

晋麦 47 背景回交导入系的遗传选择与性状分析

陈稳良^{1,2,3}, 景蕊莲², 刘惠民¹, 昌小平²

(1. 山西大学生物工程学院, 山西太原 030006; 2. 中国农业科学院作物科学研究所/国家农作物基因资源与基因改良重大科学工程/农业部作物种质资源与生物技术重点开放实验室, 北京 100081; 3. 山西省农业科学院小杂粮研究中心, 山西太原 030031)

摘要: 为深入研究小麦抗旱相关性状的遗传基础, 以旱地品种晋麦 47 为轮回亲本、水地品种鲁麦 14 为供体亲本构建的导入系(ILs)为材料, 在雨养和灌溉两种条件下考察穗下节和穗部农艺性状, 利用 56 对在双亲间表现多态性的 SSR 标记引物对 BC₃F₄ 导入系群体的 150 个株系进行遗传选择, 分析筛选后的 148 个导入系遗传背景及性状相关性。结果表明, ILs 群体中有两个株系分别在 2 个、13 个标记位点的基因型不同于双亲, ILs 群体的晋麦 47 基因型回复率达 94.38%。在两种水分条件下 ILs 群体多数性状表现超双亲, 性状变异系数在 2.34%~127.11% 之间, 性状均值偏向轮回亲本晋麦 47; ILs 群体灌溉条件下的每穗总小穗数(TNS)极显著大于雨养条件下的, 与鲁麦 14 相似。除穗顶部不育小穗数(SST)外, 其余性状在两种水分条件下均呈极显著正相关($r=0.221\sim 0.555$)。ILs 群体穗下节长(FIL)和旗叶叶枕至穗基部长(LPSB)的遗传力均较高, 大于 0.5975; 穗顶部不育小穗数(SST)、穗基部不育小穗数(SSB)的遗传力均较低, 小于 0.4638, 说明小穗结实率易受环境水分条件影响。

关键词: 小麦; 回交导入系; 遗传选择

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2009)02-206-06

Genetic Selection and Trait Analysis of Introgression Lines with Jinmai 47 Genetic Background

CHEN Wen-liang^{1,2,3}, JING Rui-lian², LIU Hui-min¹, CHANG Xiao-ping²

(1. College of Bioengineering, Shanxi University, Taiyuan, Shanxi 030006, China; 2. National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement / Key Laboratory of Crop Germplasm & Biotechnology, Ministry of Agriculture / Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing, 100081, China; 3. Research Center of Coarse Cereal, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Taiyuan, Shanxi 030031, China)

Abstract: The purpose of the present research is to reveal the genetic basis of traits related to drought resistance in wheat. A set of introgression lines (ILs) generated from repeated backcross [(Jinmai 47 × Lumai 14) × Jinmai 47] BC₃F₄ were used as the plant materials, in which Lumai 14 was the donor parent, Jinmai 47 was the recurrent parent, i. e. recipient parent. Seven agronomic traits of ILs and their parents were analyzed under rainfed and well-watered conditions. Total of 56 markers selected from 202 SSR markers showing polymorphism between two parents were employed to screening ILs genotype. The results showed that 2 of 150 ILs were detected with 2 and 13 markers loci different from their parents, respectively. The genetic background of Jinmai 47 maintained 94.38% in 148 ILs. Most traits of ILs exhibited transgressive segregation. Coefficients of variation for all traits in ILs ranged from 2.34% to 127.11% under two water regimes. The averages of all traits of ILs presented the tendency to be more adjacent to the recurrent parent Jinmai47. It is similar to Lumai 14 that total number of spikelet per spike (TNS) of ILs under rainfed condition were higher than that under well-watered, which maybe due to the introgression of favorable alleles from the exotic donor parent Lumai 14. All correlation coefficients for ILs traits were significant ($r=0.221\sim 0.555$) between the rained and the well-watered conditions except sterile

收稿日期: 2008-10-27 修回日期: 2009-01-12

基金项目: 国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2006AA100201); 国际挑战计划项目(GCP)(G4007.06)。

作者简介: 陈稳良(1978-), 男, 硕士研究生, 研究方向为作物抗旱分子生物学。E-mail: cwliang128@163.com

通讯作者: 景蕊莲(1958-), 女, 研究员, 主要从事作物抗旱分子生物学研究。E-mail: jingrl@caas.net.cn

spikelet number at the spike top (SST). Heritabilities of the first internode length below spike (FIL) and length from flag leaf pulvinus to spike base (LPSB) were higher ($h_B^2 > 0.5975$), whereas SST and sterile spikelet number at the spike bottom (SSB) were lower ($h_B^2 < 0.4638$). It revealed that seed setting percentage was sensitive to the water conditions.

Key words: Wheat; Introgression lines; Genetic selection

自 1994 年 Eshed 和 Zamir^[1] 提出回交导入系的概念以来,人们已在番茄^[2]、水稻^[3]、油菜^[4]、大豆^[5]、大麦^[6]等主要农作物中建立了供体染色体片段的导入系(Introgression lines, ILs)。回交的主要目的是重建受体背景^[7],导入系群体表现高比率的轮回亲本基因型,同时保留少量供体亲本染色体片段(基因),因此 ILs 群体具有与轮回亲本相似的遗传背景。ILs 与轮回亲本的表型差异是供体染色体片段(基因)引起的,最大限度排除了不同遗传背景对导入基因的干扰,是检测目标性状 QTL、进行基因精细定位与克隆的理想遗传材料。Liu^[8]等利用普通小麦莱州 953 和以四倍体波斯小麦与粗山羊草人工合成的六倍体小麦 Am3 杂交并连续回交,建立了一套小麦导入系,并初步检测到一些农艺性状的 QTL 位点。在番茄和水稻上也有利用导入系成功检测 QTL 的报道^[2,9-10]。

干旱缺水抑制作物生长发育,作物通过一系列生理生化代谢及农艺性状的改变应答干旱胁迫^[11]。小麦株高、穗粒数等都是影响产量的重要农艺性状,保证一定的植株高度及穗粒数是获得高产的前提,也是选育抗旱品种的重要形态指标。比较干旱胁迫和水分充足环境中抗旱相关性状的表现是评价抗旱性的重要方法^[12]。然而,小麦农艺性状属于复杂的数量性状,迄今为止利用回交导入系对小麦穗下节和穗部相关性状进行遗传分析的研究尚未见报道。本研究通过分子标记对 ILs 群体进行遗传选择,分析目标性状的相互关系,旨在为小麦抗旱性的遗传改良提供理论和方法参考。

1 材料与方法

1.1 材料

以一套具有 150 个株系的 ILs 群体为材料,该群体是以水地高产品种鲁麦 14 为供体,以晋麦 47 为轮回亲本,经杂交和连续 3 代回交及自交建立的 ILs 群体[(晋麦 47×鲁麦 14)×晋麦 47]BC₃F₄。在灌溉条件下,两个亲本株高相似,但晋麦 47 的穗下节及旗叶叶枕至穗基部的长度显著较短。将 ILs 及其亲本播种在中国农业科学院作物科学研究所昌平实验基地,试验设雨养即干旱胁迫(Drought stress,

DS)和灌溉(Well watered, WW)两种水分处理。每个处理种单行,行长 2 m,每行点播 40 粒。播种前统一灌底墒水,雨养处理的材料全生育期依靠自然降水;灌溉处理按正常的田间水分进行管理,分别在越冬前、拔节期和开花期灌水,灌水量 900 m³/(ha·次)。

1.2 性状测定

成熟期在行中部随机取 30 穗,测定穗下节长(FIL)、旗叶叶枕至穗基部长(LPSB,指旗叶叶枕到穗基部的长度,旗叶叶枕低于穗基部的记作正值,高于穗基部的记作负值)、每穗总小穗数(TNS)、穗基部不孕小穗数(SSB)、穗顶部不孕小穗数(SST)、株高(PH),计算相对穗下节长(RFIL,穗下节长/株高)、相对旗叶叶枕至穗基部长(RLPSB,旗叶叶枕至穗基部长/株高),以 30 个测值的平均数作为每个株系的观测值;耐旱系数=干旱胁迫表型值/灌溉条件表型值(DS/WW)。

1.3 分子标记

1.3.1 DNA 提取

采用 Devos 等^[13]改进的酚-氯仿法提取小麦叶片 DNA,用于 SSR 分子标记分析。

1.3.2 SSR 分析

PCR 扩增体系为 10× PCR buffer 1.5 μL、25 mmol/L MgCl₂ 1.2 μL、25 μmol/L dNTP mix 0.12 μL、5 U/μL Taq polymerase 0.12 μL、2 μmol/L primer 2 μL、20 ng/μL DNA 2.5 μL,加 ddH₂O 补足 15 μL。PCR 反应程序为 94℃ 预变性 5 min→[94℃, 45 s→T_m, 45 s→72℃, 45 s]×35 个循环→72℃, 10 min→15℃ 保存。扩增产物用 5% 变性聚丙烯酰胺凝胶电泳检测。

1.3.3 基因型分析

依据 Somer 等^[14]的小麦 SSR 标记整合图,以及 graingene 网上的 SSR 标记信息(<http://www.graingene.comwww.wheat.pw.usda.gov/genome>),初步选取在染色体上均匀分布的 Xgwm、Xwmc、Xbarc 和 Xcfd 等 SSR 标记 202 个,筛选在 ILs 群体亲本晋麦 47 和鲁麦 14 之间表现多态性的标记,分析导入系的基因型,选出与双亲基因型吻合的 ILs 株系进行表型和遗传分析。

1.4 性状遗传分析

用单因素方差分析估计性状的广义遗传力 (h_B^2)。 $h_B^2 = V_G / (V_G + V_E)$, 式中 V_G 为基因型方差, V_E 为环境方差, 采用导入系群体株系内性状变异的平均方差来估算, $V_G + V_E$ 为总方差, 即表型方差。

1.5 统计分析

利用 SAS 软件(SAS Institute Inc., Cary, NC, USA)检测不同水分处理条件下导入系群体及其亲本各性状的差异, 分析性状的相关性。

2 结果与分析

2.1 利用分子标记选择基因型

通过对导入系亲本晋麦 47 与鲁麦 14 的分子标记检测, 从 202 个 SSR 标记中筛选出在双亲之间表现多态性的标记 56 个。利用多态性标记对供试的 150 个株系基因型进行遗传选择(图 1), 检测到 2 个株系分别有 2 个和 13 个标记位点的带型不同于双

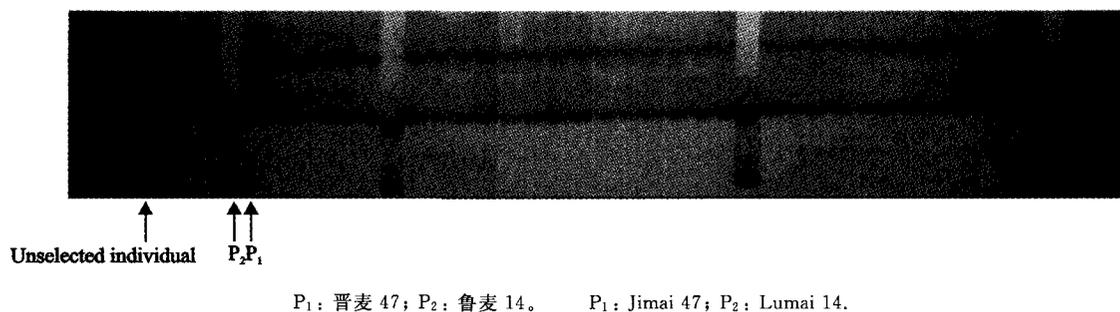


图 1 利用 SSR 标记 *BARC164* 对 BC₃F₄ 群体的遗传选择
Fig. 1 Genetic selection to BC₃F₄ ILs using SSR marker *Xbarc164*

表 1 不同水分条件下 ILs 及其亲本性状的表型值
Table 1 Phenotypic data of ILs and their parents under different water regimes

性状 Trait	处理 Treatment	亲本 Parent			导入系 ILs		
		晋麦 47 Jinmai 47	鲁麦 14 Lumai 14	t 值 t value	均值±标准差 Mean±SD	变异范围 Range	变异系数 CV (%)
FIL	DS	25.04±3.02	23.88±1.59	1.86	24.03±1.35	21.21~28.76	5.65
	WW	22.92±2.29	26.31±2.92	-5.00**	22.33±1.55	19.33~29.12	6.95
LPSB	DS	5.99±2.55	8.17±1.47	-4.08**	5.90±1.10	3.74~9.50	18.80
	WW	3.23±1.65	9.04±2.13	-11.81**	2.80±1.30	0.32~7.70	46.63
TNS	DS	19.03±1.69	16.87±0.86	6.25**	18.08±0.56	16.13~19.27	3.11
	WW	18.87±1.16	18.20±1.03	2.35*	18.50±0.43	17.13~19.63	2.34
SST	DS	0.03±0.18	0.03±0.18	0	0.07±0.09	0.0~0.77	127.11
	WW	0.13±0.43	0.03±0.18	1.16	0.14±0.13	0.0~0.80	92.37
SSB	DS	2.57±0.94	1.17±0.87	5.99**	2.36±0.34	0.90~3.17	14.49
	WW	2.37±0.96	0.93±0.52	7.16**	2.13±0.30	1.50~3.10	14.20
RFIL	DS	0.28±0.03	0.31±0.02	-5.44**	0.28±0.02	0.24~0.32	5.62
	WW	0.24±0.02	0.27±0.03	-5.00**	0.23±0.01	0.20~0.28	5.80
RLPSB	DS	0.07±0.03	0.11±0.02	-6.73**	0.07±0.01	0.04~0.10	17.94
	WW	0.03±0.02	0.09±0.02	-11.80**	0.03±0.01	0.01~0.07	44.83

FIL、LPSB、TNS、SST、SSB、RFIL 和 RLPSB 分别表示穗下节长(cm)、旗叶叶枕至穗基部长(cm)、每穗总小穗数、穗顶部不孕小穗数、穗基部不孕小穗数、相对穗下节长、相对旗叶叶枕至穗基部长; DS 和 WW 分别表示雨养和灌溉处理; t 值表示两个亲本间的差异; + 和 - 分别表示晋麦 47 的表型值大于、小于鲁麦 14; * 和 ** 分别表示 P=0.05 和 0.01 的显著性水平。下同。

FIL: first internode length per stem below spike (cm); LPSB: length from flag leaf pulvinus to spike base (cm); TNS: total number of spikelet per spike; SST: sterile spikelet number at the top per spike; SSB: sterile spikelet number at the bottom per spike; RFIL: relative FIL (FIL/plant height); RLPSB: relative LPSB (LPSB/plant height). (b) DS: drought stress, i.e. rainfed; WW: well-watered. t value: difference between two parents; + and -: Jinmai47 phenotypic value is higher than that of Lumai14, and the reverse; * and **: significant difference at P=0.05 and 0.01, respectively. The same are as in the following tables.

亲,表明这 2 个株系为假杂株,不必做进一步鉴定分析。用 56 个多态性标记对 148 个 BC₃F₄ 导入系基因型的检测结果表明,晋麦 47 遗传背景的回率率达 94.38%,接近其理论值 93.75%,说明该群体符合导入系特点,适合进一步分析。

2.2 ILs 群体及其亲本的性状表现

在雨养和灌溉两种水分条件下,ILs 的两个亲本除 SST 及早地 FIL 差异不显著外,其它性状的差异均达到显著或极显著水平。晋麦 47 的穗部性状普遍高于鲁麦 14,穗下节性状普遍低于鲁麦 14,其中灌溉条件下双亲 LPSB、RLPSB 的差异最大,*t* 值分别达到 -11.81 和 -11.80(表 1)。ILs 群体在两种水分条件下性状的变异系数范围在 2.34%~127.11%,表现数量性状特点。除两种水分条件下的 SST、RLPSB 及早地 RFIL 外,群体其它性状的平均值均低于晋麦 47,多数性状的均值都偏向轮回亲本晋麦 47 而与供体亲本鲁麦 14 偏离较大,尤其 LPSB 和 SSB 表现偏离程度最大。从性状变异范围可以看出,ILs 群体除灌溉条件下的 LPSB、SSB 和 RLPSB、雨养条件下的 RLPSB 外,其它性状普遍表现超双亲,但是所有性状均表现超轮回亲本晋麦 47,这可能是从鲁麦 14 导入的染色体片段(基因)作

用于表型的结果。

对 ILs 群体及其双亲在雨养和灌溉两种水分条件下性状的差异分析结果见表 2。除鲁麦 14 的 LPSB 外,ILs 群体及其双亲的穗下节性状 FIL、LPSB、RFIL、RLPSB 在两种水分条件下都表现极显著差异,其中鲁麦 14 在灌溉条件下的 FIL 极显著大于雨养的,与轮回亲本晋麦 47 和 ILs 群体在两种水分条件下的 FIL 表现相反;对于穗部性状,晋麦 47 在雨养和灌溉条件下无显著差异,鲁麦 14 的 TNS 差异极显著,其它两个性状无显著差异,而 ILs 群体 3 个穗部性状在两种水分条件下均表现极显著差异,并且与鲁麦 14 相似,灌溉条件下的 TNS 极显著大于雨养的,这可能是由于供体鲁麦 14 片段导入的结果。根据雨养和灌溉条件下的性状表型值计算耐旱系数(DS/WW),ILs 群体及其亲本晋麦 47 的穗下节性状 FIL、LPSB、RFIL 和 RLPSB 的耐旱系数都大于 1(DS/WW=1.08~2.98),表明轮回亲本晋麦 47 及其 ILs 群体的这些性状在旱地条件下表现较好;晋麦 47 穗部性状 TNS 的耐旱系数大于 1(DS/WW=1.01),而鲁麦 14 与 ILs 群体的 TNS 小于 1(DS/WW=0.93、0.98),进一步证明供体片段导入可能引起 ILs 群体产生变异。

表 2 雨养和灌溉条件下 ILs 及其亲本的性状差异
Table 2 Difference of ILs and their parents under rainfed and well-watered conditions

性状 Trait	晋麦 47 Jinmai 47	鲁麦 14 Lumai 14	导入系 ILs
FIL	3.06**	-4.01**	10.08**
LPSB	4.98**	-1.82	22.06**
TNS	0.44	-5.44**	-7.26**
SST	-1.16	0	-4.80**
SSB	0.82	1.26	6.25**
RFIL	5.22**	6.40**	25.37**
RLPSB	5.44**	2.70**	26.43**

正值和负值分别代表雨养条件下的表型值大于或小于灌溉条件下的,**表示差异达 0.01 显著水平。

"+" and "-" mean to the phenotypic in DS value is higher or lower than in that WW. ** refers to difference significant at 0.01 levels, respectively.

2.3 ILs 群体性状的相关性

表 3 结果表明,各性状在灌溉和干旱胁迫之间的表型值除 SST 外均表现为极显著正相关。在灌溉和雨养两种条件下 FIL 与 LPSB、RFIL 及 RLPSB 之间、LPSB 与 RFIL 及 RLPSB 之间、RFIL 与 RLPSB 之间分别呈极显著正相关;TNS 与 SSB、SST 与 RLPSB 分别呈显著负相关;在雨养条件下 SST 与 SSB 表现极显著正相关,RFIL 与 TNS 及 SST 呈显著负相关,但灌溉条件下其关系不密切;在灌溉条件下 SST 与 FIL 及 LPSB 显著负相关,但雨养条件下其间无显著相关。

2.4 ILs 群体性状遗传力分析

在雨养和灌溉两种水分条件下,ILs 群体穗下节性状 FIL 和 LPSB 的遗传力均较高,大于 0.5975;不孕小穗数 SST、SSB 的遗传力均较低,小于 0.4638(表 4)。穗部性状 TNS、SST 和 SSB 的遗传力表现为雨养的高于灌溉的;而穗下节性状除 RFIL 外,其它 3 个性状 FIL、LPSB 和 RLPSB 的遗传力为灌溉的高于雨养的,两种水分条件下遗传力的差异在 0.0343~0.1273 之间。雨养条件下 TNS 的遗传力最高,为 0.6293,灌溉条件下 LPSB 的遗传力最高,为 0.7178,两种水分条件下 SST 的遗传

力均最低,分别为 0.3878 和 0.3534,说明顶部小穗 结实率受环境水分条件影响最大。

表 3 雨养和灌溉条件下 ILs 性状的相关系数
Table 3 Correlation coefficients for ILs traits between drought stress and well-watered conditions

	FIL	LPSB	TNS	SST	SSB	RFIL	RLPSB
FIL	0.555**	0.875**	0.008	-0.076	0.119	0.637**	0.791**
LPSB	0.918**	0.549**	-0.092	-0.093	0.149	0.640**	0.964**
TNS	0.145	0.065	0.390**	-0.020	-0.179*	-0.192*	-0.160
SST	-0.188*	-0.267**	0.031	0.026	0.227**	-0.296**	-0.164*
SSB	0.022	-0.013	-0.205*	0.134	0.221**	-0.093	0.087
RFIL	0.859**	0.799**	0.044	-0.122	0.063	0.293**	0.780**
RLPSB	0.902**	0.996**	0.046	-0.265**	-0.012	0.822**	0.472**

对角线上的数据为雨养和灌溉条件间性状的相关系数;对角线右上和左下三角区域分别为雨养和灌溉条件下性状的相关系数。

Those at the lower left were under well-watered (WW); diagonal were between DS and WW. Figures in the upper right were the correlation coefficients under rainfed conditions correlation coefficients (DS).

表 4 雨养和灌溉条件下 ILs 各性状的遗传力
Table 4 Heritability of ILs traits under rainfed and well-watered conditions

性状 Trait	处理 Treatment	基因型方差 V_G	总方差 V_G+V_E	遗传力 h_b^2
FIL	DS	1.5132	2.4718	0.6122
	WW	2.0658	3.0629	0.6745
LPSB	DS	1.0042	1.6808	0.5975
	WW	1.5006	2.0907	0.7178
TNS	DS	0.0002	0.0003	0.6293
	WW	0.0001	0.0003	0.5119
SST	DS	0.2634	0.4186	0.3878
	WW	0.1422	0.2777	0.3534
SSB	DS	0.0053	0.0137	0.4638
	WW	0.0088	0.0250	0.3985
RFIL	DS	0.0843	0.1818	0.6144
	WW	0.0607	0.1522	0.5758
RLPSB	DS	0.0001	0.0002	0.5716
	WW	0.0001	0.0002	0.6989

3 讨论

本试验利用分子标记对 150 个 ILs 株系进行遗传背景选择,发现有 2 个株系的基因型分别有 2 个和 13 个标记位点的带型不同于双亲,这可能是由于遗传漂变或人工选择的结果。前人研究认为,小麦穗下节长与耐旱性相关^[15],基部节间长度与穗部性状关系不大,上部节间长与穗部性状有关,特别是旱地小麦品种穗下节长度和穗部产量性状关系更为密切^[16]。本试验对 ILs 群体性状间相关系数的分析结果显示,在雨养和灌溉两种水分条件下穗下节长(FIL)与旗叶叶枕至穗基部长(LPSB)和相对穗下节长(RFIL)均呈极显著正相关。雨养条件下,FIL 与 RLPSB 显著正相关,穗顶部不孕小穗数(SST)分

别与 RFIL 和 RLPSB,灌溉条件下 SST 分别与 FIL、LPSB 及 RLPSB 显著或极显著负相关,表明 FIL 与 LPSB 较长可能有利于提高顶部小穗的结实率,从而提高耐旱性。本试验中供体亲本鲁麦 14 的 FIL 与 LPSB 均较轮回亲本晋麦 47 长,经过高代回交可以在保留晋麦 47 遗传背景的前提下导入鲁麦 14 目标性状的染色体片段,从而提高导入系的耐旱性,有可能筛选到农艺性状和抗旱性更优良的小麦新品系。

抗旱系数作为评价抗旱性的指标,是通过检测供试材料在雨养(旱地)与灌溉(水地)条件下的产量比值,评价其稳产性的指标,抗旱系数=旱地产量/水地产量。根据该公式分别计算各性状的旱/水比值,即耐旱系数,可以分析在不同水分条件下性状的

稳定性,对水分不敏感的性状旱/水比值等于 1,旱、水两种条件下的性状表现相当,稳定性好;对水分敏感的性状旱/水比值小于 1,在水地条件下的表现值大于旱地;而旱/水比值大于 1 的材料说明该性状在旱地条件下的表型值大于水地,因此用旱/水比值评价材料在雨养与灌溉条件下的稳定性具有较好的直观性^[17,18]。

本研究用 56 个多态性标记对 148 个 BC₃F₄ 导入系(ILs)基因型的检测结果表明,导入系中晋麦 47 遗传背景的回交率达 94.38%;在两种水分条件下 ILs 的 7 个穗下节和穗部性状中多数性状表型值表现与轮回亲本一致的变化趋势,这与 Tanksley 等^[19]论述的高代回交后代遗传特点相吻合。由于高代回交导入系的遗传背景相似,能有效排除不同遗传背景对基因的干扰,因此可以认为导入系和轮回亲本之间的表型差异是由导入片段引起的,许多研究者正在利用导入系的这一特点进行基因发掘和定位。笔者下一步将通过加密该晋麦 47 背景回交导入系的分子标记,研究鲁麦 14 染色体片段替换对导入系的影响,发掘定位目标性状基因。

参考文献:

- [1] Eshed Y, Zamir D. A genomic library of *Lycopersicon pennellii* in *L. esculentum*; a tool for mapping of genes[J]. *Euphytica*, 1994, 79: 175-179.
- [2] Eshed Y, Zamir D. An introgression line population of *Lycopersicon pennellii* in the cultivated tomato enables the identification and fine mapping of yield-associated QTL[J]. *Genetics*, 1995, 141: 1147-1162.
- [3] Tian F, Li D J, Fu Q, et al. Construction of introgression lines carrying wild rice (*Oryza rufipogon* Griff) segments in cultivated rice (*Oryza sativa* L.) background and characterization of introgressed segments associated with yield related traits[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112: 570-580.
- [4] Ramsey L D, Jennings D E, Bohuon E J R, et al. The construction of a substitution library of recombinant backcross lines in *Brassica oleracea* for the precision mapping of quantitative trait loci[J]. *Genome*, 1996, 39: 558-567.
- [5] Concibido V C, Vallee B L, Mclaird P, et al. Introgression of a quantitative trait locus for yield from *Glycine soja* into commercial soybean cultivars[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106: 575-582.
- [6] Korff M, Wang H, Leon J, et al. Development of candidate introgression lines using an exotic barley accession (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) as donor[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109: 1736-1745.
- [7] Law C N, Worland A J. Inter-varietal chromosome substitution lines in wheat revisited[J]. *Euphytica*, 1996, 89: 1-10.
- [8] Liu S B, Zhou R Z, Dong Y C, et al. Development, utilization of Introgression lines using a synthetic wheat as donor[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112: 1360-1373.
- [9] Yano M, Katayose Y, Ashikari M, et al. Hd1, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the *Arabidopsis* flowering time gene *CONSTANS*[J]. *Plant Cell*, 2000, 12: 2473-2483.
- [10] Frary A, Nesbitt T C, Frary A, et al. fw2.2: A quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size[J]. *Science*, 2000, 289: 85-88.
- [11] Brown L R, Halweil B. China water shortage could shake world food security[J]. *World Watch*, 1998, 7: 3-4.
- [12] Xu J L, Lafitte H R, Gao Y M, et al. QTLs for drought escape and tolerance identified in a set of random introgression lines of rice [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111: 1642-1650.
- [13] Devos K M, Atkinson M D, Chinoy C N, et al. RFLP based genetic map of the homoeologous group 3 chromosomes of wheat and rye[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1992, 83: 931-939.
- [14] Somers D J, Isaac P, Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetic*, 2004, 109: 1105-1114.
- [15] Damania A B. Biodiversity and wheat improvement[M]. Chichester, UK, 1993.
- [16] 余松烈, 作物栽培学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1980: 60-61.
- [17] 景蕊莲, 昌小平. 小麦抗旱种质资源的遗传多样性[J]. *西北植物学报*, 2003, 23(3): 410-416.
- [18] Sari-Gorla M, Krajewski P, Di Fonzo N, et al. Genetic analysis of drought tolerance in maize by molecular markers: II. Plant height and flowering [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, 99: 289-295.
- [19] Tanksley S D, Nelson J C. Advanced backcross QTL analysis: a method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92: 191-203