

周森平, 张鹏, 杨学明, 等. 小麦籽粒大小相关稳定 QTL 的初步定位[J]. 江苏农业学报, 2026, 42(5): 900-908.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2026.05.004

## 小麦籽粒大小相关稳定 QTL 的初步定位

周森平, 张鹏, 杨学明, 张平平, 宋桂成, 何漪

(江苏省农业科学院粮食作物研究所, 江苏 南京 210014)

**摘要:** 为了挖掘更多调控小麦籽粒大小的稳定数量性状位点(QTL), 本研究以扬麦 158 与西风杂交构建的重组自交系群体为材料, 结合连续 4 年不同环境下的籽粒面积、籽粒长度、籽粒宽度及籽粒长宽比表型数据以及群体 55K 单核苷酸多态性(SNP)芯片基因型信息, 开展与小麦籽粒大小相关的稳定 QTL 定位分析。结果分别定位到 3 个与籽粒面积显著相关、7 个与籽粒长度显著相关、4 个与籽粒宽度显著相关、2 个与籽粒长宽比显著相关的稳定 QTL, 分布于小麦 2A、2D、3A、3D、4A、4B、4D、5A、5B 和 5D 染色体上, 单个稳定 QTL 可解释 3.60%~19.60% 的表型变异。其中的 *QGA.jaas-3A*、*QGA.jaas-4B*、*QGA.jaas-4D*、*QGL.jaas-3D*、*QGL.jaas-4D*、*QGL.jaas-5B*、*QGW.jaas-2A*、*QGW.jaas-4B*、*QGW.jaas-4D* 和 *QLWR.jaas-5D* 为新发现的 QTL。这些与小麦籽粒大小相关稳定 QTL 可为长江中下游麦区高产小麦的标记辅助选择或分子设计育种提供帮助。

**关键词:** 小麦; 籽粒大小; 数量性状位点(QTL); 重组自交系

**中图分类号:** S512.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2026)05-0900-09

## Preliminary mapping of the stable QTLs associated with wheat grain size

ZHOU Miaoping, ZHANG Peng, YANG Xueming, ZHANG Pingping, SONG Guicheng, HE Yi

(*Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China*)

**Abstract:** To explore more stable quantitative trait loci (QTLs) associated with wheat grain size, this study used the recombinant inbred line population derived from the cross between Yangmai 158 and Xifeng as the material. By integrating four consecutive years of multi-environment phenotypic data on grain area, grain length, grain width, and grain length-to-width ratio, together with genotypic information from a 55K single nucleotide polymorphism (SNP) chip, a mapping analysis was performed to identify stable QTLs associated with wheat grain size. A total of 16 stable QTLs were identified, including three, seven, four, and two QTLs significantly associated with grain area, grain length, grain width, and grain length-to-width ratio, respectively. These QTLs were distributed on the 2A, 2D, 3A, 3D, 4A, 4B, 4D, 5A, 5B and 5D chromosomes of wheat. A single QTL can explain 3.60% to 19.60% of phenotypic variations. Among them, *QGA.jaas-3A*, *QGA.jaas-4B*, *QGA.jaas-4D*, *QGL.jaas-3D*, *QGL.jaas-4D*, *QGL.jaas-5B*, *QGW.jaas-2A*, *QGW.jaas-4B*, *QGW.jaas-4D*, and *QLWR.jaas-5D* were newly discovered QTLs. These stable QTLs related to wheat grain size can provide assistance for marker-assisted selection or molecular design breeding of high-yield wheat in the middle and lower reaches of the Yangtze River wheat region.

**Key words:** wheat; grain size; quantitative trait loci (QTL); recombinant inbred lines

收稿日期: 2025-06-30

基金项目: 国家小麦产业体系基金项目(CARS-03-57); 江苏省揭榜挂帅项目(JBGS049)

作者简介: 周森平(1968-), 男, 江苏兴化人, 硕士, 研究员, 主要从事小麦遗传育种研究。(E-mail) mpzhou2000@163.com

小麦是世界主要粮食作物之一, 全球超过 35% 的人口以其为主要营养来源<sup>[1]</sup>。在全球人口持续增长的背景下, 提高小麦产量对缓解粮食供需矛盾具有重要意义。粒重是提升小麦单产的关键因素,

而籽粒大小与灌浆速率是决定粒重的主要性状。因此,解析小麦籽粒大小的遗传机制,对提高小麦粒重具有重要的理论指导价值。此外,籽粒大小和形状还与容重、磨粉品质密切相关。一般而言,皮薄、饱满、体积大且形状圆润的籽粒出粉率更高<sup>[2]</sup>。科研实践中通常以籽粒长度、宽度和厚度来量化籽粒大小,通过长宽比区分籽粒形状。

在小麦驯化和遗传改良育种过程中,从二倍体野生一粒小麦到驯化的二倍体栽培品种,从野生四倍体二粒小麦到驯化的四倍体栽培品种,再从早期普通小麦地方品种到现代广泛种植和普通小麦品种,都呈现出籽粒逐渐变大的趋势,具体表现为籽粒长度逐渐减小,宽度显著增加<sup>[3]</sup>。

小麦籽粒大小是多基因控制的数量性状,决定小麦植株的光合作用、籽粒淀粉与蛋白质合成、光合产物转运和籽粒灌浆进程等性状的基因,都有可能影响小麦籽粒的大小。近年来,借鉴水稻籽粒发育调控机制的科研成果,研究者利用同源克隆与关联分析等方法,在小麦中成功分离鉴定出数十个直接调控籽粒大小的关键基因<sup>[3-4]</sup>,如参与泛素-蛋白酶体途径的 *TaGW2*、*TaDA1*、*TaSDIR1-4A*、*ZnF-B* 和 *TaSPL14* 等基因;参与介导 G 蛋白信号传导的 *TaGS3* 和 *TaDEP1* 等基因;参与植物激素代谢的 *Tasg-D1*、*TaGL3*、*TaD11-2A*、*TaTGW6*、*TaCYP78A5*、*TaCKX6-D1* 和 *TaCKX6a02* 等基因以及参与其他途径的 *TaGW8*、*TaGS5-3A*、*TaTGW-7A* 和 *TaBG1* 等基因。除已克隆出的与小麦籽粒大小相关基因外,研究者一直将挖掘更多控制籽粒大小的遗传位点作为提高小麦粒重的重要研究方向。采用遗传群体的数量性状位点(QTL)定位以及自然群体的全基因组关联分析,研究者在小麦 21 条染色体上均检测到与籽粒大小相关的 QTL<sup>[1,2,5-37]</sup>,但多数 QTL 仅在少数环境或试验中被检测到,重复性较差,难以用于小麦育种实践。因此,挖掘环境适应性强、重复性高的籽粒大小相关稳定 QTL,成为当前高产小麦分子育种的迫切需求。

本研究采用扬麦 158 与西风构建的重组自交系群体为材料,连续 4 年采集多环境下的群体籽粒大小表型数据,结合群体各家系单核苷酸多态性(SNP)基因型分型资料,对籽粒大小相关 QTL 进行定位,旨在发掘更多且重复性好的稳定 QTL,为培育适合长江中下游麦区的高产小麦新品种提供帮助。

## 1 材料与方法

### 1.1 群体和遗传连锁图的构建

重组自交系群体的构建过程和方法见文献[38],以扬麦 158 为母本,西风为父本。至 2018 年开始试验时,该群体已自交至 F<sub>7</sub>代。随机选取 270 个家系,用于后续基因型分析和表型数据采集。

利用 Illumina 小麦 55K SNP 芯片对群体进行基因型鉴定,采用 JoinMap 软件构建遗传连锁图谱,该图谱包含 3 830 个 SNP 标记,总长度达 2 784.9 cM<sup>[38]</sup>。

### 1.2 籽粒大小表型数据的采集

2018-2022 年将重组自交系群体及其亲本种植于南京市竹镇镇金磁村江苏省农业科学院六合试验基地。田间种植采用统一规格,行长 1.6 m,行距 0.25 m,每行均匀播种 80 粒种子,整个生育期按当地常规栽培管理措施进行。待种子成熟后,统一收获并晒干,用于测定籽粒大小。测定籽粒大小时,从每个亲本和家系中随机选 80~100 粒,将籽粒腹沟朝下置于 A4 白色复印纸上,籽粒间留有适当空隙,以透明塑料直尺作为长度内标,使用尼康 D90 数码相机拍照。利用 SmartGrain 软件<sup>[39]</sup>对照片进行图像识别处理,采集并计算小麦籽粒的平均投影面积(籽粒面积)、籽粒长度、籽粒宽度等表型数据,同时计算籽粒长宽比。

### 1.3 籽粒大小相关 QTL 定位与分析

QTL 分析采用 MapQTL 软件完成。首先利用区间作图法对籽粒大小相关 QTL 进行初步定位,再通过复合区间作图法进行精细定位。以置换检验确定的优势似然性(LOD)阈值作为 QTL 存在的判断标准。参考通用命名规则,根据性状、研究单位及染色体位置对 QTL 进行命名,如 *QGA.jaas-3A*、*QGL.jaas-2D*、*QGW.jaas-2A*、*QLWR.jaas-5A*。其中,GA 代表籽粒面积,GL 代表籽粒长度,GW 代表籽粒宽度,LWR 代表籽粒长宽比。

### 1.4 数据分析

采用 Excel 2016 软件对小麦群体及亲本表型数据进行统计分析,包括群体籽粒大小的概况描述、分布特征分析、年度间相关性分析、籽粒性状间相关性分析、群体方差分析以及亲本间差异 *t* 测验,以  $P < 0.05$  表示差异显著, $P < 0.01$  表示差异极显著。参考 Boehm 等<sup>[40]</sup>的方法计算籽粒性状的遗传力。利用 WheatOmics 网站<sup>[41]</sup>提供的分析工具,对 4 个环

境下均能稳定检测到的籽粒大小相关 QTL 与已克隆粒重/粒型基因及已报道 QTL 进行基因组位置比对,判断其是否为已知位点或新位点。

## 2 结果与分析

### 2.1 重组自交系群体及亲本籽粒大小

本研究于2018–2022年4个小麦生长年度,对重组自交系群体及其亲本的籽粒大小进行测量,结

果(表1)显示,亲本扬麦158与西风相比,在籽粒面积、籽粒长度和籽粒宽度均存在极显著差异,西风籽粒各指标均小于扬麦158,但二者之间籽粒长宽比差异不显著。群体家系在籽粒面积、籽粒长度、籽粒宽度和籽粒长宽比等性状上均出现超亲分离现象,家系间差异也极显著,但基本符合正态分布,表明这些性状均属于多基因控制的数量性状,它们的平均遗传率分别为0.45、0.59、0.36和0.47。

表1 群体及亲本籽粒性状

Table 1 Grain traits of the population and parental lines

年份	性状	亲本		重组自交系群体				
		西风	扬麦 158	最小	最大	平均	偏度	峰度
2019	籽粒面积(mm <sup>2</sup> )	14.30	14.99	10.83	18.72	14.36	0.03	0.07
2020		13.42	16.97	11.84	19.35	15.11	0.39	0.20
2021		13.63	16.69	12.81	18.12	15.18	0.29	-0.35
2022		15.80	18.39	11.62	19.92	16.33	-0.03	0.08
2019	籽粒长度(mm)	6.06	6.55	5.44	7.16	6.19	0.44	0.35
2020		5.89	6.77	5.34	7.32	6.29	0.25	0.23
2021		5.80	6.60	5.39	7.03	6.14	0.31	0.47
2022		6.48	6.99	5.73	7.33	6.65	-0.11	-0.06
2019	籽粒宽度(mm)	3.01	3.25	2.42	3.51	3.06	-0.25	-0.35
2020		2.97	3.34	2.65	3.55	3.11	0.07	0.14
2021		2.98	3.28	2.86	3.60	3.17	0.18	-0.24
2022		3.18	3.50	2.55	3.78	3.23	-0.15	0.57
2019	长宽比	2.01	2.02	1.70	2.46	2.04	0.34	0.05
2020		1.99	2.03	1.75	2.51	2.03	0.27	0.48
2021		1.95	2.02	1.72	2.24	1.95	0.09	0.22
2022		2.01	2.05	1.76	2.54	2.08	0.56	0.76

4年表型资料相关性分析结果(表2)显示,籽粒长度的年度间相关系数最高,变幅为0.52~0.65;籽粒长宽比的相关系数次之,变幅为0.39~0.62;籽粒面积的相关系数变幅为0.41~0.53;籽粒宽度的相关系数最低,变幅为0.34~0.44。由此可见,籽粒长度受环境影响相对较小,遗传稳定,而籽粒宽度对环境变化更敏感。

群体籽粒性状间的相关性分析结果(表3)显示,籽粒宽度与籽粒面积呈正相关且较为稳定,年度间相关系数波动范围在0.81~0.85。籽粒长度与籽粒面积的相关性次之,相关系数年度间变幅为0.76~0.86。但籽粒长宽比与籽粒面积的相关性不显著,表明籽粒形状对籽粒面积的影响相对较小。

表2 群体籽粒性状年度间相关性分析

Table 2 Correlation analysis on grain traits between years in population

性状	年度	相关系数		
		2019	2020	2021
籽粒面积	2020	0.42		
	2021	0.41	0.45	
	2022	0.47	0.43	0.53
籽粒长度	2020	0.54		
	2021	0.52	0.65	
	2022	0.60	0.62	0.63
籽粒宽度	2020	0.38		
	2021	0.34	0.34	
	2022	0.34	0.39	0.44
长宽比	2020	0.48		
	2021	0.40	0.62	
	2022	0.39	0.57	0.50

表 3 群体籽粒性状间相关性分析

Table 3 Correlation analysis between grain traits in population

年份	性状	籽粒面积	籽粒长度	籽粒宽度
2019	籽粒长度	0.76		
	籽粒宽度	0.85	0.33	
	长宽比	-0.29	0.39	-0.74
2020	籽粒长度	0.85		
	籽粒宽度	0.81	0.42	
	长宽比	0.06	0.55	-0.52
2021	籽粒长度	0.86		
	籽粒宽度	0.84	0.47	
	长宽比	0.02	0.51	-0.52
2022	籽粒长度	0.76		
	籽粒宽度	0.85	0.33	
	长宽比	-0.26	0.41	-0.72

## 2.2 籽粒大小相关 QTL 定位

基于 4 个年度联合群体的籽粒大小表型、基因型及遗传连锁图谱数据,采用 MapQTL 软件对小麦籽粒大小相关 QTL 开展初步定位,结果显示,本研究定位到 16 个与小麦籽粒大小相关的可重复的 QTL,其中 *QGA.jaas-3A*、*QGA.jaas-4B* 和 *QGA.jaas-4D* 3 个 QTL 较为稳定,在 4 个年度均能检测到,单年度

的单个稳定 QTL 可解释 3.60%~19.60% 的表型变异,4 年联合分析的单个稳定 QTL 可解释 7.40%~17.50% 的表型变异(表 4)。与小麦籽粒长度相关的可重复 QTL 共定位到 20 个,其中 7 个 QTL 在 4 个年度均能稳定检测到,稳定 QTL 分别分布于 2D、3A、3D、4A、4B、4D 和 5B 染色体上,单年度的单个稳定 QTL 可解释 3.60%~11.40% 的表型变异,4 年联合分析的单个稳定 QTL 可解释 5.50%~12.20% 的表型变异。与小麦籽粒宽度相关的可重复 QTL 共定位到 12 个,其中 4 个 QTL 在 4 个年度均能检测到,分别分布于 2A、4B、4D 和 5A 染色体上,为稳定 QTL,单年度的单个稳定 QTL 可解释 3.80%~14.90% 的表型变异,4 年联合分析的单个稳定 QTL 可解释 8.20%~14.70% 的表型变异。与小麦籽粒长宽比相关的可重复 QTL 共定位到 13 个,其中位于 5A 和 5D 染色体的 2 个稳定 QTL 在 4 个年度均能发现,单年度的单个稳定 QTL 可解释 8.20%~19.40% 的表型变异,4 年联合分析的单个稳定 QTL 可解释 17.10%~17.30% 的表型变异。进一步分析发现,以上定位到的稳定 QTL 中,与籽粒面积、籽粒长度、籽粒宽度相关的 QTL 位点加性效应均由亲本扬麦 158 基因型贡献。

表 4 小麦籽粒大小相关稳定 QTL 在不同年度及联合分析下的定位结果

Table 4 Mapping results of stable quantitative trait loci (QTLs) for wheat grain size across different years and joint analysis

QTL 名称	2019 年			2020 年			2021 年			2022 年			联合分析		
	LOD	解释率 (%)	加性效应	LOD	解释率 (%)	加性效应	LOD	解释率 (%)	加性效应	LOD	解释率 (%)	加性效应	LOD	解释率 (%)	加性效应
<i>QGA.jaas-3A</i>	2.35	4.00	0.27	2.30	3.90	0.27	5.25	8.90	0.31	2.95	4.90	0.30	4.42	7.40	0.27
<i>QGA.jaas-4B</i>	4.95	8.20	0.38	4.07	6.70	0.36	8.33	13.60	0.42	8.05	12.80	0.48	11.24	17.50	0.04
<i>QGA.jaas-4D</i>	4.56	8.70	0.41	5.22	10.10	0.47	10.53	19.60	0.53	7.38	11.90	0.48	11.14	17.40	0.41
<i>QGL.jaas-2D</i>	2.13	4.50	0.07	5.12	10.80	0.12	5.68	11.40	0.10	3.71	7.60	0.09	5.89	12.20	0.10
<i>QGL.jaas-3A</i>	2.77	4.70	0.07	2.79	4.70	0.07	4.37	7.40	0.07	5.82	9.50	0.09	5.23	8.60	0.07
<i>QGL.jaas-3D</i>	2.94	6.50	0.09	3.94	9.30	0.12	3.13	7.50	0.08	2.70	6.00	0.08	4.78	10.80	0.09
<i>QGL.jaas-4A</i>	2.92	5.00	0.07	3.57	6.50	0.09	4.12	7.00	0.07	2.60	4.70	0.07	4.61	8.10	0.07
<i>QGL.jaas-4B</i>	3.70	6.20	0.08	5.03	8.20	0.10	5.89	9.80	0.08	5.34	8.70	0.09	6.99	11.30	0.08
<i>QGL.jaas-4D</i>	4.54	7.50	0.08	4.38	7.20	0.09	4.99	8.30	0.08	6.83	11.10	0.10	7.23	11.60	0.09
<i>QGL.jaas-5B</i>	2.61	4.80	0.07	2.22	3.60	0.06	2.27	3.90	0.05	2.21	3.70	0.06	3.26	5.50	0.06
<i>QGW.jaas-2A</i>	2.12	4.00	0.04	3.01	5.20	0.04	5.69	9.50	0.04	3.05	5.10	0.05	4.98	8.20	0.04
<i>QGW.jaas-4B</i>	3.32	5.50	0.05	4.18	6.90	0.04	9.17	14.70	0.05	3.47	5.70	0.04	8.88	14.10	0.05
<i>QGW.jaas-4D</i>	3.17	5.30	0.05	3.60	6.00	0.04	9.21	14.90	0.05	3.28	5.50	0.04	8.49	13.50	0.05
<i>QGW.jaas-5A</i>	5.51	9.10	0.06	2.28	3.80	0.03	8.24	13.60	0.05	4.06	6.70	0.05	9.24	14.70	0.05
<i>QLWR.jaas-5A</i>	5.18	8.50	-0.04	6.72	10.80	-0.04	11.56	18.20	-0.04	5.64	9.20	-0.04	11.03	17.10	-0.04
<i>QLWR.jaas-5D</i>	5.15	8.50	-0.04	6.47	10.50	-0.04	11.92	19.40	-0.04	4.97	8.20	-0.03	11.49	17.30	-0.04

LOD:以置换检验确定的优势似然性阈值。加性效应负值表示来自亲本西凤基因型;正值表示来自于亲本扬麦 158 基因型。

从表 5 可知,聚合所有稳定 QTL 的植株,其籽粒面积、籽粒长度、籽粒宽度相比未携带相关 QTL 的植株显著增加,平均增幅分别达 8.01%、6.63% 和 6.30%。此外,结合表 6 与图 1 分析,控制籽粒面积的 *QGA.jaas-3A* 与控制籽粒长度的 *QGL.jaas-3A* 以及控

制籽粒面积的 *QGA.jaas-4B*、*QGA.jaas-4D* 分别与控制籽粒长度的 *QGL.jaas-4B*、*QGL.jaas-4D* 和控制籽粒宽度的 *QGW.jaas-4D* 在染色体上位置重叠或邻近,提示这些位点可能存在紧密连锁或一因多效。

表 5 聚合所有稳定 QTL 植株的籽粒性状差异

Table 5 Differences in grain traits of plants pyramiding all stable QTLs

性状	2019 年			2020 年			2021 年			2022 年			平均值		
	X	Y	增幅 (%)	X	Y	增幅 (%)	X	Y	增幅 (%)	X	Y	增幅 (%)	X	Y	增幅 (%)
平均籽粒面积(mm <sup>2</sup> )	13.98	15.05	7.63	14.52	15.50	7.24	14.58	15.90	9.08	15.86	17.15	8.09	14.74	15.92	8.01
平均籽粒长度(mm)	6.04	6.51	7.78	6.03	6.64	7.14	5.95	6.27	5.29	6.46	6.87	6.32	6.12	6.53	6.63
平均籽粒宽度(mm)	2.97	3.18	7.15	3.04	3.20	4.99	3.06	3.28	6.95	3.16	3.36	6.10	3.06	3.25	6.30

X: 聚合稳定 QTL 植株的基因型与西风基因型相同; Y: 聚合稳定 QTL 植株的基因型与扬麦 158 基因型相同。

表 6 小麦籽粒大小相关稳定 QTL 位置与已报道的 QTL 或基因比较结果

Table 6 Comparison of the positions of stable QTLs related to wheat grain size with previously reported QTLs or genes

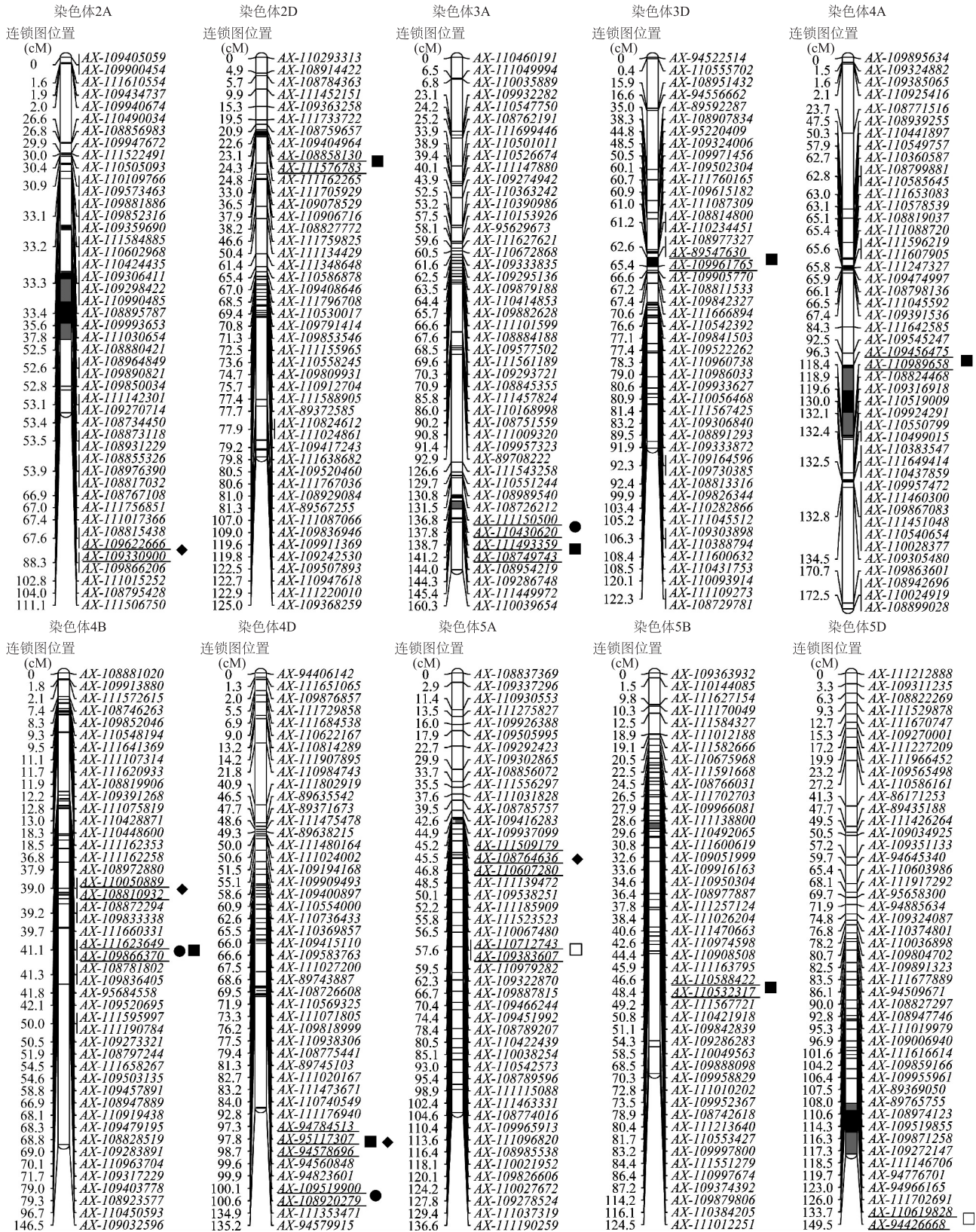
QTL 名称	连锁图位置 (cM)	染色体位置 (Mb)	QTL 区间	已报道的 QTL 或基因
<i>QGA.jaas-3A</i>	136.84~137.76	23.68~23.90	AX-111150500~AX-110430620	-
<i>QGA.jaas-4B</i>	41.06~41.09	430.92~431.27	AX-111623649~AX-109866370	-
<i>QGA.jaas-4D</i>	100.08~100.64	132.96~342.79	AX-109519900~AX-108920279	-
<i>QGL.jaas-2D</i>	23.09~24.30	617.64~619.31	AX-111576783~AX-108858130	QKl.nwafu-2D.2 <sup>[16]</sup>
<i>QGL.jaas-3A</i>	138.73~141.16	22.81~23.28	AX-111493359~AX-108749743	QKL.ndsu.3A.1 <sup>[2]</sup>
<i>QGL.jaas-3D</i>	62.64~65.35	65.77	AX-89547630~AX-109961765	-
<i>QGL.jaas-4A</i>	96.34~118.36	621.78	AX-109456475~AX-110989658	QSl.wa-4AL <sup>[26]</sup>
<i>QGL.jaas-4B</i>	41.06~41.09	430.92~431.27	AX-111623649~AX-109866370	QGl.cau-4B-1 <sup>[25]</sup>
<i>QGL.jaas-4D</i>	97.25~97.77	43.06~43.28	AX-94784513~AX-95117307	-
<i>QGL.jaas-5B</i>	46.64~48.38	486.90~487.25	AX-110588422~AX-110532317	-
<i>QGW.jaas-2A</i>	67.61~88.26	608.87	AX-109622666~AX-109330900	-
<i>QGW.jaas-4B</i>	38.99~38.99	414.44~416.27	AX-110050889~AX-108810932	-
<i>QGW.jaas-4D</i>	97.77~98.67	43.28~57.07	AX-95117307~AX-94578696	MQTL16 <sup>[17]</sup> 、 <i>TaARF25-5A</i> <sup>[4]</sup>
<i>QGW.jaas-5A</i>	45.24~46.84	30.65	AX-111509179~AX-110607280	MQTL18 <sup>[17]</sup>
<i>QLWR.jaas-5A</i>	57.55~57.55	152.89~265.00	AX-110712743~AX-109383607	-
<i>QLWR.jaas-5D</i>	133.66~149.48	188.83	AX-110619828~AX-94426668	-

-表示无已报道的 QTL 或基因。

### 3 讨论

近三十年来,小麦籽粒大小相关 QTL 的挖掘研究虽然成果丰硕,已鉴定出数十个相关 QTL 位点,但多数 QTL 存在重复性欠佳的问题,极大限制了其在小麦分子辅助育种中的实际应用。本研究采用单

核苷酸多态性(SNP)高密度遗传图谱,结合 4 年重组自交系群体表型数据,成功定位到 16 个与小麦籽粒大小相关的稳定 QTL,其中 3 个与籽粒面积显著相关、7 个与籽粒长度显著相关、4 个与籽粒宽度显著相关、2 个与籽粒长宽比显著相关,为小麦分子育种提供了较为实用的目标 QTL。



斜体下划线所示标记为 QTL 所在区域; ●:籽粒面积 QTL; ■:籽粒长度 QTL; ◆:籽粒宽度 QTL; □:长宽比 QTL。

图 1 籽粒大小相关稳定 QTL 在染色体上的分布

Fig.1 Distribution of the stable QTLs associated with grain size on chromosomes

中国春小麦参考基因组的发布,为小麦遗传学研究带来了革命性突破,其精确的染色体物理位置信息为不同研究间小麦籽粒大小相关 QTL 和功能基因的位置比较分析提供了标准参考框架。基于此,本研究通过系统比对染色体的物理位置,可以精准判断新定位的 QTL 与前人发现的 QTL 或克隆的基因是否在同一遗传位点。

籽粒面积直观反映了籽粒的大小,本研究于 3A、4B 和 4D 染色体上新发现 3 个稳定的相关 QTL 位点。在 3A 染色体上,此前已有 2 个定位清晰的籽粒面积相关 QTL<sup>[2,7]</sup>,且克隆了 *TaNAC019-A*、*TaGS5-3A* 和 *TaERF3-3A* 等调控籽粒大小基因,但本研究发现的 *QGA.jaas-3A* 与这些已知位点和基因均不同,是新的 QTL;4B 染色体上虽已报道 3 个与籽粒面积相关的 QTL<sup>[2,8-9]</sup>,并克隆了 *ZnF-B* 和 *TaSUT1-4B* 等相关基因,但本研究定位的 *QGA.jaas-4B* 处于不同的染色体区段,属于首次发现的 QTL;4D 染色体上,已报道的 2 个 QTL<sup>[9-10]</sup> 及 *TaSUT1-4D* 基因与本研究发现的 *QGA.jaas-4D* 在染色体上的位置均相距甚远,表明该 QTL 也是新发现的 QTL。

籽粒长度是度量籽粒大小的重要指标,本研究定位的 7 个籽粒长度相关稳定 QTL 中,2D、3A、4A 和 4B 染色体上的 QTL 与已报道相关 QTL 位点或克隆基因位置重叠或邻近,可能是相同的 QTL,但 3D、4D 和 5B 染色体上 QTL 的位置与已报道的相关 QTL 或克隆基因位置均不同,为新发现的 QTL。2D 染色体是籽粒长度 QTL 富集区,先后报道了 18 个 QTL<sup>[11-22]</sup>,并克隆了 *TaDA1* 和 *TaCYP78A5-2D* 等相关基因,本研究发现的 *QGL.jaas-2D* 与 Li 等<sup>[16]</sup> 报道的 *QKL.nwafu-2D.2* 区间重叠,可能为同一 QTL。3A 染色体上分布着 8 个已知与籽粒长度相关的 QTL<sup>[2,5,8,13,15,23]</sup> 及 *TaNAC019-A* 等相关基因,本研究发现的 *QGL.jaas-3A* 与已报道的 *QKL.ndsu.3A.1* 位置高度接近<sup>[2]</sup>,推测为相同 QTL 位点。3D 染色体上虽已报道了 4 个与籽粒长度相关的 QTL<sup>[6,23-25]</sup>,以及克隆了 *TaNAC019-D*、*Tasg-D1*、*Tasg-D1S1*、*TaCKX6a02*、*TaERF3-3D* 和 *TaCKX6-D1* 等多个籽粒大小相关基因,但 *QGL.jaas-3D* 与所有已知位点的染色体位置均存在明显距离,属于新发现的 QTL。4A 染色体也是籽粒长度相关 QTL 富集区,明确染色体位置的 QTL 有 9 个<sup>[1,14,24,26-30]</sup>,并克隆了 *TaSUT1-4A*、*TaBG1-4A*、*TaSDIR1-4A* 和 *TaGS3-4A* 等籽粒大小相关基因,本

研究发现的 *QGL.jaas-4A* 与 Wang 等<sup>[26]</sup> 发现的 *QSL.wa-4AL* 染色体位置相同,为同一 QTL;4B 染色体上已报道的 QTL 有 5 个<sup>[2,25,29,31]</sup>,并克隆了 *ZnF-B* 等籽粒大小相关基因,本研究发现的 *QGL.jaas-4B* 与已报道的 *QGL.cau-4B-1* 在染色体上区间重叠<sup>[25]</sup>,可能是相同的 QTL;本研究检测到 4D 染色体上的 *QGL.jaas-4D* 与仅有的 2 个已知籽粒长度相关 QTL<sup>[10]</sup> 及 *TaSUT1-4D* 功能基因位置差异显著,属于首次报道位点。5B 染色体同样是籽粒长度相关 QTL 的富集区域,已报道 11 个位置清晰的 QTL<sup>[2,5,12,24-25,31-33]</sup> 以及 *TaGL3.3-5B*、*TaARF-5B* 和 *TaSPL14-5B* 等籽粒大小相关基因,本研究发现的 *QGL.jaas-5B* 与所有已知位点均相距较远,推测其为新发现的 QTL。

籽粒宽度也是衡量籽粒大小的重要因素,本研究定位到 4 个与籽粒宽度相关的稳定 QTL,除 5A 染色体上的 QTL 与已报道 QTL 在染色体位置上重叠外,分布在 2A、4B 和 4D 染色体上的 QTL 均为新发现位点。在 2A 染色体上,尽管已报道了 8 个定位清晰的与籽粒宽度相关的 QTL<sup>[17,21,23,31-32]</sup>,并克隆了 *TaSus2-2A*、*TaB3-2A1*、*TaCYP78A5-2A*、*TaCwi-A1* 和 *TaD11-2A* 等相关基因,但本研究发现的 *QGW.jaas-2A* 与这些已知位点在染色体物理位置上均存在显著差异,属于新位点;4B 染色体作为籽粒宽度 QTL 的富集区域,已明确报道了 16 个相关位点<sup>[6,8,11,21,23,25,30,32-36]</sup>,并克隆了 *ZnF-B* 等重要功能基因,而本研究定位的 *QGW.jaas-4B* 与它们的染色体位置均不同,为新发现 QTL;在 4D 染色体上,只有 2 个已发现的与籽粒宽度相关 QTL<sup>[10,37]</sup>,克隆了 *TaSUT1-4D* 等基因,本研究发现的 *QGW.jaas-4D* 与其染色体位置不同,也属于新发现 QTL。5A 染色体也是与籽粒宽度相关 QTL 的富集区域,已报道了 10 个 QTL<sup>[2,7,12,15,17,30,32]</sup>,同时克隆了 *TaARF25-5A*、*TaDEP1*、*TaSPL14-5A* 和 *TaGL3-5A* 等控制籽粒大小相关基因,本研究发现的 *QGW.jaas-5A* 与 Tyagi 等<sup>[17]</sup> 报道的 *MQTL16* 以及 *TaARF25-5A* 基因<sup>[4]</sup> 在染色体位置上高度邻近,推测是相同的 QTL。

籽粒长宽比反映小麦籽粒形态,本研究在 5A 和 5D 染色体上成功定位到籽粒长宽比稳定相关 QTL。在 5A 染色体上,前人报道了 9 个控制籽粒长宽比的 QTL<sup>[2,8,10,12,17,31]</sup>,本研究发现的 *QLWR.jaas-5A* 与已报道的 *MQTL18* 在染色体位置上区间重叠<sup>[17]</sup>,可能是同一 QTL;在 5D 染色体只报道了 2 个控制籽粒长宽

比的 QTL<sup>[2,10]</sup>,本研究发现的 *QLWR.jaas-5D* 与它们的染色体位置相差甚远,应为新发现 QTL。

籽粒大小同时影响小麦千粒重,本研究采用相同的重组自交系群体对影响小麦千粒重的 QTL 进行了定位<sup>[42]</sup>。与本研究定位的籽粒性状相关 QTL 的基因组位置进行比较,发现 12 个籽粒性状相关稳定 QTL 与 7 个千粒重相关 QTL 的位置相邻、相同或重叠,可能是一因多效 QTL 或 QTL 聚集区。如位于 2A 染色体的 *QGW.jaas-2A* 与 *QTKW.jaas-2A*; 位于 2D 染色体的 *QGL.jaas-2D* 与 *QTKW.jaas-2D*; 位于 3A 染色体的 *QGA.jaas-3A*、*QGL.jaas-3A* 与 *QTKW.jaas-3A*; 位于 4A 染色体的 *QGL.jaas-4A* 与 *QTKW.jaas-4A*; 位于 4B 染色体的 *QGA.jaas-4B*、*QGL.jaas-4B*、*QGW.jaas-4B* 与 *QTCW.jaas-4B*; 位于 4D 染色体的 *QGA.jaas-4D*、*QGL.jaas-4D*、*QGW.jaas-4D* 与 *QTCW.jaas-4D*; 位于 5A 染色体的 *QGW.jaas-5A* 与 *QTCW.jaas-5A* 等。前人研究也发现,籽粒粒重和其他籽粒性状的 QTL 不是随机均匀分布在整个小麦基因组中,而是聚集在特定的基因组区域<sup>[17]</sup>,本研究对籽粒性状以及粒重相关 QTL 定位结果也与之相似,这些聚集的 QTL 可能是长期育种选择的结果,也是今后育种提高粒重的重点关注区域。

## 4 结论

扬麦 158 是江苏里下河地区农业科学研究所育成的高产广适品种,曾在长江中下游大面积推广种植。截至 2019 年,以扬麦 158 为亲本已成功培育出 39 个小麦品种,是长江中下游麦区的骨干品种。本研究定位的与籽粒面积、籽粒长度或籽粒宽度相关的稳定 QTL 加性效应均由亲本扬麦 158 贡献,这些 QTL 的发现将为今后以扬麦 158 及其衍生系为亲本的标记辅助育种或分子设计育种提供重要帮助。

### 参考文献:

- [1] JI G S, XU Z B, FAN X L, et al. Identification and validation of major QTL for grain size and weight in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *The Crop Journal*, 2023, 11(2): 564-572.
- [2] KUMAR A, MANTOVANI E E, SEETAN R, et al. Dissection of genetic factors underlying wheat kernel shape and size in an elite × nonadapted cross using a high density SNP linkage map [J]. *The Plant Genome*, 2016, 9(1): 27898771.
- [3] WEI B, JIAO Y. Grain size control in wheat: toward a molecular understanding [J]. *Seed Biology*, 2024, 3:7.
- [4] JIA M L, LI Y N, WANG Z Y, et al. *TaIAA21* represses *TaARF25*-mediated expression of *TaERFs* required for grain size and weight development in wheat [J]. *The Plant Journal*, 2021, 108(6): 1754-1767.
- [5] YANG L, ZHAO D H, MENG Z L, et al. QTL mapping for grain yield-related traits in bread wheat via SNP-based selective genotyping [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(3): 857-872.
- [6] REN T H, FAN T, CHEN S L, et al. Utilization of a Wheat55K SNP array-derived high-density genetic map for high-resolution mapping of quantitative trait loci for important kernel-related traits in common wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134(3): 807-821.
- [7] WANG X Q, DONG L H, HU J M, et al. Dissecting genetic loci affecting grain morphological traits to improve grain weight via nested association mapping [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132(11): 3115-3128.
- [8] GEGAS V C, NAZARI A, GRIFFITHS S, et al. A genetic framework for grain size and shape variation in wheat [J]. *The Plant Cell*, 2010, 22(4): 1046-1056.
- [9] REN T H, FAN T, CHEN S L, et al. QTL mapping and validation for kernel area and circumference in common wheat via high-density SNP-based genotyping [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 713890.
- [10] MOHLER V, ALBRECHT T, CASTELL A, et al. Considering causal genes in the genetic dissection of kernel traits in common wheat [J]. *Journal of Applied Genetics*, 2016, 57(4): 467-476.
- [11] RAMYA P, CHAUBAL A, KULKARNI K, et al. QTL mapping of 1 000-kernel weight, kernel length, and kernel width in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Journal of Applied Genetics*, 2010, 51(4): 421-429.
- [12] CUI F, DING A M, LI J, et al. Wheat kernel dimensions: how do they contribute to kernel weight at an individual QTL level [J]. *Journal of Genetics*, 2011, 90(3): 409-425.
- [13] 李文福, 刘 宾, 彭 涛, 等. 利用 DH 和 IF<sub>2</sub> 两个群体进行小麦粒重、粒型和硬度的 QTL 分析 [J]. *中国农业科学*, 2012, 45(17): 3453-3462.
- [14] PRASHANT R, KADDOO N, DESALE C, et al. Kernel morphometric traits in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) are modulated by intricate QTL × QTL and genotype × environment interactions [J]. *Journal of Cereal Science*, 2012, 56(2): 432-439.
- [15] CUI F, ZHAO C H, DING A M, et al. Construction of an integrative linkage map and QTL mapping of grain yield-related traits using three related wheat RIL populations [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127(3): 659-675.
- [16] LI M X, WANG Z L, LIANG Z Y, et al. Quantitative trait loci analysis for kernel-related characteristics in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Crop Science*, 2015, 55(4): 1485-1493.
- [17] TYAGI S, MIR R R, BALYAN H S, et al. Interval mapping and

- meta-QTL analysis of grain traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Euphytica*, 2015, 201(3): 367-380.
- [18] SU Q N, ZHANG X L, ZHANG W, et al. QTL detection for kernel size and weight in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using a high-density SNP and SSR-based linkage map [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1484.
- [19] MA J, ZHANG H, LI S Q, et al. Identification of quantitative trait loci for kernel traits in a wheat cultivar Chuannong16 [J]. *BMC Genetics*, 2019, 20(1): 77.
- [20] ELHADI G M I, KAMAL N M, GORAFI Y S A, et al. Exploitation of tolerance of wheat kernel weight and shape-related traits from *Aegilops tauschii* under heat and combined heat-drought stresses [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(4): 1830.
- [21] LI S D, WANG L, MENG Y N, et al. Dissection of genetic basis underpinning kernel weight-related traits in common wheat [J]. *Plants*, 2021, 10(4): 713.
- [22] YU H T, HAO Y C, LI M Y, et al. Genetic architecture and candidate gene identification for grain size in bread wheat by GWAS [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1072904.
- [23] WILLIAMS K, MUNKVOLD J, SORRELLS M. Comparison of digital image analysis using elliptic Fourier descriptors and major dimensions to phenotype seed shape in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Euphytica*, 2013, 190(1): 99-116.
- [24] WILLIAMS K, SORRELLS M E. Three-dimensional seed size and shape QTL in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) populations [J]. *Crop Science*, 2014, 54(1): 98-110.
- [25] CHEN Z Y, CHENG X J, CHAI L L, et al. Dissection of genetic factors underlying grain size and fine mapping of QTgw.cau-7D in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(1): 149-162.
- [26] WANG J S, LIU W H, WANG H, et al. QTL mapping of yield-related traits in the wheat germplasm 3228 [J]. *Euphytica*, 2011, 177(2): 277-292.
- [27] 陆炳, 邓光兵, 张海莉, 等. 高产小麦品种川麦42产量性状QTL分析 [J]. *应用与环境生物学报*, 2017, 23(2): 183-192.
- [28] CAO P, LIANG X N, ZHAO H, et al. Identification of the quantitative trait loci controlling spike-related traits in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Planta*, 2019, 250(6): 1967-1981.
- [29] DESIDERIO F, ZAREI L, LICCIARDELLO S, et al. Genomic regions from an Iranian Landrace increase kernel size in durum wheat [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 448.
- [30] LI T, DENG G B, SU Y, et al. Genetic dissection of quantitative trait loci for grain size and weight by high-resolution genetic mapping in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(1): 257-271.
- [31] XIAO Y G, HE S M, YAN J, et al. Molecular mapping of quantitative trait loci for kernel morphology traits in a non-1BL.1RS × 1BL.1RS wheat cross [J]. *Crop and Pasture Science*, 2011, 62(8): 625.
- [32] LI F J, WEN W E, LIU J D, et al. Genetic architecture of grain yield in bread wheat based on genome-wide association studies [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 168.
- [33] 张志辉, 程宇坤, 任毅, 等. 小麦籽粒相关性状全基因组关联分析 [J]. *植物遗传资源学报*, 2023, 24(4): 993-1006.
- [34] CUI F, FAN X L, CHEN M, et al. QTL detection for wheat kernel size and quality and the responses of these traits to low nitrogen stress [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(3): 469-484.
- [35] PANG Y L, LIU C X, WANG D F, et al. High-resolution genome-wide association study identifies genomic regions and candidate genes for important agronomic traits in wheat [J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(9): 1311-1327.
- [36] ZHOU J G, LI C, YOU J N, et al. Genetic identification and characterization of chromosomal regions for kernel length and width increase from tetraploid wheat [J]. *BMC Genomics*, 2021, 22(1): 706.
- [37] 周锋, 杨虓, 吕栋云, 等. 减源处理下小麦粒重稳定性QTL的定位分析 [J]. *麦类作物学报*, 2022, 42(4): 424-432.
- [38] 周森平, 杨学明, 张鹏, 等. 基于重组自交系群体的小麦籽粒硬度QTL分析 [J]. *植物遗传资源学报*, 2023, 24(5): 1380-1388.
- [39] TANABATA T, SHIBAYA T, HORI K, et al. SmartGrain: high-throughput phenotyping software for measuring seed shape through image analysis [J]. *Plant Physiology*, 2012, 160(4): 1871-1880.
- [40] BOEHM J D, IBBA M I, KISZONAS A M, et al. Genetic analysis of kernel texture (grain hardness) in a hard red spring wheat (*Triticum aestivum* L.) bi-parental population [J]. *Journal of Cereal Science*, 2018, 79: 57-65.
- [41] MA S W, WANG M, WU J H, et al. WheatOmics: a platform combining multiple omics data to accelerate functional genomics studies in wheat [J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(12): 1965-1968.
- [42] 周森平, 张鹏, 杨学明, 等. 扬麦158/西风重组自交系群体千粒重QTL的初步定位 [J]. *江苏农业学报*, 2025, 41(1): 1-8.

(责任编辑:黄克玲)