

利用人工合成六倍体小麦突破 小麦产量瓶颈的机会与潜力*

汤永禄, 杨武云, 魏会廷, 李朝苏, 李俊
(四川省农业科学院作物研究所, 四川 成都 610066)

摘要: 以人工合成小麦 Syn-CD780 及其衍生品种川麦 42 与优良栽培品种杂交构建的 2 个重组近交系群体为材料, 进行多环境(年份×地点)田间试验和产量性状 QTL 分析, 探讨利用人工合成小麦资源突破小麦产量瓶颈的机会与潜力。结果表明: ① 所考察性状均呈连续性变异和双向超亲分离。S12 群体(Syn-CD780×川育 12) 高产株系平均单产 6.70 t/hm², 比川育 12 提高 6.4%, 增产缘于千粒质量的显著提高(10.0%); S16 群体(川麦 42×川农 16) 高产株系平均单产 7.9 t/hm², 比川农 16 增产 18.1%, 增产缘于粒数/m² 和千粒质量的共同提高。② 基于 S16 群体实验数据, 共检测到 LOD > 3.0 的产量性状 QTLs 55 个。其中, 产量 QTLs 7 个, 贡献率 7.5%~27.3%, 均来自 CM42; 产量构成因素 QTLs 48 个, 贡献率 7.8%~32.8%。利用人工合成小麦或其衍生品种突破四川盆地小麦产量瓶颈的潜力较大。

关键词: 人工合成六倍体小麦; 籽粒产量; 产量性状; QTL 分析

中图分类号: Q786 文献标志码: A 文章编号: 0529-6579(2010)03-0086-07

Opportunities for Breaking the Barriers of Wheat Yield Using Synthetic Hexaploid Wheats

TANG Yonglu, YANG Wuyun, WEI Huiting, LI Chaosu, LI Jun

(Crop Research Institute, Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Chengdu 610066, China)

Abstract: To probe into the opportunities for breaking the barriers of wheat yield using synthetic hexaploid wheat (SHW), two sets of recombinant inbred lines (RILs), S12 (Syn-CD780×Chuanyu12, 131 lines) and S16 (SHW-derived variety Chuanmai42×Chuannong16, 127 lines), were planted in multi-environments (year×site) in 2006–2008. Phenotypic data were collected for fifteen agronomic traits of both S12 and S16 and 280 microsatellite markers were employed to genotype lines of S16. Continuous variation and transgressive segregation for all tested traits were observed. Grain yield of superior lines in S12 was 6.4% higher than Chuanyu12 achieved by increasing kernel weight (≈ 10%). Average grain yield of the top ten high-yielding lines in S16 was up to 7.9 t/hm², 18.1% higher than Chuannong16 by increasing both kernel weight and grains m⁻². Using single-marker regression and interval mapping, a total of 55 putative QTLs with a LOD score > 3.0 based on S16 were detected, of which 7 were for grain yield, 40 for yield components, and 8 for rates of grain and biomass production. For 38 (69.1%) of them, alleles from the SHW-derived variety Chuanmai42 were associated with a positive effect on yield-related traits. The present studies indicated that breaking barriers of wheat yield using SHW is feasible.

Key words: synthetic hexaploid wheats; grain yield; yield-related traits; QTL analysis

利用硬粒小麦 (durum wheat, 2n = 4x = 28, AABB) 和节节麦 (*Ae. tauschii* Coss., 2n = 2x =

* 收稿日期: 2009-04-19

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30771338); 现代农业产业技术体系建设专项资金资助项目

作者简介: 汤永禄 (1966年生), 男, 博士, 研究员; E-mail: ttycc88@163.com

14, DD) 杂交创制的人工合成六倍体小麦 (synthetic hexaploid wheat, 简称 SHW)。大量研究表明, SHWs 的合成和应用不仅极大地丰富了现代六倍体小麦的遗传多样性, 而且在解决一系列生理和非生理胁迫问题方面有着突出的优势与潜力, 逐渐成为利用野生祖先种优良基因的桥梁性手段^[1-2]。20 世纪 90 年代中期以来, 我国从 CIMMYT 引进大量的 SHW 或衍生系, 并在抗病性、高分子量谷蛋白亚基组成等方面做了一些初步研究^[3-4], 但有关品质、生理、农艺性状改良等研究却很少。SHW 衍生高产品种川麦 42 (CM42) 的育成, 展示了 SHW 在普通小麦改良上的良好前景^[1, 5]。

四川盆地具有冬暖春早、辐照差、湿度大的气候生态特点。小麦分蘖期短, 幼穗分化时间长, 既有多花多实的优势, 也存在分蘖成穗不足、穗容量小的劣势, 致使产量不高不稳^[6]。本文利用由 SHW 和 SHW 衍生品种构建的两套重组近交系 (RILs) 进行多环境试验和产量相关 QTLs 检测, 探讨突破四川盆地小麦产量瓶颈的机会与潜力。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验材料为 2 套重组近交系 S12 和 S16。S12 由人工合成小麦“Syn-CD780”与川育 12 (CY12) 杂交构建, 131 个株系; S16 由 CM42 与川农 16 (CN16) 杂交构建, 127 个株系。Syn-CD780 分蘖力强, 植株高, 熟期较迟, CY12 植株矮, 熟期较早。CM42 是利用 SHW 选育的大穗型超高产品种, CN16 是多穗型高产品种。

1.2 田间试验

S12 群体含 4 个试验环境, 即广汉市 2005 年、2006 年、2007 年, 以及井研县 2006 年, 依次表示为 G05、G06、G07、J06; S16 群体也包含 4 个试验环境, 即广汉市 2006 年、2007 年、2008 年, 以及井研县 2008 年, 分别表示为 G06、G07、G08、J08。

广汉试验地前作水稻, 肥力中上; 井研试验地为二台土, 前作玉米, 肥力中等。随机区组设计, 3 次重复, 小区面积 2.16 m², 基本苗 180~200 苗/m²。每公顷稻茬田施纯氮 150 kg、P₂O₅ 60 kg、K₂O 40 kg。S12 群体采用竹架和鱼网控制倒伏, 生育期间防治锈病、白粉病和蚜虫各 1 次。

1.3 田间数据收集

定点调查苗情, 成熟时取样考种, 全区收获计产 (含水量 12%)。测定性状及其缩写代号如下: 分蘖力 TPP, 成穗率 RSS, 每平方米穗数 SSM, 每

穗粒数 GPS, 每平方米粒数 GSM, 千粒质量 TKW, 单穗质量 GWS, 株高 PH, 抽穗期 DH, 全生育期 DM (d), 抽穗至成熟天数 DHM, 穗颈节比例 RPP, 生物产量 BY, 收获指数 HI, 生物生产率 BPR, 籽粒生产率 GPR, 籽粒产量 GY。TPP = 最高苗/基本苗 - 1; GPR = 100 × GY/DHM; BPR = 100 × BY/DM。

1.4 室内试验

将 S16 群体及其亲本的种子在 30 °C 条件下进行萌发, 于 3 叶期采集幼嫩叶片, 利用微量 CTAB 法提取全基因组 DNA。PCR 反应按照 Röder 等^[7]方法。根据 Röder 等^[7]、Pestsova 等^[8]和 <http://wheat.pw.usda.gov> 网站公布的普通小麦 SSR 分子标记信息, 采用已开发的普通小麦 Xgwm、Xgdm 和 Xwmc、Xbarc、cfd、cfa、cfe、cwem SSR 标记, 对亲本 CM42 和 CN16 进行检测, 筛选出产物带型差异的标记进行群体标记和分析。

1.5 数据处理

利用 Mapmarker/Exp 3.0 (Lander *et al.* 1987) 软件, 参考邢光南等^[9]基于“思路 2”的改良方法构建连锁图。利用 Windows cartographer 2.5 软件中的复合区间作图法^[10-11], 以 LOD ≥ 3.0 为阈值, 对各性状在连锁群上进行扫描和 QTLs 定位。

其他相关数据处理和各性状间的简单相关分析应用 Excel 和 DPS6.55 注册版进行。

2 结果与分析

2.1 亲本及 RIL 群体主要农艺性状表现

统计检验表明 (数据略), S12 群体 2 个亲本之间农艺性状差异十分显著, 除 BPR 外的所有农艺性状均达显著或极显著水平; S16 群体除 RPP、DM、BPR 等性状之外, 其余也都达到显著或极显著水平。所选 4 个亲本在分蘖成穗力、产量、穗部性状、生育期等方面存在的显著差异, 对于研究四川小麦分蘖成穗和产量建成规律, 寻求突破增产屏障, 提高小麦产量潜力具有典型意义。

主要农艺性状的群体平均值 (表 1), S12 群体的 SSM 和 GPR 高于亲本值, 其余性状介于亲本之间。DM、BPR 等性状的变异程度较小 (变异系数 C. V. 不到 10%), TPP 的 C. V. 接近 30%, 其他性状的 C. V. 在 10%~20% 之间。S16 群体有 4 个性状的群体均值落在 2 个亲本之外, 其中 DM 低于 CM42, PH 和 GPS 与 CM42 相近或略高。其他性状的群体均值介于亲本之间。与 S12 群体相比, S16 群体各性状的变异程度相对较小, 变异系

数除 TPP 外, 均低于 10%, 这同亲本之间的差异程度有关。

表 1 群体农艺性状表现 (数据为多环境平均值。S12; G05、G06、G07、J06; S16; G06、G07、G08、J08)

Table 1 Performance of main agronomic traits in S12 and S16 (data was means crossing multi-environments)

Population	Traits	Min.	Max.	Mean	Standard deviation	C. V. /%	Skewness	Abundance
S12	TPP/no.	1.3	5.9	2.8	0.8	29.5	0.86	1.30
	RSS/%	48.4	92.0	72.2	9.3	12.9	-0.28	-0.29
	SSM/no.	329.9	580.1	457.4	49.5	10.8	-0.05	-0.37
	GPS/no.	21.1	48.0	33.7	5.5	16.4	0.27	-0.51
	GSM/no.	9 373	22 035	14 734	2 240	15.2	0.70	1.00
	TKW/g	28.4	46.8	38.8	4.3	11.1	-0.20	-0.39
	GWS/g	0.83	1.79	1.29	0.20	15.8	0.22	-0.27
	PH/cm	91.1	165.3	127.0	13.8	10.9	-0.26	0.01
	DM/d	184	205	194	5	2.8	0.28	-0.76
	BY/ (t · hm ⁻²)	10.6	16.5	13.6	1.2	8.4	0.13	-0.30
	HI	0.28	0.52	0.40	0.05	12.4	-0.26	-0.33
	BPR/(kg · hm ⁻² · d ⁻¹)	55.0	87.0	72.1	5.6	7.7	-0.03	0.15
	GPR/(kg · hm ⁻² · d ⁻¹)	81.3	154.9	122.9	13.7	11.2	-0.10	0.03
GY/ (t · hm ⁻²)	3.93	7.11	5.66	0.63	11.1	-0.29	-0.15	
S16	TPP/no.	1.3	2.9	2.1	0.4	16.9	0.08	-0.67
	RSS/%	61.0	88.2	74.7	5.4	7.2	-0.09	-0.23
	SSM/no.	314.7	511.0	425.4	37.7	8.9	-0.37	0.38
	GPS/no.	31.4	49.3	39.1	3.6	9.2	0.24	-0.25
	GSM/no.	11 218	21 444	16 591	1 589	9.6	-0.17	0.61
	TKW/g	36.2	54.0	45.7	3.5	7.5	-0.34	-0.29
	GWS/g	1.36	2.16	1.76	0.17	9.8	0.11	-0.41
	PH/cm	74.5	107.3	89.7	7.2	8.0	0.11	-0.42
	DM/d	175	180	178	1	0.7	-0.59	-0.16
	BY/ (t · hm ⁻²)	11.3	17.4	13.8	1.0	7.5	0.42	0.84
	HI	0.31	0.53	0.44	0.04	8.9	-0.34	1.05
	BPR/(kg · hm ⁻² · d ⁻¹)	63.9	98.1	77.6	5.8	7.5	0.38	0.71
	GPR/(kg · hm ⁻² · d ⁻¹)	101.0	162.9	133.5	12.1	9.1	-0.45	0.40
GY/ (t · hm ⁻²)	4.90	8.25	6.98	0.63	9.0	-0.81	0.85	

所考察性状均表现连续的变异, 大致都接近正态分布 (图略), 均存在双向超亲分离。在 S12 群体中, SSM、GY、GPR 等性状都有超高亲株系出现; S16 群体除了 RSS、SSM 和 DM 三个性状之外, 其他性状都有数量不等的超高亲株系出现。

2.2 高产株系主要农艺性状表现

将 S12、S16 群体中 GY 列前 10 位的高产株系的主要农艺性状列于表 2。

S12 群体高产株系的平均 GY 为 6.7 t/hm², 比 CY12 高 6.4%。从产量结构看, 高产株系的平均 GSM 与 CY12 相当, 而 TKW 得以显著提高 (10.0%)。进一步剖分可以看出, 高产株系 GSM 的稳定主要依赖于 SSM 的大幅度增加, 而 GPS 却

低于 CY12。高产株系的高产路径有两类: 株系 123、114 的 GSM 显著低于 CY12, 主要靠高粒质量实现高产, 而株系 46、68、43 等的 GSM 显著高于 CY12 或与之相当。高产株系之间的 TPP、RSS、BY、GSM 等均存在较大差异, 但较高的 SSM 和 GPR 则是高产的共同基础。S16 群体高产株系的平均 GY 达 7.9 t/hm², 比 CN16 增产 18.1%, 其增产源于 GSM 和 TKW 的共同提高, 而 GSM 的增长又来自 GPS 的显著增加。高产株系的平均 GY 也比高亲值 CM42 也提高了 8.1%, 其增产缘于 GSM 的显著增加。显然, S16 群体中高产株系同时吸收了 CM42 和 CN16 的优势性状。

表2 群体中籽粒产量列前10位的高产株系的主要农艺性状表现 (数据为多环境平均值)

Table 2 Agronomic traits of the top ten lines in grain yield (data were means across multi-environments)

Pop.	Lines	TPP	RSS	SSM	GPS	GSM	TKW	GWS	PH	DM	BY	HI	BPR	GPR	GY
		no.	%	no.	no.	no.	g	g	cm	d	(t·hm ⁻²)	-	(kg·hm ⁻² ·d ⁻¹)	(kg·hm ⁻² ·d ⁻¹)	(t·hm ⁻²)
S12	46	1.9	78.1	434	37.6	16 336	46.0	1.73	125	193	16.3	0.42	87.0	145.2	7.11
	68	3.8	64.2	546	31.6	17 254	40.6	1.28	109	188	13.8	0.48	75.0	153.7	6.93
	123	2.1	81.0	433	36.4	15 743	44.2	1.61	144	189	15.8	0.42	85.6	154.9	6.92
	114	2.7	70.7	466	34.1	15 918	42.7	1.46	130	194	13.9	0.46	73.3	147.2	6.65
	43	2.5	82.4	525	34.9	18 301	37.2	1.30	133	197	15.4	0.41	80.2	140.8	6.65
	86	2.4	79.1	496	37.2	18 415	37.1	1.38	126	188	14.8	0.42	80.5	143.8	6.63
	38	2.6	76.3	441	39.5	17 435	39.6	1.57	104	187	12.3	0.52	67.3	148.5	6.62
	25	2.6	81.7	540	41.1	22 196	31.1	1.28	117	186	14.0	0.45	77.0	134.8	6.54
	70	2.8	78.7	489	33.6	16 393	40.9	1.37	127	192	14.1	0.44	75.4	134.1	6.52
	49	1.9	79.9	425	42.8	18 205	37.7	1.61	128	193	14.0	0.45	74.9	134.7	6.51
	mean	2.5	77.2	480	36.9	17 620	39.7	1.46	124	191	14.4	0.45	77.6	143.8	6.7
	C. V. /%	21.5	7.3	9.7	9.5	10.7	10.7	11.0	9.4	1.9	8.1	7.4	7.6	5.3	3.1
	Syn-780	4.4	55.1	454	22.0	10 017	50.1	1.10	154	203	14.3	0.31	72.3	108.6	4.6
	CY12	1.4	85.7	323	54.8	17 689	36.1	1.98	96	186	12.6	0.48	69.4	124.0	6.3
S16	6	2.6	76.1	511	42.0	21 444	40.8	1.70	87	176	13.8	0.50	78.4	150	8.25
	104	2.1	70.3	436	41.3	18 074	47.8	1.96	87	179	15.2	0.45	85.2	152	8.00
	60	2	76.1	422	41.6	15 806	49.7	2.05	97	179	14.7	0.44	82.5	148	7.99
	101	2.6	75.9	498	31.4	15 656	48.3	1.52	86	178	13.2	0.49	74.3	136	7.88
	39	2.2	74.3	433	39.6	17 186	47.2	1.85	82	177	12.6	0.51	71.1	143	7.86
	7	1.8	82.9	427	41.4	17 647	47.6	1.95	88	177	13.2	0.49	74.1	148	7.84
	5	1.8	81.7	416	43.3	18 006	44.0	1.90	93	177	13.9	0.47	78.8	146	7.83
	125	2.3	67.0	449	39.8	17 918	44.9	1.77	94	179	14.4	0.48	80.7	159	7.81
	34	2.4	66.1	445	40.0	17 825	45.7	1.80	92	179	13.7	0.52	76.8	163	7.80
	45	1.8	75.5	413	42.0	17 448	50.3	2.10	90	178	15.3	0.44	86.6	147	7.80
	mean	2.2	74.6	445	40.2	17 701	46.6	1.86	89.6	178	14.0	0.48	78.9	149.2	7.91
	C. V. /%	15.3	7.4	7.5	8.2	8.9	6.1	9.2	5.0	0.6	6.4	5.9	6.3	5.1	1.8
	CM42	1.8	69.5	405	39.1	15 824	49.0	1.91	89.6	179	14.0	0.47	78.2	148.9	7.32
	CN16	2.2	77.8	489	34.5	16 847	43.4	1.50	82.1	180	13.6	0.44	75.8	132.0	6.70

2.3 S16 群体产量相关性状 QTL 分析

选用分布于普通小麦 21 条染色体上的 1 573 对 SSR 引物, 对亲本 CM42 和 CN16 进行多态性检测。利用 Mapmarker/Exp 3.0 和 MAPCHART 2.2 软件绘制小麦遗传连锁图, 将 179 个 SSR 标记分别定位到 21 条染色体上 (图略), 总长度 2 251.1 cm, 标记间的平均距离为 12.5 cm。

方差分析表明, 除 BY 的环境效应以外, 所有性状的基因型、环境和基因型与环境互作效应均达到极显著差异。因此, QTL 检测按性状分环境进行。在四个环境中 (G06、G07、G08、J08) 共检测到 LOD > 3.0 的产量相关性状 QTL 55 个 (表 3)。其中, GY 7 个, 位于 4D、1A、1B、3D 染色体上, 贡献率 7.5% ~ 27.3%。

3 讨论

3.1 突破产量的路径

在讨论产量构成因素及其相互作用时, 习惯于分析单位面积穗数、每穗粒数和粒质量三者间的相互关系。事实上, 前两个因素之间的互补性很强, 往往存在显著的负相关关系。因此, 现在国际上更多地将二者的乘积 (粒数/m², GSM) 作为一个产量构成因素加以考虑, 并认为 GSM 和粒质量在阶段发育上重叠少, 同时提高 GSM 和粒质量的可能性较大^[12]。本研究结果, S12 群体中高产株系的平均 GSM 与亲本 CY12 相当, 但千粒质量高 10.0%, S16 群体中高产株系的平均 GSM 和 TKW 分别比 CN16 提高。相关分析表明 (数据略), GY

表 3 S16 群体籽粒产量相关性状的 QTL (G06、G07、G08、J08; LOD > 3.0)

Table 3 The QTLs for grain yield-related traits in S16 population (environments: G06, G07, G08, J08; LOD score > 3.0)

Trait	Env.	QTLs	Marker interval	Site ^a	LOD	a ^b	R ² /%	
GY	G06	QGy. scu - 1B. g06	BARC108 - Xgwm 154 - 1B	0.0	3.3	1125	9.3	
		QGy. scu - 1A. g07	BARC372 - cfd 19 - 1A	0.0	4.4	614	10.8	
	G08	QGy. scu - 4D. g07	BARC1183 - BARC48 - 4D	0.0	3.0	529	7.5	
		QGy. scu - 6D. g07	BARC21 - cfd 60 - 6D	8.0	5.1	-526	15.8	
		QGy. scu - 3B. g08	BARC1111 - BARC139 - 3B	0.0	3.5	-270	9.7	
		QGy. scu - 4D1. g08	caf2149 - BARC1183 - 4D	6.0	6.0	353	18.0	
GSM	G06	QGsm. scu - 1B. g06	cwem6 - BARC108 - 1B	8.0	3.2	696	17.8	
		QGsm. scu - 6B. g08	BARC24 - Xgwm626 - 6B	0.0	3.2	-1260	8.2	
	G08	QGsm. scu - 7D. g08	Xgdm86 - BARC184 - 7D	8.0	4.6	453	12.0	
		QGsm. scu - 7A. j08	BARC121 - BARC292 - 7A	0.0	3.2	1306	8.1	
	J08	QGsm. scu - 4D. j08	BARC1183 - BARC48 - 4D	0.0	3.1	1746	7.8	
		QGsm. scu - 4D. j08	BARC1183 - BARC48 - 4D	0.0	3.1	1746	7.8	
TKW	G06	QTkw. scu - 5B. g06	Xgwm540 - Xgwm213 - 5B	2.0	9.1	3.3	28.1	
		QTkw. scu - 7A. g07	BARC174 - BARC22 - 7A	10.0	5.2	-3.1	17.2	
	G08	QTkw. scu - 7A. g08	BARC174 - BARC22 - 7A	8.0	3.5	-1.7	11.0	
		QTkw. scu - 1B. g08	cwem6 - BARC108 - 1B	0.0	4.2	-3.8	10.1	
		QTkw. scu - 5B. g08	BARC4 - Xgwm317 - 5B	16.0	7.4	3.0	30.0	
		QTkw. scu - 5B. g08	BARC4 - Xgwm317 - 5B	16.0	7.4	3.0	30.0	
	J08	QTkw. scu - 7A1. j08	BARC174 - BARC22 - 7A	8.0	5.9	-2.4	20.3	
		QTkw. scu - 7A2. j08	BARC22 - Xgwm60 - 7A	4.0	5.0	-2.9	19.2	
		QTkw. scu - 5B1. j08	BARC4 - Xgwm317 - 5B	18.0	5.6	2.1	21.4	
		QTkw. scu - 5B2. j08	Xgwm317 - Xgwm540 - 5B	6.0	4.7	2.4	14.8	
	SSM	G06	QSsm. scu - 2D. g06	Xgwm314 - cfd223 - 2D	4.0	3.6	19	12.4
			QSsm. scu - 4B. g07	BARC1096 - BARC1144 - 4B	0.0	4.8	35	13.4
G08		QSsm. scu - 4B. g08	Xgwm149 - BARC1096 - 4B	6.0	6.9	26	18.9	
		QSsm. scu - 5B. g08	Xgwm540 - Xgwm213 - 5B	8.0	10.0	-29	26.0	
		QSsm. scu - 2D. g08	BARC373 - BARC1156 - 2D	2.0	3.8	-21	8.4	
		QSsm. scu - 7D1. g08	cf14 - BARC172 - 7D	10.0	3.3	-27	9.0	
J08		QSsm. scu - 7D2. g08	Xwmc488 - Xgdm86 - 7D	0.0	5.1	-23	10.7	
		QSsm. scu - 5B. j08	Xgwm540 - Xgwm213 - 5B	10.0	6.3	-24	17.2	
GPS	G06	QGps. scu - 1A. g06	BARC372 - cfd19 - 1A	18.0	3.3	1.6	14.7	
		QGps. scu - 5B. g06	Xgwm540 - Xgwm213 - 5B	12.0	4.9	1.1	14.0	
		QGps. scu - 7D. g06	cf14 - BARC172 - 7D	8.0	3.2	2.5	10.3	
	G07	QGps. scu - 1B1. g07	BARC241 - BARC240 - 1B	4.0	4.0	4.4	11.1	
		QGps. scu - 1B2. g07	BARC240 - cfd59 - 1B	4.1	3.8	4.0	10.9	
		QGps. scu - 7D. g07	cf14 - BARC172 - 7D	12.0	6.1	3.1	17.1	
	G08	QGps. scu - 1B1. g08	cf14 - BARC172 - 7D	12.0	6.1	3.1	17.1	
		QGps. scu - 1B2. g08	cf14 - BARC172 - 7D	12.0	6.1	3.1	17.1	
		QGps. scu - 1B2. g08	cf14 - BARC172 - 7D	12.0	6.1	3.1	17.1	
	J08	QGps. scu - 1B1. g08	cf14 - BARC172 - 7D	12.0	6.1	3.1	17.1	
		QGps. scu - 1B2. g08	cf14 - BARC172 - 7D	12.0	6.1	3.1	17.1	
		QGps. scu - 3A. j08	BARC12 - Xwmc532 - 3A	18.0	3.0	2.2	8.6	
QGps. scu - 4A. j08		Xwmc468 - BARC170 - 4A	16.0	4.6	1.7	12.7		
GWS	G06	QGws. scu - 2D. j08	Xgwm261 - Xwmc25 - 2D	0.0	3.3	2.8	8.1	
		QGws. scu - 5B. g06	Xgwm540 - Xgwm213 - 5B	8.0	10.4	0.19	32.8	
		QGws. scu - 1A. g07	BARC372 - cfd19 - 1A	0.0	4.0	0.11	10.3	
	G08	QGws. scu - 5B. g07	Xgwm213 - Xgwm499 - 5B	0.0	3.1	0.11	8.1	
		QGws. scu - 7D. g07	Xwmc488 - Xgdm86 - 7D	0.0	3.3	0.12	8.6	
		QGws. scu - 5B1. g08	Xgwm317 - Xgwm540 - 5B	12.0	7.9	0.14	21.9	
BPR	G08	QGws. scu - 5B2. g08	Xgwm540 - Xgwm213 - 5B	8.0	8.7	0.15	22.8	
		QGws. scu - 5B. j08	Xgwm540 - Xgwm213 - 5B	12.0	3.7	0.09	10.5	
		QBpr. scu - 4A. g08	Xwmc468 - BARC170 - 4A	15.9	3.1	-1.98	8.7	
	J08	QBpr. scu - 4D. g08	caf2149 - BARC1183 - 4D	19.4	3.0	3.07	10.1	
		QBpr. scu - 3A. j08	BARC12 - Xwmc532 - 3A	4.0	4.0	5.14	14.6	
		QBpr. scu - 3A. j08	BARC12 - Xwmc532 - 3A	4.0	4.0	5.14	14.6	
GPR	G08	QGpr. scu - 3B1. g08	BARC1111 - BARC139 - 3B	0.0	5.0	-7.31	15.5	
		QGpr. scu - 3B2. g08	BARC139 - BARC1140 - 3B	4.0	4.6	-5.50	14.9	
		QGpr. scu - 4D1. g08	caf2149 - BARC1183 - 4D	4.0	4.9	8.06	15.4	
		QGpr. scu - 4D2. g08	BARC1183 - BARC48 - 4D	4.0	4.7	10.53	15.7	
	J08	QGpr. scu - 3B. j08	Xwmc78 - BARC1111 - 3B	16.0	4.7	-0.20	19.3	

a: "Site" means the distance of LOD peak value for QTL after the first marker in "marker interval"; b: Additive effects were estimated as the mean (in trait unit) difference between the two RIL genotypic groups carrying the CM42 and CN16 alleles. A positive value implies the CM42 allele increased phenotypic value whereas a negative value implies the CM42 allele decreased phenotypic value.

一致性地与 SSM、GSM、GWS、HI、GPR、BPR 等性状呈显著正相关, 而与 DH、DM 呈显著负相关关系, 这与 Del Blanco 等人的研究结果吻合^[13]。显然, 增加单位面积的穗数和穗粒数, 维持较高的生物重、提高收获指数, 在适宜范围内适当缩短生育期, 提高籽粒生产率和生物生产率, 将是促进增产的重要方向和途径。利用 Syn-CD780 的高分蘖力、高穗数和高千粒重优势, 或 SHW 衍生品种 CM42 的高穗粒数、高千粒重和高籽粒生产率优势改良提高四川小麦的潜力较大。

3.2 产量相关性状 QTL

GY 是一个极其复杂的数量性状, 甚至在 GY 与产量构成因素之间检测不到显著的相关^[17]。已有的研究结果显示, 产量 QTL 几乎出现在所有的染色体上, 相对集中的是 5A、1A、3A、2B、2D、7D 等染色体^[14-25]。本研究检测到 7 个主效产量 QTL, 其中有 3 个出现在 4D 染色体上, 与 BARC1183 标记紧密连锁, 加性效应均来自 SHWs 衍生品种 CM42。Huang 等^[17]从德国冬小麦 Prinz × 人工合成小麦系 W-7984 群体中也检测到 2 个分布在 4D 染色体上的产量 QTL。值得关注的是, 在 4D 染色体上产量 QTL 附近存在一个 QTL 富集区域, 包括 1 个 QGsm. scu、2 个 QGpr. scu、1 个 QBy. scu、1 个 QBpr. scu、2 个 QTpp. scu, 可能正是其协同作用促进了产量的提高, 因为这 5 个性状与籽粒产量均呈显著的正相关 (数据略)。

SHW 的利用潜力在很大程度上反应在高千粒质量方面^[1, 5, 13], S16 群体中的高产株系大部分具有高千粒质量特点 (表 2)。本文共检出 LOD > 3.0 的千粒质量 QTL 9 个, 集中在 5B、7A 染色体 (表 3)。特别是 5B 染色体上分布在 Xgwm213 ~ BARC4 区域的 4 个千粒质量 QTL, 可解释表型变异的 14.8% ~ 30.0%, 来自 CM42。Huang 等^[17]发现了 2 个千粒质量 QTL, 其中一个也在 5B 染色体上并与 Xgwm213 连锁, 另一个在 7A 染色体上并靠近 Xgwm573。两项研究均在同一染色体的相近区域检测到了千粒质量 QTL, 而所用的群体均源自人工合成小麦材料或其衍生品种。可能在同一染色体区域出现的 QTL 与共同的人工合成小麦有关。CM42 是一个高千粒质量、大穗品种, 在所检测到的 11 个穗粒数 (GPS) 和 7 个单穗质量 (GWS) QTLs 均来自 CM42, 贡献率较大, 都具有增效作用 (表 3)。

籽粒生产率与籽粒产量之间存在高度的线性关系 (图 1)^[13]。本研究中检测到籽粒生产率 QTL 5

个, 其中有 2 个分布在 4D 染色体上, 跟 3 个籽粒产量 QTL 一起与 BARC1183 标记连锁; 反映了 GPR 与 GY 的密切关系。

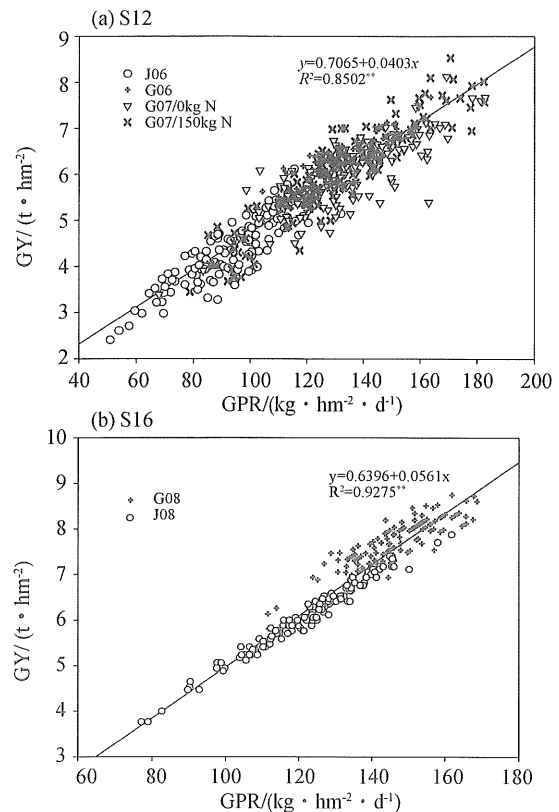


图 1 群体籽粒生产率 (GPR) 与籽粒产量 (GY) 之间的关系

Fig. 1 Relationship between grain production rate (GPR) and grain yield (GY)

参考文献:

- [1] van GINKLE M, FRANCIS O. Novel genetic diversity from synthetic wheats in breeding cultivars for changing production conditions [J]. *Field Crops Research*, 2007, 104: 86-94.
- [2] DRECCER F M, BORGOGNONE G M, OGBONNAYA F C, et al. CIMMYT-selected derived synthetic bread wheats for rainfed environments: yield evaluation in Mexico and Australia [J]. *Field Crops Research*, 2007, 100: 218-228.
- [3] 张义荣, 倪中福, 梁荣奇, 等. 从 CIMMYT 引进的人工合成六倍体小麦高分子量谷蛋白亚基组成分析 [J]. *中国农业大学学报*, 2001, 6(3): 38-43.
- [4] 陈国跃, 李立会. 人工合成六倍体小麦的高分子量谷蛋白亚基组成分析 [J]. *麦类作物学报*, 2005, 1: 94-97.

- [5] 汤永禄,朱华忠,李朝苏,等. 利用人工合成六倍体小麦育成的新品种川麦 42 的生态适应性及产量潜力研究[J]. 西南农业学报,2007,20(2): 275-280.
- [6] 汤永禄,杨武云,黄钢,等. 四川盆地两个不同穗型小麦品种的产量潜力研究[J]. 西南农业学报,2006,19(2): 339-341.
- [7] RÖDER M S, KORZUN V, WENDEHAKE K, et al. A microsatellite map of wheat [J]. *Genetics*, 1998, 149: 2007-2023.
- [8] PESTSOVA E, GANAL M W, RÖDER M S. Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat [J]. *Genome*, 2000, 43: 689-697.
- [9] 邢光南,赵团结,盖钧镒. 关于 Mapmaker/Exp 遗传作图中标记分群和排序操作技术的讨论[J]. 作物学报, 2008, 34: 217-223.
- [10] WANG S, BASTEN C J, ZENG Z B. Windows QTL cartographer 2.5 [EB/OL]. Raleigh, NC: Department of Statistics, North Carolina State University, 2007. <http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>
- [11] ZENG Z B. Precision mapping of quantitative trait loci [J]. *Genetics*, 1994, 136: 1457-1468.
- [12] SLAFER G A, CALDERINI D F, MIRALLES D J. Yield components and compensation in wheat: Opportunities for further increasing yield potential [M]// REYNOLDS M P, RAJARAM S, MCNAB A, eds. Increasing Yield Potential in Wheat: Breaking the Barriers. Mexico, D F: CIMMYT, 1996:101-133.
- [13] DEL BLANCO I A, RAJARAM S, KRONSTAD W E. Agronomic potential of synthetic hexaploid wheat-derived populations [J]. *Crop Science*, 2001, 41: 670-676.
- [14] SHAH M M, GILL K S, BAENZIGER P S, et al. Molecular mapping of loci for agronomic traits on chromosome 3A of bread wheat [J]. *Crop Science*, 1999, 39: 1728-1732.
- [15] ARAKIE E, MIURA H, SAWADA S. Identification of genetic loci affecting amylase content and agronomic traits on chromosome 4A of wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, 98: 977-984.
- [16] KATO K, MIURA H, SAWADA S. Mapping QTL s controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 100: 1114-1121.
- [17] HUANG X Q, COSTER H, GANAL M W, et al. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106: 1379-1389.
- [18] GROOS C, ROBERT N, BERVAS E, et al. Genetic analysis of grain protein-content, grain yield and thousand-kernel weight in bread wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106: 1032-1040.
- [19] CAMPBELL B T, BAENZIGER P S, GILL K S, et al. Identification of QTLs and environmental interactions associated with agronomic traits on chromosome 3A of wheat [J]. *Crop Science*, 2003, 43: 1493-1505.
- [20] HUANG X Q, KEMPF H, GANAL M W, et al. Advanced backcross QTL analysis in progenies derived from a cross between a German elite winter wheat variety and a synthetic wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109: 933-943.
- [21] MCCARTNEY C A, SOMERS D J, HUMPHREYS D G, et al. Mapping quantitative trait loci controlling agronomic traits in the spring wheat cross RI4452 x 'AC Domain' [J]. *Genome*, 2005, 48: 870-883.
- [22] HUANG X Q, CLOUTIER S, LYCAR L, et al. Molecular detection of QTLs for agronomic and quality traits in a doubled haploid population derived from two Canadian wheats (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113: 753-766.
- [23] KIRIGWI F M, VAN GINKEL M, BROWN-GUEDIRA G, et al. Markers associated with a QTL for grain yield in wheat under drought [J]. *Molecular breeding*, 2007, 20: 401-413.
- [24] LI S S, JIA J Z, WEI X Y, et al. A intervarietal genetic map and QTL analysis for yield traits in wheat [J]. *Molecular breeding*, 2007, 20: 167-178.
- [25] MACCAFERRI M, SANGUINETI M C, CORNETI S, et al. Quantitative trait loci for grain yield and adaptation of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) across a wide range of water availability [J]. *Genetics*, 2008, 178: 489-511.