

基于扬麦 158/CI12633 重组自交系群体的籽粒千粒重 QTL 分析

郭元世¹, 梅佳¹, 罗德祥¹, 涂军¹, 陆健康¹, 厉婕¹, 侯运章¹, 吕乐城¹, 周森平²

(1. 江苏中江种业股份有限公司, 江苏南京 221500; 2. 江苏省农业科学院粮食作物研究所, 江苏南京 210014)

摘要 利用高产广适亲本扬麦 158 和抗纹枯病种质资源 CI12633 构建的重组自交系 (RIL) 群体为研究对象, 采用 ddRAD-seq 技术开发 SNP 标记并构建遗传连锁图, 结合 RIL 群体 2018—2020 年的千粒重表型数据进行千粒重相关 QTL 的定位。结果表明: RIL 群体的千粒重存在超双亲分离, 且基本符合正态分布, RIL 群体家系间及年度间的差异均达极显著水平; 2018—2020 年共检测到 5 个 QTL 位点, 分别位于 1A、4A、6A、6B 和 7D 染色体, 单个 QTL 可解释 9.70%~21.80% 的表型变异, 其中位于 4A 和 6B 染色体的 2 个 QTL 位点可在不同年份重复检测到, 可能为主效 QTL, 可用于分子标记辅助选择育种。

关键词 小麦; 重组自交系; 千粒重; QTL

中图分类号 S512.1 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2022)11-0098-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.11.025



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Analysis of QTLs for the Thousand-gran Weight in a Recombinant Inbred Lines Population from Yangmai158/CI12633

GUO Yuan-shi, MEI Jia, LUO De-xiang et al (Jiangsu Choosan Co., Ltd., Nanjing, Jiangsu 221500)

Abstract The objectives of the present study were to detect QTLs of thousand grain weight using ddRAD-seq technology to develop SNP markers and construct genetic linkage map in a recombinant inbred lines population derived from a cross between Yangmai158 and CI12633, and evaluated for thousand grain weight at three years under organic management. The results showed that the thousand grain weight of the recombinant inbred lines has super parental separation, and basically conforms to the normal distribution. The differences between families and years of RIL population have reached a very significant level. Five QTLs for TKW were mapped on chromosomes 1A, 4A, 6A, 6B and 7D. QTL showing proportions of 9.70%~21.80% of phenotypic variance explained in at least two environments were located on chromosomes 4A and 6B, which may prove useful for MAS for improvement of the thousand grain weight in bread wheat.

Key words Wheat; RIL population; Thousand-grain weight; QTL

普通小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是全球种植面积最广的粮食作物之一, 全世界约有 40% 的人口以小麦为主粮^[1]。据国家统计局数据, 我国年均小麦播种面积和产量分别为 2 338 万 hm² 和 13 425 万 t, 其中小麦播种面积自 2016 年以来呈下降趋势, 而小麦总产量因新品种、新技术的应用而稳中略增^[2]。小麦作为分蘖成穗特性作物, 其单位面积产量由单位面积穗数、每穗粒数和千粒重决定, 即产量“三要素”, 其中千粒重的遗传率最高, 且与穗数和穗粒数的相关性小, 因此, 在不能扩大种植面积的情况下, 提高小麦单产是提高小麦总产及保障粮食安全的重要措施^[3]。

近年来, 通过不同遗传背景、环境条件等方式发现了大量关于小麦千粒重的 QTL 位点, 但这些 QTL 位点因受遗传效应不稳定、解释率偏低等影响, 只有较少 QTL 位点能通过开发相应分子标记用于小麦辅助育种^[4-9]。该研究利用长江中下游高配合力农艺亲本扬麦 158 和抗纹枯病资源 CI12633 构建充足自交系 (RIL) 群体, 并利用双亲间存在多态性的 SSR 标记和采用 ddRAD-seq 技术开发的 SNP 标记, 构建高密度连锁图谱。通过连续 3 年测定扬麦 158、CI12633 和 94 个 RIL 家系的千粒重, 进行小麦千粒重的 QTL 分析, 以期获得有效的 QTL 位点并筛选出可直接用于小麦辅助育种的分子标记。

1 材料与与方法

1.1 试验材料及田间设计 群体以高产稳产高配合力品种

作者简介 郭元世(1986—), 男, 甘肃兰州人, 农艺师, 硕士, 从事半冬性小麦遗传育种工作。

收稿日期 2022-02-21

扬麦 158(江苏里下河地区农业科学研究所提供, 千粒重约 44 g) 为母本, 抗纹枯病种质资源 CI12633(江苏省农业科学院种质资源与生物技术研究所提供, 千粒重约 28 g) 为父本, 杂交配组后采用连续单粒传法于 2018 年构建了 94 个 F8 代 RIL 家系。

94 个 RIL 群体及双亲于 2018—2020 年种植于江苏中江种业国家杂交水稻育种创新基地, 试验采用随机区组设计, 3 次重复, 每个材料单行播种, 行长 1 m, 行距 25 cm, 每行 50 粒。田间管理同当地大田。

1.2 RIL 群体遗传连锁图的构建 RIL 群体的基因型分析和遗传连锁图的构建参照文献[10], 构建的遗传连锁图含有 31 个连锁群, 均可分配到相应的染色体, 总遗传距离 2 510.7 cM, 含有分子标记 3 355 个, 标记间平均遗传距离为 0.75 cM。

1.3 千粒重调查和数据分析 成熟期每材料随机剪 50 穗混脱并晾晒至安全水分, 随机调查 1 000 个完整籽粒并称量, 以各家系每年 3 次重复的平均值为千粒重表型值进行数据分析。数据分析采用 EXCEL 和 MATLAB 软件。

1.4 QTL 定位 结合遗传连锁图^[10]和各家系的千粒重, 用软件 MapQTL 4.0 先进行 QTL 区间作图, 然后利用筛选的辅助因子进行多 QTL 作图, 并增加 LOD 值判断是否存在 QTL。

2 结果与分析

2.1 双亲及 RIL 群体千粒重的平均值及表型变异 由表 1 可知, 母本扬麦 158 千粒重为 42.17~48.78 g, 父本 CI12633 的千粒重为 23.41~32.25 g, 双亲差异明显。RIL 群体 3 年的千粒重均值均介于双亲之间, 而在 2018 年和 2020 年 RIL

群体的千粒重均存在双向超亲分离。RIL 群体 3 年的千粒重频率分布见图 1,可以看出千粒重基本呈正态分布,说明小麦千粒重为数量遗传性状。经方差分析可知,RIL 群体家系间、不同试验年份间千粒重的差异均达到极显著水平。

表 1 2018—2020 年双亲及 RIL 群体的试验均值及变异

Table 1 The mean and coefficient of variation 1 000-grain weight of two parents and RIL population during 2018—2020

| 年份 Year | 亲本千粒重 Parent 1 000-grain weight//g | | RIL 群体 RIL group | | | | |
|------------|---------------------------------------|---------|-----------------------|--------------------|------------|----------------|----------------|
| | 扬麦 158 Yangmai 158 | CI12633 | 均值±标准误 Mean±SEM//g | 变异范围 Min~Max//g | 变异系数 CV | 偏度 Skewness | 峰度 Kurtosis |
| 2018 | 42.17 | 29.58 | 37.57±4.08 | 28.48~54.41 | 10.87 | 0.905 | 2.854 |
| 2019 | 42.88 | 23.41 | 31.68±3.63 | 21.00~42.59 | 11.47 | 0.327 | 1.197 |
| 2020 | 48.78 | 32.25 | 38.30±4.24 | 30.64~51.40 | 11.06 | 0.711 | 0.913 |

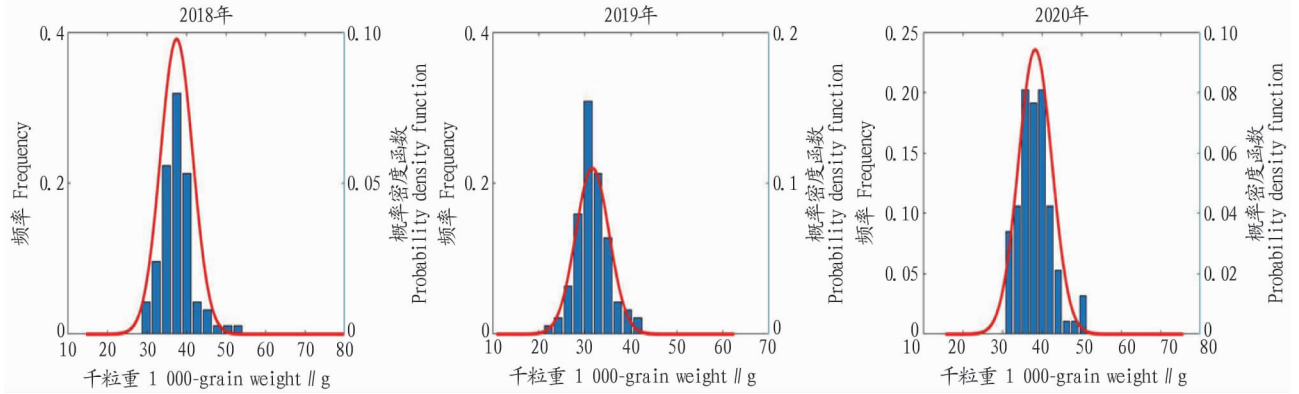


图 1 2018—2020 年 RIL 群体千粒重频率分布

Fig. 1 Frequency distribution of 1 000-grain weight of RIL population from 2018 to 2020

2.2 籽粒千粒重的 QTL 分析 利用构建的遗传连锁图谱和 2018—2020 年 RIL 群体表型数据进行 QTL 分析,共检测到 8 个与籽粒千粒重相关的 QTL 位点,其中 2018 年检测到 1 个位于 6B 染色体的 QTL 位点,该位点加性效应值为 1.42,可解释 11.5% 的表型变异;2019 年检测到 4 个分别位于 1A、4A、6A 和 6B 染色体的 QTL 位点,加性效应值分别为 1.25、

1.29、2.87 和 1.60,可分别解释 11.0%、9.7%、13.0% 和 18.4% 的表型变异;2020 年共检测到 3 个分别位于 4A、6B 和 7D 染色体的 QTL 位点,加性效应值分别为 1.41、1.45 和 3.92,可分别解释 10.8%、11.5% 和 21.8% 的表型变异(表 2)。检测到增加粒重的 QTL 位点均由亲本扬麦 158 提供, QTL 染色体分布见图 2。

表 2 RIL 群体千粒重的 QTL 分析

Table 2 QTLs for 1 000-grain weight of the RIL population

| 染色体 Chrom- osome | 位置 Position cM | 标记区间 Marker interval | 2018 年 | | | 2019 年 | | | 2020 年 | | |
|------------------------|----------------------|-------------------------------------|--------|------------------------|----------------------------|--------|------------------------|----------------------------|--------|------------------------|----------------------------|
| | | | LOD | 表型贡 献率 R^2 //% | 加性效应 Additive effect | LOD | 表型贡 献率 R^2 //% | 加性效应 Additive effect | LOD | 表型贡 献率 R^2 //% | 加性效应 Additive effect |
| 1A | 52.19~ 52.29 | chr1A_483193480~ chr1A_483822998 | — | — | — | 2.38 | 11.0 | -1.25 | — | — | — |
| 4A | 75.04~ 75.25 | chr4A_524316075~ chr4A_460781561 | — | — | — | 2.08 | 9.7 | -1.29 | 2.32 | 10.8 | -1.41 |
| 6A | 8.17~ 8.89 | chr6A_451341711~ chr6A_497878261 | — | — | — | 2.79 | 13.0 | -2.87 | — | — | — |
| 6B | 80.83~ 84.45 | chr6B_130620429~ chr6B_12277673 | 2.49 | 11.5 | -1.42 | 4.15 | 18.4 | -1.60 | 2.37 | 11.5 | -1.45 |
| 7D | 67.03~ 68.17 | chr7D_371864908~ chr7D_313662568 | — | — | — | — | — | — | 5.54 | 21.8 | -3.92 |

注:加性效应为负值表示来自 CI12633 的等位基因为减效基因

Note: Negative values indicate that CI12633 alleles decrease the corresponding trait

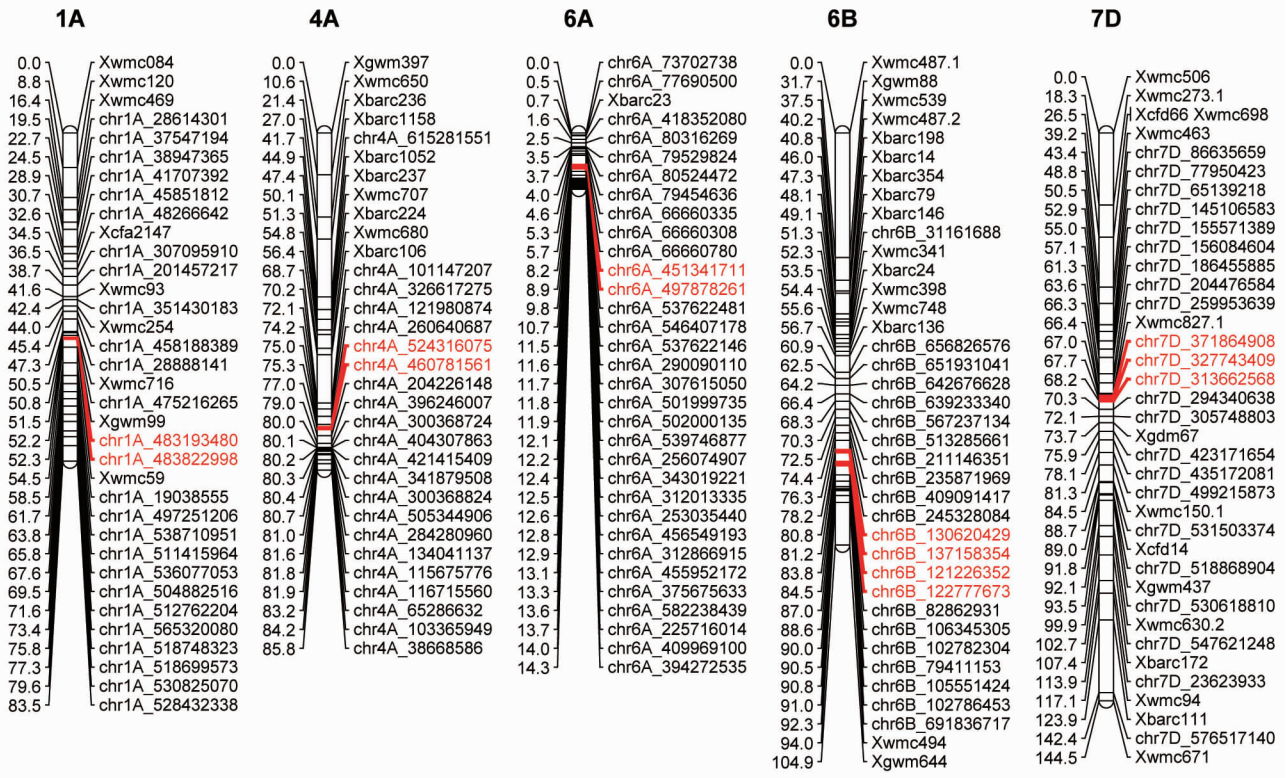
3 讨论

该研究发现的 6B 染色体上位于 80.83~84.45 cM 的 QTL 在 2018—2020 年研究结果中均可检测到,LOD 值最高为 4.15,且贡献率均在 10% 以上。经比较前人研究结果发现,吴旭江等^[6]利用扬麦 9 号和 CI12633 构建的 RIL 群体也在 6B 染色体定位到稳定的 QTL,其解释率达 25.61%~

31.39%,该位点(Xmag3298.1~GPW222)与定位到的 QTL 位点相近。WU 等^[7]利用 Yanda1817 和 Beinong6 构建的 RIL 群体在 6B 染色体上定位了 3 个与小麦千粒重相关的 QTL,其中与该研究定位到的 QTL 相近的 *QTgw.cau-6B.3* 可在 3 个不同环境下被监测到,且在该位点及相邻位点还存在控制籽粒长度的 QTL。另外,Blanco 等^[8]、Tsilo 等^[9]、Ramya

等^[11]分别在 6B 染色体(标记区间分别为 CA594434d~wPt-3581、xWpt0052 和 Xgwm889~Xgwm1486)检测到与千粒重相关的 QTL,且相关位点与该研究检测到的 QTL 位点相近。因

此,可以推断该研究中定位的 6B 染色体上的千粒重 QTL 为稳定主效 QTL,可用于分子标记辅助选择育种。



注:红色表示定位到的 QTL 位点及两端分子

Note: Red indicates the QTL loci and molecules at both ends

图 2 RIL 群体千粒重 QTL 位点位置

Fig. 2 QTLs for 1 000-grain weight of the RIL population

该研究发现的 4A 染色体上位于 75.04~75.25 cM 的 QTL 在 2019 和 2020 年结果中均可检测到,2 年贡献率分别为 9.7%和 10.8%。经比较前人研究发现,Zou 等^[12]利用一个 RIL 群体(Atila×CDCGo)定位到一个与该研究位点相近的主效 QTL(标记区间 wnsnp_Ex_c7899_13416443~ wnsnp_Ex_rep_c97236_84366722),2 年 LOD 值分别为 5.8 和 9.3,而 Maphosa 等^[13]在 4A 染色体 wPt-0023 标记附近定位到的 QTL 与该研究获得的 QTL 位点相近,其 LOD 值达 3.6,均说明该位点附近存在主效稳定 QTL。Liu 等^[14]在 4A 染色体与该研究相近位点定位到 2 个与千粒重相关的 QTL(标记区间分别为 Xwmc491~Xbarc1052 和 Xbarc28b~Xcau195),且该位点附近还定位到与穗粒重相关的 QTL,说明该 QTL 可能通过影响千粒重从而影响单穗粒重。以上研究均说明该研究中定位于 4A 染色体上的千粒重 QTL 为稳定主效 QTL,可用于分子标记辅助选择育种。

该研究中在 7D 染色体上定位到的一个 QTL 位点,其 LOD 值达到 5.54,贡献率为 21.8%,可能为一个主效 QTL,但该 QTL 未能在 2018 和 2019 年监测到,这可能与该基因受环境影响较大有关。Mir 等^[15]在 7D 染色体短臂上(Xgwm295~Xgwm437)定位到一个与该研究相近(xwmc463~xgdm67)的 QTL,且该位点的 LOD 值达到 20.14,这与 Huang 等^[16-18]获

得的 QTL 位点相近(均在 Xgwm295~Xgwm437),说明该位点可能是一个主效 QTL,但由于受环境影响较大,需要进一步精细定位并确定其利用价值。

参考文献

[1] GUPTA P K, MIR R R, MOHAN A, et al. Wheat genomics: Present status and future prospects[J]. International journal of plant genomics, 2008, 2008:1-36.
 [2] 刘志勇,王道文,张爱民,等. 小麦育种行业创新现状与发展趋势[J]. 植物遗传资源学报, 2018, 19(3): 430-434.
 [3] WU W, LI C J, MA B L, et al. Genetic progress in wheat yield and associated traits in China since 1945 and future prospects[J]. Euphytica, 2014, 196(2): 155-168.
 [4] ZANKE C D, LING J, PLIESKE J, et al. Analysis of main effect QTL for thousand grain weight in European winter wheat (*Triticum aestivum* L.) by genome-wide association mapping[J]. Frontiers in plant science, 2015, 6:1-14.
 [5] ZHANG X Y, DENG Z Y, WANG Y R, et al. Unconditional and conditional QTL analysis of kernel weight related traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) in multiple genetic backgrounds[J]. Genetica, 2014, 142(4): 371-379.
 [6] 吴旭江,臧淑江,程凯,等. 扬麦 9 号/C112633 RIL 群体中控制小麦粒重 QTL 位点的初步分析[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2015, 36(4): 90-95.
 [7] WU Q H, CHEN Y X, ZHOU S H, et al. High-density genetic linkage map construction and QTL mapping of grain shape and size in the wheat population Yanda1817 × Beinong6[J]. PLoS One, 2015, 10(2): 1-17.

大小,难以反映园林绿地调控 PM_{2.5} 的实际效果。相较而言,在相对长的时间尺度上的 PM_{2.5} 浓度(7 h 累积浓度)反映

PM_{2.5} 的累积效应,能更客观地揭示园林绿地消减 PM_{2.5} 的实际效果。

表 6 绿地内外 PM_{2.5} 成分分析Table 6 Analysis of PM_{2.5} composition inside and outside green space

%

| 绿地 Greenland | 有机碳 OC | | 无机碳 EC | | 水溶性离子 Water soluble ion | | 金属元素 Metallic element | | 其他成分 Other ingredients | | |
|-----------------|------------|-----------------|------------|-----------------|----------------------------|-----------------|--------------------------|-----------------|---------------------------|-----------------|-------|
| | 道路 Road | 绿地 Greenland | 道路 Road | 绿地 Greenland | 道路 Road | 绿地 Greenland | 道路 Road | 绿地 Greenland | 道路 Road | 绿地 Greenland | |
| | 蛇山绿地 | 2016-04 | 18.77 | 18.45 | 10.65 | 9.83 | 31.53 | 30.46 | 5.88 | 5.78 | 33.17 |
| Snake | 2016-08 | 30.54 | 30.84 | 10.76 | 9.67 | 35.09 | 36.62 | 7.16 | 6.41 | 16.95 | 16.46 |
| Mountain | 2017-12 | 35.18 | 33.96 | 12.11 | 11.65 | 20.57 | 17.34 | 6.66 | 6.42 | 25.48 | 30.63 |
| | 2018-10 | 26.13 | 28.65 | 11.82 | 11.66 | 30.74 | 32.51 | 8.43 | 6.22 | 22.88 | 20.96 |
| | 平均值 | 27.66 | 27.98 | 11.34 | 10.70 | 29.48 | 29.23 | 7.03 | 6.21 | 24.62 | 25.88 |
| 湖北大学 | 2016-05 | 26.54 | 28.38 | 13.06 | 12.14 | 30.77 | 31.61 | 19.28 | 18.28 | 10.65 | 9.59 |
| Hubei | 2016-06 | 35.85 | 34.76 | 11.78 | 15.43 | 36.13 | 33.22 | 9.74 | 13.15 | 6.50 | 3.44 |
| University | 2016-08 | 35.05 | 33.52 | 12.54 | 11.83 | 38.43 | 34.37 | 11.72 | 8.88 | 2.26 | 11.40 |
| | 2016-09 | 34.08 | 35.71 | 15.75 | 12.91 | 36.06 | 36.29 | 11.88 | 12.01 | 2.54 | 3.08 |
| | 2016-10 | 33.72 | 35.01 | 13.63 | 13.72 | 38.22 | 38.43 | 9.25 | 9.10 | 5.18 | 3.74 |
| | 平均值 | 33.05 | 33.48 | 13.35 | 13.21 | 35.92 | 34.78 | 12.37 | 12.28 | 5.43 | 6.25 |

通过对绿地内外 PM_{2.5} 的成分进行解析,发现园林绿地对 PM_{2.5} 的不同成分没有选择性的调控消减作用,园林绿地调控 PM_{2.5} 的主要方式在于林冠阻拦,这与张凯等^[18]的研究结论一致。

由于 PM_{2.5} 具有来源广泛、成分复杂以及时空变化不稳定性高等特征,对研究园林绿地对其调控作用影响较大,但该研究考虑了季节、时刻、时间尺度和绿地结构差异等多种因素,研究结论具有较强的科学意义。

参考文献

- [1] 燕丽,贺晋瑜.我国控制细颗粒物污染的若干行动建议[J].环境与可持续发展,2013,38(5):18-21.
- [2] 张智胜,陶俊,谢绍东,等.成都城区 PM_{2.5} 季节污染特征及来源解析[J].环境科学学报,2013,33(11):2947-2952.
- [3] 李云云,马利刚,苏兵,等.2013—2017年太原市大气细颗粒物污染对儿童呼吸系统疾病门诊量的影响[J].中国药物与临床,2021,21(5):752-754.
- [4] NOWAK D J,HIRABAYASHI S,BODINE A,et al. Modeled PM_{2.5} removal by trees in ten U. S. cities and associated health effects[J]. Environmental pollution,2013,178:395-402.
- [5] 李新宇,赵松婷,李延明,等.北京市不同主干道绿地群落对大气 PM_{2.5} 浓度消减作用的影响[J].生态环境学报,2014,23(4):615-621.
- [6] 王晓磊,王成,古琳,等.春季不同天气城市街头绿地内 PM_{2.5} 质量浓度

- 分布特征研究[J].生态环境学报,2014,23(6):972-978.
- [7] 万好,王琴,余刘思,等.武汉市典型道旁绿地消减空气细颗粒物中的作用研究[J].西北林学院学报,2020,35(3):237-242.
- [8] 鲁君悦.武汉市不同树种吸附 PM_{2.5} 能力研究[J].林业调查规划,2016,41(6):68-71.
- [9] 闫生荣,杜中英,张跃群,等.城市绿地调控 PM_{2.5} 研究进展[J].北方园艺,2019(2):168-173.
- [10] 王琴,谢梦婷,沈秋月,等.城市园林绿地消减大气 PM_{2.5} 浓度研究进展[J].世界林业研究,2021,34(3):46-51.
- [11] 郭伟,申屠雅瑾,郑述强,等.城市绿地滞尘作用机理和规律的研究进展[J].生态环境学报,2010,19(6):1465-1470.
- [12] 王大春,陈璞珑,黄图南,等.宜兴市细颗粒物化学特征和来源解析[J].环境监测管理与技术,2018,30(2):11-15.
- [13] 王磊,万欣,江浩,等.植物叶片表面特征对吸附 PM_{2.5} 能力的影响研究[J].江苏林业科技,2018,45(6):39-43.
- [14] 沈剑,李蓓蓓,郑国良,等.城市树木对空气颗粒物的影响综述[J].安徽农业科学,2019,47(21):8-11,16.
- [15] 戴菲,陈明,朱晟伟,等.街区尺度不同绿化覆盖率对 PM₁₀、PM_{2.5} 的消减研究:以武汉主城区为例[J].中国园林,2018,34(3):105-110.
- [16] 刘旭辉,余新晓,张振明,等.林带内 PM₁₀、PM_{2.5} 污染特征及其与气象条件的关系[J].生态学杂志,2014,33(7):1715-1721.
- [17] 陈羽阳,王婧,赵聆言,等.城市公园绿地对周边环境空气 PM₁₀ 和 PM_{2.5} 的影响及效应场特征:以武汉市中山公园为例[J].生态学杂志,2021,40(7):2263-2276.
- [18] 张凯,孟凡,李新宇,等.园林植被对交通排放 PM_{2.5} 浓度影响研究[J].生态环境学报,2017,26(6):1009-1016.

(上接第 100 页)

- [8] BLANCO A,MANGINI G,GIANCASPRO A,et al. Relationships between grain protein content and grain yield components through quantitative trait locus analyses in a recombinant inbred line population derived from two elite durum wheat cultivars[J]. Molecular breeding,2012,30(1):79-92.
- [9] TSILO T J,HARELAND G A,SIMSEK S,et al. Genome mapping of kernel characteristics in hard red spring wheat breeding lines[J]. Theoretical and applied genetics,2010,121(4):717-730.
- [10] 周淼平,姚金保,杨学明,等.小麦纹枯病抗性 QTL 分析[J].麦类作物学报,2020,40(5):554-559.
- [11] RAMYA P,CHAUBAL A,KULKARNI K,et al. QTL mapping of 1000-kernel weight,kernel length,and kernel width in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Journal of applied genetics,2010,51:421-429.
- [12] ZOU J,SEMAGN K,IQBAL M,et al. QTLs associated with agronomic traits in the Attila × CDC Go spring wheat population evaluated under conventional management[J]. PLoS One,2017,12(2):1-20.
- [13] MAPHOSA L,LANGRIDGE P,TAYLOR H,et al. Genetic control of grain yield and grain physical characteristics in a bread wheat population grown

- under a range of environmental conditions[J]. Theoretical & applied genetics,2014,127(7):1607-1624.
- [14] LIU G,JIA L J,LU L H,et al. Mapping QTLs of yield-related traits using RIL population derived from common wheat and Tibetan semi-wild wheat [J]. Theoretical and applied genetics,2014,127(11):2415-2432.
- [15] MIR R R,KUMAR N,JAISWAL V,et al. Genetic dissection of grain weight in bread wheat through quantitative trait locus interval and association mapping[J]. Molecular breeding,2012,29(4):963-972.
- [16] HUANG X Q,CÖSTER H,GANAL M W,et al. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Theoretical and applied genetics,2003,106(8):1379-1389.
- [17] SOMERS D J,ISAAC P,EDWARDS K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Theoretical and applied genetics,2004,109(6):1105-1114.
- [18] RÖDER M S,HUANG X Q,BÖRNER A. Fine mapping of the region on wheat chromosome 7D controlling grain weight[J]. Functional & integrative genomics,2008,8(1):79-86.