

小麦品种烟农999高产遗传基础解析

王 鑫^{1,2}, 殷 岩¹, 王 昊^{1,2}, 李诗慧², 赵春华³, 秦 冉³, 孙 晗³, 吴永振³, 慕岩君^{1,2},
孔军杰¹, 许 玲⁴, 黄小梅^{1,2}, 辛庆国¹, 王江春¹, 崔 法³

(¹山东省烟台市农业科学研究院, 烟台 265500; ²烟台大学生命科学学院, 烟台 264005; ³鲁东大学农学院/山东省高等学校作物高产抗逆分子
模块重点实验室, 烟台 264025; ⁴烟台市土地储备和利用中心, 烟台 264003)

摘要: 小麦品种烟农999具有高产、稳产、广适等特性,明确烟农999的遗传特性,挖掘其高产关键区段,可为烟农999育种及生产应用提供理论支撑。本研究利用55K小麦SNP芯片对烟农999及其46份衍生品种(系)、243份育成的小麦品种(系)为材料组成的自然群体进行了全基因组基因型鉴定,解析了其关键育种选择区段及其遗传效应,基于产量三要素优异等位基因位点组成系统解析了其高产形成的关键遗传基础。表型结果表明,烟农999高千粒重优异性状在其后代中得以优先选择保留。46份烟农999衍生品种(系)平均遗传相似系数为0.87。在全基因组水平,烟农999对F₃、F₅、F₆及F₇以上衍生品系遗传贡献率分别为84.94%、86.19%、86.67%和87.65%。46份烟农999衍生品种(系)中共检测到222个传递率在95%以上的烟农999高频选择区段,长度变幅为5.04~108.75 Mb,其中2A包含高频选择区段总长度最长,约为483.37 Mb;7D最短,约为13.84 Mb。222个高频选择区段内包含135个已知的与产量性状相关的QTL,其中A基因组为80个,B和D基因组分别为48个和7个。基于自然群体单标记QTL分析共检测到1195个控制单株产量、267个控制穗粒数、790个控制千粒重和678个控制单株穗数的显著性关联SNP位点,其中烟农999基因型为增效的位点占比分别为84.02%、51.69%、94.18%和13.42%,说明烟农999已富集了单株产量和千粒重优异等位基因位点,是其高产、稳产的重要遗传基础。本研究为烟农999的分子育种亲本应用与烟农999高产基因挖掘提供理论参考。

关键词: 烟农999; 55K小麦SNP芯片; 遗传特性; 高产关键区段; 候选骨干亲本

Unlocking the Genetic Basis of High-yield Wheat Variety Yannong 999

WANG Chu^{1,2}, YIN Yan¹, WANG Hao^{1,2}, LI Shi-hui², ZHAO Chun-hua³, QIN Ran³, SUN Han³, WU Yong-zhen³,
MU Yan-jun^{1,2}, KONG Jun-jie¹, XU Ling⁴, HUANG Xiao-mei^{1,2}, XIN Qing-guo¹, WANG Jiang-chun¹, CUI Fa³

(¹Yantai Academy of Agricultural Sciences, Shandong Province, Yantai 265500; ²College of Life Sciences, Yantai University,
Yantai 264005; ³School of Agriculture, Ludong University/ Key Laboratory of Molecular Module-Based Breeding of High Yield and
Abiotic Resistant Plants in Universities of Shandong, Yantai 264025; ⁴Yantai Land Reserve and Utilization Center, Yantai 264003)

Abstract: Wheat variety Yannong 999 (YN999) shows stably high yield potential with strong environment adaptability. Unlocking its genetic basis and key chromosomal regions underlying high yield performance will provide theoretical support for the further application. In this study, a 55K wheat SNP array was used for genotyping the YN999, its 46 derived varieties (lines) and a natural mapping population containing 243 wheat

收稿日期: 2022-12-13 修回日期: 2022-12-13 网络出版日期: 2022-12-16

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20221213004>

第一作者研究方向为小麦数量遗传学及分子生物学, E-mail: 630421527@qq.com; 殷岩为共同第一作者

通信作者: 崔 法, 研究方向为小麦数量遗传学、基因组学及分子育种, E-mail: sdaucf@126.com

王江春, 研究方向为小麦高新技术育种工作, E-mail: ytnkywjc@163.com

辛庆国, 研究方向为小麦遗传育种, E-mail: xinqg_2004@163.com

基金项目: 国家自然科学基金(31871612); 山东省高等学校“青创科技计划”(2019KJF002); 烟台市科技计划项目(2020XCZX045); 山东省小麦产业技术体系项目(SDAIT-01-02); 泰山产业领军人才工程(TSCY202211144)

Foundation projects: National Natural Science Foundation of China (31871612); Youth Innovation Science and Technology Program of the University in Shandong Province (2019KJF002); Yantai Science and Technology Planning Project (2020XCZX045); Shandong Wheat Industry Technology System Project(SDAIT-01-02); Taishan Industrial Experts Program (TSCY202211144)

varieties (lines). The genetic effects of the key chromosomal segments undergone strong selection was elucidated. The genetic cause of high-yielding potential in YN999 was dissected based on the composition of excellent alleles underlying the three yield components. The characteristics of high thousand kernel weight were preferentially selected and present in the derived varieties (lines). Genotyping using the wheat 55K SNP array revealed that the average genetic similarity coefficient of YN999 if compared to 46 derived varieties (lines) was 0.87. The genetic contribution of YN999 to its derived varieties (lines) of F_3 , F_5 , F_6 and F_7 were 84.94%, 86.19%, 86.67% and 87.65%, respectively. A total of 222 segments of YN999 with over 95% transmission rate were detected in the offspring of YN999, and the length of the segment varied from 5.04 Mb to 108.75 Mb, among which 2A contained the longest segment with high frequency selection, being 483.37 Mb, and 7D contained the shortest of 13.84 Mb. A total of 135 identified QTL related to yield traits were coincided with the 222 high-frequency selection regions, with 80, 48 and 7 QTL in the A, B and D genome, respectively. A total of 1195, 267, 790 and 678 significant SNPs, which were correlated with yield per plant, kernel number per spike, 1000-grain weight and spike number per plant, respectively, were detected by single marker QTL analysis using a natural mapping population. Among those, approximately 84.02%, 51.69%, 94.18% and 13.42% alleles contributing to the higher yield performance were identified from YN999. These results indicate that YN999 has enriched the superior alleles of yield per plant and 1000-grain weight, which might be the important genetic basis for the high and stable yield in YN999. This study provided theoretical reference in application of YN999 as key parent in molecular breeding programs, and identification and cloning of the genes with high yield performance.

Key words: Yannong 999; 55K wheat SNP array; genetic characteristics; key segments underlying high-yielding potential; candidate founder parents

小麦全球常年种植面积约 2.15 亿 hm^2 , 总产量约 7.5 亿 t, 提供人类约 15% 的日常卡路里消耗(联合国粮农组织, 2019), 是世界重要的粮食作物之一。人口增加、耕地面积减少、异常气候频发等多因素加剧了粮食供需矛盾, 预计到 2050 年小麦的产量需提高 50%~60% 才能满足全球消费需求^[1]。持续培育高产、稳产、综合性状优异的小麦新品种, 是缓解世界粮食安全的有效途径。

基于传统育种技术的小麦品种改良及选育具有探索性和不可预见性, 存在周期长、效率低等缺点。在长期和广泛的品种改良探索过程中, 科学家发现少数品种(系)在育种中被反复作为亲本使用, 衍生出众多优良新品种, 因而将其称之为骨干亲本^[2-3]。骨干亲本一般具有综合性状优良、一般配合力高、适应性广等显著优异特质。伴随遗传学及小麦多组学发展, 骨干亲本形成的分子基础相继被解析, 一些重要选择区段、优异基因被挖掘^[4-6]。有育种家认为, 目前对于骨干亲本的研究基本属于“马后炮”, 为事后总结。对目前具有骨干亲本潜质的优异新品种(系)或重要种质资源分子形成机制研究具有更加重要的意义, 可加快相关资源的分子育种应用和遗传改良进程。赵春华等^[7]对小麦候选骨干亲本科农 9204 及其 611 个衍生品种(系)进行了

系统研究, 发现与株型、产量紧密关联的关键区段在衍生品种(系)中被高频率优先选择。相关研究结果为骨干亲本/重要种质资源的分子育种应用、关键分子模块组装提供了重要数据信息和理论支撑。

烟台因其特殊的地理位置和得天独厚的自然气候条件, 赋予了它作为重要育种基地培育突破性高产小麦新品种的神圣使命。据不完全统计, 以岫包及其衍生品种(系)为亲本培育的小麦新品种高达 284 个^[8], 鲁麦 13、鲁麦 14、烟农 19 作为亲本培育的品种分别为 210 个、77 个和 30 个^[9-10]。烟农 999 是山东省烟台市农业科学研究院以烟 BLU14-15(鲁麦 14 号小麦种子经航天诱变育成的品系)为父本, 以烟航选 2 号/临 9511 组合 F_1 为母本杂交, 采用系谱法育成^[11], 分别于 2011 年和 2016 年通过山东省审定和国家黄淮冬麦区南片水地组审定。该品种具有产量高、品质好、综合抗性优异、适应性广等优点, 目前已在山东^[12]、江苏^[11]、安徽^[13-14]等地大面积推广, 推广前景较好。

为明确烟农 999 高产遗传基础, 解析其具有重要育种价值的关键区段和优异基因组成, 本研究利用 55K 小麦 SNP 芯片对烟农 999 及其衍生品种(系)进行了全基因组扫描, 明确了其高频率育种选择区段; 利用 243 份育成的小麦品种(系)组成的自然群

体解析了其高产遗传基础, 以期为烟农999分子育种应用及关键基因挖掘提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

小麦品种烟农999及其46个衍生品种(系)由山东省烟台市农业科学研究院王江春研究员提供, 其中烟农999的 F_3 衍生品种(系)6个, F_5 衍生品种(系)20个, F_6 衍生品种(系)4个, F_7 及以上衍生品种

(系)16个, 相关系谱信息见表1; 由243份小麦育成品种(系)组成的自然群体由鲁东大学崔法教授提供^[15-17], 其中山东省材料64份, 四川省30份, 河南省28份, 青海省19份, 陕西省17份, 河北省12份, 北京市13份, 江苏省7份, 贵州省5份, 西藏自治区4份, 安徽省3份, 内蒙古自治区2份, 甘肃省、宁夏自治区、陕西省各1份, 另有国外材料36份(详见 <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20221213004>, 附表1)。

表1 烟农999衍生品种(系)

Table 1 The derivative generations of Yannong 999

编号 Code	材料名称 Varieties	世代 Generation	系谱 Pedigree	编号 Code	材料名称 Varieties	世代 Generation	系谱 Pedigree
1	F ₃ -214	第三代	中麦895/烟农999	24	F ₅ -56	第五代	KY088/烟农999
2	F ₃ -254	第三代	良星517/烟农999	25	F ₅ -61	第五代	烟农999/LS4778
3	F ₃ -262	第三代	良星517/烟农999	26	F ₅ -62	第五代	烟农999/LS4778
4	F ₃ -255	第三代	良星517/烟农999	27	F ₆ -1	第六代	泰山7087/烟农999
5	F ₃ -424	第三代	登海51306/烟农999	28	F ₆ -2	第六代	泰山7087/烟农999
6	F ₃ -454	第三代	登海51306/烟农999	29	F ₆ -7	第六代	烟农999/Fc009
7	F ₅ -1	第五代	烟农999/新麦26	30	F ₆ -8	第六代	烟农999/Fc009
8	F ₅ -2	第五代	烟农999/新麦26	31	烟农品系01	不详	千禾麦17/烟农999
9	F ₅ -13	第五代	烟农999/景阳669	32	烟农品系02	不详	烟农999/汶农19
10	F ₅ -14	第五代	烟农999/景阳669	33	烟农品系03	不详	烟农999/汶农19
11	F ₅ -19	第五代	良星603/烟农999	34	烟农品系04	不详	烟农999/瑞麦18
12	F ₅ -20	第五代	良星603/烟农999	35	烟农品系05	不详	烟农999/徐7048
13	F ₅ -25	第五代	烟农999/JN1076	36	烟农品系06	不详	烟农999/By18
14	F ₅ -26	第五代	烟农999/JN1076	37	烟农品系07	不详	烟农999/齐麦2号
15	F ₅ -31	第五代	烟农999/婴泊700	38	烟农品系08	不详	SN055849/烟农999
16	F ₅ -32	第五代	烟农999/婴泊700	39	烟农品系09	不详	烟农999/枣1864
17	F ₅ -37	第五代	泰农187/烟农999	40	烟农品系10	不详	烟农999/荷麦9946
18	F ₅ -38	第五代	泰农187/烟农999	41	烟农品系11	不详	烟农999/周麦27
19	F ₅ -43	第五代	烟农999/LS5082	42	烟农品系12	不详	烟农999/濮兴6号
20	F ₅ -44	第五代	烟农999/LS5082	43	烟农品系13	不详	周麦27/烟农999
21	F ₅ -49	第五代	中冠麦2号/烟农999	44	烟农品系14	不详	泰山4241/烟农999
22	F ₅ -50	第五代	中冠麦2号/烟农999	45	烟农品系15	不详	烟181/烟农999
23	F ₅ -55	第五代	KY088/烟农999	46	烟农品系16	不详	烟农999/济麦22

烟农品系01-16均为第七代以上高代材料, 具体世代不详

Yannong wheat lines 01-16 are above the seventh generation of high generation material, the specific generation is unknown

1.2 试验方法

1.2.1 SNP位点分型 采用SDS-酚法从植株幼叶中提取DNA, 利用小麦55K SNP芯片对烟农999及其46份衍生品种(系)和243份育成的小麦品种(系)进行全基因组扫描, 相关检测工作委托北京中玉金生物技术有限公司完成。将SNP探针序列与中国春的参考基因组IWGSC RefSeq v2.1 (<http://202.194.139.32/getfasta/index.html>)进行对比, 利用本地BLAST软件(<ftp://ftp.ncbi.nlm.nih.gov/blast/>

[executables/release/](#))获得SNP对应的物理位置信息。利用Microsoft Excel 2016对基因型数据进行初步分析, 剔除相关杂合位点、缺失率>20%的位点及物理位置信息未知的位点, 将剩余32021个有效SNP标记用于后续数据分析。

1.2.2 产量性状表型鉴定 烟农999及其46份衍生品种(系)2019-2020年在烟台进行表型鉴定; 由243份育成品种(系)组成的自然群体于2019-2020年在烟台、潍坊、石家庄3个环境进行种植和产

量性状鉴定,2020-2021 年继续在烟台进行种植和鉴定。本研究所鉴定的产量性状主要包括千粒重、穗粒数、单株穗数和单株产量。相关材料的田间试验设计、产量相关性状调查方法见马天航等^[18]及 Fan 等^[19]的报道。

1.3 数据处理和分析

烟农 999 及其衍生品种(系)SNP 数据处理与分析:利用 32021 个 SNP 有效位点,参照烟农 999 基因型对其衍生品种(系)进行赋值,与烟农 999 不同的基因型赋值为 0,相同的赋值为 1。利用 NTSYSpc-2.10e 软件计算遗传相似系数,使用非加权组平均法(UPGMA, unweighted pair-group method with arithmetic means)进行聚类分析,绘制遗传聚类图;根据不同衍生品种(系)同一位点来源于烟农 999 的比例,参照郑建敏等^[20]的报道,计算其遗传贡献率,筛选大于 95% 的高频率遗传区段(>5 Mb)。查阅前人已报道的产量相关性状 QTL 信息,初步解析高频率遗传区段的生物学意义及遗传效应。

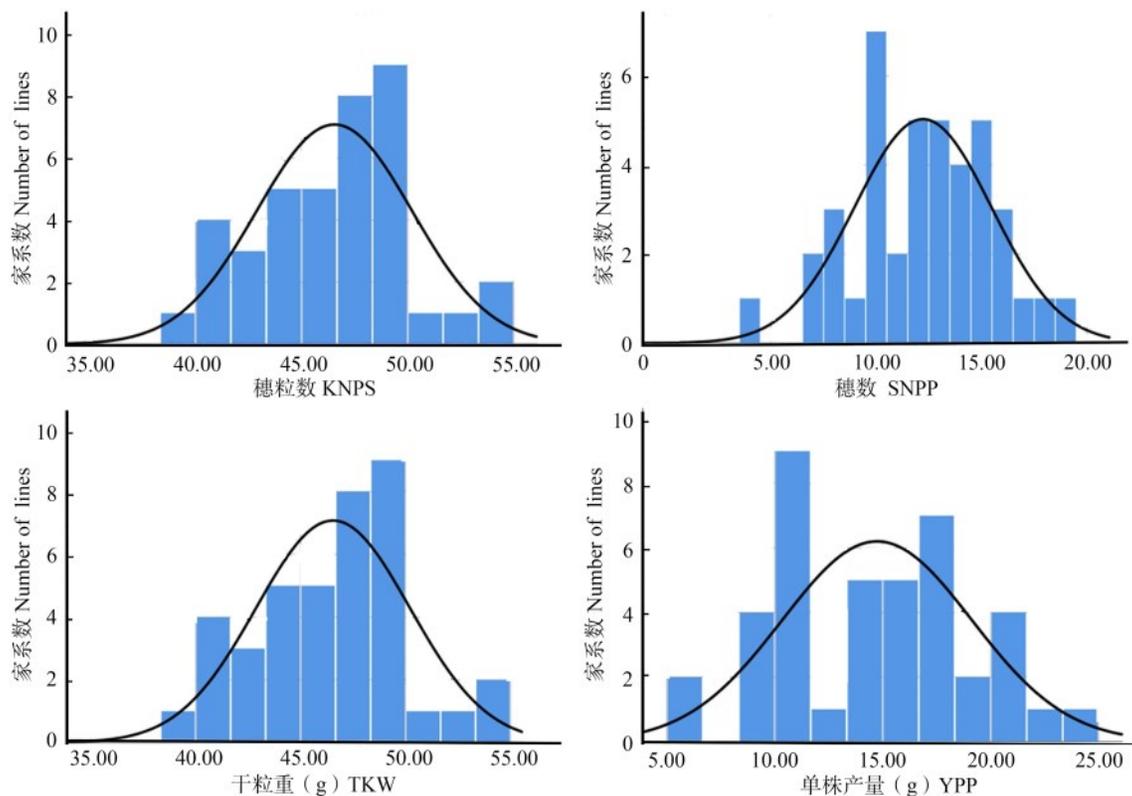
自然群体 SNP 基因型数据信息分析:以烟农 999 基因型为参考,将 243 份材料的基因型分为 3 类,与烟农 999 基因型相同的纯合基因型赋值为

2,与烟农 999 基因型不同的纯合基因型赋值为 0,其他杂合或缺失赋值为 -1;利用 Excel 软件分析各基因型在群体中的比值,去除缺失率>30%、基因型比例>0.8 或<0.2 的稀有等位基因 SNP 标记信息。利用 QGAStaion2.0^[21]对 243 份材料组成的自然群体在 4 个环境下单株产量、千粒重、穗粒数和单株穗数表型数据进行最优无偏估计,计算其 BLUE 值。利用 QTL-IciMapping 4.2 软件对 24878 个 SNP 基因型和产量性状 BLUE 值进行单标记 QTL 检测^[21],分析来自烟农 999 基因型在相关显著位点的遗传效应。

2 结果与分析

2.1 烟农 999 衍生品种(系)产量性状表型分析

对 46 份烟农 999 衍生品种(系)进行产量性状综合评价,其重要农艺性状(千粒重、穗粒数、单株穗数和单株产量)频率分布直方图见图 1。结果显示,烟农 999 衍生品种(系)千粒重总体表现优异,均值约为 46.3 g,穗粒数均值约为 44.2 粒。在新品种选育过程中,烟农 999 高千粒重优异性状得以很好地选择和保留,其穗粒数性状在育种过程中也得到进一步遗传改良。



KNPS: Kernel number per spike; SNPP: Spike number per plant; TKW: Thousand kernel weight; YPP: Yield per plant; The same as below

图 1 烟农 999 衍生品种(系)重要农艺性状频次分布直方图

Fig.1 Histogram of frequency distribution of important agronomic traits in offspring derived from Yannong 999

2.2 烟农999及其衍生品种(系)遗传多样性分析

在全基因组水平,烟农999及其衍生品种(系)群体平均遗传相似系数为0.87,最低为0.77,最高达0.923。利用NTSYSpc 2.10e进行聚类分析,以遗传相似系数0.806为阈值进行分组,可将其分为6个类群(图2):第I类群包含材料最多,有40个,包括F₃的5个品系、F₅的18个品系、F₆的4个品系和F₇及以上

13个品系;第II类群、第III类群、第IV类群和第VI类群均仅包含1个品系,分别为烟农产品系14、F₅-19、F₃-214和F₅-20;第V类群包含烟农产品系11和烟农产品系13两份材料。以上6个类群中,烟农999包含在第I类群中;烟农产品系02与烟农999遗传相似系数最高,为0.923;F₅-20与烟农999相似系数最低,为0.77。以上聚类结果与其系谱信息基本一致(表1)。

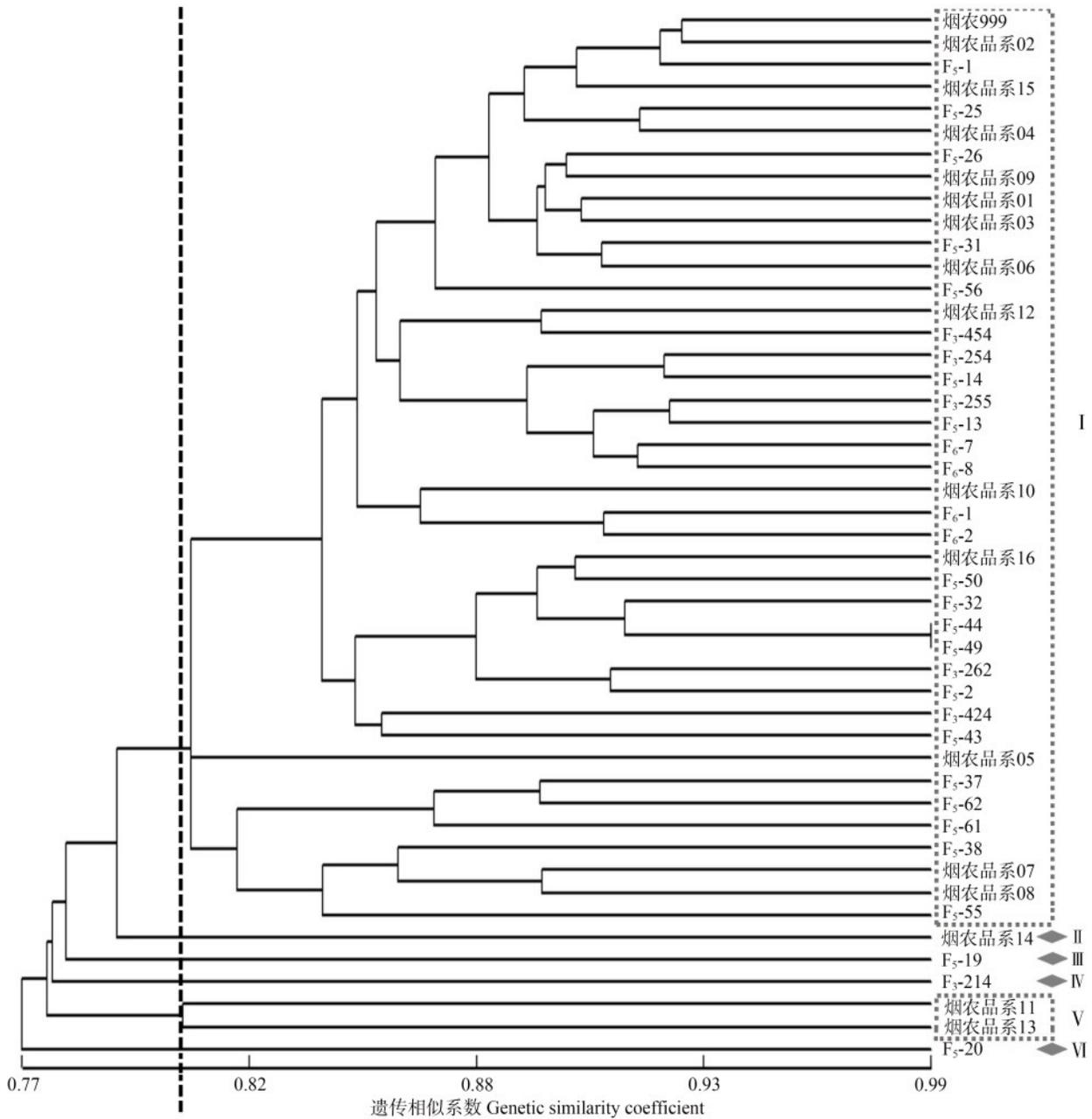


图2 烟农999及其衍生品种(系)UPGMA聚类图
Fig.2 UPGMA cluster tree of Yannong 999 and its offsprings

2.3 烟农999对其衍生品种(系)遗传贡献率分析

结合烟农999及其46份衍生品种(系)基因型值,分析其对46份衍生品种(系)的遗传贡献。基于

各世代进行分析,烟农999对F₃品系在A、B、D基因组的遗传贡献率分别为86.12%、84.95%和83.74%;对F₅品系在A、B、D基因组的遗传贡献率分别为

86.59%、84.72% 和 87.27%; 对 F_6 在 A、B、D 基因组的遗传贡献率分别为 82.97%、91.17% 和 85.87%; 对 F_7 及以上高代材料在 A、B、D 基因组的遗传贡献率分别为 87.41%、89.38% 和 86.15%。烟农 999 对 F_3 、 F_5 、 F_6 、 F_7 及以上衍生品种(系)平均遗传贡献率分别为

84.94%、86.19%、86.67% 和 87.65%, 显示其贡献率随着品系世代的升高而呈递增趋势, 高代品系愈发趋近亲本烟农 999。3 个基因组中, 烟农 999 的 B 基因组遗传物质在其后代传递率最高, 为 87.56%; 其次为 A、D 基因组, 分别为 85.77% 与 85.76%(表 2)。

表 2 全基因组水平烟农 999 对其衍生品种(系)遗传贡献率分析

Table 2 Genetic contribution ratio of Yannong 999 to its offsprings at the genome level

(%)

A 基因组 A genome	贡献率 Contribution ratio				B 基因组 B genome	贡献率 Contribution ratio				D 基因组 D genome	贡献率 Contribution ratio			
	第三代 Third generation	第五代 Fifth generation	第六代 Sixth generation	高代 High		第三代 Third generation	第五代 Fifth generation	第六代 Sixth generation	高代 High		第三代 Third generation	第五代 Fifth generation	第六代 Sixth generation	高代 High
1A	74.07	82.53	66.52	82.03	1B	95.37	81.72	98.71	91.93	1D	80.43	83.39	81.97	84.84
2A	97.50	92.49	96.80	97.22	2B	87.83	88.02	89.95	89.22	2D	83.01	87.53	78.18	84.85
3A	89.91	89.06	89.08	87.61	3B	79.98	88.95	86.57	88.09	3D	90.17	89.22	91.02	87.58
4A	75.92	76.73	63.96	71.48	4B	78.12	70.44	94.92	87.44	4D	90.85	91.46	96.32	89.13
5A	90.01	88.67	88.87	91.38	5B	78.56	86.66	94.58	83.87	5D	77.24	81.29	89.37	84.38
6A	85.88	84.34	80.21	88.65	6B	82.85	86.90	79.99	95.68	6D	88.65	93.38	94.20	93.87
7A	89.52	92.33	95.38	93.52	7B	91.92	90.33	93.45	89.44	7D	75.85	84.62	70.05	78.37
平均 Average	86.12	86.59	82.97	87.41	平均 Average	84.95	84.72	91.17	89.38	平均 Average	83.74	87.27	85.87	86.15
总平均 Total average	85.77				总平均 Total average	87.56				总平均 Total average	85.76			

21 条染色体中, 烟农 999 对 F_3 、 F_5 、 F_6 、 F_7 及以上高代材料衍生品种(系)的遗传贡献率变幅分别为 74.07% (1A)~97.50% (2A)、70.44% (4B)~93.38% (6D)、63.96% (4A)~98.71% (1B) 和 71.48% (4A)~97.22% (2A)。以上结果表明, 在人工选育过程中, 烟农 999 对衍生品种(系)遗传贡献率在不同染色体上选择压力不同, 其中 4A 染色体选择压力最低, 对后代的平均遗传贡献率最低, 为 72.02%, 2A 染色体选择压力最大, 对后代的平均遗传贡献率最高, 为 96.00%。

2.4 烟农 999 高频选择区段及其基因组分布

根据不同衍生品种(系)同一位点来源于烟农 999 的比例及其基因组分布特征, 鉴定出烟农 999 高

频率选择区段 (> 95%) 共计 222 个, 分布于小麦 21 条染色体上, 总长度为 3580.78 Mb, 约占小麦基因组全长的 21%(表 3)。高频选择区段的长度变幅为 5.04~108.75 Mb; 烟农 999 高频选择区段在 A、B、D 3 个基因组长度分别为 2101.93 Mb (58.69%)、982.87 Mb (27.45%) 和 495.98 Mb (13.85%)。21 条染色体中, 2A 包含的高频选择区段最长, 约为 483.37 Mb; 7D 最短, 约为 13.84 Mb。以上结果显示, 来自烟农 999 A 基因组高频选择区段最多, 超过 B 和 D 基因组高频选择区段之和, 暗示烟农 999 的 A 基因组染色体可能含有更多的产量性状优异等位基因位点。

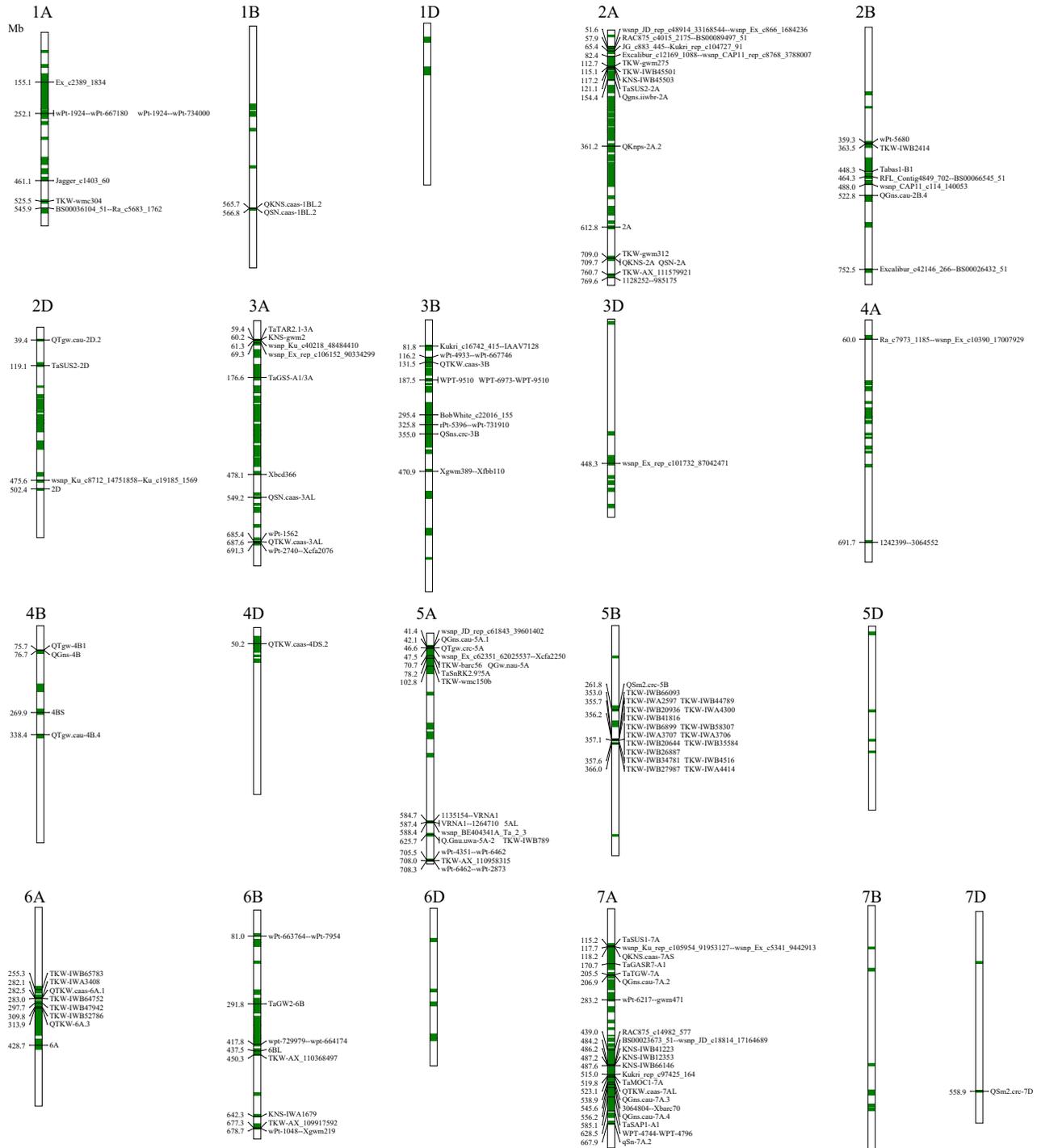
表 3 烟农 999 高频选择区段数目及其基因组分布

Table 3 The number of high frequency selected chromosomal segments of Yannong 999 and their distribution in wheat genome

A 基因组 A genome	区段数量		总长(Mb) Total length	占比(%) Proportion	B 基因组 B genome	区段数量		总长(Mb) Total length	占比(%) Proportion	D 基因组 D genome	区段数量		总长(Mb) Total length	占比(%) Proportion
	No. of segment	Total length				No. of segment	Total length				No. of segment	Total length		
1A	14	265.42	7.41	1B	6	63.21	1.77	1D	3	43.19	1.21			
2A	34	483.37	13.50	2B	10	160.70	4.49	2D	13	185.89	5.19			
3A	19	393.31	10.98	3B	18	319.15	8.91	3D	8	96.81	2.70			
4A	14	143.90	4.02	4B	4	65.08	1.82	4D	6	68.16	1.90			
5A	11	181.34	5.06	5B	7	62.48	1.74	5D	4	31.03	0.87			
6A	4	178.64	4.99	6B	16	251.43	7.02	6D	5	57.06	1.59			
7A	18	455.95	12.73	7B	6	60.82	1.70	7D	2	13.84	0.39			
合计 Sum.	114	2101.93	58.69	合计 Sum.	67	982.87	27.45	合计 Sum.	41	495.98	13.85			

对222个烟农999高频选择区段内前人报道的控制产量性状的相关基因/QTL进行系统总结(图3),结果表明,在烟农999高频选择区段内共有135个已报道的与产量性状相关的QTL,部分区段QTL在多篇文献中被报道。其中A基因组高频

率选择区段包含的已报道产量性状QTL最多,共80个,其次为B和D基因组,分别为48个和7个;21条染色体中,7A染色体包含最多的已报道产量性状QTL位点,为21个;其次是5B,为18个;最少的为3D、4D和7D染色体,各有1个。



绿色区段代表前人报道的产量相关性状QTL物理区间

The segments in green indicates the yield-related QTL region previously reported

图3 烟农999关键区段及135个前人报道QTL分布图

Fig.3 The distribution of key segments in Yannong 999 and 135 QTLs reported previously

基于 243 份育成小麦品种产量性状的单标记 QTL 检测结果表明,共检测到 1195 个控制单株产量显著性 SNP 位点,268 个控制穗粒数显著性 SNP 位点,790 个控制千粒重显著性 SNP 位点,678 个控制单株穗数的显著性 SNP 位点(表 4)。烟农 999 基因组为优异等位位点数目分别为单株产量 1004 个、穗粒数 138 个、千粒重 744 和单株穗数 91 个,占比分别为 84.02%、51.69%、94.18% 和 13.42%。在 3 个基因组中,A 基因组来自烟农 999 的单株产量(511 个)和千粒重(411 个)优异等位基因位点占比最高,分别

为 42.76% 和 52.03%;B 基因组,占比分别为 21.17% 和 15.44%;D 基因组占比分别为 20.08% 和 26.71%。在 222 个高频率选择区段中,共包含单株产量增效 SNP 位点 369 个,千粒重增效 SNP 位点 296 个,占比分别为 36.75% 和 39.78%。在 21 条染色体中,7A 染色体高频率选择区段含有来自烟农 999 的单株产量优异等位位点最多,为 183 个(18.22%);6A 染色体高频率选择区段来自烟农 999 千粒重优异等位位点最多,为 108 个(14.52%)。

表 4 烟农 999 单株产量、穗粒数、千粒重、单株穗数等显著性优异等位 SNP 位点在基因组中的分布

Table 4 Genomic distribution of significant SNP with excellent alleles from Yannong 999 underlying YPP, KNPS, TKW and SNPP

性状 Traits	A 基因组 A genome	B 基因组 B genome	D 基因组 D genome	总和 Sum.
单株产量 YPP	574(511)	316(253)	305(240)	1195(1004)
穗粒数 KNPS	142(114)	57(15)	68(9)	267(138)
千粒重 TKW	442(411)	134(122)	214(211)	790(744)
单株穗数 SNPP	95(25)	251(31)	332(35)	678(91)

表中括号外表示单株产量、穗粒数、千粒重、单株穗数等位变异位点,括号内表示优异等位变异位点

In the table, the significant SNP associated with YPP, KNPS, TKW and of SNPP are indicated outside the brackets, and that with the excellent alleles from Yannong 999 are indicated inside the brackets

将高频率选择区段内显著性 SNP 位点与前人已报道的 QTL 区间进行比较(http://wheatqldb.net/yield_new.php),来自烟农 999 的 193 个单株产量显著性增效 SNP 位点和 76 个千粒重显著性增效 SNP 位点与 21 个已报道 QTL 区间重叠,分布于 7 个高频率遗传区段内,其总长度为 251.96 Mb(表 5)。7A

染色体 433.41~505.72 Mb 高频率选择区段的单株产量显著性优异等位 SNP 位点与前人报道的单株产量 QTL 重叠位点数最多,为 98 个;5A 染色体 702.50~709.22 Mb 高频率选择区段千粒重显著性增效 SNP 位点与前人报道千粒重 QTL 重叠位点数最多,为 52 个。

表 5 烟农 999 单株产量、千粒重显著性优异等位 SNP 位点和前人报道 QTL 位点在 7 段高频率选择区段分布情况

Table 5 Distribution of significant positive SNP loci and QTL reported previously in the 7 high-frequency selection segments of Yannong 999

染色体 Chr.	物理位置 (Mb) Physical interval	产量 QTL 位点 Yield-related QTLs	单株产量优异等位位点 Number of excellent alleles for YPP	千粒重优异等位位点 Number of excellent alleles for TKW
2A	703.05~715.99	MQTL-20, 21, 22	4	4
2B	406.11~448.40	MQTL-27	31	6
3A	57.73~75.42	MQTL-36, 37, 38, 39	35	9
5A	702.50~709.22	MQTL-77, 78, 79	4	52
6B	430.94~451.93	MQTL-109, 110	1	1
7A	117.27~189.33	MQTL-115, 116, 117	20	2
7A	433.41~505.72	MQTL-121, 122, 123, 124, 125	98	2
总和 Sum.	251.96	21	193	76

综上,烟农 999 含有丰富的千粒重和单株产量优异等位基因位点,是其高产、稳产的重要遗传基础,而穗粒数、单株穗数优异等位基因位点尚未被强烈选择,在今后的研究中应予以重点关注。

3 讨论

3.1 烟农 999 优异性状位点在其衍生品种(系)中被优先选择保留

辛庆国等^[11]研究表明,烟农 999 产量性状综合

表现突出,千粒重 50 g 左右,穗粒数 40 粒左右,亩穗数约 40 万穗。本研究对 46 份烟农 999 不同衍生品种(系)的材料进行了产量性状综合评价,结果显示,烟农 999 衍生品种(系)千粒重总体表现优异,均值约为 46.3 g,说明在育种过程中,烟农 999 高千粒重优异性状很好地传递给了后代;此外,烟农 999 衍生品种(系)穗粒数均值约 44.2 粒,得到显著改良,这可能与相关组合选择的大穗多粒亲本有关,如周麦 37、齐麦 2 号、汶农 19、瑞麦 18、中冠麦 2 号、中麦 895、婴泊 700 均具有大穗多粒等高产突出性状。山东省烟台农业科学研究院主要基于传统育种技术开展作物遗传改良和新品种选育,其千粒重优异等位基因的高效选择和有效聚合可能得益于烟台独特的气候条件,籽粒灌浆时间长,表型能够得到充分表现并被有效选择。穗粒数优异等位基因位点比例相对较低,未来需要加强分子技术的应用进而对穗粒数相关性状进行定向改良。以烟农 999 为亲本已经育成了 4 个小麦新品种,分别为烟农 215、华麦 829、新世纪 999 和济农 101,这些品种千粒重为 45.8 g 左右,平均产量约 578.3 kg/666.7 m²,比对照品种济麦 22 增产均值约 6.45%,目前已在山东、安徽、淮河以北及沿淮地区推广(<http://www.a-seed.cn/>)。以上结果暗示,烟农 999 具有成为骨干亲本潜质,相关优异基因值得进一步挖掘。鲁东大学麦类分子育种创新团队以烟农 999 为亲本选育了 100 余个高代品系,所有入选家系在千粒重及单株产量性状方面均表现突出,目前团队正在通过数量遗传学手段挖掘其高千粒重基因位点。

高通量测序和 DNA 分子标记技术已广泛应用于小麦遗传进化研究、种质资源遗传多样性分析和优异基因发掘等研究领域。前人研究^[22-25]已证明 SNP 标记是研究小麦遗传多样性、种属间亲缘关系、品种基因型鉴定和标记辅助育种的有效工具。本研究利用小麦 55K 的 SNP 芯片对烟农 999 及其衍生品种(系)进行了全基因组扫描,发现烟农 999 与其衍生品种(系)间的平均遗传相似系数为 0.87,其对第三代、第五代、第六代和第七代以上高代材料的遗传贡献率分别为 84.94%、86.19%、86.67% 和 87.65%,均高于理论遗传贡献率,这与前人对小麦骨干亲本在后代中的遗传贡献率研究结果基本一致^[4,26-29]。烟农 999 遗传物质对衍生品种(系)的贡献率随着世代的升高而呈递增趋势,即高代品系愈发趋近烟农 999,说明烟农 999 具有较强的遗传力,一些优异性状容易得到育种家青睐而被优先选择

保留。这从另外一个角度暗示未来育种选择应着重遗传多样性选择,避免品种间同质化。多数遗传位点与农艺或抗/耐逆表型存在关联,在育种过程中得到强烈选择^[5,27,30-31],这可能是导致烟农 999 与高代衍生品种(系)趋同的遗传机理之一。

3.2 烟农 999 富含千粒重、单株产量等优异等位基因位点

本研究基于性状-SNP 单标记分析,利用包括 243 份育成品种(系)的自然群体基因型、表型数据在全基因组水平对烟农 999 产量性状进行遗传解析,发现烟农 999 含有丰富的千粒重和单株产量优异等位基因位点,是其高产、稳产的重要遗传基础;而穗粒数、单株穗数优异等位基因位点尚未被强烈选择,这为今后烟农系列小麦遗传改良方向提供了理论参考,未来育种应侧重于单株穗数和穗粒数两个方面的遗传改良和定向选择,特别要加强相关性状分子标记的定向辅助选择。基于显著性 SNP 物理位置信息对其进行深入分析,以 20 Mb 为步长,共定义了 137 个千粒重 QTL、143 个单株产量 QTL,其中有 21 个单株产量 QTL 和 17 个千粒重 QTL 分布于 17 个高频遗传区段内,其中的 7 个区段与已报道 QTL 位点重叠,10 个区段与本研究检测到的 10 个单株产量 QTL、10 个千粒重 QTL 密切关联(待发表)。上述 QTL 的进一步验证和遗传解析正在进行中。李昊哲^[32]研究发现,烟农 999 在 *CW122*、*TG9*、*TA7B* 等位点具有千粒重优异等位基因,其在衍生品种(系)的遗传贡献率分别为 70.45%、100% 和 88.63%。此外,烟农 999 兼具高产优质特性。在 2012-2014 年国家黄淮冬麦区南片水地组小麦品种试验的品质检测结果显示,烟农 999 的容重为 803~820 g/L、籽粒蛋白含量为 14.13%~15.63%、湿面筋含量为 32.7%~39.6%,相关指标均达到强筋小麦标准(NY/T967-2006《农作物审定规范 小麦》),暗示其具有品质相关性状优异等位基因位点组成^[11]。本课题组利用已有的品质功能标记,对烟农 999 麦谷蛋白等位基因位点组成进行了初步分析,发现烟农 999 具有 *Dx5*、*Bx7* 和 *By8* 等高分子量麦谷蛋白亚基优异等位基因(未发表数据),其他品质方面相关研究也在进行中。综上,烟农 999 兼具高产优质特质,未来推广应用潜力突出。

3.3 烟农 999 高频选择关键区段与产量性状密切相关

多数骨干亲本的关键染色体区段与控制产量性状的相关基因/QTL 所在的区域基本一致,如骨干

亲本繁 6 遗传频率较高的 2 个染色体区段分别与株高、穗长、小穗数和千粒重等重要农艺性状相关^[30]; 骨干亲本胜利麦和燕大 1817 的 15 个高频选择区段上存在多个与产量、抗病、抗逆和适应性等重要农艺性状相关的基因和 QTL^[29]; 碧蚂 4 号在遗传贡献率大于 25% 的 18 个基因组位点中, 有 8 个位点与产量、品质和抗病性等重要农艺性状相关^[28]。本研究利用 55K 小麦 SNP 芯片在 21 条染色体上筛选出 222 个高频遗传选择片段, 在此基础上, 结合前人已报道产量性状相关的 QTL 位点, 挖掘到 7 个与高产性状相关的高频遗传选择区段(表 4)。这一结果也在一定程度上证明了烟农 999 高产遗传基础解析的可靠性。烟农 999 其他特有高频选择区段值得深入研究, 下一步将结合连锁分析和 GWAS 分析对这些区段进行深度挖掘和解析, 以期挖掘克隆烟农 999 高产基因, 为未来小麦高产分子育种提供基因资源及选择标记。前人研究表明^[33-35], 在人工驯化和育种选择过程中存在牵连效应, 通过分子手段可发现一些控制重要农艺性状的基因组区段, 进一步研究可挖掘相关优异基因位点。在长期选育过程中, 已经改变了相关等位基因位点的随机分布特征, 产生了较多的优异基因的连锁现象^[15]。以上研究结果显示, 对骨干亲本及重要亲本材料追踪溯源及遗传相关研究具有重要的分子育种价值, 相关高频遗传选择区段也是未来分子育种重点关注的区段, 也可为分子育种基因芯片探针选择提供参考。

3.4 烟农 999 遗传物质在 3 个基因组中的选择压存在差异

本研究表明, 在 3 个基因组水平, 烟农 999 对其衍生品种(系)的贡献率依次为 B>A>D, 与川麦 44 对其衍生品种特异位点遗传贡献率研究结果一致^[20]; 在不同染色体上, 烟农 999 的 4A 染色体对其衍生品种(系)遗传贡献率最低, 2A 染色体对其衍生品种(系)遗传贡献率最高。其主要原因可能有两种: 其一, 筛选到的 SNP 标记中 D 基因组的有效标记最少; 其二, 与烟农 999 所杂交的另一个亲本的重要产量性状比较优异, 两者衍生世代群体集中了父母本的优异等位基因, 而 A 基因组可能携带更多的、控制重要性状的关键优异等位基因。郝晨阳等^[36]和肖永贵等^[37]研究表明, 4A 染色体在小麦育种过程中, 遗传选择压力大, 且携带控制穗粒数、千粒重、小穗数等重要产量性状的主效 QTL 位点。双亲可能均含有控制重要性状的优异等位基因, 最终

导致烟农 999 在 4A 染色体区段对后代的遗传贡献率偏低, 相关假设或推测需要进一步的遗传学及多组学研究验证。

参考文献

- [1] Abbasi I, Aramin S, Hailu A, Shiferaw W, Kassahun A, Belay S, Jaffe C, Warburg A. Evaluation of PCR procedures for detecting and quantifying *Leishmania donovani* DNA in large numbers of dried human blood samples from a visceral leishmaniasis focus in Northern Ethiopia. *BMC Infectious Diseases*, 2013, 13: 153
- [2] 庄巧生. 中国小麦品种改良及系谱分析. 北京: 中国农业出版社, 2003: 10-13
Zhuang Q S. Chinese wheat variety improvement and pedigree analysis. Beijing: China Agriculture Press, 2003: 10-13
- [3] 李永祥, 王天宇, 黎裕. 主要农作物骨干亲本形成与研究利用. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(5): 1093-1102
Li Y X, Wang T Y, Li Y. Formation and utilization of backbone parents of main crops. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(5): 1093-1102
- [4] 高艳, 唐建卫, 邹少奎, 胡润雨, 张根源, 孙玉霞, 王磊, 殷贵鸿. 小麦周麦 22 及其衍生品种的遗传多样性分析. *植物遗传资源学报*, 2021, 22(1): 38-49
Gao Y, Tang J W, Zou S K, Hu R Y, Zhang G Y, Sun Y X, Wang L, Yin G H. Genetic diversity analysis of wheat cultivars/lines derived from wheat cultivar Zhoumai 22. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(1): 38-49
- [5] 肖永贵, 路亚明, 闻伟镔, 陈新民, 夏先春, 王德森, 李思敏, 童依平, 何中虎. 小麦骨干亲本京 411 及衍生品种苗期根部性状的遗传. *中国农业科学*, 2014, 47(15): 2916-2926
Xiao Y G, Lu Y M, Wen W E, Chen X M, Xia X C, Wang D S, Li S M, Dong Y P, He Z H. Inheritance of root traits in seedling stage of wheat backbone parent Jing 411 and its derivatives. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(15): 2916-2926
- [6] 邹少奎, 高艳, 殷贵鸿, 唐建卫, 韩玉林, 李顺成, 李楠楠, 黄峰, 王丽娜, 张倩. 小麦品种周麦 22 号的分子遗传基础及其特异引物筛选. *麦类作物学报*, 2017, 37(4): 472-482
Zou S K, Gao Y, Yin G H, Tang J W, Han Y L, Li S C, Li N N, Huang F, Wang L N, Zhang Q. Molecular genetic basis of wheat variety Zhoumai 22 and screening of specific primers. *Journal of Triticeae Crops*, 2017, 37(4): 472-482
- [7] 赵春华, 樊小莉, 王维莲, 张玮, 韩洁, 陈梅, 纪军, 崔法, 李俊明. 小麦候选骨干亲本科农 9204 遗传构成及其传递率. *作物学报*, 2015, 41(4): 574-584
Zhao C H, Fan X L, Wang W L, Zhang W, Han H, Chen M, Ji J, Cui F, Li J M. Genetic composition and its transmissibility analysis and wheat candidate backbone parent Kenong 9204. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(4): 574-584
- [8] 王冬梅, 孙玉海, 郑建鹏, 于经川, 孙晓辉, 姜鸿明, 冯焯宏. 小麦骨干亲本岫包育成品种的应用分析. *农业科技通*

- 讯, 2021(3): 276-279
Wang D M, Sun Y H, Zheng J P, Yu J C, Sun X H, Jiang H M, Feng Y H. Application analysis of cultivars bred from wheat backbone parent Youbao. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 2021(3): 276-279
- [9] 刘兆晔, 于经川, 孙妮娜, 李林志. 骨干亲本鲁麦13、鲁麦14在山东小麦育种中的应用. *农业科技通讯*, 2015(1): 87-90
Liu Z H, Yu J C, Sun N N, Li L Z. Application of backbone parents Lumai 13 and Lumai 14 in wheat breeding in Shandong. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 2015(1): 87-90
- [10] 殷岩, 赵倩, 辛庆国, 严美玲, 于经川. 小麦新品种烟农19的特点及育种价值. *农业科技通讯*, 2019(6): 258-260
Yin Y, Zhao Q, Xin Q G, Yan M L, Yu J C. Characteristics and breeding value of a new wheat variety Yannong 19. *Agricultural Science and Technology Newsletter*, 2019(6): 258-260
- [11] 辛庆国, 殷岩, 刘学卿, 李林志, 赵倩, 姜鸿明, 王江春. 小麦新品种“烟农999”的特征特性及其选育策略. *中国农学通报*, 2019, 35(19): 6-10
Xin Q G, Yin Y, Liu X Q, Li L Z, Zhao Q, Jiang H M, Wang J C. Characteristics and breeding strategies of a new wheat variety 'Yannong 999'. *China Agricultural Science Bulletin*, 2019, 35(19): 6-10
- [12] 姬文婷, 杨宁, 王洛彩, 郑国喜. 枣庄市小麦新品种集中展示比较试验研究. *中国农业信息*, 2017(16): 65-69, 73
Ji W T, Yang N, Wang L C, Zheng G X. Comparative experiment on concentrated display of new wheat varieties in Zaozhuang city. *China Agricultural Information*, 2017(16): 65-69, 73
- [13] 杨冬薛. 小麦品种烟农999的高产栽培技术. *种业导刊*, 2019(12): 14-16
Yang D X. High-yielding cultivation techniques of wheat variety Yannong 999. *Seed Industry Guide*, 2019(12): 14-16
- [14] 黄华宁. “烟农999”刷新安徽小麦单产纪录. *科学种养*, 2019(8): 63-64
Huang H N. “Yannong 999” refreshes the record of wheat yield per unit in Anhui. *Kexue Zhongyang*, 2019(8): 63-64
- [15] 刘朦朦, 张萌娜, 张倩倩, 刘锡建, 郭宇航, 孙靳惠, 武亚瑞, 王素容, 吴永振, 孙晗, 崔法, 赵春华. 小麦旗叶宽主效QTL QFlw-5B遗传效应解析. *麦类作物学报*, 2019, 39(12): 1399-1405
Liu M M, Zhang M N, Zhang Q Q, Liu X J, Guo Y H, Sun Q H, Wu Y R, Wang S R, Wu Y Z, Sun H, Cui F, Zhao C H. Genetic analysis of a major stable QTL QFlw-5B for wheat flag leaf width. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39(12): 1399-1405
- [16] 崔俊鹏, 赵慧, 张倩倩, 宫娜, 刘朦朦, 张萌娜, 侯玉竹, 刘成, 李林志, 周芳婷, 吴永振, 孙晗, 赵春华, 崔法. 小麦穗粒数主效QTL-qKnps-4A遗传效应解析. *分子植物育种*, 2019, 17(11): 3632-3640
Cui J P, Zhao H, Zhang Q Q, Gong N, Liu M M, Zhang M N, Hou Y Z, Liu C, Li L Z, Zhou F T, Wu Y Z, Sun H, Zhao C H, Cui F. Genetic analysis of qKnps-4A: A major stable QTL for kernel number per spike in common wheat. *Molecular Plant Breeding*, 2019, 17(11): 3632-3640
- [17] 张倩倩, 闫学梅, 刘锡建, 张萌娜, 刘朦朦, 周芳婷, 吴永振, 孙晗, 赵春华, 崔法. 小麦穗粒数主效QTL-qKnps-2A遗传效应解析. *分子植物育种*, 2020, 18(15): 5003-5009
Zhang Q Q, Yan X M, Liu X J, Zhang M N, Liu M M, Zhou F T, Wu Y Z, Sun H, Zhao C H, Cui F. Genetic analysis of qKnps-2A: A major stable QTL for kernel number per spike in common wheat. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18(15): 5003-5009
- [18] 马天航, 蔡益彪, 熊永星, 徐勤青, 周晓涵, 孔文超, 李晶雪, 程蕊, 李诗慧, 曹鸣芬, 王晨阳, 赵春华, 秦冉, 孙晗, 吴永振, 崔法. 小麦不育小穗数QTL-qSsnps-5D遗传及育种选择效应解析. *植物遗传资源学报*, 2022, 23(3): 811-822
Ma T H, Cai Y B, Xiong Y X, Xu Q Q, Zhou X H, Kong W C, Li J X, Cheng R, Li S H, Cao M S, Wang C Y, Zhao C H, Qin R, Sun H, Wu Y Z, Cui F. Genetic effect of sterile spikelet number-related QTL-qSsnps-5D and its use in wheat varieties. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2022, 23(3): 811-822
- [19] Fan X, Cui F, Ji J, Zhang W, Zhang X Q, Liu J J, Meng D Y, Tong Y P, Wang Y P, Wang T, Li J M. Dissection of pleiotropic QTL regions controlling wheat spike characteristics under different nitrogen treatments using traditional and conditional QTL mapping. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 187
- [20] 郑建敏, 罗江陶, 万洪深, 李式昭, 杨漫宇, 李俊, 刘于斌, 蒲宗君. 利用小麦660K SNP芯片分析川麦44在其衍生后代中的遗传贡献. *麦类作物学报*, 2019, 39(11): 1293-1300
Zheng J M, Luo J T, Wang H S, Li S Z, Yang M Y, Li J, Liu Y B, Pu Z J. Analysis of the genetic contribution of Chuanmai 44 in its derived progeny using wheat 660K SNP chip. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39(11): 1293-1300
- [21] 朱志翔. 遗传分析软件QGASStation2.0和GMDR-GPU的开发. 杭州: 浙江大学, 2012
Zhu Z X. Development of genetic analysis software QGASStation2.0 and GMDR-GPU. Hangzhou: Zhejiang University, 2012
- [22] Xu X T, Zhu Z W, Jia O L, Wang F J, Wang J P, Zhang Y L, Fu C, Fu L P, Bai G H, Xia X C, Hao Y F, He E Z H. Mapping of QTL for partial resistance to powdery mildew in two Chinese common wheat cultivars. *Euphytica*, 2020, 216: 3
- [23] 曹廷杰, 谢菁忠, 吴秋红, 陈永兴, 王振忠, 赵虹, 王西成, 詹克慧, 徐如强, 王际睿, 罗明成, 刘志勇. 河南省近年审定小麦品种基于系谱和SNP标记的遗传多样性分析. *作物学报*, 2015, 41(2): 197-206
Cao Y J, Xie J Z, Wu Q H, Chen Y X, Wang Z Z, Zhao H, Wang X C, Zhan K H, Xu R Q, Wang J R, Luo M C, Liu Z Y. Genetic diversity analysis based on pedigree and SNP markers of wheat varieties approved in Henan province in

- recent years. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(2):197-206
- [24] 翟俊鹏, 李海霞, 毕惠惠, 周思远, 罗肖艳, 陈树林, 程西永, 徐海霞. 普通小麦主要农艺性状的全基因组关联分析. *作物学报*, 2019, 45(10):1488-1502
Zhai J P, Li H X, Bi H H, Zhou S Y, Luo X Y, Chen S L, Cheng X Y, Xu H Y. Genome-wide association analysis of main agronomic traits in common wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2019, 45(10):1488-1502
- [25] Chao S, Dubcovsky J, Dvorak J, Luo M C, Baenziger S, Matnyazov R, Clark D, Talbert L, Anderson J, Dreisigacker S, Glover K, Chen J, Campbell K, Bruckner P, Rudd J, Haley S, Carver B, Perry S, Sorrells M, Akhunov E. Population- and genome-specific patterns of linkage disequilibrium and SNP variation in spring and winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Genomics*, 2010, 11(1):727
- [26] 李俊, 万洪深, 杨武云, 王琴, 朱欣果, 胡晓蓉, 魏会廷, 汤永禄, 李朝苏, 彭正松, 周永红. 小麦新品种川麦 104 的遗传构成分析. *中国农业科学*, 2014, 47(12):2281-2291
Li J, Wan H S, Yang W Y, Wang Q, Zhu X G, Hu X R, Wei H Y, Tang Y L, Li C S, Peng Z S, Zhou Y H. Analysis of genetic composition of new wheat variety Chuanmai 104. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(12):2281-2291
- [27] 李小军, 徐鑫, 刘伟华, 李秀全, 李立会. 利用 SSR 标记探讨骨干亲本欧柔在衍生品种的遗传. *中国农业科学*, 2009, 42(10):3397-3404
Li X J, Xu X, Liu W H, Li X Q, Li L H. Genetic diversity of the founder parent Orofen and its progenies revealed by SSR markers. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, 42(10):3397-3404
- [28] 袁园园, 王庆专, 崔法, 张景涛, 杜斌, 王洪刚. 小麦骨干亲本碧蚂 4 号的基因组特异位点及其在衍生后代中的传递. *作物学报*, 2010, 36(1):9-16
Yuan Y Y, Wang Q Z, Cui F, Zhang J T, Du B, Wang H G. Specific loci in genome of wheat milestone parent Bima 4 and their transmission in derivatives. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36(1):9-16
- [29] 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(8):1395-1404
Han 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 Agronomica Sinica*, 2009, 35(8):1395-1404
- [30] 邓梅, 何员江, 苟璐璐, 姚方杰, 李健, 张雪梅, 龙黎, 马建, 江千涛, 刘亚西. 小麦骨干亲本繁 6 产量相关性状关键基因组区段的遗传效应. *作物学报*, 2018, 44(5):706-715
Deng M, He Y J, Gou L L, Yao F J, Li J, Zhang X M, Long L, Ma J, Jiang Q T, Liu Y X. Genetic effects of key genome segments for yield-related traits in the backbone parent Fan 6 in wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44(5):706-715
- [31] Mandy C, Emma M, David J, David R, Paul M, Ian D, Phillip B, John S, David B, David P. Applications of pedigree-based genome mapping in wheat and barley breeding programs. *Euphytica*, 2007, 154(3):307-316
- [32] 李昊哲. 小麦烟农 999 优质高产遗传基础解析. 烟台:烟台大学, 2021
Li H Z. Genetic basis analysis of wheat Yannong 999 with high quality and high yield. Yantai:Yantai University, 2021
- [33] 罗江陶, 郑建敏, 邓清燕, 刘培勋, 蒲宗君. 重要育种亲本川麦 44 对衍生品种的遗传贡献. *中国农业科学*, 2021, 54(20):4255-4264
Luo J T, Zheng J M, Deng Q Y, Liu P X, Pu Z J. The genetic contribution of the important breeding parent Chuanmai 44 to its derivatives. *Scientia Agricultura Sinica*, 2021, 54(20):4255-4264
- [34] 李玉刚, 任民, 孙绿, 王圣健, 韩梅, 李振清, 翟晓灵, 代小雁, 侯元江, 盖红梅. 利用 SSR 和 SNP 标记分析鲁麦 14 对青农 2 号的遗传贡献. *作物学报*, 2018, 44(2):159-168
Li Y G, Ren M, Sun L, Wang S J, Han M, Li Z Q, Zhai X L, Dai X Y, Hou Y J, Gai H M. Analysis of the genetic contribution of Lumai 14 to Qingnong 2 using SSR and SNP markers. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44(2):159-168
- [35] 张学勇, 童依平, 游光霞, 郝晨阳, 盖红梅, 王兰芬, 李滨, 董玉琛, 李振声. 选择牵连效应分析: 发掘重要基因的新思路. *中国农业科学*, 2006, 39(8):1526-1535
Zhang X Y, Tong Y P, You G X, Hao C Y, Gai H M, Wang L F, Li B, Dong Y C, Li Z S. Hitchhiking effect mapping: A new approach for discovering agronomic important genes. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006, 39(8):1526-1535
- [36] 郝晨阳, 王兰芬, 张学勇, 游光霞, 董玉琛, 贾继增, 刘旭, 尚勋武, 刘三才, 曹永生. 我国育成小麦品种的遗传多样性演变. *中国科学: C 辑: 生命科学*, 2005, 35(5):408-415
Hao C Y, Wang L F, Zhang X Y, You G X, Dong Y C, Jia J Z, Liu X, Shang X W, Liu S C, Cao Y S. Genetic diversity in Chinese modern wheat varieties revealed by microsatellite markers. *Science in China: Series C Life Sciences*, 2005, 35(5):408-415
- [37] 肖永贵, 殷贵鸿, 李慧慧, 夏先春, 阎俊, 郑天存, 吉万全, 何中虎. 小麦骨干亲本“周 8425B”及其衍生品种的遗传解析和抗条锈病基因定位. *中国农业科学*, 2011, 44(19):3919-3929
Xiao Y G, Yin G H, Li H H, Xia X C, Yan J, Zheng T C, Ji W Q, He Z H. Genetic analysis and stripe rust resistance gene mapping of wheat backbone parent “Zhou 8425B” and its derivatives. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(19):3919-3929

附表 1 243 份自然群体材料

Attached table 1 243 natural population materials

编号 Serial	品种(系) Variety/Line								
1	优农麦 887	51	中科麦 138	101	临麦 8 号	151	沧麦 28	201	西农 3517
2	徽研 912	52	川农 17	102	泰山 22	152	潍麦 1917	202	陕 157
3	鲁原 158	53	川麦 41	103	泰山 21	153	泰科麦 33	203	陕 538
4	良星 517	54	川麦 28	104	泰山 24	154	KY88	204	秦农 142
5	冀麦 631	55	川育 17	105	泰山 27	155	烟农 173	205	小水 33
6	良星 99	56	中科麦 47	106	泰山 28	156	科农 9204	206	咸阳大穗
7	汶农 29	57	川农 16	107	汶农 5 号	157	中麦 175	207	杨麦 13
8	济麦 22	58	川麦 36	108	汶农 18	158	PI2771	208	扬麦 14
9	淄麦 29	59	川麦 58	109	潍麦 8 号	159	Freeman	209	扬麦 15
10	泰科麦 31	60	绵 38	110	莱州 953	160	Pronghor	210	扬麦 17
11	济麦 39	61	川育 23	111	鲁麦 1 号	161	硅谷 328	211	贵协 3 号
12	冀麦 181	62	绵 37	112	鲁麦 23	162	百农 419	212	贵协 9-3
13	登海 5136	63	川农 21	113	良星 66	163	矮抗 58	213	贵协 12-1
14	中麦 23	64	川育 20	114	良星 162	164	豫麦 34	214	贵农 25
15	石 11-4195	65	川重组 14	115	烟农 19	165	周麦 18	215	CMT-3
16	烟农 1212	66	川育 19	116	烟农 22	166	郑麦 366	216	CMT-4
17	山农 116	67	川育 24	117	聊麦 2 号	167	徐麦 54	217	CMT-5
18	洛早 7 号	68	绵阳 33	118	聊麦 18	168	沭兴 5 号	218	CMT-6
19	洛早 6 号	69	内 2889	119	山农 15	169	安科麦 1405	219	CMT-7
20	泰科麦 3	70	白朗麦	120	山农 17	170	安农 1124	220	CMT-8
21	中信麦 78	71	宁春 26	121	山农 22	171	兰考 198	221	CMT-9
22	轮选 149	72	郑麦 9023	122	泰农 19	172	豫农 416	222	CMT-1011
23	济麦 262	73	扬麦 15	123	泰农 32	173	新麦 19	223	CMT-1012
24	山农 25	74	青春 254	124	鲁原 502	174	周麦 28	224	CMT-11
25	圣麦 12	75	墨引 2 号	125	鲁原 25	175	周麦 32	225	CMT-12
26	中优 629	76	通麦 1 号	126	鲁原 288	176	瑞泉麦 168	226	CMT-13
27	BFB1	77	新哲 9 号	127	鲁原 22	177	郑引 1 号	227	CMT-14
28	中优 957	78	高原 356	128	济南 17	178	周麦 22	228	CMT-15
29	中麦 162	79	青春 415	129	济麦 20	179	新麦 26	229	CMT-16
30	轮选 169	80	甘春 2	130	济麦 21	180	新麦 23	230	CMT-17
31	中麦 895	81	互麦 12	131	济麦 37	181	洛麦 31	231	CMT-18
32	CA1218	82	民和 853	132	郊麦 98	182	洛麦 29	232	CMT-19
33	中麦 415	83	张春 811	133	鑫麦 296	183	洛麦 28	233	CMT-20
34	京 411	84	青春 587	134	鑫麦 289	184	洛麦 21	234	CMT-21
35	曲白春	85	民和 588	135	济麦 23	185	豫麦 49	235	CMT-22
36	绵阳 28	86	青农 469	136	齐麦 1 号	186	偃展 4110	236	CMT-23
37	川育 21	87	乐麦 5 号	137	天泰优麦 1 号	187	豫麦 54	237	CMT-24
38	川麦 42	88	墨波	138	天泰优麦 6 号	188	豫麦 21	238	CMT-25
39	螺珍 1 号	89	Bobwhite	139	鲁麦 21	189	豫麦 7 号	239	CMT-26
40	绵麦 45	90	香浓 3 号	140	青丰 6 号	190	周麦 27	240	CMT-27
41	中国春	91	高原 412	141	苜麦 17	191	小偃 22	241	CMT-28
42	川麦 56	92	民和 665	142	齐都 1 号	192	小偃 68	242	CMT-29
43	加查帮达冬麦 4	93	高原 465	143	中麦 479	193	小偃 81	243	CMT-30
44	川农 12	94	互麦 14	144	衡 S29	194	小偃 503		
45	川麦 46	95	青春 891	145	石 4185	195	西农 9871		
46	川育 16	96	互麦 13	146	石新 828	196	西农 59		
47	川农 19	97	高原 182	147	邢麦 13 号	197	西农 2000		
48	川麦 45	98	淄麦 12	148	尧麦 16	198	西农 2611		
49	川麦 17	99	临麦 4 号	149	山农 711	199	西农 889		
50	藏春 6 号	100	临麦 7 号	150	丰优 1 号	200	西农 979		