

基于 SSR 标记的小麦骨干亲本育种重要性研究

盖红梅, 王兰芬, 游光霞, 郝晨阳, 董玉琛, 张学勇

(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利用重点开放实验室, 北京 100081)

摘要: 【目的】通过对大面积推广小麦品种和育种骨干亲本的全基因组多位点扫描分析, 探讨两者之间的遗传关系及骨干亲本在小麦育种中的作用。【方法】利用 ABI3730 对中国 66 份大面积推广的小麦品种和 13 份育种骨干亲本的 481 个 SSR 位点进行基因型扫描分析。【结果】以基因型数据为基础的主坐标及 NJ 聚类分析, 发现中国大面积推广品种可聚成 6 个大组, 每一组中至少有一个骨干亲本。系谱分析表明, 每一组中大面积推广品种和骨干亲本之间均存在密切的血缘关系, 前者大多为骨干亲本的后裔; 同一省份的品种多数聚在一起。来自同一组合的骨干亲本碧蚂 4 号含有的优势等位变异数多于大面积推广品种碧蚂 1 号, 同样, 郑引 4 号 (St2422-464) 多于郑引 1 号 (St1472-506); 新一代骨干亲本往往由上一代骨干亲本衍生而来; 来源于同一组合的骨干亲本与大面积品种相比, 前者与其组合中的骨干亲本间存在更大的遗传差异。【结论】只有对资源的创新、引进和利用给予足够的重视, 育种工作才能取得大的突破。

关键词: 小麦; 大面积推广品种; 骨干亲本; 基因型分析

Fundamental Roles of Cornerstone Breeding Lines in Wheat Reflected by SSR Random Scanning

GE Hong-mei, WANG Lan-fen, YOU Guang-xia, HAO Chen-yang, DONG Yu-chen, ZHANG Xue-yong

(Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences / The National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement / Key Laboratory of Crop Germplasm and Utilization, Ministry of Agriculture, Beijing 100081)

Abstract: 【Objective】 The purpose of this study was to reveal genetic relationship between the large-scale cultivated wheat varieties and the founder genotypes (cornerstone breeding parents) and illuminate the role of the founder genotypes in breeding at genomic level. 【Method】 Sixty-six large-scale planted varieties and 13 founder genotypes were genotyped at 481 SSR loci by the ABI 3730. 【Result】 Analyses of principal coordinate (PCO) and neighbor-joining cluster based on the genotyping data showed that the 66 large-scale planted varieties were clustered into six major groups. In each group, there is at least one founder. Within each group, most of the large-scale planted varieties are the descendents of the founder. Varieties from the same province usually joined into one group. Two founders, Bima 4 and St2422-464 convey more alleles favored in breeding than their sister lines, Bima 1 and St1472-506, respectively. Usually, the older cornerstone breeding parents are the founders for the new ones. Among sister lines, the new founder has more difference than large-scale cultivated varieties to their founder genotype. 【Conclusion】 Therefore, innovation and enhancement of germplasm is the base for breeding large-scale planted varieties. It should occupy proper portion in national breeding program.

Key words: common wheat; major cultivar; founder; microsatellite genotyping

0 引言

【研究意义】小麦是中国主要粮食作物之一, 其

生产发展离不开各个时期的大面积推广品种及小麦育种骨干亲本。结合系谱分析, 在全基因组水平上分析和认识这些骨干亲本, 研究它们与大面积推广品种之

收稿日期: 2008-05-15; 接受日期: 2008-09-09

基金项目: 国家重点基础研究项目 (2006CB101700)、高技术研究计划项目 (2006AA10Z154)

作者简介: 盖红梅 (1979—), 山东东营人, 博士研究生, 研究方向为小麦设计育种的基因组学基础。通信作者张学勇 (1962—), 男, 甘肃临洮人, 研究员, 博士, 研究方向为小麦遗传多样性与核心种质、基因组进化、基因克隆。E-mail: xueyongz@public.bta.net.cn

间的遗传关系, 无疑能够对未来的育种工作, 特别是亲本选择和组合选配具有重要的参考价值^[1]。【前人研究进展】随着分子生物学的高速发展, 分子标记技术被广泛应用于作物种质资源评价研究^[2-3]。Paul 等利用 RFLP 技术对澳大利亚 124 份小麦品种及育种材料进行了研究, 结果表明这些材料的 RFLP 聚类分组与其系谱信息吻合程度比较好, 并且找到了多个与条锈、叶锈和秆锈关联的 RFLP 片段^[4]。Huang 等对来自 68 个国家的 998 份小麦材料进行了系统的遗传多样性分析, 表明近东和中东的多样性高于其它地区的, 东南欧高于北欧和西南欧的品种^[5]。Balfourier 等人^[6]的研究发现品种间的遗传关系与其来源地密切相关。这些研究使研究者对世界范围的种质资源有了宏观的认识, 但就不同育种材料之间的遗传关系及特点的研究鲜有报道。在中国, 年推广面积超过千万亩 ($66.7 \times 10^4 \text{ hm}^2$) 的品种在小麦生产中发挥了重大作用, 庄巧生总结了 20 世纪 90 年代以前年推广面积大于一千万亩的小麦品种, 共 59 份^[7], 最近几年超过千万亩的品种有郑麦 9023、烟农 19 等; 此外, 周 18、高优 503、陕 229、鲁麦 12、小偃 22 等品种也是主推品种, 为中国小麦单产及总产的提高均做出了重要贡献。庄巧生在《中国小麦品种改良及系谱分析》一书中, 明确了 16 个小麦骨干亲本, 包括蚂蚱麦、燕大 1817、江东门、成都光头、蚰子麦、碧蚂 4 号、北京 8 号、西农 6028、五一麦、南大 2419、欧柔、阿夫、阿勃、早洋麦、墨巴 66 及洛夫林 10 等, 其中阿勃衍生了 217 个品种, 阿夫衍生了 165 个, 南大 2419 衍生 110 个^[7]。郑引 4 号也一直是育种上非常重要的骨干亲本之一, 在黄淮海区, 尤其是河南省育成了许多品种。目前, 又有许多品种起着骨干亲本的作用, 如矮孟牛衍生了 81 个品种(系)^[8]、小偃 6 号衍生了 44 个品种(系)^[9]。王江春等^[10]通过对山东省小麦品种及其亲本的亲缘系数分析, 探讨了骨干亲本在山东省小麦育种中的作用, 但未见在中国范围内对大面积推广的小麦品种及育种骨干亲本遗传关系进行全基因组水平详细扫描研究的报道。在作物的育种实践中有这样一种现象, 即来自同一个组合的品种, 有的虽被大面积推广种植, 但却没有成为一个很好的育种亲本; 相反, 其姊妹系本身虽无多大面积, 但却衍生了很多品种, 成为骨干亲本。其中最为典型的两组品种是: 碧蚂 1 号和碧蚂 4 号(蚂蚱麦×碧玉麦)、郑引 1 号和郑引 4 号(MARA×SAN-PASTORE)。因此, 大面积推广品种与骨干亲本间的遗传关系如何? 与大面积推广品种相比, 骨干亲本有

何特性所在? 这都值得我们进一步去研究。【本研究切入点】笔者对小麦大面积推广品种和育种骨干亲本进行 DNA 水平上的比较, 通过研究它们之间的遗传关系, 在基因组水平上评价骨干亲本在小麦育种中的作用, 分析其特点。【拟解决的关键问题】探讨骨干亲本与推广品种之间的差异; 分析骨干亲本形成的基本条件, 为今后的小麦设计育种和骨干亲本预测提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

选用年种植面积超过 $66.7 \times 10^4 \text{ hm}^2$ 的小麦品种 56 份^[7], 以及郑麦 9023、陕 229、小偃 22、宁春 4 号、泰山 4 号、泰山 5 号、鲁麦 12、高 38、高优 503 和陕优 225 等近年各生态区主推品种, 共计 66 份。选用了 9 份小麦育种骨干亲本中的育成品种, 其中有 4 份材料既是骨干亲本、又是大面积推广品种。此外, 还扫描了 3 份重要育种亲本, 包括鲁麦 1 号、郑引 4 号和小偃 6 号(表 1)。

1.2 DNA 提取与荧光 PCR 检测

取 10 株小苗叶片混合, 在液氮中磨样。按照改进的 Devos 和 Gale^[11]的酚-氯仿法提取全基因组 DNA, 用 $1 \times \text{TE}$ 稀释至 $20 \text{ ng} \cdot \mu\text{l}^{-1}$ 备用。

本研究扫描了 481 个 SSR 位点。PCR 扩增采用 $10 \mu\text{l}$ 体系 ($4 \text{ ng} \cdot \mu\text{l}^{-1}$ template DNA, $1 \times \text{PCR buffer}$, $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Mg}^{2+}$, $0.2 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ fluorescently labelled SSR primer, $25 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ dNTP, $0.6 \text{ U} \cdot \mu\text{l}^{-1}$ Taq DNA polymerase), 在 PTC225 热循环仪中运行。在扩增产物中加入 3 倍体积的无水乙醇沉淀, 用 70% 乙醇洗涤, 然后溶解于 $30 \mu\text{l}$ 无离子水中, 用 DNA 测序仪 ABI3730 (Applied Biosystems, Foster City, USA) 进行分析, 通过 GeneMapper3.0 进行扩增条带的读取 (<http://www.appliedbiosystems.com.cn/>)。

1.3 数据分析

本研究将 bp 数据转换成 0, 1 数据后, 采用 NTSYS 2.10^[12] 软件进行主坐标分析 (principal coordinate analysis, PCO)。采用 PowerMarker3.25^[13] 软件进行等位变异数和多态性信息含量 (PIC) 等基本统计量的运算分析, 并利用该软件计算等位变异频率和材料间的遗传距离。在 Mega4.0 软件^[14] 中进行 NJ (neighbor joining) 树的构建。

每个 SSR 位点多态性信息含量用 PIC (polymorphism information content) 表示, $PIC = 1 - \sum_{j=1}^l p_{ij}^2$, 采用

表 1 供试材料

Table 1 Cultivars genotyped in this study

代码	品种名称	代码	品种名称	代码	品种名称	代码	品种名称	代码	品种名称
Code	Varieties	Code	Varieties	Code	Varieties	Code	Varieties	Code	Varieties
1	阿勃 [#] Abbondanza	16	冀麦 38 Jimai-38	30	泰山 1 号 Taishan-1	44	温麦 6 号 Wenmai-6	58	扬麦 5 号 Yangmai-5
2	早洋麦 [#] Early piemium	17	高 38 Gao38	31	泰山 4 号 Taishan-4	45	豫麦 54 Yumai54	59	扬麦 158 Yangmai 158
3	阿夫 [#] Funo	18	济南 2 号 Jinan-2	32	泰山 5 号 Taishan-5	46	郑麦 9023 Zhengmai 9023	60	鄂恩 1 号 Een-1
4	洛夫林 10# Lovrin 10	19	济南 9 号 Jinan-9	33	百农 3217 Bainong 3217	47	碧蚂 1 号 Bima-1	61	川麦 22 Chuanmai-22
5	南大 2419 [#] Mentana	20	济南 13 号 Jinan-13	34	博爱 7023 Boai 7023	48	碧蚂 4 号 [#] Bima-4	62	繁 6 [#] Fan 6
6	欧柔 [#] Orofen	21	济南 16 号 Jinan-16	35	内乡 5 号 Neixiang-5	49	丰产 3 号 Fengchan-3	63	绵农 4 号 Miannong-4
7	碧玉麦 Quality	22	济南 17 号 Jinan-17	36	内乡 36 号 Neixiang 36	50	陕 229 Shan 229	64	绵阳 11 Mianyang-11
8	郑引 1 号 St1472-506	23	鲁麦 1 号 [#] Lumai-1	37	豫麦 2 号 Yumai-2	51	陕 7859 Shan 7859	65	绵阳 15 Mianyang-15
9	郑引 4 号 [#] St2422-464	24	鲁麦 12 号 Lumai-12	38	豫麦 7 号 Yumai-7	52	陕优 225 Shanyou 225	66	绵阳 20 Mianyang-20
10	北京 8 号 [#] Beijing-8	25	鲁麦 14 号 Lumai-14	39	豫麦 13 号 Yumai-13	53	小偃 6 号 [#] Xiaoyan-6	67	绵阳 26 Mianyang-26
11	京冬 8 号 Jingdong-8	26	鲁麦 15 号 Lumai-15	40	豫麦 17 号 Yumai-17	54	小偃 22 号 Xiaoyan 22	68	五一麦 [#] Wuyimai
12	高优 503 Gaoyou 503	27	鲁麦 21 号 Lumai-21	41	豫麦 18 号 Yumai-18	55	西安 8 号 Xi'an-8	69	新克早 9 号 Xinkehan-9
13	石家庄 54 Shijiazhuang 54	28	鲁麦 23 号 Lumai-23	42	周麦 9 号 Zhoumai-9	56	徐州 14 Xuzhou-14	70	宁春 4 号 Ningchun-4
14	冀麦 26 Jimai-26	29	山农辐 63 Shannongfu 63	43	豫麦 41 号 Yumai-41	57	徐州 21 Xuzhou-21	71	甘麦 8 号 Ganmai-8
15	冀麦 30 Jimai-30								

[§]表示既是骨干亲本、又是年推广面积超过 $66.7 \times 10^4 \text{ hm}^2$ 的小麦品种; [#] 表示小麦骨干亲本^[7]

[§] indicates the varieties which were not only cornerstone breeding lines but also major cultivars ($66.7 \times 10^4 \text{ hm}^2$); [#] indicates the varieties which were cornerstone breeding lines^[7]

PowerMarker 3.25 软件进行运算^[13]。群体遗传多样性 (Ht) 用多个 SSR 位点的 PIC 平均值表示, 即 $Ht = \sum_{i=1}^k PIC_i / k$, 其中 k 表示所检测的位点总数^[15]。

1.4 优势等位变异和优异等位变异

本研究对来自同一组合的骨干亲本和大面积推广品种主要在一些育种或驯化中发生明显选择的位点 ($PIC < 0.4$) 进行基因型比较分析。

优势等位变异: 本研究所涉及的优势等位变异指 $PIC < 0.4$ 的 SSR 位点在 56 份年推广面积超过千万亩小麦品种中频率最高的等位变异。这些品种主要由不同时期各大麦区生产上的主要品种组成, 其优势等位变异在育种中往往表现出明显的正向选择特征^[1,16-17]。因此, 笔者推测这些优势等位变异应是比较理想的优异等位变异。

2 结果与分析

2.1 中国小麦大面积推广品种及骨干亲本的遗传多样性

在 71 份供试材料中共检测到 3476 个等位变异, 在大面积推广品种和骨干亲本中分别检测到 3417 个和 1930 个等位变异。大面积品种每个位点的平均等

位变异数分别为 7.10 个, 变幅为 1~22 个; 骨干亲本为 4.01, 变幅为 1~10 个。两者的遗传多样性指数 (Ht) 分别为 0.53 (0~0.92); 0.49 (0~0.87), 相对于较多的大面积推广品种而言, 较少的骨干亲本拥有的遗传多样性比较高。

主坐标 (PCO) 分析表明, 大面积推广品种和骨干亲本交叉分布, 且向各个方向发散较好, 表明两者遗传基础较为宽广 (图 1-A)。而且大面积推广品种和育种骨干亲本没有形成各自独特的组群, 说明两者之间不存在本质的区别, 即一个品种能否被大面积推广利用或能否成为骨干亲本, 不是由全基因组水平的广泛差异决定的。既是大面积推广品种又是骨干亲本 (或重要育种亲本) 的小麦品种, 如 1 (阿勃)、3 (阿夫)、5 (南大 2419)、10 (北京 8 号)、23 (鲁麦 1 号)、48 (碧蚂 4 号)、53 (小偃 6 号) 和 62 (繁 6) 都有自己独特的发散方向 (图 1-A), 与其它材料的遗传距离相对较远。另外, 还可看出, 骨干亲本之间的平均遗传距离大于大面积推广品种间的平均遗传距离。为了更清晰地展示骨干亲本之间的遗传关系, 进一步对 13 份骨干亲本进行了 PCO 聚类分析 (图 1-B), 结果表明, 这些材料分别聚在不同的方向上, 且距离中心原点的距离较大, 其相互之间存在较高的遗传异

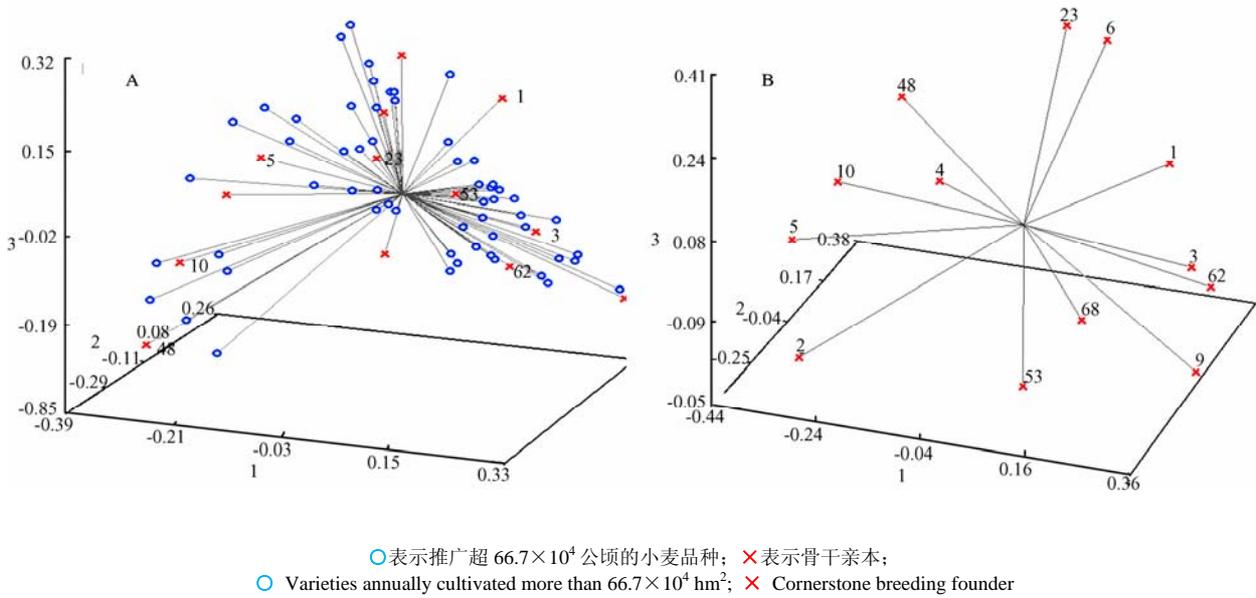


图 1 中国小麦大面积推广品种和育种骨干亲本的聚类分析 (A.全部材料; B.骨干亲本)

Fig. 1 The PCO analysis of cornerstone breeding parents and the large-scale cultivated varieties of Chinese wheat based on 481 SSR loci (A. Whole cultivars; B. The cornerstone breeding lines)

质性。图 1-A 在 3 个坐标轴的值分别为 0.33-0.32-0.26, 而图 1-B 却达到 0.36-0.41-0.38, 表明骨干亲本之间的确存在较大的遗传距离。

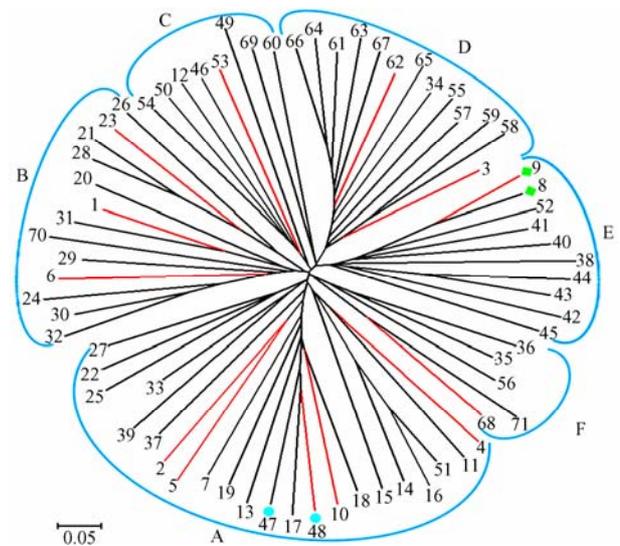
2.2 大面积推广品种与骨干亲本间的遗传关系

为了探讨大面积推广品种间与育种骨干亲本间的遗传关系, 对这些材料用 Nei 氏距离^[15]进行了 NJ 聚类分析。结果显示, 大面积推广品种基本聚成 6 组, 每一组中至少有一个骨干亲本。系谱分析表明, 每一组中骨干亲本和大面积推广品种之间均存在密切的血缘关系, 同一省份的品种基本聚在一起 (图 2)。

聚类结果显示, A 组由遗传关系相对较远的两个分支组成, 大分支主要来自山东和河北的品种组成, 该分支上的骨干亲本为碧蚂 4 号、北京 8 号、南大 2419 及早洋麦。另一分支的材料主要来自来源于河北省的冀麦 26、冀麦 30、冀麦 38 和京冬 8 号及来自陕西省的陕 7859 组成, 其骨干亲本为洛夫林 10。

B 组的材料除宁春 4 号及骨干亲本阿勃和欧柔外都来源于山东省。该分支又分为两个小分支, 一支为矮孟牛及其衍生的济南 16、鲁麦 15 及鲁麦 23, 另一支为含有阿勃和欧柔血统的材料。

C 组主要由含小偃麦血统的品种组成, 包括小偃 6 号及其衍生的小偃 22、陕 229、郑麦 9023 以及含八倍体小偃麦血统的高优 503 等, 但丰产 3 号不属于该



红线为骨干亲本; 黑线为大面积推广品种; ●为碧蚂 1 号和碧蚂 4 号; ◆为郑引 1 号和郑引 4 号
 Red line indicates the CBP; black line indicates the VSW; ●stands for BM-1 and BM-4; ◆stands for St2422-464 and St1472-506

图 2 大面积推广品种和骨干亲本基于 Nei 距离的 Neighbor Joining 聚类图

Fig. 2 Unrooted Neighbor-Joining tree of large-scale planted varieties and founder genotypes based on Nei's distance

系统。划分为同一类群的新克早 9 号和鄂恩 1 号与本组主体材料的遗传关系较远。

D 组的品种主要来源于四川和江苏两省, 其中四川的材料都是繁 6 的后代。含阿夫血统的扬麦 5 号和扬麦 158 以及阿夫的系选品种博爱 7023 与阿夫聚在一起, 遗传关系较近。

E 组主要由郑引 4 号血统的材料组成, 除陕优 225 外, 其它均是河南省的品种, 来自同一组合的郑引 1 号和郑引 4 号遗传关系最近, 豫麦 41 (温麦 4 号) 和温麦 6 号遗传关系也较近。

F 组主要由含南大 2419 血统的内乡 5 号、徐州 14 与内乡 36 聚在一起; 五一麦及其衍生的甘麦 8 号聚在一起。

从分支之间的遗传关系看, 代表四川及江苏省材料的分支 D 和代表河南省材料的分支 E 首先聚到一起, 与其它分支上材料距离较远。这两个分支内部的材料间遗传关系很近, 系谱分析显示, 绵阳 15 和绵阳 20 均为绵阳 11 系选品种, 博爱 7023 为阿夫系选品种; 来自分支 E 的材料均为郑引 4 号的后代或亲代 (郑引 1 号), 因此, 来源于这两个省的大面积推广材料遗传基础比较狭窄, 急待进一步拓宽。另外, 分支 A、B 和 F 的遗传关系相对较近, 其材料主要来源于山东、河北、北京等省份, 这几个分支所用的骨干亲本较多。比如山东省的小麦材料分为 3 个主要血统, 一个是来源于阿勃、欧柔等的泰山号系列品种, 一个是来源于矮孟牛的一系列品种, 还有一个是来源于碧蚂 4 号、北京 8 号的济南号系列品种。上述结果表明每一批大面积推广品种的形成都与一个或数个育种骨干亲本的出现密不可分, 突破性亲本的出现是推动品种更新换代的内在动力。

2.3 大面积推广品种及骨干亲本的系谱分析

基因组水平的分析结果还需从系谱上进一步证实, 因此, 本研究对这些品种进行了系谱分析, 并将大部分材料绘制到了系谱图上 (图 3)。整个系谱是以闻名世界的组合瑞梯 (Reiti, 意大利地方品种)/威尔赫明那 (Wilhelmine, 荷兰)//赤小麦 (Akagomugi, 日本) 开始的, 系谱分析表明, 除了中国小麦育种早期用的本地优良的地方品种燕大 1817、成都光头、蚂蚱麦等, 其它骨干亲本多来自于这一血统, 如南大 2419、阿夫、阿勃、五一麦、西农 6028、欧柔、洛夫林 10 以及重要育种亲本郑引 4 号、矮孟牛和小偃 6 号等。由此可见, 这一组合对中国小麦育种做出了巨大贡献。另外, 从系谱图中可以看出, 每一个骨干亲

本都派生了一批大面积推广品种, 这与图 2 NJ 无根树分析结果是一致的。

另外, 从系谱图还可看出, 骨干亲本除衍生大面积推广品种之外, 又是新一代骨干亲本的奠基者。例如从 1921 年开始推广的南大 2419, 衍生了阿夫、阿勃、欧柔、郑引 4 号等 20 世纪 50—80 年代小麦骨干亲本, 阿勃又衍生了洛夫林 10 号、矮孟牛, 郑引 4 号衍生了小偃 6 号等上世纪 80—90 年代的骨干亲本。

将系谱信息和遗传距离结合起来进行分析, 结果表明多个来自相同组合的成对材料 (骨干亲本、大面积推广品种) 到上缘骨干亲本的遗传距离为骨干亲本大于大面积推广品种。如, 亲本碧玉麦与大面积推广品种碧蚂 1 号 (碧玉麦/蚂蚱麦) 的遗传距离为 0.43, 与骨干亲本碧蚂 4 号 (碧玉麦/蚂蚱麦) 的遗传距离为 0.46。亲本碧蚂 4 号与大面积推广品种济南 2 号 (碧蚂 4 号/早洋麦) 的遗传距离为 0.38, 与骨干亲本北京 8 号 (碧蚂 4 号/早洋麦) 的遗传距离为 0.45; 亲本早洋麦与济南 2 号的遗传距离为 0.41, 与北京 8 号的遗传距离为 0.49。作为南大 2419 第 3 代品种的郑引 1 号和郑引 4 号, 前者与南大 2419 的遗传距离为 0.63, 后者为 0.66。从大面积品种来看, 亲本繁 6 与其一代品种绵阳 11、绵阳 20 和绵阳 15 的遗传距离分别为: 0.36, 0.40, 0.43; 与其二代品种川麦 22 和绵阳 26 的遗传距离分别为 0.36 和 0.39。总之, 与 66 份大面积推广品种间的遗传距离相比 (0.21~0.67), 13 份骨干亲本间存在较大的遗传距离 (0.43~0.70) (表 2), 这与 PCO 聚类分析结果一致 (图 1)。因此, 骨干亲本相对其它品种存在较高的遗传异质性, 成就一份骨干亲本需要对原有骨干亲本进行更大的改造和提高。

2.4 来自相同组合的骨干亲本和大面积品种的遗传组成比较分析

为了探讨小麦育种骨干亲本和大面积推广品种在基因组水平的异同, 笔者对来自相同亲本组合的碧蚂 1 号、碧蚂 4 号 (碧玉麦/蚂蚱麦) 及的郑引 1 号、郑引 4 号 (Mara x San Pastore) (<http://genbank.vurv.cz/wheat/pedigree.asp>) 进行了全基因组等位变异组成分析。在 $PIC < 0.4$ 的位点中, 随着 PIC 的增大, 两组品种出现非优势等位变异的位点数增加。大面积推广品种碧蚂 1 号和郑引 1 号随着 PIC 的增大, 首先出现非优势等位变异, 碧蚂 4 号和郑引 4 号出现非优势等位变异位点 PIC 高于碧蚂 1 号和郑引 1 号, 非优势等位变异数分别为: 碧蚂 1 号 24 个、碧蚂 4 号 18 个; 郑引 1 号 16 个、郑引 4 号 12 个 (图 4)。来自同一组

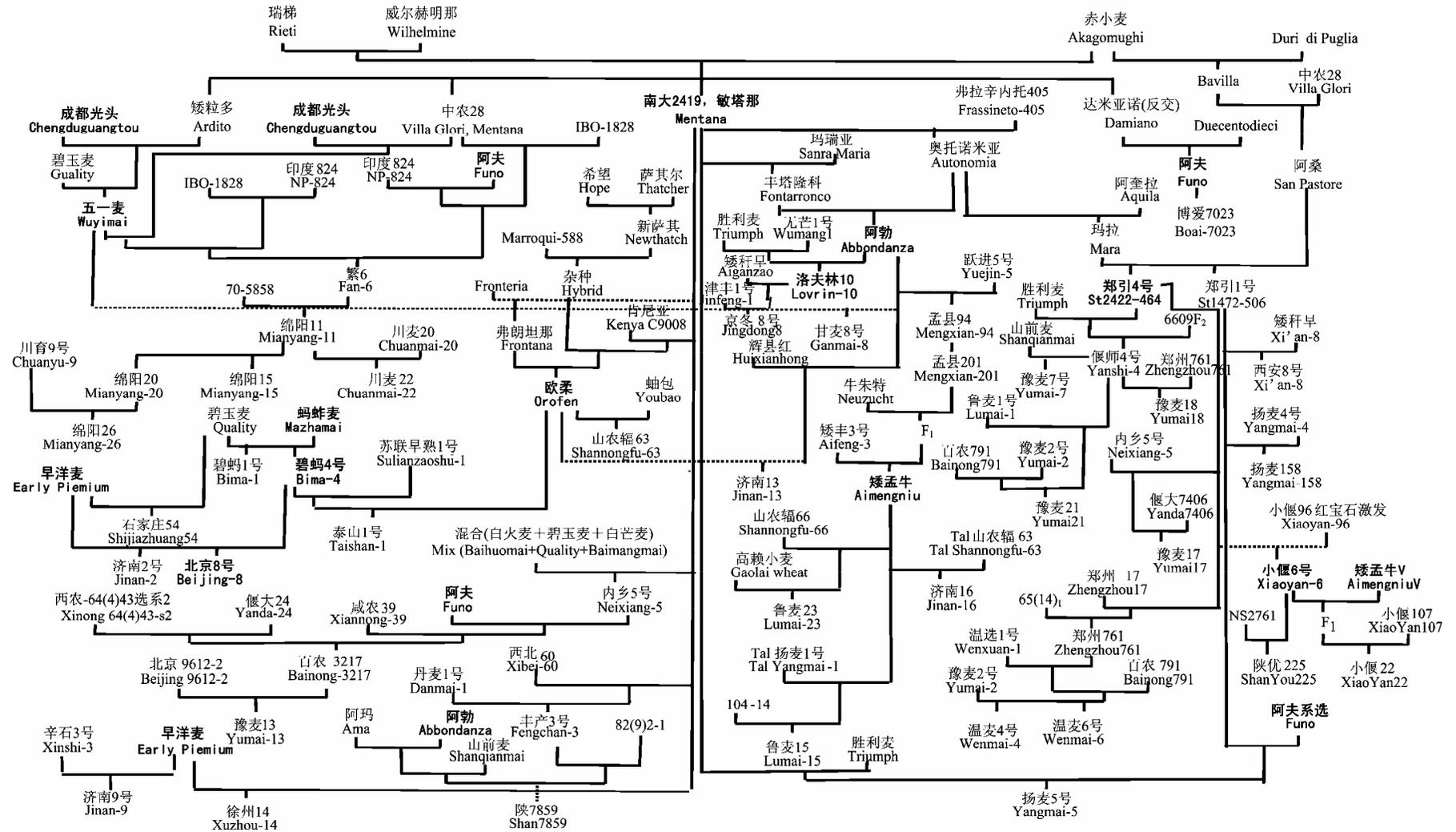


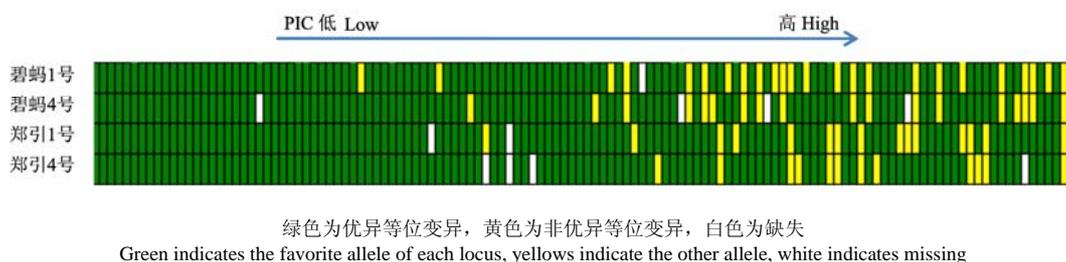
图3 中国大面积推广小麦品种及育种骨干(重要)亲本的系谱图^[7,10,18]

Fig. 3 The pedigree sketch of wheat varieties cultivated in large scale and their founder genotypes

表 2 骨干亲本在 481 个 SSR 位点的遗传距离

Table 2 Genetic distance among different founder genotypes at 481 loci

	1	2	3	4	5	6	9	10	23	48	53	62	68
1	0.0000												
2	0.6974	0.0000											
3	0.4756	0.5862	0.0000										
4	0.5988	0.5649	0.5545	0.0000									
5	0.6075	0.4839	0.6075	0.5859	0.0000								
6	0.5265	0.6976	0.5446	0.6031	0.6427	0.0000							
9	0.5297	0.6208	0.4310	0.5837	0.6568	0.5806	0.0000						
10	0.6610	0.4946	0.5877	0.6381	0.4948	0.6250	0.6367	0.0000					
23	0.5503	0.6233	0.5098	0.5948	0.5760	0.6081	0.5926	0.5704	0.0000				
48	0.6876	0.5834	0.6090	0.6345	0.5842	0.6377	0.6461	0.4496	0.5690	0.0000			
53	0.4888	0.5340	0.5505	0.5898	0.5808	0.6531	0.5077	0.6008	0.5886	0.6484	0.0000		
62	0.4938	0.6361	0.4727	0.6755	0.6269	0.5707	0.4784	0.6087	0.5584	0.6279	0.5742	0.0000	
68	0.5388	0.5564	0.5384	0.6844	0.5940	0.5872	0.5284	0.5633	0.5756	0.5785	0.5721	0.4895	0.0000

图 4 碧蚂 1 号、碧蚂 4 号及郑引 1 号、郑引 4 号在 $PIC < 0.4$ 位点的等位变异组成分析Fig. 4 Allele components at loci with $PIC < 0.4$ of BM-1, BM-4 and St1472-506, St2422-464

合的骨干亲本含有的优势等位变异数多于大面积推广品种，育成年代较早的碧蚂 1 号、碧蚂 4 号组（20 世纪 50 年代中至 60 年代初）拥有的优势等位变异数少于育成年代较晚的郑引 1 号、郑引 4 号组（20 世纪 70 年代）。

3 讨论

3.1 种质遗传基础的拓宽是育种工作的基础

作物的驯化和育种是现代文明之基础，也是造成遗传侵蚀（genetic erosion）的主要因素^[19-20]。以往的研究也发现中国半个多世纪的育种，使小麦品种的遗传基础日趋狭窄，拓宽遗传基础是十分必要和迫切的^[21]。本研究通过 SSR 标记，比较了小麦育成品种中大面积推广品种和育种骨干亲本间的遗传关系及相互之间的遗传组成差异，研究结果表明，既为育种骨干亲本，又被大面积推广利用的小麦品种，相对其它品种具有更高的遗传异质性（图 1-A），从全基因组水平来看，育种骨干亲本相互之间的遗传差异大于所有材料之间的平均值。PCO 分析表明，13 份育种亲本都有

自己独特的辐射方向，且呈排斥趋势（图 1-B），表明根据育种历史总结出来的骨干亲本，各具特色，相互之间的遗传距离较大。另外，南大 2419 推出 20 年后，作为其后代的阿勃和其姊妹系达米亚诺衍生的阿夫能成为新一代骨干亲本，除自身产量及抗病性比较突出外，还可能与它们和南大 2419 之间已经产生了足够大的异化有关。已有的骨干亲本之间遗传关系较远，这一历史事实也给我们以很大的启示，即突破性材料的创造，首先应在拓宽遗传基础上下功夫，才能使小麦扭转产量徘徊的局面。

3.2 种质创新是育种取得突破的前提

关键种质的发现、创造和利用，是育种工作取得突破的基础（图 2）。例如，80 年代前后作为骨干亲本利用的矮孟牛在短短 26 年内就育成了 13 个小麦品种，其中 4 个品种的年种植面积超过了一千万亩^[22]。从图 2 也可看出，矮孟牛及其后代单独聚成一类，而且与其它品种的遗传关系较远，是小麦育种材料的一次突破。矮孟牛是在高水平上将矮秆与多抗、高产、熟期适中这些难以结合的育种目标性状融为一体，克

服了矮秆常与晚熟、早衰、多病、高产性能差相联系的技术难题,同时,具有配合力好、遗传传递力强、含有利显性基因多等良好的遗传特点,这样就有利于高产、稳产新品种的选育^[22]。矮孟牛的创新是种内具有突出优点的“偏材”、“良材”相结合的典型。

种质的创新还需扩大到利用人工合成种、地方品种及野生近缘植物,挖掘隐藏其中的优异基因。目前的品种审定要求参试品种比对照增产 3%~5%,而在多年区域实验中川麦 42 的产量比对照增加 20%左右,是最近几年西南地区育成的突破性品种^[23],该品种产量的重大突破就是源于硬粒小麦-节节麦人工合成种(SynCD768/SW3243//川 6415)的利用。因此,资源创新应作为育种工作的重要组成部分,发掘小麦野生近缘植物及人工合成种中的优异基因具有重要意义^[24]。目前,小麦核心种质和微核心种质的建立为资源创新奠定了良好的材料基础^[25],QTL 高代回交体系的建立为利用微核心种质、人工合成种及野生四倍体小麦,创造突破性育种材料提供了成熟的方法体系^[19-20,26]。

3.3 骨干亲本与新品种选育

骨干亲本容易出品种的原因,可从育种家亲本选配原则中得知一二。庄巧生^[7]根据国内外长期育种实践总结出来的亲本选择经验:用于杂交的两个亲本品(材料),其综合性状水平应该尽可能的高或好;两亲本的平均值(如能量化)应尽可能的高或好;两亲本不能有共同的缺点;两亲本的互补性要强;两亲本性(特别是产量构成因素)的一般配合力要好。如何从基因组水平来理解和认识呢?从图 1 可看出,不同的小麦骨干亲本之间遗传关系比较远,各具有自己的特色,而且新一代骨干亲本的形成往往建立在原有的骨干亲本基础之上(图 3)。表现在性状上可能是一份育种材料除了综合性状比较好(骨干亲本传递给新一代骨干亲本的性状)以外,必须有自己非常优异的性状(平均值非常高),是某个性状上的偏材;同时,只有与其它材料遗传关系相对较远,与其它材料互补的等位基因才比较多,提高了理想基因型出现的机会,表现为一般配合力比较高。另外,从同一组合骨干亲本和大规模品种的遗传组成看,骨干亲本拥有的优势等位变异比大规模推广品种的多,非优势等位变异往往出现在遗传多样性比较高的位点上(即非关键位点)(图 4)。虽然优势等位变异对某个性状来说并不都是优异等位变异,但它们在驯化和育种双重选择中被高频保留(正向选择),对物种自身是重要的、或对人类是有益的^[1,17,27-28],更多的优势等位基

因表现在性状上可能是优良性状多,不良性状少。另外,新品种遗传组成与骨干亲本有更高的相似性,而不是双亲的平均值,这与我们以往的认识有较大的差距(待发表)。解析育种家选择亲本性在基因组水平留下的“足迹”,可为将来小麦的分子设计育种奠定良好的基因组学基础^[1,29-30]。

4 结 论

中国小麦大面积推广品种绝大部分是骨干亲本的后代,老的骨干亲本往往是新一代骨干亲本的奠基者;从基因组水平来讲,足够的遗传异质性是骨干亲本之基础。因此,挖掘人工合成种、地方品种、野生近缘植物中隐藏的优异基因,拓宽遗传基础,对小麦育种和生产具有重要的现实意义和长远的战略意义,应作为育种工作的重要组成部分。

References

- [1] 张学勇,董依平,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, Ge H M, Wang L F, Li Bin, Dong Y C, Li Z S. Hitchhiking effect mapping: a new approach for discovering agronomic important genes. *Agricultural Sciences in China*, 2007, 6(3): 255-264.
- [2] Manifesto M M, Schlatter A R, Hopp H E, Suarez E Y, Dubcovsky J. Quantitative evaluation of genetic diversity in wheat germplasm using molecular markers. *Crop Science*, 2001, 41: 682-690.
- [3] Reif J C, Zhang P, Dreisigacker S, Warburton M L, Ginkel M V, Hoisington D, Bohn M, Melchinger A E. Wheat genetic diversity trends during domestication and breeding. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 110: 859-864.
- [4] Paull J G, Chalmers K J, Karakousis A, Kretschmer J M, Manning S, Langridge P. Genetic diversity in Australian wheat varieties and breeding material based on RFLP data. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 96: 435-446.
- [5] Huang X Q, Borner A, Roder M S, Ganai M W. Assessing genetic diversity of wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm using microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 105: 699-707.
- [6] Balfourier F, Roussel V, Strelchenko P, et al. A worldwide bread wheat core collection arrayed in a 384-well plate. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 114: 1265-1275.
- [7] 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.

- Zhuang Q S. *Chinese Wheat Improvement and Pedigree Analysis*. Beijing: China Agricultural Press, 2003. (in Chinese)
- [8] 王珊珊, 李秀全, 田纪春. 利用 SSR 标记分析小麦骨干亲本“矮孟牛”及衍生品种(系)的遗传多样性. *分子植物育种*, 2007, 5(4): 485-490.
- Wang S S, Li X Q, Tian J C. Genetic diversity of main parent of wheat “Ai meng niu” and its pedigree on SSR markers. *Molecular Plant Breeding*, 2007, 5(4): 485-490. (in Chinese)
- [9] 李振声. “小偃麦”系列品种选育及其衍生品种. 李家洋. 李振声论文集, 北京: 科学出版社, 2007: 78.
- Li Z S. Breeding of “Xiaoyan” series varieties and their descendents. Li J Y. *Thesis Florilegium of Li Zhen Sheng*. Beijing: Science Press, 2007: 78. (in Chinese)
- [10] 王江春, 胡延吉, 余松烈, 王振林, 刘爱峰, 王洪刚. 建国以来山东省小麦品种及其亲本的亲缘系数分析. *中国农业科学*, 2006, 39(4): 664-672.
- Wang J C, Hu Y J, Yu S L, Wang Z L, Liu A F, Wang H G. Relationship coefficient analysis among winter wheat varieties and their parents in Shandong province after liberation. *Agricultural Sciences in China*, 2006, 39(4): 664-672. (in Chinese)
- [11] Devos K M, Gale M D. The use of random amplified polymorphic DNA marker in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 1992, 84: 567-572.
- [12] Rohlf F J. NTSYS-pc: Numerical taxonomy and multivariate analysis system, Version 2. 1. NY: Exeter Software, 2000.
- [13] Liu K, Muse S V. PowerMarker: Integrated analysis environment for genetic marker data. *Bioinformatics*, 2005, 21(9): 2128-2129.
- [14] Tamura K, Dudley J, Nei M, Kumar S. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution*, 2007, 24: 1596-1599.
- [15] Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Science of USA*, 1973, 70: 3321-3323.
- [16] Schlötterer C. A microsatellite-based multilocus screen for the identification of local selective sweeps. *Genetics*, 2002, 160: 753-763.
- [17] Schlötterer C. Hitchhiking mapping-functional genomics from the population genetics perspective. *Trends in Genetics*, 2003, 19(1): 32-38.
- [18] 金善宝. 中国小麦品种及系谱分析, 北京: 中国农业出版社, 1983.
- Jin S B. *China Wheat Varieties and Their Pedigree*. Beijing: China Agricultural Press, 1983. (in Chinese)
- [19] Tanksley S D, McCouch S R. Seed bank and molecular maps: Unlocking genetic potential from the wild. *Science*, 1997, 277: 1063-1066.
- [20] Zamir D. Improving plant breeding with exotic genetic libraries. *Nature Review Genetics*, 2001, 2: 983-989.
- [21] 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*, 2005, 35: 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*, 2005, 35: 408-415. (in Chinese)
- [22] 李晴祺. 冬小麦种质创新与评价利用. 济南: 山东科学技术出版社, 1998.
- Li Q Q. *Creation, Evaluation and Utilization of Winter Wheat Germplasm*. Jinan: Shandong Science & Technology Press, 1998. (in Chinese)
- [23] 廖杰, 魏会廷, 李俊, 杨玉敏, 曾云超, 彭正松, 杨武云. 川麦 42 遗传背景中人工合成小麦导入位点的 SSR 标记检测. *作物学报*, 2007, 33(5): 703-777.
- Liao J, Wei H T, Li J, Yang Y M, Zeng Y C, Peng Z S, Yang W Y. Detection of the introgression loci of synthetic hexaploid wheat in wheat cultivar chuanmai 42 by SSR markers. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(5): 703-777. (in Chinese)
- [24] Zamir D. Plant breeders go back to nature. *Nature Genetics*, 2008, 40: 269-270.
- [25] 郝晨阳, 董玉琛, 王兰芬, 游光霞, 张洪娜, 盖红梅, 贾继增, 张学勇. 我国普通小麦核心种质的构建及遗传多样性分析. *科学通报*, 2008, 53(8): 908-915.
- Hao C Y, Dong Y C, Wang L F, You G X, Zhang H N, Ge H M, Jia J Z, Zhang X Y. Genetic diversity and construction of core collection in Chinese wheat genetic resources. *Chinese Science Bulletin*, 2008, 53(8): 1518-1526.
- [26] Liu S B, Zhou R H, Dong Y C, Li P, Jia J Z. Development, utilization of introgression lines using a synthetic wheat as donor. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112: 1360-1373.
- [27] Wright S I, Gaut B. Molecular population genetics and the search for adaptive evolution in plants. *Molecular Biology and Evolution*, 2004, 22: 506-519.
- [28] Doebley J F, Gaut B S, Smith B D. The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, 2006, 127: 1309-1321.
- [29] Buntjer J B, Sørensen A P, Peleman J D. Haplotype diversity: the link between statistical and biological association. *Trends in Plant Science*, 2005, 10: 466-471.
- [30] Takeda S, Matsuoka M. Genetic approaches to crop improvement: responding to environmental and population changes. *Nature Reviews Genetics*, 2008, online doi: 10.1038/nrg2342.

(责任编辑 于 竞)