

小麦燕大 1817 × 北农 6 号重组自交系群体在正常和盐胁迫水培条件下苗期性状的 QTL 定位

周升辉¹ 吴秋红¹ 谢菁忠¹ 陈娇娇¹ 陈永兴¹ 傅琳¹ 王国鑫¹
于美华¹ 王振忠² 张德云¹ 王令¹ 王丽丽¹ 张艳³ 梁荣奇¹
韩俊⁴ 刘志勇^{1,*}

¹ 中国农业大学农学院, 北京 100193; ² 中国农村技术开发中心, 北京 100045; ³ 中国农业大学园艺学院, 北京 100193; ⁴ 北京农学院, 北京 102206

摘要: 小麦苗期性状能够指示品种的耐盐性。本研究以小麦骨干亲本燕大 1817 与品系北农 6 号衍生的 230 个重组自交系为材料, 利用 2013 年 3 个不同时间的水培试验数据和已经构建的 SSR 和 SNP 高密度遗传连锁图谱分别对正常和盐胁迫条件下根数和最长根长等 7 个苗期性状进行 QTL 定位。利用完备复合区间作图法(ICIM)共检测到 69 个加性效应 QTL (LOD \geq 2.5), 分布于除 1A 染色体外的所有 20 条染色体上, 单个 QTL 解释的表型变异率为 2.70%~19.00%。有 46 个 QTL 的增效效应来自于燕大 1817, 有 23 个 QTL 的增效效应来自于北农 6 号。有 12 个 QTL 能够在 3 个或 3 个以上的环境中检测到, 在燕大 1817 中定位到稳定的多分蘖主效 QTL *QTn.cau-7BS.1* 和盐胁迫条件下特异表达的根数 QTL *QRn.cau-2A*, 解析了小麦骨干亲本燕大 1817 的繁茂性和抗逆性遗传基础, 为解析小麦品种耐盐遗传机理和耐盐性的分子标记辅助选择提供了重要信息。

关键词: 小麦; 重组自交系; 苗期; 耐盐; 数量性状位点

Mapping QTLs for Wheat Seedling Traits in RILs Population of Yanda 1817 × Beinong 6 under Normal and Salt-Stress Conditions

ZHOU Sheng-Hui¹, WU Qiu-Hong¹, XIE Jing-Zhong¹, CHEN Jiao-Jiao¹, CHEN Yong-Xing¹, FU Lin¹, WANG Guo-Xin¹, YU Mei-Hua¹, WANG Zhen-Zhong², ZHANG De-Yun¹, WANG Ling¹, WANG Li-Li¹, ZHANG Yan³, LIANG Rong-Qi¹, HAN Jun⁴, and LIU Zhi-Yong^{1,*}

¹ College of Agronomy, China Agricultural University, Beijing 100193, China; ² China Rural Technology Development Center, Beijing 100045, China;

³ College of Horticulture, China Agricultural University, Beijing 100193, China; ⁴ Beijing University of Agriculture, Beijing 102206, China

Abstract: Seedling traits are known to be important indicators of salt tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). Quantitative trait loci (QTLs) mapping for wheat seedling traits under salt stress and normal hydroponics conditions were conducted at three times during 2013 using a set of 230 recombinant inbred lines (RILs) derived from a cross of Yanda 1817 × Beinong 6 and an available high-density integrated SSR and SNP genetic linkage map. A total of 69 putative QTLs associated with seven seedling traits were detected on 20 chromosomes except for 1A by inclusive composite interval mapping (ICIM) at LOD \geq 2.5. A single QTL explained 2.70–19.00% of the phenotypic variation. Of which, 46 QTLs showed additive effects originated from Yanda 1817, whereas 23 QTLs showed additive effects derived from Beinong 6, indicating that the founder parent Yanda 1817 is an important genetic resource for salt tolerance in wheat. Twelve QTLs are considered to be stable QTLs because they were detected in at least three environments, including the major QTL *QTn.cau-7BS.1* for tiller number and the salt-induced QTL *QRn.cau-2A* for root number, both originating

本研究由国家自然科学基金项目(31301312, 31271710)资助。

This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (31301312, 31271710).

* 通讯作者(Corresponding author): 刘志勇, E-mail: zyliu@genetics.ac.cn

第一作者联系方式: E-mail: zhoushenghui826@gmail.com

Received(收稿日期): 2016-04-19; Accepted(接受日期): 2016-06-20; Published online(网络出版日期): 2016-07-04.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20160704.0826.018.html>

from Yanda 1817. These results may explain the genetic bases of luxuriant growing habit and stress tolerance of Yanda 1817.

Keywords: Wheat; RIL; Seedling; Salt tolerance; QTL

土壤盐渍化是最主要的非生物胁迫,在全世界范围内威胁粮食生产和食品安全。盐胁迫不但阻碍植物对水分的吸收,而且降低植物吸收营养物质的能力^[1-2]。在小麦生产中,盐害主要表现为抑制植株营养生长和生殖发育过程,从而降低籽粒产量^[3]。除改良土壤外,解析小麦耐盐性的遗传机制,培育耐盐性小麦品种是抵御盐胁迫的有效途径。

植物耐盐性是同时受多基因和环境影响的复杂数量性状^[4],利用分子标记辅助选择(MAS)技术能够有效挖掘和利用耐盐遗传位点,改善小麦的耐盐性^[5]。小麦苗期性状可以很好地指示其耐盐性,并且已有许多定位小麦苗期耐盐性 QTL 的研究。武玉清等^[6]以小麦敏盐品种太空 6 号和耐盐品种德抗 961 杂交形成的 F₂ 和 F_{2:3} 家系为试验材料,利用复合区间法定位到位于 5A、5B 和 5D 染色体上的 6 个耐盐 QTL,与 4 个小麦苗期性状相关。任永哲等^[7]利用小偃 54×京 411 的重组自交系群体,在盐胁迫条件下共检测到 25 个调控小麦苗期性状的 QTL,贡献率在 4.4%~25.5%。Garcia-Suarez 等^[8]使用 114 家系组成的小麦重组自交系群体,分别在正常和盐胁迫水培条件下鉴定了 3 个和 10 个与苗期性状相关的 QTL,这些 QTL 主要分布在 2B 和 1A 染色体上。Xu 等^[9]利用由 131 个株系组成的重组自交系群体,在正常和盐胁迫条件下检测到 18 个与小麦苗期性状相关的加性效应 QTL。Genc 等^[10]利用小麦 DH 群体,共鉴定出 40 个与 7 个苗期性状相关的 QTL。

小麦苗期耐盐性状的 QTL 定位报道较多,但多数是在一种环境条件下研究的,因此其 QTL 的可靠性需要进一步验证。本研究在 2013 年的 3 个不同时期,分别在正常和盐胁迫水培的条件下,对以燕大 1817 和北农 6 号组配得到的重组自交系群体的 7 个苗期性状进行表型鉴定和 QTL 定位,旨在发掘稳定调控小麦耐盐性的 QTL,为分子标记辅助选择育种提供分子标记或遗传位点。

1 材料与方法

1.1 试验材料

将小麦燕大 1817(母本)和北农 6 号(父本)杂交,后代经单粒传法得到 230 个 F₁₀ 或 F₁₁ 重组自交系(RIL)群体。燕大 1817 是我国小麦骨干亲本之一,由原燕京大学作物改进场从山西省地方品种平遥小白麦系选而成,以抗逆性著称,具有耐旱、耐瘠、抗寒和分蘖力强等优良特性。北农 6 号是北京农学院在 20 世纪 90 年代培育的高产小麦品系。基于此群体,本实验室已经构建了包含 2431 个 SNP 和 128 个 SSR 标记的高密度遗传连锁图谱^[11]。

1.2 表型性状测定与分析

分别于 2013 年 3 月 14 日至 4 月 9 日(T₁)、4 月 22 日至 5 月 19 日(T₂)和 9 月 25 日至 10 月 26 日(T₃),在中国农业大学温室对燕大 1817、北农 6 号及其 230 个 RIL 株系进行水培试验,设正常和盐胁迫处理,共 6 个试验环境(时间和处理的组合)。水培桶由直径 15 cm、高 25 cm 的不透明 PV 管制作而成,每个桶盖上留有 5 个直径为 3 cm 的小孔。

小麦种子经 10% H₂O₂ 水溶液浸泡 5 min 用无菌水冲洗干净,置铺有发芽纸的培养皿中发芽 5 d;从每个株系挑选 10 株长势一致的幼苗,用海绵固定在水培桶盖的小孔内,桶中加满 Hoagland 营养液。每个株系培养两桶,一桶为正常水培,另一桶加入 NaCl 进行盐胁迫处理,NaCl 浓度第 1 周为 50 mmol L⁻¹,第 2 周为 100 mmol L⁻¹,第 3 周到幼苗收获为 200 mmol L⁻¹。向培养液中不间断充气,并且每周更新一次,其 pH 值保持在 6.0 至 6.2 之间。

试验采用随机区组设计。取样后,每个小麦苗的根和叶分别经无菌水冲洗并擦拭干净用于性状调查。调查性状包括苗高、分蘖数、最大根长、根数、地上部鲜重、根鲜重和总鲜重。利用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 20.0 软件统计分析数据,利用 SAS 9.3 软件分析各性状的广义遗传力(h^2),遗传模型为 $h^2 = V_G/V_P$ 。

1.3 QTL 定位

利用 IciMapping 4.0 软件的双亲群体中 QTL 定位功能(QTL mapping in biparental populations, BIP), 基于逐步回归的完备复合区间作图法^[12](inclusive composite interval mapping, ICIM)进行加性效应 QTL 定位, 步移速度为 1.0 cM, P 临界值为 0.001, QTL 统计检验的阈值为 LOD=2.5。

2 结果与分析

2.1 苗期性状的变异及相关性

在正常和盐胁迫条件下, 两亲本间苗期生长差异明显(图 1-A), RIL 群体表型出现分离(图 1-B)。燕大 1817 苗高、分蘖数、最大根长和根数 4 个性状的表型值在两种水培条件下都明显高于北农 6 号(表 1)。从偏度和峰度值看, 大部分性状在多数环境下都呈现典型的正态分布, 而且群体中各性状在所有的环境下都存在明显的双向超亲分离现象, 表明为多基因控制的数量性状, 适合进行 QTL 定位。多数性状的广义遗传力中等或中等以下, 表明其受环境影响较大。

不论在正常还是盐胁迫处理下, 苗高、根数和生物量相关性状(地上部鲜重、根鲜重和总鲜重)两两之间有极显著的正相关性; 分蘖数与生物量相关性状都显著正相关; 最大根长与根鲜重显著正相关, 但与盐胁迫条件下的根数呈极显著负相关。3 个不同观测时间的结果呈现相似的相关性(表 2)。

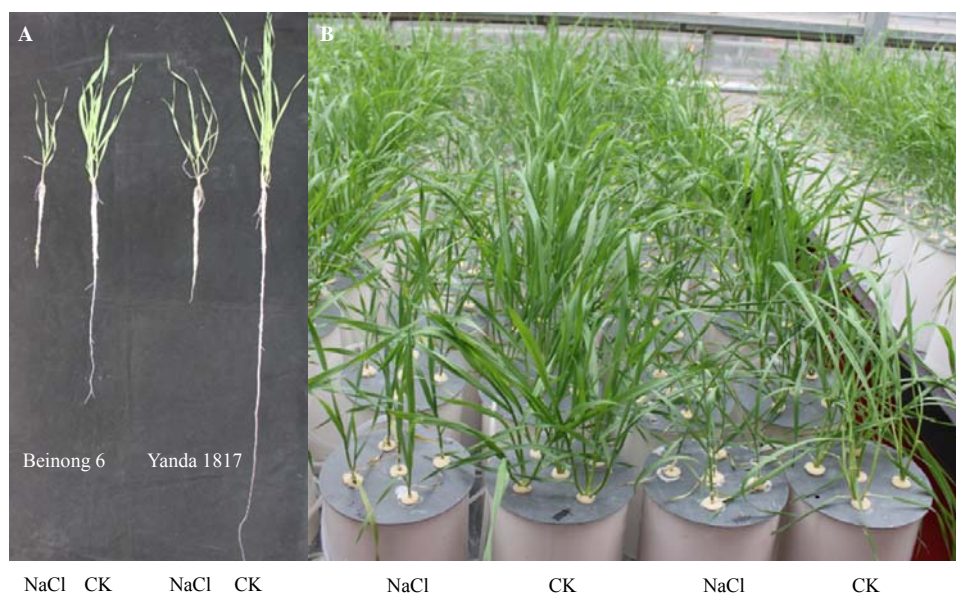


图 1 燕大 1817、北农 6 号和部分 RIL 的苗期表现

Fig. 1 Seedling performance of Yanda 1817, Beinong 6 and part of RILs

A: 燕大 1817 和北农 6 号的苗期表现; B: 部分 RIL 的苗期表现。CK 和 NaCl 分别表示正常和 NaCl 胁迫水培处理, 培养时间为 2013 年 3 月 14 日至 4 月 9 日。

A: Seedling performance of Yanda 1817 and Beinong 6; B: Seedling performance of part of RILs. CK and NaCl indicate normal culture and NaCl-stress treatment from March 14 to April 9, 2013, respectively.

表 1 燕大 1817/北农 6 号 RIL 群体在不同环境下苗期性状的变异

Table 1 Variations of seedling traits in the Yanda 1817/Beinong 6 RIL population in different environments

环境 ¹⁾ Environment ¹⁾	亲本 Parents		重组自交系群体 RILs						
	燕大 1817 Yanda 1817	北农 6 号 ²⁾ Beinong 6 ²⁾	均值 Average	标准差 SD	最小值 Min.	最大值 Max.	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	遗传力 h^2 (%)
苗高 Seedling height (cm)									
T1-CK	44.93	39.43**	45.04	4.80	33.28	56.55	0.04	-0.43	84.00
T2-CK	44.68	43.40*	49.40	5.21	38.90	65.52	0.31	-0.14	
T3-CK	36.38	34.53*	43.78	4.50	34.13	58.28	0.20	-0.26	
T1-NaCl	30.71	26.83**	31.87	4.60	20.35	46.10	0.27	-0.31	67.13
T2-NaCl	35.90	34.55*	38.33	5.10	24.50	52.88	0.20	0.08	
T3-NaCl	32.10	30.08**	35.84	3.84	12.60	43.93	-1.01	5.25	
分蘖数 Tiller number									
T1-CK	7.75	3.00**	5.28	1.33	2.00	9.50	0.37	-0.44	50.49
T2-CK	7.00	3.00**	3.82	1.00	2.40	7.50	1.22	1.74	
T3-CK	6.50	3.00**	3.33	0.72	1.40	5.50	-0.10	0.44	
T1-NaCl	3.50	1.00**	2.36	0.75	1.00	4.00	0.06	-0.53	61.65
T2-NaCl	2.00	1.00*	1.33	0.52	1.00	3.00	1.60	1.74	
T3-NaCl	2.00	1.00*	1.45	0.57	1.00	3.00	0.99	-0.05	
最大根长 Maximum root length (cm)									
T1-CK	80.10	57.03**	65.39	16.58	26.70	102.93	-0.04	-0.66	59.18
T2-CK	84.55	66.28**	62.43	13.82	30.38	100.58	0.03	-0.34	
T3-CK	73.20	51.58**	51.73	10.95	25.95	83.13	-0.56	-0.04	
T1-NaCl	29.35	21.50**	27.80	5.28	14.50	53.92	0.36	1.82	44.58
T2-NaCl	32.20	31.58	25.69	5.27	12.88	42.70	0.17	0.13	
T3-NaCl	32.50	27.20**	29.70	4.70	15.45	42.15	-0.26	0.54	
根数 Root number									
T1-CK	20.00	17.25**	18.43	3.50	7.50	29.50	0.34	0.49	43.72
T2-CK	16.50	18.25*	18.73	9.87	10.00	28.00	0.16	-0.05	
T3-CK	13.50	11.00*	12.55	1.69	7.00	18.00	0.19	0.21	
T1-NaCl	12.60	10.25*	10.26	2.28	5.60	18.00	0.79	0.80	33.01
T2-NaCl	7.75	9.00*	10.06	2.70	6.00	20.50	1.02	0.78	
T3-NaCl	8.50	7.00*	8.58	1.59	4.50	13.25	0.17	0.19	
地上部鲜重 Shoot fresh weight (g)									
T1-CK	5.98	5.18	6.00	0.97	2.99	8.48	-0.10	-0.26	55.43
T2-CK	5.44	4.76	5.27	1.09	2.10	7.68	-0.15	-0.51	
T3-CK	3.27	2.66	3.07	0.63	1.75	5.90	0.52	0.80	
T1-NaCl	1.35	1.32	1.40	0.37	0.64	2.82	1.25	2.26	34.42
T2-NaCl	1.47	1.85	1.48	0.42	0.71	3.52	1.31	3.03	
T3-NaCl	1.02	1.14	1.03	0.22	0.21	1.83	-0.01	1.24	
根鲜重 Root fresh weight (g)									
T1-CK	2.17	2.45	2.53	0.55	1.46	4.29	0.75	0.53	37.41
T2-CK	2.33	2.92	2.42	0.68	1.01	4.66	0.67	0.36	
T3-CK	1.06	1.28	1.01	0.30	0.70	2.88	1.31	6.81	
T1-NaCl	1.12	1.03	1.09	0.24	0.28	1.91	0.47	0.69	42.82
T2-NaCl	1.26	1.39	1.11	0.23	0.62	1.81	0.48	0.39	
T3-NaCl	0.74	0.76	0.65	0.16	0.20	1.68	1.13	5.97	
总鲜重 Total fresh weight (g)									
T1-CK	8.15	7.63	8.52	1.38	4.45	12.72	0.17	0.09	46.37
T2-CK	7.77	7.68	7.69	1.65	3.11	11.88	0.03	-0.33	
T3-CK	4.32	3.94	4.08	0.85	2.40	8.03	0.57	1.08	
T1-NaCl	2.46	2.35	2.49	0.53	1.17	4.32	0.75	0.98	38.93
T2-NaCl	2.74	3.24	2.59	0.55	1.34	5.18	0.76	1.88	
T3-NaCl	1.76	1.89	1.68	0.34	0.41	2.78	0.02	0.72	

¹⁾ T1、T2 和 T3 表示试验时间，依次是 2013 年 3 月 14 日至 4 月 9 日、4 月 22 日至 5 月 19 日和 9 月 25 日至 10 月 26 日；CK 和 NaCl 分别表示正常水培和 NaCl 胁迫水培处理。²⁾ *和**表示两亲本在 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ 水平差异显著。

¹⁾ T1, T2, and T3 indicate the period of hydroponic culture, namely March 14–April 9, April 22–May 19, and September 25–October 26, 2013; CK and NaCl indicate normal culture and NaCl-stress treatment, respectively. ²⁾ * and ** indicate significant difference between parents at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively.

表 2 RIL 群体各性状在不同环境中的相关系数

Table 2 Correlation coefficients of trait pairs in the RIL population in different environments

成对性状 Trait pair	T1		T2		T3	
	CK	NaCl	CK	NaCl	CK	NaCl
苗高-分蘖数 SH-TN	-0.054	-0.048	-0.117	0.127	-0.038	-0.051
苗高-最大根长 SH-MRL	0.073	-0.023	0.195**	-0.192**	0.237**	0.070
苗高-根数 SH-RN	0.311**	0.317**	0.201**	0.455**	0.307**	0.216**
苗高-地上部鲜重 SH-SFW	0.559**	0.502**	0.381**	0.605**	0.574**	0.459**
苗高-根鲜重 SH-RFW	0.357**	0.560**	0.120	0.272**	0.334**	0.353**
苗高-总鲜重 SH-TFW	0.536**	0.612**	0.301**	0.574**	0.542**	0.466**
分蘖数-最大根长 TN-MRL	0.018	-0.056	0.072	-0.181*	0.039	0.152*
分蘖数-根数 TN-RN	0.318**	0.398**	0.390**	0.297**	0.310**	0.080
分蘖数-地上部鲜重 TN-SFW	0.321**	0.476**	0.487**	0.548**	0.451**	0.238**
分蘖数-根鲜重 TN-RFW	0.242**	0.138*	0.352**	0.149*	0.295**	0.157*
分蘖数-总鲜重 TN-TFW	0.315**	0.408**	0.467**	0.480**	0.437**	0.229**
最大根长-根数 MRL-RN	-0.136*	-0.433**	-0.032	-0.471**	0.072	-0.232**
最大根长-地上部鲜重 MRL-SFW	0.074	-0.287**	0.242**	-0.417**	0.254**	0.039
最大根长-根鲜重 MRL-RFW	0.253**	0.316**	0.402**	0.200**	0.402**	0.365**
最大根长-总鲜重 MRL-TFW	0.152*	-0.060	0.325**	-0.235**	0.326**	0.200**
根数-地上部鲜重 RN-SFW	0.623**	0.704**	0.670**	0.678**	0.602**	0.476**
根数-根鲜重 RN-RFW	0.494**	0.258**	0.538**	0.127	0.462**	0.209**
根数-总鲜重 RN-TFW	0.633**	0.623**	0.664**	0.570**	0.606**	0.408**
地上部鲜重-根鲜重 RN-SFW	0.627**	0.421**	0.725**	0.391**	0.644**	0.568**
地上部鲜重-总鲜重 SFW-TFW	0.949**	0.908**	0.959**	0.925**	0.965**	0.919**
根鲜重-总鲜重 RFW-TFW	0.838**	0.760**	0.890**	0.712**	0.821**	0.847**

T1、T2 和 T3 表示试验时间，依次是 2013 年 3 月 14 日至 4 月 9 日、4 月 22 日至 5 月 19 日和 9 月 25 日至 10 月 26 日；CK 和 NaCl 分别表示正常水培和 NaCl 胁迫处理。*和**表示两亲本在 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ 水平显著相关。

T1, T2, and T3 indicate the period of hydroponic culture, namely March 14–April 9, April 22–May 19, and September 25–October 26, 2013; CK and NaCl indicate normal culture and NaCl-stress treatment, respectively. * and ** indicate significant correlation at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively. SH: seedling height; TN: tiller number; MRL: maximum root length; RN: root number; SFW: shoot fresh weight; RFW: root fresh weight; TFW: total fresh weight.

2.2 苗期相关性状的 QTL 分析

在 6 个不同的环境中总共检测到 69 个与小麦 7 个苗期性状相关的 QTL，分布在除 1A 外的所有 20 条染色体上(表 3 和图 2)，其中有 12 个 QTL 在 3 个及 3 个以上环境中同时被检测到，表明这些位点是相当稳定的 QTL。单个 QTL 可解释 2.70%~19.00% 的表型变异，最高 LOD 值为 11.20。此外，有 46 个 QTL 的增效效应来自骨干亲本燕大 1817，有 23 个 QTL 的增效效应来自品系北农 6 号。下面仅介绍稳定主效 QTL。

共检测到 11 个控制苗高的 QTL，位于 1D、2A、2B、4D、5A、6B、6D、7A 和 7B 染色体上，解释表型变异率 2.98%~12.72%。有 3 个 QTL 在 3 个或 3 个以上环境中被检测到，其中 *QSh.cau-4D* 在 5 个环境中被检测到，其增加苗高的等位效应来自燕大 1817；*QSh.cau-2B* 和 *QSh.cau-7BS* 在所有盐胁迫条件下被检测到，为盐胁迫条件下特异表达的 QTL，两者增加苗高的等位效应同样来自燕大 1817。

表3 燕大1817/北农6号 RIL 群体苗期性状的 QTL

Table 3 QTLs for wheat seedling traits detected in the Yanda 1817/Beinong 6 RIL population

QTL	检测环境 Env.	在连锁群 上的位置 Pos.	两侧邻近标记 Flanking markers		LOD	表型贡 献率 PVE (%)	加性效 应 A
苗高 Seeding height							
<i>QSh.cau-1D</i>	T1-NaCl	41	<i>Xcau12</i>	<i>Xbarc150</i>	2.55	4.52	0.97
	T2-NaCl	34	<i>wsnp_Ex_c7252_12454704</i>	<i>Xcau12</i>	2.79	4.70	1.13
<i>QSh.cau-2A.1</i>	T1-CK	56	<i>wsnp_Ex_rep_c103167_88182254</i>	<i>wsnp_Ex_c19556_28530243</i>	2.52	4.77	1.05
	T2-CK	56	<i>wsnp_Ex_rep_c103167_88182254</i>	<i>wsnp_Ex_c19556_28530243</i>	3.46	6.43	1.32
<i>QSh.cau-2A.2</i>	T3-CK	132	<i>wsnp_Ex_c2337_4379619</i>	<i>2ABD_wsnp_BE406351A_Ta_2_2</i>	3.13	4.78	0.98
<i>QSh.cau-2B</i> ^[13]	T2-NaCl	159	<i>wsnp_CAP7_c1592_791887</i>	<i>wsnp_CAP7_c317_172502</i>	3.06	6.91	1.37
	T3-NaCl	166	<i>wsnp_Ex_c45468_51254978</i>	<i>wsnp_RFL_Contig2914_2757372</i>	2.77	2.98	0.67
	T1-NaCl	169	<i>wsnp_Ex_c15681_24015996</i>	<i>wsnp_Ex_c18686_27560445</i>	5.08	9.49	1.42
<i>QSh.cau-4D</i> ^[14]	T1-CK	0	<i>wsnp_Ex_c4185_7559420</i>	<i>Xcfd71</i>	5.00	9.44	1.50
	T2-CK	0	<i>wsnp_Ex_c4185_7559420</i>	<i>Xcfd71</i>	6.76	12.72	1.91
	T3-CK	0	<i>wsnp_Ex_c4185_7559420</i>	<i>Xcfd71</i>	7.89	12.65	1.62
	T2-NaCl	0	<i>wsnp_Ex_c4185_7559420</i>	<i>Xcfd71</i>	2.95	6.11	1.32
	T3-NaCl	0	<i>wsnp_Ex_c4185_7559420</i>	<i>Xcfd71</i>	2.55	4.41	0.82
<i>QSh.cau-5A</i>	T2-NaCl	205	<i>wsnp_Ex_rep_c101994_87256479</i>	<i>wsnp_Ex_c23787_33024604</i>	2.74	5.84	-1.26
<i>QSh.cau-6B</i>	T3-CK	12	<i>wsnp_Ex_c14530_22549132</i>	<i>wsnp_Ex_c14530_22549132</i>	4.65	7.26	-1.21
	T2-CK	18	<i>wsnp_Ex_c33113_41653134</i>	<i>wsnp_Ra_c25255_34824465</i>	3.65	6.67	-1.35
<i>QSh.cau-6D</i>	T2-NaCl	30	<i>Xpsp3200</i>	<i>Xwmc671</i>	2.61	11.23	1.73
<i>QSh.cau-7A</i>	T3-NaCl	92	<i>wsnp_Ku_c44600_51841068</i>	<i>wsnp_Ex_c12102_19361467</i>	3.44	6.09	0.97
<i>QSh.cau-7BS</i>	T1-NaCl	96	<i>wsnp_Ex_c52527_56097039</i>	<i>wsnp_JD_rep_c65181_41511534</i>	3.26	5.80	-1.10
	T2-NaCl	104	<i>Xgwm333</i>	<i>2ABD7ABD_wsnp_BE443010B_Ta_2_1</i>	2.72	3.55	-0.97
	T3-NaCl	102	<i>Xgwm333</i>	<i>2ABD7ABD_wsnp_BE443010B_Ta_2_1</i>	2.92	3.89	-0.76
<i>QSh.cau-7BL</i>	T1-CK	6	<i>7AB_wsnp_BE443521B_Ta_2_1</i>	<i>wsnp_Ex_rep_c105131_89643770</i>	2.79	6.83	-1.25
分蘖数 Tiller number							
<i>QTn.cau-2B</i>	T1-CK	10	<i>Xbarc318</i>	<i>wsnp_Ex_c10596_17293363</i>	2.64	2.70	0.21
	T3-CK	15	<i>wsnp_Ex_c10596_17293363</i>	<i>wsnp_Ex_c4349_7841003</i>	3.30	5.19	0.16
<i>QTn.cau-2D</i>	T1-NaCl	75	<i>wsnp_Ex_c2251_4218338</i>	<i>wsnp_Ex_rep_c68555_67394261</i>	4.30	6.38	-0.19
<i>QTn.cau-3B.1</i>	T1-CK	23	<i>wsnp_Ra_rep_c69820_67401482</i>	<i>gwm533.1</i>	2.78	4.76	0.28
	T1-NaCl	25	<i>wsnp_Ra_rep_c69820_67401482</i>	<i>gwm533.1</i>	9.45	15.41	0.29
<i>QTn.cau-3B.2</i> ^[13]	T2-NaCl	67	<i>wsnp_CAP11_c232_211960</i>	<i>Xgwm533.2</i>	3.19	7.30	0.14
	T3-NaCl	60	<i>wsnp_CAP11_c232_211960</i>	<i>Xgwm533.2</i>	2.65	3.52	0.11
<i>QTn.cau-4AL</i>	T3-CK	21	<i>wsnp_Ex_c41313_48161689</i>	<i>wsnp_Ex_c26740_35969367</i>	3.64	5.98	0.18
<i>QTn.cau-4B</i>	T1-NaCl	100	<i>Xgwm513</i>	<i>wsnp_Ex_c40815_47789152</i>	2.61	4.40	0.16
<i>QTn.cau-5A</i>	T3-CK	43	<i>Xcfa2250</i>	<i>Xbarc186</i>	2.92	4.66	0.15
<i>QTn.cau-5B.1</i>	T1-NaCl	128	<i>wsnp_JD_c2415_3292425</i>	<i>wsnp_Ku_c21770_31551190</i>	2.64	3.70	0.14
<i>QTn.cau-5B.2</i>	T1-CK	185	<i>wsnp_Ex_c8019_13598348</i>	<i>wsnp_RFL_Contig2791_2558632</i>	3.17	7.67	0.36
	T3-NaCl	180	<i>wsnp_Ex_c8019_13598348</i>	<i>wsnp_RFL_Contig2791_2558632</i>	5.63	10.08	0.18
<i>QTn.cau-7A</i>	T3-NaCl	72	<i>Xcau31</i>	<i>wsnp_Ex_c42836_49314564</i>	3.13	5.23	0.13
<i>QTn.cau-7BS.1</i>	T1-CK	79	<i>Xgwm46.2</i>	<i>wsnp_Ku_c26213_36167499</i>	8.71	16.96	0.53
	T2-CK	99	<i>7ABD_wsnp_be442619B_Ta_2_1</i>	<i>Xgwm333</i>	3.09	7.34	0.27
	T3-CK	96	<i>wsnp_Ex_c52527_56097039</i>	<i>wsnp_JD_rep_c65181_41511534</i>	11.20	19.00	0.31
	T1-NaCl	79	<i>Xgwm46.2</i>	<i>wsnp_Ku_c26213_36167499</i>	6.64	10.54	0.24
	T2-NaCl	96	<i>wsnp_Ex_c52527_56097039</i>	<i>wsnp_JD_rep_c65181_41511534</i>	2.51	5.31	0.12
<i>QTn.cau-7BS.2</i>	T3-CK	116	<i>wsnp_Ex_c47153_52447514</i>	<i>wsnp_RFL_Contig3405_3533915</i>	5.27	8.67	-0.21
<i>QTn.cau-7DS</i>	T1-NaCl	16	<i>Xcau55</i>	<i>wsnp_Ex_c1755_3320389</i>	2.77	3.93	0.15
最大根长 Maximum root length							
<i>QMrI.cau-2A</i>	T2-CK	125	<i>wsnp_Ku_c3907_7157334</i>	<i>Xgwm473</i>	3.67	7.49	3.77
	T3-CK	127	<i>Xgwm473</i>	<i>wsnp_CAP8_c607_445315</i>	5.91	7.67	3.02
<i>QMrI.cau-2B</i>	T1-NaCl	122	<i>wsnp_Ex_c3233_5962513</i>	<i>wsnp_Ex_rep_c67543_66165372</i>	3.17	10.18	1.50
<i>QMrI.cau-3D</i>	T2-NaCl	116	<i>wsnp_Ex_c8409_14170476</i>	<i>Xgwm183</i>	2.58	8.38	1.47
<i>QMrI.cau-4AS</i>	T3-CK	24	<i>4ABD_wsnp_BM138178A_Ta_2_1</i>	<i>wsnp_Ex_c44587_50598716</i>	2.68	3.17	1.94
	T1-CK	23	<i>wsnp_Ex_rep_c67145_65628860</i>	<i>4ABD_wsnp_BM138178A_Ta_2_1</i>	3.17	6.18	4.16
<i>QMrI.cau-5B</i>	T1-CK	62	<i>wsnp_Ex_c12029_19258493</i>	<i>wsnp_Ex_c17450_26162037</i>	4.35	8.75	-4.92
<i>QMrI.cau-5D</i>	T3-CK	38	<i>wsnp_Ex_rep_c67164_65655648</i>	<i>Xgwm159.3</i>	5.96	7.14	-2.91

<i>QMrI.cau-6A</i>	T3-NaCl	49	<i>wsnp_Ku_c14219_22455933</i>	<i>wsnp_Ex_c6870_11844501</i>	2.97	5.65	-1.14
<i>QMrI.cau-7A1</i>	T3-CK	69	<i>wsnp_Ex_c29371_38412298</i>	<i>wsnp_Ex_c17693_26439725</i>	4.98	5.85	2.68
<i>QMrI.cau-7A2</i>	T3-CK	91	<i>wsnp_Ex_c5177_9174930</i>	<i>wsnp_Ra_c10878_17788898</i>	5.45	6.47	2.82
	T2-CK	92	<i>wsnp_Ku_c44600_51841068</i>	<i>wsnp_Ex_c12102_19361467</i>	3.46	7.19	3.85
<i>QMrI.cau-7BS</i> ^[15]	T2-CK	89	<i>wsnp_Ex_rep_c66351_64532511</i>	<i>7BD_wsnp_CD454314B_Ta_2_1</i>	3.33	7.12	-3.67
	T3-CK	100	<i>7ABD_wsnp_be442619B_Ta_2_1</i>	<i>Xgwm333</i>	7.59	9.41	-3.35
根数 Root number							
<i>QRn.cau-2A</i>	T2-NaCl	1	<i>wsnp_Ku_c23598_33524490</i>	<i>Xbarc124</i>	2.57	3.39	0.49
	T3-NaCl	3	<i>wsnp_Ku_c23598_33524490</i>	<i>Xbarc124</i>	2.80	2.79	0.27
	T1-NaCl	14	<i>wsnp_RFL_Contig1951_1127302</i>	<i>wsnp_Ex_c101374_86744680</i>	3.08	9.38	0.65
<i>QRn.cau-2B.1</i> ^[15]	T3-CK	0	<i>wsnp_Ra_c265_560747</i>	<i>wsnp_Ex_c14711_22788586</i>	2.62	4.88	0.37
<i>QRn.cau-2B.2</i>	T2-NaCl	71	<i>wsnp_Ex_c3044_5620102</i>	<i>wsnp_Ex_c7003_12065567</i>	2.51	5.56	0.64
	T3-NaCl	78	<i>wsnp_CAP11_rep_c4012_1894511</i>	<i>2ABD_wsnp_BE445278B_Ta_2_1</i>	3.29	5.36	0.37
<i>QRn.cau-3A</i>	T3-NaCl	61	<i>wsnp_Ex_c25668_34932304</i>	<i>wsnp_Ku_rep_c68484_67499824</i>	3.56	9.96	0.56
<i>QRn.cau-5A</i>	T3-CK	129	<i>wsnp_Ex_c27298_36506245</i>	<i>wsnp_Ex_c31914_40647363</i>	2.51	4.73	-0.37
	T3-NaCl	148	<i>wsnp_Ra_c17216_26044790</i>	<i>wsnp_RFL_Contig3939_4369467</i>	2.60	4.16	-0.32
	T1-NaCl	170	<i>wsnp_Ex_c53983_57033048</i>	<i>wsnp_Ex_c53983_57032473</i>	2.76	5.04	-0.48
<i>QRn.cau-6B</i>	T2-NaCl	89	<i>wsnp_Ra_c27839_37354085</i>	<i>wsnp_Ex_c6186_10806657</i>	3.50	7.92	-0.76
地上部鲜重 Shoot fresh weight							
<i>QSfw.cau-1B.1</i>	T2-CK	9	<i>Xcau39</i>	<i>1BD_wsnp_BE637971B_Ta_1_20</i>	2.50	5.30	0.30
	T1-CK	12	<i>1BD_wsnp_BE637971B_Ta_1_20</i>	<i>wsnp_Ex_c20975_30093113</i>	4.17	8.79	0.33
	T3-CK	11	<i>1BD_wsnp_BE637971B_Ta_1_20</i>	<i>wsnp_Ex_c20975_30093113</i>	4.26	7.01	0.20
	T3-NaCl	11	<i>1BD_wsnp_BE637971B_Ta_1_20</i>	<i>wsnp_Ex_c20975_30093113</i>	2.55	4.25	0.05
<i>QSfw.cau-1B.2</i>	T1-CK	98	<i>wsnp_Ku_rep_c107952_93214466</i>	<i>wsnp_Ex_c13878_21738866</i>	5.68	3.57	-0.19
	T3-CK	97	<i>wsnp_Ku_rep_c107952_93214466</i>	<i>wsnp_Ex_c13878_21738866</i>	2.87	4.73	-0.14
	T3-NaCl	108	<i>wsnp_Ex_c13878_21738866</i>	<i>Xbarc133</i>	3.12	5.30	-0.05
<i>QSfw.cau-2A.1</i>	T3-NaCl	112	<i>wsnp_Ex_c16677_25220222</i>	<i>wsnp_JD_c6436_7600132</i>	4.90	8.90	0.07
<i>QSfw.cau-2A.2</i>	T3-CK	132	<i>wsnp_Ex_c2337_4379619</i>	<i>2ABD_wsnp_BE406351A_Ta_2_2</i>	2.75	4.46	0.13
<i>QSfw.cau-2B</i>	T2-NaCl	163	<i>wsnp_CAP7_c317_172502</i>	<i>wsnp_Ex_c45468_51254832</i>	2.61	8.59	0.12
<i>QSfw.cau-3B</i>	T3-NaCl	235	<i>wsnp_Ex_c3907_7088011</i>	<i>wsnp_Ra_c67016_65144188</i>	2.65	8.42	-0.07
<i>QSfw.cau-5A.1</i>	T3-CK	128	<i>wsnp_CAP8_rep_c5486_2606556</i>	<i>wsnp_Ex_c27298_36506245</i>	5.07	8.57	-0.19
<i>QSfw.cau-5A.2</i>	T2-NaCl	205	<i>wsnp_Ex_rep_c101994_87256479</i>	<i>wsnp_Ex_c23787_33024604</i>	3.58	8.15	-0.12
<i>QSfw.cau-5B</i>	T1-NaCl	196	<i>wsnp_Ex_c8019_13598348</i>	<i>wsnp_RFL_Contig2791_2558632</i>	2.91	12.48	0.13
<i>QSfw.cau-6B.1</i> ^[16]	T1-CK	64	<i>wsnp_Ra_rep_c70110_67803925</i>	<i>Xbarc1097</i>	2.51	3.15	-0.17
	T2-CK	59	<i>wsnp_Ra_rep_c70110_67803925</i>	<i>Xbarc1097</i>	2.59	6.16	-0.27
	T2-NaCl	59	<i>wsnp_Ra_rep_c70110_67803925</i>	<i>Xbarc1097</i>	3.48	7.65	-0.12
<i>QSfw.cau-6B</i>	T1-CK	83	<i>Xcfa2110</i>	<i>wsnp_Ex_c41790_48535809</i>	2.53	5.71	-0.23
<i>QSfw.cau-7BL</i>	T1-NaCl	61	<i>wsnp_BF483039A_Ta_2_1</i>	<i>wsnp_Ex_c3930_7127883</i>	3.19	6.48	0.10
根鲜重 Root fresh weight							
<i>QRfw.cau-1D</i>	T2-NaCl	28	<i>wsnp_CAP11_c2307_1200406</i>	<i>wsnp_Ex_c7252_12454704</i>	2.79	8.35	0.06
<i>QRfw.cau-2A</i>	T3-CK	101	<i>wsnp_Ex_c4847_8646784</i>	<i>wsnp_Ex_c36242_44232305</i>	2.46	4.83	0.06
<i>QRfw.cau-3B</i>	T1-NaCl	263	<i>wsnp_Ra_c7158_12394405</i>	<i>Xbarc77</i>	2.67	4.69	0.05
<i>QRfw.cau-5A</i>	T2-NaCl	153	<i>wsnp_RFL_Contig3939_4369467</i>	<i>wsnp_Ex_c9927_16346100</i>	3.75	13.14	0.08
<i>QRfw.cau-5B.1</i>	T1-CK	69	<i>wsnp_Ex_c10842_17637744</i>	<i>Xgwm159.1</i>	2.45	5.28	-0.13
<i>QRfw.cau-5B.2</i>	T2-NaCl	127	<i>wsnp_Ex_c21625_30775155</i>	<i>wsnp_JD_c2415_3292425</i>	3.58	8.45	0.07
<i>QRfw.cau-7BS</i>	T1-NaCl	71	<i>Xgwm573</i>	<i>Xgwm46.2</i>	5.34	9.98	-0.08
	T3-NaCl	109	<i>wsnp_Ex_c5270_9324025</i>	<i>6ABD7ABD_wsnp_BE498323B_Ta_2_1</i>	2.53	8.60	-0.04
	T2-NaCl	110	<i>6ABD7ABD_wsnp_BE498323B_Ta_2_1</i>	<i>wsnp_Ex_c33461_41945399</i>	2.66	3.67	-0.04
<i>QRfw.cau-7BL</i>	T2-NaCl	64	<i>wsnp_Ex_c16577_25095267</i>	<i>wsnp_CAP11_c639_424059</i>	2.59	4.59	0.05
	T1-NaCl	63	<i>wsnp_Ex_c5098_9047611</i>	<i>wsnp_Ex_c16577_25095267</i>	5.03	8.89	0.07
总鲜重 Total fresh weight							
<i>QTfw.cau-1D</i>	T2-NaCl	37	<i>wsnp_Ex_c7252_12454704</i>	<i>Xcau12</i>	2.61	8.60	0.16
	T3-NaCl	21	<i>1BD_wsnp_BE637971D_Ta_2_3</i>	<i>wsnp_CAP11_c2307_1200406</i>	2.55	7.12	0.09
<i>QTfw.cau-1B</i>	T1-CK	7	<i>Xcau39</i>	<i>1BD_wsnp_BE637971B_Ta_1_20</i>	3.82	8.56	0.47
	T2-CK	9	<i>Xcau39</i>	<i>1BD_wsnp_BE637971B_Ta_1_20</i>	2.90	5.28	0.45
	T3-CK	11	<i>1BD_wsnp_BE637971B_Ta_1_20</i>	<i>wsnp_Ex_c20975_30093113</i>	3.03	5.32	0.23
<i>QTfw.cau-2A</i>	T3-NaCl	112	<i>wsnp_Ex_c16677_25220222</i>	<i>wsnp_JD_c6436_7600132</i>	6.22	11.87	0.12
<i>QTfw.cau-2B</i>	T2-NaCl	163	<i>wsnp_CAP7_c317_172502</i>	<i>wsnp_Ex_c45468_51254832</i>	3.35	9.36	0.16
<i>QTfw.cau-5A.1</i>	T1-NaCl	58	<i>wsnp_Ex_c19820_28829623</i>	<i>wsnp_Ku_c11110_18216209</i>	2.65	6.89	-0.14

<i>QTfw.cau-5A.2</i>	T3-CK	128	<i>wsnp_CAP8_rep_c5486_2606556</i>	<i>wsnp_Ex_c27298_36506245</i>	3.84	6.90	-0.22
<i>QTfw.cau-5B</i>	T1-NaCl	199	<i>wsnp_Ex_c8019_13598348</i>	<i>wsnp_RFL_Contig2791_2558632</i>	3.51	11.45	0.18
<i>QTfw.cau-6B</i> ^[16]	T2-NaCl	53	<i>Xcfd190</i>	<i>Xbarc211</i>	3.31	9.35	-0.17
	T2-CK	59	<i>wsnp_Ra_rep_c70110_67803925</i>	<i>Xbarc1097</i>	2.86	4.46	-0.35
	T1-CK	85	<i>Xcfa2110</i>	<i>wsnp_Ex_c41790_48535809</i>	2.55	5.76	-0.34
<i>QTfw.cau-7BL</i>	T1-NaCl	61	<i>wsnp_BF483039A-Ta_2_1</i>	<i>wsnp_Ex_c3930_7127883</i>	5.72	10.98	0.17

T1、T2 和 T3 表示水培时间，依次是 2013 年 3 月 14 日至 4 月 9 日、4 月 22 日至 5 月 19 日和 9 月 25 日至 10 月 26 日，CK 和 NaCl 分别表示正常水培和 NaCl 胁迫水培处理；加性效应正值表示增加效应的位点来自燕大 1817，负值表示增加效应的位点来自北农 6 号。加粗体 QTL 为已报道的位点，右上标为文献号。

“Env.” indicates environment of QTL identification, which is the combination of hydroponic-cultural period (T1 for March 14–April 9, T2 for April 22–May 19, and T3 for September 25–October 26, 2013) and stress treatment (CK for normal hydroponic culture and NaCl-stress treatment); “Pos.” indicates locus position on the linkage group; “PVE” is the abbreviation of phenotypic variance explained; “A” is the additive effect of a QTL, in which the positive and negative value indicates an allele to increase the phenotype is from Yanda 1817 and Beining 6, respectively. A bold QTL indicates that it has been reported, marked with a superscript reference code.

共检测到 13 个控制分蘖数的 QTL，分别位于 2B、2D、3B、4AL、4B、5A、5B、7A、7B 和 7D 染色体上，表型变异解释率为 2.70%~19.00%。其中 *QTn.cau-7BS.1* 为稳定的主效 QTL，在所有环境中均被检测到，解释 5.31%~19.00% 的表型变异，其增效效应来自燕大 1817。

共检测到 10 个控制最大根长的 QTL，分别位于 2A、2B、3D、4A、5B、5D、6A、7A 和 7BS 染色体上，单个 QTL 解释 3.17%~10.18% 的表型变异。其中，*QMrl.cau-2A*、*QMrl.cau-4AS*、*QMrl.cau-7A.2* 和 *QMrl.cau-7BS* 能够在两种正常水培条件下被检测到。

有 6 个控制根数的 QTL 被检测到，分别位于染色体 2A、2B、3A、5A 和 6B 上，单个 QTL 解释 2.79%~9.96% 的表型变异率。其中 *QRn.cau-2A* 是盐胁迫条件下特异表达的 QTL，在所有盐胁迫条件下均被检测到，其增效效应来自于燕大 1817；*QRn.cau-5A* 在 3 种不同环境下被检测到，其增效效应来自北农 6 号。

检测到 12 个显著控制地上部鲜重的 QTL，分别位于 1B、2A、2B、3B、5A、5B、6B 和 7B 染色体上，单个 QTL 解释 3.15%~12.48% 的表型变异。其中，*QSfw.cau-1B.1* 在 4 个环境(3 个正常水培和 1 个盐胁迫)中被检测到，其增效效应也来自燕大 1817；*QSfw.cau-1B.2* 和 *QSfw.cau-6B.1* 在 3 个不同环境中被检测到，增效效应都来自北农 6 号。

有 8 个显著控制根鲜重的 QTL 被检测到，分别位于 1D、2A、3B、5A、5B 和 7B 染色体上，单个 QTL 解释 3.67%~13.14% 的表型变异。其中 *QRfw.cau-7BS* 在 3 个、*QRfw.cau-7BL* 在 2 个盐胁迫条件下被检测到，表明两者为盐胁迫条件下特异表达 QTL，其增效效应分别来自北农 6 号和燕大 1817。

共检测到 9 个控制总鲜重的 QTL，分别位于 1D、1B、2A、2B、5A、5B、6B 和 7B 染色体上，单个 QTL 解释 4.46%~11.87% 的表型变异。其中，*QTfw.cau-1B* 在所有正常水培条件下均被检测到，其增效效应来自于燕大 1817；另外 *QTfw.cau-6B* 能够在 3 个不同的环境条件下被检测到，其增效效应来自北农 6 号。

3 讨论

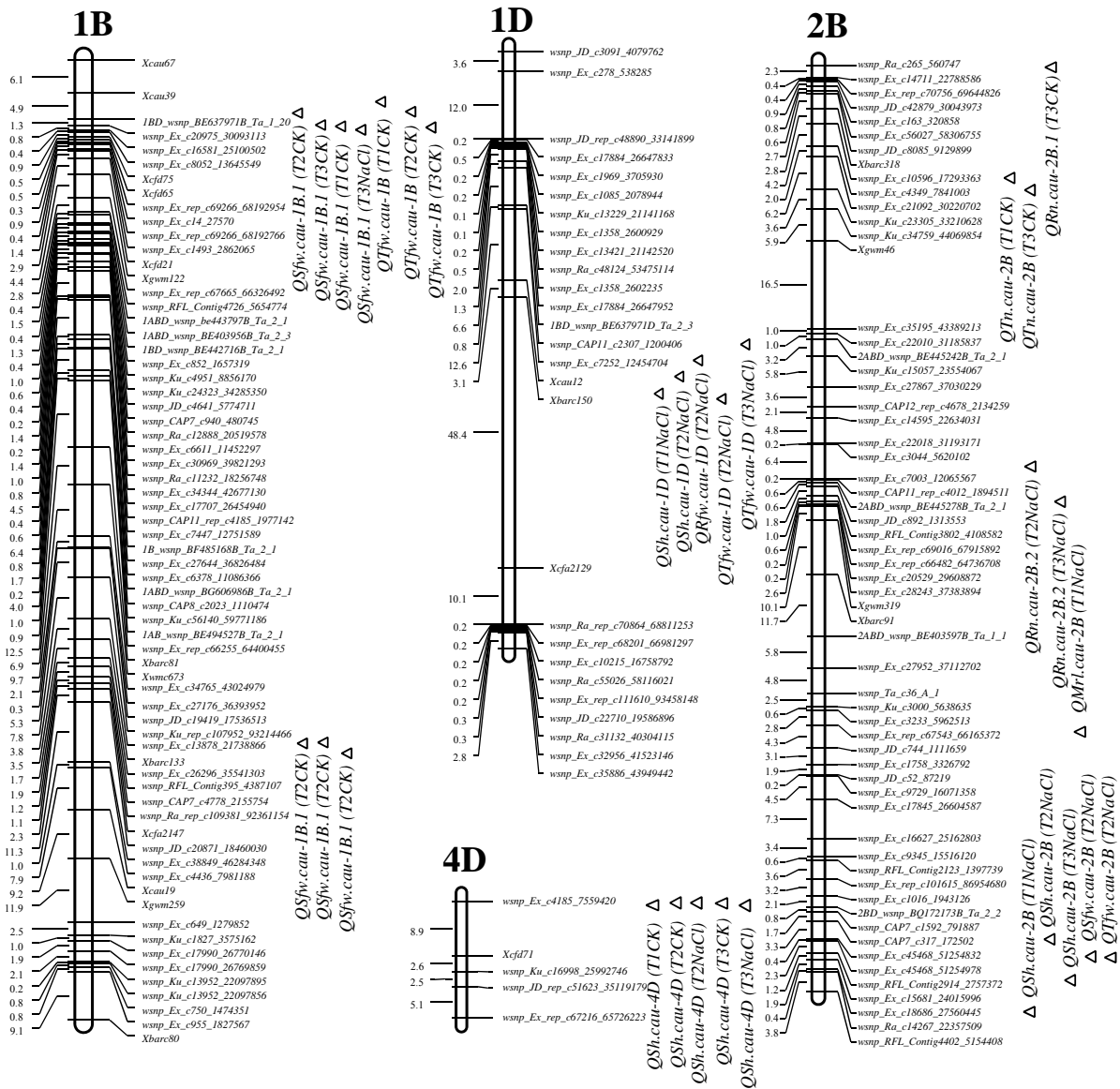
3.1 耐盐相关性状的复杂性

植物的耐盐性是受多基因控制和环境影响的数量性状，其遗传与调控机制非常复杂^[4,17-19]，其中 SOS 途径、水杨酸途径和脱毒反应系统等参与了植物对盐分的感知和抗性^[20-21]。用来评价品种耐盐性的鉴定指标多种多样，如海水胁迫下小麦发芽率和芽长^[22]、植株的 K^+/Na^+ 比例^[23-24]。本研究观测了小麦正常水培和盐胁迫条件下的 7 个苗期性状，发现大部分苗期性状在 RIL 群体中呈现标准的正态分布(偏度和峰度值的绝对值小于 1)，多数性状表现连续变异，并有明显的超亲分离现象。这进一步说明小麦品种对盐胁迫的响应受多个遗传位点控制，利用全基因组高密度遗传连锁图谱可以定位与盐胁迫抗性相关的基因/QTL。在 7 个苗期性状中，有 5 个性状在盐胁迫条件下的遗传力小于对照条件下的遗传力，表明在盐胁迫条件下，这些性状受环境条件的影响更大。本研究鉴定出少数稳定表达的耐盐主效 QTL，可进一步进行遗传剖析和精细定位，并在分子育种中加以利用；而更多位点只在单一环境中被检测到，且多数为微效 QTL，也为耐盐

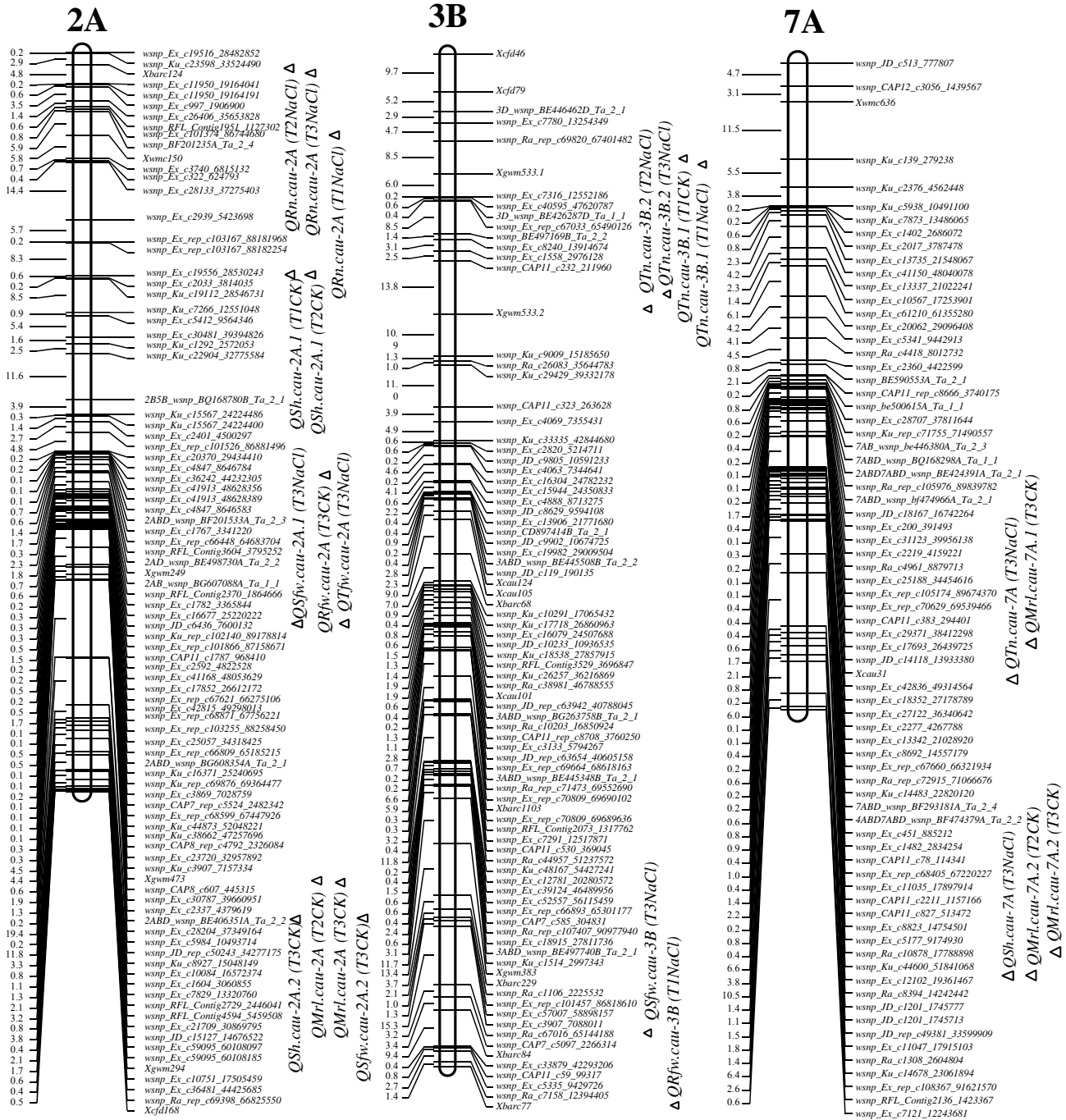
性的遗传解析提出了挑战。

3.2 环境特异表达耐盐性 QTL

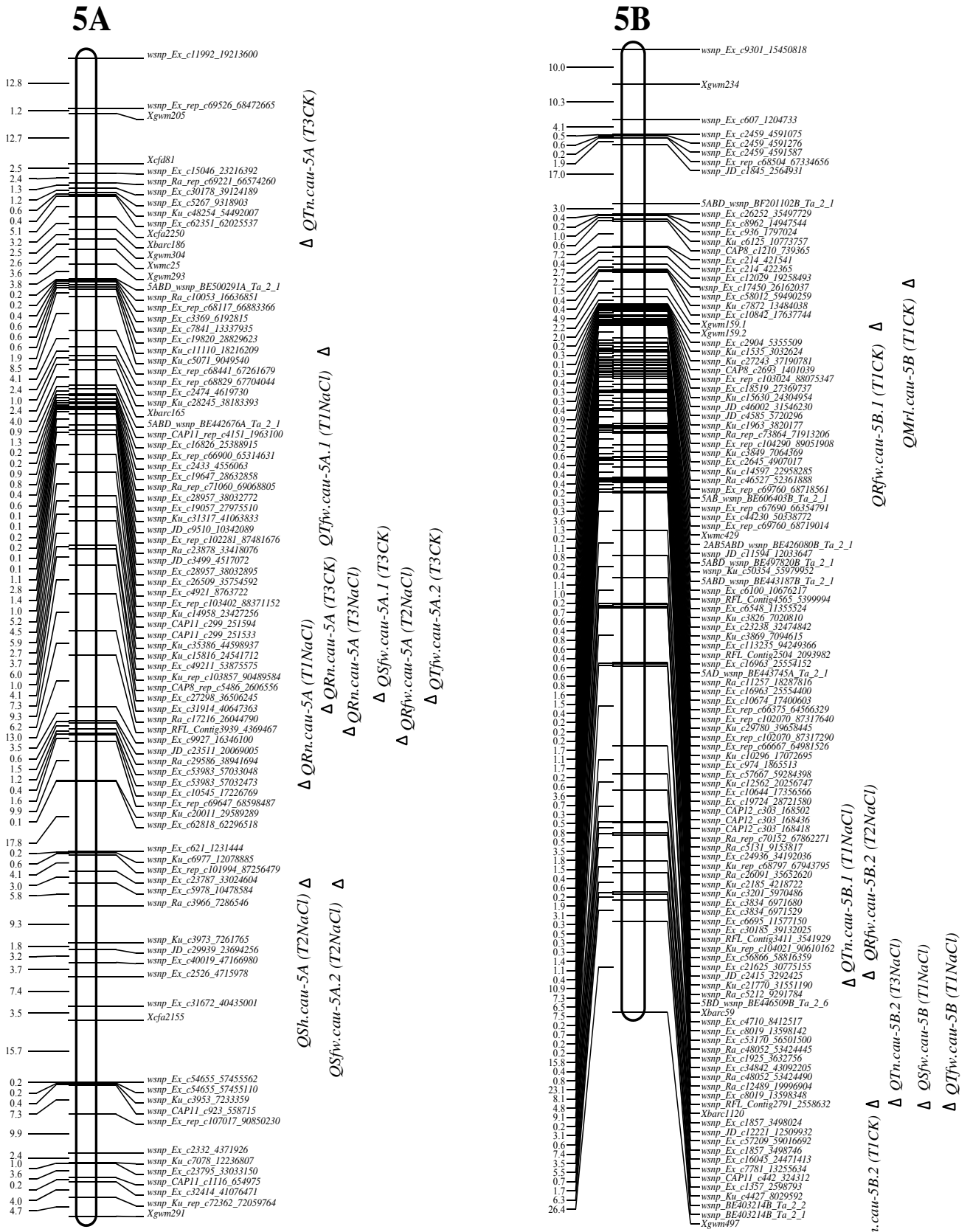
小麦苗期耐盐性状相关 QTL 的定位多数是在一种环境条件下进行正常或盐胁迫处理^[9, 16, 25]。本研究利用正常和盐胁迫水培条件，在 2013 年的 3 个不同时间段重复实验，评价同一群体的苗期耐盐性，不但对发现的耐盐性 QTL 的真实性进行了验证，而且还可以判断这些 QTL 是否为正常或盐胁迫条件下具有特异调控作用的位点。在玉米^[26]和水稻^[27]上也曾报道过不同环境条件下的特异表达 QTL。我们把在多个环境下检测到的 QTL 分为 3 类，第 1 类是在正常水培和盐胁迫条件下均表达的 QTL，例如与苗高相关的 *QSh.cau-4D* 和与分蘖数相关的 *QTn.cau-7BS.1*，它们分别在 5 个和 6 个环境中被检测到，说明其可能是与生长发育相关的稳定表达 QTL，对盐胁迫的响应比较迟钝，应予以重点关注；第 2 类是只在盐胁迫条件下表达的 QTL，包括与苗高相关的 *QSh.cau-2B* 和 *QSh.cau-7BS*、与根数相关的 *QRn.cau-2A* 及与根鲜重相关的 *QRfw.cau-7BS*，这些位点与盐胁迫抗性有关，值得深入研究；第 3 类是只在正常水培条件下表达的 QTL，如与总鲜重相关的 *QTfw.cau-1B*，可能是对盐胁迫敏感的位点。本研究检测到的上述 QTL 在不同的环境条件下对苗期盐胁迫具有不同的反应，提示在小麦耐盐性育种中应考虑不同性状或土壤条件的实际情况，选择更适宜的分子标记用于辅助育种。



(图 2)



(图2)



(图 2)

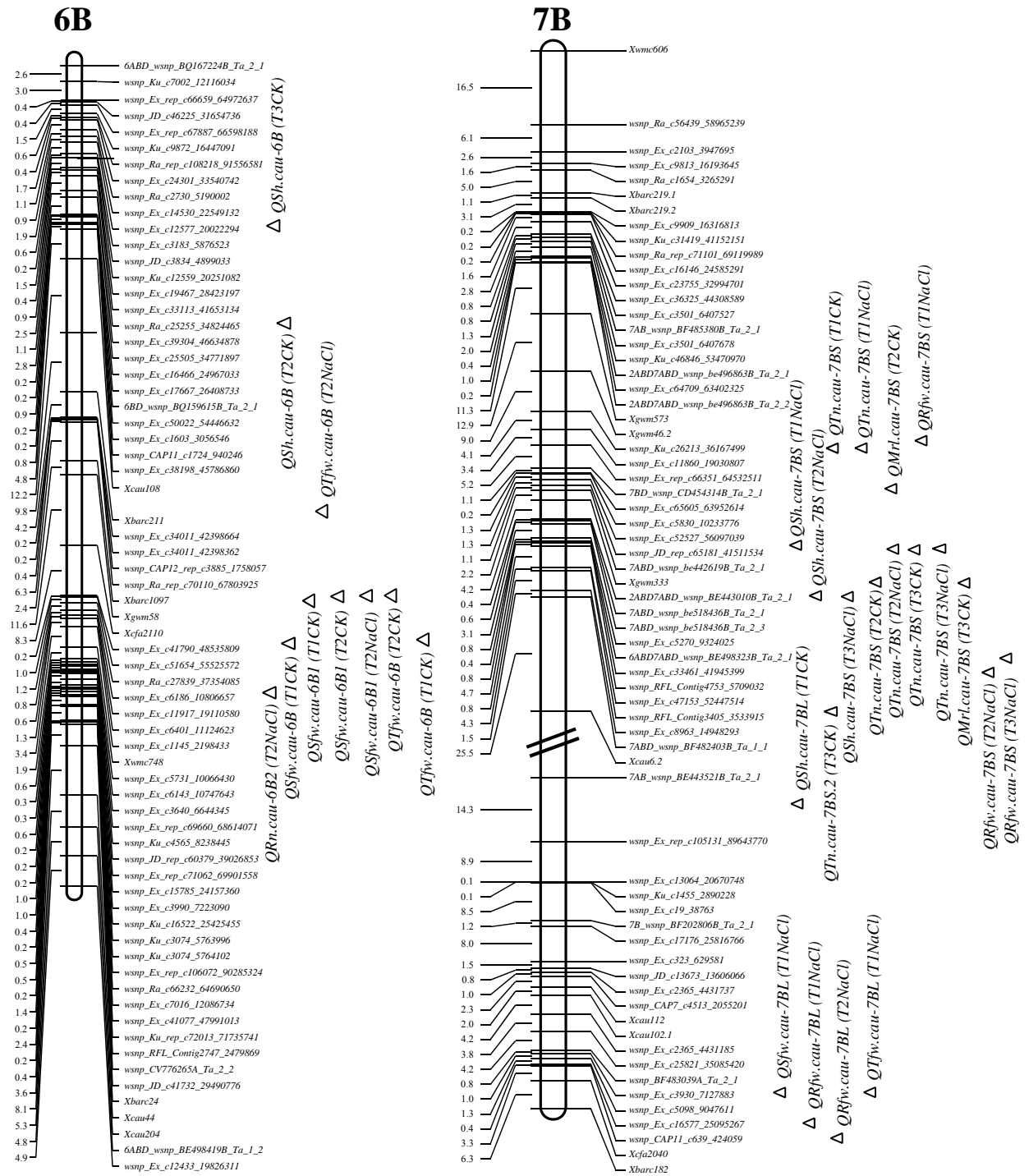


图 2 燕大 1817/北农 6 号重组自交系群体中控制苗期性状 QTL 的分布
 Fig. 2 Distribution of QTLs for seedling traits in the RILs of Yanda 1817/Beinong 6

只展示包含多于 3 个 QTL 的染色体, Δ 示 LOD 值最大处。

The map is composed of chromosomes containing more than three QTLs. The triangle symbol shows the position with maximum LOD.

3.3 耐盐性主效 QTL 位点的比较分析

本研究将控制苗高的一个主效位点 *QSh.cau-4D* 定位在 4D 染色体短臂的末端, 该位点也同时控制燕大 1817×北农 6 号 RIL 群体成熟期株高(未发表), 表明其对株高的影响在苗期就已经发挥作用。吴儒刚等^[14]在两个环境里定位到控制苗高的主效位点 *QSH4D*, 遗传贡献率分别为 17.90%和 22.96%, 也位于 4D 染色体短臂的末端, 可能与本研究定位的 *QSH4D* 是同一个 QTL。由于小麦 4D 染色体末端存在控制株高的主

效基因 *Rht-D1*, 推测苗高位点 *QSh.cau-4D* 是该矮秆基因的作用。另外, Huang 等^[13]在 2BL 染色体臂的末端定位到一个控制株高的 QTL, 与 *QSh.cau-2B* 可能是同一个位点。分蘖數位点 *QTn.cau-7BS.1* 能够在所有的 6 个环境中被检测到, 可解释 5.31%~16.96% 变异率, 是一个稳定的主效 QTL, 在已有的报道中无论是苗期还是成熟期都没有在该区间发现分蘖数相关的 QTL, 所以此位点很可能是一个控制小麦分蘖数的新 QTL。Huang 等^[13]也在 3B 染色体上定位到一个控制分蘖数的 QTL, 同样与标记 *Xgwm533.2* 紧密连锁, 表明与 *QTn.cau-3B.2* 是同一个控制分蘖数的 QTL。Zhang 等^[15]在 7BS 定位到一个控制最长根长的 QTL, 在 5A 染色体上定位到一个控制根数的 QTL, 分别与 *QMrl.cau-7BS* 和 *QRn.cau-5A* 位于相同的遗传区间内, 表明它们可能是相同的 QTL。在正常水培环境下, 控制生物量(总鲜重)的 QTL *QTfw.cau-1B* 被定位在 1BS 末端; 北农 6 号是 1BL/1RS 染色体易位系, 从 1B 染色体的遗传连锁图谱和这个 QTL 的位置判断, 该生物量相关 QTL 来源于黑麦 1RS 染色体, 这与 1BL/1RS 染色体易位系具有高的生物量和产量潜力相一致。Masoudi 等^[16]也在 1B 染色体上定位到 2 个控制小麦苗期生物量的 QTL, 但其所在的遗传区间分别为 125.7~139.1 cM 和 184.4~194.3 cM, 位于 1B 染色体的长臂上, 与本研究定位到的 QTL 不同, 但是 Masoudi 等^[16]在 6B 上定位到的 QTL (72.3~77.9 cM) 与 *QSfw.cau-6B.1* 位于相同的遗传位置, 可能为同一个位点。本研究在 3 个盐胁迫条件下检测到稳定位点 *QSh.cau-7BS* 和 *QRfw.cau-7BS*, 位于相同的染色体区间, 分别控制苗高和根鲜重, 可能为相同位点, 并且是一个未曾报道的耐盐性新 QTL。另外, 分别与苗高和根数相关的 *QSh.cau-2B* 和 *QRn.cau-2A* 也未见报道, 是本研究新定位的 QTL。

3.4 骨干亲本燕大 1817 的繁茂性和抗逆性的遗传基础

来源于地方品种的燕大 1817 是著名的小麦育种骨干亲本之一^[28], 具有抗寒、耐旱、耐瘠、生长繁茂、成穗多、适应性强等特点^[29]。胜利麦×燕大 1817 杂交组合是在 20 世纪 50 年代选育出品种最多、适应性较广的杂交组合, 是北部冬麦区小麦品种遗传改良的基础组合, 其后代分布于北方冬麦区, 特别是北部冬麦区, 具有繁茂、抗逆性好的特点。利用全基因组 SSR 标记对胜利麦×燕大 1817 杂交组合后代衍生品种进行遗传贡献率分析发现, 不论在全基因组水平还是在部分同源群不同染色体组水平, 胜利麦对其后代衍生品种遗传贡献率(43.6%)均高于燕大 1817 (26.8%)^[30]。胜利麦除了提供抗锈性之外, 还更多地贡献了早熟和丰产性, 而燕大 1817 的部分染色体或基因组区段对其后代衍生品种抗逆性可能具有较大的贡献。本研究共定位 69 个与盐胁迫相关的 QTL, 在其中 2/3 的位点(46 个)上, 增效效应来自燕大 1817, 说明燕大 1817 具有更好的抗逆性; 此外, 还发现一个源自燕大 1817 的控制小麦多分蘖数的新主效 QTL (*QTn.cau-7BS.1*), 可能与燕大 1817 及其后代衍生品种较好的繁茂性有关。来自燕大 1817 的其他多个耐盐性 QTL, 如 *QSh.cau-7BS*、*QRfw.cau-7BS*、*QSh.cau-2B* 和 *QRn.cau-2A*, 与该骨干亲本分蘖多、根多和根生物量大(根鲜重高)的表型相符, 是其繁茂性好、抗逆性强的遗传基础。

4 结论

利用骨干亲本燕大 1817 与高产小麦品系北农 6 号杂交育成重组自交系群体及其构建的高密度遗传连锁图谱, 采用完备复合区间作图法, 在 6 个时间-处理环境中共定位了 69 个控制小麦苗期形态学性状及响应盐胁迫的 QTL, 其中有 12 个为稳定 QTL, 在至少 3 个环境中被重复检测到, 还发现一些环境特异性表达的 QTL, 为进一步解析耐盐相关性状遗传机制及分子标记辅助选择育种奠定了基础。

References

- [1] Parida A K, Das A B. Salt tolerance and salinity effects on plants. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2005, 60: 324-349
- [2] Rogers M E, Craig A D, Munns R E, Colmer T D, Nichols P G H, Malcolm C V, Barrett-Lennard E G, Brown A J, Semple W S, Evans P M, Cowley K, Hughes S J, Snowball R, Bennett S J, Sweeney G C, Dear B S, Ewing M A. The potential for developing fodder plants for the salt-affected areas of southern and eastern Australia: an overview. *Aust J Exp Agric*, 2005, 45: 301-329
- [3] El-Hendawy S E, Hu Y C, Yakout G M, Awad A M, Hafiz S E, Schmidhalter U. Evaluating salt tolerance of wheat genotypes using multiple

parameters. *Eur J Agron*, 2005, 22: 243–253

- [4] Zhang X K, Lu G Y, Long W H, Zou X L, Li F, Nishio T. Recent progress in drought and salt tolerance studies in *Brassica* crops. *Breed Sci*, 2014, 64: 60–73
- [5] Tuberosa R, Salvi S. Dissecting QTLs for tolerance to drought and salinity. In: Jenks M, Hasegawa P, Jain S M eds. *Advances in Molecular Breeding toward Drought and Salt Tolerant Crops*. Springer, Netherlands, 2007. pp 381–411
- [6] 武玉清, 刘录祥, 郭会君, 赵林姝, 赵世荣. 小麦苗期耐盐相关性状的 QTL 分析. *核农学报*, 2007, 21: 545–549
Wu Y Q, Liu L X, Guo H J, Zhao L S, Zhao S R. Mapping QTL for salt tolerant traits in wheat. *J Nucl Agric Sci*, 2007, 21: 545–549 (in Chinese with English abstract)
- [7] 任永哲, 徐艳花, 贵祥卫, 王素平, 丁锦平, 张庆琛, 马原松, 裴冬丽. 盐胁迫下调控小麦苗期性状的 QTL 分析. *中国农业科学*, 2012, 45: 2793–2800
Ren Y Z, Xu Y H, Gui X W, Wang S P, Ding J P, Zhang Q C, Ma Y S, Pei D L. QTLs analysis of wheat seedling traits under salt stress. *Sci Agric Sin*, 2012, 45: 2793–2800 (in Chinese with English abstract)
- [8] Garcia-Suarez J V, Diaz de Leon J L, Roder M S. Identification of QTLs and associated molecular markers related to starch degradation in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) under saline stress. *Cereal Res Commun*, 2010, 38: 163–174
- [9] Xu Y, Li S, Li L, Zhang X, Xu H, An D. Mapping QTLs for salt tolerance with additive, epistatic and QTL × treatment interaction effects at seedling stage in wheat. *Plant Breed*, 2013, 132: 276–283
- [10] Genc Y, Oldach K, Verbyla A P, Lott G, Hassan M, Tester M, Wallwork H, McDonald G K. Sodium exclusion QTL associated with improved seedling growth in bread wheat under salinity stress. *Theor Appl Genet*, 2010, 121: 877–894
- [11] Wu Q H, Chen Y X, Zhou S H, Fu L, Chen J J, Xiao Y, Zhang D, Ouyang S H, Zhao X J, Cui Y, Zhang D Y, Liang Y, Wang Z Z, Xie J Z, Qin J X, Wang G X, Li D L, Huang Y L, Yu M H, Lu P, Wang L L, Wang L, Wang H, Dang C, Li J, Zhang Y, Peng H R, Yuan C G, You M S, Sun Q X, Wang J R, Wang L X, Luo M C, Han J, Liu Z Y. High-density genetic linkage map construction and QTL mapping of grain shape and size in the wheat population Yanda 1817 × Beinong 6. *PLoS One*, 2015, 10: e0118144
- [12] Li H H, Ye G Y, Wang J K. A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping. *Genetics*, 2007, 175: 361–374
- [13] Huang X Q, Coster H, Ganal M W, Roder M S. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2013, 106: 1379–1389
- [14] 吴儒刚, 陈广凤, 李冬梅, 田纪春. 盐胁迫下小麦幼苗相关性状 QTL 加性及其上位性效应分析. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 2015, 46: 652–657
Wu R G, Chen G F, Li D M, Tian J C. Analysis on quantitative trait loci additive and epistatic effects of wheat seedling under salt stress. *J Shandong Agric Univ (Nat Sci Edn)*, 2015, 46: 652–657 (in Chinese with English abstract)
- [15] Zhang H, Cui F, Wang L, Li J, Ding A M, Zhao C H, Bao Y G, Yang Q P, Wang H G. Conditional and unconditional QTL mapping of drought-tolerance-related traits of wheat seedling using two related RIL populations. *J Genet*, 2013, 92: 213–231
- [16] Masoudi B, Mardi M, Hervan E M, Bihamta M R, Naghavi M R, Nakhoda B, Amini A. QTL mapping of salt tolerance traits with different effects at the seedling stage of bread wheat. *Plant Mol Biol Rep*, 2015. 33: 1790–1803
- [17] Qiu Z, Guo J, Zhu A, Zhang L, Zhang M. Exogenous jasmonic acid can enhance tolerance of wheat seedlings to salt stress. *Ecotoxicol Environ Safety*, 2014, 104: 202–208
- [18] Xu Y F, An D G, Liu D C, Zhang A M, Xu H X, Li B. 2012. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL × treatment interactions for salt tolerance at seedling stage of wheat. *Euphytica*, 186: 233–245
- [19] Winicov I. New molecular approaches to improving salt tolerance in crop plants. *Ann Bot*, 1998, 82: 703–710
- [20] Martinez-Atienza J, Jiang X, Garciadeblas B, Mendoza I, Zhu J K, Pardo J M, Quintero F J. Conservation of the salt overly sensitive pathway in rice. *Plant Physiol*, 2007, 143: 1001–1012
- [21] Sun W, Xu X, Zhu H, Liu A, Liu L, Li J, Hua X. Comparative transcriptomic profiling of a salt-tolerant wild tomato species and a salt-sensitive tomato cultivar. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51: 997–1006
- [22] 吴纪中, 刘妍妍, 王冲, 沈振国, 蔡士宾, 张巧凤, 夏妍, 王桂萍, 陈亚华. 人工海水胁迫下小麦种质资源的耐盐性筛选与鉴定. *植物遗*

传资源学报, 2014, 15: 948–953

Wu J Z, Liu Y Y, Wang C, Shen Z G, Cai S B, Zhang Q F, Xia Y, Wang G P, Chen Y H. Screening and identification of wheat germplasm for salt tolerance using artificial sea water. *J Plant Genet Resour*, 2014, 15: 948–953 (in Chinese with English abstract)

- [23] Lindsay M P, Lagudah E S, Hare R A, Munns R. A locus for sodium exclusion (*Nax1*), a trait for salt tolerance, mapped in durum wheat. *Funct Plant Biol*, 2004, 31: 1105–1114
- [24] James R A, Davenport R, Munns R. Physiological characterization of two genes for Na⁺ exclusion in durum wheat, *Nax1* and *Nax2*. *Plant Physiol*, 2006, 142: 1537–1547
- [25] Azadi A, Mardi M, Hervan E M, Mohammadi S A, Moradi F, Tabatabaee M T, Pirseyedi S M, Ebrahimi M, Fayaz F, Kazemi M, Ashkani S, Nakhoda B, Mohammadi-Nejad G. QTL mapping of yield and yield components under normal and salt-stress conditions in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Mol Biol Rep*, 2015, 33: 102–120
- [26] Austin D F, Lee M. Detection of quantitative trait loci for grain yield and yield components in maize across generations in stress and nonstress environments. *Crop Sci*, 1998, 38: 1296–1308
- [27] 龚继明, 郑先武, 杜保兴, 钱前, 陈受宜, 朱立煌, 何平. 控制水稻重要农艺性状的 QTL 在盐胁迫与非胁迫条件下的对比研究. 中国科学(C 辑: 生命科学), 2000, 30: 561–569
- Gong J M, Zheng X W, Du B X, Qian Q, Chen S Y, Zhu L H, He P. Comparative study of QTL for rice important agronomic traits under normal and salt-stress conditions. *Sci China (Ser C)*, 2000, 30: 561–569 (in Chinese)
- [28] 金善宝. 中国小麦品种及其系谱. 北京: 农业出版社, 1983
- Jin S B. *Wheat Varieties and Their Pedigrees in China*. Beijing: Agriculture Press, 1983 (in Chinese)
- [29] 庄巧生. 中国小麦品种改良及其系谱分析. 北京: 农业出版社, 2003
- Zhuang Q S. *Chinese Wheat Improvement and Pedigree Analysis*. Beijing: China Agriculture Press, 2003 (in Chinese)
- [30] 韩俊, 张连松, 李静婷, 石丽娟, 解超杰, 尤明山, 杨作民, 刘广田, 孙其信, 刘志勇. 小麦骨干亲本“胜利麦/燕大 1817”杂交组合后代衍生品种遗传构成解析. 作物学报, 2009, 35: 1395–1404
- Hang J, Zhang L S, Li J T, Shi L J, Xie C J, You M S, Yang Z M, Liu G T, Sun Q X, Liu Z Y. Molecular dissection of core parental cross “Triumph/Yanda 1817” and its derivatives in wheat breeding program. *Acta Agron Sin*, 2009, 35: 1395–1404 (in Chinese with English abstract)