

粗山羊草居群间遗传分化及多样性的 SSR 分析

苏亚蕊, 张大乐, 徐守明, 高安礼, 黄世全, 李锁平*

(河南大学生命科学学院, 农业生物技术研究, 河南 开封 475004)

摘要: 选用分布在粗山羊草 14 条染色体上的 32 对 SSR 引物, 对来自中国河南、陕西、新疆和中东地区共 147 份粗山羊草材料进行遗传分化及多样性分析, 结果表明在 26 个多态性位点中, 等位基因数平均为 4.15, Nei 基因多样性指数 (H_e) 平均为 0.243, 多态性信息含量指数 (PIC) 平均为 0.226; 居群间遗传变异差异明显, 中东粗山羊草居群具有丰富的遗传变异 ($H_e = 0.607$, $PIC = 0.551$), 而来自陕西和河南的粗山羊草资源遗传多样性较低 ($H_e = 0.055$, $PIC = 0.047$) 和 ($H_e = 0.024$, $PIC = 0.021$)。AMOVA 分子变异分析显示, 居群间遗传变异占总变异的 52%, 达到显著水平; 河南粗山羊草和陕西粗山羊草间发生了一定的遗传分化 ($F_{st} = 0.210$), 为研究中国粗山羊草资源的起源与分化问题提供了有用的信息与证据。

关键词: 粗山羊草; SSR 标记; 遗传分化; 遗传多样性

Genetic diversity and differentiation in different *Aegilops tauschii* populations revealed by SSR

SU Yarui, ZHANG Dale, XU Shouming, GAO Anli, HUANG Shiquan, LI Suoping*

Research Institute of Agricultural Biotechnology, College of Life Sciences, Henan University, Kaifeng 475004, China

Abstract: The genetic diversity and differentiation of 147 *Aegilops tauschii* accessions from Henan, Shannxi, Xinjiang in China and the Middle East, were investigated by SSR assay with 32 pairs of primers homogeneously distributed on 14 chromosomes of *Ae. tauschii*. The results demonstrated that 26 loci were polymorphic, with an average of 4.15 alleles on each locus. Nei's genetic diversity index (H_e) and polymorphism information content (PIC) value were 0.243 and 0.226, respectively. Genetic variations among different populations varied greatly. The maximal diversity (values were found in Middle East population ($H_e = 0.607$, $PIC = 0.551$), which was much higher than those in Shannxi ($H_e = 0.055$, $PIC = 0.047$) and Henan ($H_e = 0.024$, $PIC = 0.021$) populations. Analysis of molecular variance (AMOVA) showed that the genetic differentiation among the geographical populations was significant ($P < 0.05$) and accounted for about 52% of the total genetic variation. Meanwhile, the genetic differentiation was obvious between the populations of Henan and Shannxi ($F_{st} = 0.210$). These results would offer useful information and evidence for further understanding the origin and evolution of the *Ae. tauschii* from China.

Key Words: *Aegilops tauschii*; SSR; genetic differentiation; genetic diversity

粗山羊草 (*Aegilops tauschii* Cosson, DD, $2n = 14$) 是六倍体普通小麦 (*Triticum aestivum* L. AABBDD, $2n = 42$) D 基因组的供体种^[1], 具有抗逆、抗病等优异性状, 是小麦改良的重要遗传资源^[2-4], 由于仅有特定区域的少数粗山羊草基因型参与了普通小麦的起源, 其遗传变异类型远比普通小麦 D 染色体组变异丰富^[5-8]。中东地区是粗山羊草的起源和遗传多样性中心^[9-11], 在里海沿岸自西向东有广泛分布, 在我国新疆西部的伊犁河谷和黄河流域 (河南省和陕西省) 也有粗山羊草分布^[12]。颜济等^[13]认为新疆伊犁地区是粗山羊草自然分布

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30971774); 河南省高校杰出人才创新工程资助项目 (HAIPURT, 2007KYCX009)

收稿日期: 2008-12-26; **修订日期:** 2009-04-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Lsp369@163.com

区的一部分,黄河流域的粗山羊草是由新疆传播而来;最近魏会廷等^[14]研究表明我国黄河流域的粗山羊草可能直接根源于中东,而后作为伴生杂草随着栽培普通小麦的东传而进入我国中原地区。我国新疆、黄河流域粗山羊草系统收集及遗传多样性的规模性研究尚未见报导。简单重复序列 (simple sequence repeat, SSR) 标记,具有高重复性、易检测性等优点,广泛用于群体遗传关系、起源和遗传多样性分析、亲缘关系比较等研究^[14-16]。本研究利用 SSR 标记对中东、我国新疆及黄河流域(包括河南和陕西)粗山羊草居群进行多样性和遗传分化比较,为粗山羊草群体间遗传关系、起源和种质保护利用提供进一步的证据。

1 材料与方法

1.1 材料

2006 年 7 月份在黄河中游地区采集的 105 份粗山羊草材料,其中包括河南 85 份,陕西 20 份,2007 年 7 月在新疆伊犁地区采集的 18 份粗山羊草材料,中国科学院遗传与发育生物学研究所赠送 24 份中东粗山羊草材料(表 1)。

1.2 总基因组 DNA 的提取

每份材料播种 5—10 粒种子,培养黄化苗随机选择新鲜嫩叶片混合均匀,称取 10g,总 DNA 提取参照 Rogers 和 Bendich^[17]的方法。

表 1 供试粗山羊草来源及原产地

Table 1 *Ae. tauschii* accessions used in this study with their source and origin

编号 No.	来源 Source	原产地 Origin	编号 No.	来源 Source	原产地 Origin	编号 No.	来源 Source	原产地 Origin
T001	灵宝	河南	T077-T080	台前	河南	Ae38	伊朗	中东
T002	陕县	河南	T081-T085	兰考	河南	Y57	中东	中东
T003	三门峡	河南	S001-S002	蓝田	陕西	Y121	前苏联	中东
T004-T006	渑池	河南	S003-S004	渭南	陕西	Y128	前苏联	中东
T007	义马	河南	S005	咸阳	陕西	Y177	前苏联	中东
T008-T010	卢氏	河南	S006	蒲城	陕西	Ae37	前苏联	中东
T011	栾川	河南	S007	阎良	陕西	Y172	巴基斯坦	中东
T012-T013	洛宁	河南	S008-S009	泾阳	陕西	Y176	阿富汗	中东
T014	宜阳	河南	S010-S011	三原	陕西	Y175	阿富汗	中东
T015	洛阳	河南	S012-S013	铜川	陕西	Y178	罗马尼亚	中东
T016-T018	济源	河南	S014	橙城	陕西	Y185	荷兰	中东
T019-T023	沁阳	河南	S015-S020	西安	陕西	Ae35	加拿大	中东
T024-T026	武陟	河南	X001-X006	霍城	新疆	Y201	墨西哥	中东
T027-T034	孟州	河南	X007-X008	伊宁市	新疆	Y200	墨西哥	中东
T035-T051	温县	河南	X009-X010	尼勒克	新疆	Y199	墨西哥	中东
T052-T053	原阳	河南	X011-X014	巩留	新疆	Y190	美国	中东
T054-T057	延津	河南	X015-X018	新源	新疆	Y195	美国	中东
T058-T060	封丘	河南	Y173	伊朗	中东	Y192	美国	中东
T061-T064	长垣	河南	Y169	伊朗	中东	Y194	美国	中东
T065-T073	濮阳	河南	Y170	伊朗	中东	Y189	美国	中东
T074-T076	范县	河南	Y126	伊朗	中东			

1.3 SSR 分析

根据小麦 D 基因组 SSR 图谱([http://www. graingenet. org/](http://www.graingenet.org/)),本研究共选用 32 个均匀分布于每一条染色体上的 SSR 标记。PCR 总反应体积为 25 μ l,包括 MgCl₂ 1.5mmol/L,1 $\times$ Buffer(10mmol/L Tris HCl,KCl 50 mmol/L,0.08% Nonidet P40),dNTPs 0.2mmol/L,65ng 引物,1U Taq 酶,100ng 模板 DNA,以上 PCR 试剂均购自大连宝生物有限公司。PCR 反应程序为:94 $^{\circ}$ C 预变性 2min;94 $^{\circ}$ C 1min,每个引物特定退火温度 1min,72 $^{\circ}$ C 2min,循环 35 次;72 $^{\circ}$ C 延伸 10min。PCR 反应均在 PTC-100 型热梯度循环仪上进行。采用 8% 的非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳分离,上样 3 μ l,电泳缓冲液为 0.5 $\times$ TBE,150V 恒压条件下电泳 1.5h 后,硝酸银染色,数码相机照相。

1.4 数据处理

每对 SSR 引物检测一个位点,视每一条多态性带为一个等位基因,参照 <http://www.graingene.cn> 提供的 SSR 信息进行数据记录。采用 PowerMarker Ver 3.25 (<http://www.Powermarker.net>) 统计等位基因数(N_a)、Nei's 基因多样性指数(H_e)、多态性信息含量(PIC)。采用 SPSS 13.0 软件中的 ONE-Way ANOVA 分析(Post Hoc 测验法)对不同居群的 N_a 和 H_e 进行显著性检验。基于每个位点等位基因的差异,采用 GenAlEx 6.1 软件中的 AMOVA(analysis of molecular variance)程序计算 F 统计量(F -statistics, F_{st}),以分析居群间、居群内以及各位点的遗传分化。根据 Nei 遗传距离进行非加权类平均法(unweighted pair group method arithmetic averages, UPGMA)系统聚类及群落遗传距离分析。

2 结果与分析

2.1 SSR 位点多样性

对来自不同区域的 4 个居群共 147 份粗山羊草材料进行 SSR 标记多态性分析(图 1)。共有 26 个标记呈多态性,检测出 108 个等位基因变异,分子量范围为 55—250bp,其中 51 个等位基因只出现在单个居群中。频率为 5%—40% 的等位基因占 18.52%,而低于 5% 的稀有等位基因占 57.41%,即较低频率的等位基因占大多数(图 2)。不同 SSR 位点等位基因数(N_a)差异较大(表 2),变幅为 2—7 个,平均 4.15。Nei's 基因多样性

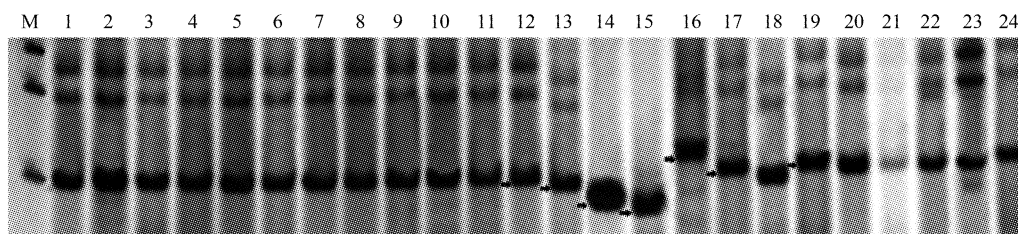


图 1 引物 WMS183 对不同粗山羊草居群电泳图

Fig. 1 Electrophoretogram of PCR products from each population by primer WMS183

1—6: T001, T002, T003, T004, T007, T008; 7—12: S001, S003, S005, S006, S007, S008; 13—18: Y176, Y195, Y173, Y194, Y121, Y192; 19—24: X001, X004, X005, X006, X008, X009; M: ϕ X174-Hae III digest DNA Marker; 箭头指示多态性条带

指数(H_e)平均 0.243,不同位点变幅为 0.014(WMS44)—0.544(WMS296)。平均多态性信息含量指数(PIC)为 0.226,不同位点变幅为 0.013(WMS44)—0.469(WMS296)。WMS296 具有较高的较高的 H_e 值与 PIC 值,位点多态水平较高,预示了该位点较高的检测效率(表 2)。

2.2 居群内遗传变异

4 个粗山羊草自然居群间的遗传变异显示,中东粗山羊草居群的 SSR 多样性最高,遗传多样性最为丰富($H_e = 0.607$, $N_a = 103$, $PIC = 0.551$),而河南粗山羊草居群遗传多样性最低($H_e = 0.024$, $N_a = 33$, $PIC = 0.021$)。陕西居群($H_e = 0.055$, $N_a = 34$, $PIC = 0.047$)遗传多样性高于河南粗山羊草居群(表 3)。ONE-Way ANOVA 方差分析显示,无论是等位基因数、Nei's 基因多样性指数还是 PIC 值, P 值均 < 0.001 ,表明 4 个粗山羊草居群间遗传多样性差异显著。居群间 SSR 等位基因共同类型较多,中东的粗山羊草居群等位基因类型包含了所有河南和陕西粗山羊草的等位基因类型,新疆粗山羊草等位基因中也仅有两个类型未在中

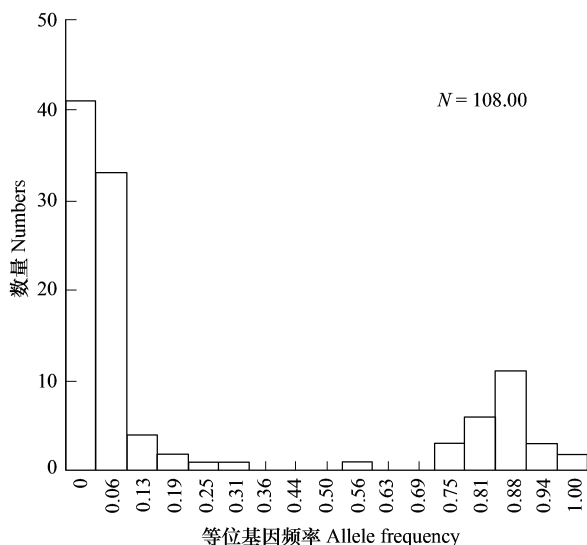


图 2 108 个等位基因分布频率

Fig. 2 Frequency distribution of the total 108 alleles

东粗山羊草居群中发现;而河南和陕西粗山羊草居群多达 18 个等位基因类型未在新疆居群中出现。

表 2 粗山羊草 26 个 SSR 位点的染色体位置、等位基因数、Nei's 基因多样性指数、多态性信息含量指数及 F 统计量

Table 2 Chromosome location, number of alleles, Nei's genetic diversity index, polymorphism information content, and F-statistics for SSR loci in *Ae. tauschii*

标记 Marker	染色体 Chr.	等位基因 Allele No	Nei's 基因多样性指数 Nei's gene diversity index (<i>He</i>)	多态性信息含量 <i>PIC</i>	<i>F</i> 统计量 <i>F</i> -statistics
WMS272	5D	3	0.176	0.167	0.374 *
WMS295	7D	4	0.234	0.222	0.651 *
WMS182	5D	6	0.293	0.284	0.462 *
WMS183	3D	7	0.294	0.286	0.380 *
WMS484	2D	7	0.294	0.285	0.535 *
WMS383	3D	6	0.179	0.175	0.426 *
WMS325	6D	4	0.166	0.160	0.457 *
WMS642	1D	6	0.387	0.374	0.511 *
Barc5	6D,7D	3	0.177	0.169	0.443 *
WMS301	2D	6	0.342	0.325	0.474 *
WMS664	3D	4	0.202	0.195	0.461 *
WMS296	2D	5	0.544	0.469	0.230 *
Gdm98	6DL	4	0.354	0.311	0.696 *
Barc8	3D	3	0.218	0.199	0.439 *
Xedm261	2D	3	0.153	0.147	0.440 *
Xedm26	5DL,7DS	6	0.397	0.370	0.565 *
WMS337	1D	6	0.226	0.219	0.548 *
WMS44	7D	2	0.014	0.013	0.024 *
WMS608	2D,4D	2	0.078	0.075	0.293 *
WMS458	1D	4	0.188	0.178	0.559 *
Xedm46	2DS	2	0.183	0.167	0.536 *
WMS3	3D	3	0.198	0.185	0.362 *
WMS205	5D	2	0.053	0.052	0.190 *
WMS102	2D	5	0.259	0.250	0.442 *
WMS111	6D,7DS	2	0.308	0.261	0.697 *
WMS609	4D	3	0.390	0.324	0.887 *
Mean		4.15	0.243	0.226	

*, $P < 0.05$; 平均在 0.05 水平上均差异显著

表 3 各居群等位基因数(*Na*)、Nei's 基因多样性指数(*He*)、和多态性信息含量(*PIC*)

Table 3 Number of alleles, Nei's genetic diversity index, and polymorphism information content calculated for each populations of *Ae. tauschii*

居群 Populations	等位基因数 Number of alleles (<i>Na</i>)	Nei's 基因多样性指数 Nei's gene diversity index (<i>He</i>)	多态性信息含量 <i>PIC</i>
河南 Henan	33	0.024	0.021
陕西 Shannxi	34	0.055	0.047
新疆 Xinjiang	44	0.193	0.166
中东 Middle East	103	0.607	0.551
<i>Fst</i>	45.981 **	69.968 **	71.672 **

** $P < 0.001$

对粗山羊草居群间的等位基因数和基因多样性指数进行 Post Hoc 测验(LSD 法)(表 4),表明河南、陕西以及新疆 3 个粗山羊草居群之间,各位点等位基因数差异均未达到显著水平,而均与中东粗山羊草居群间均达到了显著水平;Nei's 基因多样性指数除河南与陕西居群没有达到显著水平外($P = 0.499$),其他五种类型比较均达到显著水平。

2.3 居群间遗传分化

AMOVA 分子变异分析表明,对于 26 个 SSR 位点的遗传变异,居群间遗传变异贡献量大,占总变异的

52%,且变异显著($P < 0.05$);而居群内所贡献的遗传变异较少,占总变异的48%,这与 Nei's 基因多样性(He)及等位基因数(Na)等分析所得结果相近,获得了基本一致的种群变异趋势。居群间遗传分化状况均差异显著(表5),其中河南居群和新疆居群间分化程度最高($F_{st} = 0.696$),即两居群间所贡献的遗传变异占总变异的69.6%,表明两群体间的遗传分化程度较高;黄河流域的河南居群和陕西居群间也发生了一定程度的遗传分化,但分化程度最低($F_{st} = 0.210$),即两居群间所贡献的遗传变异仅占总变异的21%,且陕西和河南居群分别与中东居群间的分化程度($F_{st} = 0.426$ 和 $F_{st} = 0.657$)均小于与新疆居群间的分化程度($F_{st} = 0.491$ 和 $F_{st} = 0.696$)。分析每一个位点的遗传分化表明,不同 SSR 位点居群间遗传分化差异明显(表2), F 统计量变幅为0.024(WMS44)—0.887(WMS609),分化均显著($P < 0.05$)。

2.4 聚类分析

基于 Nei 遗传距离,采用 UPGMA 法构建无根聚类图(图3)。147 份试验材料的聚类结果显示,黄河流域居群(包括河南和陕西)材料大多与新疆居群和中东居群材料分开聚为一大类,其中陕西粗山羊草居群与河南粗山羊草居群产生了一定的分化,表现为部分陕西粗山羊草材料与河南粗山羊草分开聚为一小类;而新疆居群又可明显的分成两小类,仅材料 XJ-6-1 单独分开与陕西居群遗传距离较近;中东居群也可明显的分成两小类,仅 Y185 单独分开。群落遗传距离表明,陕西与河南粗山羊草居群亲缘关系最近(遗传距离为0.016);而陕西居群与中东居群的遗传相似性(遗传距离为0.369)略高于河南居群与中东居群的遗传相似性(遗传距离为0.394),从一定程度上表明两者亲缘关系相对更近;相对河南和陕西居群,新疆粗山羊草居群与来自中东的粗山羊草的遗传距离较小(遗传距离为0.287),亲缘关系较近(表6)。

3 讨论

本研究利用 SSR 分子标记对不同粗山羊草居群的遗传多样性分析表明,居群间遗传多样性差异显著,中东粗山羊草居群遗传多样性最高,这与 Saeidi 等研究结果吻合^[18];其等位基因类型几乎包含了所有粗山羊草的等位基因类型,再次体现了中东粗山羊草居群丰富的遗传多样性^[9-11];而来自陕西、河南粗山羊草的遗传多样性较低。粗山羊草居群间的等位基因数和基因多样性指数的 Post Hoc 测验结果不一致,可能与不同居群间稀有等位基因的数量和频率的差异有关。而 AMOVA 分析显示,居群间 SSR 遗传分化显著,所贡献的遗传变异较多,占总变异的52%。

147 种粗山羊草材料的聚类分析结果基本将中国黄河流域粗山羊草居群(包括河南居群和陕西居群)与中东、新疆粗山羊草居群区分开来,居群间具有较高的遗传变异。新疆和中东粗山羊草居群亲缘关系较近,表

表4 居群间等位基因数(Na)和 Nei's 基因多样性指数(He)的 Post Hoc 测验

Table 4 Post Hoc pairs test both in the number of alleles and Nei's genetic diversity index among the geographical populations of *Ae. tauschii*

居群 Populations	河南 Henan	陕西 Shannxi	新疆 Xinjiang	中东 Middle East
河南 Henan	—	0.886	0.117	0.000
陕西 Shannxi	0.499	—	0.154	0.000
新疆 Xinjiang	0.000	0.003	—	0.000
中东 Middle East	0.000	0.000	0.000	—

对角线上部为各居群间等位基因数成对测验的 P 值;对角线下部为 Nei's 基因多样性指数成对测验的 P 值

表5 4个粗山羊草居群的遗传分化

Table 5 The F -statistics (F_{st}) among different geographical populations of *Ae. tauschii*

居群 Populations	河南 Henan	陕西 Shannxi	新疆 Xinjiang	中东 Middle East
河南 Henan	—	0.010	0.010	0.010
陕西 Shannxi	0.210	—	0.010	0.010
新疆 Xinjiang	0.696	0.491	—	0.010
中东 Middle East	0.657	0.426	0.278	—

对角线下部为两两居群间 F 统计量;对角线上部为成对测验的 P 值

表6 4个粗山羊草居群的遗传距离

Table 6 Nei's 1983 genetic distance among 4 populations

居群 Populations	河南 Henan	陕西 Shannxi	新疆 Xinjiang	中东 Middle East
河南 Henan	—	0.016	0.147	0.394
陕西 Shannxi	0.016	—	0.149	0.369
新疆 Xinjiang	0.147	0.149	—	0.287
中东 Middle East	0.394	0.369	0.287	—

明新疆地区的野生粗山羊草种群是世界粗山羊草基因库遗传变异的一部分。河南和陕西粗山羊草居群多达 18 个等位基因类型未在新疆居群中出现,却均在中东的粗山羊草居群中出现;陕西居群与中东居群的遗传相似性略高于河南居群与中东居群的遗传相似性,聚类图中部分陕西居群材料与中东居群材料具有相对较近的亲缘关系;陕西居群与中东居群间的分化程度小于其与新疆居群间的分化程度,同时小于河南居群与中东居群间的分化程度。以上结果佐证了魏会廷等^[14]的观点,中东地区(粗山羊草的多样性中心)的部分粗山羊草随着古代商业交流最先引入陕西(丝绸之路东端),陕西的一部分粗山羊草又随普通小麦的大量栽培和传播进入河南区域。陕西粗山羊草居群虽然与河南粗山羊草居群亲缘关系较近,但产生了遗传分化(遗传分化系数为 0.210),陕西粗山羊草遗传多样性较河南粗山羊草更为丰富,这与魏会廷等^[14]研究结果吻合,推测两居群间经过长时间的地理隔离和遗传隔离逐渐产生了明显的遗传分化。我国新疆、黄河流域陕西、河南及中东粗山羊草居群间的遗传分化关系及其遗传多样性的研究为粗山羊草群体间遗传关系和起源提供了进一步的证据。由于新疆粗山羊草具有较高的遗传多样性,应采取对新疆粗山羊草实施遗传多样性保护和种质资源保存策略,并根据遗传变异近半存在于居群内的特点,加强居群内不同类型个体的保存。

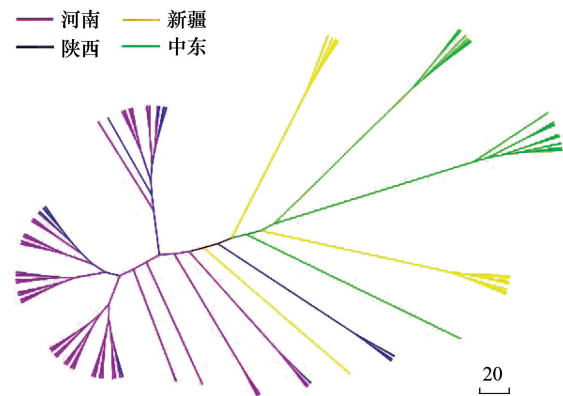


图3 147份粗山羊草基于Nei(1983)的UPGMA法无根树状图
Fig.3 Unrooted UPGMA tree of Nei (1983) for 147 accessions based on 26 SSR loci.

References:

- [1] Feldman M. Wheats (*Triticum* spp.) //Simmonds N. W. ed. Evolution of Crop Plants. London: Longman Group Ltd., 1976: 120-128.
- [2] Martín-Sánchez J A, Gómez-Colmenarejo M, Del Moral J, Sin E, Montes M J, González-Belinchón C, López-Brana I, Delibes A. A new Hessian fly resistance gene (*H30*) transferred from the wild grass *Aegilops triuncialis* to hexaploid wheat. Theoretic and Applied Genetics, 2003, 106(7): 1248-1255.
- [3] Yan Y M, Hsam S L K, Yu J Z, Yi J, Zeller F J. Allelic variation of the HMW glutenin subunits in *Aegilops tauschii* accessions detected by sodium dodecyl sulphate (SDS-PAGE), acid polyacrylamide gel (A-PAGE) and capillary electrophoresis. Euphytica, 2003, 130(3): 377-385.
- [4] Gill B S, Raupp W J. Direct genetic transfers from *Aegilops squarrosa* L. to hexaploid wheat. Crop Science, 1987, 27(3): 445-450.
- [5] Mujeeb-Kazi A, Rosas V, Roldan S. Conservation of the genetic variation of *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalh. (*Aegilops squarrosa*. auct. non L.) in synthetic hexaploid wheats (*Triticum turgidum* L. s. lat. $\times$ *T. tauschii*; $2n = 6x = 42$, AABBDD) and its potential utilization for wheat improvement. Genetic Resources and Crop Evolution, 1996, 43(2): 129-134.
- [6] William M D H, Pena R J, Mujeeb-Kazi A. Seed protein and isozyme variation in *Triticum tauschii* (*Aegilops squarrosa*). Theoretic and Applied Genetics, 1993, 87(1): 257-263.
- [7] Lagudah E S, Hilalloran C M. Phylogenetic relationships of *Triticum tauschii* the D genome donor to hexaploid wheat: I. Variation in HMW subunits of glutenin and gliadins. Theoretic and Applied Genetics, 1988, 75(4): 592-598.
- [8] Lan X J, Wei Y M, Wang Z R, Zheng Y L. Gliadin comparison between *Aegilops tauschii* cosson from China and Middle East. Journal of Sichuan Agricultural University, 1999, 17(3): 245-248.
- [9] Lubbers E L, Gill K S, Cox T S, Gill B S. Variation of molecular markers among geographically diverse accessions of *Triticum tauschii*. Genome, 1991, 34(3): 354-361.
- [10] Jaaska V. Aspartate aminotransferase and alcohol dehydrogenase isoenzymes: intraspecific differentiation in *Aegilops tauschii* and the origin of the D genome polyploids in the wheat group. Plant Systematics and Evolution, 1981, 137(4): 259-273.
- [11] Dvorak J, Luo M C, Yang Z L, Zhang H B. The structure of the *Aegilops tauschii* gene pool and the evolution of hexaploid wheat. Theoretic and Applied Genetics, 1998, 97(4): 657-670.
- [12] Yen C, Yang J L, Liu X D, Li L R. The distribution of *Aegilops tauschii* Cosson in China and with reference to the origin of Chinese common wheat //Proc. 6th Int. Wheat Genetics Symposium, Kyoto, 1983, 55-58.

- [13] Yen C, Yang J L, Cui N R, Zhong J P, Dong Y C, Sun Y Z, Zhong G Y. The *Aegilops tauschii* cosson from Yi-Li, Xinjiang, China. *Acta Agronomica Sinica*, 1984, 10(3):1-8.
- [14] Wei H T, Li J, Peng Z S, Lu B R, Zhao Z J, Yang W Y. Relationships of *Aegilops tauschii* revealed by DNA fingerprints: The evidence for agriculture exchange between China and the West. *Progress in Natural Science*, 2008, 18(12):1525-1531.
- [15] Zhou L, Yin B F, Yang S M, Huai H Y, Li S P, Zhang Y L, Wei W H. Effects of Qinghai-Tibet Highway on genetic differentiation of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(11):3572-3577.
- [16] Ye P Y, Dong S S, Lu B R, Chen J K, Song Z P. Mating system and genetic diversity in a small population of perennial wild rice *Oryza rufipogon*. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(4):1608-1615.
- [17] Rogers S O, Bendich A J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues. *Plant Molecular Biology*, 1985, 5(2):69-76.
- [18] Saeidi H, Rahiminejad M R, Vallian S, Heslop-Harrison J S. Biodiversity of diploid D genome *Aegilops tauschii* Coss. in Iran measured using microsatellites. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2006, 53(7):1477-1484.

参考文献:

- [8] 兰秀锦, 魏育明, 王志容, 郑有良. 中国节节麦与中东节节麦的醇溶蛋白遗传多样性比较研究. *四川农业大学学报*, 1999, 17(3): 245-248.
- [13] 颜济, 杨俊良, 崔乃然, 钟骏平, 董玉琛, 孙雨珍, 仲干远. 新疆伊犁地区的节节麦 (*Aegilops tauschii* cosson). *作物学报*, 1984, 10(3): 1-8.
- [15] 周乐, 殷宝法, 杨生妹, 淮虎银, 李世平, 张懿锂, 魏万红. 青藏公路对高原鼠兔种内遗传分化的影响. *生态学报*, 2006, 26(11): 3572-3577.
- [16] 叶平扬, 董姗姗, 卢宝荣, 陈家宽, 宋志平. 普通野生稻小种群的交配系统与遗传多样性. *生态学报*, 2008, 28(4):1608-1615.