

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2010.00771

基于 QTL 定位分析小麦株高的杂种优势

李卓坤¹ 谢全刚¹ 朱占玲¹ 刘金良² 韩淑晓¹ 田宾¹ 袁倩倩¹
田纪春^{1,*}

¹ 山东农业大学 / 国家作物生物学重点实验室小麦品质育种室, 山东泰安 271018; ² 肥城市汶阳镇农业技术推广站, 山东肥城 271600

摘要: 为探讨小麦株高杂种优势的分子遗传基础, 以小麦品种花培 3 号和豫麦 57 杂交 F₁ 经染色体加倍获得的 DH 群体 168 个株系为材料, 构建了一套含 168 个杂交组合的“永久 F₂”群体。利用复合区间作图法, 在 3 个环境中进行了基于 QTL 定位的株高杂种优势分析, 共检测到 3 个加性效应位点、2 个显性效应位点、4 对上位效应位点(包括加性×加性、加性×显性、显性×加性和显性×显性)和 20 个杂种优势位点。位于 2D、4D 和 5B₂ 染色体上的 *QPh2D*、*QPh4D* 和 *QPh5B₂* 在 3 个环境中同时被检测到, 受环境影响小, 表达稳定。在 2D 染色体上相近的区域定位出多个杂种优势位点, 其中 *QPh2D-2* 和 *QPh2D-7* 可解释杂种优势表型变异的 29.77% 和 55.77%。在 7D 染色体的 *Xwmc273.2-Xcfd175* 之间定位出同一个杂种优势位点 *Qph7D-2*。结果表明, 在 2D、4D 和 7D 染色体上这些区域存在一些对小麦株高的杂种优势起重要作用的位点。

关键词: 小麦; “永久 F₂”群体; 株高; QTL; 杂种优势位点

Analysis of Plant Height Heterosis Based on QTL Mapping in Wheat

LI Zhuo-Kun¹, XIE Quan-Gang¹, ZHU Zhan-Ling¹, LIU Jin-Liang², HAN Shu-Xiao¹, TIAN Bin¹, YUAN Qian-Qian¹, and TIAN Ji-Chun^{1,*}

¹ Group of Quality Wheat Breeding of Key Laboratory of Crop Biology, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China; ² Wenyang Agro-technique Extension Station of Feicheng City, Wenyang Town, Feicheng 271600, China

Abstract: Plant height (PH) is an important indicator for plant type, population size, biomass, and resistance to lodging. Besides, it is also associated with grain yield in cereal crops. Thus, it is a constant focus in genetics and heterosis of wheat (*Triticum aestivum* L.). This study aimed at studying the molecular genetic basis of plant height heterosis in wheat. From a set of doubled haploid (DH) lines derived from Huapei 3 × Yumai 57, an “immortalized F₂” population was constructed with 168 single crosses. The DH lines, IF₂ population, and the parents were evaluated for plant height in three environments, i.e., in Tai'an, Shandong Province in 2007 and 2008 cropping seasons and in Jiyuan, Henan Province in 2008 cropping season. Based on the genetic map of quantitative trait locus (QTL) constructed in our previous study, we analyzed the heterosis of PH of wheat using the composite interval mapping method. A total of three additive QTLs, two dominance QTLs, four pairs of epistatic QTLs (including additive × additive, additive × dominance, dominance × additive, dominance × dominance), and 20 heterotic loci were detected for PH in the three environments. Two QTLs, *QPh2D* and *QPh4D*, were detected on chromosomes 2D and 4D with minor interaction of additive by environment. In addition, several other heterotic loci for PH were also identified on chromosome 2D in very close regions with similar marker intervals. Of them, QTLs *QPh2D-2* and *QPh2D-7* explained the variance of PH by 29.77% and 55.77%, respectively. Another QTL associated with PH heterosis, *QPh7D-2*, was mapped in the marker interval between *Xwmc273.2* and *Xcfd175* on chromosome 7D in the three environments. The results indicated that a few QTLs on chromosomes 2D, 4D, and 7D play an important role in PH heterosis in wheat. These loci have potential use for the improvement of PH in wheat breeding assisted with molecular markers.

Keywords: Wheat; Immortalized F₂ population; Plant height; Quantitative trait locus; Heterotic loci

本研究由国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2009CB118301), 国家自然科学基金项目(30971764)和农业部行业科研基金项目(nyhyzx07-002)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: lizk1984@163.com; Tel: 0538-8248196-3

Received(收稿日期): 2009-11-04; Accepted(接受日期): 2010-01-06.

杂种优势是生物界的一种普遍现象,其概念提出近一个世纪,已有显性假说^[1-2]、超显性假说^[3-4]和上位性互作^[5]等理论从不同角度解释其遗传机制,但因其形成机制的复杂性,任何假说都无法做出圆满的解释。随着分子标记技术的发展,特别是植物基因组研究的开展和高密度分子标记连锁图的构建,使数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)转化为经典育种易于操纵或遗传工程可以克隆的孟德尔或准孟德尔单位提供了可能,从而使育种家从操作数量表型过渡到数量基因型,为杂种优势的遗传基础研究提供了强有力的手段。Stuber等^[6]分析了玉米杂种(Mo17×B73)优势产生的遗传机制,通过76个遗传标记对2个群体进行QTL定位,发现绝大多数QTL,其杂合子表型值高于任何纯合子,他们认为这些QTL之间的超显性是产生杂种优势的主要遗传基础。Xiao等^[7]利用一个粳粳杂交组合(9024×轮回422)获得的重组自交系(F_{7:8})分别与双亲杂交,得到相应的两个回交群体,用141个RFLP标记对杂种优势的遗传基础进行研究,结果表明显性效应是水稻杂种优势的主要遗传基础。Yu等^[8]利用汕优63的分离群体(F_{2:3})为材料研究发现10个产量QTL中有6个表现出超显性效应,但双向方差分析表明大多数QTL与其他位点存在显著的互作,包括加性基因之间、加性与显性基因之间以及显性基因之间都普遍存在,提出上位性是形成杂种优势的主要遗传基础。近年来,Mei等^[9]、Semel等^[10]、Luo等^[11]也通过QTL定位分析得出上位性互作对杂种优势具有重要作用。

根据分子标记基因型杂合度预测杂种优势的方法只属于间接的预测方法,并不能直接预测出杂种优势的大小。因此采用直接控制该性状的杂种优势位点(heterotic locus, HL)结果来分析该性状的杂种优势更为直接和有效。同时基于QTL定位分析的杂种优势预测方法既可以把杂种优势剖分到各个QTL位点上,便于分子水平的操作,又能直接用控制性状的QTL的遗传效应值来估算杂种优势的大小^[12]。然而这方面的研究较少,至今没有形成一套完整的分析方法。

株高是小麦(*Triticum aestivum* L.)最重要的农艺性状之一,与群体大小、生物学产量、经济产量和抗倒伏性有直接关系^[13],而且株高受主效基因和微效多基因的共同控制,表现为典型的数量性状遗传,度量比较简单,容易获得准确的观测值。许多学者

对株高的遗传机制进行了分析,已发现并定位了13个与株高相关的*Rht* (reduced height)主效基因和许多微效基因^[14],克隆了其中一些典型的数量性状的基因,如*Rht-B1b*、*Rht-D1b*、*Rht8*和*Rht9*等矮秆基因^[14-23]。同时株高具有受环境影响较小、遗传力高、杂种优势强的特点,是杂种优势遗传机制研究的理想性状之一^[24-26]。因此研究株高遗传学基础及杂种优势形成的机制对构建合理株型、增强抗倒伏性及产量形成具有重要意义。本研究以一个小麦“永久F₂”(immortalized F₂, IF₂)群体作为研究材料,对株高进行QTL定位分析,并基于QTL定位结果分析其杂种优势,以期为高产和抗倒伏亲本选择、组合配置以及品种选育提供参考,也为阐明小麦株高杂种优势机制提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 植物材料

高产、多抗的花培3号^[27]和综合性状优良的豫麦57^[28]杂交F₁通过花药培养,经染色体加倍获得168个双单倍体(DH)系。花培3号含矮秆基因*Rht-B1b*,豫麦57含矮秆基因*Rht-D1b*和*Rht8*^[14]。

根据Hua等^[29]的IF₂群体组配方案,将DH群体的168个家系随机分成两组,每组84个家系,从两组中随机各选择1个家系配成1个杂交组合,再从两组剩余的家系中各选出1个进行杂交组配,通过一轮杂交共组配84个杂交组合,再通过一轮随机组配,共获得168个杂交组合。在IF₂群体组配过程中,保证每个DH系在每轮组配过程中只出现一次。

1.2 田间试验

田间试验分别于2007年在山东农业大学教学基地(山东泰安),2008年在山东农业大学教学基地(山东泰安)和河南济源市农科所(河南济源)进行。采用完全随机区组设计,3行区,2次重复,行长2 m,行距0.25 m,株距10 cm。按当地小麦产量比较试验方案进行田间管理,生长期间没有发生倒伏和其他严重病害。小麦开花后对株高(分蘖节到最高分蘖穗顶部的高度,不包括麦芒)进行调查,每行从第3株开始连续调查10株,取平均值。计算每个环境中2个重复的平均值用于遗传分析。将2007年泰安点设为环境1,2008年泰安点设为环境2,2008年济源点设为环境3。

1.3 遗传连锁图谱

DH群体的遗传图谱由本实验室于2008年构建^[30],

含定位于小麦 21 条染色体的 323 个位点(包括 284 个 SSR、37 个 EST-SSR、1 个 ISSR 和 1 个 HMW 标记)。图谱全长 2 485.7 cM, 平均两个标记间的遗传距离是 7.67 cM, 形成 24 个连锁群。IF₂ 群体的基因型由 DH 群体基因型根据组配方式推知, 可利用 DH 群体的遗传连锁图对 IF₂ 群体的性状进行遗传分析。

1.4 QTL 分析

1.4.1 QTL 定位分析 利用基于混合线性模型^[31]的 QTLNetwork 2.0 软件^[32]对 IF₂ 群体株高进行 QTL 分析。以单个环境中 2 个重复的平均值作为输入数据, 以 $P = 0.05$ 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 及其上位性互作整合到一个全 QTL 模型中, 用基于 Gibbs 抽样的 Bayesia 方法估计遗传效应。QTL 的命名原则为“Q+性状名称缩写, 研究机构名称缩写, 染色体编号”^[33]。

1.4.2 杂种优势位点分析 利用 Heterosis 软件^[29]对杂种优势位点(heterotic locus, HL)进行定位。中亲优势值(heterosis value, HV) $HV = F_1 - MP$, 其中, F_1 为某个 IF₂ 杂交组合株高的平均值, MP 为双亲平均值。当某个杂合基因位点株高的表型值与纯合基因位点的表型值之差达到显著水平时, 即认为存在一个 HL。利用改良的复合区间作图法对株高的 HL 进

行分析, 在 $P < 0.1$ 水平上通过 1 000 次随机性检验, 给定每一环境中株高 HL 的 LOD 值, 根据每个染色体位点 LOD 值的大小确定是否存在 HL^[30]。

2 结果与分析

2.1 株高表型分析

亲本花培 3 号和豫麦 57 之间的差异在 3 个环境中的表现基本一致, 相差 3 cm 左右(表 1)。其中两亲本株高在环境 1 和环境 2 中表现稳定, 在环境 3 中均增加 10 cm, 说明其株高在一定程度上受环境的影响, 但在各个环境稳定表达, 适合构建遗传群体进行株高的遗传分析。杂交 F₁ 的株高在 3 个环境中基本相似, 其中亲优势值介于 11.11~13.70 之间, 说明杂交 F₁ 的株高有较强的杂种优势。

IF₂ 群体的株高在 3 个环境中同样存在较大的变异范围, 但在 3 个环境中的均值差异较小。同时从 IF₂ 群体株高分布图(图1)及偏斜度(表1)可以看出, IF₂ 群体株高的观测值符合正态分布, 该群体适合用于对这些性状进行 QTL 定位和杂种优势分析。

2.2 株高 QTL 分析

2.2.1 株高 QTL 遗传效应分析 在 3 种环境下, 共检测到的 3 个共同 QTL 位点, 分别位于 2D、4D 和 5B₂ 染色体上, 其中位点 *QPh2D* 和 *QPh4D* 都各

表 1 3 个环境中亲本、DH 系和 IF₂ 群体的株高
Table 1 Plant height of parents, DH lines, and IF₂ population in three environments

环境 Environ.	亲本 Parent		F ₁		DH 系 DH lines		IF ₂ 群体 IF ₂ population				中亲优势值 HV	
	P1 (cm)	P2 (cm)	均值 Mean (cm)	优势值 HV	均值 Mean (cm)	变异范围 Range (cm)	均值 Mean (cm)	变异范围 Range (cm)	偏度 Skew	峰度 Kurt	均值 Mean	变异范围 Range
E1	68.20	71.30	83.45	13.70	67.15	33.70-102.20	71.62	39.20-98.10	-0.19	-0.54	2.06	-28.25 to 27.10
E2	66.87	70.77	81.84	13.02	65.59	38.80-92.63	70.66	40.47-92.37	-0.34	-0.18	4.27	-22.38 to 32.73
E3	77.90	80.63	90.37	11.11	74.61	39.86-120.43	83.45	45.23-111.47	-0.24	-0.01	5.77	-30.27 to 37.82

P1: 花培 3 号; P2: 豫麦 57。E1: 2007 年泰安点; E2: 2008 年泰安点; E3: 2008 年济源点。

P1: Huapei 3; P2: Yumai 57. HV: heterosis value. E1: Tai'an site in 2007; E2: Tai'an site in 2008; E3: Jiyuan site in 2008.

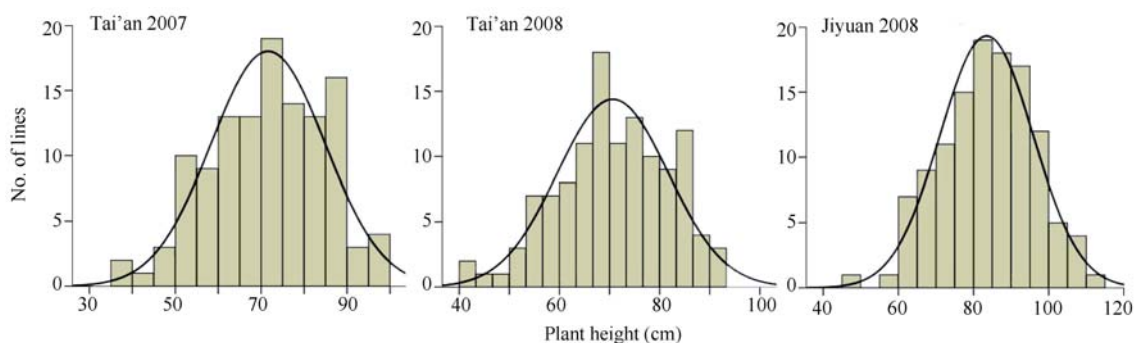


图 1 IF₂ 群体在 3 个环境中的株高分布
Fig. 1 Distribution of plant height of IF₂ population in three environments

自具有单位点的加性效应和显性效应,且均由来自花培3号的等位基因起增效作用,可分别解释6.36%和4.31%的株高变异,但却不具有上位性效应;位点 *QPh5B2* 只具有单位点的加性效应,可解释4.19%的表型变异,由来自父本豫麦57的等位基因起增效作用,但不具有显性效应和上位性效应(表2)。另外有4对QTL(*QPh1B*和*QPh5A1*、*QPh2A*和*QPh4B*、*QPh4A*和*QPh6B*)仅具有上位性效应(表3),包括加性×加性(AA)、加性×显性(AD)、显性×加性(DA)和显性×显性(DD)4种双位点的上位性效应,而这8个QTL自身却都不具有显著单位点的加性效应和显性效应。由于所有的位点都在3个环境中同时被检测到,说明上位性在小麦株高遗传中起重要作用。

2.2.2 小麦株高 QTL×环境互作遗传效应分析

QTL 与环境互作的遗传效应包括加性×环境互作效应(AE)、显性×环境互作效应(DE)、加加×环境互作效应(AAE)、加显×环境互作效应(ADE)、显加环境

互作效应(DAE)与显显×环境互作效应(DDE)6种。3种环境下的3个共同QTL中,*QPh5B2*不存在环境互作效应,*QPh2D*和*QPh4D*只在一个或两个环境中存在环境互作效应(表2),只能解释0.31~1.06 cm的株高变异;另外,*QPh4D*在环境1和环境2中的环境互作遗传效应的方向相反,而互作遗传效应值大小接近。在定位的4对上位性互作位点中,也普遍存在环境互作遗传效应(表3),但贡献率都较小,多数也只在在一个或两个环境中存在。这些结果说明环境互作遗传效应对小麦株高遗传有一定的影响,但影响不大,相对于在3个环境中同时检测到的QTL来说,不是主要的影响因素。

2.3 基于 QTL 定位的杂种优势分析

利用复合区间作图法,在3个环境中共检测到20个株高HL,分布于1A、1B、2B、2D、3A、5A₁、6A、6D和7D染色体上,可解释2.62%~55.77%的株高变异(表4)。其中2D染色体上共发现7个HL,基本都位于标记*Xwmc170.2*和*Xwmc170.1*之间,可解

表 2 IF₂ 群体株高 QTL 的位置、效应及贡献率
Table 2 Position, effect, and contribution of PH-QTL in IF₂ population

QTL	标记区间 Marker interval	位置 Position (cM)	加性 Additive		AE			显性 Dominance		DE		基因型效应 <i>d</i>
			<i>A</i>	<i>H</i> ² (%)	<i>AE</i> ₁	<i>AE</i> ₂	<i>H</i> ² (%)	<i>D</i>	<i>H</i> ² (%)	<i>DE</i> ₂	<i>H</i> ² (%)	
<i>QPh2D</i>	<i>Xbarc349.1-Xcfd161</i>	95.8	7.01	2.64	-1.61	0.31	9.35	3.72	-4.43	1.06	OD	
<i>QPh4D</i>	<i>XbarcC334-Xwmc331</i>	3.0	4.85	4.01	1.53	-2.27	0.99	2.82	0.30		PD	
<i>QPh5B2</i>	<i>Xgdm116-Xbarc232</i>	23.0	-2.44	4.19								

加性效应(*A*)正值表示增加株高的等位基因来自花培3号;显性效应(*D*)正值表示杂合体株高大于纯合体;*H*²表示贡献率;AE为加性效应与环境互作,在环境3中未检测出;DE为显性效应与环境互作,在环境1和环境3中未检测出;环境1为2007年泰安点,环境2为2008年泰安点,环境3为2008年济源县;基因型效应中PD表示部分显性(*D/A*<1.00),OD表示超显性(*D/A*>1.00)。

A positive value of additive effect *A* denotes an allele from Huapei 3 for increasing plant height; A positive value of dominant effect *D* denotes the heterozygote higher than the homozygote; *H*² is the percentage of contribution to phenotypic variation; AE is the interaction between an additive locus and environment, which is not observed in environment 3; DE is the interaction between a dominant locus and environment, which is not observed in environments 1 and 3; E1, E2, and E3 represent the environments of Tai'an site in 2007, Tai'an site in 2008, and Jiyuan site in 2008, respectively. In genotypic effect (*d*), partial dominance (*D/A* < 1.00) and overdominance (*D/A* > 1.00) are abbreviated with PD and OD, respectively.

表 3 IF₂ 群体株高上位效应及贡献率
Table 3 Estimated epistasis and contributions of PH-QTL in IF₂ population

QTL	标记区间 Marker interval	位置 Position (cM)	QTL	标记区间 Marker interval	位置 Position (cM)	AA		AD		DA		DD	
						<i>AA</i>	<i>H</i> ² (%)	<i>AD</i>	<i>H</i> ² (%)	<i>DA</i>	<i>H</i> ² (%)	<i>DD</i>	<i>H</i> ² (%)
<i>QPh1B</i>	<i>Xcfe026.2-Xbarc061</i>	69.8	<i>QPh5A1</i>	<i>Xcfe223-Xwmc273.3</i>	97.0	2.20	0.04			8.95	2.57	-13.9	3.59
<i>QPh2A</i>	<i>Xwmc382.1-Xbarc380</i>	0.0	<i>QPh4B</i>	<i>Xwmc657-Xwmc48</i>	16.7	0.96	0.04	-7.49	5.92			-2.74	0.10
<i>QPh4A</i>	<i>Xwmc313-Xwmc497</i>	31.5	<i>QPh6B</i>	<i>Xbarc1129-Xcfa2257</i>	40.9			-8.27	0.03	-8.93	1.84	-6.55	0.48
<i>QPh4A</i>	<i>Xwmc313-Xwmc497</i>	31.5	<i>QPh6B</i>	<i>Xwmc415-Glub</i>	53.2	1.03	0.96	3.91	0.67	-7.07	0.20	-17.4	1.43

上位效应正值表示亲本型株高大于重组型,负值表示重组型株高大于亲本型,*H*²表示贡献率;上位性包括加加互作(AA)、加显互作(AD)、显加互作(DA)和显显互作(DD)。

A positive or negative value of epistasis denotes the parental types higher than the recombinants or the recombinants higher than the parental types, respectively; *H*² is the percentage of contribution to phenotypic variation; Epistasis includes interactions of additive by additive (AA), additive by dominance (AD), dominance by additive (DA), and dominance by dominance (DD).

表 4 IF₂ 群体株高 HL 效应及贡献率
Table 4 Interval, dominant effects and contributions of HL for plant height in IF₂

环境 Environ.	HL	标记区间 Marker interval	LOD	显性效应 <i>D</i>	贡献率 <i>H</i> ² (%)	HL	标记区间 Marker interval	LOD	显性效应 <i>D</i>	贡献率 <i>H</i> ² (%)
E1	<i>QPh1A-1</i>	<i>Xgwm498-Xcwm6.2</i>	4.14	-3.79	4.41	<i>QPh2D-3</i>	<i>Xcfd161-Xcfd50</i>	12.56	5.01	7.74
	<i>QPh1B</i>	<i>Xwmc766-Xswes650</i>	14.43	5.81	10.79	<i>QPh3A</i>	<i>Xwmc489.3-Xwmc527</i>	21.18	5.66	9.74
	<i>QPh2D-1</i>	<i>Xwmc18-Xgwm539</i>	5.93	-4.47	6.31	<i>QPh6D-1</i>	<i>Xcfa2129-Xbarc080</i>	9.57	-3.81	5.71
	<i>QPh2D-2</i>	<i>Xwmc41-Xbarc349.1</i>	5.29	9.61	29.77					
E2	<i>QPh2B</i>	<i>Xwmc770-Xwmc179</i>	3.53	4.43	3.73	<i>QPh7D-1</i>	<i>Xbarc244-Xgwm295</i>	4.17	4.39	3.59
	<i>QPh2D-4</i>	<i>Xbarc129.2-Xgwm311.1</i>	9.04	-4.97	4.75	<i>QPh7D-2</i>	<i>Xwmc273.2-Xcfd175</i>	6.20	-4.87	4.70
	<i>QPh5A1</i>	<i>Xgwm186-Xwmc273.3</i>	9.36	3.89	3.14					
E3	<i>QPh1A-2</i>	<i>Xbarc269-Xwmc163</i>	6.99	10.51	9.42	<i>QPh2D-7</i>	<i>Xgwm311.1-Xwmc170.1</i>	9.61	-25.30	55.77
	<i>QPh1A-1</i>	<i>Xgwm498-Xcwm6.2</i>	5.73	-6.62	3.72	<i>QPh6A</i>	<i>Xbarc023-Xbarc1165</i>	3.77	-5.53	2.62
	<i>QPh2D-5</i>	<i>Xcfd50-Xwmc658.1</i>	3.22	7.58	5.05	<i>QPh6D-2</i>	<i>Xgwm133.2-Xgwm681</i>	3.54	6.91	3.77
	<i>QPh2D-6</i>	<i>Xgwm311.1-Xwmc658.1</i>	7.38	13.47	15.48	<i>QPh7D-2</i>	<i>Xwmc273.2-Xcfd175</i>	6.89	10.59	9.81

E1: 2007 年泰安点; E2: 2008 年泰安点; E3: 2008 年济源点; HL: 杂种优势位点。

E1: Tai'an site in 2007; E2: Tai'an site in 2008; E3: Jiyuan site in 2008; HL: heterotic locus. *H*²: percentage of contribution to phenotypic variation; *R*: dominance effect.

释 IF₂ 群体株高杂种优势表型变异的 6.31%~55.77%, 其中位点 *QPh2D-2*、*QPh2D-3*、*QPh2D-5* 和 *QPh2D-6* 为增加株高的 HL, 使株高分别增加 9.61、5.01、7.58 和 13.47 cm; 而位点 *QPh2D-1*、*QPh2D-4* 和 *QPh2D-7* 为降低株高的 HL, 使株高分别降低 4.47、4.97 和 25.30 cm。在环境 2 和环境 3 中同时检测到一个位于 7D 染色体标记 *Xwmc273.2* 和 *Xcfd175* 之间的 HL, 即 *QPh7D-2*, 可分别解释小麦株高杂种优势表型变异的 4.70% 和 4.87%; 但在两环境中的作用方向相反, 其中在环境 2 中降低株高 4.70 cm, 而在环境 3 中增加株高 10.59 cm。在 1A 染色体上, 在环境 1 和环境 3 中也检测到 3 个相近的 HL。在 1B、2B、3A、5A₁、6A 和 6D 染色体上都检测到只在一个环境中表达的 HL, 这些位点有的具有增加小麦株高的作用, 有的表现降低株高的作用。3 个环境中检测到的 HL 位点总效应可分别解释小麦株高杂种优势表型变异的 35.99%、18.24% 和 36.91%。

3 讨论

目前用于小麦遗传研究的群体主要有 F₂ 群体、F_{2:3} 家系、BC 系列群体、RIL 群体和 DH 群体。F₂ 群体能够提供最大的遗传信息量, 是研究小麦杂种优势且获得数量遗传信息的一种分离群体, 但由于其每个基因型只有 1 个个体, 不能进行多年多点试验以取得准确的观测值。DH 群体和 RIL 群体具备足量遗传上一致的后代, 使准确考察农艺性状成为可能, 同一群体可以满足不同时间、地点的研究需

要, 适于进行重复试验, 数据可以共享并不断积累, 特别适于数量性状研究和抗性分析。但这类群体由于系内基因型相同, 不能估算显性效应和研究小麦杂种优势。与之相比, IF₂ 群体由 DH 群体和 RIL 群体中的各个纯系间相互杂交而得, 每个杂交组合的基因型相当于 F₂ 群体的一个单株, 而且 IF₂ 群体的每一个杂交组合都可以组配出足量的种子满足多年多点试验的需求, 以取得准确的表型观测值。因此 IF₂ 群体具有信息量大、可以估计显性效应以及与显性有关的上位性效应的优点, 又能为多环境 QE 互作研究源源不断提供大量试验材料, 还可以直接对杂种优势位点进行检测, 有助于进一步揭示杂种优势的遗传实质。

本研究在 3 个不同环境下检测到 3 个相同加性 QTL, 分别位于 2D、4D 和 5B₂ 染色体上, 且 3 个 QTL 受环境影响小, 表达稳定。并且在 4D 染色体上发现的控制株高的 QTL 与本实验室利用 DH 群体在 4D 染色体定位的株高 QTL 在 *XbarcC334-Xwmc331* 相同区间^[30]。Cadalen 等^[16]、Huang 等^[21]、周森平等^[34]、Sourdille 等^[35]和王竹林等^[36]证实, 位于 4D 染色体的 *Xgwm608-Xfba211* 之间确实存在一个控制株高的 *Rht-D1b* 基因, 这与本研究所定位株高 QTL 的位置接近, 位于 4D 染色体上的 QTL 很有可能就是矮秆基因 *Rht2*。刘刚^[37]以一个包含 188 个小麦株系的重组近交系群体和 IF₂ 群体进行小麦株高研究, 在染色体 2D 和 4B 上的 *Xcfd44-Xgwm539* 和 *Xcau69-Xgwm251* 区间内均检测到一个控制株高的

QTL, 本研究在 2D 染色体上检测到的位点接近刘刚在 2D 染色体上所检测到的 QTL 位点, 位于标记 *Xgwm261* 附近, 与 Korzun 等^[15]、Worland 等^[38]、Zhang 等^[39]和 Sourdille 等^[40]研究结果基本一致, 可能是 *Rht8* 基因。上述两个 QTL, 是不同研究者用不同材料在不同环境中发现的控制株高的 QTL, 表明位于 4D 和 2D 染色体上控制株高的数量性状位点稳定可信, 可用于小麦株高的遗传改良及小麦的分子标记辅助育种。在 5B₂ 染色体上定位的控制株高的 QTL 是一个新的 QTL, 但贡献率很小, 可能是一个微效 QTL。

本研究检测到 20 个控制株高的 HL, 其中在 2D 染色体上相近的区域在 3 个环境中定位出多个 HL, 且有 2 个 HL (*QPh2D-2* 和 *QPh2D-7*) 可解释杂种优

势株高变异的 29.77% 和 55.77%。在 7D 染色体的 *Xwmc273.2-Xcfd175* 之间定位出相同的 HL, 说明在 2D 和 7D 染色体上这些区域存在一些 QTL 对于小麦株高的杂种优势起重要作用。有 3 个 HL 与“IF₂”群体检测到的 QTL 具有相似的染色体区间(图 2), 多数 HL 与株高的 QTL 不在染色体上的相同/相似区间, 说明控制株高杂种优势的 QTL/基因位点与控制株高的 QTL/基因位点并不完全一致。在 3 个环境定位所有的 QTL 和 HL 中(图 2), 总和也只能解释 20%~50% 的株高变异, 说明有一些 QTL 没有被检测出, 或者控制小麦株高的位点的标记未被用于构建遗传图谱, 因此还需继续补充标记位点, 增加图谱密度, 以便于检测出更多相关性状的 QTL 和 HL。

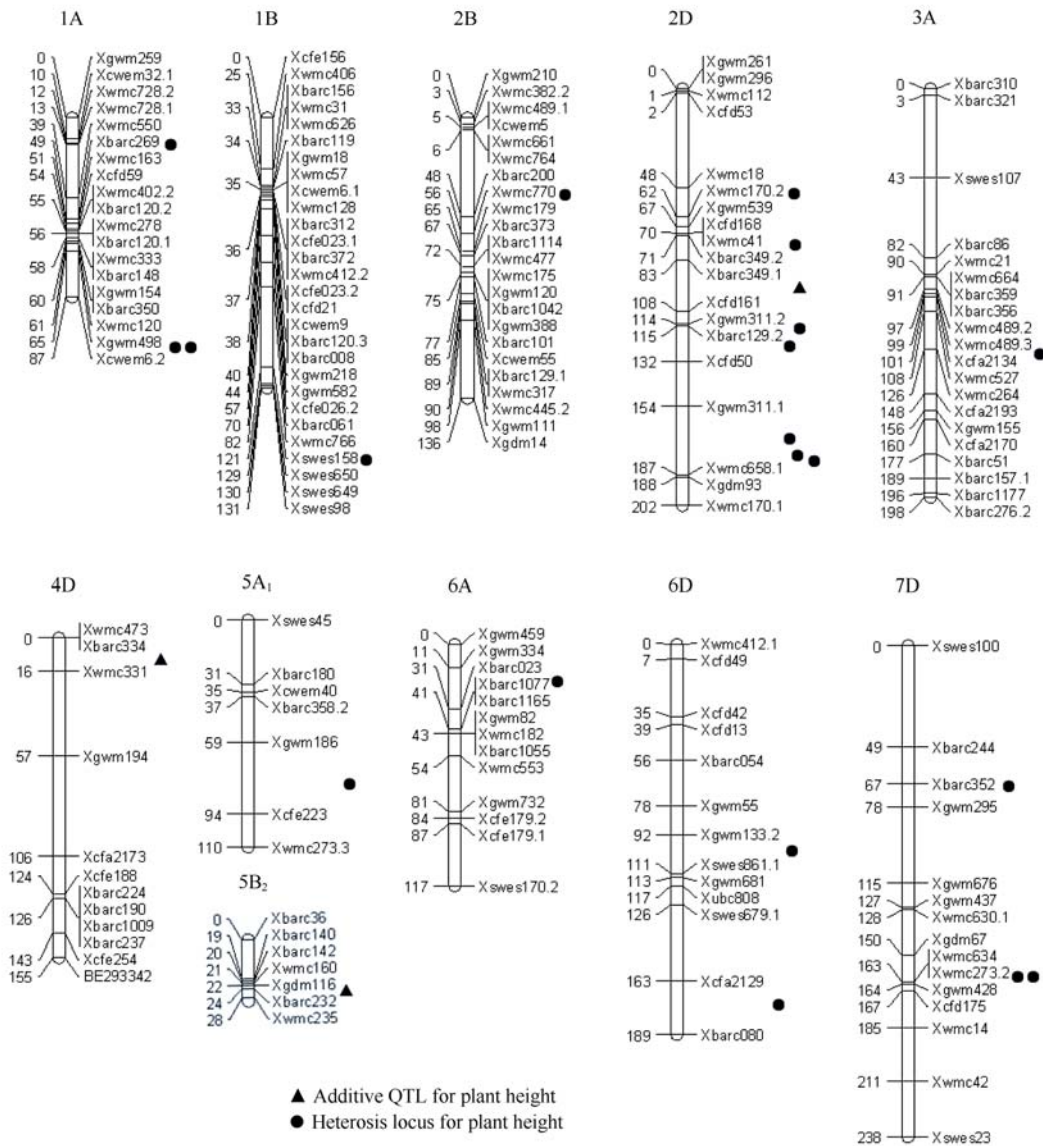


图 2 小麦株高 QTL 在染色体上的位置
Fig. 2 Positions of QTLs conferring plant height in IF₂

基于 QTL 定位分析的杂种优势方法, 可以在定位杂种优势基因/QTL 的基础上, 借助分子标记遗传图谱和遗传群体, 精细定位这些位点, 分析这些位点的加性效应、显性效应和上位效应, 研究不同位点内的和位点间的各种互作方式, 还可以对不同小麦亲本决定相同性状杂种优势的基因进行比较研究, 分析这些基因位点是否存在共线性, 同时比较不同亲本杂种优势基因位点的互作方式及其遗传效应是否存在相似性, 然后对有利的强优势杂种优势基因/QTL 进行聚合或基因克隆, 培育出强杂种优势的杂交种。以上结果表明, 基于 QTL 分析杂种优势有助于在特定的环境中组配出具有强杂种优势的杂交小麦组合, 用于小麦的遗传改良和分子标记辅助育种。

4 结论

利用花培 3 号和豫麦 57 杂交获得 DH 群体为基础群体构建的 IF₂ 群体, 在 3 个不同环境下检测到控制小麦株高的 3 个加性效应位点、2 个显性效应位点、4 对上位效应位点和 20 个 HL。位于 2D、4D 和 5B₂ 染色体上 3 个加性效应位点受环境影响小, 表达稳定, 在 3 个环境中可同时被检测到。在 2D 染色体上相近的区域定位出多个 HL, 其中 *QPh2D-2* 和 *QPh2D-7* 可分别解释杂种优势株高表型变异的 29.77% 和 55.77%; 3 个环境条件下在 7D 染色体的 *Xwmc273.2-Xcfd175* 区间定位出相同的 HL, 说明在 2D、4D 和 7D 染色体上这些区域存在一些位点对于小麦株高的杂种优势起重要作用。这些结果可用于小麦株高的分子标记辅助育种, 有助于选择出强优势的杂交组合。

References

- [1] Bruce A B. The mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. *Science*, 1910, 32: 627–628
- [2] Jones D F. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Genetics*, 1917, 2: 466–479
- [3] Shull G H. The composition of a field of maize. *J Hered*, 1908, 4: 296–301
- [4] East E M. Heterosis. *Genetics*, 1936, 21: 375–397
- [5] Stuber C W. Heterosis and hybrid rice breeding. *Plant Breed*, 1994, 12: 227–251
- [6] Stuber C W, Lincoln S E, Wolff D W, Helentjaris T, Lander E S. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics*, 1992, 132: 823–839
- [7] Xiao J H, Li J M, Yuan L P, Tanksley S D. Dominance is the major genetic basis of the heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers. *Genetics*, 1995, 140: 745–754
- [8] Yu S B, Li J X, Xu C G, Tan Y F, Gao Y J, Li H X, Zhang Q F, Saghai-Marouf M A. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 9226–9231
- [9] Mei H W, Li Z K, Shu Q Y, Guo L B, Wang Y P, Yu X Q, Ying C S, Luo L J. Gene actions of QTL affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two backcross population. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 649–659
- [10] Semel Y, Nissenbaum J, Menda N, Zinder M, Krieger U, Issman N, Pleban T, Lippman Z, Gur A, Zamir D. Overdominant quantitative trait loci for yield and fitness in tomato. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 12981–12986
- [11] Luo X J, Fu Y C, Zhang P J, Wu S, Tian F, Liu J Y, Zhu Z F, Yang J S, Sun C Q. Additive and over-dominant effects resulting from epistatic loci are the primary genetic basis of heterosis in rice. *J Integr Plant Biol*, 2009, 51: 393–408
- [12] Zhao Y-H(赵彦宏), Zhu J(朱军), Xu H-M(徐海明), Yang J(杨剑), Gao Y-M(高用明), Song Y-S(宋佑胜), Shi C-H(石春海), Xing Y-Z(邢永忠). Predicting heterosis of effective panicle number per plant based on QTL mapping in rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2007, 21(4): 350–354 (in Chinese with English abstract)
- [13] Li W, Gill B S. Genomics for cereal improvement. In: Gupta P K, Varshney R K, eds. *Cereal Genomics*. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2004. pp 585–634
- [14] Yang S-J(杨松杰), Zhang X-K(张晓科), He Z-H(何中虎), Xia X-C(夏先春), Zhou Y(周阳). Distribution of dwarfing genes *Rht-B1b* and *Rht-D1b* in Chinese bread wheats detected by STS marker. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2006, 39(8): 1680–1688 (in Chinese with English abstract)
- [15] 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
- [16] Cadalen T, Sourdille P, Charmet G, Tixier M H, Gay G, Boeuf C, Bernard S, Leroy P, Bernard M. Molecular markers linked to genes affecting plant height in wheat using a doubled-haploid population. *Theor Appl Genet*, 1998, 96: 933–940
- [17] Araki E, Miura H, Sawada S. Identification of genetic loci affecting amylose content and agronomic traits on chromosome 4A of wheat. *Theor Appl Genet*, 1999, 98: 977–984
- [18] Shah M M, Gill K S, Baeniziger P S, Yen Y, Kaeppler S M, Ariyaratne H M. Molecular mapping of loci for agronomic traits on chromosome 3A of bread wheat. *Crop Sci*, 1999, 39: 1728–1732
- [19] 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
- [20] Liu D C, Gao M Q, Guan R X, Li R Z, Cao S H, Guo X L, Zhang A M. Mapping quantitative trait loci for plant height in wheat (*Triticum aestivum* L.) using a $F_{2,3}$ population. *Acta Genet Sin*, 2002, 29: 706–711
- [21] Huang X Q, Cöster H, Ganai M W, Röder M S. Advanced back-cross 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
- [22] 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
- [23] Zhang K P, Tian J C, Zhao L, Wang S S. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL \times environment interactions for plant height using a doubled haploid population in cultivated wheat. *J Genet Genomics*, 2008, 35: 119–127
- [24] Li Y C, Peng J H, Liu Z Q. Heterosis and combining ability for plant height and its components in hybrid wheat with *Triticum timopheevi* cytoplasm. *Euphytica*, 1997, 95: 337–345
- [25] Tang J-H(汤继华), Ma X-Q(马西青), Teng W-T(滕文涛), Yan J-B(严建兵), Wu W-R(吴为人), Dai J-R(戴景瑞), Li J-S(李建生). Detection of heterotic locus and quantitative trait loci for plant height using an immortalized F_2 population in maize. *Chin Sci Bull* (科学通报), 2006, 51(24): 2864–2869 (in Chinese)
- [26] Zhang Y, Ni Z F, Yao Y Y, Nie X L, Sun Q X. Gibberellins and heterosis of plant height in wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Genetics*, 2007, 8: 40
- [27] Hai Y(海燕), Kang M-H(康明辉). Breeding of a new wheat variety Huapei 3 with high yield and early maturing. *J Henan Agric Sci* (河南农业科学), 2007, (5): 36–37 (in Chinese with English abstract)
- [28] Guo C-Q(郭春强), Bai Z-A(柏志安), Liao P-A(廖平安), Jin W-K(靳文奎). Yumai 57, a novel wheat variety with high yield and good quality. *China Seed* (中国种业), 2004, (4): 54 (in Chinese)
- [29] Hua J P, Xing Y Z, Wu W R, Xu C G, Sun X L, Yu S B, Zhang Q F. Single-locus heterotic effects and dominance by dominance interaction can adequately explain the genetic basis of heterosis in an elite hybrid. *Proc Natl Acad Sci UAS*, 2003, 100: 2574–2579
- [30] Zhang K P, Tian J C, Zhao L, Liu B, Chen G F. Detection of quantitative trait loci for heading date based on the doubled haploid progeny of two elite Chinese wheat cultivars. *Genetica*, 2009, 135: 257–265
- [31] 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
- [32] Yang J, Zhu J. Predicting superior genotypes in multiple environments based on QTL effects. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 1268–1274
- [33] McIntosh R A, Devos K M, Dubcovsky J, Rogers W J, Morris C F, Appels R, Anderson O D. Catalogue of gene symbols for wheat. 2005 [2009-09-30]. <http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/wgc/2005upd.html>
- [34] Zhou M-P(周森平), Huang Y-H(黄益洪), Ren L-J(任丽娟), Wang S-W(王书文), Ma H-X(马鸿翔), Lu W-Z(陆维忠). Detection of QTLs for plant height in wheat using RILs. *Jiangsu J Agric Sci* (江苏农业学报), 2004, 20(4): 201–206 (in Chinese with English abstract)
- [35] Sourdille P, Cadalen T, Guyomarch H, Snape J W, Perretant M R, Charmet G, Boeuf C, Bernard S, Bernard M. An update of the Courtot \times Chinese Spring intervarietal molecular marker linkage map for the QTL detection of agronomic traits in wheat. *Theor Appl Genet*, 2003, 106: 530–538
- [36] Wang Z-L(王竹林), Wang H(王辉), Sun D-J(孙道杰), He Z-H(何中虎), Xia X-C(夏先春), Liu S-D(刘曙东). QTL mapping for plant height of wheat using an $F_{2,3}$ population. *J Northwest A&F Univ* (西北农林科技大学学报), 2008, 36(12): 60–63 (in Chinese with English abstract)
- [37] Liu G(刘刚). Analysis of QTL and Genetic Basis of Heterosis of Plant Height in Wheat. MS Dissertation of Xinjiang Agricultural University, 2007 (in Chinese with English abstract)
- [38] Worland A J, Korzun V, Roder M S, Ganai M W, Law C N. Genetic analysis of the dwarfing gene *Rht8* in wheat: II. The distribution and adaptive significance of allelic variants at the *Rht8* locus of wheat as revealed by microsatellite screening. *Theor Appl Genet*, 1998, 96: 1110–1120
- [39] Zhang X K, Yang S J, Zhou Y, He Z H, Xia X C. Distribution of the *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht8* reduced height genes in autumn-sown Chinese wheats detected by molecular markers. *Euphytica*, 2006, 152: 109–116
- [40] Ellis M H, Bonnett D G, Rebetzke G J. A 192 bp allele at the *Xgwm261* locus is not always associated with the *Rht8* dwarfing gene in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 2007, 157: 209–214