

基于重组自交系群体的小麦籽粒硬度QTL分析

周淼平, 杨学明, 张 鹏, 宋桂成, 张平平, 何 漪

(江苏省农业科学院粮食作物研究所, 南京 210014)

摘要: 小麦籽粒硬度是影响小麦商品分类分级、小麦制粉工艺和小麦面粉最终加工用途的重要指标, 分子标记辅助选择可以有效提高小麦籽粒硬度的选育效率。为了发掘和开发更多与小麦籽粒硬度紧密连锁的分子标记, 本研究采用硬质小麦扬麦 158 与软质小麦西风配制重组自交系群体, 利用 55K SNP 芯片分析群体基因型并构建了群体遗传连锁图, 结合 4 年群体籽粒硬度的表型资料对影响小麦籽粒硬度的 QTL 进行了分子定位。结果显示, 构建的遗传连锁图覆盖 2784.9 cM, 含有 3830 个非共分离的 SNP 标记; 除 *PIN* 基因外, 共定位到 12 个可重复的 QTL 位点, 分别位于 1A、1B、1D、2A (2 个)、3A、4D、5A、5D、6B、6D 和 7A 染色体, 单个 QTL 可解释 3.2%~15.2% 籽粒硬度变异; 11 个 QTL 来自软质小麦西风, 1 个 QTL 由硬质小麦扬麦 158 贡献; 7 个 QTL 表现稳定, 可在 4 年试验中重复, 其中 5 个 QTL 未见报道, 为新发现 QTL, 特别是 5D 染色体新发现的 QTL 最高可解释 15.2% 表型变异。与这些稳定 QTL 紧密连锁的 SNP 标记将为今后开展长江中下游麦区软质小麦的分子标记辅助选择提供帮助。

关键词: 小麦; 籽粒硬度; 重组自交系; QTL

QTL Mapping for Wheat Grain Hardness Based on RIL Population

ZHOU Miaoping, YANG Xueming, ZHANG Peng, SONG Guicheng, ZHANG Pingping, HE Yi

(*Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014*)

Abstract: The wheat grain hardness is an important index affecting the commodity classification, milling technology and flour final processing use. Molecular marker-assisted (MAS) technique can effectively improve the breeding efficiency for grain hardness in wheat. In order to explore and develop more molecular markers that are closely linked to the grain hardness of wheat, the recombinant inbred lines (RILs) population was constructed by crossing the hard wheat Yangmai 158 with soft wheat Xifeng, and genotyped by wheat 55K SNP array technique. The genetic linkage map is 2784.9 cM in length with 3830 non-consegregation SNP markers. Based on the kernel hardness phenotype in the 4-year experiment, the QTL affecting wheat grain hardness were mapped in the chromosome. A total of 12 repeatable QTL were identified on chromosomes 1A, 1B, 1D, 2A (2), 3A, 4D, 5A, 5D, 6B, 6D and 7A, and each single QTL could explain 3.2%-15.2% of grain hardness variation. Among them, eleven QTL were derived from the soft wheat Xifeng, and one QTL from the hard wheat Yangmai 158. Seven QTL showed stable performance and were detected simultaneously in the 4-year experiment, and five QTL were newly identified. The newly discovered QTL, especially QTL on chromosome 5D, could account for up to 15.2% of the phenotypic variation. SNP markers closely linked to these QTL will provide help for marker-assisted selection in soft wheat in the middle and lower reaches of the Yangtze River.

Key words: wheat; grain hardness; recombinant inbred lines; QTL

收稿日期: 2023-03-07 修回日期: 2023-03-27 网络出版日期: 2023-05-04

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20230307001>

第一作者研究方向为小麦遗传与育种, E-mail: mpzhou2000@163.com

基金项目: 江苏省农业科技自主创新资金项目(CX(19)1001); 江苏省重点研发计划(BE2021375); 国家小麦产业体系(CARS-03-57)

Foundation projects: Jiangsu Agricultural Science and Technology Innovation Fund (CX(19)1001); The Key Research and Development Program of Jiangsu Province (BE2021375); China Agriculture Research System (CARS-03-57)

小麦籽粒硬度是指破坏小麦籽粒所受到的阻力,是影响小麦商品分类分级、小麦加工制粉工艺以及小麦面粉最终加工用途的重要指标^[1]。硬质小麦由于胚乳淀粉颗粒与蛋白质基质结合紧密,制粉时籽粒不易研碎,常沿胚乳细胞壁方向破裂,胚乳与糊粉层分离,形成较粗的粉粒,制粉时易于流动和筛理,润麦加水量和出粉率高;软质小麦淀粉颗粒则与蛋白质之间结合力弱,制粉时籽粒易于研碎,主要在胚乳淀粉和蛋白基质间发生分离,产生的粉粒较细,制粉时较难流动和筛理,润麦加水量和出粉率低。硬质小麦不仅具有优良制粉特性,通常情况下,其蛋白含量高,面粉破损淀粉含量多,吸水性强,形成的面团强度大、弹性好,适于加工面包、面条和水饺等产品;软质小麦蛋白含量相对较低,磨制的面粉破损淀粉含量低,吸水能力差,形成的面团强度小,适于制作饼干、蛋糕、酥饼等粉质疏松产品^[1-2]。

遗传分析发现,自然群体和双亲分离群体中的小麦籽粒硬度是呈连续分布的,表明该性状是受多基因控制的数量性状。位于 5D 染色体短臂的 Hardness Locus (Ha) 位点是决定小麦籽粒硬度的主效基因位点。分子生物学的解析表明,该位点包括 *Puroindoline a* (*Pina*)、*Puroindoline b* (*Pinb*) 以及 *Grain softness protein-1* (*Gsp-1*) 等基因,*Pina* 和 (或) *Pinb* 基因的突变是导致小麦籽粒硬度增加的主要原因^[2-5]。

利用 Ha 位点相同的双亲配制的分离群体进行籽粒硬度分析发现,除了 Ha 位点外,还存在其他控制籽粒硬度的主效 QTL 位点,如 Gross 等^[6]采用双亲均为 *Pinb* 突变型硬质小麦构建的重组自交系群体进行分析,发现 1A、5B 和 6D 染色体也存在稳定的控制籽粒硬度的 QTL 位点。迄今为止,除了 3D 染色体外,在其余小麦染色体上均发现控制籽粒硬度的 QTL 位点^[2,7]。但研究也发现,由于环境因素的影响以及硬度测定方法的不同,大部分 QTL 只在一次试验中发现,不同研究间重复性较差,因此有必要通过更多的自然群体或不同亲本的双亲分离群体挖掘和验证小麦籽粒硬度 QTL,为培育不同用途的专用小麦提供标记辅助选择帮助。

本研究利用软质小麦西风与硬质小麦扬麦 158 配制重组自交系群体,采用 55K 芯片进行基因型分析,结合 4 年的群体籽粒硬度表型资料,定位影响小

麦籽粒硬度的 QTL,以期为今后开展长江中下游麦区软质小麦的选育提供帮助。

1 材料与方法

1.1 重组自交系群体的构建

硬质小麦扬麦 158 为江苏里下河地区农业科学研究所培育的品种,曾在长江中下游麦区大规模种植。软质小麦西风引自日本,是优质弱筋小麦宁麦 9 号的父本。以扬麦 158 为母本,西风为父本,杂交后采用单粒传的方法构建重组自交系群体,至 2017 年已达 F₆,该群体包括 281 个家系,其中 270 个家系用于本研究基因型和 QTL 定位分析。

1.2 重组自交系群体的基因型分析和遗传连锁图的构建

重组自交系群体及其亲本基因型检测由中玉金标记生物技术有限公司(北京)采用 55K SNP 芯片 (Axiom® Wheat 55K SNP Array) 进行,由于芯片部分 SNP 标记没有具体染色体座位,故采用构建遗传连锁图方法进行 QTL 定位。缺失数据超过 10% 的 SNP 标记予以剔除,对其分离标记采用 1 个标记作代表,采用 JoinMap4.0 软件^[8] 构建遗传连锁图。

1.3 重组自交系群体的籽粒硬度分析及其遗传力计算

重组自交系群体及其亲本分别于 2017–2018 年度 (2018)、2018–2019 年度 (2019)、2019–2020 年度 (2020) 以及 2021–2022 年度 (2022) 种植于江苏省农业科学院六合试验基地 (南京市竹镇镇金磁村),行长 1.6 m,行距 0.25 m,每行均匀播种 40 粒种子,田间管理按常规方法进行,成熟后收获晒干。亲本和群体每个家系随机取 300 粒,用 SKCS 4100 单籽粒谷物特性测定仪 (Perten, 瑞典) 测定籽粒硬度指数,以籽粒硬度指数指示籽粒硬度,数字越大,预示籽粒越硬。

籽粒硬度遗传力 (h^2_{ns}) 参照 Boehm 等^[9] 方法计算, $h^2_{ns} = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_e^2)$, 其中 $\sigma_g^2 = (MS_{RILs} - MS_{error}) / k$, MS_{RILs} 为重组自交系家系间均方, MS_{error} 为年度间误差均方, k 为试验次数; $\sigma_e^2 = MS_{error}$ 。

1.4 群体数据分析和 QTL 定位

群体籽粒硬度概况、分布、年度间相关分析以及方差分析均采用 Excel 软件进行。QTL 定位采用 MapQTL5.0 软件^[10],先用区间作图分析 (Interval mapping) 初步定位,再采用复合区间作图 (MQM

mapping)进行详细分析,根据置换检测(Permutation test)推荐的LOD值判定是否存在QTL。QTL按性状简称、研究单位简称和染色体位置等通用规则命名,如QGh·jaas-1A。

采用WheatOmics网站^[11]工具,分析与本研究定位的影响小麦籽粒硬度QTL紧密连锁的SNP,揭示其可能关联的中国春小麦基因组注释基因信息。

1.5 *Pina*和*Pinb*基因型分析

对亲本扬麦158和西风分别参照周森平等^[12]采用PCR扩增方法分析*Pina*和*Pinb*基因型,采用文献推荐引物,*Pina*野生型可以扩增出330 bp DNA条带,突变型则不能扩增出条带;*Pinb*基因PCR扩增产物经*BsrBI*酶切产生300 bp DNA条带为野生型,产生200 bp DNA条带为*Pinb-D1b*突变型。如果亲本是突变型,继续对群体的每个家系进行基因型分析,同时结合籽粒硬度表型资料采用统计相关分析计算该基因的表型解释率。

2 结果与分析

2.1 遗传连锁图的构建结果

采用55K芯片对重组自交系群体及其亲本进行基因型分析,数据经过滤,剔除基因型缺失超过10%的标记,共获得13482个SNP标记。用JoinMap软件计算标记间的相似性,将共分离的2077个标记去除,共11405个SNP标记用于遗传连锁图构建,其中3830个标记可以构建连锁群。共获得24个连锁群,分布于小麦21条染色体,其中3D染色体包含2个连锁群,6A染色体包含3个连锁群,其他染色体均为1个连锁群。遗传连锁图覆盖2784.9 cM,各染色体覆盖遗传距离和SNP标记数见表1。

2.2 重组自交系群体及亲本籽粒硬度测定结果

目前常用的籽粒硬度测定主要采用3种方法:颗粒度指数法(PSI, particle size index)、近红外反射光谱法(NIRS, near-infrared reflectance spectroscopy)以及单籽粒谷物特性测定仪法(SKCS, single-kernel characterization system)。相对于前两种方法依赖于面粉的颗粒度,SKCS法直接对籽粒压碎测定,短时间可以处理大量样品且重复性好,因而被广泛使用。本研究采用该方法对4个年度的群体和亲本样品进行了籽粒硬度指数测定,发现年度间的相关性较高,相关系数在0.75~0.81(表2),群体籽粒硬度平均遗传力为0.77,与其他研究结果相仿,说明该性

状较为稳定,受环境因素影响较小。方差分析结果显示,重组自交系家系间籽粒硬度指数差异极显著($F=14.51$, $df=269$, $P<0.01$),群体籽粒硬度指数变幅在0.26~86.66,亲本西风变幅在17.06~27.66,扬麦158变幅在46.16~60.18,群体个体有超亲现象发生,偏度和峰度分析结果显示群体籽粒硬度指数基本呈正态分布(表3),表明群体籽粒硬度是多基因控制的数量性状。

表1 遗传连锁图概况

Table 1 Survey of genetic linkage map

染色体 Chromosome	SNP标记数 Number of SNPs	遗传距离(cM) Genetic distance
1A	188	138.7
1B	108	130.7
1D	62	145.7
2A	122	111.1
2B	166	106.0
2D	157	125.0
3A	343	160.3
3B	110	111.7
3D-1	4	10.0
3D-2	71	122.3
4A	149	172.5
4B	126	146.5
4D	116	135.2
5A	348	136.6
5B	245	124.5
5D	111	149.5
6A-1	75	0.2
6A-2	20	60.7
6A-3	12	21.9
6B	143	94.1
6D	115	153.9
7A	307	171.3
7B	261	121.2
7D	371	135.0
合计 Total	3830	2784.9

表2 群体籽粒硬度指数年度间的相关系数

Table 2 Coefficient of grain hardness index between experiments

年份 Year	2018	2019	2020
2019	0.81		
2020	0.77	0.81	
2022	0.78	0.75	0.80

表 3 群体及亲本籽粒硬度指数概况

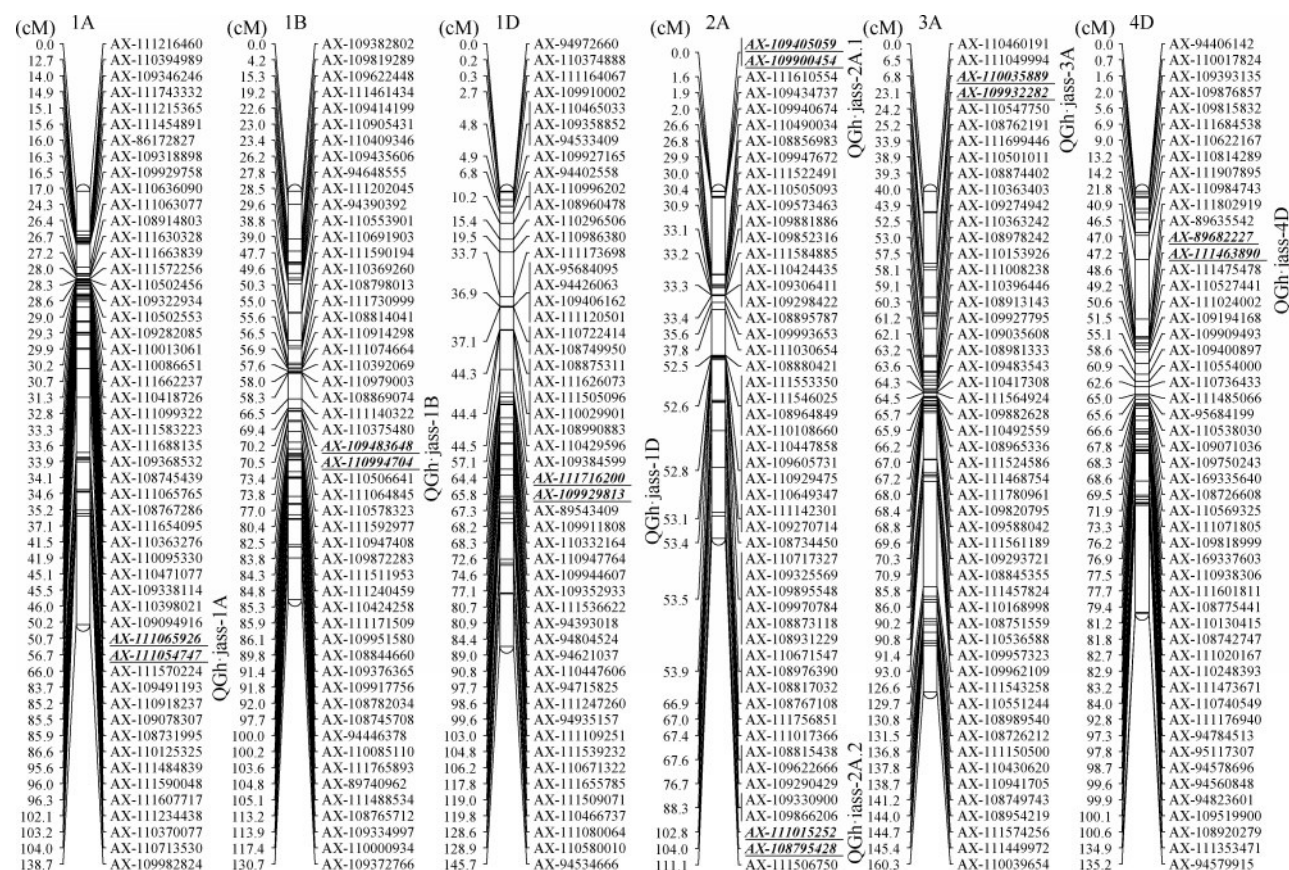
Table 3 Survey of grain hardness index of the population and parent

年份 Year	亲本 Parents			重组自交系群体 Recombinant inbred lines			
	西风 Xifeng	扬麦 158 Yangmai 158	最小值 Min.	最大值 Max.	平均值 Average	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
2018	27.66	60.18	9.17	86.66	44.36	0.36	-1.34
2019	22.28	49.05	0.45	67.26	32.24	0.38	-0.72
2020	24.76	56.66	7.22	80.60	39.23	0.30	-0.77
2022	17.06	46.16	0.26	81.94	34.47	0.38	-1.05

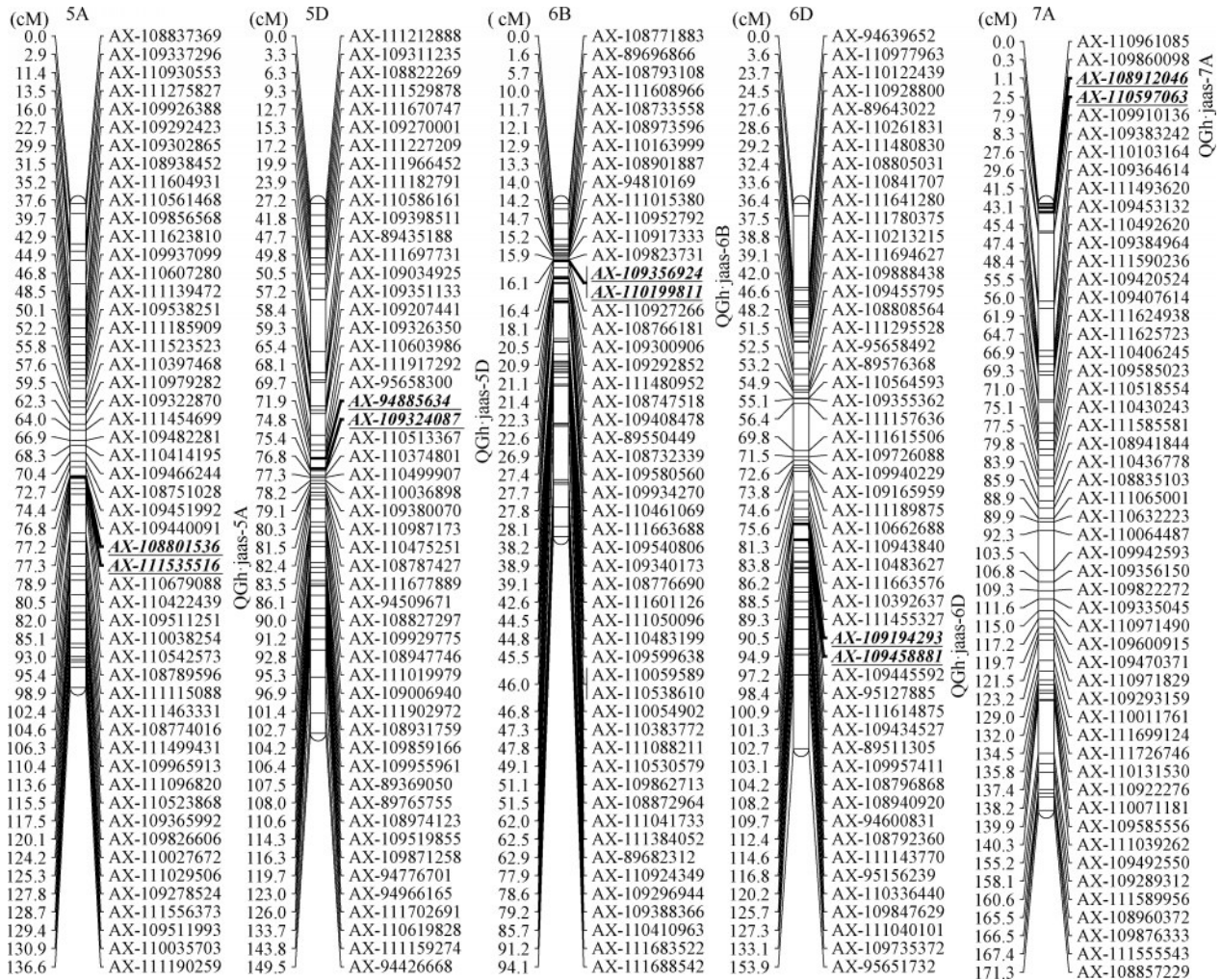
2.3 重组自交系群体控制籽粒硬度 QTL 定位结果

控制小麦籽粒硬度主要基因 *Pina* 和 *Pinb* 分别位于中国春参考基因组 (IWGSC RefSeq v1.0) 5D 染色体的 3591526~3591972 bp 和 3609672~3610121 bp, 但本研究所采用的 SNP 标记从 3936601 bp 开始, 构建的 5D 染色体连锁图不包括 *Pina* 和 *Pinb* 基因所在染色体区域。对亲本的 *PIN* 基因分析发现, 西风两个基因均为野生型, 扬麦 158 的 *Pina* 基因为野生型, 而 *Pinb* 基因为 *Pinb-D1b* 突变型。结合重组自交系群体 *Pinb* 基因型分析结果和 4 个年度的群体籽粒硬度指数对该基因的表型解释率进行了分析, 发现 *Pinb* 基因可分别解释群体 51.57%、39.52%、46.54% 和 58.08% 的籽粒硬度变异, 仍是影响小麦籽粒硬度的主效基因。

综合群体基因型、遗传连锁图信息和群体籽粒硬度指数测定结果, 采用 MapQTL 软件对控制籽粒硬度的 QTL 进行定位, 在 11 个染色体共发现 12 个可重复的 QTL (图 1), 其中 7 个 QTL 可在 4 年试验中重复, 为稳定 QTL, 分别为 QGh·jaas-1A、QGh·jaas-1B、QGh·jaas-1D、QGh·jaas-2A. 1、QGh·jaas-5D、QGh·jaas-6B 和 QGh·jaas-6D; 3 个 QTL 可在 3 年试验中重复, 为次稳定 QTL, 分别为 QGh·jaas-2A. 2、QGh·jaas-4D 和 QGh·jaas-5A; QGh·jaas-3A 和 QGh·jaas-7A 可在 2 年试验中重复, 为不稳定 QTL, 受环境因素影响较大。11 个 QTL 来自软质亲本西风, 可降低小麦籽粒硬度, 1 个 QTL 由硬质亲本扬麦 158 贡献, 可提高小麦籽粒硬度。2A 染色体检测到 2 个 QTL, QGh·jaas-2A. 1 来自西风, QGh·jaas-2A. 2



(图 1)



斜体并下划线所示标记为QTL所在区域

Italic and underlined markers indicate the interval of QTL

图1 籽粒硬度相关QTL染色体分布图

Fig.1 Distribution of QTLs for grain hardness in chromosome

来自扬麦158。这些QTL最高可以解释15.2%的表型变异,最低解释3.2%的表型变异。位于5D染色体短臂的QCh·jaas-5D不仅稳定,表型变异解释率也最高,在8.7%~15.2%之间,为主效QTL,其余QTL表型变异解释率大多低于10%(表4)。

群体中含有扬麦158 *Pinb-D1b* 突变型基因家系的平均籽粒硬度指数为52.28,含有西风 *pinb* 野生型基因家系的平均籽粒硬度指数只有26.53, *pinb* 野生型基因家系较突变型基因家系平均籽粒硬度指数降低49.25%。群体中含有 *Pinb-D1b* 突变型基因且不含来自西风的7个稳定QTL家系的平均籽粒硬度指数为62.76,含有7个稳定QTL且具有 *pinb* 野生型基因家系的平均籽粒硬度指数则为23.94,平均籽粒硬度指数降低了61.85%(表5),表明稳定QTL配合 *PIN* 野生型基因可以有效降低小麦籽粒硬度,与这些稳定QTL紧密连锁的SNP标记可以在今后的软

质小麦标记辅助选择中发挥作用。

2.4 与QTL紧密连锁SNP标记的注释基因信息

参考中国春基因组(IWGSC v1.0)注释基因位置信息^[11],发现大部分与QTL紧密连锁的SNP标记没有注释基因信息,只有5个标记在注释基因内,与QCh·jaas-2A.2紧密连锁的AX-111015252标记所在基因编码一种AAR2家族蛋白;与QCh·jaas-3A紧密连锁的AX-110035889标记所在基因编码Ladinin-1蛋白;与QCh·jaas-5D紧密连锁的AX-94885634标记所在基因编码一种糖基水解酶32家族蛋白;与QCh·jaas-6B紧密连锁的AX-109356924标记所在基因编码一种bHLH(Basic helix-loop-helix)DNA结合超家族蛋白;与QCh·jaas-7A紧密连锁的AX-108912046标记所在基因编码一种穿膜蛋白,目前这些基因的具体功能尚不清楚,如何影响小麦的籽粒硬度需待今后研究解析。

表 4 小麦控制籽粒硬度 QTL 分析结果
Table 4 Analysis of QTLs for wheat grain hardness

QTL 名称 QTL name	染色体 Chromosome	连锁图位置 (cM) Location in linkage map	染色体位置 (Mb) Chromosome position	QTL 区间 Interval of QTL	2018			2019			2020			2022		
					LOD	解释率 (%) VE	加性效应 Additive effects	LOD	解释率 (%) VE	加性效应 Additive effects	LOD	解释率 (%) VE	加性效应 Additive effects	LOD	解释率 (%) VE	加性效应 Additive effects
QGh·jaas-1A	1A	50.67~56.67	532.4~533.8	AX-111065926~ AX-1111054747	2.49	5.0	-5.41	4.68	10.5	-5.55	2.84	5.1	-3.33	3.14	6.7	-5.00
QGh·jaas-1B	1B	70.19~70.54	648.0~648.1	AX-109483648~ AX-110994704	4.24	7.0	-5.46	5.07	8.5	-4.51	3.21	5.4	-3.69	4.60	7.6	-4.80
QGh·jaas-1D	1D	64.43~65.80	463.5	AX-1111716200~ AX-109929813	2.96	6.2	-5.59	2.35	4.8	-3.72	2.89	5.9	-4.23	2.76	4.6	-3.75
QGh·jaas-2A.1	2A	0.00~0.01	35.7~35.8	AX-109405059~ AX-109900454	2.54	4.0	-4.16	2.67	4.6	-3.33	3.62	6.1	-3.94	2.15	3.5	-3.28
QGh·jaas-2A.2	2A	102.77~104.01	3.4~5.0	AX-111015252~ AX-108795428	3.68	5.9	5.05	-	-	-	2.95	5.7	4.12	2.00	3.2	3.12
QGh·jaas-3A	3A	6.85~23.07	700.4~708.1	AX-110035889~ AX-109932282	-	-	-	2.13	4.9	-3.80	4.10	9.2	-5.36	-	-	-
QGh·jaas-4D	4D	47.00~47.23	504.3~505.3	AX-89682227~ AX-111463890	2.43	4.1	-4.17	2.42	4.1	-3.15	2.28	3.7	-3.04	-	-	-
QGh·jaas-5A	5A	77.18~77.33	473.0~669.6	AX-108801536~ AX-111535516	3.18	5.3	-4.72	-	-	-	2.51	4.1	-3.25	3.61	6.0	-4.24
QGh·jaas-5D	5D	71.89~74.79	29.5	AX-94885634~ AX-109324087	7.82	14.4	-8.33	5.96	8.7	-4.58	8.19	15.2	-6.62	6.67	11.4	-6.06
QGh·jaas-6B	6B	16.08~16.09	138.0~141.7	AX-109356924~ AX-110199811	4.19	7.0	-5.43	2.35	4.0	-3.10	3.87	6.4	-4.01	3.49	5.8	-4.19
QGh·jaas-6D	6D	90.46~94.92	66.0	AX-109194293~ AX-109458881	2.71	4.3	-4.35	2.09	3.6	-2.92	2.42	3.9	-3.44	2.85	4.8	-3.79
QGh·jaas-7A	7A	1.12~2.46	733.9~734.1	AX-108912046~ AX-110597063	4.03	6.7	-5.31	-	-	-	-	-	-	4.19	7.0	-4.60

加性效应负值表示降低籽粒硬度指数, 来自于亲本西凤, 正值表示增加籽粒硬度指数, 来自于亲本扬麦 158

The negative additive effect indicates the decrease of grain hardness index, which comes from the parent Xifeng. Positive values indicate increased kernel hardness index, which comes from parent Yangmai 158

表5 *pinb*野生型基因和稳定QTLs对群体籽粒硬度的影响Table 5 Effect of *pinb* wild type gene and the stable QTLs on grain hardness index of population

基因或QTL Gene or QTL	2018			2019			2020			2022			平均 Average		
	含有 Yes	不含有 No	降低(%) Decrease	含有 Yes	不含有 No	降低(%) Decrease	含有 Yes	不含有 No	降低(%) Decrease	含有 Yes	不含有 No	降低(%) Decrease	含有 Yes	不含有 No	降低(%) Decrease
<i>pinb</i> 野生型基因 <i>pinb</i> wild type gene	30.78	62.37	50.65	23.29	44.61	47.79	28.95	52.00	43.33	23.12	50.17	53.92	26.53	52.28	49.25
<i>pinb</i> 野生型基因+7个稳定的QTL <i>pinb</i> wild type gene + 7 stable QTL	26.33	71.46	63.15	21.81	56.92	61.68	26.25	61.23	57.13	21.35	59.42	64.07	23.94	62.76	61.85

含有:含有基因或QTL;不含有:表示不含基因或QTL;7个稳定的QTL分别为:QGh·jaas-1A、QGh·jaas-1B、QGh·jaas-1D、QGh·jaas-2A.1、QGh·jaas-5D、QGh·jaas-6B和QGh·jaas-6D

Yes: Have gene or QTL; No: Have no gene or QTL; The seven stable QTL: QGh·jaas-1A, QGh·jaas-1B, QGh·jaas-1D, QGh·jaas-2A.1, QGh·jaas-5D, QGh·jaas-6B and QGh·jaas-6D

3 讨论

小麦籽粒硬度主要由籽粒胚乳淀粉颗粒的表面、极性脂质、储藏蛋白基质和puroindolines蛋白等的相互作用所决定,影响到这些相互作用的基因都对小麦籽粒硬度有不同程度的影响。5D染色体的*Pina*和*Pinb*基因是控制小麦籽粒硬度的主要基因,本研究也验证了这一结论,4年的研究结果表明,*Pinb*突变基因可解释群体39.52%~58.08%的籽粒硬度变异,是影响籽粒硬度的主效基因。与先前的研究相似,除了*Pina*和*Pinb*基因,本研究还在小麦11条染色体上定位到12个可重复的影响籽粒硬度QTL,特别是位于1A、1B、1D、2A、5D、6B和6D染色体上来自西风的QTL非常稳定,受环境因素影响较小,在4年的定位中均能发现。

对控制小麦籽粒硬度QTL定位的早期研究,多以RFLP、SSR等分子标记进行基因型分析,由于标记数量少,基因组覆盖的范围有限,因而单次研究定位的QTL数量较少。近年来高密度与高通量的SNP等标记被用于基因分型分析,单次研究定位的QTL数量有所提高。迄今为止,已经在除3D以外的染色体上定位了数十个影响小麦籽粒硬度的QTL。随着中国春参考基因组的公布,更方便了比较不同研究获得的QTL的位置异同。

本研究发现的7个稳定QTL与已报道的影响小麦籽粒硬度QTL在染色体上的位置进行比对,发现其中2个QTL与已报道QTL位置接近,可能为相同QTL,其余5个与已报道QTL位置相差较远,为新发现影响小麦籽粒硬度的QTL。在1A染色体上,先后报道了6个QTL^[6,13-17],这些QTL均位于1A染色体的起始端,但本研究定位的QGh·jaas-1A位于1A

染色体末端532.4~533.8 Mb处,与已报道的QTL位点位置不同,属于新发现QTL。1B染色体也先后定位了6个QTL^[16-21],本研究在1B的648.0~648.1 Mb处发现了1个稳定QTL QGh·jaas-1B,该QTL与Li等^[18-19]和kumar等^[20]定位的QTL位置接近,可能为同一QTL。1D染色体报道了4个QTL^[19,22-24],本研究定位的QGh·jaas-1D位于1D染色体的463.5 Mb附近,与Li等^[19]定位的QTL位置靠近,可能是相同QTL。2A染色体已发现3个QTL^[4,13,16],本研究在2A染色体的35.7~35.8 Mb处发现的QGh·jaas-2A.1与已报道QTL均处于不同位点,为新发现QTL。5D染色体除了*Pina*和*Pinb*基因外^[4,19,21],还报道了6个QTL^[13,15,23-25],本研究定位的QGh·jaas-5D位于5D染色体的29.5 Mb附近,与已报道的QTL均相距较远,属于新发现QTL。6B染色体报道的QTL有3个^[26-28],本研究定位的QGh·jaas-6B位于6B染色体的138.0~141.7 Mb处,与已报道的QTL位置均不相近,为新发现QTL。6D染色体已发现有4个QTL^[4,6,18,21,29],本研究发现的QGh·jaas-6D位于6D染色体的66.0 Mb处,与已报道QTL位置均不同,为新发现QTL。

本研究在4年均能检测到的7个稳定QTL全部来自亲本西风,且均具有降低小麦籽粒硬度的作用,采用与这些QTL最紧密连锁的SNP标记对重组自交系群体分析发现,基因型与亲本西风相同的家系,平均籽粒硬度指数只有23.94,基因型与亲本扬麦158相同的家系,平均籽粒硬度指数则高达62.76,表明这些标记组合可以在软质麦的筛选中发挥重要作用。西风是优质弱筋小麦宁麦9号的父本,宁麦9号继承了西风软质小麦的特性,长江中下游许多软质或弱筋小麦都是宁麦9号的后代^[30],研

究也发现优质弱筋小麦都是软质麦,是制作饼干和蛋糕的原料。近些年的研究还发现,软质麦也是我国酿酒的重要原粮。长江中下游麦区是我国优质弱筋小麦的主产区,培育高产优质弱筋小麦品种是该麦区的重要研究内容,本研究发现的降低小麦籽粒硬度的稳定QTL将为今后在长江中下游麦区开展软质小麦分子标记辅助育种或分子设计育种发挥重要作用。

参考文献

- [1] 郑雅月, 赵振杰, 赵万春, 董剑, 李晓燕, 高翔. 小麦籽粒硬度研究进展. 麦类作物学报, 2017, 37(7): 915-922
Zheng Y Y, Zhao Z J, Zhao W C, Dong J, Li X Y, Gao X. Progress of research on wheat kernel hardness. Journal of Triticeae Crop, 2017, 37(7): 915-922
- [2] Tu M, Li Y. Toward the genetic basis and multiple QTLs of kernel hardness in wheat. Plants, 2020, 9: 1631
- [3] Giroux M J, Morris C F. Wheat grain hardness results from highly conserved mutations in the friabilin components puroindoline a and b. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1998, 95: 6262-6266
- [4] Sourdille P, Perretant M R, Charmet G, Leroy P, Gautier M F, Joudrier P, Nelson J C, Sorrells M E, Bernard M. Linkage between RFLP markers and genes affecting kernel hardness in wheat. Theoretical and Applied Genetics, 1996, 93: 580-586
- [5] 张福彦, 陈锋, 张建伟, 董中东, 杨保安, 崔党群. 普通小麦中 *Puroindoline b-2* 基因的分子鉴定及表达分析. 植物遗传资源学报, 2014, 15(2): 342-347
Zhang F Y, Chen F, Zhang J W, Dong Z D, Yang B A, Cui D Q. Molecular characterization and expression analysis of puroindoline b-2 alleles in bread wheat. Journal of Plant Genetic Resources, 2014, 15(2): 342-347
- [6] Groos C, Bervasb E, Charmeta G. Genetic analysis of grain protein content, grain hardness and dough rheology in a hard×hard bread wheat progeny. Journal of Cereal Science, 2004, 40: 93-100
- [7] 胡文静, 裔新, 李东升, 张春梅, 高德荣, 张勇. 扬麦 13/C615 重组自交系籽粒蛋白质含量和硬度性状 QTL 分析. 麦类作物学报, 2021, 41(8): 930-936
Hu W J, Yi X, Li D S, Zhang C M, Gao D R, Zhang Y. Genetic analysis and QTL mapping for grain protein content and grain hardness using the RIL population of Yangmai 13/C615. Journal of Triticeae Crop, 2021, 41(8): 930-936
- [8] Van Ooijen J W. JoinMap®4. (2007-05-04) [2023-02-10]. <https://www.kyazma.nl/index.php/JoinMap/Updates/>
- [9] Boehm J D, Ibba M I, Kiszonas A M, See D R, Skinner D Z, Morris C F. Genetic analysis of kernel texture (grain hardness) in a hard red spring wheat (*Triticum aestivum* L.) bi-parental population. Journal of Cereal Science, 2018, 79: 57-65
- [10] Van Ooijen J W. MapQTL®5. (2005-10-04) [2023-02-10]. <https://www.kyazma.nl/index.php/MapQTL/Updates/>
- [11] Ma S W, Wang M, Wu J H, Guo W L, Chen Y M, Li G W, Wang Y P, Shi W M, Xia G M, Fu D L, Kang Z S, Ni F. WheatOmics: A platform combining multiple omics data to accelerate functional genomics studies in wheat. Molecular Plant, 2021, 14: 1965-1968
- [12] 周淼平, 吴宏亚, 余桂红, 任丽娟, 马鸿翔. 软质小麦品质的辅助选择. 麦类作物学报, 2007, 27(3): 445-450
Zhou M P, Wu H Y, Yu G H, Ren L J, Ma H X. Assistant selection on quality of soft wheat. Journal of Triticeae Crops, 2007, 27(3): 445-450
- [13] Tsilo T J, Simsek S, Ohm J B, Hareland G A, Chao S, Anderson J A. Quantitative trait loci influencing endosperm texture, dough-mixing strength, and bread-making properties of the hard red spring wheat breeding lines. Genome, 2011, 54: 460-470
- [14] Mergoum M, Harilal V E, Simsek S, Alamri M S, Schatz B G, Kianian S F, Elias E, Kumar A, Bassi F M. Agronomic and quality QTL mapping in spring wheat. Journal of Plant Breeding and Genetics, 2013, 1: 19-33
- [15] Arbelbide M, Bernardo R. Mixed-model QTL mapping for kernel hardness and dough strength in bread wheat. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112: 885-890
- [16] Ibba M I, Kiszonas A M, See D R, Skinner D Z, Morris C F. Mapping kernel texture in a soft durum (*Triticum turgidum* subsp. durum) wheat population. Journal of Cereal Science, 2019, 85: 20-26
- [17] Kumar A, Mantovani E E, Simsek S, Jain S, Elias E M, Mergoum M. Genome wide genetic dissection of wheat quality and yield related traits and their relationship with grain shape and size traits in an elite×non-adapted bread wheat cross. PLoS ONE, 2019, 14(9): e0221826
- [18] Li J, Cui F, Ding A, Wang X, Wang L, Bao Y, Qi X, Li X, Gao J, Feng D, Wang H. QTL detection of seven quality traits in wheat using two related recombinant inbred line populations. Euphytica, 2012, 183: 207-226
- [19] Li C, Bai G, Chao S, Carver B, Wang Z. Single nucleotide polymorphisms linked to quantitative trait loci for grain quality traits in wheat. The Crop Journal, 2016, 4: 1-11
- [20] Kumar N, Orenday-Ortiz J M, Kiszonas A M, Boehm J D, Morris C F. Genetic analysis of a unique 'super soft' kernel texture phenotype in soft white spring wheat. Journal of Cereal Science, 2019, 85: 162-167
- [21] Kiseleva A A, Leonova I N, Pshenichnikova T A, Salina E A. Dissection of novel candidate genes for grain texture in Russian wheat varieties. Plant Molecular Biology, 2020, 104: 219-233
- [22] El-Feki W M, Byrne P F, Reid S D, Lapitan N L V, Haley S D. Quantitative trait locus mapping for end-use quality traits in hard winter wheat under contrasting soil moisture levels. Crop Science, 2013, 53: 1953-1967
- [23] Crepieux S, Lebreton C, Flament P, Charmet G. Application

- of a new IBD-based QTL mapping method to common wheat breeding population: Analysis of kernel hardness and dough strength. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111: 1409-1419
- [24] Sun X, Marza F, Ma H, Carver B F, Bai G. Mapping quantitative trait loci for quality factors in an inter-class cross of US and Chinese wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 120: 1041-1051
- [25] Wang G, Leonard J M, Ross A S, Peterson C J, Zemetra R S, Campbell K G, Riera-Lizarazu O. Identification of genetic factors controlling kernel hardness and related traits in a recombinant inbred population derived from a soft 'extra-soft' wheat (*Triticum aestivum* L.) cross. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 124: 207-221
- [26] Campbell K G, Christine B J, Gualberto D G, Anderson J A, Giroux M J, Hareland G, Fulcher R G, Sorrells M E, Finney Patrick L. Quantitative trait loci associated with kernel traits in a soft×hard wheat cross. *Crop Science*, 1999, 39: 1184-1195
- [27] Jernigan K L, Godoy J V, Huang M, Zhou Y, Morris C F, Garland-Campbell K A, Zhang Z, Carter A. Genetic dissection of end-use quality traits in adapted soft white winter wheat. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 271
- [28] Aoun M, Carter A H, Ward B P, Morris C F. Genome-wide association mapping of the 'super-soft' kernel texture in white winter wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134: 2547-2559
- [29] Perretant M R, Cadalen T, Charmet G, Sourdille P, Nicolas P, Boeuf C, Tixier M H, Branlard G, Bernard S, Bernard M. QTL analysis of bread-making quality in wheat using a doubled haploid population. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 100: 1167-1175
- [30] 姚金保, 马鸿翔, 张平平, 姚国才, 杨学明, 任丽娟, 张鹏, 周淼平. 小麦优良亲本宁麦9号的研究与利用. *核农学报*, 2012, 26(1): 17-21
- Yao J B, Ma H X, Zhang P P, Yao G C, Yang X M, Ren L J, Zhang P, Zhou M P. Research of wheat elite parent Ningmai 9 and its utilization. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2012, 26(1): 17-21