

人工合成小麦染色体区段在小麦优良新品系中的分布

王宏霞^{1,3}, 陈文杰¹, 曹东^{1,3}, 甯顺踪², 刘宝龙¹,
张波¹, 张连全², 刘登才^{1,2}, 张怀刚¹

(1. 中国科学院西北高原生物研究所高原生物适应与进化重点实验室, 青海西宁 810008;

2. 四川农业大学小麦研究所, 四川成都 611130; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 从人工合成六倍体小麦 SHW-L1 改良后代中选育的 5 个春小麦新品系, 在青海表现出比对照品种高原 448 更优的农艺性状和产量潜力, 推测源于外源物种的野生不良性状被淘汰, 保留在新品系中的外源染色体区段可能对遗传改良有贡献。为了了解源自人工合成小麦 SHW-L1 的外源染色体区段在这 5 个改良新品系中的分布, 利用 11 660 个具有染色体位置信息的多态性 DArTseq 标记对这 5 个改良品系进行了外源染色体区段分析。结果表明, 共检测到 78 个外源染色体区段, 其中, 65 个为源于四倍体小麦的 A 和 B 基因组, 13 个为来自于节节麦的 D 基因组。24 个源于四倍体小麦的外源染色体区段分布于 3 个以上的品系中, 这些区段主要来自于 A 基因组, 其中 2A 有 8 个, 7A 有 4 个, 1A 有 3 个, 6A 有 3 个。本研究材料来自于混合选择, 不同品系共有的外源染色体区段可能含有对当前育种有价值的重要基因位点或基因簇, 这样的区段将是下一步关注的重点。

关键词: 染色体区段; 人工合成六倍体小麦; DArTseq 标记

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2016)09-1130-09

Chromosomal Segments in Elite Wheat Lines Derived from Synthetic Hexaploid Wheat

WANG Hongxia^{1,3}, CHEN Wenjie¹, CAO Dong^{1,3}, NING Shunzong²,
LIU Baolong¹, ZHANG Bo¹, ZHANG Lianquan², LIU Dengcai^{1,2}, ZHANG Huaigang¹

(1. Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining, Qinghai 810001, China; 2. Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu, Sichuan 611130, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The genome donor species of common wheat, *Triticum turgidum* and *Aegilops tauschii*, provide a lot of genetic variations for common wheat improvement. Genetic diversity of the two alien species can be introgressed into common wheat via synthetic hexaploid wheat as a bridge. Five spring wheat lines derived from synthetic hexaploid wheat SHW-L1 had better agronomic characters than Gaoyuan 448 and exhibited a high yield potential in Qinghai province. We suggested that the wild and disadvantage traits of alien species were eliminated during the breeding selection process, but the desirable alien chromosomal segments were kept. To find out the distribution of alien chromosomal segments in the five lines, we analyzed 11 660 polymorphic DArTseq markers with known chromosomal locations. The results showed that 78 alien chromosomal segments were found (65 donated from A and B genomes of *T. turgidum* and 13 from D genome of *Ae. tauschii*). Out of them, 24 segments exist-

收稿日期: 2016-04-10

修回日期: 2016-06-14

基金项目: 中国科学院战略性 A 类先导科技专项子课题(XDA08030106); 青海省自然科学基金项目(2013-Z-942Q)

第一作者 E-mail: zj511102365@163.com(王宏霞); cwj60905@163.com(陈文杰, 与第一作者同等贡献)

通讯作者: 刘登才(E-mail: dcliu7@yahoo.com); 张怀刚(E-mail: hgzhang@nwipb.cas.cn)

ted in at least three wheat lines, most of which were from A genome, including eight from 2A, four from 7A, three from 1A, and three from 6A. Since these lines were selected by mixture selection, these common alien segments shared by different lines probably harbor key genes or gene clusters favor to breeding selection. Therefore, they are the main points in the future study.

Key words: Chromosomal segment; Synthetic hexaploid wheat; DArTseq marker

普通小麦(*Triticum aestivum* L., $2n=6x=42$, AABBDD)是由四倍体小麦(*Triticum turgidum* L., AABB)与节节麦(*Aegilops tauschii* Coss., DD)远缘杂交,再经染色体自然加倍而来^[1-4]。它是世界上超过 40 个国家和 35% 的人口的主粮,为人类提供的能量和蛋白质营养超过总量的 20%。预计到 2050 年,小麦年均产量需增加 2%,才能满足需要,这将是一个巨大挑战^[5]。增加单产是提高小麦总产的环境友好型方法^[6]。拓宽小麦育种改良的遗传基础是进一步增加小麦单产潜力的重要基础工作。

普通小麦的基因组供体物种(四倍体小麦和节节麦)为普通小麦育种改良提供了大量的遗传变异^[7-9]。人工模拟普通小麦的起源过程,将四倍体小麦与节节麦人工杂交,然后经染色体加倍产生的人工合成六倍体小麦(Synthetic hexaploid wheat, SHW)^[10],可同时将四倍体小麦和节节麦的外源遗传多样性导入六倍体小麦。SHW 与普通小麦的 A、B、D 染色体组同源,其优良目的基因可通过染色体同源配对重组转移至普通小麦。以 SHW 为“桥梁”,与普通小麦优良品种(系)杂交,并进一步用优良品种(系)回交,在改良 SHW 携带的不利性状的同时,可将位于 SHW 不同染色体位置的优良基因导入到普通小麦中。这种“SHW 桥梁转移法”已被国际上广泛使用^[11-14]。澳大利亚“Synthetic Evaluation Project”、英国“Wheat LOLA Project”、法国“BREED-WHEAT”、墨西哥“SeeD”等研究计划,均涉及 SHW 的遗传改良应用^[15]。利用 SHW 已培育了一批小麦新品种并应用于小麦生产^[14-15],例如巴基斯坦的小麦新品种 Lalma 和 KT-2010、墨西哥的 Maravilla 及西班牙的 Carmona。在国内,利用源于 CIMMYT 的“硬粒小麦-节节麦人工合成小麦”,选育出了川麦 38、川麦 42、川麦 43、川麦 47 等小麦新品种^[16-20];利用中国圆锥小麦地方品种 AS2255 与中东节节麦 AS60 创制的人工合成小麦 SHW-L1 选育出了优良新品种“蜀麦 969”^[21]。

SHW 与现有推广小麦品种的遗传差异

大^[7-8,13-15],因此 SHW 的染色体区段导入推广小麦品种后易于被检测和跟踪。但是,囿于常规分子标记的检测效率,目前对源于 SHW 的染色体区段在改良小麦品种(系)中的分布信息还知之甚少。近年发展起来的高通量分子标记为检测源于 SHW 的染色体区段提供了新的手段。基于多样性序列芯片技术(Diversity Arrays Technology, DArT)^[22]和下一代测序平台的高通量 DArTseq (<http://www.diversityarrays.com/dart-application-dartseq>)提供了一种高效的多样性分型手段。本研究拟利用该技术,对人工合成六倍体小麦 SHW-L1 经遗传改良后得到的 5 个在前期田间观察中表现较好的春小麦新品系进行分析,以期了解源自人工合成小麦 SHW-L1 的外源染色体区段在这 5 个改良新品系中的分布,为下一步外源染色体区段的育种组装和优良基因发掘准备条件。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试材料为青海小麦主栽品种高原 448(对照)及前期田间观察综合农艺性状优良的人工合成小麦改良新品系 B2025、B2026、B2027、B2028 和 B2029。以上 5 个新品系来自同一杂交组合 SHW-L1/SY95-71//700-011689/3/MY68942, F_2 、 F_3 、 F_4 代采用单株混合选择,在 F_5 代选择出 5 个综合性状较好的单株,分别自交选择至 F_8 代。SHW-L1 为人工合成小麦,来自于中国四倍体小麦(*Triticum turgidum* ssp. *turgidum*)地方品种 AS2255 与中东节节麦(*Aegilops tauschii*) AS60 杂种的染色体加倍^[21]; SY95-71、700-011689 和 MY68942 为普通六倍体小麦(*Triticum aestivum* L., $2n=6x=42$, AABBDD)。

1.2 试验方法

1.2.1 农艺性状调查

5 个小麦新品系及高原 448 连续两年(2013 年和 2014 年)种植于青海省西宁市城北区吧浪村。每个材料种 2 行,行长 2.0 m,行距 0.2 m,株

距 0.1 m,地膜覆盖。设 3 次重复。于成熟期调查株高、主穗长、主穗小穗数、穗粒数和千粒重等农艺性状。

1.2.2 产量比较

5 个小麦新品系及高原 448 连续两年(2013 年和 2014 年)种植于青海省西宁市湟中县坝沟门村,进行产量比较试验。每个材料种 10 行,行长 2.0 m,行距 0.2 m,每行播种 300 粒(与青海生产上的用种量接近),田间管理一致。设 3 次重复。收获晒干后测定产量。同时,新品系 B2026 参加了 2013 年青海水地春小麦区域试验,区域试验编号为 11-5966,区域试验资料来源于青海省种子管理站。

1.2.3 DArTseq 分析及源于 SHW-L1 的染色体区段鉴定

苗期剪取叶片,采用天根生化科技(北京)有限公司生产的植物基因组 DNA 提取试剂盒提取植物基因组 DNA。获得的 DNA 样品送澳大利亚公司 Diversity Arrays Technology Pty Ltd (DArT P/L) (<http://www.diversityarrays.com>)进行 DArTseq 分型。DArTseq 获得的 silicoDArTs 标记为显性标记,分型的结果为 1(有)、0(无)和 - (不确定)。将获得的 silicoDArTs 标记按照“亲本-后代”的顺序整理后,根据公司提供的染色体上的标记位置信息,排列标记位置。在系谱的基础上,通过新品系与亲本间的比较确定每一个标记的来源,将新品系中来自同一亲本(例如 SHW-L1)的多个连续标记看作是一个染色体区段。使用 Perl 语言编写的一个免费的数据可视化软件 *circos*(<http://circos.ca/circos>)构建标记区段的分布图。

1.2.4 数据处理

农艺性状及产量数据用 SPSS 软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 农艺性状分析

由表 1 可知,5 个改良品系的株高(65.45~90.83 cm)均显著低于对照高原 448(100.32 cm);B2028 和 B2029 的主茎穗长与对照高原 448 无显著差异,其余 3 个品系均显著高于对照;B2029 的主茎穗粒数和有效小穗数均与对照高原 448 无显著差异,其余 4 个品系均显著高于对照;B2025 和 B2028 的千粒重与对照无显著差异,

其余 3 个品系均显著高于对照。说明这 5 个改良品系为农艺性状优良的小麦品系。

2.2 产量比较

由表 1 可知,B2026($8\ 187.19\ \text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$)和 B2029($8\ 117.29\ \text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$)的产量显著高于对照高原 448($6\ 782.05\ \text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$),其余 3 个品系与对照无显著性差异。说明这 5 个改良品系的产量均达到了一个比较高的水平。

由于条锈病新小种的出现,这些新品系从 2013 年开始在青海一些地区高感条锈病。但是,B2026 在 2013 年青海省水地春小麦区域试验中仍表现高产,7 个试点平均产量为 $7\ 122.00\ \text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$,居第一位,比对照品种高原 448 平均增产 7.85%(表 2)。

2.3 DArTseq 标记检测结果

为明确这些优良新品系导入的人工合成小麦染色体区段,本研究进行了 DArTseq 分析。基于公司提供的分型结果,共获得 39 210 个覆盖小麦全基因组的多态 silicoDArTs 标记,其中,11 660 个具有染色体位置信息,覆盖基因组 A、B 和 D 染色体的总长度为 $5\ 961.15\ \text{cM}$,平均 1 cM 含 1.96 个标记,即相邻标记间的平均距离为 0.51 cM(表 3)。从染色体组来看,B 染色体组上的平均标记密度最高,D 染色体组最低。A 染色体组中,2A 标记密度最高,1A 最低;B 染色体组中,2B 标记密度最高,4B 最低;D 染色体组中,2D 标记密度最高,4D 最低。

2.4 源于人工合成小麦 SHW-L1 的染色体区段鉴定结果

根据染色体上连续标记的分布情况,划分染色体区段。5 个新品系总共包含 755 个区段,分布在不同染色体上(图略)。其中,78 个区段源于 SHW-L1,分布于除 3B、3D、4D 和 7D 以外的所有染色体上(表 4),A 染色体上最多,达 38 个;B 染色体上 27 个;D 染色体上最少,为 13 个。

新品系 B2027、B2029、B2026、B2025 和 B2028 含有的 SHW-L1 染色体区段数依次为 46、34、33、26 和 24 个。品系 B2027 的 SHW-L1 染色体区段分布于除 2A、3A、3B、3D、4D 和 7D 以外的 15 条染色体上,B2029 分布于 1A、2A、6A、7A、1B、4B、5B 和 6B 等 8 条染色体上,B2026 分布于 1A、2A、3A、4A、6A、7A、1B、5B 和 6B 等 9 条染色体上,B2025 分布于 1A、2A、6A、7A、1B、4B、5B 和 6B 等 8 条染色体上,B2028 分布于 1A、

表 1 人工合成小麦新品系和高原 448(CK)的农艺性状及产量
Table 1 Agronomic traits and yield of SHW lines and Gaoyuan 448(CK)

| 品种(系) Cultivar(line) | 株高 Plant height/cm | 主茎穗长 Spike length of the main stem/cm | 有效小穗数 Number of available spikelet | 主茎穗粒数 Grain number per spike of the main stem | 千粒重 1 000-grain weight/g | 产量 Yield/(kg·hm ⁻²) |
|-------------------------|-----------------------|--|---------------------------------------|--|-----------------------------|------------------------------------|
| B2025 | 69.68±1.30ab | 10.23±0.15b | 18.13±0.24b | 59.13±1.87c | 41.82±0.48ab | 7 075.18±491.50b |
| B2026 | 72.49±0.65bc | 10.20±0.31b | 17.40±0.27b | 56.63±1.52bc | 45.07±0.20ac | 8 187.19±364.90a |
| B2027 | 90.83±0.72d | 11.37±0.36b | 17.83±0.32b | 58.79±1.72c | 43.73±0.65ac | 6 922.11±150.30bc |
| B2028 | 65.45±1.96a | 9.74±0.29a | 17.37±0.29b | 52.40±1.28b | 41.43±0.20ab | 6 932.64±10.38bc |
| B2029 | 75.64±0.50c | 9.31±0.34a | 15.67±0.49a | 48.64±2.29ab | 44.12±0.34ac | 8 117.29±378.40a |
| CK | 100.32±0.88e | 9.31±0.39a | 15.57±0.29a | 45.70±1.38a | 39.22±0.17b | 6 782.05±82.02bc |

数据后不同字母表示品种(系)间差异在 0.05 水平上显著。

Different letters following values mean significant difference among different varieties(lines) at 0.05 level.

表 2 2013 年青海水地春小麦区试中 B2026 的产量表现
Table 2 Yield of line B2026 in Qinghai provincial region trials for spring wheat in irrigated cropland

| 品种(系) Cultivar(line) | 产量 Yield/(kg·hm ⁻²) | | | | | | | | 位次 Rank | 较高原 448 的增产幅度 Increase rate compared with Gaoyuan 448/% |
|-------------------------|---------------------------------|---------------|-------------|-----------------|--------------|-------------|------------|------------|------------|--|
| | 西宁 Xining | 平安 Ping'an | 都兰 Dulan | 德令哈 Delingha | 共和 Gonghe | 互助 Huzhu | 乐都 Ledu | 平均 Mean | | |
| B2026 | 5 505.00 | 6 045.00 | 7 306.50 | 9 058.50 | 11 250.00 | 4 689.00 | 6 000.00 | 7 122.00 | 1 | 7.85 |
| 高原 448 Gaoyuan 448 | 4 335.00 | 6 570.00 | 9 361.50 | 8 247.00 | 7 665.00 | 4 378.50 | 5 670.00 | 6 603.86 | 3 | |

表 3 DArT 分子标记在小麦 21 条染色体上的分布
Table 3 Distribution of DArT markers on 21 chromosomes of wheat

| 基因组 Genome | 染色体 Chromosome | 标记数 No. of markers | 标记所覆盖的染色体长度 Length of chromosome covered by markers/cM | 单位距离标记数 No. of markers per centimol | 相邻标记平均距离 Average distance between adjacent markers/cM |
|---------------|-------------------|-----------------------|---|--|--|
| A | 1A | 458 | 487.21 | 0.94 | 1.06 |
| | 2A | 902 | 260.91 | 3.46 | 0.29 |
| | 3A | 446 | 280.38 | 1.59 | 0.63 |
| | 4A | 571 | 252.78 | 2.26 | 0.44 |
| | 5A | 327 | 299.06 | 1.09 | 0.91 |
| | 6A | 526 | 199.95 | 2.63 | 0.38 |
| | 7A | 630 | 306.61 | 2.05 | 0.49 |
| | 总计 Total | | 3 860 | 2 086.90 | 1.85 |
| B | 1B | 1 377 | 556.95 | 2.47 | 0.40 |
| | 2B | 1 055 | 209.07 | 5.05 | 0.20 |
| | 3B | 815 | 306.21 | 2.66 | 0.38 |
| | 4B | 276 | 160.41 | 1.72 | 0.58 |
| | 5B | 782 | 296.25 | 2.64 | 0.38 |
| | 6B | 665 | 170.82 | 3.89 | 0.26 |
| | 7B | 788 | 273.93 | 2.88 | 0.35 |
| 总计 Total | | 5 758 | 1 973.64 | 2.92 | 0.34 |
| D | 1D | 205 | 255.32 | 0.80 | 1.25 |
| | 2D | 537 | 322.55 | 1.66 | 0.60 |
| | 3D | 442 | 296.06 | 1.49 | 0.67 |
| | 4D | 90 | 186.09 | 0.48 | 2.07 |
| | 5D | 201 | 251.12 | 0.80 | 1.25 |
| | 6D | 259 | 219.85 | 1.18 | 0.85 |
| | 7D | 308 | 369.62 | 0.83 | 1.20 |
| 总计 Total | | 2 042 | 1 900.61 | 1.07 | 0.93 |
| 总计 Total | | 11 660 | 5 961.15 | 1.96 | 0.51 |

2A、6A、7A、1B、4B、5B、6B和2D等9条染色体上。导入的13个D基因组区段(12个导入到B2027,1个导入到B2028)中,7个来自5D染色体。

进一步分析不同品系共有的SHW-L1染色体区段发现,5个品系均含有源于SHW-L1的5个染色体区段:449.60~450.05 cM(1A)、10.34~14.15 cM(6A)、15.45~21.00 cM(6A)、30.37~32.57 cM(7A)和159.00~162.70 cM(6B);有15个区段同时存在于4个品系中,包括472.40~475.73 cM(1A)、480.14~482.56 cM(1A)、524.31~525.54 cM(1B)、538.88~540.25 cM(1B)、199.07~200.68 cM(2A)、210.59~213.15 cM(2A)、214.32~215.49 cM(2A)、220.95~221.10 cM(2A)、222.12~227.05 cM(2A)、230.40~234.76 cM(2A)、236.29~240.08 cM(2A)、243.29~244.61 cM(2A)、9.82~19.94 cM(7A)、21.11~26.82 cM(7A)和38.12~39.27 cM(7A);有4个外源染色

体区段同时存在于3个品系中,包括69.50~70.59 cM(4B)、35.15~35.47 cM(5B)、53.89~58.65 cM(5B)和32.88~33.91 cM(6A)。从上述分布可以看出,这24个分布于3个以上品系的染色体区段全部来自A、B基因组,即源于人工合成小麦的四倍体小麦亲本,而没有片段源于节节麦D基因组。同时发现,这些区段主要来自于A基因组,其中2A有8个、7A有4个、1A有3个、6A有3个。

进一步分析源于SHW-L1染色体区段的临近区段,发现5个品系在6A染色体上含有两个相邻外源区段,包含在10.34~21.00 cM区间(图2、表3);品系B2025、B2026、B2028和B2029在2A染色体上的大约45 cM(199.07~244.61 cM)的区间内,含有8个相邻区段,约占2A染色体总长的1/6;类似地,在7A染色体上的一个大约30 cM(9.82~39.27 cM)的区间内包含4个相邻区段。

表4 源于合成小麦SHW-L1的染色体区段在小麦新品系中的分布

Table 4 Chromosomal regions transferred from synthetic SHW-L1 into elite wheat lines

| 染色体 Chromosome | 区段位置 Position/cM | 新品系 New line | 新品系与亲本的相同标记占亲本标记的百分率 Ratio of the same marker between a line and a parent to markers from the corresponding parent/% | | | |
|-------------------|---------------------|-------------------------------|---|---------|------------|---------|
| | | | SHW-L1 | SY95-71 | 700-011689 | MY68942 |
| 1A | 206.10~208.03 | B2027 | 100 | 66 | 83 | 83 |
| | 449.60~450.05 | B2025/B2026/B2027/B2028/B2029 | 100 | 50 | 50 | 50 |
| | 472.40~475.73 | B2025/B2026/B2028/B2029 | 91/100 | 58/66 | 83 | 66 |
| | 480.14~482.56 | B2025/B2026/B2028/B2029 | 90/100 | 63 | 36/45 | 36/45 |
| 2A | 199.07~200.68 | B2025/B2026/B2028/B2029 | 100 | 77/88 | 77 | 55/66 |
| | 210.59~213.15 | B2025/B2026/B2028/B2029 | 92/100 | 21/28 | 21 | 57/64 |
| | 214.32~215.49 | B2025/B2026/B2028/B2029 | 80 | 60 | 40 | 60 |
| | 220.95~221.10 | B2025/B2026/B2028/B2029 | 100 | 57/71 | 57/71 | 57/71 |
| | 222.12~227.05 | B2025/B2026/B2028/B2029 | 96/100 | 48/51 | 44/48 | 48/51 |
| | 230.40~234.76 | B2025/B2026/B2028/B2029 | 95/96 | 38~44 | 33/38 | 40~45 |
| | 236.29~240.08 | B2025/B2026/B2028/B2029 | 100 | 65~68 | 42~44 | 50~53 |
| | 243.29~244.61 | B2025/B2026/B2028/B2029 | 100 | 75 | 50 | 0 |
| 3A | 17.38~17.82 | B2026 | 100 | 44 | 77 | 33 |
| 4A | 242.21~242.76 | B2026/B2027 | 100 | 66 | 46/60 | 46/73 |
| | 243.90~251.63 | B2026/B2027 | 95 | 76/82 | 68/81 | 62/85 |
| 5A | 19.69~20.66 | B2027 | 100 | 50 | 0 | 0 |
| | 34.17~38.33 | B2027 | 100 | 61 | 61 | 46 |
| | 47.64~49.48 | B2027 | 100 | 33 | 16 | 33 |
| | 58.62~59.76 | B2027 | 100 | 83 | 58 | 58 |
| | 68.92~69.71 | B2027 | 92 | 57 | 28 | 35 |
| | 76.90~78.78 | B2027 | 100 | 90 | 80 | 80 |
| | 95.02~97.00 | B2027 | 100 | 60 | 20 | 20 |

(续表 4 Continued table 4)

| 染色体 Chromosome | 区段位置 Position/cM | 新品系 New line | 新品系与亲本的同标记占亲本标记的百分率 Ratio of the same marker between a line and a parent to markers from the corresponding parent/% | | | |
|-------------------|---------------------|-------------------------------|--|---------|------------|---------|
| | | | SHW-L1 | SY95-71 | 700-011689 | MY68942 |
| | 98.25~100.96 | B2027 | 100 | 83 | 66 | 66 |
| | 105.76~106.91 | B2027 | 100 | 50 | 75 | 75 |
| | 111.66~113.45 | B2027 | 92 | 38 | 46 | 53 |
| | 114.89~118.64 | B2027 | 94 | 57 | 52 | 42 |
| | 125.31~126.32 | B2027 | 100 | 40 | 20 | 60 |
| | 132.12~132.31 | B2027 | 100 | 80 | 0 | 80 |
| | 136.73~137.53 | B2027 | 100 | 62 | 62 | 75 |
| 6A | 10.34~14.15 | B2025/B2026/B2027/B2028/B2029 | 100 | 87/93 | 81/87 | 68/75 |
| | 15.45~21.00 | B2025/B2026/B2027/B2028/B2029 | 92/94 | 58 | 71~77 | 81/84 |
| | 32.88~33.91 | B2025/B2028/B2029 | 100 | 83 | 66 | 50 |
| | 188.27~193.76 | B2027 | 77 | 61 | 60 | 68 |
| 7A | 9.82~19.94 | B2025/B2026/B2028/B2029 | 91/95 | 45 | 45/47 | 44~53 |
| | 21.11~26.82 | B2025/B2026/B2028/B2029 | 94/97 | 56 | 66/69 | 58/61 |
| | 30.37~32.57 | B2025/B2026/B2027/B2028/B2029 | 86/100 | 59/83 | 40/67 | 40/59 |
| | 38.12~39.27 | B2025/B2026/B2028/B2029 | 91 | 58 | 41 | 41 |
| | 103.00~103.87 | B2026/B2029 | 100 | 66 | 66 | 33 |
| 1B | 192.25~193.24 | B2026 | 100 | 66 | 33 | 66 |
| 1B | 403.05~403.27 | B2025 | 100 | 66 | 33 | 66 |
| 1B | 524.31~525.54 | B2025/B2027/B2028/B2029 | 66 | 41 | 33 | 41 |
| 1B | 538.88~540.25 | B2025/B2027/B2028/B2029 | 87 | 12 | 25 | 37 |
| 2B | 1.14~4.39 | B2027 | 91 | 45 | 40 | 37 |
| 2B | 26.76~27.72 | B2027 | 100 | 75 | 75 | 50 |
| 2B | 34.29~34.52 | B2027 | 100 | 50 | 50 | 50 |
| 2B | 61.54~67.41 | B2027 | 97 | 82 | 80 | 43 |
| 2B | 74.99~76.70 | B2027 | 100 | 88 | 88 | 22 |
| 4B | 69.50~70.59 | B2025/B2028/B2029 | 80/90 | 70 | 70 | 70 |
| 4B | 81.21~81.41 | B2027 | 100 | 66 | 66 | 66 |
| 4B | 96.62~98.90 | B2027 | 100 | 45 | 72 | 81 |
| 5B | 6.86~8.28 | B2025/B2028 | 100 | 33 | 66 | 66 |
| 5B | 11.50~12.72 | B2026/B2029 | 100 | 75 | 75 | 75 |
| 5B | 16.29~16.99 | B2026/B2029 | 100 | 81 | 87 | 50 |
| 5B | 22.17~23.34 | B2026/B2029 | 100 | 61/69 | 61 | 76 |
| 5B | 24.83~25.72 | B2026/B2029 | 100 | 60 | 40 | 0 |
| 5B | 29.35~30.53 | B2027 | 100 | 81 | 90 | 90 |
| 5B | 35.15~35.47 | B2025/B2026/B2029 | 100 | 72/81 | 36 | 90 |
| 5B | 48.60~52.21 | B2026/B2029 | 94 | 64 | 64 | 64 |
| 5B | 53.89~58.65 | B2025/B2026/B2029 | 95/97 | 66/69 | 76 | 76 |
| 5B | 63.09~63.15 | B2026/B2029 | 100 | 50 | 50 | 25 |

(续表 4 Continued table 4)

| 染色体 Chromosome | 区段位置 Position/cM | 新品系 New line | 新品系与亲本的相同标记占亲本标记的百分率 Ratio of the same marker between a line and a parent to markers from the corresponding parent/% | | | |
|-------------------|---------------------|-------------------------------|---|---------|------------|---------|
| | | | SHW-L1 | SY95-71 | 700-011689 | MY68942 |
| 5B | 64.23~64.30 | B2029 | 100 | 80 | 60 | 60 |
| 5B | 65.65~66.77 | B2026/B2029 | 100 | 14 | 28 | 28 |
| 5B | 69.83~71.10 | B2026/B2029 | 100 | 57 | 57 | 42/57 |
| 6B | 159.00~162.70 | B2025/B2026/B2027/B2028/B2029 | 72~77 | 60~65 | 10~19 | 9~18 |
| 7B | 156.92~157.79 | B2027 | 100 | 75 | 75 | 75 |
| 1D | 27.22~29.44 | B2027 | 87 | 62 | 50 | 62 |
| 1D | 50.92~51.46 | B2027 | 100 | 50 | 50 | 50 |
| 2D | 24.15~26.07 | B2028 | 100 | 87 | 75 | 87 |
| 2D | 111.64~114.54 | B2027 | 100 | 72 | 44 | 44 |
| 2D | 182.48~184.52 | B2027 | 83 | 50 | 66 | 66 |
| 5D | 21.14~21.42 | B2027 | 100 | 50 | 50 | 50 |
| 5D | 31.67~33.21 | B2027 | 100 | 70 | 40 | 30 |
| 5D | 34.77~35.70 | B2027 | 91 | 75 | 25 | 33 |
| 5D | 61.93~62.79 | B2027 | 100 | 50 | 0 | 0 |
| 5D | 90.99~91.50 | B2027 | 100 | 50 | 0 | 50 |
| 5D | 97.27~97.70 | B2027 | 100 | 75 | 25 | 75 |
| 5D | 104.77~105.40 | B2027 | 100 | 66 | 33 | 66 |
| 6D | 164.50~164.98 | B2027 | 100 | 50 | 50 | 50 |

3 讨论

普通小麦的 A、B 基因组供体(四倍体小麦)和 D 基因组供体(节节麦)为普通小麦育种提供了丰富的遗传基础^[7-8,13-15]。以人工合成小麦为“桥梁”,可以通过同源重组方式,同时将四倍体小麦和节节麦的外源遗传物质导入到现有小麦遗传背景中。人工合成小麦在冬麦区的遗传改良实践已证明其在小麦育种中的重要利用价值^[14-20]。

本研究中,利用人工合成小麦 SHW-L1 选育的 5 个小麦新品系在青海春麦区丰产性较好,表明人工合成小麦在春小麦产量育种中也有应用潜力。SHW-L1 来自于具有多小穗的四倍体小麦 AS2255 与节节麦 AS60 的杂交。该杂交组合在不采用胚培的情况下,能够产生有生活力的杂种^[23],且获得的单倍体杂种能够通过未减数配子的结合,实现染色体自动加倍^[4,24]。节节麦 AS60 具有高分子量谷蛋白新亚基组合 1Dx3. 1⁺ 和 1Dy11^{*+}^[25],它具有的光周期基因 *Ppd-Dt1* 可能不存在于现有普通小麦群体中^[26-27]。利用 SHW-L1 构建的遗传群体,发掘出了一些育种上有潜在

利用价值的 QTL 位点^[28-34]。但是,该遗传群体存在许多野生不良性状,株系间的生育期、株高、分蘖等性状差异大,这可能影响 QTL 的鉴定结果,所发掘出的 QTL 在当前的小麦育种中的实际应用价值还有待于进一步的评价。

人工合成小麦 SHW-L1 植株高大,分蘖多,穗长较长,种子较大。但也存在着穗层极不整齐、生育期长、颖壳坚硬难以脱粒等不良野生性状。本研究涉及的 5 个 SHW-L1 改良新品系是 SHW-L1 与多个普通小麦优良品系杂交、回交后,再经多代系统选育而来。它们在青海表现出较优的农艺性状和较高的产量潜力。推测源于四倍体小麦和节节麦亲本的野生不良性状被选择淘汰,保留在新品系中的外源染色体区段可能对育种选择是有利的。因此,从中鉴定出导入的四倍体小麦和节节麦外源染色体区段,可为下一步的外源优良基因发掘及育种改良提供基础信息和材料。

本研究从人工合成改良品系中检测到 78 个外源染色体区段。其中,24 个来源于四倍体小麦 AABB 基因组的外源染色体区段分布于 3 个以上

的品系当中。位于1A、6A、7A、6B染色体上的5个区段存在于所分析的5个品系中,15个区段(1A/2个,1B/2个,2A/8个,7A/3个)分布于4个品系中,4个区段(4B、5B和6A)分布于3个品系中。因为本研究所分析的5个新品系来自于5个不同的 F_5 单株后代,其 $F_2 \sim F_4$ 采用单株混合选择,所以推测这些分布于多个品系的外源染色体区段可能具有育种选择优势。这些共同存在于新品系中的外源染色体区段,可能具有重要的育种基因或基因簇,因此应是关注的重点。下一步,将深入评估这些外源染色体区段的遗传效应和育种价值,并从中发掘出优良新基因。同时,可利用它们进行外源染色体区段聚合育种,以提高普通小麦的遗传多样性。

在现有小麦A、B和D三个基因组中,小麦的D染色体组的遗传多样性最低。其中一个重要原因在于,普通小麦起源后,四倍体小麦与普通小麦容易相互杂交,它们存在遗传物质交流^[35]。但是,节节麦通常很难与普通小麦天然杂交,节节麦与小麦的D基因组间缺乏遗传交流。本研究检测到D基因组1D、2D、5D、6D染色体上的节节麦外源区段13个,其中12个来自于小麦新品系B2027。该品系可作为丰富小麦D基因组遗传多样性的育种亲本材料予以重点关注。

参考文献:

- [1] KIHARA H. Discovery of the DD-analyser, one of the ancestors of *Triticum vulgare* [J]. *Agriculture and Horticulture*, 1944, 19: 889-890.
- [2] MCFADDEN E S, SEARS E R. The artificial synthesis of *Triticum spleta* [J]. *Records Genetics Society of America*, 1946, 13: 26-27.
- [3] MATSUOKA Y. Evolution of polyploid *Triticum* wheats under cultivation: The role of domestication, natural hybridization and allopolyploid speciation in their diversification [J]. *Plant Cell Physiology*, 2011, 52: 750-764.
- [4] HAO M, LUO J, ZENG D, et al. *QTug. sau-3B* is a major quantitative trait locus for wheat hexaploidization [J]. *Genes/Genomes/Genetics*, 2014, 4: 1943-1953.
- [5] HAWKESFORD M J, ARAUS J L, PARK R, et al. Prospects of doubling global wheat yields [J]. *Food and Energy Security*, 2013, 2(1): 34-48.
- [6] TILMAN D, BALZER C, HILL J, et al. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011, 108: 20260-20264.
- [7] OBONNAYA F C, HALLORAN G M, LAGUDAH E S. D Genome of Wheat-60 Years on from Kihara, Sears and McFadden [M]. Yokohama: Kihara Memorial Foundation for the Advancement of Life Sciences, 2005: 205-220.
- [8] REIF J C, ZHANG P, DREISIGACKER S, et al. Wheat genetic diversity trends during domestication and breeding [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 110: 859-864.
- [9] JIA J, ZHAO S, KONG X, et al. *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation [J]. *Nature*, 2013, 496: 91-95.
- [10] MUJEEB-KAZI A, ROSAS V, ROLDAN S. Conservation of the genetic variation of *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalh. (*Aegilops squarrosa* auct. Non L.) in synthetic hexaploid-wheats (*T. turgidum* L. \times *T. tauschii*; $2n = 6x = 42$, AABBDD) and its potential utilization for wheat improvement [J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 1996, 43: 129-134.
- [11] RASHID M R, MUHAMMAD B, SHOAI B U R, et al. Synthetics wheat; A new hope for the hungry world [J]. *Asian Journal of Agriculture and Biology*, 2013, 1(2): 91-94.
- [12] HOISINGTON D, KHAIRALLAH M, REEVES T, et al. Plant genetic resources: What can they contribute toward increased crop productivity? [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of America*, 1999, 96: 5937-5943.
- [13] WARBURTON M L, CROSSA J, FRANCO J, et al. Bringing wild relatives back into the family: Recovering genetic diversity in CIMMYT improved wheat germplasm [J]. *Euphytica*, 2006, 149: 289-301.
- [14] VAN GINKEL M, OGBONNAYA F. Novel genetic diversity from synthetic wheats in breeding cultivars for changing production conditions [J]. *Field Crops Research*, 2007, 104: 86-94.
- [15] MOLNÁR-LÁNG M, CEOLONI C, DOLEŽEL J. Alien Introgression in Wheat [M]. Switzerland: Springer International Publishing, 2015: 245-272.
- [16] 邹裕春, 杨武云, 朱华忠, 等. CIMMYT 种质及育种技术在四川小麦品质改良中的利用 [J]. *西南农业学报*, 2007, 2(20): 183-190.
- [16] ZOU Y C, YANG W Y, ZHU H Z, et al. Utilization of CIMMYT germplasm and breeding technologies in wheat improvement in Sichuan [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2007, 2(20): 183-190.
- [17] YANG W, LIU D, LI J, et al. Synthetic hexaploid wheat and its utilization for wheat genetic improvement in China [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2009, 36: 539-546.
- [18] LI J, WAN H, YANG W. Synthetic hexaploid wheat enhances variation and adaptive evolution of bread wheat in breeding processes [J]. *Journal of Systematics and Evolution*, 2014, 52: 735-742.
- [19] LI J, WEI H T, HU X R, et al. Identification of a high-yield introgression locus in Chuanmai 42 inherited from synthetic hexaploid wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2011, 37: 255-262.
- [20] 汤永禄, 李朝苏, 吴晓丽, 等. 人工合成小麦衍生品种的物质

- 积累、冠层结构及群体光合特性[J]. 中国农业科学, 2014, 47(5):844-855.
- TANG Y L, LI C S, WU X L, *et al.* Accumulation of dry matter, canopy structure and photosynthesis of synthetic hexaploid wheat-derived high yielding varieties grown in Sichuan basin, China [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(5):844-855.
- [21] ZHANG L, LIU D, YAN Z, *et al.* Rapid changes of microsatellite flanking sequence in the allopolyploidization of new synthesized hexaploid wheat [J]. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2004, 47:553-561.
- [22] JACCOUD D, PENG K, FEINSTEIN D, *et al.* Diversity arrays: A solid state technology for sequence information independent genotyping [J]. *Nucleic Acids Research*, 2001, 29:e25.
- [23] LIU D C, LAN X J, YANG Z J, *et al.* A unique *Aegilops tauschii* genotype needless to embryo rescue in cross with wheat [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2012, 44:508-613.
- [24] ZHANG L Q, YEN Y, ZHENG Y L, *et al.* Meiotic restriction in emmer wheat is controlled by one or more nuclear genes that continue to function in derived lines [J]. *Sexual Plant Reproduction*, 2007, 20:159-166.
- [25] CHEN W, FAN X, ZHANG B, *et al.* Novel and ancient HMW glutenin genes from *Aegilops tauschii* and their phylogenetic positions [J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2012, 59:1649-1657.
- [26] HUANG L, WANG Q, ZHANG L, *et al.* Haplotype variations of gene *Ppd-D1* in *Aegilops tauschii* and their implications on wheat origin [J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2012, 59:1027-1032.
- [27] XIANG Z, ZHANG L, NING S, *et al.* Evaluation of *Aegilops tauschii* for heading date and its gene location in a re-synthesized hexaploid wheat [J]. *Agricultural Sciences in China*, 2009, 8:1-7.
- [28] ZHANG L, LUO J, HAO M, *et al.* Genetic map of *Triticum turgidum* based on a hexaploid wheat population without genetic recombination for D genome [J]. *BMC Genetics*, 2012, 13:69.
- [29] YANG J, LIU Y, PU Z, *et al.* Molecular characterization of high pI α -amylase and its expression QTL analysis in synthetic wheat RILs [J]. *Molecular Breeding*, 2014, 34:1075-1085.
- [30] PU Z N, YU M, HE Q Y, *et al.* Quantitative trait loci associated with micronutrient concentrations in two recombinant inbred wheat lines [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2014, 13:2322-2329.
- [31] YU M, MAO S L, CHEN G Y, *et al.* QTLs for waterlogging tolerance at germination and seedling stages in population of recombinant inbred lines derived from a cross between synthetic and cultivated wheat genotypes [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2014, 13:31-39.
- [32] YU M, CHEN G Y, PU Z E, *et al.* Quantitative trait locus mapping for growth duration and its timing components in wheat [J]. *Molecular Breeding*, 2015, 35:44.
- [33] YU M, MAO S L, CHEN G Y, *et al.* QTLs for uppermost internode and spike length in two wheat RIL populations and their affect upon plant height at an individual QTL level [J]. *Euphytica*, 2014, 200:95-108.
- [34] YU M, CHEN G Y, ZHANG L Q, *et al.* QTL mapping for important agronomic traits in synthetic hexaploid wheat derived from *Aegilops tauschii* ssp. *tauschii* [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2014, 13:1835-1844.
- [35] DVORAK J, AKHUNOV E D, AKHUNOV A R, *et al.* Molecular characterization of a diagnostic DNA marker for domesticated tetraploid wheat provides evidence for gene flow from wild tetraploid wheat to hexaploid wheat [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2006, 23:1386-1396.