

高粱子粒单宁含量和颜色 QTL 分析

白春明, 王春语, 王平, 朱振兴, 陆晓春

(辽宁省农业科学院创新中心, 沈阳 110161)

摘要:高粱在我国酿酒行业和农业结构调整中均有重要作用。子粒单宁含量和粒色是高粱两个重要的品质性状,但有关高粱子粒单宁和粒色分子遗传的报道还较少。本研究用白粒低单宁的 BTx623 与浅粉高单宁 Rio 两个品种为亲本,构建了含 325 个株系的重组自交系基因定位群体,开展高粱子粒单宁和粒色基因定位研究。筛选出 118 个 SSR 标记和 8 个 INDEL 亲本多态性标记用于定位群体株系的基因型检测,结合亲本和定位群体子粒单宁和粒色 2 年测定数据,采用 QTL IciMapping 4.1 软件中的完备区间作图法,对高粱子粒单宁和粒色 2 个性状进行 QTL 定位,共检测到 3 个与单宁含量相关和 6 个粒色相关的 QTL 位点。与单宁含量相关的 QTL *qTan4-1* 即为已克隆的 *Sb04g031730*,另外检测到新的 *qTan1-1* (txp11 ~ txp279, 贡献率 1.29%) 和 *qTan2-1* (txp298 ~ SB1292, 贡献率 1.28%),但 2014 年未检测到。控制粒色的 6 个 QTL 中,*qGCI-1* (贡献率 1.00% 和 12.03%) 在 txp11 ~ txp279 之间;*qGCI-2* (贡献率 2.64% 和 16.96%) 在 txp43 ~ txp11 之间;*qGCI-3* (2014 年贡献率 22.81%) 在 1d1A3 ~ sam44127 标记之间;*qGC2-1* (2014 年贡献率 1.00%) 在 txp72 ~ txp298 之间;*qGC2-2* (贡献率 1.19% 和 3.66%) 在 txp298 ~ SB1292 之间;*qGC6-1* (2015 年贡献率 15.08%) 在 txp57 ~ sam43683 之间。本研究为高粱子粒单宁和粒色 2 个性状的精细定位、基因克隆和分子标记辅助选择研究奠定了基础。

关键词:高粱;粒色;单宁;QTL

QTLs Analysis of Tannin Content and Color of Grain in Sorghum

BAI Chun-ming, WANG Chun-yu, WANG Ping, ZHU Zhen-xing, LU Xiao-chun

(Innovation Center, Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Shenyang 110161)

Abstract: Sorghum plays an important role in brewing liquor and adjusting crops planted in agriculture in China. The tannin and the color of grain are two important quality traits, but less molecular genetic researches of these two traits were reported. In this study, recombinant inbred lines with 325 lines were constructed using BTx623 (white grain and low tannin) and Rio (pink grain and high tannin) as parents for gene mapping of tannin and color of sorghum grain. Total 126 markers (118 SSRs and 8 Indel) were screened to identify population genotypes, and used two years measured phenotype data to map genes through inclusive composite interval mapping (ICIM) method. Totally 3 and 6 QTLs were mapped with related to content of grain tannin and seed color respectively. For tannin content, one known tannin regulated gene *Sb04g031730* were located in the QTL *qTan4-1*, and the other two QTLs, *qTan1-1* (txp11-txp279, rate of contribution 1.29%) and *qTan2-1* (txp298-SB1292, rate of contribution 1.28%), were new loci related with sorghum tannin content. In grain color QTL analysis, *qGCI-1* (rate of contribution 1.00% and 12.03%), *qGCI-2* (rate of contribution 2.64% and 16.96%), *qGCI-3* (2014, rate of contribution 22.81%), *qGC2-1* (2014, rate of contribution 1.00%), *qGC2-2* (rate of contribution 1.19% and 3.66%) and *qGC6-1* (2015, rate of contribution 15.08%) were mapped between txp11-txp279, txp43-txp11, 1d1A3-sam44127, txp72-txp298 and txp298-SB1292, txp57-sam43683 (chr6) respectively. Our study laid the foundation and provided new data for genetic regulation of grain tannins and color and foundation for gene cloning.

收稿日期:2017-03-18 修回日期:2017-03-30 网络出版日期:2017-08-14

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20170814.0927.002.html>

基金项目:国家高粱产业技术体系(CARS-06-01-06);国家自然科学基金(31601627);辽宁省科学技术计划项目(2014027018)

第一作者主要从事高粱分子改良研究。E-mail:baichunming82@163.com

通信作者:陆晓春,主要从事作物分子改良研究。E-mail:luxiaochun2000@126.com

Key words: sorghum; grain color; tannin; QTL

高粱 [*Sorghum bicolor* (L.) Moench, $2n = 20$] 是仅次于玉米、小麦、水稻和大麦的世界第五大禾谷类作物,至今仍是非洲等很多国家的主要粮食作物。目前在我国酿酒行业和农业结构方式改变上占有重要地位^[1],如五粮液、泸州老窖、郎酒、茅台等名优白酒均以高粱为主要酿造原料^[2]。近两年我国高粱年进口量达千万吨,创历史新高,多替代玉米用于饲料中,而且随着我国玉米种植面积调减,高粱种植面积有增加趋势。

单宁含量高是成为名酒原料的主要原因。单宁又称单宁酸,主要存在于高粱外种皮中^[3]。水稻、小麦和玉米等作物子粒中不含有单宁。此外,高单宁抑制蛋白质的消化,具有高的抗氧化能力,高粱也用于幼畜和家禽的饲料中抵御痢疾等疾病^[4-5]。控制高粱子粒单宁生物合成的基因目前已克隆了一个,其编码 WD40 蛋白质,命名为 *Tan1* (*Sb04g031730*)^[4]。通过高粱色素沉积性状全基因组关联分析也定位了 2 个与单宁含量有关的位点,一个是位于第 1 染色体 1.16 ~ 1.23 Mb 区间,推测候选基因为 *Sb01g001230*,该基因编码谷胱甘肽-S-转移酶;另外一个位点在第 2 染色体 8.075 ~ 8.45 Mb 区间,推测 *Sb02g006390* 为单宁合成候选基因,其编码 bHLH 类转录因子,该基因与有色种皮基因位点 B_2 同位。

通常情况下高粱子粒颜色越深单宁含量越高,但粒色并不是判断高粱是否含有单宁的可靠指标^[6]。高粱子粒颜色受多种因素影响,如外果皮色、中果皮厚度、种皮的有无等^[7]。高粱外果皮色由 R (红色)和 Y (黄色) 2 个基因控制^[3],这 2 个基因相互作用形成各种颜色,即黄色($rrY_$)、红色($R_Y_$)和白色($RRyy, rryy$)^[8]。E. S. Mace 等^[9]发现控制高粱粒色的 Y 基因在第 1 条染色体上 121.9 ~ 128.8 cM 区间,与 SSR 标记 *txp279* 紧密连锁,根据玉米果皮色 $p1$ 基因^[10],同源推测高粱 Y 基因为 *Sb01g037670*,该基因编码 MYB 转录因子。另外控制外果皮色的 R 基因定位于第 3 条染色体 RFLP 标记 *umc63* 和 SSR 标记 *txp120* 之间^[9]。E. S. Mace 等^[9]报道了一个果皮色强化基因 I, RYI 子粒呈暗红色, RYi 为粉红色,该基因在 SBI-07 91.1 ~ 103.3 cM 区间,与 SSR 标记 *msbcir300* 紧密连锁。有关中果皮薄(Z)和厚(z)基因定位在第 2 条染色体 89.9 ~ 104.4 cM 区间,与 SSR 标记 *txp298* 和 *SbAGAB03* 紧密连锁^[9]。控制种皮的有无由 2 个基因位点决定,

当这 2 个基因均处于显性时就有种皮,如果再存在扩散因子(*spreader*)基因(S),则外果皮出现褐色,而隐性基因 s 则抑制外果皮出现褐色^[3]。控制种皮颜色的基因有 2 个(B_1 和 B_2),基因 B_2 定位在第 2 染色体 32.3 ~ 36 cM 区间,与 SSR 标记 *txp304* 紧密连锁^[9]。M. G. S. Fernandez 等^[11]利用黄色胚乳 KS115 和白色胚乳 *Macia* 高粱为亲本构建重组自交系,研究高粱胚乳颜色和子粒类胡萝卜素含量的数量性状 QTL 定位,结果表明胚乳颜色相关 QTL 分别定位在第 1、2、3、5、6、7、8 和 10 染色体上。

子粒单宁和粒色是成为名酒原料的两个重要的农艺性状。除了克隆到高粱单宁调控基因 *Tan1* 外,尚未有其他单宁含量和子粒颜色调控基因克隆的报道,尤其是高粱子粒颜色的定位研究几乎都是 20 世纪 80 年代前的研究结果。为了进一步加强和丰富高粱子粒单宁和粒色分子遗传研究,本试验利用高粱基因组测序品种 BTx623^[12]和甜高粱 Rio 构建的重组自交系群体,开展高粱子粒单宁和粒色 2 个性状的 QTL 定位研究,为其相关候选基因筛选和开展分子标记辅助选择育种奠定基础。

1 材料与方法

1.1 基因定位群体的构建

以白粒低单宁的高粱品种 BTx623 作母本,浅粉高单宁甜高粱 Rio 作父本杂交获得 F_1 ,种植 F_1 单株获得 F_2 单株 1000 株,按单粒传法加代到 F_6 ,从 F_6 选 400 单株, F_7 按株系种植,评价株系纯合度,挑选纯合株系套袋自交,构建了包含 325 个株系的重组自交系群体(RIL, recombination inbred line)。

1.2 定位群体田间种植和表型鉴定

田间种植试验于辽宁省农业科学院沈阳和海南高粱试验田进行。2014-2015 年在沈阳种植 P_1 、 P_2 和重组自交系群体。田间设置行距 40 cm,行长 2 m,株距 15 cm, RIL 群体每个株系种植 3 行,3 次重复。田间管理按照正常水肥。收获 5 株用于单宁含量和粒色测定,最终从 325 个株系的重组自交系中选择了 189 个株系用于高粱子粒单宁和粒色 QTL 定位研究。

子粒颜色测定:成熟期人为肉眼判断,按子粒的实际颜色记载,如红、白、橙色等,白粒(带淡黄色点)用 0 表示,黄色粒用 1 表示,浅粉色粒(白带红点)用 2 表示,橙色粒用 3 表示,红色粒用 4 表示。

单宁含量测定:本试验使用 FOSS 公司生产的

Infratec™ 1241 V5.11SP1 近红外谷物分析仪(自带高粱定标模型)测定单宁含量。波长范围:570 ~ 1100 nm;每次开机扫描光谱前,仪器预热 30 min。将脱粒后的待测高粱子粒装入样品杯,每个株系重复 3 次,每次 200 g,每个重复扫描 5 次,将平均光谱保存为样品的最终光谱,从而消除由装样紧实度以及样品粒度不同所造成的误差。

1.3 DNA 提取、PCR 反应体系及聚丙烯酰胺凝胶电泳

在植株抽穗期取 RIL 群体中 189 个株系和亲本的叶片,采用改良 CTAB 法提取其 DNA 并纯化。PCR 反应采用 BIO-RAD T100™ Thermal cycler PCR 仪。PCR 扩增反应体系:高粱基因组 DNA 1 μ L,上下游引物各 1 μ L,2 \times Taq PCR Master Mix 12.5 μ L, ddH₂O 9.5 μ L,总体积 25 μ L。PCR 扩增程序:94 $^{\circ}$ C 预变性 3 min;94 $^{\circ}$ C 变性 30 s,55 ~ 60 $^{\circ}$ C (温度根据所有引物不同而异)退火 30 s,72 $^{\circ}$ C 延伸 45 s,34 个循环,72 $^{\circ}$ C 延伸 5 min,4 $^{\circ}$ C 保存。PCR 产物用 8% 聚丙烯酰胺凝胶电泳,银染方法显色。

1.4 分子标记连锁图谱的构建

挑选均匀分布于高粱基因组 10 条染色体上的 798 对 SSR 引物^[13-15]以及 73 对 Indel 引物,用于 2 个亲本多态性标记的筛选,最终筛选到 126 对多态性标记用于基因定位研究。Indel 引物源于实验室 634 份高粱简化基因组测序分析数据,所有引物委托英潍捷基(上海)贸易有限公司合成(INVITRO-GEN TRADING(SHANGHAI)CO.,LTD)。

利用筛选到的亲本多态性标记鉴定 189 株系基因型,将与母本 BTx623 相同带型记为“B = 0”,与父

本 Rio 相同带型记为“A = 2”,杂合带标记为“H = 1”,缺失或模糊带标记为“X = -1”。根据 QTL Ici-Mapping 4.1 软件(<http://www.isbreeding.net/software/>)要求格式建立数据文件,以 LOD \geq 2.5 确定连锁群及分子标记顺序,进行重组率和遗传图距的转换,绘制遗传连锁图谱^[16]。

1.5 QTL 定位分析

利用 QTL IciMapping 4.1 软件中的完备区间作图法对 RIL 群体的粒色和单宁相关性状进行 QTL 作图和遗传效应分析,以 LOD \geq 2.5 确定 QTL 的存在性^[16-18]。

2 结果与分析

2.1 亲本及 RIL 群体单宁和粒色的农艺性状表现

在沈阳地区的 2 年调查结果显示,亲本 BTx623 和 Rio 间子粒单宁和颜色具有明显的差异(表 1)。在利用这 2 个品种构建的 RIL 群体中,用于基因定位的 189 个株系这 2 个性状也存在较丰富的表型变异(表 1)。2 年单宁含量变异范围为 0.10% ~ 3.03%,多数介于 2 个亲本之间,少数个体单宁含量低于母本。子粒颜色也表现从白色到红色的变异。在本研究结果中,高粱子粒单宁含量与粒色呈正相关,相关系数最高达 0.494(表 2)。总体上定位群体单宁含量和粒色这 2 个性状数据呈非正态分布(图 1),由于大部分作图方法只是要求表型数据的随机误差项服从正态分布,数量性状只有在多基因假说下才真正符合正态分布,表型数据的非正态并不影响 QTL 作图,因此,该群体可用于高粱子粒单宁含量和粒色 2 个性状的基因定位研究。

表 1 亲本和定位群体子粒单宁和粒色变异分析

Table 1 Variance of tannin and color of grain in RIL and its parents

性状 Trait	2014 年 In 2014				2015 年 In 2015			
	BTx623	Rio	RILs 平均值 (标准差) RILs mean (SD)	RILs 范围 RILs range	BTx623	Rio	RILs 平均值 (标准差) RILs mean (SD)	RILs 范围 RILs range
粒色 Grain color	白粒	浅粉	1.40(0.30)	0 ~ 4	白粒	浅粉	1.39(0.27)	0 ~ 4
单宁含量(%) Content of tannin	1.25	2.23	1.63(0.24)	0.10 ~ 2.99	1.29	2.40	1.94(0.31)	0.13 ~ 3.03

2.2 基因定位群体分子标记连锁图谱构建

在筛选的 789 对 SSR 引物中,共鉴定出 118 对 SSR 引物在亲本 BTx623 和 Rio 间表现多态性,占总引物的 14.96%。在 73 对 INDEL 引物中,共筛选出

8 对表现多态性,占总 INDEL 引物数的 10.96%。利用筛选到的 126 对亲本多态性引物对 RIL 群体的 189 个株系进行标记基因型检测,根据这些标记位点的分离和重组构建连锁图谱。图谱标记间平均图

表 2 高粱 RIL 群体子粒单宁含量和粒色相关分析

Table 2 Correlation coefficients analysis between tannin and color of grain in the sorghum RILs population

	2014 年单宁 2014 tannin	2015 年单宁 2015 tannin	2014 年粒色 2014 grain color	2015 年粒色 2015 grain color
2014 年单宁 2014 tannin	1			
2015 年单宁 2015 tannin	0.975 **	1		
2014 年粒色 2014 grain color	0.381 **	0.422 **	1	
2015 年粒色 2015 grain color	0.361 **	0.494 **	0.844 **	1

** :达到 0.01 极显著水平

** :Significance at the level of 0.01

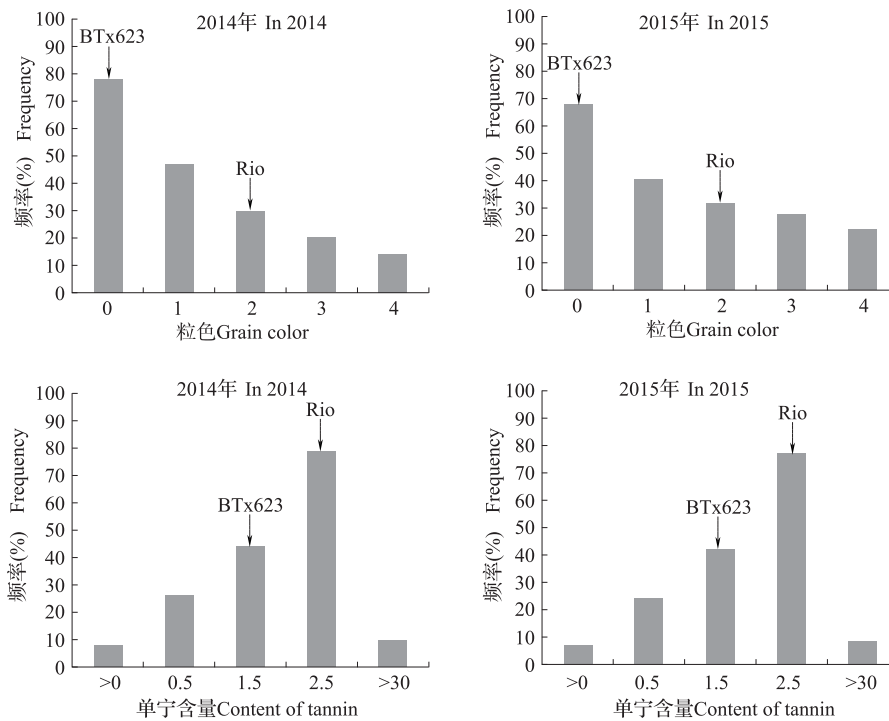


图 1 RIL 群体中 2 年单宁和粒色表型频率分布

Fig. 1 Frequency distributions of tannin and color of grain in the RIL population

距为 11.26 cM, 图谱中每条染色体上的标记数为 9~17 个, 单个染色体长度在 94.29~248.09 cM 之间, 2 个邻近标记间距离变幅为 0~94.60 cM。图谱覆盖长度为 1418.71 cM, 较大范围地覆盖了高粱基因组(图 2), 可进一步用于基因定位。

2.3 高粱子粒单宁和粒色 QTL 分析

利用 QTL IciMapping 4.1 软件中的完备区间作图功能, 取 $\text{LOD} \geq 2.5$ 作为 QTL 位点阈值, 2 年单环境下对高粱单宁含量和粒色进行 QTL 定位, 共检测到 3 个与单宁含量和 6 个与粒色相关的 QTL 位点, 分布在第 1、2、4、6 染色体上(图 2, 表 3)。检测到的与单宁含量相关的 QTL 位点 *qTan4-1* 分布在第 4 染色体 sam49024~sam60533 之间, 2 年贡献率分别为 15.27% 和 15.53%, 2 年的加性效应为正, 说明增加单宁含量的等位基因来源于父本 Rio, 该位点含有

Sb04g031730 控制单宁含量基因(表 4); 另外 *qTan1-1* 分布在第 1 染色体 txp11~txp279 之间, 2015 年检测的贡献率为 1.29%, *qTan2-1* 在第 2 染色体 txp298~SB1292 之间, 2015 年检测的贡献率为 1.28%, 这 2 个 QTL 在 2014 年均未定位到。与粒色相关的 6 个 QTL 分别为 *qGCI-1*、*qGCI-2*、*qGCI-3*、*qGC2-1*、*qGC2-2*、*qGC6-1*。QTL 位点 *qGCI-1*、*qGCI-2* 和 *qGCI-3* 位于第 1 染色体上, *qGCI-1* 在 txp11~txp279 之间, 2 年贡献率分别为 1.00% 和 12.03%; *qGCI-2* 在 txp43~txp11 之间, 2 年贡献率分别为 2.64% 和 16.96%; *qGCI-3* 在 1d1A3~sam44127 标记之间, 只有在 2014 年定位到, 但贡献率较高, 为 22.81%; QTL 位点 *qGC2-1* 和 *qGC2-2* 分别位于第 2 染色体上的 txp72~txp298 和 txp298~SB1292 之间, 这 2 个位点只有 2014 年定位到, 贡献率分别为

表 3 高粱子粒单宁和粒色 QTL 分析

Table 3 QTLs analysis of tannin and color of grain in sorghum

QTL	染色体 Chromosome	两侧标记 Flanking markers	2014 年 In 2014				2015 年 In 2015			
			位置 (cM)	LOD 值 LOD	贡献率(%) Contribution	加性效应 Additive	位置 (cM)	LOD 值 LOD	贡献率(%) Contribution	加性效应 Additive
			Position	value	rate	effect	Position	value	rate	effect
<i>qGC1-1</i>	1	txp11 ~ txp279	161	23.66	1.00	1.30	161	6.33	12.03	1.22
<i>qGC1-2</i>	1	txp43 ~ txp11	90	2.87	2.64	-0.57	93	4.69	16.96	-0.83
<i>qGC1-3</i>	1	ld1A3 ~ sam44127	61	5.07	22.81	-0.76	-	-	-	-
<i>qGC2-1</i>	2	txp72 ~ txp298	91	22.25	1.00	-1.30	-	-	-	-
<i>qGC2-2</i>	2	txp298 ~ SB1292	116	15.79	1.19	-1.29	114	26.47	3.66	-1.44
<i>qGC6-1</i>	6	txp57 ~ sam43683	-	-	-	-	99	2.85	15.08	0.80
<i>qTan1-1</i>	1	txp11 ~ txp279	-	-	-	-	184	8.25	1.29	-8.34
<i>qTan2-1</i>	2	txp298 ~ SB1292	-	-	-	-	118	7.40	1.28	0.82
<i>qTan4-1</i>	4	sam49024 ~ sam60533	144	6.99	15.27	0.93	144	5.30	15.53	0.83

- 代表未检测到

- represents no data detected

表 4 高粱子粒单宁和粒色 QTL 和调控基因研究总结和比较

Table 4 Summary and comparison of the identified QTL and regulated gene for tannin and color of grain in sorghum

两侧标记 Flanking markers	染色体 Chromosome	2014 年 In 2014	2015 年 In 2014	两侧标记 物理距离(bp) Physical distance of flanking markers	已报道基因或 QTL Reported genes/QTL	基因物理位置(cM) Gene location
txp11 ~ txp279	1	<i>qGC1-1</i>	<i>qGC1-1</i> <i>qTan1-1</i>	60140072 ~ 68337445	<i>Y</i> , 推测附近有 <i>Sobic. 001G397900</i> (<i>Sb01g037670</i>)	68362757 ~ 68367370
txp43 ~ txp11	1	<i>qGC1-2</i>	<i>qGC1-2</i>	57365085 ~ 60140189	<i>Co_1. 2, Co_1. 4</i>	
ld1A3 ~ sam44127	1	<i>qGC1-3</i>		20374819 ~ 27568719		
txp72 ~ txp298	2	<i>qGC2-1</i>		27842723 ~ 57081595	<i>B₂, Z, Co_2. 1</i>	40522292 ~ 59099276
txp298 ~ SB1292	2	<i>qGC2-2</i>	<i>qGC2-2</i> <i>qTan2-1</i>	57081361 ~ 61333453	<i>Z, Co_2. 1</i>	
txp57 ~ sam43683	6		<i>qGC6-1</i>	56450188 ~ 60752283		
sam49024 ~ sam60533	4	<i>qTan4-1</i>	<i>qTan4-1</i>	60836602 ~ 63533392	<i>Tan1, Sobic. 004G280800</i> (<i>Sb04g031730</i>)	62315396 ~ 62318779

3 讨论

本研究以高粱 BTx623 和 Rio 杂交的重组自交系群体为定位群体,用 118 个 SSR 标记和 8 个 INDEL 分子标记对单宁和粒色性状进行了 QTL 分析,发现 3 个与单宁含量和 6 个与粒色相关的 QTL 位点。其中控制单宁含量的 2 个位点是新定位位点,6 个粒色相关 QTL 中包括了与粒色相关的 *Y*、*B₂*、*Z* 基

因位点,而未定位到 *R*、*B₁*、*I* 等基因位点。本研究结果中是否含有 *R*、*B₁*、*I* 基因位点以及已报道推测基因是否为控制该粒色基因,还有待进一步研究。

在本研究结果中,高粱单宁含量与粒色呈正相关,相关系数最高达 0.494,有些单宁含量随着粒色加深而增加,但不是绝对的,即子粒颜色并不是判断高粱是否含有单宁的可靠指标。L. W. Rooney 等^[19]研究证实具有白色、红色或柠檬黄色果皮的高粱可

能含有单宁,也可能不含单宁,因此很难通过肉眼将含有浓缩类单宁的有色种皮高粱籽实与不具有有色种皮的高粱区分开。单宁的遗传比较复杂,因单宁主要存在于种皮中,因此单宁的遗传又与种皮的遗传有直接关系^[16]。根据已有资料单宁含量表现为数量性状遗传,有很大的变异幅度,受几对主效基因的控制,又受微效多基因的影响^[3]。C. F. Earp 等^[6]报道,单宁仅存在于有色种皮的高粱品种中,种皮是否存在受 $B_1_B_2_$ 基因控制,当 $B_1_B_2_$ 为显性时,种皮就会有颜色。前人研究与高粱单宁相关 QTL 位点定位在 1、2、4 号染色体上^[4-5],并且克隆了控制单宁的基因^[4]。在本研究中同样定位在 1、2、4 号染色体,但只有第 4 条的 *qTan4-1* 相同,该 *qTan4-1* 定位区间即包含已克隆的 *Sobic. 004G280800* 基因(表 4)。

高粱籽粒颜色的遗传比较复杂,受 Y 、 B_2 、 Z 、 R 、 B_1 、 I 等基因影响。本研究结果与前人结果相比较(表 4),QTL 位点 *qGCI-1* 在 txp11 ~ txp279 之间,2 年贡献率分别为 1.00% 和 12.03%,玉米外果皮色 Y 高粱同源基因 *Sobic. 001G397900* 位于该位置附近,但该基因是否与高粱籽粒颜色有关还需要更多数据证明。M. G. S. Fernandez 等^[11] 研究高粱胚乳颜色 QTL 定位结果中, *Co_1. 2* (贡献率 4.602%) 与位于第 1 染色体的 txp88 (57813675) 紧密连锁,该 QTLs 包括在本研究结果中 *qGCI-2* (贡献率 2.64% 和 16.69%) 的定位结果区间 (57365085 ~ 60140189) 内。本研究结果中在第 1 条染色体 QTL 位点 *qGCI-3* 位于 1d1A3 ~ sam44127 之间,2014 年贡献率为 22.81%,第 6 条染色体 QTL 位点 *qGC6-1* 位于 txp57 ~ sam43683 之间,2015 年的贡献率为 15.08%,均未见有报道。另外,txp11 ~ txp279 和 txp298 ~ SB1292 区间同时定位粒色和单宁含量控制位点,是否有相关性,有待进一步研究。

与玉米和水稻等作物相比,高粱重要性状的分子遗传解析还有待加强^[20],尽管前人也用传统方法定位了一些基因,但还需要进一步验证和精细定位。本研究为高粱籽粒单宁和颜色遗传调控位点研究提供了新数据,也为后期高粱籽粒单宁和粒色的精细定位和基因克隆奠定了基础。

参考文献

[1] Doggett H. Sorghum [M]. New York: Scientific and Technical,

- 1988:2-5
- [2] Awika J M, Rooney L W. Sorghum phytochemicals and their potential impact on human health [J]. Phytochemistry, 2004, 65: 1199-1221
- [3] 卢庆善. 高粱学. [M]. 北京: 中国农业出版社, 1999: 220-230
- [4] Wu Y, Li X, Xiang W, et al. Presence of tannins in sorghum grains is conditioned by different natural alleles of *TanninI* [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2012, 109(26): 10281-10286
- [5] Morris G P, Rhodes D H, Brenton Z, et al. Dissecting genome-wide association signals for loss-of-function phenotypes in sorghum flavonoid pigmentation traits [J]. Genes Genom Genet, 2013, 3: 2085-2094
- [6] Earp C F, McDonough C M, Awika J M, et al. Microscopic changes during development of sorghums with and without pigmented testa [J]. J Cereal Sci, 2004, 39: 153-161
- [7] 卢庆善, 孙毅. 杂交高粱遗传改良 [M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2005: 40-41
- [8] 张春来, 李艳锋, 赵威军, 等. 高粱品质性状改良的分子遗传学基础 [J]. 植物生理学报, 2015, 51(5): 610-616
- [9] Mace E S, Jordan D R. Location of major effect genes in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) [J]. Theor Appl Genet, 2010, 121: 1339-1356
- [10] Sidorenko L, Chandler V. RNA-dependent RNA polymerase is required for enhancer-mediated transcriptional silencing associated with paramutation at the maize *pl* gene [J]. Genetics, 2008, 180: 1983-1993
- [11] Fernandez M G S, Hamblin M T, Li L, et al. Quantitative trait loci analysis of endosperm color and carotenoid content in sorghum grain [J]. Crop Sci, 2008, 48(5): 1732-1743
- [12] Paterson A H, Bowers J E, Bruggmann R, et al. The *Sorghum bicolor* genome and the diversification of grasses [J]. Nature, 2009, 457: 551-556
- [13] Li M L, Yuyama N, Luo L, et al. In silico mapping of 1758 new SSR markers developed from public genomic sequences for sorghum [J]. Mol Breeding, 2009, 24: 41-47
- [14] Reddy R N, Madhusudhana R, Mohan S M, et al. Characterization, development and mapping of unigene derived microsatellite markers in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] [J]. Mol Breeding, 2012, 29: 543-564
- [15] Yonemaru J, Ando T, Mizubayashi T, et al. Development of genome wide simple sequence repeat markers using whole genome shotgun sequences of sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) [J]. DNA Res, 2009, 16: 187-193
- [16] Yin C B, Li H H, Li S S, et al. Genetic dissection on rice grain shape by the two-dimensional image analysis in one *japonica* × *indica* population consisting of recombinant inbred lines [J]. Theor Appl Genet, 2015, 128: 1969-1986
- [17] 孙子淇, 李慧慧, 张鲁燕, 等. QTL 作图中零假设检验统计量分布特征及 LOD 临界值估计方法 [J]. 作物学报, 2013, 39(1): 1-11
- [18] Li S S, Wang J K, Zhang L Y. Inclusive composite interval mapping of QTL by environment interactions in biparental populations [J]. PLoS ONE, 2015, DOI: 10.1371/journal.pone.0132414
- [19] Rooney L W, Miller F R. Variation in the structure and kernel characteristics of sorghum [C]//Rooney L W, Murty D S. Proceedings of the International Symposium on Sorghum Grain Quality. Patancheru: International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics, 1982: 143-162
- [20] 王黎明, 焦少杰, 姜艳喜, 等. 利用分子标记分析高粱的遗传多样性及其在种质创新中的应用 [J]. 植物遗传资源学报, 2015, 16(2): 288-293