 98: 472-477.
- [3] Iwaki K, Nishida J, Yanagisawa T, Yoshida H, Kato K. Genetic analysis of *Vrn-B1* for vernalization requirement by using linked dCAPS markers in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104: 571-576.
- [4] Nelson J C, Sorrells M E, van Deynze A E, Lu Y H, Atkinson M, Bernard M, Leroy P, Faris J D, Anderson J A. Molecular mapping of wheat: major genes and rearrangements in homoeologous groups 4, 5 and 7. *Genetics*, 1995, 141: 721-731.
- [5] Pugsley A T. A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1971, 22: 21-31.
- [6] Yan L, Loukoianov A, Tranquilli G, Helguera M, Fahima T, Dubcovsky J. Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2003, 100: 6263-6268.
- [7] Scarth R, Law C N. The location of the photoperiod gene, *Ppd2* and an additional genetic factor for ear emergence time on chromosome 2B of wheat. *Heredity*, 1983, 51: 607-619.
- [8] Law C N, Sutka J, Worland A J. A genetic study of day-length response in wheat. *Heredity*, 1978, 41: 185-191.
- [9] Turner A, Beales J, Faure S, Dunford R P, Laurie D A. The pseudo-response regulator *ppd-h1* provides adaptation to photoperiod in barley. *Science*, 2005, 310: 1031-1033.

- [10] Zemetra R S, Morris R, Schmidt J W. Gene locations for heading date using reciprocal chromosome substitutions in winter wheat. *Crop Science*, 1986, 26: 531-533.
- [11] Sourdille P, Snape J W, Cadalen T, Charmet G, Nakata N, Bernard S, Bernard M. Detection of QTLs for heading time and photoperiod response in wheat using a doubled haploid population. *Genome*, 2000, 43: 487-494.
- [12] Shindo C, Tsujimoto H, Sasakuma T. Segregation analysis of heading traits in hexaploid wheat utilizing recombinant inbred lines. *Heredity*, 2003, 90: 56-63.
- [13] Hanocq E, Niarquin M, Heumez E, Rousset M, Le Gouis J. Detection and mapping of QTL for earliness components in a bread wheat recombinant inbred lines population. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 110: 106-115.
- [14] 董玉琛, 郑殿升. 中国小麦遗传资源. 北京: 中国农业出版社, 2000: 17.
Dong Y C, Zheng D S. *Wheat Genetic Resource in China*. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 17. (in Chinese)
- [15] 霍纳新. 小麦纹枯病、白粉病抗性 QTL 分析. 中国农业科学院博士学位论文, 2002: 38-43.
Huo N X. Detection of QTLs for wheat sharp eyespot and powdery mildew. Doctoral Dissertation of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2002: 38-43. (in Chinese)
- [16] 周晓果, 景蕊莲, 郝转芳, 吕小平, 张正斌. 小麦幼苗根系性状的 QTL 分析. 中国农业科学, 2005, 38: 1951-1957
Zhou X G, Jing R L, Hao Z F, Chang X P, Zhang Zh B. Mapping QTL for seedling root traits in common wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38: 1951-1957. (in Chinese)
- [17] Tóth B, Galiba G, Fehér E, Sutka J, Snape J W, Mapping genes affecting flowering time and frost resistance on chromosome 5B of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 107: 509-514.
- [18] Laurie D A, Pratchett N, Bezant J H, Snape J W. RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in a winter × spring barley (*Hordeum vulgare* L.) Cross. *Genome*, 1995, 38: 575-585.
- [19] Kosner J, Pankova K. The effect of chromosome 3B gene/s of Česká Přesívka on vernalisation response, photoperiod sensitivity and earliness of wheat. *Czech Journal of Genetic Plant Breed*, 2002, 38: 41-49.
- [20] Gervais L, Dedryver F, Morlais J Y, Bodusseau V, Negre S, Bilous M, Groos C, Trottet M. Mapping of quantitative trait loci for field resistance to Fusarium head blight in an European winter wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106: 961-970.
- [21] Börner A, Schumann E, Fürste A, Cöster H, Leithold B, Röder M S, Weber W E. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 105: 921-936.
- [22] Lin H X, Liang Z W, Takuji S, Masahiro Y. Fine mapping and characterization of quantitative trait loci *Hd4* and *Hd5* controlling heading date in rice. *Breeding Sciences*, 2003: 53: 51-59.
- [23] Lu C F, Shen L S, Tan Z B, Xu Y B, He P, Chen Y, Zhu L. Comparative mapping of QTLs for agronomic traits of rice across environments by using a doubled-haploid population. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, 94: 145-150.
- [24] Slafer G A, Rawson H M. Intrinsic earliness and basic development rate assessed for their response to temperature in wheat. *Euphytica*, 1995, 83: 175-183.

(责任编辑 孙雷心)