

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.01395

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

韩俊^{1,2} 张连松¹ 李静婷¹ 石丽娟¹ 解超杰¹ 尤明山¹ 杨作民¹
刘广田¹ 孙其信¹ 刘志勇^{1,*}

¹ 中国农业大学植物遗传育种系 / 农业生物技术国家重点实验室 / 农业部作物基因组学与遗传改良重点开放实验室 / 北京市作物遗传改良重点实验室 / 教育部作物杂种优势研究与利用重点实验室, 北京 100193; ² 北京农学院植物科技学院, 北京 102206

摘要: 小麦地方品种燕大 1817 是我国小麦育种骨干亲本之一, 胜利麦/燕大 1817 杂交组合是北部冬麦区小麦品种遗传改良的基础组合。利用随机分布于小麦全基因组 21 条染色体上的 175 对在胜利麦和燕大 1817 间具有多态性的 SSR 标记(每条染色体平均 8.3 对)分析了燕大 1817 和胜利麦对其 38 份后代衍生品种的遗传贡献率。结果表明, 在全基因组水平上, 燕大 1817 对其后代衍生品种贡献率为 26.8%, 胜利麦对其后代衍生品种贡献率为 43.6%; 在部分同源群水平上, 燕大 1817 对其后代衍生品种 A、B 和 D 基因组的贡献率分别为 25.9%、25.7%和 26.4%, 胜利麦对其后代衍生品种 A、B 和 D 基因组的贡献率分别为 46.1%、39.1%和 44.0%。说明引进种质对我国北部冬麦区小麦品种遗传改良起了重要作用。在染色体水平上, 胜利麦对其后代衍生品种的 21 条染色体贡献率在 20.0%~63.3%间, 其中对 1A 染色体贡献率仅有 20.0%, 对 7A 染色体贡献率高达 63.3%。骨干亲本燕大 1817 对其后代衍生品种的 21 条染色体贡献率在 7.5%~44.2%间, 其中对 2A 染色体贡献率仅有 7.5%, 对 7D 染色体贡献率可达 44.2%。骨干亲本燕大 1817 对后代衍生品种贡献率较高的基因组(单元型)区段有 7 个, 分别是 3A 上的 *Xwmc11-Xcfa2262*、7B 上的 *Xbarc1073-Xwmc475*、1AL 上的 *Xgwm357-Xwmc312*、7DS 上的 *Xbarc305-Xwmc506*、4AS 上的 *Xgwm165-Xgwm610*、1B 上的 *Xwmc419-Xwmc134* 和 2D 上的 *Xcfd56-Xbarc228*, 其中, 3A 染色体上的 *Xwmc11-Xcfa2262* 区段对衍生品种贡献率高达 77.5%。而胜利麦对后代衍生品种贡献率较高的基因组(单元型)区段有 8 个, 分别是 6BS 上的 *Xwmc105 - Xwmc397*、3D 上的 *Xgdm72-Xgdm8*、2DS 上的 *Xgdm5-Xgwm455*、7AL 上的 *Xbarc121-Xgwm332*、5DL 上的 *Xgwm174-Xwmc161*、5BL 上的 *Xgwm499-Xbarc308*、5A 上的 *Xbarc141-Xgwm291* 和 4BL 上的 *Xgwm66-Xgwm251*, 其中 6BS 上的 *Xwmc105-Xwmc397* 区段对衍生品种的贡献率最高, 达 71.3%。这些基因组(单元型)区段上存在许多与产量、抗病、抗逆和适应性等重要农艺性状相关的基因和 QTL, 对北部冬麦区小麦品种遗传改良可能起了重要作用。

关键词: 骨干亲本; 燕大 1817; 胜利麦; 遗传构成; SSR; 小麦育种

Molecular Dissection of Core Parental Cross “Triumph/Yanda 1817” and Its Derivatives in Wheat Breeding Program

HAN Jun^{1,2}, ZHANG Lian-Song¹, LI Jing-Ting¹, SHI Li-Juan¹, XIE Chao-Jie¹, YOU Ming-Shan¹, YANG Zuo-Min¹, LIU Guang-Tian¹, SUN Qi-Xin¹, LIU Zhi-Yong^{1,*}

¹ Department of Plant Genetics & Breeding, China Agricultural University / State Key Laboratory for Agrobiotechnology / Key Laboratory of Crop Genomics and Genetic Improvement, Ministry of Agriculture / Beijing Key Laboratory of Crop Genetic Improvement / Key Laboratory of Crop Heterosis Research & Utilization, Ministry of Education, Beijing 100193, China; ² College of Plant Science and Technology, Beijing University of Agriculture, Beijing 102206, China

本研究由国家重点基础研究计划(973 计划)项目(2006CB101701), 国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2006AA100102, 2006AA10Z1E9, 2006AA10Z1C4, 2006BAD01A02), 国家自然科学基金项目(30425039), 教育部长江学者和创新团队发展计划项目, 高等学校学科创新引智计划项目(111-2-03)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 刘志勇, E-mail: zhiyongliu@cau.edu.cn

第一作者联系方式: Email: hanjun422@yahoo.com.cn

Received(收稿日期): 2009-03-06; Accepted(接受日期): 2009-03-23.

Abstract: Wheat landrace Yanda 1817 is one of the ‘core parental’ breeding lines for North China Winter Wheat Breeding Program during 1950–1960. The derivatives of cross Triumph/Yanda 1817 have been widely planted in the area and, thereafter, used as parental lines to make further crosses for new varieties development. In this study, the genetic contributions of core parental lines Yanda 1817 and Triumph to their derivative cultivars were analyzed using 175 polymorphic SSR markers randomly distributed on the 21 chromosomes of wheat genome with an average of 8.3 markers per chromosome. The results indicated that Triumph (43.6%) contributed more genetic components than Yanda 1817 (26.8%) to their derivatives on the whole genome level. On the A, B and D subgenome levels, triumph had the contribution ratio of 46.1%, 39.1%, and 44.0%, while Yanda 1817 only had the contribution ratio of 25.9%, 25.7%, and 26.4% to their derivatives, respectively. It revealed that exogenous germplasm played an important role in the improvement of wheat varieties in the North China Winter Wheat Breeding Program. As for single chromosomes, 20.0% (1A) to 63.3% (7A) of Triumph alleles and 7.5% (2A) to 44.2% (7D) of Yanda 1817 alleles could be detected on the derivative cultivars. Seven Yanda 1817 genomic (haplotypic) regions, *Xwmc11-3A-Xcfa2262*, *Xbarc1073-7B-Xwmc475*, *Xgwm357-1AL-Xwmc312*, *Xbarc305-7DS-Xwmc506*, *Xgwm165-4AS-Xgwm610*, *Xwmc419-1B-Xwmc134*, and *Xcfd56-2D-Xbarc228*, and eight Triumph genomic (haplotypic) regions, *Xwmc105-6BS-Xwmc397*, *Xgdm72-3D-Xgdm8*, *Xgdm5-2DS-Xgwm455*, *Xbarc121-7AL-Xgwm332*, *Xgwm174-5DL-Xwmc161*, *Xgwm499-5BL-Xbarc308*, *Xbarc141-5A-Xgwm291*, and *Xgwm66-4BL-Xgwm251*, were found to be significantly important in the Triumph/Yanda 1817 derivative cultivars. Genomic (haplotypic) regions *Xwmc11-3A-Xcfa2262* derived from Yanda 1817 and *Xwmc105-6BS-Xwmc397* derived from Triumph had the contribution ratio of 77.5% and 71.3%, respectively to the derivative cultivars of Triumph/Yanda 1817, indicating they are important targets for selection in breeding program. Agronomic important genes and QTLs relevant to yield, disease resistance, tolerance to abiotic stresses and adaptation to diversified environments located on these genomic (haplotypic) regions are important targets for new varieties development in the North China Winter Wheat Breeding Program.

Keywords: Core parental line; Yanda 1817; Triumph; Genetic component; SSR markers; Wheat breeding

自 20 世纪 50 年代以来, 我国小麦育种工作者为生产上提供了多批优良新品种, 在全国范围内实现了多次品种更换, 为保证我国粮食增产增收发挥了重要作用。其中个别亲本品种在杂交育种中起着骨干作用, 由它们衍生的推广品种数目较多, 对小麦生产的贡献较大, 被称为“骨干亲本”^[1]。其中地方品种燕大 1817 是小麦骨干亲本之一, 系原燕京大学作物改进场从山西地方品种平遥小白麦中系选而成, 该品种以抗逆性著称, 具有抗寒、耐旱、耐瘠、分蘖力强等特点。育成的品种数有 53 个, 其后代分布于北方冬麦区, 特别是北部冬麦区。

胜利麦(Triumph)为从美国中部冬麦主产区引进的主要推广品种, 具有抗锈、耐肥、大粒等特点。胜利麦/燕大 1817 杂交组合亲本性状互补, 生态差异大, 遗传多样性丰富, 是北部冬麦区于 20 世纪 50 年代中期选育出品种最多、适应性较广的杂交组合, 育成以农大 183、农大 311、华北 187 为代表的多个抗寒、抗锈病、粒重高、早熟及适应性较好的抗病丰产品种, 在京、津、冀东、冀中、晋中、晋东南、陕北、陇东和辽南沿海等省市推广, 成为当时种植的主要品种。这些品种不仅生产上表现突出, 也是当时小麦育种的优良亲本, 以其为亲本, 育成了一系列衍生品种, 是北部冬麦区小麦品种改良的基础组合^[1]。但是, 在育种过程中发挥重要作用的骨干亲

本均是根据其育成的一系列衍生品种的系谱分析总结得出, 而骨干亲本基因组构成对后代衍生品种遗传组成的贡献仍是非常值得探讨的问题。

分子标记技术的发展为从全基因组层次分析骨干亲本对衍生品种的贡献提供了重要工具。许多种分子标记技术如限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)、随机扩增多态性 DNA (random amplified polymorphic DNA, RAPD)、简单序列重复(simple sequence repeat, SSR)等均被应用于小麦品种间遗传差异和多样性的研究。其中 SSR 标记由于位点丰富、多态性较高、操作简单、全基因组分布等特点广泛应用于小麦遗传多样性、基因组作图和重要性状基因的定位等方面研究。

本研究拟利用小麦 SSR 标记对骨干亲本杂交组合胜利麦/燕大 1817 后代衍生品种进行全基因组分子标记分析, 以期明确骨干亲本来源的基因组区段在后代衍生品种中的传递及其分布, 阐明这些基因组区段对骨干亲本形成的贡献。

1 材料与amp;方法

1.1 植物材料及其基因组 DNA 提取

小麦品种胜利麦、早洋麦和骨干亲本燕大 1817 及其衍生品种共 41 个(表 1), 除部分由本课题组保

表 1 小麦骨干亲本胜利麦/燕大 1817 杂交组合后代衍生品种
Table 1 Core parental cross Triumph/Yanda 1817 and its derivatives

编号 Code	品种 Variety	世代 Generation	系谱 Pedigree
1	胜利麦 Triumph	亲本 Parent	Blackhull/Kanred/3/Blackhull/Kanred/Florence
2	早洋麦 Early Premium	胜利麦姊妹系 Sister line of Triumph	Blackhull/Kanred/3/Blackhull/Kanred/Florence
3	燕大 1817 Yanda 1817	亲本 Parent	平遥小白麦选系 Selection line of Pingyao white wheat
4	农大 311 Nongda 311	子一代 First	胜利麦/燕大 1817 Triumph/Yanda 1817
5	石家庄 407 Shijiazhuang 407	子一代 First	胜利麦/燕大 1817 Triumph/Yanda 1817
6	华北 187 Huabei 187	子一代 First	胜利麦/燕大 1817 Triumph/Yanda 1817
7	华北 672 Huabei 672	子一代 First	胜利麦/燕大 1817 Triumph/Yanda 1817
8	农大 183 Nongda 183	子一代 First	胜利麦/燕大 1817 Triumph/Yanda 1817
9	太原 566 Taiyuan 566	子一代 First	胜利麦/燕大 1817 Triumph/Yanda 1817
10	北京 5 号 Beijing 5	子一代 First	华北 187 选系 Selection line of Huabei 187
11	北京 6 号 Beijing 6	子一代 First	华北 187 选系 Selection line of Huabei 187
12	农大 139 Nongda 139	子二代 Second	农大 183/维尔//30983/燕大 1817 Nongda 183/Virgilio//30983/Yanda 1817
13	晋麦 1 号 Jinmai 1	子二代 Second	胜利麦/燕大 1817//铭贤 169 Triumph/Yanda 1817//Mingxian 169
14	太原 567 Taiyuan 567	子二代 Second	胜利麦/燕大 1817//早洋麦 Triumph/Yanda 1817//Early premium
15	旱选 1 号 Hanxuan 1	子二代 Second	农大 16/华北 187 Nongda 16/Huabei 187
16	晋麦 5 号 Jinmai 5	子二代 Second	农大 16/华北 187 Nongda 16/Huabei 187
17	有芒红 7 号 Youmanghong 7	子二代 Second	维尔/北京 8 号//北京 6 号 Virgilio/Beijing 8//Beijing 6
18	北京 10 号 Beijing 10	子三代 Third	华北 672/辛石 14//苏联早熟 1 号/华北 672 Huabei 672/Xinshi 14//Скоропоспевка/1/Huabei 672
19	丰抗 7 号 Fengkang 7	子三代 Third	有芒红 7 号/洛夫林 10 号 Youmanghong 7/Lovrin 10
20	京双 16 Jingshuang 16	子三代 Third	洛夫林 10 号/有芒红 7 号 Lovrin 10/Youmanghong 7
21	丰抗 8 号 Fengkang 8	子三代 Third	有芒红 7 号/洛夫林 10 号 Youmanghong 7/Lovrin 10
22	丰抗 9 号 Fengkang 9	子三代 Third	有芒红 7 号/洛夫林 10 号 Youmanghong 7/Lovrin 10
23	丰抗 10 号 Fengkang 10	子三代 Third	有芒红 7 号/洛夫林 10 号 Youmanghong 7/Lovrin 10
24	丰抗 15 Fengkang 15	子三代 Third	有芒红 7 号/洛夫林 10 号 Youmanghong 7/Lovrin 10
25	丰抗 11 Fengkang 11	子三代 Third	有芒红 7 号/洛夫林 10 号 Youmanghong 7/Lovrin 10
26	北京 841 Beijing 841	子三代 Third	北京 18/丰抗 4 号//农大 139 Beijing 18/Fengkang 4//Nongda 139
27	农大 45 Nongda 45	子三代 Third	小鹅 186//胜利麦/燕大 1817/3/早洋麦 Xiao'e 186//Triumph/Yanda 1817/3/Early premium
28	北京 13 Beijing 13	子三代 Third	农大 8 号//农大 183/伊卡 124-D Nongda 8//Nongda 183/Yika 124-D
29	京作 210 Jingzuo 210	子三代 Third	北京 8 号//亥恩·亥德/北京 6 号 Beijing 8//Heine Hvede/Beijing 6
30	有芒白 2 号 Youmangbai 2	子三代 Third	尤皮 1 号/农大 183//北京 8 号 Jubileina 1/Nongda 183//Beijing 8
31	京作 208 Jingzuo 208	子三代 Third	北京 8 号//亥恩·亥德/北京 6 号 Beijing 8//Heine Hvede/Beijing 6
32	农大 198 Nongda 198	子四代 Fourth	农大 45/北京 8 号 Nongda 45/Beijing 8
33	北京 11 Beijing 11	子四代 Fourth	5711-46/北京 8 号 5711-46/Beijing 8
34	有芒白 15 Youmangbai 15	子四代 Fourth	农大 45/北京 8 号 Nongda 45/Beijing 8
35	京旺 9 号 Jingwang 9	子四代 Fourth	洛夫林 13/有芒白 2 号 Lovrin 13/Youmangbai 2
36	北京 8694 Beijing 8694	子四代 Fourth	丰抗 9 号//双 2-洛 13/双 13 Fengkang 9//Shuang 2-luo 13/Shuang 13
37	长丰 1 号 Changfeng 1	子五代 Fifth	农大 45/北京 8 号//矮秆早 Nongda 45/Beijing 8//Aiganzao
38	丰抗 2 号 Fengkang 2	子五代 Fifth	农大 45/北京 8 号//洛夫林 10 号 Nongda 45/Beijing 8//Lovrin 10
39	丰抗 4 号 Fengkang 4	子五代 Fifth	农大 45/北京 8 号//洛夫林 10 号 Nongda 45/Beijing 8//Lovrin 10
40	丰抗 5 号 Fengkang 5	子五代 Fifth	农大 45/北京 8 号//洛夫林 10 号 Nongda 45/Beijing 8//Lovrin 10
41	京 411 Jing 411	子六代 Sixth	有芒白 4 号/洛夫林 10 号//长丰 1 号 Youmangbai 4/Lovrin 10//Changfeng 1

存外, 其余部分由中国农业科学院作物科学研究所李立会研究员和中国科学院遗传与发育研究所安调过研究员惠赠。采用 Sharp 等^[2]的 CTAB 法提取小麦基因组 DNA。

1.2 燕大 1817 和胜利麦多态性 SSR 引物的筛选

利用本实验室现有的 2 234 对 SSR 引物在燕大 1817 和胜利麦间进行多态性筛选, 具有稳定扩增结果和清晰多态性的 SSR 引物用于对后代衍生品种的分析。SSR 引物主要包括两大类, 一类是基因组 SSR 引物, 其中包括 GWM^[3-4]、GDM^[5]、BARC^[6]、CFD^[7]和 WMC^[8-9]系列; 另一类是 EST-SSR 引物, 其中包括 PK^[10]、DuPw(dp)^[11]、KSUM^[12]和 CFA (<http://wheat.pw.usda.gov/>)系列引物。这些 SSR 标记覆盖了小麦的 21 条染色体。

1.3 胜利麦/燕大 1817 杂交组合后代衍生品种的 SSR 分子标记分析

在 Applied Biosystems GeneAmp PCR System 9700 上进行 PCR。反应体系为 10 μ L, 包含 10 \times buffer 1 μ L, 15 mmol L⁻¹ MgCl₂ 1 μ L, 2 mmol L⁻¹ dNTP 1 μ L, 20 ng μ L⁻¹ 引物 1 μ L, 1 U Taq 酶, 去离子水 4 μ L, 20 ng μ L⁻¹ 基因组 DNA 2 μ L。PCR 扩增程序为 94 $^{\circ}$ C 预变性 5 min; 然后 94 $^{\circ}$ C 变性 45 s, 50~60 $^{\circ}$ C (依引物而定) 退火 45 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 1.5 min, 40 个循环; 最后 72 $^{\circ}$ C 后延伸 10 min。扩增产物加入 3 μ L 上样缓冲液 (含 98% 甲酰胺, 10 mmol L⁻¹ EDTA, pH 8.0, 0.25% 溴酚蓝, 0.25% 二甲苯青)。取 5 μ L 样品在 8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶上以恒定电压 100~150 V, 电泳 4 h 左右, 经硝酸银染色后进行带型统计或扫描记录。

1.4 数据处理和聚类分析

按有或无记录每个样品的电泳条带, 有带赋值“1”, 否则赋值“0”, 利用 NTSYSpc version 2.10t 软件计算 Dice 遗传相似性系数 [$GS_{Dice} = 2a/(2a+b+c)$, 其中, a 为任意两品种共有谱带数, b 和 c 为相应两品种间的差异条带], 用 UPGMA (unweighted pair grouping method with arithmetic mean) 法进行聚类分析。

2 结果与分析

2.1 燕大 1817 和胜利麦多态性 SSR 引物的筛选及其后代衍生品种的 SSR 分子标记分析

在 2234 对 SSR 引物中筛选出能在燕大 1817 和胜利麦的基因组 DNA 中扩增出多态性片段的 636 对引物, 多态性比率达 28.5%。随机选取分布于小麦全基因组 21 条染色体上的 175 对具有稳定扩增结果

和清晰多态性的 SSR 引物 (平均每条染色体 8.3 个标记) 对小麦骨干亲本燕大 1817 和胜利麦及其后代衍生品种的基因组 DNA 进行 PCR 扩增。结果表明, 胜利麦和燕大 1817 与不同后代衍生品种存在不同程度的遗传差异 (图 1)。聚类分析显示, 胜利麦/燕大 1817 后代衍生品种可聚为五大类群, 具有相同系谱来源的品种, 大多聚为一类。如胜利麦/燕大 1817 直接选出的部分品种农大 183、华北 672、太原 566、石家庄 407 和华北 187 及其选系北京 5 号、北京 6 号聚为一类; 有芒红 7 号/洛夫林 10 号的后代丰抗 7 号、丰抗 8 号、丰抗 9 号、丰抗 10 号和丰抗 11 聚为一类; 来源于农大 45/北京 8 号//洛夫林 10 号的丰抗 2 号、丰抗 4 号和丰抗 5 号可聚为一类, 而北京 8 号与几个不同的品种杂交育成的北京 11、北京 13、北京 8694、京作 208、京作 210 和有芒红 7 号可聚在一起。分子标记的聚类结果与系谱来源基本一致。

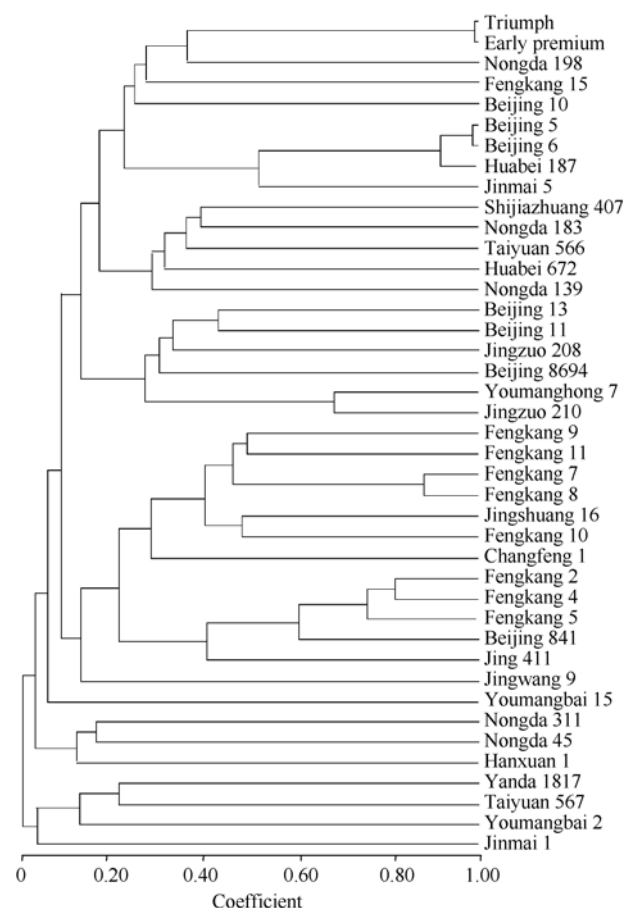


图 1 胜利麦、燕大 1817 及其后代衍生品种遗传相似性
Fig. 1 Genetic similarity of Triumph, Yanda 1817, and their derivatives

2.2 胜利麦和早洋麦遗传差异分析

胜利麦和早洋麦在 175 个 SSR 位点上仅 *Xwmc141*

存在差异, 二者间遗传相似性高达 99.43%(图 1), 说明这两个品种的遗传构成基本相同。

2.3 燕大 1817 和胜利麦对其后代衍生品种的遗传贡献率分析

利用 175 个在胜利麦和燕大 1817 间具有多态性的 SSR 标记分析了骨干亲本燕大 1817 和胜利麦对其 38 份后代衍生品种的遗传贡献率。结果表明, 在全基因组水平上, 胜利麦对其后代衍生品种贡献率平均为 43.6%, 燕大 1817 对其后代衍生品种贡献率平均为 26.8%。从部分同源群不同基因组来看, 胜利麦对后代衍生品种的贡献也高于燕大 1817。胜利麦对 A、B 和 D 3 个基因组的贡献率分别为 46.1%、

39.1%和 44.0%; 而燕大 1817 对 A、B 和 D 3 个基因组的贡献率分别为 25.9%、25.7%和 26.4%(表 2)。以上结果说明从美国引进的种质资源胜利麦对后代衍生品种的贡献高于地方品种燕大 1817, 对我国北部冬麦区小麦品种改良起了更为重要的作用。在染色体水平上, 胜利麦对其后代衍生品种 21 条不同染色体的贡献率介于 20.0%~63.3%间。以对 1A 染色体贡献率最低, 仅有 20.0%; 而对 7A 染色体贡献率最高, 高达 63.3% (表 2)。骨干亲本燕大 1817 对其后代衍生品种 21 条不同染色体的贡献率介于 7.5%~44.2%间, 以对 2A 染色体贡献率最低, 仅有 7.5%; 而对 7D 染色体贡献率最高, 达 44.2% (表 2)。

表 2 骨干亲本燕大 1817 和胜利麦对其后代衍生品种不同染色体的遗传贡献分析

Table 2 Genomic contribution of core parental lines Yanda1817 and Triumph to different chromosomes of their derivatives

染色体 Chromosome	贡献率 Contribution ratio (%)		染色体 Chromosome	贡献率 Contribution ratio (%)		染色体 Chromosome	贡献率 Contribution ratio (%)	
	燕大 1817 Yanda 1817	胜利麦 Triumph		燕大 1817 Yanda 1817	胜利麦 Triumph		燕大 1817 Yanda 1817	胜利麦 Triumph
1A	40.2	20.0	1B	41.0	30.0	1D	21.7	34.6
2A	7.5	54.2	2B	16.9	27.5	2D	29.7	43.2
3A	31.5	35.4	3B	21.1	34.3	3D	20.8	57.5
4A	30.5	43.8	4B	26.1	55.5	4D	24.5	36.0
5A	17.0	56.8	5B	20.0	51.1	5D	25.0	47.5
6A	27.2	49.4	6B	21.9	40.6	6D	18.8	47.5
7A	27.3	63.3	7B	32.9	34.6	7D	44.2	41.9
平均 Average	25.9	46.1	平均 Average	25.7	39.1	平均 Average	26.4	44.0

图 2 为 SSR 标记 *Xcfa2147* 在胜利麦和燕大 1817 及其后代衍生品种上的扩增结果。在 8 个子一代品种中, 4 个品种(石家庄 407、农大 183、太原 566 和北京 6 号)检测到燕大 1817 来源位点, 其余 4 个品种(农大 311、华北 187、华北 672 和北京 5 号)检测到胜利麦来源位点; 在 6 个子二代品种中, 3 个品种(早选 1 号、早选 10 号和有芒红 7 号)检测到燕大 1817 来源位点, 其余 3 个品种(农大 139、太原 116 和太原 567)检测到胜利麦来源位点; 在 14 个子三代品种中, 1 个品种(北京 10 号)检测到燕大 1817 来源位点, 11 个品种(丰抗 7 号、京双 16、丰抗 8 号、丰抗 9 号、丰抗 15、丰抗 11、北京 841、农大 45、北京 13、京作 210 和京作 208)检测到胜利麦来源位点; 在 5 个子四代品种中, 2 个品种(有芒白 15 和北京 8694)检测到燕大 1817 来源位点, 3 个品种(农大 198、北京 11 和京旺 9 号)检测到胜利麦来源位点; 在 4 个子五代品种中, 2 个品种(丰抗 4 号和丰抗 5 号)检测到燕大 1817 来源位点, 1 个品种(长丰 1 号)检测到胜利

麦来源位点, 1 个品种(丰抗 2 号)同时检测到燕大

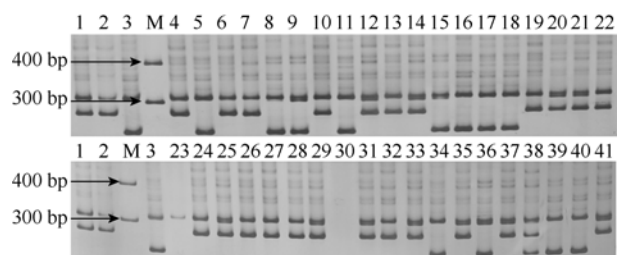


图 2 SSR 标记 *Xcfa2147* 在胜利麦、燕大 1817 及其后代衍生品种中的扩增结果

Fig.2 Amplification patterns of SSR marker *Xcfa2147* in Triumph, Yanda 1817, and their derivatives

M: 100 bp DNA ladder; 1: 胜利麦; 2: 早洋麦; 3: 燕大 1817; 4~41: 胜利麦/燕大 1817 子代, 编号同表 1, 其中 4~11 为子一代, 12~17 为子二代, 18~31 为子三代, 32~36 为子四代, 37~40 为子五代, 41 为子六代。

M: 100 bp DNA ladder; 1: Triumph; 2: Early premium; 3: Yanda 1817; 4~41: derivatives of Triumph/Yanda 1817, the detailed name of varieties is listed in Table 1, in which, 4~11 for first generation, 12~17 for second generation, 18~31 for third generation, 32~36 for fourth generation, 37~40 for fifth generation, 41 for sixth generation.

1817 来源位点和胜利麦来源位点; 在子六代品种(京 411)中检测到胜利麦来源位点。

2.4 燕大 1817 和胜利麦对后代衍生品种贡献率高的基因组区段分析

根据已经发表的小麦 SSR 标记整合遗传连锁图谱分析骨干亲本燕大 1817 和胜利麦对后代衍生品种不同染色体区段遗传构成的贡献。结果表明, 燕大 1817 贡献率较高的基因组区段有, 3A 上的 *Xwmc11-Xcfa2262*、7B 上的 *Xbarc1073-Xwmc475*、1AL 上的 *Xgwm357-Xwmc312*、7DS 上的 *Xbarc305-Xwmc506*、4AS 上的 *Xgwm165-Xgwm610*、1B 上的

Xwmc419-Xwmc134 和 2D 上的 *Xcfd56-Xbarc228* 共 7 个区段, 其中对 3A 染色体上 *Xwmc11-Xcfa2262* 区段的贡献率高达 77.5%(表 3)。而胜利麦贡献率较高的基因组区段有, 6BS 上的 *Xwmc105-Xwmc397*、3D 上的 *Xgdm72-Xgdm8*、2DS 上的 *Xgdm5-Xgwm455*、7AL 上的 *Xbarc121-Xgwm332*、5DL 上的 *Xgwm174-Xwmc161*、5BL 上的 *Xgwm499-Xbarc308*、5A 上的 *Xbarc141-Xgwm291* 和 4BL 上的 *Xgwm66-Xgwm251* 共 8 个区段, 其中, 以 6BS 上的 *Xwmc105-Xwmc397* 区段对衍生品种的贡献率最高, 可达 71.3%(表 3)。

表 3 燕大 1817 和胜利麦对其后代衍生品种遗传贡献率高的基因组区段
Table 3 High contribution genomic regions derived from Yanda 1817 and Triumph

基因组区段 Genomic region	贡献率 Contribution ratio (%)	定位的基因/QTL Mapped gene/QTL
燕大 1817 Yanda 1817		
<i>Xwmc11-3AS-Xcfa2262-3AL</i>	77.5	<i>QKps.sha-3A.2</i> ^[14] , <i>QTKwt.sha-3A.2</i> ^[14] , <i>QKps.sha-3A.3</i> ^[14] , <i>QStgss-3A.1</i> ^[15] , <i>Qrdwg-3A.1</i> ^[15] , <i>Qsii-3A.1</i> ^[15] , <i>QFhs.ndsu.3AS</i> ^[16]
<i>Xbarc1073-7BS-Xwmc475-7BL</i>	64.2	
<i>Xgwm357-1AL-Xwmc312-1AL</i>	62.1	
<i>Xbarc305-7DS-Xwmc506-7DS</i>	59.5	<i>QPm.ipk-7D</i> ^[17] , <i>Lr34</i> ^[18]
<i>Xgwm165-4AS-Xgwm610-4AS</i>	53.1	<i>QHt.ocs-4A.2</i> ^[19] , <i>QGwe.ocs-4A.1</i> ^[19] , <i>QFgw.ocs-4A.1</i> ^[19] , <i>QSpn.ocs-4A.1</i> ^[19] , <i>QYld.ocs-4A.1</i> ^[19]
<i>Xwmc419-1BS-Xwmc134-1BL</i>	52.1	<i>QLd.sfr-1B</i> ^[20] , <i>QLtn.sfr-1B</i> ^[21] , <i>QLr.sfr-1B</i> ^[21] , <i>Yr26</i> ^[22] , <i>YrH52</i> ^[23] , <i>QEL.ipk-1B</i> ^[24]
<i>Xcfd56-2DS-Xbarc228-2DL</i>	51.9	<i>QGwe.ipk-2D</i> ^[24] , <i>QEet.ipk-2D</i> ^[24] , <i>QLd.sfr-2D</i> ^[20] , <i>QPm.sfr-2D</i> ^[20]
胜利麦 Triumph		
<i>Xwmc105-6BS-Xwmc397-6BS</i>	71.3	Adult plant stripe rust resistance QTLs ^[25] , <i>Qfhs.crc-6BS</i> ^[26] , <i>Fhb2</i> ^[13]
<i>Xgdm72-3DS-Xgdm8-3DL</i>	70.4	
<i>Xgdm5-2DS-Xgwm455-2DS</i>	70.0	<i>QGwe.ipk-2D</i> ^[24] , <i>QLd.sfr-2D</i> ^[20] , <i>Lr39</i> ^[27] , <i>Rht8</i> ^[28] , <i>Yr16</i> ^[29]
<i>Xbarc121-7AL-Xgwm332-7AL</i>	69.4	<i>Pm37</i> ^[30] , <i>Qfhs.fcu-7AL</i> ^[31]
<i>Xgwm174-5DL-Xwmc161-5DL</i>	66.0	QTLs for resistance to powdery mildew ^[32]
<i>Xgwm499-5BL-Xbarc308-5BL</i>	64.4	<i>Eps-5BL.2</i> ^[33]
<i>Xbarc141-5AS-Xgwm291-5AL</i>	60.8	<i>QTgw.ipk-5A</i> ^[24] , <i>QEL.ipk-5A</i> ^[24] , <i>QPm.sfr-5A.1</i> ^[34] , <i>QPm.sfr-5A.2</i> ^[34] , <i>Qkb.cnl-5A.1</i> ^[20] , <i>Qkb.cnl-5A.2</i> ^[20] , <i>Yr34</i> ^[35]
<i>Xgwm66-4BL-Xgwm251-4BL</i>	53.8	Adult-plant resistance to powdery mildew ^[36]

根据小麦基因组上已定位的重要农艺性状相关基因和 QTL 信息^[13], 发现骨干亲本燕大 1817 和胜利麦对后代衍生品种贡献率较高的这些基因组区段上富集了许多与小麦产量、抗病、抗逆和适应性等重要农艺性状相关的基因和 QTL。其中在骨干亲本燕大 1817 对后代衍生品种贡献率较高的 7 个基因组区段中的 5 个区段均定位了和重要农艺性状相关的基因和 QTL, 如 *Xcfd56-2DS-Xbarc228-2DL* 基因组区段的 *QGwe.ipk-2D*(粒重)、*QEet.ipk-2D*(抽穗期)、*QLd.sfr-2D*(抗倒伏)和 *QPm.sfr-2D*(抗白粉病)等 QTL; 而在胜利麦对后代衍生品种贡献率较高的 8 个基因

组区段中也有多个区段已知含有和产量、抗病、早熟等重要农艺性状相关的基因和 QTL, 如 2DS 基因组区段 *Xgdm5-2DS-Xgwm455-2DS* 含有 *QGwe.ipk-2D*(粒重)、*QLd.sfr-2D*(抗倒伏)、*Lr39*、*Ppd-1D*、*Rht8* 和 *Yr16* 等基因和 QTL(表 3)。这些基因组区段通常与多个重要农艺性状有关, 在育种后代群体中可能会被优先选择, 因此在后代衍生品种遗传构成中占较大的比重, 进而对北部冬麦区小麦品种遗传改良起重要作用。尤其重要的是, 在部分染色体区段, 发现分别来自骨干亲本燕大 1817 和胜利麦的高贡献率基因组区段在其后代衍生品种中重组到一起, 如

位于 2DS 染色体上的 *Xcfd56*-2DS-*Xbarc228*-2DL 基因组区段, 同时包含来自燕大 1817 和胜利麦的高贡献率染色体区段(图 3), 说明遗传重组在新品种选育中具有重要作用。

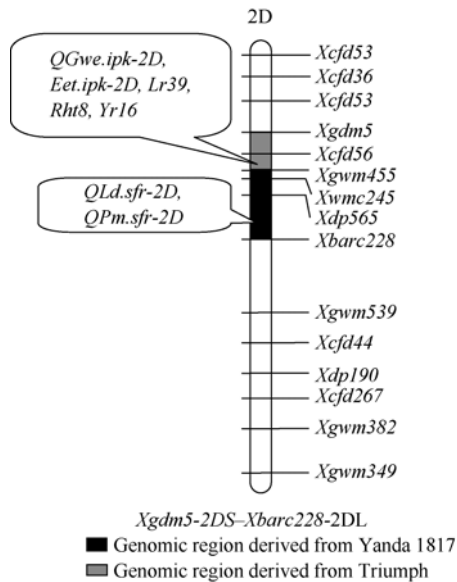


图 3 燕大 1817 和胜利麦 2DS 染色体区段定位的重要基因/QTL 的重组分析

Fig. 3 Genomic recombination of agronomic important genes/QTLs mapped on 2DS detected from derivatives of Triumph/Yanda 1817

3 讨论

金善宝^[37]曾总结我国 20 世纪 80 年代以前小麦育成品种的系谱, 提出蚂蚱麦、燕大 1817、早洋麦等 14 个小麦育种骨干亲本, 随后又明确了洛夫林 10 号和墨巴 66^[1]以及矮孟牛^[38]、小偃 6 号^[39]等若干骨干亲本品种。这些品种在我国小麦品种遗传改良中发挥着骨干作用, 是各小麦生态区杂交育种的基础亲本, 其后代衍生品种又作为新一轮的杂交亲本用于新品种的选育。选自山西地方品种平遥小白麦的燕大 1817 是北部冬麦区小麦骨干亲本之一, 抗逆性突出, 耐瘠薄, 分蘖力强, 但抗倒性差, 穗小、粒小, 不抗锈病。原北京大学农学院蔡旭教授用燕大 1817 与从美国堪萨斯州引进的抗锈病、耐肥、综合性状较好的胜利麦组配的胜利麦/燕大 1817 杂交组合选育出以农大 183、农大 311 和农大 36 等为代表的兼具双亲之长的优良新品种, 为北部冬麦区小麦育种工作奠定了基础。

SSR 分子标记聚类分析结果可将胜利麦/燕大 1817 后代衍生品种大体分为 5 个类群, 具有相同系

谱来源的品种, 大多聚为一类, 说明分子标记可以作为小麦遗传多样性分析的重要工具。农大 311 与农大 183 等品种均为胜利麦/燕大 1817 的直系后代(子一代), 但在聚类图上农大 311 与农大 183 等未聚在一起。1960 年后, 农大 183 等多个胜利麦/燕大 1817 后代品种先后感染条锈病, 唯独农大 311 仍然表现抵抗, 说明农大 311 含有其他抗条锈病基因或修饰基因。从形态性状分析, 农大 183 为顶芒、白粒, 农大 311 为有芒、红粒。此外, 农大 311 与农大 183 在产量、成熟期和适应性上均有一定差异^[1]。因此农大 311 可能在遗传基础上与农大 183 等胜利麦/燕大 1817 的后代品种存在一定的差异。

本研究表明, 胜利麦和早洋麦之间只在一个 SSR 位点(*Xwmc141*)上存在差异, 基因组相似性高达 99.4%, 说明胜利麦和早洋麦的遗传构成基本相同。胜利麦(Triumph)系谱组合为 Blackhull/Kanred/3/Blackhull/ Kanred//Florence, 胜利麦植株形态和农艺性状与早洋麦(Early Premium)相同^[1], Zeven 等 1976 年编著的《14 000 个小麦品种的系谱》一书中记载早洋麦同胜利麦, 但确否待考证(庄巧生, 私人交流)。本研究的 SSR 遗传差异分析结果从基因组构成上明确了胜利麦与早洋麦很可能是同一个品种。早洋麦也是小麦北方冬麦区和黄淮麦区的骨干亲本之一, 育成品种数达 58 个^[1,37]。早洋麦与另一个骨干亲本碧玛 4 号组配的杂交组合在黄淮麦区育成北京 8 号、济南 2 号、济南 4 号、济南 5 号、石家庄 54、郑州 15、郑州 24 等品种, 促进了该地区 20 世纪 60 年代小麦品种大更换, 是育成生产品种最多的组合之一。以这些育成品种为亲本, 在黄淮麦区所有省份都选育出第二批衍生品种, 20 世纪 70 年代在生产上仍起一定作用^[1]。而胜利麦在长江中下游冬麦区也被用作亲本与南大 2419 杂交育成扬麦 4 号, 再与郑引 1 号(*St1472*)杂交育成扬麦 5 号、扬麦 9 号、扬麦 158 和扬麦 10 号等一系列品种^[1,37]。由此可见, 胜利麦(或早洋麦)在我国主要小麦产区都是非常重要的骨干亲本, 是我国小麦遗传改良的重要基础亲本之一。

通过对 SSR 位点在胜利麦/燕大 1817 杂交组合后代衍生品种中的贡献率分析, 不论从全基因组水平还是从部分同源群不同染色体组水平, 均发现胜利麦对其后代衍生品种贡献率(43.6%)高于燕大 1817 (26.8%)。以往的研究和经验总结认为胜利麦/燕大 1817 这一杂交组合中燕大 1817 是骨干亲本,

对胜利麦的作用重视不够。胜利麦在提供良好的抗锈性之外,可能更多地为后代衍生品种还贡献了早熟、分蘖能力强、成穗率高、籽粒较大等丰产特性,为北方冬麦区后续小麦品种的遗传改良奠定了基础。综合考虑胜利麦(早洋麦)这一骨干亲本在小麦育种中的贡献,胜利麦(早洋麦)这一从美国引进的种质资源在我国北部冬麦区、黄淮麦区和长江中下游麦区等小麦主产区小麦遗传改良中均起着举足轻重的作用。

通过对燕大 1817 和胜利麦分子标记位点在后代衍生品种中的传递分析,明确了骨干亲本燕大 1817 和胜利麦都有一些染色体或基因组区段对其后代衍生品种具有较大的贡献。这些基因组区段与许多已定位的与小麦重要农艺性状相关的基因和 QTL 所在的基因组区段相一致^[13]。如燕大 1817 对后代衍生品种贡献率较高的 7 个染色体区段中有 5 个区段富集了许多与产量、抗病、抗逆等重要农艺性状相关的基因和 QTL^[13],而胜利麦贡献率较高的 8 个染色体区段中也有 7 个区段分布着与矮秆、早熟、抗病、产量等重要农艺性状相关的基因和 QTL^[13]。虽然燕大 1817 对其后代衍生品种全基因组的贡献率不及胜利麦,但是这些与重要农艺性状相关的染色体区段很可能是育种家选择的重要靶点,通过选择保留了下来并传递给了后代衍生品种,这些基因组区段很可能贡献了抗逆性、适应性等重要特性。尽管在胜利麦贡献率较高的基因组区段已经定位了一些已知的基因或 QTL,但可能存在许多未知的或未定位的基因或 QTL。如农大 183、农大 311 等来源于胜利麦的抗小麦条锈病基因,分别在 1964 和 1972 年前后都已经丧失抗病性,这些抗病基因所在的染色体位置目前均不详,但在当时小麦品种遗传改良中起着重要作用。

此外,分析燕大 1817 和胜利麦对后代衍生品种有重要贡献的基因组区段在染色体上的分布,发现在部分染色体区段有来源于双亲的重要基因组区段的重组,在后代衍生品种中可检测到燕大 1817 和胜利麦的重要基因组区段重组到一起。如 2DS 染色体上来源于燕大 1817 的 *Xcfd56-2DS-Xbarc228-2DL* 基因组区间和来源于胜利麦的 *Xgdm5-2DS-Xgwm455* 基因组区间在其后代衍生品种太原 567、北京 10 号、丰抗 7 号、京双 16、丰抗 8 号、京作 208、有芒白 2 号、北京 11 和北京 8694 中均重组到一起(图 3)。小麦 2DS 染色体该区段存在影响光周期反应的

Ppd-1D 和重要的矮秆基因 *Rht8* 以及多个影响产量性状的 QTL,来源于燕大 1817 和胜利麦双亲的优良互补性状在杂种后代中通过基因组重组为选育具有超亲性状的优良品种奠定了理论基础。

骨干亲本的确定都源自育种家对育成优良品种系谱的事后总结,对指导育种工作的亲本选配具有重要意义。用骨干亲本之所以能选育出众多的优良品种,除其本身具有优良性状基础外,其重要农艺性状的基因组区段必须有较强的传递能力或有被育种家优先选择的靶位点。同时这些骨干亲本的重要基因组区段应该与其对手杂交亲本互补性状所在基因组区段能重组或聚合到后代衍生品种的基因组中,并能产生正向的基因互作,以在杂交后代中产生综合双亲优良性状的超亲遗传。分子标记为在全基因组范围内定位和鉴别这些对重要农艺性状具有重要贡献的基因组区段或单元型(haplotype)区间提供了强有力工具。通过对骨干亲本及其后代衍生大面积推广优良品种进行高密度全基因组扫描和重要性状基因/QTL,有望明确重要的基因组区段及其紧密连锁的分子标记,研究这些基因组区段对优良品种形成的贡献及其基因互作机制,有助于探讨骨干亲本形成的遗传学基础,并可为品种的分子设计、组合的选配及杂交后代的分子标记选择提供重要的理论依据,同时也为小麦重要性状基因/QTL 的精细定位和克隆提供重要的目标区域信息。

4 结论

明确了小麦育种骨干亲本燕大 1817 和胜利麦对其后代衍生品种的遗传贡献率,发现胜利麦比燕大 1817 对后代衍生品种贡献率更高;胜利麦和早洋麦遗传构成高度相似,是我国主要麦区小麦遗传改良基础亲本。鉴定出燕大 1817 和胜利麦对其后代衍生品种具有重要贡献的染色体或基因组区段,是小麦育种重要选择靶位点。燕大 1817 和胜利麦双亲的优良互补性状在杂种后代中的遗传重组是选育具有超亲性状的优良品种的理论基础。

致谢:本研究部分小麦品种系中国农业科学院作物科学研究所李立会研究员和中国科学院遗传与发育研究所安调过研究员惠赠,部分品种 DNA 样品由西北农林科技大学吉万全教授提供,特此致谢。

References

- [1] Zhuang Q-S(庄巧生). Chinese Wheat Improvement and Pedigree

- Analysis (中国小麦品种改良及其系谱分析). Beijing: China Agriculture Press, 2003 (in Chinese)
- [2] Sharp P G, Kreis M, Shewry P R, Gale M D. Resistance to *Puccinia recondite tritici* in synthetic hexaploid wheats. *Indian J Genet*, 1988, 58: 263–269
- [3] Röder M S, Korzun V, Gill B S, Ganal M W. The physical mapping of microsatellite markers in wheat. *Genome*, 1998, 41: 278–283
- [4] Röder M S, Korzun V, Wendehake K, Plaschke J, Tixier M H, Leroy P, Ganal M W. A microsatellite map of wheat. *Genetics*, 1998, 149: 2007–2023
- [5] Pestsova E, Ganal M W, Röder M S. Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat. *Genome*, 2000, 43: 689–697
- [6] Song Q J, Fickus E W, Cregan P B. Characterization of trinucleotide SSR motifs in wheat. *Theor Appl Genet*, 2002, 104: 286–293
- [7] Guyomarc'h H, Sourdille P, Charmet G, Edwards K J, Bernard M. Characterization of polymorphic microsatellite markers from *Aegilops tauschii* and transferability to the D genome of bread wheat. *Theor Appl Genet*, 2002, 104: 1164–1172
- [8] Somers D J, Isaac P, Edwards K. A high density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 1105–1114
- [9] Gupta P K, Balyan H S, Edwards K J, Isaac P, Korzun V, Röder M S, Gautier M F, Joudrier P, Schlatter A R, Dubcovsky J, Dela Pena R C, Khairallah M, Penner G, Hayden M J, Sharp P, Keller B, Wang R C C, Hardouin J P, Jack P, Leroy P. Genetic mapping of 66 new microsatellite (SSR) loci in bread wheat. *Theor Appl Genet*, 2002, 105: 413–422
- [10] Gupta P K, Rustgi S R, Sharma S, Singh R, Kumar N, Balyan H S. Transferable EST-SSR markers for the study of polymorphism and genetic diversity in bread wheat. *Mol Gen Genomics*, 2003, 270: 315–323
- [11] Eujayl I, Sorrells M E, Baum M, Wolters P, Powell W. Isolation of EST derived microsatellite markers for genotyping the A and B genomes of wheat. *Theor Appl Genet*, 2002, 104: 399–407
- [12] Yu J K, Dake T M, Singh S, Benscher D, Li W L, Gill B, Sorrells M E. Development and mapping of EST-derived simple sequence repeat markers for hexaploid wheat. *Genome*, 2004, 47: 805–818
- [13] McIntosh R A, Yamazaki Y, Dubcovsky J, Rogers J, Morris C, Somers D J, Appels R, Devos K M. Catalogue of gene symbols for wheat. In: Appels R, Eastwood R, Lagudah E, Langridge P, Mackay M, McIntyre L, Sharp P, eds. Proc 11th Intl Wheat Genet Symp. Sydney, Australia: Sydney University Press, 2008. pp 114–121
- [14] Shah M M, Gill K S, Baenziger P S, Yen Y, Kaeppler S M, Ariyaratne H M. Molecular mapping of loci for agronomic traits on chromosome 3A of bread wheat. *Crop Sci*, 1999, 39: 1728–1732
- [15] Ma L Q, Zhou E F, Huo N X, Zhou R H, Wang G Y, Jia J Z. Genetic analysis of salt tolerance in a recombinant inbred population of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 2007, 153: 109–117
- [16] Otto C D, Kianian S F, Elias E M, Stack R W, Joppa L R. Genetic dissection of a major Fusarium head blight QTL in tetraploid wheat. *Plant Mol Biol*, 2002, 48: 625–632
- [17] Börner A, Schumann E, Fürste A, Coster H, Leithold B, Röder M S, Weber W E. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2001, 105: 921–936
- [18] Dyck P L. Genetics of leaf rust reaction in three introductions of common wheat. *Can J Genet Cytol*, 1977, 19: 711–716
- [19] Araki E, Miura H, Sawada S. Identification of genetic loci affecting amylose content and agronomic traits on chromosome 4A of wheat. *Theor Appl Genet*, 1999, 98: 977–984
- [20] Keller M, Karutz C H, Schmid J E, Stamp P, Winzeler M, Keller B, Messmer M M. Quantitative trait loci for lodging resistance in a segregating wheat × spelt population. *Theor Appl Genet*, 1999, 98: 1171–1182
- [21] Messmer M M, Seyfarth R, Keller M, Schachermayr G, Winzeler M, Zanetti S, Feuillet C, Keller B. Genetic analysis of durable leaf resistance in winter wheat. *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 419–431
- [22] Yildirim A, Jones S S, Murray T D, Line R F. Evaluation of *Dasypyrum villosum* populations for resistance to cereal eyespot and stripe rust pathogens. *Plant Dis*, 2000, 84: 40–44
- [23] Peng J H, Fahima T, Röder M S, Li Y C, Dahan A, Grama A, Ronin Y I, Korol A B, Nevo E. Microsatellite tagging of the stripe rust resistance gene *YrH52* derived from wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides*, and suggestive negative crossover interference on chromosome 1B. *Theor Appl Genet*, 1999, 98: 862–872
- [24] Börner A, Schumann E, Fürste A, Coster H, Leithold B, Röder M, Weber W. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2002, 105: 921–936
- [25] William H M, Singh R P, Huerta-Espino J, Palacios G, Suenaga K. Characterization of genetic loci conferring adult plant resistance to leaf rust and stripe rust in spring wheat. *Genome*, 2006, 49: 977–990
- [26] Somers D J, Fedak G, Clarke J, Cao W G. Mapping of FHB resistance QTLs in tetraploid wheat. *Genome*, 2006, 49: 1586–1593
- [27] Raupp W J, Sukhwinder-Singh, Brown-Guerdira G L, Gill B S. Cytogenetic and molecular mapping of the leaf rust resistance gene *Lr39* in wheat. *Theor Appl Genet*, 2001, 102: 347–352
- [28] Law C N, Snape J W, Worland A J. Intra-specific chromosome manipulation. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 1981, 292: 509–518
- [29] Worland A J, Law C N. Genetic analysis of chromosome 2D of wheat. I. The location of genes affecting height, day-length in-

- sensitivity, hybrid dwarfism and yellow-rust resistance. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*, 1986, 96: 331–345
- [30] Perugini L D, Murphy J P, Marshall D S, Brown-Guedira G. *Pm37*, a new broadly effective powdery mildew resistance gene from *Triticum timopheevii*. *Theor Appl Genet*, 2007, 116: 417–425
- [31] Kumar S, Stack R W, Friesen T L, Faris J D. Identification of a novel *Fusarium* head blight resistance quantitative locus on chromosome 7A in tetraploid wheat. *Phytopathology*, 2007, 97: 592–597
- [32] Chantret N, Sourdille P, Roder M, Tavaud M, Bernard M, Dousinault G. Location and mapping of the powdery mildew resistance gene *MIRE* and detection of a resistance QTL by bulked segregant analysis (BSA) with microsatellites in wheat. *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 1217–1224
- [33] Toth B, Galiba G, Feher E, Sutka J, Snape J W. Mapping genes affecting flowering time and frost resistance on chromosome 5B of wheat. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 509–514
- [34] Nelson J C, Autrique J E, Fuentes-Dávila G, Sorrells M E. Chromosomal location of genes for resistance to Karnal bunt in bread wheat. *Crop Sci*, 1998, 38: 231–236
- [35] Bariana H S, Parry N, Barclay I R, Loughman R, McLean R J, Shankar M, Wilson R E, Willey N J, Francki M. Identification and characterization of stripe rust resistance gene *Yr34* in common wheat. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 1143–1148
- [36] Liang S S, Suenaga K, He Z H, Wang Z L, Liu H Y, Wang D S, Singh R P, Sourdille P, Xia X C. Quantitative trait loci mapping for adult-plant resistance to powdery mildew in bread wheat. *Phytopathology*, 2006, 96: 784–789
- [37] Jin S-B(金善宝). *Wheat Varieties and Their Pedigrees in China (中国小麦品种及其系谱)*. Beijing: Agriculture Press, 1983 (in Chinese)
- [38] Li Q-Q(李晴祺). *Creation, Evaluation and Utilization of Winter Wheat Germplasm (冬小麦种质创新与评价利用)*. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 1998 (in Chinese)
- [39] Li Z-S(李振声). New wheat variety selected by distant hybrid technique, Xiaoyan 6. *J Shanxi Agric Sci (山西农业科学)*, 1986, (5): 18 (in Chinese)