



小麦重组自交系(RILs)群体碳同位素分辨率的 QTL 分析

白海波, 吕学莲, 朱永兴, 惠建, 李树华, 董建力*

(宁夏农林科学院 农业生物技术研究中心, 银川 750002)

摘要: 为了探知小麦水分利用效率(WUE)碳同位素分辨率(Δ)的遗传机理, 以小麦重组自交系(RILs)群体为材料, 在不同水分条件下研究 Δ 的遗传规律, 并进行 QTL 定位。结果表明: (1) RILs 群体的 Δ 值呈正态分布, Δ 属于数量性状遗传。(2) 共检测到 11 个主效 QTL, 主要位于 2B、3B、7B、1D 和 3D 染色体上, 表型贡献率在 10.83%~46.87% 之间, 有 9 个加性 QTL(A-QTL) 与环境发生互作, 互作贡献率在 1.02%~3.15% 之间。(3) 检测到 5 对影响 Δ 的上位 QTL(AA-QTL), 其中 3 对 AA-QTL 与环境发生互作, 互作贡献率在 0.86%~2.01% 之间。(4) 加性效应及贡献率大于上位性效应及贡献率, A-QTL 与环境互作贡献率大于 AA-QTL 与环境互作贡献率, 表明 RILs 群体中 Δ 遗传变异主要受加性效应影响, 控制 Δ 的主效基因作用较大, 受水分环境影响较小。

关键词: 小麦; 碳同位素分辨率(Δ); QTL; 上位效应; QTL 与环境互作效应

中图分类号: Q343.1⁺7 **文献标志码:** A

QTL Analysis on Carbon Isotope Discrimination of Wheat RILs

BAI Haibo, LÜ Xuelian, ZHU Yongxing, HUI Jian, LI Shuhua, DONG Jianli*

(Agricultural Bio-technology Research Center, Ningxia Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Yinchuan 750002, China)

Abstract: In order to understand the genetic mechanism of carbon isotope discrimination (Δ) and water use efficiency (WUE) in wheat, we used recombinant inbred lines (RILs) of wheat to study the genetic basis of Δ under different water treatments, based on QTL mapping and environment-specific assistive effect analysis. The results show that: (1) Δ value in the RILs population showed a normal distribution, indicating that Δ is a quantitative trait. (2) We detected 11 major-effect Δ QTLs in 2B, 3B, 7B, 1D, 3D and analyzed their phenotypic variation rate between 10.83%–46.87%, 9 additive $\times$ environment interactions QTLs and analyzed their phenotypic variation rate between 1.02%–3.15% were detected. (3) We detected 5 pairs of epistatic QTLs which include 3 pairs of epistatic QTLs and their interactions rate between 0.86%–2.01%. (4) Additive effect and contribution rate were larger than epistatic effect and contribution rate, A-QTL and A-QTL $\times$ environment contribution rate were larger than AA-QTL $\times$ environment contribution rate. The results indicated that the genetic variation of Δ in the RILs population was mainly affected by additive effect QTLs, the major-gene-controlled Δ has a greater effect than the water environment.

Key words: wheat; carbon isotope discrimination(Δ); QTL; epistatic effects; QTL $\times$ environment interaction

中国是全球人口最多的农业大国, 可持续发展中提高农业资源转化率是核心问题, 水资源高效利

用是关键, 也是当前植物生理学和逆境生物学的中心问题, 更是探索植物水分胁迫响应机理的国

收稿日期: 2017-05-09; 修改稿收到日期: 2017-09-10

基金项目: 国家自然科学基金(31160285, 31460345, 31660394); 宁夏回族自治区农业育种专项(3013NYYZ0202); 宁夏农林科学院科技创新先导资金(NKYJ-15-07); 宁夏回族自治区自然科学基金(NZ151118)

作者简介: 白海波(1984—), 男, 硕士, 助理研究员, 主要从事作物抗逆生理及生物技术育种研究。E-mail: bai-haibo@163.com

* 通信作者: 董建力, 研究员, 主要从事小麦抗逆生理及分子育种。E-mail: jianli56@163.com

际分子生物学前沿热点问题之一。水分利用效率(WUE)作为衡量作物品种在一定条件下干物质积累与需水量关系的指标,国内外已进行了大量研究。由于测定 WUE 需要测定植物的蒸腾量和干物质重,在大规模育种应用中受到限制。碳同位素分辨率(Δ)的出现缓解了这个难题。Farquhar 等^[1]首次发现植物 WUE 与 Δ 呈负相关,用 Δ 值可作为选择抗旱和高 WUE 的指标。研究认为, C_3 植物的 Δ 值有着较大的基因型差异并具有较强的遗传稳定性^[2],这使得通过品种选育来提高小麦抗旱能力和 WUE 成为可能。 Δ 为数量性状,由微效多基因控制,易受环境条件的影响,环境条件引起 Δ 值的变化可能是品种变化的 3~4 倍^[3],但 Δ 值在品种间也存在显著差异。Condon 等^[4-6]研究发现,小麦 $\Delta^{13}C$ 值主要受加性基因和一些微效非加性基因控制,小麦 Δ 值的广义遗传力可达 90% 以上,利用 Δ 值作为小麦抗旱节水品种选择指标,并将其应用于小麦抗旱节水品种选育,成功地选育出了干旱条件下比对照增产 10% 以上的高产抗旱节水小麦品种。李树华等^[7]利用四世代联合分离分析方法研究发现 $\Delta^{13}C$ 复合加性-显性-上位性多基因混合遗传模型。单纯对 QTLs 位置和遗传贡献率的估计存在偏差, QTL 作图的精度和效率不高,无法鉴别出 QTL 在染色体上的位置及与其他控制该性状的 QTL 的关系^[8]。因此,对数量性状 QTL 的上位性和基因型 $\times$ 环境互作的研究很重要^[9-10]。

目前,国内外对 Δ 的研究主要集中在 Δ 与水分利用效率、生理性状及产量性状的关系,对 Δ QTL 定位及上位性和基因与环境互作的研究尚未见报道。本研究利用完备区间作图法在不同水分环境下对小麦 Δ QTL 定位,并通过 IciMapping4.0^[11] 分析 QTL 间的上位效应及 QTL 与环境的互作效应,以为分子辅助育种提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 材 料

以水地高产(高 Δ) 优质广适小麦品种‘宁春 4 号’与抗旱(低 Δ) 高水分利用效率(WUE)小麦品种‘宁春 27 号’杂交^[12],从 F_2 开始采用一穗传法直到遗传性状稳定(F_8)。2012 年经整齐度等性状鉴定,保留 128 个株系构建成 RILs 群体。

1.2 试验设计

RILs 群体于 2013~2015 年种植于宁夏农科院农作物研究所试验基地和宁夏固原市农科所试验基

地。每个材料种 3 行,行长 1 m,行距 0.15 m,顺序排列,重复 3 次。土壤水分设 4 个处理:①灌 3 水(W3),在拔节期、抽穗期和灌浆初期各灌水 $900\text{ m}^3 \cdot \text{hm}^{-2}$;②灌 2 水(W2),在拔节期和抽穗期各灌水 $900\text{ m}^3 \cdot \text{hm}^{-2}$;③灌 1 水(W1),仅在拔节期灌水 $900\text{ m}^3 \cdot \text{hm}^{-2}$;④雨养(W0),生育期内降雨量 100 mm 左右。

4 种水分处理的施肥均一致且与当地大田相同,每个处理间隔 5 m,处理间在地下垂直埋塑料薄膜 100 cm 深,以防侧渗,用量水堰监测灌水量。灌水处理的小区搭建遮雨棚,在雨前人工遮盖。

1.3 Δ 测定

碳同位素分辨率:于扬花期(6 月 10 日)每个株系取 10 片主穗上的旗叶,70 $^{\circ}\text{C}$ 下烘干 24 h 至恒重,叶片磨细后过 100 目筛,由中国科学院植物研究所稳定性碳同位素实验室采用质谱测定 $\delta^{13}C$ 值。采用 Farquhar 等^[1]的方法计算 Δ 。

1.4 数据统计与 QTL 定位分析

本群体的遗传图谱已经由董建力等^[12]完成。以 $P < 0.005$ 和 $LOD > 3.0$ 为阈值来判断 QTL 的存在。采用 IciMapping4.0^[11] 进行 Δ 性状 QTL 定位、上位性分析及环境互作分析。

2 结果与分析

2.1 亲本各性状的差异

‘宁春 4 号’和‘宁春 27 号’的碳同位素分辨率、叶绿素含量、离叶失水速率、组织含水量和株高等性状测定结果(表 1)显示,除株高外,‘宁春 4 号’其他性状均大于‘宁春 27 号’,t 检验显示‘宁春 4 号’和‘宁春 27 号’各性状呈极显著差异。

2.2 不同水分条件下亲本 Δ 及 RILs 的表现

在 4 种水分条件下测定亲本和 RILs 群体旗叶的 Δ 值(表 2),在 W3 处理条件下,RILs 群体旗叶 Δ 平均值最大;同时可以看出,不同水分处理间亲本和 RILs 群体的 Δ 均有差异,随着干旱胁迫的加强, Δ 有降低的趋势,表明不同水分条件对 Δ 有不同的影响。4 种水分条件下亲本和 RILs 群体旗叶的 Δ 值的偏度和峰度的绝对值均小于 1,表明 RILs 群体的 Δ 值呈正态分布, Δ 属于数量性状遗传,适合进行 QTL 定位。

表 3 显示,随着水分的降低,RILs 群体中 Δ 超高亲(‘宁春 4 号’)、超低亲(‘宁春 27 号’)所占比例逐渐增大, Δ 介于双亲之间的比例随之降低,说明重度干旱胁迫致使 RILs 群体的 Δ 趋向超高亲和超低亲分离比例增大, Δ 介于双亲之间的比例减少。

表 1 亲本材料的各性状表现

Table 1 Traits of parents

性状 Trait	宁春 4 号 Ningchun 4	宁春 27 号 Ningchun 27	平均值 Average	t 检验 t test
碳同位素分辨率 Carbon isotope discrimination/‰	20.9	19.1	20	7.69**
叶绿素含量 (SPAD)Chlorophyll content	55	48	51.5	11.2**
离叶失水速率 Leaf water loss rate/(mg·g ⁻¹ ·min ⁻¹)	2.27	1.69	1.98	7.45**
组织含水量 Relative water content/%	286	240	263	19.4**
株高 Plant height/cm	86	120	103	-46.7**

注: ** 表示极显著差异

Note: ** mean extremely significant differences

表 2 不同水分条件下亲本和 RILs 群体的碳同位素分辨率(Δ)性状表现

Table 2 Traits of parents and RILs under different water conditions

处理 Treatment	亲本碳同位素分辨率 ParentΔ		RILs 群体 Δ RILs population Δ							
	宁春 4 号 Ningchun 4	宁春 27 号 Ningchun 27	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Mean	变异系数 CV/%	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	W	P
W0	20.12	18.60	20.22	17.84	19.30	2.07	-0.35	0.64	0.98	0.69
W1	20.55	19.30	22.10	19.52	20.67	2.22	-0.01	-0.02	0.98	0.93
W2	20.94	19.70	21.89	18.49	20.78	2.46	-0.73	-0.14	0.97	0.55
W3	21.49	20.36	22.19	19.56	21.01	2.48	-0.17	-0.09	0.98	0.59

表 3 不同水分条件下 RILs 后代碳同位素分辨率(Δ)与双亲比较

Table 3 Traits of parents and RILs under different water conditions

处理 Treatment	Δ 超高亲 Δ super-high parent		Δ 超低亲 Δ super-low parent		Δ 介于双亲之间 Δ lines between parents	
	材料数 Materials	比例 Proportion/%	材料数 Materials	比例 Proportion/%	材料数 Materials	比例 Proportion/%
W0	37.0	28.9	43.0	33.6	48.0	37.5
W1	29.0	22.7	41.0	32.0	58.0	45.3
W2	27.0	21.1	41.0	32.0	60.0	46.9
W3	20.0	15.6	37.0	28.9	71.0	55.5

2.3 ΔQTL 的加性效应与环境互作

2 年 4 种水分条件下共检测到控制小麦 Δ 的主效 QTL 有 11 个,位于 2B、3B、7B、1D 和 3D 染色体上(图 1)。加性效应分析(表 4)表明,有 9 个加性 QTL(A-QTL)增效等位基因来自‘宁春 4 号’,表型贡献率在 10.83%~46.87%之间;2 个 A-QTL 增效等位基因来自‘宁春 27 号’,表型贡献率在 10.85%~11.96%之间。位于 2A 染色体上的 QTL 位点 Qcid-2A,控制 Δ 的增效等位基因来自‘宁春 27 号’,具有降低 Δ、提高抗旱性的效应,表型贡献率为 11.96%,有较大的遗传效应,为控制 Δ 的主效 QTL。

在 4 种水分条件下检测到 5 个控制 Δ 的 A-QTL 均位于 7B 染色体上,增效等位基因来自‘宁春 4 号’,其中 3 个 A-QTL 位于相同的标记区间 (barc267~gwm46),标记间的距离为 1.29 cM,表型贡献率在 15.65%~46.87%之间,具有较大的遗传效应,成为控制小麦 Δ 的主效 QTL。说明贡献率

高的 QTL 受环境影响较小,能够稳定表达,贡献率小的 QTL 只在某一环境下表达或不表达。

检测到 9 个 A-QTL 与环境发生互作,位于 2A、7A、4B、3D 染色体上,互作贡献率在 1.02%~3.15%之间。由于各互作效应贡献率较低,表明 Δ 受加性效应×环境的互作影响较小,Δ 的遗传力较高。

2.4 ΔQTL 上位效应与环境互作

在上位效应分析中,检测到 5 对上位 QTL (AA-QTL),其贡献率在 10.52%~40.34%之间,涉及 1A、3A、4A、1B、3B、4B、5B、2D 和 6D 染色体(图 1)。有 4 对上位效应为正值(表 5),表现为亲本型上位效应大于重组型上位效应,AA-QTL 间的互作效应可增加 Δ 0.37%。有 1 对(Qcid-3A/4B)上位效应为负值,表现为重组型上位效应大于亲本型上位效应,AA-QTL 间的互作效应可降低 Δ 0.42%。未检测到不同水分环境能稳定表达的 AA-QTL,说明 AA-QTL 比 A-QTL 的表达更易受到环境影响。

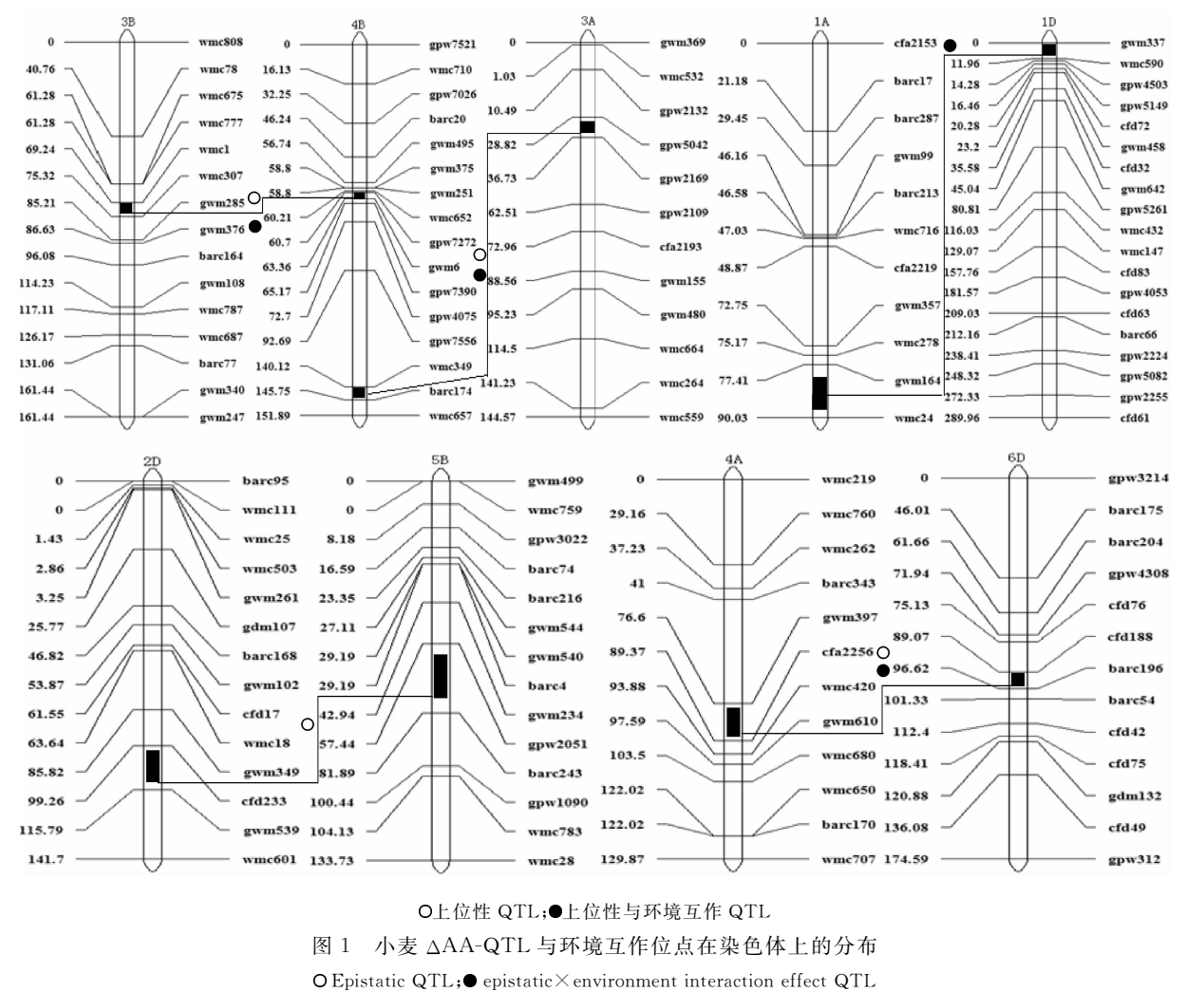


Fig. 1 Distribution of Δ epistatic and epistatic $\times$ environment quantitative trait loci on chromosomes

表 4 检测到的控制碳同位素分辨率(Δ)的 A-QTL 及其与环境交互效应

Table 4 Additive and additive $\times$ environment interaction effects of Δ

QTL	年 Year	染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	LOD	区间距离 Interval distance/cM	H^2 AEi /%	加性效应 Additive effect	AAij /%
Qcid-7B	2014W0	7B	barc267~gwm46	3.26	1.45	15.65	0.227	3.15
	2014W3	7B	barc267~gwm46	11.46	1.45	46.87	0.349	3.15
	2015W1	7B	barc267~gwm46	7.16	1.45	30.34	0.264	1.95
	2015W2	7B	barc267~gwm46	4.32	1.45	34.34	0.283	2.11
Qcid-3D.1	2014W1	3D	barc323~gpw4451	5.42	21.47	24.32	0.248	1.49
Qcid-7A	2014W1	7A	gwm282~barc108	3.89	28.37	17.54	0.219	3.02
Qcid-4B	2014W2	4B	barc174~wmc657	3.02	6.14	10.69	0.238	1.83
Qcid-3D.2	2014W3	3D	cfd223~gpw4136	4.58	3.08	12.14	0.169	1.89
Qcid-3B	2015W0	3B	gwm285~gwm376	2.75	1.42	10.83	0.128	—
Qcid-2A	2015W2	2A	gwm526~gwm382	3.57	18.12	11.96	−0.192	1.11
Qcid-3D.2	2015W3	3D	qpw4136~wmc552	1.77	3.93	12.07	0.159	—
Qcid-3D.3	2015W3	3D	qcfd223~gpw4136	4.25	3.08	10.85	−0.176	1.02

注: AAij. 加 $\times$ 加上位性效应; H^2 AEi. 加性 $\times$ 环境交互效应贡献率
Note: AAij. The epistatic effect of additive $\times$ additive; H^2 AEi. Contribution of additive $\times$ environment interaction effect

表 5 检测到的控制碳同位素分辨率(Δ)的上位性 QTL 及其与环境互作效应
Table 5 Epistatic effect and epistatic effect $\times$ environment interaction effects of Δ

AA-QTL	染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	AA	H ² AA/%	H ² AAE/%
Qcid-1A/1D	1A	gwm164~wmc24	1D	wmc590~gwm337	0.266	21.89	—
Qcid-3B/4B	3B	wmc1~gwm247	4B	gwm6~gpw7272	0.226	16.06	2.01
Qcid-2D/5B	2D	gwm539~cfd233	5B	gpw2051~barc243	0.365	40.34	—
Qcid-4A/6D	4A	gwm397~cfa2256	6D	cfd188~barc196	0.245	17.42	1.76
Qcid-3A/4B	3A	gpw5042~gpw2169	4B	wmc349~barc174	-0.417	10.52	0.86

注:AA. 上位性效应;H²AA. 上位性贡献率;H²AAE. 上位性 $\times$ 环境互作贡献率
Note:AA. Epistatic effect;H²AA. Contribution of epistatic effect;H²AAE. A contribution of epistatic $\times$ environment interaction effect

检测到 3 对 AA-QTL 与环境的互作效应,其贡献率在 0.86%~2.01%,说明上位效应对 RIL 群体中 Δ 的遗传有一定作用,但与加性效应相比,它受环境的影响比加性效应小。有 2 对(Qcid-1A/1D、Qcid-2D/5B)贡献率大的 AA-QTL 与环境没有发生互作,表明贡献率大的 AA-QTL 受水分环境的影响小。

在控制 Δ 的各种效应中,加性效应大于上位效应,加性效应贡献率大于上位效应贡献率,加性 QTL、上位 QTL 与环境互作贡献率均较小。因此,控制 Δ 的主要遗传因子为加性效应,其次是上位效应。 Δ 受水分环境的影响小。

2.5 Δ QTL 整体遗传效应

从不同环境条件下控制小麦 RILs 群体 Δ 的 A、AE、AA、AAE 遗传效应均值来分析, Δ 的加性效应主要来自于高值亲本‘宁春 4 号’,而 A 和 AA 效应均表现为增加 Δ 的作用,加性效应最高,其次是上位效应。对 Δ 表型变异的贡献率在各遗传组分之间有显著差异,其中加性效应的贡献率最高,其次是上位效应贡献率;加性效应与环境互作贡献率大于上位效应与环境互作贡献率。由此看出,决定小麦 Δ 的主要遗传因子为 A 和 AE 效应。在干旱胁迫条件下,这种遗传主效应均对 Δ 表型具有正向调控作用。

3 讨 论

3.1 小麦 Δ QTL 定位

Jansen 等^[13]发现,同时分析多年间不同环境下的数据,能增大 QTL 的检测强度,提高 QTL 的位置和效应的准确程度,更有利于挖掘稳定的 QTL。Rebetzke 等^[14]研究发现 Δ 值主要受加性基因控制,本研究定位 11 个主效 QTL 中有 9 个加性 QTL,与 Rebetzke 结果相同。Teulat 等^[15]研究 3 种地中海气候下大麦的 Δ 并对其进行遗传分析,发现 10 个 QTL。Thomas 等^[16]将拟南芥的开花期和

Δ 分别定位在 5 个 QTL 位点上,且有 2 个位点重复即同时与开花期和 Δ 关联,说明这 2 个性状间存在潜在的多效关系。Laza 等^[17]利用 RILs 将水稻的不同器官、不同时期及不同年份 Δ 分别定位在 2、4、8、9、11 和 12 等染色体上,并且发现有些位点同时与叶片指标关联,说明这些位点的生理特性和遗传基础非常复杂。Xu 等^[18]利用水稻的回交作图群体将 Δ 定位在 5 条染色体区段所对应的 7 个 QTL 位点上。Rebetzke 等^[19]利用 3 组 DH 群体为材料,将 Δ 定位在 6 个相互独立的染色体区段上,并找出了 8 个控制气孔导度的 QTL 位点分别位于 1BL、2BS、3BS、4AS、4BS、5AS、7AS 和 7AL 染色体上。

本研究在 2 年 4 种水分环境下检测到控制小麦 Δ 的主效 QTL 有 11 个,主要分布于 2A、2B、3B、7B、1D 和 3D 染色体上。3D 染色体上有 4 个 QTL 分布在相邻区间,形成了 QTL 热点区域,这些热点区域可能携带大量控制小麦 Δ 的基因。在 7B 染色体上发现 4 个加性 QTL(A-QTL)位于相同的标记区间(bar267~gwm46),标记间的距离为 1.45 cM,表型贡献率在 15.65%~46.87%之间,且在 4 种不同水分环境下能够检测到,说明控制 Δ 的 QTL 中存在遗传效应较大的主效 QTL,贡献率大的 QTL 在多环境下容易被检测到,贡献率小的 QTL 只在某一环境下检测到。因此,在多环境条件下对 Δ 性状 QTL 定位,有利于挖掘 Δ 更多的遗传信息 和功能分子标记,为 Δ 基因克隆奠定基础。定位的 11 个 Δ A-QTL 中,9 个增效等位基因来自母本‘宁春 4 号’,加性效应(A)在 0.13~0.35 之间,表型贡献率在 10.83%~46.87%之间;2 个 A-QTL 增效等位基因来自父本‘宁春 27 号’,A 在 0.17~0.19 之间,表型贡献率在 10.85%~11.96%之间。说明控制 Δ 的不同增效等位基因的遗传效应差异较大。在杂交育种中,选用目标性状遗传力强的材料为亲本极为重要。

3.2 小麦 ΔQTL 与环境互作的遗传特征

基因型×环境互作是植物数量性状的普遍属性和遗传育种改良的关注重点。本研究在 2 年 4 种水分环境下,检测到控制小麦 Δ 的主效 QTL 11 个,贡献率在 10.69%~46.87%,其中 9 个 QTL 与环境发生了互作,没有产生上位效应(AA),而那些贡献率小于 10%加性 QTL(A-QTL)却有 AA,说明贡献率大的 A-QTL 受环境因素的影响小。在 4 个水分环境下各检测到一个 A-QTL 均位于 7B 染色体同一标记区间(barc267~gwm46)的结果显示,随着干旱胁迫的增加,Δ 的加性效应(A)及其贡献率均随之降低,说明不同水分环境对相同 QTL 的 A 影响不同,这可能是干旱胁迫导致 RIL 群体 Δ 超亲分离

增大的原因。

在 AA 分析中,检测到 5 对上位 QTL(AA-QTL),其中 3 对贡献率小的 AA-QTL 参与了环境互作,2 对贡献率大的 AA-QTL 没有参与环境互作,说明贡献率大的 AA-QTL 受环境的影响小。这 3 对 AA-QTL 的贡献率都大于其 AAE 互作贡献率,表明除了主效应外,AA 也是影响其表型遗传变异的重要因素,而环境效应的影响是微效的,对表型变异的影响小,但是这些效应又是客观存在的。在进行分子标记辅助选择(MAS)育种时,既要考虑起主要作用的 QTL,又要重视 AA-QTL,同时应充分估计 A、AA 与环境互作效应对 Δ 的影响,这样更有利于性状的稳定表达和遗传。

参考文献:

[1] FARQUHAR G D, RICHARDS R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use-efficiency of wheat genotypes[J]. *Aust. J. Plant Physio.*, 1984, 11: 539-552.

[2] TURNER N C. Water use efficiency of crop plants: potential for improvement[C]// Buxton D R, Shibles R, Forsberg R A, *et al.* International Crop Science. WI, USA: Madison, 1993: 75-82.

[3] 张正斌. 作物抗旱节水的生理遗传育种基础[M]. 北京: 科学出版社, 2003: 55.

[4] CONDON A G, RICHARDS R A. Broad sense heritability and genotype × environment interaction for carbon isotope discrimination in field-grown wheat[J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1992, 43: 921-934.

[5] CONDON A G, FARQUAR G D, REBETZKE G J, *et al.* The application of carbon isotope discrimination in cereal improvement for water-limited environments[C]//Drought Adaptation in Cereals. Philadelphia: Haworth Press, 2006: 171-219.

[6] CONDON A G, REYNOLDS M P, *et al.* Using stomatal aperture-related traits to select for high yield potential in bread wheat[J]. *Wheat Production in Stressed Environments*, 2007, 12: 617-642.

[7] 李树华, 白海波, 吕学莲, 等. 春小麦碳同位素分辨率等性状的遗传分析[J]. *麦类作物学报*, 2014, 34(2): 1 009-1 041.

[8] LI S H, BAI H B, LÜ X L, *et al.* Genetics analysis of carbon Isotope discrimination and other traits in spring wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2014, 34(2): 1 009-1 041.

[9] 徐云碧, 朱立煌. 分子数量遗传学[M]. 北京: 中国农业出版, 1994: 108-110.

[10] ORF J H, CHASE K, JARVIK T, *et al.* Genetics of soybean agronomic traits; I. Comparison of three related recombinant recombinant inbred populations[J]. *Crop Sci.*, 1999, 39: 1 642-1 651.

[11] SPECHT J E, CHASE K, MACRANDER M, *et al.* Cell biology & molecular genetics soybean response to water: a QTL analysis of drought tolerance the empirical, or yield-based, definitions of drought[J]. *Crop Science*, 2001, 41: 493-509.

[12] 董建力, 白海波, 朱永兴, 等. 春小麦重组自交系及多种 SSR 标记构建遗传图谱[J]. *科技导报*, 2015, 33(7): 84-89.

[13] DONG J L, BAI H B, ZHU Y X, *et al.* Construction of wheat linkage map using a set of spring wheat recombinant inbred lines and different SSR markers[J]. *Science & Technology Review*, 2015, 33(7): 84-89.

[14] JANSEN R C, VAN OOIJEN J M, STAM P, *et al.* Genotype by-environment interaction in genetic mapping of multiple quantitative trait loci[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 1995, 91: 33-37.

[15] REBETZKE G J, R A RICHARDS, A G CONDON, *et al.* Inheritance of carbon isotope discrimination in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Euphytica*, 2006, 150 (1), 97-106.

[16] TEULAT B, O. MERAH, X. SIRAUT, *et al.* This QTLs for grain carbon isotope discrimination in field-grown barley[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2002, 106: 118-126.

[17] THOMAS E, JUENGER, JOHN K, *et al.* Identification and characterization of QTL underlying wholeplant physiology in *Arabidopsis thaliana*: $\delta^{13}\text{C}$, stomatal conductance and transpiration efficiency[J]. *Plant Cell and Environment*, 2005, 28: 697-708.

[18] LAZA MA. R, M. KONDO, O. IDETA, *et al.* Identification of quantitative trait loci for $\delta^{13}\text{C}$ and productivity in irrigated low land rice[J]. *Crop Sci.*, 2006, 46: 763-773.

[19] YUNBI XU, DOMINIQUE THIS, ROMAN C, *et al.* Leaf-level water use efficiency determined by carbon isotope discrimination in rice seedlings: genetic variation associated with population structure and QTL mapping[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2009, 118: 1 065-1 081.

[20] REBETZKE G J, CONDON A G, FARQUHAR G D, *et al.* Quantitative trait loci for carbon isotope discrimination are repeatable across environments and wheat mapping populations [J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2008, 118(1): 123-137.

(编辑:宋亚珍)