

小麦“BS20 × Fu3”DH 群体 SSR 遗传图谱的构建及不育基因的 QTL 定位

田再民¹, 张立平², 王丽辉², 赵昌平², 单福华², 吕爱枝¹, 龚学臣¹

(¹河北北方学院, 张家口 075000; ²北京市农林科学院, 北京 100097)

摘要: 以小麦光温敏核雄性不育系 BS20 × Fu3 双单倍体(DH)群体的 289 个系为材料, 从 1112 对 SSR 和 EST-SSR 引物中筛选出多态性引物 243 对, 利用其中 128 个 SSR 和 6 个 EST-SSR 标记构建遗传连锁图谱, 该图谱覆盖长度为 2749.2 cM, 分布在小麦的 19 个连锁群(除 4D、6A), 不同连锁群标记数为 2~15 个, 长度在 15.3~244.4 cM 之间, 平均长度为 144.7 cM, 标记之间平均遗传距离为 17.4 cM。同时构建 3 个 DNA 池(包括恢复池、北京不育池和阜阳不育池), 用分离群体分组分析法(BSA)对育性进行分析, 筛选出的多态性引物为 Wmc264、Wmc73、Xgwm350, 分布在 3A、5B、2A/7D 染色体上。同时用混合线性复合区间作图法(MCIM)对育性进行 QTL 分析, 当 $F > 7.5$ 时, 检测到 6 个主效 QTL, 用复合区间作图法(CIM)对育性进行 QTL 分析, 当 LOD 值 > 2.5 时, 共检测到 13 个主效 QTL, 两种方法检测到一致的 QTL 有 3 个, 分别为 1BL 的 Wmc365-cfa2129、2BS 的 Wmc602-Xgwm148 和 3AL 的 Wmc264a-cfa2262 区间的 QTL。综合 BSA 和 QTL 的结果, 位于 1BL、2BS 和 3AL 上的小麦光温敏不育基因是真实的。

关键词: 普通小麦; 遗传连锁图谱; MCIM 法; CIM 法; QTL

Construction of a SSR Genetic Linkage Map of Wheat Using DH Population Derived from BS20 × Fu3 and Mapping QTLs for Sterile Gene

TIAN Zai-min¹, ZHANG Li-ping², WANG Li-hui², ZHAO Chang-ping², SHAN Fu-hua², LV Ai-zhi¹, GONG Xue-chen¹

(¹ Hebei North University, Zhangjiakou 075000; ² Beijing Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Beijing 100097)

Abstract: The genetic linkage map of wheat was constructed with DH population consisting of 289 individuals from a cross between BS20 and Fu3. 1112 SSR and EST-SSR primers were used to detect the polymorphisms between the parents. Applying QGA_CN software to carry out linkage analysis, the genetic map covered 19 chromosomes except 4D and 6A which included 128 SSR and 6 EST-SSR markers. The linkage map covered 2749.2 cM and the average distance was 17.4 cM. All 19 linkage groups consisted of 2-15 markers, with the coverage of length from 15.3 to 244.4 cM. At the same time, we constructed three DNA pools including Beijing sterile pool, Fuyang sterile pool and restorer pool for screening the sterile genes using BSA method, and these primers were Wmc264, Wmc73 and Xgwm350, which distributed by chromosomes 3A, 5B and 2A/7D. Six major QTLs were detected when the F value > 7.5 by mixed-model composite interval mapping. Thirteen major QTLs were found when the LOD value > 2.5 with composite interval mapping. After the analysis of BSA and QTL, three QTLs were shared from two methods, the sterile genes were located on chromosomes 1BL, 2BS and 3AL, the marker intervals were Wmc365-cfa2129, Wmc602-Xgwm148 and Wmc264a-cfa2262, respectively. The photoperiod-thermo sensitive genic sterile genes were really located on 1BL, 2BS and 3AL.

Key words: common wheat; genetic linkage map; MCIM; CIM; QTL

收稿日期: 2014-10-08 修回日期: 2015-01-05 网络出版日期: 2015-06-23

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20150623.0858.001.html>

基金项目: 国家自然科学基金项目(30840050); 国家“863”计划项目(2009AA101102, 2006AA100102)

第一作者主要从事小麦分子遗传育种研究。E-mail: nkxtzm@163.com

通信作者: 张立平, 主要从事小麦雄性不育遗传和品质的研究。E-mail: lp-zhang8@sohu.com

小麦是世界上最重要的粮食作物之一,普通小麦基因组庞大,其中含有 80% 以上的 DNA 重复序列,其异源多倍性和种内酶切位点与片段长度多态性少,这使小麦分子遗传图谱的研究滞后于水稻、玉米等作物^[1]。1991 年,第 1 张 RFLP 遗传连锁图谱问世^[2],随后 J. C. Nelson 等^[3-5]、K. S. Gill 等^[6]、M. S. Röder 等^[7]、P. Stephenson 等^[8]、E. Pestsova 等^[9]、D. J. Somers 等^[10]利用 RFLP 或 SSR 标记绘制了密度较高的连锁图谱。目前,小麦分子遗传图谱的构建多以 RFLP、AFLP、SSR、EST-SSR、DArT、ISBP 等 DNA 分子标记为主^[11-14],其他作物以 SSR 标记构建遗传图谱也非常普遍,如大麦^[15]、大粒裸燕麦^[16]、大豆^[17]、梨^[18]等,以其他标记(除 SSR 标记以外)构建的遗传图谱也较多,如芝麻^[19]、割手密^[20]等。

小麦光温敏核雄性不育系是研究杂种优势的重要材料,具有一系两用的突出优点。近年来育成的小麦光温敏核雄性不育系,如 VE 型^[21]、91-1^[22]、4E-ms^[23]、ES-14^[24]、蓝标型不育系^[25]、337S^[26]、K78S^[27]、BS20^[28]、BS210^[28]、BS366^[29]、C412S^[30]等,而 BS20 是北京杂交小麦工程技术研究中心两系杂交小麦育种应用的主要光温敏核雄性不育系之一,本研究以 BS20 为母本,构建作图群体并建立分子遗传连锁图谱,对于光温敏核雄性不育基因的定位有重要意义。已报道的小麦遗传图谱中,在选择小麦亲本组合方面,主要涉及产量^[14,31]、品质^[32-33]、抗旱性^[11]等,以小麦光温敏核雄性不育为目标构建群体和遗传图谱的较少。作图群体中大多以重组自交系(RIL)和 F₂为主,利用 DH 群体构建小麦遗传连锁图谱的相对较少。与 F₂、RIL 等群体相比,DH 群体的优点是纯合的基因型,适于缩小试验规模;可进行多年多点试验,从而降低环境带来的误差;不存在严重的分离比,同时适宜多年资料的积累。基于此建立小麦 DH 群体的遗传连锁图谱,更有利于 QTL 的精细定位。

迄今为止,小麦基因定位的研究较多,如小麦农艺性状^[14]、产量^[34]、抗病性^[35]等,而小麦核雄性不育基因的定位方面,研究者利用不同的亲本组合构建群体,以 SSR、ISSR 等分子标记进行分析,将不育基因定位在 1B、2A、2B、3A、4B、4D、5B 和 7D 上^[36-44]。本研究以小麦 BS20 × Fu3 的 DH 群体为材料,与本课题组已发表的结果相比,在遗传图谱的构建上,除 1D、2A、3B、4A 和 4D 外均有标记的增加,而 6A 染色体上标记间距离较大没有公布,同时,增加了 2006 - 2007 年的田间数据,重新运用

BSA 与 QTL 结合的方法进行分析,以期小麦不育基因的精细定位、基因克隆和分子育种等研究奠定基础。同时,对充分利用小麦光温敏核雄性不育系、促进二系法杂交小麦的发展具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 试验材料及田间试验

以光温敏核雄性不育系 BS20 为母本,以可育的冬小麦高代品系 Fu3 为父本,杂交得到 F₁,取 F₁ 花药经花药培养和染色体加倍,获得 289 个 DH 系组成作图群体,亲本和 DH 系均由北京杂交小麦工程技术研究中心提供。田间试验于 2005 - 2006 年、2006 - 2007 年分别在北京市海淀区(39°59'N,116°17'E)、安徽阜阳(32°35'N,117°14'E)进行种植,并记录小麦生育期内的气候情况。2005 - 2006 年,亲本和 DH 系于 2005 年 9 月 28 日和 10 月 14 日分别在北京和安徽阜阳种植,于 2006 年 6 月 14 日和 6 月 3 日收获。2006 - 2007 年,于 2006 年 10 月 1 日和 10 月 16 日分别在北京和安徽阜阳种植,于 6 月 15 日和 2007 年 6 月 5 日收获。试验采用随机区组设计,3 次重复,每畦种植 22 行(含 2 行保护行),每个株系种植 1 行,行长 1.5 m,行距 0.24 m,每行 40 粒。

抽穗期对亲本和群体进行套袋,每个 DH 系 5 株,每株 2 穗。2006 年和 2007 年分别对成熟期的 DH 系进行考种,包括:穗长、小穗数、穗粒数、高位小花结实粒数、总不孕小穗数、退化小穗数等。育性的统计方法包括 3 种即:国际法结实率、国内法结实率和结实小穗率^[45-46],规定以国内法结实率大于 70% 为可育,小于 5% 为不育,5% ~ 70% 为半不育。

国际法结实率 = 单穗结实总数 / (2 × 单穗总小穗数) × 100

国内法结实率 = 单穗结实粒数 / (2 × 有效小穗数) × 100

结实小穗率 = 单穗结实小穗数 / 单穗总小穗数 × 100

1.2 PCR 分析方法

本研究用 1112 对 SSR 和 EST-SSR 引物检测亲本间多态性,引物在小麦的每条染色体均匀分布 40 ~ 55 对,引物来源为 M. S. Röder 等^[47]报道的 198 对 Xgwm 引物,国际小麦 SSR 协作组的 591 对 Wmc 引物, E. Pestsova 等^[9]发表的 30 对 gdm 引物, <http://www.scabusa.org> 数据库的 122 对 Barc 引物, <http://wheat.pw.usda.gov> 数据库的 97 对 cfd、

28 对 cfa、2 对 cnl、10 对 Ksum 和 10 对 cwem 引物,李根英等^[48]发表的 14 对 dp 引物,陈海梅等^[49]发表的 10 对 swes 引物。引物由上海卓康生物科技有限公司和北京赛百盛基因技术有限公司合成。

小麦 DNA 的提取采用改良的 CTAB 法^[50],取亲本及 DH 系各 10 株幼苗叶片(3~4 cm),提取基因组 DNA。PCR 反应体系为 10 μL,包括 1.75 μL ddH₂O,1 μL 10 × Buffer,0.25 μL 10 mmol/L dNTP,0.8 μL 25 mmol/L MgCl₂,0.2 μL 5 U/μL *Taq* 酶,2 μL 2 μmol/L SSR 引物,4 μL 50 ng/μL 模板 DNA。然后在 PCR 仪上进行扩增,扩增反应为 94 ℃ 预变性 6 min;94 ℃ 变性 1 min,50~60 ℃ 退火 1 min,72 ℃ 延伸 40 s,循环 35 次,最后 72 ℃ 延伸 10 min,4 ℃ 保存。在扩增产物中加入 3 μL 上样缓冲液(98% 甲酰胺、10 mM EDTA、pH 8.0、0.025% 溴酚兰、0.025% 二甲苯青),94 ℃ 变性 5 min 后立即置于冰上待用,经 6% 聚丙烯酰胺变性凝胶电泳分离。

带型统计为 DH 系中与母本 BS20 相同的记为 1,与父本 Fu3 相同的记为 2,缺失的记为 0。

1.3 遗传图谱的构建及 BSA-QTL 分析

采用 QGA_CN 软件,对数据进行分析。在 QGA 的方法选项中选择连锁图谱,群体类型为 DH 群体,染色体交换类型为雌性和雄性个体都发生染色体交换,遗传距离为 0.5 M。构建图谱所用的软件为 CAOLEFGL 软件。应用 SAS 软件对育性数据进行分析,用 QTLNetwork 2.0 软件的混合线性复合区间作图法(MCIM)^[51]对育性进行 QTL 分析,F 值大于 7.5。同时采用 WinQTLCart 2.5 软件^[52]的复合区间作图法(CIM)检测 QTL,LOD 临界值为 2.5。BSA 分析方面,构建 3 个 DNA 池,每池由 15 个 DH 系的 DNA 等量混合,参照北京、阜阳育性情况建立恢复池(在两年两地都表现高育性)、北京不育池和阜阳不育池(在两年两地都表现低育性),并进行多态性引物的筛选。

2 结果与分析

2.1 亲本及群体的育性分析

小麦育性高低的表示方法有 3 种,分别为国际法结实率、国内法结实率和结实小穗率,2006 年、2007 年在北京和阜阳两地分别对这 3 种方法进行小麦育性表型统计量的相关分析(表 1),由表 1 可以看出,国内法结实率(N)与国际法结实率(G)、结实小穗率(J)在两年两地间均表现出极显著的正相

关,且相关系数均大于 0.8。而 2007 年的北京,国际法结实率和结实小穗率的相关系数仅为 0.72,因此本文下面结实率的表述若无特别指明均为国内法结实率(表 1)。

表 1 3 种育性表型的相关分析

Table 1 Phenotypic correlations of three fertilities

年份 Year	地点 Location	性状 Characters	G	N
2006	北京	N	0.89 **	-
		J	0.87 **	0.95 **
	阜阳	N	0.96 **	-
		J	0.93 **	0.95 **
2007	北京	N	0.80 **	-
		J	0.72	0.81 **
	阜阳	N	0.89 **	-
		J	0.90 **	0.90 **

** 为 $P \leq 0.01$ 水平的显著性,G:国际法结实率;N:国内法结实率;J:结实小穗率

** is significant levels less than 0.01,G:International seed setting rate,N:Internal seed setting rate,J:Spikelet seed setting rate

试验数据表明,小麦 DH 群体在两年两地均表现出连续变异,并出现双向超亲类型,且国内法结实率呈正态分布,基本符合数量遗传的特征。对两年两地亲本和群体的育性数据进行统计(表 2),2006 年和 2007 年,BS20 的国内法结实率表现相反,2006 年阜阳高出北京 1.7%,2007 年北京高出阜阳 55.1%;Fu3 的国内法结实率北京均高于阜阳,分别高出 12.8% 和 2.4%;群体平均值北京均高于阜阳,分别高出 8.5% 和 12%。方差分析表明(表 3),在群体中,地点间、基因型间的结实率达极显著差异,F 值分别为 460.1 和 15.7,说明北京和阜阳两地的育性有极显著的差异,且北京极显著高于阜阳。年份间、年份和基因型互作、地点和基因型互作、以及年份、地点、基因型三者互作均达极显著差异,但在方差分析时,随着自由度的增加,F 的临界值会降低,由于本试验的群体较大,达到极显著的临界值较小,因此,这三项变异来源的显著性虽达到了极显著,但达到极显著的 F 值偏小(1.5、4.2、2.8、2.0),仍有待做进一步的试验来验证。

2.2 部分标记在亲本及群体上的分离

以 Xgwm1053、Xgwm294 为例,说明 SSR 标记在 DH 群体的分离情况(图 1、2),2 个标记在亲本间多态性较好且稳定,在后代的分离符合 DH 群体的特点,没有出现缺失现象。

表 2 亲本和群体的国内法结实率的基本统计量

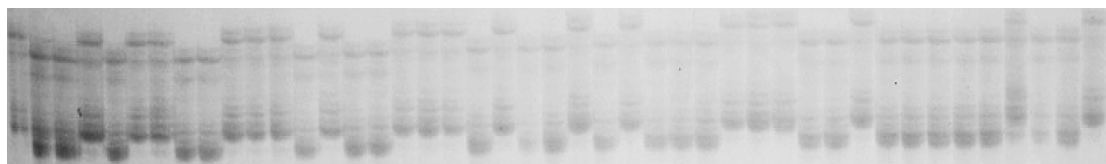
Table 2 The statistics of parents and DH population by internal seed setting rate

年份	地点	样本数	亲本		平均值	范围
			Parents			
			BS20	Fu3		
Year	Location	No. of samples			Mean	Range
2006	北京	289	0.4	89.7	74.0	4.0 ~ 96.2
	阜阳	289	2.1	76.9	65.5	1.1 ~ 92.7
2007	北京	289	58.2	89.7	81.8	42.6 ~ 95.6
	阜阳	289	3.1	87.3	69.8	0.5 ~ 96.0

表 3 国内法结实率的方差分析

Table 3 Anova analysis of internal seed setting rate

变异来源	自由度	均方	F 值
Source	df	MS	Fvalue
年份	1	91.4	1.5**
地点	1	28020.7	460.1**
基因型	288	954.9	15.7**
年份和基因型互作	288	254.5	4.2**
地点和基因型互作	288	168.7	2.8**
年份地点和基因型互作	288	123.9	2.0**
误差	2304	60.9	-

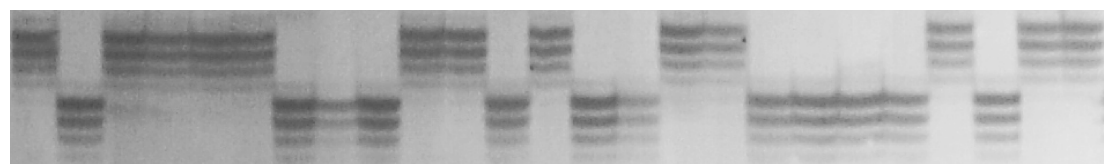


P₁P₂ P₁:BS20;P₂:Fu3,其余为 BS20 × Fu3 的 DH 系,下同

P₁:BS20,P₂:Fu3,others are DH lines,the same as below

图 1 SSR 标记 Xgwm1053 在作图群体中分离情况

Fig. 1 The segregation of Xgwm1053 in the mapping population



P₁ P₂ 图 2 SSR 标记 Xgwm294 在作图群体中分离情况

Fig. 2 The segregation of Xgwm294 in the mapping population

2.3 多态性引物的筛选

本研究用于亲本间多态性筛选的为 SSR 和 EST-SSR 引物,一共 1112 对引物,多态性引物 243 对,多态性引物所占比例为 21.9%,Xgwm 系列的多态性引物最多为 83 个,其次为 Wmc 系列 72 个,获得多态性引物的比例分别为 41.9% 和 12.2% (表 4)。

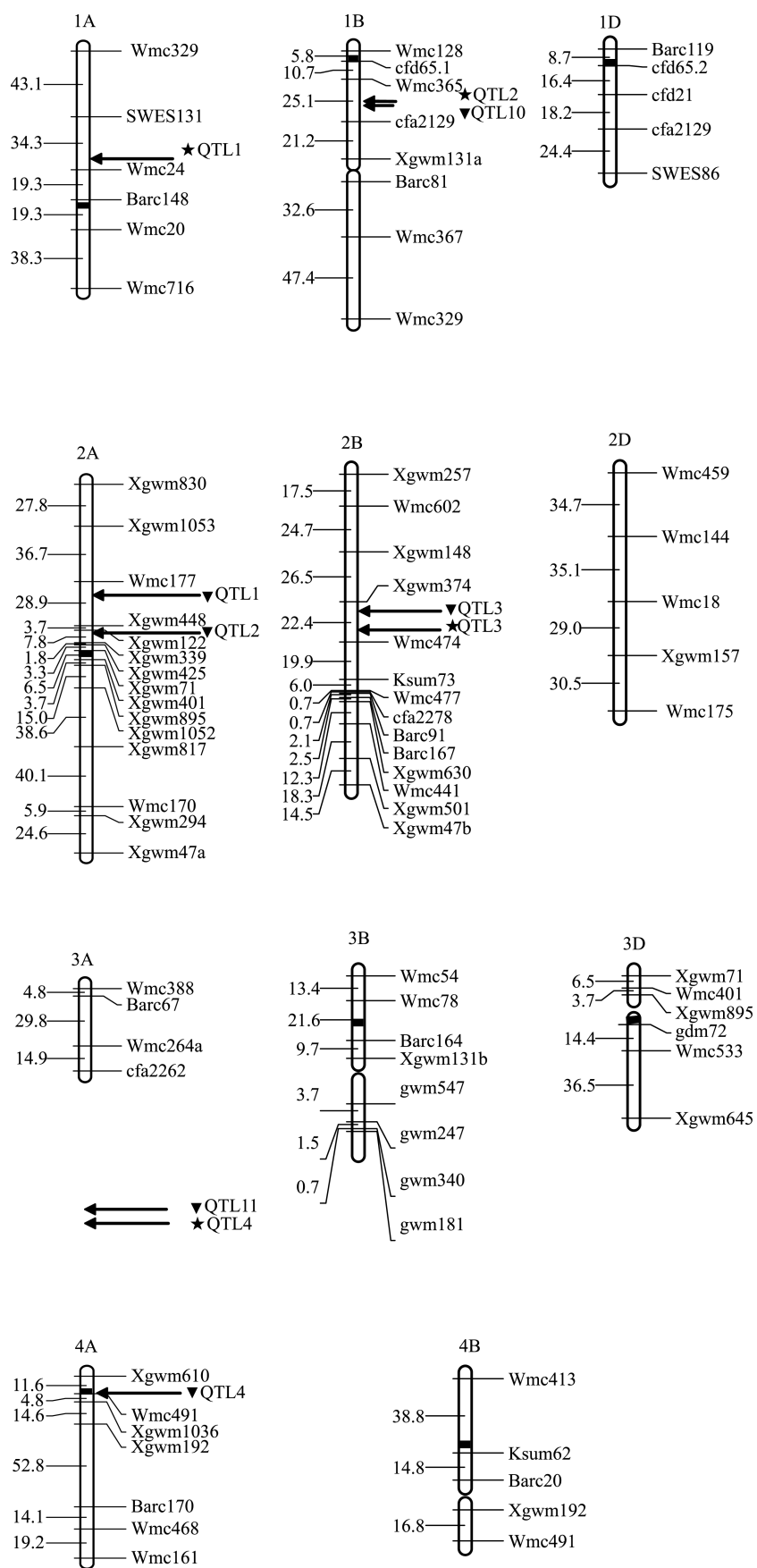
2.4 小麦分子遗传连锁图谱的构建

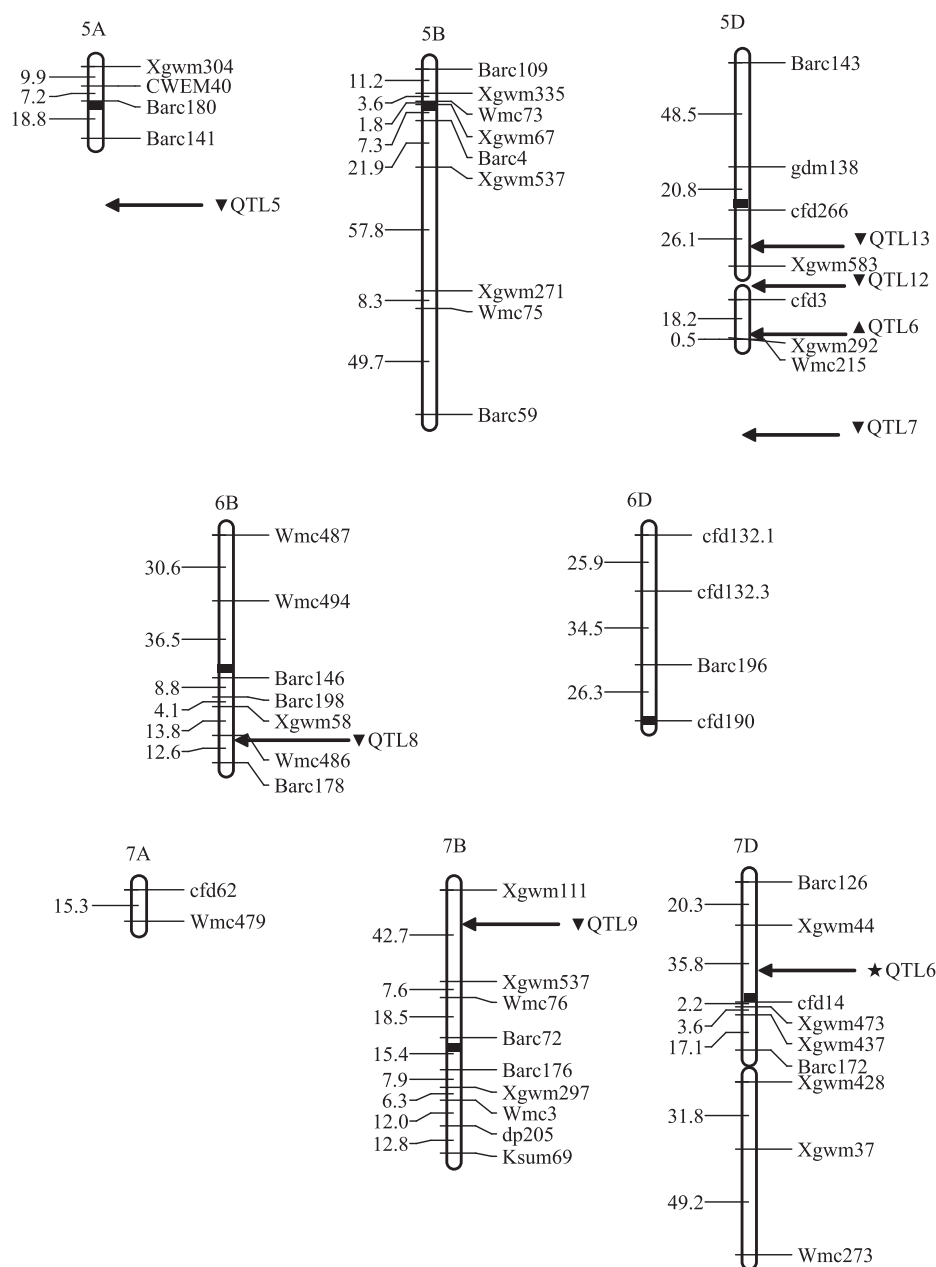
本研究在亲本中有多态性的 243 对引物中,用重复性较好的 158 对引物检测了 DH 群体的分离情况,有 134 个标记分布在遗传图谱上(图 3)。遗传图谱上 134 个标记中,包括 49 个 Xgwm、39 个 Wmc、23 个 Barc、10 个 cfd、4 个 cfa、3 个 Ksum、2 个 swes、2 个 gdm、1 个 cwem 和 1 个 dp 标记。标记分布在小麦 19 条染色体上,每个连锁群上平均有 6.4 个标记位点(表 5),标记位点在不同染色体组中的分布差异较大,其中 A 基因组有 38 个、B 基因组有 60 个、D 基因组有 36 个,分别占标记总数的 28.4%、

表 4 SSR 和 EST-SSR 引物的多态性频率

Table 4 Frequency of polymorphism from different SSR and EST-SSR primers

引物组合	引物数量	多态性引物个数	多态性引物所占比例(%)
Primers combination	No. of primers	No. of polymorphic primers	Proportion of polymorphic primers
Xgwm 系列	198	83	41.9
Wmc 系列	591	72	12.2
Barc 系列	122	43	35.2
cfd 系列	97	22	22.7
gdm 系列	30	9	30.0
cfa 系列	28	6	21.4
dp 系列	14	1	7.1
Ksum 系列	10	3	30.0
cwem 系列	10	1	10.0
swes 系列	10	2	20.0
cnl 系列	2	1	50.0





■:染色体着丝粒大致区域;★:CIM法检测到的QTL;▼:MCIM法检测到的QTL

■:Centromere region, ★:The QTLs of mixed-model composite interval mapping analysis, ▼:The QTLs of composite interval mapping analysis

图3 BS20 × Fu3 DH 群体遗传连锁图谱

Fig. 3 The linkage map of DH population derived from BS20 × Fu3

表5 各染色体组的标记分布

Table 5 The distribution of the markers in each chromosome

染色体组 Genome	染色体 Chromosome							合计 Total	平均 Average
	1	2	3	4	5	6	7		
A	6	15	4	7	4	0	2	38	5.4
B	8	14	8	5	9	7	9	60	8.6
D	5	5	6	0	7	4	9	36	5.1
合计 Total	19	34	18	12	20	11	20	134	—
平均 Average	6.3	11.3	6.0	4.0	6.7	3.7	6.7	—	6.4

44.8% 和 26.8%。这表明 DH 群体中,B 基因组的遗传多态性最高,D 基因组的遗传多态性最低。不同染色体的多态性也有差异,染色体 2A 上的标记最多为 15 个,染色体 7A 上的标记最少为 2 个,第 2 染色体部分同源群的多态性最高,第 4 染色体部分同源群的多态性最低。

本研究遗传图谱上新定位的 SSR 标记有 12 个(表 6),其中 Wmc20 定位在 1A,Wmc365 定位在 1B,Xgwm 401、Xgwm817、Xgwm1052 定位在 2A,Wmc459 定位在 2D,Wmc401、Xgwm895 定位在 3D,Xgwm1036 定位在 4A,cfd62 定位在 7A,Wmc3、dp205 定位在 7B。

表 6 新定位的 SSR 标记

Table 6 The new located SSR markers in the study

标记名称 Marker name	所在染色体 Chorosome	标记名称 Marker name	所在染色体 chorosome
Wmc3	7B	Xgwm 401	2A
Wmc20	1A	Xgwm817	2A
Wmc365	1B	Xgwm895	3D
Wmc401	3D	Xgwm1036	4A
Wmc459	2D	Xgwm1052	2A
dp205	7B	Cfd62	7A

2.5 BSA 法分析

构建 3 个 DNA 池,即恢复池、北京不育池和阜阳不育池,进行多态性引物的筛选,结果筛选出 6 对引物,其中已发表的为 Xgwm294、Xgwm374、Xgwm44,分布在 2A、2B、7D 染色体上^[43],新筛选出的标记为 Wmc264、Wmc73 和 Xgwm350,分布在 3A、5B 和 2A/7D 染色体上(图 4)。

2.6 育性的 QTL 分析

采用 MCIM 法对国内法结实率进行 QTL 分析,当 $F > 7.5$ 时,共检测到 6 个主效 QTL(表 7)。分布在染色体 1AS 的 SWES131-Wmc24、1BL 的 Wmc365-cfa2129、2BS 的 Wmc602-Xgwm148、3AL 的 Wmc264a-cfa2262、6BL 的 Barc146-Barc198 和 7DS 的 Xgwm44-cfd14 区间,分别距离 SWES131 为 12.9 cM、Wmc365 为 0.6 cM、Xgwm148 为 2.2 cM、cfa2262 为 0.5 cM、Barc146 为 2.9 cM、Xgwm44 为 16.7 cM, F 值为 10.0 ~ 20.2,加性效应为 -2.5 ~ -4.0,贡献率为 2.1% ~ 5.3%。同时对主效 QTL 进行互作分析(表 8),结果表明,国内法结实率的 QTL 互作区间有 3 组,为 1BL 的 Wmc365-cfa2129 和 7DS 的 Xgwm44-cfd14、2BS 的 Wmc602-Xgwm148 和 6BL 的 Barc146-Barc198、6BL 的 Barc146-Barc198 和 7DS 的 Xgwm44-cfd14 区间,贡献率分别为 4.5%、0.6%、2.7%。3 个区间的互作效应值均为负值,说明上述 QTL 位点间的互作效应有降低育性的作用。

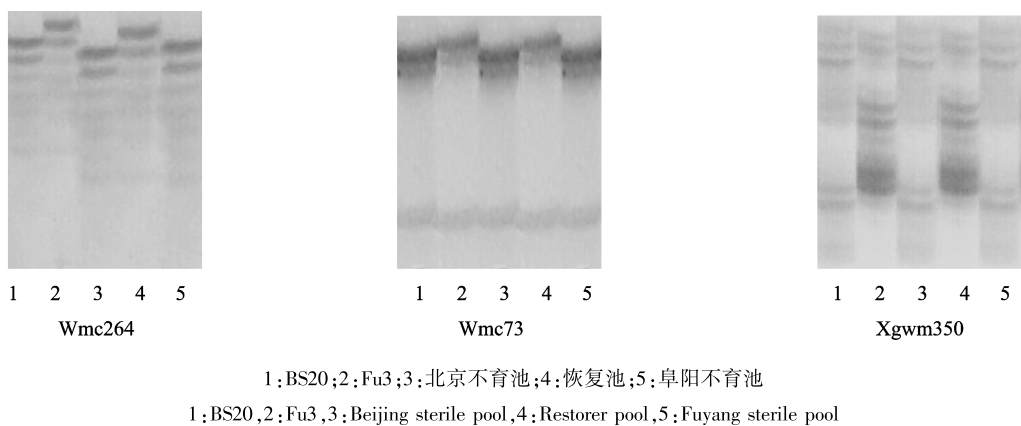


图 4 BSA 法对不育基因的筛选
Fig. 4 Screening of male sterile genes using bulked segregant analysis

采用 CIM 法对国内法结实率进行 QTL 分析,当 LOD 值 > 2.5 时,共检测到 13 个主效 QTL(表 9)。分布在染色体 1BL 的 Wmc365-cfa2129、2AS 的 Xgwm830-Xgwm1053 和 Xgwm1053-Wmc177、2BS 的 Wmc602-Xgwm148、3AL 的 Wmc264a-cfa2262、4AS 的 Xgwm610-Wmc491、5AL 的 Barc180-Barc141、

5DS 的 Barc143-gdm138 和 gdm138-cfd266、5DL 的 cfd266-Xgwm583 和 cfd3-Xgwm292、6BS 的 Wmc487-Wmc494、7BS 的 Xgwm111-Xgwm537 区间,加性效应为 -12.8 ~ -37.3,贡献率为 7.2% ~ 23.6%。其中,2AS 上的 QTL 在 3 个环境中被检测到,分布在标记 Xgwm1053 的两翼,距离 Xgwm1053 为 1.8 ~

表 7 混合线性复合区间作图法检测国内法结实率的 QTL

Table 7 The QTLs of internal seed setting rate with mixed-model composite interval mapping analysis

QTL 编号	染色体	标记区间	位置 (cM)	<i>F</i> 值	加性效应	贡献率 (%)
The numbers of QTLs	Chromosome	Marker interval	Position	<i>F</i> value	Additive effect	Variance explained
QTL1	1AS	SWES131-Wmc24	56.0	10.2	-3.1	3.2
QTL2	1BL	Wmc365-cfa2129	17.0	18.8	-2.5	2.1
QTL3	2BS	Wmc602-Xgwm148	40.0	10.0	-3.0	3.0
QTL4	3AL	Wmc264a-cfa2262	49.0	20.2	-2.5	2.1
QTL5	6BL	Barc146-Barc198	70.0	14.3	-2.7	2.5
QTL6	7DS	Xgwm44-cfd14	37.0	11.6	-4.0	5.3

表 8 国内法结实率的 QTL 位点间的互作

Table 8 Interaction analysis of the QTLs by internal seed setting rate

标记区间	染色体	标记区间	染色体	贡献率 (%)	加性效应	<i>P</i> 值
Marker interval	Chromosome	Marker interval	Chromosome	Variance explained	Additive effect	<i>P</i> value
Wmc365-cfa2129	1BL	Xgwm44-cfd14	7DS	4.5	-3.7	0
Wmc602-Xgwm148	2BS	Barc146-Barc198	6BL	0.6	-1.3	0.000025
Barc146-Barc198	6BL	Xgwm44-cfd14	7DS	2.7	-2.8	0

表 9 复合区间作图法检测国内法结实率的 QTL

Table 9 The QTLs of internal seed setting rate with composite interval mapping analysis

年份	地点	QTL 编号	染色体	标记区间	位置(cM)	最大 LOD 值	加性效应	贡献率(%)		
Year	Location	The numbers of QTLs	Chromosome	Marker interval	Position	Max. LOD	Additive effect	Variance explained		
2006	北京	QTL1	2AS	Xgwm830-Xgwm1053	24.0	7.0	-29.5	17.5		
		QTL2	2AS	Xgwm1053-Wmc177	39.8	4.0	-27.6	12.1		
		QTL3	2BS	Wmc602-Xgwm148	37.2	4.4	-32.1	11.2		
		QTL4	4AS	Xgwm610-Wmc491	6.0	2.7	-29.5	10.8		
		QTL5	5AL	Barc180-Barc141	21.1	5.2	-33.4	12.6		
		QTL6	5DL	cfd266-Xgwm583	79.3	7.9	-37.3	23.6		
		QTL7	5DL	cfd3-Xgwm292	12.1	8.5	-32.9	21.5		
		QTL8	6BS	Wmc487-Wmc494	18.0	4.4	-25.9	12.8		
		QTL9	7BS	Xgwm111-Xgwm537	11.0	5.2	-28.0	13.5		
	阜阳	QTL10	1BL	Wmc365-cfa2129	17.8	3.4	-25.3	17.2		
		QTL3	2BS	Wmc602-Xgwm148	37.6	3.1	-31.5	10.0		
		QTL11	3AL	Wmc264a-cfa2262	45.7	7.0	-30.5	19.8		
		QTL6	5DL	cfd266-Xgwm583	81.3	6.2	-22.9	23.6		
		QTL7	5DL	cfd3-Xgwm292	12.0	5.2	-27.6	17.8		
		QTL8	6BS	Wmc487-Wmc494	18.0	2.3	-22.4	11.7		
		QTL9	7BS	Xgwm111-Xgwm537	12.0	3.1	-23.0	13.9		
		2007	北京	QTL1	2AS	Xgwm830-Xgwm1053	26.0	2.6	-18.1	8.8
				QTL2	2AS	Xgwm1053-Wmc177	41.8	2.9	-12.8	12.7
				QTL12	5DS	gdm138-cfd266	48.5	3.0	-13.1	7.2
阜阳	QTL7		5DL	cfd3-Xgwm292	12.1	4.8	-25.6	21.5		
	QTL1		2AS	Xgwm830-Xgwm1053	22.0	2.6	-20.4	14.1		
	QTL13		5DS	Barc143-gdm138	46.0	2.7	-21.8	10.5		
	QTL12	5DS	gdm138-cfd266	50.5	2.6	-22.0	9.2			

14.0 cM, 贡献率为 8.8% ~ 17.5%。5DL 上 cfd3-Xgwm292 区间的 QTL, 在 3 个环境中被检测到, 距离 Xgwm292 为 6.1 ~ 6.2 cM, 贡献率为 17.8% ~ 21.5%。2BS 的 Wmc602-Xgwm148、5DL 的 cfd266-Xgwm583、6BS 的 Wmc487-Wmc494、7BS 的 Xgwm111-Xgwm537 区间的 QTL 在 2006 年北京和阜阳均检测到, 其中位于 cfd266-Xgwm583 区间的 QTL 贡献率最大为 23.6%。5DS 上的 QTL 仅在 2007 年北京和阜阳检测到, 分布在标记 gdm138 的两翼, 距离 gdm138 为 0 ~ 4.0 cM, 贡献率为 7.2% ~ 10.5%。4AS 和 5AL 上的 QTL 只在 2006 年北京检测到, 贡献率分别为 10.8%、12.6%。1BL 和 3AL 上的 QTL 只在 2006 年阜阳检测到, 贡献率分别为 17.2%、19.8%。

3 讨论

本研究通过对育性的表型统计量国际法结实率、国内法结实率和小穗结实率的相关分析, 国内法结实率与国际法结实率、结实小穗率在两年两地间均表现出极显著的正相关, 因此采用国内法结实率进行分析。不育系 BS20 在北京的国内法结实率 2007 年比 2006 年高出 55.1%, 可能与其受光、温等环境因素的影响有关。李云伏等^[28]的研究表明 BS20 在药隔期至单核期对低温(日均温 10℃)和短日照敏感, 而本研究小麦的穗分化阶段从药隔期至单核期北京是 4 月下旬, 阜阳是 3 月下旬, 2006 年和 2007 年 4 月下旬北京的日平均温度分别为 16.5℃、18.2℃, 旬日照时数分别为 80 h、96 h; 2006 年和 2007 年 3 月下旬阜阳的日平均温度分别为 14.2℃、15.1℃, 旬日照时数分别为 81 h、67 h。因此, 2007 年 BS20 的育性在北京出现恢复现象可能与其温度敏感时期日平均温度和旬日照时数较 2006 年升高有关。而在阜阳 BS20 的育性较低且相对稳定, 可能与其温度敏感时期日平均温度虽然较 2006 年有所升高, 但旬日照时数却减少有关。

本研究以小麦 BS20 × Fu3 DH 群体的 289 个系为材料首次构建了包括 134 个标记的遗传连锁图谱, 多数 SSR 和 EST-SSR 标记与已公布的标记位置基本吻合, 但也有些标记的相对距离和顺序存在一定差异。同时, 有些标记之间的距离较大, 有部分标记没有在群体中进行检测, 也有些多态性标记没有构建在图谱中(如 Wmc59、Barc158、cfd79 等), 构建的连锁图谱中 B 组染色体的密度较高且完整, 但仍需进行加密和完善工作。如 1D 染色体上的标记顺

序为 Barc119、cfd65.2、cfd21, 距离分别为 8.7 M、16.4 cM; 2A 染色体上的标记顺序为 Xgwm830、Xgwm1053, 距离为 27.8 cM。D. J. Somers 等^[10]公布的连锁图上的顺序分别为 cfd21、Barc119、cfd65.2, 距离分别为 17.0 cM、7.0 cM; Xgwm1053、Xgwm830, 距离为 9.9 cM。在染色体上有位置变化的还有 3B 染色体上的 Xgwm181, 4B 染色体上的 Barc20 等。而李艳秋等^[33]利用 DH 群体和 RIL 群体建立的遗传图谱在 2A 上不包含 Xgwm1053 标记, 安梅等^[11]、陈海梅等^[49]建立的遗传图谱在 3B 上不包含 Xgwm181 标记, 这说明利用不同的群体建立遗传图谱, 标记之间的距离会有差异, 而标记的存在与否也有所不同。与其他小麦遗传图谱相比, 本研究建立的遗传图谱较为完整, 但标记之间的相对距离和位置与物理图谱中的实际距离和位置会有所差别。有些标记之间距离变大, 有些标记之间距离变小, 这可能会导致与已报道的遗传连锁图谱有所不同, 这种情况在分子标记遗传图谱上都有可能存在^[14]。此外, 作图群体的大小、类型等也会影响试验的结果, 本试验双亲之间遗传背景相差大, 群体较大, 国内法结实率数据完整, 因此所用群体导致基因定位的误差相对较小。

方宣钧等^[53]的研究表明, 遗传图谱的分子标记平均间距在 10 ~ 20 cM, 就能够进行 QTL 的初步定位, 本研究标记之间平均遗传距离为 17.4 cM, 可以初步进行小麦光温敏核雄性不育的 QTL 分析。BSA 法对于筛选主效基因而言是一种简单快速的方法, 本研究新筛选出 3 对引物即 Wmc264、Wmc73、Xgwm350, 可能与育性相关。同时以 MCIM 法为主进行 QTL 分析, 并以 CIM 法检测到的 QTL 作进一步验证。MCIM 法检测到 6 个主效 QTL, CIM 法检测到 13 个主效 QTL, 2 种方法检测到一致的 QTL 有 3 个, 分别为 1BL 的 Wmc365-cfa2129、2BS 的 Wmc602-Xgwm148 和 3AL 的 Wmc264a-cfa2262 区间的 QTL。MCIM 法定位的结果中, 7DS 上的 QTL 区间为 Xgwm44-cfd14, 与本课题组已发表的区间一致, 但位置不同; 1AS 上的 QTL 区间 SWES131-Wmc24、2BS 上的 QTL 区间 Wmc602-Xgwm148、6BL 的 QTL 区间 Barc146-Barc198 与本课题组已定位的区间有所不同, 位置也有所变化; 3AL 上的 QTL 区间 Wmc264a-cfa2262 在已发表的结果中未见报道, 但与本课题组已定位的不育系 BS210 的育性主效 QTL 区间一致^[41], 且曹双河等^[38]用 BSA 法也将光温敏核雄性不育基因定位在 3A 染色体上; 1BL 的 QTL 区间 Wmc365-cfa2129 未见报道, 与 X. D. Chen

等^[44]将控制小麦雄性不育系 337S 的雄性不育基因定位在 1BS 上有所不同。CIM 法定位的结果中, 2AS 上 Xgwm1053-Wmc177 区间的 QTL 与本课题组已定位的不育系 BS210 的育性主效 QTL 区间一致^[41], 6BS 上 Wmc487-Wmc494 区间的 QTL 与 S. S. Li 等^[54]将控制不育小穗数的 QTL 定位于 6BS 的 Xgwm132b-Xwmc487 区间位置相近。其他在 2A、4A、5A、5D、7B 上的 8 个 QTL 均未见前人报道。

采用不同的软件进行 QTL 分析, 结果不尽相同。本研究中 CIM 法比 MCIM 法检测到的 QTL 数量要多, 2 种方法检测到一致的 QTL 相对较少, MCIM 法检测到的 QTL 贡献率较低, 但 F 值均较高, 而 CIM 法检测到的 QTL 贡献率较高, LOD 值也均在 2.5 以上。已发表的相关研究也证明了这一点, 如李杰勤等^[55]应用 CIM、MCIM 对“培矮 64 s × 日本晴”的 F_2 群体株高性状进行了 QTL 分析, 2 种方法中 CIM 法发现 10 个 QTL, MCIM 法则发现 3 个 QTL。刘宾^[56]以“花培 3 号 × 豫麦 57”的 DH 群体为作图群体, 利用 QTLNetwork 2.0 中的 MCIM 法对子粒粒长等性状进行 QTL 分析, 检测出 8 个子粒粒长、7 个千粒重、5 个子粒硬度的 QTL, 贡献率分别为 1.0% ~ 14.9%、2.8% ~ 9.4%、0.3% ~ 7.5%。丁霞^[57]运用 QTLNetwork 2.0 中的 MCIM 法进行芝麻株高等 7 个性状的 QTL 定位分析, 共检测到 14 个位点与株高等 7 个性状有关, 其贡献率介于 1.9% ~ 11.6% 之间。本研究用 MCIM、CIM 法均检测到的 3 个 QTL 在 1B、2B 和 3A 上, 且区间相同, 故认为这 3 个 QTL 是真实的。同时本研究结果表明, 在 2 个及 2 个以上环境下检测到的 QTL 是相对稳定的, 其他 QTL 是否真实还有待于进一步验证。与张立平等^[43]将 QTL 定位在 2B 和 7D 上相比, 可能是连锁图谱中标记增加的结果, 使定位在 2B 染色体上的标记区间发生位移, 而 1B 和 3A 染色体上出现新的主效 QTL。

小麦的育性情况一般由自交结实率来表示, 国内法结实率与子粒性状、不育小穗数等农艺性状显著相关, 本研究得到的与育性相关的 QTL 与其他研究的农艺性状 QTL 类似, 如 3AL 上的 Wmc264a-cfa2262 区间与刘宾^[56]检测出 3A 上子粒粒长的 QTL 区间 Wmc264-cfa2193 相近。4AS 的 Xgwm610-Wmc491、5AL 的 Barc180-Barc141、5DL 的 cfd3-Xgwm292 和 7DS 的 Xgwm44-cfd14 区间上的 QTL, 与王瑞霞等^[58]在两年两地 4 个环境下定位的粒厚、粒长的 QTL 位于 5A 上的 Xgwm293-Barc180 和 5D 上的

cfd3-Barc93 区间, 千粒重的 QTL 位于 4A 上的 Barc1052-Xgwm610 和 7D 上的 Xgwm437-cfd14 区间的 QTL 位置相近。这说明与育性相关的 QTL 可能与产量相关的 QTL 有一定的关联, 也表明小麦光温敏雄性不育基因定位的复杂性。本研究定位的 QTL 虽有些结果与前人相近, 但也在 1BL 和 3AL 上发现了新的 QTL, 且检测出了 QTL 间的互作效应, 标记的加密工作可以在 1A、1B、2A、2B、3A、5D、6B、7D 等染色体上进行, 这对小麦不育基因的精细定位有重要的意义。

近年来, 随着分子标记分析技术的发展, 更多的 SSR、EST-SSR、SNP、Scot、SCAR、ISBP 标记被开发和利用, 标记的类型和数量也相应增加, 因此, 新型标记在小麦遗传图谱的构建和功能基因的研究中有更大的应用空间。本研究利用 SSR、EST-SSR 标记共同构建图谱, 并初步进行了 QTL 分析, 这为不育基因的克隆和光温敏核雄性不育在常规育种上的应用奠定基础, 而今后本课题组还要加强对光温敏核不育系 BS20 细胞学、发育生物学等方面的研究, 来进一步揭示其遗传机理。如今, 国际上在 21 世纪初开始组织小麦基因组计划, 并提出建立染色体特异文库。我国也已经开展了小麦 A、D 基因组的测序工作, 完成了小麦基因组框架图, 从而促使小麦全基因组选择的提出, 这样可以弥补分子标记辅助选择的缺陷。未来利用高通量基因组测序信息关联分析挖掘种质资源绿色性状有利基因, 结合导入系和分子标记技术, 以及显性核不育基因的全基因组轮回选择聚合育种技术, 可以实现多个绿色性状基因的聚合, 从而选育优良的小麦新品种。

参考文献

- [1] Bennett M D, Smith J B, Heslop-Harrison J S. Nuclear DNA amount in angiosperms [J]. *Proc R Soc Lond B*, 1982, 216: 179-199
- [2] Liu Y G, Tsunewaki K. Restriction fragment length polymorphism (RFLP) analysis in wheat. II. Linkage maps of the RFLP sites in common wheat [J]. *Jpn J Genet*, 1991, 66: 617-633
- [3] Nelson J C, Van Deynze A E. Molecular mapping of wheat. Homoeologous group2 [J]. *Genome*, 1995a, 38: 516-524
- [4] Nelson J C, Van Deynze A E. Molecular mapping of wheat. Homoeologous group3 [J]. *Genome*, 1995b, 38: 525-533
- [5] Nelson J C, Sorrells M E, Van Deynze A E, et al. Molecular mapping of wheat: Major genes and rearrangements in homoeologous group4, 5, and 7 [J]. *Genetics*, 1995, 141: 721-731
- [6] Gill K S, Gill B S, Endo T R, et al. Identification and high-density mapping of gene-rich regions in chromosome group1 of wheat [J]. *Genetics*, 1996, 144(4): 1883-1891
- [7] Röder M S, Korzun V, Gill S, et al. The physical mapping of microsatellite markers in wheat [J]. *Genome*, 1998, 41(2): 278-283
- [8] Stephenson P, Bryan G, Kirby G, et al. Fifty new microsatellite lo-

- ci for the wheat. genetic map[J]. Theor Appl Genet, 1998, 97: 946-949
- [9] Pestsova E, Ganal M W, Röder M S. Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat[J]. Genome, 2000, 43: 689-699
- [10] Somers D J, Isaac P, Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2004, 109(6): 1105-1114
- [11] 安梅, 杨德龙, 栗孟飞, 等. 小麦 RIL 群体遗传连锁图谱的构建及其多态性分析[J]. 甘肃农业大学学报, 2012, 47(6): 74-80
- [12] 李卫华, 刘伟, 尤明山, 等. 利用多种 SSR 引物构建小麦遗传连锁图谱及其多态性分析[J]. 麦类作物学报, 2007, 27(1): 1-6
- [13] 徐志, 梅丽宏, 李志英, 等. 利用 AFLP 分子标记和无毒基因构建小麦白粉菌遗传连锁图谱[J]. 植物病理学报, 2009, 39(1): 16-22
- [14] 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
- [15] Varshney R K, Marcel T C, Ramsay L, et al. A high density barley microsatellite consensus map with 775 SSR loci [J]. Theor Appl Genet, 2007, 114: 1091-1103
- [16] 徐微, 张宗文, 张恩来, 等. 大粒裸燕麦 (*Avena nuda* L.) 遗传连锁图谱的构建[J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(4): 673-678
- [17] 杨喆, 关荣霞, 王跃强, 等. 大豆遗传图谱的构建和若干农艺性状 QTL 定位分析[J]. 植物遗传资源学报, 2004, 5(4): 309-314
- [18] 孙文英, 张玉星, 张新忠, 等. 梨分子遗传图谱构建及生长性状的 QTL 分析[J]. 植物遗传资源学报, 2009, 10(2): 182-189
- [19] Zhang Y X, Wang L H, Xin H G, et al. Construction of a high-density genetic map for sesame based on large scale marker development by specific length amplified fragment (SLAF) sequencing [J]. Plant Biol, 2013, 13: 141-153
- [20] 罗霆, 杨海霞, 岑华飞, 等. SCoT 分子标记在割手密遗传图谱构建中的应用[J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(4): 704-710
- [21] 叶绍文, 容珊. VE 型小麦雄性不育系的研究[J]. 遗传学报, 1979, 6(1): 26-27
- [22] 赵凤梧, 李慧敏, 李洪武, 等. 小麦光温敏雄性不育系 91-1 研究初报[J]. 种子, 1993(5): 61-62
- [23] 周宽基, 周文麟, 张天虎, 等. 4 E-ms 小麦雄性核不育、保持体系的建立[J]. 中国农业科学, 1996, 29(3): 93-95
- [24] 周美兰, 程尧楚, 邹应斌, 等. 光温敏核不育小麦 ES-14 花粉败育的细胞学研究[J]. 作物研究, 1996(4): 20-23
- [25] 王鹏科, 杨智全, 黄寿松, 等. 蓝标型小麦核不育系在轮回选择育种中的应用[J]. 麦类作物, 1998, 18(5): 11-14
- [26] 荣德福, 李少华, 郭拥军, 等. 两极光温敏感型小麦雄性不育系 337S 的选育[J]. 湖北农业科学, 2001(5): 13-16
- [27] 杨木军, 顾坚, 刘琨, 等. 小麦温光敏雄性核不育系 K78S 在云南的生态适应性研究[J]. 作物学报, 2006, 32(11): 1618-1624
- [28] 李云伏. 小麦光温敏不育系 BS20、BS210 的遗传特性及不育候选基因的分离研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2006
- [29] 秦志列, 张凤廷, 叶志杰, 等. 不同花粉密度条件下光温敏雄性不育小麦 BS366 异交结实分析[J]. 华北农学报, 2007, 22(4): 130-133
- [30] 张建奎, 董静, 宗学风, 等. 温光敏核不育小麦 C412S 的育性转换及其 APRT 基因的表达[J]. 作物学报, 2009, 35(4): 662-671
- [31] 崔法. 高密度小麦遗传连锁图谱构建及产量相关性状 QTL 定位[D]. 山东: 山东农业大学, 2011
- [32] 师翠兰, 郑菲菲, 陈建省, 等. 山农 01-35 × 藁城 9411 重组自交系遗传图谱构建及粒重 QTL 分析[J]. 作物学报, 2012, 38(8): 1369-1377
- [33] 李艳秋, 苏志芳, 王立新, 等. 小麦分子遗传图谱的加密[J]. 作物学报, 2009, 35(5): 861-866
- [34] 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
- [35] 张小村, 李斯深, 赵新华, 等. 小麦纹枯病抗性的 QTL 分析和抗病基因的分子标记[J]. 植物遗传资源学报, 2005, 6(3): 276-279
- [36] 刘秉华, 邓景扬, 杨丽. 小麦显性雄性不育单基因 *Tal* 的染色体定位[J]. 遗传, 1986, 8(2): 13-14
- [37] Xing Q H, Ru Z G, Zhou C J, et al. Genetic analysis, molecular tagging and mapping of the thermo-sensitive genic male-sterile gene (*utms1*) in wheat [J]. Theor Appl Genet, 2003, 107: 1500-1504
- [38] 曹双河, 郭小丽, 刘冬成, 等. 小麦光温敏核雄性不育基因的初步定位[J]. 遗传学报, 2004, 31(3): 293-298
- [39] 郭瑞星. 小麦新型光温敏不育系 337S 的遗传特性及不育基因的定位研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2005
- [40] 王世红, 周宽基, 张怀刚, 等. 兰州核不育小麦不育基因的遗传研究[J]. 麦类作物学报, 2006, 26(3): 58-62
- [41] 池慧芳. 小麦光温敏雄性不育性及红叶耳的 QTL 分析[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2008
- [42] 周菊红, 李珂, 何蓓如, 等. YM 型小麦温敏雄性不育系不育基因的 QTL 定位[J]. 作物学报, 2010, 36(12): 2045-2054
- [43] 张立平, 田再民, 赵昌平, 等. 小麦光温敏核雄性不育系 BS20 育性的 QTL 分析[J]. 农业生物技术学报, 2010, 18(3): 437-444
- [44] Chen X D, Sun D F, Rong D F, et al. A recessive gene controlling male sterility sensitive to short day length/low temperature in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Zhejiang Univ-Sci B (Biomed & Biotechnol), 2011, 12(11): 943-950
- [45] 宋亚珍, 陈天佑, 雷国材, 等. 普通小麦 PTS 光温敏雄性不育的遗传分析[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2003, 31(3): 47-50
- [46] 侯北伟, 窦秉德, 章元明, 等. 小麦雌性育性的主基因 + 多基因混合遗传分析[J]. 遗传, 2006, 28(12): 1567-1572
- [47] Röder M S, Korzun V, Wandehake K, et al. A microsatellite map of wheat[J]. Genetics, 1998, 149: 2007-2023
- [48] 李根英, 夏先春, 何中虎, 等. 小麦指纹图谱数据库的建立及 SSR 分子标记试剂盒的研发[J]. 作物学报, 2006, 32(12): 1771-1778
- [49] 陈海梅, 李林志, 卫宪云, 等. 小麦 EST-SSR 标记的开发、染色体定位和遗传作图[J]. 科学通报, 2005, 50(20): 2208-2216
- [50] 季伟, 王立新, 孙辉, 等. 小麦 SSR 分析体系的简化[J]. 农业生物技术学报, 2007, 15(5): 907-908
- [51] Yang J, Zhu J. Predicting superior genotypes in multiple environments based on QTL effects[J]. Theor Appl Genet, 2005, 110: 1268-1274
- [52] Wang S, Basten C J, Zeng Z B. Windows QTL. Cartographer 2.5 Department of Statistics[D]. Carolina: North Carolina State University, 2006
- [53] 方宣钧, 吴为人, 唐纪良. 作物 DNA 标记辅助育种[M]. 北京: 科学出版社, 2002: 22-24
- [54] Li S S, Jia J Z, Wei X Y, et al. A interval genetic map and QTL analysis for yield traits in wheat[J]. Mol Breed, 2007, 20: 167-178
- [55] 李杰勤, 张启军, 叶少平, 等. 四种不同 QTL 作图方法的比较研究[J]. 作物学报, 2005, 31(11): 1473-1477
- [56] 刘宾. 小麦主要农艺性状的条件和非条件 QTL 定位[D]. 山东: 山东农业大学, 2011
- [57] 丁霞. 芝麻株高相关性状遗传分析和 QTL 定位[D]. 北京: 中国农业科学院, 2013
- [58] 王瑞霞, 张秀英, 伍玲, 等. 不同生态环境下冬小麦籽粒大小相关性状的 QTL 分析[J]. 中国农业科学, 2009, 42(2): 398-407