

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2008.01350

小麦白粉病成株抗性和抗倒伏性及穗下节长度的 QTL 定位

张坤普¹ 赵 亮¹ 海 燕² 陈广凤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 河南省农作物新品种重点实验室 / 河南省农业科学院, 河南郑州 450002; ³ 德州学院农学系, 山东德州 253015)

摘 要: 由小麦品种花培 3 号和豫麦 57 杂交获得了 DH 群体 168 个株系, 利用 305 个 SSR 标记对白粉病成株抗性、抗倒伏性和穗下节长度进行了 QTL 定位研究。DH 群体及两亲本于 2005 年和 2006 年种植于山东泰安, 2006 年种于安徽宿州。利用基于混合线性模型的 QTLNetwork 2.0 软件, 共检测到 12 个加性效应位点和 10 对上位效应位点。在 4D 染色体上控制白粉病成株抗性的 *qApr4D*, 贡献率为 20.0%, 在各环境中稳定表达, 其抗病等位基因来源于抗病亲本豫麦 57; 在 7D 染色体上控制小麦穗下节长度的 *qIlbs7D*, 贡献率为 12.9%, 在各环境中稳定表达。加性效应和上位效应对小麦白粉病成株抗性、抗倒伏性和穗下节长度的遗传起重要作用, 并且基因与环境常常具有互作效应。以上两个 QTL 可分别用于小麦白粉病成株抗性和穗下节长度的分子标记辅助选择。

关键词: 白粉病; 成株抗性; 穗下节长度; 抗倒伏性; 数量性状位点

QTL Mapping for Adult-Plant Resistance to Powdery Mildew, Lodging Resistance and Internode Length below Spike in Wheat

ZHANG Kun-Pu¹, ZHAO Liang¹, HAI Yan², CHEN Guang-Feng³, and TIAN Ji-Chun^{1,*}

(¹ State Key Laboratory of Crop Biology / Group of Quality Wheat Breeding, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong; ² Henan Provincial Key Laboratory of Crop Variety / Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, Henan; ³ Agricultural Department, Dezhou College, Dezhou 253015, Shandong, China)

Abstract: Powdery mildew (*Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* Em. Marchal.) and lodging cause great yield loss in wheat (*Triticum aestivum* L.) production. Adult-plant resistance (APR) is crucial in wheat breeding for permanent resistance to powdery mildew. Internode length below the spike (ILBS) is an important trait associated with lodging resistance (LDR) in wheat, however, the quantitative trait loci (QTLs) for ILBS have not been reported. In the present study, a set of 168 doubled haploid (DH) lines derived from the cross between Huapei 3 and Yumai 57 were used to detect QTLs associated with APR to powdery mildew, LDR, and ILBS with 305 SSR markers covering the whole wheat genome. The DH population and the parents were evaluated for APR to powdery mildew, LDR, and ILBS 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 12 additive QTLs and 10 pairs of epistatic QTLs were detected for APR to powdery mildew, LDR, and ILBS. One QTL *qApr4D*, donated by Yumai 57, was detected for APR to powdery mildew on chromosome 4D with increased resistance effect, accounting for 20.0% of the phenotypic variances without additive × environment (AE) interactions. Another QTL *qIlbs7D* for ILBS was identified on chromosome 7D, explaining 12.9% of the phenotypic variances without AE interactions. The results indicate both additive effects and epistatic effects are important genetic bases for APR to powdery mildew, LDR, and ILBS, which are also sometimes subjected to environmental modifications. The two QTLs, *qApr4D* and *qIlbs7D*, are useful for molecular marker-assisted selection in breeding for APR to powdery mildew and ILBS, respectively.

Keywords: Wheat powdery mildew; Adult plant resistance; Internode length below the spike; Lodging resistance; Quantitative trait loci

基金项目: 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)

作者简介: 张坤普(1972–), 女, 山东德州人, 博士, 研究方向: 作物遗传育种。E-mail: zkp66@126.com

*通讯作者(Corresponding author): 田纪春, 博士, 教授, 主要从事小麦遗传育种研究。Tel: 0538-8242040; E-mail: jctian@sdaa.edu.cn

Received(收稿日期): 2007-12-25; Accepted(接受日期): 2008-03-14.

小麦白粉病(*Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* em. Marchal.)是世界各地小麦生产中的主要病害之一^[1], 染病小麦穗粒数减少, 粒重降低, 一般流行年份减产 13%~34%^[2]。自 20 世纪 80 年代以来, 由于肥水条件的改善和 1B/1R 易位系抗性丧失, 小麦白粉病的危害日趋严重, 已成为我国小麦的主要病害, 利用抗病基因培育抗病品种是防治白粉病最经济、有效、环境友好的措施, 符合小麦安全生产的需要^[1,3]。小麦对白粉病的抗性有两种, 一种是小种专化抗性, 这种抗性比较脆弱, 经常因病原菌小种的变化而丧失。到目前为止, 已定位 38 个(*Pm1*~*Pm38*)^[4-7]小麦白粉病专化抗性基因。另一种是非小种专化抗性, 又叫成株抗性(adult-plant resistance, APR)或慢病性(slow mildewing resistance), 成株抗性苗期不表达, 成株期通过延迟病菌侵染、生长和繁殖而表现抗病。白粉病成株抗性品种不含任何已知专化性 *Pm* 基因或所含 *Pm* 基因已丧失抗性, 不是完全免疫但对各种生理小种或者大部分生理小种都有一定的抗性, 相对于每一生理小种, 其选择压力大大降低, 病原菌和寄主共存, 病原菌的生理变异减少; 成株抗性品种的抗性较小种专化抗性更持久, 成株期表现中抗到高抗。利用白粉病成株抗性(或慢病性)是实现病害持久防治的重要途径之一。

倒伏严重影响小麦的产量和品质, 因此抗倒伏性是小麦育种的重要目标之一^[8]。小麦的穗下节长度是一个重要的形态学特征, 与抗倒伏性和光合能力密切相关。因此, 探讨小麦白粉病成株抗性、抗倒伏性及穗下节长度的遗传基础, 对于改良小麦产量和品质是至关重要的。

小麦白粉病成株抗性、抗倒伏性及穗下节长度多为基因或寡基因控制的数量性状^[9]。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了有力的研究工具^[10], 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不同环境下对小麦白粉病成株抗性的 QTL 进行了一些研究^[11-18], Jakobson 等^[17]发现 6 个控制小麦白粉病成株抗性的 QTL, 位于 1A、1B、2A、4A、5A 和 5B 染色体, 位于 4A 染色体的主效 QTL 在 2002 年试验中可解释 35%的表型变异, 2004 年试验中可解释 54%的表型变异。王竹林等^[18]发现 3 个控制白粉病成株抗性的 QTL, 其中位于 2B 和 2D 染色体的 2 个 QTL 在两个环境下均能检测到, 贡献分

别为 9.6%~11.3%和 21.2%~26.1%, 遗传效应表现为加性和部分显性, 其抗病等位基因均来自抗病亲本百农 64。对小麦抗倒伏性的 QTL 研究较少, Keller 等^[8]检测到 9 个与小麦抗倒伏性相关的 QTL, 单个 QTL 可解释 6.6%~32.1%的表型变异, 其中 3 个 QTL 在 3 个环境中稳定表达。Marza 等^[19]用 Ning 7840×Clark 的重组自交系, 检测到 3 个抗倒伏性的 QTL, 位于 1B、4AL 和 5AL。然而, 对于小麦穗下节长度的 QTL 还未见报道。

花培 3 号和豫麦 57 是我国优良的栽培小麦品种, 并为许多杂交组合的亲本材料。豫麦 57 是黄淮麦区主要推广品种, 具有高产、适应性好的特点, 中抗白粉病且抗性稳定, 是典型的成株抗性品种, 花培 3 号矮秆、早熟, 高抗倒伏。本试验利用基于混合线性模型^[20]的 QTLNetwork 2.0^[21]软件, 研究小麦白粉病成株抗性、抗倒伏性及穗下节长度的 QTL 及其遗传效应, 以为小麦白粉病成株抗性、抗倒伏性及穗下节长度的基因聚合及分子标记辅助选择, 以及在小麦育种中合理利用花培 3 号和豫麦 57 提供依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

花培 3 号和豫麦 57 构建的 168 个双单倍体(doubled-haploid, 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^[22] 和国家^[23]农作物品种审定委员会审定, 在黄淮麦区推广面积很大, 在农艺性状和品质性状方面有较大差异^[22-23]。

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, 1 次重复。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。

田间自然发病情况下, 在小麦乳熟期(花后 14 d)观察小麦上部 2 个叶片白粉病菌孢子数以鉴定小麦白粉病成株抗性, 按照 GB/T 19557.2-2004 的 9 级标准^[24]进行记载。小麦收获前观察整个小区植株的倾斜度, 分 3(≤15.1°), 5(15.1~45°)和 7(>45°)^[24] 3 级标准记载抗倒伏性。小麦穗下节长度为从穗基部到旗叶基部的茎部距离, 每小区选 10 株, 取其平均值。

1.3 数据统计和 QTL 分析

利用 Microsoft Excel 2003 软件对小麦白粉病成株抗性、抗倒伏性及穗下节长度的表型数据进行统计分析。采用 305 个 SSR 标记构建遗传图谱^[25], 利用基于混合线性模型^[20]的 QTLNetwork 2.0^[21]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 小麦白粉病成株抗性指数、倒伏指数及穗下节长度的表型变异及其相关性分析

两亲本在 3 个性状上存在差异。豫麦 57 具有较好的白粉病成株抗性, 发病指数为 3, 而花培 3 号的发病指数为 7。花培 3 号具有较强的抗倒伏性, 其倒伏指数为 3, 穗下节长度较豫麦 57 长。DH 群体中白粉病成株抗性指数(图 1)、倒伏指数(图 2)及穗下节长度(图 3)均呈连续分布, 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^[26]。

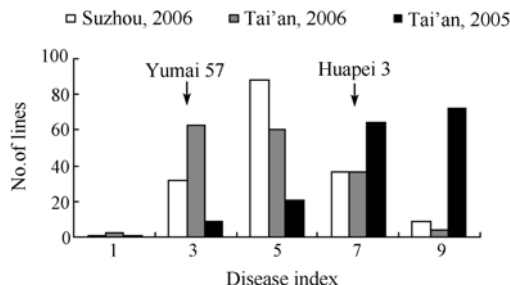


图 1 在 2 年 3 个环境中花培 3 号×豫麦 57 DH 群体 168 个株系的白粉病成株抗性指数分布

Fig. 1 Frequency distribution of disease index of adult-plant resistance to powdery mildew in 168 doubled haploid lines derived from the cross of Huapei 3×Yumai 57 evaluated at 3 environments in 2 cropping seasons

DH 群体在 3 个环境中 3 个指标间均存在极显著相关性($P<0.01$)。倒伏指数与穗下节长度相关系数为 0.491; 白粉病成株抗性指数和穗下节长度相关系数为 -0.186; 白粉病成株抗性指数与倒伏指数的相关系数为 -0.244。

2.2 QTL 分析

共检测到控制小麦白粉病成株抗性、抗倒伏性及穗下节长度 12 个加性效应位点(表 1, 图 4), 其中

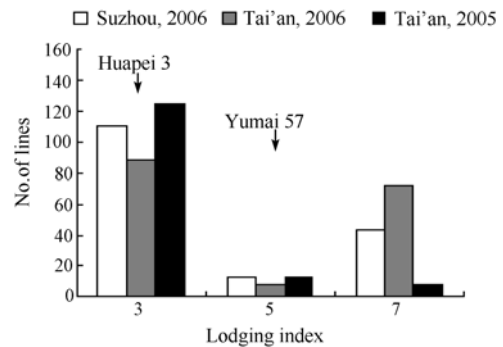


图 2 在 2 年 3 个环境中花培 3 号×豫麦 57 DH 群体 168 个株系的倒伏指数分布

Fig. 2 Frequency distribution of lodging index of wheat plant in 168 doubled haploid lines derived from the cross of Huapei 3×Yumai 57 evaluated at 3 environments in 2 cropping seasons

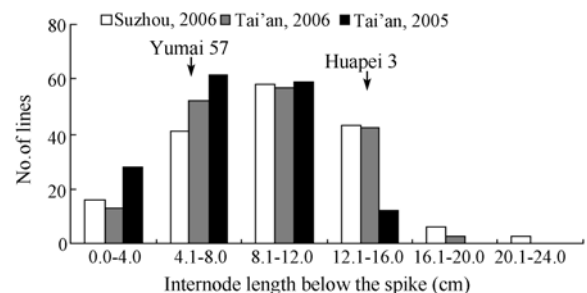


图 3 在 2 年 3 个环境中花培 3 号×豫麦 57 DH 群体 168 个株系的穗下节长度分布

Fig. 3 Frequency distribution of internode length below the spike in 168 doubled haploid lines derived from the cross of Huapei 3×Yumai 57 evaluated at 3 environments in 2 cropping seasons

4 个加性效应位点具有环境互作效应。共发现 10 对上位效应位点(表 2, 图 4), 其中抗倒伏性的上位效应位点最多, 为 6 对, 而白粉病成株抗性和穗下节长度的上位效应位点各 2 对, 有 2 对上位效应位点具有环境互作效应。

2.2.1 白粉病成株抗性的 QTL 分析 白粉病成株抗性的 2 个加性 QTL 位于 4D 和 5D 染色体(表 1, 图 4), 其中位于 4D 染色体的 *qApr4D*, 具有最大的遗传效应, 贡献率为 20.0%, 在各环境中稳定表达; 位于 5D 染色体的 *qApr5D* 可解释 1.3% 的表型变异, 并且具有环境互作效应。两个位点的白粉病成株抗性等位基因均来源于亲本豫麦 57, 这与其具有较好的白粉病成株抗性相一致。加性效应总的贡献率为 29.3%。

白粉病成株抗性的 2 对上位效应位点位于 1B-3A(2)染色体(表 2, 图 4), 可分别解释 3.6% 和 1.3% 的表型变异, 没有检测到上位效应与环境的互作效应。

表 1 在 3 个环境中小麦白粉病成株抗性、抗倒伏性及穗下节长度的加性 QTL 及加性与环境互作效应

Table 1 Estimated additive (A) and additive×environment (AE) interactions of QTLs for APR to powdery mildew, LDS, and ILBS based on the averaged phenotypic data from 3 environments

性状 Trait	QTL	标记区间 ^a Flanking markers ^a	位置 ^b Site ^b (cM)	F 值 F-value	P	加性		加性×环境 1		加性×环境 2		加性×环境 3	
						Additive		A×E ₁		A×E ₂		A×E ₃	
						效应 ^c A ^c	贡献率 H ² (%)	效应	贡献率 H ² (%)	效应	贡献率 H ² (%)	效应	贡献率 H ² (%)
APR	<i>qApr4D</i>	<i>Xgwm194-Xcfa2173</i>	12.0	13.0	0.000	0.82	20.0						
	<i>qApr5D</i>	<i>Xwmc215-Xgdm63</i>	0.1	11.4	0.003	0.20	1.3	-0.34	3.4			0.40	4.7
LDG	<i>qLdg1B</i>	<i>Xcwem6.1-Xwmc128</i>	0.0	10.0	0.000	-0.33	4.2					0.14	0.8
	<i>qLdg2B</i>	<i>Xbarc129.1-Xgwm111</i>	8.2	5.6	0.000	-0.25	2.5						
	<i>qLdg3Ad</i>	<i>Xbarc51-Xbarc157.1</i>	1.1	7.8	0.000	0.33	4.3			0.14	0.8	-0.16	1.0
	<i>qLdg4B</i>	<i>Xwmc48-Xbarc1096</i>	0.0	7.7	0.000	-0.24	2.1						
	<i>qLdg4Db</i>	<i>Xbarc334-Xwmc331</i>	0.1	9.4	0.000	0.28	3.0					-0.20	1.5
ILBS	<i>qIlbs3Ab</i>	<i>Xwmc264-Xcfa2193</i>	19.1	11.3	0.000	0.62	2.6						
	<i>qIlbs4B</i>	<i>Xwmc657-Xwmc48</i>	2.0	7.7	0.000	-0.51	1.8						
	<i>qIlbs 4D</i>	<i>Xbarc334-Xwmc331</i>	6.1	16.5	0.000	1.10	8.2						
	<i>qIlbs5A</i>	<i>Xcfe026.1-Xcwem32.2</i>	0.0	8.5	0.000	-0.67	3.1						
	<i>qIlbs 7D</i>	<i>Xgwm676-Xgwm437</i>	5.0	17.1	0.000	1.38	12.9						

^a: “标记区间”表示检测到的 QTL 的 F 峰值所在的区间。^b: “位置”表示检测到的 QTL 的 F 峰值距“标记区间”的左边标记位点的距离。^c: 加性效应为正值表示增效等位基因来源于花培 3 号, 加性效应为负值表示增效等位基因来源于豫麦 57。当 $P<0.005$ 时, 视为存在 1 个 QTL。环境 1: 宿州, 2006; 环境 2: 泰安, 2006; 环境 3: 泰安, 2005。APR: 成株抗性; LDR: 抗倒伏性; ILBS: 穗下节间长度。

^a: “flanking markers” means the interval of F peak value for QTL. ^b: “site” means the distance of F peak value for QTL to the left marker in “Flanking markers”. ^c: the positive value of additive effect indicates that the Huapei 3 allele has a positive effect on the trait, and the negative value represents the Yumai 57 allele having positive effect. QTL was declared if the phenotype was associated with a marker locus at $P<0.005$. E₁: Suzhou, 2006; E₂: Tai'an, 2006; E₃: Tai'an, 2005. APR: adult-plant resistance; LDR: lodging resistance; ILBS: internode length below the spike.

2.2.2 抗倒伏性的 QTL 分析 检测到 5 个抗倒伏性的加性 QTL(表 1, 图 4), 可解释 2.1%~4.3%的表型变异。3 个加性 QTL(*qLdg1B*、*qLdg2B* 和 *qLdg4B*)来源于茎秆矮而粗、抗倒伏性好的亲本花培 3 号; 而另 2 个 QTL(*qLdg3Ad* 和 *qLdg4D*)来源于豫麦 57。其中 3 个加性效应位点与环境互作, 可解释 4.1%的表型变异。加性效应总的贡献率为 20.1%。

抗倒伏性的 6 对上位效应位点位于染色体 3A-5D(3)、4A-7B 和 4D-7A(2) (表 2, 图 4), 可解释 1.0%~3.9%的表型变异, 抗倒伏性均具有正向效应, 其中 2 对(*qLdg3Ac/qLdg5D* 和 *qLdg4Db/qLdg7A*)具有环境互作效应, 可解释 7.9%的表型变异。上位效应总的贡献率为 17.4%。

2.2.3 穗下节长度的 QTL 分析 穗下节长度的 5 个加性效应位点位于染色体 3A、4B、4D、5A 和 7D(表 1, 图 4), 可解释 1.8%~12.9%的表型变异。位于 7D 染色体的 *qIlbs7D* 具有最大的遗传效应, 贡献率为 12.9%, 可增长穗下节 1.38 cm。2 个加性效应位点 *qIlbs3Ab* 和 *qIlbs4D*, 降低穗下节长度, 其等位

基因来源于豫麦 57, 其他 3 个位点的等位基因来源于花培 3 号。没有检测到加性与合作的互作效应。加性效应总的贡献率为 28.4%。

穗下节长度的 2 对上位效应位点位于染色体 2D-3A 和 3A-4B(表 2, 图 4), 可分别解释 8.1%和 4.7%的表型变异, 没有发现上位与合作的互作效应。上位效应总的贡献率是 12.8%。

3 讨论

本研究应用基于混合线性模型^[20]的 QTL-Network 2.0^[21]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。研究表明, 非等位基因之间的上位效应确实存在, 可分别解释小麦白粉病成株抗性、抗倒伏性和穗下节长度 4.8%、17.4%和 12.8%的表型变异, 确定上位效应的遗传贡献率对于正确理解复杂数量性状的遗传基础是非常重要的。因此加性效应和上位效应是小麦白粉病成株抗性、抗倒伏性及穗下节长度的重要遗传基础, 并且基因与环境常常具有互作效应。

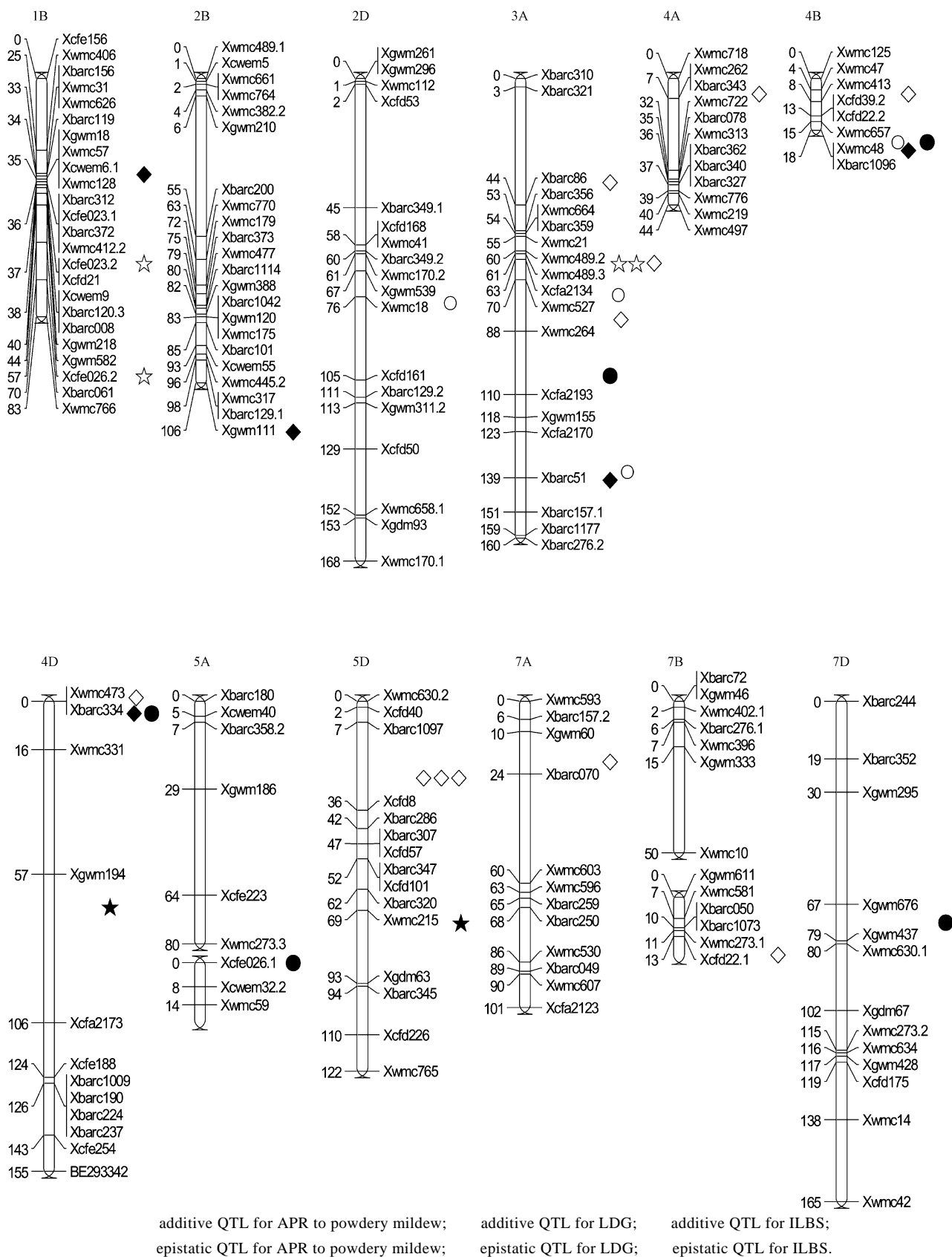


图 4 小麦白粉病成株抗性、抗倒伏性及穗下节长度的加性 QTL 和上位 QTL 在染色体上的位置
 Fig. 4 Positions of additive QTLs and epistatic QTLs conferring APR to powdery mildew, LDG, and ILBS
 Abbreviations as in Table 1.

表 2 在 3 个环境中小麦白粉病成株抗性、抗倒伏性及穗下节长度的上位 QTL 及上位与环境互作效应
Table 2 Estimated epistasis (AA) and epistasis×environment interactions of QTLs for APR to powdery mildew, LDS, and ILBS based on the averaged phenotypic data from 3 environments

性状 Trait	QTL	标记区间 Flanking markers	位置 Site (cM)	QTL	标记区间 Flanking markers	位置 Site(cM)	上位效应 ^a AA ^a	贡献率 H ² (%)
APR	<i>qApr1Ba</i>	<i>Xcfe023.2-Xcfd21</i>	0.3	<i>qApr3A</i>	<i>Xwmc489.2-Xwmc489.3</i>	0.1	-0.35	3.6
	<i>qApr1Bb</i>	<i>Xgwm582-Xcfe026.2</i>	7.5	<i>qApr3A</i>	<i>Xwmc489.2-Xwmc489.3</i>	0.1	-0.21	1.3
LDG	<i>qLdg3Aa</i>	<i>Xbarc86-Xbarc356</i>	2.0	<i>qLdg5D</i>	<i>Xbarc1097-Xcfd8</i>	22.0	0.16	1.0
	<i>qLdg3Ab</i>	<i>Xwmc489.2-Xwmc489.3</i>	0.9	<i>qLdg5D</i>	<i>Xbarc1097-Xcfd8</i>	22.0	0.18	1.2
	<i>qLdg3Ac</i>	<i>Xwmc527-Xwmc264</i>	6.1	<i>qLdg5D</i>	<i>Xbarc1097-Xcfd8</i>	22.0	0.18	1.3
	<i>qLdg4A</i>	<i>Xbarc343-Xwmc722</i>	3.0	<i>qLdg7B</i>	<i>Xwmc273.1-Xcfd22.1</i>	2.0	0.32	3.9
	<i>qLdg4Da</i>	<i>Xwmc125-Xwmc47</i>	0.0	<i>qLdg7A</i>	<i>Xgwm60-Xbarc070</i>	9.0	0.24	2.2
	<i>qLdg4Dc</i>	<i>Xwmc413-Xcfd39.2</i>	3.0	<i>qLdg7A</i>	<i>Xgwm60-Xbarc070</i>	9.0		
ILBS	<i>qIlbs2D</i>	<i>Xgwm539-Xwmc18</i>	2.3	<i>qIlbs3Ac</i>	<i>Xcfa2170-Xbarc51</i>	15.1	1.09	8.1
	<i>qIlbs3Aa</i>	<i>Xcfa2134-Xwmc527</i>	0.1	<i>qIlbs4B</i>	<i>Xwmc657-Xwmc48</i>	2.0	-0.83	4.7

仅 2 对抗倒伏性的 QTL 发现上位与环境互作, 其中 *qLdg3Ac/qLdg5D* 与环境 2(泰安, 2006)和环境 3(泰安, 2005)的互作效应分别为 0.13 和 -0.18, 贡献率为 0.7% 和 1.2%; *qLdg4Dc/qLdg7A* 与环境 2(泰安, 2006)和环境 3(泰安, 2005)的互作效应分别为 0.31 和 -0.25, 贡献率为 3.6% 和 2.4%。没有发现与环境 1(宿州, 2006)互作的 QTL。^a 上位互作效应值为正, 表明亲本型大于重组型; 上位互作效应值为负, 表明重组型大于亲本型。符号缩写同表 1。

Only two pairs of epistatic effects were involved in AAE interactions. Among them, the *qLdg3Ac/qLdg5D* had an effect of 0.13 and -0.18 and accounted for 0.7% and 1.2% of the phenotypic variances in environment 2 (Tai'an, 2006) and environment 3 (Tai'an, 2005), respectively. The *qLdg4Dc/qLdg7A* had an effect of 0.31 and -0.25 and could explain 3.6% and 2.4% of the phenotypic variances in environment 2 and environment 3, respectively. And no epistasis × environment 1 (Suzhou, 2006) interactions were detected. ^a: the epistatic effect. The positive value means that the parent-type effect is greater than the recombinant-type effect, and the negative value means that the parent-type effect is less than the recombinant-type effect. Abbreviations as in Table 1.

白粉病成株抗性的 2 个加性 QTL 位于 4D 和 5D 染色体(图 4, 表 1), 均来源于抗病亲本豫麦 57。在 4D 染色体上的 *qApr4D*, 贡献率为 20.0%, 在各环境中稳定表达, 可用于小麦白粉病成株抗性的分子标记辅助选择。Keller 等^[27]在 4DL 染色体的 *glk302b-psr1101a* 区间检测到 1 个白粉病成株抗性的 QTL, 可解释 14.4% 的表型变异。*qApr4D* 位于相似的位置, 但其加性效应值稍大, 它们可能是 4D 染色体上控制白粉病成株抗性的同一个 QTL。Chantret 等^[13,28]利用 F_{2:3} 和 DH 两个群体在 5D 染色体上 *gwm174* 和 *cfid26* 标记附近检测到 2 个控制白粉病成株抗性的 QTL, 可分别解释 16.8%~25.3% 和 28.1%~37.7% 的表型变异; 同样, Mingeot 等^[14]利用 DH 群体, 在 5D 染色体上 *gwm639a-gwm174* 区间发现一个控制白粉病成株

抗性的 QTL, 可解释 21.4%~54.3% 的表型变异。*qApr5D* 位于 5D 染色体上 *Xwmc215-Xgdm63* 区间, 很接近上述标记或区间, 但遗传效应值较小, 可解释 9.2% 的表型变异, 可能是 5D 染色体上控制小麦白粉病成株抗性的两个不同的 QTL。

抗倒伏性的 *qLdg1B* 位于 1BS 染色体上, Keller 等^[8]在相似的位置发现了 1 个抗倒伏性的 QTL, 但

加性效应值较大。*qLdg3Ad* 位于 3AS 染色体上, 与 Marza 等^[19]的研究结果一致。*qLdg4B* 位于矮秆基因 *Rht-B1*^[29-31]相似的位置, 这与矮秆基因与抗倒伏性高度正相关是一致的。本研究中, 抗倒伏性的 QTL 遗传效应值较小(表 1), 同样, Huang 等^[10]利用来源于加拿大两个栽培小麦品种的 DH 群体检测到控制抗倒伏性的 QTL 的遗传效应值为 6.4%~10.9%, 但 Keller^[8]等利用 wheat/spelt 群体发现了 4 个抗倒伏性的主效 QTL($h^2 > 20\%$)。本研究与前人结果存在差异, 其原因可能是试验材料和环境的差异; QTL 分析软件的差异; 以及目前的图谱还不完善, 有些控制抗倒伏性的 QTL 没有被检测到。为了取得更好的结果, 可采用更多的分子标记位点, 例如 SNP 和 ISSR 等, 进一步完善该遗传图谱。

抗倒伏性的 *qLdg4D* 和穗下节长度的 *qIlbs4D* 位于 4D 染色体 *Xbarc334-Xwmc331* 区间同一个位置, 而且另两个位点 *qLdg4B* 和 *qIlbs4B* 位于 4B 染色体上邻近的位置, 这与倒伏指数和穗下节长度呈高度正相关($r=0.491^{**}$)的结果是一致的。

4 结论

检测到 12 个加性效应位点和 10 对上位效应位

点。其中,位于4D染色体上控制小麦白粉病成株抗性的 *qApr4D* 来源于抗病亲本豫麦57,其贡献率为20.0%,与其紧密连锁的分子标记是 SSR 位点 *Xgwm194*,遗传距离是12.0 cM;在7D染色体上的 *qIlbs7D*,控制小麦穗下节长度的贡献率为12.9%。这2个QTL均可在不同环境中稳定表达,适用于分子标记辅助选择。

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,安徽省宿州市农科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] Bennett F G A. Resistance to powdery mildew in wheat: A review of its use in agriculture and plant breeding programs. *Plant Pathol*, 1984, 33: 279–300
- [2] Griffey C A, Das M K, Stromberg E L. Effectiveness of adult-plant resistance in reducing grain yield loss to powdery mildew in winter wheat. *Plant Dis*, 1993, 77: 618–622
- [3] Wang J-M(王俊美), Liu H-Y(刘红彦), Wang F(王飞), Kang Z-S(康振生), Duan S-K(段双科). Identification of a microsatellite marker linked with powdery mildew resistance gene *Pm6* in wheat. *Acta Phytopathol Sin* (植物病理学报), 2007, 37(3): 329–332 (in Chinese with English abstract)
- [4] Wang C-Y(王长友), Ji W-Q(吉万全), Zhang G-S(张改生), Wang Q-Y(王秋英), Cai D-M(蔡东明), Xue X-Z(薛秀庄). SSR markers and preliminary chromosomal location of a powdery mildew resistance gene in common wheat germplasm N9134. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(1): 163–166 (in English with Chinese abstract)
- [5] Liu Z, Sun Q, Ni Z, Nevo E, Yang T M. Molecular characterization of a novel powdery mildew resistance gene *Pm30* in wheat originating from wild emmer. *Euphytica*, 2002, 123: 21–29
- [6] Xie C, Sun Q, Ni Z, Yang T, Nevo E, Fahima T. Chromosomal location of a *Triticum dicoccoides*-derived powdery mildew resistance gene in common wheat by using microsatellite markers. *Theor Appl Genet*, 2003, 106: 341–345
- [7] McIntosh R A, Devos K M, Dubcovsky J, Rogers W J, Morris C F, Appels R, Somers D J, Anderson O A. CATALOGUE OF GENE SYMBOLS FOR WHEAT: 2007. Supplement. *Annu Wheat Newsl*, 2007, 53: 159–180
- [8] Keller M, Karutz C, Schmid J E, Stamp P, Winzeler M, Keller B, Messmer M M. Quantitative trait loci for lodging resistance in a segregating wheat×spelt population. *Theor Appl Genet*, 1999, 98: 1171–1182
- [9] Paterson A H, Lander E S, Hewitt J D, Peterson S, Lincoln S E, Tanksley S D. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature*, 1988, 335: 721–726
- [10] 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
- [11] Huang X Q, Röder M. Molecular mapping of powdery mildew resistance genes in wheat: A review. *Euphytica*, 2004, 137: 203–223
- [12] Griffey C A, Das M K. Heritance of adult plant resistance to powdery mildew in Knox 62 and Massey winter wheats. *Crop Sci*, 1994, 34: 641–646
- [13] Chantret N, Mingeot D, Sourdille P, Bernard M, Jacquemin J M, Doussinault G. A major QTL for powdery mildew resistance is stable over time and at development stages in winter wheat. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 962–971
- [14] Mingeot D, Chantret N, Baret P V, Dekeyser A, Boukhatem N, Sourdille P, Doussinault G, Jacquemin J M. Mapping QTL involved in adult plant resistance to powdery mildew in the winter wheat line RE714 in two susceptible genetic backgrounds. *Plant Breed*, 2002, 121: 133–140
- [15] Huo N-X(霍纳新), Zhou R-H(周荣华), Zhang L-F(张丽芳), Jia J-Z(贾继增). Mapping quantitative trait loci for powdery mildew resistance in wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(6): 692–696 (in Chinese with English abstract)
- [16] Liu H-Y(刘慧远), Kazuhiro S, He Z-H(何中虎), Wang Z-L(王竹林), Liang S-S(梁闪闪), Ma J(马均), Michel B, Pierre S, Xia X-C(夏先春). QTL mapping for adult-plant resistance to powdery mildew in bread wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2006, 32(2): 197–202 (in Chinese with English abstract)
- [17] Jakobson I, Peusha H, Timofejeva L, Järve K. Adult plant and seedling resistance to powdery mildew in a *Triticum aestivum* × *Triticum militinae* hybrid line. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 760–769
- [18] Wang Z-L(王竹林), Wang D-S(王德森), He Z-H(何中虎), Wang H(王辉), Chen X-M(陈新民), Duan X-Y(段霞瑜), Zhou Y-L(周益林), Xia X-C(夏先春). QTL mapping for slow mildewing resistance in Chinese wheat cultivar Bainong 64. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2006, 39(10): 1956–1961 (in Chinese with English abstract)
- [19] Marza F, Bai G H, Carver B F, Zhou W C. Quantitative trait loci for yield and related traits in the wheat population Ning 7840×Clark. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 688–698
- [20] Wang D L, Zhu J, Li Z K, Paterson A H. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL × environment interactions by

- mixed linear model approaches. *Theor Appl Genet*, 1999, 99: 1255–1264
- [21] Yang J, Zhu J. Predicting superior genotypes in multiple environments based on QTL effects. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 1268–1274
- [22] 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)
- [23] 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 Ind*(中国种业), 2004, (4): 54 (in Chinese)
- [24] China National Standards (GB/T 19557.2-2004): Guidelines for the Conduct of Tests for Distinctness, Uniformity and Stability Wheat (*Triticum aestivum* L.) (中华人民共和国国家标准 GB/T 19557.2-2004: 植物新品种特异性、一致性和稳定性测试指南——普通小麦). Beijing: China Standards Press, 2004 (in Chinese)
- [25] Zhang K P, Tian J C, Zhao L, Wang S S. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL×environment interactions for plant height using a doubled haploid population in cultivated wheat. *J Genet Genomics*, 2008, 35: 119–127
- [26] Cao G, Zhu J, He C, Gao Y, Yan J, Wu P. Impact of epistasis and QTL × environment interaction on the developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 153–160
- [27] Keller M, Keller B, Schachermayr G, Winzeler M, Schmid J E, Stamp P, Messmer M M. Quantitative trait loci for resistance against powdery mildew in a segregating wheat×spelt population. *Theor Appl Genet*, 1999, 98: 903–912
- [28] Chantret N, Sourdille P, Röder M, Tavaud M, Bernard M, Doussinault G. Location and mapping of the powdery mildew resistance gene MIRE and detection of a resistance QTL by bulked segregant analysis (BSA) with microsatellites in wheat. *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 1217–1224
- [29] 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
- [30] 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 double haploid population. *Theor Appl Genet*, 1998, 96: 933–940
- [31] Huang X Q, Coster 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