

小麦-冰草衍生后代 3558-2 穗部相关性状的遗传分析和 QTL 定位

卢翔^{1,2}, 张锦鹏², 王化俊¹, 杨欣明², 李秀全², 李立会²

(¹甘肃农业大学农学院 甘肃省作物遗传改良与种质创新重点实验室, 兰州 730070;

²中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要: 从普通小麦 Fukuho 与冰草 (*Agropyron cristatum*, 2n=4x=28, PPPP) Z559 的衍生系中发现 3558-2 具有小穗数、小穗粒数和穗粒数多的优异性状。为了揭示衍生系 3558-2 优异性状的遗传特征, 本研究对其与小麦品种京 4841 间的 282 个 F₂ 单株的穗长、小穗数、小穗粒数、穗粒数等穗部相关性状进行了遗传分析和 QTL 定位。主基因+多基因混合遗传模型分析结果显示小麦穗部相关性状都符合数量性状特征。利用单标记分析将穗部相关性状的 QTL 主要定位于小麦 1A 染色体上, 同时发现在小麦的 2A、5B 和 5D 染色体上也有 QTL 分布。通过加密标记重点构建了 1A 染色体短臂的遗传连锁图, 利用复合区间作图法解析了小麦 1AS 染色体上的穗部相关性状的 QTL 效应, 发现在 1A 染色体上存在与穗长、小穗数、小穗粒数和穗粒数相关的重要 QTL 各 1 个解释变异度分别为 14.41%、5.15%、14.84% 和 10.87%。本研究发现在 3558-2 的 1AS 染色体上成簇分布着涉及穗长、小穗数、小穗粒数和穗粒数重要性状的 QTL, 这一结果对指导进一步研究与利用 3558-2 具有重要意义。

关键词: 小麦; 穗部相关性状; QTL; 基因簇

Genetic Analysis and QTL Mapping of Wheat Spike Traits in a Derivative Line 3558-2 from Wheat × *Agropyron cristatum* Offspring

LU Xiang^{1,2}, ZHANG Jin-peng², WANG Hua-jun¹, YANG Xin-ming², LI Xiu-quan², LI Lihui²

(¹Gansu Key Lab of Crop Improvement & Germplasm Enhancement / College of Agronomy, Gansu Agricultural University,

Lanzhou 730070; ²Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract A new wheat derivative line 3558-2 from the cross between common wheat variety Fukuho and *Agropyron cristatum* Z559 was found possess the elite traits of more spikelet number per spike, kernel number per spikelet and kernel number per spike. In order to reveal the genetic feature of spike traits in line 3558-2, a population derived from the cross between 3558-2 and Jing 4841 was researched by genetic analysis and QTL mapping on its spike length, spikelet number per spike, kernel number per spikelet and kernel number per spike traits. The analysis results of the major gene plus polygene model indicated that these spike traits are all accord with the feature of quantitative traits. QTL mapping results showed that four QTLs were detected on chromosomes 1A, including spike length, spikelet number per spike, kernel number per spikelet and kernel number per spike, which explained 14.41%, 5.15%, 14.84% and 10.87% of phenotypic variance respectively. Interestingly, an elite gene clusters were found on 1AS chromosome contained the traits of spike length, spikelet number per spike, kernel number per spikelet, kernel number per spike. The results suggest that line 3558-2 carry a elite gene cluster on 1AS chromosome, and also be a good germplasm resource for wheat improvement.

收稿日期: 2010-05-04 修回日期: 2010-06-30

基金项目: 国家“973”重大科技专项基金 (2006CB101700); 国家科技支撑计划基金 (2006BAD13B02)

作者简介: 卢翔, 在读硕士, 主要从事小麦分子遗传与育种研究。E-mail: luxw@163.com

通讯作者: 张锦鹏, 助理研究员, 研究方向为麦类作物种质资源与分子遗传学。E-mail: zhangjp@caas.net.cn

王化俊, 教授, 博士生导师, 主要从事小麦和大麦分子遗传与育种研究。E-mail: whujun@yahoo.com

Key words Wheat (*Triticum aestivum* L.); Spike traits QTL; Gene cluster

远缘杂交是小麦种质创新与育种的一种重要手段,通过该手段已将黑麦 (*Secale cereale*)、簇毛麦 (*Haynaldia villosa*)、新麦草 (*Pseudostachys juncea*)、中间偃麦草 (*Elytrigia intermedia*)、披碱草 (*Elymus dahuricus*)、山羊草 (*Aegilops tauschii*)、大麦 (*Hordeum vulgare*)等近缘物种的有益基因导入小麦中^[1-3]。在小麦 (*Triticum aestivum* L.)与冰草 (*Agropyron cristatum*, $2n=4x=28$ PPPP)的远缘杂交中,获得了具有控制有效分蘖发育的衍生系 3558-2 并对该材料的来源进行了一些相关研究^[4]。武军等^[5]和张倩辉等^[6]对该材料的控制有效分蘖性状遗传特征进行了相关报道,结果显示衍生系 3558-2 具有冬蘖 3~8个,春蘖 6~18个,单株成穗仅 0~2个,多为主茎成穗,分蘖不成穗。同时从多年的田间观察和考种结果发现,衍生系 3558-2 还具有大穗、抗白粉病和条锈病的特点。

为了揭示衍生系 3558-2 的穗长 (spike length, SL)、小穗数 (spikelet number per spike, SPS)、小穗粒数 (kernel number per spikelet, KNPS)、穗粒数 (kernel number per spike, KPS)的遗传特点,本研究对相关基因/QTL进行了初步定位,以便为进一步系统分析和利用该材料提供基础。

1 材料与方法

1.1 材料

普通小麦-冰草衍生后代 3558-2 是从普通小麦品种 Fukuho 与冰草 Z559 杂交衍生后代的 F_4 分离出的单株并自交后获得 F_7 种子,遗传稳定。其主要农艺性状表现为:穗长 10.7cm、小穗数 22个、小穗粒数 6粒、穗粒数 85粒、株高 67.13cm,抗白粉病和条锈病。构建遗传分析群体的小麦品种京 4841,由中国农业科学院作物科学研究所提供。其主要农艺性状表现为:穗长 9.8cm、小穗数 17个、小穗粒数 3粒、穗粒数 31粒、株高 82.29cm。

1.2 方法

1.2.1 遗传群体构建 以 3558-2 为母本、以京 4841 为父本进行杂交,以其 F_2 世代的 488 个单株为材料进行相关的遗传分析,以其中随机选择的 282 个单株组成的群体完成 DNA 提取和 SSR 标记分析。2007 年 10 月将供试材料种植于中国农业科学院作物科学研究所实验基地,行长 2m、行距 0.3m、株距 0.1m。收获后考种调查穗长、小穗数、小穗粒

数、穗粒数相关性状,性状考查以《小麦种质资源描述规范和数据标准》^[7] 为依据。其中小穗数考察的是每个单株主穗的总小穗数,小穗粒数考察的是主穗中部小穗的最大结实粒数,穗粒数考察的是每个单株主穗的实际结实粒数。

1.2.2 DNA 提取 参照 CTAB 法^[8] 提取小麦叶片 DNA,用分光光度计测定各个样品 DNA 浓度,稀释 DNA 至 30ng/ μ l 后将稀释液保存于冰箱 (-20°C) 备用。

1.2.3 SSR 分析 本试验依据 Samers 等^[9]、Röder 等^[10]、陈海梅等^[11] 已经发表的小麦微卫星标记图谱,随机选取位于小麦全部 21 条染色体组上的遗传标记 680 对,其中包括 *Wmc* 系列 282 对、*Xgwm* 系列 182 对、*Barc* 系列 106 对、*Cfd* 系列 63 对、*Cfa* 系列 29 对、*Gdm* 系列 10 对、*Cfd* 系列 8 对。PCR 反应总体体系采用 20 μ l 的体系,包括 10 \times Buffer 2 μ l (含 0.02mol/L Mg^{2+}), dNTPmix 0.4 μ l (10mmol/L, 含 A、T、C、G)、Taq 聚合酶 0.6 μ l (2U/ μ l)、SSR 引物 4 μ l (2 μ mol/L)、模板 DNA 4 μ l (120ng) 以及 ddH₂O (无菌水) 9 μ l。反应程序为:94°C 预变性 5min, 94°C 变性 1min, 55~65°C 退火 1min, 72°C 下延伸 1min, 35 个循环; 72°C 延伸 10min。PCR 反应产物中加入 (0.5mol/L EDTA pH8.0 0.25% (g/mL) 的溴酚兰, 0.25% (g/mL) 的二甲苯青) 混合物 5 μ l 并在 6% 的变性聚丙烯酰胺凝胶 (0.1mm) 上进行电泳,功率恒定为 80W,电泳时间 1h 最后进行银染显色及固定并用 SONY-T30 数码相机照相及统计。

1.2.4 数据统计分析及 QTL 定位方法 采用 Statistical Analysis System (SAS Institute, 1997) 软件进行数据统计分析。利用植物主基因+多基因混合遗传模型分析方法^[12-13],对 3558-2 \times 京 4841 组合的 F_2 群体控制相关性状基因进行分析。利用单标记分析法 (single marker analysis SMA) 和复合区间定位 (composite interval mapping CIM) 方法对相关基因/QTL 进行定位,分析软件为 QTL Cartographer v 2.5。

2 结果与分析

2.1 亲本及 F 群体的性状表现

通过对亲本穗部相关的 4 个性状进行比较发现,亲本 3558-2 的穗长比京 4841 长 0.9cm,小穗数多 5 个,小穗粒数多 3 粒,穗粒数多 54 粒。显著性

测验结果表明,除了穗长性状在 2 个亲本之间没有显著差异外,小穗数、小穗粒数和穗粒数这 3 个性状在亲本间都表现为极显著差异。图 1 给出了亲本以及 F₂群体的穗长、小穗数、小穗粒数和穗粒数次数

分布图,可以看出相关性状在 F₂群体中的频率分布从趋势上都呈现出偏态分布的特征,表明这些相关性状可能是受多个基因控制的。

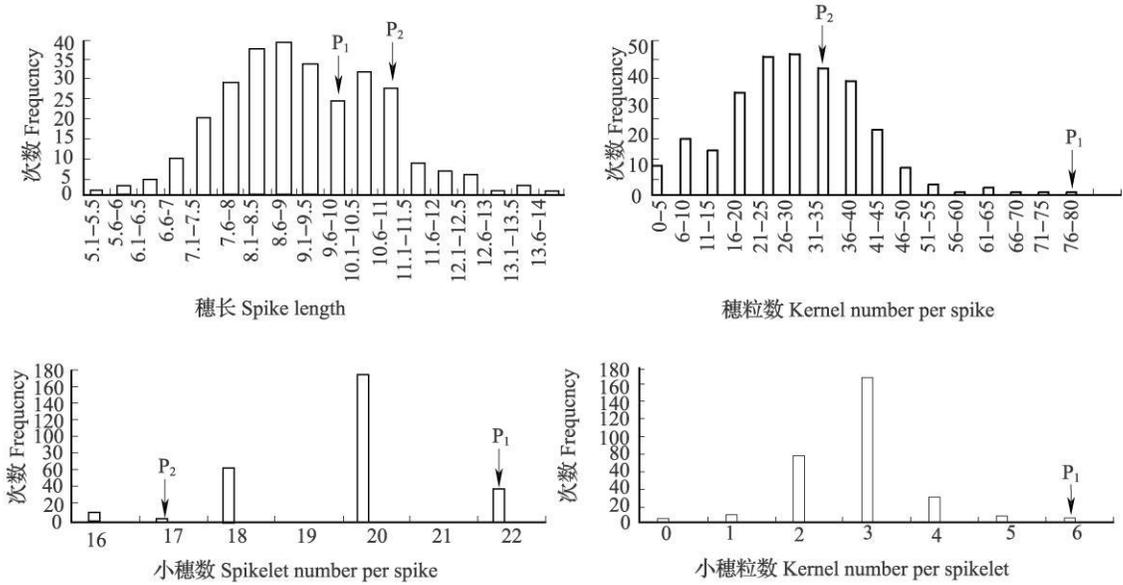


图 1 亲本以及 F₂群体穗长、小穗数、小穗粒数和穗粒数的频率分布

Fig 1 Frequency distribution of Spike length, Spikelet number per spike, Kernel number per spikelet and Kernel number per spike in parents and F₂ population

P₁: 母本 3558-2 Female parent P₂: 父本京 4841 Male parent

2.2 穗部性状遗传模型分析

2.2.1 遗传模型的确定 通过混合线性模型分析方法对 3558-2 × 京 4841 的 F₂群体进行遗传分析发现,穗长和穗粒数性状属于 A-0 模型,表明是由多个基因共同控制,而小穗数性状属于 B-1 模型,表明是由 2 对主基因控制,主基因表现为加性-显性-上位

性模型;小穗粒数性状属于 B-6 模型,表明也是由 2 对主基因控制,主基因之间表现为等显性模型,即 2 对主基因的显性效应相等并与之相应的加性效应也相等,上位性效应为 0(表 2)。通过遗传模型分析说明穗部相关的 4 个性状都是由多基因共同作用的结果。

表 2 穗部性状 F₂世代极大对数似然值及遗传模型适合性测验

Table 2 The Maximum likelihood values and Test for goodness of fit for models in F₂ population about the traits on Spike

性状 Trait	模型 Model	模型描述 Model description	极大对数似然值 Maximum likelihood values	AIC 值 AIC value	统计量 Statistic				
					U1 ²	U2 ²	U3 ²	nW ²	Dn
穗长 SL	A-0	多基因控制	- 412. 2845	828. 5691	0. 2020 (0. 6530)	0. 2890 (0. 5910)	0. 1670 (0. 6831)	0. 1120 (> 0. 05)	0. 0555 (> 0. 05)
小穗数 SPS	B-1	2 对主基因控制	- 126. 8110	273. 6220	0. 0230 (0. 8807)	1. 0000 (0. 3173)	20. 9860 (0. 0000)	4. 6659 (> 0. 05)	0. 3084 (> 0. 05)
小穗粒数 KNPS	B-6	2 对主基因控制	- 277. 6111	561. 2223	0. 2330 (0. 6291)	0. 1540 (0. 6948)	11. 8340 (0. 0006)	4. 1984 (> 0. 05)	0. 3068 (> 0. 05)
穗粒数 KPS	A-0	多基因控制	- 898. 3599	1800. 7199	0. 0060 (0. 9372)	0. 2640 (0. 6073)	3. 0640 (0. 0800)	0. 1606 (> 0. 05)	0. 0606 (> 0. 05)

括号中数字表示 α = 0. 05 水平的临界值

2.3 利用单标记分析法定位控制小麦穗部相关性状的 QTL

从 680 对 SSR 引物中筛选出 2 个亲本之间有多态性的引物 89 对,除 1A 染色体上有 9 对引物外,其余 20 条染色体上都平均分布有 4 对引物。利用单标记分析方法发现(表 3),与穗长基因相关的标记都分布在 1A 染色体上,其中与 Ksum 117、Xcfa2153、Psp2999、Cwm75、Cwm109、Ksum 104 标记紧密连锁

达到极显著水平(0.01%)。与小穗数性状相关的标记有 2 个分布在 1A 上,另外各有 1 个标记分布于 5B 和 5D 上。与小穗粒数紧密连锁的标记有 3 个分布在 1A 上,1 个分布在 2A 上,其中和 Xbarc119 标记连锁最为紧密, F 测验显示达到极显著水平。穗粒数紧密连锁的标记有 2 个分布在 1A 上,1 个分布在 2A 上。

表 3 穗部性状单标记分析结果

Table 3 The result of Single-marker analysis in F_2 population about the traits on Spike

性状 Trait	染色体 Chromosome	标记 Marker	回归参数		似然比 检验统计量 $-2\ln(L0/L1)$	F 值 $F(1, n-2)$	F 测验 F -test
			$b0$	$b1$			
穗长	1A	Ksum 117	9.386	0.697	31.474	33.463	0.000***
SL	1A	Xcfa2153	9.350	0.652	27.179	28.619	0.000***
	1A	Psp2999	9.328	0.601	23.618	24.671	0.000***
	1A	Cwm 75	9.326	0.569	20.661	21.440	0.000***
	1A	Cwm 109	9.328	0.561	19.852	20.563	0.000***
	1A	Ksum 104	9.416	0.536	18.785	19.412	0.000***
	1A	Xbarc119	9.260	0.412	9.950	10.081	0.002**
	1A	Xwm c24	9.246	0.432	10.636	10.793	0.001**
	小穗数	1A	Xcfa2153	19.666	0.255	4.272	4.274
SPS	1A	Ksum 104	19.712	0.248	4.204	4.205	0.041*
	5B	Xwm c773	19.622	-0.612	5.283	5.298	0.022*
	5D	Cfd266	19.683	0.234	4.009	4.008	0.046*
小穗粒数	1A	Ksum 104	2.827	0.181	6.804	6.847	0.009**
KNPS	1A	Xbarc119	2.823	0.299	17.317	17.836	0.000***
	1A	Xwm c24	2.802	0.270	13.624	13.917	0.000***
	2A	Gwm 372	2.677	-0.191	8.410	8.492	0.004**
穗粒数	1A	Xbarc119	28.995	3.307	8.842	8.937	0.003**
KPS	1A	Xwm c24	28.792	3.119	7.614	7.675	0.006**
	2A	Gwm 372	27.135	-2.943	8.499	8.584	0.004**
	1A	Ksum 104	87.851	-4.417	16.991	17.490	0.000***
	1A	Xbarc119	87.123	-4.279	16.552	17.021	0.000***
	1A	Cwm 6	86.887	10.719	8.382	8.464	0.004**

*、**、*** 和**** 分别表示 5%、1%、0.1% 和 0.01% 的显著水平

*、**、*** and**** mean significant differences at 5%, 1%, 0.1% and 0.01% levels respectively

2.4 利用复合区间作图法定位控制小麦穗部相关性状的 QTL

利用复合区间作图法对穗长、小穗数、小穗粒数、穗粒数性状在小麦 1A 染色体上进行了分析,结果如图 2 表 4 所示。在 1A 染色体上,发现了各有 1 个 QTL 与穗部相关性状紧密连锁。其中,定位了 1 个控制穗长性状的 QTL,位于标记 Ksum 117-Xcfa2153 之间,分布在 1A 染色体 0~1.6cM 之间,加性效应为 0.8094,可解释 14.41% 的表型变异。控

制小穗数性状的 1 个 QTL 位于 1A 染色体的标记 Xcfa2153-Psp2999 之间,其加性效应为 0.4912,显性效应为 -0.3922,贡献率为 5.15%。控制小穗粒数性状的 1 个 QTL 定位于 1A 染色体上标记 Ksum104-Xbarc119 之间,其加性效应为 0.4220,贡献率为 14.84%。与穗粒数相关的 1 个 QTL,位于标记 Ksum104-Xbarc119 之间,位于 1A 染色体的 46.1~77.4cM 之间,加性效应为 5.6764,可解释 10.87% 的表型变异。

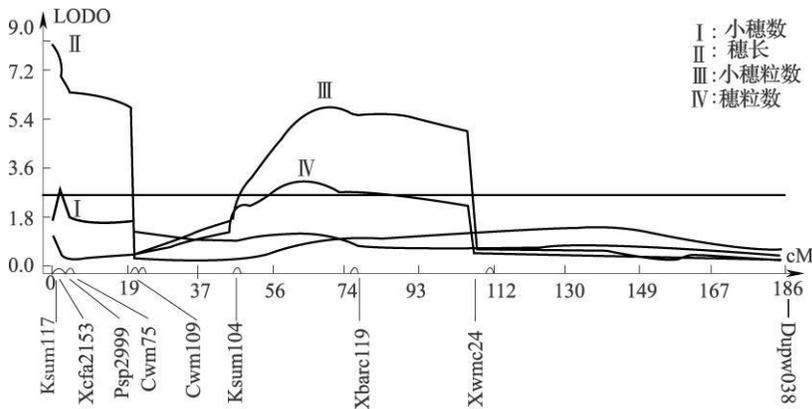


图 2 1AS染色体上穗部相关性状的 QTL 作图

Fig 2 The QTL Cartographer plot in F_2 population about the traits of Spike on 1A chromosome

表 4 复合区间作图法检测 282 个 F_2 群体的穗长、小穗数、小穗粒数、穗粒数的 QTLs

Table 4 QTLs for Spike length, Spikelet number per spike, Kernel number per spikelet, Kernel number per spike based on composite interval mapping analysis using a 282- F_2 population

性状 Trait	染色体 Chromosome	位置 Position	标记区间 Marker interval	LOD 值 LOD value	加性效应 Additive effect	显性效应 Dominance	贡献率 (%) Variance explained
穗长 SL	1A	0.01	Ksum117-Xcfa2153	8.26	0.8094	0.1084	14.41
小穗数 SPS	1A	1.61	Xcfa2153-Psp2999	2.67	0.4912	-0.3922	5.15
小穗粒数 KNPS	1A	70.11	Ksum104-Xbarc119	5.88	0.4220	0.2310	14.84
穗粒数 KPS	1A	68.11	Ksum104-Xbarc119	3.02	5.6764	1.8184	10.87

3 讨论

关于小麦穗部相关性状的分子标记和 QTL 在国内外已经做过大量研究。王瑾等^[14]通过对人工合成大穗多粒小麦研究发现控制小穗数的 4 个 QTL 位点, 分别位于 1A、4A 和 7D 上。Marza 等^[15]通过对来自于 Ning7840 和 Clark 杂交后的 132 份 RILs 研究发现控制小麦穗长的 QTL 分布在染色体 1A、1B、2B、3B、4B、5B、7A、7B 上, 其中 1A 上的 2 个 QTL 分别解释了 12.8% 和 10.8%。Li 等^[16]利用 114 份重组自交系 RILs 发现控制穗长的位点主要分布在小麦的 1AL、1BS、4AL、7AL 和 7BL 染色体上。Ma 等^[17]在研究中发现现在小麦的 7D 染色体上有 2 个 QTL 位点同时控制了穗长、小穗数和穗粒数这 3 个穗部性状。

本文报道以全基因组扫描为基础对小麦穗部相关性状的 QTL 进行检测, 通过显著性测验发现这些性状的 QTL 在 1A、2A、5B、5D 染色体上都有分布, 进一步利用复合区间作图法定位了位于 1A 染色体上与穗长、小穗数、小穗粒数、穗粒数相关的 QTL, 其贡献率分别达到 14.41%、5.15%、14.84% 和

10.87%。大部分检出的 QTL 解释度在 10% 以上, 最大的贡献度达 14.84%, 说明检出的这些位点效应明显, 存在主效基因。QTL 定位结果显示穗长、小穗粒数和穗粒数的显性效应值都为正值, 其效应来自于母本 3558-2, 说明本研究鉴定出来的定位于 1AS 上穗部性状 QTL 主要来自 3558-2。Kumar 等^[18]通过研究发现控制穗长的 1 个 QTL 也是分布在小麦的 1AS 染色体上并且解释度达到 14.48%, 说明在小麦的 1A 染色体上确实存在控制穗长的 QTL 位点。王瑾等^[14]对人工合成小麦 Am3 大穗多粒 QTL 的研究中发现控制小穗数的 QTL 位点在 1A 染色体的标记 Xcfa2153 附近, 也印证了本文所定位的这个区间存在控制小麦穗部性状的重要基因/QTL。

值得注意的是, 本研究发现在 1AS 上存在着重要性状的优异基因簇。例如, 与穗粒数相关的 QTL 在 1AS 染色体的 Ksum104-Xbarc119 标记之间, 而与小穗粒数相关的 QTL 也位于 1AS 染色体的 Ksum104-Xbarc119 标记之间, 2 个 QTL 之间的遗传距离为 2cM, 说明小穗粒数与穗粒数这 2 个 QTL 位点是紧密连锁的; 与穗长相关的 QTL 分布在 1AS 染

色体的 K sum 117-Xcfa2153 标记之间, 而与小穗数相关的 QTL 分布在 1AS 染色体的 Xcfa2153-Psp2999 标记之间, 这 2 个 QTL 之间的遗传距离为 1.6cM, 也说明了穗长与小穗数这两个 QTL 位点是紧密连锁的。此外, 已有文献报道在 1AS 染色体标记 Xcfa2153-Psp2999 区间附近还发现有白粉病抗性基因 $Pm3^{[19]}$ 、与抑制分蘖相关的基因 $Tnl^{[20]}$ 、低分子量麦谷蛋白基因 $Glu3^{[21]}$ 和抗小麦蚜虫基因 $H9^{[22]}$ 4 个重要抗性基因。武军^[23]的研究结果表明控制有效分蘖基因也分布在这一区域。以上结果支持小麦-冰草衍生后代 3558-2 的 1AS 染色体上具有成簇分布的优异基因, 这一结果对进一步研究与利用创新种质 3558-2 具有重要意义。

致谢: 中国农业科学院作物科学研究所王建康研究员和李慧慧博士对本研究的数据分析和处理给予了热情帮助和指导, 特此致谢。

参考文献

- [1] 董玉琛, 郑殿升. 中国小麦遗传资源 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1999: 12
- [2] 钟冠昌, 穆素梅, 张正斌. 麦类远缘杂交 [M]. 北京: 科学出版社, 2002: 1-15
- [3] 庄巧生. 中国小麦品种改良及系谱分析 [M]. 北京: 农业出版社, 2003
- [4] 李立会, 杨欣明, 李秀全, 等. 通过属间杂交向小麦转移冰草优异基因的研究 [J]. 中国农业科学, 1998, 31: 1-5
- [5] 武军, 李立会, 王辉, 等. 普通小麦冰草衍生后代中抑制成穗新种质的外源物质检测与遗传分析 [J]. 中国农业科学, 2007, 40(4): 850-854
- [6] 张倩辉, 张晓科, 刘伟华, 等. 小麦有效分蘖数的遗传分析 [J]. 麦类作物学报, 2008, 28(4): 573-576
- [7] 李立会, 李秀全, 杨欣明. 小麦种质资源描述规范和数据标准 [S]. 北京: 中国农业出版社, 2006
- [8] Sambrook J, Fritsch E F, Maniatis T. Molecular Cloning: A Laboratory Manual [M]. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989

- [9] 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: 1105-1114
- [10] Röder M, S Korzun V, Wendehake K, et al. A microsatellite map of wheat [J]. Genetics 1998, 149: 2007-2023
- [11] 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
- [12] 王建康, 盖钧镒. 利用杂种 F_2 世代鉴定数量性状主基因多基因混合遗传模型并估计其遗传效应 [J]. 遗传通报, 1997, 24(5): 432-440
- [13] 盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系 [M]. 北京: 科学出版社, 2003
- [14] 王瑾, 廖祥政, 杨学举, 等. 人工合成小麦 Am3 大穗多粒 QTL 的发掘与利用 [J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(3): 277-282
- [15] Marza F, Bai G H, Carver B E, et al. Quantitative trait loci for yield and related traits in the wheat population Ning7840 / Clark [J]. Theor Appl Genet 2006, 112: 688-698
- [16] Li W L, Nelson J C, Chu C Y, et al. Chromosomal locations and genetic relationships of tiller and spike characters in wheat [J]. Euphytica 2002, 125: 357-366
- [17] Ma Z Q, Zhao D M, Zhang C Q, et al. Molecular genetic analysis of five spike-related traits in wheat using RIL and immortalized F_2 populations [J]. Molecular Genetics and Genomics 2007, 277: 31-42
- [18] Kumar N, Kulwal P L, Balyan H S, et al. QTL mapping for yield and yield contributing traits in two mapping populations of bread wheat [J]. Mol Breeding 2007, 19: 163-177
- [19] Nabila Y, Payom S, Robert D, et al. Genome analysis at different ploidy levels allows cloning of powdery mildew resistance gene $Pm3b$ from hexaploid wheat [J]. Plant J 2004, 37: 528-538
- [20] Spiehl eyer W, Richards R A. Comparative mapping of wheat chromosome 1AS which contains the tiller inhibition gene (tin) with rice chromosome 5S [J]. Theor Appl Genet 2004, 109: 1303-1310
- [21] Zhang W, Gianbellini C, Rampling L R, et al. Characterisation and marker development for low molecular weight glutenin genes from $Glu-A3$ alleles of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Theor Appl Genet 2004, 108: 1409-1419
- [22] Liu X M, Fritz A K, Reese J C, et al. $H9H10$ and $H11$ compose a cluster of Hessian fly resistance genes in the distal gene rich region of wheat chromosome 1AS [J]. Theor Appl Genet 2005, 110: 1473-1480
- [23] 武军. 小麦-冰草特异种质的遗传分析 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学农学院, 2006