

王君婵, 吴旭江, 胡文静, 等. 扬麦系列品种(系)重要性状功能基因的 KASP 检测[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(6): 1271-1283.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2019.06.002

扬麦系列品种(系)重要性状功能基因的 KASP 检测

王君婵, 吴旭江, 胡文静, 张 晓, 张 勇, 高德荣, 别同德, 张伯桥

(江苏里下河地区农业科学研究所/农业部长江中下游小麦生物学与遗传育种重点实验室, 江苏 扬州 225007)

摘要: 为了解扬麦系列品种(系)重要性状功能基因组成, 利用高通量 KASP 标记技术对 30 份扬麦系列品种(系)的株高、光周期、抗病虫、抗穗发芽、抗旱、籽粒及品质性状等相关功能基因进行检测。结果表明: 76.7% 的供试品种(系)含有矮秆基因 *Rht-B1b*; 所有品种(系)携带光周期不敏感基因 *Ppd-A1a* 和 *Ppd-D1a*, 均聚合多个高千粒质量基因 *TaSus1-7A*、*TaSus2-2A*、*TaGS-D1* 和 *TaGW2-6B* 等; 扬麦系列品种(系)主要含有 *TaPHS1*、*Vp-B1* 和 *TaSdr-B1* 3 个抗穗发芽基因, 频率分别为 73.3%、90.0% 和 73.3%; 抗旱基因 *CWI-4A*、*CWI-5D*、*TaMoc-A1*、*TaSST-A2*、*TaSST-D1*、*Dreb-B1* 和 *1-feh-w3* 的频率分别为 66.7%、100.0%、13.3%、100.0%、93.3%、20.0% 和 90.0%; 抗赤霉病基因 *Fhb1* 在扬麦系列品种(系)中的比例不高, 仅为 16.7%; 70% 扬麦系列品种(系)含有抗叶锈病基因 *Lr14a*; 抗禾谷孢囊线虫病基因 *Cre8*、抗眼斑病基因 *Pch1*、抗秆锈病基因(*Sr2* 和 *Sr36*)、抗叶锈病基因(*Lr21*、*Lr34*、*Lr47* 和 *Lr67*)、抗褐斑病基因 *Tsn1* 在供试材料中均未发现, 扬麦系列品种(系)多为弱筋小麦, 50% 的扬麦系列品种(系) *Glu-A1* 位点为 1, 86.7% 的 *Glu-D1* 位点为 2+12, 除扬麦 3 号外, 供试品种 *Glu-B3* 位点都为 c。本研究明确了扬麦系列品种(系)部分重要性状功能基因的组成, 为扬麦系列品种(系)在生产和育种上应用提供了理论依据。

关键词: 小麦; 基因; KASP 检测

中图分类号: S512.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2019)06-1271-13

Kompetitive allele specific PCR(KASP) assays for functional genes of important trait in Yangmai series wheat cultivars(lines)

WANG Jun-chan, WU Xu-jiang, HU Wen-jing, ZHANG Xiao, ZHANG Yong, GAO De-rong, BIE Tong-de, ZHANG Bo-qiao

(Institute of Agricultural Sciences of the Lixiahe District in Jiangsu Province/Key Laboratory of Wheat Biology and Genetic Breeding in the Middle and Lower Yangtze River, Ministry of Agriculture, Yangzhou 225007, China)

Abstract: In order to understand the composition of functional genes of the important traits in 30 Yangmai series wheat cultivars (lines), high-throughput kompetitive allele specific PCR(KASP) assay was used to detect some traits-associated genes related to plant height, photoperiodism, disease and pest resistance, pre-harvest sprouting resistance, drought

resistance, kernel and quality traits. The results showed that 76.7% of the tested cultivars(lines) contained *Rht-B1b*. Photoperiod insensitivity genes *Ppd-A1a* and *Ppd-D1a* were detected in all the tested cultivars(lines). Grain weight related genes *TaSus1-7A*, *TaSus2-2A*, *TaGS-D1* and *TaGW2-6B* were accumulated into Yangmai series wheat cultivars (lines). There were three pre-harvest sprouting resistance genes *TaPHS1*, *Vp-B1* and *TaSdr-B1* in Yangmai series wheat cultivars (lines), and the fre-

收稿日期: 2019-08-15

基金项目: 扬州市科技计划项目(YZ2018041); 国家重点研发计划项目(2017YFD0100801); 江苏省自然科学基金项目(BK20171279); 国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-3-2-11)

作者简介: 王君婵(1987-), 女, 江苏南通人, 硕士研究生, 助理研究员, 主要从事小麦遗传育种及育种信息化研究。(E-mail) britena@163.com

通讯作者: 张伯桥, (E-mail) zqb@wheat.org.cn

quencies were 73.3%, 90.0% and 73.3%, respectively. The frequencies of drought resistance genes *CWI-4A*, *CWI-5D*, *TaMoc-A1*, *TaSST-A2*, *TaSST-D1*, *Dreb-B1* and *1-feh-w3* were 66.7%, 100.0%, 13.3%, 100.0%, 93.3%, 20.0% and 90.0%, respectively. The fusarium head blight resistance gene *Fhb1* could be detected only in five cultivars. On disease resistance, 70% cultivars (lines) contained leaf rust resistance gene *Lr14a*. The cereal cyst nematode resistance gene *Cre8*, the eyespot resistance gene *Pch1*, the stem rust resistance gene *Sr2* and *Sr36*, the leaf rust resistance gene *Lr21*, *Lr34*, *Lr47* and *Lr67*, the tan spot resistance gene *Tsn1* cannot be detected in all the tested materials. Most Yangmai cultivars (lines) were soft wheat, which was due to the *Pinb-D1a* genotype of 50% tested materials at *Glu-A1* locus, 2+12 at *Glu-D1* of 86.7% tested materials and c at *Glu-B3* locus of all tested materials except Yangmai3. In this study, the important functional genetic constitution of Yangmai series wheat cultivars (lines) was confirmed. The results can provide theoretical basis for production and breeding of Yangmai series wheat cultivars.

Key words: wheat (*Triticum aestivum* L.); gene; kompetitive allele specific PCR (KASP) assays

小麦是世界上种植面积最大、分布最广的粮食作物,也是总产量和贸易量最高的粮食作物之一。国家统计局 2018 年数据统计显示,在中国粮食生产中,小麦的种植面积和总产量仅次于玉米和水稻。江苏省所在的长江中下游冬麦区是中国小麦主产区之一,高产稳产、抗赤霉病和优质是近年来小麦种植、生产及加工的主要目标与需求。扬麦系列品种作为本麦区第 4、5、6 次大面积品种更换的主体品种^[1],其遗传改良研究对长江中下游小麦育种和生产具有重要意义^[2]。

关于扬麦系列品种的栽培技术和品种特征特性已有广泛报道^[3-8],但对于这些品种中含有的重要性状功能基因却知之甚少。小麦育种仍主要依靠田间表型及育种家经验,日渐显露出效率低、周期长、预期性差等缺点^[9]。随着第三代测序技术的成熟和小麦参考基因组的完成^[10],越来越多的单核苷酸多态性分子标记 (SNP) 被开发出来,并成功应用于小麦遗传图谱的构建及基因定位等研究^[11-12]。其中,竞争性等位基因特异性 PCR 技术 (Kompetitive allele specific PCR, KASP) 是由英国 LGC 公司开发的新一代 SNP 检测技术,可在大多数作物的基因组 DNA 样品中对 SNP 进行精准的双等位基因判断^[13]。相较于其他分子标记,KASP 技术具有准确性高、位点适应性强、成本低、适合大样本检测等优势,在遗传多样性分析中具有很高的应用价值^[14]。

目前,国内外已开发出株高、光周期、春化、抗穗发芽、抗病虫害和品质等相关基因等位变异的 KASP 功能标记。研究发现矮秆基因 *Rht-B1* 和 *Rht-D1*,控制株高且与适应性相关^[15]; *Rht-B1* 有 4 个等位基因, *Rht-B1a* 为野生型,表现高秆,其余 3 个等

位基因为半矮秆类型,降秆效果 $Rht-B1b > Rht-B1a + 160 \geq Rht-B1a + 197$; *Rht-D1* 有 2 个等位基因, *Rht-D1a* 为高秆, *Rht-D1b* 为半矮秆。

光周期基因 *Ppd-A1*、*Ppd-B1* 和 *Ppd-D1* 变异丰富^[16-17],所有 a 等位基因如 *Ppd-A1a* 为不敏感型,抽穗开花较早,适应性更广;所有 b 等位基因如 *Ppd-A1b* 为敏感型,抽穗开花相对延迟; *Ppd-A1* 位点有 4 个等位基因,开花早晚顺序为 *Ppd-A1a* > *Ppd-A1a* GS-100 type > *Ppd-A1a* GS105-type > *Ppd-A1b*; *Ppd-B1* 位点同样有 4 个等位基因,开花早晚顺序为 *Ppd-B1a* Sonora-type > CS-type non-truncated copy > CS-type truncated copy > *Ppd-B1b*; *Ppd-D1* 位点有 2 个等位基因, *Ppd-D1a* 光周期不敏感,早开花, *Ppd-D1b* 光周期敏感,晚开花。春化基因有 4 种: *Vrn-A1*、*Vrn-B1*、*Vrn-D1* 和 *Vrn-B3*,基因变异复杂^[18],冬性小麦都是隐性基因,开花需低温过程,否则不能开花或延迟开花;春性小麦为显性,不需低温,可早开花。早熟基因共有 3 个^[19-22]: *TaE1f3-B1*、*TaE1f3-D1*、*TaMOT1-D1*,如果 3 个早熟基因同时存在,可提前开花 3~5 d。

籽粒大小、千粒质量相关基因包含 12 个基因^[23-26]: *TaCwi-A1*、*TaCKX-D1*、*TaGASR7-A1*、*TaSus1-7A*、*TaSus1-7B*、*TaSus2-2A*、*TaSus2-2B*、*TaGS-D1*、*TaGS5-A1*、*TaGW2-6A*、*TaGW2-6B* 和 *TaTGW6-4A*,所有基因的效应都较小,聚合多个有利基因位点能增加粒质量和籽粒大小。

抗穗发芽共有 4 个微效基因^[27-28],分别是 *TaPHS1*、*TaMFT-A1*、*Vp-B1* 和 *TaSdr-B1*,聚合这些基因对抗穗发芽具有重要意义。与抗旱相关的基因有 7 个^[29]: *CWI-4A*、*CWI-5D*、*TaMoc-A1*、*TaSST-A2*、*TaSST-D1*、*Dreb-B1* 和 *1-feh-w3*,同时聚合这些基因能显著提高小麦品种的抗旱性。

抗病虫基因包括抗赤霉病基因 *Fhb1*^[30-31]、抗禾谷孢囊线虫病基因 *Cre8*、抗根腐线虫病基因 *Rlnn1*^[32]、抗眼斑病基因 *Pch1*^[33]、抗秆锈病基因 (*Sr2* 和 *Sr36*)^[34]、抗叶锈病基因 (*Lr9*、*Lr14a*、*Lr21*、*Lr34*、*Lr47* 和 *Lr67*)^[35-39]、抗土传小麦黄花叶病基因 *Sbm1*^[40] 和抗褐斑病基因 *Tsn1*^[41]。

高分子量谷蛋白亚基 HMW-GS 和低分子量谷蛋白亚基 LMW-GS 分别决定面团的弹性和延展性^[42-46]; *Glu-A1* 位点中 1 和 2 * 是优质亚基, 影响面筋强度和面包品质; *Glu-A3* 含有 3 种有利等位基因 *Glu-A3b*、*Glu-A3c* 和 *Glu-A3d*, 含有该等位基因面筋质量优; *Pina-D1* 和 *Pinb-D1* 是影响籽粒硬度的主要基因^[47], 可以精细调控籽粒硬度大小; *WBM* 是与面包品质相关的新基因^[48], 对面筋强度和面包体积有重要作用, 在中国材料中频率极低; *Ppo-A1* 和 *Ppo-D1* 2 个多酚氧化酶基因^[49], 多酚氧化酶活性对面条颜色有负面影响, 育种家可选择低多酚氧化酶 (Polyphenol oxidase, *PPO*) 活性的材料; *TaPod-A1* 过氧化物酶 (*POD*) 基因^[50], 与面粉颜色相关, 育种家可以选择低 *POD* 活性的材料; *Zds-A1*、*Zds-D1*、*Psy-A1*、*Psy-B1*、*e-Lyc-3A*、*TaPds-B1* 和 *TaLyc-B1* 等 7 个籽粒黄色素基因^[51], 对面条品质或面粉颜色有影响, 育种家可以选择黄色素含量低的材料; *Tamby-A1*、*Tamby-B1* 和 *Tamby-D1* 为控制籽粒颜色的主要基因, 且与抗穗发芽相关, 红粒抗穗发芽能力一般强于白粒; 糯质基因 *Wx-B1* 有 2 种等位基因^[52-53], *Wx-B1a* 为非糯质, *Wx-B1b* 为糯质, 该位点的缺失可降低直链淀粉含量和提升糊化特性, 更有利于制作优质面条。

扬麦系列品种适应性广、抗病抗逆性好、品质优良, 在长江中下游小麦生产中占据突出位置, 但关于扬麦系列品种重要性状功能基因组成尚未有详尽报道。本研究利用已公布的小麦重要功能基因 KASP 标记对扬麦系列品种及新育成优异品系进行分子标记检测, 旨在明确扬麦系列品种重要性状功能基因分布, 为解析扬麦系列品种适应性、综合抗性和品质等方面的分子背景, 推动长江中下游小麦分子育种发展提供重要参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验材料为扬麦 1 号~6 号、扬麦 158、扬麦 9

号~扬麦 25、扬麦 30 及扬辐麦 4 号共 26 个品种、1 个糯小麦品种扬糯麦 1 号和 3 份优异品系, 所有材料均由江苏里下河地区农业科学研究所小麦室保存并提供。

1.2 KASP 标记检测

每份供试材料取 30 粒种子, 室温下发芽, 取嫩叶放入液氮中速冻, 采用 SDS 法提取基因组 DNA, KASP 标记检测方法参考 Rasheed 等^[50] 所用方法。

2 结果与分析

2.1 适应性相关基因的 KASP 检测

矮秆基因检测结果 (表 1) 表明, *Rht-B1b* 是扬麦系列品种的主要矮秆基因, 贯穿于扬麦 6 号以后的一系列品种 (系), 未检测到矮秆基因 *Rht-D1b*。无论是早期的还是新育成的扬麦品种 (系), 均是含有光周期不敏感早开花基因 *Ppd-A1a* 和 *Ppd-D1a*, 在 *Ppd-B1* 基因座上有少数几个品种表现为 *Ppd-B1b* 突变型, 如扬麦 2 号、扬麦 15、扬麦 17 等。春化基因检测结果显示 93.3% 扬麦品种 (系) 携带主效春化基因 *Vrn-D1s*, 远高于 *Vrn-B1* 和 *Vrn-A1* 在品种中的频率, 同时未发现与冬性相关的基因型 (多位点均为隐性), 说明 *Vrn-D1s* 基因广泛利用是扬麦系列品种 (系) 春性的重要分子基础。对 3 个早熟基因 *TaElf3-B1*、*TaElf3-D1* 和 *TaMOT1-D1* 的 KASP 检测结果显示, 扬麦系列品种 (系) 中没有同时存在 3 个早熟基因的品种, 但有 66.7% 的扬麦系列品种 (系) 同时含有 2 个早熟基因, 如早熟品种扬麦 11、和扬麦 16 等。

2.2 籽粒粒质量相关基因 KASP 检测

共检测 12 个千粒质量相关基因, 其中有 11 个基因检测有效, 结果 (表 2) 表明除 *TaCKX-D1a* 在扬麦品种 (系) 中分布较少外, 其余高千粒质量基因在扬麦品种中存在较高比例, 其中扬麦 2 号、扬麦 18、扬麦 21 及扬麦 30 聚合了 10 个高千粒质量基因, 在新育成的扬麦品系中千粒质量基因数量有增加的趋势。

2.3 穗发芽抗性相关基因的分布频率

多数扬麦系列品种 (系) 含有 *TaPHS1*、*Vp-B1* 和 *TaSdr-B1* 3 个抗穗发芽基因, 频率分别为 73.3%、90.0% 和 73.3%, 只有 1 个品种含有 *TaMFT-A1* 抗性基因, 扬麦 2 号聚合 4 个抗穗发芽基因 (表 3)。

表 1 30 份扬麦品种(系)适应性相关基因的 KASP 标记检测

Table 1 Kompetitive allele specific PCR(KASP) assays for gene detection of adaptive trait in 30 Yangmai series wheat cultivars(lines)

品种(系) 名称	<i>Rht-B1</i>	<i>Rht-D1</i>	<i>Ppd-A1</i>	<i>Ppd-B1</i>	<i>Ppd-D1</i>	<i>Vrn-A1</i>	<i>Vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1</i>	<i>Vrn-B3</i>	<i>TaELF3-B1</i>	<i>TaElf3-D1</i>	<i>TaMOT1-D1</i>
扬麦 1 号	<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 3X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Ria
扬麦 2 号	<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 2X</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬麦 3 号	<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 2X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬麦 4 号	<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 2X</i>	<i>Vrn-B1c</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬麦 5 号	<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 3X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬麦 6 号	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 2X</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Cadenza	Rialto	Wild
扬麦 158	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 3X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬麦 9 号	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 3X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬麦 10 号	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 2X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬麦 11	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 3X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬麦 12	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 3X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬麦 13	NA	NA	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 2X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬麦 14	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 2X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Cadenza	Rialto	Wild
扬麦 15	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>Vrn-A1b</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Cadenza	Rialto	Wild
扬麦 16	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 2X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬麦 17	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>Vrn-A1b</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬麦 18	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 2X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬麦 19	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 3X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬麦 20	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 3X</i>	<i>Vrn-B1c</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬麦 21	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 2X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Cadenza	Rialto	Wild
扬麦 22	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 1X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬麦 23	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 2X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Cadenza	Rialto	Wild
扬麦 24	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>Vrn-A1b</i>	<i>Vrn-B1c</i>	<i>Vrn-D1w</i>	<i>Vrn-B3</i>	Cadenza	Spark	Wild
扬麦 25	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>Vrn-A1b</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1w</i>	<i>Vrn-B3</i>	Cadenza	Rialto	Wild
扬麦 30	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 2X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬 12-54	<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 3X</i>	<i>Vrn-B1c</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Cadenza	Rialto	Wild
扬辐麦 2054	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 2X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬辐麦 2149	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 3X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬辐麦 4 号	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>vrn-A1 3X</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Wild	Rialto	Wild
扬糯麦 1 号	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Ppd-A1a</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>Vrn-A1b</i>	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Vrn-D1s</i>	<i>Vrn-B3</i>	Cadenza	Rialto	Wild

Rht-B1a 为高秆型, *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 为矮秆型; *Ppd-A1a*、*Ppd-B1a* 和 *Ppd-D1a* 为光周期不敏感、早开花型, *Ppd-B1b* 为光周期敏感、晚开花型; *vrn-A1*、*2X/3X*、*vrn-B1*、*Vrn-D1s*、*vrn-B3*、Cadenza、Rialto 和 Ria 为冬性、晚开花型, *Vrn-A1b*、*Vrn-B1a/c*、*Vrn-D1*、Wild 和 Spark 为春性、早开花型; NA 为检测无信号。

表 2 30 份扬麦品种(系)籽粒相关基因的 KASP 标记检测

Table 2 KASP assays for gene detection of kernel trait in 30 Yangmai series wheat cultivars(lines)

品种(系) 名称	<i>TaCwi-A1</i>	<i>TaCKX-D1</i>	<i>TaGASR7-A1</i>	<i>TaSus1-7A</i>	<i>TaSus1-7B</i>	<i>TaSus2-2A</i>	<i>TaSus2-2B</i>	<i>TaGS-D1</i>	<i>TaGS5-A1</i>	<i>TaGW2-6A</i>	<i>TaGW2-6B</i>	<i>TaTGW6-4A</i>
扬麦 1 号	<i>TaCwi-A1b</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-C</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-L</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-1</i>	NA
扬麦 2 号	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1a</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-L</i>	<i>Hap-2</i>	<i>TaTGW6-b</i>
扬麦 3 号	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬麦 4 号	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-L</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬麦 5 号	<i>TaCwi-A1b</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬麦 6 号	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-L</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬麦 158	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-2</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-L</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-1</i>	NA
扬麦 9 号	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬麦 10 号	<i>TaCwi-A1b</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-2</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬麦 11	<i>TaCwi-A1b</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-2</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-L</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-1</i>	NA
扬麦 12	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-2</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-L</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-1</i>	NA
扬麦 13	<i>TaCwi-A1b</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-2</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬麦 14	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-2</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-L</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-1</i>	NA
扬麦 15	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-2</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	NA	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1a</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬麦 16	<i>TaCwi-A1b</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-2</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬麦 17	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬麦 18	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1c</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬麦 19	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬麦 20	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-1</i>	NA
扬麦 21	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1c</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬麦 22	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬麦 23	<i>TaCwi-A1b</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬麦 24	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-L</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬麦 25	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-2</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-L</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-1</i>	NA
扬麦 30	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1c</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬 12-54	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬辐麦 2054	<i>TaCwi-A1b</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-2</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-1</i>	NA
扬辐麦 2149	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬辐麦 4 号	<i>TaCwi-A1b</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-H</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1b</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-2</i>	NA
扬糯麦 1 号	<i>TaCwi-A1a</i>	<i>TaCKX-D1b</i>	<i>H1g</i>	<i>Hap-1</i>	<i>Hap-T</i>	<i>Hap-A</i>	<i>Hap-L</i>	<i>TaGS-D1a</i>	<i>A1a</i>	<i>Hap-H</i>	<i>Hap-1</i>	NA

TaCwi-A1a、*TaCKX-D1a*、*H1c*、*Hap-1*、*Hap-2*、*Hap-T*、*Hap-A*、*Hap-H*、*TaGS-D1a*、*A1b*、*Hap-H* 和 *Hap-1*、*Hap-2* 为高千粒质量型。*TaCwi-A1b*、*TaCKX-D1b*、*H1g*、*Hap-C*、*Hap-L*、*A1a* 和 *TaTGW6-b* 为低千粒质量型;NA 为检测无信号。

表3 30份扬麦品种(系)抗穗发芽相关基因的KASP标记检测

Table 3 KASP assays for gene detection of pre-harvest sprouting resistance trait in 30 Yangmai series wheat cultivars (lines)

品种(系) 名称	<i>TaPHS1</i>	<i>TaMFT-A1</i>	<i>Vp-B1</i>	<i>TaSdr-B1</i>
扬麦1号	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1a</i>	<i>TaSdr-B1b</i>
扬麦2号	PHS(+)	Jagger-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦3号	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦4号	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦5号	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦6号	PHS(-)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1b</i>
扬麦158	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦9号	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦10号	PHS(-)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦11	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦12	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦13	NA	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦14	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦15	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1b</i>
扬麦16	PHS(-)	CS-type	<i>Vp-B1a</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦17	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦18	PHS(-)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦19	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦20	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦21	PHS(-)	CS-type	<i>Vp-B1a</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦22	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦23	PHS(-)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦24	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦25	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬麦30	PHS(-)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1a</i>
扬12-54	PHS(+)	NA	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1b</i>
扬辐麦2054	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1b</i>
扬辐麦2149	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1b</i>
扬辐麦4号	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1b</i>
扬糯麦1号	PHS(+)	CS-type	<i>Vp-B1c</i>	<i>TaSdr-B1b</i>

PHS(+), Jagger-type, *Vp-B1b*, *Vp-B1c* 和 *TaSdr-B1a* 为抗穗发芽型; PHS(-), CS-type, *Vp-B1a* 和 *TaSdr-B1b* 为感穗发芽型。NA 为检测无信号。

2.4 抗旱相关基因的分布频率

抗旱相关基因为 *CWI-4A*、*CWI-5D*、*TaMoc-A1*、*TaSST-A2*、*TaSST-D1*、*Dreb-B1* 和 *1-feh-w3*, 其抗旱基因型频率分别为 66.7%、100.0%、13.3%、100.0%、

93.3%、20.0% 和 90.0%。*CWI-4A*、*CWI-5D* 和 *TaMoc-A1* 在干旱胁迫下能维持高的穗粒数, 同时拥有这 3 个基因的品种只有 4 个(表 4), 包括扬麦 18、扬麦 21、扬麦 30、扬辐 4 号, 频率为 13.3%。*COMT-3B* 可增加茎秆木质素含量, 可能与抗倒性相关, 高木质素含量基因型的频率为 96.7%; 且扬麦系列品种都含有有芒基因 *AWN*。

2.5 抗病虫相关基因的分布频率

结果(表 5)显示, 仅扬麦 18、扬麦 21、扬麦 30 等 5 份品种含抗赤霉病基因 *Fhb1*, 占供试材料的 16.7%, 表明 *Fhb1* 不是扬麦 158 等扬麦系列品种(系)赤霉病抗性的主要基因来源。70.0% 的扬麦品种(系)含有抗叶锈病基因 *Lr14a*; 抗根腐线虫病基因 *Rlnn1*、抗叶锈病基因 *Lr9*, 在扬麦系列品种(系)中分布极少; 抗土传花叶病基因 *Sbm1* 只在扬麦 1 号、扬麦 4 号等 5 个品种中被检测到, 其频率为 16.7%; 抗禾谷孢囊线虫病基因 *Cre8*、抗眼斑病基因 *Pch1*、抗秆锈病基因(*Sr2* 和 *Sr36*)、抗叶锈病基因(*Lr21*、*Lr34*、*Lr47* 和 *Lr67*)、抗褐斑病基因 *Tsn1* 在供试材料中均未发现。

2.6 品质相关基因的分布频率

Glu-A1 位点中 1 分布频率为 50%(表 6); *Glu-B1* 位点含有 *Bx7OE* 和 *Bx13* 2 种变异, 对品质非常重要, 但在育种材料中出现频率很低, 在供试材料中也没有检测到。*Glu-D1* 位点 5+10 为优质亚基位点, 对面包品质起重要作用, 在扬麦品种(系)中分布频率为 13.3%, 如扬麦 2 号、扬 12-54 等含有此优质亚基位点, 86.7% 的供试品种 *Glu-D1* 位点为 2+12。

Glu-B3 含有 4 种有利等位基因: *Glu-B3b*、*Glu-B3d*、*Glu-B3g* 和 *Glu-B3i*, 该等位基因能显著提高面筋质量, 除扬麦 3 号含 *Glu-B3i* 等位基因, 其他供试品种均含有 *Glu-B3c* 等位基因。

扬麦系列品种(系)均含有软质主效 *Pina-D1a* 等位基因, 软质主效等位基因 *Pinb-D1a* 的频率为 63.3%; *Pinb2-V2* 对籽粒硬度也有微弱效应, 软质等位基因 *Pinb2-V2a* 的频率为 86.7%。扬麦品种中未检测到 *WBM* 基因。经检测扬麦品种中含有低 *PPO* 活性等位基因 *PpoA1b* 的频率为 26.7%。

Zds-A1、*Zds-D1*、*Psy-A1*、*Psy-B1*、*e-Lyc-3A*、*TaPds-B1* 和 *TaLyc-B1* 等 7 个籽粒黄色素基因在扬麦品种中黄色素低含量基因的频率分别为 6.7%、

100.0%、93.3%、100.0%、96.7%、63.3%和70.0%。控制籽粒颜色的主要基因 *Tamby-A1*、*Tamby-B1* 和 *Tamby-D1*,红粒基因频率分别为100.0%、100.0%和73.3%。供试材料中非糯质基因 *Wx-B1a* 频率为93.3%。

表4 30份扬麦品种(系)抗旱相关基因的 KASP 标记检测

Table 4 KASP assays for gene detection of drought resistance trait in 30 Yangmai series wheat cultivars(lines)

品种(系) 名称	<i>CWI-4A</i>	<i>CWI-5D</i>	<i>TaMoc-A1</i>	<i>TaSST-A2</i>	<i>TaSST-D1</i>	<i>Dreb-B1</i>	<i>l-feh-w3</i>	<i>COMT-3B</i>	<i>AWN</i>
扬麦1号	C	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦2号	C	C	Hap-L	A2a	D1a	S	W	3Ba	P
扬麦3号	C	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦4号	C	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦5号	C	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦6号	C	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦158	T	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦9号	C	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦10号	T	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦11	T	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦12	T	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦13	C	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦14	T	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦15	C	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦16	T	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦17	NA	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Bb	P
扬麦18	C	C	Hap-H	A2a	D1a	S	W	3Ba	P
扬麦19	C	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦20	C	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦21	C	C	Hap-H	A2a	D1a	S	W	3Ba	P
扬麦22	C	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦23	C	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦24	T	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦25	T	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬麦30	C	C	Hap-H	A2a	NA	S	NA	3Ba	P
扬12-54	C	C	Hap-L	A2a	D1a	S	K	3Ba	P
扬辐麦2054	NA	C	Hap-L	A2a	D1a	O	W	3Ba	P
扬辐麦2149	C	C	Hap-L	A2a	D1b	O	W	3Ba	P
扬辐麦4号	C	C	Hap-H	A2a	D1a	S	W	3Ba	P
扬糯麦1号	C	C	Hap-L	A2a	D1a	O	K	3Ba	P

Hap-4A-C、*Hap-5D-C*、*Hap-H*、*A2a*、*D1a*、*S* 和 *Westonia* 为抗旱型,其他为不抗旱型;3Ba 为高木质素含量型;P 为有芒。NA 为检测无信号。

表 5 30 份扬麦品种(系)抗病虫相关基因的 KASP 标记检测

Table 5 KASP assays for gene detection of pest and disease resistance traits in 30 Yangmai series wheat cultivars(lines)

品种(系) 名称	<i>Fhb1</i>	<i>Cre8</i>	<i>Rlnn1</i>	<i>Pch1</i>	<i>Sr2</i>	<i>Sr36</i>	<i>Lr9</i>	<i>Lr14a</i>	<i>Lr21</i>	<i>Lr34</i>	<i>Lr47</i>	<i>Lr67</i>	<i>Sbm1</i>	<i>Tsn1</i>
扬麦 1 号	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
扬麦 2 号	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
扬麦 3 号	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
扬麦 4 号	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
扬麦 5 号	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
扬麦 6 号	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
扬麦 158	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
扬麦 9 号	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
扬麦 10 号	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
扬麦 11	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
扬麦 12	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
扬麦 13	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
扬麦 14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
扬麦 15	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
扬麦 16	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
扬麦 17	-	-	-	-	-	-	-	NA	-	-	-	-	-	-
扬麦 18	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
扬麦 19	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
扬麦 20	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
扬麦 21	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
扬麦 22	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
扬麦 23	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
扬麦 24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
扬麦 25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
扬麦 30	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
扬 12-54	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
扬辐麦 2054	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
扬辐麦 2149	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
扬辐麦 4 号	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
扬糯麦 1 号	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-

+和-分别表示含有或不含有该基因。NA 为检测无信号。

表6 30份扬麦品种(系)品质相关基因的KASP标记检测

Table 6 KASP assays for gene detection of processing quality trait in 30 Yangmai series wheat cultivars (lines)

品种(系) 名称	<i>GluA1</i>	<i>Glu-D1</i>	<i>Glu-A3</i>	<i>Glu-B3</i>	<i>Pina-D1</i>	<i>Pinb-D1</i>	<i>Pinb2-V2</i>	<i>Ppo-A1</i>	<i>TaPod-A1</i>	<i>Zds-A1</i>	<i>Zds-D1</i>	<i>Psy-A1</i>	<i>Psy-B1</i>	<i>e-Lyc-3A</i>	<i>TaPds-B1</i>	<i>TaLyc-B1</i>	<i>Tamby-A1</i>	<i>Tamby-B1</i>	<i>Tamby-D1</i>	<i>Wx-B1</i>	
扬麦1号	1	2+12	NA	B3c	D1a	D1b	B2a	A1b	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦2号	1	5+10	NA	B3c	D1a	D1a	B2a	A1a	P-D1b	A1a	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	NA	T-B1a	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦3号	null	2+12	A3c	B3i	D1a	D1a	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1a	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦4号	null	5+10	NA	B3c	D1a	D1a	B2a	A1b	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦5号	null	5+10	A3c	B3c	D1a	D1a	B2a	A1b	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1a	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1a	<i>Wx-B1a</i>
扬麦6号	1	2+12	NA	B3c	D1a	D1a	B2a	A1b	P-D1a	NA	A1a	Z-D1b	P-A1a	B1a	A	T-B1a	Tc-B1a	R-A1b	R-B1b	R-D1a	<i>Wx-B1a</i>
扬麦158	null	2+12	NA	B3c	D1a	D1b	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1a	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦9号	null	2+12	NA	B3c	D1a	D1a	B2a	A1b	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦10号	null	2+12	NA	B3c	D1a	D1b	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1a	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦11	null	2+12	NA	B3c	D1a	D1a	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1a	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦12	null	2+12	NA	B3c	D1a	D1a	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1a	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦13	null	2+12	NA	B3c	D1a	D1a	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1b</i>
扬麦14	1	2+12	NA	B3c	D1a	D1a	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1a	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1a	Tc-B1a	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦15	1	2+12	NA	B3c	D1a	D1a	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦16	null	2+12	NA	B3c	D1a	D1b	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1a	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦17	1	2+12	NA	B3c	D1a	D1b	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦18	1	2+12	NA	B3c	D1a	D1a	B2b	A1b	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦19	null	2+12	NA	B3c	D1a	D1a	B2a	A1b	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦20	null	2+12	NA	B3c	D1a	D1a	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦21	1	2+12	NA	B3c	D1a	D1a	B2b	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1a	B1a	A	T-B1a	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1a	<i>Wx-B1a</i>
扬麦22	null	2+12	NA	B3c	D1a	D1a	B2a	A1b	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦23	null	NA	NA	B3c	D1a	D1a	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	NA	NA	Tc-B1a	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬麦24	1	2+12	NA	B3c	D1a	NA	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1a	<i>Wx-B1a</i>
扬麦25	1	2+12	NA	B3c	D1a	D1b	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1a	<i>Wx-B1a</i>
扬麦30	1	2+12	NA	B3c	D1a	D1b	B2b	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬12-54	1	5+10	A3f	B3c	D1a	D1b	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1a	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1a	<i>Wx-B1a</i>
扬辐麦2054	1	2+12	NA	B3c	D1a	D1a	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1a	Tc-B1a	R-A1b	R-B1b	R-D1a	<i>Wx-B1a</i>
扬辐麦2149	1	2+12	NA	B3c	D1a	D1b	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1a	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬辐麦4号	1	2+12	NA	B3c	D1a	D1a	B2b	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1a	Tc-B1b	R-A1b	R-B1b	R-D1b	<i>Wx-B1a</i>
扬辐麦1号	null	2+12	NA	B3c	D1a	D1b	B2a	A1a	P-D1b	NA	A1b	Z-D1b	P-A1b	B1a	A	T-B1b	Tc-B1a	R-A1b	R-B1b	R-D1a	<i>Wx-B1b</i>

B3c和D1a为面筋质量差型,其他为面筋质量差型;Pina-D1a、Pinb-D1a和Pinb-B2a为软质型,Pina-D1b、Pinb-D1b和Pinb-B2b为硬质型;Ppo-A1a、Ppo-D1b和TaPod-A1b为酶高含量型,Ppo-A1b、Ppo-D1a和TaPod-A1a为酶低含量型;TaZds-A1b、D1a、Psy-A1a、Psy-B1c、CS-type、TaPds-B1a和TaLyc-B1a为籽粒黄色素高含量型,其他为低含量型。R-A1b、R-B1b和R-D1b为红粒型,其他为白粒型;Wx-B1a为非糯质型,Wx-B1b为糯质型。NA为检测无信号。

3 讨论

小麦株高属于典型的数量性状,受多个遗传位点调控,矮秆基因是小麦育种的重要基因资源之一,合理利用矮秆基因可增强抗倒伏能力,有效提高产量^[54],其中 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 2 个矮秆基因在小麦育种中应用最为广泛^[55]。扬麦系列品种主要为 *Rht-B1b* *Rht-B1b* 基因型,与黄淮麦区小麦品种主要为 *Rht-D1b* *Rht-D1b* 基因型不同^[56]。Butler 等^[57]认为在水分充足的条件下,*Rht-B1b* 对产量效应显著高于 *Rht-D1b*,因此长江中下游麦区可加强扬麦系列品种的矮秆基因利用。

对供试材料春化基因和光周期基因分子标记进行检测,结果表明,春化基因 *Vrn-B1a-c* 和 *Vrn-D1s* 在材料中利用率较高,而春性早花基因 *Vrn-A1*、*Vrn-B3* 利用率很低;检测出同时携带早开花基因 *Vrn-B1a/c* 和 *Vrn-D1s* 小麦材料,且供试材料均携带光周期不敏感早花基因 *Ppd-D1a*,因其生态适应性较好在育种过程中被逐渐保留,频率较高。长江中下游麦区属稻麦两熟区,江苏稻茬小麦迟播成为制约该地区小麦增产的关键因素之一^[58],在生产上早熟高产小麦品种越发受到重视,育种家亦会偏向选育早熟品种。扬麦系列品种(系)为春性品种,聚合大量光周期不敏感早开花基因和春化基因,如扬麦 11、扬麦 16 和扬麦 25 均聚合 70% 的早开花基因,种植或改造这些高产早熟品种,能更好地适应当前耐迟播早熟的需求。

高产一直是小麦育种工作的重要目标。江苏里下河地区属于亚热带季风气候,在小麦生长季尤其是后期湿润多雨,易引起赤霉病和纹枯病的大发生^[59-60],因此在该地区小麦种植群体密度不宜过大。受气候因素影响,为能在群体规模一定的基础上获得高产,育种家会偏向选择高千粒质量品种,所以扬麦系列品种千粒质量普遍较高。本研究发现大部分扬麦品种(系)含有众多高千粒质量基因,但长江中下游麦区时常出现高温逼熟现象^[61],有可能会影响扬麦品种部分千粒质量基因不能完全表达。因此,在育种中开展高千粒质量性状的分子标记辅助选择存在一定难度。

穗发芽是世界性小麦气象危害,严重影响小麦产量和品质,长江中下游麦区是穗发芽高发区。从 KASP 检测结果看,大部分扬麦品种聚合了抗穗发

芽基因 *TaPHS1*、*Vp-B1* 和 *TaSdr-B1*,如扬麦 11、扬麦 158 及扬麦 25 等。与黄淮地区小麦品种相比,扬麦系列品种表现出更好的抗穗发芽,可作为抗穗发芽育种的重要基因资源。常规育种虽也能靠表型聚合 4 个抗性基因,但效率非常低,因此可借助于分子标记辅助手段提高选择效率及准度。

赤霉病是长江中下游麦区最主要病害,培育稳定抗赤霉病品种是解决赤霉病危害的有效途径。来源于苏麦 3 号的主效抗赤霉病基因 *Fhb1* 是目前发现效应最大、稳定性最好的抗赤霉病基因^[62],但直接利用苏麦 3 号的 *Fhb1* 至今未能实现 R 级品种的突破。长江中下游麦区赤霉病发生频率高,对抗病品系选择压力大,育种家易选出抗性较好的品种,扬麦系列多数品种对赤霉病表现中抗以上且遗传力较强,正在被大范围地用作育种亲本。生产上大面积主栽品种扬麦 5 号、扬麦 158、扬麦 11、扬麦 16、扬麦 23 等品种均不含有 *Fhb1*^[63]。程顺和等^[64]认为,扬麦品种抗赤霉病更多可能源于超亲遗传,加强这类品种中抗赤霉病基因的挖掘与定位,更易于实现抗赤霉病与丰产的结合。在此基础上,能通过分子标记辅助育种等途径将 *Fhb1* 导入扬麦系列品种(系),提高其抗赤霉病等级,可有效解决长江中下游麦区赤霉病危害。

随着气候变化,近年来小麦叶锈病在长江下游麦区时有发生,且有加重趋势^[65],而扬麦系列品种多数仅携带抗叶锈病基因 *Lr14a*,已经不具备持久抗性,因此亟需引入新的抗叶锈病基因,如抗性较强的 *Lr38* 及多抗性基因 *Lr34* 等,提高扬麦品种抗叶锈病水平。禾谷孢囊线虫、眼斑病、褐斑病等病害不是长江中下游主要病害,相关基因在品种中的出现频率较低。

本研究结果表明扬麦系列品种多为弱筋品种,张晓等^[2]详细报道了关于扬麦系列品种的品质基因研究,与本结果相似。

扬麦系列品种由早熟春性、高千粒质量、抗穗发芽、综合抗性好及品质优良等性状的基因组成,为育种家进行目标制定、亲本选择提供了重要参考。扬麦系谱前人已有研究^[2],扬麦 158 以后的品种大多有扬麦 158 的血统,并继承扬麦 158 多数优良基因,如扬麦 16 在检测的基因中包含了 97% 的扬麦 158 基因,而在产量和抗性等方面都超过扬麦 158^[3,66],扬麦 23 继承了 78.9% 的扬麦 158 基因。单个基因

效应越大,其分子标记辅助选择的效率就越高,例如矮秆基因、春化基因、硬度基因等,对该类基因可在早期进行分子标记检测,淘汰含有不利等位基因的植株,以提高育种效率;有些性状是由复杂多基因控制或单个基因效应较小,例如粒质量基因,该类性状还需结合表型综合选择。

因此,在扬麦系列品种选育过程中需根据基因组成进行亲本配组,尽可能地保留优良基因,同时也需引进其他麦区小麦的有利基因,丰富扬麦系列品种的遗传构成,以提高扬麦系列品种农艺、抗性、适应性和品质的综合水平,为长江中下游小麦安全生产提供保障。

致谢: 感谢中国农业科学院作物科学研究所夏先春博士在 KASP 基因检测、分型等方面提供技术支持!

参考文献:

- [1] 程顺和,郭文善,王龙俊. 中国南方小麦[M]. 南京:江苏科学技术出版社,2012.
- [2] 张 晓,张伯桥,江 伟,等. 扬麦系列品种品质性状相关基因的分子检测[J]. 中国农业科学,2015,48(19):3779-3793.
- [3] 王 慧,朱冬梅,王君婵,等. 扬麦 16 耐迟播早熟特性研究[J]. 麦类作物学报,2016,36(12):1657-1666.
- [4] 张仁杰,张全军,周瑛华,等. 小麦新品种扬麦 20 的特征特性及高产栽培技术[J]. 现代农业科技,2018(13):30,45.
- [5] 王克春,李德霞,朱训泳,等. 小麦品种扬麦 23 的种植表现及配套栽培技术[J]. 中国种业,2017(3):73-74.
- [6] 骆 琴,童培银,陈豪明. 扬麦 19 特征特性和免耕高产栽培技术[J]. 农业科技通讯,2018(9):273-274.
- [7] 陆成彬,范金平,褚正虎,等. 高产抗病小麦新品种扬麦 21 的选育与应用[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版),2016,37(2):70-73.
- [8] 季萍萍,周 刚,顾 娟,等. 扬麦 13 的特征特性及品质调优高产栽培技术[J]. 现代农业科技,2015(22):38,51.
- [9] 王亚琦,孙子淇,郑 峥,等. 作物分子标记辅助选择育种的现状与展望[J]. 江苏农业科学,2018,5(46):6-12.
- [10] THE INTERNATIONAL WHEAT GENOME SEQUENCING CONSORTIUM(IWGSC), RUDI A, KELLY E, et al. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome[J]. Science, 2018,361(6403):1-13.
- [11] WU P, HU J, ZOU J, et al. Fine mapping of the wheat powdery mildew resistance gene *Pm52* using comparative genomics analysis and the Chinese Spring reference genomic sequence[J]. Theor Appl Genet, 2019,132(5):1451-1461.
- [12] ZHOU X, HU T, LI X, et al. Genome-wide mapping of adult plant stripe rust resistance in wheat cultivar Toni[J]. Theor Appl Genet, 2019,132(6):1693-1704.
- [13] SEMAGN K, BABU R, HEARNE S, et al. Single nucleotide polymorphism genotyping using Kompetitive Allele Specific PCR (KASP): overview of the technology and its application in crop improvement[J]. Molecular Breeding, 2014,33(1):1-14.
- [14] TRICK M, ADAMSKI N M, MUGFORD S G, et al. Combining SNP discovery from next-generation sequencing data with bulked segregant analysis (BSA) to fine-map genes in polyploid wheat[J]. BMC Plant Biol, 2012,12(14):1-17.
- [15] OKADA T, JAYASINGHE J, ECKERMANN P, et al. Effects of *Rht-B1* and *Ppd-D1* loci on pollinator traits in wheat[J]. Theor Appl Genet, 2019,132(7):1965-1979.
- [16] ARJONA J M, ROYO C, DREISIGACKER S, et al. Effect of *Ppd-A1* and *Ppd-B1* allelic variants on grain number and thousand kernel weight of durum wheat and their impact on final grain yield[J]. Front Plant Sci, 2018,9(888):1-13.
- [17] GUO Z, SONG Y, ZHOU R, et al. Discovery, evaluation and distribution of haplotypes of the wheat *Ppd-D1* gene[J]. New Phytol, 2010,185(3):841-851.
- [18] KISS T, BALLA K, VEISZ O, et al. Allele frequencies in the *VRN-A1*, *VRN-B1* and *VRN-D1* vernalization response and *PPD-B1* and *PPD-D1* photoperiod sensitivity genes, and their effects on heading in a diverse set of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.)[J]. Mol Breed, 2014,34:297-310.
- [19] ZIKHALI M, WINGEN L U, GRIFFITHS S. Delimitation of the Earliness per se *D1* (*Eps-D1*) flowering gene to a subtelomeric chromosomal deletion in bread wheat (*Triticum aestivum*) [J]. J Exp Bot, 2016,67(1):287-299.
- [20] BULLRICH L, APPENDINO L, TRANQUILLI G, et al. Mapping of a thermo-sensitive earliness per se gene on Triticum monococcum chromosome 1A(m)[J]. Theor Appl Genet, 2002,105(4):585-593.
- [21] FARICELLI M E, VALARIK M, DUBCOVSKY J. Erratum to: Control of flowering time and spike development in cereals: the earliness per se *Eps-1* region in wheat, rice, and Brachypodium[J]. Funct Integr Genomics, 2016,10(2):293-306.
- [22] OCHAGAVIA H, PRIETO P, ZIKHALI M, et al. Earliness per se by temperature interaction on wheat development[J]. Sci Rep, 2019,9(1):1-11.
- [23] JIANG Q, HOU J, HAO C, et al. The wheat (*T. aestivum*) sucrose synthase 2 gene (*TaSus2*) active in endosperm development is associated with yield traits[J]. Funct Integr Genomics, 2011,11(1):49-61.
- [24] JIANG Y, JIANG Q, HAO C, et al. A yield-associated gene *TaCWI*, in wheat: its function, selection and evolution in global breeding revealed by haplotype analysis[J]. Theor Appl Genet, 2015,128(1):131-143.
- [25] GROOS C, ROBERT N, BERVAS E, et al. Genetic analysis of grain protein-content, grain yield and thousand-kernel weight in

- bread wheat[J]. Theor Appl Genet, 2003,106(6):1032-1040.
- [26] SIMMONDS J, SCOTT P, LEVERINGTON W M, et al. Identification and independent validation of a stable yield and thousand grain weight QTL on chromosome 6A of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. BMC Plant Biol, 2014,14(191):1-13.
- [27] LIU S, SEHGAL S K, LIN M, et al. Independent mis-splicing mutations in *TaPHS1* causing loss of preharvest sprouting (PHS) resistance during wheat domestication[J]. New Phytol, 2015,208(3):928-935.
- [28] ZHANG Y, MIAO X, XIA X, et al. Cloning of seed dormancy genes (*TaSdr*) associated with tolerance to pre-harvest sprouting in common wheat and development of a functional marker[J]. Theor Appl Genet, 2014,127(4):855-866.
- [29] MONDINI L, NACHIT M, PORCEDDU E, et al. Identification of SNP mutations in *DREB1*, *HKT1*, and *WRKY1* genes involved in drought and salt stress tolerance in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var durum)[J]. OMICS, 2012,16(4):178-187.
- [30] SU Z, BERNARDO A, TIAN B, et al. A deletion mutation in *TaHRC* confers *Fhb1* resistance to Fusarium head blight in wheat[J]. Nat Genet, 2019,51(7):1099-1105.
- [31] 韩小东,张荣志,宋国琦,等. *Fhb1* 基因不同等位变异在小麦品种资源中的分布[J].山东农业科学,2018,50(8):1-6.
- [32] WILLIAMS J, TAYLOR P, BOGACKI P, et al. Mapping of the root lesion nematode (*Pratylenchus neglectus*) resistance gene *Rlnn1* in wheat[J]. Theor Appl Genet, 2002,104(5):874-879.
- [33] ZANKE C D, RODEMANN B, LING J, et al. Genome-wide association mapping of resistance to eyespot disease (*Pseudocercospora herpotrichoides*) in European winter wheat (*Triticum aestivum* L.) and fine-mapping of *Pch1*[J]. Theor Appl Genet, 2017,130(3):505-514.
- [34] XU X, LI D, LIU Y, et al. Evaluation and identification of stem rust resistance genes *Sr2*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr31* and *Sr38* in wheat lines from Gansu province in China[J]. Peer J, 2017,5(12):41-46.
- [35] GUPTA S K, CHARPE A, KOUL S, et al. Development and validation of molecular markers linked to an Aegilops umbellulata-derived leaf-rust-resistance gene, *Lr9*, for marker-assisted selection in bread wheat[J]. Genome, 2005,48(5):823-830.
- [36] HUERTA-ESPINO J, SINGH R P, REYNA-MARTINEZ J. First detection of virulence to genes *Lr9* and *Lr25* conferring resistance to leaf rust of wheat caused by puccinia tritica in Mexico[J]. Plant Disease, 2008,92(2):311-325.
- [37] KOLMER J A, ANDERSON J A. First detection in north america of virulence in wheat leaf rust (*Puccinia tritica*) to seedling plants of wheat with *Lr21*[J]. Plant Dis, 2011,95(8):1032-1047.
- [38] RINALDO A, GILBERT B, BONI R, et al. The *Lr34* adult plant rust resistance gene provides seedling resistance in durum wheat without senescence[J]. Plant Biotechnol J, 2017,15(7):894-905.
- [39] GULTIAEVA E I, ORINA A S, GANNIBAL F B, et al. The effectiveness of molecular markers for the identification of *Lr28*, *Lr35*, and *Lr47* genes in common wheat[J]. Genetika, 2014,50(2):147-156.
- [40] BASS C, HENDLEY R, ADAMS M J, et al. The *Sbml* locus conferring resistance to Soil-borne cereal mosaic virus maps to a gene-rich region on 5DL in wheat[J]. Genome, 2006,49(9):1140-1148.
- [41] SHANKAR M, JORGENSEN D, TAYLOR J, et al. Loci on chromosomes 1A and 2A affect resistance to tan (yellow) spot in wheat populations not segregating for *Tsn1*[J]. Theor Appl Genet, 2017,130(12):2637-2654.
- [42] LI Z, SI H, XIA Y, et al. Influence of low-molecular-weight glutenin subunit genes at *Glu-A3* locus on wheat sodium dodecyl sulfate sedimentation volume and solvent retention capacity value[J]. J Sci Food Agric, 2015,95(10):2047-2052.
- [43] 彭明亮.外源 ABA 和 GA 对小麦籽粒 HMW-GS 含量及 GMP 粒度分布的影响[J].江苏农业科学,2017,45(9):70-72.
- [44] ZHANG W, Gianibelli M C, Rampling L R, et al. Characterisation and marker development for low molecular weight glutenin genes from *Glu-A3* alleles of bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Theor Appl Genet, 2004,108(7):1409-1419.
- [45] LI X, LIU T, SONG L, et al. Influence of high-molecular-weight glutenin subunit composition at *Glu-A1* and *Glu-D1* loci on secondary and micro structures of gluten in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Food Chem, 2016,213:728-734.
- [46] 张平平,张瑜,唐果,等.近红外光谱技术检测小麦谷蛋白大聚体含量[J].江苏农业学报,2017,33(6):1207-1211.
- [47] ALI I, SARDAR Z, RASHEED A, et al. Molecular characterization of the puroindoline-a and b alleles in synthetic hexaploid wheats and in silico functional and structural insights into *Pina-D1*[J]. J Theor Biol, 2015,376:1-7.
- [48] GROOS C, BERVAS E, CHANLIAUD E, et al. Genetic analysis of bread-making quality scores in bread wheat using a recombinant inbred line population[J]. Theor Appl Genet, 2007,115(3):313-323.
- [49] HE X, HE Z, ZHANG L, et al. Allelic variation of polyphenol oxidase (*PPO*) genes located on chromosomes 2A and 2D and development of functional markers for the *PPO* genes in common wheat[J]. Theor Appl Genet, 2007,115(1):47-58.
- [50] WEI J, GENG H, ZHANG Y, et al. Mapping quantitative trait loci for peroxidase activity and developing gene-specific markers for *TaPod-A1* on wheat chromosome 3AL[J]. Theor Appl Genet, 2015,128(10):2067-2076.
- [51] CONG L, WANG C, LI Z, et al. cDNA cloning and expression analysis of wheat (*Triticum aestivum* L.) phytoene and zeta-carotene desaturase genes[J]. Mol Biol Rep, 2010,37(7):3351-3361.
- [52] SAITO M, VRINTEN PATRICIA, ISHIKAWA G, et al. A novel codominant marker for selection of the null *Wx-B1* allele in wheat breeding programs[J]. Mol Breed, 2009,23:209-217.

- [53] RASHEED A, WEN W, GAO F, et al. Development and validation of KASP assays for genes underpinning key economic traits in bread wheat[J]. *Theor Appl Genet*, 2016,129(10):1843-1860.
- [54] 孙树贵,李艳丽,敏 鲁,等. 67 份美国小麦品种矮秆基因的分
子标记检测[J]. *麦类作物学报*, 2013,33(6):1087-1092.
- [55] ELLIS H, SPIELMEYER W, GALE R, et al. Perfect markers for
the *Rht-B1b* and *Rht-D1b* dwarfing genes in wheat[J]. *Theor Appl
Genet*, 2002,105(6/7):1038-1042.
- [56] 邹景伟,贾万利,李立鑫,等. 120 份小麦品种(系)重要性状功
能基因的 KASP 检测[J]. *分子植物育种*, 2019,17(12):3945-
3959.
- [57] BUTLER J, BYRNE P, MOHAMMADI V, et al. Agronomic per-
formance of alleles in a spring wheat population across a range of
moisture levels[J]. *Crop Science*, 2005,45(3):939-947.
- [58] 高德荣,王 慧,刘 巧,等. 迟播早熟高产小麦新品种的培育
[J]. *中国农业科学*, 2019,52(14):2379-2390.
- [59] HAMADA M S, YIN Y, CHEN H, et al. The escalating threat of
Rhizoctonia cerealis, the causal agent of sharp eyespot in wheat
[J]. *Pest Manag Sci*, 2011,67(11):1411-1419.
- [60] SOMERS D J, FEDAK G, CLARKE J, et al. Mapping of FHB re-
sistance QTLs in tetraploid wheat[J]. *Genome*, 2006,49(12):
1586-1593.
- [61] 高德荣,张 晓,康建鹏,等. 长江中下游麦区小麦迟播的不利
影响及育种对策[J]. *麦类作物学报*, 2014,34(2):279-283.
- [62] CUTHBERT P A, SOMERS D J, THOMAS J, et al. Fine mapping
Fhb1, a major gene controlling fusarium head blight resistance in
bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theor Appl Genet*,
2006,112(8):1465-1472.
- [63] 朱展望,徐登安,程顺和,等. 中国小麦品种抗赤霉病基因 *Fhb1*
的鉴定与溯源[J]. *作物学报*, 2018,44(4):473-482.
- [64] 程顺和,张 勇,别同德,等. 中国小麦赤霉病的危害及抗性遗
传改良[J]. *江苏农业学报*, 2012,28(5):938-942.
- [65] 金夏红,冯国华,刘东涛,等. 小麦抗叶锈病遗传研究进展[J].
麦类作物学报, 2017,37(4):504-512.
- [66] 张 晓,李 曼,江 伟,等. 小麦品种扬麦 16 品质及其稳定
性分析[J]. *江苏农业科学*, 2016,44(12):138-141.

(责任编辑:陈海霞)