DOI: 10.3724/SP.J.1006.2013.00238

应用 SSR 分子标记分析小麦品种(系)的遗传重组

李小军 冯素伟 李 淦 董 娜 陈向东 宋 杰 茹振钢*

河南科技学院小麦中心 / 河南省高校作物分子育种重点开放实验室, 河南新乡 453003

摘 要: 为了解小麦品种形成中亲本基因组的遗传重组和遗传保留区段的分布特点, 对周麦 18 和百农 AK58 及其衍生品系共 23 个材料进行了全基因组 SSR 扫描分析。遗传重组分析表明, 单交组合的平均重组数(12.3)低于回交组合(13.9); 染色体 4A、5A、7A、1B、3B、4B、7B、1D、2D、3D、5D、6D 和 7D 重组发生较多, 其余染色体重组相对较少, 染色体的中间区段与远端区段重组数相当, 分别为 6.1 和 6.0。子代间基因组比较发现, 一些染色体区段成为重组的多发区, 如 5D 的 gwm358–wmc357、6D 的 cfd49–barc196、7A 的 wmc158–barc23 和 7B 的 gwm274–gwm146 区段, 分别有 35、19、15 和 14 次重组。分析亲本传递给子代的染色体区段, 发现子代继承亲本的遗传区段在 14~29 个, 每个区段涉及 2~8 个多态性位点, 大的遗传区段主要分布于 4A、5A、5B、5D 和 7D 染色体。以上基因组区域的关联性状是进一步研究的重点。

关键词: 小麦; 遗传重组; 染色体区段; SSR

Genetic Recombination in Wheat Using SSR Markers

LI Xiao-Jun, FENG Su-Wei, LI Gan, DONG Na, CHEN Xiang-Dong, SONG Jie, and RU Zhen-Gang*

Center of Wheat Breeding, Henan Institute of Science and Technology / Key Discipline Open Laboratory on Crop Molecular Breeding of Henan Institute, Xinxiang 453003, China

Abstract: To understand the characteristics of inheritance and recombination of parental chromosome fragments in wheat progenies, we screened the genomes of 23 genotypes derived from Zhoumai 18 and Bainong AK58 with 340 SSR markers covering the whole wheat genome, together with the parents. The average recombination frequency in cultivars from single-cross was 12.3, which was smaller than that in cultivars from single backcross (13.9). Recombination mostly occurred on chromosomes 4A, 5A, 7A, 1B, 3B, 4B, 7B, 1D, 2D, 3D, 5D, 6D, and 7D. The distal and central chromosomal regions had similar frequencies of recombination which were 6.1, and 6.0, respectively. Some chromosomal regions were hot in recombination, such as marker intervals gwm358–wmc357 on chromosome 5D, cfd49–barc196 on chromosome 6D, wmc158–barc23 on chromosome 7A, and gwm274–gwm146 on chromosome 7B, with 35, 19, 15, and 14 recombination events, respectively. The analysis for inheritance of large linkage blocks indicated that large chromosome fragments inherited from one parent varied from 14 to 29 in each derivative, with 2–8 consecutive and informative SSR loci in a fragment. These large fragments were mainly distributed on chromosomes 4A, 5A, 5B, 5D, and 7D, which might harbor genes controlling important agronomic traits.

Keywords: Wheat; Genetic recombination; Chromosomal fragment; SSR

利用品种间杂交组配选育新品种是小麦育种的主要途径。据不完全统计, 1949—2000 年我国生产上应用的优良品种超过 2000 个, 其中约 70%通过品种间杂交育成。这些小麦品种中约 197 个源自 88 个杂交组合, 同一组合衍生的姊妹系品种有 2~5 个^[1]。如蚂蚱麦/碧玉麦组合衍生出碧蚂 1 号、碧蚂 2 号和

碧蚂 4 号等品种, 其中碧蚂 1 号年播种面积达 600 万公顷, 碧蚂 4 号成为育种的骨干亲本。因此, 小麦杂交品种中亲本遗传物质如何重组、是否存在重组热点及衍生于相同组合的品种重组是否一致, 这些都是值得探讨的问题。

国内外学者已对小麦^[2-3]、玉米^[4-5]、大麦^[6]和大

本研究由国家科技支撑计划项目(2011BAD07B02), 河南省重大科技专项(111100110100)和国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2009AA101102)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 茹振钢, E-mail: rzgh58@sohu.com

第一作者联系方式: E-mail: lxj227@yahoo.com.cn

Received(收稿日期): 2012-07-30; Accepted(接受日期): 2012-10-09; Published online(网络出版日期): 2012-12-11.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20121211.1739.022.html>

豆^[7]等作物从系谱追踪和遗传贡献率等多个角度进行了亲缘关系和遗传关系分析,但遗传重组和世代间遗传保留区段的报道很少。研究表明,连锁群上遗传重组发生的位置和频率不是随机的,存在重组热点^[8-13]。一般情况下,着丝粒附近的染色体区段重组较少,而基因富集区是重组的多发区段^[14]。Säll 和 Nilsson^[15]在 2 个大麦 DH 群体中发现不同染色体间和染色体内重组的发生是随机的,但该结论有一定的局限性,因为 DH 群体并未经过育种选择,与育成品种存在差异。Lorenzen 等^[16]用 89 个 RFLP 标记分析了 21 个单交和 5 个回交大豆品种的遗传重组,发现回交子代的重组数高于单交组合,大豆品种的重组数呈正态分布,连锁群的远端区段重组发生多于中间区段。秦君等^[17]对我国大豆品种绥农 14 及其系谱亲本的遗传多样性和重组率分析发现,每个连锁群上的重组数不同,但连锁群上中间区段与远端区段的重组率无显著差异。

本研究选用分布于小麦 21 对染色体上的 340 对 SSR 标记,分析当前小麦育种重要亲本及其衍生品系的遗传构成,旨在明确亲本基因组区段在衍生后代的遗传重组及遗传保留区段的分布特点,为揭示杂交品种形成的遗传学基础及选育小麦新品种提供信息。

1 材料与方法

1.1 供试材料

选用周麦 18 和百农 AK58 的 18 个衍生品系,其中 5 个系为单交组合,来自周麦 18/百农 AK58;其他系为回交组合,分别来自周麦 18/百农 AK58//百农 AK58 (6 个系)和 YN001/百农 AK58//百农 AK58 (7 个系)。亲本周麦 18 (内乡 185/周麦 9 号)和百农 AK58 均是目前我国黄淮南部麦区大面积种植品种,百农 AK58 自 2005 年国家审定以来累计种植面积达 900 万公顷。18 个衍生后代均为近年育成的新品系,其中一些品系较当前河南省区试对照品种周麦 18 显著增产。2011—2012 年度于河南科技学院试验田种植 18 个衍生品系及周麦 18、内乡 185、百农 AK58 和周麦 9 号 4 个亲本,每小区 6 行,行长 8 m,行距 23 cm,每公顷 225 万基本苗。

1.2 SSR 标记分析

取每个基因型 5~10 个单株等量叶片混合,用 CTAB 法提取 DNA^[18]。按我们已报道的 PCR 反应体系和程序进行扩增^[3],扩增产物经 8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳分离,硝酸银染色。选用覆盖小麦全

基因组的 340 对 SSR 引物,其中 A、B 和 D 基因组分别有 109、92 和 119 对,还有 20 个位点未整合到连锁图上。SSR 引物序列来自 GrainGenes2.0 (<http://wheat.pw.usda.gov/>),由北京赛百盛基因技术有限公司合成。SSR 扩增带型在相同迁移率位置上有带记为 1,无带记为 0,形成 0-1 数据矩阵。

1.3 系谱遗传关系的计算方法

遗传贡献率和多态性信息含量(polymorphism information content, PIC)用如下公式计算。利用 NTSYS-pc2.1 软件^[19]计算品种间的遗传距离,并利用 Neighbor-joining 程序中的 UPGMA 法进行聚类分析。

$$\begin{aligned}\lambda_a &= (S_{ai} - S_{bi}) / (1 - S_{ab}^2), \\ \lambda_b &= (S_{bi} - S_{ai} \cdot S_{ab}) / (1 - S_{ab}^2)^{[5]}; \\ H &= 1 - \sum_{j=1}^k P_j^{2[20]}.\end{aligned}$$

式中, λ_a 和 λ_b 分别为亲本 a 和 b 对后代 i 的贡献率, S_{ai} 和 S_{bi} 分别为亲本 a 和 b 与后代 i 的标记相似性, S_{ab} 是亲本 a 和 b 的标记相似性。标记相似性为 2 个品种共有条带数占扩增总条带数的比例^[21]; H 为某位点的多态性信息含量, k 为某位点的等位基因总数, P_j 为第 j 个等位变异的频率。

1.4 重组率的计算方法

根据 Somers 等^[22]报道的小麦遗传图谱中各染色体上的标记顺序,按照 Lorenzen 等^[16]的方法计算各连锁群上发生的重组数。在分析重组时,只考虑父、母本之间表现多态的位点,如果某品种 2 个连续的位点分别来自父母本,就认为在这 2 个位点之间发生了重组。同时将连锁群划分为远端区段和中间区段,将具有多态性的标记区段,以遗传距离 50% 划为中间区段,两端的 25% 分别划分为两端区段。如果重组发生在某一区段赋值为 1,重组发生在两个区段之间赋值为 0.5,重组发生在 3 个片段之间赋值为 0.33。采用 GGT2.0 软件 (<http://www.dpw.wau.nl/pv/pub/ggt/>) 绘制遗传连锁图。

2 结果与分析

2.1 供试品种的遗传关系

在 340 个 SSR 标记中,238 个(70.0%)表现多态性。多态性引物共扩增出 629 个等位变异,每个位点 1~13 个,平均 2.64 个;多态性信息含量 0~0.88,平均 0.35。UPGMA 聚类结果与品种间亲缘关系有较好的一致性(图 1)。23 个材料首先被划分为 2 个类群,第 1 类群包括百农 AK58 及其衍生的 13 个子代,

图 1 利用 Neighbour-joining 方法的 UPGMA 聚类图

Fig. 1 Neighbor-joining dendrogram of 23 accessions based on unweighted pair-group method using arithmetic averages (UPGMA)

A、B 和 C 系列品系分别来自周麦 18/百农 AK58、周麦 18/百农 AK58//百农 AK58 和 YN001/百农 AK58//百农 AK58。

Line series A, B, and C were derived from Zhoumai 18/Bainong AK58, Zhoumai 18/Bainong AK58//Bainong AK58, and YN001/Bainong AK58//Bainong AK58, respectively.

表明百农 AK58 对这些后代相对于另外 2 个亲本有较大的遗传贡献;第 2 类群以周麦 18、周麦 9 号及其衍生的 5 个子代为主,说明在品种改良期间,周麦 18 的相关性状可能是这些后代选择的主要目标。

2.2 亲本的遗传贡献率

在单交组合(品种周麦 18 和品系 A1~A5)中,单个亲本对子代的遗传贡献率为 0.20~0.51,内乡 185 对周麦 18 的贡献率最小,且与理论值(0.50)偏差最大;除 1 个衍生系外,其他基因型的父本遗传贡献率均高于母本。在回交组合(品系 B1~B6 和 C1~C7)中,子代的父本遗传贡献率为 0.58~0.66,均低于理论值(0.75);母本的遗传贡献率为 0.18~0.28,与理论值(0.25)相当。SSR 标记检测的品种间遗传距离与遗传贡献率相反,亲本对后代的遗传贡献越大,两者的遗传距离越小(表 1)。

2.3 亲本对子代遗传物质的传递

周麦 18 及其他 18 个衍生系中双亲的 SSR 位点数为 111~160,杂合位点数为 1~14 个,除 2 个品系外,来自父本的遗传物质均多于母本;周麦 18 中检测到 32 个与父母本均不相同的等位变异,占全部位点数的 13.5%,仅有 1 个杂合位点(表 2)。

2.4 亲本基因组区段在子代的遗传重组

在所有子代中,周麦 18 和 C7 的重组数最多,均为 20;A1 的重组数最少,重组率仅为 8.3%。回交组合的平均重组数(13.9)高于单交组合(12.3),但二者的重组率相当(表 3)。进一步分析重组在 21 个小麦连锁群的分布(表 4 和图 2),发现 5D 染色体上重组最多,4D 染色体上没有检测到重组,这可能主要与 4D 上多态性引物较少有关。4A、5A、7A、1B、3B、4B、7B、1D、2D、3D、6D 和 7D 染色体出现的重组数大于 11.0,而其他染色体上的重组数均少于 7.0。染色体的中间区段与远端区段重组数相当,分别为 6.1 和 6.0。

一些染色体区段为重组多发区,如 5D 的 gwm358-wmc357 区段(58 cM)有多达 35 次重组,6D 的 cfd49-barc196 区段(51 cM)有 19 次重组,7A 的 wmc158-barc23 区段(71 cM)有 15 次重组,7B 的 gwm274-gwm146 区段(72 cM)有 14 次重组,1D 的 cfd61-gwm642 区段(49 cM)和 3D 的 gwm645-gdm72 区段(27 cM)各有 13 次重组,4B 的 wmc657-wmc238 区段(2 cM)有 11 次重组,5A 的 wmc110-wmc577 区段(13 cM)有 10 次重组。

表 1 亲本对后代的遗传贡献率
Table 1 Percentage of genetic contribution from parents to their progeny

基因型 Genotype	理论值 Theoretical value		SSR 检测结果 Result from SSR markers		遗传距离 Genetic distance	
	λ_a	λ_b	λ_a	λ_b	g_a	g_b
单交组合 Single cross						
周麦 18 Zhoumai 18	0.50	0.50	0.20	0.51	0.62	0.28
A1	0.50	0.50	0.45	0.41	0.25	0.31
A2	0.50	0.50	0.39	0.48	0.31	0.27
A3	0.50	0.50	0.39	0.50	0.31	0.25
A4	0.50	0.50	0.37	0.45	0.34	0.30
A5	0.50	0.50	0.39	0.44	0.34	0.30
回交组合 Single backcross						
B1	0.25	0.75	0.26	0.62	0.41	0.17
B2	0.25	0.75	0.27	0.59	0.40	0.21
B3	0.25	0.75	0.25	0.60	0.45	0.20
B4	0.25	0.75	0.26	0.61	0.42	0.18
B5	0.25	0.75	0.23	0.63	0.45	0.19
B6	0.25	0.75	0.28	0.58	0.42	0.20
C1	0.25	0.75	0.21	0.63	0.51	0.21
C2	0.25	0.75	0.20	0.64	0.53	0.20
C3	0.25	0.75	0.20	0.61	0.55	0.21
C4	0.25	0.75	0.21	0.61	0.53	0.22
C5	0.25	0.75	0.18	0.66	0.56	0.18
C6	0.25	0.75	0.19	0.64	0.57	0.20
C7	0.25	0.75	0.20	0.63	0.56	0.18

a 和 b 分别代表母本和父本。Female and male parents are represented by “a” and “b”, respectively.

表 2 亲本对后代传递的遗传位点
Table 2 SSR loci in progenies inherited from parents

基因型 Genotype	母本位点 Loci of female parent		父本位点 Loci of male parent		相同位点 ²⁾ Consistent loci ²⁾		不相同位点 ³⁾ Inconsistent loci ³⁾		杂合位点 Heterozygous loci	
	数量 Number	比例 ¹⁾ Rate ¹⁾ (%)	数量 Number	比例 Rate (%)	数量 Number	比例 Rate (%)	数量 Number	比例 Rate (%)	数量 Number	比例 Rate (%)
Zhoumai 18	38	16.0	91	38.2	76	31.9	32	13.5	1	0.4
A1	57	24.0	58	24.4	103	43.3	9	3.8	11	4.6
A2	49	20.6	62	26.1	103	43.3	10	4.2	14	5.9
A3	49	20.6	66	27.7	105	44.1	8	3.4	10	4.2
A4	50	21.0	65	27.3	100	42.0	15	6.3	8	3.4
A5	55	23.1	58	24.4	101	42.4	12	5.0	12	5.0
B1	31	13.0	88	37.0	105	44.1	5	2.1	9	3.8
B2	34	14.3	79	33.2	104	43.7	11	4.6	10	4.2
B3	33	13.9	85	35.7	101	42.4	11	4.6	8	3.4
B4	35	14.7	84	35.3	105	44.1	6	2.5	8	3.4
B5	24	10.1	88	37.0	106	44.5	7	2.9	13	5.5
B6	33	13.9	79	33.2	104	43.7	14	5.9	8	3.4
C1	41	17.2	116	48.7	65	27.3	10	4.2	6	2.5
C2	42	17.7	118	49.6	62	26.1	12	5.0	4	1.7
C3	42	17.7	115	48.3	58	24.4	16	6.7	7	2.9
C4	42	17.7	116	48.7	59	24.8	12	5.0	9	3.8
C5	33	13.9	121	50.8	65	27.3	12	5.0	7	2.9
C6	34	14.3	123	51.7	64	26.9	13	5.5	4	1.7
C7	37	15.6	122	51.3	64	26.9	9	3.8	6	2.5
Total	759	16.8	1734	38.4	1650	36.5	224	5.0	155	3.4

¹⁾ 占 238 个多态性位点数的比例; ²⁾ 后代与 2 个亲本具有相同扩增带型的位点; ³⁾ 后代与 2 个亲本扩增带型均不相同的位点。

¹⁾ Ratio of the loci number to 238 polymorphic markers; ²⁾ Locus with identical banding pattern between progeny and parents; ³⁾ Locus with banding pattern differing from that of both parents.

表 3 子代与亲本的多态性位点及重组数
Table 3 Numbers of polymorphic loci between parents and recombinations

基因型 Genotype	重组数 Number of recombination	多态性位点 Number of polymorphic loci	重组率 Rate of recombination (%)
单交组合 Single cross			
周麦 18 Zhoumai 18	20	106	18.9
A1	8	96	8.3
A2	9	96	9.4
A3	9	96	9.4
A4	11	96	11.5
A5	17	96	17.7
平均 Average	12.3		12.5
回交组合 Single backcross			
B1	12	96	12.5
B2	13	96	13.5
B3	15	96	15.6
B4	12	96	12.5
B5	10	96	10.4
B6	12	96	12.5
C1	16	128	12.5
C2	18	128	14.1
C3	15	128	11.7
C4	15	128	11.7
C5	11	128	8.6
C6	12	128	9.4
C7	20	128	15.6
平均 Average	13.9		12.4

表 4 染色体上两端与中间区段重组数
Table 4 Recombination occurred in the end and central regions of wheat chromosomes

染色体 Chromosome	远端重组 Recombination at distal region	中间重组 Recombination at central region	差异 Difference
1A	4.0	3.0	1.0
2A	0.5	2.5	-2.0
3A	1.0	0	1.0
4A	10.0	3.0	7.0
5A	13.0	2.0	11.0
6A	4.3	0.7	3.7
7A	10.0	11.0	-1.0
1B	6.5	4.5	2.0
2B	1.0	1.0	0
3B	11.0	1.0	10.0
4B	1.5	11.5	-10.0
5B	6.0	0	6.0
6B	2.0	2.0	0
7B	10.2	3.8	6.3
1D	4.0	9.0	-5.0
2D	8.0	5.0	3.0
3D	5.0	16.0	-11.0
4D	0.0	0	0
5D	13.0	24.0	-11.0
6D	7.5	18.5	-11.0
7D	10.0	8.0	2.0
平均 Average	6.1	6.0	0.1

(图 2)

(图 2)

图 2 遗传重组在 21 条染色体上的分布

Fig. 2 Distribution of genetic recombination on 21 wheat chromosomes

连锁群右边的竖线表示重组发生的位置, 一条竖线代表一次重组。

The vertical lines on the right of linkage groups indicate regions with recombination.

The number of lines represents the frequency of recombination on this locus.

4 种组合衍生后代的遗传重组情况表现不同。周麦 18 的遗传重组数为 20, 染色体 1A、5A、7A、4B 和 5D 各有 2 次重组; A1 姊妹系平均重组数为 10.80, 染色体 2D 和 5D 重组较多, 分别有 7 次和 9 次重组; B1 姊妹系平均重组数为 12.33, 染色体 4A、5D 和 6D 分别有 11、11 和 10 次重组; C1 姊妹系平均重组数为 15.29, 主要位于染色体 3D、5D、6D、7A、1D 和 3B, 分别有 15、15、12、12、11 和 9 次重组。进一步比较同一组合衍生后代的重组情况, 发现这些材料在一些特定染色体区段发生了相同的重组。如 A1 姊妹系在 4B 的 wmc657-wmc238 (2 cM) 和 7B 的 gwm274-gwm577 (59 cM) 区段均发生了重组, B1 姊妹系在 4A 的 wmc617-barc170 (14 cM)、4B 的 wmc657-wmc238 (2 cM) 和 5D 的 cfd29-wmc357 (14 cM) 区段均发生了重组, C1 姊妹系在 7A 的 barc174-barc23 (8 cM)、1D 的 cfd61-cfd72 (25 cM)、5D 的 gwm358-wmc318 (3 cM) 和 6D 的 cfd49-cfd13 (21 cM) 区段均发生了重组。

2.5 亲本在子代保留的遗传区段

周麦 18 及其他 18 个衍生系中, 继承亲本的染

色体区段数为 14~29 个, 每个染色体区段涉及 2~8 个多态性位点, 其中 B2、B3、B4 和 B6 在 3B 的 8 个 SSR 位点(gwm533.1-gwm247 区段, 136 cM)均来自百农 AK58, 是包含遗传位点最多的染色体区段。

周麦 18 及其他 18 个衍生系共形成 399 个遗传连锁群, 有 256 个连锁群包含 5 个或 5 个以上的多态性位点。在 69 个连锁群上, 亲本的遗传物质表现大片段遗传的特点(子代在连续 5 个或 5 个以上 SSR 位点源自同一亲本), 这些染色体区段长度在 15~136 cM 之间, 平均长度为 66 cM, 主要分布于 4A、5A、5B、5D 和 7D 染色体。如在 4A 的 wmc617-wmc722 (71 cM) 区段, 有 11 个子代在该区段的 5 个标记均来自双亲中的一个, 其中 A1、A2、A3 和 A4 是源自周麦 18 的遗传区段, 而 C1 的 7 个姊妹系是源自百农 AK58 的遗传区段。同样, 相同组合衍生姊妹系继承亲本的遗传区段也存在一定的相似性。如 B1、B2、B3、B4 和 B5 在 6A 的 wmc256-gwm427 (53 cM) 区段的 5 个位点均源自百农 AK58, C1、C2、C3、C4 和 C5 在 5A 的 gwm415-wmc577 (87 cM) 区段的 6 个位点也都来自百农 AK58 (表 5)。

表 5 子代继承亲本的染色体区段
Table 5 Chromosomal fragments inherited from a single parent

基因型 Genotype	染色体 Chromosome										
	1A	4A	5A	6A	1B	3B	5B	7B	2D	5D	7D
Zhoumai 18							7 (84)				
A1		5 (71) ^a					5 (15)	5 (31)			5 (63)
A2		5 (71)	6 (84)				5 (15)	5 (31)			
A3		5 (71)	6 (84)				7 (93)	5 (31)			
A4		5 (71)						5 (31)			
B1			5 (71)	5 (53)		5 (81)				6 (37)	
B2			5 (71)	5 (53)		8 (136)				5 (29)	
B3				5 (53)		8 (136)			6 (78)	5 (29)	
B4				5 (53)		8 (136)			6 (78)	5 (29)	
B5			5 (71)	5 (53)		6 (105)		5 (73)		5 (29)	
B6						8 (136)				5 (29)	
C1		5 (71)	6 (87)		5 (71)				6 (59)		6 (57)
C2		5 (71)	6 (87)		5 (71)		7 (84)				
C3	7 (58)	5 (71)	6 (87)		5 (71)		5 (16)				5 (52)
C4		5 (71)	6 (87)				5 (16)				6 (57)
C5		5 (71)	6 (87)		5 (71)						7 (64)
C6		5 (71)			5 (71)		7 (84)				7 (64)
C7		5 (71)		5 (49)						5 (51)	6 (57)

染色体区段指连续 5 个或 5 个以上 SSR 位点来自一个亲本, 括号内数据为染色体区段的长度(cM)。
Chromosomal fragment refers to the regions involved at least 5 SSR loci from the same parent. A number in the parenthesis is the size (cM) of the chromosomal region.

3 讨论

作物育种是一个将双亲的优异及互补基因通过杂交重组而聚集到同一基因型中, 并通过人工选择使优良性状稳定遗传的过程, 这也是选育具有超亲性状优良品种的理论基础。韩俊等^[23]分析小麦骨干亲本胜利麦和燕大1817 对后代衍生品种有重要贡献的基因组区段在染色体上的分布, 发现后代品种中存在燕大1817 和胜利麦重要基因组区段的重组, 这些区段均存在影响光周期反应的 *Ppd-1D* 和矮秆基因 *Rht8* 以及多个影响产量性状的 QTL。本研究也发现一些亲本在后代的遗传重组区段涉及的农艺性状与其自身特点相一致。例如, 亲本百农 AK58 具有矮秆、分蘖成穗多、根系活力及抗寒性强等优点, 亲本 YN001 主要表现大穗、大粒和抗病性好等特性; 研究表明 1D 染色体的 wmc216 位点区域有控制千粒重及分蘖数的基因/QTL^[24], 而本研究结果也显示两亲本的遗传成分在该区域发生重组, 并传递至 4 个衍生系(C1、C2、C3 和 C4)。对于亲本在后代遗传的较大基因组区段, Lorenzen 等^[16]认为它们是与优良性状相关的重要保留区段。所以, 研究这些基因

组区段的分布特点对揭示杂交品种形成的遗传学基础有重要意义, 同时也为小麦重要性状基因/QTL 的精细定位及杂交后代的分子标记选择提供重要的理论依据。

Lorenzen 等^[16]发现 21 个单交和 5 个回交组合的大豆品种平均重组数分别为 5.2 和 8.0, 均低于我国大豆品种的重组数(14.3)^[17]。本研究发现小麦品种的平均重组数明显较高(13.4), 单交组合的重组数(12.3)低于回交组合(13.9)。有研究表明, 大豆品种连锁群的远端区段重组数(5.24)多于中间区段(3.31)^[16], 我国大豆品种连锁群上远端区段的重组数(23.18)略高于中间区段重组数(22.16)^[17]。而我们发现小麦连锁群远端区段重组数(6.1)与中间区段重组数(6.0)基本相当, 这可能与物种间重组率差别很大^[25]及所用群体^[26]、品种或标记类型不同^[17]等有关。

大量研究已表明, 大豆^[16]、玉米^[9]、拟南芥^[8]、酵母^[10]和人类^[11]的基因组上存在重组热点, 如玉米 *α1* 基因内的 377 bp 区段^[14]、大豆 G 连锁群的一个 56 cM 区段^[16]。Jiang 等^[27]发现高频率重组区段中的 GC 序列重复对提高重组率有重要作用。本研究也发

现一些染色体区段为重组的多发区, 如 5D 的 gwm358–wmc357、6D 的 cfd49–barc196、7A 的 wmc158–barc23 和 7B 的 gwm274–gwm146 等区段。另外, Lorenzen 等^[16]在大豆中发现亲本的遗传区段在基因组上并不是随机的, 其中 D、F 和 G 连锁群上分别有 170、130 和 113 cM 在一些品种中呈区段遗传; Li 等^[28]、韩俊等^[23]和袁园园等^[29]在小麦骨干亲本中也检测到在衍生活代遗传的重要基因组区段。在本研究中, 小麦亲本遗传的大基因组区段主要分布于 4A、5A、5B、5D 和 7D 染色体。

Bernardo^[30]研究表明, 单交后代亲本的遗传贡献率在 0.26~0.74 之间, 一次回交后代中回交亲本和供体亲本的遗传贡献率分别在 0.53~0.91 和 0.09~0.47 之间, 本研究利用 SSR 标记估计的亲本遗传贡献率, 获得了相似结果; 同时我们还发现, 不同组合及同一组合衍生子代间亲本遗传贡献率存在一定差异, 单交组合中周麦 18 及 4 个姊妹衍生系的父本遗传贡献率均高于母本, 回交组合中 13 个子代的父本遗传贡献率均低于理论值, 而母本的遗传贡献率与理论值基本相当。这可能是育种选择的结果。

本研究中 λ_a 与 λ_b 之和在 0.71~0.88 之间变异, 并不等于 1, 说明子代中存在与亲本不相同的 SSR 位点。这一现象在其他研究中也曾报道过, 如秦君等^[7]利用 SSR 标记解析大豆品种绥农 14 与其亲本间的遗传关系, 发现 λ_a 和 λ_b 之和在 0.745~0.898 之间。Bernardo 等^[5]利用 SSR 和 RFLP 标记分析 13 个玉米自交系的遗传组成, 发现 λ_a 和 λ_b 之和分别在 0.99~1.00 和 0.91~0.95 之间。

4 结论

明确了小麦重要亲本周麦 18 和百农 AK58 及其衍生活代的遗传重组和遗传保留区段的分布。染色体 4A、5A、7A、1B、3B、4B、7B、1D、2D、3D、5D、6D 和 7D 重组发生较多, 染色体的中间区段与远端区段重组数相当, 但一些区段成为重组的多发区。子代继承亲本的大遗传区段主要位于 4A、5A、5B、5D 和 7D 染色体。以上基因组区域的关联性状是进一步研究的重点。

References

- [1] Zhuang Q-S(庄巧生). Chinese Wheat Improvement and Pedigree Analysis (中国小麦品种改良及系谱分析). Beijing: China Agriculture Press, 2003 (in Chinese)
- [2] Wang Q-Z(王庆专), Yuan Y-Y(袁园园), Cui F(崔法), Zhao

- C-H(赵春华), Du B(杜斌), Zhang J-T(张景涛), Wang H-G(王洪刚). Genetic differentiation analysis on the wheat backbone parent Bima No.4 and its four sib-lines. *Mol Plant Breed* (分子植物育种), 2009, 7(6): 1100–1105 (in Chinese with English abstract)
- [3] Li X-J(李小军), Hu T-Z(胡铁柱), Li G(李淦), Jiang X-L(姜小苓), Feng S-W(冯素伟), Dong N(董娜), Zhang Z-Y(张自阳), Ru Z-G(茹振钢), Huang Y(黄勇). Genetic analysis of broad-grown wheat cultivar Bainong AK58 and its sib lines. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2012, 38(3): 436–446 (in Chinese with English abstract)
- [4] Bernardo R, Murigneux A, Maisonneuve J P, Johnsson C, Karaman Z. RFLP-based estimates of parental contribution to F₂- and BC₁-derived maize inbreds. *Theor Appl Genet*, 1997, 94: 652–656
- [5] Bernardo R, Romero-Severson J, Ziegler J, Hauser J, Joe L, Hookstra G, Doerge R W. Parental contribution and coefficient of coancestry among maize inbreds: pedigree, RFLP, and SSR data. *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 552–556
- [6] Sjakste T G, Rashal I, Röder M S. Inheritance of microsatellite alleles in pedigrees of Latvian barley varieties and related European ancestors. *Theor Appl Genet*, 2003, 106: 539–549
- [7] Qin J(秦君), Li Y-H(李英慧), Liu Z-X(刘章雄), Guan R-X(关荣霞), Zhang M-C(张孟臣), Chang R-Z(常汝镇), Li G-M(李广敏), Ma Z-Y(马峙英), Qiu L-J(邱丽娟). Genetic relationship among parents of elite soybean (*Glycine max*) cultivars Suinong 14 pedigree revealed by SSR markers. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2008, 41(12): 3999–4007 (in Chinese with English abstract)
- [8] Drouaud J, Camilleri C, Bourguignon P Y, Canaguier A, Berard A, Vezon D, Giancola S, Brunel D, Colot V, Prum B, Quesneville H, Mézard C. Variation in crossing-over rates across chromosome 4 of *Arabidopsis thaliana* reveals the presence of meiotic recombination “hot spots”. *Genome Res*, 2006, 16: 106–114
- [9] Fu H H, Zheng Z W, Dooner H K. Recombination rates between adjacent genic and retrotransposon regions in maize vary by 2 orders of magnitude. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 1082–1087
- [10] Petes T D. Meiotic recombination hot spots and cold spots. *Nat Rev Genet*, 2001, 2: 360–369
- [11] Myers S, Bottolo L, Freeman C, McVean G, Donnelly P. A fine-scale map of recombination rates and hotspots across the human genome. *Science*, 2005, 310: 321–324
- [12] Ptak S E, Hinds D A, Koehler K, Nickel B, Patil N, Ballinger D G, Przeworski M, Frazer K A, Paabo S. Fine-scale recombination patterns differ between chimpanzees and humans. *Nat Genet*, 2005, 37: 429–434
- [13] Kauppi L, Jasin M, Keeney S. Meiotic crossover hotspots contained in haplotype block boundaries of the mouse genome. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 13396–13401
- [14] Xu X, Hsia A P, Zheng L, Nikolau B, Schanable P. Meiotic recombination break points resolve at high rates at the 5' end of a maize coding sequence. *Plant Cell*, 1995, 7: 2151–2161
- [15] Säll T, Nilsson N O. Crossover distribution in barley analysed

- through RFLP linkage data. *Theor Appl Genet*, 1994, 89: 211–216
- [16] Lorenzen L L, Lin S F, Shoemaker R C. Soybean pedigree analysis using map-based molecular markers: recombination during cultivar development. *Theor Appl Genet*, 1996, 93: 1251–1260
- [17] Qin J(秦君), Jiang C-X(姜成喜), Liu Z-X(刘章雄), Fu Y-S(付亚书), Guan R-X(关荣霞), Chen W-Y(陈维元), Li Y-H(李英慧), Zhang M-C(张孟臣), Jing Y-L(景玉良), Chang R-Z(常汝镇), Qiu L-J(邱丽娟). Genetic diversity and recombination of Soybean cultivar Suinong 14 and its pedigree. *Hereditas (遗传)*, 2006, 28(11): 1421–1427 (in Chinese with English abstract)
- [18] Murray M G, Thompson W F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. *Nucl Acids Res*, 1980, 8: 4321–4325
- [19] Rohlf F J. NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System, Version 2.10. Exeter Software, New York, 2002
- [20] Powell W, Morgante M, Andre C, Hanafey M, Vogel J, Tingey S, Rafalski A. The comparison of RFLP, RAPD, AFLP and SSR (microsatellite) markers for germplasm analysis. *Mol Breed*, 1996, 2: 225–238
- [21] Sneath P H A, Sokal R R. Numerical Taxonomy. San Francisco: Freeman, 1973
- [22] Somers D J, Isaac P, Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 1105–1114
- [23] Han J(韩俊), Zhang L-S(张连松), Li J-T(李静婷), Shi L-J(石丽娟), Xie C-J(解超杰), You M-S(尤明山), Yang Z-M(杨作民), Liu G-T(刘广田), Sun Q-X(孙其信), Liu Z-Y(刘志勇). Molecular dissection of core parental cross “Triumph/Yanda1817” and its derivatives in wheat breeding program. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2009, 35(8): 1395–1404 (in Chinese with English abstract)
- [24] Li S, Jia J, Wei X, Zhang X, Li L, Chen H, Fan Y, Sun H, Zhao X, Lei T, Xu Y, Jiang F, Wang H, Li L. An intervarietal genetic map and QTL analysis for yield traits in wheat. *Mol Breed*, 2007, 20: 167–178
- [25] Singh N D, Aquadro C F, Clark A G. Estimation of fine-scale recombination intensity variation in the *white-echinus* interval of *D. melanogaster*. *J Mol Evol*, 2009, 69: 42–53
- [26] Fearnhead P, Smith N G C. A novel method with improved power to detect recombination hotspots from polymorphism data reveals multiple hotspots in human genes. *Am J Hum Genet*, 2005, 77: 781–794
- [27] Jiang H, Li N, Gopalan V, Zilversmit M M, Varma S, Nagarajan V, Li J, Mu J, Hayton K, Henschen B, Yi M, Stephens R, McVean G, Awadalla P, Wellems T E, Su X. High recombination rates and hotspots in a *Plasmodium falciparum* genetic cross. *Genome Biol*, 2011, 12: R33
- [28] Li X J, Xu X, Yang X M, Li X Q, Liu W H, Gao A N, Li L H. Genetic diversity among a founder parent and widely grown wheat cultivars derived from the same origin based on morphological traits and microsatellite markers. *Crop Pasture Sci*, 2012, 63: 303–310
- [29] Yuan Y-Y(袁园园), Wang Q-Z(王庆专), Cui F(崔法), Zhang J-T(张景涛), Du B(杜斌), Wang H-G(王洪刚). Specific loci in genome of wheat milestone parent Bima 4 and their transmission in derivatives. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2010, 36(1): 9–16 (in Chinese with English abstract)
- [30] Bernardo R. Best linear unbiased prediction of maize single-cross performance given erroneous inbred relationships. *Crop Sci*, 1996, 36: 862–866