

小麦 RIL 群体第一部分同源群染色体遗传多样性与偏分离分析

安 梅¹ 杨德龙¹ 栗孟飞¹ 张国宏² 李 唯¹

(1. 甘肃省干旱生境作物学重点实验室, 甘肃农业大学 生命科学技术学院, 甘肃 兰州 730070;

2. 甘肃省农业科学院 旱地农业研究所, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 为了明确小麦第一同源群染色体的遗传多样性, 用小麦重组近交系群体(RIL) (Q9086 × 陇鉴 19) 108 个株系为材料, 利用 SSR 标记对小麦第一同源群进行遗传多样性和偏分离分析。结果表明, 97 对 SSR 引物在 RIL 群体亲本间筛选具有多态性标记 23 对, 多态性频率 1B(30.30%) > 1A(28.57%) > 1D(10.34%)。在 RIL 群体中检出 107 个等位位点有多态性, 每个引物可扩增出 2 ~ 10 个位点, 平均 4.65 个。每个位点多态信息含量(PIC) 在 0.326 ~ 0.880 之间, PIC 值 1B(0.709) > 1A(0.534) > 1D(0.498)。株系间遗传相似系数(GS) 在 0.40 ~ 0.96 之间。通过聚类可将 RIL 群体分为九大类。亲本基因型在群体中的分离比例为 1:1.13。通过 χ^2 检测, 有 15 个 SSR 标记表现为偏分离($P < 0.05$), 偏分离频率为 65.2%, 其中, 有 7 个标记偏向父本陇鉴 19, 8 个标记偏向母本 Q9086, 6 个标记偏分离在 1A 上, 7 个偏分离在 1B 上, 2 个分布在 1D 上。

关键词: 小麦; RILs 群体; SSR; 遗传多样性; 偏分离

中图分类号: S512.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7091(2012)04-0073-07

Segregation Distortion and Genetic Diversity in Homoeologous Group 1 of Wheat RIL Population

AN Mei¹, YANG De-long¹, LI Meng-fei¹, ZHANG Guo-hong², LI Wei¹

(1. Gansu Provincial Key Lab of Aridland Crop Science, College of Life Science and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2. Dryland Farm Institute, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China)

Abstract: To know better the genetic diversity in homoeologous group 1 of wheat, a recombinant inbred line (RIL) population derived from a cross between two winter wheat cultivars, Longjian 19 and Q9086, was used to study the segregation distortion and the genetic diversity in homoeologous group 1 of wheat by SSR marker. The results showed that twenty three pairs of SSR markers selected in 97 pairs of SSR primers were polymorphic between two parents. The polymorphic frequency in different chromosomes of homoeologous group 1 presented 1B(30.30%) > 1A(28.57%) > 1D(10.34%). Total of 107 polymorphic markers were identified in RIL population with a range from 2 to 10 and a mean of 4.65 per each SSR primer. Polymorphism information content(PIC) ranged from 0.326 to 0.880 with 1B(0.709) > 1A(0.534) > 1D(0.498). Genetic similarity coefficient(GS) ranged from 0.40 to 0.96. According to SSR polymorphic markers, the RIL could be divided into nine subgroups. The ratio of parental genotypes was segregated into 1:1.13 in RIL population. Total of 15 SSR markers showed the significantly segregation distortion($P < 0.05$) with 65.2% of segregation frequency by Chi-square test, favoring either the marker alleles of male parent Longjian 19(7 SSR markers) or female parent Q9086(8 SSR markers). Among these segregated SSR markers, six segregated markers was distributed on chromosome 1A, seven markers on 1B and two on 1D.

收稿日期: 2012-05-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(30960195); 教育部科学技术研究重点项目(211183); 甘肃省农牧厅生物技术专项(GNW-2008-40); 甘肃省科技支撑计划项目(1104NKCA095)

作者简介: 安 梅(1986-), 女, 甘肃兰州人, 在读硕士, 主要从事小麦遗传多样性研究。

通讯作者: 杨德龙(1975-), 男, 甘肃靖远人, 副教授, 博士, 主要从事作物抗旱生理与分子生物学研究。

李 唯(1955-), 男, 甘肃成县人, 教授, 博士, 主要从事作物抗旱逆境生理研究。

Key words: Wheat; RIL population; SSR; Genetic diversity; Segregation distortion

普通小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是典型的异源六倍体植物 ($2n = 6x = 42$) , 共有 A、B 和 D 3 个基因组 , 每个基因组由 7 个部分同源染色体群组成 , 其基因组约为 16 000 Mb/1C; 其中 , 占 80 % 以上的重复 DNA 随机分布于小麦的整个基因组中 , 且存在较大的遗传变异^[1]。如果从小麦各个染色体组进行有关遗传多样性、基因定位及基因与重要抗逆和农艺的关联分析 , 可更好地发掘和利用有益基因 , 拓宽小麦的遗传变异基础 , 并且为栽培选育抗逆、高产、优质小麦提供理论依据^[2]。

遗传多样性是进行小麦遗传改良的重要基础。随着高精度和高通量分子生物学技术在作物遗传改良研究中的利用 , 人们发现在小麦种间和种内的遗传多样性中蕴藏着可促进小麦产量、品质或环境适应性提高的巨大潜力^[3-6]。研究表明 , 小麦第一部分同源群染色体上具有丰富的遗传变异 , 存在许多控制重要性状的基因 , 大量的 RFLP、AFLP、SSR^[7-8]、DArT^[9] 等标记和控制小麦重要农艺性状 (如株高、产量相关性状等^[4 8-12]) , 抗逆性状 (如抗旱性^[12-14]、抗光氧化性^[15]、抗病性^[16-18] 等) 的 QTL 已被定位在 1A、1B 和 1D 相应的染色体区段上 , 甚至在某些标记区间形成了 QTL 热点区域或主效 QTL 区 , 这对于小麦新基因/标记发掘、基因功能预测和验证具有重要作用。因此 , 基于小麦庞大的基因组特性 , 加速开展小麦不同遗传背景材料或后代群体的遗传多样性研究 , 有利于发掘小麦第一部分同源群染色体上更多的遗传信息 , 对于小麦分子遗传改良具有重要意义。

本研究利用抗旱性强的冬小麦品种陇鉴 19 与水地高产品种 Q9086 杂交 , 通过一粒传创建的 F_8 重组近交系群体 (Recombinant Inbred Lines , RIL) 中的 108 个株系为供试材料 , 以小麦第一部分同源群染色体上的 97 对 SSR 标记分析 RILs 第一部分同源染色体的遗传多样性和偏分离特点 , 初步评价该群体遗传变异特征 , 为下一步遗传连锁图谱构建、QTL 定位奠定基础 , 同时为小麦抗旱分子遗传改良提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

利用抗旱性强的冬小麦品种陇鉴 19 与水地高产品种 Q9086 杂交 , 通过一粒传创建的 F_8 重组近交系群体 (RIL) 中的 108 个株系为供试材料 , 群体内

各株系间变异广泛 , 株系内遗传稳定。群体 2 个亲本在抗旱性上遗传差异较大 , 陇鉴 19 是甘肃省农科院旱农所以济南 2 号 × 秦麦 4 号有性杂交多年选育而成的新品种 , 是甘肃省第 1 个大面积应用的抗旱北移冬小麦新品种 , 抗旱性强、耐瘠薄、对水肥反应不敏感。Q9086 是从西北农林科技大学引进的品系 , 对水肥反应敏感 , 尤其是灌浆期对水分反应敏感。

1.2 SSR 标记分析

取供试材料幼苗叶片 , 采用酚-氯仿法提取小麦基因组 DNA。SSR 引物均来源于 <http://wheat.pw.usda.gov> , 分布在小麦 1A (35 对) 、1B (33 对) 和 1D (29 对) 染色体上的共 97 对 SSR 引物。采用 20 μ L PCR 反应体系 (2.0 μ L 10 × PCR Buffer , 1.4 μ L 25 mmol/L $MgCl_2$, 1.6 μ L 2.5 mmol/L dNTP , 0.16 μ L 5 U/ μ L Tag 酶 , 2 μ L 40 ng/ μ L DNA , 2.5 μ L 2 μ mol/L 引物 , 10.34 μ L ddH₂O) 。PCR 扩增程序: 94℃ 预变性 3 min , 94℃ 变性 1 min , 退火温度在 50 ~ 60℃ 之间 , 根据不同引物调整退火温度 , 以退火温度 52℃ 为例 , 72℃ 1.5 min , 共 35 个循环; 72℃ 延伸 10 min。扩增产物经 95℃ 变性 5 min 后采用 6% 变性聚丙烯酰胺凝胶电泳分离 , 采用快速 DNA 银染法进行显色^[19]。

1.3 数据统计分析

利用 SSR 标记电泳带型来划分 RIL 群体的基因型 , 与父本陇鉴 19 相同的带型标记为 0 , 与母本 Q9086 相同的带型标记为 1 , 缺失或模糊的带型均标记为 9 , 建立 1 ρ 型二元数据矩阵 , 计算品种间的遗传相似系数 (GS) , 根据 GS 值按不加权重对群算术平均法 (UPGMA) 进行遗传相似性聚类分析。计算 SSR 标记的多态性含量 (PIC) , $PIC = 1 - \sum f_i^2$, f_i 为第 i 个引物的等位位点的频率^[20]。将父母本带型观测结果按孟德尔分离的理论比率 (1 : 1) 进行 χ^2 测验 , 推断被检测标记位点是否存在偏分离 , 并对照亲本基因型确定偏分离的方向。以上数据分析利用 DPS V 7.05 软件和 NTSYS-PC2.1 软件完成。

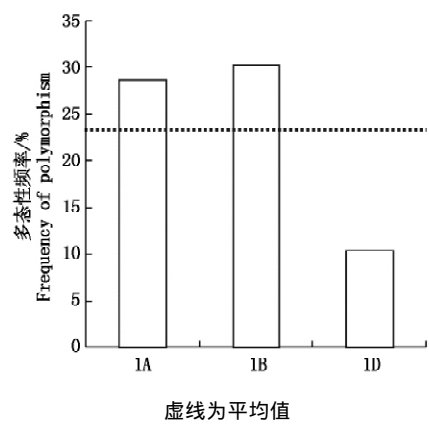
2 结果与分析

2.1 SSR 标记多态性

来源于小麦第一部分同源染色体上的 97 对 SSR 引物在 RIL 群体亲本间进行多态性筛选 , 最终筛选出具有多态性且带型清晰的 SSR 标记共 23 对 , 平均多态性频率为 23.71% , 但不同染色体上

SSR 标记的多态性频率有显著差异,多态性频率最高的是 1B 达 30.30%;1A 次之,为 28.57%;而 1D 最低,仅为 10.34%(图 1)。在小麦 RIL 群体中 23 对 SSR 引物均能扩增出多态性条带,其大小在 100~300 bp 之间。从表 1 可以看出,在小麦 RIL 群体 108 个株系中共检出 138 个位点,其中 107 个等位位点(30 个/1A,65 个/1B,12 个/1D)有多态性,占 77.53%,每个引物可扩增出 2~10 个位点,平均每个引物产生 4.65 个等位位点。检测到等位位点最多的是位于 1B 染色体上的 Xwmc44 和 Xwmc694,均检测到 10 个等位位点。所有 SSR 标记在第一部分同源群上多态信息含量(PIC)在 0.326(Xwmc329/1D)~0.880(Xwmc44/1B)之间变化,平均 PIC 最高的为 1B 染色体,达 0.709,1D 最低,为 0.498。因此,从筛选的 23 对 SSR 标记在小麦 RIL 群体第一部分同源群染色体上多态性可以看出,1B 染色体上

具有较高的遗传多样性,而 1D 染色体上遗传多样性较低。



虚线为平均值
Dotted line was the mean of frequency of polymorphism of SSR markers

图 1 小麦第一部分同源群 SSR 标记在亲本间的多态性频率
Fig. 1 Frequency of polymorphism(%) of SSR markers on wheat homologous group 1 between two parents

表 1 SSR 标记的多态性
Tab. 1 Polymorphism of SSR markers

引物 Primers	染色体 Chromosome	多态性位点数 Polymorphic loci	总位点数 Total loci	多态信息含量 PIC
Xgwm99	1A	4	4	0.618
Xgwm357	1A	2	3	0.538
Xwmc120	1A	2	3	0.602
Xwmc59	1A	2	4	0.417
Xgwm164	1A	3	6	0.564
Xgwm497	1A	5	6	0.684
Xwmc93	1A	3	4	0.632
Xgwm136	1A	4	9	0.421
Xgwm666	1A	3	3	0.500
Xwmc333	1A	2	6	0.364
Total/Mean		30/3	48/1.6	-/0.534
Xgwm33	1B	9	11	0.705
Xgwm131	1B	7	9	0.729
Xgwm268	1B	4	6	0.546
Xgwm582	1B	3	6	0.581
Xgwm264	1B	8	8	0.822
Xwmc367	1B	3	5	0.721
Xwmc694	1B	10	10	0.853
Xwmc44	1B	10	10	0.880
Xwmc269	1B	8	9	0.788
X bare131	1B	3	4	0.463
Total/Mean		65/6.5	78/7.8	-/0.709
Xgwm337	1D	6	6	0.633
Xwmc673	1D	4	4	0.535
Xwmc329	1D	2	2	0.326
Total/Mean		12/4	12/4	-/0.498

2.2 聚类分析

利用 23 对 SSR 引物的多态性标记对小麦 RIL 群体的 108 个株系和 2 个亲本进行遗传相似性检

测,其遗传相似系数(GS)在 0.40~0.96 之间。其中,株系 56 与 57 的遗传相似系数最大,GS 为 0.96;株系 1 和 17 遗传相似系数最小,GS 为 0.40,其他株

系间的遗传相似系数均在二者之间,且 GS 在 0.70 ~0.90 范围内的 RIL 群体株系最多,两翼逐渐减少,近似正态分布(图 2)。通过聚类分析可将 RIL 群体及其亲本在欧氏距离为 0.41 处聚成 9 大类(图 3),聚为第 I 类的株系数最多,包括母本 Q9086 和 56 个株系,占总数的 53.27%;其次是第 VI, VII 类,各有 12 个株系,分别占总数的 11.21%,其中父本陇鉴 19 被聚类在第 VII 类内;第 II, III, IV, V 类,分别有 6, 9, 5 和 6 个株系;聚类株系数最少的是第 VIII 和 IX 类,分别仅为 2 个和 1 个。由此表明,小麦 RIL 群体双亲在第一部分同源染色体上的等位基因在其后代群体中得到广泛分离,甚至出现超亲分离与重组。

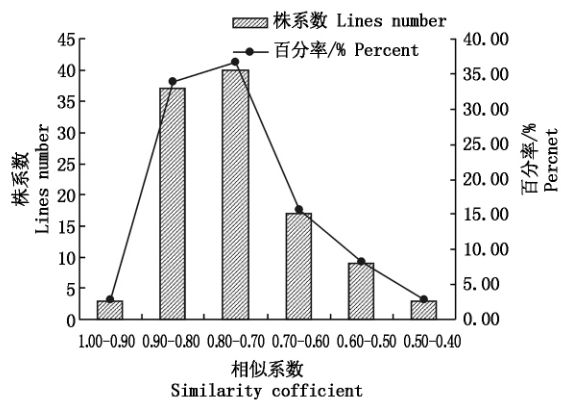


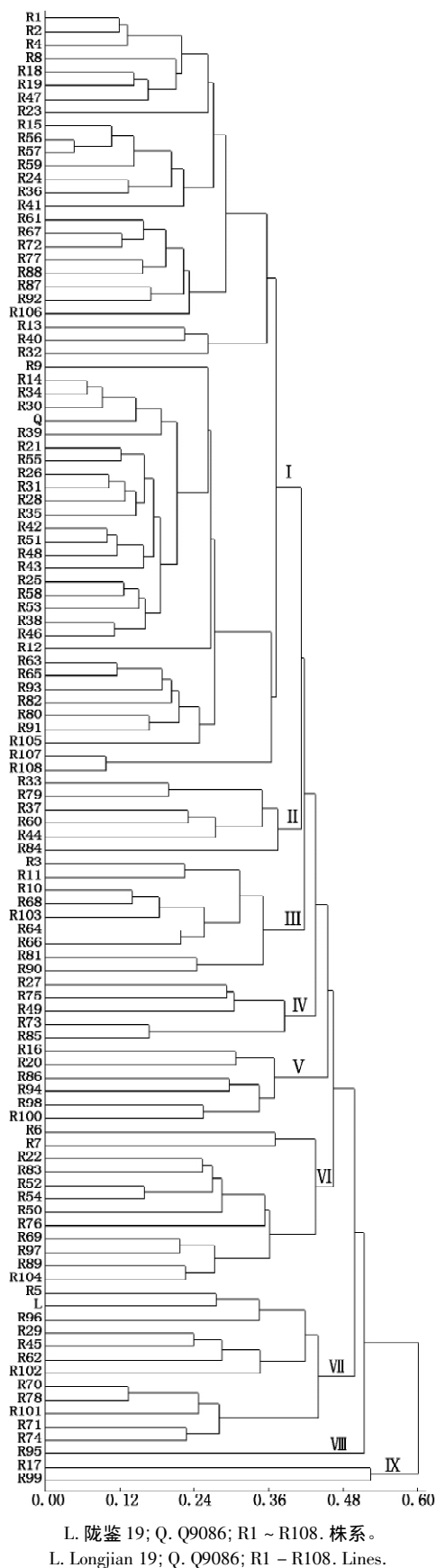
图 2 小麦 RIL 群体内遗传相似系数与株系频率分布
Fig. 2 Frequency distribution and genetic similarity coefficient among lines in RIL of wheat

2.3 群体标记基因型分布与偏分离分析

在 RIL 群体中,对来源于小麦第一部分同源染色体上的 23 对 SSR 引物的 107 个多态性标记位点的基因型分布,结果表明,每个位点基因型来源于母本 Q9086 的在 5.45% ~90.91% 之间,来源于父本陇鉴 19 的在 9.09% ~94.55% 之间。对 RIL 群体的所有株系在全部标记位点上双亲基因型的分析结果为,来源于母本 Q9086 的占 53.14%,来源于父本陇鉴 19 的占 46.86%,亲本基因型在群体中的分离比例为 1:1.13,接近于 1:1 的孟德尔理论分布比率。

对这 107 个标记进行 χ^2 检测(表 2),发现有 13 个标记表现为偏分离($P < 0.01$),偏分离频率为 56.5%;在 $P < 0.05$ 的水平上,有 15 个表现为偏分离,偏分离频率为 65.2%(表 2)。在 15 个偏分离标记中有 7 个(包括 4 个 SSR/1A 和 3 个 SSR/1B)偏向父本陇鉴 19,占偏分离标记位点数的 46.67%;其余 8 个标记(包括 2 个 SSR/1A、4 个 SSR/1B 和 2 个 SSR/1D)偏向母本 Q9086,占偏分离标记位点数的 53.33%。从染色体上看,6 个 SSR 标记偏分离在 1A 上,7 个偏分离在 1B 上,2 个分布在 2D 上,即偏分离的分布情况为 1B > 1A > 1D,这与标记多态性

位点变异相同。



L. 陇鉴 19; Q. Q9086; R1 ~ R108. 株系。
L. Longjian 19; Q. Q9086; R1 ~ R108. Lines.

图 3 小麦 RIL 群体聚类图
Fig. 3 Dendrogram of wheat RIL

3 讨论

分子标记是鉴定小麦种质资源亲缘关系的一条有效途径^[21],而利用分子标记技术开展携带有控制小麦重要性状基因^[4 8-18]的小麦第一部分同源群染色体上遗传多样性研究,有利于剖析小麦第一部分同源群染色体的遗传变异特征。本研究在来源于小麦第一部分同源染色体上的 97 对 SSR 引物中,有 23 对在 RIL 群体亲本间具有多态性,但不同染色体上 SSR 标记的多态性频率有显著差异,多态性频率最高的是 1B(30.30%),1A 次之(28.57%),而 1D 最低(10.34%),1A 和 1B 的遗传多态性是 1D 的 2~3 倍;从标记 PIC 值也体现出为 1B(0.709) > 1A(0.534) > 1D(0.498)。表明 1A 和 1B 染色体上具有较高的遗传多样性,而 1D 染色体上遗传变异较小。前人利用自然群体或作图群体在小麦整个基因组遗传多样性研究中也发现,普通小麦的遗传多样性十分贫乏^[22-23],普通栽培品种间的相似性高,有近 50% 的位点无多样性^[22];并且普通小麦的 A、B、D 这 3 个基因组中,B 组的遗传多样性较高^[22-25],其中尤以 2B、6B、7B 更高^[22],而 D 基因组的遗传多样性最差^[22 26]。由此说明,普通小麦 A、B 基因组,

尤其是 B 基因组在整个进化或人工选择育种过程中可能赋予了更多的遗传变异积累,来增加环境的适应性和提高产量与品质,而 D 基因组可能相对保守,引进变异较难。这些遗传变异特征对于小麦育种中如何引进新的遗传变异及杂优育种具有一定的指导意义。

选择遗传背景差异较大的小麦亲本,通过重组构建株系间遗传差异明显的作图群体是决定遗传连锁图谱中标记选择和标记密度的重要基础^[7-9 23 25]。本研究中,小麦 RIL 群体的各株系的遗传相似系数(GS)在 0.40~0.96 之间,且在 GS = 0.70~0.90 范围内的 RIL 群体株系最多,两翼逐渐减少,近似正态分布。在欧氏距离为 0.41 处可聚成 9 大类,第 I 类的株系数最多,占总数的 53.27%,母本 Q9086 被聚在该类群中,父本陇鉴 19 被聚类在第 VII 群中;而聚类株系数最少的是第 VIII、IX 类,分别仅为 2 个和 1 个。此外,亲本基因型在 RIL 群体中的分离比例为 1:1.13,接近于 1:1 的孟德尔理论分布比率。由此表明,小麦 RIL 群体双亲在第一部分同源染色体上的等位基因在其后代群体中得到广泛分离,甚至出现超亲分离与重组,其遗传组成结构适合遗传连锁图谱的构建。

表 2 小麦 RIL 群体偏分离标记的 χ^2 检测

Tab.2 Chi-square test for segregation distortion of markers in RIL population

标记 Markers	染色体 Chromosome	基因型 Genotypes			χ^2	偏分离方向 Direction of skewed
		A/A	B/B	Absence		
Xgwm99	1A	84	23	1	18.998**	陇鉴 19
Xgwm357	1A	86	22	0	20.788**	陇鉴 19
Xwmc120	1A	80	26	2	14.827**	陇鉴 19
Xgwm497	1A	80	28	0	13.289**	陇鉴 19
Xgwm582	1B	75	27	6	12.257**	陇鉴 19
Xwmc367	1B	73	34	1	7.387**	陇鉴 19
Xwmc694	1B	68	38	2	4.371*	陇鉴 19
Xwmc44	1B	16	90	2	29.612**	Q9086
Xwmc673	1D	24	79	5	22.243**	Q9086
Xwmc329	1D	15	82	11	27.297**	Q9086
Xgwm164	1A	21	87	0	16.128**	Q9086
Xwmc93	1A	31	76	1	9.942**	Q9086
Xgwm131	1B	37	68	3	4.741*	Q9086
Xgwm268	1B	21	82	5	20.178**	Q9086
Xgwm264	1B	21	86	1	21.830**	Q9086

注: * . $P < 0.05$ 显著性水平; ** . $P < 0.01$ 显著性水平。
Note: * . 0.05 significant level; ** . 0.01 significant level.

偏分离是指在一个分离群体中观察到的基因型比例偏离预期的孟德尔分离规律的现象^[27]。偏分离广泛存在于生物体中,是生物进化的主要动力之一。几乎所有类型的杂交分离群体都能发现偏分离现象^[28]。近年来,在水稻^[28-29]、玉米^[27]、大麦^[30]等

多种作物遗传图谱的构建过程中均发现了大量分子标记异常分离现象。在小麦中,分子标记偏分离现象在种间及品种间杂交分离群体均有报道^[31-33],但不同群体偏分离的特点不同。本研究以小麦旱地品种陇鉴 19 与水地高产品种 Q9086 杂交得到的 RIL

群体为材料,在 23 个 SSR 标记中,有 15 个表现为偏分离,频率为 65.20%,高于前人在其他小麦群体中报道的标记偏分离频率(11.85%~24.60%)^[33-35],可能与筛选到多态性 SSR 标记较少和该群体在第一部分同源染色体上遗传结构差异有关系。刘刚等^[33]认为,偏分离与群体类型和杂交组合的亲缘关系远近有较大关系。从偏分离的方向来看,有 53.33% 的标记偏向于母本 Q9086,46.67% 偏向父本陇鉴 19;从染色体上看,SSR 标记偏分离分布(1B>1A>1D)与多态性位点变异相同,说明在小麦第一部分同源群染色体上 SSR 标记多态性变异位点的多少可能与偏分离有密切关系。

参考文献:

- [1] Zhang L, Sun G, Yan Z *et al.* Comparison of newly synthetic hexaploid wheat with its donors on SSR products [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2007, 34(10): 939-946.
- [2] 于海霞,田纪春. 普通小麦 B 基因组的研究进展 [J]. *分子植物育种*, 2008, 6(4): 724-732.
- [3] 王兰芬, Balfourier F, 郝晨阳, 等. 欧洲与东亚小麦品种遗传多样性的比较分析 [J]. *中国农业科学*, 2007, 40(12): 2667-2678.
- [4] 魏添梅, 吕小平, 闵东红, 等. 小麦抗旱品种的遗传多样性分析及株高优异等位变异挖掘 [J]. *作物学报*, 2010, 36(6): 895-904.
- [5] 郝晨阳, 董玉琛, 王兰芬, 等. 我国普通小麦核心种质的构建及遗传多样性分析 [J]. *科学通报*, 2008, 53(8): 908-915.
- [6] 张嘉楠, 吕小平, 郝晨阳, 等. 北方冬麦区小麦抗旱种质资源遗传多样性分析 [J]. *植物遗传资源学报*, 2010, 11(3): 253-259.
- [7] Somers D J, Isaac P, Edwards K. A high-density wheat microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109: 1105-1114.
- [8] Quarrie S A, Steed A, Calestani C *et al.* A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring \times SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 110: 865-880.
- [9] 姚琴, 周荣华, 潘昱名, 等. 小麦品种偃展 1 号与品系早穗 30 重组自交系群体遗传连锁图谱构建及重要农艺性状的 QTL 分析 [J]. *中国农业科学*, 2010, 43(20): 4130-4139.
- [10] Su J, Zheng Q, Li H *et al.* Detection of QTLs for phosphorus use efficiency in relation to agronomic performance of wheat grown under phosphorus sufficient and limited conditions [J]. *Plant Science*, 2009, 176: 824-836.
- [11] 崔法, 赵春华, 鲍印广, 等. 冬小麦种质矮孟牛第一部分同源群染色体遗传差异分析 [J]. *作物学报*, 2010, 36(9): 1450-1456.
- [12] Wu X, Wang Z, Chang X *et al.* Genetic dissection of the developmental behaviours of plant height in wheat under diverse water regimes [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(11): 2923-2937.
- [13] Yang D, Jing R, Chang X *et al.* Identification of quantitative trait loci and environmental interactions for accumulation and remobilization of water-soluble carbohydrates in wheat (*Triticum aestivum* L.) stems [J]. *Genetics*, 2007, 176: 571-584.
- [14] Yang D, Jing R, Chang X *et al.* Quantitative trait loci mapping for chlorophyll fluorescence and associated traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2007, 49(5): 646-654.
- [15] Li H, Tong Y, Li B *et al.* Genetic analysis of tolerance to photo-oxidative stress induced by high light in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2010, 37: 399-412.
- [16] 黄清华, 景蕊莲, 吴新元, 等. 普通小麦白粉病成株抗性的 QTL 分析 [J]. *中国农业科学*, 2008, 41(8): 2528-2536.
- [17] Peng J H, Fahima T, Röder M S *et al.* Microsatellite high density mapping of the stripe rust resistance gene YrH52 region on chromosome 1B and evaluation of its marker assisted selection in the F₂ generation in wild emmer wheat [J]. *New Phytologist*, 2000, 146(1): 141-154.
- [18] Wang L F, Ma J X, Zhou R H *et al.* Molecular tagging of the yellow rust resistance gene Yr10 in common wheat [J]. *Euphytica*, 2002, 124(1): 71-73.
- [19] 许绍斌, 陶玉芬, 杨昭庆, 等. 简单快速 DNA 银染和胶保存方法 [J]. *遗传*, 2002, 24(3): 335-336.
- [20] Smith J S C, Chin E C L, Shu H *et al.* An evaluation of the utility of SSR loci as molecular markers in maize (*Zea mays* L.): comparisons with data from RFLPs and Pedigree [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, 95: 163-173.
- [21] Gupta P K, Rustgi S, Kulwal P L. Linkage disequilibrium and association studies in higher plants: Present status and future prospects [J]. *Plant Molecular Biology*, 2005, 57: 461-485.
- [22] 贾继增, 张正斌. 小麦 21 条染色体 RFLP 遗传多样性分析 [J]. *中国科学: C 辑*, 2000, 31(1): 13-21.
- [23] Liu Z H, Anderson J A, Hu J *et al.* A wheat intervarietal genetic linkage map based on microsatellite and target region amplified polymorphism markers and its utility for

- detecting quantitative trait loci [J]. Theoretical and Applied Genetics 2005 ,111: 782 – 794.
- [24] 郝晨阳,王兰芬,张学勇,等. 我国育成小麦品种的遗传多样性演变 [J]. 中国科学: C 辑 2005 35(5) : 408 – 415.
- [25] Röder M S ,Korzun V ,Wendehake K *et al.* A microsatellite map of wheat [J]. Genetics 1998 ,149: 2007 – 2023.
- [26] 郭小丽,刘冬成,罗 铮,等. 我国部分优质小麦品种遗传差异的 SSR 标记分析 [J]. 麦类作物学报 2004 , 24(1) : 1 – 5.
- [27] Lu H ,Romero-Severson J ,Bernardo R. Chromosomal regions associated with segregation distortion in maize [J]. Theoretical and Applied Genetics 2002 ,105: 622 – 628.
- [28] Xu Y ,Zhu L ,Xiao J *et al.* Chromosomal regions associated with segregation distortion of molecular markers in F_2 ,backcross ,doubled haploid ,and recombinant inbred populations in rice(*Oryza sativa* L.) [J]. Molecular Genetics and Genomics 1997 253: 535 – 545.
- [29] Matsushita S ,Iseki T ,Fukuta Y *et al.* Characterization of segregation distortion on chromosome 3 induced in wide hybridization between *indica* and *japonica* type rice varieties [J]. Euphytica 2003 ,134: 27 – 32.
- [30] Konishi T ,Yano Y ,Abe K. Geographic distribution of alleles at the *Ga2* locus for segregation distortion in barley [J]. Theoretical and Applied Genetics 1992 85: 419 – 422.
- [31] Blanco A ,Bellomo M P ,Cenci A *et al.* A genetic linkage map of durum wheat [J]. Theoretical and Applied Genetics 1998 97: 721 – 728.
- [32] Messmer M M ,Keller M ,Zanetti S *et al.* Genetic linkage map of a wheat spelt cross [J]. Theoretical and Applied Genetics 1999 98: 1163 – 1170.
- [33] 刘 刚,许盛宝,倪中福,等. 小麦 RIL 群体 SSR 标记偏分离的遗传分析 [J]. 农业生物技术学报 2007 ,15 (5) : 828 – 833.
- [34] Paillard S ,Schnurbusch T ,Winzeler M *et al.* An integrative genetic linkage map of winter wheat(*Triticum aestivum* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics 2003 , 107: 1235 – 1242.
- [35] 陈佳慧,兰进好,王 晖,等. 小麦 RIL 群体 SSR 分子标记偏分离的遗传分析 [J]. 麦类作物学报 2011 31 (3) : 407 – 410.