



# 小麦籽粒干物质积累的动态 QTL 定位

李美霞,沈玮因,杨睿,梁子英,孙风丽,奚亚军,王竹林,刘曙东\*

(西北农林科技大学 农学院,陕西杨陵 712100)

**摘要:**以波兰小麦品系‘XN555’与普通小麦品系‘中 13’杂交产生的 99 个  $F_{10}$  重组自交系(RILs)为材料,构建了包含 241 个 SSR 分子标记的 A、B 染色体组 14 个连锁群的遗传图谱,并采用 Logistic 方程拟合籽粒灌浆过程,对粒重增长的缓慢增长期、快速增长期和平稳期进行千粒重条件 QTL 和非条件 QTL 定位分析。结果显示:(1)在小麦 A、B 染色体组上共检测到 5 个非条件 QTL 和 5 个条件 QTL。(2)在小麦粒重缓慢增长期和快速增长期各有 2 个非条件 QTL,平稳期有 1 个非条件 QTL,它们分别位于 2B、3A、3B 和 7A 染色体上,单个 QTL 可解释表型变异的 9.66%~15.18%。(3)在小麦粒重快速增长期检测到 1 个条件 QTL,平稳期检测到 4 个条件 QTL,涉及 1A、2B、5B 和 7B 染色体,单个 QTL 可解释表型变异的 13.01%~29.27%。(4)于 2B 染色体 Xbarc361~Xwmc422 标记区间距 Xbarc361 标记 0.05 cM 处,在粒重快速增长期同时检测到一个条件 QTL 和非条件 QTL,且在平稳期检测到一个非条件 QTL。研究表明,小麦不同灌浆时期粒重增长相关 QTL 的数量和遗传效应各不同,同一 QTL 在不同灌浆时期的遗传效应也不同,即 QTL 的表达具有时序选择性。

**关键词:**小麦;干物质积累;粒重;动态 QTL

中图分类号:Q343.1<sup>+</sup>7 文献标志码:A

## Dynamic QTL Analysis for Kernel Dry Matter Accumulation in Wheat

LI Meixia, SHEN Weinan, YANG Rui, LIANG Ziying, SUN Fengli,

XI Yajun, WANG Zhulin, LIU Shudong\*

(College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** A genetic map composed of 14 linkage groups including A genome and B genome was constructed with 241 SSR(Simple Sequence Repeat) markers by using a population consisted of 99  $F_{10}$  recombinant inbred lines(RILs) derived from a cross of *Triticum polonicum* L. line ‘XN555’ and *Triticum aestivum* L. line ‘Zhong 13’. With growth curve fitting of Logistic equation, conditional and unconditional QTLs for thousand-grain weight in the period of slow growth, rapid growth and plateau phase were detected. (1) 5 unconditional QTLs and 5 conditional QTLs for thousand-grain weight were detected on A genome and B genome in total. (2) Of unconditional QTLs, two QTLs were found in the period of slow growth and rapid growth each and one QTL was found in the plateau phase, associating with chromosomes 2B, 3A, 3B and 7A. The phenotypic contribution of individual unconditional QTL was in the range of 9.66%~15.18%. (3) Of conditional QTLs, one QTL was detected in the period of rapid growth and four were detected in the plateau phase, involving chromosomes 1A, 2B, 5B and 7B, respectively. The phenotypic contribution of individual conditional QTL ranged from 13.01% to 29.27%. (4) One unconditional QTL and one conditional

收稿日期:2014-02-16;修改稿收到日期:2014-04-30

基金项目:国家高技术研究发展计划(863)项目(2011AA100501);西北农林科技大学唐仲英植物育种基金;陕西省农业厅小麦种质资源保护项目

作者简介:李美霞(1991—),女,在读硕士研究生,主要从事数量性状遗传研究。E-mail:meixia1019@163.com

\*通信作者:刘曙东,教授,硕士生导师,主要从事小麦遗传育种研究。E-mail:liushd325@163.com

QTL in the period of rapid growth, as along with one unconditional QTL in the plateau phase, were detected between markers Xbarc361 and Xwmc422 with a distance of 0.05 cM away from marker Xbarc361 on chromosome 2B. For dry matter accumulation of wheat kernels, numbers of QTLs and the genetic effects of the same QTL were different in differing grain filling periods, which indicated time-dependent and sequenced expression of QTLs.

**Key words:** wheat; dry matter accumulation; thousand-kernel weight; dynamic QTL

小麦是世界主要粮食作物之一,其产量丰欠直接关系到世界粮食安全。小麦粒重属于典型的数量性状,相对于其他产量构成因素,受环境条件影响较小,一直受到高产育种的重视<sup>[1]</sup>。随着分子标记技术日臻完善,使得在整个基因组上分析数量性状位点(QTL)成为可能,QTL定位分析是目前最有效的数量性状遗传分析方法,较之传统的遗传分析,能精确地分析控制性状的基因位点数目、每个基因位点位置及其效应<sup>[2]</sup>。有关小麦粒重QTL的研究已有很多报道。Patil等<sup>[3]</sup>利用重组自交系(recombinant inbred lines, RILs)在5个不同的环境中检测到11个与粒重相关的QTL,分别位于2B、2A、4B和7A染色体,单个QTL可解释表型变异的7.86%~23.70%。Ramya等<sup>[4]</sup>在1A、1D、2B、2D、4B、5B和6B染色体上检测到10个与粒重相关的QTL。王瑞霞等<sup>[5]</sup>在多个环境中检测RIL群体,共得到了35个粒重相关的QTL位点,单个QTL可解释表型变异的4.36%~16.80%,涉及小麦1A、1B、2A、2D、3A、3B、4A、4D、5A、5B、6D和7D染色体,并且在1B、2A和3B上检测到稳定的QTL位点。严峻等<sup>[6]</sup>利用四倍体小麦在1A和4B染色体上检测到与粒重有关的QTL。陈佳慧等<sup>[7]</sup>利用重组自交系群体,检测到6个粒重QTL位点,单个QTL可解释表型变异的6.00%~25.00%。

上述有关小麦粒重QTL的研究均是以成熟后最终粒重表型值进行的传统QTL定位分析,所反映的是诸多基因在整个发育过程中表达效应的累积作用,属于静态定位。然而,许多生物性状是动态的或渐进发育的,称为发育性状或动态性状,在整个生长发育过程中随时空变化。吴为人<sup>[8]</sup>、朱军等<sup>[9]</sup>提出了动态QTL概念及其分析方法,将发育性状分为不同的生长阶段,将根据某一发育阶段总增长量检测出的QTL定义为非条件QTL,而将根据其在上一阶段基础上的净增长量所检测出的QTL定义为条件QTL,据此可有效地检测出不同发育时段内基因表达的净效应,从基因网络的角度探索数量性状发育过程中基因表达的时空差异特性,更详尽地

揭示数量性状发育过程的遗传作用机理。近年来,已有一些小麦动态性状的QTL研究报道,如谷蛋白膨胀指数、株高和蛋白质含量相关性状的条件QTL和非条件QTL定位<sup>[10-13]</sup>。有关小麦千粒重的动态QTL分析目前仅见王晖等<sup>[14]</sup>的研究报道,他们利用‘6044’和‘01-35’构建RIL群体,从花后10d起每隔5d为一个观测时间点,在2种环境条件下共检测到2个穗粒重动态QTL和14个千粒重QTL,单个QTL可解释表型变异的1.00%~25.00%。

然而,已有的关于小麦动态QTL的研究报道都是人为划分性状表型值观测时间点,所定位出的QTL虽然能在某种程度上反映性状发育不同阶段可能存在的基因(QTL)位点,但不能很好地拟合性状表达变化特点。众多研究表明,小麦籽粒干物质积累过程中粒重变化呈典型的“S”型曲线,可划分成区别明显的缓慢增长期、快速增长期和平稳期3个时期<sup>[15]</sup>。本研究采用Logistic方程拟合小麦籽粒干重增长过程,以缓慢增长期、快速增长期和平稳期3个时期为性状表型值观测时间点,分析小麦千粒重的动态QTL,以期更好地理解小麦籽粒干物质积累遗传规律和发育遗传机理,为小麦高产育种提供更详细的理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

**1.1.1 小麦材料** 波兰小麦(*Triticum polonicum* L.)品系‘XN555’和普通小麦(*Triticum aestivum* L.)品系‘中13’杂交产生F<sub>1</sub>,F<sub>1</sub>自交形成F<sub>2</sub>代。由于F<sub>1</sub>是异源五倍体,高度不育,自交结实率一般只有10.00%~20.00%,F<sub>2</sub>及其以后世代育性逐步恢复正常,并采用单粒传法获得F<sub>10</sub>代重组自交系群体,共有99个株系。所有株系经过细胞学检测均为2n=42条染色体,其中A、B染色体组来自波兰小麦和普通小麦杂交重组,D染色体组完全来自普通小麦品系‘中13’<sup>[16]</sup>。上述亲本和重组自交系群体均由西北农林科技大学小麦分子育种课题组提供。

**1.1.2 SSR引物** 由于本研究所用RIL群体只有

A 和 B 染色体组是由波兰小麦品系‘XN555’与普通小麦品系‘中 13’杂交重组的,因此,只选用 A 和 B 染色体组上的 SSR 标记,包括 Xwmc、Xcfa、XcfD 等系列共 595 对引物。引物序列参照 <http://www.wheat.pw.usda.gov> 网站信息,由北京奥科生物技术有限责任公司合成,基因定位信息见 <http://www.GrainGenes.org> 网站。

## 1.2 方法

**1.2.1 田间种植和性状调查** 2012 年 10 月上旬将 99 个重组自交系和 2 个亲本播种于西北农林科技大学实验农场,随机区组设计,3 次重复,2 行区,行长 1 m,行距 25 cm,株距 6 cm,田间管理同大田生产。开花期选择发育正常、无病、大小基本一致、中上部小穗刚开花的麦穗挂牌标记,每个重组自交系至少标记 40 个麦穗。花后 4 d 第一次取样,之后每隔 5 d 取样一次,直至成熟。每个重组自交系每次取 5 穗,剥取小穗两侧基部籽粒称其鲜重,然后 105 °C 杀青 10 min,60 °C 烘干至恒重,称取干重并换算成千粒重。

**1.2.2 数学模型拟合** 用 Logistic 方程  $Y = K / (1 + ae^{-bt})$ ( $K$  为最大千粒重,  $t$  为开花后天数,  $a$  和  $b$  为常数)对粒重增长过程进行拟合<sup>[17-19]</sup>,对 Logistic 方程求二阶导数,得到由缓慢增长期进入到快速增长期的时间拐点( $t_1$ )和由快速增长期进入到平稳期的时间拐点( $t_2$ )。将  $t_1$  和  $t_2$  代入方程  $Y = K / (1 + ae^{-bt})$  分别求得缓慢增长期和快速增长期结束时的千粒重( $TGW_1$  和  $TGW_2$ ),成熟后的最终千粒重作为平稳期结束时的千粒重( $TGW_3$ )。 $TGW_3 - TGW_2$  和  $TGW_2 - TGW_1$  的差值分别作为平稳期和快速增长期的粒重净增长量( $TGW_{3-2}$  和  $TGW_{2-1}$ )。

**1.2.3 DNA 的提取** 田间苗期每个重组自交系取幼嫩叶片 1 g 左右,采用 CTAB 法<sup>[20]</sup>提取 DNA。用 1% 的琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 质量,分光光度计 NanoDrop 2000 检测 DNA 浓度,并稀释成 50  $\mu\text{g}/\mu\text{L}$  的浓度用于 PCR 扩增。

**1.2.4 SSR 分析** 利用 BIO-RAD 公司生产的 PCR 仪筛选在双亲间具有多态性的 SSR 引物,并对筛选出的多态性引物在 RIL 群体中进行扩增。反应总体积为 25  $\mu\text{L}$ ,10×Buffer 2.5  $\mu\text{L}$ ,MgCl<sub>2</sub> (25 mmol/L)1.8  $\mu\text{L}$ ,dNTPs(25 mmol/L)0.8  $\mu\text{L}$ ,SSR 引物(10  $\mu\text{mol}/\text{L}$ )0.3  $\mu\text{L}$ ,Taq 酶 0.15  $\mu\text{L}$ ,模板 DNA 1.0  $\mu\text{L}$ ,ddH<sub>2</sub>O 10.0  $\mu\text{L}$ ,液体石蜡油覆盖。PCR 扩增程序为 94 °C 预变性 3 min;94 °C 变性 1 min;50 °C/55 °C/60 °C/65 °C(因引物而异)复性 45

s;72 °C 延伸 1 min;循环 35 次;72 °C 延伸 10 min;降至 10 °C 保存。用 6% 变性聚丙烯酰胺凝胶电泳分离,银染显影。

**1.2.5 遗传连锁图谱构建和 QTL 定位** 根据 SSR 扩增结果,与波兰小麦品系‘XN555’相同的带型记作“A”,与普通小麦品系‘中 13’相同的带型记作“B”,杂合、缺失或者模糊带型记作“—”。整合本试验和课题组之前发表的结果<sup>[16]</sup>,采用 Mapmaker/EXP 3.0 软件构建更加饱和的连锁遗传图谱。利用 Win QTL Cartograph 2.5 软件采用复合区间作图法定位  $TGW_1$ 、 $TGW_2$  和  $TGW_3$  千粒重非条件 QTL。运用条件变量分析方法<sup>[9]</sup>结合复合区间作图法定位  $TGW_{2-1}$ 、 $TGW_{3-2}$  千粒重条件 QTL。LOD 阈值设定为 2.5。QTL 的命名参照 McCouch 等<sup>[21]</sup>的命名法,即“Q+性状名称缩写+染色体+编号(如同一染色体有多个 QTL)”。

## 1.3 数据处理

用 SAS(Windows NT Version)和 Excel 2007 对表型数据进行统计处理。

## 2 结果与分析

### 2.1 各灌浆时期重组自交系间千粒重的表型差异分析

对缓慢增长期、快速增长期和平稳期 3 个时期结束时的千粒重( $TGW_1$ 、 $TGW_2$  和  $TGW_3$ )以及快速增长期和平稳期的粒重净增长量( $TGW_{2-1}$  和  $TGW_{3-2}$ )进行重组自交系间差异显著性分析,结果列于表 1。由表 1 可以看出,3 个时期的千粒重以及

表 1 各灌浆时期千粒重和粒重净增长量的表型差异

Table 1 Phenotypic difference of thousand-grain weight and net increase of grain weight in RILs

表型 Phenotype	平均值 Mean	变化范围 Range	变异系数 Coefficient of variation/%
$TGW_1$	11.70±0.91**	0.95~1.47	7.80
$TGW_2$	43.64±3.29**	3.63~5.20	7.50
$TGW_3$	49.30±3.52**	3.76~5.65	7.10
$TGW_{2-1}$	31.94±2.43**	2.68~3.83	7.60
$TGW_{3-2}$	5.98±1.28**	0.16~0.84	19.00

注: \* \* . 表示重组自交系间差异达到 0.01 显著水平; $TGW_1$ 、 $TGW_2$  和  $TGW_3$  分别表示小麦粒重缓慢增长期、快速增长期和平稳期的千粒重; $TGW_{2-1}$  和  $TGW_{3-2}$  分别表示快速增长期和平稳期的粒重净增长量。

Note: \* \* stand for significant difference among RILs at 0.01 level; $TGW_1$ , $TGW_2$  and  $TGW_3$  represent the thousand grain weight during the period of slow growth, rapid growth and plateau phase, respectively; $TGW_{2-1}$  and  $TGW_{3-2}$  represent net increase of grain weight in the period of rapid growth and plateau phase.

快速增长期和平稳期的粒重净增长量在重组自交系间都达到了极显著差异。TGW<sub>1</sub>、TGW<sub>2</sub> 和 TGW<sub>3</sub> 的变异系数分别为 7.80%、7.50% 和 7.10%。粒重净增长量 TGW<sub>2-1</sub> 和 TGW<sub>3-2</sub> 的变异系数分别为 7.60% 和 19.00%。说明 3 个时期的千粒重和快速增长期及平稳期的粒重净增长量在重组自交系间存在真实而丰富的遗传变异, 满足数量性状遗传分析要求。

## 2.2 A、B 染色体组的遗传图谱构建

595 对 A、B 染色体组上的 SSR 引物中共检测出 223 对在双亲(波兰小麦品系‘XN555’和普通小麦品系‘中 13’)间有差异, 用这 223 对引物检测 RIL 群体, 共有 114 对引物表现出多态性, 多态性检出率为 51.21%。将这 114 个标记与杨睿等<sup>[16]</sup>发表的遗传图谱进行整合, 构建 A 和 B 染色体组的 14 个连锁群的遗传图谱, 共含有 241 个 SSR 标记。图谱全长 1 338.92 cM, 标记间的平均遗传距离为 5.56 cM。平均每个连锁群含有 17.20 个标记, 连锁群最长的是 7B 染色体, 达到 183.67 cM, 含有 25 个标记; 最短的是 7A 染色体, 只有 37.48 cM, 含有 13 个标记。

## 2.3 各灌浆时期的千粒重 QTL 分析

**2.3.1 非条件 QTL** 依据小麦籽粒干物质积累的缓慢增长期、快速增长期和平稳期 3 个时期千粒重的表型值, 用复合区间作图法检测非条件 QTL, 结果见表 2 和图 1。LOD 阈值为 2.5 时, 共检测到 5 个千粒重非条件 QTL, 缓慢增长期和快速增长期各 2 个 QTL, 平稳期 1 个 QTL。

缓慢增长期的 2 个非条件千粒重 QTL 分别位于 3A 和 7A 染色体上。其中, 3A 染色体上的非条件 QTL 位于 Xwmc50~Xgwm5 标记之间, 与最近标记 Xwmc50 相距 0.01 cM, 加性效应值为 0.05, 可解释表型变异的 10.31%, 暂时命名为 Qhgw3A; 7A 染色体上的非条件 QTL 位于 Xgwm635~Xwmc346 标记之间, 与最近标记 Xwmc346 相距

0.01 cM, 加性效应值为 0.10, 可解释表型变异的 9.66%, 暂时命名为 Qhgw7A。快速增长期的 2 个非条件 QTLs 分别位于 2B 和 3B 染色体上。其中, 2B 染色体上的非条件 QTL 位于标记 Xbarc361~Xwmc422 之间, 与最近标记 Xbarc361 相距 0.05 cM, 加性效应值为 -0.40, 可解释表型变异的 13.56%, 暂时命名为 Qhgw2B-1; 3B 染色体上的非条件 QTL 位于标记 Xbarc75~Xwmc51 之间, 与最近标记 Xbarc75 相距 0.01 cM, 加性效应值为 0.30, 可解释表型变异的 10.92%, 暂时命名为 Qhgw3B。平稳期检测到的 1 个非条件 QTL 位于 2B 染色体上 Xbarc361~Xwmc422 标记之间, 与最近标记 Xbarc361 相距 0.05 cM, 加性效应值为 -0.77, 可解释表型变异的 15.18%, 暂时命名为 Qhgw2B-2。另外, 快速增长期和平稳期都在 2B 染色体 Xbarc361~Xwmc422 标记之间检测到一个千粒重非条件 QTL, 加性效应方向一致, 与最近标记 Xbarc361 的距离也相同, 但贡献率有差异, 可能是同 1 个 QTL 在不同时期的差异表达; 其他千粒重非条件 QTL 都只在某一特定时期才能检测出来。上述结果表明, 小麦籽粒灌浆之所以能分成缓慢增长期、快速增长期和平稳期 3 个明显不同的阶段, 可能是由于分别受不同基因控制或者同一基因在不同时期的表达量不同而引起的。

**2.3.2 条件 QTL** 对快速增长期和平稳期的粒重净增长量采用复合区间作图法检测这 2 个时期的粒重条件 QTL, 结果见表 3 和图 1。LOD 阈值为 2.5 时, 共检测到 5 个粒重条件 QTL, 其中快速增长期 1 个, 平稳期 4 个。快速增长期的 1 个条件 QTL 位于 2B 染色体的 Xbarc361~Xwmc422 标记之间, 与最近标记 Xbarc361 相距 0.05 cM, 加性效应值为 -0.29, 可解释表型变异的 13.61%, 暂时命名为 Qhgw2B-3。平稳期检测到的 4 个粒重条件 QTL, 分别分布于 1A、5B 和 7B 染色体上。1A 染色体上

表 2 不同灌浆时期千粒重非条件 QTLs

Table 2 Unconditional QTLs for thousand-grain weight based on composite interval mapping analysis in different filling phases

表型 Phenotype	染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	与最近标记的距离 Distance from nearest marker/cm	LOD 值 LOD	加性效应 Additive effect	贡献率 R <sup>2</sup> Contribution rate/%
TGW <sub>1</sub>	3A	Xwmc50~Xgwm5	0.01	2.72	0.05	10.31
	7A	Xgwm635~Xwmc346	0.01	2.69	0.10	9.66
TGW <sub>2</sub>	2B	Xbarc361~Xwmc422	0.05	3.70	-0.40	13.56
	3B	Xbarc75~Xwmc51	0.01	2.77	0.30	10.92
TGW <sub>3</sub>	2B	Xbarc361~Xwmc422	0.05	4.06	-0.77	15.18

有 2 个粒重条件 QTL, 分别位于标记 Xbarc158~Xbarc83 和 Xbarc83~Xwmc51 之间, 暂命名为 *Qhg1A-1* 和 *Qhg1A-2*。*Qhg1A-1* 与最近标记 Xbarc83 相距 0.61 cM, 加性效应值为 -0.10, 可解释表型变异的 13.01%; *Qhg1A-2* 与最近标记 Xbarc83 相距 2.97 cM, 加性效应值为 -0.22, 可解

释表型变异的 25.29%。5B 染色体上的 1 个粒重条件 QTL 位于标记 Xwmc415~Xwmc326 之间, 与最近标记 Xwmc326 相距 3.59 cM, 加性效应为 -0.14, 可解释表型变异的 29.24%。位于 7B 染色体上的 1 个粒重条件 QTL, 存在于标记 Xwmc526~Xgwm400 之间, 与最近标记 Xwmc526 相距 1.97

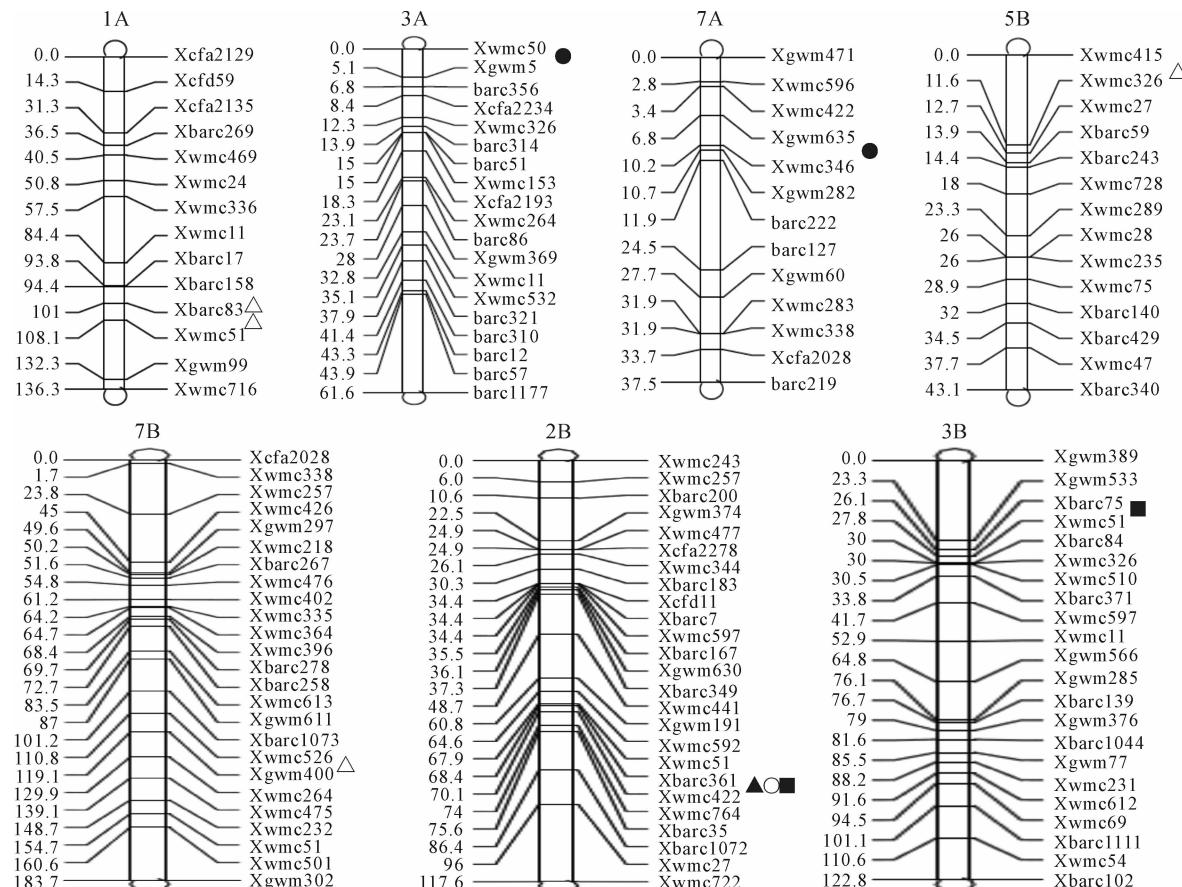


图 1 小麦粒重条件和非条件 QTLs 在染色体上的位置

- .  $TG W_1$  时期的非条件 QTL 位点; ■.  $TG W_2$  时期的非条件 QTL 位点; ▲.  $TG W_3$  时期的非条件 QTL 位点;
- .  $TG W_{2-1}$  时期的条件 QTL 位点; △.  $TG W_{3-2}$  时期的条件 QTL 位点

Fig. 1 Conditional and unconditional QTLs for wheat grain weight on chromosomes

- . Unconditional QTL for  $TG W_1$ ; ■. Unconditional QTL for  $TG W_2$ ; ▲. Unconditional QTL for  $TG W_3$ ;
- . Conditional QTL for  $TG W_{2-1}$ ; △. Conditional QTL for  $TG W_{3-2}$

表 3 不同灌浆时期千粒重条件 QTLs

Table 3 Conditional QTLs for thousand-grain weight based on composite interval mapping analysis in different filling phases

表型 Phenotype	染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	与最近标记的距离 Distance from nearest marker/cM	LOD 值 LOD	加性效应 Additive effect	贡献率 R <sub>2</sub> Contribution rate/%
$TG W_{2-1}$	2B	Xbarc361~Xwmc422	0.05	3.69	-0.29	13.61
	1A	Xbarc158~Xbarc83	0.61	3.21	-0.10	13.01
	1A	Xbarc83~Xwmc51	2.97	3.56	-0.22	25.92
	5B	Xwmc415~Xwmc326	3.59	2.70	-0.14	29.24
	7B	Xwmc526~Xgwm400	1.97	3.02	-0.12	20.07

cM, 加性效应为 -0.12, 可解释表型变异的 20.07%。在快速增长期和平稳期内未能检测到相同的条件 QTL, 可能是因为反方向表达抵消了部分效应, 致使效应值变小而不能被检测出来, 亦可能是生长末期, 干物质积累的基因被其他生殖相关的基因所掩盖。在快速增长阶段检测到的条件 QTL(*Qhgw2B-3*), 与在快速增长期和平稳期检测到的 2 个非条件 QTL(*Qhgw2B-1* 和 *Qhgw2B-2*), 位于同一染色体的同一位点, 可能是同一基因的持续表达。在稳定期未能检测到与非条件 QTL 位点相同的条件 QTL, 可能正好反映了基因表达的时空选择性。

### 3 讨 论

作图群体一定的条件下, 构建饱和连锁遗传图谱是精确定位 QTL 的基础, 遗传图谱越饱和, 标记之间的距离越小, QTL 定位的结果越精确可靠。本研究结合杨睿<sup>[16]</sup>的结果, 构建的 A、B 染色体组 14 个连锁群的遗传图谱由 241 个 SSR 标记组成, 标记间的平均距离为 5.56 cM, 这在利用二代标记构建小麦连锁遗传图谱中已算相当饱和了, 所检测到的 QTL 位点与最近标记的距离间最大也不过 3.59 cM, 有 3 个 QTL 与最近标记的距离仅为 0.01 cM, 还有 3 个 QTL 与最近标记的距离为 0.05 cM, 几乎是与连锁标记共分离, 这为基因图位克隆奠定了良好的基础, 也为分子辅助育种提供坚实的技术支撑。

传统 QTL 定位大都以性状发育终点的累积量为表型值进行 QTL 分析, 这种定位分析的结果可解释该位点基因表达的累积遗传效应, 但是忽略了性状形成的发育特性。动态性状的发育受基因网络的控制, 其遗传基础复杂。以性状发育终点的累积量为表型值进行 QTL 分析不能够充分反映性状发育的不同阶段不同基因表达的动态变化及相应阶段的净遗传效应, 也不能揭示基因表达的时空差异。小麦籽粒干物质积累是一个动态的发育过程, 受遗传网络控制, 基因表达存在时空选择性和发育阶段特征。本研究在灌浆期内不同阶段共检测到 5 个千粒重非条件 QTL 和 5 个条件 QTL。随着发育过程推进, 所检测到的 QTL 的贡献率逐渐增加, 与干物质积累量的趋势一致。因此, 结合非条件 QTL 和条件 QTL 的研究, 不仅能了解 QTL 表达的最终结果, 也能了解到发育过程中 QTL 表达的具体时段和遗传效应。另外, 2B 染色体上 *Xbarc361*~*Xwmc422* 之间的

同一位点在快速增长期和平稳期都检测到了粒重非条件 QTL, 而且在快速增长期也检测到了粒重条件 QTL, 但是其加性效应值和贡献率存在差异, 一方面说明该 QTL 位点可能是一个很重要的小麦粒重基因位点, 具有表达的连续性, 另一方面也说明相同基因位点在不同时段的表达量有差异, 这与发育遗传学理论一致<sup>[22]</sup>。为什么在缓慢增长期没有在 2B 染色体上的 *Xbarc361*~*Xwmc422* 间检测出粒重 QTL 呢? 结合小麦籽粒发育学, 缓慢增长期主要是籽粒器官建成时期, 决定籽粒框架, 少有干物质的累积, 所以, 该位点在这一时期没有表达。

早在前几年就有人提出了动态 QTL 分析的三种方法: 一是将持续发育的性状人为划分成若干个表型值观测时间点, 视为同一性状的重复测定值; 二是将不同时间点观测值视为不同性状, 采用多变量方法分析该性状; 三是用数学模型拟合性状发育过程, 对模型参数进行 QTL 分析<sup>[9,23-24]</sup>。前两种方法都是人为划分表型值观测时间点, 当间隔时间很短的两个观测值定位出完全不同的 QTL, 而性状表现又没有明显的变化仅仅是由于累积作用表型值稍有差别时, 所定位出的 QTL 很难给出合理的生物学解释。应用数学模型拟合时间点与性状表达变化的对应表型值, 依据性状发育中的生物学阶段定位相应的动态 QTL 才具有实际生物学意义。Wu 等<sup>[25]</sup>曾采用这种方法定位了水稻叶龄动态性状的 QTL。已有的关于小麦动态 QTL 的报道大都是人为划分性状表型值观测时间点, 采用数学模型模拟性状发育的变化特点分析小麦动态 QTL 研究目前尚未见报道。本研究采用数学模型拟合小麦籽粒干重增长过程, 尝试以缓慢增长期、快速增长期和平稳期 3 个特征明显的时期为表型值观测时间点定位小麦千粒重的动态 QTL, 以便更好地揭示小麦籽粒干物质积累过程中基因时空性的特异表达特性。

本研究定位的小麦粒重 QTL 涉及到 1A、2B、3A、3B、5B 和 7B 染色体。其中 1A、2B、3A、3B 和 5B 染色体已有发现粒重 QTL 的报道。但 7B 染色体上存在粒重 QTL 尚未见报道。本研究所用的群体是波兰小麦与普通小麦品系杂交后产生的 RIL 群体, 与普通小麦相比, 波兰小麦最显著的特征之一就是高粒重, 因此, 研究中发现的 7B 染色体上的粒重 QTL 是否是波兰小麦所特有, 尚需进一步研究证实。

**参考文献:**

- [1] BEZANT J, LAURIE D, PRATCHETT N, et al. Mapping QTL controlling yield and yield components in a spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross using marker regression[J]. *Mol. Breed.*, 1997, 3(1): 29–38.
- [2] SATORRE E H, SLAFER G A. Wheat: Ecology and physiology of yield determination[M]. Boca Raton: CRC Press, 1999: 441–460.
- [3] PATIL R M, TAMHANKAR S A, OAK M D. Mapping of QTL for agronomic traits and kernel characters in durum wheat (*Triticum durum* Desf.)[J]. *Euphytica*, 2013, 190(1): 117–129.
- [4] RAMYA P, CHAUBAL A, KULKARNI K. QTL mapping of 1000-kernel weight, kernel length, and kernel width in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Journal of Applied Genetics*, 2010, 51(4): 421–429.
- [5] WANG R X(王瑞霞), ZHANG X Y(张秀英), WU L(伍 玲), et al. QTL mapping for grain filling rate and thousand-grain weight in different ecological environments in wheat[J]. *Acta Agronomica Sinica*(作物学报), 2008, 34(10): 1 750–1 756(in Chinese).
- [6] YAN J(严 俊), ZHANG L L(张玲玲), WANG X M(王兴梅), et al. QTL mapping of yield-related traits in durum wheat wild emmer wheat RIL population[J]. *Journal of Shandong Agricultural University*(Nat. Sci. Edi.) (山东农业大学学报·自然科学版), 2011, 42(2): 163–171(in Chinese).
- [7] CHEN J H(陈佳慧), LAN J H(兰进好), WANG H(王 晖), et al. QTL mapping for traits of kernel morphology and grain weight in common wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*(麦类作物学报), 2011, 31(6): 1 001–1 006(in Chinese).
- [8] WU W R(吴为人), LI W M(李维明), LU H R(卢浩然). Strategy for dynamic quantitative trait loci[J]. *Journal of Biomathematics*(生物数学学报), 1997, 12(5): 490–495(in Chinese).
- [9] ZHU J. Analysis of conditional genetic effects and variance components in developmental genetics[J]. *Genetics*, 1995, 141(4): 1 633–1 639.
- [10] LIU L(刘 丽), LI W H(李卫华), LIU W(刘 伟), et al. Analysis of QTL for SIG at different developmental stages in wheat[J]. *Scientia Agricultura Sinica*(中国农业科学), 2008, 41(11): 3 838–3 844(in Chinese).
- [11] LIU B(刘 宾), ZHAO L(赵 亮), ZHANG K P(张坤普), et al. Genetic dissection of plant height at different growth stages in common wheat[J]. *Scientia Agricultura Sinica*(中国农业科学), 2010, 43(22): 4 562–4 570(in Chinese).
- [12] WANG Z H, WU X S, REN Q. QTL mapping for developmental behavior of plant height in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Euphytica*, 2010, 174(3): 447–458.
- [13] ZHU ZH L(朱占玲), LIU B(刘 宾), TIAN B(田 宾), et al. QTL mapping for important quality traits in common wheat[J]. *Scientia Agricultura Sinica*(中国农业科学), 2011, 44(15): 3 078–3 085(in Chinese).
- [14] WANG H(王 晖), LAN J H(兰进好), TIAN J CH(田纪春). Dynamic QTL analysis of kernel weight in wheat at different developmental stages[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*(植物遗传资源学报), 2012, 13(6): 1 055–1 060(in Chinese).
- [15] WU J M(吴纪民), WEI X ZH(魏燮中). Study on wheat filling development[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*(江苏农业科学), 1992, 9(2): 1–4(in Chinese).
- [16] YANG R(杨 肇), LIU L ZH(刘联正), LI H(李 华), et al. QTL analysis of spike traits in an recombinant inbred lines (RILs) population derived from the cross of *Triticum polonicum* L. × *Triticum aestivum* L. line ‘Zhong 13’[J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*(农业生物技术学报), 2012, 20(5): 506–513(in Chinese).
- [17] LI SH Q(李世清), SHAO M A(邵明安), LI Z Y(李紫燕), et al. Review of characteristics of wheat grain filling and factors to influence it[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2003, 23(11): 2 031–2 039(in Chinese).
- [18] ZHOU ZH Q(周竹青), ZHU X T(朱旭彤). Analysis of the grain filling characteristics of wheat varieties with different kernel weight [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*(华中农业大学学报), 1999, 18(2): 107–110(in Chinese).
- [19] ZHANG X L(张晓龙). Study on grain filling of wheat varieties[J]. *Acta Agronomica Sinica*(作物学报), 1982, 8(2): 87–93(in Chinese).
- [20] SAGHAIMAROOF M A, SOLIMAN K M, JORGENSEN R A, et al. Ribosomal DNA spacer length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1984, 81(24): 8 014–8 018.
- [21] MCCOUCH S R, CHO Y G, YANO M, et al. Report on QTL nomenclature[J]. *Rice Genet News*, 1997, 14(11): 11–131.
- [22] YE Z H, ZHU J. Advance in developmental genetic models and analysis methods for quantitative traits[J]. *Genetics*, 2001, 23(1): 65–68.
- [23] YANG R, TIAN Q, XU S. Mapping quantitative trait loci for longitudinal traits in line crosses[J]. *Genetics*, 2006, 173(4): 2 339–2 356 (in Chinese).
- [24] ZHANG Y M(章元明). Development of study on methods of crop quantitative trait locus[J]. *Science Bulletin*(科学通报), 2006, 51(19): 2 223–2 231(in Chinese).
- [25] WU W, ZHOU Y, LI W, et al. Mapping of quantitative trait loci based on growth models[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 105(6–7): 1 043–1 049.