

小麦遗传多样性的研究进展

傅晓艺¹, 付艺伟², 刘桂茹³

(1. 石家庄市农业科学研究院, 河北 石家庄 050041; 2. 景县中学, 河北 景县 053500; 3. 河北农业大学 农学院, 河北 保定 071000)

摘要: 分别从形态学标记、细胞学标记、生化标记及 DNA 分子水平标记方面综述了小麦遗传多样性研究。并比较了每种标记的优缺点, 旨在为以后的小麦育种工作奠定良好的基础。

关键词: 小麦; 遗传多样性; 研究

中图分类号: S512.03 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7091(2008)增刊-0142-04

Advanced Research on Genetic Diversity of Wheat

FU Xiaoyi¹, FU Yiwei², LIU Guiru³

(1. Shijiazhuang Academy of Agriculture Science, Shijiazhuang 050041, China;

2. Jingxian Middle School, Jingxian 053500; 3. College of Agronomy, Agricultural University of Hebei, Baoding 071000, China)

Abstract: In this paper, genetic diversity in morphological markers, cytological markers, biochemical markers and molecular markers of wheat were reviewed. Advantages and disadvantages of each markers were compared, and lay the foundation for the future breeding.

Key words: Wheat; Genetic diversity; Research

1 遗传多样性的概念

广义的遗传多样性是指地球上所有生物所携带的遗传信息的总和。但一般主要是指种内的遗传多样性, 即种内个体间或一个群体内不同个体之间的遗传变异总和。它是作物改良的基础。评估具有普遍适应性的主要种质资源遗传多样性, 可以预测纯系品种分离后代的遗传变异度, 估计后代杂种优势表现。遗传多样性是生物多样性的核心, 是物种多样性、生态多样性和景观多样性的基础。因为一个物种的稳定性和进化潜力依赖其遗传多样性, 而物种的经济和生态价值也依赖其特有的基因组成^[1]。

研究物种的遗传多样性具有重要意义。首先, 遗传多样性对物种的生存和发展起着决定性的作用。因为一个物种遗传多样性越高或遗传变异越丰富, 对环境变化的适应能力就越强, 越容易扩展其分布范围和开拓新的环境, 所以对遗传多样性的研究可以揭示物种或居群的进化历史, 尤其有助于物种稀有或濒危原因及过程的探讨。其次, 对栽培作物

及其野生近缘种的遗传多样性进行研究, 能使我们充分发现和利用各种基因和基因型资源, 预期重要经济性状的变异并加以科学地利用^[2]。因为作物种类和品种的单一化已使得现代栽培作物的遗传基础日益狭窄, 抗病虫害和不利环境干扰的能力降低, 这将严重阻碍作物遗传改良和育种工作的进一步发展, 而作物近缘种所含有的遗传变异将会是相应作物遗传改良成功的关键。

2 研究方法

2.1 基于形态学标记的研究

从形态学或表型性状上来检测遗传变异是最简便易行的方法。通常所利用的表型性状主要有两类: 一是符合孟德尔遗传规律的单基因性状(如质量性状、稀有突变等), 另一类是根据多基因决定的数量性状(如大多数形态性状、生活史性状等)。由于其简单直观, 容易观察记载, 长期以来, 对物种的分类及资源鉴定都是以形态标记为主要的或初步的指标。而且在许多场合, 利用形态性状来估测遗传变

收稿日期: 2008-09-21

作者简介: 傅晓艺(1980-), 女, 河北景县人, 研究实习员, 硕士, 主要从事小麦育种和栽培理论研究。

通讯作者: 刘桂茹(1958-), 女, 河北高碑店人, 教授, 主要从事小麦遗传育种研究。

异是最现实的方法,尤其是当需要在短期内对变异性有所了解或在其他生化方法无法开展之时,形态学手段不失为一种有价值的选择。目前在水稻、番茄、大豆等作物中已积累了大量的形态标记材料。然而,由自然突变或物化诱变虽可获得具有特定形态特征的材料,但所需时间长,并且可能同时诱变产生不利的重要性状。另外,其缺点还有形态性状标记数量有限,遗传表达时不太稳定,易受环境条件及基因显隐性的影响。

Moghaddam 等^[3]对伊朗东南部普通小麦地方品种农艺性状的遗传变异进行了研究,结果表明,与现代小麦相比,地方品种基因型的抽穗期较晚,植株较高,穗粒数、千粒重、籽粒产量及收获指数较低;但有些地方品种基因型的籽粒产量与现代品种相近,而穗粒数、株穗数、千粒重、籽粒产量及收获指数等性状的遗传变异范围相当广泛。

刘三才等^[4]对中国作物种质资源信息系统的小麦资料进行了分析。结果表明,我国小麦选育品种和地方品种在 4 个穗部性状、5 种病害性状、6 个农艺和品质性状方面都存在较广泛的遗传多样性。选育品种与地方品种相比,遗传多样性总体上略有降低。但遗传变异方向有很大的不同。穗部性状、农艺性状和品质性状除粒色和株高外,选育品种变异性呈下降的趋势,而病害性状多表现出明显的增加。这似乎表明,小麦育种与遗传多样性减少没有必然的联系。我国拥有 1.3 万多份小麦地方品种资源,应该提高对地方品种的利用,努力挖掘其有用基因,扩大现代小麦品种的遗传基础。

2.2 基于细胞学标记的研究

染色体是遗传物质的载体,染色体多样性主要包括染色体数目变异及染色体结构变异两方面,主要表现在染色体核型(数目、大小、随体、着丝点位置等)和带型(C 带、N 带、G 带等)方面。随着小麦染色体研究技术水平不断发展,如分带、细胞原位杂交等技术的应用,可在染色体水平揭示更多的遗传多样性。但染色体数目结构变异十分有限,而且染色体内部基因变化细节难以发现,对染色体数目一致和形态相似的种或种群的个体难以分辨。

Sears 首先获得一整套单体系列的中国春小麦和全部 21 个小麦染色体的缺体,从而使小麦非整倍体研究与利用最为活跃,绝大部分所定位基因都是利用这种方法进行的。

2.3 基于生化标记的研究

利用生化标记进行小麦遗传资源进行多样性分析,主要来自蛋白质,包括贮藏蛋白和同工酶。小麦

贮藏蛋白主要由两部分组成,即醇溶蛋白(Gliadin)和谷蛋白(Glutenin)。麦谷蛋白和麦醇溶蛋白含量及组成特点很大程度上决定品种的品质,在品种间存在明显的差异,其电泳以后带纹的多少及组合方式完全受基因控制,几乎不受环境的影响。

刘华等^[5]利用酸性聚丙烯酰胺凝胶电泳技术(A-PAGE)建立了 96 份栽培品种骨干亲本的标准醇溶蛋白指纹图谱数据库。

郎明林等^[6]通过对我国北方冬麦区主栽品种醇溶蛋白组成的分析,发现不同时期主体品种 Glr 1 位点的谱带总数呈逐代增加的趋势,地方品种以 I 型为主,20 世纪 50 年代以 II 型为主,逐步发展到 90 年代以 IV 型占主导地位。

2.4 基于 DNA 分子标记的研究

分子标记是 DNA 分子碱基序列变异的直接反映。与其他标记相比较,具有以下优越性:①直接以 DNA 的形式表现,在植物体的各组织、各发育时期均可检测到,不受季节、环境限制,不存在表达与否的问题;②数量极多,遍及整个基因组;③多态性较高,自然存在着许多等位变异,不需要专门创造特殊的遗传材料;④表现为“中性”,即不影响目标性状的表达,与不良性状无必然的连锁;⑤有许多分子标记表现为共显性,能鉴别出纯合基因型与杂合基因型,提供完整的遗传信息^[7]。因此分子标记的研究与应用得到了迅速的发展。

2.4.1 RFLP 标记 朱列层等^[8]用 RFLP 方法研究,对我国主要小麦产区,陕西省 40 年代以来广为种植的小麦品种的遗传多样性进行了研究,结果表明,占总带数 26.2% 的 *Hind*III 酶的 RFLP 带具有遗传多态性。24 个小麦品种平均遗传相似系数为 0.948。53.8% 的探针显示了多态性。平均多态性信息含量指数为 0.252。陕西省小麦品种遗传多样性以 70 年代为最高,之后开始降低。

2.4.2 AFLP 标记 Barrett B A 等^[9]利用 16 对 AFLP 引物,对太平洋西北部地区 54 份小麦种质材料进行了多样性分析,发现冬性小麦的遗传多样性高于春性小麦,并指出冬性小麦与春性小麦杂交,或同一生态习性的不同类型进行杂交,有助于丰富育种群体的遗传变异。

Heun 等^[10]通过在 288 个位点上对来源于不同地区的 338 个一粒小麦系群进行 AFLP 指纹分析,结合种系分析,发现来源于土耳其东南部 Karacadag 山脉的一个野生一粒小麦(*T. boeoticum* Boiss.)与栽培一粒小麦(*T. monococcum* L.)遗传上最为相近,从而推断该地区为现代栽培一粒小麦的发源地。

Donini 等^[11]通过 AFLP 结合其他分子标记, 分析了英国 1934–1994 年的小麦品种的遗传多样性变化趋势, 发现英国小麦品种的遗传多样性并没有由于现代育种而明显降低。

Manifesto 等^[12]通过 AFLP 结合 SSR 分析阿根廷普通小麦遗传多样性的变化趋势, 也得出相似的结论, 即 1932–1995 年阿根廷小麦遗传多样性保持相对稳定。

郝晨阳等^[13]对我国西北春麦区 56 份小麦育成品种应用 AFLP 分子标记技术进行遗传多样性分析。共用 24 对引物组合进行扩增, 每对引物组合的平均多态性条带为 147, 多态性百分率为 244, 而多态性信息指数 PIC 范围为 0.11~0.44, 平均 0.22。结合品种的系谱亲缘关系分析, 得知依据 AFLP 数据的类群划分结果与品种的亲缘系谱关系基本一致, 表明 AFLP 技术用于种质鉴定和遗传多样性研究是有效的、可取的; 同时, 对如何合理应用 AFLP 数据中的多态性带和共有带进行聚类分析, 及如何正确对待小麦核心种质构建中的形态和农艺性状数据与分子数据的问题作了进一步的探讨。

2.4.3 RAPD 标记 陈玉清等^[14]用 RAPD 标记揭示出近 50 年来四川小麦品种间遗传多样性较丰富, 但变化趋势分析表明, 各年代间波动较大, 20 世纪 90 年代后的遗传多样性较低。

2.4.4 SSR 标记 Devos 等^[15]首次将 SSR 标记技术应用于小麦中, 通过检索 EMBL 和 GenBank 数据库, 根据小麦 γ -醇溶蛋白和低分子谷蛋白基因的简单重复序列设计了 2 对 SSR 引物对 9 个普通小麦品种进行检测, 并用中国春 (Chinese Spring) 缺体-四体系将这两个 SSR 位点定位于 1B 染色体上, 结果显示微卫星位点具有两侧序列保守, 而位点内部碱基变异较大的特点, 可以将这种标记技术应用于研究普通小麦的遗传差异。随后, 他继续利用这两对引物证明, SSR 标记具有染色体组特异性, 并表现很高的种间变异, 非常适合育种利用。

Lee 等^[16]利用 Devos 设计的 γ -醇溶蛋白和低分子谷蛋白基因的简单重复序列引物研究了 16 个加拿大主要品种和品系的遗传差异, 在太平洋春麦与西部红粒春麦类型间具有较高遗传差异, 其结果明显高于利用 RFLP 和 RAPD 标记所获得的信息量, 从而认为可利用微卫星标记建立一套鉴定小麦类型的标记体系。

Plaschke 等^[17]利用 23 个定位于 15 个小麦染色体臂上的微卫星标记研究了 40 个亲缘关系较近的欧洲主栽小麦品种间遗传多样性, 共检测到 142 个

等位变异, 每个引物能检测到 3~16 个, 平均为 6.2 个。聚类分析表明仅两个供试材料不能区分, 结果说明, 可以利用相对较少的标记来估计主栽品种间的遗传多样性和进行品种鉴定。

景蕊莲等^[18]用 35 个小麦 SSR 引物检测了平遥小白麦及蚂炸麦的衍生品种及系谱亲缘材料, 聚类分析结果与系谱亲缘关系基本一致。

魏育明等^[19]利用 24 个 SSR 标记对 8 份四川小麦地方品种和 8 份主栽品种的遗传多样性进行比较研究。结果表明, 在 24 个 SSR 标记位点上共检测到 75 个等位变异, 每一位点检测到的等位变异数目为 1~6 个, 平均 31 个; 其中 21 个 SSR 位点 (87.5%) 能够揭示材料间的多态性。根据 SSR 标记数据计算四川小麦品种间的遗传相似系数, 其变化范围为 0.544~0.892, 平均值为 0.699。从群体间的遗传相似系数来看, 四川小麦地方品种群体内的遗传多样性较低, 而主栽小麦品种群体内的遗传多样性相对较高。从 UPGMA 聚类关系来看, 四川小麦地方品种间的亲缘关系较近, 首先聚在一起; 其中中国春与成都光头间的亲缘关系最近, 进一步证实中国春是成都光头的一个选系。

张志清等^[20]采用微卫星分子标记 (SSR) 对四川省近 50 年以来年推广面积达 100 万亩以上的 40 个主栽小麦品种的遗传多样性进行了研究。结果发现, 在小麦全基因组 42 条染色体臂上的 46 个 SSR 位点上 30 个 SSR 位点 (65.22%) 具有多态性。这 46 个位点共检测到 110 个等位变异, 每个 SSR 位点能检测到 1~8 个, 平均为 2.4 个。聚类分析表明, SSR 标记能将 40 个品种相互区分开。品种间遗传相似系数 (GS) 变幅为 0.451~0.767, 平均 GS 值为 0.601。据此认为, SSR 标记揭示出四川主栽小麦品种具有较高的遗传多样性。各年代间 GS 值变化趋势分析表明, 20 世纪 70 年代后, 四川小麦的遗传多样性呈明显的下降趋势。

伍玲等^[21]利用 32 个 SSR 标记对 7 份抗穗发芽小麦材料和 3 份感穗发芽小麦材料进行亲本选择。在有扩增产物的 24 个 SSR 标记位点中, 75% 的位点具有多态性。聚类分析表明, 除 SK2 外的其余 6 份抗穗发芽小麦材料间的遗传相似性较高。选择了 SK2 × SFY2、CANK × SFY3、AUSK × SFY33 组合构建群体。

陈新民等^[22]选择分布于 21 条小麦染色体上的 59 对 SSR 引物对 48 个优质冬小麦新品种 (系) 进行了遗传多样性分析。共检测出 209 个等位位点, 每对引物等位位点数在 2~9 之间, 平均为 3.5 个。位点多态性信息含量 PIC 变幅为 0.16~0.87, 平均

0.56。8个引物组合在一起可将全部品种区分开来,48个品种可分为五类,分类结果与品种系谱比较吻合。结果表明 SSR 分子标记在鉴别品种和品种遗传多样性研究方面具有重要作用。

张海泉等^[23]使用微卫星荧光标记—全自动基因分析仪(3700DNA Analyzer),用43对D染色体组引物标记76份普通小麦、粗山羊草、拟斯卑尔脱山羊草和尾状山羊草品种和材料,将其结果进行聚类分析,共聚成四类:普通小麦被聚成一类,粗山羊草被聚成两类,拟斯卑尔脱山羊草、尾状山羊草和部分来自巴基斯坦的粗山羊草聚成一类。聚类结果与现有的植物学分类的结果相一致。

李宏伟等^[24]采用35对小麦EST-SSRs标记检测了96份小麦材料的遗传多样性。结果表明,这些小麦EST-SSRs引物均可获得清晰的预期产物,共检测到129个等位变异,其中87.6%有多态性,大多数引物有2~4个等位变异;其中部分引物可用于普通小麦及其近缘种属的亲缘关系研究,并可根据特征带谱鉴定部分小麦品种;在相似系数为0.745的水平可将人工合成双二倍体小麦材料和一般小麦品种区分开来。与基因组SSR标记相比,EST-SSRs这种新型分子标记来源于表达基因,将其用于小麦遗传研究可直接反映相关基因在不同小麦品种间的表达差异。

3 讨论

小麦遗传资源是小麦新品种选育的物质基础,也是小麦遗传、分类、起源和进化等生物学研究的基础材料。小麦育种的历史表明,对遗传资源了解越透彻,越容易选出理想的亲本;遗传资源的多样性越大,育种家的天地越宽广。但是,综合分析世界各国小麦育成品种可以发现,它们的亲本选择仅仅集中在为数不多的少数材料上。正是这些少数关键性基因源在国际小麦育种中的利用和推广,以及杂交育种中一些优良亲本的广泛利用,造成小麦的遗传基础集中在少量的亲本上。自1920年代以来,在50余个国家育成的400多个小麦品种中,都含有1B/1R小麦-黑麦易位系血缘的种质,在中国80~90年代推广的主栽品种中,70%的小麦品种也直接或间接有此血缘。也正是这种遗传基础的狭隘,导致了我国近十几年来小麦育种水平停滞不前,一直处于徘徊局面,有突破的品种很少。遗传多样性研究有益于正确制定植物遗传资源收集和原位保存的策略以及鉴定植物遗传多样性中心等。所以,目前研究小麦遗传多样性具有重要意义,并为以后的亲本选配及育种工作打下良好的基础。

参考文献:

- [1] 王洪新,胡志昂.植物繁育系统、遗传结构和遗传多样性的保护[J].生物多样性,1996,4(2):92-96.
- [2] Marshall D R. Crop genetic resources: current and emerging issues[M]//Brown A H D, Clegg M T, Kahler A L, Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources Weir Sinauer Associates Inc. Sunderland MA, 1990: 367-388.
- [3] Moghaddam M, Ehdaie B, Waines J G. Genetic variation and interrelationships of agronomic characters in landraces of bread wheat from southeastern Iran[J]. Euphytica, 1997, 95: 361-369.
- [4] 刘三才,郑殿升,曹永生,等.中国小麦选育品种与地方品种的遗传多样性[J].中国农业科学,2000,33(4):20-24.
- [5] 刘华,贾继增.指纹图谱在作物品种鉴定中的应用[J].作物品种资源,1997(2):45-48.
- [6] 郎明林,卢少源,张荣芝.中国北方冬麦区主栽品种醇溶蛋白组成的遗传演变分析[J].作物学报,2001,27(6):959-966.
- [7] 贾继增.分子标记种质资源和分子标记育种[J].中国农业科学,1996,29(4):1-10.
- [8] 朱列层,唐国顺.用RFLP方法研究陕西省主要小麦品种遗传多样性及其演变[J].西北植物学报,1999,19(2):208-213.
- [9] Barrett B A, Kidwell K K. AFLP-based genetic diversity assessment among wheat cultivars from the Pacific Northwest[J]. Crop Science, 1998, 38(5): 1261-1271.
- [10] Heun M, Schafer Pregl R, Klawan D, et al. Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting[J]. Science, 1998, 278(5341): 1312.
- [11] Donini P, Law J R, Koebner R M D, et al. Temporal trends in the diversity of UK wheat[J]. Theor Appl Genet, 2000, 100: 912-917.
- [12] Manifesto M M, Schlatter A R, Hopp H E, et al. Quantitative evaluation of genetic diversity in wheat germplasm using molecular markers[J]. Crop Sci, 2001, 41: 682-690.
- [13] 郝晨阳,王兰芬,董玉琛.我国西北春麦区小麦育成品种遗传多样性的AFLP分析[J].植物遗传资源学报,2003,4(4):285-291.
- [14] 陈玉清,郑有良,魏育明.四川主栽小麦RAPD标记遗传差异研究[J].四川农业大学学报,1999,17(4):354-361.
- [15] Devos K M, Bryan G, Collins A J, et al. Microsatellites: a new generation of molecular markers for wheat[J]. Proc 8th Wheat Genet Symp, 1993: 591-594.
- [16] Lee S J, Penner G A, Devos K M. Characterization of loci containing microsatellite sequence among Canadian wheat cultivars[J]. Genome, 1995, 38: 1037-1040.
- [17] Plaschke J, Ganal M W, Ruder M S. Detection of genetic diversity in closely related bread wheats using microsatellite markers[J]. Theor Appl Genet, 1995, 91: 1001-1007.
- [18] 景蕊莲,昌小平. SSR标记在小麦种质资源研究中的应用[J].作物品种资源,1999(2):17-20.
- [19] 魏育明,郑有良,周永红,等.四川小麦地方品种和主栽品种SSR多态性比较研究[J].四川农业大学学报,2001,19(2):117-121.
- [20] 张志清,郑有良.四川主栽小麦品种遗传多样性的SSR标记研究[J].麦类作物学报,2002,22(2):5-9.
- [21] 伍玲,杨恩年.几个抗穗发芽小麦品种的SSR标记多态性[J].西南农业学报,2003,16(1):18-21.
- [22] 陈新民,何中虎,史建荣,等.利用SSR标记进行优质冬小麦品种(系)的遗传多样性研究[J].作物学报,2003,29(1):13-19.
- [23] 张海泉,张宝石.山羊草及普通小麦遗传多样性的研究[J].沈阳农业大学学报,2004,35(3):165-169.
- [24] 李宏伟,高丽锋,刘曙东,等.用EST SSRs研究小麦遗传多样性[J].中国农业科学,2005,38(1):7-12.