

合成六倍体小麦品系籽粒相关性状的 QTL 定位

孙迎凯¹, 李翔¹, 刘天相¹, 张冰月¹, 赵艺清¹, 关露露¹, 贾亚涛¹, 马超¹,
沈仲¹, 赵力克¹, 胡银岗¹, 吉万全¹, 史学芬², 白海波³, 王中华¹

(1. 西北农林科技大学农学院作物抗逆与高效生产全国重点实验室, 陕西杨陵 712100;

2. 鄂尔多斯农牧科学院, 内蒙古鄂尔多斯 017000; 3. 宁夏农林科学院农业生物技术研究中心, 宁夏银川 750002)

摘要:合成六倍体小麦作为一种重要的遗传资源,在籽粒相关性状的研究中起着关键作用。为进一步挖掘合成六倍体小麦籽粒相关性状的定量性状位点(quantitative trait loci, QTL),本研究以西农 389 与合成六倍体小麦 KU2098 杂交得到的 154 个重组自交系(recombinant inbred lines, RIL)群体为材料,用小麦 55K SNP 芯片构建遗传图谱,对粒长、粒宽、粒面积、粒周长、粒长宽比、千粒重、蛋白质含量、淀粉含量、湿面筋含量共 9 个籽粒相关性状进行了 QTL 定位分析。结果表明,在除 7B 染色体外的 20 条染色体上共鉴定出 84 个 QTL;这些 QTL 的 LOD 值在 2.54~39.9 之间,解释了 0.91%~43.41%表型变异;84 个 QTL 包括 31 个主要 QTL 和 10 个稳定 QTL。在 1A(1)、1B(1)、1D(1)、2D(1)、4D(1)、5A(1)、5D(1)、6A(2)、6B(2)和 7D(1)染色体上共鉴定出 12 个与籽粒性状相关的 QTL 簇。在 QTL 簇 C8 对应的遗传区间中,筛选到 2 个有关籽粒性状的基因;在 QTL 簇 C3 的遗传区间中,筛选到 4 个有关品质性状的基因。鉴定出的 QTL 可为小麦产量和品质改良提供参考。

关键词:合成六倍体小麦;小麦 55K SNP;籽粒性状;QTLs

中图分类号:S512.1;S330

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2025)01-0001-15

QTL Mapping for Kernel-Related Traits from Synthetic Hexaploid Wheat Lines

SUN Yingkai¹, LI Xiang¹, LIU Tianxiang¹, ZHANG Bingyue¹, ZHAO Yiqing¹, GUAN Lulu¹,
JIA Yatao¹, MA Chao¹, SHEN Zhong¹, ZHAO Like¹, HU Yingang¹, JI Wanquan¹,
SHI Xuefen², BAI Haibo³, WANG Zhonghua¹

(1. State Key Laboratory for Crop Stress Resistance and High-Efficiency Production, College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling, Shannxi 712100, China; 2. Ordos Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Ordos, Inner Mongolia 017000, China; 3. Agricultural Bio-Technology Research Center, Ningxia Academy of Agriculture and Forestry Science, Yinchuan, Ningxia 750002, China)

Abstract: As a crucial genetic resource, synthetic hexaploid wheat plays a key role in studying of kernel-related traits. In order to further explore the quantitative trait loci(QTL) of kernel-related traits in wheat, a RIL population consisting of 154 lines derived from a cross between XN389 and a synthetic hexaploid wheat(KU2098) was used as materials. Wheat 55K SNP array was used to construct the genetic map and QTLs for nine kernel-related traits were identified, including kernel length(KL), kernel width(KW), kernel area(KA), kernel perimeter(KP), kernel length width ratio(KLWR), thousand-kernel weight(TKW), kernel protein content(KPC), SC(starch content) and wet gluten content(WGC). A total of 84 additive QTLs were identified across 21 wheat chromosomes, except for

收稿日期:2024-01-13 修回日期:2024-04-1

基金项目:国家外国专家局“作物抗病与遗传改良育种”项目(B18042);高校引进创新学科人才计划(111工程)项目;国家自然科学基金项目(31660394);宁夏回族自治区农业与农村重点研发计划项目(2021BEF02033)

第一作者 E-mail:sunyingkai@nwfau.edu.cn(孙迎凯);lixiang199713@nwfau.edu.cn(李翔)

通讯作者 E-mail:zhwangnew@126.com(王中华);bai-haibo@163.com(白海波)

chromosome 7B. The individual QTL explained the phenotypic variation from 0.91% to 43.41%, with LOD values ranging from 2.54 to 39.96. Among them, 31 major and 10 stable QTLs were identified. A total of twelve QTL clusters, encompassing QTLs associated with kernel-related traits, were identified on chromosomes 1A (1), 1B (1), 1D (1), 2D (1), 4D (1), 5A (1), 5D (1), 6A (2), 6B (2) and 7D (1). In the corresponding physical interval of QTL cluster C8, two candidate genes related to kernel traits were identified. Four candidate genes related to quality traits were identified in physical region of QTL cluster C3. The QTLs can provide reference for yield and quality improvement of wheat.

Keywords: Synthetic hexaploid wheat; Wheat 55K SNP; Kernel traits; QTLs

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 作为世界上最重要的谷类作物之一, 为全球人类提供约 19% 的膳食能量和 20% 的蛋白质^[1-2]。随着人口激增, 到 2050 年全球对小麦的需求量有望增加 50%^[3]。因此, 提高产量仍是当前小麦育种主要目标。相较于普通小麦, 合成六倍体小麦表现出丰富的遗传多样性, 并携带有较多优质基因^[4-6]。小麦分子标记的研究促进了高密度 SNP 芯片的发展^[7-8]。对高密度 SNP 芯片与合成六倍体小麦材料的研究和应用将提高小麦育种速度。

小麦产量主要由千粒重、穗粒数和穗数决定, 粒长、粒宽、粒面积、粒周长和粒长宽比等性状也显著影响小麦产量^[9-12]; 其中, 千粒重具有显著的表型稳定性和较高遗传力^[13]。目前, 有关小麦粒长、粒宽、千粒重的研究较多, 对籽粒长宽比的关注相对较少^[14-15]。研究发现, 籽粒面积、周长与千粒重和品质性状存在相关性, 适当的籽粒面积和周长对小麦的产量和品质有重要作用^[16]。已有大量小麦籽粒主效基因和 QTL 的报道, 如 *TaGW2-A1*、*TaTGW-7A*、*TaGSr-4B* 和 *ZnF-B* 与籽粒大小、粒重显著相关^[17-20]。但上述籽粒相关 QTL 定位均在普通小麦中进行, 对合成小麦此方面的研究较少。

相较于籽粒性状的 QTL 定位, 小麦品质性状的定位更加困难, 目前发现的小麦品质相关的 QTL 大多是次要 QTL^[21]。研究表明, 控制籽粒蛋白质含量的 QTL 位于 4B 和 4D 染色体上^[22]。而 Wang 等^[23] 利用构建的重组自交系群体对产量和品质性状进行了定位研究, 发现与蛋白质含量相关的 QTL 位于 3B、4A 染色体上, 其中位于 4A 染色体上的位点为稳定表达位点。Chen 等^[24] 基于小麦 90K 芯片基因分型结果, 共发现 103 个与品质性状相关的 QTL, 其中 4 个控制湿面筋含量的 QTL 分别位于 1B、1D、4B、6A 染色

体上, 位于 6A 染色体上的位点为主效位点。Lou 等^[25] 通过全基因组关联分析检测到 10 个蛋白质含量相关和 9 个湿面筋含量相关的 QTL, 这些位点多位于 1B 和 3A 染色体上。进一步探索这些性状相关 QTLs 和分子标记的开发对小麦品质育种具有重要意义。

本研究以 XN389 和 KU2098 及其杂交得到的 154 个 RIL 群体为材料, 利用小麦 55K SNP 芯片构建遗传图谱, 并对 6 个籽粒性状(粒长、粒宽、粒面积、粒周长、粒长宽比和千粒重)及 3 个品质性状(蛋白质含量、淀粉含量和湿面筋含量)进行表型分析和 QTL 定位, 以期获得控制籽粒相关性状的主效和稳定 QTL 位点, 为小麦分子辅助育种提供技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料和田间种植

供试材料为西农 389 (XN389, 母本) 与合成小麦 KU2098 (父本) 及其杂交获得的 154 个 F₈ RIL 群体。XN389 表现出较高的千粒重, 而 KU2098 表现出较长的粒长和较高的株高。

田间试验分别于 2020—2021 年度和 2021—2022 年度在杨凌西北农林科技大学标本区进行。每个株系播种 10 粒种子, 行距为 0.25 m, 株距为 10 cm, 行长为 1 m。田间管理同当地大田。

1.2 测定指标与方法

成熟期, 每个小麦品系随机选取 5 株具有代表性的植株, 收获籽粒, 利用 SC-G 型全自动粒度分析仪测定约 200 个籽粒的千粒重、粒长、粒宽、粒面积、粒周长、粒长宽比。使用 DA7200 近红外分析仪测定蛋白质含量、淀粉含量、湿面筋含量, 重复 3 次。

1.3 基因分型

采用 CTAB 法提取供试小麦苗期的新鲜叶

片基因组 DNA^[27]。使用凝胶电泳检测 DNA 的质量,并通过微型核酸分析仪(NanoDrop One Thermo ScientificTM)测定其浓度。采用包含 53 063 个 SNPs 的小麦 55K SNP 芯片自育系进行基因分型,DNA 样品的分析和最终质量检测由北京博奥晶典生物科技有限公司完成。

1.4 遗传图谱构建

基于小麦 55K SNP 芯片基因分型与籽粒表型结果,通过 IciMapping V4.1 的 BIN 功能去除无多态性 SNPs 和缺失数据大于 10% 的 SNPs^[28]。利用 MAP 功能进行籽粒性状相关 SNP 标记分析,利用 Kosambi 映射函数将重组率转换为遗传距离(cM)。使用 Mapchart V2.3 对遗传图谱进行可视化。

1.5 QTL 分析

使用 IciMapping V4.1 中的完备区间作图法(ICIM)的 BIP 功能鉴定每个性状的 QTL (step = 1 cM, PIN = 0.001)^[10]。以 LOD = 2.5 为阈值标准,确定每个 QTL 的置信区间。在每个性状中,将遗传距离小于 5 cM 的相邻 QTL 视为同一个 QTL。单个 QTL 的 LOD 大于 3 且贡献率(phenotypic variation explained, PVE) 大于 10% 被认为是主效 QTL。在两个环境中均检测到的主效 QTL 为稳定 QTL^[29-30]。采用 ICIMapping V4.1 的 MET 功能的 ICIM-ADD 方法(step = 1 cM, PIN = 0.001)进行联合 QTL (combined QTL, cQTL) 鉴定^[31]。利用 ICIM-EPI 功能(LOD = 5, step = 1 cM, PIN = 0.000 1)对每个性状进行上位性分析,并鉴定上位性 QTL (epi-static QTL, eQTL)^[32]。使用 Triticeae Multiomics Center(<http://202.194.139.32>)获取候选基因的转录水平(经过 log₂ 处理)。去除以 LC

结尾的低置信度基因和没有转录数据的基因。使用 Ensembl Plants (<https://plants.ensembl.org/index.html>)对 QTL 簇遗传区间内的候选基因进行功能分析。

1.6 数据处理

使用 R 包 lme4 的“lmer”函数计算 2021 年和 2022 年每个性状的最佳线性无偏预测(the best linear unbiased prediction, BLUP)^[26]。基于 BLUP 数据集,使用 GraphPad Prism V4.0 计算变量间相关性。利用 Origin 2021 绘制频率分布图。

2 结果与分析

2.1 合成小麦籽粒与品质相关性状表型分析

图 1 为两个亲本的表型,结合表 1 可知,在两个年度,两个亲本间被测性状均存在显著差异($P < 0.05$ 或 $P < 0.01$);XN389 的 KW、TKW 和 SC 均高于 KU2098;KU2098 的 KL、KA、KP、KLWR、KPC 和 WGC 均高于 XN389。9 个性状的表型变异系数介于 1.69%~11.55%之间(表 1)。RIL 群体被测指标的表型值均呈正态分布(图 2),属于典型的多基因控制数量性状,适合进行 QTL 分析。

2.2 被测性状间相关性分析

由表 2 可知,粒长与其余 4 个籽粒性状和 3 个品质性状之间均呈极显著的正相关($P < 0.01$);粒宽与籽粒长宽比呈极显著负相关,与其余 3 个籽粒性状和 3 个品质性状之间均呈极显著正相关;籽粒周长、籽粒面积与蛋白质含量、湿面筋含量、淀粉含量均呈显著正相关($P < 0.05$);蛋白质含量、湿面筋含量、淀粉含量三个品质性状之间均呈极显著正相关。

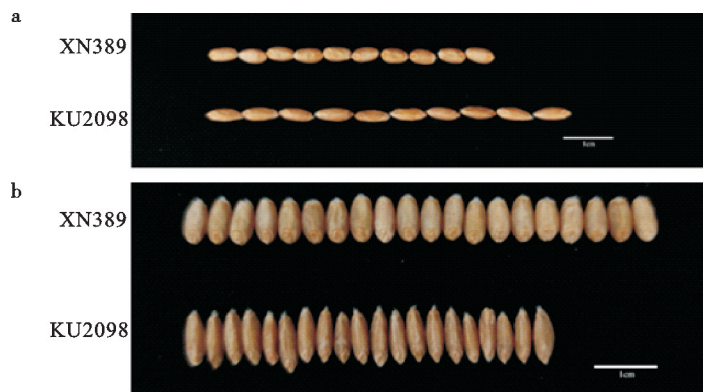


图 1 两个亲本的粒长(a)和粒宽(b)

Fig. 1 Kernel length(a) and kernel width(b) of both parents

表 1 亲本和 RIL 群体的表型变异
Table 1 Phenotypic variation of characters in parents and RILs population

性状 Trait	环境 Environment	亲本 Parent		RIL 群体 RIL population					
		西农 389 XN389	KU2098	范围 Range	均值 Mean	标准差 SD	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	变异系数 CV/%
粒长 KL/mm	2021YL	5.76	6.97*	5.45~7.85	6.56	0.40	-0.02	0.46	6.20
	2022YL	5.54	7.33**	4.68~7.91	6.61	0.46	0.29	0.78	7.02
	BLUP	5.75	7.28**	5.17~7.79	6.39	0.35	-0.22	0.49	5.41
粒宽 KW/mm	2021YL	3.05*	2.78	2.52~3.27	2.94	0.14	-0.42	-0.03	5.02
	2022YL	3.20**	2.63	2.48~3.52	2.93	0.14	-0.53	0.39	4.67
	BLUP	3.14**	2.68	2.48~3.15	2.89	0.13	-0.47	0.46	4.39
千粒重 TKW/g	2021YL	44.37**	39.48	26.6~54.3	41.99	4.85	-0.18	0.74	11.55
	2022YL	42.86*	40.22	30.3~58.3	46.19	4.90	-0.36	0.87	10.61
	BLUP	44.90**	40.36	28.7~55.3	44.01	4.47	-0.45	0.88	10.16
粒长宽比 KLWR	2021YL	1.89	2.50*	1.73~2.55	2.25	0.13	-0.10	-0.16	5.64
	2022YL	2.05	2.71**	1.87~2.77	2.31	0.13	0.04	0.79	5.76
	BLUP	1.96	2.70**	1.96~2.55	2.24	0.11	-0.02	-0.25	5.06
粒面积 KA/mm ²	2021YL	13.54	14.79*	11.1~20.1	15.41	1.55	0.06	0.78	10.08
	2022YL	12.04	14.69*	9.46~18.4	14.02	1.42	0.37	0.99	10.13
	BLUP	13.69	15.18**	10.5~17.7	14.71	1.30	-0.15	0.71	8.84
粒周长 KP/mm	2021YL	14.62	16.69**	13.7~20.0	16.43	0.93	0.06	1.43	5.66
	2022YL	14.14	17.69**	13.1~19.9	16.64	1.16	0.34	0.85	6.97
	BLUP	14.53	17.26**	13.2~18.2	16.00	0.79	-0.22	1.24	4.93
蛋白含量 KPC/%	2021YL	15.66	17.49**	12.6~20.1	16.88	1.51	-0.11	-0.34	8.95
	2022YL	15.83	19.70**	12.5~20.1	15.62	1.64	0.36	-0.60	10.51
	BLUP	15.94	18.22**	13.2~19.2	16.14	1.33	0.11	-0.56	8.22
湿面筋含量 WGC/%	2021YL	32.38	36.03*	26.2~42.6	35.01	3.06	-0.20	0.03	8.74
	2022YL	32.60	40.16**	26.6~40.5	33.06	3.13	0.06	-0.68	9.46
	BLUP	33.46	38.20**	27.1~39.7	33.12	2.62	0.10	-0.29	7.90
淀粉含量 SC/%	2021YL	78.95**	75.95	74.5~80.6	77.37	1.45	0.16	-0.64	1.87
	2022YL	78.74*	74.09	75.0~81.3	78.37	1.43	-0.29	-0.51	1.82
	BLUP	78.32**	75.38	74.9~80.9	78.12	1.32	-0.14	-0.38	1.69

2021YL:2021 年杨陵;2022YL:2022 年杨陵;BLUP:最佳线性无偏预测值。* 和 ** 分别表示亲本间在 0.05 和 0.01 水平差异显著。下同。

2021YL: Yangling in 2021; 2022YL: Yangling in 2022; BLUP: Best linear unbiased prediction value. * and ** indicate significant differences between parents at 0.05 and 0.01 levels, respectively. TKW: Thousand kernel weight; KL: Kernel length; KW: Kernel width; KA: Kernel area; KP: Kernel perimeter; KLWR: Kernel length width ratio; KPC: Kernel protein content; SC: Starch content; WGC: Wet gluten content. The same below.

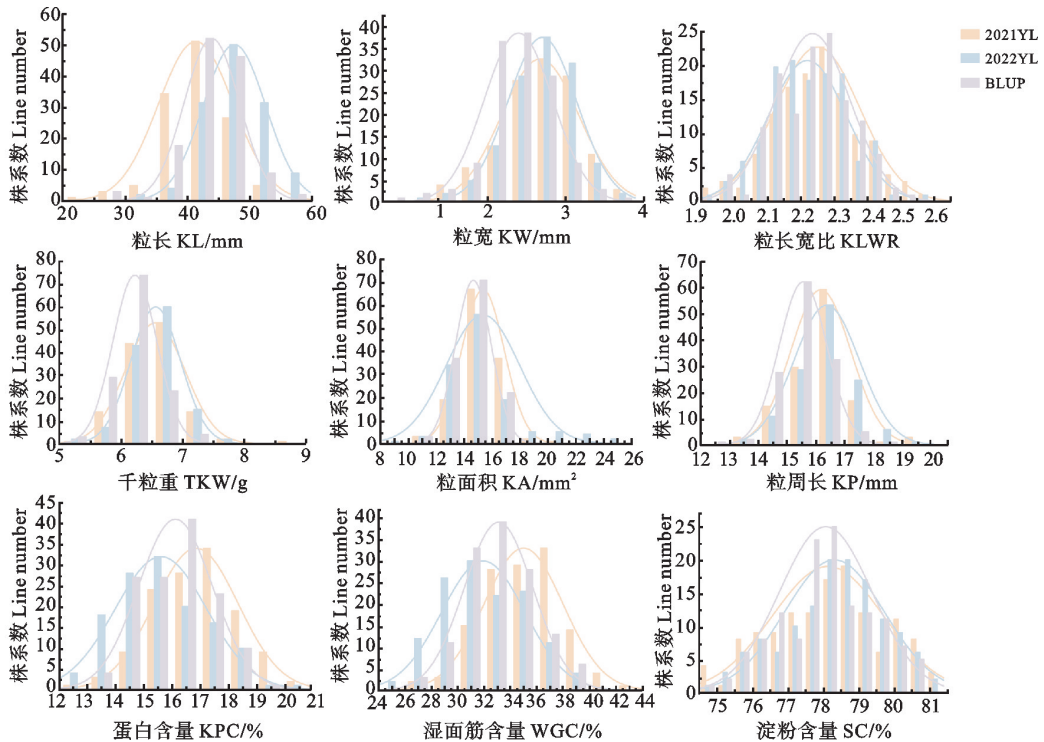


图 2 RIL 群体被测指标的频率分布
Fig. 2 Frequency distributions of indices of RIL population

表 2 基于 BLUP 数据的性状相关性分析
Table 2 Correlation analysis of different traits based on BLUP

性状 Trait	粒长 KL	粒宽 KW	籽粒长宽比 KLWR	千粒重 TKW	籽粒面积 KA	籽粒周长 KP	蛋白质含量 KPC	湿面筋含量 WGC	淀粉含量 SC
粒长 KL	1								
粒宽 KW	0.875**	1							
籽粒长宽比 KLWR	0.682**	-0.308**	1						
千粒重 TKW	0.772**	0.794**	-0.031	1					
籽粒面积 KA	0.860**	0.782**	0.271**	0.726**	1				
籽粒周长 KP	0.978**	0.621**	0.539**	0.646**	0.926**	1			
蛋白质含量 KPC	0.396**	0.420**	0.421**	0.358**	0.357**	0.399**	1		
湿面筋含量 WGC	0.429**	0.455**	0.445**	0.412**	0.390**	0.430**	0.976**	1	
淀粉含量 SC	0.357**	0.390**	0.415**	0.377**	0.273**	0.354**	0.727**	0.741**	1

* : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$.

2.3 籽粒相关性状的遗传图谱分析

利用小麦 55K SNP 芯片构建小麦籽粒相关性状的遗传图谱,结果表明,籽粒相关性状的遗传距离全长 4 603.73 cM,包含 23 个连锁群,在 21 条小麦染色体上共分部有 2 826 个 BIN 标记,相邻标记间平均遗传距离为 1.63 cM。D 基因组的标记密度最高,其次是 A 和 B 基因组。

2.4 籽粒相关性状 QTL 定位分析

在除了 7B 染色体外的 20 条染色体上,共鉴定出 84 个与籽粒性状有关的 QTL(表 3)。这些 QTL 的 LOD 值在 2.54~39.96 之间,解释了 0.91%~43.41%表型变异。在 84 个 QTL 中,共有 31 个为主效 QTL;检测到 10 个稳定 QTL,分别是 TWK(1)、KL(1)、KW(2)、KP(1)、KLWR(2)、KPC(1)、WGC(2)和 SC(1)。这些稳定和主效 QTL 分布在 12 条染色体上,LOD 值在 2.55~39.96 之间,解释了 1.82%~43.41%表型变异(表 3 和图 3)。

共检测到 11 个与千粒重相关 QTL,分别位于 5D、6A、7A 1B、2B、2D、4B 和 4D 染色体上;其 LOD 值在 2.59~32.12 之间,解释了 1.33%~27.96%的表型变异;其中, *QTKW-1B*、*QTKW-4D* 和 *QTKW-6A-2.2* 为主效 QTL,可以解释 1.33%~27.96%表型变异;*QTKW-4D* 在 2021YL 和 BLUP 中被检测到,为稳定 QTL(表 3)。

共检测到 9 个与粒长相关 QTL,其中 2 个位于 6A 染色体,1A、1B、5A、5D、6B 和 7D 染色体各有 1 个;其 LOD 值在 2.55~35.19 之间,解释了 1.82%~35.74%表型变异(表 3),其中包括关于粒宽的主效

QTL *QKL-6A-2.2* 和稳定 QTL *QKL-1A*。

共鉴定出 6 个与粒宽相关 QTL,分布在 1B(3)、5B(1)、6A(1)和 6B(1)染色体上;其 LOD 值在 3.40~33.78 之间,解释了 2.87%~24.63%的表型变异;*QKW-1B.1*、*QKW-1B.2*、*QKW-1B.3* 和 *QKW-6B* 为主效 QTL,解释了 2.87%~24.63%变异;其中 *QKW-1B.2* 为稳定 QTL(表 3)。

在染色体 5A(6)、1A(1)、2A(1)、4A(1)、6B(1)、6D(1)和 7D(1)上分布着 12 个与粒长宽比相关的 QTL;其 LOD 值在 3.74~7.28 之间,解释了 5.68%~16.55%的表型变异;*QKLWR-5A.1*、*QKLWR-5A.5*、*QKLWR-5A.6* 和 *QKLWR-6B* 为主效 QTL;*QKLWR-1A* 和 *QKLWR-5* 为稳定 QTL(表 3)。

共检测到 9 个与粒面积相关 QTL,分别位于 4D、5D、6A、6B 和 1B 染色体上,可解释 3.31%~21.28%的表型变异;5 个主效 QTL 分别是 *QKA-1B*、*QKA-4D.1*、*QKA-5D.1*、*QKA-6A-2.1* 和 *QKA-6A-2.2*(表 3)。

与粒周长相关的 14 个 QTL 分布在 1A(3)、1B(3)、6B(3)、2D(1)、4D(1)、6A(1)、6B(1)和 7A(1)染色体上;其 LOD 值在 0.91~39.96 之间,解释了 1.58%~43.41%的表型变异;*QKP-7D.1*、*QKP-7D.2* 和 *QKP-7D.3* 为主效 QTL;*QKP-6A-2* 为稳定 QTL(表 3)。

共检测到 7 个与蛋白含量相关的 QTL,分别位于 1D、2D、3A、3B、4A、4D 和 6A 染色体上;其 LOD 值在 2.54~3.56 之间,解释了 8.02%~13.34%的表型变异;其中 *QKPC-4A* 为稳定 QTL(表 3)。

表 3 RIL 群体籽粒相关性状的 QTL
Table 3 QTLs of kernel-related traits for the RIL population

性状 Trait	数量性状位点 QTL	环境 Environment	染色体 Chromosome	位置 Position/cM	左标记 Left marker	右标记 Right marker	物理位置 Physical position/ Mb	LOD 值 LOD	贡献率 PVE/%	加性效应 Add
千粒重 TKW	<i>QTKW-1B</i>	2021YL	1B	211	AX-111247283	AX-109579032	696.24~696.80	5.92	13.30	1.87
		2022YL	1B	210	AX-110675425	AX-111247283	689.39~696.72	3.64	1.94	1.30
	<i>QTKW-2B</i>	2022YL	2B	116	AX-111463891	AX-111492645	549.05~492.13	3.50	1.77	1.27
	<i>QTKW-2D-2</i>	BLUP	2D-2	38	AX-110440599	AX-108827236	637.07~639.27	4.21	3.93	1.52
	<i>QTKW-4B</i>	2022YL	4B	56	AX-110031800	AX-109309162	36.33~35.70	2.63	1.33	1.09
	<i>QTKW-4D</i>	2021YL	4D	86	AX-109939837	AX-111544209	385.17~338.54	4.71	10.31	-1.71
		2022YL	4D	86	AX-109939837	AX-111544209	385.17~338.54	9.10	5.05	-2.21
		BLUP	4D	86	AX-109939837	AX-111544209	385.17~338.54	18.31	19.35	-3.29
		BLUP	4D	90	AX-111544209	AX-110528269	338.54~312.79	10.01	9.13	2.25
	<i>QTKW-5D.1</i>	2021YL	5D	57	AX-109324087	AX-111868909	351.26~360.17	3.81	8.20	1.47
<i>QTKW-5D.2</i>	BLUP	5D	207	AX-94670129	AX-111037831	552.79~553.68	2.59	2.06	-1.02	
<i>QTKW-6A-2.1</i>	2021YL	6A-2	91	AX-111037916	AX-110165332	571.90~573.15	4.11	9.36	1.60	
<i>QTKW-6A-2.2</i>	2022YL	6A-2	49	AX-110390227	AX-111025495	55.95~60.96	22.08	16.68	-3.81	
	2022YL	6A-2	52	AX-108746329	AX-109306991	64.05~64.38	32.12	27.96	4.95	
<i>QTKW-7A.1</i>	2021YL	7A	158	AX-111153755	AX-111518897	609.15~607.69	2.94	6.36	1.29	
<i>QTKW-7A.2</i>	2022YL	7A	29	AX-111045634	AX-108951117	26.81~27.52	3.49	1.74	1.23	
粒长 KL	<i>QKL-1A</i>	2021YL	1A	33	AX-108966198	AX-109281991	17.92~15.61	22.60	24.84	0.36
		2022YL	1A	33	AX-108966198	AX-109281991	17.92~15.61	22.67	22.73	0.30
		BLUP	1A	33	AX-108966198	AX-109281991	17.92~15.61	3.99	2.16	0.07
		2021YL	1A	37	AX-110515151	AX-111149256	22.72~17.20	9.60	8.35	0.21
		2022YL	1A	37	AX-110515151	AX-111149256	22.72~17.20	15.57	13.34	0.23
	<i>QKL-1B</i>	BLUP	1B	100	AX-108851017	AX-109490843	572.52~572.93	3.31	1.84	-0.06
	<i>QKL-5A</i>	2022YL	5A	158	AX-110973091	AX-110373243	548.09~550.02	3.40	2.34	0.10
	<i>QKL-5D</i>	2021YL	5D	71	AX-94656240	AX-89369050	393.06~429.52	3.70	3.45	0.13
	<i>QKL-5D</i>	BLUP	5D	67	AX-108827297	AX-109006940	372.95~385.10	5.01	2.83	0.08
	<i>QKL-6A-2.1</i>	2021YL	6A-2	63	AX-111101235	AX-111701819	100.46~106.17	3.55	2.75	0.12
<i>QKL-6A-2.2</i>	2022YL	6A-2	55	AX-111627147	AX-109629192	67.42~79.68	2.55	1.82	0.09	
	BLUP	6A-2	52	AX-108746329	AX-109306991	64.05~64.38	35.19	35.74	0.28	
<i>QKL-6B</i>	2022YL	6B	124	AX-108834761	AX-89696866	664.47~666.86	5.43	3.97	-0.13	

(续表 3 Continued table 3)

性状 Trait	数量性状位点 QTL	环境 Environment	染色体 Chromosome	位置 Position/cM	左标记 Left marker	右标记 Right marker	物理位置 Physical position/Mb	LOD 值 LOD	贡献率 PVE/%	加性效应 Add
粒宽 KW	<i>QKL-7D</i>	BLUP	7D	121	AX-108844280	AX-110046320	122.80~138.81	3.37	1.85	0.06
	<i>QKW-1B.1</i>	2021YL	1B	121	AX-108867872	AX-110691903	628.59~631.35	3.64	11.22	-0.06
	<i>QKW-1B.2</i>	2021YL	1B	211	AX-111247283	AX-109579032	696.72~696.80	4.00	11.81	-0.06
粒长宽比 KLWR		2022YL	1B	211	AX-111247283	AX-109579032	696.72~696.80	28.85	17.62	-0.15
	<i>QKW-1B.3</i>	BLUP	1B	211	AX-111247283	AX-109579032	696.72~696.80	6.71	2.87	-0.04
	<i>QKW-5B</i>	2022YL	5B	205	AX-109892648	AX-109993450	687.05~684.84	20.81	10.79	-0.11
	<i>QKW-6A-2</i>	BLUP	6A-2	161	AX-111216522	AX-110524666	644.81~653.18	3.57	1.35	-0.04
	<i>QKW-6B</i>	BLUP	6B	102	AX-108836281	AX-110371990	584.40~591.93	3.40	1.37	0.03
	<i>QKLWR-1A</i>	BLUP	6B	2	AX-111038900	AX-94854319	4.38~2.25	23.50	13.99	0.09
		BLUP	6B	4	AX-111384052	AX-110409749	10.68~12.93	33.78	24.63	-0.11
	<i>QKLWR-2A</i>	2021YL	1A	34	AX-109281991	AX-110417482	15.61~17.22	7.22	16.53	0.05
	<i>QKLWR-4A</i>	BLUP	1A	34	AX-109281991	AX-110417482	15.61~17.22	4.14	10.90	0.03
	<i>QKLWR-5A.1</i>	2021YL	2A	97	AX-110471961	AX-111220529	148.16~142.12	2.76	6.09	0.03
粒面积 KA	<i>QKLWR-5A.2</i>	2022YL	4A	109	AX-108914639	AX-109508535	601.67~602.41	4.35	7.23	0.03
		2021YL	5A	121	AX-108905823	AX-110510387	490.24~489.47	4.81	10.33	0.04
	<i>QKLWR-5A.3</i>	2021YL	5A	257	AX-109451992	AX-110427839	664.94~675.04	7.03	16.55	0.05
	<i>QKLWR-5A.4</i>	BLUP	5A	257	AX-109451992	AX-110427839	664.94~675.04	5.51	15.15	0.04
	<i>QKLWR-5A.5</i>	2022YL	5A	85	AX-109604153	AX-110013226	384.64~401.46	3.74	5.68	0.03
	<i>QKLWR-5A.6</i>	2022YL	5A	142	AX-109078558	AX-111039987	535.50~536.24	4.56	7.09	0.03
		2021YL	5A	234	AX-110920706	AX-110647322	633.26~638.19	7.28	11.87	0.04
	<i>QKLWR-6B</i>	BLUP	5A	148	AX-109857378	AX-111079969	538.96~540.68	4.65	12.09	0.03
	<i>QKLWR-6D</i>	2022YL	6B	85	AX-111537240	AX-109033857	240.20~191.51	6.84	10.97	-0.04
	<i>QKLWR-7D</i>	2022YL	6D	6	AX-110057590	AX-110599369	3.86~4.11	4.06	6.43	0.03
粒面积 KA	<i>QKA-1B</i>	2022YL	7D	119	AX-108844280	AX-110046320	122.80~138.81	5.23	8.57	0.04
		2021YL	1B	208	AX-11000934	AX-109409212	690.53~689.03	4.67	11.22	0.50
	<i>QKA-4D.1</i>	2022YL	1B	208	AX-11000934	AX-109409212	690.53~689.03	6.53	7.71	0.40
		BLUP	1B	208	AX-11000934	AX-109409212	690.53~689.03	4.10	8.37	0.23
	2021YL	4D	86	AX-109939837	AX-111544209	385.17~338.54	2.65	6.20	-0.39	
	2022YL	4D	86	AX-109939837	AX-111544209	385.17~338.54	15.33	21.28	-0.69	
	2022YL	4D	92	AX-110528269	AX-111191141	312.79~310.33	7.54	8.93	0.44	

(续表 3 Continued table 3)

性状 Trait	数量性状位点 QTL	环境 Environment	染色体 Chromosome	位置 Position/cM	左标记 Left marker	右标记 Right marker	物理位置 Physical position/Mb	LOD值 LOD	贡献率 PVE/%	加性效应 Add
	<i>QKA-4D.2</i>	BLUP	4D	136	AX-111032296	AX-110167116	485.05~487.45	3.22	6.39	-0.21
	<i>QKA-5D.1</i>	2021YL	5D	17	AX-108932356	AX-94483999	27.57~29.89	4.47	10.71	0.49
		BLUP	5D	17	AX-108932356	AX-94483999	27.57~29.89	4.18	8.38	0.23
	<i>QKA-5D.2</i>	BLUP	5D	116	AX-109323365	AX-95631469	453.54~456.96	2.72	5.31	-0.19
	<i>QKA-6A-2.1</i>	2021YL	6A-2	91	AX-111037916	AX-110165332	571.90~573.15	4.44	11.23	0.51
	<i>QKA-6A-2.2</i>	2022YL	6A-2	55	AX-111627147	AX-109629192	67.42~79.68	3.01	3.31	0.26
		BLUP	6A-2	52	AX-108746329	AX-109306991	64.05~64.38	6.01	12.68	0.29
	<i>QKA-6B.1</i>	2021YL	6B	146	AX-110548110	AX-110040469	685.42~692.47	2.75	6.70	-0.39
		BLUP	6B	146	AX-109471603	AX-110040469	470.27~692.47	4.73	9.67	-0.25
	<i>QKA-6B.2</i>	2022YL	6B	6	AX-109878639	AX-94534520	477.32~13.91	3.28	3.67	-0.27
粒周长	<i>QKP-1A.1</i>	2021YL	1A	56	AX-108892304	AX-109820104	41.86~42.89	3.98	2.05	0.29
KP	<i>QKP-1A.2</i>	2022YL	1A	32	AX-110962638	AX-108966198	23.29~17.92	5.41	1.58	0.20
	<i>QKP-1A.3</i>	2022YL	1A	79	AX-110953451	AX-110520028	426.12~463.22	8.98	2.78	-0.26
	<i>QKP-1B.1</i>	2021YL	1B	208	AX-110000934	AX-109409212	690.53~689.03	3.09	1.57	0.25
	<i>QKP-1B.2</i>	2022YL	1B	56	AX-109288613	AX-109494589	232.89~305.82	3.95	1.11	-0.16
	<i>QKP-1B.3</i>	2022YL	1B	200	AX-108733712	AX-111104551	684.11~684.28	3.27	0.91	0.15
	<i>QKP-2D-1</i>	BLUP	2D-1	26	AX-110425470	AX-111105994	21.71~24.04	3.61	1.95	0.13
	<i>QKP-4D</i>	BLUP	4D	106	AX-109883270	AX-110956578	455.45~455.86	2.70	1.39	-0.10
	<i>QKP-6A-2</i>	2022YL	6A-2	52	AX-108746329	AX-109306991	64.05~64.38	38.81	21.90	0.72
		BLUP	6A-2	52	AX-108746329	AX-109306991	64.05~64.38	39.96	43.41	0.61
	<i>QKP-6B</i>	BLUP	6B	144	AX-110548110	AX-109471603	685.42~470.27	4.41	2.54	-0.14
	<i>QKP-7A</i>	2022YL	7A	16	AX-110996562	AX-110499844	3.97~1.11	6.32	1.82	0.21
		BLUP	7A	16	AX-110996562	AX-110499844	3.97~1.11	3.84	2.02	0.13
	<i>QKP-7D.1</i>	2021YL	7D	135	AX-110462419	AX-109584028	248.00~381.96	26.77	21.67	0.95
	<i>QKP-7D.2</i>	2021YL	7D	158	AX-110251783	AX-111554046	215.70~196.71	19.45	13.35	-0.75
	<i>QKP-7D.3</i>	2022YL	7D	122	AX-110046320	AX-111973087	138.81~147.71	19.82	8.03	-0.44
		2022YL	7D	125	AX-111279859	AX-111077878	153.65~166.80	31.71	15.50	0.61
		BLUP	7D	121	AX-108844280	AX-110046320	122.80~138.81	7.87	4.50	0.19
蛋白含量	<i>QKPC-1D</i>	BLUP	1D	120	AX-110413362	AX-111722231	420.91~419.25	3.78	11.48	0.38
KPC	<i>QKPC-2D-1</i>	2021YL	2D-1	51	AX-109301939	AX-108911375	35.06~40.77	4.08	13.34	-0.54

(续表 3 Continued table 3)

性状 Trait	数量性状位点 QTL	环境 Environment	染色体 Chromosome	位置 Position/cM	左标记 Left marker	右标记 Right marker	物理位置 Physical position/Mb	LOD 值 LOD	贡献率 PVE/%	加性效应 Add
	<i>QKPC-3A</i>	2022YL	3A	189	AX-95003297	AX-109863645	686.25~685.25	3.54	8.57	0.44
	<i>QKPC-3B</i>	BLUP	3B	48	AX-108872206	AX-110431883	72.75~77.87	3.35	10.26	0.36
	<i>QKPC-4A</i>	2021YL	4A	167	AX-108800038	AX-109623693	687.35~640.91	4.32	10.40	0.48
		2022YL	4A	167	AX-108800038	AX-109623693	687.35~640.91	5.36	13.26	0.56
	<i>QKPC-4D</i>	2021YL	4D	34	AX-110674244	AX-111475478	12.76~15.67	2.54	8.09	0.43
	<i>QKPC-6A-2</i>	2021YL	6A-2	74	AX-108823309	AX-95076677	479.47~467.09	3.17	8.02	-0.42
		2022YL	6A-2	74	AX-108823309	AX-95076677	479.47~467.09	5.23	9.56	-0.62
湿面筋含量	<i>QWGC-1D</i>	2022YL	1D	122	AX-109266702	AX-109810964	418.94~418.08	2.82	7.52	0.76
WGC		BLUP	1D	120	AX-110413362	AX-111722231	420.91~419.25	3.45	9.03	0.66
	<i>QWGC-2D-1</i>	2021YL	2D-1	51	AX-109301939	AX-108911375	35.06~40.77	2.69	9.35	-0.92
	<i>QWGC-3B</i>	2022YL	3B	82	AX-109608571	AX-109949268	536.21~557.93	4.16	11.40	0.94
		BLUP	3B	82	AX-109608571	AX-109949268	536.21~557.93	4.67	12.41	0.77
	<i>QWGC-6A-2</i>	2022YL	6A-2	74	AX-108823309	AX-95076677	479.47~467.09	4.09	11.59	-0.95
		BLUP	6A-2	77	AX-110905863	AX-110632560	524.94~534.22	4.62	12.65	-0.77
淀粉	<i>QSC-1B</i>	2022YL	1B	166	AX-110913887	AX-111013418	661.11~661.29	3.59	7.72	-0.40
SC	<i>QSC-1D-1</i>	2022YL	1D	64	AX-109857710	AX-109273982	43.82~43.70	3.30	7.07	-0.39
	<i>QSC-1D-2</i>	BLUP	1D	120	AX-110413362	AX-111722231	420.91~419.25	3.60	9.15	-0.34
	<i>QSC-2D-2</i>	2021YL	2D-2	24	AX-111141477	AX-109945455	546.14~548.71	3.65	6.04	-0.42
		2021YL	2D-1	51	AX-109301939	AX-108911375	35.06~40.77	4.71	8.16	0.46
	<i>QSC-3B</i>	2022YL	3B	122	AX-110092623	AX-109953567	737.85~735.80	5.47	12.14	-0.51
		BLUP	3B	122	AX-110092623	AX-109953567	737.85~735.80	4.62	11.96	-0.39
		BLUP	3B	122	AX-110092623	AX-109953567	737.85~735.80	4.62	11.96	-0.39
	<i>QSC-3D</i>	2022YL	3D	28	AX-94660457	AX-110909845	27.86~40.94	3.95	8.64	0.43
	<i>QSC-4A-1</i>	2021YL	4A	142	AX-111059650	AX-110407607	625.79~626.87	5.58	9.64	-0.50
	<i>QSC-4A-2</i>	BLUP	4A	227	AX-109576765	AX-109299731	726.07~14.58	2.95	7.37	-0.31
	<i>QSC-5A</i>	2021YL	5A	255	AX-108773937	AX-109451992	658.68~664.94	5.30	9.07	0.50
	<i>QSC-5B</i>	2021YL	5B	96	AX-111027046	AX-108730808	608.54~611.00	4.04	6.94	-0.42
	<i>QSC-5D</i>	2021YL	5D	96	AX-94711964	AX-111694080	437.35~443.48	4.89	9.17	-0.49
	<i>QSC-6A-2</i>	2022YL	6A-2	61	AX-110950087	AX-109899733	86.54~81.99	2.72	5.80	0.35
		BLUP	6A-2	57	AX-109296287	AX-111808526	77.01~76.79	3.27	8.21	0.32

LOD: 阈值; PVE: 表型变异; Add: 加性效应; 正值表明来自 KU2098 的等位基因较强, 负值表明来自 XN389 的等位基因较强; 下划线 QTL 表示稳定 QTL; 粗体 QTL 表示主效 QTL。下同。

LOD: Likelihood of odds; PVE: Proportion of phenotypic variation of the corresponding QTL. Add: Additive effect, positive value indicate that alleles from KU2098 was stronger, and negative value indicate that alleles from XN389 was stronger. The underlined QTLs indicate stable QTLs identified in this study. The bold font QTLs indicate that they are the major QTLs identified in this study. The same below.

共鉴定出 4 个与湿面筋含量相关 QTL, 分别位于 1D、2D、3B 和 6A 染色体上; LOD 值在 2.69~4.62 之间, 解释了 7.52%~12.65% 的表型变异; 稳定 QTL 分别是 *QWGC-3B* 和 *QWGC-6A-2* (表 3)。

在 1D(2)、2D(2)、4A(2)、1B(1)、3B(1)、3D(1)、5A(1)、5B(1)、5D(1) 和 6A(1) 染色体上, 共检测到 13 个与淀粉含量相关 QTL; 其中 *QSC-3B* 为稳定 QTL。

2.5 籽粒相关 QTL 簇分析

不同性状的 QTL 定位于同一标记区间或相邻标记区间, 称为 QTL 簇^[33]。对 QTL 定位结果

进行分析, 共鉴定出 12 个 QTL 簇, 分布在 1A(1)、1B(1)、1D(1)、2D(1)、4D(1)、5A(1)、5D(1)、7D(1)、6A(2) 和 6B(2) 染色体上; 12 个 QTL 簇总共包含 34 个 QTL, 占鉴定到的 84 个 QTL 的 40.48% (表 4)。

34 个 QTL 中, 包含 17 个主效 QTL, 占比 54.84%; 其中, 有 6 个稳定 QTL, 占总稳定 QTL 的 60.00%。有 10 个 QTL 簇含有主效或稳定 QTL, 其中 QTL 簇 C2(119.64~120.04 cM) 和 QTL 簇 C8(51.91~52.30 cM) 包含较多数量的主效和稳定 QTL (表 4)。

表 4 籽粒相关 QTL 簇分布
Table 4 QTL clusters of grain related traits

簇 Cluster	染色体 Chr.	QTL 数量 No. of QTL	数量性状位点 QTL	标记区间 Marker interval	位置 Position/cM
C1	1A	3	<i>QKP~1A.2</i> , <i>QKLWR~1A</i> , <i>QKL~1A</i>	AX-110962638~AX-110417482	31.65~34.57
C2	1B	5	<i>QTKW~1B</i> , <i>QKW~1B.2</i> , <i>QKW~1B.3</i> , <i>QKA~1B</i> , <i>QKP~1B.1</i>	AX-109892648~AX-109579032	204.87~211.03
C3	1D	3	<i>QKPC~1D</i> , <i>QWGC~1D</i> , <i>QSC~1D.2</i>	AX-110413362~AX-111722231	119.64~120.04
C4	2D	3	<i>QKPC~2D~1</i> , <i>QWGC~2D~1</i> , <i>QSC~2D~1</i>	AX-109301939~AX-108911375	50.44~56.33
C5	4D	2	<i>QTKW~4D</i> , <i>QKA~4D.1</i>	AX-109939837~AX-111544209	85.78~87.43
C6	5A	3	<i>QKLWR~5A.4</i> , <i>QKLWR~5A.6</i> , <i>QKL~5A</i>	AX-109078558~AX-110373243	141.71~158.40
C7	5D	2	<i>QTKW~5D.1</i> , <i>QKL~5D</i>	AX-109324087~AX-89369050	56.75~86.67
C8	6A	4	<i>QKP~6A~2</i> , <i>QKA~6A~2.2</i> , <i>QKL~6A~2.2</i> , <i>QTKW~6A~2.2</i>	AX-108746329~AX-109306991	51.91~52.30
C9	6A	2	<i>QKPC~6A~2</i> , <i>QWGC~6A~2</i>	AX-108823309~AX-95076677	73.52~74.38
C10	6B	2	<i>QKW~6B</i> , <i>QKA~6B.2</i>	AX-94534520~AX-111384052	3.44~6.73
C11	6B	2	<i>QKA~6B.1</i> , <i>QKP~6B</i>	AX-110548110~AX-110040469	140.00~147.48
C12	7D	3	<i>QKLWR~7D</i> , <i>QKL~7D</i> , <i>QKP~7D.3</i>	AX-108844280~AX-111077878	118.41~126.96

2.6 籽粒相关 QTL 上位性分析

对被测 9 个性状进行上位性 QTL 分析, 共鉴定出 375 个上位性 QTL (eQTL), 其中与千粒重相关的有 67 个, 与粒长相关的有 34 个, 与粒宽相关的有 108 个, 与粒面积相关的有 52 个, 与粒周长相关的有 41 个, 与蛋白含量相关的有 10 个, 与湿面筋含量相关的有 24 个, 与淀粉含量相关的有 9 个; 这些 eQTL 分布在 21 条小麦染色体上 (图 4), 解释了 0.47%~14.20% 的表型变异。其中, 152 个 eQTL 的上位性值为负, 表明重组基因

型的上位性效应强于亲本基因型。

2.7 QTL 簇 C8 和 C3 区间内的 QTL 分析

QTL 簇 C8 位于 6A 染色体 64.05~64.38 Mb 区间, 含有分别与 KA、KP、KL 和 TKW 相关 *QKP~6A~2*、*QKA~6A~2.2*、*QKL~6A~2.2* 和 *QTKW~6A~2.2* 主效或稳定 QTL (表 3 和表 4); 这个区间内共包含了 6 个高置信度基因。

QTL 簇 C3 位于 1D 染色体 419.25~420.91 Mb 区间, 包含与 KPC、WGC 和 SC 相关的 3 个 QTL; 该区间内共包含 34 个高置信度基因。

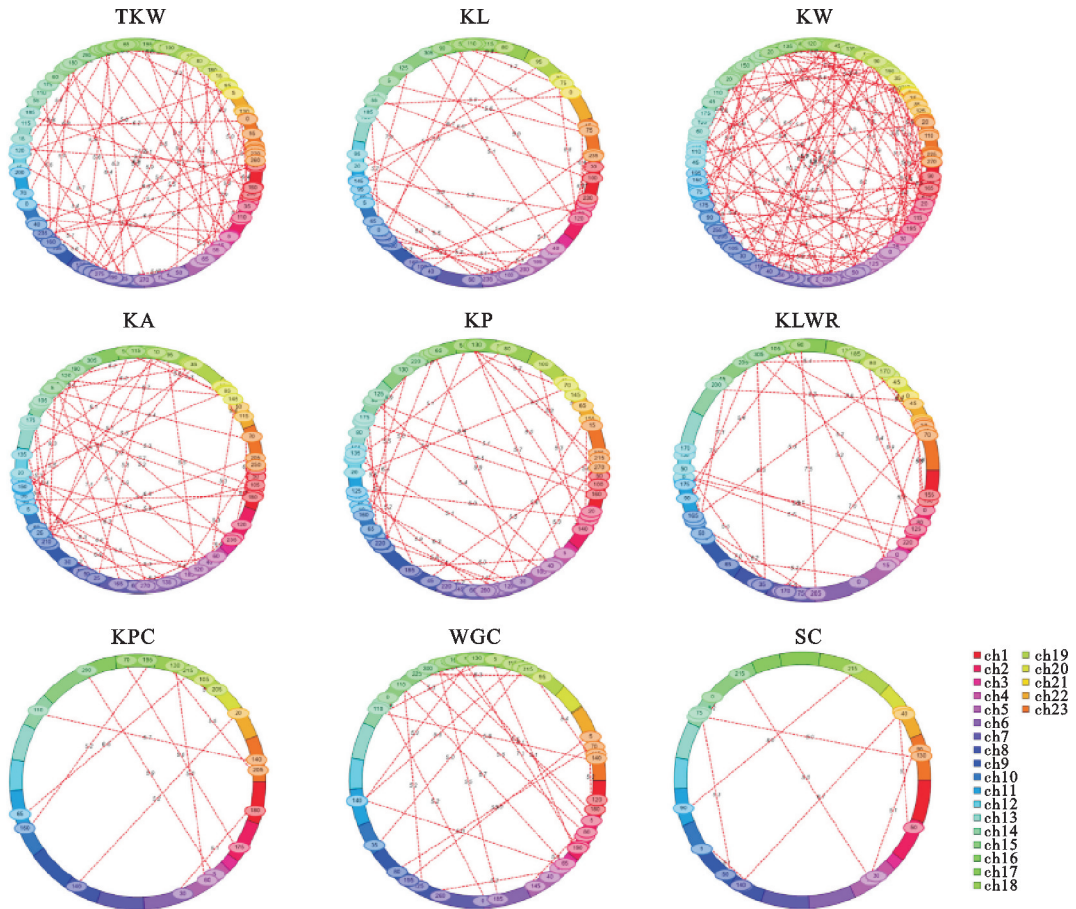


图 4 9 个性状的上位性 QTL 检测

Fig. 4 Detection of epistatic QTLs for the nine traits

3 讨论

3.1 QTL 分析

籽粒和品质性状是小麦遗传育种关注的重要性状,对其进行主效、稳定 QTL 鉴定对小麦育种具有重要意义。本研究通过对合成小麦群体进行籽粒和品质性状的 QTL 检测,共检测到 10 个 QTL,其中 *QTKW-4D* (与千粒重相关)、*QKL-1A* (与粒长相关)、*QKW-1B. 2* (与粒宽相关)、*QKLWR-1A* 和 *QKLWR-5A. 2* (与粒长宽比相关)、*QKP-6A-2* (与粒周长相关)、*QKPC-4A* (与蛋白含量相关)、*QWGC-3B* 和 *QWGC-6A-2* (与湿面筋含量相关)、*QSC-3B* (与淀粉含量相关)能够在多环境下被检测到,是主效且稳定的 QTL,可为小麦育种提供有价值的线索。

Wang 等^[34] 在小麦 4D 染色体上鉴定出的 QTL 与本研究确定的千粒重相关的 *QTKW-4D* 部分物理区间重叠。而 *QTKW-4D* 与籽粒面积主效位点 *QKA-4D. 1* 物理区间一致,推测可能是同

一位点的多效性,有待在后续研究中通过不同标记对这两个 QTL 进行验证。本研究定位到的与千粒重相关的主效 QTL *QTKW-1B* 未见报道,推测是新位点。

与粒长相关的 QTL *QKL-1A* 在基因组上的物理位置与 Cheng 等^[35] 和 Ma 等^[36] 定位到的粒宽位点的物理位置相近。主效 QTL *QKL-6A-2. 2* 与 Zeng^[37] 等和上述报道的粒宽 QTL 区间重叠,但与 Li 等^[38] 报道存在一定差异。推测这种现象可能与研究环境及材料遗传背景有关。本研究环境点较少,所用父本为人工合成小麦,其遗传背景不同于普通小麦。此外,相比于本研究鉴定出其它 QTL, *QKL-6A-2. 2* 对粒长的效应最大。

本研究检测到的控制籽粒长宽比的稳定 QTL *QKLWR-5A. 2* 与 Liu 等^[39] 利用 RIL 群体在 5A 染色体上检测到籽粒长宽比相关的位点物理区间位置重叠,推测为同一位点。与本研究检测到的主效 QTL *QKLWR-1A* 相似或一致的位点未见报道,推测是粒长宽比相关的新位点。

Xin 等^[40]利用 RIL 群体在 1B 染色体上检测到一个控制籽粒面积的位点;Zhai 等^[17]基于 RIL 群体 6A 染色体上定位到两个位点籽粒面积,两者检测到的 QTL 与本试验中检测到的 *QKA-1B*、*QKA-6A-2.1*、*QKA-6A-2.2* 物理区间位置相近,推测这些位点可能相互连锁。在本研究中,主效 QTL *QKA-4D.1* 对籽粒面积的效应最大,与其相似或一致的位点未见报道,推测是籽粒面积相关的新位点。

位于 6A 染色体上的控制籽粒周长的 *QKP-6A-2* 与 Zhai 等^[17]在 6A-2 染色体上报道的位点物理区间相近。*QKP-6A-2* 不仅是本研究中粒粒周长贡献效应最大的 QTL,而且与 *QKA-6A-2.2*、*QKL-6A-2.2*、*QTKW-6A-2.2* 位于 6A 染色体上相同的 QTL 簇和物理区间内,该位点可能存在多效性或连锁遗传关系,后续研究中可以通过不同标记进行区分和验证。本研究检测到的粒粒周长的主效 QTL—*QKP-7D.3* 的物理区间与 *TaGASR7-A1* 非常近,但是 Dong 等^[41]和 Ling^[42]等认为 *TaGASR7-A1* 影响粒长和千粒重,*QKP-7D.3* 与 *TaGASR7-A1* 是否连锁仍需要进行后续的验证。

对于蛋白含量、湿面筋含量和淀粉含量相关的主效或稳定 QTL,仅有蛋白含量相关主效且稳定的 QTL *QKPC-4A* 有报道,其与 Li 等^[43]报道的结果有重叠遗传的区间。*QKPC-2D-1* 在本研究中对蛋白含量的效应最大,未见相似或一致的位点报道,推测是蛋白含量相关的新位点。有关湿面筋性状的研究较少,本研究鉴定出的与湿面筋含量相关主效且稳定的新位点 *QWGC-3B* 和 *QWGC-6A-2*,可为后续的湿面筋性状的遗传研究提供参考。本研究检到的与淀粉含量相关的主效且稳定的 QTL *QSC-3B*,相似或一致的位点未见报道,推测是淀粉含量相关的新位点。

3.2 籽粒相关性状的 QTL 簇分析

从 QTL 簇 C1 到 C12 的都包含多个籽粒性状相关的 QTL,表明这些 QTL 可能受到单个基因的直接或间接影响。在 TKW、KP、KA 和 KL 之间存在显著正相关性 ($P < 0.01$),稳定 QTL *QKP-6A-2* 与 TKW、KP、KA 和 KL 存在一定相关性(表 2 和表 4)。KA 与 KP 呈显著正相关 ($r = 0.926$),且这两个性状相关的 QTL 均位于相同的 QTL 簇中(C2、C8 和 C11),具有相同的遗传区间,表明这些位点存在多效性。KLWR、KL 和 KP 之间呈显著正相关 ($P < 0.01$),这些性状相关

的 QTL 也位于相同的 QTL 簇中(表 2 和表 4)。同样,KPC、WGC 和 SC 之间也呈显著正相关,这些性状相关的 QTL 也大多聚集在同一个 QTL 簇中。QTL 簇 C11 位于 6B 染色体的 140.00~147.48 cM 区间,包含基因 *TaGSIa*。该基因能够影响籽粒大小、千粒重、根冠比以及苗期氮、磷、钾含量^[44]。而 QTL 簇 C12 位于 7D 染色体 118.41~126.96 cM 区间,包含基因 *TaGASR7*,该基因对籽粒长度和千粒重有显著效应^[41-42]。

3.3 QTL 簇 C8 和 C3 的遗传分析

QTL 簇 C8 的遗传区间内包含 6 个候选基因,其中 TraesCS6A02G097100 和 TraesCS6A022G097200 编码与细胞分裂、发育和应激反应相关的磷脂酰肌醇转移家族蛋白^[45];根据公开数据库查阅这些候选基因在小麦中表达情况,只有 TraesCS6A022G097100 在穗和籽粒中有显著的表达,推测其在调控籽粒的 KA、KP、KL 和 TKW 等性状方面发挥重要作用。

QTL 簇 C3 的遗传区间内包含 34 个候选基因,其中 TraesCS1D02G327000、TraesCS1D02G327200、TraesCS1D02G327700 和 TraesCS1D02G328900 在穗和籽粒组织中均有显著高表达;TraesCS1D02G327000 编码一种半胱氨酸蛋白酶家族蛋白,在植物生长、发育、衰老和细胞程序性死亡等生物和非生物胁迫中至关重要^[46];TraesCS1D02G327200 编码硫氧还蛋白,参与叶绿体酶的氧化还原调节^[47];TraesCS1D02G327700 编码一个含有 MATH 结构域的蛋白,该蛋白在调节植物发育和环境胁迫反应中发挥重要作用^[48];TraesCS1D02G328900 编码几丁质酶,该酶参与植物防御^[49]。推测其 C3 簇对粒重及籽粒蛋白含量均有影响。

参考文献:

- [1]TILMAN D,BALZER C,HILL J,*et al.* Global food demand and the sustainable intensification of agriculture [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,2011,108(50):20260.
- [2]RAY D K,MUELLER N D,WEST P C,*et al.* Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050 [J]. *PLoS One*,2013,8(6):e66428.
- [3]SINGH J,CHHABRA B,RAZA A,*et al.* Important wheat diseases in the US and their management in the 21st century [J]. *Frontiers in Plant Science*,2023,131010191.
- [4]MOURAD A M I,MORGOUNOV A,BAENZIGER P S,*et al.* Genetic variation in common bunt resistance in synthetic hexaploid wheat [J]. *Plants*,2022,12(1):2.
- [5]WAN H,YANG F,LI J,*et al.* Genetic improvement and application practices of synthetic hexaploid wheat [J]. *Genes*,

- 2023,14(2):283.
- [6] YANG L, ZHAO D, MENG Z, *et al.* QTL mapping for grain yield-related traits in bread wheat via SNP-based selective genotyping [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(3):857.
- [7] SUN C, DONG Z, ZHAO L, *et al.* The wheat 660K SNP array demonstrates great potential for marker-assisted selection in polyploid wheat [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(6):1354.
- [8] WANG Y, ZENG Z, LI J, *et al.* Identification and validation of new quantitative trait loci for spike-related traits in two RIL populations [J]. *Molecular Breeding: New Strategies in Plant Improvement*, 2023, 43(8):64.
- [9] FAN X, CUI F, JI J, *et al.* Dissection of pleiotropic QTL regions controlling wheat spike characteristics under different nitrogen treatments using traditional and conditional QTL mapping [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10:187.
- [10] REN T, FAN T, CHEN S, *et al.* Utilization of a wheat 55K SNP array-derived high-density genetic map for high-resolution mapping of quantitative trait loci for important kernel-related traits in common wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134(3):807.
- [11] XIE X, LI S, LIU H, *et al.* Identification and validation of a major QTL for kernel length in bread wheat based on two F₃ biparental populations [J]. *BMC Genomics*, 2022, 23(1):386.
- [12] QU X, LI C, LIU H, *et al.* Quick mapping and characterization of a co-located kernel length and thousand-kernel weight-related QTL in wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(8):2849.
- [13] KUCHEL H, WILLIAMS K, LANGRIDGE P, *et al.* Genetic dissection of grain yield in bread wheat. II. QTL-by-environment interaction [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 115(7):1015.
- [14] KUMAR A, MANTOVANI E E, SEETAN R, *et al.* Dissection of genetic factors underlying wheat kernel shape and size in an elite × nonadapted cross using a high density SNP linkage map [J]. *The Plant Genome*, 2016, 9(1):81.
- [15] LI M, WANG Z, LIANG Z, *et al.* Quantitative trait loci analysis for kernel-related characteristics in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Crop Science*, 2015, 55(4):1485.
- [16] OKAMOTO Y, NGUYEN A T, YOSHIOKA M, *et al.* Identification of quantitative trait loci controlling grain size and shape in the D genome of synthetic hexaploid wheat lines [J]. *Breeding Science*, 2013, 63(4):423.
- [17] ZHAI H, FENG Z, DU X, *et al.* A novel allele of *TaGW2-A1* is located in a finely mapped QTL that increases grain weight but decreases grain number in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(3):539.
- [18] HU M J, ZHANG H P, LIU K, *et al.* Cloning and characterization of *TaTGW-7A* gene associated with grain weight in wheat via SLAF-seq-BSA [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 71:902.
- [19] YANG F, ZHANG J, ZHAO Y, *et al.* Wheat glutamine synthetase *TaGSr-4B* is a candidate gene for a QTL of thousand grain weight on chromosome 4B [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(7):2369.
- [20] SONG L, LIU J, CAO B, *et al.* Reducing brassinosteroid signalling enhances grain yield in semi-dwarf wheat [J]. *Nature*, 2023, 617(7959):118.
- [21] LI Z, LUO Q, GAN Y, *et al.* Identification and validation of major and stable quantitative trait locus for falling number in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2024, 137:83.
- [22] HUANG X Q, CLOUTIER S, LYCAR L, *et al.* Molecular detection of QTLs for agronomic and quality traits in a doubled haploid population derived from two Canadian wheats (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113(4):753.
- [23] WANG L, CUI F, WANG J, *et al.* Conditional QTL mapping of protein content in wheat with respect to grain yield and its components [J]. *Journal of Genetics*, 2012, 91(3):303.
- [24] CHEN J, ZHANG F, ZHAO C, *et al.* Genome-wide association study of six quality traits reveals the association of the *TaRPP13L1* gene with flour colour in Chinese bread wheat [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(11):2106.
- [25] LOU H, ZHANG R, LIU Y, *et al.* Genome-wide association study of six quality-related traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.) under two sowing conditions [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134(1):399.
- [26] DRECCER M F, MACDONALD B, FARNSWORTH C A, *et al.* Multi-donor × elite-based populations reveal QTL for low-lodging wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(5):1685.
- [27] LEE M H, NICHOLSON P. Isolation of genomic DNA from plant tissues [J]. *Nature Biotechnology*, 1997, 15(8):805.
- [28] FAN X, LIU X, FENG B, *et al.* Construction of a novel wheat 55K SNP array-derived genetic map and its utilization in QTL mapping for grain yield and quality related traits [J]. *Frontiers in Genetics*, 2022, 13:978880.
- [29] LI Q, ZHANG Y, LIU T, *et al.* Genetic analysis of kernel weight and kernel size in wheat (*Triticum aestivum* L.) using unconditional and conditional QTL mapping [J]. *Molecular Breeding*, 2015, 35(10):194.
- [30] SUN X, LIU T, NING T, *et al.* Genetic dissection of wheat kernel hardness using conditional QTL mapping of kernel size and protein-related traits [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2018, 36(1):1.
- [31] JAHANI M, MOHAMMADI-NEJAD G, NAKHODA B, *et al.* Genetic dissection of epistatic and QTL by environment interaction effects in three bread wheat genetic backgrounds for yield-related traits under saline conditions [J]. *Euphyti-*

- ca, 2019, 215(6):103.
- [32] YOU J, LIU H, WANG S, *et al.* Spike density quantitative trait loci detection and analysis in tetraploid and hexaploid wheat recombinant inbred line populations [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 127:96397.
- [33] TANG Y L, LI J, WU Y Q, *et al.* Identification of QTLs for yield-related traits in the recombinant inbred line population derived from the cross between a synthetic hexaploid wheat-derived variety Chuanmai 42 and a Chinese elite variety Chuannong 16 [J]. *Agricultural Sciences in China*, 2011, 10(11):1665.
- [34] 王瑞霞, 张秀英, 伍玲, 等. 不同生态环境下冬小麦籽粒大小相关性状的 QTL 分析[J]. 中国农业科学, 2009, 42(2):398. WANG R X, ZHANG X Y, WU L, *et al.* QTL analysis of grain size and related traits in winter wheat under different ecological environments [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, 42(2):398.
- [35] CHENG R, KONG Z, ZHANG L, *et al.* Mapping QTLs controlling kernel dimensions in a wheat inter-varietal RIL mapping population [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(7):1405.
- [36] MA C, LIU L, LIU T, *et al.* QTL mapping for important agronomic traits using a wheat 55K SNP array-based genetic map in tetraploid wheat [J]. *Plants*, 2023, 12(4):847.
- [37] ZENG Z, ZHAO D, WANG C, *et al.* QTL cluster analysis and marker development for kernel traits based on DArT markers in spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14:1072233.
- [38] LI S, WANG L, MENG Y, *et al.* Dissection of genetic basis underpinning kernel weight-related traits in common wheat [J]. *Plants*, 2021, 10(4):713.
- [39] LIU H, ZHANG X, XU Y, *et al.* Identification and validation of quantitative trait loci for kernel traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1):529.
- [40] XIN F, ZHU T, WEI S, *et al.* QTL mapping of kernel traits and validation of a major QTL for kernel length-width ratio using SNP and bulked segregant analysis in wheat [J]. *Scientific Reports*, 2020, 10(1):25.
- [41] DONG L, WANG F, LIU T, *et al.* Natural variation of *Ta-GASR7-A1* affects grain length in common wheat under multiple cultivation conditions [J]. *Molecular Breeding*, 2014, 34(3):937.
- [42] LING H Q, ZHAO S, LIU D, *et al.* Draft genome of the wheat A-genome progenitor *Triticum urartu* [J]. *Nature*, 2013, 496(7443):87.
- [43] LI H M, TANG Z X, ZHANG H Q, *et al.* Major quality trait analysis and QTL detection in hexaploid wheat in humid rain-fed agriculture [J]. *Genetics and Molecular Research*, 2013, 12(2):1740.
- [44] GUO Y, SUN J, ZHANG G, *et al.* Haplotype, molecular marker and phenotype effects associated with mineral nutrient and grain size traits of *TaGS1a* in wheat [J]. *Field Crops Research*, 2013, 154:119.
- [45] MONTAG K, HORNBERGS J, IVANOV R, *et al.* Phylogenetic analysis of plant multi-domain SEC14-like phosphatidylinositol transfer proteins and structure-function properties of PATELLIN2 [J]. *Plant Molecular Biology*, 2020, 104(6):665.
- [46] GONG X, DENG W, WEN B, *et al.* Genome-wide analysis of cysteine proteases (CP) in apple (*Malus domestica*) and functional characterization of MdCP37 in response to drought stress [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2022, 151(3):651.
- [47] JACQUOT J P, LANCELIN J M, MEYER Y. Thioredoxins: Structure and function in plant cells [J]. *New Phytologist*, 1997, 136(4):543.
- [48] DAI Y, MA S, GUO Y, *et al.* Evolution and expression of the meprin and TRAF homology domain-containing gene family in *Solanaceae* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(10):8782.
- [49] VAGHELA B, VASHI R, RAJPUT K, *et al.* Plant chitinases and their role in plant defense: A comprehensive review [J]. *Enzyme and Microbial Technology*, 2022, 159:110055.