

我国普通小麦核心种质的构建及遗传多样性分析

郝晨阳, 董玉琛, 王兰芬, 游光霞, 张洪娜, 盖红梅, 贾继增, 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开放实验室, 农业部作物种质资源与生物技术重点开放实验室, 北京 100081

* 联系人, E-mail: xueyongz@public.bta.net.cn

2007-12-24 收稿, 2008-03-11 接受

国家重点基础研究发展计划(批准号: G19980202 和 2004CB117202)资助项目

摘要 用分布于 21 个连锁群上的 78 个微卫星标记(SSR), 对我国 5029 份普通小麦初选核心种质进行基因型分析, 收集了 40 万条 SSR 数据. 以此为基础, 采用适当调整的分层分组代表性取样法(即分区取样时, 对材料遗传多样性高的地区略增加取样量, 反之略减少取样量; 著名品种、重要育种亲本和携带稀有等位变异的材料优先入选), 构建了由 1160 份材料组成的小麦核心种质(库), 其中地方品种 762 份、育成品种 348 份、国外引进品种 50 份. 核心种质占初选核心种质的 23.1%, 占整体种质(23090 份)的 5%, 遗传代表性估计值为 91.5%. 核心种质中地方品种的遗传多样性明显高于育成品种. 群体遗传结构及主坐标分析均显示我国地方品种和育成品种是两个相对独立的组群. 来源于不同生态区的地方品种遗传分化十分明显, 而育成品种分化相对较弱. 此外还构建了由 231 份材料组成的微核心种质, 其占整体种质的 1%, 但遗传代表性估计值接近 70%. 最后就核心种质构建的意义和取样策略进行了讨论.

关键词
普通小麦
微卫星标记
遗传多样性
核心种质

中国是小麦的次生起源地, 是普通小麦的变异中心之一^[1]. 我国现保存原产本国的普通小麦种质资源 2 万余份, 其中地方品种和选育品种(系)大约各占一半. 丰富的遗传资源为遗传研究及育种工作奠定了材料基础, 但如此众多的资源也给其保存、评价、鉴定及利用带来了很大困难^[2].

20 世纪 80 年代, Frankel^[3,4]和Brown^[5,6]提出并完善了核心种质(core collection)的概念, 引起了不少国家和国际农业研究中心的重视^[7~12]. 以最小的取样数量、最大程度地代表整个资源的遗传多样性是作物核心种质构建的原则. 因此, 合理的取样比例是核心种质成功构建的关键步骤, 也是容易引起争议的问题^[5,13]. 许多研究表明, 不同作物构建核心种质的取样比例不同, 约为 5%~30%; 同时, 核心种质的遗传代表性在 70%以上比较适宜^[14~17]. 最近, 法国科学家用 372 份核心种质代表了来自 73 个国家的 3942 份小麦种质资源 98.2%的遗传多样性^[18].

我们自 1999 年开始着手我国普通小麦核心种质构建工作. 首先根据 21 个表型性状数据, 对我国 23090 份种质资源分层分组聚类, 按平方根法取样, 选出 5029 份初选核心种质^[1,19]. 本研究应用SSR标记对 5029 份初选核心种质进行基因型分析, 分层分组聚类, 辅之以个别材料优先入选, 构建了我国小麦核心种质. 核心种质的建立, 为我国小麦资源重要性状的精细鉴定和筛选、重要功能基因的遗传多样性分析奠定了基础, 也为大规模关联分析建立了重要的数据平台^[20]. 本研究评价了我国小麦核心种质的遗传多样性及其地理分布特点.

1 材料与方法

(i) 材料. 供试材料是从原产我国的普通小麦种质资源 23090 份中选出的 5029 份初选核心种质, 其中地方品种 3373 份、育成品种 1586 份. 初选核心种质在形态、农艺性状上对总体材料的代表性达 96.4%^[1](表 1). 另外, 材料中还包括 70 份国外引进品

表 1 我国小麦核心种质取样比例与等位变异代表性分析^{a)}

麦区	类型	初选核心 种质	核心 种质	取样比例 (%)	初选核心种质 等位变异数	核心种质 等位变异数	等位变异 保留比例(%)	遗传代表性 (%)
北部冬麦区 I	地方品种	388	79	20.4	998	804	80.6	77.7
	育成品种	227	56	24.7	868	691	79.6	76.7
黄淮冬麦区 II	地方品种	797	207	26.0	1088	952	87.5	84.4
	育成品种	481	117	24.3	993	801	80.7	77.8
长江中下游冬麦区 III	地方品种	693	105	15.2	1000	757	75.7	73.0
	育成品种	295	51	17.3	831	631	75.9	73.2
西南冬麦区 IV	地方品种	521	128	24.6	1068	912	85.4	82.3
	育成品种	183	40	21.9	744	560	75.3	72.6
华南冬麦区 V	地方品种	173	30	17.3	793	515	64.9	62.6
	育成品种	43	8	18.6	574	325	56.6	54.6
东北春麦区 VI	地方品种	84	22	26.2	770	556	72.2	69.6
	育成品种	148	22	14.9	716	453	63.3	61.0
北部春麦区 VII	地方品种	171	45	26.3	878	677	77.1	74.3
	育成品种	53	9	17.0	632	370	58.5	56.4
西北春麦区 VIII	地方品种	229	70	30.6	936	799	85.4	82.3
	育成品种	110	32	29.1	764	608	79.6	76.7
青藏春冬麦区 IX	地方品种	151	46	30.5	947	757	79.9	77.0
	育成品种	13	4	30.8	403	189	46.9	45.2
新疆冬春麦区 X	地方品种	166	30	18.1	981	682	69.5	67.0
	育成品种	33	9	27.3	569	379	66.6	64.2
国内	地方品种	3373	762	22.6	1531	1408	92.0	88.7
	育成品种	1586	348	21.9	1336	1158	86.7	83.6
国外	育成品种	70	50	71.4	798	737	92.4	89.1
总计		5029	1160	23.1	1641	1557	94.9	91.5

a) 麦区命名与品种划分依据庄巧生^[21]的方法

种，它们或曾在我国大面积推广、或曾广泛用作育种亲本，目的是在基因组水平上了解国外品种的遗传组成特点及其对我国小麦育种的影响。

(ii) 实验方法. 以 3700 DNA 分析仪为操作平台，采用微卫星(SSR)荧光标记技术^[22]，选取多态性较高、覆盖小麦 21 个连锁群的 78 个微卫星位点^[10,23-25]，对全部材料进行基因型分析(Genotyping)；应用 Genescan 3.7, Genotyper 3.7 (<http://www.appliedbio systems.com>)和 Excel 等软件进行分子数据的收集与处理。

(iii) 数据的统计分析. 每个样品 SSR 的扩增谱带按“有”和“无”分别赋予 1 和 0. 利用 SSR 分子数据建立的 0-1 数据矩阵，对小麦的全基因组进行遗传丰富度(R_i)^[26]和多样性指数(H_i)^[26]估算. $R_i = \sum_{j=1}^n A_{ij} / n$ ，其

中， A_{ij} 表示第*i*个位点第*j*个等位变异； $H_i = \sum_{i=1}^n \text{PIC}_i / n$ ，

其中， PIC_i 表示第*i*个位点的多态性信息指数；*n*表示检测位点总数. 应用 NTSYS 2.1 软件^[27]中的“DICE”计算品种间遗传相似系数，用非加权算术平均配对法(un-weighted pair group method with arithmetic, UP-GMA)聚类分析。

完全随机取样时保留等位变异频率的计算机模拟：在每一个取样水平，随机抽样 10 次，获得每次取样所得的等位变异数，用 10 次的平均值作为该取样水平的等位变异数. 地方品种和育成品种分别进行模拟。

(iv) 核心种质构建程序及取样策略. 采取根据本研究实际情况而适当调整的分层分组代表性取样法^[11,12]，即将供试材料分成育成品种和地方品种两

大组群,再根据全国小麦生态区划图^[21],将它们各自分成 10 个小组群;每个小组群取样时,对遗传多样性高的略增加取样比例,反之略减少;每个小组群的材料分别聚类取样;个别材料优先入选(著名品种、重要育种亲本和携带稀有等位变异的材料)^[11,28].核心种质取样数量(1160 份)占整体种质数的 5%,占初选核心种质的 23.1%.另外,为了证实调整的分层分组代表性取样法的可靠性,采用完全随机取样法(即各小组群均为 23.1%,核心种质总数仍为 1160 份)和部分随机取样法(各小组取样比例适当调整,但入选个体随机)进行比较分析.

(v) 核心种质遗传代表性的估计. 核心种质遗传代表性(%) = (核心样品等位变异数/初选核心样品等位变异数) × 96.4% 其中,96.4%为初选核心种质对整体种质资源的表型代表性^[1].

为了明确核心种质的遗传多样性与各麦区整体多样性的一致性程度,用 SPSS11.0.0 软件分别计算出各麦区核心种质与初选核心种质之间的平均遗传丰富度及多样性指数的相关系数(r),用以验证核心种质的遗传代表性.

(vi) 核心种质群体遗传结构分析. 应用 Structure 2.1^[29]软件对我国小麦核心种质进行遗传结构分析;并用 NTSYS 2.1^[27]软件中的主坐标分析(principal coordinate analysis, PCO)程序对核心种质群体进行分析,更直观地反映地方品种和育成品种之间的关系.

2 结果与分析

2.1 核心种质取样及其遗传代表性分析

(i) 各麦区遗传丰富度比较. 78 个 SSR 位点对 5029 份初选核心种质进行基因型分析,共获得 1641 个等位变异,其中地方品种 1531 个,育成品种 1336 个.

为了降低麦区间品种数差异对等位变异数目造成的影响,从初选核心种质中,每个麦区地方品种取样 78 个,育成品种取样 42 个,进行各麦区等位变异数量比较.由于青藏春冬麦区和新疆冬春麦区育成品种初选核心种质均不足 42 份,故全部入选,比较结果见图 1.从图 1 可以看出,在品种数量基本一致的情况下,各麦区育成品种和地方品种等位变异丰富度均存在较大差异.从地方品种看,除新疆冬春麦区和青藏春冬麦区外,黄淮冬麦区、西南冬麦区、北

部冬麦区和西北春麦区等位变异较丰富,长江中下游冬麦区和华南冬麦区相对较低.从育成品种看,黄淮冬麦区、西北春麦区等位变异丰富度高,青藏春冬麦区等位变异丰富度较低.

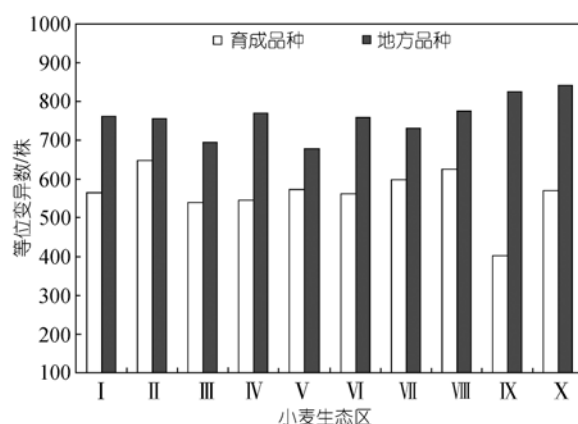


图 1 中国 10 大麦区育成品种与地方品种等位变异数比较
I, 北部冬麦区; II, 黄淮冬麦区; III, 长江中下游冬麦区; IV, 西南冬麦区; V, 华南冬麦区; VI, 东北春麦区; VII, 北部春麦区; VIII, 西北春麦区; IX, 青藏春冬麦区; X, 新疆冬春麦区

(ii) 取样比例与遗传代表性. 采用随机抽样法,对能够最大限度地代表种质资源遗传多样性的适宜取样比例进行了估计.无论地方品种还是育成品种,随着取样比例的增加,等位变异代表性随之增加,但并非线性关系(图 2).从图 2 看出,地方品种若想使等位变异的代表性达 70% 以上,取样量至少需 350 份,此数量占初选核心种质的 10.4%,占我国全部地方品种的 3.2%.育成品种若使代表性达 70% 以上,取样量应接近 300 份,占初选核心种质的 18.1%,占我国全部育成品种的 2.7%.考虑到分麦区取样,麦区间存在较多共同的等位变异类型,若使各麦区核心种质的等位变异代表性基本在 70% 左右,便需增加取

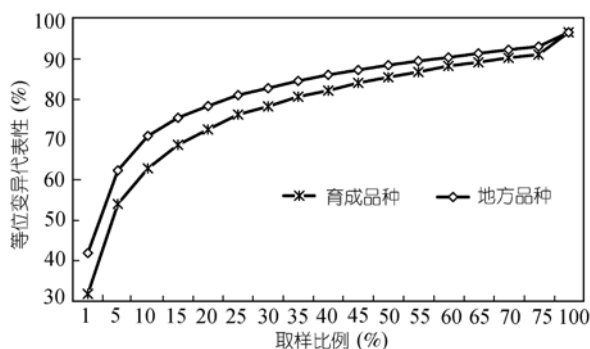


图 2 中国小麦初选核心种质完全随机取样时等位变异代表性 with 取样比例间的关系

样量. 因此, 我们采用 5%的取样比例, 即占初选核心种质的 23.1%.

确定了各麦区地方和育成品种取样比例后, 以基因型数据为基础进行聚类, 各小组群(麦区)内用适当调整的分层分组代表性取样法取样, 构建了由 1160 份材料组成的我国普通小麦核心种质, 其占初选核心种质的 23.1%、整体种质资源的 5%, 遗传代表性估计值达 91.5%(表 1), 显著高于目前大家所接受的标准, 即以 10%的核心样品代表基础样品 70%以上的遗传多样性 [3~5].

(iii) 根据本研究实际情况而适当调整的分层分组代表性取样和随机取样的遗传代表性分析. 为了验证根据本研究实际情况而适当调整的分层分组代表性取样的效果, 我们将其与随机取样法的遗传代表性进行了比较. 在核心种质数量同为 1160 份基础上, 应用我们自编的程序, 计算出完全随机法和部分随机法构建的核心种质遗传代表性均为 79.8%, 远低于调整的分层分组代表性取样的效果(91.5%, 图 3).

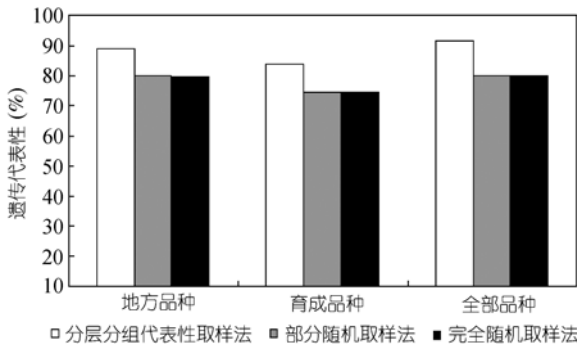


图3 调整的分层分组代表性取样法与随机取样法构建的核心种质遗传代表性比较

2.2 我国小麦核心种质遗传多样性分析

(i) 我国小麦核心种质地方品种与育成品种的遗传多样性比较. 1160 份核心种质在 78 个 SSR 位点共有效扩增出 1557 个等位变异, 地方品种和育成

品种等位变异数分别为 1408 及 1158, 其中 1034 个等位变异为地方品种和育成品种所共有, 占等位变异总数的 67.5%. 地方品种特异等位变异 374 个, 占总数的 24.4%; 育成品种特异等位变异 124 个, 占总数的 8.1% (图 4). 统计结果表明, 我国地方品种遗传多样性高于育成品种.

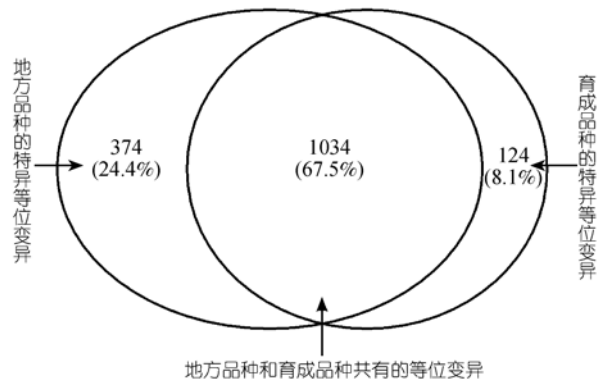


图4 中国小麦核心种质中地方品种与育成品种等位变异分布

在 78 个 SSR 位点上对 50 份国外品种进行基因型分析后, 共检测到 737 个等位变异(表 1). 其中有 682 个与我国育成品种共有, 699 个与我国地方品种共有, 669 个(占 90.8%)兼与我国育成品种和地方品种共有, 25 个等位变异为国外品种所特有.

(ii) 我国小麦核心种质的遗传结构分析. 应用 Structure2.1 [29] 软件对我国小麦核心种质进行遗传结构分析, 当 $K=2$ 时(K 表示预定义的群体数), 全部种质基本划分为地方品种和育成品种两大类群(图 5). 对同一套材料进行主坐标分析, 结果更直观地将全部种质划分为两大类群(图 6). 从图 5 和图 6 可以看出, 尽管两类群间存在相互渗透的现象, 但中国小麦地方品种与育成品种是两个相对独立的遗传群体是不争的事实 [10,24,25].

我国地方品种生态型分化十分明显(图 7), 这是

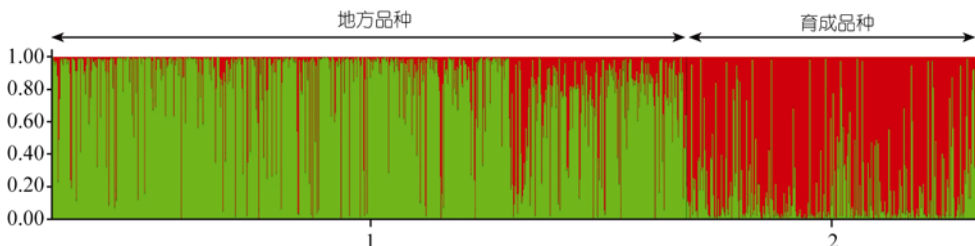


图5 中国小麦核心种质的遗传结构分析($K=2$)

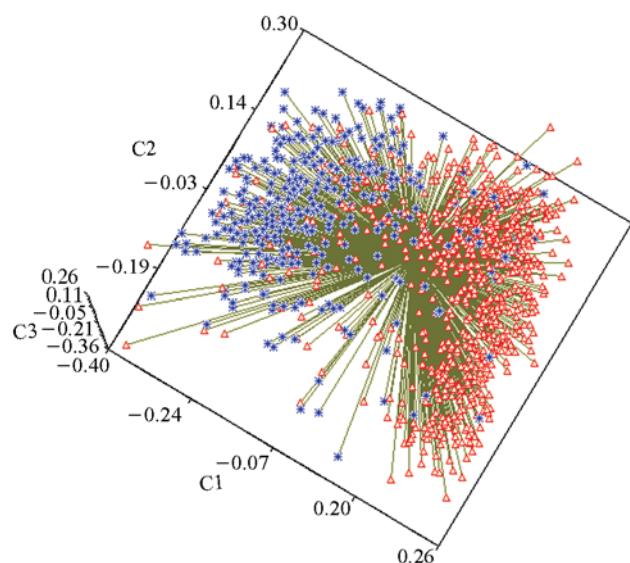


图 6 中国小麦核心种质 PCO 分析
* 育成品种, $\triangle$ 地方品种

长期自然和环境选择的结果. 育成品种分化相对较弱(图 8), 可能与一些重要育种材料在不同生态区同时广泛利用有关. 但来自于华南冬麦区(V)和新疆冬春麦区(X)的育成品种与其他麦区的品种存在比较大的差异, 与这两大区小麦育种水平相对滞后于全国水平是一致的.

(iii) 我国不同麦区核心种质遗传多样性分析. 我国 10 大麦区间品种具有的等位变异数量存在较大差异. 地方品种等位变异数量变化范围为 515~952,

育成品种变化范围为 189~801. 各麦区均表现为地方品种的等位变异更加丰富(表 1).

以平均遗传丰富度和多样性指数为评价指标, 对各麦区核心种质的遗传多样性进行评价(图 9). 评价结果表明, 地方品种以黄淮冬麦区遗传丰富度最高, 西南冬麦区次之; 北部冬麦区和西北春麦区较高; 而华南冬麦区及东北春麦区品种遗传丰富度偏低. 由此推测, 中国小麦的遗传多样性中心分布在黄淮冬麦区和西南冬麦区. 育成品种, 同样是黄淮冬麦区的品种遗传丰富度最高, 其次是北部冬麦区; 青藏春冬麦区和华南冬麦区遗传丰富度偏低, 这恰巧反映了我国黄淮冬麦区和北部冬麦区的小麦育种力量很强, 而青藏春冬麦区和华南冬麦区的小麦育种工作薄弱的事实. 同时, 对各区核心种质的遗传多样性与初选核心种质进行了比较分析, 平均遗传丰富度间的相关系数 $r = 0.976(P < 0.01)$, 多样性指数间的相关系数 $r = 0.942(P < 0.01)$, 说明所建立的核心种质能够客观地代表我国小麦资源的遗传变异情况.

遗传多样性指数作为评价地区品种多样性的指标时: (1) 组群间的差异不十分明显; (2) 有时不能完全反映多样性的丰富程度, 特别是当品种数量很少时, 如青藏春冬麦区的育成品种, 遗传多样性指数很高, 但它们的遗传丰富度很低, 实际上该区育成品种的遗传多样性并不高. 因此, 在评价品种多样性时, 应同时应用两个指标进行权衡(图 9 和 10).

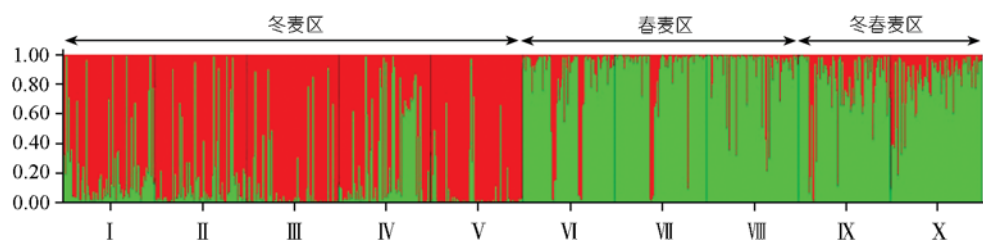


图 7 中国小麦核心种质中地方品种的群体结构($K = 2$)

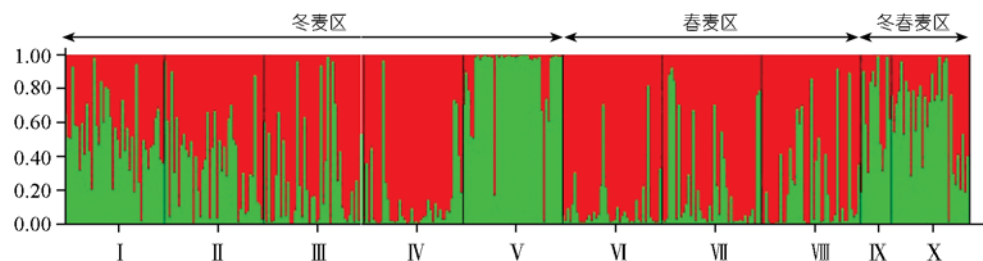


图 8 中国小麦核心种质中育成品种的群体结构($K = 2$)

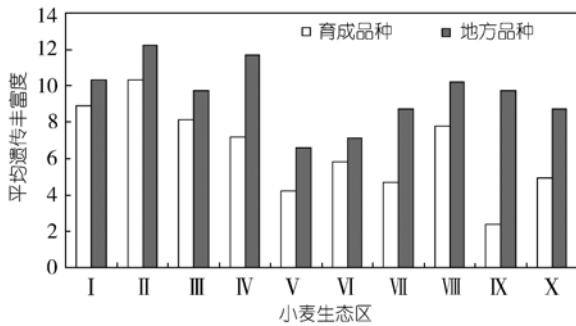


图 9 中国小麦核心种质各生态区育成品种和地方品种的平均遗传丰富度(麦区名称同图 1)

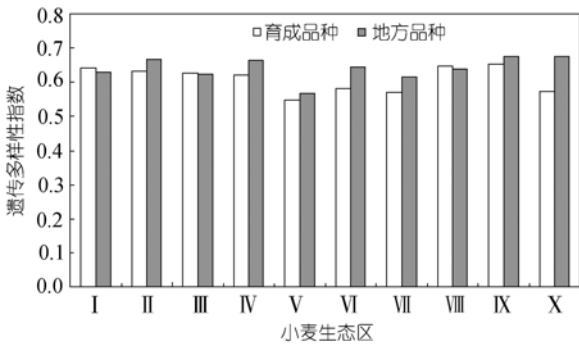


图 10 中国小麦核心种质各生态区育成品种和地方品种的遗传多样性指数(麦区名称同图 1)

3 讨论

3.1 核心种质构建中的材料分组问题

以往的研究表明,在构建核心种质时,对材料系统分组取样有利于达到以最小的重复代表最大的遗传多样性^[30]。我们在构建小麦核心种质时,采用了两级分组法,首先把材料分成地方品种与育成品种两大组群,再根据小麦栽培区分成 10 个小组群。这样分层分组符合我国小麦品种实际情况,也便于计算机处理。对我国小麦品种的遗传结构分析表明,地方品种与育成品种是两个相对独立的群体(图 5 和 6)。究其原因,我国有 4000 多年的小麦栽培历史,而数千年封闭的社会制度,使小麦引入我国后长期在相对隔离的条件下种植,各地先民根据当地的条件,对其进行感性的选择,形成了我国丰富多彩、独具特色的地方品种。我国的小麦科学育种是近 90 年、特别是近 50 多年来的事^[21]。从育种方法上看,早期主要是从地方品种中系统选择,20 世纪 20 年代以后有少量国外引进品种直接推广,30 年代到 40 年代后有国外品种与地方品种杂交育成的品种推广,60 年

代以后推广的小麦品种主要是国外品种与我国育成品种杂交(包括多交)育成的,80 年代以后不少品种是我国育成品种(系)间相互杂交育成的。因此,我国小麦地方品种与选育品种在遗传结构上为两大类群是很自然的。在构建核心种质时,将它们分为两大组群是合理的。我国小麦种植区生态条件差异很大,横跨 30 多个纬度、50 多个经度,各地气候、土壤、耕作制度和栽培特点差别很大。全国分为十大麦区,各麦区的品种特性差别较大,因此,按十大麦区进行第二层分组也是适宜的。

3.2 核心种质构建中的取样策略问题

Brown 等^[5,6]提出,核心种质一般占总体种质资源的 5%~10%,遗传代表性不低于 70%比较适宜。其取样方法通常是材料分组后,各组按同样比例确定取样数量,聚类后各组按比例随机抽取材料(简称为随机取样法)^[3-6,12,31]。我们考虑到各麦区(小组群)品种的遗传多样性不同(图 1),采取了遗传多样性高的麦区取样数量略增加,反之,取样量略微减少的方法;另外,聚类后抽取材料时采用了著名品种、重要育种亲本和具有稀有等位变异的品种优先入选的方法,使核心种质以 5%的数量达到了 91.5%的遗传代表性,远远高于随机取样法(79.8%)。根据本研究实际情况而适当调整的分层分组代表性取样法是我国小麦核心种质构建的成功经验,但实际工作中,调整取样量是比较复杂的事,如东北春麦区的地方品种,取样比例高达 26.2%时,遗传代表性才接近 70%;又如青藏高原春冬麦区育成品种数量少,取样比例增至 30.8%,遗传代表性才只有 45.2%。这些情况都难以再降低取样数量。根据 5029 个品种 78 个 SSR 位点扫描所得到的 40 万个分子数据,对取样量进行调整,工作量之大可想而知。

3.3 构建我国小麦核心种质的意义

(i) 为遗传研究及关联分析奠定了很好的数据平台。在核心种质构建中,共收集了 40 万个分子数据和 10 万个表型数据,为小麦的遗传研究及关联分析奠定了很好的数据平台,对研究我国小麦品种的演变、特别是一些重要性状的变化和定位都是不可多得的^[19,20,32]。在 1160 份品种(系)78 个基因组 SSR 位点共发现 1557 个等位变异,其中 669 个为地方品种、育成品种和引进品种所共有,1034 个为地方品种和育成品种所共有。这些共有的、特别是出现频率极高

的优势等位变异可能与重要农艺性状相关联^[20]。

3 类品种各有自己独特的等位变异,其中以地方品种的独特变异最多,约占全部等位变异的 25%,说明地方品种中可能蕴藏着不少有用基因等待开发。国外品种在我国小麦育种中曾经发挥了很大作用,特别在丰产性和抗病性方面,许多国外品种优于我国品种,加强引种是促进我国小麦育种必不可少的措施。

通过小麦核心种质构建中分子数据的分析,明确了我国小麦遗传多样性的状况和地理分布特点,为我国小麦遗传多样性中心的确定提供了证据(图 9 和 10)。还发现我国育成品种的遗传多样性急剧下降,品种的抗灾能力明显减弱,为我国小麦育种提出了警示^[32]。

(ii) 为小麦新基因发掘提供了材料平台。核心种质是具有丰富等位变异的品种群体。国家基因库保存了 23090 份原产我国的小麦种质资源,它们大都

表型性状不佳或基本过时,就育种而言,很长时间大多无人问津。通过核心种质构建,从中选出了 1160 份(占总体种质资源的 5%),而遗传代表性高达 91.5%,利用就比较方便了。为了更加便于特性鉴定和利用,我们又从中选出了 231 份作为微核心种质,占总体种质资源的 1%,而遗传代表性接近 70%。对于这 231 份材料进行全面的特性鉴定、深入研究和利用就容易多了。第一,将微核心种质交给不同学科的专家进行特性鉴定,交给育种家直接用于常规育种;第二,利用微核心种质为供体,培育遗传导入系,挖掘新基因,将带有新基因的材料及其分子标记交给育种家,进行分子标记辅助育种^[33,34]。

“核心种质”是一个动态的概念。在已构建核心种质的基础上,建立应用核心种质,用起来会更加直接、高效。若能建立较为全面而丰富的应用核心种质,并不断加以补充和完善,我国的小麦育种定能摆脱优良亲本缺乏的局面。

致谢 在本研究项目执行过程中,承蒙庄巧生、李振声和张启发 3 位院士无私的指导和帮助,作者在此表示衷心的感谢。

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.植物遗传资源学报,2003,4: 1—8
- 2 Tanksley S D, McCouch S R. Seed bank and molecular maps: Unlocking genetic potential from the wild. Science, 1997, 277: 1063—1066[doi]
- 3 Frankel O H. Genetic perspectives of germplasm conservation. In: Arber W, Limensee K, Peacock W J, et al, eds. Genetic Manipulation: Impact on Man and Society. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1984. 161—170
- 4 Frankel O H, Brown A H D. Plant genetic resources today: A critical appraisal. In: Holden J H W, Williams J T, eds. Crop Genetic Resources: Conservation & Evaluation. London: George Allen & Urwin Ltd, 1984. 249—257
- 5 Brown A H D. Core collections: A practical approach to genetic resources management. Genome, 1989, 31: 818—824
- 6 Brown A H D. The case for core collections. In: Brown A H D, Frankel O H, Marshall D R, et al, eds. The Use of Plant Genetic Resources. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1989. 136—156
- 7 Hamon S, van Stolen D H. Characterization and evaluation of okra. In: Brown A H D, Frankel O H, Marshall D R, et al, eds. The Use of Plant Genetic Resources. Cambridge UK: Cambridge University Press, 1989. 173—196
- 8 Corley H C, William F A. Evaluation of a core collection to identify resistance to late leaf spot in peanut. Crop Sci, 1995, 35: 1700—1702
- 9 Upadhyaya H D, Bramel P J, Singh S. Development of a chickpea core subset using geographic distribution and quantitative traits. Crop Sci, 2001, 41: 206—210
- 10 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, 2006, 17: 69—77[doi]
- 11 Hu J, Zhu J, Xu H M. Methods of constructing core collections by stepwise cluster with three sampling strategies based on genotypic values of crops. Theor Appl Genet, 2000, 101(1-2): 264—268[doi]
- 12 Wang J C, Hu J, Liu N N, et al. Investigation of combining plant genotypic values and molecular marker information for constructing

- core subsets. *J Integr Plant Biol*, 2006, 48(11): 1371—1378[[doi](#)]
- 13 Yonezawa K, Nomura T, Morishima H. Sampling strategies for use in stratified germplasm collections. In: Hodekin T, Brown A H D, van Hintum T J L, et al, eds. *Core Collections of Plant Genetic Resources*. Chichester, UK: Wiley-Sayce Publication, 1995. 35—54
- 14 Brown A H D, Grace J P, Speer S S. Designation of a “core” collection of perennial Glycine. *Soybean Genetics Newsletter*, 1987, 14: 59—70
- 15 van Hintum T J L. Comparison of marker systems and construction of a core collection in a pedigree of European spring barley. *Theor Appl Genet*, 1994, 89: 991—997
- 16 李自超, 张洪亮, 曾亚文, 等. 云南地方稻种资源核心种质取样方案研究. *中国农业科学*, 2000, 33(5): 1—7
- 17 Ellegren H. Microsatellites: Simple sequences with complex evolution. *Nat Rev Genet*, 2004, 5: 435—445[[doi](#)]
- 18 Balfourier F, Roussel V, Strelchenko P, et al. A worldwide bread wheat core collection arrayed in a 384-well plate. *Theor Appl Genet*, 2007, 114: 1265—1275[[doi](#)]
- 19 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
- 20 张学勇, 童乐平, 游光霞, 等. 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: 1526—1535
- 21 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
- 22 郝晨阳, 王兰芬, 董玉琛, 等. SSR 荧光标记和银染技术的比较分析. *作物学报*, 2005, 31: 144—149
- 23 Röder M S, Korzun V, Wendehake K, et al. A microsatellite map of wheat. *Genetics*, 1998, 149: 2007—2023
- 24 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 corner-stone breeding parents in Chinese wheat improvement and production. *Theor Appl Genet*, 2002, 106: 112—117
- 25 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[[doi](#)]
- 26 Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1973, 70: 3321—3323[[doi](#)]
- 27 Rohlf F J. *NTSYS-pc: Numerical taxonomy and multivariate analysis system*, Version 2.1. NY: Exeter Software, 2000
- 28 胡晋, 徐海明, 朱军. 保留特殊种质材料的核心库构建方法. *生物数学学报*, 2001, 16: 348—352
- 29 Pritchard J K, Stephens M, Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 2000, 155: 945—959
- 30 Spagonletti Z P L, Quaslet C O. Evaluation of five strategies for obtaining a core subset from a large genetic resource collection of durum wheat. *Theor Appl Genet*, 1993, 87: 295—304[[doi](#)]
- 31 Wang J C, Hu J, Xu H M, et al. A strategy on constructing core collections by least distance stepwise sampling. *Theor Appl Genet*, 2007, 115: 1—8
- 32 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. *中国科学 C 辑: 生命科学*, 2005, 35: 408—415
- 33 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
- 34 He G M, Luo X J, Tian F, et al. Haplotype variation in structure and expression of a gene cluster associated with a quantitative trait locus for improved yield in rice. *Genome Res*, 2006, 16: 618—626[[doi](#)]