

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.00270

小麦籽粒产量及穗部相关性状的 QTL 定位

张坤普^{1,2} 徐宪斌³ 田纪春^{1,*}

¹ 国家作物生物学重点实验室 / 山东农业大学小麦品质育种研究室, 山东泰安 271018; ² 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 北京 100101; ³ 德州市农业科学研究院, 山东德州 253015

摘要: 由小麦品种花培 3 号和豫麦 57 杂交获得 DH 群体 168 个株系, 种植于 3 个环境中, 利用 305 个 SSR 标记对籽粒产量和穗部相关性状(穗长、穗粒数、总小穗数、可育小穗数、小穗着生密度、千粒重和粒径)进行了 QTL 定位。利用基于混合线性模型的 QTLNetwork 2.0 软件, 共检测到 27 个加性效应和 13 对上位效应位点, 其中 8 个加性效应位点具有环境互作效应。相关性高的性状间有一些共同的 QTL 位点, 表现出一因多效或紧密连锁效应。5D 染色体区段 Xwmc215–Xgdm63, 检测到控制籽粒产量、穗粒数、总小穗数、可育小穗数和小穗着生密度 5 个性状的 QTL 位点, 各位点的遗传贡献率较大且遗传效应方向相同, 增效等位基因均来源于豫麦 57, 适用于分子标记辅助育种和聚合育种。控制千粒重与穗粒数的 QTL 位于染色体不同区段, 有利于实现穗粒数与粒重的遗传重组。

关键词: 普通小麦; 籽粒产量; 分子标记辅助选择; QTL 定位; 穗部相关性状

QTL Mapping for Grain Yield and Spike Related Traits in Common Wheat

ZHANG Kun-Pu^{1,2}, XU Xian-Bin³, and TIAN Ji-Chun^{1,*}

¹ State Key Laboratory of Crop Biology / Group of Quality Wheat Breeding, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China; ² Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ³ Dezhou Academy of Agricultural Sciences, Dezhou 253015, China

Abstract: Grain yield and spike related traits are complex traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). They are often influenced by environmental factors and show a high genotype-environment interaction. Thus, determination of the number, locations, and effects of these polygenes is desired for obtaining optimal genotypes in breeding practice. To detect QTLs associated with wheat yield, such as grain yield, spike length, grains per spike, spikelets per spike, compactness, fertile spikelets per spike, 1000-grain weight, and grain diameter a set of 168 doubled haploid (DH) lines derived from the cross between Huapei 3 and Yumai 57 were used with 305 SSR markers covering the whole wheat genome. The DH population and the parents were evaluated for grain yield and spike related traits in 2005 and 2006 cropping seasons in Tai'an, Shandong province and in 2006 cropping season in Suzhou, Anhui province. QTL analyses were performed using the software of QTLNetwork version 2.0 based on the mixed linear model. A total of 27 additive QTLs and 13 pairs of epistatic QTLs were detected for grain yield and spike related traits. Of these, eight additive QTLs had significant interactions with environments. Many of the traits shared the same QTL, which was consistent with its high phenotypic correlations and showed tight linkages or pleiotropisms. The Xwmc215–Xgdm63 interval on chromosome 5D had the same direction of additive effects on grain yield, grains per spike, spikelets per spike, compactness, and fertile spikelets per spike with high contribution, which showed pleiotropisms and could be used in marker-assisted selection. And the favorable alleles were contributed by Yumai 57. The QTLs for 1000-grain weight were located on different intervals from the QTLs for grains per spike, which was beneficial to genetic recombinant for them in wheat breeding programs.

Keywords: Common wheat (*Triticum aestivum* L.); Grain yield; Marker-assisted selection; QTL mapping; Spike related trait

穗粒数和千粒重是籽粒产量的重要组成成分, 因此研究穗部相关性状的遗传机理对提高小麦籽粒产量具有重要的意义。籽粒产量及穗部相关性状是

由多基因控制的数量性状, 遗传基础复杂, 并且容易受到环境影响^[1]。DNA 分子标记, 如 RFLP 和 SSR, 以及遗传图谱, 为探讨多基因控制的数量性状提供

本研究由国家自然科学基金项目(30671270), 国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2006AA10Z1E9 和 2006AA100101), 山东省良种工程项目(LN2006-6)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 田纪春, E-mail: jctian@sdau.edu.cn; Tel: 0538-8242040

第一作者联系方式: E-mail: zkp66@126.com

Received(收稿日期): 2008-06-11; Accepted(接受日期): 2008-09-03.

了有力的研究工具^[2], 其中, SSR 标记因具多态性高、共显性、容易检测等优点, 被广泛应用于分子标记辅助育种。

国内外学者在不同遗传背景及环境下对小麦籽粒产量及穗部相关性状的 QTL 进行了一些研究, Börner 等^[3]利用 Opata 85/W7984 构建的 RIL 群体及 RFLP 标记的遗传图谱, 定位了籽粒产量及相关性状的 64 个 QTLs; Li 等^[4]利用 Chuan 35050/Shannong 483 的 RIL 群体, 检测到影响籽粒产量、千粒重、穗粒数、有效穗数、可育小穗数、不育小穗数和总小穗数的 46 个 QTL, 每个 QTL 可解释 4.42%~70.25% 的表型变异, 4 个 QTL 簇位于 1D、2A、6B 和 7D 染色体上。Kuchel 等^[5]利用 Trident/Molineux 的 DH 群体, 在 18 个环境中定位了 5 个籽粒产量的 QTL, 位于 1B、2D、3D、4A 和 4D 染色体上。Kumar 等^[6]利用 2 个作图群体 (WL711/PH132 和 Opata 85/W7984) 及两种复合区间作图法 (CIM 和 MCIM) 定位了籽粒产量及相关性状的 QTL, 其中 6 个 QTL 在各环境中稳定表达, 表现为一因多效的特性。Ma 等^[7]利用南大 2419/望水白的 RIL 和永久 F₂ 群体, 检测到控制穗长、总小穗数、可育小穗数、不育小穗数和小穗着生密度的 61 个 QTL, 每个 QTL 可解释 7.9%~36.3% 的表型变异。目前, 用于籽粒产量及相关性状 QTL 定位研究的遗传群体, 有些是亚种间杂交^[1,6], 这虽然对构建图谱可提供丰富的差异, 但对于真正应用于育种实践来说, 选用品种间杂交组合不但必要, 而且更贴近育种目标, 特别是有些重要的经济性状或农艺性状, 在亚种间或变种间的杂交后代中, 不表现或表现不充分, 难以获得有关完整的遗传信息^[8]。

花培 3 号和豫麦 57 是我国黄淮海区大面积推广的栽培小麦品种, 并为许多杂交组合的亲本材料。本试验用这 2 个品种构建了 DH 群体和 SSR 分子遗传图谱, 基于混合线性模型^[9]的 QTLNetwork 2.0^[10] 软件, 研究籽粒产量及穗部相关性状(穗长、穗粒数、总小穗数、可育小穗数、小穗着生密度、千粒重和粒径)的 QTL 及其遗传效应, 探讨 QTL 定位与生物信息学分析相结合的方法, 以期小麦分子标记辅助选择和基因聚合育种, 以及在育种中合理利用花培 3 号和豫麦 57 提供依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料

花培 3 号和豫麦 57 杂交, 经染色体加倍获得 168 个双单倍体 (DH) 系, 该群体及亲本由河南省农业科学院海燕研究员提供。花培 3 号和豫麦 57 分别于 2006 年和 2004 年通过河南省^[11] 和国家品种审定^[12],

在黄淮海区推广面积很大, 在农艺性状和品质性状方面有较大差异^[11-12], 花培 3 号是大穗大粒品种, 分蘖成穗率中等, 而豫麦 57 是中穗多穗型品种, 分蘖成穗率高。

1.2 田间试验

于 2005—2006 年度在山东农业大学试验农场及 2006—2007 年度在山东农业大学试验农场和安徽宿州市农科所种植 DH 系及其亲本, 完全随机区组设计。2005 年 3 行区种植, 行长 2 m, 行距 0.25 m。2006 年 4 行区种植, 行长 2 m, 行距 0.25 m。按当地小麦产量比较试验进行田间管理。

将各株系每个小区的籽粒混收, 计算产量。收获前, 每个株系随机选 10 株, 考查穗长、穗粒数、总小穗数、可育小穗数, 小穗着生密度 = (总小穗数/穗长) × 100, 利用 Perten SKCS4100 型单粒谷物测定仪测定籽粒千粒重和粒径, 各性状取平均值, 用于数据分析。

1.3 数据统计和 QTL 分析

利用 SPSS 13.0 软件对籽粒产量及穗部相关性状进行数据统计分析。利用两亲本从 2002 对不同来源的 SSR 引物 (1 623 对 SSR 引物和 379 对 EST-SSR 引物) 筛选多态性, 270 对 SSR 引物和 17 对 EST-SSR 引物在群体上扩增清晰, 并有差异的标记位点。利用 MAPMAKER/EXP3.0 软件构建了 305 个 SSR 标记的遗传图谱^[13], 利用基于混合线性模型^[9]的 QTLNetwork 2.0^[10] 软件进行 QTL 分析。以 $P = 0.005$ 为统计检测阈值, 即当标记的 P 值小于统计检测阈值时, 认为该标记处存在 1 个与性状有关的 QTL; 最后将检测到的所有 QTL 以及它们之间的上位性互作整合到一个全 QTL 模型中, 用基于 Gibbs 抽样的 Bayesian 方法估计遗传效应。

2 结果与分析

2.1 籽粒产量及穗部相关性状的变异

两亲本性状上差异较大 (表 1 和图 1), 父本豫麦 57 在籽粒产量、穗粒数、总小穗数、小穗着生密度和可育小穗数上为高值亲本, 而母本花培 3 号在穗长、千粒重和粒径上为高值亲本。DH 群体在所研究的 8 个性状上变异幅度大, 呈现连续正态分布, 并存在明显的双向超亲分离现象, 表明为多基因控制的数量性状, 适合进行 QTL 定位分析^[14]。

2.2 籽粒产量及穗部相关性状的的相关性分析

由表 2 可见, 穗粒数和小穗着生密度正相关性最高, 相关系数 (r) 为 0.895 ($P < 0.01$), 其次是籽粒产量和穗粒数, 相关系数为 0.885 ($P < 0.01$)。穗长和小穗着生

表 1 籽粒产量及穗部相关性状的变异

Table 1 Henotypic performance of grain yield and spike related traits in 168 DH lines derived from a cross of Huapei 3 × Yumai 57 in the three environments

性状 Trait	亲本 Parent		DH 群体 DH population					
	花培 3 号 Huapei 3	豫麦 57 Yumai 57	平均值 Mean	最大值 Maximum	最小值 Minimum	标准差 SD	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
籽粒产量 Grain yield (g m ⁻²)	681.51	791.84	641.95	854.06	426.41	78.02	0.18	-0.05
穗粒数 Grains per spike	33.6	44.8	40.4	54.0	27.0	4.9	0.24	0.06
穗长 Spike length (cm)	9.8	8.2	8.6	10.9	6.7	0.9	0.08	-0.51
总小穗数 Spikelets per spike	16.4	21.1	19.1	22.0	16.0	1.3	-0.04	0.08
小穗着生密度 Compactness	17.3	25.7	21.5	28.6	14.3	2.6	0.19	-0.05
可育小穗数 Fertile spikelets per spike	16.4	18.1	19.2	23.0	16.0	1.5	0.01	-0.20
千粒重 1000-grain weight (g)	56.7	40.7	43.9	66.0	30.2	5.2	0.53	0.96
粒径 Grain diameter (cm)	2.9	2.4	2.5	3.2	1.9	0.3	-0.22	-0.81

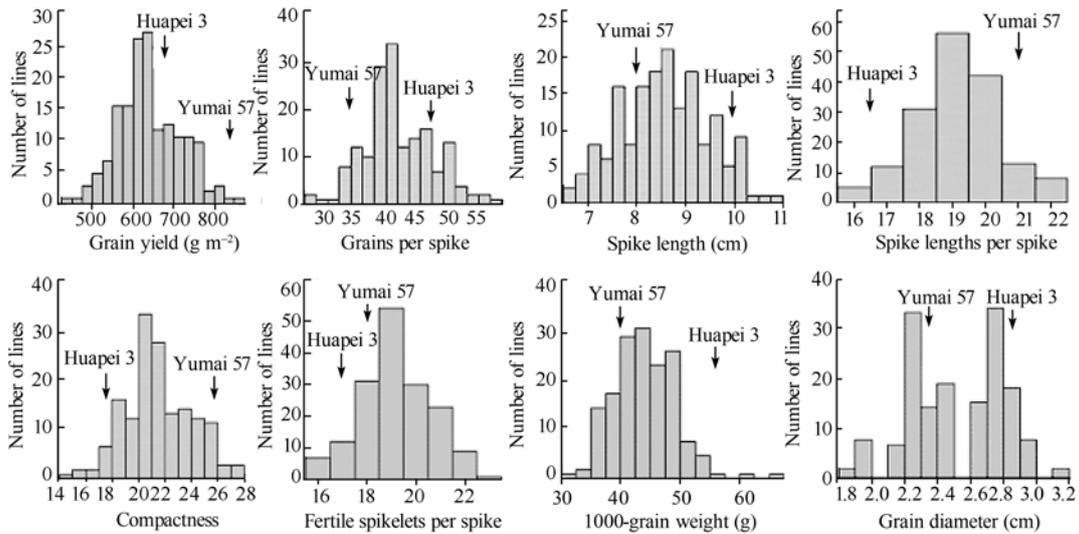


图 1 在 2 年 3 个环境中花培 3 号×豫麦 57 DH 群体 168 个株系的籽粒产量及穗部相关性状的变异分布

Fig. 1 Frequency distribution of grain yield and spike related traits in 168 doubled haploid lines derived from the cross of Huapei 3 × Yumai 57 evaluated at 3 environments

表 2 籽粒产量及穗部相关性状间的相关性分析

Table 2 Coefficients of pairwise correlations of the mean values of grain yield and spike related traits in the three environments

性状 Trait	籽粒产量 Grain yield	穗粒数 Grains per spike	穗长 Spike length	总小穗数 Spikelets per spike	小穗着生密度 Compactness	可育小穗数 Fertile spikelets per spike	千粒重 1000-grain weight
穗粒数 Grains per spike	0.885**						
穗长 Spike length	-0.803**	-0.795**					
总小穗数 Spikelets per spike	0.478**	0.481**	0.100				
小穗着生密度 Compactness	0.872**	0.895**	-0.803**	0.478**			
可育小穗数 Fertile spikelets per spike	0.377**	0.372**	0.131	0.833**	0.377**		
千粒重 1000-grain weight	-0.037	-0.052	-0.290	-0.137	-0.037	-0.212**	
粒径 Grain diameter	-0.030	-0.018	-0.153*	-0.257**	0.001	-0.351**	0.747**

密度为高度负相关($r = -0.803, P < 0.01$), 籽粒产量与千粒重的为负相关($r = -0.037$), 但未达到显著水平。

2.1.3 籽粒产量和穗部相关性状的 QTL 定位及效应分析 利用基于混合线性模型^[9]的 QTLNet-

work 软件^[10], 在 $P < 0.005$ 时, 检测到控制籽粒产量及穗部相关性状的 27 个加性效应和 13 对上位效应, 其中 8 个加性效应位点具有环境互作效应(表 3 和表 4)。

表 4 籽粒产量及穗部相关性状的上位效应
Table 4 Estimated epistasis (AA) of QTLs for grain yield and spike related traits in the three environments

性状 Trait	QTL	标记区间 Flanking marker	位置 Position (cM)	QTL	标记区间 Flanking marker	位置 Position (cM)	上位 效应 AA	贡献率 H^2 (%)
籽粒产量 Grain yield	<i>qGY2A</i>	Xwmc401-Xbarc353	70.8	<i>qGY4D</i>	Xgwm34-Xbarc376	1.0	17.59	2.25
	<i>qGY2Db</i>	Xgwm311.2-Xcfd50	145.1	<i>qGY3B</i>	Xgwm194-Xcfa2173	67.0	23.52	4.03
	<i>qGY6A</i>	Xwmc553-Xgwm732	58.3	<i>qGY6B</i>	Xcfa2187-Xgwm219	1.0	29.91	6.51
穗粒数 Grains per pike	<i>qSgn2A</i>	Xbarc296-Xwmc582	69.7	<i>qSgn3A</i>	Xcfd40-Xbarc1097	2.4	1.13	3.47
总小穗数 Spikelets per spike	<i>qSps2A</i>	Xbarc296-Xwmc582	69.4	<i>qSps2B</i>	Xbarc373-Xwmc477	76.6	0.43	4.99
小穗着生密度 Compactness	<i>qSc2A</i>	Xbarc296-Xwmc582	69.7	<i>qSc3A</i>	Xcfd40-Xbarc1097	2.4	0.59	3.33
可育小穗数 Fertile spikelets per spike	<i>qFsps1B</i>	Xwmc406-Xbarc156	24.7	<i>qFsps1D</i>	Xcfd19-Xwmc93	49.9	-0.45	5.75
	<i>qFsps2B</i>	Xwmc770-Xwmc179	58.6	<i>qFsps6D</i>	Xbarc054-Xgwm55	77.4	-0.37	3.77
千粒重 1000-grain weight	<i>qTgw2D</i>	Xbarc129.2-Xcfd50	127.4	<i>qTgw5D</i>	Xwmc630.2-Xcfd40	2.0	1.43	5.37
	<i>qTgw6Aa</i>	Xbarc023-Xbarc1077	34.5	<i>qTgw7A</i>	Xbarc049-Xwmc530	75.7	-1.69	7.42
粒径 Grain diameter	<i>qGd 2D</i>	Xwmc18-Xwmc170.2	60.9	<i>qGd 7Db</i>	Xgwm437-Xwmc630.1	127.6	-0.07	4.10
	<i>qGd 6B</i>	Xcfa2187-Xgwm219	4.0	<i>qGd 7A</i>	Xbarc259-Xwmc596	54.7	0.08	5.43
	<i>qGd 6D</i>	Xgwm55-Xgwm133.2	82.9	<i>qGd 7Da</i>	Xbarc244-Xbarc352	56.6	1.44	5.37

籽粒产量的 3 个加性 QTL 位点, 位于 1D、4A 和 5D 染色体, 可分别解释产量变异的 14.07%、4.52% 和 10.32%(表 3 和图 2), 3 个加性效应位点的增效等位基因均来源于父本豫麦 57, 这与豫麦 57 具有较高的籽粒产量是一致的。*qGY5D* 位点具有环境互作效应, 可解释 11.28% 的表型变异。检测到 3 对控制籽粒产量的上位 QTL 位点, 位于染色体 2A-4D、2D-3B 和 6A-6B(表 4), 可分别解释 2.25%、4.03% 和 6.51% 的表型变异, 没有检测到上位与环境的互作效应。

穗粒数的 3 个加性 QTL, 位于 2D、4D 和 5D 染色体, 可分别解释穗粒数变异的 12.24%、5.06% 和 11.67%(表 3 和图 2)。*qSgn2D* 的遗传贡献率最大, 可解释 12.24% 的表型变异。*qSgn4D* 位点的增效等位基因来源于花培 3 号, 其他 2 个加性效应位点的增效等位基因来源于豫麦 57。*qSgn5D* 位点与环境互作, 贡献率为 10.25%。1 对控制穗粒数的上位 QTL, 位于染色体 2A-3A(表 4), 可解释 3.47% 的表型变异, 没有检测到上位与环境的互作效应。

穗长的 5 个加性 QTL, 位于 2B、2D、4D、5D 和 6B 染色体, 单个 QTL 可解释穗长变异的 2.68%~15.63%(表 3 和图 2), *qSl2D* 的遗传效应值最大, 可解释 15.63% 的表型变异, 仅 *qSl4D* 位点的增效等位基因均来源于豫麦 57, 其余 4 个位点的增效等位基因来源于花培 3 号。*qSl2B* 位点与环境互作, 效应值为 6.28%。没有检测到控制穗长的上位 QTL 位点。总小穗数的 4 个加性 QTL, 位于 1B、4A、5D 和 7A 染色体, 可分别解释总小穗数变异的 1.48%、4.37%、

13.83% 和 1.22%(表 3 和图 2), *qSps5D* 的遗传贡献率最大, 可解释 13.83% 的表型变异。*qSps1B* 和 *qSps5D* 与环境互作, 其互作效应为 23.60%。1 对控制总小穗数的上位 QTL, 位于染色体 2A-2B(表 4), 可解释 4.99% 的表型变异, 没有检测到上位与环境的互作效应。

小穗着生密度的 3 个加性 QTL, 位于 2D、4D 和 5D 染色体, 可分别解释小穗粒数变异的 11.41%、5.22% 和 12.26%(表 3 和图 2), *qSc5D* 的遗传贡献率最大, 可解释 12.26% 的表型变异。*qSc4D* 位点的增效等位基因来源于花培 3 号, 其他 2 个位点的等位基因来源于豫麦 57。*qSc5D* 位点与环境互作, 可解释 13.18% 的表型变异。1 对控制小穗着生密度的上位 QTL, 位于染色体 2A-3A(表 4), 可解释 3.33% 的表型变异, 没有检测到上位与环境的互作效应。

结实小穗数的 2 个加性 QTL, 位于 4A 和 5D 染色体, 可分别解释结实小穗数变异的 5.02% 和 10.22% (表 3 和图 2), 2 个位点的增效等位基因均来源于豫麦 57, *qFsps5D* 位点环境互作, 互作效应为 16.22%。2 对控制结实小穗数的上位 QTL, 位于染色体 1B-1D 和 2B-6D(表 4), 可分别解释 5.75% 和 3.77% 的表型变异, 没有检测到上位与环境的互作效应。

千粒重的 3 个加性 QTL, 位于 3B、4B 和 6A 染色体, 可分别解释千粒重变异的 3.36%、4.39% 和 14.64% (表 3 和图 2), *qTgw6Ab* 的遗传贡献率最大, 可解释 14.64% 的表型变异。3 个位点的增效等位基

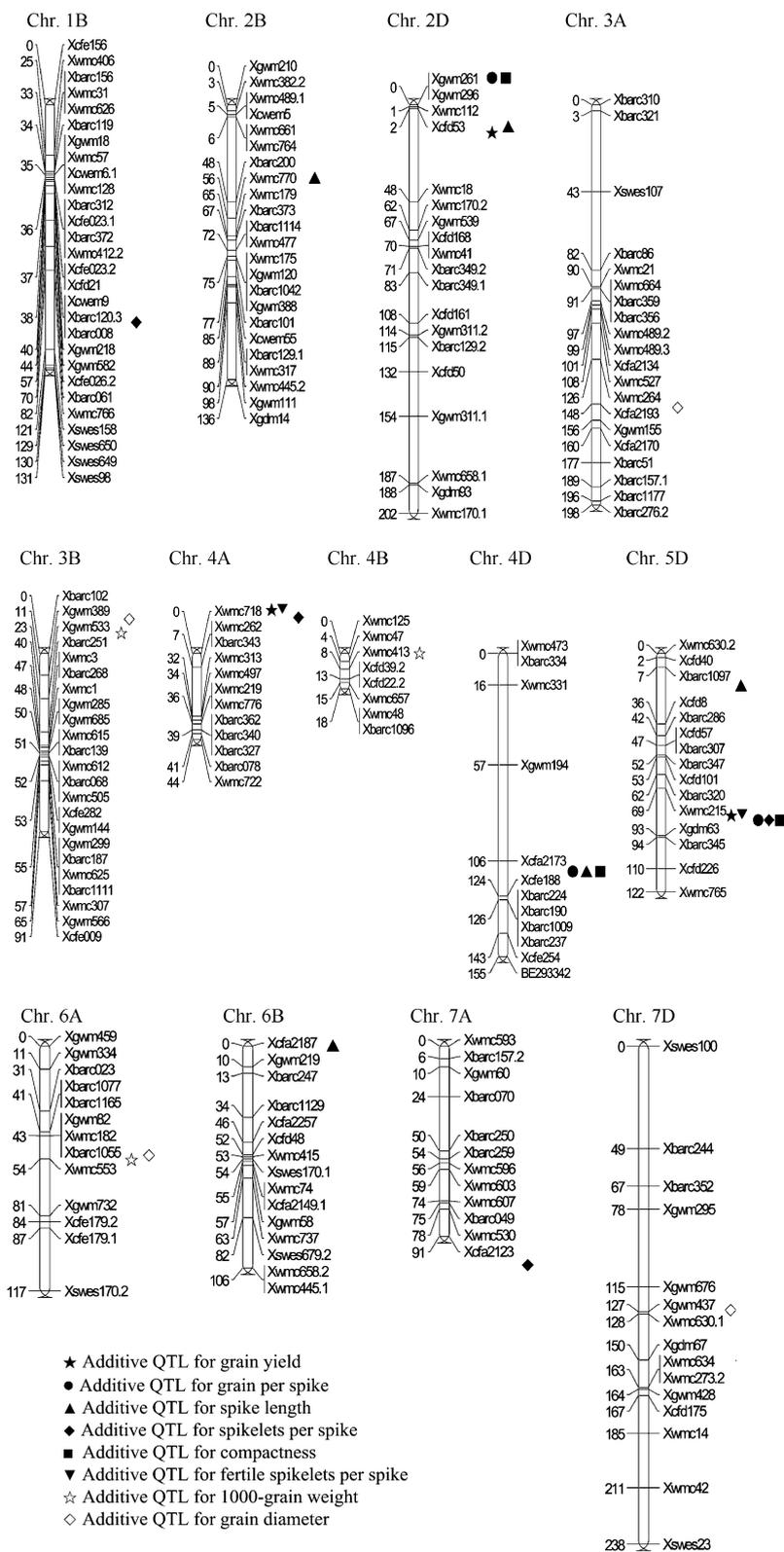


图 2 小麦籽粒产量及穗部相关性状的加性 QTL 位点在染色体上的位置

Fig. 2 Positions of additive QTLs conferring grain yield and spike related traits in 168 doubled haploid lines derived from the cross of Huapei 3 × Yumai 57 evaluated in the three environments

因均来源于花培 3 号, 这与花培 3 号具有较大的千粒重相对应。没有检测到加性与环境的互作效应。

2 对控制千粒重的上位 QTL, 位于染色体 2D-5D 和 6A-7A (表 4), 可分别解释 5.37% 和 7.42% 的表型变

异, 没有检测到上位与环境的互作效应。上位效应总的贡献率是 12.79%。

籽粒粒径的 4 个加性 QTL, 位于 3A、3B、6A 和 7D 染色体, 可分别解释粒径变异的 1.72%、6.34%、13.80%和 6.35% (表 3 和图 2), *qGd6A* 的遗传贡献率最大, 可解释 13.80%的表型变异。4 个位点的增效等位基因均来源于花培 3 号, 这与花培 3 号具有较大的粒径相对应。没有检测到加性与环境的互作效应。3 对控制籽粒粒径的上位 QTL, 位于染色体 2D-7D、6B-7A 和 6D-7D(表4), 可分别解释 4.10%、5.43%和 5.37%的表型变异, 没有检测到上位与环境的互作效应。上位效应总的贡献率是 15.90%。

3 讨论

本研究应用基于混合线性模型^[9]的 QTLNet-work 2.0^[10]软件, 既可分析加性效应, 又可分析上位效应, 可提供更多的信息。除穗长外, 其他 7 个性状均检测到非等位基因之间的上位效应, 因此进行分子标记辅助育种和聚合育种时, 必须同时考虑对这些 QTL 有影响的其他位点的作用。

3.1 QTL 定位结果的一致性分析

本研究定位的小麦籽粒产量及穗部相关性状的 QTL, 与前人研究结果比较, 有些 QTL 位点位于相同或相似的位置。位于 2D 染色体上的 *qGY2Da* 对籽粒产量的遗传贡献率最大, 可解释 14.07%的表型变异, 并在 3 个环境中稳定表达, 可用于分子标记辅助选择, 该位点与 Narasimhamoorthy 等^[15]检测到的 *QHd.ksu-2D*(遗传贡献率为 12.2%)和 Huang 等^[16]检测到的 *QYld.ipk-2D.1*(遗传贡献率为 11.5%)相比, 遗传效应值略大, 它们可能是 2D 染色体上控制籽粒产量的同一个 QTL 位点。Börner 等^[3]对小麦的穗长、穗粒数、穗粒重和千粒重进行了定位研究, 发现位于 2D 染色体上的产量构成因子的 QTL 之间彼此相近或相同, 推测 2D 上控制产量构成因子的 QTL 可能是光周期 *Ppd-D* 的一因多效; Ma 等^[7]在 2DS 位置定位了穗长和小穗着生密度的 QTL, Kumar 等^[6]在 2DS 位置检测到控制籽粒产量、收获指数、穗长、总小穗数和穗粒数的 QTL。Rebetzke 等^[17]研究报道, 位于 2DS 的 *Rht8* 基因有增加穗粒数、提高产量的作用, 本试验在 2DS 上检测到控制籽粒产量、穗粒数和小穗着生密度的 QTL, 位于 *Rht8* 基因相似的位置^[17-18],

可能与 *Rht8* 基因有关, 也可能与光周期 *Ppd-D* 的一因多效有关, 或者二者的共同作用, 有待于进一步研究证明。

位于 4A 染色体上的 *qGY4A* 是一个微效基因, 与 *QGyld.agt-4A*^[5]位点位置相近, 并在相同的位置检测到控制总小穗数和可育小穗数的 QTL, Ma 等^[7]在 4A 染色体相同的位置定位了穗长和可育小穗数的 QTL, Kumar 等^[6]在相近的位置检测到控制穗长和总小穗数的 QTL。位于 5D 染色体区段 Xwmc215-Xgdm63 上的 *qGY5D* 位点, 可解释籽粒产量变异的 10.32%, 该位点与已经报道的籽粒产量相关 QTL 均不相同, 在 5D 染色体相同的区段, 同时检测到控制穗粒数、总小穗数、小穗着生密度和可育小穗数的 QTL, 遗传效应值分别为 11.67%、13.83%、12.26%和 10.22%, 为主效 QTL 位点, 并且遗传效应方向相同, 增效等位基因来源于豫麦 57, 可用于分子标记辅助选择。另外, 在 5D 染色体上还定位了 1 个控制穗长的 QTL 位点, 位于 Xbarc1097-Xcfd8 区间, 与 *QSl.ccsu-5D.1*^[6]的位置相距较远, 可能是控制穗长的 2 个不同的 QTL 位点。在 7A 染色体上控制总小穗数的 *qSps7A*(遗传贡献率为 1.12%)与 Ma 等^[7]定位的 *QSpn.nau-7A* 位置接近(遗传贡献率为 12.20%), 但遗传贡献率差异较大, 有待于进一步探讨两位点是否为 7A 染色体上控制总小穗数的同一 QTL 位点。在 3B 染色体上控制千粒重的 *qTgw3B*(遗传贡献率为 3.36%)与 Huang 等^[2]定位的 *QTgw.crc-3B*(遗传贡献率为 3.70%)位置相近, 均为微效 QTL 位点。位于 6A 染色体上的 *qTgw6Ab* 对千粒重的遗传贡献率最大, 可解释 14.64%的表型变异, 并在 3 个环境中稳定表达, 可用于分子标记辅助选择, 与 Huang 等^[2]定位的 *QTgw.crc-6A*(遗传贡献率为 13.9%)位置相同, 均为主效 QTL 位点, Groos 等^[19]在相同的位置也检测到控制千粒重的 QTL 位点。本研究中, 在 4D 染色体 Xcfa2173-Xcfe188 区段同时检测到控制穗粒数、穗长和小穗着生密度的 QTL 位点, 在该区段未见过同类 QTL 报道。

本研究首次定位了籽粒粒径的 QTL 位点, 检测到控制粒径的 4 个加性 QTL 和 3 对上位效应位点, 其中位于 6A 染色体的 *qGd6A* 的遗传贡献率为 13.80%, 并且在各环境中稳定表达, 可用于分子标记辅助选择。

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。不同的定位群体和试验地点所定位的同一性状的某些 QTL 具有很好的一致性, 尤其是有些效应大的 QTL, 在不同来源的群体间保守存在, 这对 QTL 的精细定位、图位克隆和分子标记辅助选择具有更重要的实践价值, 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。

3.2 QTL 位点的“一因多效性”和性状的相关性

在检测小麦籽粒产量及穗部相关性状的 QTL 过程中, 发现 QTL 分布有区域化趋势, 表现出一因多效或紧密连锁效应, 高度相关的性状间有一些共同的 QTL 位点^[2,7](图 2)。本研究定位的 8 个性状的 27 个加性效应 QTL 位点, 在 2D 染色体区段 Xgwm261-Xcfd53, 检测到控制籽粒产量、穗粒数、穗长、小穗着生密度 4 个性状的 QTL 位点, 5D 染色体区段 Xwmc215-Xgdm63, 检测到控制籽粒产量、穗粒数、总小穗数、可育小穗数和小穗着生密度 5 个性状的 QTL 位点。集中分布的 QTL 之间既有同向连锁, 也有反向连锁。如在 2D 染色体区段 Xgwm261-Xcfd53, 控制穗长的 *qSl2D* 为正向加性效应, 而 *qGY2Da*、*qSgn2D* 和 *qSc2D* 3 个位点为负向加性效应, 与 *qSl2D* 的遗传作用方向相反, 表明这些 QTLs 可能是紧密连锁的, 容易造成遗传累赘, 需要通过精细定位及分子标记辅助选择, 打破连锁; 在 5D 染色体区段 Xwmc215-Xgdm63 控制籽粒产量、穗粒数、总小穗数、可育小穗数和小穗着生密度 5 个性状的 QTL 位点的遗传贡献率较大且遗传效应方向相同, 增效等位基因均来源于豫麦 57, 表明这些 QTL 可能是一因多效, 可利用这些正向连锁实现籽粒产量、穗粒数、总小穗数、可育小穗数和小穗着生密度的同步提高, 用于分子标记辅助育种和聚合育种。

千粒重与籽粒粒径极显著正相关, 相关系数为 0.747, 在 6A 染色体的 Xbarc1055-Xwmc553 区段检测到同时控制千粒重与籽粒粒径的加性 QTL 位点, 遗传效应分别为 14.64% 和 13.80%, 遗传效应方向相同, 增效等位基因来源于花培 3 号。千粒重与籽粒产量、穗长、总小穗数、穗粒数、可育小穗数和小穗着生密度相关不显著, 3 个与千粒重有关的 QTL 位点分别独立位于 3 条不同染色体的 3 个区域, 这可能是千粒重比其他产量性状的变异小的遗传基础^[20],

这有利于实现穗粒数与粒重的遗传重组。

4 结论

利用 2 个小麦品种花培 3 号和豫麦 57 杂交获得的 DH 群体及其构建的小麦遗传图谱, 检测到控制籽粒产量及穗部相关性状的 27 个加性效应和 13 对上位效应位点, 其中 8 个加性效应位点具有环境互作效应。5D 染色体区段 Xwmc215-Xgdm63, 检测到控制籽粒产量、穗粒数、总小穗数、可育小穗数和小穗着生密度 5 个性状的 QTL 位点, 各位点的遗传贡献率较大且遗传效应方向相同, 增效等位基因均来源于豫麦 57, 可用于分子标记辅助育种和聚合育种。

致谢: 河南省农业科学院海燕研究员提供试验材料, 中国农业科学院夏先春博士惠赠部分引物, 安徽省宿州市农业科学研究所朱卫生研究员帮助进行试验材料的田间种植和性状调查, 在此一并致谢。

References

- [1] Kearsley M J, Pooni H S. The Genetical Analysis of Quantitative Traits. London: Chapman and Hall, 1996. p 65
- [2] Huang X Q, Cloutier S, Lycar L, Radovanovic N, Humphreys D G, Noll J S, Somers D J, Brown P D. Molecular detection of QTLs for agronomic and quality traits in a doubled haploid population derived from two Canadian wheats (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2006, 113: 753-766
- [3] Börner A, Schumann E, Furste A, Coster H, Leithold B, Röder M S, Weber W E. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2002, 105: 921-936
- [4] Li S S, Jia J Z, Wei X Y, Zhang X C, Li L Z, Chen H M, Fan Y D, Sun H Y, Zhao X H, Lei T D, Xu Y F, Jiang F S, Wang H G, Li L H. A intervarietal genetic map and QTL analysis for yield traits in wheat. *Mol Breed*, 2007, 20: 167-178
- [5] Kuchel H, Williams K, Langridge P, Eagles H A, Jefferies S P. Genetic dissection of grain yield in bread wheat: II. QTL-by-environment interaction. *Theor Appl Genet*, 2007, 115: 1015-1027
- [6] Kumar K, Kulwal P L, Balyan H S, Gupta P K. QTL mapping for yield and yield contributing traits in two mapping populations of bread wheat. *Mol Breed*, 2007, 19: 167-177
- [7] Ma Z, Zhao D, Zhang C, Zhang Z, Xue S, Lin F, Kong Z, Tian D, Luo Q. Molecular genetic analysis of five spike-related traits in wheat using RIL and immortalized F₂ populations. *Mol Gen Genomics*, 2007, 277: 31-42
- [8] Torada A, Koike M, Mochida K, Ogihara Y. SSR-based linkage map with new markers using an intraspecific population of com-

- mon wheat. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 1042–1051
- [9] Wang D L, Zhu J, Li Z K, Paterson A H. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL \times environment interactions by mixed linear model approaches. *Theor Appl Genet*, 1999, 99: 1255–1264
- [10] Yang J, Zhu J. Predicting superior genotypes in multiple environments based on QTL effects. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 1268–1274
- [11] Hai Y(海燕), Kang M-H(康明辉). Breeding of a new wheat variety Huapei 3 with high yield and early maturing. *Henan Agric Sci (河南农业科学)*, 2007, (5): 36–37 (in Chinese)
- [12] Guo C-Q(郭春强), Bai Z-A(柏志安), Liao P-A(廖平安), Jin W-K(靳文奎). New high quality and yield wheat variety Yumai 57. *China Seed (中国种业)*, 2004, (4): 54 (in Chinese)
- [13] Zhang K P, Zhao L, Tian J C, Chen G F, Jiang X L, Liu B. A genetic map conducted using a doubled haploid population derived from two elite Chinese common wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *J Integr Plant Biol*, 2008, 50: 941–950
- [14] Cao G, Zhu J, He C, Gao Y, Yan J, Wu P. Impact of epistasis and QTL \times environment interaction on the developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 153–160
- [15] Narasimhamoorthy B, Gill B S, Fritz A K, Nelson J C, Brown-Guedira G L. Advanced backcross QTL analysis of a hard winter wheat \times synthetic wheat population. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 787–796
- [16] Huang X Q, Cöster H, Ganai M W, Röder M S. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2003, 106: 1379–1389
- [17] Rebetzke G J, Richards R A, Fischer V M, Mickelson B J. Breeding long coleoptile, reduced height wheats. *Euphytica*, 1999, 106: 159–168
- [18] Korzun V, Röder M S, Ganai M W, Worland A J, Law C N. Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat: Part I. Molecular mapping of *Rht8* on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 1998, 96: 1104–1109
- [19] Groos C, Robert N, Bervas E, Charmet G. Genetic analysis of grain protein-content, grain yield and thousand-kernel weight in bread wheat. *Theor Appl Genet*, 2003, 106: 1032–1040
- [20] Jiang K-F(蒋开锋), Zheng J-K(郑家奎). Yield component traits of hybrid rice stability and its relativity research. *Chin J Rice Sci (中国水稻科学)*, 2001, 15(1): 67–69 (in Chinese with English abstract)