

# 小麦株高 QTL 定位及其水分环境互作遗传分析

叶亚琼<sup>1</sup>, 栗孟飞<sup>1</sup>, 刘媛<sup>1</sup>, 陈菁菁<sup>1</sup>, 杨德龙<sup>1</sup>, 胡亮亮<sup>1</sup>, 吕婷婷<sup>1</sup>, 焦东利<sup>1</sup>, 柴守玺<sup>2</sup>

(1. 甘肃省干旱生境作物学重点实验室, 甘肃农业大学 生命科学技术学院, 甘肃 兰州 730070;

2. 甘肃农业大学 农学院, 甘肃 兰州 730070)

**摘要:**为探讨小麦株高(PH)分子数量性状遗传及其 QTL 与水分环境互作关系,以冬小麦重组近交系群体(RIL)(陇鉴 19(耐旱)×Q9086(水分敏感))120 个株系为试验材料,采用条件复合区间作图法对 4 个环境不同水分条件下株高进行 QTL 定位分析。结果表明,小麦 RIL 群体株高对水分环境反应敏感,群体中各株系呈现广泛变异和超亲分离,属于微效多基因控制的复杂数量性状,易受水分环境影响。共检测到 19 个和 45 对控制株高的加性 QTL(A-QTL)和上位性 QTL(AA-QTL),分布在除 3D 以外的其他 20 条染色体上。这些 A-QTL 和 AA-QTL 表达通过正向或负向调控影响株高表型变异,贡献率分别为 0.47%~7.14% 和 0.34%~2.93%。发现了 2 个多环境均能稳定表达的 A-QTL(*Qph.acs-5A.1* 和 *Qph.acs-7A.1*),以及 2 个 A-QTL 热点区域(Xbarc1072~Xbarc167(2B)和 Xksum253~Xbarc164(5B))。所检测到的 A-QTL 和 AA-QTL 与干旱胁迫环境互作普遍负向调控株高表型。加性效应和上位性效应是决定小麦株高的主要遗传因子。在干旱胁迫条件下,这种遗传主效应均不同程度降低株高表型。可为小麦抗旱遗传改良和分子标记辅助选择育种奠定理论基础。

**关键词:**小麦;干旱胁迫;株高;QTL 定位;环境互作

**中图分类号:**S512.03

**文献标识码:**A

**文章编号:**1000-7091(2015)05-0083-09

**doi:**10.7668/hbxb.2015.05.014

## QTL Mapping and QTL × Environmental Interactions for Plant Height in Wheat

YE Ya-qiong<sup>1</sup>, LI Meng-fei<sup>1</sup>, LIU Yuan<sup>1</sup>, CHEN Jing-jing<sup>1</sup>, YANG De-long<sup>1</sup>,  
HU Liang-liang<sup>1</sup>, LÜ Ting-ting<sup>1</sup>, JIAO Dong-li<sup>1</sup>, CHAI Shou-xi<sup>2</sup>

(1. Gansu Provincial Key Lab of Aridland Crop Science, College of Life Science and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2. Agronomy College, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

**Abstract:** Known better the molecular quantitative genetic and QTL interactions with water environments of plant height(PH) in wheat, QTL mapping was performed for PH by a mixed linear model approach. The PH was evaluated by the population of 120 recombinant inbred lines derived from a cross between drought-tolerant cultivar Longjian 19 and water-sensitive cultivar Q9086 under different water regimes in four environments. Phenotypes of PH from RILs were significantly sensitive to water conditions and showed wide variations and transgressive segregations. The inheritance of PH was substantially modulated by minor-effect polygenes and their interactions with water environments. 19 additive QTLs(A-QTLs) and 45 epistatic QTLs(AA-QTLs) for PH were identified and widely distributed on all chromosomes besides 3D. The expression of these QTLs might influence the phenotypic variation of PH by the up-and down-regulation, accounted for variations of PH by 0.47%~7.14% and 0.34%~2.93%, respectively. Two A-QTLs, *Qph.acs-5A.1* and *Qph.acs-7A.1*, could be detected in multi-environments. In addition, two A-QTL hot-spot regions for PH were also found in some specific intervals, e. g., Xbarc1072~Xbarc167 on chromosome 2B and Xksum253~Xbarc164 on chromosome 5B. Most of interaction effects of A-QTLs and AA-QTLs with drought-stressed environments showed the down-regulation for the PH variations. The additive and the epistatic effect could be main genetic factors controlled the PH inheritance, which expressions might decrease PH. The infor-

**收稿日期:**2015-08-06

**基金项目:**国家自然科学基金项目(31460348;30960195);陇原青年创新人才扶持计划项目;甘肃农业大学“伏羲人才”计划项目(FXRC20130102);甘肃省农业生物技术研究与应用开发项目(GNSW-2015-18);甘肃省科技支撑计划项目(1104NKCA095)

**作者简介:**叶亚琼(1987-),男,河南平顶山人,硕士,主要从事小麦抗旱分子生物学研究。

**通讯作者:**杨德龙(1975-),男,甘肃靖远人,博士,副教授,主要从事小麦抗旱分子生物学研究。

mation in this study should be useful for the genetic improvement of drought tolerance and molecular marker-assisted selection in wheat.

**Key words:** Wheat; Drought stress; Plant height; QTL mapping; Environmental interaction

株高 (Plant height, PH) 影响小麦 (*Triticum aestivum* L.) 株型、种植密度、收获指数和抗倒伏系数, 最终决定小麦产量形成。研究表明, 水分环境对小麦株高表型变异具有显著影响, 水分亏缺通常导致小麦株高和产量显著降低<sup>[1-2]</sup>。然而, 在干旱胁迫条件下, 小麦维持较高株高可增加花前茎秆碳水化合物 (WSC) 贮存量和花后茎秆 WSC 代谢向籽粒转运量, 有利于籽粒灌浆和增加粒重, 从而有效补偿产量的损失<sup>[3]</sup>; 整体表现出小麦株高与产量及其产量构成因素间不同程度的正相关性<sup>[3-5]</sup>。因此, 株高是评价干旱、半干旱地区小麦抗旱性的重要指标, 合理株高是旱地小麦维持较高产量的重要结构基础<sup>[1]</sup>。

前人研究表明, 小麦株高属于微效多基因控制的复杂数量性状, 其遗传基础主要受加性、上位性及其环境互作效应调控<sup>[2,4-6]</sup>。迄今为止, 通过突变体结合分子生物学手段已发现 25 个小麦矮秆基因 (*Rht*), 这些主效 *Rht* 基因具有降低株高的作用, 大部分位于小麦第四同源群染色体上<sup>[5-6]</sup>。此外, 借助分子数量遗传学手段, 利用不同遗传背景的作图群体已发掘到大量控制小麦株高的数量性状位点 (Quantitative trait locus, QTL), 这些 QTL 几乎在小麦整个基因组上均有分布<sup>[2,4-12]</sup>。如前人利用不同遗传背景的小麦加倍单倍体群体 (Double haploid lines, DH) 除在 1A、1D、2A、2B、3D、5D 和 6D 外其余 14 条染色体检测到 28 个控制株高的 QTL, 对表型变异的贡献率在 0.07% ~ 20.22%<sup>[4,7,11]</sup>; 其中位于 4B 和 4D 染色体上的 2 个主效 QTL 与矮秆基因 *Rht1* 和 *Rht2* 临近<sup>[11]</sup>。Keller 等<sup>[8]</sup>、周森平等<sup>[9]</sup> 和 Kato 等<sup>[12]</sup> 利用不同遗传背景的小麦重组自交系群体 (Recombinant inbred lines, RIL) 在 1B、1D、2A、2B、4A、4D、5A 和 7B 染色体上检测到 18 个控制株高的 QTL, 能解释株高 7.9% ~ 33.8% 表型变异, 且位于 5A 上的一个位点与春化基因 (*Vrn-A1*) 重合<sup>[12]</sup>。刘冬成等<sup>[10]</sup> 利用小麦 F<sub>2:3</sub> 群体 (ND3338 × F390) 在 1B、4B、6A、6D 和 7A 染色体上发现 7 个控制株高的 QTL, 每个 QTL 可以解释株高表型变异的 5.2% ~ 50.1%。由此看出, 小麦株高遗传基础复杂并易受到环境因素的影响, 不同研究者得到的结果差异很大, 从而限制了其在小麦分子标记辅助选择育种中的应用。因此, 利用不同遗传背景材料, 设置多样的试验环境条件, 有利于对已定位的株高位点

进行验证和发掘新的 QTL 位点。

为此, 本研究通过抗旱性差异较大的 2 个冬小麦品种陇鉴 19 (耐旱) 与 Q9086 (水分敏感) 杂交创建的 RIL 群体为试验材料, 设置不同水分环境, 对小麦株高进行 QTL 定位和分子数量遗传剖析, 旨在小麦株高抗旱遗传改良和分子标记辅助选择育种奠定理论基础。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

本研究利用抗旱性差异较大的 2 个冬小麦品种陇鉴 19 (耐旱) 与 Q9086 (水分敏感) 杂交创建的 RIL 群体 120 个株系为试验材料。群体 2 个亲本在抗旱性、千粒质量、株高等重要农艺性状上表型差异较大, 群体内株系表型变异广泛<sup>[13-16]</sup>。

### 1.2 田间试验与性状测定

试验于 2011 年 10 月 - 2012 年 6 月和 2012 年 10 月 - 2013 年 6 月在甘肃省兰州市安宁小麦试验点 (36°04' N, 103°51' E, 平均海拔 1 520 m, 平均气温 8.9 °C, 年降水量 350 mm, 年蒸发量 1 664 mm, 无霜期 171 d); 2011 年 10 月 - 2012 年 6 月在甘肃省永登赖家坡小麦试验点 (36°42' N, 103°18' E, 平均海拔 1 980 m, 平均气温 6.0 °C, 年降雨量 300 mm, 年蒸发量 1 600 mm, 无霜期 121 d) 和 2013 年 10 月 - 2014 年 6 月在甘肃省榆中金家营小麦试验点 (35°51' N, 104°07' E, 平均海拔 1 900 m, 平均气温 6.6 °C, 年降雨量 450 mm, 年蒸发量 1 450 mm, 无霜期 140 d) 进行。4 个环境依次记为 E1、E2、E3 和 E4。在每个环境中, 小麦播前施基肥 (N 180 kg/hm<sup>2</sup>、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 120 kg/hm<sup>2</sup> 和 K<sub>2</sub>O 75 kg/hm<sup>2</sup>), 生长期不再施肥。试验为随机区组设计, 稀条播 (2.0 m × 0.2 m), 每行点播 120 粒, 每处理 12 行区, 3 次重复。田间试验水分管理分干旱胁迫 (DS) 和灌溉 (WW) 2 个处理, 即播前统一灌底墒水 (900 m<sup>3</sup>/hm<sup>2</sup>), 灌溉处理在拔节期, 抽穗期和开花期补充灌水, 每次灌水量为 750 m<sup>3</sup>/hm<sup>2</sup>; 干旱胁迫处理仅在拔节期灌水 750 m<sup>3</sup>/hm<sup>2</sup>, 其后完全依靠自然降水。各试验点 (E1 ~ E4) 小麦全生育期降水量分别为 116, 110, 113, 128 mm。按照不同试验处理, 在小麦完熟收获后, 每个株系随机选取 5 株小麦进行测量, 3 次重复, 求平均值, 测定株高。

1.3 分子标记连锁图谱

小麦 RIL 群体图谱是在前期构建图谱<sup>[16]</sup>的基础上进行加密的图谱,该图谱连锁定位 524 个 SSR 位点,所有标记 (Xgwm、Xgdm、Xwmc、Xbarc、Xcfa、Xcfd、Xpsp、Xksum 和 Xmag) 引物序列和 PCR 扩增条件均参考 Xue 等<sup>[17]</sup>、Yu 等<sup>[18]</sup>的报道和 <http://wheat.pw.usda.gov> 公布的信息。该图谱共形成 21 个连锁群组成,覆盖小麦所有染色体,全长 2 266.7 cM,平均两标记间的遗传距离是 4.3 cM。A 基因组有 211 个 SSR 标记,全长 871.6 cM;B 基因组有 203 个标记,全长 912.1 cM;D 基因组有 110 个标记,全长 483.1 cM。单个连锁群平均长度为 107.9 cM,7B 染色体最长为 149.9 cM,6D 染色体最短,为 33.6 cM。每个染色体 4~36 个标记,平均为 24.9 个。

1.4 数据统计与 QTL 定位分析

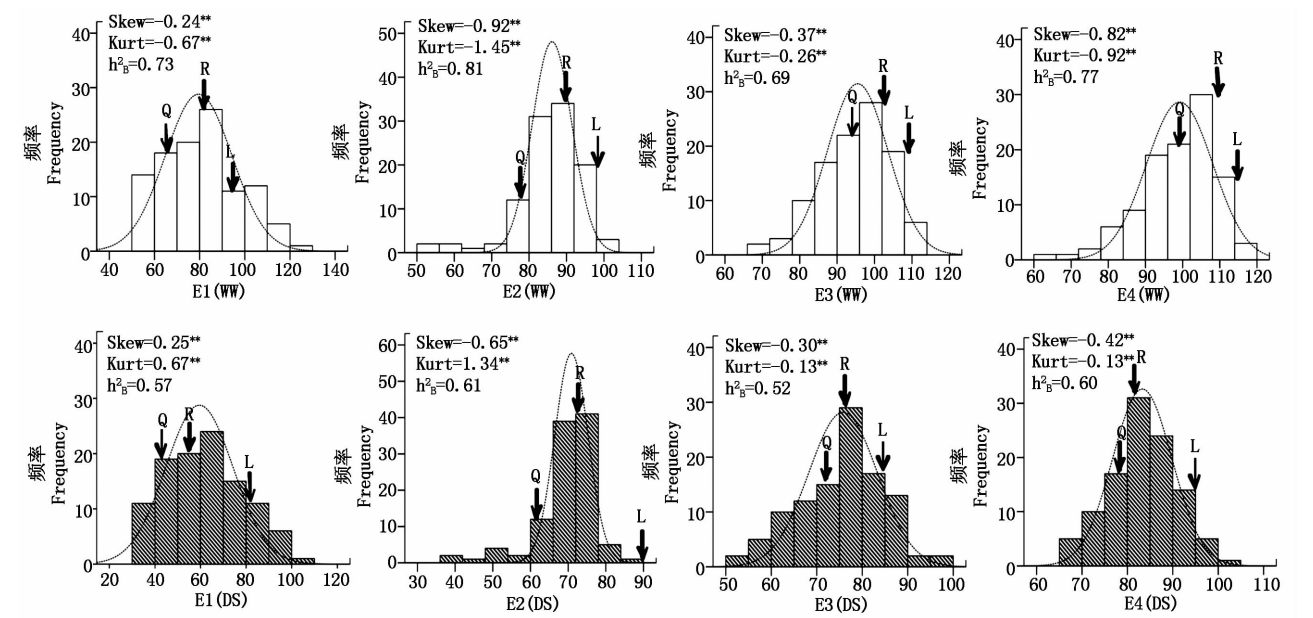
采用 SPSS 统计软件进行不同处理间小麦 RIL 群体株高表型基本统计量分析和方差 (ANVOA) 分析。株高广义遗传力 ( $h^2_B$ ) 计算按照 Toker<sup>[19]</sup>提出的方法计算,即  $h^2_B = \sigma^2_g / \sigma^2_p$ ,其中,  $\sigma^2_p = \sigma^2_g + (\sigma^2_{ge}/e) + (\sigma^2_e/er)$ ;g、e 和 r 分别表示基因型、环境和试验重复的数目;  $\sigma^2_g$ 、 $\sigma^2_{ge}$ 、 $\sigma^2_e$  和  $\sigma^2_p$  分别表示基因型方差、基因型与环境互作方差、环境方差和表型总方差。采用基于混合线性模型复合区间作图的 QTL-

Mapper 1.6 软件<sup>[20]</sup>检测干旱胁迫和灌溉条件下株高的 A-QTL 和上位性 QTL (AA-QTL)。QTL 检测参数设置和 QTL 命名方法参考文献<sup>[16]</sup>。利用各位点的 QTL 加性效应 (A)、加性 × 环境互作效应 (AE)、上位性互作效应 (AA) 和上位性 × 环境互作效应 (AAE),以及各遗传因子对 PH 表型变异的贡献率 ( $H^2(A)$ 、 $H^2(AE)$ 、 $H^2(AA)$  和  $H^2(AAE)$ ) 的环境平均累加值分析小麦株高的整体遗传效应和数量遗传特征。

2 结果与分析

2.1 表型分析

在不同的水分环境中,小麦 RIL 群体及其双亲的株高表型变异差异显著 (图 1),正常灌溉条件下的小麦株高显著高于干旱胁迫条件下的;亲本陇鉴 19 的株高均高于 Q9086,但干旱胁迫引起的陇鉴 19 株高降幅 (11.34%~22.32%) 显著低于 Q9086 (23.15%~33.77%)。表明在株高水平上,陇鉴 19 较强的抗旱性。小麦 RIL 群体株高均值在各处理中均值介于双亲之间,在灌溉条件下,群体株高均值在各环境中普遍接近高值亲本陇鉴 19,但干旱胁迫条件下则相反。群体内株系株高表型变异广泛,变异系数为 8.20%~26.80% (DS) 和 9.82%~20.60%



E1~E4 分别表示 2012 和 2013 年兰州安宁试验点,2012 年永登赖家坡试验点和 2014 年榆中金家营试验点,每个环境均设干旱胁迫 (DS,斜纹柱表示) 和正常灌溉 (WW,实心柱表示) 处理;Frequency、Skew、Kurt 和  $h^2_B$  分别表示表型频率、偏度、峰度和广义遗传力;L、Q 和 R 依次表示陇鉴 19、Q9086 和 RIL 群体。\*  $P \leq 0.05$ , \*\*  $P \leq 0.01$ 。表 1~2、图 2 同。  
E1~E4 represent experimental environments at Anning, Lanzhou in 2012 and 2013, at Laijiapo, Yongdeng in 2012 and at Jinjiaying, Yuzhong in 2014, respectively. Each environment includes the drought-stressed (DS, as open histograms) and the well-watered (WW, as diagonal stripe histograms) conditions. Frequency, Skew, Kurt and  $h^2_B$  indicate phenotypic frequency, skewness, kurtosis and broad-sense heritability of the thousand-grain weight of the RIL population; L, Q and R represent Longjian 19, Q9086 and RIL Population, respectively. \*  $P \leq 0.05$ ; \*\*  $P \leq 0.01$ . The same as Tab. 1-2, Fig. 2.

图 1 不同环境条件下小麦 RIL 群体株高表型频率和遗传参数  
Fig.1 Phenotypic frequency and genetic parameters for the plant height of the RIL population in wheat under different environments

(WW),且存在超亲现象。偏度和峰度普遍小于1,该群体株系株高表型分离近似于正态的连续性分布(图1)。株高遗传力( $h_b^2$ )为0.52~0.61(DS)和0.69~0.81(WW)。表明RIL群体亲本控制株高发育的等位基因在后代中得到广泛分离,易受水分环境影响,呈现典型的数量性状特点,适合对株高进行QTL定位遗传分析。

2.2 小麦株高 QTL 加性效应及其与水分环境互作

在不同环境条件下,小麦RIL群体共检测到23个控制株高的显著A-QTL,主要分布在1B、2B、3A、4A、5A、5B、5D、6A、7A和7B染色体上(表1、图2)。其中,每个环境分别检测到5~6个A-QTL。有13个A-QTL位点的加性(A)效应来自于高值亲本陇鉴19,具有增加株高的效应,A为0.88~4.76 cm, $H^2(A)$ 为0.47%~7.00%;其余10个A-QTL加性效应来自于低值亲本Q9086,具有降低株高的效应,A在1.11~3.24 cm, $H^2(A)$ 在0.63%~7.14%。此外,有11个A-QTL检测出与水分环境发生显著互作,其中3个A-QTL与干旱胁迫环境互作效应

(AE)可增加株高1.66~2.54 cm, $H^2(A)$ 为2.62%~4.99%;其余8个A-QTL与干旱胁迫环境的AE效应均可降低株高0.99~1.39 cm, $H^2(A)$ 为0.58%~1.61%。在5A和7A染色体上发现2个在2个以上环境均能稳定表达的A-QTL位点,如*Qph. acs-5A.1*(E1、E2和E4)和*Qph. acs-7A.1*(E1、E3和E4)这些位点因环境不同,导致加性效应来源,对株高表型变异的贡献率,以及与水分环境互作情况下均表现出显著差异。说明,这些重要位点尽管在多环境中能稳定表达,但其表达形式和强度仍存在对环境较强的可塑性。从图2看出,在不同水分环境条件下,控制小麦株高的A-QTL在不同染色体间和同一染色体内的不同标记区段上呈现出明显的不均匀分布,其中在2B、5A和5B上分布最多,达3~4个。这些A-QTL在特定标记区间的聚集分布形成了QTL热点区域,如2B染色体Xbarc1072~Xbarc167,5A染色体Xbarc141~Xcfd2121和5B染色体Xksum253~Xbarc164和TA染色体Xpsp3001~Xgwm63区间。说明,在这些重要染色体区间可能携带大量控制小麦株高的基因。

表 1 不同环境条件下小麦 RIL 群体株高 QTL 加性效应及其与环境互作

Tab.1 Additive and environmental-interaction effects of identified QTL for the plant height of the RIL population in wheat under different environments								
环境 Environment	QTL	标记区间 Marker interval	位置/cM Site	LOD	A	$H^2(A)/\%$	$AE_1$	$H^2(AE_1)/\%$
E1	<i>Qph. acs-2B.1</i>	Xbarc1072~Xwmc272	0	19.93	4.76**	6.88		
	<i>Qph. acs-3A.1</i>	Xbarc105~Xbarc1113	0	17.41	3.99**	4.80		
	<i>Qph. acs-4A.2</i>	Xgwm637~Xmag987	8	7.69	-2.86**	2.48		
	<i>Qph. acs-5A.1</i>	Xbarc141~Xcfd2121	4	15.28	3.90**	4.61		
	<i>Qph. acs-7A.1</i>	Xpsp3001~Xgwm63	0	9.38	-1.11**	2.90	-1.06**	0.58
E2	<i>Qph. acs-1B.2</i>	Xbarc181~Xbarc61	0	27.32	-2.76**	5.00		
	<i>Qph. acs-2B.2</i>	Xksum248~Xwmc244	6	8.89	2.65**	0.74		
	<i>Qph. acs-4A.1</i>	Xcfa2256~Xwmc446	0	5.27	0.88*	0.51	-0.99**	1.29
	<i>Qph. acs-5A.2</i>	Xcfa2141~Xbarc319	0	34.72	3.27**	7.00		
	<i>Qph. acs-5A.1</i>	Xbarc141~Xcfd2121	4	11.67	1.04**	2.31		
E3	<i>Qph. acs-5B.1</i>	Xksum253~Xgwm234	0	13.78	1.48**	1.44	-1.11**	1.61
	<i>Qph. acs-2B.3</i>	Xbarc167~Xmag3698	0	8.40	-1.68**	1.11	1.83**	2.62
	<i>Qph. acs-5A.3</i>	Xgwm96~Xwmc475	6	9.29	2.10**	1.73	-1.19**	1.11
	<i>Qph. acs-5A.4</i>	Xcfa2163~Xwmc713	0	7.68	1.52**	0.91	-1.17**	1.07
	<i>Qph. acs-5B.2</i>	Xgwm234~Xgwm191	0	4.44	1.09**	0.47	-1.39**	1.52
E4	<i>Qph. acs-6A.1</i>	Xwmc580~Xksum255	2	21.36	2.67**	2.80	2.54**	4.99
	<i>Qph. acs-7A.1</i>	Xpsp3001~Xgwm63	0	5.37	-1.35**	1.28	-1.23**	0.74
	<i>Qph. acs-1B.1</i>	Xgwm413~Xwmc419	8	11.73	-3.24**	7.14		
	<i>Qph. acs-5A.1</i>	Xbarc141~Xcfd2121	4	15.77	1.44**	0.59		
	<i>Qph. acs-5B.3</i>	Xbarc109~Xbarc164	2	18.25	-1.42**	0.63		
	<i>Qph. acs-5D.1</i>	Xgwm565~Xwmc443	4	8.87	-1.52**	1.58	1.66	3.75
	<i>Qph. acs-7A.1</i>	Xpsp3001~Xgwm63	0	13.21	-1.26**	0.71	-1.15	0.66
	<i>Qph. acs-7B.1</i>	Xbarc258~Xmag353	0	5.19	-1.49**	1.51		

注:遗传距离(cM)表示距左标记的距离;A代表加性效应; $H^2(A)$ 表示加性效应贡献率; $E_1$ 表示干旱胁迫; $AE_1$ 表示加性QTL与干旱胁迫互作效应; $H^2(AE_1)$ 表示 $AE_1$ 效应贡献率。

Note:Genetics distance(cM) means the most likely position of putative QTL to the left flanking marker;A represents the additive effect; $H^2(A)$  indicates the phenotypic variance explained by additive QTL; $E_1$  represents the drought stress; $AE_1$  represents the interaction effect of additive QTL×drought environment; $H^2(AE_1)$  indicates the phenotypic variance explained by  $AE_1$ .

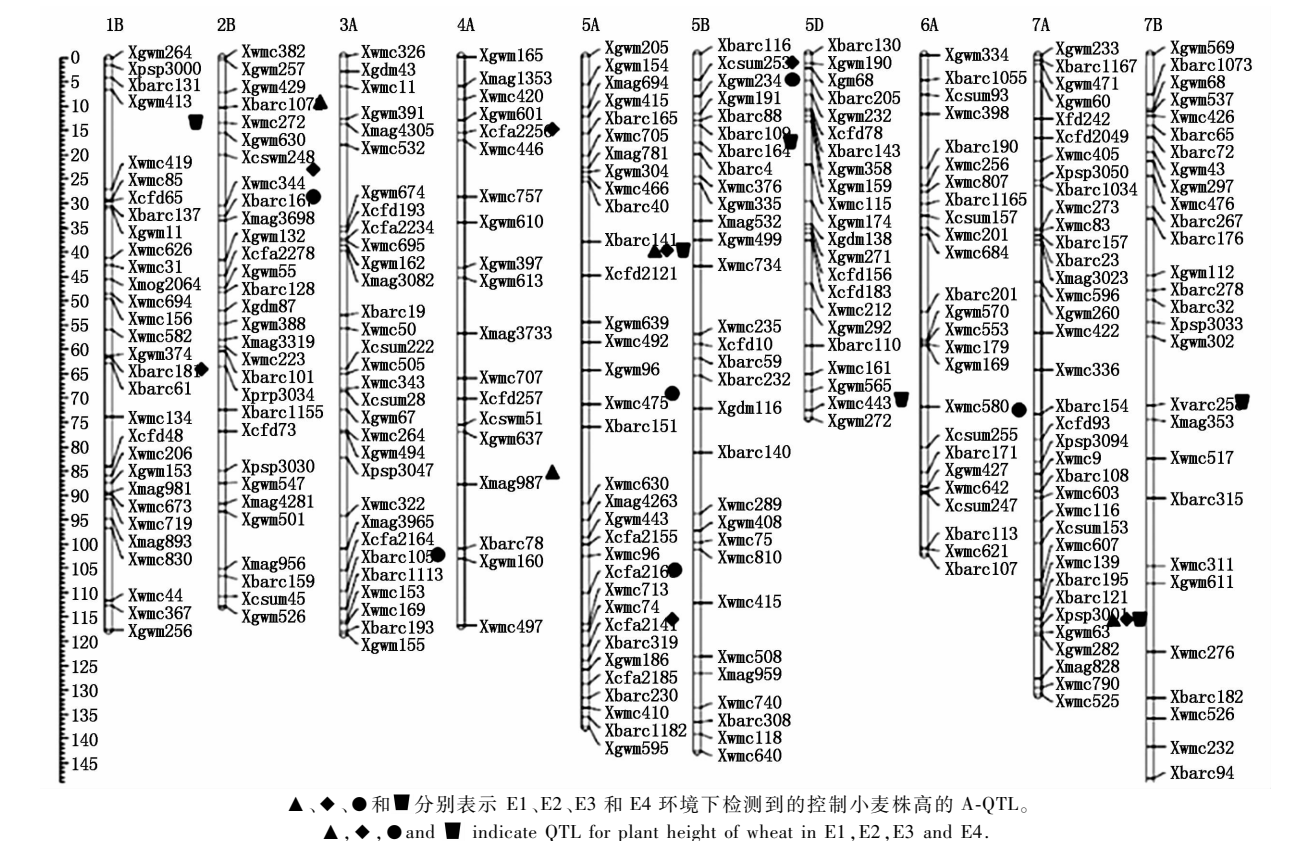


Fig.2 QTL map for plant height of the RIL population in wheat

2.3 小麦株高 QTL 上位性效应及其与水分环境互作

在不同环境条件下,小麦 RIL 群体共检测到 45 对控制株高的显著 AA-QTL,这些 AA-QTL 主要分布在除 3D 以外的其他 20 条染色体上(表 2)。其中,E1~E4 环境分别检测到 6~15 对 AA-QTL,未检测到多环境能稳定表达的 AA-QTL。说明,AA-QTL 比 A-QTL 表达更易受到环境影响。其中,25 对 AA-QTL 的上位性效应(AA)均对株高表型变异起负向调控作用,即重组型上位性效应大于亲本型上位性效应,单对互作 QTL 的 AA 效应可降低株高 1.11~3.01 cm, $H^2$ (AA)为 0.60%~2.93%;其余 20 对 AA-QTL 的 AA 效应均对株高表型变异起正向调控作用,即亲本型上位性效应大于重组型上位性效应,单对互作 QTL 的 AA 效应可增加株高 1.07~2.80 cm, $H^2$ (AA)为 0.34%~1.68%。此外,有 19 对 AA-QTL 检测到显著的上位性×水分环境互作。其中 10 对 AA-QTL 与干旱胁迫环境互作效应(AAE)可降低株高 0.91~1.80 cm, $H^2$ (AAE)为 0.73%~3.08%;其余 9 对 AA-QTL 与干旱胁迫环境的 AAE 效应可提高株高 0.76~2.19 cm, $H^2$ (AAE)为 0.61%~4.25%。

以上参与 AA-QTL 形成的位点中,只有 2 个 A-

QTL,*Qph. acs-5B. 2* 和 *Qph. acs-5B. 3* 为具有显著加性效应(表 1),其余均为非显著加性效应的位点间的互作;且多以单个 A-QTL 一次或两次互作组成小网络系统。其中,最大的互作网络由 6 个 A-QTL 组成,互作形成 4 对 AA-QTL,占整个 AA-QTL 的 11.1%(图 3)。说明,AA-QTL 通过相互作用组成网络,使染色体不同区域甚至不同的染色体区域发生联系,共同调控小麦株高的发育形成。

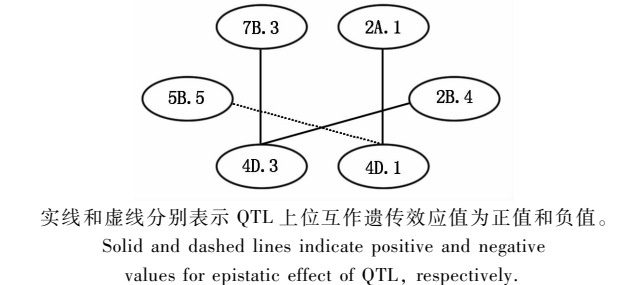


图 3 小麦 RIL 群体株高上位性 QTL 的互作网络  
Fig.3 Epistatic QTL network for plant height of wheat RIL population

2.4 控制小麦株高 QTL 整体遗传效应

从不同水分环境条件下控制小麦 RIL 群体株高的 A、AE、AA 和 AAE 遗传效应均值来分析,株高的 A 效应主要来自于高值亲本陇鉴 19,平均每个环境所有位点 A 效应可累积增加株高 3.02 cm。而

表 2 不同环境条件下小麦 RIL 群体株高 QTL 上位性效应及其与环境互作

Tab.2 Epistatic effects and interacting effects with QTL × water environment of identified QTL for plant height of the RIL population in wheat under different environments

QTL <sub>i</sub>	标记区间		位置/cM	QTL <sub>j</sub>	标记区间		位置/cM	LOD	AA	H <sup>2</sup> (AA)/%	AAE <sub>1</sub>	H <sup>2</sup> (AAE <sub>1</sub> )/%
	Marker interval		Site		Marker interval		Site					
E1	<i>Qph. acs-1A. 4</i>	Xbare9 ~ Xksum41	0	<i>Qph. acs-5A. 9</i>	Xwmc475 ~ Xbare151	0	7.77	-2.68 **	1.49			
	<i>Qph. acs-1B. 4</i>	Xgwm264 ~ Xpsp3000	0	<i>Qph. acs-7B. 5</i>	Xgwm611 ~ Xwmc276	0	7.74	-1.86 **	0.72		-1.75 **	1.27
	<i>Qph. acs-2A. 1</i>	Xgwm30 ~ Xgwm614	0	<i>Qph. acs-7B. 3</i>	Xbare267 ~ Xbare176	2	7.62	2.36 **	1.15			
	<i>Qph. acs-2A. 3</i>	Xgwm558 ~ Xbare208	2	<i>Qph. acs-4D. 4</i>	Xbare48 ~ Xgwm624	2	3.83	1.94 **	0.78			
	<i>Qph. acs-2A. 7</i>	Xgwm47 ~ Xmag3579	0	<i>Qph. acs-4D. 2</i>	Xwmc457 ~ Xgdm125	8	6.83	2.61 **	1.41			
	<i>Qph. acs-2B. 5</i>	Xksum45 ~ Xgwm526	0	<i>Qph. acs-4D. 3</i>	Xwmc622 ~ Xbare48	2	6.50	2.80 **	1.63			
	<i>Qph. acs-2D. 1</i>	Xgwm296 ~ Xgwm35	0	<i>Qph. acs-5A. 10</i>	Xbare39 ~ Xgwm86	0	6.50	-1.80 **	0.67			
	<i>Qph. acs-4A. 4</i>	Xbare78 ~ Xgwm160	0	<i>Qph. acs-5A. 8</i>	Xwmc492 ~ Xgwm96	0	11.40	-2.51 **	1.30		2.04 **	1.71
	<i>Qph. acs-4B. 4</i>	Xksum244 ~ Xmag2055	2	<i>Qph. acs-5D. 2</i>	Xgdm68 ~ Xbare205	0	10.10	-2.49 **	1.28		2.19 **	1.99
	<i>Qph. acs-4B. 5</i>	Xgwm495 ~ Xgwm251	0	<i>Qph. acs-5D. 4</i>	Xwmc115 ~ Xgwm174	0	5.48	-1.92 **	0.76			
	<i>Qph. acs-5B. 4</i>	Xcfd10 ~ Xbare59	0	<i>Qph. acs-6D. 1</i>	Xwmc113 ~ Xpsp3200	0	4.67	-1.92 **	0.76			
	<i>Qph. acs-5B. 6</i>	Xwmc508 ~ Xmag959	0	<i>Qph. acs-7D. 3</i>	Xwmc634 ~ Xbare76	0	7.01	-2.06 **	0.88			
	<i>Qph. acs-6B. 1</i>	Xgwm518 ~ Xwmc494	0	<i>Qph. acs-7B. 5</i>	Xgwm611 ~ Xwmc276	8	5.37	2.13 **	0.94			
	<i>Qph. acs-7A. 2</i>	Xcfd242 ~ Xcfd2049	0	<i>Qph. acs-7A. 3</i>	Xbare1034 ~ Xwmc273	0	3.74	1.92 **	1.92 **		0.76 *	0.76
	<i>Qph. acs-7D. 4</i>	Xbare258 ~ Xmag353	2	<i>Qph. acs-7D. 1</i>	Xbare184 ~ Xgwm635	2	11.10	-2.93 **	1.77		1.54 **	0.98
E2	<i>Qph. acs-1A. 3</i>	Xcfd25 ~ Xgdm36	0	<i>Qph. acs-6B. 4</i>	Xmag2276 ~ Xbare79	6	10.50	1.07 **	0.57		1.05 **	1.07
	<i>Qph. acs-1D. 1</i>	Xwmc429 ~ Xwmc339	0	<i>Qph. acs-6B. 2</i>	Xmag1266 ~ Xmag962	2	12.00	-1.33 **	0.87		-1.06 **	1.10
	<i>Qph. acs-2A. 2</i>	Xwmc522 ~ Xwmc474	0	<i>Qph. acs-3B. 7</i>	Xksum45 ~ Xwmc510	4	4.88	1.09 **	0.58			
	<i>Qph. acs-2A. 6</i>	Xbare5 ~ Xgwm47	6	<i>Qph. acs-5D. 3</i>	Xgwm159 ~ Xwmc115	0	7.35	1.14 **	0.63			
	<i>Qph. acs-2D. 3</i>	Xwmc601 ~ Xksum232	0	<i>Qph. acs-4B. 1</i>	Xbare1133 ~ Xbare90	4	9.43	-1.39 **	0.95			
	<i>Qph. acs-3A. 2</i>	Xgdm43 ~ Xwmc11	6	<i>Qph. acs-4B. 6</i>	Xgwm149 ~ Xgwm495	12	8.95	-1.29 **	0.82		-0.91 **	0.79
	<i>Qph. acs-3A. 4</i>	Xpsp3047 ~ Xwmc322	10	<i>Qph. acs-4B. 8</i>	Xgwm375 ~ Xwmc125	0	15.40	-1.21 **	0.72		-1.80 **	3.08
	<i>Qph. acs-4D. 1</i>	Xgdm61 ~ Xwmc457	18	<i>Qph. acs-5B. 5</i>	Xwmc75 ~ Xwmc810	0	5.19	-1.11 **	0.60			
	<i>Qph. acs-5A. 5</i>	Xgwm304 ~ Xwmc466	0	<i>Qph. acs-7B. 2</i>	Xwmc476 ~ Xbare267	6	9.16	1.12 **	0.62		0.79 **	0.61
	<i>Qph. acs-5A. 6</i>	Xcfd2121 ~ Xgwm639	2	<i>Qph. acs-6B. 3</i>	Xmag590 ~ Xwmc341	2	5.06	-1.14 **	0.63			
	<i>Qph. acs-5B. 7</i>	Xwmc118 ~ Xwmc640	0	<i>Qph. acs-6A. 2</i>	Xbare190 ~ Xwmc256	2	8.08	-1.16 **	0.67			
	<i>Qph. acs-1B. 5</i>	Xpsp3000 ~ Xbare131	2	<i>Qph. acs-7A. 6</i>	Xgwm60 ~ Xcfd242	6	7.60	-1.46 **	0.62		-1.23 **	0.88
	<i>Qph. acs-1D. 1</i>	Xwmc429 ~ Xwmc339	0	<i>Qph. acs-3B. 3</i>	Xwmc231 ~ Xbare173	0	9.65	-1.59 **	0.74		-1.16 **	0.79
E3	<i>Qph. acs-1D. 2</i>	Xbare169 ~ Xwmc216	4	<i>Qph. acs-2A. 5</i>	Xpsp3088 ~ Xgwm372	0	6.21	1.21 **	0.43		1.20 **	0.84
	<i>Qph. acs-2A. 4</i>	Xbare208 ~ Xgwm515	2	<i>Qph. acs-7A. 4</i>	Xwmc422 ~ Xwmc336	4	5.96	1.43 **	0.60			
	<i>Qph. acs-1B. 3</i>	Xbare167 ~ Xmag3698	0	<i>Qph. acs-2B. 4</i>	Xcfa2278 ~ Xgwm55	0	10.90	1.21 **	0.43			
	<i>Qph. acs-2D. 2</i>	Xksum44.2 ~ Xwmc18	0	<i>Qph. acs-5A. 7</i>	Xgwm639 ~ Xwmc492	0	7.37	1.74 **	0.88			
	<i>Qph. acs-3B. 2</i>	Xwmc540 ~ Xgwm566	4	<i>Qph. acs-4B. 3</i>	Xwmc16 ~ Xbare1045	6	5.78	-2.00 **	1.17			
	<i>Qph. acs-3B. 5</i>	Xcfd6 ~ Xbare68	0	<i>Qph. acs-4D. 4</i>	Xbare48 ~ Xgwm624	0	4.41	-1.58 **	0.73			
	<i>Qph. acs-3B. 6</i>	Xgdm64 ~ Xwmc51	0	<i>Qph. acs-7D. 2</i>	Xgwm428 ~ Xbare111	0	6.14	-1.26 **	0.47		-1.12 **	0.73
	<i>Qph. acs-4A. 3</i>	Xwmc420 ~ Xgwm601	0	<i>Qph. acs-7A. 4</i>	Xwmc422 ~ Xwmc336	4	4.58	1.42 **	0.59			
	<i>Qph. acs-4D. 3</i>	Xwmc622 ~ Xbare48	0	<i>Qph. acs-7B. 3</i>	Xbare267 ~ Xbare176	0	3.70	1.07 **	0.34			
	<i>Qph. acs-5B. 2</i>	Xgwm234 ~ Xgwm191	0	<i>Qph. acs-5B. 3</i>	Xbare109 ~ Xbare164	2	6.60	-2.09 **	1.28			
	<i>Qph. acs-5D. 5</i>	Xcfd183 ~ Xwmc212	2	<i>Qph. acs-5D. 6</i>	Xwmc443 ~ Xgwm272	0	16.70	-3.01 **	2.66		-1.16 **	2.02
	<i>Qph. acs-1A. 1</i>	Xgwm33 ~ Xwmc818	0	<i>Qph. acs-7B. 4</i>	Xbare258 ~ Xmag353	2	11.30	1.66 **	1.41		-1.27 **	1.63
	<i>Qph. acs-1A. 2</i>	Xksum104 ~ Xmag1022	0	<i>Qph. acs-3B. 4</i>	Xbare173 ~ Xgwm284	0	7.70	1.61 **	1.31		-1.52 **	2.35
	<i>Qph. acs-2A. 1</i>	Xgwm30 ~ Xgwm614	2	<i>Qph. acs-4D. 1</i>	Xgdm61 ~ Xwmc457	0	5.74	1.81 **	1.68			
	<i>Qph. acs-2D. 4</i>	Xgwm113 ~ Xmag1280	0	<i>Qph. acs-7A. 2</i>	Xcfd242 ~ Xcfd2049	2	16.00	-2.40 **	2.93		2.04 **	4.25
E4	<i>Qph. acs-3A. 3</i>	Xgwm67 ~ Xwmc264	0	<i>Qph. acs-4B. 7</i>	Xcfd39 ~ Xwmc47	2	5.16	-1.25 **	0.80		1.39 **	1.95
	<i>Qph. acs-4B. 2</i>	Xbare90 ~ Xgwm540	0	<i>Qph. acs-7A. 5</i>	Xksum153 ~ Xwmc607	6	4.11	1.47 **	1.11			

注:QTL<sub>i</sub> 和 QTL<sub>j</sub> 是 QTL 二维搜索检测;遗传距离(cM)表示距左标记的距离;AA 代表上位性效应;H<sup>2</sup>(AA)表示由上位性效应贡献率;E<sub>1</sub> 表示干旱胁迫;AAE<sub>1</sub> 表示上位性 QTL 与干旱胁迫互作效应;H<sup>2</sup>(AAE<sub>1</sub>)表示由 AAE<sub>1</sub> 效应贡献率。

Note:QTL<sub>i</sub> and QTL<sub>j</sub> are a pair of QTL detected by two-dimensional searching;Genetics distance(cM)means the most likely position of putative QTL to the left flanking marker;AA represents the epistatic effect at its direction;H<sup>2</sup>(AA) indicates the variance explained by epistasis QTL. E<sub>1</sub> represents the drought stress;AAE<sub>1</sub> represents the effect of epistatic QTL × drought environment interaction;H<sup>2</sup>(AAE<sub>1</sub>) indicates the phenotypic variance explained by epistatic QTL × environment.

AE、AA 和 AAE 效应均表现为降低株高的作用,其中 AA 效应最强,平均每个环境所有位点 AA 效应可累积降低株高 3.16 cm;相比较 AE 和 AAE 效应的作用较低,分别仅为 0.82,0.17 cm(图 4)。对株高表型变异的贡献率在各遗传组分之间有明显差异,其中 A 和 AA 效应对株高表型变异的贡献率较

高,分别为 14.91% 和 12.44%;AE 和 AAE 效应的贡献率较低,分别为 7.76% 和 5.77%(图 4)。由此看出,决定小麦株高的主要遗传因子为 A 和 AA 效应。在干旱胁迫条件下,这种遗传主效应均对株高表型具有负向调控作用。

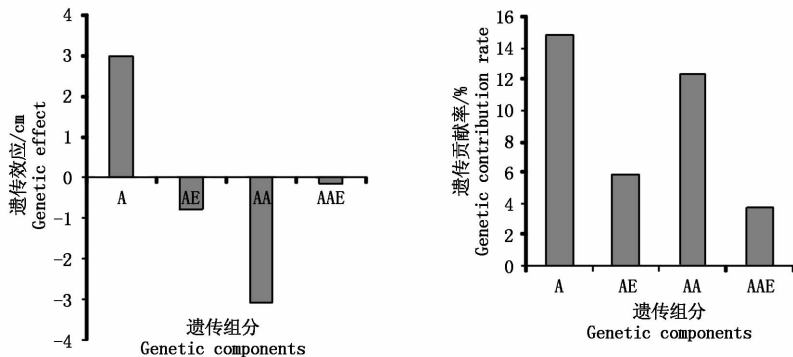


图 4 小麦株高 QTL 遗传组分效应和贡献率差异

Fig. 4 Difference in the genetic effect and the genetic contribution rate of all identified QTL for the plant height of the RIL population in wheat

### 3 讨论

#### 3.1 小麦响应水分环境的复杂性

株高对环境反应敏感。干旱胁迫可不同程度地降低株高,从而影响小麦最终产量<sup>[21-22]</sup>。在逆境条件下,数量性状位点与环境的互作效应(QE)在维持作物产量稳定性方面起着重要的作用<sup>[23-24]</sup>。对于复杂的性状来说,位点互作或者基因与环境因子间的互作能解释了大部分的遗传方差<sup>[25]</sup>。本研究通过设置不同的水分环境条件也进一步证实这一遗传现象,与灌溉条件(对照)相比,干旱胁迫导致小麦 RIL 群体株高表型平均下降 17.58 cm,遗传力平均降低 0.16,变异系数平均增高 1.24%,不同环境间株高相关性显著降低。此外,张国宏等<sup>[16]</sup>发现不同水分环境对小麦 RIL 群体株高的整体差异效应具有显著影响。由此说明了小麦株高表型变异对水分环境响应的复杂性,从而佐证其典型数量性状特点。

#### 3.2 小麦 QTL 遗传定位特征与热点区域比较

据前人研究,小麦株高主要受加性效应控制,其 A-QTL 在小麦 21 条染色体上均有分布,在不同遗传背景材料和不同环境条件下这些 A-QTL 表达的数目、位置和遗传效应显著不同<sup>[6-13,26-30]</sup>。但在 1A<sup>[9-10,30]</sup>、1B<sup>[26]</sup>、1D<sup>[9]</sup>、2B<sup>[9,26,28]</sup>、2D<sup>[26-27]</sup>、3A<sup>[26-27]</sup>、3D<sup>[26,30]</sup>、4A<sup>[9,30]</sup>、4B<sup>[10,26-27]</sup>、5B<sup>[27]</sup>、6A<sup>[28]</sup>、6D<sup>[10,27]</sup>和 7A<sup>[10,30]</sup>上检测到多环境均能稳定表达的 A-QTL。在本研究中,小麦 RIL 群体共检测到 23 个控制株高的 A-QTL,不同环境这些位点表达形式有显著差异,主要分布在 1B、2B、3A、4A、5A、

5B、5D、6A、7A 和 7B 染色体上;其中,在 Xbarc1072-XBarc167(2B)、Xbarc141-Xcfd2121(5A)、Xksum253-Xbarc164(5B)和 Xpsp3001-Xgwm63(7A)染色体标记区段形成了 4 个控制 PH 的 QTL 的热点区域,且 *Qph. acs-5A.1* 和 *Qph. acs-7A.1* 为多环境稳定表达的 A-QTL。由于不同研究者选用的作图群体遗传背景和所选分子标记不同,利用 Somers 等<sup>[29]</sup>构建的高密度图谱作为参考图谱来进行比较发现,章珍等<sup>[30]</sup>利用国际小麦 RIL 作图群体(W7984 × Opata85)检测到位于 4A 染色体上 Xodo1337 ~ Xodo959 和 7A 染色体上 Xbb0264 ~ Xbod1066 上的 2 个控制小麦株高的 A-QTL 分别与本研究所定位的 *Qph. acs-4A.1* 和 *Qph. acs-7A.1* 位点相近;周淼平等<sup>[9]</sup>利用小麦 RIL 群体(望水白 × Alondra)多环境条件下检测到位于 4A 染色体 Xgwm165 ~ Xgwm601 上控制小麦株高的 A-QTL 与本研究检测到的位点 *Qph. acs-4A.1* 位置相近;刘冬成等<sup>[10]</sup>利用矮秆亲本杂交创建的 F<sub>2:3</sub> 群体在 6A 染色体检测到的控制小麦株高的 A-QTL 与本研究检测到的 *Qph. gau-6A-1* 位置相同。本研究在 1B 染色体上 Xbarc181 ~ Xbarc61 和 Xgwm413 ~ Xbarc181 区间内发现的控制株高的 A-QTL 与前人在该区域发现控制小麦阿拉伯木聚糖含量<sup>[31]</sup>、株高、千粒质量、灌浆速率和总小穗数<sup>[32-33]</sup>的 A-QTL 共享相同的标记区间。此外,本研究发现的 *Qph. acs-2B.1* 与前人发现的控制小麦千粒质量<sup>[32]</sup>和穗长<sup>[33]</sup>的 A-QTL 临近。由此看出,以上不同小麦遗传背景群体间控制株高的 A-QTL 普遍与控制产量和品质相关性状 A-QTL 重叠或共

享相近的染色体区间。说明,这些重要位点的表达不仅具有一定的稳定性,同时在遗传上存在“一因多效”现象,可利用这些正向连锁实现产量相关因子的同步提高,用于分子标记辅助育种和聚合育种<sup>[33]</sup>。此外,本研究中对 3A、5A、5B、5D 和 7B 发现的控制株高的 A-QTL 均未与前人研究报道的位点重合或相近,属于新发掘的 QTL 位点。因此,由于小麦拥有非常巨大的染色体组<sup>[35]</sup>,以及控制小麦株高遗传机制的复杂性<sup>[22-25,34]</sup>,在不同环境条件和不同遗传背景群体下开展小麦株高的 QTL 定位,将有利于发掘株高更全面的遗传信息和更紧密的功能分子标记,提高小麦株高遗传改良的效率。

### 3.3 小麦数量遗传基础

小麦株高属于典型的微效多基因控制的复杂数量性状,易受环境影响。前人研究表明,通过世代均值估算的遗传组分表明:加性效应是杂交后代遗传方差的主要成分,但是在一些杂交后代中上位性能解释了主要的遗传方差<sup>[34]</sup>。在决定最终株高的因素中,数量性状位点和环境的互作效应占据着重要地位<sup>[11,35-37]</sup>。本研究发现,小麦株高遗传受到 A、AE、AA 和 AAE 效应的明显影响,其中 A 和 AA 效应是决定小麦株高的主要遗传因子。在干旱胁迫条件下,这种遗传主效应均对株高表型具有负向调控作用。并且检测到一些控制株高的显著加性效应的 QTL,不仅单独表达显著影响株高表型变异,而且与其他位点互作形成复杂的 QTL 网络,对株高表型起正向或负向调控。

### 参考文献:

- [1] 武仙山,王正航,昌小平,等. 用株高早胁迫系数分析小麦发育中的抗旱性动态[J]. 作物学报,2008,34(11):2010-2018.
- [2] Wang Z H, Wu X S, Ren Q, *et al.* QTL mapping for developmental behavior of plant height in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Euphytica, 2010, 174(3): 447-458.
- [3] Yang J, Zhang J, Liu L, *et al.* Water deficit-induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling[J]. Agronomy Journal, 2001, 93(1): 196-206.
- [4] Wu X, Wang Z, Chang X, *et al.* Genetic dissection of the developmental behaviours of plant height in wheat under diverse water regimes[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(11): 2923-2937.
- [5] Cui F, Li J, Ding A, *et al.* Conditional QTL mapping for plant height with respect to the length of the spike and internode in two mapping populations of wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122(8): 1517-1536.
- [6] Cadalen T, Sourdille P, Charmet G, *et al.* Molecular markers linked to genes affecting plant height in wheat using a doubled-haploid population[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1998, 96(6): 933-940.
- [7] Sourdille P, Cadalen T, Guyomarch H, *et al.* An update of the Courtot × Chinese Spring intervarietal molecular marker linkage map for the QTL detection of agronomic traits in wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 106(3): 530-538.
- [8] Keller M, Karutz C, Schmid J E, *et al.* Quantitative trait loci for lodging resistance in a segregating wheat × spelt population[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1999, 98(6): 1171-1182.
- [9] 周森平,黄益洪,任丽娟,等. 利用重组自交系检测小麦株高的 QTL[J]. 江苏农业学报,2004,20(4):201-206.
- [10] 刘冬成,高睦枪,关荣霞,等. 小麦株高性状的 QTL 分析[J]. 遗传学报,2002,29(8):706-711.
- [11] Zhang K, Tian J, Zhao L, *et al.* Mapping QTLs with epistatic effects and QTL × environment interactions for plant height using a doubled haploid population in cultivated wheat [J]. Journal of Genetics and Genomics, 2008, 35(2): 119-127.
- [12] Kato K, Miura H, Sawada S, *et al.* QTL mapping of genes controlling ear emergence time and plant height on chromosome 5A of wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1999, 98(3): 472-477.
- [13] 杨德龙,张国宏,李兴茂,等. 小麦重组近交系群体株高和千粒重的抗旱遗传特性[J]. 应用生态学报,2012,23(6):1569-1576.
- [14] 李 丽,杨德龙,栗孟飞,等. 不同水分条件下源库调节对小麦营养器官 WSC 及籽粒千粒重的影响[J]. 应用生态学报,2013,24(7):1879-1888.
- [15] 马召朋,栗孟飞,杨德龙,等. 不同水分条件下冬小麦灌浆期茎叶可溶性碳水化合物积累转运与籽粒灌浆的关系[J]. 草业学报,2014,23(4):68-78.
- [16] 张国宏,杨德龙,栗孟飞,等. 小麦株高发育动态 QTL 定位及其与水分环境互作遗传分析[J]. 农业生物技术学报,2012,20(9):996-1008.
- [17] Xue S, Zhang Z, Lin F, *et al.* A high-density intervarietal map of the wheat genome enriched with markers derived from expressed sequence tags[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2008, 117(2): 181-189.
- [18] Yu J K, Dake T M, Singh S, *et al.* Development and mapping of EST-derived simple sequence repeat markers for hexaploid wheat[J]. Genome, 2004, 47(5): 805-818.
- [19] Toker C. Estimates of broad-sense heritability for seed yield and yield criteria in faba bean (*Vicia faba* L.) [J]. Hereditas, 2004, 140(3): 222-225.
- [20] Wang D L, Zhu J, Li Z, *et al.* Mapping QTLs with epi-



- static effects and QTL  $\times$  environment interactions by mixed linear model approaches[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1999, 99(7): 1255 – 1264.
- [21] Sari-Gorla M, Krajewski P, Fropa C, *et al.* Genetic analysis of drought tolerance in maize by molecular markers. II. Plant height and flowering[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1999, 99(1): 289 – 295.
- [22] Baum M, Grando S, Backes G, *et al.* QTLs for agronomic traits in the Mediterranean environment identified in recombinant inbred lines of the cross ‘Arta’  $\times$  H. spontaneum 41 – 1 [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 107(7): 1215 – 1225.
- [23] Lanceras J C, Pantuwan G, Jongdee B, *et al.* Quantitative trait loci associated with drought tolerance at reproductive stage in rice[J]. Plant Physiology, 2004, 135(1): 384 – 399.
- [24] Maccaferri M, Sanguineti M C, Corneti S A, *et al.* Quantitative trait loci for grain yield and adaptation of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) across a wide range of water availability[J]. Genetics, 2008, 178(1): 489 – 511.
- [25] Carlborg Ö, Haley C S. Epistasis: too often neglected in complex trait studies? [J]. Nature Reviews Genetics, 2004, 5(8): 618 – 625.
- [26] 任永哲, 徐艳花, 白娇娇, 等. 调控小麦株高的 QTL 定位[J]. 种子, 2014, 33(3): 8 – 10.
- [27] 王 岩, 李卓坤, 田纪春. 利用永久  $F_2$  群体定位小麦株高 QTL[J]. 作物学报, 2009, 35(6): 1038 – 1043.
- [28] 王竹林, 王 辉, 孙道杰, 等. 小麦株高的 QTL 分析[J]. 北农林科技大学学报: 自然科学版, 2008, 36(12): 59 – 63.
- [29] 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.
- [30] 章 珍, 翟洪翠, 王华忠, 等. 小麦株高性状的 QTL 定位分析[J]. 天津师范大学学报, 2011, 31(2): 73 – 81.
- [31] 杨 莉, 黄玉莲, 张 勇, 等. 小麦阿拉伯木聚糖含量的 QTL 定位分析[J]. 作物学报, 2014, 40(9): 1695 – 1701.
- [32] 王瑞霞, 张秀英, 肖世和, 等. 不同生态环境下小麦籽粒灌浆速率及千粒重 QTL 分析[J]. 作物学报, 2008, 34(10): 1750 – 1756.
- [33] 张坤普, 徐宪斌, 田纪春. 小麦籽粒产量及穗部相关性状的 QTL 定位[J]. 作物学报, 2009, 35(2): 270 – 278.
- [34] Fick G N, Qualset C O. Genes for dwarfness in wheat, *Triticum aestivum* L. [J]. Genetics, 1973, 75(3): 531 – 539.
- [35] Cao G Q, Zhu J, He C X, *et al.* QTL analysis for epistatic effects and QTL  $\times$  environment interaction effects on final height of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Acta Genetica Sinica, 2001, 28(2): 135 – 143.
- [36] Yu S B, Li J X, Xu C G, *et al.* Identification of quantitative trait loci and epistatic interactions for plant height and heading date in rice [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2002, 104(4): 619 – 625.
- [37] Li Z K, Yu S B, Lafitte H R, *et al.* QTL  $\times$  environment interactions in rice. I. heading date and plant height[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 108(1): 141 – 153.