

# 小麦不育小穗数 QTL-*qSsnps-5D* 遗传及 育种选择效应解析

马天航<sup>1</sup>, 蔡益彪<sup>1</sup>, 熊永星<sup>2</sup>, 徐勤青<sup>3</sup>, 周晓涵<sup>1</sup>, 孔文超<sup>1</sup>, 李晶雪<sup>1</sup>, 程蕊<sup>1</sup>,  
李诗慧<sup>1</sup>, 曹鸣芬<sup>1</sup>, 王晨阳<sup>1</sup>, 赵春华<sup>1</sup>, 秦冉<sup>1</sup>, 孙晗<sup>1</sup>, 吴永振<sup>1</sup>, 崔法<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> 鲁东大学农学院 / 山东省高等学校作物高产抗逆分子模块重点实验室, 烟台 264025;

<sup>2</sup> 聊城市农业科学院现代育种技术中心, 山东聊城 252000; <sup>3</sup> 山东省农业技术推广中心, 济南 250100)

**摘要:** *qSsnps-5D* 为一个控制不育小穗数的主效稳定 QTL, 其优异等位基因来自小麦骨干亲本京 411。本研究利用科农 9204 × 京 411 衍生的包含 187 个家系的重组自交系群体 (KJ-RIL, recombinant inbred lines derived from the cross of Kenong 9204 and Jing 411) 及 314 份育成品种 (系) 组成的自然群体对其进行遗传及育种选择效应解析, 明确其对产量性状的遗传效应, 分析其在育种过程中的选择应用情况, 评价其未来育种应用潜力。试验结果表明, *qSsnps-5D* 在 8 套数据集中被定位于 5D 染色体上 0.72~4.13 Mb 之间, 跨度约 3.41 Mb。基于 KJ-RIL 群体及自然群体分析结果均表明, 来自京 411 的优异等位基因可增加单株穗数, 但对千粒重表现为极显著负向效应; 其对穗粒数、单株产量的影响在两套群体的分析结果不一致。在 *qSsnps-5D* 靶区内选择 2 个紧密连锁的 SNP 标记 AX-110565536 和 AX-86170796 对 314 份自然群体进行目标 QTL 单倍型分析; 结果显示, 国外品种对 *qSsnps-5D* 优异单倍型 (Hap-GG-CC) 的选择利用率最高; 中国品种中青海省、四川省和河南省 3 个省份优异单倍型品种占比较高, 而山东、北京、陕西和河北 4 地对 *qSsnps-5D* 优异单倍型选择利用率较低。时间跨度显示, *qSsnps-5D* 优异单倍型 Hap-GG-CC 选择利用效率随时间推移在我国呈下降趋势。为便于 *qSsnps-5D* 后期分子育种应用, 本研究开发了一个基于 PCR 检测技术的 InDel 分子标记, 命名为 5D-1620921, 其带型扩增清晰, 可重复性好, 为 *qSsnps-5D* 分子育种应用提供理论支撑。

**关键词:** 小麦 (*Triticum aestivum* L.); 不育小穗数; 主效 QTL; 遗传效应解析; 分子标记

## Genetic Effect of Sterile Spikelet Number-related QTL-*qSsnps-5D* and Its Use in Wheat Varieties

MA Tian-hang<sup>1</sup>, CAI Yi-biao<sup>1</sup>, XIONG Yong-xing<sup>2</sup>, XU Qin-qing<sup>3</sup>, ZHOU Xiao-han<sup>1</sup>, KONG Wen-chao<sup>1</sup>,  
LI Jing-xue<sup>1</sup>, CHENG Rui<sup>1</sup>, LI Shi-hui<sup>1</sup>, CAO Ming-su<sup>1</sup>, WANG Chen-yang<sup>1</sup>,  
ZHAO Chun-hua<sup>1</sup>, QIN Ran<sup>1</sup>, SUN Han<sup>1</sup>, WU Yong-zhen<sup>1</sup>, CUI Fa<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> School of Agriculture, Ludong University/Key Laboratory of Molecular Module-Based Breeding of High Yield and Abiotic Resistant Plants in Universities of Shandong, Yantai 264025; <sup>2</sup> Modern Breeding Technology Center, Liaocheng Academy of Agricultural Sciences, Shandong Liaocheng 252000; <sup>3</sup> Shandong Agricultural Technology Extension Center, Jinan 250100)

**Abstract:** *qSsnps-5D*, derived from the backbone parental line Jing 411 (J411), is a major stable QTL for sterile spikelet number per spike (SSNPS). This study aimed to decipher the genetic effect of this QTL and its

收稿日期: 2021-12-03 修回日期: 2021-12-13 网络出版日期: 2021-12-27

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20211203002>

第一作者研究方向为小麦数量遗传学及分子生物学, E-mail: 531165982@qq.com

通信作者: 崔法, 研究方向为小麦数量遗传学、基因组学及分子育种, E-mail: sdaucf@126.com

秦冉, 研究方向为小麦数量遗传学、分子生物学, E-mail: ranqin89@163.com

**基金项目:** 山东省重点研发计划 (2019GNC106126); 国家自然科学基金 (31871612); 山东省高等学校“青创科技计划” (2019KJF002); 烟台市科技计划项目 (2020XCZX045)

**Foundation Projects:** Shandong Provincial Key Research and Development Program (2019GNC106126), National Natural Science Foundation of China (31871612), Youth Innovation Science and Technology Program of Colleges and Universities in Shandong Province (2019KJF002), Yantai Science and Technology Planning Project (2020XCZX045)

use in wheat varieties. Two populations, including a recombinant inbred lines derived from the cross of Kenong 9204 (KN9204) and Jing 411 (KJ-RIL), and a natural mapping population comprised by 314 wheat authorized varieties or advanced lines, were involved. The experiment results showed that *qSsnps-5D* was confirmed in an interval of 3.41 Mb from 0.72 Mb to 4.13 Mb on chromosome 5D among 8 datasets. Excellent allele of *qSsnps-5D* from J411 could increase spikes per plant but significantly decrease thousand kernel weight in both KJ-RIL and the natural mapping populations. However, the genetic effects of *qSsnps-5D* on kernel number per spike and yield per plant were differing between the two populations. Two close linkage markers of *qSsnps-5D*, i.e., *AX-110565536* and *AX-86170796* were used to specify the breeding utilization characteristics of *qSsnps-5D* in the natural mapping population. The excellent haplotype for *qSsnps-5D* (Hap-GG-CC) was often found (80.60%) in the foreign varieties. Among the Chinese varieties, higher rates of excellent haplotype (Hap-GG-CC) were found from varieties of Qinghai province, Sichuan province and Henan province, but the rates of haplotype Hap-GG-CC were lower in varieties of Shandong, Beijing, Shaanxi and Hebei. The rates of Hap-GG-CC in varieties released from 1980 s to present were constantly declined. To facilitate the application of *qSsnps-5D* in future molecular breeding programs, we developed a PCR-based InDel molecular marker named as *5D-1620921*. Altogether, this study provided insights for the application of *qSsnps-5D* in molecular breeding programs of wheat.

**Key words:** wheat (*Triticum aestivum* L.); sterile spikelet number per spike; major QTL; genetic effect analysis; molecular marker

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是我国乃至世界上重要的粮食作物, 为人类提供约 20% 的能量<sup>[1-3]</sup>。当前国内外环境复杂多变, 异常气候及自然灾害频发, 粮食安全面临着严峻的挑战, 高产是小麦育种永恒的主题<sup>[4]</sup>。穗粒数、千粒重和亩穗数是产量构成三要素<sup>[5]</sup>, 且与每穗小穗数、不育小穗数、每穗粒重等穗部性状存在密切关系。小穗败育和小花败育直接影响穗粒数, 生产中小穗不育多发生在顶部小穗和基部小穗。通过减少不育小穗数和不育小花数来增加穗粒数是进一步提高小麦产量潜力的重要途径<sup>[4,6]</sup>。在目前小麦产量水平上, 进一步提高产量潜力的有效途径是选育多花、多实类型的大穗多粒小麦品种<sup>[7-8]</sup>。Chen 等<sup>[9]</sup>指出可育小穗数对最终收获时的穗粒数起到了关键作用。王佳佳<sup>[10]</sup>研究表明不育小穗数与穗粒数、可育小穗数呈显著负相关。

迄今已有 200 多篇与小麦穗部性状相关的 QTL 报道, 相关 QTL 分布于小麦 21 条染色体上<sup>[11-18]</sup>, 但对不育小穗数的 QTL 研究相对较少。王佳佳<sup>[10]</sup>利用 MS-BC<sub>3</sub>F<sub>2,3</sub> 分离群体在 4B 染色体短臂的 *Xswes24-Xwmc89* 区间检测到 1 个控制穗粒数、不育小穗数、可育小穗数、穗长和株高的 QTL 簇。Cui 等<sup>[11]</sup>利用 2 个关联 RIL 作图群体检测到 15 个控制小麦不育小穗数的 QTL, 其中 *QSn.WJ.2B.3*、*QSn.WJ.3B.2* 和 *QSn.WJ.4A.2* 可在多环境下被重复验证。Fan 等<sup>[14]</sup>利用 KJ-RIL 群体, 在低氮、高氮环境

下分别检测到 26 个控制不育小穗数的 QTL, 其中 *qSsn-1B.1*、*qSsn-4B.3*、*qSsn-5D.1*、*qSsn-6B* 和 *qSsn-7D.2* 可在多环境下被重复验证。Chen 等<sup>[9]</sup>在 6 个环境中检测到 4 个控制不育小穗数的稳定 QTL。武炳瑾等<sup>[19]</sup>利用 RIL 作图群体, 在染色体 4A 和 6A 上分别检测到控制不育小穗数及其他产量性状的 QTL 簇, 并推测其可能是一因多效或紧密连锁 QTL, 提出通过分子标记辅助选择育种, 可以聚合“一因多效”的 QTL, 从而创制出优异的小麦种质资源。目前尚未见不育小穗数相关 QTL 遗传与育种选择效应解析及分子育种应用的研究报道。

京 411 是北京市种子公司以丰抗 2 号为母本、长丰 1 号为父本杂交, 采用系谱法于 1987 年育成, 并分别于 1991 年和 1992 年通过北京市农作物品种审定委员会和国家农作物品种审定委员会审定。该品种具有株型紧凑、穗层整齐、分蘖质量好、成穗率高、结实性好、抗寒性强、产量潜力高、适应性广等优点, 推广种植面积大, 是我国北部冬麦区高产广适育种的骨干亲本, 其衍生品种中麦 175、北京 0045 等已成为我国冬麦区的主栽品种<sup>[20]</sup>。科农 9204 是中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心(原中国科学院石家庄农业现代化研究所)创制的候选骨干亲本, 具有配合力好、株型紧凑、抗倒伏能力强、成穗率高、养分高效利用等优点<sup>[21]</sup>。

本研究前期利用科农 9204 与京 411 杂交, 通过

单粒传法创制了包含 188 个家系的 KJ-RIL 群体, 结合高密度遗传连锁图谱及多环境表型数据, 挖掘了一批小麦产量性状 QTL 位点<sup>[22-23]</sup>, 其中在小麦 5D 染色体检测到一个控制不育小穗数的主效稳定 QTL-*qSsnps-5D*<sup>[14]</sup>。本研究进一步解析了 *qSsnps-5D* 对产量性状的遗传效应, 分析其育种选择利用效率特征, 并开发了可用于分子育种的与 *qSsnps-5D* 紧密连锁的分子标记。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

188 份 KJ-RIL 群体 (KJ001~KJ188) 由中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心李俊明研究员课题组提供, 其中 KJ130 家系因基因型缺失没有用于本研究; 本研究收集并保存了 314 份小麦育成品种 (系) 组成的自然群体<sup>[24-26]</sup>, 其中中国品种 (系) 包括山东省 69 份、河南省 32 份、四川省 30 份、青海省 23 份、陕西省 15 份、北京市 14 份、河北省 12 份、江苏省 8 份、贵州省 4 份、西藏省 4 份、安徽省 3 份、内蒙古自治区 2 份、宁夏回族自治区 2 份、云南省 1 份、甘肃省 1 份、广西壮族自治区 1 份、山西省 1 份, 另包含国外育成材料 67 份, 尚未明确来源的材料 25 份。

### 1.2 田间设计及农艺性状考种

187 个 KJ-RIL 群体及亲本在 8 个环境下进行产量性状表型鉴定, 分别为 2011-2012 年石家庄低氮 (E1)、2011-2012 年石家庄高氮 (常规大田管理) (E2)、2012-2013 年石家庄低氮 (E3)、2012-2013 年石家庄高氮 (E4)、2012-2013 年北京低氮 (E5)、2012-2013 年北京高氮 (E6)、2012-2013 年新乡低氮 (E7)、2012-2013 年新乡高氮 (E8); 对应 8 个高氮、低氮环境土壤氮含量数据见 Cui 等<sup>[27]</sup>。所鉴定的产量性状包括不育小穗数、每穗小穗数、穗粒数、每穗粒重、千粒重、单株穗数、单株产量和收获指数。314 份育成品种 (系) 组成的自然群体在 4 个环境下进行产量性状表型鉴定, 种植环境分别为 2019-2020 年烟台、2019-2020 年潍坊、2019-2020 年石家庄和 2020-2021 年烟台。所鉴定的产量性状包括不育小穗数、千粒重、穗粒数、单株穗数和单株产量。以上 KJ-RIL 群体、亲本及育成品种 (系) 相关材料的田间试验设计、产量相关性状调查方法见 Fan 等<sup>[14]</sup>。

### 1.3 表型数据处理与分析

利用软件 QGASation 2.0<sup>[28]</sup> 分别对 187 个

KJ-RIL 家系在 4 个低氮 (E1、E3、E5、E7) 和 4 个高氮 (E2、E4、E6、E8) 环境下的不育小穗数及其他产量性状表型数据进行最优无偏估计, 获得一组低氮 (LN-BLUE) 和高氮 (HN-BLUE) 表型预测值, 用于不育小穗数主效 QTL-*qSsnps-5D* 初级定位和基于 KJ-RIL 群体 *qSsnps-5D* 产量性状遗传效应分析。利用 SPSS 17.0 (<https://www.ibm.com/products/spss-statistics>) 进行相关性分析。另对 314 份育成品种 (系) 4 个环境的不育小穗数、穗粒数、单株穗数、千粒重和单株产量数据进行最优无偏估计, 获得其对应的 BLUE 表型预测值, 用于基于自然群体 *qSsnps-5D* 产量性状遗传效应分析。

### 1.4 基因型获取及 QTL 定位

采用 CTAB 法从植株幼叶中提取 DNA<sup>[29]</sup>, 利用小麦 660K Affymetrix 芯片对科农 9204、京 411 及其 187 个 KJ-RIL 家系材料进行基因型鉴定。利用小麦 55K Affymetrix 芯片对 314 份育成品种 (系) 进行基因型鉴定, 利用本地 BLAST 软件 (<ftp://ftp.ncbi.nlm.nih.gov/blast/executables/release/>) 将每个 SNP 探针序列与中国春的参考基因组 IWGSC RefSeq v2.1 ([https://urgi.versailles.inra.fr/blast\\_iwgsc/blast.php](https://urgi.versailles.inra.fr/blast_iwgsc/blast.php)) 进行对比, 获得 SNP 对应的物理位置。

基于 KJ-RIL 群体构建了包含 119566 个位点的小麦 660K 的 SNP 高密度遗传连锁图谱<sup>[21]</sup>。本研究将 SNP 对应于中国春参考基因组 IWGSC RefSeq v2.1 ([https://urgi.versailles.inra.fr/blast\\_iwgsc/blast.php](https://urgi.versailles.inra.fr/blast_iwgsc/blast.php)) 的物理位置用于 QTL 检测。对 187 个 KJ-RIL 家系的不育小穗数在高氮、低氮各 4 个环境的表型数据及对应的 LN-BLUE 和 HN-BLUE 表型预测值、660K 的 SNP 芯片标记基因型数据按照 IciMapping v4.2 (<http://www.isbreeding.net/>) 的 BIP 模块格式要求进行整理, 分别用于不育小穗数 QTL 检测。QTL 检测以 1.0 Mb 为步长, 进行 1000 次置换检验, *P* 值包含阈值为 0.001, I 型误差为 0.05, 最终确定 LOD 阈值。

根据定位结果绘制 LOD 值分布图, 定位区间内标记名称和信息见表 1。其中, LOD 峰值处 660K 芯片标记 AX-III475778 用于基于 KJ-RIL 群体 *qSsnps-5D* 产量性状遗传效应分析; 另选择 LOD 峰值处 55K 芯片中标记 AX-II0565536 和 AX-86170796 用于 *qSsnps-5D* 自然群体的产量性状遗传效应分析, 标记序列见表 1。

表1 *qSsnps-5D* 区间内 660K 和 55K 芯片标记及序列Table 1 The markers and sequences of 660K and 55K chip in the interval of *qSsnps-5D*

标记 Marker	类型 Type	序列 (5'-3') Sequence (5'-3')
AX-94938800	660K	CCCCGTGAGTGTGAGTGC GCGCTCTTTTGTCTATC [ A/G ] GTGTCGCTGCTGTTATGGTGTCTATGGATGTTTTA
AX-110009985	660K	ACACACTTGGCCTATCCCAATCCCGTTCCCTCCA [ C/T ] GTACGTCTCCTCGCTCTCATTGAAAATTCATCCAC
AX-111475778	660K	GGACTACATGTAACAGGATGTAACGAGATGGTTAT [ C/T ] GAACGCTCTTTCTCGGCATGCTTCTGACACTGTCT
AX-110565536	55K	ATCAAATTTAGTAAGAAGAGTAAGCTTTTGTCCAA [ A/G ] GGAGGGGCTAGTTTATAGAAAGGTTGCAAACTAA
AX-86170796	55K	GCAGCACTTCTCCGAACCTCATGCTCACAGCCGC [ C/T ] CTTCCACATTTTGTGGCCAGGTGACTGGAAAAT
AX-109913041	660K	AAGCCTCAAAAAGCAGTGATAGTGTAGCAAGTCAA [ C/G ] AAGAGTGGAAAGGGAAGGACCTGATCAATCTTGAG

### 1.5 分子标记开发

根据科农 9204 和京 411 基因组重测序数据,选择于靶区段存在 InDel 的序列进行多态性引物设计,开发出一个 InDel 分子标记 5D-1620921 (上游引物序列为 5'-GACCAATTCACCTTCCGACG-3',下游引物序列为 5'-CTCCGACTTTCATGGACAGT-3')。并利用该标记对 187 个 KJ-RIL 家系材料进行 PCR 扩增与非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳检测,根据 PCR 产物电泳带型记录相关家系的基因型。

## 2 结果与分析

### 2.1 基于 KJ-RIL 群体不育小穗数与其他产量性状间相关性分析

利用 187 个 KJ-RIL 家系在低氮和高氮环境下

的不育小穗数与每穗小穗数、千粒重、穗粒数、单株穗数、收获指数、每穗粒重、单株产量的低氮表型预测值和高氮表型预测值,分别分析不育小穗数与上述产量性状之间的遗传相关性,结果见表 2。在低氮、高氮环境下,不育小穗数与每穗小穗数和千粒重之间均存在极显著 ( $P<0.01$ ) 正相关。相反,在低氮、高氮环境下,不育小穗数与穗粒数、单株产量和单株穗数之间均存在极显著 ( $P<0.01$ ) 负相关。不育小穗数与收获指数和每穗粒重之间存在负相关,在高氮环境下呈显著性负相关。以上基于 KJ-RIL 群体的相关性分析表明,不育小穗数在高氮、低氮环境均与关键产量性状如穗粒数、千粒重和单株产量等显著相关,是一个与产量性状关系密切的农艺性状。

表2 高氮、低氮环境下不育小穗数与其他产量性状相关性分析

Table 2 Correlation analysis between sterile spikelet number per spike and yield-related traits under high and low nitrogen conditions

环境 Environment	穗粒数 KNPS	单株产量 YPP	单株穗数 SNPP	每穗小穗数 SNPS	千粒重 TKW	收获指数 HI	每穗粒重 KWPS
低氮 LN	-0.35**	-0.32**	-0.20**	0.33**	0.25**	-0.14 <sup>n.s.</sup>	-0.13 <sup>n.s.</sup>
高氮 HN	-0.33**	-0.18*	-0.17*	0.27**	0.21**	-0.29**	-0.17*

\*: 差异达到显著水平 ( $P<0.05$ ); \*\*: 差异达到极显著水平 ( $P<0.01$ ); n.s.: 无显著差异 ( $P>0.05$ ), 下同

\*: Significant difference at the 0.05 level ( $P<0.05$ ), \*\*: Significant difference at the 0.01 level ( $P<0.01$ ), n.s.: No Significant difference ( $P>0.05$ ), KNPS: Kernel number per spike, YPP: Yield per plant, SNPP: Spike number per plant, SNPS: Spikelet number per spike, TKW: Thousand kernel weight, HI: Harvest index, KWPS: Kernel weigh per spike, LN: Low nitrogen, HN: High nitrogen, the same as below

### 2.2 不育小穗数主效 QTL-*qSsnps-5D* 初级定位及紧密连锁 PCR 分子标记开发

结合 10 套不育小穗数的数据集表型数据 (187 个 KJ-RIL 家系高氮、低氮各 4 个环境的表型数据及对应的低氮、高氮 BLUE 值) 及其基因型进行 QTL 分析。控制不育小穗数的 QTL-*qSsnps-5D* 在 E1、E3、E5 以及 LN-BLUE, E2、E4、E6 以及 HN-BLUE 共 8 套数据集中均能被检测到 (表 3、图 1), 根据其左右侧标记初步将其定位于 5D

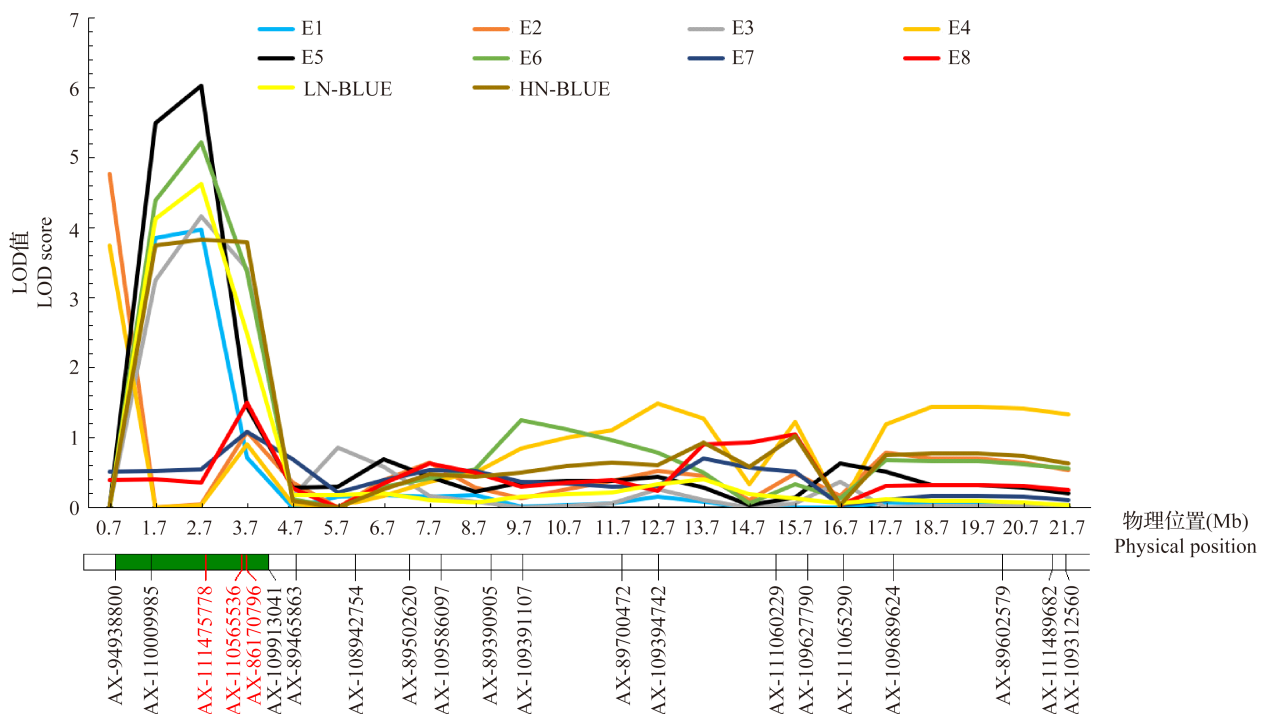
染色体上 0.72~4.13 Mb 之间 3.41 Mb 的区间内, 其中有 6 套数据集的 LOD 峰值均位于 2.71 Mb 处。*qSsnps-5D* 解释了不育小穗数群体表型变异率的 8.81%~14.13%, LOD 值为 3.74~6.03, 降低不育小穗数优异等位基因来自京 411, 加性效应值为 0.13~0.21。鉴于 QTL-*qSsnps-5D* 能在多环境下被重复检测到且其对不育小穗数具有较高的表型解释率, 因此该 QTL 是一个稳定主效的 QTL, 可对其进行精细定位研究以挖掘控制不育小穗数的基因。

表 3 多环境下基于 KJ-RIL 群体 *qSsnps-5D* 定位分析Table 3 The putative QTL-*qSsnps-5D* detected in the KJ-RIL across mutiple environments by IciMapping v4.2

环境 Environment	位置 (Mb) Position	左侧标记 Left marker	右侧标记 Right marker	LOD 值 LOD score	遗传贡献率 (%) PVE	加性效应 Additive effects
E1	2.71	AX-111475778	AX-109913041	3.97	9.39	0.17
E2	0.71	AX-94938800	AX-110009985	4.76	11.07	0.19
E3	2.71	AX-111475778	AX-109913041	4.16	12.35	0.13
E4	0.71	AX-94938800	AX-110009985	3.74	8.81	0.18
E5	2.71	AX-111475778	AX-109913041	6.03	13.80	0.21
E6	2.71	AX-111475778	AX-109913041	5.21	14.13	0.20
LN-BLUE	2.71	AX-111475778	AX-109913041	4.63	11.82	0.13
HN-BLUE	2.71	AX-111475778	AX-109913041	3.83	12.47	0.15

E1: 2011-2012 年石家庄低氮; E2: 2011-2012 年石家庄高氮; E3: 2012-2013 年石家庄低氮; E4: 2012-2013 年石家庄高氮; E5: 2012-2013 年北京低氮; E6: 2012-2013 年北京高氮; LN-BLUE: 低氮表型预测值; HN-BLUE: 高氮表型预测值, 下同

E1: 2012-2013 Shijiazhuang LN, E2: 2011-2012 Shijiazhuang HN, E3: 2012-2013 Shijiazhuang LN, E4: 2012-2013 Shijiazhuang HN, E5: 2012-2013 Beijing LN, E6: 2012-2013 Beijing HN, LN-BLUE: Best linear unbiased estimate value in low nitrogen environments, HN-BLUE: Best linear unbiased estimate value in high nitrogen environments, the same as below



上图横坐标为 660K 芯片 SNP 标记对应中国春 IWGSC RefSeq v2.1 物理位置; 下图为用于 QTL 分析的芯片标记分布。

其中, 绿色区段为 QTL-*qSsnps-5D* 定位区间, 红色标记为 LOD 峰值处标记, 将用于后续遗传效应分析。

E7: 2012-2013 年新乡低氮; E8: 2012-2013 年新乡高氮

The abscissa of upper figure indicated the physical position of wheat 660K SNP array in IWGSC RefSeq V2.1, the following figure shows the chip marker distribution for QTL analysis. The green segment indicated the target interval of QTL-*qSsnps-5D*,

and the markers with red color were close to the LOD peak, which would be used for the subsequent genetic

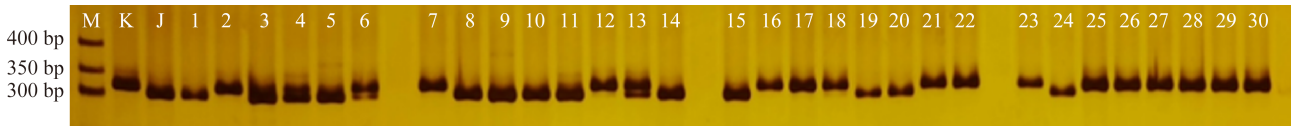
effect analysis. E7: 2012-2013 Xinxiang LN, E8: 2012-2013 Xinxiang HN

图 1 多环境下不育小穗数 QTL-*qSsnps-5D* 的 LOD 值分布图

Fig.1 LOD score distribution of *qSsnps-5D* in multiple environments

目前已完成科农 9204 和京 411 双亲 10× 基因组重测序(相关数据待发表)。基于双亲重测序序列比对,在科农 9204 基因组的 KN5D: 1620921 检测到 12 bp 的 InDel 序列。利用网站 WheatOmics1.0 的 PCR Primers Batch Design (<http://202.194.139.32/>) 设计靶区段扩增引物,开发出 1 个 InDel 分子标记,

命名为 5D-1620921。PCR 扩增及非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳结果显示,5D-1620921 能够在科农 9204 和京 411 中分别扩增出 332 bp 和 320 bp 的目的片段,分别对应于增加和降低不育小穗数的等位基因;其带型清晰,扩增稳定,可用于小麦产量性状遗传改良的分子标记辅助选择育种(图 2)。



M: DNA 分子量标准, K: 科农 9204; J: 京 411, 1~30: 部分 KJ-RILs 家系

M: DNA marker, K: Kenong 9204, J: Jing 411, 1-30: parts of KJ-RILs

图 2 分子标记 5D-1620921 在科农 9204、京 411 及部分 KJ-RIL 家系中的扩增电泳结果

Fig.2 Electrophoresis results of PCR products amplified with 5D-1620921 in Kenong 9204, Jing 411 and parts of the KJ-RILs

## 2.3 *qSsnps-5D* 对小麦产量性状遗传效应解析

### 2.3.1 基于 KJ-RIL 群体 *qSsnps-5D* 对小麦产量性状遗传效应解析

利用与 *qSsnps-5D* 紧密连锁的 SNP 标记 AX-111475778 及新开发的 InDel 分子标记 5D-1620921 基因型对 187 个 KJ-RIL 群体进行分组,解析其对产量性状的遗传效应。结果显示,来自京 411 的 *qSsnps-5D* 优异等位基因在高氮、低氮环境均能极显著降低不育小穗数 ( $P < 0.01$ ), 平均降幅为 15.54%。此外,来自京 411 的优异等位基因在高氮、低氮环境均能够极显著增加单株穗数, 平均增幅为 4.95%, 且在低氮环境能极显著提高单株产量, 增幅为 2.99%。但 *qSsnps-5D* 优异等位基因在高氮、低氮环境均对千粒重有极显著负效应, 平均降幅为 3.55%, 且在高氮环境显著降低每穗粒重, 降幅为 2.35%。来自京 411 的 *qSsnps-5D* 优异等位基因在高氮、低氮环境下对每穗小穗数、穗粒数和收获指数均无显著性影响(图 3)。

### 2.3.2 基于自然群体 *qSsnps-5D* 对小麦产量性状遗传效应解析

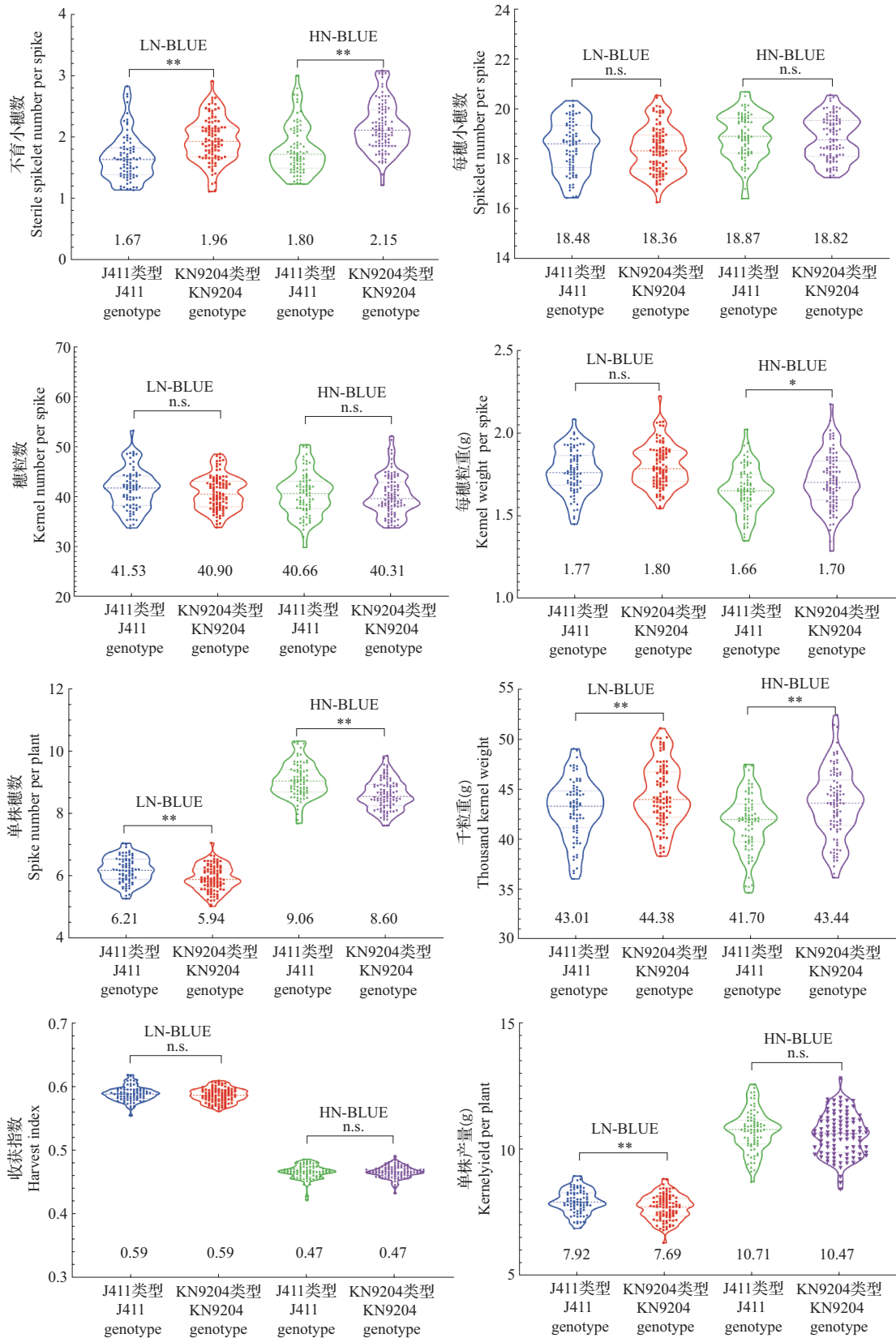
利用小麦 55K 的 SNP 芯片对 314 份自然群体进行基因型鉴定。在 *qSsnps-5D* 靶区间内选择与其 LOD 峰值距离最近的两个 SNP 标记 AX-110565536 (AA/GG) 和 AX-86170796 (TT/CC) (图 1), 根据两标记基因型对其进行分组, 对 314 份自然群体进行 *qSsnps-5D* 单倍型分析。将与京 411 基因型相同的 Hap-GG-CC 单倍型定义为优异单倍型, 与科农 9204 基因型相同的 Hap-AA-TT 单倍型定义为非优异单倍型, 将 Hap-GG-TT 或 Hap-AA-CC 单倍型定义为重组型; 基因型位点存在杂合的均定义为杂合型。结果显示, 靶区段内与京 411 相

同的 Hap-GG-CC 优异单倍型占比最多, 为 48.40%, 而与科农 9204 相同的 Hap-AA-TT 非优异单倍型及重组型、杂合型占比则较少(表 4)。以上结果表明: *qSsnps-5D* 的优异等位基因在 314 份育成品种(系)中得到部分应用, 在未来育种改良应用中仍有较大空间。

根据两标记 AX-110565536 (AA/GG) 和 AX-86170796 (TT/CC) 基因型对 314 份自然群体进行分组, 分析与京 411 基因型相同的 *qSsnps-5D* 优异单倍型 (Hap-GG-CC) 对产量性状的遗传效应。结果表明, 与京 411 相同的 Hap-GG-CC 单倍型在自然群体中能够显著降低不育小穗数, 降幅达 32.68%; 同时能增加穗粒数和单株穗数, 增幅分别为 3.75% 和 3.96%; 但 Hap-GG-CC 单倍型对千粒重和单株产量均显示有显著的负向效应, 降幅分别为 7.74% 和 8.27% (图 4)。综上所述, *qSsnps-5D* 与重要产量性状密切相关, 可作为小麦分子育种应用的重要基因资源。

## 2.4 *qSsnps-5D* 在小麦育种中的选择效应解析

根据材料选育省份对 314 份育成品种(系)进行分类(舍去同一地域品种(系)不足 10 份的品种材料), 分析 *qSsnps-5D* 单倍型在各地域内的育种选择效应及育种应用情况。结果显示, 国外品种对优异单倍型的选择利用率最高, 与京 411 相同的 Hap-GG-CC 优异单倍型占比为 80.60%; 中国品种中青海省、四川省和河南省 3 个省份 Hap-GG-CC 优异单倍型品种占比较高, 分别为 52.17%、50.00% 和 46.88%; 山东省、北京市和陕西省对 Hap-GG-CC 优异单倍型选择利用率较低, 占比分别为 21.74%、



J411 类型: 单倍型为京 411 的类型; KN9204 类型: 单倍型为科农 9204 的类型; 横坐标上侧数字代表对应单倍型的表型数据平均值, 下同  
 J411 genotype: The haplotype of Jing411, KN9204 genotype: The haplotype of Kenong9204, the number over the abscissa represented the average of the phenotypic data of the corresponding haplotype, the same as below

图 3 基于 KJ-RIL 群体 *qSsnps-5D* 对产量性状遗传效应解析

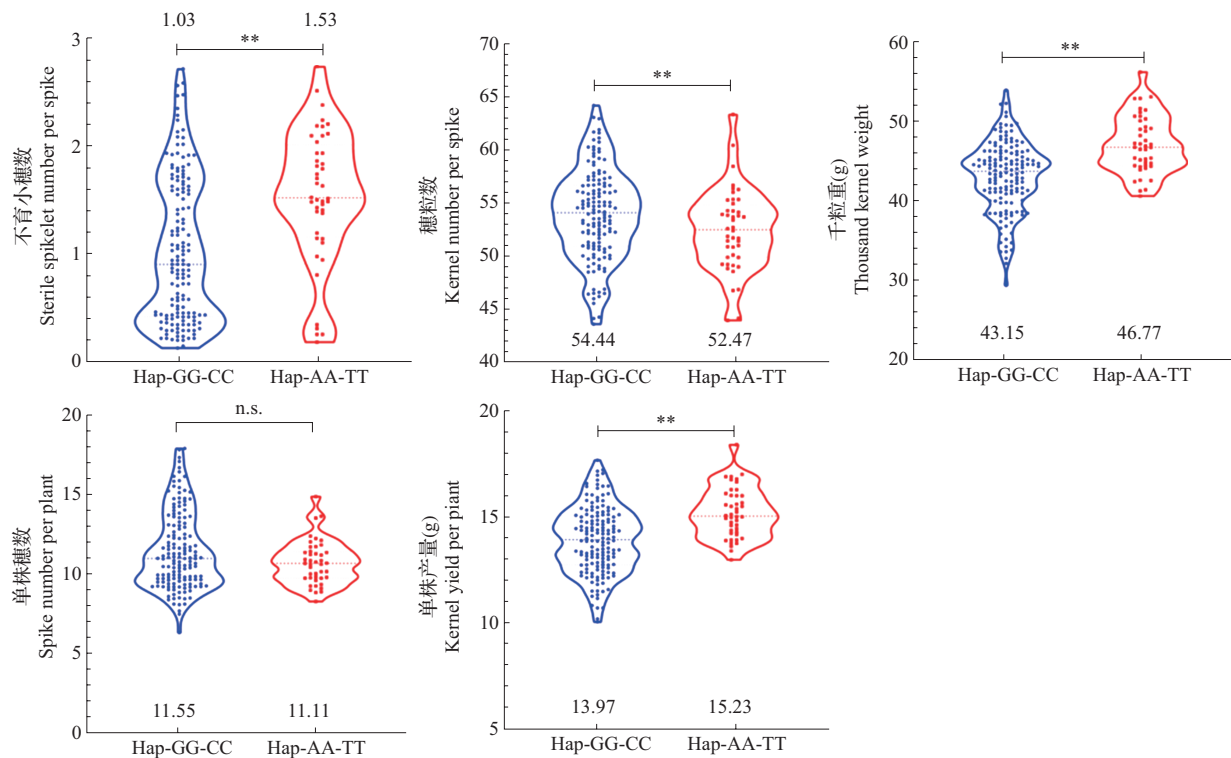
Fig.3 Genetic effects of *qSsnps-5D* on yield related traits in the KJ-RIL mapping population

表4 314份育成品种(系)的*qSsnps-5D*靶区段单倍型分析Table 4 Haplotype analysis of *qSsnps-5D* using 314 authorized varieties or advanced lines

基因型 Genotype	不育小穗数 Sterile spikelet number per spike	数量 Quality	百分比(%) Percentage
优异单倍型 Excellent Hap	1.03 ± 0.67	152	48.40
非优异单倍型 Non excellent Hap	1.53 ± 0.62	44	14.01
重组型 Recombinant	1.23 ± 0.76	48	15.29
杂合型 Heterozygous	1.69 ± 0.65	17	5.41
缺失 Miss	1.72 ± 0.39	53	16.87

± 前数字代表不育小穗数平均值; ± 后数字代表不育小穗数标准差

The number before ± represents the mean value of sterile spikelet number per spike, the number after ± represents the standard deviation of sterile spikelet number per spike

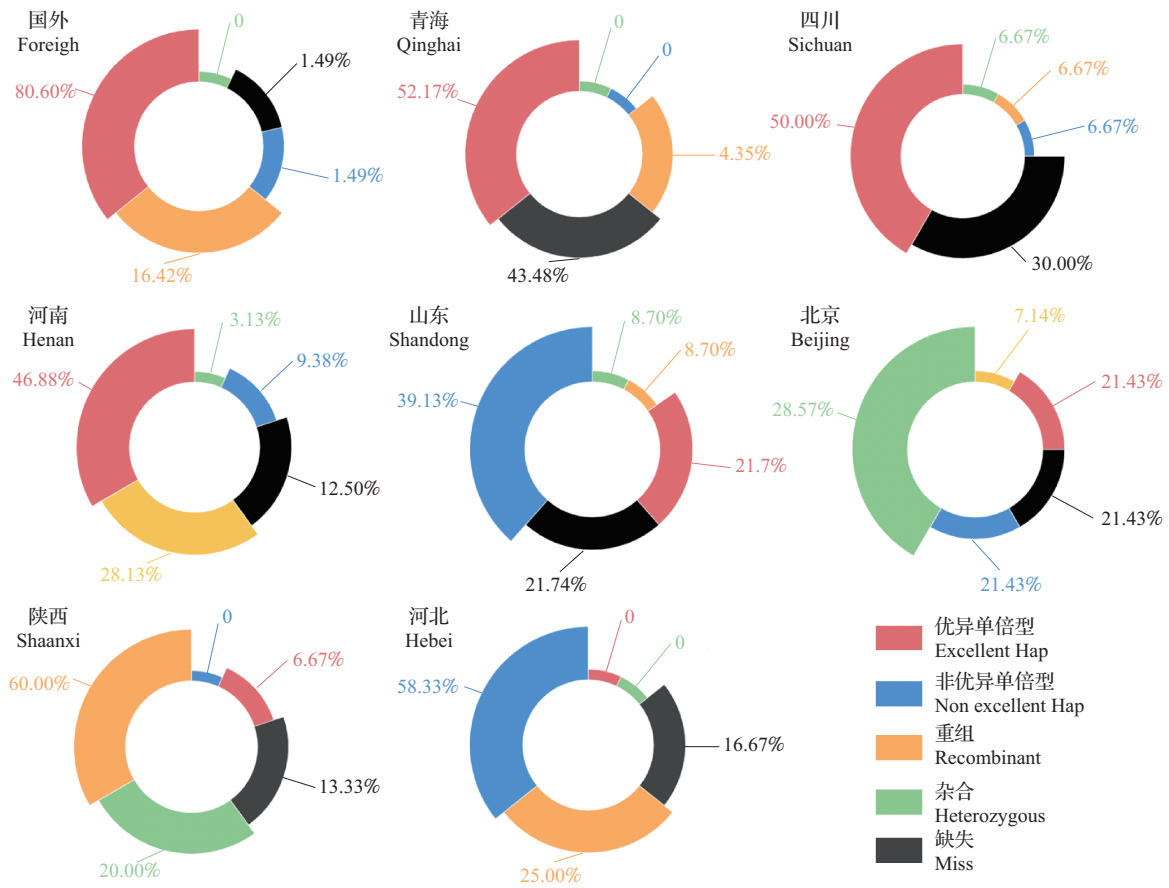
图4 基于314份育成品种(系)*qSsnps-5D*产量性状遗传效应解析Fig.4 Genetic effects of *qSsnps-5D* on yield related traits in authorized varieties

21.43%和6.67%;河北省的优异单倍型选择利用率最低,12个河北省品种(系)中优异单倍型占比为0;*qSsnps-5D*靶区段重组类型占比较高的3个省份分别为陕西省(60.00%)、河南省(28.13%)、河北省(25.00%);此外,16.42%国外引进材料在靶区段内为重组类型。来自河北省和山东省的品种(系)中Hap-AA-TT非优异单倍型占比较高,分别为58.33%和39.13%(图5)。以上结果表明,*qSsnps-5D*单倍型在国外品种及国内不同省份品种中的利用情况存在很大差异。

按照品种审定时间对314份品种(系)进行分类,对*qSsnps-5D*优异单倍型选择效应进行分析,

140份材料为审定品种,具体育成年份信息可以追踪查询,用于本研究的后续分析。结果显示,20世纪90年代初期育成品种共计22份,其中拥有优异单倍型Hap-GG-CC类型的品种占比45.45%,非优异单倍型Hap-AA-TT类型品种占比4.55%。21世纪初育成品种共计74份,其中优异单倍型Hap-GG-CC类型品种占比为39.19%,非优异单倍型Hap-AA-TT类型占比为20.27%。44个于21世纪10年代育成的品种中,优异单倍型Hap-GG-CC类型品种占比25.00%,非优异单倍型Hap-AA-TT类型品种占比20.45%(图6)。上述结果显示,随着年代的递进,*qSsnps-5D*优异单倍型Hap-GG-CC类型比例呈降低趋势。





每个单倍型对应的弧度由软件根据单倍型的比例排序自动生成, 不代表实际的比例数值, 下同  
 The radians of rose plot corresponding to each haplotype are automatically generated by the software according to the proportion sorting of the haplotype, and do not represent the actual proportion value, the same as below

图 5 *qSsnps-5D* 单倍型在不同地区选择效应分析

Fig.5 Analysis of the selection effect of *qSsnps-5D* haplotype in varieties of different areas

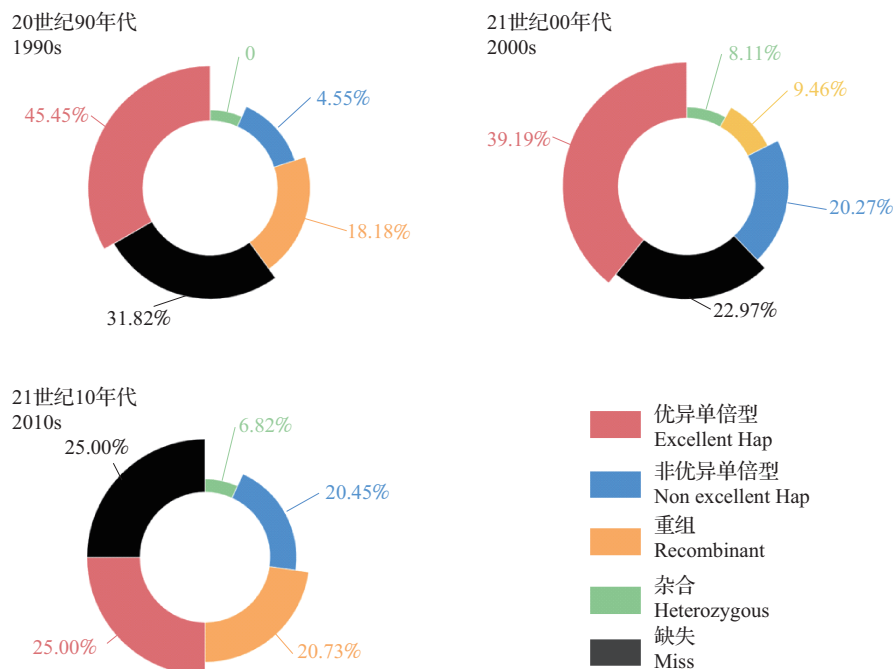


图 6 *qSsnps-5D* 单倍型在不同年代审定品种中的选择效应分析

Fig.6 Analysis of the selection effect of *qSsnps-5D* haplotype in varieties released in different years

### 3 讨论

本研究前期利用 KJ-RIL 构建的遗传连锁图谱将 *qSsnps-5D* 定位于 0~5.0 cM<sup>[14]</sup>。利用 10 套数据集 KJ-RIL 群体表型数据,结合 660K 高密度 SNP 芯片标记,用 IciMapping v4.2 软件重新对 *qSsnps-5D* 定位,其 LOD 峰值位于中国春参考基因组 IWGSC RefSeq v2.1 的 5D 染色体 0.71 Mb 和 2.71 Mb 处(图 1、表 3);值得一提的是,*qSsnps-5D* 被定位于 5D 染色体上 0.72~4.13 Mb 之间 3.41 Mb 的区间内,其中有 6 套数据集的 LOD 峰值均位于 2.71 Mb 处,该结果为 *qSsnps-5D* 精细作图及候选基因预测提供重要参考信息。以上结果验证了 *qSsnps-5D* 是一个控制小麦不育小穗数的主效稳定 QTL。迄今尚未在其他作图群体中见到该区段关于不育小穗数 QTL 的报道。

不育小穗数的多少直接影响穗粒数,进而影响小麦产量潜力。基于 KJ-RIL 家系的相关性分析的结果显示,不育小穗数与穗粒数、单株产量、单株穗数、收获指数及每穗粒重之间均存在负相关关系(表 2),说明不育小穗数的降低有利于穗粒数的增加及每穗粒重的提高,同时单株穗数也呈增加趋势,进而提高产量潜力,这与生产经验结果一致,也与 Cui 等<sup>[11]</sup>、王佳佳<sup>[10]</sup>的结论一致。

在 KJ-RIL 群体中,来自京 411 的 *qSsnps-5D* 优异等位基因可减少不育小穗数,显著增加单株穗数和单株产量,同时也降低了千粒重与每穗粒重(图 3),与基于表型相关性分析结果基本一致(表 2);但该 QTL 对穗粒数、每穗粒重等其他产量相关性状的遗传效应与表型相关性分析结果不完全一致,这与不育小穗数为多基因控制的数量性状有关。在 314 份育成品种(系)中,来自京 411 优异等位基因提升了单株穗数与穗粒数,对千粒重和单株产量有负效应(图 4);但在 KJ-RIL 群体中,来自京 411 的 *qSsnps-5D* 优异等位基因在高氮、低氮环境下对每穗小穗数、穗粒数和收获指数均无显著性影响。不育小穗数作为数量性状,其遗传效应受基因型、环境及遗传背景多因素影响;另外,不育小穗数与穗粒数遗传基础相对独立,*qSsnps-5D* 可能是由独立于穗粒数的一个单独基因控制,也可能与穗粒数基因紧密连锁;在自然群体中这种连锁效应被检测到,但在 KJ-RIL 群体中,相关连锁穗粒数等位基因在科农 9204 与京 411 中相同,所以无法检测到其遗传效应;以上推测需要完成 *qSsnps-5D* 的克隆及

功能验证后进一步核实验证。上述结果进一步说明 *qSsnps-5D* 作为一个数量性状位点,其遗传效应受基因型、环境及遗传背景多因素影响,在育种应用过程中需要结合基因型及环境综合鉴定,以提高其育种选择利用效率。接下来需要进一步加深对 *qSsnps-5D* 的遗传机制研究,实现其基因克隆及功能验证,明确其关键序列变异位点及对应的最优单倍型类型,进而为其在小麦高产分子育种的精准应用提供理论参考。

314 份自然群体中 *qSsnps-5D* 靶区段单倍型分析结果表明,*qSsnps-5D* 优异单倍型 Hap-GG-CC 类型已在育种过程中得以应用,但不同省份来源的品种(系)在育种选择利用比例上相差较大(图 5)。国外品种对 Hap-GG-CC 类型优异单倍型表现出强烈的选择信号,说明该位点在国外品种(系)选育过程中已被育种家定向选择。青海省、四川省和河南省 3 个省份优异单倍型 Hap-GG-CC 类型品种占比较高,基本与当地大穗多粒品种选择方向一致;相反,山东、北京、陕西和河北 4 地对 Hap-GG-CC 类型优异单倍型选择效率较低,其中,河北省的品种(系)中非优异单倍型的占比最多,表明 Hap-GG-CC 类型优异单倍型在河北省的品种(系)育种中尚未被育种家定向选择,具有很大的遗传改良应用空间。不同省份育种侧重方向不同,且其优异单倍型对产量性状影响存在不一致性,可能是导致 *qSsnps-5D* 优异单倍型选择强度不同的关键因素。在时间跨度上,*qSsnps-5D* 靶区段优异单倍型的选择利用效率随着年代推进呈递减趋势(图 6),表明 *qSsnps-5D* 靶区段在现代育成品种(系)中被逐渐遗忘。育种经验显示,不育小穗数相关基因在低肥力、瘠薄土壤上能够显著表达,表型突出;伴随时代变迁及工业化发展,土壤改良、化肥使用导致地力逐步提高,进而导致不育小穗数选择压降低,可能是 *qSsnps-5D* 靶区段在现代育成品种(系)中被逐渐遗忘的因素之一。另外,*qSsnps-5D* 遗传效应易受基因型、环境及遗传背景多因素影响,遗传效应不稳定,也可能是导致其在育种过程中没有被强烈选择的因素之一。

如上所述,*qSsnps-5D* 遗传效应易受基因型、环境及遗传背景多因素影响,遗传效应不稳定,分子标记辅助选育是加快 *qSsnps-5D* 在小麦产量性状遗传改良过程中有效应用的重要策略。根据 *qSsnps-5D* 靶区段内亲本间 InDel 差异位点,本研究进一步开发了与 *qSsnps-5D* 紧密连锁的 InDel 标记 5D-

1620921, 研究结果为小麦产量性状遗传改良提供了新的基因标记资源, 促进了 *qSsnps-5D* 在小麦产量性状遗传改良过程中有效应用。

### 参考文献

- [1] 刘阳娜, 刘丽华, 张凤廷, 张立平, 苑少华, 张明明, 李宏博, 庞斌双, 赵昌平. 利用永久 F<sub>2</sub> 群体定位小麦穗部性状相关的 QTL. 麦类作物学报, 2021, 41(5): 525-531  
Liu Y N, Liu L H, Zhang F T, Zhang L P, Yuan S H, Zhang M M, Li H B, Pang B S, Zhao C P. QTL mapping for spike traits of wheat using immortalized F<sub>2</sub> population. Journal of Triticeae Crops, 2021, 41(5): 525-531
- [2] Sreenivasulu N, Schnurbusch T. A genetic playground for enhancing grain number in cereals. Trends Plant Science, 2012, 17(2): 91-101
- [3] Gupta P K, Mir R R, Mohan A, Kumar J. Wheat genomics: Present status and future prospects. International Journal of Plant Genomics, 2008, DOI: 10.1155/2008/896451
- [4] 周阳, 何中虎, 陈新民, 王德森, 张勇, 张改生. 30 余年来北部冬麦区小麦品种产量改良遗传进展. 作物学报, 2007, 33(9): 1530-1535  
Zhou Y, He Z H, Chen X M, Wang D S, Zhang Y, Zhang G S. Genetic gain of wheat breeding for yield in northern winter wheat zone over 30 years. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(9): 1530-1535
- [5] 刘凯, 邓志英, 李青芳, 张莹, 孙彩铃, 田纪春, 陈建省. 利用高密度 SNP 遗传图谱定位小麦穗部性状基因. 作物学报, 2016, 42(6): 820-831  
Liu K, Deng Z Y, Li Q F, Zhang Y, Sun C L, Tian J C, Chen J S. Mapping QTLs for wheat panicle traits with high density SNP genetic map. Acta Agronomica Sinica, 2016, 42(6): 820-831
- [6] Brancourt-Hulmel M, Doussinault G, Lecomte C, Bérard P, Le Buanec B, Trottet M. Genetic improvement of agronomic traits of winter wheat cultivars released in France from 1946 to 1992. Crop Science, 2003, 43: 37-45
- [7] 李维平. 高产小麦育种如何取得突破. 科技导报, 1998(4): 45-47  
Li W P. Strategy for higher yield of China's wheat breeding. Science & Technology Review, 1998(4): 45-47
- [8] 胡文静, 李东升, 裔新, 张春梅, 张勇. 小麦穗部性状和株高的 QTL 定位及育种标记开发和验证. 作物学报, 2021, URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20211112.1140.002.html>  
Hu W J, Li D S, Yi X, Zhang C M, Zhang Y. Molecular mapping and validation of quantitative trait loci for spike-related traits and plant height in wheat. Acta Agronomica Sinica, 2021, URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20211112.1140.002.html>
- [9] Chen Z, Cheng X, Chai L, Wang Z, Du D, Wang Z, Bian R, Zhao A, Xin M, Guo W, Hu Z, Peng H, Yao Y, Sun Q, Ni Z. Pleiotropic QTL influencing spikelet number and heading date in common wheat (*Triticum aestivum* L.). Theoretical and Applied Genetics, 2020, 133(6): 1825-1838
- [10] 王佳佳. 小麦基部小穗不育突变体穗部性状的 QTL 定位. 泰安: 山东农业大学, 2014  
Wang J J. QTL Mapping for spike related traits using a mutant line of basal spikelets sterile in wheat. Taian: Shandong Agricultural University, 2014
- [11] Cui F, Ding A M, Li J, Zhao C H, Wang L, Wang X Q, Qi X L, Li X F, Li G Y, Gao J R, Wang H G. QTL detection of seven spike-related traits and their genetic correlations in wheat using two related RIL populations. Euphytica, 2012, 186: 177-192
- [12] Cui F, Zhao C H, Ding A M, Li J, Wang L, Li X F, Bao Y G, Li J M, Wang H G. Construction of an integrative linkage map and QTL mapping of grain yield-related traits using three related wheat RIL populations. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127(3): 659-675
- [13] Huang X Q, Kempf H, Canal M W, Roder M S. Advanced back-cross QTL analysis in progenies derived from a cross between a German elite winter wheat variety and a synthetic wheat (*Triticum aestivum* L.). Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109: 933-943
- [14] Fan X, Cui F, Ji J, Zhang W, Zhang X Q, Liu J J, Meng D Y, Tong Y P, Wang Y P, Wang T, Li J M. Dissection of pleiotropic QTL regions controlling wheat spike characteristics under different nitrogen treatments using traditional and conditional QTL mapping. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 187
- [15] Deng S, Wu X, Wu Y, Zhou R, Wang H, Jia J, Liu S. Characterization and precise mapping of a QTL increasing spike number with pleiotropic effects in wheat. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122: 281-289
- [16] Li T, Deng G B, Su Y, Yang Z, Tang Y Y, Wang J H, Qiu X B, Pu X, Li J, Liu Z H, Zhang H L, Liang J J, Yang W Y, Yu M Q, Wei Y M, Long H. Identification and validation of two major QTLs for spike compactness and length in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) showing pleiotropic effects on yield-related traits. Theoretical and Applied Genetics, 2021, 134(11): 3625-3641
- [17] Xu H W, Zhang R Q, Wang M M, Li L H, Yan L, Wang Z, Zhu J, Chen X Y, Zhao A J, Su Z Q, Xing J W, Sun Q X, Ni Z F. Identification and characterization of QTL for spike morphological traits, plant height and heading date derived from the D genome of natural and resynthetic allohexaploid wheat. Theoretical and Applied Genetics, 2021, DOI: 10.1007/s00122-021-03971-3
- [18] Yang Y, Amo A, Wei D, Chai Y M, Zheng J, Qiao P F, Cui C, Lu S, Chen L, Hu Y G. Large-scale integration of meta-QTL and genome-wide association study discovers the genomic regions and candidate genes for yield and yield-related traits in bread wheat. Theoretical and Applied Genetics, 2021, 134(9): 3083-3109
- [19] 武炳瑾, 简俊涛, 张德强, 马文洁, 冯洁, 崔紫霞, 张传量, 孙道杰. 利用 90 k 芯片技术进行小麦穗部性状 QTL 定位. 作物学报, 2017, 43(7): 1087-1095  
Wu B J, Jian J T, Zhang D Q, Ma W J, Feng J, Cui Z X, Zhang C L, Sun D J. QTL mapping for spike traits of wheat using 90 k chip technology. Acta Agronomica Sinica, 2017, 43(7): 1087-1095
- [20] 肖永贵, 路亚明, 闻伟镔, 陈新民, 夏先春, 王德森, 李思敏, 童依平, 何中虎. 小麦骨干亲本京 411 及衍生品种苗期根部性状的遗传. 中国农业科学, 2014, 47(15): 2916-2926  
Xiao Y G, Lu Y M, Wen W E, Chen X M, Xia X C, Wang D S, Li S M, Tong Y P, He Z H. Genetic contribution of seedling root traits among elite wheat parent Jing 411 to its derivatives.

- Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(15): 2916-2926
- [21] 赵春华, 樊小莉, 王维莲, 张玮, 韩洁, 陈梅, 纪军, 崔法, 李俊明. 小麦候选骨干亲本农 9204 遗传构成及其传递率. 作物学报, 2015, 41(4): 574-584
- Zhao C H, Fan X L, Wang W L, Zhang W, Han J, Chen M, Ji J, Cui F, Li J M. Genetic composition and its transmissibility analysis and wheat candidate backbone parent Kenong 9204. Acta Agronomica Sinica, 2015, 41(4): 574-584
- [22] Cui F, Zhang N, Fan X L, Zhang W, Zhao C H, Yang L J, Pan R Q, Chen M, Han J, Zhao X Q, Ji J, Tong Y P, Zhang H X, Jia J Z, Zhao G Y, Li J M. Utilization of a Wheat660K SNP array-derived high-density genetic map for high-resolution mapping of a major QTL for kernel number. Scientific Reports, 2017, 7(1): 3788
- [23] Cui F, Fan X L, Chen M, Zhang N, Zhao C H, Zhang W, Han J, Ji J, Zhao X Q, Yang L J, Zhao Z W, Tong Y P, Wang T, Li J M. QTL detection for wheat kernel size and quality and the responses of these traits to low nitrogen stress. Theoretical and Applied Genetics, 2016, 129(3): 469-484
- [24] 刘朦朦, 张萌娜, 张倩倩, 刘锡建, 郭宇航, 孙靳惠, 武亚瑞, 王素容, 吴永振, 孙晗, 崔法, 赵春华. 小麦旗叶宽主效 QTL *QFlw-5B* 遗传效应解析. 麦类作物学报, 2019, 39(12): 1399-1405
- Liu M M, Zhang M N, Zhang Q Q, Liu X J, Guo Y H, Sun J H, Wu Y R, Wang S R, Wu Y Z, Sun H, Cui F, Zhao C H. Genetic analysis of a major stable QTL *QFlw-5B* for wheat flag leaf width. Journal of Triticeae Crops, 2019, 39(12): 1399-1405
- [25] 崔俊鹏, 赵慧, 张倩倩, 宫娜, 刘朦朦, 张萌娜, 侯玉竹, 刘成, 李林志, 周芳婷, 吴永振, 孙晗, 赵春华, 崔法. 小麦穗粒数主效 QTL-*qKnps-4A* 遗传效应解析. 分子植物育种, 2019, 17(11): 3632-3640
- Cui J P, Zhao H, Zhang Q Q, Gong N, Liu M M, Zhang M N, Hou Y Z, Liu C, Li L Z, Zhou F T, Wu Y Z, Sun H, Zhao C H, Cui F. Genetic effects analysis of major QTL-*qKnps-4A* for kernel per spike in common wheat. Molecular Plant Breeding, 2019, 17(11): 3632-3640
- [26] 张倩倩, 闫学梅, 刘锡建, 张萌娜, 刘朦朦, 周芳婷, 吴永振, 孙晗, 赵春华, 崔法. 小麦穗粒数主效 QTL-*qKnps-2A* 遗传效应解析. 分子植物育种, 2020, 18(15): 5003-5009
- Zhang Q Q, Yan X M, Liu X J, Zhang M N, Liu M M, Zhou F T, Wu Y Z, Sun H, Zhao C H, Cui F. Genetic analysis of *qKnps-2A*: A major stable QTL for kernel number per spike in common wheat. Molecular Plant Breeding, 2020, 18(15): 5003-5009
- [27] Cui F, Fan X L, Zhao C H, Chen M, Ji J, Zhang W, Li J M. A novel genetic map of wheat: Utility for mapping QTL for yield under different nitrogen treatments. BMC Genetics, 2014, 15(1): 57
- [28] 朱志翔. 遗传分析软件 QGASStation2.0 和 GMDR-GPU 的开发. 杭州: 浙江大学, 2012
- Zhu Z X. Development of the genetic analysis softwares QGASStation 2.0 and GMDR-GPU. Hangzhou: Zhejiang University, 2012
- [29] Stacey J, Isaac P G. Isolation of DNA from plants. Methods in Molecular Biology, 1994, 28: 9