

# 小麦骨干亲本研究进展

徐 鑫<sup>1</sup>, 李小军<sup>2\*</sup>

(1. 新乡学院, 河南 新乡 453003; 2. 河南科技学院, 河南 新乡 453003)

**摘要:** 骨干亲本形成的遗传基础研究已经成为作物优异种质分子评价的重要部分, 对作物育种具有非常重要的实践意义。为此, 就小麦骨干亲本的遗传多样性、重要基因组区段及有利基因发掘的研究进行了阐述, 并介绍了以连锁不平衡研究为基础开始在植物系谱群体进行数量性状研究的几种策略。

**关键词:** 骨干亲本; 遗传多样性; 染色体区段; 数量性状基因座位; 连锁不平衡

**中图分类号:** S512.1    **文献标志码:** A    **文章编号:** 1004-3268(2012)02-0005-04

## Research Progress of Founder Parents in Wheat

XU Xin<sup>1</sup>, LI Xiao-jun<sup>2\*</sup>

(1. Xinxian University, Xinxian 453003, China;

2. Henan Institute of Science and Technology, Xinxian 453003, China)

**Abstract:** To study the formation of founder parents is of great practical significance in crop breeding. In this paper, the research progress of founder parents in wheat is reviewed from the aspects of their genetic diversity, main genomic segments and discovery of favorable genes. Meanwhile, several tactics to investigate quantitative traits with the pedigree population of plants based on linkage disequilibrium are presented.

**Key words:** founder parents; genetic diversity; chromosomal region; QTL; linkage disequilibrium

骨干亲本(founder parents 或 foundation genotypes), 是指直接用来培育出一批大面积推广的品种, 或由其衍生出许多具有广泛应用价值的亲本育种材料。通常骨干亲本除本身具备综合的优良性状之外, 还具有高配合力, 即易与其他材料杂交育成优良品种<sup>[1]</sup>。目前, 小麦上已明确了蚂蚱麦、燕大 1817、江东门、成都光头、蚰子麦、碧蚂 4 号、北京 8 号、西农 6028、五一麦、南大 2419、欧柔、阿夫、阿勃、早洋麦、洛夫林 10 号、墨巴 66、繁 6、矮孟牛和小偃 6 号等 19 个骨干亲本。

长期的育种实践证明, 骨干亲本的创制与利用能够有效地提高育种效率。建国以来, 我国总计育成推广了约 2 000 个小麦品种, 其中利用 16 个骨干亲本育成的品种多达 973 个(繁 6、矮孟牛和小偃 6

号衍生品种数未统计), 以南大 2419 和欧柔 2 个骨干亲本衍生品种数最多, 均多达 110 个。同时, 骨干亲本的衍生后代在产量等性状上也有较大幅度的提高。例如, 利用小麦骨干亲本蚂蚱麦培育出 88 个优良品种, 其中碧蚂 1 号比对照增产 20%~30%, 年最大种植面积达 600 万 hm<sup>2</sup>, 成为我国推广面积最大的小麦品种。此外, 蚰子麦、碧蚂 4 号、五一麦、南大 2419、北京 8 号、阿夫、阿勃、繁 6 和小偃 6 号等骨干亲本本身也属于大面积推广品种, 它们及衍生的大面积品种往往在生产上具有较长的使用寿命。例如, 南大 2419 推广种植了 41 a, 成为我国小麦史上使用寿命最长的品种, 南大 2419 的后代内乡 5 号种植了 24 a。在水稻和玉米中, 骨干亲本现象也十分突出。例如, 在玉米上, 利用骨干亲本黄早四培育

收稿日期: 2011-09-26

基金项目: 新乡学院博士启动项目

作者简介: 徐 鑫(1979-), 女, 河南新乡人, 讲师, 博士, 主要从事小麦分子育种研究。E-mail: caasxxu@ yahoo. com. cn

李小军为共同第一作者。

\* 通讯作者: 李小军(1977-), 男, 陕西西安人, 讲师, 博士, 主要从事细胞遗传学研究。E-mail: lxj227@ yahoo. com. cn

出 67 个优良杂交种,其衍生系达 81 个;水稻上,以明恢 63 为主体亲本,衍生出新的恢复系 131 个。

从很大程度上说,作物育种的历史也就是骨干亲本利用的历史。骨干亲本研究的重要性已经引起许多育种科学家的重视。为此,就小麦骨干亲本已有研究的几个方面分述如下。

## 1 小麦骨干亲本的研究进展

### 1.1 遗传多样性

遗传多样性是物种生存和发展的前提。一个物种所包含的基因越丰富,它对环境的适应能力越强。已有研究表明,育种中由于持续的人为选择,小麦的遗传多样性在不断降低<sup>[2]</sup>。

张学勇等<sup>[3]</sup>对我国小麦骨干亲本、在生产上曾发挥过巨大增产效益的部分品种,以及部分优质面包品种的高分子量谷蛋白亚基组成分析表明,骨干亲本在 Glu-A1 位点有“0”和“1”2 种等位变异类型;Glu-B1 主要以“7+8”和“7+9”为主;Glu-D1 以“2+12”为主要类型。王珊珊等<sup>[4]</sup>利用 SSR 标记分析小麦骨干亲本矮孟牛及其 91 份衍生品种的遗传多样性。与矮孟牛亲本及其姊妹系品种的多样性相比,其衍生后代的多样性略有升高。王庆专等<sup>[5]</sup>利用 SSR 分子标记对小麦骨干亲本碧蚂 4 号与其 4 个姊妹系的遗传差异进行了分析,发现亲本蚂蚱麦和碧玉麦对它们的遗传贡献存在明显区别,碧蚂 4 号在 188 个位点上与其 4 个姊妹系存在差异,部分特异染色体区段存在与产量、抗病、抗逆和适应性等重要农艺性状相关的基因点,推测这可能是碧蚂 4 号区别于其他姊妹系成为骨干亲本的遗传基础。

笔者分析了我国 19 个小麦骨干亲本的来源、系谱、主要育种特征发现,小麦骨干亲本 1955 年以前以地方品种为主,包括蚂蚱麦、燕大 1817、江东门、成都光头、蚰子麦等;1956—1975 年,以地方品种的后代和国外引进品种为主,包括碧蚂 4 号、北京 8 号、西农 6028、五一麦、南大 2419、欧柔、阿夫、阿勃、早洋麦等;20 世纪 70 年代末期以后以含有国外和外源遗传物质的国内育成品种为主,包括墨巴 66、繁 6、矮孟牛和小偃 6 号等。从年代间比较结果可以看出,骨干亲本的遗传基础有不断扩大的趋势。

### 1.2 重要染色体区段的系谱追踪

作物品种,是人类在一定的生态条件下,利用生物固有的遗传变异按照预定的育种目标选优去劣,使后代群体得到遗传改良。通常情况下,一个优良品种的育成要经历多次杂交,需要几年,甚至十几年的时间。如果能找到骨干亲本在其衍生品种中持续

被选择的染色体区段,它们可能就和育种家所关注的重要目标性状密切相关。现代骨干亲本的研究多是以此为着眼点,剖析其存在的重要染色体区域。

矮秆基因 *Rht8* 与光周期不敏感基因 *Ppd-D1* 紧密连锁位于 2D 染色体的短臂,能显著增强品种的适应性。Pestsova 等<sup>[6]</sup>利用 Xgwm261 标记对日本小麦骨干亲本 Akakomugi 的 *Rht8* 基因所在染色体片段进行系谱追踪,发现育种过程中育种家在不断选择 *Rht8* 的同时也选择了其周围一定的染色体区域,表现连锁不平衡遗传的染色体片段不小于 28 cM。韩俊等<sup>[7]</sup>利用 SSR 分子标记发现了 7 个骨干亲本燕大 1817 对后代衍生品种贡献率较高的基因组区段。司清林等<sup>[8]</sup>通过 SSR 标记对小麦骨干亲本阿夫及其衍生后代进行分析,检测到 3 个阿夫特异标记能在其 265 个衍生后代中稳定传递。李琼等<sup>[9]</sup>利用 SSR 分子标记分析了骨干亲本小偃 6 号在其 53 份衍生品种的遗传规律。徐鑫等<sup>[10]</sup>利用小麦 1B 染色体上的 17 对 SSR 引物探讨了小麦骨干亲本洛夫林 10 号 1BL/1RS 在 14 个代表性品种的遗传特征,同时发现洛夫林 10 号 1B 染色体在后代遗传有重要区段。袁园园等<sup>[11]</sup>利用 SSR 分子标记对碧蚂 4 号子一代衍生品种的 4 个亲本进行筛选,获得 33 个碧蚂 4 号特异标记,随后探讨了碧蚂 4 号的基因组特异位点在衍生品种的传递特点。李小军等<sup>[12]</sup>对小麦骨干亲本欧柔及其衍生的 23 份在我国生产和育种中发挥重要作用的后代品种进行 SSR 扫描,发现欧柔在 20 个 SSR 位点产生的特异等位变异在后代品种的传递频率大于 50%,在 43 个位点欧柔等位变异(亦不同程度的分布于中间亲本品种中)在后代品种的分布频率大于 85%。

以上研究实例表明,利用现代分子标记研究骨干亲本染色体片段在其衍生品种中的传递是切实可行的,同时为目标区域存在的重要性状基因精确定位、克隆奠定了良好的基础。

### 1.3 数量性状基因定位

作物的产量、品质、抗逆性等许多重要农艺性状为数量性状,由许多微效基因控制,这些基因在染色体上的位置称为数量性状基因座位(quantitative trait locus, QTL)。而农作物骨干亲本是无数数量性状优良基因的组合、优化和协调表达的综合结果,并且与不同时期的育种目标及不同生态区的环境因素有密切关系。以骨干亲本品种为亲本,构建不同的遗传作图群体进行数量性状的基因定位是骨干亲本研究的另一重要途径。小麦上, Ma 等<sup>[13]</sup>和 Lin 等<sup>[14]</sup>以小麦骨干亲本品种南大 2419 和地方品种望

水白为亲本构建重组自交系作图群体,在南大2419中定位了与穗长、小穗数、穗密度和赤霉病抗性等性状相关的QTL。Su等<sup>[15]</sup>以小麦骨干亲本洛夫林10号和中国春为亲本构建DH群体,在土壤磷充足、缺乏2种环境条件下定位了39个与分蘖数、磷吸收效率等性状相关的QTL,其中15个QTL来自洛夫林10号;与中国春相比较,洛夫林10号在3个基因位点(*Xgwm251-4B*, *Xgwm271.2-5A*, *Xgwm121-5D*)对磷缺乏表现更强的不敏感性。

#### 1.4 基于连锁不平衡的重要基因发掘

以上进行QTL作图的基本方法是通过双亲杂交,建立永久性作图群体,主要包括重组近交系、双单倍体群体、回交近交系以及近等基因系等。而后进行高密度分子连锁图谱的绘制、群体性状多年、多点鉴定,再用软件进行连锁分析,将控制性状的基因或QTL定位在特定的遗传连锁图区段内。Jannink等<sup>[16]</sup>提议,将人类和动物研究中基于系谱进行QTL定位的方法移植到植物基因定位。Jannink及相关研究认为,采用植物系谱群体进行QTL定位有以下几个优点:(1)节省时间。系谱群体是现有的自然群体,不需要专门构建,研究周期短,而常规的杂交技术从开始杂交到重组自交系等群体的建成一般需要3~5a的时间;(2)可以同时多种等位基因进行检测,明确不同品种所携带的等位基因及其对目标性状的贡献。而分离群体仅涉及2个特定的材料,连锁分析只涉及同一座位的2个等位基因;(3)系谱中包括的材料可能来自不同育种时期,不同的育种程序及生态区,所发现的重要基因位点受到环境的影响较小,易于分子标记辅助选择。近年来,经过植物学家的不懈努力,以连锁不平衡研究为基础发掘重要基因位点的关联分析方法(LD mapping或association mapping)在植物研究中逐渐得到应用<sup>[17]</sup>。关于连锁不平衡的原理已有详细报道<sup>[18]</sup>,这里不再赘述。下面列举几种以此方法为基础发现骨干亲本衍生系谱群体数量性状基因的研究策略。

传递不平衡检验(transmission disequilibrium test, TDT)。观察双亲(至少1个为杂合子)是否有某种等位基因传递给患者的频率明显增高,而呈现连锁不平衡。根据孟德尔遗传,如果标记与疾病基因不存在关联,则杂合双亲传递给后代某一个标记基因和未传递的几率是均等的。该策略最初的分析方法是以群体为基础,即为病例-对照研究,直接比较无亲缘关系的患病个体和非患病个体标记等位基因及其频率的差异,卡方检验两者是否存在显著性。

但该方法用于动物研究较多,植物少见。同源相同(identical by descent, IBD)定位。该方法是利用品种的系谱关系计算品种间的后裔同样值,并将IBD值嵌入到随后的QTL定位模型。最近,George等<sup>[19]</sup>也开发了基于植物系谱的QTL定位统计模型。

近年来,用于关联分析的TASSEL软件被广泛应用。其发展的“混合线性模型”的关联分析方法同时考虑了群体结构和品种间亲缘关系对关联分析带来的影响<sup>[20]</sup>。具体方法是:先用一定数量的随机标记估算样本群体结构矩阵(Q),品种亲缘关系系数矩阵(K),然后将这2个结果嵌入随后的关联统计模型中。该方法能有效地减少“伪关联”或“假阴性”的频率,是对现有系谱群体和多样性种质关联分析方法的有效补充。Agrama等<sup>[21]</sup>利用该模型在92个水稻品种构成的群体中,采用123个SSR标记进行关联分析,发现21个标记与产量、粒长、千粒重等性状相关。Brescghello等<sup>[22]</sup>采用位于2D、5A和5B染色体上的62个SSR标记对149个冬小麦品种组成的群体进行关联分析,发现14个SSR位点与粒重及粒长相关,6个位点与小麦品质相关。张学勇等<sup>[23]</sup>比较详细地介绍了通过标记/性状关联分析寻找重要染色体区段、定位发掘重要功能基因的基本方法。

## 2 展望

目前,主要作物高密度分子标记图谱已经基本建立,开发了包括已知功能和未知功能的多种分子标记<sup>[24]</sup>,特别是以PCR为基础的分子标记越来越多,高通量基因型分析(highthroughput genotyping)技术日臻成熟,为大规模开展农作物重要性状遗传研究提供了高效简便的技术方法。

育种经验表明,育种效率的提高离不开骨干亲本的利用。但是如果仅利用少数骨干亲本,势必带来遗传单一性的问题,而且,随着育种目标的改变,必然要求不同的骨干亲本。要解决这一矛盾,必须阐明骨干亲本形成的遗传和分子生物学本质,将从育种中获得的经验认识上升为理论,为发掘骨干亲本、丰富骨干亲本的遗传多样性、创造遗传潜力更大的新型骨干亲本奠定理论基础。我国也因此设立了“主要粮食作物骨干亲本遗传构成和利用效应的基础研究”的“973”重大基础研究课题,以水稻、小麦、玉米骨干亲本为主要对象开展了大量研究。相信通过对骨干亲本及其衍生重要品种的高密度扫描,结合关联分析等现代生物学手段,可以找到一些在育

种中发挥重要作用的基因组区段,从而阐明骨干亲本易出品种的基因组学基础,为品种的分子设计、组合的选配及后代的分子标记选择提供重要的理论依据,同时为大基因组作物如小麦、玉米等的基因组学研究提供重要的目标区域信息<sup>[23]</sup>。

#### 参考文献:

- [1] 庄巧生. 中国小麦品种改良及系谱分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003.
- [2] Tian Q Z, Zhou R H, Jia J Z. Genetic diversity trend of common wheat (*Triticum turgidum* L.) in China revealed with AFLP markers[J]. Genet Resour Crop Evol, 2005, 52: 325-331.
- [3] 张学勇, 董玉琛, 游光侠, 等. 中国小麦大面积推广品种及骨干亲本的高分子量谷蛋白亚基组成分析[J]. 中国农业科学, 2001, 34(4): 355-362.
- [4] 王珊珊, 李秀全, 田纪春. 利用 SSR 标记分析小麦骨干亲本“矮孟牛”及衍生品种(系)的遗传多样性[J]. 分子植物育种, 2007, 5(4): 485-490.
- [5] 王庆专, 袁园园, 崔法, 等. 小麦骨干亲本碧蚂 4 号及其姊妹系遗传差异分析[J]. 分子植物育种, 2009, 7(6): 1100-1105.
- [6] Pestsova E, Röder M. Microsatellite analysis of wheat chromosome 2D allows the reconstruction of chromosomal inheritance in pedigrees of breeding programmes[J]. Theor Appl Genet, 2002, 106: 84-91.
- [7] 韩俊, 张连松, 李静婷, 等. 小麦骨干亲本“胜利麦/燕大 1817”杂交组合后代衍生品种遗传构成解析[J]. 作物学报, 2009, 35(8): 1395-1404.
- [8] 司清林, 刘新伦, 刘智奎, 等. 阿夫及其小麦衍生品种的(系)的 SSR 分析[J]. 作物学报, 2009, 35(4): 615-619.
- [9] 李琼, 王长有, 刘新伦, 等. 小偃 6 号及其衍生品种(系)遗传多样性的 SSR 分析[J]. 麦类作物学报, 2008, 28(6): 950-955.
- [10] 徐鑫, 李小军, 李秀全, 等. 小麦骨干亲本“洛夫林 10 号”1BL/1RS 在衍生品种中的遗传分析[J]. 麦类作物学报, 2010, 30(2): 221-226.
- [11] 袁园园, 王庆专, 崔法, 等. 小麦骨干亲本碧蚂 4 号的基因组特异位点及其在衍生后代中的传递[J]. 作物学报, 2010, 36(1): 9-16.
- [12] 李小军, 徐鑫, 刘伟华, 等. 利用 SSR 标记探讨骨干亲本欧柔在衍生品种的遗传[J]. 中国农业科学, 2009, 42(10): 3397-3404.
- [13] Ma Z, Zhao D, Zhang C, et al. Molecular genetic analysis of five spike-related traits in wheat using RIL and immortalized F<sub>2</sub> populations[J]. Mol Gen Genomics, 2007, 277: 31-42.
- [14] Lin F, Xue S L, Zhang Z Z, et al. Mapping QTL associated with resistance to *Fusarium* head blight in the Nanda2419×Wangshuibai population. II. Type I resistance[J]. Theor Appl Genet, 2006, 112: 528-535.
- [15] Su J, Xiao Y, Li M, et al. Mapping QTLs for phosphorus-deficiency tolerance at wheat seedling stage[J]. Plant and Soil, 2006, 281: 25-36.
- [16] Jannink J, Bink M C A M, Jansen R C. Using complex plant pedigrees to map valuable genes[J]. Trends in Plant Science, 2001, 6: 337-342.
- [17] Gupta P K, Rustgi S, Kulwal P L. Linkage disequilibrium and association studies in higher plants: Present status and future prospects[J]. Plant Mol Biol, 2005, 57: 461-485.
- [18] Flint-Garcia S, Thuillet A, Yu J M, et al. Maize association population: a high-resolution platform for quantitative trait locus dissection[J]. Plant Journal, 2005, 44: 1054-1064.
- [19] George A W, Visscher P M, Haley C S. Mapping quantitative trait in complex pedigrees: a two-step variance component approach[J]. Genetics, 2000, 156(4): 2081-2092.
- [20] Yu J, Buckler E S. Genetic association mapping and genome organization of maize[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2006, 17: 155-160.
- [21] Agrama H A, Eizenga G C, Yan W. Association mapping of yield and its components in rice cultivars[J]. Mol Breeding, 2007, 19: 341-356.
- [22] Breseghello F, Sorrells M E. Association mapping of kernel size and milling quality in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars[J]. Genetics, 2006, 172(2): 1165-1177.
- [23] 张学勇, 董依平, 游光霞, 等. 选择牵连效应分析: 发掘重要基因的新思路[J]. 中国农业科学, 2006, 39(8): 1526-1535.
- [24] Somers D J, Isaac P, Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Theor Appl Genet, 2004, 109: 1105-1114.