

网络出版时间:2025-12-18

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20251217.1153.005

冬小麦 RIL 群体分蘖相关性状 QTL 定位

郭小玲^{1,2}, 俞天胜², 汪永法³, 程宇坤¹, 任毅¹, 张晓玉³, 耿洪伟¹

(1. 新疆农业大学农学院/新疆农业大学优质专用麦类作物工程技术研究中心, 新疆乌鲁木齐 830052;

2. 新疆农业科学院奇台麦类试验站, 新疆奇台县 831800; 3. 小麦玉米两熟高效生产全国重点实验室, 北京市海淀区 100193)

摘要:为进一步挖掘小麦分蘖相关性状的定量性状位点(QTL),探索分蘖性状之间的遗传关系,以分蘖性状差异较大的小麦品种 Apache 和新冬 36 号构建的 255 份重组自交系群体(RIL)为材料,分别测定其在 4 个环境下的冬前分蘖数、单株分蘖数、单株有效分蘖数、单位面积有效分蘖数、分蘖角度、成穗率表型值,并基于 RIL 群体的超低深度测序数据进行分蘖相关性状 QTL 定位。结果表明,除 1D、2D、3B、4D、7A 和 7B 染色体外,在其他 15 条染色体上共检测到 53 个分蘖性状相关的 QTL,包括 13 个冬前分蘖数 QTL、10 个单株分蘖数 QTL、8 个单株有效分蘖数 QTL、11 个单位面积有效分蘖数 QTL、4 个分蘖角度 QTL、2 个成穗率 QTL 和 5 个一因多效的 QTL,单个 QTL 的表型解释率为 2.66%~28.76%。其中,*QTn.xjau-4B* 在 3 个环境下均被检测到,对单株有效分蘖数表型贡献率为 28.76%,为稳定主效 QTL,同时也是 R-E-Z 位点,后续可作为研究分蘖及株型的重要位点。

关键词: 小麦;分蘖性状;超低深度测序;QTL 分析

中图分类号:S512.1;S330

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2026)01-0058-10

QTL Mapping and Candidate Gene Screening of Tillering-Related Traits in RIL Populations of Winter Wheat

GUO Xiaoling^{1,2}, YU Tiansheng², WANG Yongfa³, CHENG Yūkun¹,

REN Yi¹, ZHANG Xiaoyu³, GENG Hongwei¹

(1. College of Agronomy/ Special High Quality Triticeae Crops Engineering and Technology Research Center, Xinjiang Agricultural University, Urumqi, Xinjiang 830052, China; 2. Qitai Wheat Experimental Station, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Qitai, Xinjiang 831800, China; 3. National Key Laboratory of Efficient Production of Wheat and Maize, Haidian District, Beijing 100193, China)

Abstract: In order to further explore the quantitative trait locus(QTL) for tillering-related traits in wheat, and to explore the genetic relationship between tillering traits, we used 255 recombinant inbred lines(RIL) populations, constructed from Apache and Xindong 36, as research materials to determine several key metrics. These included the number of pre-winter tillers, the number of single tillers, the number of effective tillers, the effective tillers per unit area, and the tiller angle. The phenotypic values of spike rate were determined in four environments. The QTL controlling tillering-related traits was carried out based on the ultra-low depth sequencing data of the RIL populations. The results showed that a total of 53 QTLs for tillering traits were detected on 15 chromosomes, including 13 QTLs for pre-winter tiller number, 10 QTLs for single-plant tiller number, 8 QTLs for effective tiller number per plant, 11 QTLs for effective tiller number per unit area, 4 QTLs for tiller angle, 2 QTLs for spike-forming rate, and 5 pleiotropism QTLs. The phenotypic interpretation rates of individual QTLs ranged from 2.66% to 28.76%. Among them, *QTn.xjau-4B* was detected in all three

收稿日期:2025-03-03

修回日期:2025-04-26

基金项目:新疆小麦产业技术体系项目(XJARS-01-02);庭州科技创新团队(引领型)项目(2023CT01)

第一作者 E-mail:742017688@qq.com(郭小玲)

通讯作者 E-mail:hw-geng@163.com(耿洪伟)

environments, with a phenotypic contribution rate of 28.76% to the effective number of tillers of a single plant. This stable QTL is a major effective and R-E-Z locus, which can be used as an important locus for the study of tillering and plant type.

Keywords: Wheat; Tillering traits; Ultra-low depth sequencing; QTL analysis

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是世界重要的粮食作物之一^[1-2]。为满足人口增加对粮食产量的需求,保障国家粮食安全,提升单产一直是小麦育种工作的核心任务^[3-5]。小麦产量由有效穗数、穗粒数和千粒重组成,其中分蘖数直接影响有效穗数,定位分蘖性状相关的 QTL 对小麦产量育种具有重要应用价值^[6-7]。

近年来,随着高质量小麦参考基因组的发布以及高通量测序技术的发展,分蘖性状相关基因定位和克隆的研究陆续出现,且多集中于单株分蘖数与有效分蘖数分析^[8-9]。例如,1B 染色体上的 *Qetn-sau-1B.1* 可解释单株有效分蘖数的 12.1%~55.7% 的表型变异^[10];2D 染色体上的 *Qltn-sicau-2D* 可解释单株分蘖数 8.2%~19.1% 的表型变异^[11];1A 染色体上的 *Qltn.sau-MC-1A* 可解释分蘖数 13.39%~60.40% 的表型变异^[12]。分蘖角度是小麦株型性状的重要组成部分。研究发现, *TaTAC1* 对小麦的分蘖角度、分蘖数、旗叶夹角等性状具有重要调控作用^[13-14];位于 2D、4A、5A 和 6D 染色体上的 4 个主效 QTLs 和位于 2A、3A、5A 和 7A 染色体上的 5 个微效 QTLs,可解释小麦分蘖角度表型变异的 1.83%~42.65%^[15]。对小麦不同发育时期分蘖数相关的 QTL 定位在近几年也有报道,例如 2D 染色体上的 *qMTN-2D.1* 和 *qMTN-2D.2* 可解释最大有效分蘖数 3.85%~19.34% 的表型变异^[11];4D 染色体上的 *QTNW.sicau-4D* 可解释冬前分蘖数 4.84%~5.18% 的表型变异^[8]。

前人对小麦分蘖性状 QTL 定位往往关注个别性状,缺少综合研究,且对于最大有效分蘖数和成穗率研究较少^[16]。本研究以分蘖较多的小麦品种 Apache 为母本、分蘖中等的新冬 36 号为父本构建的 RIL 群体为试验材料,采用由中国农业大学提出的基于超低覆盖度测序对单倍型进行数量性状定位 (lcQTH),以实现 RIL 群体的双亲单倍型解析,进而构建高密度遗传连锁图谱^[17],通过对两年两点共计 4 个环境条件下的 6 个分蘖相关性状进行表型考察及 QTL 定位,以期精准改良分蘖性状和提高小麦单产提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为 Apache 和新冬 36 号及其杂交构建的 F₂ 代 RIL 群体 (共 255 个株系)。其中,Apache 为法国冬小麦品种,具有分蘖多、无芒、蜡质层厚、生育期较长等特点;新冬 36 号是新疆农垦科学院研究所培育的冬小麦品种,适应新疆本地气候,表现出中等分蘖、生育期较短、抗病性强等多种优异农艺性状。以上材料均由中国农业大学小麦研究中心收集与保存。

1.2 田间种植

供试材料于 2022—2023 年和 2023—2024 年度种植于新疆农科院奇台麦类试验站 (89°13'E, 42°45'N) 和新疆农业大学陆港校区试验基地 (87°34'E, 43°48'N);2023—2024 年度还种植于河北邯郸市鸡泽中国农业大学实验站 (114°79'E, 36°90'N),此环境仅分析单株有效分蘖数。采用随机区组设计,3 次重复,每份材料种植 3 行,行长 1 m,行距 0.2 m,人工播种,密度为 450 万株·hm⁻²。生育期内田间管理同当地大田。

1.3 测定指标及方法

测定冬前分蘖数、单株分蘖数、单株有效分蘖数、单位面积有效分蘖数、分蘖角度,计算成穗率,用于表型和遗传分析。

冬前分蘖数:11 月中旬,每小区选取 10 株,观测每株分蘖数量。

单株分蘖数:小麦成熟后,每小区选取 10 株,统计单株的分蘖数量。

单株有效分蘖数:小麦成熟后,每小区选取 10 株,统计单株结实的分蘖数量。

单位面积有效分蘖数:小麦成熟后,每小区选取 0.2 m²,统计单株结实的分蘖数量。

分蘖角度:小麦开花 10 d 后,测量茎基位置垂直 30 cm 处与最外侧分枝之间的宽度,利用反正切函数计算分蘖角度^[18]。

成穗率=单株有效分蘖数/单株分蘖数×100%。

1.4 基因型测定及图谱构建

基于超低深度重测序技术对 RIL 群体的单

倍型溯源^[19],其中 RIL 系各遗传区段与新冬 36 号一致的单倍型记为“A”,与 Apache 一致的单倍型记为“B”。采用 JoinMap 4.0 和 RECORD 软件进行高密度遗传连锁图谱构建^[20-21],遗传图谱总长度为 3 788.772 cM,包含 21 个连锁群,分别对应小麦 21 条染色体,连锁群长度为 96.057~327.587 cM。

1.5 QTL 分析及候选基因的预测

利用 QTL Cartographer V2.5 软件中的复合区间作图(CIM)法^[22],对所有环境下的性状进行 QTL 检测。采用 Model 6 标准模型,背景控制设定为 5 个参照标记,窗口为 10 cM,选用正反向回归模型,步长为 1.0 cM,在 0.05 显著水平上,permutation 重复计算 1 000 次,获得 LOD 阈值,当 LOD 值 ≥ 2.5 时,认为存在一个真实的 QTL。QTL 命名为“Q+性状英文缩写+xjau+QTL 位点所在染色体”。基于小麦品种中国春参考基因组数据库(<http://www.wheatgenome.org/>)和 NCBI 网站(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)获取表型贡献率显著且稳定的主效 QTL 侧翼标记物理位置。

1.6 数据分析

采用 Excel 2019 进行数据统计,用 Python 3.10.10、SPSS 22.0 和 QTL IciMapping 4.1 软件进行数据分析和广义遗传率的计算。

2 结果与分析

2.1 不同环境下供试材料的各性状表现

由表 1 可知,在不同种植环境下,亲本 Apache 的冬前分蘖数、单株分蘖数、单株有效分蘖数、单位面积有效分蘖数及成穗率的表型值均高于亲本新冬 36 号,二者在 E2、E3 和 E4 环境下的冬前分蘖数,E2 和 E3 环境下的单株分蘖数,E2 和 E5 环境下的单株有效分蘖数,E3 和 E4 环境下的单位面积有效分蘖数,E4 环境下的成穗率均存在显著差异($P<0.05$),在 E1 环境下的冬前分蘖数、E1 和 E4 环境下的单株分蘖数和单株有效分蘖数存在极显著差异($P<0.01$)。这说明两个亲本在不同环境下各性状的表型值差异程度较大,表明环境因素对小麦分蘖性状有重要作用。

在 RIL 群体中,6 个性状的变异系数范围为 15.96%~44.16%,其中单株有效分蘖数的变异系数最大,为 31.54%~44.16%,其表型值为 1.80~10.40 个;冬前分蘖数的变异系数为 22.87%~

33.60%,其表型值为 1.03~4.20 个;单位面积有效分蘖数的变异系数为 15.96%~18.32%,其表型值为 164.88~531.48 个 $\cdot\text{m}^{-2}$;单株分蘖数、成穗率和单株分蘖角度在 4 个不同环境下的变化范围分别为 2.06~13.90 个、0.19%~0.85%和 6.15°~37.96°,变异系数分别为 19.31%~29.19%、19.64%~25.81%、21.47~33.08%。

RIL 群体 6 个性状的偏度和峰度值均在 -1~1 之间,接近正态分布,说明这些性状属于多基因控制的数量性状。6 个性状的遗传力均大于 0.7,具备进行 QTL 定位分析的条件。其中,冬前分蘖数的遗传力最高,为 0.81;单位面积有效分蘖数的遗传力最低,为 0.71;单株分蘖数、单株有效分蘖数、成穗率和单株分蘖角度的遗传力分别为 0.78、0.74、和 0.72。

2.2 被测性状间的相关性

由表 2 可知,冬前分蘖数与单株分蘖数呈显著负相关($P<0.05$),在 E1~E4 环境下相关系数分别为 -0.681、-0.362、-0.515 和 -0.561。这可能因为早期分蘖过多导致后期养分不足,影响单株分蘖数的增加。单株分蘖数与单株有效分蘖数在 E1~E4 环境下均呈极显著正相关($P<0.01$),相关系数分别为 0.722、0.883、0.581 和 0.745;单株分蘖数与单位面积有效分蘖数在 E2 和 E4 环境下呈极显著正相关,相关系数分别为 0.747 和 0.696。这说明单株分蘖数的增加可提高单株有效分蘖数和单位面积有效分蘖数,有助于提高小麦群体的生产潜力。E2 和 E4 环境下,单位面积有效分蘖数与成穗率呈极显著正相关,相关系数分别为 0.647 和 0.633;单株有效分蘖数与成穗率在 E1~E4 环境下均呈极显著正相关,相关系数分别为 0.640、0.799、0.532 和 0.757,表明单株有效分蘖数的增加可促进成穗率的提高。单株分蘖数、单株有效分蘖数、单位面积有效分蘖数和成穗率之间呈正相关,而冬前分蘖数则与这些性状之间呈现负相关。

2.3 分蘖相关性状 QTL 检测结果

利用构建的高密度遗传连锁图谱,结合不同环境下 RIL 群体的表型数据,采用复合区间作图法(CIM)对分蘖相关性状进行 QTL 定位分析,结果(表 3)发现,除 1D、2D、3B、4D、7A 和 7B 染色体外,其他 15 条染色体上共检测到 48 个分蘖性状相关 QTL,其中 6D 染色体分布最多(有 11 个),1A、2B 和 3A 染色体均仅有 1 个。

发现 13 个 QTL 与冬前分蘖数相关,分布在 2A、3D、4A、5B、5D、6B、6D、7D 染色体上,表型变异贡献率为 4.18%~9.52%,其中 6D 染色体上 *QTNPW. xjau-6D-1*(物理位置:223.75~225.75 Mb)、*QTNPW. xjau-6D-2*(物理位置:195.75~196.75 Mb)和 *QTNPW. xjau-6D-3*(物理位置:228.25~228.75 Mb)表型变异贡献率较大,分别为 6.86%、9.52%和 6.51%,推测 6D 染色体可能对冬前分蘖数有调控作用。13 个 QTL 加性效应为-0.67~0.92。

定位到 10 个 QTL 与单株分蘖数相关,分布在 1A、1B、2A、2B、4A、5B、6D 染色体上,表型贡

献率为 3.82%~8.72%,其中 6D 染色体上的 *QTN. xjau-6D-1*(物理位置:164.75~153.75 Mb)和 *QTN. xjau-6D-2*(物理位置:164.75~153.75 Mb)表型贡献率最大,分别为 8.72%和 8.30%。10 个 QTL 加性效应为-0.35~1.09。

定位到 8 个 QTL 与单株有效分蘖数相关,分布在 2A、4A、5D、6A、6D、7D 染色体上,可解释 2.66%~7.29%的表型变异,其中 2A 染色体上的 *QETN. xjau-2A-1*(物理位置:724.25~724.75 Mb)在 E2、E4 环境下被检测出,为稳定 QTL,且表型贡献率最大。8 个 QTL 加性效应为-0.61~0.71。

表 1 RIL 群体及亲本分蘖相关性状分析
Table 1 Analysis of tillering-related traits in RIL population and parents

性状 Trait	环境 Envi- ronment	亲本 Parent		RIL 群体 RIL population					
		Apache	新冬 36 号 Xindong 36	平均值±标准差 Mean±SD	变异系数 Coefficient of variation/%	范围 Range	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	遗传力 <i>H</i> ²
TNPW	E1	3.50	2.60	2.42±0.61	25.21	1.03~4.22	-0.11	-0.43	0.87
	E2	4.20	2.10*	2.71±0.80	29.52	1.16~4.30	-0.16	-0.87	
	E3	4.30	2.50*	2.58±0.59	22.87	2.01~4.11	0.12	-0.43	
	E4	3.60	1.50*	2.5±0.84	33.60	1.06~4.20	0.10	-0.94	
TN	E1	9.20	3.30**	9.11±1.76	19.31	4.53~12.84	-0.08	-0.78	0.78
	E2	10.30	5.70*	7.81±2.28	29.19	3.09~12.66	-0.20	-0.69	
	E3	12.70	5.30*	9.72±2.35	24.18	3.20~13.00	-0.03	-0.56	
	E4	16.70	5.70**	9.51±2.24	23.55	4.00~13.90	0.21	-0.52	
ETN	E1	7.64	1.60**	5.22±1.71	32.76	2.06~7.21	0.51	-0.76	0.8
	E2	6.40	2.50*	4.80±2.12	44.16	2.06~9.09	0.15	-0.56	
	E3	7.80	3.70	5.77±1.82	31.54	2.00~9.67	0.68	-0.87	
	E4	10.50	2.50**	5.95±2.25	37.81	1.80~10.40	0.67	-0.93	
	E5	23.50	9.50*	13.18±3.51	26.63	5.83~24.33	0.65	-0.55	
ETNPUA	E1	424.88	280.22	365.25±66.13	18.10	164.88~483.24	-0.06	-0.39	0.79
	E2	408.00	251.55	366.09±67.05	18.32	164.88~529.04	-0.55	-0.39	
	E3	398.86	221.11*	370.71±59.17	15.96	174.26~486.46	-0.49	0.15	
	E4	589.72	310.66*	379.37±62.25	16.41	282.57~531.48	0.58	-0.36	
SR/%	E1	0.63	0.48	0.56±0.11	19.64	0.20~0.79	0.22	-0.55	0.84
	E2	0.70	0.43	0.60±0.15	25.00	0.19~0.84	-0.52	-0.40	
	E3	0.83	0.69	0.60±0.13	21.67	0.26~0.85	-0.13	0.60	
	E4	0.81	0.44*	0.62±0.16	25.81	0.21~0.85	-0.56	-0.61	
TA/°	E1	16.70	18.43	20.17±4.33	21.47	11.31~33.69	-0.48	-0.59	0.81
	E2	13.38	7.53	21.20±4.92	23.21	11.31~33.69	0.19	-0.05	
	E3	24.45	15.82	23.95±6.08	25.39	10.40~37.99	0.14	-0.06	
	E4	20.39	11.31	17.02±5.63	33.08	6.15~33.65	0.47	-0.51	

E1:2022—2023 年度奇台;E2:2023—2024 年度奇台;E3:2022—2023 年度陆港;E4:2023—2024 年度陆港;E5:2023—2024 年度邯郸。TNPW:冬前分蘖数;TN:单株分蘖数;ETN:单株有效分蘖数;ETNPUA:单位面积有效分蘖数;SR:成穗率;TA:单株分蘖角度。
* 和 ** 分别表示两个亲本间在 0.05 和 0.01 水平差异显著。下表同。

E1: 2022—2023 Qitai; E2: 2023—2024 Qitai; E3: 2022—2023 Lugang; E4: 2023—2024 Lugang; E5: 2023—2024 Handan. TNPW: Tillering number pre-winter; TN: Tiller number per plant; ETN: Effective tiller number per plant; ETNPUA: Effective tiller number per unit area; TA: Tiller angle; SR: Spike rate. * and ** indicate significant difference between parents at 0.05 and 0.01 levels, respectively. The same in tables 2—4.

表 2 RIL 群体分蘖性状间的相关性

Table 2 Relationship among tillering-related traits in RIL populations

性状 Trait	环境 Environment	TNPW	TN	ETN	ETNPUA	SR	TA
TNPW	E1	1					
	E2	1					
	E3	1					
	E4	1					
TN	E1	−0.681*	1				
	E2	−0.362*	1				
	E3	−0.515*	1				
	E4	−0.561*	1				
ETN	E1	−0.460*	0.722**	1			
	E2	−0.298**	0.883**	1			
	E3	−0.384**	0.581**	1			
	E4	−0.282**	0.745**	1			
ETNPUA	E1	−0.028	0.112	0.049	1		
	E2	−0.316**	0.747**	0.823**	1		
	E3	−0.361**	0.060	−0.066	1		
	E4	−0.676**	0.696**	0.882**	1		
SR	E1	−0.090	0.057	0.640**	0.049	1	
	E2	−0.106	0.445**	0.799**	0.647**	1	
	E3	−0.030	0.348*	0.532**	0.007	1	
	E4	−0.433*	0.146*	0.757**	0.633**	1	
TA	E1	−0.049	0.037	−0.004	−0.015	−0.034	1
	E2	0.073	0.023	0.001	0.054	−0.006	1
	E3	−0.101	0.168**	−0.051	−0.033	−0.122	1
	E4	0.004	−0.046	−0.057	−0.076	−0.086	1

* : $P<0.05$; ** : $P<0.01$ 。

定位到 11 个 QTL 与单位面积有效分蘖数相关,分布在 1B、3D、4B、5A、5D、6D、7D 染色体上,解释了 3.67%~6.01%的表型变异,其中 3D 染色体上的 *QETNPUA. xjau-3D* (物理位置: 604.25~608.75 Mb)表型贡献率最大。11 个 QTL 加性效应为−0.70~0.74。

定位到 4 个 QTL 与分蘖角度相关,分布在 3A、3D、4A、5B 染色体上,表型贡献率为 6.42%、4.14%、4.39%和 4.1%,3A 染色体上的 *QTA. xjau-3A* (物理位置:100.25~101.75 Mb)表型贡献率最大。4 个 QTL 加性效应为−1.26、0.85、−0.98 和 −0.87。

定位到 2 个 QTL 与成穗率相关,分布在 2A、5A 染色体上,对表型有 4.16%和 4.29%的贡献率,其加性效应分别为 0.32 和 −0.32。

2.4 一因多效 QTL 分析

本研究发现一些 QTL 表现出“一因多效”

(表 4),即 1 个 QTL 位点同时与多个性状连锁。在 E2、E3、E4、E5 环境下,对应于中国春参考基因组的 4B 染色体约 29.75~3.75 Mb 区间,检测到同时控制冬前分蘖数、单株分蘖数、单株有效分蘖数、单位面积有效分蘖数的 QTL 位点,表型贡献率 4.55%~28.76%,表明该位点受环境影响较小,能够稳定表达;该位点对单株有效分蘖的表型贡献率 28.75%,后续可作为研究分蘖性状的重要位点。在 E2、E4 环境下,4B 染色体上约 416.25~416.75 Mb 区间存在同时控制冬前分蘖数、单株分蘖数、单株有效分蘖数的 QTL,表型贡献率 4.74%~4.87%。在 E2、E3 环境下,4B 染色体上约 26.75~28.25 Mb 区间存在同时控制冬前分蘖数、单株有效分蘖数的 QTL,表型贡献率在 7.12%~7.50%。E2 环境下,5D 染色体约 370.75~371.25 Mb 区间存在同时控制冬前分蘖数、单株分蘖数的 QTL,表型贡献率 5.25%~6.06%。

表 3 RIL 群体中分蘖相关性状 QTL 位置和效应

Table 3 Location and effects of tillering-related QTLs in the RIL population

性状 Trait	环境 Environment	数量性状位点 QTL	标记区间 Marker interval	置信区间 Confidence interval/cM	LOD	加性效应 Additive effect	表型贡献率 R ² /%
TNPW	E1	QTNPW. xjau-2A	chr2A_685.25~chr2A_686.75	83.61	2.58	-0.24	4.24
TNPW	E1	QTNPW. xjau-3D	chr3D_24.25~chr3D_24.75	23.51	2.93	-0.26	4.68
TNPW	E3	QTNPW. xjau-4A	chr4A_639.75~chr4A_685.75	138.61	2.57	0.30	4.20
TNPW	E1	QTNPW. xjau-5B	chr5B_490.75~chr5B_491.25	64.01	2.68	0.24	4.18
TNPW	E1	QTNPW. xjau-5D-1	chr5D_30.75~chr5D_32.25	31.01	3.18	-0.26	4.94
TNPW	E1	QTNPW. xjau-5D-2	chr5D_369.75~chr5D_370.75	81.31	3.28	0.31	5.24
TNPW	E3	QTNPW. xjau-5D-3	chr5D_385.75~chr5D_387.75	90.01	2.71	0.31	4.44
TNPW	E3	QTNPW. xjau-6B	chr6B_661~chr6B_662	87.81	3.20	0.31	4.78
TNPW	E3	QTNPW. xjau-6D-1	chr6D_223.75~chr6D_225.75	124.31	4.15	0.85	6.86
TNPW	E3	QTNPW. xjau-6D-2	chr6D_195.75~chr6D_196.75	131.31	5.98	0.92	9.52
TNPW	E3	QTNPW. xjau-6D-3	chr6D_228.25~chr6D_228.75	139.91	3.83	0.78	6.51
TNPW	E3	QTNPW. xjau-6D-4	chr6D_296.25~chr6D_296.75	151.21	3.25	-0.67	4.97
TNPW	E3	QTNPW. xjau-7D	Chr7D_446.25~chr7D_453.25	217.01	3.30	0.32	4.80
TN	E1	QTN. xjau-1A	chr1A_28.75~chr1A_29.25	37.31	2.82	-0.31	4.28
TN	E1	QTN. xjau-1B-1	chr1B_122.25~chr1B_132.75	46.31	3.00	-0.32	4.55
TN	E1	QTN. xjau-1B-2	chr1B_357.25~chr1B_357.75	55.01	2.63	-0.30	4.10
TN	E1	QTN. xjau-2A	chr2A_680.75~chr2A_682.25	81.61	2.82	-0.31	4.31
TN	E3	QTN. xjau-2B	chr2B_518.25~chr2B_521.75	88.71	2.51	-0.35	3.82
TN	E3	QTN. xjau-4A	chr4A_640.25~chr4A_649.75	143.21	3.08	0.39	4.93
TN	E1	QTN. xjau-5B	chr5B_479.25~chr5B_479.75	62.31	3.03	0.32	4.61
TN	E3	QTN. xjau-6D-1	chr6D_164.75~chr6D_153.75	112.31	5.49	1.09	8.72
TN	E3	QTN. xjau-6D-2	chr6D_182.25~chr6D_182.75	119.31	5.42	1.08	8.30
TN	E2	QTN. xjau-6D-3	chr6D_329.25~chr6D_331.25	158.51	2.84	0.36	4.32
ETN	E2、E4	QETN. xjau-2A-1	chr2A_724.25~chr2A_724.75	109.41	4.72	0.49	4.43、7.29
ETN	E1	QETN. xjau-2A-2	chr2A_611.25~chr2A_611.75	63.41	3.06	-0.28	4.95
ETN	E4	QETN. xjau-4A-1	chr4A_680.25~chr4A_680.75	146.81	2.72	-0.30	4.22
ETN	E2	QETN. xjau-4A-2	chr4A_23.75~chr4A_24.25	31.81	2.80	0.25	4.19
ETN	E5	QETN. xjau-5D	chr5D_388.75~chr5D_390.25	92.61	2.74	-0.61	2.94
ETN	E5	QETN. xjau-6A	chr6A_154.25~chr6A_160.25	67.71	2.53	-0.59	2.66
ETN	E5	QETN. xjau-6D	chr6D_21.75~chr6D_22.25	50.71	3.59	0.71	3.98
ETN	E3	QETN. xjau-7D	chr7D_45.25~chr7D_45.75	65.51	2.89	-0.33	4.70
ETNPUA	E3	QETNPUA xjau-1B-1	chr1B_93.75~chr1B_95.75	42.01	2.74	-0.54	4.74
ETNPUA	E3	QETNPUA. xjau-1B-2	chr1B_597.75~chr1B_603.75	79.81	2.54	0.49	3.67
ETNPUA	E3	QETNPUA. xjau-3D	chr3D_604.25~chr3D_608.75	201.61	3.19	-0.61	6.01
ETNPUA	E2	QETNPUA. xjau-4B	chr4B_7.25~chr4B_12.75	6.21	2.68	-0.70	4.39
ETNPUA	E3	QETNPUA. xjau-5A	chr5A_654.5~chr5A_655.75	185.41	3.59	-0.59	5.57
ETNPUA	E1	QETNPUA xjau-5D-1	chr5D_340.25~chr5D_341.25	64.01	2.80	0.70	4.38
ETNPUA	E1	QETNPUA xjau-5D-2	chr5D_369.25~chr5D_369.75	81.31	3.19	0.74	4.95
ETNPUA	E3	QETNPUA. xjau-6D-1	chr6D_148.75~chr6D_148.25	113.21	2.75	0.51	4.26
ETNPUA	E3	QETNPUA. xjau-6D-2	chr6D_170.75~chr6D_170.25	123.51	3.44	0.57	5.16
ETNPUA	E3	QETNPUA. xjau-6D-3	chr6D_217.25~chr6D_218.25	133.31	3.03	0.53	4.56
ETNPUA	E3	QETNPUA. xjau-7D	chr7D_29.75~chr7D_30.25	37.61	2.57	0.64	4.31
TA	E3	QTA. xjau-3A	chr3A_100.25~chr3A_101.75	59.81	4.00	-1.26	6.42
TA	E1	QTA. xjau-3D	chr3D_462.75~chr3D_463.25	102.11	2.50	0.85	4.14
TA	E2	QTA. xjau-4A	chr4A_616.75~chr4A_617.25	116.11	2.73	-0.98	4.39
TA	E1	QTA. xjau-5B	chr5B_631.75~chr5B_632.75	127.11	2.52	-0.87	4.10
SR	E3	QSR. xjau-2A	chr2A_722.75~chr2A_723.25	107.11	2.56	0.32	4.16
SR	E3	QSR. xjau-5A	chr5A_635.25~chr5A_638.75	173.91	2.63	-0.32	4.29

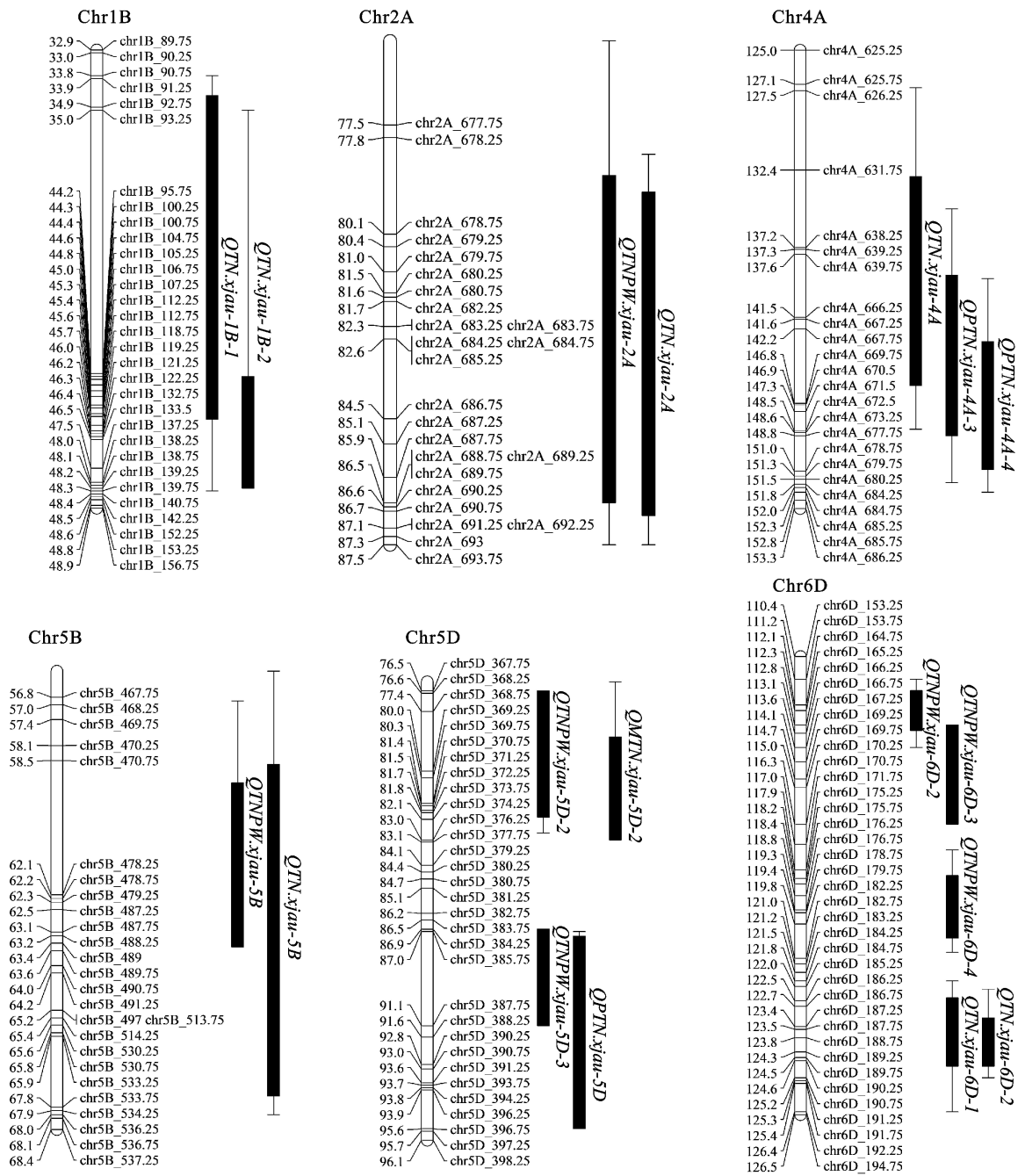


图 1 小麦分蘖性状相关 QTL 的染色体分布

Fig. 1 Chromosome distribution of tillering-related QTLs in wheat

表 4 2 个及 2 个以上分蘖性状相关的 QTL 位置和效应

Table 4 Location and effects of two or more QTLs related to tillering-related traits

性状 Trait	环境 Environment	标记区间 Marker interval	置信区间 Confidence interval/cM	LOD	加性效应 Additive effect	表型贡献率 $R^2/\%$	物理位置 Physical location/Mb
TNPW, TN, ETN, ETNPUA	E2, E3, E4, E5	chr4B_29.75 ~ chr4B_33.75	37.51	3.01 ~ 22.26	-1.99 ~ -0.37	4.55 ~ 28.76	29.75 ~ 33.75
TNPW, TN, ETN	E2, E4, E5	chr4B_416.25 ~ chr4B_416.75	46.91	3.04 ~ 3.93	-0.42 ~ -0.30	4.74 ~ 4.87	416.25 ~ 416.75
TNPW, ETN	E2, E3, E5	chr4B_26.75 ~ chr4B_28.25	34.61	4.38 ~ 4.51	-0.40 ~ -0.34	7.12 ~ 7.50	26.75 ~ 28.25
TNPW, TN	E2	chr5D_370.75 ~ chr5D_371.25	81.41	3.42 ~ 4.02	0.35 ~ 0.39	5.25 ~ 6.06	370.75 ~ 371.25
ETN, ETNPUA	E1, E3	chr7A_25.75 ~ chr7A_26.25	8.41	2.53 ~ 2.65	-0.29 ~ 0.97	4.00 ~ 4.33	25.75 ~ 26.25

在 E1、E3 环境下,7A 染色体约 25.75~26.25 Mb 区间存在同时控制单株有效分蘖数、单位面积有效分蘖数的 QTL,表型贡献率 4.00%~4.33%。

3 讨论

3.1 一因多效 QTL

研究表明,小麦分蘖性状的遗传基础复杂,相关 QTL 在染色体上存在成簇分布和富集区域^[23-24]。本研究鉴定出多个具有“一因多效”特征的分蘖性状 QTL 位点,在不同环境条件下表现出较高的稳定性和表型贡献率,其中单株分蘖数、单株有效分蘖数和单位面积最大有效分蘖数相关的 QTL 存在重叠。Chen 等^[25]确定了一个稳定表达的 QTL—*Qetn-DW-4B 1*,解释了有效分蘖数 12.40%~15.25%的表型变异,并将其定位在 2.25 Mb 间,其中包含 23 个与分蘖性状有关 QTL。Li 等^[26]在 4B 染色体上检测到多效 QTL—*QTn.caas-4B*,可解释单株分蘖数 13.75%~32.41%的表型变异,且与单株有效分蘖数有关。Hu 等^[27]在 4D 染色体上发现了与成穗率相关、稳定主效的位点 *QSR.sicau-4D*,解释了表型变异的 18.24%~24.48%,同时该位点也控制单位面积分蘖数和单位面积有效分蘖数。

在实际生产中,分蘖数与分蘖其他性状之间的相关性密切,如分蘖数多往往伴随有更高的有效分蘖数,QTL 重叠现象反映了这些性状的遗传基础关系密切。

3.2 分蘖性状相关 QTL 分析

根据已报道的与分蘖相关 QTL 紧密连锁的 SNP 标记以及公布的中国春基因组信息,将本研究获得的表型贡献率较高的 QTL 与已报道的与分蘖相关且已被克隆基因或已报道可重复定位的 QTL 进行染色体物理位置比较,结果表明,有 9 个 QTL 与已克隆或已报道 QTL 位置接近,可能是相同 QTL。

本研究中,位于 6D 染色体的 *chr6D_21.75* 与 *chr6D_22.25* 区段中控制单株有效分蘖数的 QTL—*QETN.xjau-6D*,与 Yu 等^[28]检测出的单株分蘖数 QTL 有部分区段重合,该 QTL 可解释 9.2%的表型变异,表明该区段可能是控制单株分蘖数的主效位点。位于 7D 染色体的 *chr7D_45.25* 与 *chr7D_45.75* 区段中控制单株有效分蘖数的 QTL—*QETN.xjau-6D*,与 Liu 等^[29]检测出控制单株分蘖数的 *QETN.sau-7D* 有部分区段重合,

该 QTL 可解释 3.64%的表型变异。

位于 5D 染色体的 *chr5D_340.25* 与 *chr5D_341.25* 区段控制单位面积有效分蘖数的 QTL—*QETNPUA.xjau-5D-1*,与 Ayala 等^[30]检测出的单株分蘖数 QTL 重合,该 QTL 可解释 4.38%的表型变异。

位于 5B 染色体的 *chr5B_631.75* 与 *chr5B_632.75* 区段间控制分蘖角度的 QTL—*QTA.xjau-5B*,与 Chen 等^[31]检测出控制单株分蘖数的 QTL—*QTil.dms-5B* 位置相近,该 QTL 可解释 33.7%的表型变异,该区段可能是控制分蘖数和分蘖角度的多效、主效位点。位于 3D 染色体的 *chr3D_462.75* 与 *chr3D_463.25* 区段控制单株角度的 QTL—*QTA.xjau-3D*,与 Shukla 等^[32]检测到的控制单株分蘖数的 QTL—*qTNIR.3D.1* 位置相近,该 QTL 可解释 12.2%的表型变异,该区域可能是控制分蘖数和分蘖角度的多效、主效位点。

在本研究中,位于 5A 染色体的 *chr5A_635.25* 与 *chr5A_638.75* 区段间控制成穗率的 QTL—*QSR.xjau-5A*,与 Kato 等^[33]检测出控制单株分蘖数 QTL—*QTn.ocs-5A.1* 位置相近,该 QTL 可解释 0.19%的表型变异,为成穗率相关的新位点。

Zhao^[18]等发现, *QTA.hau-4B* 作为主效 QTL 能够解释分蘖角度表型变异的 7.88%~18.82%,结合物理位置信息,其与本研究在 4B 染色体定位到同时控制冬前分蘖数、单株分蘖数、单株有效分蘖数、单位面积有效分蘖数“一因多效”QTL 有重叠区域。

Song 等^[34]在 4B 染色体上定位到与千粒重相关的位点 *QTgw.cau-4B*,分子标记筛选和遗传图谱分析揭示,其与 *r-e-z* 位点相关联,*r-e-z* 位点的缺失可诱导小麦的半矮秆性状,显著提升产量。*r-e-z* 位点位于 4B 染色体的 29.75~33.75 Mb 区间,标记区间为 *chr4B_29.75~chr4B_33.75*,置信区间为 37.51 cM。此位点与本研究中定位的 *QETN.xjau-4B* 物理位置和遗传距离高度一致,推测为同一位点,LOD 值范围为 3.01~22.26,并且能够解释单株有效分蘖数表型值 28.76%的变异,表明该 QTL 可能对小麦的半矮秆性状及增产有关键作用。

3.3 未报道的分蘖相关性状 QTL 分析

本研究鉴定到很多未被报道的小麦冬前分蘖数、单株有效分蘖数和单位面积有效分蘖数相关的 QTL。

鉴定出的与冬前分蘖数相关的 QTL 包括 *QTNPW. xjau-4A*、*QTNPW. xjau-6B*、*QTNPW. xjau-6D-3* 和 *QTNPW. xjau-6D-4*, 其表型贡献率分别为 4.20%、4.78%、6.51% 和 4.97%。值得注意的是, 在 6D 染色体上定位到的两个 QTL 位置相近且效应较大, 推测该区段对小麦冬前分蘖数调控有重要作用, 有助于我们构建更全面的小麦分蘖调控网络, 了解不同基因位点如何协同影响冬前分蘖数。

与单株有效分蘖数相关的 QTL 有 *QETN. xjau-2A-2*、*QETN. xjau-4A-1* 和 *QETN. xjau-5D*, 表型贡献率分别为 4.95%、4.22% 和 2.94%, 可为未来的小麦育种提供新的遗传资源。

与单位面积有效分蘖数相关的 QTL 有 *QETNPUA. xjau-1B-1*、*QETNPUA. xjau-1B-2* 和 *QETNPUA. xjau-5A*, 表型贡献率分别为 4.74%、3.67% 和 5.57%。1B 染色体上的两个 QTL 相距较远, 但均对单位面积有效分蘖数有影响。这些 QTL 的发现为深入研究小麦单位面积有效分蘖数的遗传机制提供了新的线索, 可用于小麦产量育种。

4 结论

本研究在小麦除 1D、2D、3B、4D、7A 和 7B 染色体外的其他 15 条染色体上共检测到 48 个分蘖性状相关的 QTL, 单个 QTL 的表型解释率为 2.66%~28.76%。4B 染色体上的 *QETn. xjau-4B* 在 3 个环境下均被检测到, 其物理区间为 29.75~33.75 Mb, 对单株有效分蘖数表型贡献率达到 28.76%, 为稳定的主效 QTL, 后续可作为研究分蘖及株型的重要位点。

参考文献:

- [1] AN D, SU J, LIU Q, *et al.* Mapping QTLs for nitrogen uptake in relation to the early growth of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plant and Soil*, 2006, 284(1/2): 73.
- [2] MAUREEN N, JACOB M, HUSSEIN S, *et al.* Agronomic and physiological traits, and associated quantitative trait loci (QTL) affecting yield response in wheat (*Triticum aestivum* L.): A review [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10(4): 1151.
- [3] 何中虎, 庄巧生, 程顺和, 等. 中国小麦产业发展与科技进步 [J]. *农学学报*, 2018, 8(1): 107.
HE Z H, ZHUANG Q S, CHENG S, H, *et al.* Wheat production and technology improvement in China [J]. *Journal of Agriculture*, 2018, 8(1): 107.
- [4] ZHUANG L, GE Y, WANG J, *et al.* Gibberellic acid inhibition of tillering in tall fescue involving crosstalks with cytokinins and transcriptional regulation of genes controlling axillary bud outgrowth [J]. *Plant Science*, 2019, 10: 287.
- [5] JAGDEEP S, BHAVIT C, ALI R, *et al.* Important wheat diseases in the US and their management in the 21st century [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 2(13): 12.
- [6] QIU S, YA P, HENG T, *et al.* Genetic, hormonal, and environmental control of tillering in wheat [J]. *The Crop Journal*, 2021, 9(5): 986.
- [7] BAI S, ZHONG W, HAI X, *et al.* TAC1, a major quantitative trait locus controlling tiller angle in rice [J]. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 2007, 52(5): 891.
- [8] RUDI A, KELLY E. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome [J]. *Science*, 2018, 361(6403): 7191.
- [9] HONG Q, BIN M, XIAO L, *et al.* Genome sequence of the progenitor of wheat A subgenome *Triticum urartu* [J]. *Nature*, 2018, 557(7705): 424.
- [10] ZHI Q, YA X, HAORAN S, *et al.* Identification and validation of novel low-tiller number QTL in common wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(3): 603.
- [11] JIA J, HUA P, XIAN G, *et al.* A novel, major, and validated QTL for the effective tiller number located on chromosome arm 1BL in bread wheat [J]. *Plant Molecular Biology*, 2020, 104(1-2): 173.
- [12] 张智源, 周界光, 刘家君, 等. 基于遗传解析新模式的小麦寡分蘖 QTL 的鉴定和验证 [J]. *作物学报*, 2024, 50(6): 1373.
ZHANG Z Y, ZHOU J G, LIU J J, *et al.* Identification and validation of QTL for oligo tiller in wheat based on a new model of genetic analysis [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2024, 50(6): 1373.
- [13] HUA L, HONG Y, JIA H, *et al.* TAC4 controls tiller angle by regulating the endogenous auxin content and distribution in rice [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 19(1): 64.
- [14] 曹鑫, 邓梅, 张正丽, 等. 小麦分蘖角度 TaTAC1 基因同源克隆及表达分析 [J]. *植物遗传资源学报*, 2017, 18(1): 125.
CAO X, DENG M, ZHANG Z L, *et al.* Molecular characterization and expression analysis of TaTAC1 gene in *Triticum aestivum* L. [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2017, 18(1): 125.
- [15] 张传量. 小麦株型相关性状的 QTL 定位 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018.
ZHANG C L. QTL localization of wheat plant type related traits [D]. Yangling: Northwest & University, 2018.
- [16] 申雪懿, 李东升, 陈琛, 等. 小麦分蘖数目遗传研究进展与展望 [J]. *麦类作物学报*, 2023, 43(10): 1344.
SHEN X Y, LI D S, CHEN C, *et al.* Progress and prospect of genetic research on tiller number in wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2023, 43(10): 1344.
- [17] WANG W, CHEN Z, YANG Z, *et al.* lcQTH: Rapid quantitative trait mapping through tracing parental haplotype with

- ultra-low-coverage sequencing [J]. *Plant Communications*, 2024, 5(10):53.
- [18] LEI Z, CAN G, TONG Z, *et al.* Identification of the candidate gene controlling tiller angle in common wheat through genome-wide association study and linkage analysis [J]. *The Crop Journal*, 2023, 11(3):870.
- [19] ZHENG Z, ZI H, WEN X, *et al.* ggComp enables dissection of germplasm resources and construction of a multiscale germplasm network in wheat [J]. *Plant Physiology*, 2022, 188(4):1950.
- [20] 翟会杰. 普通小麦粒重及相关性状的 QTL 定位与候选基因克隆[D]. 北京:中国农业大学, 2014.
- ZHAI H J. QTL localization and candidate gene cloning for grain weight and related traits in common wheat [D]. Beijing:China Agricultural University, 2014.
- [21] OOIJEN J, VERLAT J, *et al.* JoinMap® 4, Software for the calculation of genetic linkage maps in experimental populations, F, 2006 [C].
- [22] XU Y, LI P, YANG Z, *et al.* Genetic mapping of quantitative trait loci in crops [J]. *Crop Journal*, 2017, 5(2):175.
- [23] 姚 琴, 周荣华, 潘昱名, 等. 小麦品种偃展 1 号与品系早穗 30 重组自交系群体遗传连锁图谱构建及重要农艺性状的 QTL 分析[J]. *中国农业科学*, 2010, 43(20):4130.
- YAO Q, ZHOU R H, PAN Y M, *et al.* Construction of genetic linkage map and QTL analysis of agronomic important traits based on a RIL population derived from common wheat variety Yanzhan 1 and Zaosui 30 [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(20):4130.
- [24] 张坤普. 小麦分子遗传图谱的构建及数量性状基因定位[D]. 泰安:山东农业大学, 2008.
- ZHANG K P. Construction of molecular genetic map and localization of quantitative trait genes in wheat [D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2008.
- [25] CHEN L, LI H, LIU Y, *et al.* Genetic identification of a major, novel and stably expressed QTL for effective tiller number from tetraploid wheat [J]. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 2021, 35(1):1538.
- [26] LI Y, HU J, QU Y, *et al.* Alleles on locus chromosome 4B from different parents confer tiller number and the yield-associated traits in wheat [J]. *BMC Plant Biology*, 2024, 24(1):454.
- [27] HU Y, REN T, LI Z, *et al.* Molecular mapping and genetic analysis of a QTL controlling spike formation rate and tiller number in wheat [J]. *Gene*, 2017, 634:15.
- [28] YU M, MAO S, HOU D, *et al.* Analysis of contributors to grain yield in wheat at the individual quantitative trait locus level [J]. *Plant Breeding*, 2018, 137(1):35.
- [29] LIU J, LUO W, QIN N, *et al.* A 55K SNP array-based genetic map and its utilization in QTL mapping for productive tiller number in common wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(11):2439.
- [30] AYALA L, HENRY M, VAN G, *et al.* Identification of QTLs for BYDV tolerance in bread wheat [J]. *Euphytica*, 2002, 128(2):249.
- [31] CHEN H, IQBAL M, PEREZ L, *et al.* Earliness per Se quantitative trait loci and their interaction with Vrn-B1 locus in a spring wheat population [J]. *Molecular Breeding*, 2015, 35(9):182.
- [32] SHUKLA S, SINGH K, PATIL R, *et al.* Genomic regions associated with grain yield under drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Euphytica*, 2015, 203(2):449.
- [33] KATO K, MIURA H, SAWADA S. Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 101(7):1114.
- [34] LONG S, JIE L, BEI L, *et al.* Reducing brass in oster oid signalling enhances grain yield in semi-dwarf wheat [J]. *Nature*, 2023, 617(7959):118.