

不同发育时期小麦粒重性状 QTL 的动态分析

王 晖¹, 兰进好¹, 田纪春²

(¹青岛农业大学农学与植物保护学院作物种质创新与品种改良实验室, 青岛 266109;

²山东农业大学农学院小麦品质育种实验室/国家作物生物学重点实验室, 泰安 271018)

摘要: 利用 6044 × 01-35 构建的重组自交系 (RIL) 群体为试验材料, 对小麦粒重性状进行发育动态 QTL 分析。结果表明, 在小麦花后子粒灌浆的 7 个不同时期, 两个试验点共检测到 16 个与粒重性状相关的 QTL。其中开花后 20d 检测到的单穗粒重 QTL 位于 2A 染色体上, 解释率达 12%, 遗传效应超过 10; 两环境下控制千粒重 QTL 在 7 个时期均被检测到。花后的各个时期均能在 Xgwm448-Xgpw7399 标记区间定位到千粒重 QTL。其中花后 10d 检测到 1 个千粒重 QTL, 位于 2A 染色体的 Xgwm448-Xgpw7399 标记区间, 解释较大的表型变异, 达到 18%。Qtl8、Qtl13 和 Qtl14 均定位在 Xgwm448-Xgpw7399 标记区间的同一位置, 共同解释 11% 的表型变异。花后 20d 和花后 25d 均检测到 1 个 QTL, 位于 2A 染色体的 Xgwm372-Xgwm95 标记区间的不同位点, 均能解释 4% 的表型变异。花后 40d 检测到 1 个 QTL, 位于 1D 染色体的 Xwmc93-Xgpw2224 标记区间, 解释 1% 的表型变异。从连锁群的位置上看, 控制千粒重的 QTL 主要集中在 2A 染色体的 Xgwm448-Xgpw7399 标记区间, 这是一个控制千粒重 QTL 的富集区域, 以期进行精细定位和图位克隆。

关键词: 小麦; RIL 群体; 粒重性状; 动态 QTL

Dynamic QTL Analysis of Kernel Weight in Wheat at Different Developmental Stages

WANG Hui¹, LAN Jin-hao¹, TIAN Ji-chun²

(¹ Laboratory of Crop Variety Improvement and Germplasm, College of Agronomy and Plant Protection,

Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109; ² Laboratory of Wheat Quality Breeding,

State Key Laboratory of Crop Biology, College of Agronomy, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018)

Abstract: Kernel weight is a key factor influencing wheat processing quality, which is determined by quantitative trait loci (QTL). In the present study, a recombinant inbred lines (RIL) population derived from 6044 × 01-35 was used. The results showed that a total sixteen QTLs of kernel weight were detected in the different seed filling periods. One important QTL of kernel weight per spike detected in 10 days after flowering was located on chromosome 2A and accounted for 12%, and its genetic effect is more than 10. QTLs of thousand kernel weight were detected in the seven periods. QTLs of thousand kernel weight were detected in the interval from Xgwm448 to Xgpw7399 each period after flowering. One QTL of thousand kernel weight was detected 10 days after flowering which was on chromosome 2A, the interval from Xgwm448 to Xgpw7399 and explained 18% of phenotypic variance. Qtl8, Qtl13 and Qtl14 were located on the same locus the interval from Xgwm448 to Xgpw7399, which explained 11% of phenotypic variance together. Each one QTL was detected on different locuses of chromosome 2A, the interval from Xgwm372-Xgwm95, which explained 4% of phenotypic variance each. One QTL of thousand kernel weight was detected 40 days after flowering which was on chromosome 1D, the interval from Xwmc93 to Xgpw2224 explained 1% of phenotypic variance. QTLs of thousand kernel weight mostly located in the linkage group 2A, the interval from Xgwm448 to Xgpw7399, which was a rich domain on QTLs, in order to fine mapping and map-based cloning of genes control-

收稿日期: 2011-10-26 修回日期: 2011-12-08

基金项目: 国家重点基础研究发展计划 (“973” 计划) (2009CB118301); 国家自然科学基金 (30971764)

作者简介: 王晖, 硕士, 主要从事小麦分子育种研究。E-mail: wanghui866@163.com

通信作者: 兰进好, 副教授, 主要从事作物分子育种研究。E-mail: jin hao2005@163.com,

田纪春, 教授, 主要从事小麦遗传育种研究

ling thousand kernel weight in wheat.

Key words: Wheat; RIL populations; Kernel weight traits; QTL mapping for developmental behavior

高产和超高产是小麦育种的核心目标。在高产栽培条件下,穗粒重是影响产量的主要因素,对产量的再提高起主导作用^[1]。小麦粒重性状属数量遗传,其遗传特性受微效多基因控制,遗传力较高^[2],相比其他产量因素而言,受环境影响最小。在群体条件下增加穗粒重是提高品种群体产量潜力的关键^[3]。近年来随着生产水平的提高,改良和提高粒重性状显得尤为重要^[4]。粒重的增加贯穿于整个灌浆期,其过程一直进行着与粒重相关的数量性状基因的动态表达。应用粒重发育过程中的 QTL 表达效应能获得更多的遗传信息,对于调控粒重的增加,提高小麦产量具有重要意义。

小麦粒重 QTL 的研究开始较晚,直到 20 世纪 90 年代才见报道。Varshney 等^[5]借助高粒重的 RS111 和低粒重的中国春杂交的后代群体,证明 8 条染色体(1A、1D、2B、4B、5B、6B、7A、7D)携带控制粒重的 QTL,其中,在 1A、2B、和 7A 上的 QTL 是提高粒重的重要基因。Ammiraju 等^[6]利用 RIL 群体 113 个家系进行千粒重 QTL 分析,发现了 3 个 ISSR 标记与降低粒重 QTL 连锁,4 个 ISSR 与增高粒重 QTL 连锁,并将 3 个降低粒重 QTL 定位于 6BL、2DL 和 1DS 染色体上。Li 等^[7]应用 Chuang35050 和 Shannong483 的 RILs 群体,在 5 个环境中检测到 5 个控制千粒重的 QTL,单个 QTL 可解释表型变异的 10.38%~22.98%。前述均为成熟期小麦粒重 QTL 的传统定位,其表达效应为基因表达的累积效应,周元昌等^[8]将这种数量性状 QTL 定位称为静态定位(static mapping, SM)。为研究作物性状发育过程中 QTL 动态表达特性,吴为人等^[9]提出了动态定位(dynamic mapping, DM)或称为与时间相关的 QTL 定位(time-related QTL mapping)^[10],Zhu^[11]在此基础上提出的估算条件遗传方差分量和预测条件遗传效应的统计分析方法,能有效的检测出特定时段内基因表达的净效应。何慈信等^[12]对水稻穗干物质重发育动态 QTL 进行了分析,检测到 14 个非条件和条件 QTL,证明基因在水稻发育过程中以一定的时空方式表达。Wang 等^[13]利用 Hanxuan10 和 Lumai14 构建的 RIL 群体对小麦株高进行动态定位,应用非条件 QTL 作图方法发现

5 个加性效应 QTL 和 8 个上位性效应 QTL,应用条件 QTL 作图方法发现 6 个加性效应 QTL 和 3 个上位性效应 QTL。李卫华等^[14]利用条件复合作图法对小麦不同时期 GMP 含量进行 QTL 定位,在子粒灌浆的 5 个时期检测到 8 个条件 QTL,但没有 1 个 QTL 在 5 个时期都有效应。这些研究表明,静态定位只能得到发育过程某个时期以前基因表达的累加效应,而许多性状的 QTL 在不同时期均有表达,在对数量性状进行分子标记辅助选择时,应对不同时期的 QTL 进行选择才能达到理想效果^[15]。前人对小麦粒重 QTL 的研究多限于成熟期最终粒重的研究,不能准确的了解在子粒灌浆过程中粒重的动态 QTL 表达。

本研究以小麦 RIL 群体为试验材料进行粒重的发育动态 QTL 分析,重点研究在小麦子粒灌浆过程中影响粒重增加的 QTL 的效应,以及发育动态 QTL 的时空表达特性。本试验旨在通过小麦粒重的发育动态 QTL 的分析,获得更多小麦粒重 QTL 的遗传信息,为小麦高产育种的分子标记辅助选择提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为本实验室自主构建的重组自交系群体。由山东农业大学提供的普通小麦 01-35(♀)×6044(♂)杂交得到 F₁,后经连续多年“一粒传法”获得 F₉,共 187 个株系作为试验材料。

1.2 田间试验设计

于青岛农业大学实验站(莱阳,2009 年)和青岛农科院京口实验站(青岛,2010 年)两地种植 RIL 群体及父母本。随机区组设计,单行区,3 次重复,行长 3m,行距 0.25m,株距 0.15m。每个重复的开始和结束增设保护行。田间管理同青岛农业大学和青岛农科院品比试验田。选择开花期、长相、长势、穗子大小基本一致,无病虫害的单穗进行挂牌标记。每个材料选取 50 个穗子,开花后 10d 开始取样。每次取样随机采集 5 个麦穗,剥取全部子粒放入烘箱,于 105℃杀青 10min,80℃烘 24h,称干重并记录。每隔 5d 采样 1 次,直至子粒干重不再增加为止(因天气原因,在莱阳试验点仅仅调查了最终粒重性状,在青岛

试验点对粒重性状做了动态调查)。子粒称重用万分之一电子分析天平。

1.3 数据统计和图谱构建

陈佳慧等^[16]利用均匀分布于染色体上的 SSR 引物(Xgwm 引物 188 对,Xbarc 引物 133 对,Xcfa 引物 9 对,Xcfd 引物 36 对,Xgdm 引物 19 对,Xpsp 引物 22 对,Xwmc 引物 65 对和 Xgpw 引物 500 对,引物序列来源于 <http://wheat.pw.usda.gov>)进行亲本间多态性筛选,共 76 对引物呈现多态性。应用 Mapmakerv3.0 计算标记间的连锁关系绘制遗传图谱,采用 WinQTLCart2.5 软件进行 QTL 效应分析。初步构建的连锁图谱总长 714cM,标记间平均距离 9.39cM。本研究借助此图谱为基础,对不同发育时期小麦粒重 QTL 进行动态分析。表型数据应用 DPS7.05 软件进行处理。

表 1 不同时期小麦亲本及 RIL 群体的粒重分布

Table 1 Distribution of grain weight in parents and RIL populations of wheat among different developmental stages

调查日期 Measuring date	亲本 Parents		RIL 群体 RIL population					
	6044	01-35	平均值 Mean	标准差 s	最大值 Max.	最小值 Min.	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
5 月 18 日	0.087	0.17	0.087	0.0027	0.20	0.013	0.55	0.63
May 18	4.41	4.25	3.30	0.0760	6.56	0.78	0.11	-0.017
5 月 23 日	0.19	0.33	0.23	0.0048	0.50	0.07	0.66	1.12
May 23	7.34	9.35	7.27	0.1000	12.40	2.96	0.14	0.48
5 月 28 日	0.38	0.67	0.47	0.0099	0.90	0.17	0.26	-0.091
May 28	12.56	16.81	13.77	0.1900	20.58	6.16	-0.025	-0.14
6 月 2 日	0.98	1.10	0.83	0.0150	1.40	0.44	0.44	-0.078
June 2	24.92	29.29	23.93	0.3100	33.53	13.13	-0.27	-0.54
6 月 7 日	1.35	1.88	1.31	0.0210	2.03	0.65	0.046	-0.31
June 7	32.74	44.68	36.32	0.4400	51.27	19.35	-0.34	-0.70
6 月 12 日	1.65	2.14	1.57	0.0290	2.54	0.61	0.042	-0.43
June 12	41.95	51.36	42.89	0.5600	64.73	19.26	-0.31	-0.0071
6 月 17 日	1.88	2.24	1.70	0.0340	3.22	0.83	0.64	0.44
June 17	44.33	56.08	47.38	0.5700	63.00	26.85	-0.47	-0.23

表中上为单穗粒重,下为千粒重

The first line is the kernel weight per spike(KWPS),the second line is the thousand kernel weight(TKW)

2.2 不同发育时期小麦单穗粒重和千粒重的动态 QTL 分析

利用 Mapmaker/EXP version3.0 和 WinQTLCart2.5 软件进行遗传连锁图谱的绘制和 QTL 效应的分析,当 LOD 值≥2.5 时,认为在此位点有 1 个 QTL。通过作图分析,共检测到 16 个与千粒重和穗粒重有关的 QTL。

2 结果与分析

2.1 粒重的表现型分析

在 7 个不同时期 RIL 群体和亲本的单穗粒重和千粒重的表型值见表 1。由表 1 可以看出,在 7 个不同的发育时期,两个亲本间均有差异,且亲本间的差异随着发育时期增加而逐渐加大。亲本的单穗粒重和千粒重在 6 月 7 日(花后 30d)到 6 月 12 日(花后 35d)间增长最快,RIL 群体单穗粒重和千粒重均在 6 月 2 日(花后 25d)到 6 月 7 日(花后 30d)间增长最快。由表 1 还可看出每个发育时期 RIL 群体均有单穗粒重和千粒重超亲家系的出现,说明 RIL 群体的表现型值存在较大的变异。群体分离的连续性符合正态分布,偏度值和峰度值的绝对值均小于 1.0,表现为典型的数量性状遗传。

2.2.1 小麦单穗粒重的动态 QTL 分析 在青岛试验点,不同时期内只有在 5 月 28 日(花后 20d)检测到 1 个 QTL,位于 1D 染色体上 Xcfd72-Xwmc93 的标记区间,可解释 12% 的表型变异。在其他的 6 个时期均未检测到影响单穗粒重的 QTL。2009 年莱阳试验点,也仅检测到控制单穗粒重的 1 个 QTL,位于染色体 4A 上的 Xgpw-

2166-Xbarc106 标记区间,可解释 8% 的表型变异(表 2)。Qtl2 的解释率为 12%,增效遗传效应超过 10,是一个较为重要的 QTL,但是在其他时间均没有检测到这个 QTL,所以需要对这个 QTL 进行精细定位才能详细地了解其遗传基础。

表 2 不同时期小麦穗粒重 QTL 的加性效应

Table 2 Additive effects on kernel weight per spike QTL at different stages in wheat

性状	地点	QTL	连锁群	标记区间	遗传距离	LOD 值	加性效应	解释率(%)
Trait	site		Linkage	Flanking marker	Position	LOD Value	Additive effect	R ²
穗粒重 KWPS	莱阳	Qtl1	4A	Xgpw2166-Xbarc106	60.4	2.89	-0.13	8
	青岛	Qtl2	1D	Xcfd72-Xwmc93	71.2	2.89	0.05	12

2.2.2 小麦千粒重的动态 QTL 分析 莱阳试验点共定位了 3 个控制千粒重的非条件 QTL,分别位于染色体 2A、4A 和 6A 的 Xgwm448-Xgpw7399、Xbarc106-Xbarc52 和 Xgpw4142-Xbarc113 标记区间上,分别解释 25%、22% 和 7% 的表型变异。在青岛试验点,2011 年 5 月 18 日(花后 10d)千粒重 QTL 定位于染色体 2A 上 Xgwm448-Xgpw7399 标记区间,可解释 18% 的表型变异;5 月 23 日(花后 15d)千粒重 QTL 定位于染色体 2A 上 Xgwm448-Xgpw7399 标记区间,可解释 5% 的表型变异;5 月 28 日(花后 20d)检测到两个千粒重 QTL,分别定位于染色体 2A 的 Xgwm448-Xgpw7399 和 Xgwm372-Xgwm95 标记区间,分别解释 5% 和 4% 的表型变异;6 月 2 日(花后

25d)检测到 3 个千粒重 QTL,位于染色体 2A 的 Xgwm372-Xgwm95、Xgwm448-Xgpw7399 以及染色体 4A 的 Xgpw2228-Xwmc501 标记区间,解释 4%、8% 和 2% 的表型变异;6 月 7 日(花后 30d)千粒重 QTL 定位于染色体 2A 的 Xgwm448-Xgpw7399 标记区间,解释 3% 的表型变异;6 月 12 日(花后 35d)千粒重 QTL 定位于染色体 2A 的 Xgwm448-Xgpw7399 标记区间,解释 3% 的表型变异;6 月 16 日(花后 40d)千粒重 QTL 检测到两个,定位于染色体 1D 和 2A 的 Xwmc93-Xgpw2224 和 Xgwm448-Xgpw7399 标记区间,分别解释 1% 和 5% 的表型变异。其中 5 月 18 日(花后 10d)的千粒重 QTL 解释率达到 18%,遗传效应>10(表 3,图 1)。

表 3 不同时期小麦千粒重 QTL 的加性效应

Table 3 Additive effects on thousand kernel weight QTL at different stages in wheat

性状	调查日期	位点	连锁群	标记区间	遗传距离	LOD 值	加性效应	解释率(%)
Trait	Measuring date	QTL	Linkage	Flanking marker	Position	LOD Value	Additive effect	R ²
千粒重 TKW	2010-6-20	Qtl3	6A	Xgpw4142-Xbarc113	2.5	2.81	2.47	7
		Qtl4	4A	Xbarc106-Xbarc52	107.8	3.48	4.31	22
		Qtl5	2A	Xgwm448-Xgpw7399	92.5	4.31	5.33	25
	2011-5-18	Qtl6	2A	Xgwm448-Xgpw7399	100.1	4.87	0.69	18
	2011-5-23	Qtl7	2A	Xgwm448-Xgpw7399	96.6	3.94	0.65	5
	2011-5-28	Qtl8	2A	Xgwm448-Xgpw7399	101.9	4.79	0.52	5
		Qtl9	2A	Xgwm372-Xgwm95	47.1	4.06	-0.31	4
		Qtl10	4A	Xgpw2228-Xwmc501	0.2	3.26	0.25	2
	2011-6-2	Qtl11	2A	Xgwm372-Xgwm95	44.4	5.06	-0.24	4
		Qtl12	2A	Xgwm448-Xgpw7399	101.4	10.67	0.95	8
		Qtl13	2A	Xgwm448-Xgpw7399	101.9	7.52	0.65	3
	2011-6-12	Qtl14	2A	Xgwm448-Xgpw7399	101.9	8.80	0.68	3
	2011-6-16	Qtl15	1D	Xwmc93-Xgpw2224	84.0	3.00	0.36	1
		Qtl16	2A	Xgwm448-Xgpw7399	98.1	8.59	0.85	5

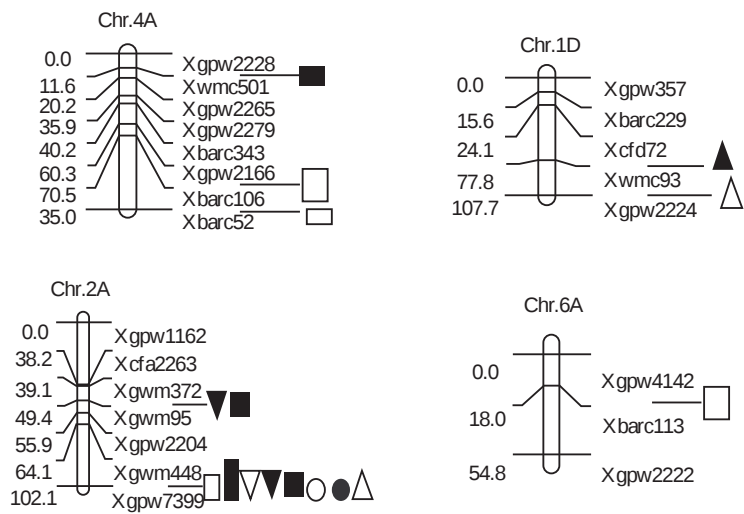


图 1 小麦单穗粒重和千粒重 QTL 位在染色体上的位置

Fig. 1 QTLs conferring kernel weight per spike and thousand kernel weight in chromosomes

▲分别表示 2010、2011-5-28 的单穗粒重 QTL; ▣ ▤ ▥ ▦ ▧ ▨ 分别表示 2010、2011-5-18、2011-5-23、2011-5-28、2011-6-02、2011-6-07、2011-6-12 和 2011-6-16 的千粒重 QTL

▲QTLs for kernel weight per spike 2010 and 2011-5-28; ▣ ▤ ▥ ▦ ▧ ▨ QTLs for thousand kernel weight 2010、2011-5-18、2011-5-23、2011-5-28、2011-6-02、2011-6-07、2011-6-12 and 2011-6-16

3 讨论

粒重是小麦高产的重要指标之一,在高产栽培条件下,穗粒重是影响产量的主要矛盾,对产量的再提高起主导作用^[1]。QTL 的动态定位法可以有效的利用性状发育过程中的遗传信息,大幅度提高 QTL 定位的灵敏度和准确性,并能揭示 QTL 的表达动态^[17]。利用分子标记构建的遗传连锁图谱对小麦粒重的发育动态进行 QTL 分析,可以在分子水平上阐述控制小麦粒重的基因表达的时空方式,丰富小麦高产理论基础。目前对控制小麦粒重 QTL 进行发育动态分析的研究,在国内外均为少见,这将为刚刚兴起的分子栽培学新领域的研究奠定理论基础。

本研究在不同时间不同环境下得到的 QTL 数量较少,总结原因如下:(1)发育遗传学认为基因表达具有时空性和选择性,也就是基因表达在作物生长发育的不同时期或不同环境表达是不同的^[18]。(2)在进行田间性状调查时,由于天气原因莱阳试验点的数据只进行了最终粒重性状的调查,青岛试验点进行了田间数据的动态调查。(3)QTL 定位结果往往取决于构建图谱的饱和度,标记越多精度越高^[19]。单穗粒重在其中的 6 个时期没有检测到,可能与图谱饱和度不高有关。(4)在本研究中,莱阳

和青岛试验点检测到的 QTL 重复性不高,可信度不高。本研究利用 972 对 SSR 引物进行多态性筛选,但是只有 76 对引物呈现多态性,数目偏少可能也会影响试验结果;另外本试验所应用的 RIL 群体包含 187 个家系,群体不是很大。这两个因素直接限制了检测到的 QTL 数目,很可能有一些基因效应较弱的 QTL 没有检测出来,也就导致一些在不同时期都表达或不同环境条件下同一时期表达的 QTL 没有检测出来^[19]。

本研究在陈佳慧等^[16]构建的遗传图谱(图谱总长 714cM,标记间平均距离 9.39cM)基础上,共检测到 2 个单穗粒重 QTL 和 14 个千粒重 QTL(图 1)。这些动态 QTL 集中在染色体 1D、2A、4A 和 6A 上,分布于 Xgwm448-Xgwm7399、Xgwm372-Xgwm95、Xgwm4142-Xbarc113、Xbarc106-Xbarc52、Xgwm2166-Xbarc106、Xgwm2228-Xwmc501 标记区间,其中在 5 月 28 日(花后 20d)检测到的单穗粒重 QTL 贡献率能达到 12%,遗传效应超过 10。千粒重 QTL 定位较多,5 月 18 日(花后 10d)、5 月 23 日(花后 15d)、5 月 28 日(花后 20d)、6 月 2 日(花后 25d)、6 月 7 日(花后 30d)、6 月 12 日(花后 35d)和 6 月 16 日(花后 40d)均有千粒重 QTL 定位,在遗传图谱上集中在 Xgwm448-Xgwm7399 和 Xgwm372-Xgwm95 标记区间,这与陈佳慧^[20]的研究结果相一致。

目前大多数 QTL 定位的精度在 10 ~ 20cM, 这一精度无法区分是单个基因还是多个 QTL 位点连锁的多基因成分, 要进一步理解 QTL 的遗传结构进而克隆 QTL, 影响同一性状的多个 QTL 必须分别精细定位在染色体的不同位点上^[21]。吴金红等^[22]将水稻稻瘟病抗性基因 *Pi-2(t)* 精细定位在 RG64 和 AP22 之间, 遗传距离分别为 0.9cM 和 1.2cM。Yamamoto 等^[23]利用近等基因系配组的分离群体, 精细定位了控制水稻抽穗期的 3 个 QTL。本研究得到的千粒重 QTL 的集中区域为染色体 2A 的 Xgwm448-Xgpcw7399 标记区间, 可进一步进行精细定位和图位克隆。

参考文献

[1] 胡延吉, 赵檀方. 小麦高产育种中粒重作用的研究[J]. 作物学报, 1995, 26(6): 671-678

[2] 梅方竹, 周广生, 朱旭彤. 小麦粒重在产量构成中的作用及提高粒重的技术措施[J]. 湖北农业科学, 2001(2): 21-23

[3] 王辉, 孙道杰, 闵东红, 等. 关中地区小麦超高产育种问题探讨[J]. 西北农林大学学报, 2001, 29(1): 126-131

[4] 殷波, 常成, 张海萍, 等. 小麦重组自交系群体灌浆速率与粒重的关系[J]. 江苏农业科学, 2009(2): 83-85

[5] 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

[6] Ammiraju J S, Dholakia B B, Santra D K, et al. Identification of inter simple sequence repeat (ISSR) markers associated with seed size in wheat[J]. Theor Appl Genet, 2001, 102: 726-732

[7] Li S S, Jia J Z, Wei X Y, et al. A intervarietal genetic map and QTL analysis for yield traits in wheat[J]. Mol Breed, 2007, 20: 167-178

[8] 周元昌, 陈启峰, 吴为人, 等. 作物 QTL 定位研究进展[J]. 福

建大学学报, 2000, 29(2): 138-144

[9] 吴为人, 李维明, 卢浩然. 数量性状基因座的动态定位策略[J]. 生物数学学报, 1997, 12(5): 490-495

[10] Wu W R, Li W M, Tang D Z, et al. Time related mapping of quantitative trait loci underlying tiller number in rice[J]. Genetics, 1999, 151: 297-303

[11] Zhu J. Mixed model approaches of mapping genes for complex quantitative traits[J]. J Zhejiang Univ: Agric & Life Sci, 1999, 33(3): 327-335

[12] 何慈信, 朱军, 严菊强, 等. 水稻穗干物质重发育动态的 QTL 定位[J]. 中国农业科学, 2000, 33(1): 24-32

[13] Wang Z H, Wu X S, Ren Q, et al. QTL mapping for developmental behavior of plant height in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Euphytica, 2010, 174: 447-458

[14] 李卫华, 尤明山, 刘伟, 等. 小麦 GMP 含量发育动态的 QTL 定位[J]. 作物学报, 2006, 32(7): 995-1000

[15] 刘宾, 赵亮, 张坤普, 等. 小麦株高发育动态 QTL 定位[J]. 中国农业科学, 2010, 43(22): 4562-4570

[16] 陈佳慧, 兰进好, 王晖, 等. 小麦 RIL 群体 SSR 分子标记偏分离的遗传分析[J]. 麦类作物学报, 2011, 31(3): 407-410

[17] Yan J Q, Zhu J, He C X. Quantitative trait loci analysis for the developmental behavior of tiller number in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 1998, 97: 267-274

[18] Atchley W R, Zhu J. Developmental quantitative genetics, conditional epigenetic variability and growth in mice [J]. Genetics, 1997, 147: 765-776

[19] 韩英鹏, 滕卫丽, 徐香玲, 等. 不同发育时期大豆子粒干物质积累的 QTL 动态分析[J]. 中国农业科学, 2010, 43(7): 1328-1338

[20] 陈佳慧. 小麦遗传连锁图谱构建及子粒构型和千粒重 QTL 初步定位[D]. 青岛: 青岛农业大学, 2011

[21] 刘宾. 小麦主要农艺性状的条件和非条件 QTL 定位[D]. 泰安: 山东农业大学, 2011

[22] 吴金红, 蒋江松, 陈惠兰, 等. 水稻稻瘟病抗性基因 *Pi-2(t)* 的精细定位[J]. 作物学报, 2002, 28(4): 505-509

[23] Yamamoto T, Kuboki Y, Lin S Y, et al. Fine mapping of quantitative trait loci Hd1, Hd2 and Hd3, controlling heading date of rice, as single Mendelian factors [J]. Theor Appl Genet, 1998, 97: 37-44