

不同施氮期对小麦千粒重影响的 QTL 分析

崔勇,刘小芳,张新业,朱占玲,田宾,田纪春*

山东农业大学作物生物学国家重点实验室小麦品质育种研究室, 山东 泰安 271018

摘要: 本研究以花培 3 号×豫麦 57 的 168 个双单倍体 (doubled haploid, DH) 群体为材料, 根据 2 年 12 个环境下千粒重性状的表型数据和含有 323 个位点的分子遗传图谱, 对千粒重性状进行了 QTL 分析。结果共检测到 40 个 QTL, 主要集中在染色体 2D、3A、4D、5B、6A 和 7D 上。其中, 2010 年莱阳点 3 种施氮期下检测到 8 个 QTL, 2010 年泰安试验点共检测到 13 个 QTL, 2011 年济源点检测到 12 个 QTL, 2011 年泰安试验点检测到 7 个 QTL, 单个 QTL 所解释的表型变异介于 4.19%~23.14% 之间。亲本花培 3 号对于千粒重的贡献占主导地位。*Qlgw3A-2*、*Qlgw5B*、*Qlgw6A-1* 和 *Qlgw7D-1* 在三个施氮期都检测到, 说明这些 QTL 是氮肥对千粒重影响较大的 QTL。*Qlgw3A-2*、*Qlgw4D*、*Qlgw6A-1*、*Qlgw7D-1* 等在多个试验点均能检测到, 说明这些 QTL 是稳定表达的 QTL。总之, 影响千粒重的 QTL 数目及其 QTL 表达效应在不同施氮期下有很大的变化, 说明不同施氮期对千粒重基因的表达存在特异性。小麦育种中, 上述结果可为今后合理追施氮肥, 增加粒重和产量及千粒重的分子标记辅助选择提供理论依据。

关键词: 施氮期; 小麦; 千粒重; 数量性状位点

中图分类号: S512.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-2324(2015)03-0331-06

QTL Mapping Analysis on the Effect of Various Nitrogen Supplying Dates on Thousand Grain Weight in Wheat

CUI Yong, LIU Xiao-fang, ZHANG Xin-ye, ZHU Zhan-ling, TIAN Bin, TIAN Ji-chun*

State Key Laboratory of Crop Biology, Group of Quality Wheat Breeding, Shandong Agricultural University, Taian 271018, China

Abstract: In this study, the QTLs/genes related to thousand grain weight were studied in twelve different environments for two years, using a doubled haploid (DH) population derived from a cross between two elite Chinese wheat cultivars Huapei3×Yumai57 for QTL mapping of thousand grain weight based on unconditional quantitative trait locus (QTL) analyses. A total of 40 unconditional QTLs were detected, including 8 QTL detected in Laiyang and 13 QTL detected in Taian in 2010, 12 QTL detected in Jiyuan and 7 QTL detected in Taian in 2011. Most QTLs detected in this study are located on chromosome 2D, 3A, 4D, 5B, 6A, and 7D. The phenotypic variance explained by single QTL varied from 4.19% to 23.14%. The effects were mostly contributed by the parent Huapei3. Of the QTLs, *Qlgw3A-2*, *Qlgw5B*, *Qlgw6A-1* and *Qlgw7D-1* were detected under three nitrogen supplying date, indicating that these QTL related to thousand grain weight were affected by nitrogen. *Qlgw3A-2*, *Qlgw4D*, *Qlgw6A-1* and *Qlgw7D-1* were detected at various experimental plots, suggesting that these QTL were expressed stably. Therefore, the number and the expression of QTLs have a great change under different nitrogen supplying dates, which suggest that the QTLs were specifically expressed in wheat under different nitrogen application stage. The findings in this study should be useful for topdressing nitrogen reasonably and manipulating the QTLs by marker assisted selection (MAS) and be potential in increasing grain yield and grain weight.

Keywords: Nitrogen supplying date ; wheat; thousand grain weight; QTL

千粒重是产量构成三因素之一, 提高千粒重, 有利于小麦产量的提高^[1]。氮素是影响小麦子粒的重要因素之一, 也是最重要的养分限制因子^[2,3]。解析不同施氮期影响小麦千粒重性状有关基因/QTL 表达的效应, 可以获得更多千粒重相关的遗传信息, 对调控千粒重、提高产量有重要的意义。

小麦千粒重属于典型的数量性状, 受微效多基因控制^[4]。前人利用分子标记定位千粒重的 QTL 几乎遍布小麦所有染色体上^[5]。Dholakia 等^[6]利用 RIL 群体定位了 2 个与小麦千粒重相关的 QTL, 分别位于 2D 和 2B 染色体, 单个 QTL 的贡献率为 3.5% 和 7.3%。Varshney^[7]等将千粒重的 QTL 定位到 1A、1D、2B、4B、5B、6B、7A 和 7D 这 8 条染色体上, 其中位于 1A、2B 和 7A 上的 QTL 可增加千粒重。Kim 等^[8]发现 5 个控制千粒重的 QTL 位点, 单个 QTL 能够解释 5.0%~12.2% 的表型变异。Wang 等^[9]利用 RIL 群体检测到 21 个影响小麦千粒重的 QTL, 分布于 1A、1B、2A、2D、3A、3B、

收稿日期: 2013-08-10

修回日期: 2013-08-20

基金项目: 国家转基因重大专项(2011ZX08002-003); 国家自然科学基金项目(31171554)

作者简介: 崔勇(1986-), 男, 硕士研究生, 主要从事小麦品质研究。E-mail: cuiyong30@163.com

***通讯作者:** Author for correspondence. E-mail: jctian@sdau.edu.cn

3D、4A、4D、5A、5B、6D 和 7D 染色体上。Quarrie 等^[10]将与千粒重相关的 QTL 定位在 1B、3D、4A、4B、4D、5A、5B、6B 和 7B 染色体上, 每个 QTL 能解释 12.1%~17.7%的表型变异。Zanetti 等^[11]利用具有 226 家系的 RIL 群体, 检测到千粒重的 8 个 QTL, 分别位于 1B、2B、3B、5A、5B、7B 染色体上。Kumar 等^[12]检测到 3 个与小麦千粒重相关的 QTLs, 分别位于 1A、2B 和 7A 染色体上。Hai 等^[13]利用 DH 群体, 检测到 2 个影响千粒重的 QTL, 分布于 2B 和 7B 染色体上, 可分别解释其表型变异的 12.7%和 10.7%。严俊等^[14]利用 RIL 群体在 1A 和 4B 染色体上各个检测到一个与千粒重有关的 QTL。Khalil 等^[15]利用 F2:3 群体对小麦千粒重进行 QTL 定位, 分别在正常和干旱胁迫条件下检测到 4 个和 6 个 QTL。Anne^[16]等利用 DH 群体在两个氮水平下对小麦千粒重进行 QTL 分析, 于高氮和低氮水平下均检测到 6 个与千粒重相关的 QTLs。虽然前人对小麦千粒重遗传基础进行了大量的研究, 但研究有关施氮期影响千粒重 QTL/基因表达效应的并不多。

本研究以花培 3 号×豫麦 57 的双单倍体 (Doubled haploid, DH) 群体为材料, 在三个施氮期条件下, 通过两年大田试验, 对千粒重性状进行了 QTL 定位, 研究不同施氮期 QTL 的表达方式, 阐明施氮期对 QTL 表达的影响, 以期分子标记辅助选择提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

以花培 3 号和豫麦 57 号为亲本, 通过花药培养及染色体加倍获得 168 个双单倍体 (DH) 系为材料。花培 3 号于 2006 年通过河南省农作物品种审定委员会审定, 豫麦 57 号在 2004 年通过国家审定。

DH 群体的遗传图谱含定位于小麦 21 条染色体的 323 个位点(包括 284 个 SSR、37 个 EST-SSR、1 个 ISSR 和 1 个 HMW 标记), 全长 2 485.7 cm, 平均两标记间的遗传距离是 7.67 cm, 形成了 24 个连锁群^[17]。

1.2 田间试验

2009~2010 年种植于烟台莱阳 (S1,36.58°N,120.42°E)、泰安山东农业大学农学试验站 (S2,36.57°N,116.36°E), 2010~2011 年种植于河南济源 (S3,35.5°N,112.38°E) 和泰安同一试验田 (S4)。泰安点土壤表层 0~20 cm 的有机质、碱解氮、速效磷和速效钾含量分别为: 17.58 g·kg⁻¹、23.46 mg·kg⁻¹、45.08 mg·kg⁻¹ 和 153.5 mg·kg⁻¹; 莱阳点有机质、碱解氮、速效磷和速效钾含量分别为: 15.09 g·kg⁻¹、13.3 mg·kg⁻¹、68.6 mg·kg⁻¹ 和 162.3 mg·kg⁻¹; 济源有机质、碱解氮、速效磷和速效钾含量分别为: 13.7 g·kg⁻¹、67.97 mg·kg⁻¹、29.7 mg·kg⁻¹ 和 137.7 mg·kg⁻¹。试验设三个追氮时期, 处理 T1 为返青期追施纯氮 120 kg·hm⁻², 处理 T2 为拔节期追施纯氮 120 kg·hm⁻², 处理 T3 为挑旗期追施纯氮 120 kg·hm⁻², 底肥均为纯氮 120 kg·hm⁻², 三个处理均于冬前、返青期、拔节期、挑旗期各浇 1 次水。2 年试验均采用随机区组设计, 亲本及 DH 群体的每个株系种植 3 行, 行长 1.0 m, 株行距 2.2 cm×0.26 m, 每个环境两次重复。试验材料于生长期没有发生倒伏和其他严重病虫害。千粒重测定方法: 每个株系随机选取 500 粒称重, 再换算为千粒重, 两次重复。以平均值作为该株系性状值进行 QTL 分析。

1.3 数据处理

用 SPSS 16.0 软件对小麦千粒重的表型数据进行统计分析, 采用 323 个标记构建的遗传图谱, 用完备区间作图方法 (Inclusive composite interval mapping, ICIM)^[18]进行 QTL 分析, LOD 阈值为 2.7, Step 值为 1 cm。

2 结果与分析

2.1 千粒重的表现型分析

从表 1 可以看出, DH 群体各株系的千粒重表型变异非常明显, 存在显著的超亲分离现象。各施氮期处理间, 千粒重差异不显著。群体分离的连续性符合正态分布, 偏度值与峰值的绝对值均小于 1.0, 群体分离的连续性符合正态分布, 表现出典型的数量性状的遗传特点, 符合 QTL 作图需要。

表 1 不同施氮期小麦亲本及 DH 群体的千粒重性状分布

Table 1 Distribution of thousand grain weight in parents and DH populations of wheat under different nitrogen supplying dates

| 环境 Environment | 处理 Treatment | 亲本 Parents | | DH 群体 DH population | | | | | |
|---------------------|-----------------|----------------|----------------|---------------------|------------|------------|---------------------------|----------------|----------------|
| | | 花培 3 号 HP 3 | 豫麦 57 YM 57 | 平均值 Mean | 最大值 Max | 最小值 Min | 标准差 Standard deviation | 偏度 Skewness | 峰度 Kurtosis |
| 2010Laiyang (S1) | T1 | 46.2 | 46.1 | 44.72 | 59.6 | 25.1 | 7.29 | -0.16 | -0.45 |
| | T2 | 44.5 | 44.8 | 42.62 | 57.8 | 26.1 | 6.70 | -0.07 | -0.36 |
| | T3 | 44.6 | 42.3 | 42.89 | 58.5 | 24.0 | 7.80 | -0.18 | -0.63 |
| 2010Taian (S2) | T1 | 48.4 | 44.7 | 46.24 | 61.6 | 24.9 | 6.52 | -0.16 | -0.07 |
| | T2 | 52.6 | 45.7 | 46.83 | 58.3 | 30.5 | 5.84 | -0.39 | -0.11 |
| | T3 | 51.4 | 47.4 | 45.75 | 60.4 | 27.3 | 6.84 | -0.23 | -0.44 |
| 2011Jiyuan (S3) | T1 | 42.9 | 44.1 | 44.14 | 58.2 | 30.6 | 5.30 | -0.14 | -0.17 |
| | T2 | 40.8 | 44.2 | 43.64 | 55.2 | 29.7 | 5.79 | -0.11 | -0.59 |
| | T3 | 45.5 | 44.2 | 45.08 | 58.3 | 26.8 | 5.79 | -0.30 | -0.10 |
| 2011Taian (S4) | T1 | 47.4 | 46.6 | 47.10 | 57.4 | 33.2 | 5.70 | -0.29 | -0.70 |
| | T2 | 46.1 | 45.5 | 47.17 | 57.3 | 32.6 | 5.54 | -0.29 | -0.68 |
| | T3 | 44.2 | 44.6 | 47.49 | 58.8 | 34.3 | 5.22 | -0.33 | -0.63 |

2.2 不同施氮期下小麦千粒重性状的 QTL 分析

在 2 年试验中, 共检测到千粒重性状的 40 个 QTL, 其中 2010 年莱阳点 3 种施氮期下检测到 8 个 QTL, 2010 年泰安试验点共检测到 13 个 QTL, 2011 年济源点检测到 12 个 QTL, 2011 年泰安试验点检测到 7 个 QTL, 单个 QTL 所解释的表型变异介于 4.19%~23.14%之间(表 2, 图 1)。

表 2 小麦千粒重性状 QTL 的效应

Table 2 Analysis of unconditional quantitative trait loci effects on thousand grain weight

| 环境 Environment | QTL | 标记区间 Marker interval | 加性效应 Additive | LOD | 贡献率 H2(%) | |
|-------------------|-----------|----------------------------|----------------------------|-------------------|--------------|-------|
| 2010Laiyang | T1 | <i>Q₁gw3A-1</i> | Xcfa2193-Xgwm155 | 1.87 | 3.12 | 6.97 |
| | T1 | <i>Q₁gw6A-1</i> | Xgwm82-Xwmc553 | 2.38 | 5.29 | 11.20 |
| | T1 | <i>Q₁gw7D-1</i> | Xgwm676-Xgwm437 | 1.93 | 3.06 | 6.84 |
| | T2 | <i>Q₁gw2D-1</i> | Xwmc170.2-Xgwm539 | 1.54 | 3.02 | 5.40 |
| | T2 | <i>Q₁gw3A-2</i> | Xwmc264-Xcfa2193 | 1.73 | 3.82 | 6.92 |
| | T2 | <i>Q₁gw6A-1</i> | Xgwm82-Xwmc553 | 1.92 | 4.64 | 8.41 |
| | T3 | <i>Q₁gw4D</i> | Xwmc473-Xwmc331 | 1.98 | 3.80 | 6.67 |
| | T3 | <i>Q₁gw6A-1</i> | Xgwm82-Xwmc553 | 2.14 | 4.28 | 7.71 |
| | 2010Taian | T1 | <i>Q₁gw2D-2</i> | Xgwm261-Xwmc112 | 1.59 | 3.03 |
| T1 | | <i>Q₁gw3A-2</i> | Xwmc264-Xcfa2193 | 2.05 | 3.87 | 10.22 |
| T1 | | <i>Q₁gw6A-1</i> | Xgwm82-Xwmc553 | 1.55 | 2.84 | 5.80 |
| T1 | | <i>Q₁gw7D-1</i> | Xgwm676-Xgwm437 | 1.98 | 3.46 | 8.92 |
| T2 | | <i>Q₁gw2D-3</i> | Xcfd53-Xwmc18 | 1.36 | 2.99 | 5.52 |
| T2 | | <i>Q₁gw4D</i> | Xwmc473-Xwmc331 | 1.53 | 3.83 | 7.05 |
| T2 | | <i>Q₁gw6A-1</i> | Xgwm82-Xwmc553 | 1.56 | 3.86 | 7.21 |
| T2 | | <i>Q₁gw7D-1</i> | Xgwm676-Xgwm437 | 1.91 | 4.45 | 10.43 |
| T3 | | <i>Q₁gw2D-3</i> | Xcfd53-Xwmc18 | 1.57 | 3.05 | 5.27 |
| T3 | | <i>Q₁gw4D</i> | Xwmc473-Xwmc331 | 2.09 | 5.35 | 9.38 |
| T3 | | <i>Q₁gw5B</i> | Xgwm213-Xswes861.2 | -1.69 | 3.31 | 5.70 |
| T3 | | <i>Q₁gw6A-2</i> | Xbarc1077-Xgwm82 | 1.67 | 3.28 | 5.96 |
| T3 | | <i>Q₁gw7D-1</i> | Xgwm676-Xgwm437 | 2.40 | 5.28 | 11.84 |
| 2011Jiyuan | T1 | <i>Q₁gw3A-2</i> | Xwmc264-Xcfa2193 | 1.46 | 3.20 | 7.75 |
| | T1 | <i>Q₁gw5B</i> | Xgwm213-Xswes861.2 | -1.26 | 2.83 | 5.27 |
| | T1 | <i>Q₁gw6A-1</i> | Xgwm82-Xwmc553 | 1.26 | 3.06 | 5.76 |
| | T2 | <i>Q₁gw3A-2</i> | Xwmc264-Xcfa2193 | 1.48 | 3.18 | 6.73 |
| | T2 | <i>Q₁gw4D</i> | Xwmc473-Xwmc331 | 1.51 | 4.31 | 7.10 |
| | T2 | <i>Q₁gw5B</i> | Xgwm213-Xswes861.2 | -1.78 | 5.38 | 9.10 |
| | T3 | <i>Q₁gw3A-2</i> | Xwmc264-Xcfa2193 | 1.58 | 4.52 | 7.73 |
| | T3 | <i>Q₁gw4D</i> | Xwmc473-Xwmc331 | 1.51 | 4.66 | 7.05 |
| | T3 | <i>Q₁gw5B</i> | Xgwm213-Xswes861.2 | -1.21 | 2.81 | 4.19 |
| | T3 | <i>Q₁gw6A-2</i> | Xbarc1077-Xgwm82 | 2.00 | 7.52 | 12.42 |
| | T3 | <i>Q₁gw7D-1</i> | Xgwm676-Xgwm437 | 1.75 | 5.01 | 8.89 |
| | T3 | <i>Q₁gw7D-2</i> | Xgdm67-Xwmc634 | -1.48 | 4.33 | 6.83 |
| | 2011Taian | T1 | <i>Q₁gw2D-1</i> | Xwmc170.2-Xgwm539 | 1.58 | 3.64 |
| T1 | | <i>Q₁gw6A-1</i> | Xgwm82-Xwmc553 | 2.10 | 5.59 | 14.05 |
| T2 | | <i>Q₁gw2D-1</i> | Xwmc170.2-Xgwm539 | 1.36 | 2.78 | 6.14 |
| T2 | | <i>Q₁gw6A-1</i> | Xgwm82-Xwmc553 | 1.95 | 4.87 | 12.92 |
| T3 | | <i>Q₁gw2D-4</i> | Xwmc18-Xwmc170.2 | -1.67 | 4.24 | 10.80 |
| T3 | | <i>Q₁gw2D-5</i> | Xgwm539-Xcfd168 | 2.47 | 9.72 | 23.14 |
| T3 | | <i>Q₁gw6A-1</i> | Xgwm82-Xwmc553 | 1.65 | 4.72 | 10.39 |

2010 年莱阳点 T1 施氮期下, 共检测到千粒重性状的 3 个 QTL (表 2), 分别位于 3A、6A 和 7D 染色体上, 可解释千粒重表型变异的 6.84%~11.20%; T2 施氮期下, 检测到千粒重性状的 3 个 QTL,

可解释表型变异的 5.40%~8.41%，这些等位基因均来自花培 3 号；在 T3 施氮期下，检测到 2 个 QTL，分别位于 4D 和 6A 染色体上。

2010 年泰安试验点 T1 施氮期下，千粒重检测到 4 个 QTL，分别位于 2D、3A、6A 和 7D 染色体上，可分别解释其表型变异的 6.11%、10.22%、5.80%和 8.92%，这些等位基因均来自花培 3 号；在 T2 处理中，检测到 4 个与千粒重相关的 QTL，可解释千粒重表型变异的 5.52%~10.43%；T3 施氮期下，检测到千粒重性状的 5 个 QTL，除 *Qtgw5B* 外，其余 4 个增效等位基因均来源于花培 3 号。

2011 年济源点 T1 施氮期下，检测到千粒重性状的 3 个 QTL，可分别解释表型变异的 5.27%~7.75%；在 T2 施氮期下，检测到千粒重的 3 个 QTL，分别位于 3A、4D 和 5B 染色体上，可解释千粒重表型变异的 6.73%~9.10%；T3 施氮期下，检测到千粒重相关的 6 个 QTL，其中 *Qtgw6A-2* 可解释表型变异的 12.42%，由来自花培 3 号的位点起到增效作用。

2011 年泰安点 T1 施氮期下，共检测到千粒重性状的 2 个 QTL，分别位于 2D 和 6A 染色体上，两增效等位基因均来源于花培 3 号；T2 施氮期下，检测到 2 个 QTL，可分别解释千粒重表型变异的 6.14%和 12.92%；T3 施氮期下，千粒重检测到 3 个 QTL，其中 *Qtgw2D-5* 贡献率最高，可解释千粒重表型变异的 23.14%，由花培 3 号的位点起增效作用。

3 讨论

3.1 不同施氮期下 QTL 表达的比较分析

本试验对小麦千粒重性状进行了 QTL 定位，其中 34 个位点的效应来自亲本花培 3 号，6 个增效等位基因来源于亲本豫麦 57，说明花培 3 号对于小麦千粒重的贡献较高。不同试验点检测到 QTL 数目及其表达效应有很大差别，表明试验受环境因素影响较大。T1 施氮期处理中，*Qtgw6A-1*、*Qtgw3A-2* 和 *Qtgw7D-1* 在多个试验点被检出。T2 施氮期处理中，*Qtgw6A-1*、*Qtgw3A-2* 和 *Qtgw4D* 检出次数较多。而在 T3 施氮期处理中，*Qtgw4D*、*Qtgw5B*、*Qtgw6A-1*、*Qtgw6A-2* 和 *Qtgw7D-1* 表达较稳定。不同施氮期处理中检测到影响千粒重的 QTL 也有很大差异，说明不同施氮期对千粒重基因的表达存在特异性。值得注意的是在三个施氮期下也检测到了一些均稳定表达的 QTL：2010 年莱阳试验中，*Qtgw6A-1* 在三个施氮期下同时检出，2010 年泰安、2011 年济源、2011 年泰安点也分别有 *Qtgw7D-1*、*Qtgw3A-2* 和 *Qtgw5B*、*Qtgw6A-1* 在三个施氮期下同时检出。此外，2010 年泰安、2011 年济源、2011 年泰安点分别有 3、1 和 1 个 QTL 在三个施氮期下被检出两次。有些 QTL 也在不同试验点被检测到：*Qtgw6A-1* 在所有试验点均被检出，*Qtgw3A-2*、*Qtgw4D* 和 *Qtgw7D-1* 在 3 个试验点被检出，*Qtgw2D-1*、*Qtgw5B*、*Qtgw6A-2* 在 2 个试验点被检出。这表现出 QTL 表达的相对稳定性，尤其是主效 QTL。

3.2 与前人研究的比较

本研究共检测到 40 个影响千粒重的 QTL，许多定位结果与前人研究结果相同或相近，说明同一性状 QTLs 的研究结果在不同的研究者之间有相通之处。2D 染色体上定位了 8 个千粒重相关的 QTL，其中在 Xgwm539 标记附近定位了 4 个 QTL，这与王瑞霞等^[19]、Huang 等^[20]研究结果一致。*Qtgw2D-2*、*Qtgw2D-3* 分别与 Groos 等^[21]、Ramya^[22] 等的定位基本一致。*Qtgw4D* 位于 Xwmc473-Xwmc331 区段，McCartney 等^[23]、姚琴等^[24] 也在相似区段检测到千粒重的 QTL。在 6A 染色体上定位的 11 个 QTL 均位于 Xgwm82 标记附近。这与 Jose 等^[25]、Huang 等^[26] 的结果基本一致。在 7D 染色体上定位的 *Qtgw7D-1* 与 Huang 等^[20]、Khalil 等^[15] 和 Börner 等^[27] 定位的千粒重 QTL 都在相似的染色体区间。*Qtgw7D-2* 与王瑞霞等^[19] 的研究结果基本一致。

3.3 千粒重的 QTL 与其它相关性状 QTL 的关系

小麦千粒重的大小与其它农艺性状存在着一定的相关性，本研究从 QTL 水平进一步证明了这种相关性。McCartney 等^[23]、Mao 等^[28]、刘宾等^[29] 在 *Qtgw2D-3* 相似区段检测到调控株高的 QTL。调控穗下节间直径和茎壁厚的 QTL^[30] 在同一分子标记区间 Xcfd53-Xwmc18，而且控制旗叶衰老的 QTL^[31] 及光周期敏感性的 QTL^[32] 也位于此分子区间附近。*Qtgw4D* 位于 Xwmc473-Xwmc331 区段，McCartney 等^[23] 在 *Qtgw4D* 附近各定位了一个株高、成熟期、倒伏性的 QTL。姚琴等^[24] 也在此位点附近检测到株高的 QTL。*Qtgw7D-1* 位于 Xgwm676-Xgwm437 区段，刘宾等^[29] 在相同区间检测到株

高的 QTL, 张坤普等^[33]也在此区间检测到影响穗下节间长度的 QTL。 *Qtgw7D-2* 与籽粒蛋白质含量的 QTL^[34]在相同区段, 与王瑞霞等^[19]定位的最高灌浆速率的 QTL 在相似区间。

3.4 施氮时期与 QTL

追氮时间后移会使穗粒数和千粒重增加,小麦灌浆期延长,成熟期推迟^[35]。在总施氮量一致的情况下, 拔节期重施氮肥能提高分蘖成穗率、增加小麦成穗数、提高穗粒数、增加粒重, 从而提高小麦产量^[36]。朱云集等^[37]认为拔节期、孕穗期施氮可以延长穗花发育的时间,增加穗粒数, 提高粒重和籽粒产量。黄彦宗^[38]、贾振华等^[39]研究发现, 在不同施氮时期中, 拔节期追氮产量最高, 孕穗期次之, 第三是返青期。徐恒永等^[40]研究表明,氮肥最佳追施时期为拔节期和孕穗期。

张坤普等^[1]在 2D 染色体的 Xcfd53-Xwmc18 区段上检测到一个控制产量性状的主效 QTL 位点。2010 年泰安试验点上定位的 *Qtgw2D-3* 也在此区间, 并且 *Qtgw2D-3* 在 T2 和 T3 施氮期处理中均被检出, 而在 T1 施氮期处理中没有发现。 *Qtgw4D* 与 McCartney 等^[23]定位产量的 QTL 位置相近, 而且 *Qtgw4D* 仅在 T2(拔节期追肥)和 T3(挑旗期追肥)处理中检测到。仅在 T3 处理中检测到的 *Qtgw6A-2* 与李斯深^[41]检测到的控制穗数的 QTL 位置相近。这与拔节期和挑旗期追肥促进产量的提高相一致。

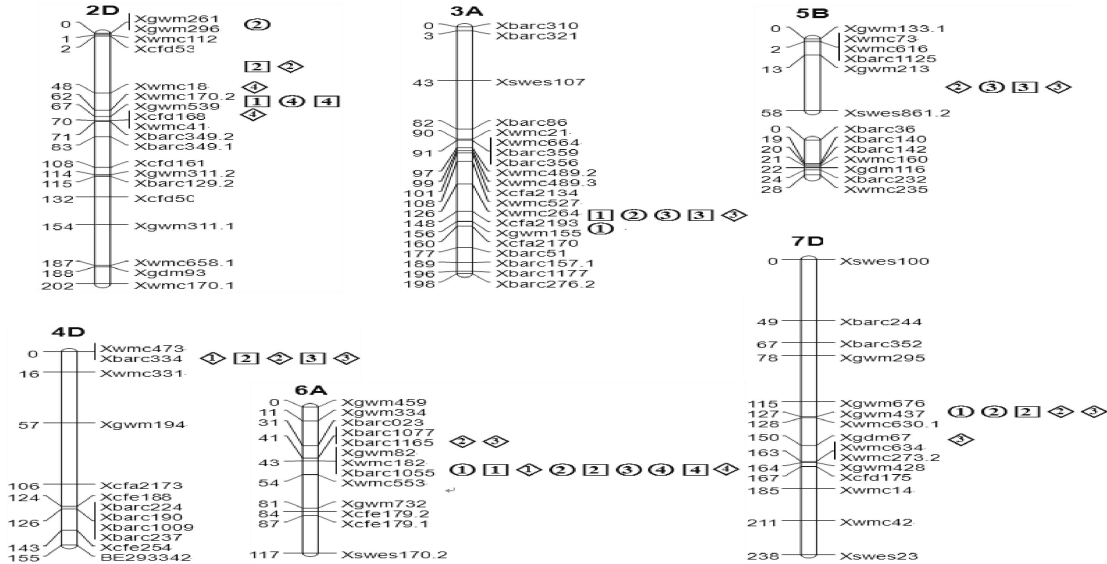


图 1 不同施氮期小麦千粒重的 QTL 定位图
Fig.1 The identification of QTL controlling thousand grain weight in wheat under different nitrogen supplying dates
○◇分别表示 T1、T2、T3 施氮期的非条件 QTL Unconditional QTL detected under different nitrogen supplying dates
1/2/3/4 分别表示 S1/S2/S3/S4 的非条件 QTL Unconditional QTL detected under different nitrogen supplying dates

4 结论

在四个环境下共定位了千粒重性状的 40 个 QTL, 主要分布在 2D、3A、4D、5B、6A 和 7D 染色体上。单个 QTL 所解释的表型变异介于 4.19%~23.14%。亲本花培 3 号对于千粒重的贡献占主导地位。 *Qtgw3A-2*、 *Qtgw5B*、 *Qtgw6A-1* 和 *Qtgw7D-1* 在三个施氮期均检测到, 表明这些 QTL 是氮肥对千粒重影响较大的 QTL。 *Qtgw6A-1* 在所有试验点均被检出, 可以作为分子标记辅助选择的优先候选位点。 *Qtgw3A-2*、 *Qtgw4D* 和 *Qtgw7D-1* 在 3 个试验点被检出, 这表现出 QTL 表达的相对稳定性。

参考文献

- [1] 张坤普,徐宪斌,田纪春.小麦籽粒产量及穗部相关性状的 QTL 定位[J].作物学报,2009,35(2):270-278
- [2] 李姗姗,赵广才,常旭虹,等.追氮时期对不同粒色类型小麦产量和品质的影响[J].植物营养与肥料学报,2009,15(2):255-261
- [3] 贺明荣.氮肥对小麦籽粒营养品质的影响[J].山东农业大学学报,1988,19(3):23-30
- [4] 严俊,杨荣志,薛文韬,等.不同生态环境下四倍体小麦千粒重的 QTL 分析[J].贵州农业科学,2011,39(11):6-10
- [5] 王瑞霞,张秀英,吴科,等.多个环境下小麦千粒重 QTL 定位的稳定性分析[J].麦类作物学报,2012,32(1):1-6
- [6] Dholakia B B, Ammiraju J S S, Singh H, et al. Molecular marker analysis of kernel size and shape in bread wheat[J].Plant Breed,2003,122:392-395
- [7] Varshney R K, Prasad M, Roy J K, et al. Identification of eight chromosomes and a microsatellite marker on 1AS associated with QTL for grain weight in bread wheat[J]. Theor. Appl. Genet,2000,100:1290-1294

- [8] Kim G C, Christine J, Bergman C J, *et al.* Quantitative trait loci associated with kernel traits in a soft×hard wheat cross[J]. *Crop Sci.*, 1999, 39: 1184-1195
- [9] Wang R X, Hai L, Zhang X Y, *et al.* QTL mapping for grain filling rate and yield-related traits in RILs of the Chinese Winter wheat Population Heshangmai × Yu8679[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2009, 118: 313-325
- [10] Quarrie S A, Steed A, Calestani C, *et al.* A high density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring 9 SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2005, 110: 865-880
- [11] Zanetti S, Winzeler M, Feuillet C, *et al.* Genetic analysis of bread-making quality in wheat and spelt[J]. *Plant. Breed.*, 2001, 120: 13-19
- [12] Kumar N, Kulwal P L, Gaur A, *et al.* QTL analysis for grain weight in common wheat[J]. *Euphytica*, 2006, 151: 135-144
- [13] Hai L, Guo H J, Wagner C, *et al.* Genomic regions for yield and yield parameters in Chinese winter wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes tested under varying environments correspond to QTL in widely different wheat materials[J]. *Plant Sci.*, 2008, 175: 226-232
- [14] 严俊, 张玲玲, 王兴梅, 等. 四倍体小麦产量相关性状 QTL 的定位与分析[J]. *山东农业大学学报: 自然科学版*, 2011, 42(2): 163-171
- [15] Nezhad K Z, Weber W E, Röder M S *et al.* QTL analysis for thousand-grain weight under terminal drought stress in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Euphytica*, 2012, 186: 127-138
- [16] Anne L, Maryse B H, Emmanuel H, *et al.* Using genotype × nitrogen interaction variables to evaluate the QTL involved in wheat tolerance to nitrogen constraints[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2007, 115: 399-415
- [17] Zhang K P, Tian J C, Zhao L, *et al.* Mapping QTLs with epistatic effects and QTL×environment interactions for plant height using a doubled haploid population in cultivated wheat[J]. *J Genet Genomics*, 2008, 35: 119-127
- [18] Wang J K. Inclusive composite interval mapping of quantitative trait genes[J]. *Acta Agron. Sin.*, 2009, 35(2): 239-245
- [19] 王瑞霞, 张秀英, 伍玲, 等. 不同生态环境条件下小麦籽粒灌浆速率及千粒重 QTL 分析[J]. *作物学报*, 2008, 34(10): 1750-1756
- [20] Huang X Q, Coster H, Ganai M W, *et al.* Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2003, 106: 1379-1389
- [21] Groos C, Robert N, Bervas E, *et al.* Genetic analysis of grain protein-content, grain yield and thousand kernel weight in bread wheat[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2003, 106: 1032-1040
- [22] Ramya P, Chaubal A, Kulkarni K, *et al.* QTL mapping of 1000-kernel weight, kernel length, and kernel width in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *J. Appl. Genet.*, 2010, 51(4): 421-429
- [23] McCartney C A, Somers D J, Humphreys D G, *et al.* Mapping quantitative trait loci controlling agronomic traits in the spring wheat cross RL4452×'ACDomain'[J]. *Genome*, 2005, 48: 870-883
- [24] 姚琴, 周荣华, 潘昱名, 等. 小麦品种偃展 1 号与品系早穗 30 重组自交系群体遗传连锁图谱构建及重要农艺性状的 QTL 分析[J]. *中国农业科学*, 2010, 43(20): 4130-4139
- [25] Jose L D D L, Ricardo E, Nadia G, *et al.* Quantitative trait loci associated with salinity tolerance in field grown bread wheat[J]. *Euphytica*, 2011, 181: 371-383
- [26] Huang X Q, Kempf H, Ganai M W, *et al.* Advanced backcross QTL analysis in progenies derived from a cross between a German elite winter wheat variety and synthetic wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2004, 109: 933-943
- [27] Börner A, Schumann E, Fürste A, *et al.* Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2002, 105: 921-936
- [28] Mao S L, Wei Y M, Cao W G, *et al.* Confirmation of the relationship between plant height and Fusarium head blight resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.) by QTL meta-analysis[J]. *Euphytica*, 2010, 174: 343-356
- [29] 刘宾, 田纪春, 赵亮, 等. 小麦株高发育动态 QTL 定位[J]. *中国农业科学*, 2010, 43(22): 4562-4570
- [30] 桑云, 赵亮, 张坤普, 等. 小麦 DH 群体穗下节间直径、茎壁厚及茎壁面积的 QTL 定位[J]. *作物学报*, 2010, 36(1): 61-67
- [31] Verma V, Foulkes M J, Worland A J, *et al.* Mapping quantitative trait loci for flag leaf senescence as a yield determinant in winter wheat under optimal and drought-stressed environment[J]. *Euphytica*, 2004, 135: 255-263
- [32] Yang D L, Jing R L, Chang X P. Identification of quantitative trait loci and environmental interactions for accumulation and remobilization of water-soluble carbohydrates in wheat (*Triticum aestivum* L.) stems[J]. *Genetics*, 2007, 176: 571-584
- [33] Zhang K P, Zhao L, Hai Y, *et al.* QTL mapping for adult-plant resistance to powdery mildew, lodging resistance, and internode length below spike in wheat[J]. *Acta Agron. Sin.*, 2008, 34(8): 1350-1357
- [34] 朱占玲, 刘宾, 田宾, 等. 小麦籽粒蛋白质含量的动态 QTL 定位[J]. *中国农业科学*, 2011, 44(15): 3078-3085
- [35] 周奇, 赵永敢, 张存岭. 氮肥基追比和追肥时期对小麦产量的影响[J]. *安徽农学通报*, 2009, 15(3): 92-95, 113
- [36] 李友军, 付国占, 刘丰明, 等. 拔节期重施氮肥对小麦群体质量和产量的影响[J]. *麦类作物*, 1997, 17(5): 41-45
- [37] 朱云集, 崔金梅, 王晨阳, 等. 小麦不同生育时期施氮对穗花发育和产量的影响[J]. *中国农业科学*, 2002, 35(11): 1325-1329
- [38] 黄彦宗, 杨辉, 孙广建, 等. 中后期氮肥对郑麦 9023 小麦产量及植株性状的影响[J]. *洛阳农业高等专科学校学报*, 2002, 22(1): 23-24
- [39] 贾振华, 李华. 小麦产量与品质同步形成的研究 I. 追氮时期对产量与蛋白质同步形成的影响[J]. *北京农业科学*, 1988, (3): 15-18
- [40] 徐恒永, 赵振东, 张有良, 等. 氮肥对优质专用小麦产量和品质的影响 I. 氮肥对产量和品质形成的影响[J]. *山东农业科学*, 2000(5): 27-30
- [41] 李斯深. 小麦产量性状 QTL 的分子标记定位[D]. 山东: 山东农业大学农学院, 2002: 42-44