## 我国育成小麦品种的遗传多样性演变\*

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

(中国农业科学院作物科学研究所 农业部作物品种资源与生物技术重点开放实验室, 北京 100081; 甘肃农业大学农学院, 兰州 730070)

摘要 对我国小麦育成品种初选核心种质(1680 份)的 78 个微卫星标记(SSR)位点进行了扫描,并就此对50年来育成品种的遗传多样性进行了评价和分析,得到以下结果和结论:( )74对 SSR 荧光引物共检测到 1336 个等位变异,其中 1253 个等位变异可以定位在 71 个位点上. 这 71 个位点上检测到的每个位点等位变异数为 4~44 个,平均 17.6 个;多态性信息指数(PIC)为 0.19~0.89,平均为 0.69.( ) 三个基因组的平均等位变异丰富度为 B>A>D,遗传多样性指数为 B>D>A. ( )7 个部分同源群的平均等位变异丰富度为 2=7 > 3 > 4 > 6 > 5 > 1,遗传多样性指数为 7 > 3 > 2 > 4 > 6 > 5 > 1.结合两个指标分析,第7部分同源群具有最高的多样性,而1,5 群多样性最低.( )21 条染色体中,7A,3B 和 2D 三条染色体遗传多样性较高,而 2A,1B,4D,5D 和 1D 的遗传多样性偏低.( )育成品种遗传多样性指数以 50 年代的最高,以后越来越低,但年代间变化较平缓;品种间平均遗传距离以 50 年代最高(0.731),以后逐渐减小,各年代依次为 0.711,0.706,0.696 和 0.695.品种遗传基础狭窄化问题日趋突出,应引起有关部门和育种家的关注.

关键词 中国小麦 微卫星标记 遗传多样性

在我国,小麦是仅次于水稻和玉米的第三大作物,年产量居世界首位.中国虽不是小麦的起源中心,但已有 3000 多年的栽培史,加之生态环境多样,又有精耕细作传统,且小麦分布很广,因而其遗传变异十分丰富,从而被认为是普通小麦的变异中心之一世.

近几年来, 贾继增等[2]将植物基因组学的原理和

方法应用于作物种质资源研究,提出了核心种质构建 重要新基因发掘 基因克隆的技术路线.该技术路线的基本思路是构建核心种质,对其进行深入的评价与研究,再应用基因组学的方法,从核心种质中发掘、鉴定出当前和未来作物育种上迫切需要的重要基因及标记,进而克隆新基因,并应用于育种实践.

<sup>2005-05-24</sup> 收稿, 2005-08-31 收修改稿

<sup>\*</sup> 国家重点基础研究项目(批准号: G19980202 和 2004CB117202)资助

<sup>\*\*</sup> 联系人, E-mail: xueyongz@public.bta.net.cn

上世纪 80 年代, Brown<sup>[3]</sup>提出了核心种质的概念,即用一定的方法选择整个收集材料中的一部分,以最少的资源份数和最小遗传重复最大程度地代表整个遗传资源的多样性,实现对大量资源的有效管理、深入研究和有效利用. 每份资源的分子信息数据(如SSR, AFLP)是建立核心种质最为可靠又最具潜力的数据,但面对数以万计的种质资源,目前还无能力全面进行基因型分子鉴定和数据采集. 因此,在对我国23135份普通小麦种质资源(地方品种11694份和选育品种11441份)生态分区的基础上,根据 21 个表型性状聚类,按平方根法选取代表性品种,并依据各区遗传多样性指数和遗传丰富度加以适当调整,其中在生产上或育种中起过重要作用的品种优先入选,最终构建了初选核心种质(候选核心种质 5029 份)[1.4].

检测多少个标记位点才能客观反映品种间的遗传关系,是研究遗传多样性和建立核心种质中的一个基础性关键问题,也是一个长期争论的问题. 我们在收集大量SSR数据的基础上,对反映品种间遗传差异所需的最少SSR位点数进行了估算,提出扫描71~73 个多样性较高的SSR位点就可以比较客观地反映品种间内在的遗传关系,并建立较为稳定的聚类图<sup>[5.6]</sup>. 在此基础上,利用微卫星荧光标记技术,对初选核心种质进行 78 个位点扫描分析,构建了我国小麦的核心种质(待发表).

本文根据 78 个微卫星位点扫描结果, 对育成品种的初选核心种质进行遗传多样性分析, 旨在从分子水平上摸清中国小麦育成品种的遗传多样性变化和分布特点, 为遗传研究和育种工作提供重要的依据和参考.

## 1 材料与方法

#### 1.1 材料

本文所用材料为育成品种(系)的初选核心种质, 共 1680 份,包括北部冬麦区(北京、山西、河北等)237 份、黄淮冬麦区(陕西、河南、山东等)533 份、长江 中下游冬麦区(江苏、湖北、安徽等)322 份、西南冬 麦区(四川、贵州、云南等)188 份、华南冬麦区(福建、 广东、台湾等)43 份、东北春麦区(黑龙江、吉林、辽 宁等)148 份、北部春麦区(北京、内蒙古、河北等)53 份、西北春麦区(甘肃、宁夏、青海等)110 份、青藏春冬麦区(西藏、青海、四川等)13 份以及新疆冬春麦区 33 份. 通过从《中国小麦品种志》<sup>[7.8]</sup>、《中国小麦品种及其系谱》<sup>[9]</sup>和《中国小麦品种改良及系谱分析》<sup>[10]</sup>中查询以及地方农科院有关研究人员的大力帮助,共得到 1614 个品种(系)的育成年份,占全部材料的 96.1%.

#### 1.2 实验方法

以 3700DNA分析仪为操作平台,采用微卫星(SSR)荧光标记技术,选取多态性较高、覆盖全部小麦 21 条染色体上的 78 个微卫星位点,对全部材料进行全基因组扫描;应用Genescan 3.7, Genotyper 3.7 和 Excel等软件进行分子数据的收集及初步统计分析,详细实验方法参照文献[11].

#### 1.3 数据的统计分析

在统计所有位点多态性信息指数(PIC)的同时,利用SSR分子数据建立的 0-1 数据矩阵,进行每个位点的等位变异丰富度( $A_{ij}$ )、多态性信息指数及小麦每个基因组及全基因组的遗传丰富度( $R_i$ )和多样性指数( $H_i$ )估算. 应用NTSYS 2.1 软件<sup>[12]</sup>中的"DICE"计算品种间遗传相似系数,用"1–DICE"表示遗传距离,用UPGMA聚类分析.

多态性信息指数:  $PIC=1-\sum_{j=1}^{l}p_{ij}^{2}$ ,其中" $P_{ij}$ "为 i 位

点第 j 个等位变异在全部供试材料中出现的频率.

平均遗传丰富度:  $R_i = \sum_{j=1}^n A_{ij} / n$  其中,  $A_{ij}$  表示第 i

个基因组第j个位点的等位变异数目;n表示每个基因组检测位点总数.全基因组的遗传丰富度则用所有检测位点的丰富度均值表示.

平均多样性指数:  $H_t = \sum_{i=1}^k PIC_i / k$  , 其中,  $PIC_i$  表

示第 *i* 个位点的多态性信息指数; *k* 表示每个基因组检测位点总数. 全基因组的多样性指数则用所有检测位点的多样性指数均值表示.

为了消除不同时期品种数差异悬殊对多样性评

价可能造成的影响, 我们还采用随机抽样法, 在每一个时期, 随机抽取 79 个和 50 个品种, 计算每个位点的平均等位变异数, 用 10 次抽样的平均值客观地反映 50 年来我国小麦育成品种的多样性变化.

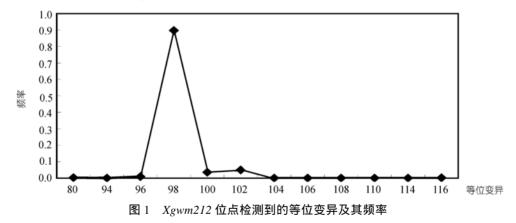
## 2 结果与分析

#### 2.1 71 对 SSR 引物多态性分析

在选用的74对SSR引物(78个位点)中,71对引物的扩增产物定位在特定的染色体上[13]. 在4对多位点引物中,只有Xgwm515 定位在2A上,3 对引物(Xgwm635, Xgwm296, Xgwm47;7个位点)的等位变异在本实验中未能精确定位在特定的染色体上.74对引物共检测到1336个等位变异,其中明确定位的71个位点检测到的每个位点等位变异数为4~44,平均17.6;多态性信息指数为0.19~0.89,平均0.69.由此

可见, 71 个位点上的等位变异类型及其分布特点存在 巨大差异.

进一步分析 71 个位点等位变异数与多态性信息指数的关系,发现它们之间密切相关[14],但并非线性关系  $^{1)}$ ,如 Xgwm285,Xgwm539;有一些位点 (Xgwm212, Xgwm124等)等位变异数不少,但 PIC值 却 非 常 低 . 我 们 对 Xgwm212(等 位 变 异 数 =12, PIC=0.19)和 Xgwm539(等位变异数=39, PIC=0.85)两个位点的所有等位变异在全部种质中出现的频率进行了统计. 从图 1 可以看出,在 Xgwm212 位点的 12 个等位变异中,98 bp频率特别高,等位变异在品种中的分布很不均匀,暗示 Xgwm212-98 bp可能与某些重要农艺性状有紧密连锁[15],因而在育种过程中被选择并保留了下来。与 Xgwm212 位点的情况相反, Xgwm539 位点的等位变异分布相对均匀,在等位变异 159 之前出现多个较高频率的等位变异(图 2).



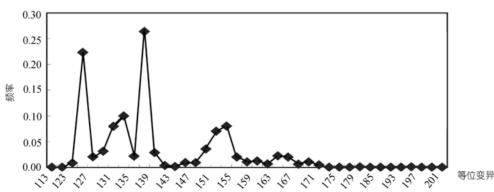


图 2 Xgwm539 位点检测到的等位变异及其频率

<sup>1)</sup> Hao C Y, Zhang X Y, Wang L F, et al. Genetic diversity and core collection evaluations in common wheat germplasm from the Northwestern Spring Wheat Region in China. Mol Breed, 2005, Accepted

#### 2.2 A, B, D 三个基因组的多样性比较

对明确定位的 71 个位点在A, B, D三个基因组的 分布及不同基因组的平均遗传丰富度和多样性指数 进行了比较(表 1). 71 个位点在基因组A, B, D中分布比较均衡, 分别为 21, 26, 24. A, B, D三个基因组平均等位变异丰富度分别为 16.8, 19.9, 16.0 (B > A > D), 遗传多样性指数则为 0.665, 0.704, 0.685 (B > D > A). 综合两个多样性指标的估值来看, B基因组拥有略高的多样性, 而A基因组由于等位变异在品种中分布频率极不均匀, 某些等位变异出现频率偏高, 致使其多样性指数相对较低. 究其原因, A基因组可能携带更多的、控制重要性状的关键基因, 在长期的育种过程中, 所承受的选择压力大于B和D基因组, 从而造成更多、更强的选择牵连(hitchhiking effects)发生 生[15.16]. 导致其遗传多样性指数偏低.

表 1 三个基因组的遗传多样性比较 a)

	A	В	D	总体
检测位点数	21	26	24	71
等位变异总数 $(\Sigma A_{ij})$	352	517	384	1253
平均等位变异丰	16.8	19.9	16.0	17.6
富度( <i>ΣA<sub>ii</sub></i> /Loci)	$\pm 1.7$	±1.6	$\pm 1.5$	±0.9
平均遗传多样性指数(H <sub>t</sub> )	0.665	0.704	0.685	0.686
十岁返过多什由的 $\mathbf{M}(\Pi_i)$	$\pm 0.028$	$\pm 0.031$	$\pm 0.035$	$\pm 0.018$

a) 遗传多样性各指标的标准差计算依据文献[17], 后同

#### 2.3 7个部分同源群多样性的比较

从平均等位变异丰富度来看, 第 2 和 7 群的平均等位变异数最高, 第 1 群最低, 而第 4, 5, 6 三个部分同源

群相差甚微; 其排序依次为, 第 2 群(20.4)=第 7 群(20.4)>第 3 群(18.8)>第 4 群(16.3)>第 6 群(16.0)>第 5 群(15.9)>第 1 群(15.4)(图 3). 7 个部分同源群平均遗传多样性指数从高到低依次为 7, 3, 2, 4, 6, 5, 1, 仍然是第 7 群最高, 第 1 群最低, 第 4, 5, 6 群的位次与等位变异丰富度的位次差不多. 结合 7 个部分同源群的平均等位变异丰富度和遗传多样性指数的变化趋势来看(图 3), 第 5 群与第 4, 6 群在平均等位变异丰富度相差不大的情况下, 其多样性指数却显著偏低, 这反映了其等位变异分布相对集中; 第 1 部分同源群的遗传多样性指数也明显偏低, 这可能是因为 1, 5 两个同源群染色体携带较多的重要农艺性状的基因,对这些性状的高压选择造成被选择基因及其附近区域多样性降低[15.18]. 因此, 在小麦基因组学研究中,有必要首先对 1, 5 群进行深入的研究.

#### 2.4 21条染色体遗传多样性的比较

在 21 条染色体中, A 组 7 条染色体的多样性指数和遗传丰富度多数居于中间状态, 3A 和 4A 的遗传多样性居高. B 组染色体的两个参数都较高, 以 3B 最高. D 组 7 条染色体的遗传丰富度偏低(2D 例外), 尤其是4D 很低, 而多样性指数则大部分较高. 这就形成了在 D 组中, 除 2D 以外, 各条染色体的遗传丰富度不高, 但多样性指数却较高的现象. 4D 的多样性指数明显低于其他染色体, 从而推测 4D 上可能携带较多控制重要性状的基因(如育性基因、矮秆基因等), 在育

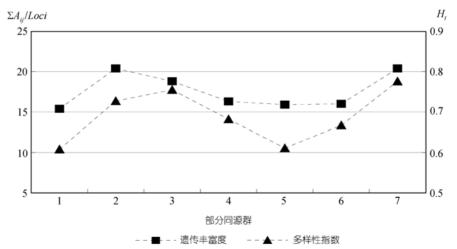


图 3 7个部分同源群的平均遗传丰富度和多样性指数比较

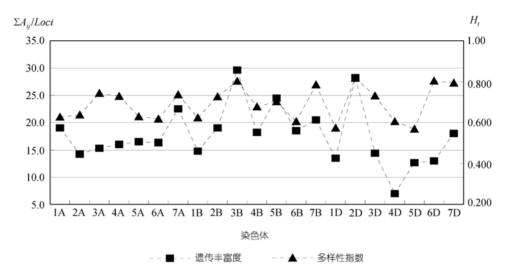


图 4 21 条染色体的平均遗传丰富度和多样性指数比较

种中施加了较强的定向选择所产生的选择牵连作用, 导致其遗传多样性显著偏低<sup>[19]</sup>. 整体来看, 7A, 3B, 2D三条染色体遗传多样性较高, 而 2A, 1B, 4D, 5D, 1D的遗传多样性偏低(图 4).

#### 2.5 50 年来育成品种(系)的多样性变化趋势分析

为了探讨 50 年来我国小麦育成品种遗传多样性的演变趋势,将 1614 份品种材料依据育成年份,即按上世纪 50 年代及以前育品种、60 年代育成品种、70 年代育成品种、80 年代育成品种和 90 年代育成品种分成 5 个亚群体(表 2);再从等位变异数目、平均遗传丰富度、平均多样性指数和品种间平均遗传距离等方面分别进行遗传多样性评价与分析(图 5~7).

从 50 年代到 80 年代, 品种群体的等位变异数目逐渐增加, 80 年代达到最高, 此后则有所下降. 5 个年代段品种群体的平均遗传丰富度、平均多样性指数及品种间的平均遗传距离的变异范围分别为 9.83~13.99, 0.638~0.662 和 0.695~0.731(表 2). 整体来看, 中国不同时期选育品种的遗传多样性存在着较大的差异. 70年代和 80 年代拥有较高的等位变异丰富度(分别为13.60 和 13.99), 90 年代有所降低(12.21), 但其遗传变异类型比 50 年代还是丰富些. 从多样性指数分析, 50 年代品种的多样性指数最高, 此后则越来越低(图 6).

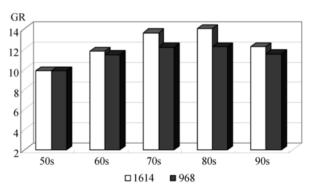


图 5 不同时期选育品种(系)的平均遗传丰富度比较

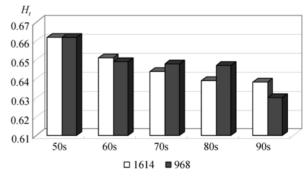


图 6 不同时期选育品种(系)的多样性指数比较

对 5 个年代段品种群体的平均遗传距离统计表明,从整体上看,各年代段品种平均遗传距离的变异范围为0.695~0.731,品种间的遗传差异较大,可能与SSR标记多态性较高有关.从平均遗传距离的变化曲线来看,50 年代品种间的平均遗传距离最高(0.731).

育成年代	品种数	等位变异数	平均遗传丰富度	遗传多样性指数	平均遗传距离
50 年代及以前	79	767	9.83±0.505	0.662±0.017	0.731±0.002
60 年代	206	919	$11.78 \pm 0.632$	$0.651\pm0.017$	$0.711 \pm 0.001$
70 年代	427	1061	$13.60\pm0.751$	$0.644\pm0.018$	$0.706\pm0.001$
80 年代	616	1091	$13.99 \pm 0.720$	$0.639\pm0.019$	0.696±0.001
90 年代	286	952	12.21±0.638	$0.638 \pm 0.018$	$0.695 \pm 0.001$
范围			9.83~13.99	0.638~0.662	0.695~0.731
平均			12.28	0.647	0.708

表 2 不同年代育成的 1614 个小麦品种(系)的遗传多样性

表 3 不同年代育成的 968 个小麦品种(系)的遗传多样性

育成年代	品种数	等位变异数	平均遗传丰富度	遗传多样性指数	平均遗传距离
50 年代及以前	79	767	9.83±0.505	$0.662\pm0.017$	0.731±0.002
60 年代	183	892	11.44±0.615	$0.649\pm0.017$	$0.708\pm0.001$
70 年代	234	950	12.18±0.643	$0.648 \pm 0.017$	$0.713\pm0.001$
80 年代	252	953	12.22±0.642	$0.647 \pm 0.018$	0.706±0.001
90 年代	220	898	11.51±0.599	$0.630\pm0.017$	0.691±0.001
范围			9.83~12.22	0.630~0.662	0.691~0.731
平均			11.44	0.647	0.709

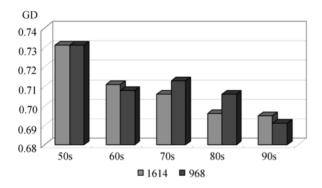


图 7 不同时期选育品种(系)的平均遗传距离比较

从 60 年代开始逐渐减小, 到 90 年代品种间的遗传距离降到了最低点(0.695)(图 7, 表 2).

为了减小不同时期品种数目过于悬殊对分析结果带来的影响,我们将所有品种材料中未经审定的高代品系删除(计 646 份),对余下的 968 份品种再次进行评价与分析(表 3,图 5~7).结果表明,随着材料数目的减少,平均等位变异丰富度也有所减少,但有趣的是,在 70 年代和 80 年代,品种间多样性指数和平均遗传距离却明显增大了,这是由于删除血缘关系很近的品系之后,使遗传性变异的分布趋于均衡所致.然而,无论从变异类型的数量(等位变异数、平均遗传丰富度)、还是变异类型的分布(遗传多样性指数).甚至直接反映品种间血缘关系的平均遗传距离

来看,968 份品种材料的结果与 1614 份品种材料的结果整体趋势是一致的.因此,当供试群体的品种达到一定数目后,再增加品种数对群体平均等位变异、多样性指数等评价指标影响不大.

采用随机重复抽样方法, 对表 2 中不同年代群体间实际拥有的等位变异数和分别随机抽取 79 份和 50 份材料后的等位变异数进行了比较分析. 不同年代间三种取样水平下的等位变异数变化趋势基本一致, 上世纪 50 年代和 70 年代的品种拥有较高的等位变异数目, 80 年代以后的品种等位变异数则有所下降(图 8).

### 3 讨论

# 3.1 现代育种对小麦三个基因组遗传多样性的影响

研究证明在作物进化和育种过程中,自然选择和人工选择使被选择位点两侧的多样性降低,存在选择牵连作用、影响选择牵连作用大小的因素主要有选择强度和被选择位点附近的重组率<sup>[15]</sup>. 承受选择压力越大的位点周围受选择牵连作用的影响就越大,选择牵连影响的染色体区段也就越大; 重组率越低的遗传区域选择牵连作用愈强, 受影响的染色体区段也就越大<sup>[15]</sup>. 在作物育种中, 育种家感兴趣的重

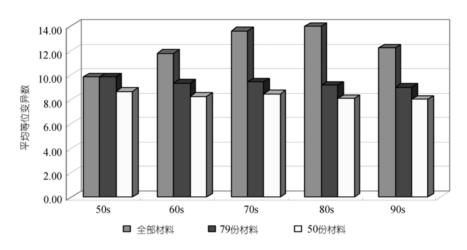


图 8 不同时期三个取样水平下的平均等位变异数目比较

要目标性状如控制株高、产量性状相关基因的选择,可能存在较强的选择牵连作用.例如,我们用 Xgwm261 位点对黄淮冬麦区 448 个选育品种扩增发现,作为半矮秆基因Rht8 诊断标记的等位变异 192 bp 在该区材料中所占比例很高,且随着年代的推进,频率不断增加(Rht8 与Xgwm261 相距 0.6 cM). 这与该区小麦优越的栽培条件,水肥用量的不断增加,以及要求品种愈来愈矮的选择标准相吻合(待发表). 类似的选择牵连作用也存在于欧洲所选育的品种中[14.20-22]

在小麦基因组遗传多样性比较分析中, 尽管A基 因组与D基因组在遗传丰富度上相差不大, 但A基因 组的多样性指数却明显低于D组(表 1), 表明A基因组 可能携带更多的控制重要性状的关键基因, 因而受 到育种进程中的选择压力较大[16];但在有一些麦区 的基因组多样性分析中却是A > D(待发表). 本研究 表明,在7个部分同源群中,1,5两群在多样性指数上 都相对较低、尤其是第5群、其在与第4和第6群拥 有相近的遗传丰富度的情况下多样性指数明显偏低 (图 3). 综合遗传丰富度与多样性指数来看, 仍是第 1,5 两群的多样性较低,推测是这两个部分同源群在 育种进程中承受较大选择压的结果. 这与Börner等人 [19]和 Peng等人[16]提出的大部分与驯化和产量形成 有关的OTL位点聚集在第1和第5同源群染色体上的 看法相吻合, 在小麦的第5 同源群染色体上, 还携带 有与开花、抗寒和抗盐相关的QTL位点区 段<sup>[23]</sup>. 已 发现 1B, 2A和 5A染色体上分别存在控制产量性状 (穗长、穗粒数、穗粒重等)的主效QTL位点区域 [16,24~26]

#### 3.2 中国小麦遗传多样性演变趋势的启示

分析我国小麦育成品种的遗传多样性在不同年 代演变的情况可以看出, 从上世纪 50 年代起, 遗传 丰富度随着时间的推进逐步上升, 到 80 年代上升的 幅度变小, 到 90 年代则有所下降(图 5). 遗传多样性 指数和品种间平均遗传距离,以 50 年代最高,随后 逐步下降(图 6 和 7), 品种间遗传距离到 90 年代降至 历史最低. 产生这种现象的原因与我国小麦育种的 历史密切相关: 50 年代及以前, 我国选育的小麦品种 不多, 在育种方法上除从地方品种中进行系统选育 外, 杂交育种的方法主要是单交, 其亲本多为地方品 种或其选系与国外引进品种杂交, 也有用国外品种 间杂交的, 所用的杂交亲本并不多; 60 年代, 利用国 外引进的早洋麦、阿夫、阿勃、欧柔和St1472/506等 育成品种开始增多, 育种方法上注意采用复交, 以丰 富杂种后代的遗传性: 70 年代, 大多利用国外引进的 优良品种与自己创造的优良品系杂交, 复合杂交居 多, 同时通过远缘杂交(主要是与长穗偃麦草、中间偃 麦草和黑麦)、诱变育种和花药培养等多种途径育成 的品种也在生产上推广应用, 但追溯育成品种的亲 本血缘, 大多都离不开阿夫、阿勃、南大 2419 和欧 柔等 14 个骨干亲本[10]; 80 年代, 利用引进的阿芙乐

郝晨阳等: 我国育成小麦品种的遗传多样性演变

尔、高加索、洛夫林 10 号、牛朱特等 1B/1R易位系育成的品种迅速成为我国的主体品种,这是 80 年代品种多样性指数下降和品种间遗传距离缩小的主要原因;到 90 年代,由于缺少新的突破性育种亲本,各育种单位大都在自己育成的品系之间或自己与他人的品系之间相互杂交修修补补,导致育成品种的多样性指数和遗传距离出现下降是不足为奇的.

我国小麦育成品种的遗传多样性出现下降应该引起足够重视.最近几年白粉病的全国大范围发生和流行,条锈病在西南、西北麦区的一再流行,其危害已经开始向我们的育种工作敲响警钟[27].因此,今后的小麦育种要在进一步扩大引进和利用国外资源的同时,大力挖掘我国丰富的地方种质资源及野生近缘植物中的重要相关基因,不断拓宽和创新我国小麦育成品种的遗传基础,是摆在全国作物遗传育种工作者面前的一个严峻任务和挑战.

致谢 在本研究项目执行及成文过程中, 承蒙庄巧生院士无私的帮助和指点; 在品种育成年份的查询中, 得到江苏农科院蔡士宾、吉林农业科学院李立军、贵州农业科学院龙增栋、安徽农业科学院汪建来、内蒙古农业科学院李元清、湖南农业科学院杨云蒸和湖北农业科学院李梅芳等人的无私帮助, 在此一并表示衷心的感谢.

#### 参 考 文 献

- 1 董玉琛, 曹永生, 张学勇, 等. 中国普通小麦初选核心种质的 产生. 作物品种资源学报, 2003, 4(1): 1~8
- 2 贾继增. 应用植物基因组学的理论与方法开发我国丰富的作物种质资源. 中国农业科技导报, 1999, 2: 41~45
- 3 Brown A H D. Core collections: A practical approach to genetic resources management. Genome, 1989, 31: 818~824
- 4 张学勇, 庞斌双, 游光霞, 等. 中国小麦品种资源 *Glu-1* 位点组成概况及遗传多样性分析. 中国农业科学, 2002, 35(11): 1302~1310
- 5 Zhang X Y, Li C W, Wang L F, et al. An estimation of the minimum number of SSR alleles needed to reveal genetic relationships in wheat varieties I. Information from large-scale planted varieties and cornerstone breeding parents in Chinese wheat improvement and production. Theor Appl Genet, 2002, 106: 112~117
- 6 You G X, Zhang X Y, Wang L F. An estimation of the minimum number of SSR loci needed to reveal genetic relationships in wheat varieties: Information from 96 random samples with maximized genetic diversity. Mol Breed, 2004, 14: 397~406
- 7 金善宝主编. 中国小麦品种志(1962~1982). 北京: 中国农业出版社. 1986

- 8 金善宝主编.中国小麦品种志(1983~1993).北京:中国农业出版社,1997
- 9 金善宝主编. 中国小麦品种及其系谱. 北京: 中国农业出版社,
- 10 庄巧生主编. 中国小麦品种改良及系谱分析. 北京: 中国农业 出版社, 2003.
- 11 郝晨阳, 王兰芬, 贾继增, 等. SSR 荧光标记和银染技术的比较分析. 作物学报, 2005, 31(2): 144~149
- 12 Rohlf F J. NTSYS-pc: Numerical taxonomy and multivariate analysis system, Version 2.1. New York: Exeter Software, 2000
- 13 Röder M S, Korzun V, Wendehake K, et al. A microsatellite map of wheat. Genetics, 1998, 149: 2007~2023
- 14 Huang X Q, Börner A, Röder M S, et al. Assessing genetic diversity of wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm using microsatellite markers. Theor Appl Genet, 2002, 105: 699~707[DOI]
- 15 Andolfatto P. Adaptive hitchhiking effects on genome variability. Curr Opin Genet Dev, 2001, 11: 635~641[DOI]
- 16 Peng J H, Ronin Y, Fahima T, et al. Domestication quantitative trait loci in *Triticum dicoccides*, the progenitor of wheat. Proc Natl Acad Sci USA, 2003, 100: 147~159
- 17 Zhang Q F, Allard R W. Sampling variance of the genetic diversity index. J Hered, 1986, 77: 54~55
- 18 Vigourroux Y, McMullen M, Hittinger C T, et al. Identifying genes of agronomic importance in maize by screening microsatellites for evidence of selection during domestication. Proc Natl Acad Sci USA, 2002, 99: 9650~9655[DOI]
- Börner A, Schumann E, Fürste A, et al. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor Appl Genet, 2002, 105: 921~936[DOI]
- 20 Donini P, Law J R, Koebner R M D, et al. Temporal trends in the diversity of UK wheat. Theor Appl Genet, 2000, 100: 912~917[DOI]
- 21 Christiansen M J, Andersen S B, Ortiz R. Diversity changes in an intensively bred wheat germplasm during the 20th century. Mol Breed, 2002, 9: 1~11[DOI]
- 22 Röder M S, Wendehake K, Korzun V, et al. Construction and analysis of a microsatellite-based database of European wheat varieties. Theor Appl Genet, 2002, 106: 67~73
- 23 Cattivelli L, Baldi P, Crosatti C, et al. Chromosome regions and stress-related sequences involved in resistance to abiotic stress in *Triticeae*. Plant Mol Bio, 2002, 48: 649~665[DOI]
- 24 Kato K, Miura H, Sawada S. Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat. Theor Appl Genet, 2000, 101: 1114~1121[DOI]
- 25 Erayman M, Sandhu D, Sidhu D, et al. Demarcating the gene-rich regions of the wheat genome. Nucleic Acids Res, 2004, 32(12): 3546~3565[DOI]
- 26 Jantasuriyuanrat C, Vales M I, Watson C J W, et al. Identification and mapping of genetic loci affecting the free-threshing habit and spike compactness in wheat (*Triticum aestivum L.*). Theor Appl Genet, 2004, 108: 261~273[DOI]
- 27 万安民, 赵中华, 吴立人. 2002年我国小麦条锈病发生回顾. 植物保护, 2003, 29(2): 5~8