

## 小麦灌浆期耐热性 QTL 定位分析

李世平<sup>1,2,3</sup>, 吕小平<sup>2</sup>, 王成社<sup>1</sup>, 景蕊莲<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>西北农林科技大学农学院/旱区作物逆境生物学国家重点实验室, 陕西杨凌 712100; <sup>2</sup>中国农业科学院作物科学研究所/农业部作物种质资源与生物技术重点实验室, 北京 100081; <sup>3</sup>山西省农业科学院小麦研究所, 山西临汾 041000)

**摘要:** 【目的】以普通小麦加倍单倍体 (DH) 群体 (旱选 10 号×鲁麦 14) 的 150 个株系为材料, 鉴定其灌浆期耐热相关生理性状及千粒重耐热指数, 并进行 QTL 定位, 以期发掘具有显著效应以及不同环境中稳定表达的主效 QTL, 为改良小麦耐热性提供理论依据及分子标记。【方法】运用基于混合线性模型的复合区间作图法, 以耐热指数为耐热性指标, 对 DH 群体在田间雨养和灌溉 2 种土壤水分条件下的耐热性进行 QTL 定位。【结果】2 种土壤水分条件下共检测到 12 个控制不同性状耐热指数的加性效应 QTL, 对表型变异的贡献率范围为 2.64%—11.41%, 其中, 9 个 QTL 与环境存在互作效应, 对耐热指数表型变异的贡献率为 1.41%—4.66%; 检测到 17 对上位性效应 QTL, 对表型变异的贡献率为 2.45%—8.84%, 其中, 仅 4 对与环境有互作效应, 对表型变异的贡献率为 0.62%—2.32%。控制耐热性的 QTL 来自双亲, DH 群体中有耐热性超亲的株系存在。【结论】评价小麦灌浆期的耐热性, 千粒重耐热指数是最直接的指标, 生理性状指标为耐热性鉴定的间接辅助指标, 其中, 旱地条件下选用旗叶相对含水量耐热指数作为间接指标较好, 而灌溉条件下选用气冠温差耐热指数较好。染色体 1B、2D、5A、5B、6A、6B 和 7A 对灌浆期耐热性贡献较大。千粒重耐热指数和旗叶叶绿素含量耐热指数的遗传以加性效应为主, 叶绿素荧光参数耐热指数和气冠温差耐热指数的遗传以上位性效应为主, 而叶片相对含水量耐热指数的遗传加性效应与上位性效应都重要。

**关键词:** 小麦; 耐热指数; 加性效应; 上位性效应; 基因与环境互作

## Mapping QTL for Heat Tolerance at Grain Filling Stage in Common Wheat

LI Shi-ping<sup>1,2,3</sup>, CHANG Xiao-ping<sup>2</sup>, WANG Cheng-she<sup>1</sup>, JING Rui-lian<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>College of Agronomy, Northwest A&F University/State Key Laboratory of Crop Stress Biology in Arid Areas, Yangling 712100, Shaanxi; <sup>2</sup>Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Crop Germplasm and Biotechnology, Ministry of Agriculture, Beijing 100081; <sup>3</sup>Institute of Wheat Research, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Linfen 041000, Shanxi)

**Abstract:** 【Objective】In this study, a doubled haploid (DH) population with 150 lines, which was derived from the cross of two Chinese common wheat cultivars Hanxuan 10 and Lumai 14, was used as the plant material to identify the heat tolerance index (HTI) for related physiological traits and thousand-grain weight (TGW) at grain filling stage in common wheat and carry out quantitative trait loci (QTL) analysis. The purpose was to identify the essential QTL with stable and remarkable effects and find a theoretical basis on marker-assisted selection for improving the heat tolerance in wheat breeding program. 【Method】The mixed-model-based composite interval mapping method was employed to identify QTL for HTI of related traits in two soil moisture environments. 【Result】A total of 12 additive QTL and 17 epistatic QTL for HTI of TGW and physiological traits related to heat

收稿日期: 2012-12-24; 接受日期: 2013-03-22

基金项目: 国际农业磋商组织挑战计划项目 (G7010.02.01)、转基因生物新品种培育重大专项 (2011ZX08002-002)

联系方式: 李世平, Tel: 13935781683; E-mail: lishiping851@sina.com. 通信作者景蕊莲, Tel: 13521179699; E-mail: jingrl@caas.net.cn. 通信作者王成社, Tel: 13992861692; E-mail: wangcs2008@126.com

tolerance were located on all chromosomes except 1D, 6D and 7B under two soil moisture conditions. One single additive QTL can explain 2.64%-11.41% phenotypic variance for HTI, and a pair of epistatic QTL can explain 2.45%-8.84% phenotypic variance for HTI. Nine of 12 additive QTL have interaction effects with the environments, and the interaction effect of single additive QTL with the environment can explain 1.41%-4.66% phenotypic variance for HTI. Only 5 of the 17 epistatic QTL exist interaction effects with the environments, and the interaction effect of single pair of QTL with the environment can explain 0.62%-2.32% phenotypic variance for HTI. The allelic contribution to the HTI QTL came from both parents. Some DH lines were more tolerant to the heat stress than their parents. 【Conclusion】 To evaluate the heat tolerance at grain filling stage, the HTI for TGW is a direct criteria, the following two physiological index are indirect criteria, i.e. the HTI for flag leaves relative water content (IRWC) is an available index under rainfed condition, and the HTI for canopy temperature depression (ICTD) is suitable under well-watered condition. The QTL for HTIs mainly distribute on the chromosomes 1B, 2D, 5A, 5B, 6A, 6B and 7A, showing that these chromosomes have close relationship with heat-tolerance at grain filling stage. The genetic effects of QTL for TGW HTI and chlorophyll content (CC) mainly are additive effect, and that of CTD and chlorophyll fluorescence parameters (CFP) are mainly epistatic effect. The additive effect and the epistatic effect are almost equal in the genetic effect of the QTL for the RWC HTI.

**Key words:** wheat; heat tolerance index (HTI); additive effect; epistatic effect; G×E interactions

## 0 引言

【研究意义】小麦属于喜凉习性作物,在生长季节内,尤其生育后期易受到异常高温天气造成的热胁迫影响,导致籽粒产量下降和品质变劣<sup>[1-4]</sup>。小麦籽粒灌浆形成的适宜温度为 20—24℃,高于 25℃或低于 12℃都不利于灌浆<sup>[5]</sup>,小麦在灌浆期时常出现日均气温超过 30℃的高温天气,从此意义上看小麦热胁迫影响可能是经常性的<sup>[6-7]</sup>。另外由于以气候变暖为主要特征的气候变化,今后极端高温出现的频率还会加大<sup>[8]</sup>。因此研究小麦灌浆期耐热性的遗传机理,对于发掘利用耐热基因资源、选育耐热品种、避免或减少热害的影响,从而实现小麦高产稳产具有重要的理论和实践意义。【前人研究进展】Vijayalakshmi 等<sup>[9]</sup>研究表明小麦染色体 2A、3A、3B、6A、6B 和 7A 与热胁迫下叶片持绿性 QTL 关系密切。Mason 等<sup>[10]</sup>利用一套重组自交系群体分析热敏感指数的遗传,将 5 个稳定表达的 QTL 定位在 1A、2A、2B 和 3B 上。陈希勇等<sup>[11]</sup>以中国春-HOPE 染色体代换系为试验材料,利用细胞膜热稳定性和大田生产条件下高温胁迫 2 种方法,对与耐热性有关的基因进行了染色体定位,结果表明,耐热品系 HOPE 的 3D、4A、5A 和 5B 染色体表现与耐热性有关。由于不同研究者使用的研究材料和鉴定方法不同,对耐热性 QTL 的检测结果也不尽相同。耐热指数 (heat tolerance index, HTI) 是基因型在热胁迫条件下与对照条件下性状的比值,是作物耐热性评价的较好指标<sup>[12]</sup>。【本研究切入点】迄今为止,对小麦灌浆期性状耐热指数 QTL 分析鲜有报道。【拟解决的关键问题】本研究以小麦 DH (doubled haploid) 群体

为材料,对千粒重和灌浆期耐热相关生理性状的耐热指数 QTL 进行分析,旨在进一步揭示小麦耐热性的遗传机理,为小麦耐热性的遗传改良提供理论和实践依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

以小麦 DH 群体 (早选 10 号×鲁麦 14) 的 150 个株系为遗传研究材料。该群体的母本早选 10 号是山西省农业科学院于 1966 年育成的旱地品种,抗旱耐瘠性强,为山西省中部旱地麦区种植时间最长的一个品种。父本鲁麦 14 由山东省烟台市农业科学研究所于 1986 年育成,曾在山东、晋南、苏北、冀中南及皖北的高肥水地大面积推广种植<sup>[13]</sup>。

### 1.2 试验条件

试验于 2010 年在中国农业科学院顺义试验基地 (116°56' E, 40°23' N) 进行,试验材料于 2009 年 10 月初播种,次年 6 月下旬收获。试验设 4 种环境条件,即雨养常温、雨养高温、灌溉常温和灌溉高温。雨养是指小麦全生育期依靠自然降水,试验基地全生育期自然降水量为 192 mm;灌溉为越冬前和开花期各灌水 1 次,每次灌水量为 75 mm。常温指自然温度;而高温环境 (热胁迫环境) 为小麦灌浆期人工搭建日光温室进行增温的环境,试验于小麦扬花后第 14 天开始热胁迫处理直到小麦成熟。日光温室四周下方的塑料膜在距地面 40—100 cm 可调,通过调节其高度调控室内温度。温室内外温差在旱地条件下最大达到 10℃,水地条件下最大温差达 8℃<sup>[14]</sup>。在每种环境条件中,150 个 DH 株系完全随机排列,每隔 50 个株

系种植一次亲本, 每份材料种 4 行, 行长 2 m, 行距 30 cm, 每行 40 株。试验地施肥和栽培管理与当地大田生产管理一致。

### 1.3 性状测定及统计分析

评价小麦灌浆期的耐热性, 千粒重耐热指数是最直接的经济指标, 生理性状指标为耐热性鉴定的间接辅助指标。试验所测生理性状包括旗叶的叶片相对含水量 (leaves relative water content, RWC)、叶绿素含量 (chlorophyll content, CC)、叶绿素荧光参数 (chlorophyll fluorescence parameters, CFP) ( $Fv/Fm$ )<sup>[15]</sup> 及小区的气冠温差 (canopy temperature depression, CTD)。叶片相对含水量的测定方法参照文献[16]。采用 SPAD-502 叶绿素仪测定叶片叶绿素含量 (SPAD 值); 用 Flm-1500 叶绿素荧光仪测定旗叶叶绿素荧光动力学参数—PS II 的原初光能转化效率 ( $Fv/Fm$ )。采用 Optris LS 便携式红外测温仪测量冠层温度和大气温度。对生理性状的检测分 2 次, 在热胁迫开始前 (即开花后 14 d) 检测一次为初始测值, 9 d 后 (即开花后第 23 天) 再检测一次为第二次测值, 3 次重复。基因型的耐热性用耐热指数 (heat tolerance index, HTI) 表示<sup>[17-18]</sup>, 耐热指数越高其耐热性越好。其中, RWC、CC 和 CFP 的耐热指数为常温下 2 次测量性状下降值与热胁迫下的 2 次测量下降值之比, 其计算公式为:  $HHTI = (Y_0 - Y_C) / (Y_0 - Y_H)$ , 其中,  $Y_0$  为初始测值,  $Y_H$  为热胁迫环境下第二次测值,  $Y_C$  为自然温度环境下第二次测值, 性状的耐热指数分别表示为 IRWC (index of leaves relative water content)、ICC (index of chlorophyll content)、ICFP (index of chlorophyll fluorescence parameters); CTD 的耐热指数 ICTD (index of canopy temperature depression) 为热胁迫与常温 2 种环境下气冠温差之比, 其计算公式为  $ICTD = Y_H / Y_C$ , 其中,  $Y_H$  和  $Y_C$  分别为热胁迫和自然温度环境下第二次气冠温差的测值。千粒重 (thousand-grain weight, TGW) 的耐热指数 (index of thousand-grain weight, ITGW) 为热胁迫与常温 2 种环境下成熟期千粒重与花后 14 d 千粒重差值之比, 即  $ITGW = (Y_H - Y_0) / (Y_C - Y_0)$ , 其中,  $Y_0$  为开花后 14 d 的千粒重,  $Y_H$  和  $Y_C$  分别为热胁迫和自然温度环境下成熟期的千粒重。应用 SPSS version 17.0 软件对数据进行统计分析。

### 1.4 遗传连锁图谱及 QTL 定位

试验所用 DH 群体的遗传连锁图总长度为 3 904 cM, 由 395 个标记位点组成, 包括 SSR、EST-SSR

和 AFLP 标记, 覆盖小麦的 21 条染色体。平均每条染色体连锁图长 185.9 cM, 标记之间的距离平均为 9.9 cM<sup>[19-20]</sup>。以各性状耐热指数作为目标性状, 把雨养和灌溉两种土壤水分条件作为环境因子, 采用基于混合线性模型的复合区间作图软件 QTLMapper 2.0 检测 2 种水分环境条件下表型性状的加性 QTL 和上位性 QTL, 扫描步长为 2.0 cM。以  $LOD > 2.5$  作为阈值判断 QTL 存在与否, QTL 加性效应 ( $a$ )、加性  $\times$  环境互作效应 ( $ae$ )、上位性互作效应 ( $aa$ ) 和上位性  $\times$  环境互作效应 ( $aae$ ) 分析分别以  $P \leq 0.05$  和  $P \leq 0.01$  为显著水平进行显著性检验。QTL 的命名按照 <http://wheat.pw.usda.gov> (网站原名为: <http://www.graingenes.org>) 的方法进行, 即: “Q+性状名称缩写.研究机构名称缩写-染色体编号”<sup>[21]</sup>。

## 2 结果

### 2.1 性状耐热指数表型

在雨养和灌溉 2 种土壤水分条件下, 小麦 DH 群体双亲不同性状的耐热指数表现不完全一致, ITGW、ICFP 和 ICTD 均表现为早选 10 号优于鲁麦 14; 而 IRWC 和 ICC 表现为鲁麦 14 优于早选 10 号 (表 1)。从 DH 群体的耐热指数来看, 不同性状的耐热基因型与热敏感基因型之间的差异都较大。在 2 种土壤水分条件下 5 个性状值的偏度和峰度均较小, 呈正态分布。这表明该 DH 群体双亲对所考察性状有贡献的等位基因在其后代群体中广泛分离, 该群体适合用于对这些性状进行 QTL 分析。从 DH 群体的性状变异范围来看, 各性状耐热指数都有超越双亲的株系出现, 说明小麦的耐热基因分布在双亲中, 通过杂交可以得到超亲分离的株系。

### 2.2 性状耐热指数的相关性

表 2 为 2 种水分条件下 DH 群体灌浆期性状耐热指数的相关性统计。在干旱条件下, DH 群体灌浆期 IRWC 与 ITGW 极显著正相关 ( $r=0.413^{**}$ ), 而其它生理性状与 ITGW 之间的相关系数未达显著水平。表明干旱条件下 IRWC 较高的基因型 ITGW 也高, IRWC 是干旱条件下评价小麦耐热性的较好指标; 而在灌溉条件下 ICTD 与 ITGW 之间显著正相关 ( $r=0.208^*$ ), 说明在灌溉条件下用 ICTD 评价小麦耐热性较好。在 2 种水分条件下 ICC 与 ICFP 均显著正相关, 说明叶绿素含量与叶绿素荧光动力学参数之间具有较高的一致性。其它生理性状之间的相关性未达显著水平。

表 1 DH 群体及双亲的耐热指数

Table 1 Trait heat tolerance index of DH population and its parents

环境 Env.	性状 Trait	旱选 10 号 Hanxuan 10	鲁麦 14 Lumai 14	DH 群体 DH population				
				均值 Mean	标准差 SD	范围 Range	偏度 Skew	峰度 Kurt
雨养 Drought-stress condition	ITGW	0.90±0.02	0.86±0.03	0.89	0.09	0.55—0.99	-1.40	1.85
	IRWC	0.56±0.15	0.70±0.06	0.56	0.21	0.11—0.98	-0.22	-1.00
	ICC	0.57±0.03	0.72±0.07	0.54	0.25	0.06—0.99	0.02	-1.16
	ICFP	0.44±0.05	0.36±0.05	0.41	0.25	0.03—0.95	0.43	-0.89
	ICTD	0.64±0.08	0.59±0.05	0.54	0.22	0.05—0.97	-0.09	-0.72
灌溉 Well-watered condition	ITGW	0.88±0.03	0.82±0.04	0.91	0.08	0.54—0.99	-2.20	5.57
	IRWC	0.60±0.02	0.64±0.04	0.62	0.18	0.10—0.99	-0.47	-0.16
	ICC	0.63±0.13	0.60±0.21	0.56	0.25	0.04—0.97	-0.16	-1.03
	ICFP	0.52±0.18	0.55±0.10	0.52	0.24	0.05—0.98	-0.06	-0.96
	ICTD	0.71±0.03	0.69±0.07	0.68	0.17	0.08—0.97	-0.69	0.78

表 2 2 种水分条件下 DH 群体灌浆期性状耐热指数的相关性

Table 2 Correlation coefficients for trait HTIs at grain-filling stage under two water regimes

性状 Trait	ITGW	IRWC	ICC	ICFP	ICTD
ITGW	-	0.028	0.046	0.121	0.208*
IRWC	0.413**	-	0.062	0.079	0.012
ICC	0.124	0.085	-	0.355**	0.055
ICFP	0.011	0.132	0.235*	-	0.162
ICTD	0.086	0.035	0.112	0.045	-

右上三角区域为灌溉条件下的性状耐热指数相关系数，左下三角区域为雨养条件下性状耐热指数的相关系数；\*、\*\*分别代表  $P \leq 0.05$ 、 $0.01$  的显著性水平 Correlation coefficients in the right upper triangle are for well-watered (WW), and those in the left lower triangle are for rainfed condition. \* and \*\* represent the significance levels at  $P \leq 0.05$  and  $0.01$ , respectively

### 2.3 性状耐热指数 QTL 加性效应及其环境互作效应分析

在 2 种水分条件下，共检测到 12 个控制不同性状的加性效应 QTL，其中，控制 ITGW、IRWC、ICC、ICFP 和 ICTD 的 QTL 依次有 2、3、5、1 和 1 个，分别解释性状表型变异的 7.28%、30.21%、29.39%、7.86% 和 2.94%，涉及到 2D、3D、4B、5A、5B、6A、6B 和 7A 共 8 条染色体（表 3）。加性效应 QTL 对表型变异的平均贡献率为 6.47%；12 个加性效应 QTL 中有 9 个与环境互作，互作效应对表型变异的平均贡献率为 2.53%。

控制 ITGW 的 2 个 QTL 增效等位基因加性效应均为正值，来自母本旱选 10 号。其中，*Q.Itgw.cgb-3D* 与水分环境存在互作效应，效应值为负向（-0.18），对表型变异贡献率为 2.46%，表明该 QTL 在干旱（雨

养）环境下可降低千粒重。检测到控制 IRWC 的 3 个加性 QTL，其中 2 个加性效应为正值，其增效等位基因来自旱选 10 号，效应值均为 0.04，对表型变异的贡献率分别高达 11.41% 和 11.15%；另一个 QTL 的加性效应为负值（-0.04），增效等位基因来自父本鲁麦 14，对表型变异的贡献率为 7.65%。这 3 个 QTL 均与环境存在互作效应，对表型变异的贡献率范围在 1.56%—2.43%。控制 ICC 的加性 QTL 共 5 个，其中，4 个增效等位基因来自旱选 10 号，另一个加性 QTL（*Q.Icc.cgb-4B.1*）效应为负值（-0.07），其增效等位基因来自鲁麦 14，对叶绿素含量耐热指数的贡献率为 7.97%。这 5 个加性 QTL 均与环境产生互作效应，且互作效应均与其主效应值方向相反。其中 4 个互作效应值为负值，单个 QTL 与环境互作可降低叶绿素含量耐热指数 0.03—0.05，可解释表型变异的 1.41%—

表 3 DH 群体灌浆成熟期性状耐热指数 QTL 的加性效应及其与环境的互作效应

Table 3 Additive and additive  $\times$  environment interaction effects of HTI QTL of DHLs at grain-filling and maturation stage

性状 Trait	QTL	标记区间 Marker interval	位点 Site (cM) <sup>b</sup>	加性效应 <i>a</i> <sup>c</sup>	贡献率 <i>h</i> <sup>2</sup> ( <i>a</i> ) %	互作效应 <i>ae</i> <sup>d</sup>	贡献率 <i>h</i> <sup>2</sup> ( <i>ae</i> ) (%)
ITGW	<i>Q.Itgw.cgb-3D</i>	<i>Xgwm456—Xgdm8</i> <sup>a</sup>	1.8	0.13**	3.47	-0.18*	2.46
	<i>Q.Itgw.cgb-6A</i>	<i>P1832<sup>a</sup>—Xgwm617</i>	6.0	0.18**	3.82		
IRWC	<i>Q.Irwc.cgb-2D</i>	<i>P3176.1<sup>a</sup>—P1123.1</i>	0.0	0.04*	11.41	0.01*	1.56
	<i>Q.Irwc.cgb-4D.1</i>	<i>Xgwm624—Xgwm194<sup>a</sup></i>	1.0	-0.04*	7.65	0.01*	2.43
	<i>Q.Irwc.cgb-7A.1</i>	<i>Xgwm260—P3156.3<sup>a</sup></i>	0.7	0.04**	11.15	0.28*	2.13
ICC	<i>Q.Icc.cgb-2D</i>	<i>Cwm96.2<sup>a</sup>—WMC181</i>	0.0	0.06**	6.13	-0.05**	4.66
	<i>Q.Icc.cgb-4B.1</i>	<i>WMC47—P3459.1<sup>a</sup></i>	2.0	-0.07**	7.97	0.04**	2.47
	<i>Q.Icc.cgb-5A</i>	<i>WMC74<sup>a</sup>—Xgwm291</i>	0.0	0.04**	2.64	-0.03*	1.41
	<i>Q.Icc.cgb-5B.1</i>	<i>P4138<sup>a</sup>—P5166.3</i>	2.0	0.07**	6.71	-0.04**	2.85
	<i>Q.Icc.cgb-6B</i>	<i>WMC417.2<sup>a</sup>—P4232.5</i>	6.0	0.06**	5.94	-0.04**	2.82
ICFP	<i>Q.Icfps.cgb-5B</i>	<i>P2454.2—Xgwm408<sup>a</sup></i>	2.0	-0.11**	7.86		
ICTD	<i>Q.Ictd.cgb-6A.1</i>	<i>Xgwm169<sup>a</sup>—WMC417.1</i>	4.0	0.03**	2.94		

<sup>a</sup>表示与 QTL 位点最近的标记; <sup>b</sup>表示 QTL 与最近标记的距离; <sup>c</sup>表示加性效应中的正值表示由母本早选 10 号等位基因增加的效应值, 负值是由父本鲁麦 14 等位基因增加的效应值; \*, \*\*分别代表  $P \leq 0.05$ 、 $0.01$  的显著性水平; <sup>d</sup>表示加性 QTL 与干旱环境的互作效应, 与灌溉环境的效应方向相反, 但效应值相同。<sup>a</sup> indicates the nearest marker from QTL; <sup>b</sup> locus represents the distance from nearest marker; <sup>c</sup> positive value indicates the Hanxuan 10 genotype having positive effect on the trait. Negative value represents Lumai 14 positive effect. \* and \*\* represent the significance levels at  $P \leq 0.05$  and  $0.01$ , respectively; <sup>d</sup> represents the effect of QTL  $\times$  rainfed condition interaction, the effect of QTL  $\times$  well-watered condition interaction is the reverse of *ae* but the same value

4.66%。另一个 QTL 与环境的互作效应值为 0.04, 对表型变异的贡献率为 2.47%。检测到 1 个控制 ICFP (Fv/Fm) 的加性 QTL, 其增效等位基因来自鲁麦 14, 对表型变异的贡献率为 7.86%。1 个控制 ICTD 的加性 QTL 增效等位基因来自早选 10 号, 对表型变异的贡献率为 2.94%。

#### 2.4 性状耐热指数 QTL 上位性效应分析

除未检测到控制 ITGW 的上位性 QTL 外, 其它 4 个性状耐热指数共检测到 17 对加性  $\times$  加性上位性效应 QTL (表 4)。其中 6 对上位性效应为正值, 表示其亲本型上位性效应大于重组型上位性效应, 其余 11 对的效应值相反。控制 IRWC、ICC、ICFP 和 ICTD 的上位性 QTL 依次有 6、5、4 和 2 对, 分别解释了各自性状耐热指数表型变异的 33.39%、17.70%、15.26% 和 8.23%, 涉及到除 1D、3D、6D 和 7B 以外的 17 条染色体。17 对上位性效应 QTL 对表型变异的平均贡献率为 4.66%; 其中 5 对与环境互作, 平均贡献率为 2.85%。检测到 6 对控制 IRWC 的上位性 QTL, 其中 2 个互作位点在同一染色体上的上位性 QTL 有 2 对, 分别位于 1B 和 7A 染色体上。其余分别位于 1A-2B、1B-5A、1B-4D 和 4A-7D 上, 其中, 有 1 对

*Q.Irwc.cgb-1A.1/Q.Irwc.cgb-2B* 表现为正向效应, 对表型变异贡献率为 4.46%。其余 5 对表现为负向效应, 效应值介于 0.03—0.05, 对表型变异贡献率介于 3.18%—8.84%。其中 2 对与水分环境存在互作效应, 其效应值均为负值, 即与干旱环境互作分别可降低 IRWC 值 0.03 和 0.02, 可解释表型变异的 2.16% 和 2.32%。

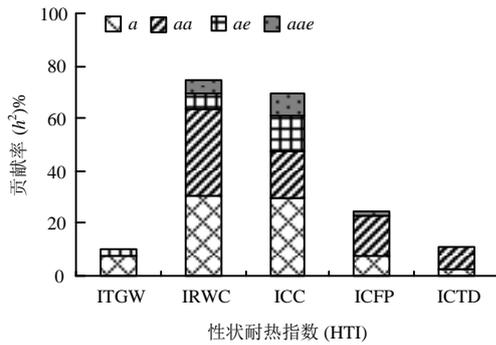
检测到 5 对控制 ICC 的上位性 QTL, 其中有 3 对表现为正向上位性效应, 效应值介于 0.04—0.14, 单对 QTL 解释的表型变异介于 2.84%—6.59%; 另 1 对表现负向上位性效应 (-0.05), 可解释表型变异的 2.98%。另外有一对 QTL, 未检测到其对 ICC 的显著上位性效应, 仅检测到显著的环境互作效应, 对表型变异贡献率高达 7.89%, 说明该上位性的遗传效应主要是由环境的互作效应引起的。控制 ICFP (Fv/Fm) 的上位性 QTL 共 4 对, 分别位于染色体 2A-2D、3B-6B、3A-6A 和 3A-5A 上, 其中 2 对上位性效应值为负值, 分别为 -0.13 和 -0.15, 分别可解释表型变异的 3.89% 和 2.45%; 另 2 对表现为正向效应, 效应值为 0.09 和 0.14, 分别可解释的表型变异为 4.86% 和 4.06%, 其中仅一对与环境存在互作效应。控制 ICTD 的上位性 QTL 检测到 2 对, 位于 A 染色体组的 2A-7A 和



6A-6A 上,其上位性效应均为负值,分别可解释 ICTD 表型变异的 4.63%和 3.60%。未检测到其与环境的互作效应。

2.5 性状耐热指数 QTL 遗传效应比较分析

在 2 种土壤水分条件下,灌浆成熟期 5 个目标性状耐热指数 QTL 的各种遗传效应对性状耐热指数的遗传贡献不同(图 1)。对于 ITGW,未检测到上位性效应 QTL,只检测到加性效应及其与环境的互作效应,且加性效应明显大于其与环境的互作效应,说明该性状以加性效应遗传为主。IRWC 的 QTL 加性效应与上位性效应比较接近,上位性效应略大于加性效应,且都与环境存在互作效应。该性状是本研究检出 QTL 对表型变异解释率最高的一个性状,各种遗传效应共解释表型变异的 74.2%。控制 ICC 的 QTL 加性效应大于



a: 加性效应; ae: 加性 QTL 与环境互作效应; aa: 上位性效应; aae: 上位性 QTL 与环境的互作效应  
a: Additive effect; ae: Interaction effect of a×environment; aa: Epistatic effect; aae: Interaction effect of aa×environment

图 1 耐热性相关性状耐热指数 QTL 的遗传效应

Fig. 1 Expression pattern of QTL effects on HTI of traits

表 5 DH 群体灌浆期性状耐热指数 QTL 在染色体上的分布

Table 5 Number of HTI QTL on chromosomes at grain-filling stage in DHLs

性状 Trait	1A	1B	2A	2B	2D	3A	3B	3D	4A	4B	4D	5A	5B	5D	6A	6B	7A	7D
ITGW								A							A			
IRWC	E	EEEE		E	A				E		AE	E					AEE	E
ICC	EE		E		A	E			EE	AE		A	AE	E		AE		
ICFP			E		E	EE	E					E	A		E	E		
ICTD			E												AEE		E	
总数 Total	3	4	3	1	3	3	1	1	3	2	2	3	3	1	5	3	4	1

A 和 E 分别表示加性 QTL 和上位性 QTL 位点 A and E mean additive and epistatic QTL, respectively

其上位性效应,且它们与环境均存在较大的互作效应,该性状的遗传效应的各组成部分均较大。ICFP 和 ICTD 的 QTL 均为上位性效应明显大于其加性效应,且二者检测到的环境互作效应均很小。总之,ITGW 和 ICC 的遗传以加性效应为主,ICFP 和 ICTD 以上位性效应为主,而对于 IRWC,加性效应和上位性效应都比较重要。

2.6 耐热性 QTL 在染色体上的分布

共检测到控制 ITGW、IRWC、ICC、ICFP 和 ICTD 的 12 个加性 QTL 和 17 对上位性 QTL(表 5),涉及除 1D、6D 和 7B 以外的 18 条染色体。携带有 5 个加性或上位性 QTL 位点的染色体有 1 条(6A),有 4 个 QTL 位点的染色体有 2 条(1B 和 7A),有 3 个位点的染色体有 8 条(1A、2A 等),其余 7 条染色体仅各携带 1 个或 2 个 QTL 位点(图 2)。从性状耐热指数 QTL 在染色体上的分布情况来看,染色体 1B、2D、5A、5B、6A、6B、7A 等与小麦灌浆期耐热性关系比较大。控制性状耐热指数的 QTL 在不同染色体间和同一染色体内的不同区段上呈现出显著的不均匀分布,形成了一些 QTL 簇,即在一个染色体区段内形成了 QTL 热点区域。另外,控制相同功能性状的 QTL 在染色体上的分布相对集中,具有区域化的趋势。例如控制 IRWC 的 14 个加性或上位性位点涉及 10 条染色体,其中 1B、4D 和 7A 这 3 条染色体上就有 9 个,占 64.3%;控制 ICTD 的 5 个加性或上位性位点涉及 3 条染色体,其中 6A 上有 3 个位点,占总数的 60.0%。从每条染色体涉及到的性状来看,试验检测结果没有哪条染色体涉及到 4 个以上性状。涉及 3 个性状的染色体仅有 3 条,其余染色体仅涉及到 1 或 2 个性状,如 1B 染色体上有 4 个上

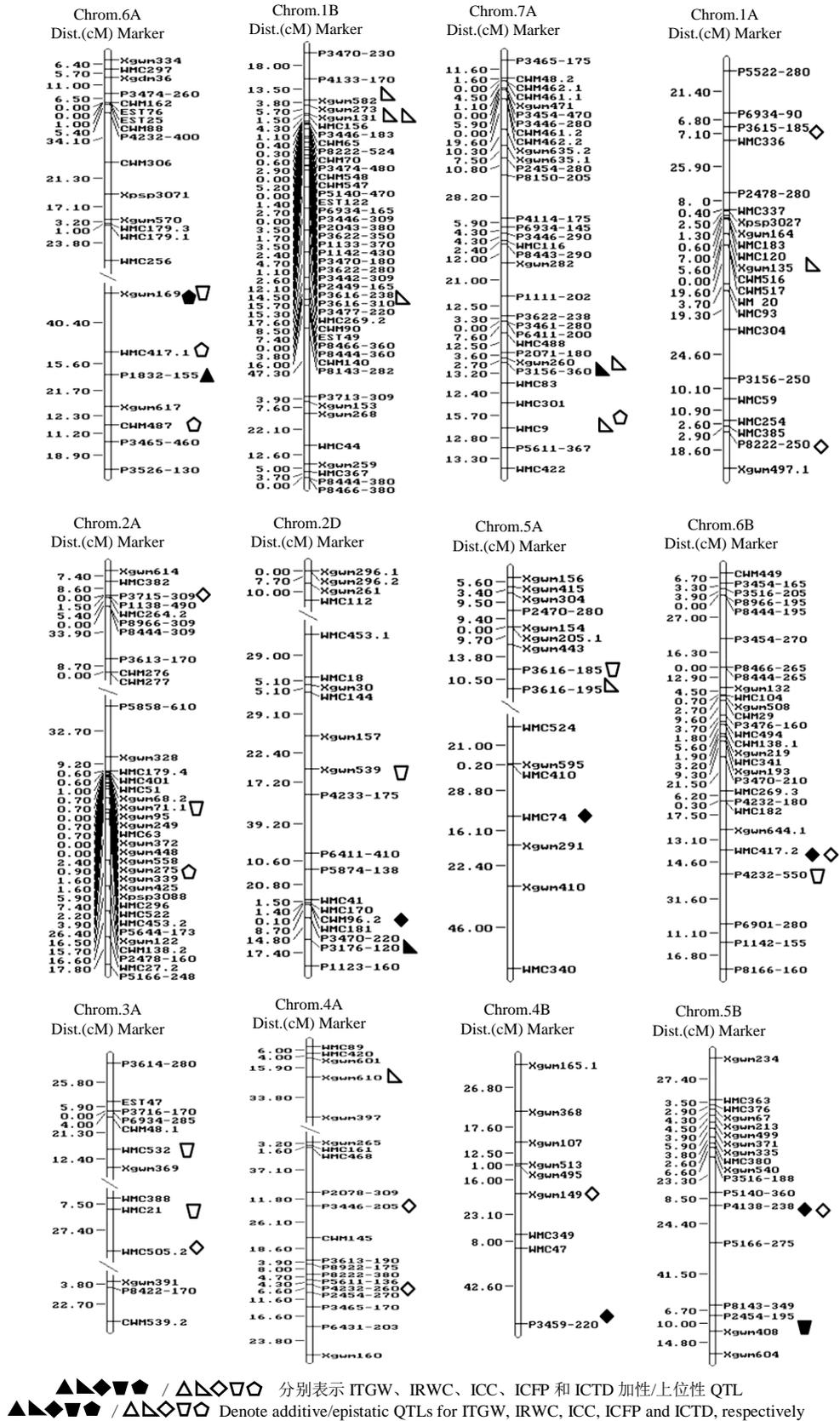


图 2 小麦 DH 群体灌浆期性状耐热指数 QTL 图谱

Fig. 2 Chromosome location of QTL for HTI at grain-filling stage in DHLs

位性 QTL 位点, 这些位点都是控制 IRWC 的, 这表明每条染色体的功能可能是有限的。这种功能位点相对集中的现象可能与作物长期进化形成的染色体功能分工有关。

### 3 讨论

耐热性的鉴定方法和评价指标是小麦耐热性研究的重要内容。耐热性鉴定方法有人工模拟大田直接鉴定法和离体器官的间接鉴定法<sup>[5]</sup>, 本试验采用人工搭建日光温室增温的大田鉴定方法, 试验环境比较接近大田自然环境, 是灌浆期高温处理的较理想方法之一。不过该方法也具有一定的局限性, 例如温室内的温度只是与自然条件相比而言, 只能在一定范围内调节, 还不能定时定量控制高温程度及空气湿度。耐热性的评价指标采用耐热指数, 可以反映基因型的耐热性程度<sup>[22]</sup>。从本试验鉴定的耐热指数来看, 不同性状的耐热基因型与热敏感基因型之间的差异都较大, 这与前人对品种之间耐热性差异鉴定结果相似<sup>[23]</sup>。本研究采用与耐热性相关的多个性状综合评价小麦耐热性, 避免了性状太少而对少数性状甚至单一性状的过分强调带来的偏差, 利用多个性状能更好地评价小麦的耐热性。

李世平等<sup>[24]</sup>曾利用与本试验相同的一套 DH 群体进行过苗期耐热性鉴定试验。在雨养条件下, 灌浆期的千粒重、冠层温度耐热性与苗期的幼苗生物量耐热性显著相关 ( $r=0.167^*$ ,  $0.234^{**}$ ), 2 个时期的叶绿素荧光参数也显著相关 ( $r=0.179^*$ )。在灌溉条件下, 灌浆期叶绿素荧光参数与幼苗生物量耐热性显著相关 ( $0.162^*$ ), 灌浆期旗叶相对含水量、气冠温差耐热性均与幼苗叶绿素荧光参数耐热性显著相关 ( $0.225^*$ ,  $0.206^*$ )。

在小麦耐热性遗传机制研究方面前人已经做了有意义的探索<sup>[9-11]</sup>, 本研究与前人的研究有相近结果。例如, 本研究与 Vijayalakshmi 等<sup>[9]</sup>的试验都在 6A、6B 和 7A 染色体上检测到与耐热性有关的 QTL 簇; 与 Mason 等<sup>[10]</sup>都在 7B 染色体的 Xgwm291 附近发现了与耐热性有关的加性效应 QTL; 与陈希勇等<sup>[11]</sup>的结果均表明 5A、5B 等染色体与耐热性关系密切。不过, 由于试验材料、鉴定方法以及 QTL 定位工具等的不同, 不同研究者的结果不尽相同, 这也说明了小麦耐热机制的复杂性。李世平等<sup>[24]</sup>的小麦幼苗耐热性 QTL 定位分析试验结果显示染色体 2D、3A、5A、6A、6B 和 7A

与幼苗耐热性关系比较密切, 而本试验研究结果为染色体 1B、2D、5A、5B、6A、6B 和 7A 与小麦灌浆期耐热性关系密切, 这两个试验结果较为接近。再比较分析 DH 群体苗期和灌浆期的耐热性 QTL 位点, 这 2 个时期的一些耐热性加性效应 QTL 定位在相同或相近位置, 例如幼苗期控制生物量耐热指数的 QTL (*Q.Sb.cgb-3D*) 与灌浆期控制千粒重耐热指数 QTL (*Q.Itgw.cgb-3D*) 均定位在 3D 染色体 Xgwm456—Xgdm8 区间距右标记 1.8 cM 的位置; 幼苗期控制叶绿素含量耐热指数 QTL (*QCc.cgb-2D.1*) 与灌浆期控制叶片相对含水量耐热指数 QTL (*Q.Itgw.cgb-2D*) 均定为在 2D 染色体 P3176.1—P1123.1 区间内。这说明在小麦耐热性遗传上可能存在一些“永久性”表达基因, 在整个小麦生育期均对小麦耐热性起调控作用。

本研究检测到的控制千粒重耐热指数 QTL (*Q.Itgw.cgb-3D*) 与 Li 等<sup>[14]</sup>曾利用动态发育检测到的粒重 QTL (*Qgw.cgb-3D.1*) 均定位于染色体 3D 的标记区间 Xgwm456—Xgdm8, 表明相关性状受同一位点或紧密连锁位点控制。本研究在 2 种水分条件下检测到了灌浆—成熟期 5 个性状耐热指数的 12 个加性 QTL 和 17 对上位性 QTL, 这与前人报道的耐热性遗传由多基因控制的结论是一致的<sup>[25]</sup>。本研究检测到的 12 个加性 QTL 中, 有 9 个与环境存在互作效应, 说明耐热指数 QTL 对水分环境比较敏感。同时, 分别检测到了来自 DH 群体父、母本的耐热性加性效应 QTL, 这表明通过基因重组可能获得耐热性超双亲的后代株系, 对 DH 群体的表型鉴定结果已经证明了该推论。本研究所检测到的耐热性加性效应 QTL 对表型变异贡献率较高, 介于 2.64%—11.41%, 多数 QTL 与最近标记的距离小于 2 cM, 预期对于利用分子标记辅助选择促进小麦耐热性的遗传改良具有一定的指导作用<sup>[26]</sup>。

### 4 结论

共检测到与耐热性相关的 12 个加性效应 QTL 和 17 对上位性效应 QTL, 分布在除 1D、6D 和 7B 以外的所有染色体上, 其中染色体 1B、2D、5A、5B、6A、6B 和 7A 与灌浆期耐热性关系密切。这 12 个加性效应 QTL 对表型变异的平均贡献率为 6.47%, 17 对上位性效应 QTL 的平均贡献率为 4.66%。其中 9 个加性 QTL 与环境互作, 对表型变异的平均贡献率为 2.53%; 而仅有 5 对上位性 QTL 与环境互作, 平均贡献率为 2.85%, 说明控制小麦耐热性的加性 QTL 比上位性

QTL 与环境的关系更密切。千粒重和叶片叶绿素含量耐热指数的遗传以加性效应为主, 叶绿素荧光参数和气温温差耐热指数的遗传以上位性效应为主, 而叶片相对含水量耐热指数的遗传加性效应和上位性效应都很重要。

## References

- [1] Ortiz R, Sayre K D, Govaerts B, Gupta R, Subbarao G V, Ban T, Hodson D, Dixon J M, Ortiz-Monasterio J I, Reynolds M. Climate change: Can wheat beat the heat? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2008, 126: 46-58.
- [2] Fischer R A. Wheat physiology: A review of recent developments. *Crop and Pasture Science*, 2011, 62: 95-114.
- [3] Matasuki J, Yasui T, Kohyama K, Sasaki T. Effects of environmental temperature on structure and gelatinizati on properties of wheat starch. *Cereal Chemistry*, 2003, 80: 476-480.
- [4] Asseng S, Fosterw I, Turnerz N. The impact of temperature variability on wheat yields. *Global Change Biology*, 2011, 17: 997-1012.
- [5] 金善宝. 中国小麦学. 北京: 中国农业出版社, 1996: 97.  
Jin S B. *Chinese Wheat*. Beijing: Chinese Agricultural Press, 1996: 97. (in Chinese)
- [6] 李永庚, 于振文, 张秀杰, 高雷明. 小麦产量与品质对灌浆不同阶段高温胁迫的响应. *植物生态学报*, 2005, 29(3): 461-466.  
Li Y G, Yu Z W, Zhang X J, Gao L M. Response of yield and quality of wheat to heat stress at different grain filling stages. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(3): 461-466. (in Chinese)
- [7] Wahid A, Gelania S, Ashrafa M, Foolad M R. Heat tolerance in plants: An overview. *Journal of Environmental and Experimental Botany*, 2007, 61: 199-223.
- [8] 气候变化对农业的影响及其对策课题组. 气候变化对农业的影响及其对策. 北京: 北京大学出版社, 1993.  
Research group for the impact and countermeasures of climate change on agriculture. *The Impact and Countermeasures of Climate Change on Agriculture*. Beijing: Peking University Press, 1993. (in Chinese)
- [9] Vijayalakshmi K, Fritz A K, Paulsen G M, Bai G, Pandravada S, Gill B S. Modeling and mapping QTL for senescence-related traits in winter wheat under high temperature. *Molecular Breeding*, 2010, 26: 163-175.
- [10] Mason R E, Mondal S, Beecher F W, Pacheco A, Jampala B, Ibrahim A M H, Hays D B. QTL associated with heat susceptibility index in wheat (*Triticum aestivum* L.) under short-term reproductive stage heat stress. *Euphytica*, 2010, 174: 423-436.
- [11] 陈希勇, 赵爱菊, 李亚军. 小麦耐热性基因的染色体定位和遗传效应分析. *华北农学报*, 2007, 22(增刊): 1-5.  
Chen X Y, Zhao A J, Li Y J. Wheat heat resistance gene chromosome mapping and genetic effect analysis. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2007, 22(supplement): 1-5. (in Chinese)
- [12] 马晓娣, 彭慧茹, 汪矛, 王丽, 孙其信. 作物耐热性的评价. *植物学通报*, 2004, 21(4): 411-418.  
Ma X D, Peng H R, Wang M, Wang L, Sun Q X. Evaluation of heat tolerance in crop. *Chinese Bulletin of Botany*, 2004, 21(4): 411-418. (in Chinese)
- [13] 景蕊莲, 昌小平, 贾继增, 胡荣海. 用花药培养创建小麦加倍单倍体作图群体. *生物技术*, 1999, 9(3): 4-8.  
Jing R L, Chang X P, Jia J Z, Hu R H. Establishing wheat doubled haploid population for genetic mapping by anther culture. *Biotechnology*, 1999, 9(3): 4-8. (in Chinese)
- [14] Li S P, Chang X P, Wang C S, Jing R L. Genetic dissection of developmental behavior of grain weight in wheat under diverse temperature and water regimes. *Genetica*, 2012, 140: 393-405.
- [15] Moffat J M, Sears G, Cox T S, Paulsen G M. Wheat high temperature tolerance during reproductive growth: I. Evaluation by chlorophyll fluorescence. *Crop Science*, 1990, 30: 881-885.
- [16] 邹琦. 植物生理生化实验指导. 北京: 中国农业出版社, 1995: 41-46.  
Zou Q. *Plant Physiology and Chemistry Laboratory Manual*. Beijing: China Agriculture Press, 1995: 41-46. (in Chinese)
- [17] Brucker P L, Froberg R C. Stress tolerance and adaptation in spring wheat. *Crop Science*, 1987, 27: 31-36.
- [18] 徐如强, 孙其信, 张树榛. 春小麦耐热性的筛选方法与指标. *华北农学报*, 1997, 12(3): 22-29.  
Xu R Q, Sun Q X, Zhang S Z. Screening methods and index for spring wheat heat resistance. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 1997, 12(3): 22-29. (in Chinese)
- [19] 周晓果, 景蕊莲, 郝转芳, 昌小平, 张正斌. 小麦幼苗根系性状的 QTL 分析. *中国农业科学*, 2005, 38: 1951-1957.  
Zhou X G, Jing R L, Hao Z F, Chang X P, Zhang Z B. Mapping QTL for seedling root traits in common wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38: 1951-1957. (in Chinese)
- [20] Hao Z F, Chang X P, Guo X J, Jing R L, Li R Z, Jia J A. QTL mapping for drought tolerance at stages of germination and seedling in wheat (*Triticum aestivum* L.) using a DH population. *Agricultural Science in China*, 2003, 2(9): 943-949.
- [21] McIntosh R A, Hart G E, Devos K M, Rogers W J. Catalogue of gene symbols for wheat. <http://grain.jouy.inra.fr/ggpages/wgc>, 1999.
- [22] 陈希勇, 孙其信, 孙长征. 春小麦耐热性表现及其评价. *中国农业*

- 大学学报, 2000, 5(1): 43-49.
- Chen X Y, Sun Q X, Sun C Z. Performance and evaluation of spring wheat heat tolerance. *Journal of China Agricultural University*, 2000, 5(1): 43-49. (in Chinese)
- [23] Hays D B, Do J H, Mason R E, Morgan G, Finlayson S A. Heat stress induced ethylene production in developing wheat grains induces kernel abortion and increased maturation in a susceptible cultivar. *Plant Science*, 2007, 172: 1113-1123.
- [24] 李世平, 昌小平, 王成社, 景蕊莲. 小麦幼苗耐热性的 QTL 定位分析. 西北植物学报, 2012, 32(8): 1525-1533.
- Li S P, Chang X P, Wang C S, Jing R L. Mapping QTLs for seedling traits and heat tolerance index in common wheat. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012, 32(8): 1525-1533. (in Chinese)
- [25] 邢永忠, 徐才华, 金平国. 水稻圆锥花序性状 QTL 与环境互作分析. 遗传学报, 2001, 28: 439-446.
- Xing Y Z, Xu C H, Jin P G. Analysis of QTL  $\times$  environment interaction for rice panicle characteristics. *Acta Genetica Sinica*, 2001, 28: 439-446. (in Chinese)
- [26] Barakat M N, Al-Doss A A, Elshafei A A, Moustafa K A. Identification of new microsatellite marker linked to the grain filling rate as indicator for heat tolerance genes in F<sub>2</sub> wheat population. *Australian Journal of Crop Science*, 2011, 5(2): 104-110.

(责任编辑 李莉)