DOI: 10.3724/SP.J.1006.2011.01511

利用小麦关联 RIL 群体定位产量相关性状 QTL

丁安明¹ 李 君¹ 崔 法¹ 赵春华¹ 马航运² 王洪刚^{1,*}

¹作物生物学国家重点实验室 / 山东省作物生物学重点实验室 / 国家小麦改良中心泰安分中心 / 山东农业大学农学院, 山东泰安 271018; ²枣庄市农业科学研究院, 山东枣庄 277100

摘 要: 为定位控制小麦产量相关性状的 QTL 位点, 获得与重要位点连锁的分子标记和染色体区段, 以分别含有 229 个和 485 个家系的关联重组自交系(RIL)群体 WY 和 WJ 为材料, 在 4 个环境中, 用完备区间作图法(ICIM)对产量相关性状进行了 QTL 定位分析。结果表明, 产量相关性状 QTL 分布在小麦 21 条染色体上。在 WY 群体中检测到每穗小穗数、主茎穗粒数、单株穗数、千粒重和单株产量的 QTL 分别有 9、9、4、7 和 5 个, 其中 16 个(55.2%)解释大于 10%的表型变异; 在 WJ 群体中检测到这 5 个性状的 QTL 分别有 20、16、11、14 和 9 个, 其中只有 3 个(6.7%)在单个环境中解释超过 10%的表型变异。在 WY 群体中有 5 个 QTL 在 2 个环境中被重复检测到; 在 WJ 群体中, 有 11 个 QTL 在 2 个或 2 个以上环境中被重复检测到。在 2 个群体中均检测到产量相关性状的 QTL 在染色体上形成了含有一因多效或紧密连锁 QTL 的染色体区段, 并在 2 个群体检测到可能相同的 9 对 QTL 和 2 个染色体区段。

关键词: 小麦; 产量相关性状; 完备区间作图法(ICIM); QTL

QTL Mapping for Yield Related Traits Using Two Associated RIL Populations of Wheat

DING An-Ming¹, LI Jun¹, CUI Fa¹, ZHAO Chun-Hua¹, MA Hang-Yun², and WANG Hong-Gang^{1,*}

¹ State Key Laboratory of Crop Biology / Shandong Key Laboratory of Crop Biology / Tai'an Subcenter of National Wheat Improvement Center / Agronomy College, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China; ² Zaozhuang Municipal Academy of Agricultural Sciences, Zaozhuang 277100, China

Abstract: Using inclusive composite interval mapping (ICIM) method, we detected QTLs responsible for spikelet number per spike (SN), grain number per spike (GN), spike number per plant (PN), 1000-grain weight (GW), and grain yield per plant (GY) in associated RIL populations WY (229 lines) and WJ (485 lines), which were planted in four growing environments. Numerous QTLs for the five yield-related traits were located on 21 chromosomes of wheat. In the WY population, nine, nine, four, seven, and five QTLs were detected for SN, GN, PN, GW, and GY, respectively. Among these QTLs, 16 explained more than 10% of the phenotypic variations. In the WJ population, the numbers of QTLs for the above five traits were 20, 16, 11, 14, and 9, respectively, of which only three QTLs had phenotypic contribution higher than 10%. In addition, five QTLs were identified in two environments in the WY population and 17 QTLs were identified in at least two environments in the WJ population. Pleiotropy phenomenon or chromosome regions with closely linked QTLs were observed in both populations. Nine pairs of QTLs and two chromosome regions were inferred to be identical between the two populations because these QTLs and chromosome regions shared the same flanking markers. These results may enrich the QTL information for yield components of wheat and facilitate marker assisted selection.

Keywords: Wheat; Yield-related traits; Inclusive composite interval mapping method (ICIM); QTL

高产一直是小麦育种中最重要的目标。单株穗数、每穗小穗数、穗粒数和千粒重是小麦产量最主要的构成因素, 它们和产量均为多基因控制的数量性状, 受环境的影响较大, 在早代对其进行选择的

本研究由国家重点基础研究发展计划(973计划)项目(2006CB101700)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 王洪刚, E-mail: hgwang@sdaa.edu.cn, Tel: 0538-8242141

第一作者联系方式: E-mail: anmingdsdaa@163.com

Received(收稿日期): 2011-01-14; Accepted(接受日期): 2011-05-20; Published online(网络出版日期): 2011-06-28.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20110628.1005.001.html>

可靠性较差。进行产量及其构成因素的 QTL 定位分析, 对于了解产量形成的遗传基础和分子标记辅助选择(MAS)育种具有重要意义。

迄今为止, 许多研究者在不同的遗传背景及环境下对产量相关性状进行了 QTL 定位研究^[1-6]。Li 等^[1]利用 RIL 群体将产量、千粒重、每穗小穗数、穗粒数、可育小穗数和单株穗数的相关 QTL 定位在小麦 12 条染色体上, 并在 1D、2A、6B 和 7D 上检测到 4 个 QTL 富集区。王瑞霞等^[4]对籽粒灌浆速率和千粒重进行了 QTL 定位, 在染色体 1A、1B、2A、3B、4D、6D 和 7D 上发现涉及一因多效或紧密连锁位点的染色体区段。利用国际作图群体(由 Opata85 和人工合成的小麦 W-7984 构建的 RIL 群体, ITMI), Börner 等^[5]将产量及其构成因素的 QTL 定位在染色体 2DS、3AS、4AL、5AL 和 6BS 上。Kumar 等^[6]利用 2 个作图群体仅在染色体 4AL 检测到 1 个两群体共同控制每穗小穗数的 QTL, 并在 2 个群体中检测到 6 个一因多效 QTL。但是, 由于产量及其构成因素遗传基础复杂并容易受到环境因素的影响, 不同研究者得到的结果差异很大, 从而限制了其在育种中的应用。因此, 利用不同的品种或种质资源即不同遗传背景在多个年份和(或)多个地点进行表型数据分析和 QTL 定位研究, 可以提高定位的准确性和可靠性。

关联作图群体是利用一个共同的亲本与其他若干个亲本构建的若干个作图群体。利用关联群体分别构建高密度的连锁图谱, 可以增强检测 QTL 的能力和准确性, 并且关联群体之间共同分子标记的使用可以对不同群体的 QTL 定位结果比对和相互参证^[7-8]。本研究构建了具有一个共同亲本的 2 个关联重组自交系(recombinant inbred line, RIL)群体, 用完备区间作图法(inclusive composite interval mapping, ICIM)对 4 个环境下 5 个产量相关性状的 QTL 定位和分析, 目的是定位产量相关性状的 QTL, 获得与重要产量性状位点连锁的分子标记和染色体区段, 并检测其不同环境条件下的稳定性, 从而为了解产量形成的遗传基础和分子育种提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

由小麦品种潍麦 8 号分别与烟农 19 和济麦 20 杂交创制重组自交系群体 WY 和 WJ, 两群体(RIL)均为 F_{8,9} 代。其中, WY 群体包含 229 个家系, WJ 群

体包含 485 个家系。两群体及其亲本由国家小麦改良中心泰安分中心保存。

将 WY 和 WJ 群体及其亲本, 2008—2009 年度种植于山东农业大学农学实验站(环境 1, E1), 2009—2010 年度分别种植在山东农业大学农学实验站(环境 2, E2)、枣庄市农业科学研究院试验田(环境 3, E3)和济宁市农业科学研究院试验田(环境 4, E4)。设每个环境 1 次重复, 随机排列家系。一个小区一个家系, 每个小区 2 行, 每行均匀播种 50 粒, 行长 2 m, 行距 30 cm, 株距 4 cm, 常规栽培管理。

1.2 DNA 提取及分子标记检测

采用 CTAB 法^[9]从植株幼叶中提取基因组 DNA。选用 3 000 对小麦基因组 SSR、EST-SSR、ISSR、SRAP、STS 和 RAPD 引物进行亲本间多态性引物筛选, 2 个群体各筛选到条带清晰、差异明显的引物 237 对(WY, 其中 66 对为多位点引物)和 256 对(WJ, 其中 59 对为多位点引物)。通过参考文献和 GrainGenes2.0 网站(<http://wheat.pw.usda.gov/GG2/index.shtml>)获得引物序列及其相关信息。由上海生工生物工程技术有限公司合成所有引物。

PCR 反应总体积为 25 μ L, 含 2 mmol L⁻¹ MgCl₂, 1 $\times$ PCR buffer, 200 mmol L⁻¹ dNTPs, 1 U *Taq* DNA 聚合酶, 正、反引物各 10 ng (25 ng μ L⁻¹), 模板 DNA 90 ng。在 TaKaRa PCR Thermal Cycler 中进行降落 PCR (Touchdown PCR), 反应程序为, 94 变性 4 min; 接着 15 个循环的复性温度降落程序, 每个循环为 94 变性 45 s, 65 (每循环降低 1)复性 50 s, 72 延伸 55 s; 最后 30 个循环的普通 PCR, 即 94 变性 40 s, 50 复性 40 s, 72 延伸 40 s, 最后 72 延伸 5 min; 扩增结束后 10 保存。在扩增产物中加入适量的溴酚蓝(产物和溴酚蓝体积比 5 : 1), 混匀, 在 6%聚丙烯酰胺非变性凝胶(39 : 1)上稳压 120 V 电泳, 银染显色, 然后用 Tanon Gis-2010 型凝胶成像系统照相观察。

1.3 表型性状调查和分析

成熟期从小区中部定点取 5 样株, 测量单株穗数、每穗小穗数、主茎穗粒数、千粒重和单株产量, 计算平均值。用 SPSS 13.0 软件对 4 个环境下的数据分别进行正态分布和相关分析。

1.4 遗传图谱构建和 QTL 分析

分子标记带型统计时, 与亲本潍麦 8 号相同的记为“ A ”, 与亲本济麦 20 或烟农 19 一致的记为“ B ”, 低频率出现的杂合带及缺失带记为“ - ”。连锁图谱

构建见 Cui 等^[10]。应用 Icimapping v3.0 软件(<http://www.isbreeding.net/>)中的完备区间作图(ICIM)法^[11]进行 QTL 定位, LOD 阈值设定为 2.5, 以 1 cM 为步进区间, 进行 1 000 次置换检测。

2 结果与分析

2.1 遗传连锁图谱

利用 WY 群体构建的连锁图谱包含 358 个位点, 分布在 27 个连锁群上, 全长 3 010.70 cM, 标记间的平均距离为 8.41 cM, 其中 1B 染色体上标记最多(40 个), 3D 上最少(3 个)。利用 WJ 群体所构建的连锁图谱包含 344 个位点, 分布在 27 个连锁群上, 全长 2 855.50 cM, 标记间的平均距离为 8.30 cM, 4A 染色体上标记最多(45), 4D 和 7D 上最少(3 个)。2 个群体

所构建的连锁图谱均包含 6 个连锁断点。标记在染色体上的位置和顺序与 Graingenes 2.0 图谱基本一致。2 个群体间共同的标记有 69 个, 且在两群体构建的连锁图谱中的位置基本一致。

2.2 RIL 群体及其亲本表型变异和性状间的相关性分析

潍麦 8 号和烟农 19 的每穗小穗数和单株穗数相近, 济麦 20 的每穗小穗数和单株穗数分别显著少于和多于潍麦 8 号, 而潍麦 8 号的穗粒数、千粒重和单株产量均显著高于烟农 19 和济麦 20; 所有性状其偏度和峰度的绝对值均小于 1, 表现连续变异, 且频数分布符合正态分布; 每个性状都表现超亲分离, 变异系数在 WY 和 WJ 群体中分别为 1.4%~47.9%和 1.3%~65.5% (表 1)。

表 1 RIL 群体及其亲本的 5 个产量相关性状在不同环境下的表现
Table 1 Evaluation of the five yield related traits of the two RIL populations and their parents in different environments

环境 Environ.	亲本 Parent			WY RILs						WJ RILs					
	P ₁	P ₂	P ₃	均值 Mean	标准差 SD	范围 Range	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	CV (%)	均值 Mean	标准差 SD	范围 Range	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	CV (%)
每穗小穗数 Spikelet number per spike															
E1	20.0	19.3	16.7	18.8	1.4	15.0–23.0	–0.11	0.20	2.1	20.3	1.4	13.7–24.3	–0.06	1.02	1.9
E2	18.0	18.4	17.6	18.5	1.2	15.4–21.8	0.30	–0.28	1.4	19.3	1.4	16.2–26.8	0.60	0.79	1.9
E3	22.0	22.0	19.0	21.6	1.4	17.0–25.0	–0.26	–0.16	2.1	21.9	1.6	18.0–27.0	0.37	0.25	2.5
E4	20.4	20.8	18.5	20.1	1.1	17.4–23.0	0.05	–0.05	1.6	20.6	1.3	17.2–24.8	0.41	–0.06	1.7
穗粒数 Grain number per main spike															
E1	49.7	56.7	43.3	42.2	6.9	24.0–64.7	0.46	0.62	47.6	46.9	8.2	26.0–79.3	0.83	1.50	65.5
E2	54.0	58.6	52.0	45.8	6.9	29.8–66.4	0.20	–0.13	47.9	49.3	7.3	21.6–69.0	–0.02	0.47	53.2
E3	66.0	70.0	45.0	48.1	8.5	21.0–77.0	–0.03	0.43	65.5	49.6	6.8	31.0–71.0	0.35	0.11	45.8
E4	57.0	67.2	44.8	51.1	6.7	36.4–74.4	0.55	0.69	38.3	52.8	6.5	36.8–72.8	0.24	–0.11	42.9
单株穗数 Spike number per plant															
E1	7.3	7.3	8.0	10.3	2.8	4.0–20.7	0.52	0.54	8.03	9.4	2.7	3.3–18.0	0.39	0.13	7.4
E2	5.6	5.6	8.0	9.3	1.6	5.4–13.4	–0.03	–0.45	2.54	8.0	1.7	4.0–13.8	0.50	0.21	2.9
E3	6.7	6.3	7.7	8.3	1.9	4.0–14.0	0.50	–0.08	3.82	7.9	1.6	5.0–14.0	0.57	0.26	2.7
E4	7.8	6.6	8.2	6.6	1.2	3.8–9.4	–0.22	–0.31	4.52	6.2	1.1	3.6–11.0	0.31	0.55	1.3
千粒重 1000-grain weight (g)															
E1	44.8	49.1	28.5	41.8	4.9	27.1–51.9	–0.60	0.23	24.0	41.0	5.7	19.6–69.4	–0.20	0.67	30.3
E2	42.9	50.5	32.4	40.6	3.8	30.9–53.1	0.03	0.20	14.7	39.5	4.8	23.9–54.0	0.13	0.05	23.5
E3	28.7	33.4	29.7	30.7	4.0	19.2–42.7	0.09	0.05	16.4	30.4	4.2	16.4–42.3	–0.20	–0.29	17.9
E4	34.6	46.1	30.3	42.5	4.6	30.6–53.5	–0.22	0.00	15.6	43.1	4.3	28.8–54.6	–0.12	0.16	18.5
单株产量 Grain yield per plant (g)															
E1	16.3	20.4	9.9	17.9	5.1	5.2–34.7	0.50	0.30	26.5	17.7	5.5	6.1–39.9	0.00	1.38	39.6
E2	13.0	16.3	13.5	17.0	3.2	9.6–27.1	0.42	–0.01	10.0	15.3	3.7	6.5–34.7	0.80	1.30	13.1
E3	12.7	14.7	10.3	12.1	3.9	4.5–28.2	1.03	2.00	15.0	11.7	2.9	5.9–22.0	0.63	0.26	8.1
E4	10.7	11.8	9.6	8.9	1.6	5.3–13.2	0.16	–0.42	12.4	9.3	1.5	4.4–14.1	0.11	0.63	2.4

E1、E2、E3 和 E4 分别为 2009 泰安、2010 泰安、2010 枣庄和 2010 济宁 4 个种植环境。P₁: 烟农 19; P₂: 潍麦 8 号; P₃: 济麦 20。WY 和 WJ 群体分别为潍麦 8 号×烟农 19 和潍麦 8 号×济麦 20 的 RIL 系。

E1, E2, E3, and E4 stand for environments Tai'an 2009, Tai'an 2010, Zaozhuang 2010, and Jining 2010, respectively. P₁: Yannong 19; P₂: Weimai 8; P₃: Jimai 20. Populations WY and WJ are RILs from Weimai 8 × Yannong 19 and Weimai 8 × Jimai 20, respectively.

2 个群体的单株产量与产量构成因素之间在多数环境中均呈显著或极显著正相关; 产量构成因素

之间, 除每穗小穗数与穗粒数极显著正相关外, 其他性状间多呈显著或极显著负相关(表 2)。

表 2 4 个环境的产量相关性状之间的相关系数
Table 2 Correlation coefficients among yield related traits in four environments

环境 Environment	穗粒数 Grain number per main spike		单株穗数 Spike number per plant		千粒重 1000-grain weight		单株产量 Grain yield per plant	
	WY	WJ	WY	WJ	WY	WJ	WY	WJ
每穗小穗数 Spikelet number per spike								
E1	0.637**	0.641**	-0.128*	-0.156**	-0.050	-0.132**	0.178**	0.103*
E2	0.245**	0.437**	-0.115*	-0.166**	-0.084	-0.294**	0.033	-0.048
E3	0.461**	0.482**	-0.015	-0.086	-0.141*	-0.309**	0.177**	0.002
E4	0.372**	0.597**	-0.079	-0.054	-0.183**	-0.271**	0.051	0.205**
穗粒数 Grain number per main spike								
E1			-0.263**	-0.206**	-0.021	-0.085	0.169*	0.204**
E2			-0.278**	-0.103**	-0.164*	-0.325**	0.444**	0.352**
E3			-0.010	-0.140**	-0.037	-0.193**	0.530**	0.311**
E4			-0.291**	-0.169**	-0.125*	-0.208**	0.082	0.146**
单株穗数 Spike number per plant								
E1					-0.430**	-0.166*	0.529**	0.635**
E2					-0.277**	-0.143**	0.595**	0.749**
E3					-0.085	-0.126*	0.719**	0.701**
E4					-0.254**	-0.279**	0.398**	0.450**
千粒重 1000-grain weight								
E1							0.735**	0.181**
E2							0.108*	0.169**
E3							0.326**	0.363**
E4							0.122*	0.138*

* 在 0.05 水平显著; ** 在 0.01 水平显著。缩写同表 1。

* Significant at $P < 0.05$; ** significant at $P < 0.01$. Abbreviations are the same as given in Table 1.

2.3 利用完备区间作图法检测 QTL

2.3.1 每穗小穗数 QTL 在 WY 群体中共检测到控制每穗小穗数的 9 个 QTL, 其中定位于染色体 2B 和 6A 上的 2 个 QTL 在 2 个环境中被重复检测到。在染色体 6A 上检测到 3 个主效 QTL, 可解释 10.4%~17.8% 的表型变异, 但 LOD 值较小。此外, *qSN-WY.1A.1* 和 *qSN-WY.4D.1* 可分别解释表型变异的 11.5% 和 16.8%, 但只在 E1 或 E3 中被检测到, 具有环境特异性(表 3 和图 1)。

在 WJ 群体中共检测到 20 个每穗小穗数 QTL。其中, *qSN-WJ.2B.4*、*qSN-WJ.3B.1*、*qSN-WJ.5A.1* 和 *qSN-WJ.7B.1* 在 2 个环境、*qSN-WJ.5A.2* 和 *qSN-WJ.7A.1* 在 4 个环境中被重复检测到。除 *qSN-WJ.5A.2* 在环境 E4 中解释表型变异的 12.9% (LOD 值为 8.8 且具有最大的加性效应 0.47) 外, 其他 QTL 的表型贡献率为 1.7%~9.0%, 加性效应为 0.17~

0.44。在 2 个群体的 3B 染色体上均检测到与标记 Xgwm566 连锁的每穗小穗数 QTL (表 3 和图 1)。

2.3.2 穗粒数 QTL 在 WY 群体中检测到 9 个穗粒数 QTL。主效 QTL *qGN-WY.1B.2* 在 E1 和 E2 中被重复检测到, 加性效应分别为 2.78 和 3.41, 可解释 11.1% 和 16.3% 的穗粒数表型变异。其余的 QTL 均只在一个环境中被检测到, 其中 *qGN-WY.1D.1*、*qGN-WY.2D.1* 和 *qGN-WY.7B.1* 可分别解释 11.0%、10.3% 和 15.0% 的表型变异, LOD 值约为 5.0, 为主效 QTL (表 4 和图 1)。

在 WJ 群体中共检测到 16 个穗粒数 QTL, 加性效应为 1.19~3.31, 表型贡献率 2.2%~6.4%。其中, *qGN-WJ.2B.2*、*qGN-WJ.4A.1*、*qGN-WJ.4A.2*、*qGN-WJ.7A.1* 和 *qGN-WJ.7B.1* 均在 2 个环境中被重复检测到; *qGN-WJ.2B.3* 的加性效应最大, LOD 值为 7.1, 但只在 E4 中被检测到。在 2 个群体的 1A 染色体上均检

测到与标记 Xcfe242 连锁的穗粒数 QTL (表 4 和图 1)。

2.3.3 单株穗数 QTL 在 WY 群体的 3 个环境中检测到 4 个单株穗数 QTL。其中 *qPN-WY.5D.1* 在 E1 和 E2 重复检测到, 可分别解释 16.8%和 8.1%的表型变异; *qPN-WY.6B.1* 和 *qPN-WY.7D.1* 的加性效

应分别为 1.28 和 0.67, 可分别解释 14.4%和 11.8%的表型变异, 但仅在 E1 或 E3 中被检测到(表 5 和图 1)。

利用 WJ 群体在环境 E1、E2 和 E4 中检测到 11 个单株穗数 QTL, 并且均只在 1 个环境中被检测到。主效基因 *qPN-WJ.5B.2* 的 LOD 值为 15.1, 加性效应为 0.64, 可解释 14.7%的表型变异(表 5 和图 1)。

表 3 4 个环境下在 WY 和 WJ 两群体中检测到的每穗小穗数 QTL
Table 3 Putative QTLs for spikelet number per spike detected in WY and WJ populations growing in four environments

QTL	标记区间 Marker interval	加性效应 Additive effect	环境 Environment	LOD	表型贡献率 PVE (%)
WY 群体 WY population					
<i>qSN1-WY.1A.1</i>	Xbarc176 –Xwes226.2	–0.49	E3	3.1	11.5
<i>qSN1-WY.1A.2</i>	Xwmc93–Xissr845	0.37	E2	4.2	7.8
<i>qSN-WY.2B.1</i>	Xgwm547–Xcinau119.2	–0.35/–0.31	E2/ E4	3.9/2.6	8.5/8.5
<i>qSN-WY.3B.1</i>	Xgwm566 –Xcwm54	–0.40	E1	5.3	8.0
<i>qSN-WY.4D.1</i>	Xwmc720–Xcau17.4	0.58	E1	5.1	16.8
<i>qSN-WY.5D.1</i>	Xcau18.1–Xgwm190	0.93	E3	3.0	7.4
<i>qSN-WY.6A.1</i>	Xbarc204.2–Xwmc580.2	0.36/0.59	E1/E3	3.0/4.5	4.9/10.4
<i>qSN-WY.6A.2</i>	Xcfe179.2–ww179	–0.46	E1	4.5	10.6
<i>qSN-WY.6A.3</i>	Xissr808–BE606386	–0.44	E4	2.7	17.8
WJ 群体 WJ population					
<i>qSN-WJ.1D.1</i>	Glu-d1–Xbarc346.1	–0.37	E2	5.8	5.2
<i>qSN-WJ.2A.1</i>	Xpsp3088 – Xcfa2263	–0.19	E1	2.6	1.9
<i>qSN-WJ.2B.1</i>	Xpsp3034–Xedm97.1	0.18	E1	2.6	1.9
<i>qSN-WJ.2B.2</i>	Xcfe230–Xwmc617.1	0.24	E1	3.6	3.3
<i>qSN-WJ.2B.3</i>	Xwmc764.2–Xcwm82	–0.33	E3	2.7	3.4
<i>qSN-WJ.2B.4</i>	Xbarc55.1–Xbarc13	–0.28/–0.28	E3/ E4	3.6/5.8	3.0/4.8
<i>qSN-WJ.3A.1</i>	Xmag896.1–ww176	0.44	E3	5.2	8.0
<i>qSN-WJ.3B.1</i>	Xcft53– Xgwm566	–0.29/ –0.27	E1/E2	5.3/4.5	4.8/4.1
<i>qSN-WJ.4A.1</i>	Xpsp3029–Xwmc161	–0.33	E3	5.6	4.5
<i>qSN-WJ.4A.2</i>	Xcfe89.2–Xcwm48	0.29	E2	6.3	4.5
<i>qSN-WJ.4A.3</i>	SCM39–Xapr1.2.1	–0.25	E4	3.2	3.1
<i>qSN-WJ.5A.1</i>	Xbarc40–Xgwm205	0.29/0.30	E1/ E2	4.9/4.3	4.9/5.1
<i>qSN-WJ.5A.2</i>	Xwmc524–Xcfe29	–0.30/ –0.38/–0.33/ –0.47	E1/E2/ E3/ E4	3.5/6.0/3.3/8.8	5.3/8.1/4.3/12.9
<i>qSN-WJ.5D.1</i>	Xcfd18– Xbarc133	0.17	E4	2.8	1.7
<i>qSN-WJ.6A.1</i>	Xcfe273.2–Xcfe273.1	0.21	E4	3.8	2.5
<i>qSN-WJ.6A.2</i>	ww144 –T13	0.23	E4	3.7	3.1
<i>qSN-WJ.6B.1</i>	Xcwm90.5–Xmag2053.1	–0.34	E2	4.2	5.4
<i>qSN-WJ.7A.1</i>	Xgwm473–Xedm16.1	0.32/0.43/0.36/0.34	E1/E2/E3/ E4	5.1/9.1/5.1/6.3	5.5/9.0/4.9/6.3
<i>qSN-WJ.7B.1</i>	Xcfe223–Xissr844.2	–0.28/ –0.25	E1/E2	4.7/3.2	4.2/3.1
<i>qSN-WJ.7B.2</i>	Xcfe75–Xbarc1073.1	–0.36	E1	5.0	4.3

粗体字表示 2 个群体的共有标记; 加性效应正值表示增效基因来自潍麦 8 号, 负值表示增效基因来自烟农 19 (WY 群体)或济麦 20 (WJ 群体)。缩写同表 1。

Shared markers of both WY and WJ populations are in bold. Positive and negative values of additive effect indicate that the positive alleles are from Weimai 8 and Yannong 19 (WY population) or Jimai 20 (WJ population), respectively. PVE: phenotypic variation explained. Other abbreviations are the same as given in Table 1.

表 4 4 个环境下在 WY 和 WJ 两群体中检测到的穗粒数 QTL
Table 4 Putative QTLs for grain number per spike detected in WY and WJ populations growing in four environments

QTL	标记区间 Marker interval	加性效应 Additive effect	环境 Environment	LOD	表型贡献率 PVE (%)
WY 群体 WY population					
<i>qGN-WY.1A.1</i>	Xcfe242.4 -Xmag3124	-1.72	E1	3.7	6.3
<i>qGN-WY.1B.1</i>	Xbarc349.1-Xcfe78.2	1.93	E4	3.8	7.5
<i>qGN-WY.1B.2</i>	Xwmc326-Xwmc719	-2.78/-3.41	E1/E2	5.9/9.3	11.1/16.3
<i>qGN-WY.1D.1</i>	Xcwm63.1-ww127.1	-2.36	E2	5.0	11.0
<i>qGN-WY.2D.1</i>	Xcfd53-Xcfd168.1	-2.28	E2	4.3	10.3
<i>qGN-WY.2D.2</i>	Xcfd168.2-Xwmc41.1	-2.95	E3	4.0	7.8
<i>qGN-WY.5D.1</i>	Xbarc133 -ww152	2.68	E1	4.2	7.9
<i>qGN-WY.6A.1</i>	Xcfa2104- ww144	-2.43	E3	2.6	8.3
<i>qGN-WY.7B.1</i>	Xwmc76-Xbarc126	-2.74	E2	5.5	15.0
WJ 群体 WJ population					
<i>qGN-WJ.1A.1</i>	Xbarc176.1 -Xwmc333	-1.28	E4	2.6	3.2
<i>qGN-WJ.1A.2</i>	Xcfe242.1 -Xgdm36	1.21	E4	2.6	2.6
<i>qGN-WJ.1B.1</i>	Glu-b1-BxFp	1.50	E2	4.7	4.1
<i>qGN-WJ.2A.1</i>	Xpsp3088-Xcfa2263	-1.82	E1	4.5	5.1
<i>qGN-WJ.2B.1</i>	Xwmc764.2-Xcwm82	-1.67	E2	3.3	4.3
<i>qGN-WJ.2B.2</i>	Xwmc344.2-Xwmc344.4	1.20/1.24	E2/E4	3.8/4.1	2.9/3.4
<i>qGN-WJ.2B.3</i>	Xwmc332.2-Xgdm87	-3.31	E4	7.1	6.4
<i>qGN-WJ.3B.1</i>	Xgwm493-Xbarc229.2	-1.19	E3	2.9	3.1
<i>qGN-WJ.4A.1</i>	ww46-Xissr810.2	-1.87/-1.64	E1/E4	5.4/6.6	5.9/6.2
<i>qGN-WJ.4A.2</i>	Xpsp3029-Xwmc161	-1.27/-1.34	E2/E4	4.1/5.1	3.3/4.1
<i>qGN-WJ.4A.3</i>	Xcft3034.2-Xgdm88	-1.53	E2	2.7	2.2
<i>qGN-WJ.5B.1</i>	Xcfe74-Xmag4281	1.23	E4	2.8	3.5
<i>qGN-WJ.6D.1</i>	Xissr844.1-Xissr817	-1.12	E2	3.0	2.2
<i>qGN-WJ.7A.1</i>	Xgwm473-Xedm16.1	1.52/1.43	E2/E4	3.5/5.3	4.2/4.5
<i>qGN-WJ.7B.1</i>	Xcfe223-Xissr844.2	-1.50/-1.48	E1/E2	3.7/4.9	3.5/4.2
<i>qGN-WJ.7B.2</i>	Xcfe75-Xbarc1073.1	-1.76	E1	3.5	3.0

粗体字表示 2 个群体的共有标记; 加性效应正值表示增效基因来自潍麦 8 号, 负值表示增效基因来自烟农 19 (WY 群体)或济麦 20 (WJ 群体)。缩写同表 1。

Shared markers of both WY and WJ populations are in bold. Positive and negative values of additive effect indicate that the positive alleles are from Weimai 8 and Yannong 19 (WY population) or Jimai 20 (WJ population), respectively. PVE: phenotypic variation explained. Other abbreviations are the same as given in Table 1.

2.3.4 千粒重 QTL 在 WY 群体的环境 E1、E2 和 E3 中, 共检测到 7 个千粒重 QTL。其中, *qGW-WY.6D.1* 在 E1 和 E2 被重复检测到; *qGW-WY.2A.2* 和 *qGW-WY.7B.1* 加性效应分别为 2.11 和 1.29, 可分别解释 18.6%和 10.2%的表型变异, 但只在单一环境中被检测到(表 6 和图 1)。

在 WJ 群体的 4 个环境中共检测到 14 个千粒重 QTL, 加性效应为 0.72~1.87, 可解释千粒重表型变异的 2.1%~9.0%。其中, *qGW-WJ.4A.1* 在 4 个环境, *qGW-WJ.5B.1*、*qGW-WJ.6A.1* 和 *qGW-WJ.7B.2* 在 3 个环境, *qGW-WJ.7A.1* 在 2 个环境中分别被重复检测

到。贡献率最大的 *qGW-WJ.1A.1* 加性效应为 1.43, LOD 值为 7.1 (表 6 和图 1)。

2.3.5 单株产量 QTL 在 WY 群体中, 共检测到 5 个单株产量 QTL, 其中, *qGY-WY.2A.1* 的加性效应为 1.99, 可解释 12.5%的表型变异; *qGY-WY.3B.1* 的加性效应为 0.63, 可解释 11.5%的表型变异; *qGY-WY.5D.1* 的加性效应为 2.32, 可解释 11.0%的表型变异, 均为主效 QTL。所有 QTL 均只在 1 个环境中被检测到, 为环境特异性 QTL (表 7 和图 1)。

在 WJ 群体中共检测到 9 个单株产量 QTL, 加性效应为 0.32~1.33。仅 *qGY-WJ.5B.2* 在 E2 和 E4 中

表 5 4 个环境下在 WY 和 WJ 两群体中检测到的单株穗数 QTL
Table 5 Putative QTLs for spike number per plant detected in WY and WJ populations growing in four environments

QTL	标记区间 Marker interval	加性效应 Additive effect	环境 Environment	LOD	表型贡献率 PVE (%)
WY 群体 WY population					
<i>qPN-WY.2A.1</i>	Xpsp3088-Xcfa2263	-0.36	E2	2.9	5.3
<i>qPN-WY.5D.1</i>	Xbarc133 -ww152	-1.62/-0.62	E1/E2	7.3/3.7	16.8/8.1
<i>qPN-WY.6B.1</i>	Xissr818-Xswes180.1	1.28	E1	5.7	14.4
<i>qPN-WY.7D.1</i>	Xissr814.1-Xswes558.3	-0.67	E3	3.4	11.8
WJ 群体 WJ population					
<i>qPN-WJ.2B.1</i>	Xwmc332.2-Xgdm87	0.56	E2	2.9	4.1
<i>qPN-WJ.2D.1</i>	STS01-Xwmc181.1	0.27	E4	3.9	5.1
<i>qPN-WJ.3D.1</i>	Xbarc52-BE7905.1	0.52	E2	3.5	7.3
<i>qPN-WJ.4A.1</i>	Xcfd71 -Xbarc170	0.80	E1	7.5	7.6
<i>qPN-WJ.4D.1</i>	Xcfd23-Xwmc617.2	0.38	E4	6.8	7.7
<i>qPN-WJ.5B.1</i>	Xissr823.2-Xissr821	1.31	E2	2.7	3.5
<i>qPN-WJ.5B.2</i>	ww44-Xapr1.5.2	0.64	E2	15.1	14.7
<i>qPN-WJ.6D.1</i>	Xcfa2114-Xswes 123.1	0.43	E1	2.7	2.4
<i>qPN-WJ.6D.2</i>	Xcfe59-Xgwm95	0.24	E2	2.7	1.9
<i>qPN-WJ.7B.1</i>	Xcfe75-Xbarc1073.1	-0.73	E1	2.6	2.7
<i>qPN-WJ.7D.1</i>	Xswes940.3-Xgwm111	0.27	E2	3.1	2.2

粗体字表示 2 个群体的共有标记; 加性效应正值表示增效基因来自潍麦 8 号, 负值表示增效基因来自烟农 19 (WY 群体)或济麦 20 (WJ 群体)。缩写同表 1。

Shared markers of both WY and WJ populations are in bold. Positive and negative values of additive effect indicate that the positive alleles are from Weimai 8 and Yannong 19 (WY population) or Jimai 20 (WJ population), respectively. PVE: phenotypic variation explained. Other abbreviations are the same as given in Table 1.

被重复检测到, 且在 E2 中的加性效应为 1.16, LOD 值为 10.4, 可解释 11.0%的表型变异。在 2 个群体的 4D 和 5D 染色体上均分别检测到与标记 Xcfd71 和 Xbarc133 连锁的单株产量 QTL (表 7 和图 1)。

2.4 一因多效或紧密连锁 QTL

在 WY 和 WJ 群体中, 分别检测到 4 个和 20 个标记区间含有涉及多个性状的 QTL, 可能是一因多效或紧密连锁的 QTL (表 8)。

3 讨论

以分别含有 229 个和 485 个家系的 2 个 RIL 群体为材料, 在 4 个环境下对单株穗数、每穗小穗数、穗粒数和千粒重进行了 QTL 定位分析。研究结果验证了产量及其构成因素的复杂性, 由众多主效和微效 QTL 控制。并非所有主效 QTL 或一因多效 QTL 都能在所有环境中被重复检测到。因此, 对这类性状进行 MAS 存在一定的困难。利用关联群体在多环境中进行 QTL 分析, 在不同环境和组合中都能够检测到的位点可能对育种更具应用价值。

在 WY 群体中, 有 5 个 QTL 在 2 个环境中被重

复检测到; 在 WJ 群体中, 有 11 个 QTL 在 2 个环境, 3 个在 3 个环境, 3 个在 4 个环境中被重复检测到。其中, 除 *qPN-WJ.5D.1* 和 *qGY-WJ.5B.2* 外, 均为每穗小穗数、穗粒数和千粒重的 QTL。在多个环境中能被重复检测到的 QTL 受环境因素影响较小, 可能是稳定表达的 QTL, 可以与其连锁的标记作为 MAS 的依据。

3.1 2 个 RIL 群体检测 QTL 的比较

本研究利用 2 个关联 RIL 群体构建的 2 个连锁图谱共享 69 个分子标记, 这为在 2 个群体中进行共表达 QTL 的分析奠定了基础。2 个群体中共有 9 对 QTL 定位于相同的标记区间或具有相同的连锁标记, 涉及 5 个产量相关性状(表 3~表 7)。如 WY 群体的 *qGN-WY.1A.1* (加性效应来自烟农 19)和 WJ 群体的 *qGN-WJ.1A.2* (加性效应来自潍麦 8 号)均与标记 Xcfe242 连锁, 控制穗粒数, 可能是同一个 QTL; WY 的 *qGY-WY.4D.1* 和 WJ 的 *qGY-WJ.4A.1* 均与 Xcfd71 连锁, 前者影响单株产量, 加性效应来自烟农 19, 后者同时影响单株产量和单株穗数, 加性效应来自潍麦 8 号, 说明小麦同源染色体的相同区段

表 6 4 个环境下在 WY 和 WJ 两群体中检测到的千粒重的 QTL
Table 6 Putative QTLs for 1000-grain weight detected in WY and WJ populations growing in four environments

QTL	标记区间 Marker interval	加性效应 Additive effect	环境 Environment	LOD	表型贡献率 PVE (%)
WY 群体 WY population					
<i>qGW-WY.2A.1</i>	Xpsp3088-Xcfa2263	1.15	E3	4.0	8.0
<i>qGW-WY.2A.2</i>	Xcfe253.1-Xissr848	-2.11	E1	5.2	18.6
<i>qGW-WY.2B.1</i>	Xgwm547-Xcinau119.2	-1.23	E3	2.8	9.2
<i>qGW-WY.4B.1</i>	Xcau8.1-Xgwm495	1.42	E1	2.5	4.6
<i>qGW-WY.6B.1</i>	Xgwm88.2-Xswes131.2	0.94	E2	2.7	6.1
<i>qGW-WY.6D.1</i>	Xcfe127-Xswes123.1	-1.31/-0.93	E1/E2	4.2/2.9	7.1/6.0
<i>qGW-WY.7B.1</i>	Xcau12.4-ww121	-1.29	E3	3.4	10.2
WJ 群体 WJ population					
<i>qGW-WJ.1A.1</i>	Xbarc176.1 -Xwmc333	1.43	E3	7.1	9.0
<i>qGW-WJ.2B.1</i>	Xpsp3034-Xedm97.1	0.79	E2	3.6	2.6
<i>qGW-WJ.2B.2</i>	Xcfe230-Xwmc617.1	0.83	E2	4.2	3.0
<i>qGW-WJ.2D.1</i>	STS01-Xwmc181.1	-0.76	E2	2.6	2.1
<i>qGW-WJ.3B.1</i>	Xcft3374.1-Xcft3374.2	1.09	E1	4.5	3.7
<i>qGW-WJ.3D.1</i>	Xbarc52-BE7905.1	-0.84	E3	4.4	3.6
<i>qGW-WJ.4A.1</i>	Xpsp3029-Xwmc161	1.13/0.83/0.72/0.86	E1/E2/E3/E4	4.7/3.9/3.4/4.4	4.1/2.9/3.0/4.0
<i>qGW-WJ.5B.1</i>	Xissr854.1-Xwmc73	-1.06/-1.04/-1.20	E1/E2/E4	3.8/5.6/7.6	3.1/4.0/6.7
<i>qGW-WJ.5D.1</i>	Xcfd18-Xbarc133	-0.73	E3	3.7	3.0
<i>qGW-WJ.6A.1</i>	Xcfe273.2-Xcfe273.1	-1.22/-1.24/-1.00	E1/E2/E4	5.0/7.7/6.4	4.8/6.6/5.9
<i>qGW-WJ.7A.1</i>	Xbarc176.2-Xcfe261	-1.01/-1.03	E2/E3	3.8/4.6	4.1/5.6
<i>qGW-WJ.7A.2</i>	ww160.2-Xbarc49.2	0.84	E4	4.4	3.6
<i>qGW-WJ.7B.1</i>	Xcfe223-Xissr844.2	0.95	E4	2.7	3.9
<i>qGW-WJ.7B.2</i>	Xcfe75-Xbarc1073.1	1.87/1.34/1.21	E1/E2/E3	4.3/3.6/3.1	4.0/2.9/2.9

粗体字表示 2 个群体的共有标记; 加性效应正值表示增效基因来自潍麦 8 号, 负值表示增效基因来自烟农 19 (WY 群体)或济麦 20 (WJ 群体)。缩写同表 1。

Shared markers of both WY and WJ populations are in bold. Positive and negative values of additive effect indicate that the positive alleles are from Weimai 8 and Yannong 19 (WY population) or Jimai 20 (WJ population), respectively. PVE: phenotypic variation explained. Other abbreviations are the same as given in Table 1.

表 7 4 个环境下在 WY 和 WJ 两群体中检测到的单株产量的 QTL
Table 7 Putative QTLs for grain yield per plant detected in WY and WJ populations growing in four environments

QTL	标记区间 Marker interval	加性效应 Additive effect	环境 Environment	LOD	表型贡献率 PVE (%)
WY 群体 WY population					
<i>qGY-WY.1B.1</i>	Xwmc326-Xwmc719	-1.19	E2	3.7	9.6
<i>qGY-WY.2A.1</i>	Xwmc453-Xbarc212	-1.99	E1	2.6	12.5
<i>qGY-WY.3B.1</i>	Xcfe127-Xcft3374.3	-0.63	E4	3.3	11.5
<i>qGY-WY.4D.1</i>	Xcau17.1-Xcfd71	-0.97	E3	2.8	5.5
<i>qGY-WY.5D.1</i>	Xbarc133 -ww152	-2.32	E1	3.6	11.0
WJ 群体 WJ population					
<i>qGY-WJ.2B.1</i>	Xissr824.1-Xbarc160	0.98	E1	3.4	3.0
<i>qGY-WJ.4A.1</i>	Xcfd71 -Xbarc170	1.33	E1	5.4	5.6
<i>qGY-WJ.4A.2</i>	SCM39-Xapr1.2.1	-0.51	E3	2.6	2.9
<i>qGY-WJ.5B.1</i>	Xissr823.2-Xissr821	0.80	E2	4.5	5.3
<i>qGY-WJ.5B.2</i>	ww44-Xapr1.5.2	1.16/0.32	E2/E4	10.4/2.7	11.0/4.3
<i>qGY-WJ.5D.1</i>	Xcfd18-Xbarc133	0.42	E4	3.1	7.3
<i>qGY-WJ.6B.1</i>	Xcwm90.5-Xmag2053.1	-1.02	E1	3.0	3.7
<i>qGY-WJ.6D.1</i>	Xcfa2114-Xswes123.1	0.80	E1	2.5	2.2
<i>qGY-WJ.6D.2</i>	Xcfd76-Xcft3103	1.01	E2	3.0	5.1

粗体字表示 2 个群体的共有标记; 加性效应正值表示增效基因来自潍麦 8 号, 负值表示增效基因来自烟农 19 (WY 群体)或济麦 20 (WJ 群体)。缩写同表 1。

Shared markers of both WY and WJ populations are in bold. Positive and negative values of additive effect indicate that the positive alleles are from Weimai 8 and Yannong 19 (WY population) or Jimai 20 (WJ population), respectively. PVE: phenotypic variation explained. Other abbreviations are the same as given in Table 1.

图 1 2 个群体中检测到的 QTL 及其在染色体上的位置
Fig. 1 Putative QTLs detected in the two RIL populations

斜体字为功能标记、生化标记或 IRS 特异标记。

Italics are functional markers, biochemical markers, or IRS specific markers.

表 8 WY 和 WJ 群体中的一因多效或紧密连锁 QTL
Table 8 Putative pleiotropy or closely linked QTLs detected in WY and WJ populations

标记区间 Marker interval	QTL	性状 Trait
WY 群体 WY population		
Xwmc326–Xwmc719	<i>qGN-WY.1B.2, qGY-WY.1B.1</i>	GN, GY
Xpsp3088–Xcfa2263	<i>qPN-WY.2A.1, qGW-WY.2A.1</i>	PN, GW
Xgwm547–Xcinau119.2	<i>qSN-WY.2B.1, qGW-WY.2B.1</i>	SN, GW
Xbarc133–ww152	<i>qGN-WY.5D.1, qPN-WY.5D.1</i>	GN, PN, GY
WJ 群体 WJ population		
Xbarc176.1–Xwmc333	<i>qGN-WJ.1A.1, qGW-WJ.1A.1</i>	GN, GW
Xpsp3088–Xcfa2263	<i>qSN-WJ.2A.1, qGN-WJ.2A.1</i>	SN, GN
Xpsp3034–Xedm97.1	<i>qSN-WJ.2B.1, qGW-WJ.2B.1</i>	SN, GW
Xcfe230–Xwmc617.1	<i>qSN-WJ.2B.2, qGW-WJ.2B.2</i>	SN, GW
Xwmc764.2–Xcwm82	<i>qSN-WJ.2B.3, qGN-WJ.2B.1</i>	SN, GN
Xwmc332.2–Xgdm87	<i>qGN-WJ.2B.3, qPN-WJ.2B.1</i>	GN, PN
STS01–Xwmc181.1	<i>qPN-WJ.2D.1, qGW-WJ.2D.1</i>	PN, GW
Xbarc52–BE7905.1	<i>qPN-WJ.3D.1, qGW-WJ.3D.1</i>	PN, GW
Xcfd71–Xbarc170	<i>qPN-WJ.4A.1, qGY-WJ.4A.1</i>	PN, GY
Xpsp3029–Xwmc161	<i>qSN-WJ.4A.1, qGN-WJ.4A.2, qGW-WJ.4A.1</i>	SN, GN, GW
SCM39–Xapr1.2.1	<i>qSN-WJ.4A.3, qGY-WJ.4A.2</i>	SN, GY
Xissr823.2–Xissr821	<i>qPN-WJ.5B.1, qGY-WJ.5B.1</i>	PN, GY
ww44–Xapr1.5.2	<i>qPN-WJ.5B.2, qGY-WJ.5B.2</i>	PN, GY
Xcfd18–Xbarc133	<i>qSN-WJ.5D.1, qGW-WJ.5D.1, qGY-WJ.5D.1</i>	SN, GW, GY
Xcfe273.2–Xcfe273.1	<i>qSN-WJ.6A.1, qGW-WJ.6A.1</i>	SN, GW
Xcwm90.5–Xmag2053.1	<i>qSN-WJ.6B.1, qGY-WJ.6B.1</i>	SN, GY
Xcfa2114–Xswe123.1	<i>qPN-WJ.6D.1, qGY-WJ.6D.1</i>	PN, GY
Xgwm473–Xedm16.1	<i>qSN-WJ.7A.1, qGN-WJ.7A.1</i>	SN, GN
Xcfe223–Xissr844.2	<i>qSN-WJ.7B.1, qGN-WJ.7B.1, qGW-WJ.7B.1</i>	SN, GN, GW
Xcfe75–Xbarc1073.1	<i>qSN-WJ.7B.2, qGN-WJ.7B.2, qPN-WJ.7B.1, qGW-WJ.7B.2</i>	SN, GN, PN, GW

GN: 穗粒数; GY: 单株产量; PN: 单株穗数; GW: 千粒重; SN: 每穗小穗数。

GN: grain number per spike; GY: grain yield per plant; PN: spike number per plant; GW: 1000-grain weight; SN: spikelet number per spike.

可能存在影响同一性状的 QTL; 在 2 个群体 5D 染色体的标记 Xbarc133 附近均检测到影响单株产量的多效 QTL, 其加性效应均分别来自双亲, 二者可能是同一个 QTL。另外 6 对 QTL 在 2 个群体中分别控制不同的性状, 并且起增效作用的亲本不同。这些在 2 个群体中具有相同连锁标记的 QTL 可能是相同的 QTL 或虽然不同但紧密连锁的 QTL, 对 MAS 具有一定价值。

作图群体大小对 QTL 定位的精度和准确性有很大的影响^[12-14]。用小群体进行 QTL 定位会低估 QTL 的数目和高估 QTL 的效应, 增加群体大小有利于微效 QTL 的发掘^[15]。本研究, WY 为小群体(含有 229 个家系), WJ 为大群体(485 个家系), 结果在 WY 群体中共检测到 29 个 QTL, 其中涉及每穗小穗数、主茎穗粒数、单株穗数、千粒重和单株产量的 QTL 分别有 9、9、4、7 和 5 个; 在 WJ 群体中共检测到 45 个 QTL, 各性状相关 QTL 分别有 20、16、11、14 和 9 个。在 WY 群体的 29 个 QTL 中, 有 16 个(55.2%)的表型贡献率大于 10%, 加性效应为 0.31~3.41; 而在 WJ 群体中, 只有 3 个 QTL 在单个环境中解释 10% 以上的表型变异, 加性效应为 0.17~3.31。这可能是在大群体的构建过程中, 较多重组事件使紧密连锁的 QTL 分开, 因而检测到的 QTL 数目增多, 相应地效应值也减小。WY 群体中解释变异率很大的主效 QTL 其 LOD 值却较低, 而在 WJ 群体中主效 QTL 虽然数目少但其 LOD 值均较高。此外, 该关联群体亲本的性状值差异及遗传连锁图谱上分子标记的密度和位置也会影响该定位结果的比较。说明可能在相同的背景下构建适当的作图群体可以提高 QTL 定位的精度和准确性。

3.2 QTL 富集区和(或)一因多效 QTL

本研究在 WY 群体的染色体 2A、2B 和 5D 上检测到 3 个 QTL 富集区。位于染色体 2A 上的区间 Xcfa253.1~Xcfa2263 包含了单株穗数、千粒重和单株产量的 QTL, 该区段包含了在 WJ 群体中检测到的控制每穗小穗数和穗粒数的 QTL。Wang 等^[16]在该区段检测到影响籽粒灌浆速率和千粒重的 QTL。Huang 等^[17]也在该区段定位了 1 个影响穗粒数和千粒重的多效 QTL。在 2B 染色体的相邻区间 Xgwm547~Xcinau119.2~cinau119.1 分别检测到影响每穗小穗数和千粒重的 QTL。定位于 5D 染色体 Xbarc133~ww152 区间的 QTL 同时影响穗粒数、单株穗数和单株产量, 并且都具有较高的贡献率, 为

一因多效 QTL; 在 WJ 群体中也检测到与 Xbarc133 连锁的控制每穗小穗数、千粒重和单株产量的多效 QTL, 二者可能为相同的区段。此外, 在 1B 染色体区间 Xwmc326~Xwmc719 同时检测到控制穗粒数和单株产量的多效 QTL, 并且对二者都具有较大的贡献率。该区段与王瑞霞等^[4]在 1B 上检测到的同时影响灌浆速率和千粒重的 QTL 富集区具有相同的连锁标记 Xbarc61, 二者可能为同一染色体区段。在染色体 6A 上检测到 3 个影响每穗小穗数的主效 QTL。

在 WJ 群体中, 有多达 20 个 QTL 为一因多效或紧密连锁 QTL (表 8)。除了与 WY 群体可能相同的区段外, 在染色体 2B 和 4A 上检测到另外 2 个 QTL 富集区。前者包含了 7 个 QTL, 其中 4 个为多效或紧密连锁 QTL。Ramya 等^[26]在该区段的 Xbarc55~Xbarc13 区间发现了一个在多环境中重复检测到的千粒重 QTL。但由于缺乏共同的标记, 不能确定该区段与 WY 群体中染色体 2B 的区段是否相同。定位于染色体 4A 的区段 SCM39~Xwmc161 含有 6 个 QTL, 其中 3 个为一因多效或紧密连锁 QTL。Kirigwi 等^[27]检测到籽粒产量和灌浆速率的 QTL 与该区段内的标记 Xwmc420 连锁, 可能是相同的 QTL。Börner 等^[5]和 Kumar 等^[6]均在染色体 4A 上发现了 QTL 富集区, 但由于缺乏相同的标记, 不能确定与本研究中的区段是否相同。此外, 在染色体 7B 上检测到 2 个多效 QTL, 它们同时控制每穗小穗数、穗粒数、千粒重和单株穗数。

在 2 个群体中虽然检测到可能相同的 QTL 或染色体区段, 但也检测到不同的 QTL 富集区和大量群体特有的 QTL。因此, 2 个群体的定位结果既得到了相互验证, 也丰富了重要产量性状 QTL 的数目。许多研究表明, 相关的性状通常由相同或紧密连锁的 QTL 调控^[18-19]。本研究也发现控制产量及其构成因素的 QTL 至少有一部分是相关的, 为一因多效或紧密连锁的 QTL(WY 群体有 4 个, WJ 群体有 20 个), 这可能是产量相关性状之间显著相关的一个重要原因^[5,19]。此外, 控制相关性状的基因可能不是随机分布的, 而是倾向于在染色体上形成 QTL 富集区或基因簇, 这可能是物种进化的结果。这些具有一因多效或紧密连锁 QTL 的染色体区段可能在产量的形成过程中具有重要作用。这种现象为 MAS 和进行不同染色体区段的聚合提供了便利。

3.3 产量性状 QTL 的比较

研究表明, 控制产量及其构成因素的 QTL 广泛

分布于小麦的 21 条染色体^[1-6,20-28]。但是由于用于 QTL 分析群体的遗传背景不同,用于构建连锁图谱的分子标记各异,限制了不同研究结果之间的比较分析。本研究利用 2 个关联 RIL 群体,在小麦 21 条染色体上都检测到了与产量性状相关的 QTL。除在 QTL 富集区定位到与前人研究相同的 QTL 外,还发现了在 WY 群体的染色体 1A 和 2 个群体的 3B 染色体上定位的控制每穗小穗数的 *qSN-WY.1A.2* 和 *qSN-WY.3B.1* 位点,与 Li 等^[1]报道的穗数和产量 QTL 具有相同的连锁标记,推测它们可能是相同的 QTL; WJ 群体中定位的 *qGN-WJ.1A.1* 与 Varshney 等^[20]定位的千粒重 QTL 都与 1A 染色体上的标记 Xwmc333 连锁。在染色体 4B 上,廖祥政等^[25]曾检测到 1 个千粒重 QTL 与标记 Xgwm495 连锁,这与我们的结果一致;其报道的 1 个单株穗数 QTL 和本研究在 WY 群体中检测到的穗粒数 QTL 均与 7B 染色体的标记 Xwmc76 连锁,它们可能是相同的 QTL。Huang 等^[22]在 4D 染色体的标记 Xcfd71a 附近定位了 1 个千粒重主效 QTL,与本研究定位于 Xcfd71 附近的多效 QTL 可能是同一 QTL。在染色体 2D 上, Kumar 等^[6]报道的 1 个在 3 个环境中能被重复检测到的产量 QTL 和本研究检测到的 *qGN-WY.2D.2* 均与 Xwmc41 连锁,可能为同一 QTL。姚琴等^[3]研究认为,穗粒数和每穗小穗数 QTL 主要位于 5D 染色体的春化基因 *Vrn-D1* 附近,并与抽穗期 QTL 相关。本研究在 2 个群体的染色体 5D 上均检测到产量相关性状的多效 QTL,但由于缺乏共同的分子标记,尚不能确定是否与 *Vrn-D1* 连锁。Li 等^[1]在染色体 7D 的区间 Xwmc31~Xgdm67~Xgwm428 发现了每平方米穗数、千粒重、每穗小穗数和可育小穗数的 8 个 QTL,本研究在 WY 群体检测的 *qPN-WY.7D.1* 与标记 Xgdm67 紧密连锁,它们可能是相同的 QTL。其他 QTL (包括主效 QTL) 即使与已报道的 QTL 定位于相同的染色体,但是由于群体遗传背景、遗传图谱所用分子标记不同以及环境因素的影响,尚不能确定是否为相同的 QTL,也可能是新的 QTL。通过比较不同的研究结果,发现不同群体间相关性状 QTL 的一致性,对 QTL 的精细定位、克隆和 MAS 可能更具有应用价值^[28]。

4 结论

以 2 个关联 RIL 群体 WY 和 WJ 为作图群体,对每穗小穗数、主茎穗粒数、单株穗数、千粒重和单

株产量 5 个产量相关性状进行了 QTL 分析。在 WY 群体中检测到 9、9、4、7 和 5 个 QTL 分别控制这 5 个性状,加性效应为 0.31~3.41,有 16 个 QTL 对表型变异的解释率高于 10%,占 QTL 总数的 55.2%,但其 LOD 值均较低。在 WJ 群体中检测 20、16、11、14 和 9 个 QTL 分别控制这 5 个性状,其加性效应为 0.17~3.31,仅有 3 个 QTL (6.7%) 可解释表型变异 10% 以上,但这些 QTL 均具有较高的 LOD 值。在 2 个群体中均检测到产量相关性状的 QTL 在染色体上形成含有一因多效或紧密连锁 QTL 的染色体区段,并发现 9 对 QTL 和 2 个染色体区段在 2 个群体中可能相同。多环境重复检测到的 QTL 和相关性状 QTL 聚集的染色体区段可为 MAS 提供依据。

References

- [1] 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. An interval genetic map and QTL analysis for yield traits in wheat. *Mol Breed*, 2007, 20: 167-178
- [2] Kuchel H, Williams K J, Langridge P, Eagles H A, Jefferies S P. Genetic dissection of grain yield in bread wheat: I. QTL analysis. *Theor Appl Genet*, 2007, 115: 1029-1041
- [3] Yao Q (姚琴), Zhou R-H (周荣华), Pan Y-M (潘昱名), Fu T-H (傅体华), Jia J-Z (贾继增). Construction of genetic linkage map and QTL analysis of agronomic important traits based on a RIL population derived from common wheat variety Yanzhan 1 and Zaosui 30. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2010, 43(20): 4130-4139 (in Chinese with English abstract)
- [4] Wang R-X (王瑞霞), Zhang X-Y (张秀英), Wu L (伍玲), Wang R (王瑞), Hai L (海林), Yan C-S (闫长生), You G-X (游光霞), Xiao S-H (肖世和). QTL mapping for grain filling rate and thousand-grain weight in different ecological environments in wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(10): 1750-1756 (in Chinese with English abstract)
- [5] 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.). *Theor Appl Genet*, 2002, 105: 921-936
- [6] Kumar N, Kulwal P L, Balyan H S, Gupta P K. QTL mapping for yield and yield contributing traits in 2 mapping population of bread wheat. *Mol Breed*, 2007, 19: 163-177

- [7] Simon M, Loudet O, Durand S, Berard A, Brunel D, Sennedal F X, Durand-Tardif M, Pelletier G, Camilleri C. Quantitative trait loci mapping in five new large recombinant inbred line populations of *Arabidopsis thaliana* genotyped with consensus single-nucleotide polymorphism markers. *Genet Soc Am*, 2008, 178: 2253–2264
- [8] O'Neill C M, Morgan C, Kirby J, Tscheop H, Deng P X, Brennan M, Rosas U, Fraser F, Hall C, Gill S, Bancroft I. Six new recombinant inbred populations for the study of quantitative traits in *Arabidopsis thaliana*. *Theor Appl Genet*, 2008, 116: 623–634
- [9] Murray M G, Thompson W F. Rapid isolation of high-molecular weight plant DNA. *Nucl Acids Res*, 1980, 8: 4321–4325
- [10] Cui F, Li J, Ding A M, Zhao C H, Wang L, Wang X Q, Li S S, Bao Y G, Li X F, Feng D S, Kong L R, Wang H G. Conditional QTL mapping for plant height with respect to the length of the spike and internode in two mapping populations of wheat. *Theor Appl Genet*, 2011, DOI: 10.1007/s00122-011-1551-6
- [11] Li H H, Ye G Y, Wang J K. A Modified Algorithm for the Improvement of Composite Interval Mapping. *Genet Soc Am*, 2007, 175: 361–374
- [12] Austin D F, Lee M. Comparative mapping in F_{2.3} and F_{6.7} generations of quantitative trait loci for grain yield and yield components in maize. *Theor Appl Genet*, 1996, 92: 817–826
- [13] Yano M, Sasaki T. Genetic and molecular dissection of quantitative traits in rice. *Plant Mol Biol*, 1997, 35: 145–153
- [14] Mackay T F C. The genetic architecture of quantitative traits. *Annu Rev Genet*, 2001, 35: 303–339
- [15] Vales M I, Schon C C, Capetini F, Chen X M, Corey A E, Mather D E, Mundt C C, Richardson K L, Sandoval-Islas J S, Utz H F, Hayes P M. Effect of population size on the estimation of QTL: a test using resistance to barley stripe rust. *Theor Appl Genet*, 2005, 111: 1260–1270
- [16] Wang R X, Hai L, Zhang X Y, You G X, Yan C X, Xiao S H. QTL mapping for grain filling rate and yield related traits in RILs of the Chinese winter wheat population Heshangmai × Yu 8679. *Theor Appl Genet*, 2009, 118: 313–325
- [17] Huang X Q, Kempf H, Canal M W, Roder M S. Advanced back-cross QTL analysis in progenies derived from a cross between a German elite winter wheat variety and a synthetic wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 933–943
- [18] Kato K, Miura H, Sawada S. Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat. *Theor Appl Genet*, 2000, 101: 1114–1121
- [19] Paterson A H, Damon S, Hewitt J D, Zamir D, Rabinowitch H D, Lincoln S E, Lander E S, Tanksley S D. Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: comparison across species, generations, and environments. *Genet Soc Am*, 1991, 127: 181–197
- [20] Varshney R K, Prasad M, Roy J K, Kumar N H S, Dhaliwal H S, Balyan H S, Gupta P K. Identification of eight chromosomes and a microsatellite marker on 1AS associated with QTL for grain weight in bread wheat. *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 1290–1294
- [21] Huang X Q, Coster H, Ganai M W, Roder M S. Advanced back-cross QTL analysis for 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, Humpheys D G, Noll J S, Somers D J, Brown P D. Molecular detection of QTLs for agronomic and quality traits in a double haploid population derived from two Canadian wheats (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2006, 113: 753–766
- [23] Kumar N, Kulwal P L, Gaur A, Tyagi A K, Khurana J P, Khurana P. QTL analysis for grain weight in common wheat. *Euphytica*, 2006, 151: 135–144
- [24] Quarrie S A, Steed A, Calestani C, Semikhodskii A, Lebreton C, Chinoy C, Steele N, Pljevljakusic D, Waterman E, Weyen J, Schondelmaier J, Habash D Z, Farmer P, Saker L, Clarkson D T, Abugalieva A, Yessimbekova M, Turuspekov Y, Abugalieva S, Tuberrosa R, Sanguineti M C, Hollington P A, Aragues R, Royo A, Dodig D. A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring × SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 865–880
- [25] Liao X-Z(廖祥政), Wang J(王瑾), Zhou R-H(周荣华), Ren Z-L(任正隆), Jia J-Z(贾继增). Mining favorable alleles of QTLs conferring 1000-grain weight from synthetic wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(11): 1877–1884 (in Chinese with English abstract)
- [26] Ramya P, Chaubal A, Kulkrani K, Gupta L, Kadoo N, Dhaliwal H S, Chhuneja P, Lagu M, Gupta V. QTL mapping of 1000-kernel

- weight, kernel length, and kernel width in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Appl Genet*, 2001, 51: 421–429
- [27] Kirigei F M, Ginkel M V, Brown-Guedira G, Gill B S, Paulsen G N, Fritz A K. Makers associated with a QTL for grain yield in wheat under drought. *Mol Breed*, 2007, 20: 401–413
- [28] Song Y-X(宋彦霞), Jing R-L(景蕊莲), Huo N-X(霍纳新), Ren Z-L(任正隆), Jia J-Z(贾继增). Detection of QTLs for heading in common wheat using different populations. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2006, 39(11): 2186–2193 (in Chinese with English abstract)
-

信息索引

- 1532 欢迎订阅 2012 年《作物学报》
- 1550 欢迎订阅 2012 年《中国水稻科学》、《水稻科学 (英文版)》
- 1558 欢迎订阅 2012 年《大豆科学》
- 1568 欢迎订阅 2012 年《农业科技通讯》
- 1576 欢迎订阅 2012 年《中国农业生态学报》
- 1584 欢迎订阅 2012 年《麦类作物学报》
- 1604 欢迎订阅 2012 年《作物杂志》
- 1615 欢迎订阅 2012 年《中国农业科技导报》
- 1622 欢迎订阅 2012 年《中国种业》
- 1641 欢迎订阅 2012 年《植物遗传资源学报》
- 1649 欢迎订阅 2012 年《园艺学报》
- 1675 欢迎订阅 2012 年《中国蔬菜》
- 1682 欢迎订阅 2012 年《中国农业科学》中、英文版
- 1700 新书推介——《英文科技论文撰写与投稿 (第二版)》
- 1706 欢迎订阅 2012 年《农产品质量与安全》