



农业重大科学研究成果专著

GENETIC ANALYSES OF WHEAT
MAJOR TRAITS AND MOLECULAR
MARKER-ASSISTED BREEDING

田纪春 等◎著

小麦主要性状的遗传解析 及分子标记辅助育种



科学出版社

农业重大科学研究成果专著

小麦主要性状的遗传解析 及分子标记辅助育种

田纪春 等 著

科学出版社

内 容 简 介

本书围绕生物技术育种与传统育种紧密结合的主题,系统总结了作者 16 年来开展小麦分子遗传图构建、数量性状遗传解析(QTL 分析)和分子标记辅助育种工作的成果。全书内容共分 9 章,第一章和第二章分别简单介绍了数量性状的概念和研究方法,是阐明后几章主题内容的必要铺垫;第三章介绍了用 SSR、DarT 和 SNP 等标记构建的 6 张分子遗传图的特点和利用价值。第四至第七章分别为小麦主要产量、品质、生理和抗逆性状的 QTL 定位和效应分析。为了使读者全面了解有关研究的最新进展,每个性状都有国内外同类研究的结果汇总和比较。第八章为解析 QTL 动态表达及关联性状间基因关系的“条件 QTL”。第九章为利用 QTL 定位和效应分析结果进行的分子育种元件创制和分子标记辅助选择工作,在产量、品质、生理和抗逆性状的分子标记辅助选择方面均有应用实例。

本书不是以介绍方法和技术为主的生物技术类著作,而是从分子遗传图构建到 QTL 分析再到分子标记辅助育种的完整研究体系的科技专著。主要内容既是方兴未艾的小麦分子标记育种的工作总结,也是今后开展“分子设计育种”的必要前提。

本书具有内容新颖丰富、应用面广、实用性强的突出特点,可供从事作物遗传育种的工作者使用,也可供高校教师和研究生参考。

图书在版编目(CIP)数据

小麦主要性状的遗传解析及分子标记辅助育种 / 田纪春等著. —北京: 科学出版社, 2015. 6

(农业重大科学研究成果专著)

ISBN 978-7-03-044501-8

I. ①小… II. ①田… III. ①小麦-遗传育种-研究 IV. ①S512.103.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2015)第 117668 号

责任编辑: 岳漫宇 / 责任校对: 张怡君 张小霞

责任印制: 徐晓晨 / 封面设计: 北京铭轩堂广告设计有限公司

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

北京教图印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

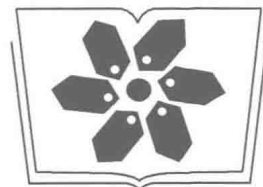
2015 年 6 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2015 年 6 月第一次印刷 印张: 36 7/8

字数: 842 000

定价: 198.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)



中国科学院科学出版基金资助出版

解 析 小 麦 农 艺
性 状 雄 动 分 子
育 种 实 施

甲午年
李振声



著者简介

田纪春,男,1954年生,博士,教授(技术二级),博士生导师,山东农业大学“1512”人才工程第一层次人才。现任山东省农业良种工程小麦首席专家,农业部谷物品质监督检验测试中心(泰安)常务副主任,山东省小麦工程技术研究中心副主任;曾任国家农作物品种审定委员会第一、二届小麦专业委员会委员,山东省农作物品种审定委员会第三、四、五届常委会委员。先后被评为山东省优秀教师、山东省优秀知识分子标兵、山东省专业技术拔尖人才,享受国务院定期发放的政府特殊津贴(1994年开始)。

科研简介:长期从事作物遗传育种、产量品质形成生理和谷物品质检测分析领域的研究工作。先后主持国家重点基础研究计划(973计划)课题1项,国家自然科学基金5项,国家科技攻关和科技成果转化项目3项,国家发改委优质小麦重大基地项目2项,农业部跨跃计划和科技成果转化等项目5项,山东省科技厅“超级小麦育种”等重大科研课题10多项。参加国家高技术研究发展计划(863计划)项目2项,国家转基因重大专项子课题2项。主持选育国家审定小麦新品种4个,山东省审定新品种4个。获国家发明二等奖(高蛋白优质面包专用小麦新品种PH82-2-2)和国家教育科技进步一等奖各1项,农业部和山东省科技厅、教育厅科技进步或发明奖6项。主编或副主编包括华夏英才基金资助的《谷物品质测试理论与方法》、《优质小麦》、《超级小麦遗传育种研究》、《冬小麦亩产1200斤关键技术》等科技专著8部。发表学术论文260多篇,其中30多篇发表在 *Plant Breeding*、*Genetica*、*Cereal Chemistry*、*Australian Journal of Agricultural Research* 等SCI刊物上,150多篇发表在《中国农业科学》、《遗传学报》、《分子植物育种》等国内核心刊物上。培养博士后、博士生和硕士生70多名。



《小麦主要性状的遗传解析及分子标记辅助育种》

编辑委员会

主 编 田纪春

副主编 邓志英

编 委 (按姓氏笔画排序)

于海霞	王永瑞	王延训	田 宾	刘 宾	刘 振
师翠兰	朱占玲	关西贞	李 春	李继发	李卓坤
李文福	吴 澎	陈建省	陈广凤	陈 芳	张 晗
张坤普	张卫东	张新业	郑菲菲	赵 亮	赵 勇
赵世杰	姜小苓	胡淑娜	桑 云	袁倩倩	崔 勇
梁 燕	董肖昌	董 杰	韩淑晓	薛院晓	

序

现代生物技术的发展日新月异，已渗透到作物育种的方方面面。1985年美国 Kary Mullis 开发的 PCR(聚合酶链反应)技术，使人们能够从单基因水平上对作物的数量性状基因(QTL)进行遗传解析。据统计，至 2012 年底，利用不同的分子标记已构建各种作物遗传图 4200 多张，其中多数为 SSR 图谱，并进行了形态、产量、品质和抗性等性状的 QTL 定位和效应分析。QTL 定位开发的分子标记已开始应用于分子标记辅助选择，提高了主效和 QTL 的跟踪和利用效率，加快了种质创新和品种选育进程。在此基础上，2003 年比利时科学院 Peleman 和 Van der Voort 又提出了“分子设计育种”(breeding by design)的新方法，极大地提高了作物的育种水平，将成为未来作物遗传改良的主流技术。但是，小麦是异源六倍体，其基因组远远大于水稻、玉米等其他作物，且基因组测序尚未完成。因此，小麦的“分子育种”和“分子设计育种”目前基本处于概念阶段，其原因是由于小麦产量、品质等大多数性状都是多个基因/QTL 控制的数量性状，分子标记辅助选择本身确实有些问题没有解决，例如，用单个或少数几个 QTL 的分子标记在杂种后代进行粒重选择，特别是在遗传背景不同的选择群体内选择时，含有大粒基因/QTL 的株系，粒重不一定高，这给分子标记辅助育种带来了不少令人困惑的问题。

令人欣慰的是，该书作者在多年常规育种的基础上开展分子标记辅助育种工作，具有既熟悉常规育种又了解分子育种的技术优势，便于常规育种与分子育种的紧密结合。与目前国内外以介绍基本概念、研究方法和实验技术为主的分子生物学著作不同，该书是作者及其研究团队开展的分子遗传图构建、QTL 分析及分子标记应用方面的具体工作总结，获得的许多产量、品质生理和抗性的主效 QTL 及其分子标记可为分子标记辅助育种奠定好的基础；创制的“选择含有优势基因/QTL 的育种元件配制组合，将基因/QTL 聚合程度和杂种优势强弱作为 F_1 保留依据，在 $F_2 \sim F_6$ 系谱选择中通过分子标记进行基因/QTL 跟踪”的分子标记技术路线及其实际应用结果，不仅为小麦而且为其他作物的分子标记辅助育种工作提供了方法和技术。因此，我乐意为该书写序，以示对作者及其研究团队工作的肯定和支持。



2014 年 7 月 16 日于北京

前 言

首先告诉大家出版这本书的原因。众所周知，出版一本书，特别是一本科学研究方面的专业书，不仅需要一个团队十几年的工作积累，而且单单成书就需要作者数月甚至数年的伏案笔耕。在生活节奏(含科学研究节奏)加快，职称评定、评优报奖、升职加薪等急功近利的社会大环境下，加上出书难、花费大、读者面窄、销路少，现在出书肯定是事倍功半的“苦差事”，但为什么还要出版这本书呢？第一，突破性新品种培育的需要。据预测，到 2020 年我国小麦的需求量至少增加 28%以上(黎裕等，2012)，在耕地不断减少的情况下，只能靠培育更好的小麦新品种来保障。大家知道，新中国成立以来常规育种技术对我国的小麦增产做出了很大贡献，至今仍有不可替代的田间选育环节，但同时也存在单靠表型选择盲目性大、效率低和品种难以再有突破的诸多限制因素，例如，‘济麦 22’、‘矮抗 58’、‘周麦 18’、‘山农 20’等目前我国主推的小麦品种在产量结构、植株形态和抗逆广适方面都已近乎完美，要实现品种整体水平上的再突破，即培育在大多数性状上都聚合有利等位基因的超级品种(superior variety)，离不开分子标记对基因的鉴定和跟踪，需要多学科知识的综合和提升(Peleman, 2003)。第二，分子育种与常规育种有机结合的需要。自 20 世纪 80 年代以 PCR 为代表的现代分子生物技术诞生以来，在植物遗传多样性分析、基因的鉴定和克隆等领域都取得了突飞猛进的发展，海量的基因组、蛋白质组、代谢组和表型组等方面的数据及专利达到了令人眼花缭乱的程度。但作者认为“分子育种”和“分子设计育种”基本上还是处于概念和申报课题的阶段，究其原因分子育种与传统育种有机结合的问题没有根本解决。目前科技体系导致了分子育种和常规育种仍然是“两张皮”，分子育种研究队伍零散分布在国家研究机构和大专院校里，不完全了解和无暇顾及常规育种的需要。而常规育种队伍多为地方研究单位、企业甚至农民育种家，没能力做也不太相信计算机上的“设计育种”；再者，针对小麦庞大的基因组和数量性状的复杂性，在背景和环境均不同的群体里仅靠一个或几个分子标记对性状选择，其效果并不理想。例如，含有大粒基因/QTL 的株系，粒重不一定高；含有抗病基因/QTL 的株系，田间可能感病。面对这些问题，作者借助在山东农业大学工作的条件，利用既熟悉常规育种又了解分子育种的优势，实施了分子育种与传统育种的有机结合。出版本书的目的就是总结十几年的研究结果和工作体会，“抛砖引玉”，寻求指正。第三，感恩于国家的科技政策和科研课题的支持，近十年，获得了国家科技部的“高产小麦品种的分子改良和超高产小麦分子育种元件创制(编号 2009CB118301)” 973 课题、4 个国家自然科学基金课题(编号 30471082、30671270、30971764、31171554)、2 个国家转基因课题、2 个 863 子课题及山东省良种工程重大项目“超级小麦新品种培育及产业化”10 多年的连续支持，本书中的研究成果都是在上述科研课题的资助下完成的，正是由于这些课题的支持，保证了作者及其团队成员(含研究生)能够“面壁 10 年”潜心研究。现将研究结果总结出版，以此感恩国家和省科研课题的支持，感谢各级领导和全国

同行指导帮助。

以迅速发展的分子生物学和生物信息学为基础,比利时科学家提出了先进的“分子设计育种”(breeding by design)的思路和技术体系,主要包括“定位相关农艺性状的 QTL、评价这些位点的等位性变异、开展分子设计育种”三个方面的主要内容(Peleman et al., 2003)。十多年来,课题组根据分子育种和分子设计育种的思路开展了有关基础研究工作,并将基础研究成果(创制的分子育种元件及其分子标记)用于传统育种的组合配制和系谱选育,取得了一定的进展。本书就是课题组开展小麦主要性状的遗传解析(QTL 分析)和分子标记辅助育种工作的总结。全书内容共分 9 章、五大部分:第一部分“数量性状的概念及研究进展(第一章)”和“小麦数量性状遗传分析方法(第二章)”,是阐明后续内容的必要铺垫;第二部分“小麦分子遗传图的构建(第三章)”,介绍了本课题组 6 张分子遗传图的特点和用途,为后续的数量性状遗传解析(QTL 定位)奠定了基础;第三部分包括第四至第七章,分别为小麦主要产量、品质、生理和抗逆性状的遗传解析(QTL),进行了几十个主要性状的遗传定位及其效应分析,获得了 120 多个主效 QTL 及其分子标记。每个主要性状的 QTL 定位及效应分析都是以阐述课题组研究结果为主,并有当前国内外的研究结果汇总及与本课题研究结果的分析比较;第四部分“条件 QTL 分析及其在作物育种和栽培种的应用(第八章)”,是在传统 QTL 定位的基础上,解析小麦不同发育阶段 QTL 动态表达及有关联性状或物质间的基因/QTL 关系;第五部分“小麦分子标记辅助育种(第九章)”,在简介小麦分子标记辅助育种概念和进展的基础上(第一节),介绍了课题组结合小麦新品种选育建立的分子标记辅助育种技术路线(第二节),然后分别介绍小麦产量、品质、生理和抗逆性状的分子标记及其应用(第三至第六节)。每节都按照“QTL 定位获得的分子标记、目前国内外使用较好的分子标记和分子标记在育种上的应用”的顺序编写。从篇幅分析,概念和方法介绍部分约占 8%,90%以上的内容是本课题组的工作总结,说明本书不是以介绍方法和技术为主的生物技术类著作,而是从分子遗传图构建到 QTL 分析再到分子标记辅助育种,层层递进,渐成完整研究体系的科技专著;既是方兴未艾的小麦分子标记育种的工作总结,也是实施最新提出的“分子设计”育种工作的必要前提。

本书由山东农业大学作物生物学国家重点实验室小麦品质育种课题组编写,课题组几代人多年从事小麦常规育种工作,早在 20 世纪 80 年代就选育出获国家发明二等奖的“高蛋白优质面包专用小麦新品种 PH82-2-2”,近十多年来又先后育成‘山农优麦 2 号’(2001 年省审,2009 年国审)、“山农优麦 3 号”(2003 年省审)、“山农 11”(2004 年省审)、“山农 12”(2005 年省审)、“山农 19”(2010 年国审)、“山农 20”(2010 年、2011 年国审)和“山农 26”(2014 年国审)等高产优质小麦新品种,有对常规育种程序和优缺点的全面了解。在著者 36 年的教学科研生涯中,各有一半的时间分别从事植物生理生化 and 遗传育种教学及科研工作,两大学科的基础知识使课题组的研究及时与现代分子生物学相融合。早在 1998 年,课题组就开始了各种遗传群体(RIL、DH、CIL 和 NL)的构建工作,为后来的 QTL 定位和分子标记辅助育种奠定了基础,并把基础研究成果与田间系谱选育结合起来使用,实现了分子育种与常规育种的有效结合。例如,本课题组利用的遗传群体都是为了解决常规育种的问题构建的;进行的 QTL 分析也集中于产量、品质和

抗逆等与生产有关的性状。常规育种中则是根据目标基因/QTL 的多少选择亲本, 配制杂交组合; 根据基因/QT 的聚合情况确定 F_1 的弃留和下年度种植群体大小; 根据基因/QTL 的追踪结果进行分离世代的系谱选择。采用分子育种与常规育种有机结合, 课题组选出品种的组合与杂交组合的比例由常规育种的千分之一提高至五百分之一, 选出品种的株系由常规育种的百万分之一提高至万分之一左右, 而育种试验田比 10 年前减少了近二分之一, 大大节约了育种成本, 提高了育种效率。

本书著者有近 36 年小麦育种的经历, 作为首席专家既主持过多项省部级小麦育种重大专项, 又主持过分子育种等多个基础研究方面的国家课题; 参编人员既有年青教师和已毕业分赴全国各地的博士、硕士, 也有在读研究生和田间育种人员, 大家都想尽职尽责把这本书编好, 但由于分子生物学日新月异的发展及分子标记辅助育种技术不尽完善的现实, 加上编者的经验不足、业务水平有限, 书中的错漏之处在所难免, 敬请读者批评指正。

田纪春

2014 年元月于山东泰安

目 录

序

前言

第一章 数量性状的概念及研究进展	1
第一节 分子数量遗传学的研究简史	1
第二节 数量性状的概念和遗传特点	2
第三节 数量性状基因研究的工具	2
一、分子标记的种类	2
二、分子标记应用领域	3
第四节 数量性状基因(QTL)定位研究进展和展望	4
一、QTL 分析方法	4
二、QTL 定位研究进展	5
三、QTL 定位的应用展望	6
参考文献	8
第二章 小麦数量性状遗传分析方法	9
第一节 遗传群体类型及群体质量	9
一、遗传群体类型	9
二、遗传群体构建方法及注意事项	13
三、遗传群体质量	17
第二节 遗传标记类型及其应用	18
一、形态标记	18
二、细胞学标记	18
三、生化标记	18
四、DNA 分子标记	18
第三节 数量性状统计和定位方法	21
一、数量性状定位原理	22
二、数量性状定位方法	22
第四节 数量性状基因定位分析新进展	24
一、条件 QTL 定位及其研究内容	25
二、表达谱 QTL (eQTL) 定位方法	27
三、种质资源新基因发掘的 QTL 定位方法	27
参考文献	28
第三章 小麦分子遗传图的构建	31
第一节 遗传图及其构建方法	32
一、遗传图的概念	32
二、遗传图构建方法	32

第二节 遗传图的构建及图谱的特点	33
一、‘花培 3 号’×‘豫麦 57’ DH 群体的遗传图	33
二、‘糯麦 1 号’×‘藁城 8901’ RIL 群体的遗传图	43
三、‘山农 01-35’×‘藁城 9411’ RIL 群体的遗传图	48
四、整合 SNP 标记的 RIL 群体高密度遗传图	52
五、小麦自然群体的 SNP 标记高密度遗传图	55
六、骨干亲本“矮孟牛”衍生系群体的遗传图	64
第三节 遗传图构建的研究进展	72
一、本课题组构建的遗传图与前人遗传图的比较分析	72
二、已发表的主要小麦分子遗传图汇总	73
参考文献	75
第四章 小麦主要产量性状的遗传解析	78
第一节 主要产量性状遗传解析的材料与方法	78
一、产量性状遗传解析的群体和种植	78
二、产量性状调查和数据处理	79
第二节 基于‘花培 3 号’×‘豫麦 57’ DH 群体的产量性状 QTL 定位和效应分析	80
一、籽粒产量和穗部性状的表型变异及相关性分析	80
二、籽粒产量和穗部性状的 QTL 定位及效应分析	82
第三节 基于‘糯麦 1 号’×‘藁城 8901’ RIL 群体产量性状的 QTL 定位和效应分析	86
一、穗部性状的表型变异及相关性分析	86
二、穗部性状的 QTL 定位及效应分析	87
第四节 基于‘山农 01-35’×‘藁城 9411’ RIL 群体产量性状的 QTL 定位和效应分析	90
一、穗部性状的表型变异和 QTL 定位分析	90
二、籽粒性状的表型变异和 QTL 定位分析	94
第五节 三个群体产量性状 QTL 定位结果汇总与比较	96
第六节 基于 DH 群体和 IF ₂ 群体穗部性状 QTL 及杂种优势位点 (HL) 分析	98
一、穗部性状 QTL 及杂种优势位点 (HL) 分析材料与方法	98
二、穗粒数 QTL 定位及杂种优势分析	99
三、穗粒重 QTL 定位及杂种优势分析	103
第七节 基于 SNP 高密度遗传图的千粒重的 QTL 分析	107
一、基于 SNP 高密度遗传图的千粒重的 QTL 分析材料与方法	107
二、SNP 分子标记和遗传图	107
三、千粒重的 QTL 定位	108
四、关于小麦粒重 QTL 分析的讨论	110
第八节 基于小麦骨干亲本“矮孟牛”群体的穗部性状的关联分析	110
一、骨干亲本“矮孟牛”群体穗部性状的关联分析材料与方法	111
二、穗部性状——标记间的关联分析	111
第九节 产量性状 QTL 定位与前人结果的对比分析	117
一、小麦产量性状 QTL 研究进展概述	117
二、本课题组研究结果与前人研究的比较分析	124
参考文献	125

第五章 小麦主要品质性状的遗传解析	127
第一节 籽粒品质 QTL 的定位及效应分析	127
一、籽粒品质性状的 QTL 分析	127
二、籽粒特性 QTL 研究进展与本研究的比较分析	133
第二节 营养品质性状的 QTL 定位及效应分析	134
一、籽粒和面粉蛋白质含量的 QTL 分析	135
二、有益矿质元素的 QTL 分析	146
三、籽粒氨基酸含量及组分的 QTL 分析	154
四、类胡萝卜素和其他色素的 QTL 定位	161
第三节 面粉品质性状的 QTL 定位及效应分析	165
一、面筋含量和面筋指数的 QTL 分析	166
二、面粉白度、色泽、PPO 活性的 QTL 分析	170
三、沉淀值的 QTL 分析	179
四、淀粉糊化特性(RVA)的 QTL 分析	185
五、降落值的 QTL 分析	199
六、淀粉含量及组分的 QTL 分析	202
第四节 面团品质性状的 QTL 定位及效应分析	206
一、粉质仪参数的 QTL 分析	206
二、揉混仪参数的 QTL 分析	212
三、面团吹泡仪参数的 QTL 分析	220
第五节 加工品质性状的 QTL 定位及效应分析	225
一、面条加工品质性状的 QTL 分析	225
二、面条质构分析(TPA)参数的 QTL 分析	229
三、馒头品质的 QTL 分析	235
参考文献	249
第六章 小麦主要生理和形态性状的遗传解析	255
第一节 小麦光合特性相关性状的 QTL 定位	255
一、田间小麦光合特性 QTL 定位	256
二、人工气候室苗期光合特性 QTL 定位	263
三、小麦光合特性 QTL 研究进展与本研究的比较分析	267
第二节 小麦茎秆显微解剖特性的 QTL 分析	271
一、茎秆基部第二节间显微解剖性状的 QTL 定位	271
二、穗下节间显微解剖性状的 QTL 定位	276
三、小麦茎秆显微解剖性状 QTL 研究进展与本研究的比较分析	284
第三节 小麦抽穗期的 QTL 定位及效应分析	286
一、小麦抽穗期 QTL 定位	286
二、小麦生育期 QTL 研究进展与本研究的比较分析	291
第四节 低温下小麦叶片细胞膜透性的 QTL 定位及效应分析	293
一、低温下小麦叶片细胞膜透性的 QTL 定位	293
二、小麦抗寒性 QTL 研究进展与本研究的比较分析	295
第五节 小麦根系性状 QTL 定位及效应分析	297
一、小麦根系性状 QTL 定位	297

二、小麦根系性状 QTL 研究进展与本研究的比较分析	303
第六节 小麦叶部形态性状 QTL 定位及效应分析	306
一、基于 DH 群体叶部形态的 QTL 定位	307
二、基于“矮孟牛”衍生系自然群体叶部形态的关联分析	313
三、小麦叶部形态 QTL 研究进展与本研究的比较分析	319
参考文献	320
第七章 小麦主要抗逆性状的遗传解析	323
第一节 抗旱性的 QTL 定位及效应分析	323
一、抗旱性 QTL 定位	324
二、抗旱性 QTL 研究进展与本研究的比较分析	329
第二节 抗重金属胁迫 QTL 定位及效应分析	330
一、耐镉 (Cd) 胁迫 QTL 定位	330
二、耐铬 (Cr) 胁迫 QTL 定位	338
三、小麦抗重金属 QTL 研究进展与本研究的比较分析	344
第三节 小麦抗穗发芽 QTL 定位及效应分析	346
一、抗穗发芽 QTL 定位	347
二、小麦抗穗发芽 QTL 研究进展与本研究的比较分析	350
第四节 小麦抗病性 QTL 定位及效应分析	352
一、小麦白粉病成株抗性的 QTL 分析	352
二、小麦赤霉病抗性的 QTL 分析	354
三、小麦抗病 QTL 研究进展及与本研究的比较分析	355
第五节 小麦耐盐性的 QTL 定位及效应分析	360
一、小麦耐盐性的 QTL 定位	361
二、小麦耐盐性的 QTL 研究进展与本研究的比较分析	370
第六节 小麦苗期抗钾胁迫 QTL 定位及效应分析	371
一、苗期抗钾胁迫 QTL 定位的材料和试验方法	372
二、苗期抗钾胁迫的 QTL 定位及效应分析	373
三、小麦抗钾胁迫的 QTL 定位进展与本研究的比较分析	380
参考文献	381
第八章 条件 QTL 分析及其在作物育种和栽培中的应用	385
第一节 小麦籽粒蛋白质积累动态的条件 QTL 分析	385
一、籽粒蛋白质积累动态的条件 QTL 定位结果	386
二、研究结果与前人同类研究的比较分析	391
第二节 小麦籽粒淀粉积累动态的条件 QTL 分析	392
一、小麦籽粒淀粉积累动态的条件 QTL 定位结果	393
二、研究结果与前人同类研究的比较分析	397
第三节 蛋白质和淀粉互为条件的 QTL 分析	398
一、蛋白质和淀粉互为条件的 QTL 定位结果	398
二、研究结果与前人同类研究的比较分析	407
第四节 小麦株高发育动态 QTL 定位	407
一、株高发育动态 QTL 的定位结果	407

二、研究结果与前人同类研究的比较分析	413
第五节 小麦穗干重和千粒重发育动态的 QTL 分析	414
一、穗干重和千粒重发育动态 QTL 分析结果	414
二、研究结果与前人同类研究的比较分析	424
第六节 基于粒长和粒宽的千粒重的条件 QTL 分析	425
一、千粒重的条件 QTL 分析结果	425
二、本研究结果与前人研究结果的比较分析	434
第七节 基于 7 个品质性状的沉淀值的条件 QTL 分析	435
一、沉淀值的条件 QTL 分析结果	435
二、研究结果与前人研究同类的比较分析	441
第八节 两种供氮水平下小麦冠层性状的条件和非条件 QTL 分析	441
一、不同氮素水平下小麦冠层性状的条件 QTL 定位结果	442
二、研究结果与前人同类研究的比较分析	448
第九节 小麦穗数、穗粒数和粒重相互关系的条件 QTL 分析	448
一、穗数、穗粒数和千粒重的条件 QTL 分析结果	449
二、研究结果与前人同类研究的比较分析	460
第十节 小麦产量与产量构成因素的条件 QTL 分析	460
一、产量与产量构成因素的条件 QTL 分析结果	461
二、研究结果与前人同类研究的比较分析	464
第十一节 条件 QTL 分析在分子育种和分子栽培中的作用	465
一、条件 QTL 在分子育种中的应用	465
二、条件 QTL 在分子栽培中的应用	465
参考文献	467
第九章 分子标记辅助育种	474
第一节 分子标记辅助育种的概念及其研究进展	475
一、分子标记辅助育种的概念和特点	475
二、分子标记辅助育种的重要性	475
三、小麦分子标记辅助育种研究进展	476
第二节 分子标记辅助选择育种的技术路线	479
一、分子标记辅助选择育种的目标性状	479
二、含有 QTL 优异等位基因的分子育种元件的创制及其应用	480
三、常规育种全程、多位点分子标记辅助选择技术路线	484
四、借助 MAS 实施基因/QTL 转移的技术路线	487
五、借助 MAS 实施的基因/QTL 聚合育种的技术路线	488
六、借助 MAS 实施品种设计的技术路线	489
第三节 主要产量性状的分子标记及其应用	491
一、主要产量性状的分子标记	492
二、主要产量性状分子标记的应用	499
第四节 主要品质性状的分子标记及其应用	506
一、主要品质性状的分子标记	506
二、主要品质性状分子标记的应用	514
第五节 主要生理性状的分子标记及其应用	519

一、主要生理性状的分子标记	519
二、主要生理性状分子标记的应用	524
第六节 主要抗逆性状的分子标记及其应用	529
一、主要抗逆性状的分子标记	529
二、主要抗逆性状的分子标记及其应用	536
参考文献	549
索引	555
后记	567