

# 植物杂交后代中基因偏分离的产生原因及其进化意义

王哲

复旦大学生物多样性科学研究所, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200438

**摘要:** 在天然杂交-渐渗的过程中, 来自双亲的等位基因在后代的不均等分布导致偏分离的产生。大量研究表明, 偏分离在自然界中广泛存在。但是目前的研究主要集中在遗传连锁图谱构建过程中发现的偏分离现象及导致偏分离的原因, 很少有研究关注偏分离带来的基因频率或基因型频率变化对进化产生的影响。本文介绍了导致偏分离的主要因素, 如基因相互作用、双亲间遗传分化、细胞质遗传和环境影响等, 分析了偏分离的进化意义, 认为偏分离的产生对群体进化潜力、性别比例、遗传多样性及维持分化稳定性等方面具有重要的影响。在未来的研究中, 应关注转基因进入野生近缘种群体后通过偏分离对群体长期进化潜力的影响, 以及偏分离现象在群体世代间有何变化等内容。

**关键词:** 偏分离; 杂交渐渗; 野生近缘种; 进化潜力; 选择; 遗传连锁

## Distorted segregation in plant hybrids and its implication for evolution

Zhe Wang

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity and Ecological Engineering, Department of Ecology and Evolutionary Biology, Fudan University, Shanghai 200438, China

**Abstract:** During natural hybridization and introgression, offspring may obtain alleles from both parents unevenly, resulting in allelic segregation that significantly deviated from the Mendelian ratio, referred to as segregation distortion (SD). Segregation distortion is a common phenomenon and a number of factors can influence the ratio and pattern of segregation distortion in hybrid descendants. However, knowledge on the evolutionary implication of SD is still very limited. In this review, we summarize the current knowledge regarding mechanisms of SD such as genetic interaction, genetic divergence, cytoplasmic background, and environmental effect, and analyze its implication for evolution. In short, SD affects evolutionary potential, sex ratio, genetic diversity and maintenance of stable genetic divergence. Therefore, the effect of transgene on the evolutionary potential of wild relative populations through SD and the changes of the pattern of SD in continuous generations should be paid attention to in future studies.

**Keywords:** segregation distortion; hybridization-introgression; wild relatives; evolutionary potential; selection; genetic linkage

杂交-渐渗在自然界中频繁发生, 对于进化和物种形成起到巨大作用<sup>[1]</sup>。在杂交过程中, 遗传重组的

发生导致后代产生不同于亲本的基因型与表型<sup>[2]</sup>, 有利于杂种后代对新环境的快速适应。渐渗强调的是来

收稿日期: 2016-03-09; 修回日期: 2016-05-17

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(编号: 31330014)资助[Supported by the National Nature Science Foundation of China (No. 31330014)]

作者简介: 王哲, 博士研究生, 研究方向: 系统与进化生物学。E-mail: 14110700059@fudan.edu.cn

DOI: 10.16288/j.ycz.16-084

网络出版时间: 2016/7/29 10:51:52

URI: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20160729.1051.002.html>

自一个亲本的基因在连续杂交之后由于自然选择或遗传漂变进入另一个亲本<sup>[3]</sup>。渐渗对于一个群体获得等位基因并引入适应性变异是一个重要过程,在此过程中杂交后代可能会清除来自一个亲本或双亲的基因<sup>[1]</sup>。杂交-渐渗的过程涉及到大量分化群体,在特定条件下,一个亲本的基因或基因组可能相比另一个亲本的基因或基因组更迅速的被清除<sup>[4]</sup>。

在自然界中,植物有性繁殖的过程中来自双亲的等位基因通常按照孟德尔定律传递给后代。但是当群体受到选择、突变、遗传漂变基因流等进化因素影响时,来自双亲的基因频率或基因型频率在后代中会显著偏离孟德尔定律的现象,这种现象被称为偏分离(Segregation distortion, SD; 或者 Transmission ratio distortion, TRD)<sup>[5,6]</sup>。早在 1870 年,孟德尔在研究 *Silene latifolia* 性别比例时就发现了其雌性与雄性的比例接近于 3:1<sup>[7]</sup>。但是在孟德尔定律受到广泛认同后,偏分离现象并未受到人们的关注。直到 1926 年, Mangelsdorf 和 Jones 在研究玉米配子体因子与淀粉胚乳间的遗传连锁时最早报道了偏分离现象<sup>[8]</sup>。随着 RFLP、RAPD、AFLP、SSR 等分子标记技术的发展以及在遗传分化、遗传多样性、分子作图等领域的应用,偏分离现象已经在多种动植物中被发现,如水稻(*Oryza sativa* L.)<sup>[9]</sup>、玉米(*Zea mays* L.)<sup>[10]</sup>、大麦(*Hordeum vulgare* L.)<sup>[11]</sup>、小麦(*Triticum aestivum* L.)<sup>[12]</sup>、番茄(*Lycopersicon* sp.)<sup>[13]</sup>、绿豆(*Vigna radiata* L.)<sup>[14]</sup>、苜蓿(*Medicago*)<sup>[15]</sup>、鹰嘴豆(*Cicer arietinum* L.)<sup>[16]</sup>和果蝇(*Drosophila melanogaster*)<sup>[5]</sup>等。

偏分离的类型可以分为基因频率的偏分离和基

因型频率的偏分离。基因频率偏分离主要表现为来自双亲的等位基因频率显著偏离于 1:1 的孟德尔定律。在这种情况下,偏分离的方向表现为偏向父本或偏向母本。而基因型频率的偏分离主要指在杂交后代中基因型比例显著偏离孟德尔定律的情况。这种情况下偏分离的方向除了分别偏向双亲以外,还包括杂合子数量显著增加的杂合子过量,和杂合子数量显著减少的杂合子缺失两种情况。也有按照连锁群的分布情况将偏分离分为两类<sup>[17]</sup>,一是少量而分散的偏分离位点分布在染色体不同位置,其方向有偏向亲本和杂合子,总体没有一定趋势;二是偏分离位点在连锁群上大量成簇分布,偏离的方向相同。

## 1 导致偏分离的原因

目前研究认为,从配子产生到结合成合子,再到合子后阶段的很多因素都可以导致偏分离的产生(表 1)。在果蝇和小鼠(*Mus musculus*)中,减数驱动会导致减数分裂过程中同源染色体的分离具有选择偏好性,从而使某些特定的等位基因在配子中大量出现,导致后代出现偏分离现象<sup>[18]</sup>,例如,在雄果蝇中具有 SD 基因的染色体会以更高的比例传递给后代<sup>[5]</sup>。在配子阶段与合子阶段的配子体基因和不育基因也是导致偏分离的一个重要原因,如在玉米和水稻中定位到的 S 基因与 ga 基因<sup>[9,10]</sup>。此外,细胞质遗传、非同源重组、转座子、生殖隔离、环境因素,以及一些实验过程中产生的因素,如群体大小、不同的群体构建方式、不同类型分子标记的使用等均对偏分离现象产生影响<sup>[19,20]</sup>。

表 1 导致偏分离的主要原因

Table 1 Main causes of segregation distortion

原因	内容	参考文献
基因互作	1. 功能获得型基因相互作用,如雌配子不育基因 <i>S5</i> 。	[22]
	2. 功能丧失型相互作用,如隐性雄配子致死基因 <i>DPL1/DPL2</i> 和 <i>S27/S28</i> 。	[23, 24]
	3. 配子体竞争基因 <i>ga</i> 上等位基因相互作用。	[26, 27]
遗传分化	1. 分化双亲杂交,维持基因组完整性能力有差异,导致一方基因组等位基因频率增加。	[35]
	2. 分化双亲杂交后染色体重排影响染色体区段遗传分离。	[36]
	3. 物种形成过程中分化的基因位点上,在特定环境下,增加有利等位基因,淘汰不利等位基因。	[21]
细胞质	1. 不同基因型雄配子受选择,生活力差异。	[42, 43]
	2. 不同细胞质背景产生的合子生活力有差异。	[44, 45]
	3. 核质互作导致的细胞质雄性不育。	[46, 47]
环境因素	低温,高温选择。	[13, 48]

### 1.1 基因相互作用导致偏分离

在进化过程中,物种的形成是以基因的变异和分化为基础的<sup>[21]</sup>。来自祖先群体的基因由于突变产生不同的等位基因,在杂交过程中,基因间的相互作用会导致偏分离的出现<sup>[22-24]</sup>。范智权等<sup>[25]</sup>将功能基因相互作用导致的偏分离依据其作用机制主要分为两类,即功能获得型与功能缺失型。功能获得型主要指在杂种后代中基因的相互作用导致新功能的出现。例如,在水稻中 *S5* 导致雌配子不育进而引起杂种偏分离是基因相互作用过程中研究得比较清楚的一个偏分离系统。Yang 等<sup>[22]</sup>研究表明,*S5* 位点的不育系统由紧密连锁的 3 个基因组成,分别为杀手基因 *ORF5*、帮凶基因 *ORF4* 和保护基因 *ORF3* 的相互作用决定了雌配子是否存活。在缺乏 *ORF3+* 的情况下,*ORF5+* 和 *ORF4+* 的共同作用会增加内质网的折叠负担并导致持续的内质网胁迫,造成程序性细胞死亡提前,最终导致胚囊败育,同时产生偏分离。此外,还有一种情况是在杂交的亲本中,双亲各自的等位基因具有正常功能,而在杂交后代中由于来自双亲的等位基因相互作用导致部分后代失去原有功能而致死的现象<sup>[25]</sup>。例如,水稻重复隐性雄配子致死基因 *DPL1/DPL2* 和 *S27/S28* 会导致杂种后代中的偏分离现象<sup>[23,24]</sup>。这主要是由于两个或多个功能缺失型突变基因由于分离重组在部分后代中组合在一起,使其丧失原有功能,从而使杂种后代产生部分致死,出现偏分离的现象。

除此之外,大量研究发现配子不育基因以及杂种不育基因在基因组上产生大规模偏分离的现象。例如在水稻和玉米中定位了导致配子体竞争的 *ga* 基因以及杂种不育的 *S* 基因<sup>[10, 26, 27]</sup>。在遗传连锁作图发现,由于这些基因的出现雌雄配子育性、杂合子育性下降的同时,也导致了大量成簇分布偏分离位点,这些偏分离位点会影响连锁率的估计,从而对遗传作图产生一定的影响。

### 1.2 双亲间遗传分化程度影响偏分离

生殖隔离被认为是分化群体间遗传分化积累的副产物,与遗传分化的关系是进化生物学上一个重要的领域<sup>[6]</sup>。通过利用生殖隔离与遗传分化的关系,人们可以了解动植物物种形成过程中生殖隔离的进

化<sup>[28,29]</sup>。除了多倍体的出现能够快速导致生殖隔离之外,生殖隔离(杂种不育或杂种不活)的程度与遗传距离显著相关,也就是说,分化时间越久,分化群体间积累的生殖隔离程度越高<sup>[30]</sup>。在一些分化亲本杂交后代的遗传研究中发现,分化双亲的杂交不兼容现象可以导致偏分离的发生。例如,在水稻中,偏分离可以受多种杂种不兼容模式影响。其中一种是同种花粉优先(Conspecific pollen precedence, CPP)现象,即同种花粉在受精过程中比非同种花粉更有优势<sup>[6]</sup>;还有一类比较常见的杂种不兼容模式可以引起花粉不育<sup>[31]</sup>、雌性不育<sup>[32]</sup>或两者均不育<sup>[33, 34]</sup>。杂种不兼容在分化亲本杂交后代中非常常见,分化亲本杂交后代中来自双亲的基因组之间会出现不利的相互作用,引起特定重组基因型的无活力或不育,随后这些基因型会通过自然选择被清除或随着抑制基因的出现而被固定。这种对特定基因型的非随机清除会在群体中导致偏分离的出现。Zamir 等<sup>[35]</sup>在番茄属种内杂交后代  $F_2$  群体中发现 13% 位点发生偏分离,而在种间杂交后代  $F_2$  群体中有 54% 位点发生显著的偏分离。他们认为这主要是由于在种内杂交后代的群体中,大多数控制位点是纯合等位基因,而在种间杂交后代中,这些位点大多由于双亲分化而变为杂合位点,当其中一个亲本的基因组相较于另一个更容易维持其完整性时,出现了某些等位基因在后代中频率显著增加的现象。Kianian 等<sup>[36]</sup>认为杂交双亲的分化程度会由于配子选择以及染色体重排而影响杂种后代偏分离,并且双亲的分化程度与基因组上偏分离的程度有关。例如,在甘蓝(*Brassica oleracea*)种内杂交种间  $F_2$  群体中 59% 的标记表现严重偏分离,而 3 个种内  $F_2$  群体平均只有 7% 标记产生偏分离。随后在苜蓿(*Leguminosae*)<sup>[15]</sup>和猴面花(*Mimulus guttatus*)<sup>[37]</sup>等研究中也发现了类似现象,但是都没有阐明其进化机制。

Wu 等<sup>[21]</sup>认为,物种的形成过程是以基因的变异和分化为基础的,其中一些基因座位上的分化速度很快,并且在这些座位上产生分化后,基因流再次融合是十分困难的。基因的分化、生殖隔离的形成以及最终物种的形成是一个逐步发展积累的过程,这个过程最终结果是形成了两个群体之间的完全的生殖隔离,进而形成不同物种<sup>[21]</sup>。假设杂交的双

亲在基因组上具有一个单位的分化,那么在双亲杂交并产生后代的过程中,在该位点上的等位基因相互作用淘汰掉在该环境下竞争不利的等位基因,从而使另一个等位基因在后代中保持较高的频率,在该位点及其连锁位点上出现偏分离。当分化程度加大时,相互作用的分化位点增加,也就增加了后代群体中偏分离的出现,直至形成完全的生殖隔离。我们认为这一过程可能解释了前人研究中种间杂交后代中偏分离更严重的可能原因。

### 1.3 细胞质对偏分离的影响

细胞质包括一些携带有自身 DNA 的细胞器,如叶绿体、线粒体等。细胞质提供了核基因表达的环境,在细胞代谢、细胞死亡等方面有重要作用<sup>[38]</sup>。此外,细胞核与细胞质的相互作用在宏观进化与微观进化方面都具有重要意义,在驱动物种形成过程中,也作为一种重要的进化动力<sup>[39,40]</sup>。在进化的过程中,细胞质基因与核基因相互适应共同进化,共同进化的结果导致了核基因的适合度可能依靠相应的细胞质背景才能有较好的适合度。Willett 等<sup>[41]</sup>研究发现不同的虎斑猛水蚤(*Tigriopus californicus*)正反交组合中细胞色素 C 的基因型比例不同,该研究认为,细胞质中 mtDNA 在进化与物种形成过程中,对雌雄配子的活力有很大影响。因而,在产生后代过程中,雌雄配子生活能力不同,可能使竞争能力强的配子有更多机会产生后代,从而产生偏分离。尽管在动植物中发现大量偏分离现象,但是主要集中在核基因的影响上,细胞质基因对偏分离影响的研究报道较少,而且现有研究中对于细胞质影响偏分离的具体作用机制还没有全面的了解。

Stephens 等<sup>[42]</sup>发现 *G. hirsutum* L. × *G. barbadense* L. 的杂种  $F_1$  作为父本或母本分别与杂交双亲进行回交时,来自父本的等位基因会受到选择性清除,而导致来自双亲的等位基因频率出现显著偏离。Faris 等<sup>[43]</sup>利用粗山羊草的两个变种正反交产生两个  $F_1$  群体,再将  $F_1$  群体分别与其母本回交产生后代分离群体,通过对后代群体的研究发现,  $F_1$  做母本与亲本测交产生的 2 个群体中检测的所有分子标记均符合孟德尔分离比例,而用  $F_1$  做父本时检测相同标记则分别有 11 个和 5 个标记显著偏离孟德尔分离比例。这些研究推测导致偏分离的主要原因是雄配子选择,也

就是说不同的雄配子受到选择后,有些被淘汰,有些则产生后代,导致了偏分离的产生。王石华等<sup>[44]</sup>及 Tang 等<sup>[45]</sup>分别在玉米和水稻中用正反交构建的后代群体偏分离情况有差异,并认为这是由于在不同细胞质背景中配子与合子的生活力不同所导致的。此外, Luo 等<sup>[46]</sup>克隆出水稻三系杂交中野败型细胞质雄性不育基因 *WA352*,阐明了植物通过线粒体不育基因和核基因的相互作用控制雄性不育系统的分子机理,表明细胞质雄性不育的发生是核质基因互作的结果。当后代携带不育基因而产生雄性不育时,该基因则不能以正常的机会传递到后代中,从而在该位点上导致偏分离的出现。王昌江等<sup>[47]</sup>发现在水稻核恢复基因 *Rf-1* 上出现偏分离并偏向具有核恢复基因 *Rf-1* 的亲本,也说明了核质互作与偏分离的产生相关。

### 1.4 环境因素对偏分离的影响

除了遗传因素导致的偏分离之外,环境的变化也会造成偏分离现象。在进化过程中,植物通过遗传变异分化出多样的等位基因类型,以保证基因库多样性,应对变化的环境。在不利的环境条件下,例如高温、干旱、盐碱等,环境压力对植物生殖过程中的雌雄配子、受精后的合子、甚至对长成的植株本身造成选择。具有适应特定环境等位基因的配子,合子被保存下来,在后代中具有较高的频率,而不适应的被淘汰,从而在这些位点上出现偏分离现象。同时与这些位点具有遗传连锁或物理连锁的位点上也会相应的表现出偏分离的现象。在环境选择下出现的偏分离现象有利于后代得到更多适应特定环境的基因或基因型,使后代具有更好的环境适应性,从而对群体的长期进化起到重要影响。前人的研究发现,温度变化对偏分离具有一定的影响。Mange 等<sup>[48]</sup>、Zamir 等<sup>[13]</sup>和姚焱等<sup>[49]</sup>分别在果蝇、番茄与水稻中发现温度的变化可以导致遗传偏分离的发生,并认为其原因是不同类型的雄配子受温度条件选择所导致的。王石华等<sup>[45]</sup>发现不同海拔高度对偏分离位点数目及偏向的方向产生影响,并认为这一现象是雄配子受到环境选择所导致的。

## 2 偏分离产生的影响及进化意义

杂交后代中偏分离现象的发生使来自双亲的等



位基因频率在后代群体中发生变化,这种等位基因频率的变化对当代以及后代的影响主要体现在两个方面:偏分离发生后对群体的长期进化意义和在育种工作中的影响。对于群体来说,偏分离的出现会影响群体中的等位基因频率,这对群体的进化有着重要的影响。同时,受选择等因素导致等位基因频率变化的这些位点,在位点间遗传连锁距离估计等方面造成的影响也是育种实践中要考虑的重要问题。

## 2.1 偏分离的进化意义

Liberman 等<sup>[50]</sup>认为,在自然界中等位基因的分离按照孟德尔定律进行,为后代提供了更多遗传重组的机会,为后代面对变化环境时提供更多不同的基因型;而偏分离倾向于固定某一类具有选择优势的等位基因,两者在进化上具有不同的意义。大量研究提到偏分离的产生对进化过程具有重要意义,但是这些研究中关注的大多是分子标记在遗传作图中产生的程度、范围等实际状况,没有分析讨论偏分离的产生对于群体具有怎样的进化意义。本文对前人的研究结果进行分析,认为偏分离带来的进化影响主要有以下几点:

第一:偏分离改变后代群体中来自双亲等位基因的频率,而变化的等位基因频率表明群体的进化<sup>[51]</sup>,因此,从这一角度来说偏分离影响了群体潜在的进化方向,具有重要的进化意义<sup>[7]</sup>。例如,Villalta 等<sup>[52]</sup>在两个番茄属(*Lycopersicon pimpinellifolium* × *L. cheesmanii*)杂交后代群体中发现,  $F_6$  中的偏分离位点数目(30%~51%)显著高于  $F_2$  中偏分离位点数目(13%~20%)。说明偏分离在世代间具有积累,而不是在某一世代中随机产生,这种世代间积累的偏分离位点影响了后代群体中的等位基因的频率,从而对群体进化产生长期的影响。

第二:很多研究中发现偏分离可以增加群体中杂合等位基因的频率,表现出杂合子过量的情况<sup>[26,52]</sup>。杂合子可以在后代中通过遗传重组产生不同的基因型,使群体在面临变化的环境时可以更好的适应不同环境。

第三:Taylor 等<sup>[7]</sup>指出白花蝇子草(*Silene latifolia*)是植物中性别比例偏分离的经典案例,早在1870年孟德尔就发现白花蝇子草群体中雄性与雌性

的比例为3:1。对于植物而言,尤其是异花授粉的植物,性别比例的变化对于能否产生后代具有巨大影响,从而影响群体长期的进化命运。

第四:有研究认为偏分离实际出现的情况远远大于观测到的情况,而导致这一现象的原因在于偏分离位点可以快速固定以至于没有被研究者发现,或是这种非孟德尔的分离可能是有害的,从而由于“遗传冲突”(Genetic conflict)的作用被消除<sup>[7]</sup>。如果优势物种的等位基因会在后代中被快速固定的观点成立,那么偏分离现象可能会导致来自双亲的等位基因中具有选择劣势的物种在群体中被选择性清除,从而影响群体基因库的多样性<sup>[53]</sup>。此外,偏分离可以阻止分化群体间的杂交渐渗,从而维持分化群体间的遗传分化稳定性,直至群体间出现完全的生殖隔离,形成不同的物种<sup>[9]</sup>。一个祖先种在基因组不同区域出现突变,逐渐分化成不同群体的过程中,群体之间还没有形成完全的生殖隔离,不同群体仍然可能进行杂交<sup>[21]</sup>。但是由于杂交不兼容的影响,分化程度越大的群体其杂交后代的育性越低<sup>[54]</sup>,偏分离发生情况越高。在杂种后代群体中,偏分离的发生显著增加了分化位点上某一亲本的等位基因频率,而阻止了来自另一个亲本的等位基因在后代群体中留存,从而维持分化群体的稳定。

## 2.2 偏分离对遗传分析的影响

偏分离对遗传分析 also 具有很大的影响。首先,偏分离导致的基因频率或基因型频率的变化会影响基因调控模型的分析。例如,Lambrides 等<sup>[14]</sup>发现绿豆杂交后代  $F_2 \sim F_7$  中控制果皮颜色的基因型比例符合双基因调控模型,但是实际上其果皮颜色由单一位点控制,他们认为这种分析错误是由于偏分离造成的基因型比例偏差所导致的。因此在分析基因调控模型时应当考虑偏分离对基因频率变化带来的影响。其次,偏分离会影响遗传连锁图谱中重组距离的估计及连锁群上标记的顺序<sup>[26,55]</sup>。Lashermes 等<sup>[56]</sup>对咖啡进行遗传连锁作图时认为,偏分离会导致对有利于重组基因型或者不利于重组基因型的选择,造成对标记间重组率的估计偏高,标记间的遗传距离拉大。而 Cloutier 等<sup>[57]</sup>对油菜的研究认为,即使是少量的偏分离位点,在显著出现偏分离现象的情况下也会造成对重组率估值偏低,造成估计连锁距离时

出现错误。第三, Castro 等<sup>[16]</sup>认为偏分离会影响特定基因传递到后代的频率, 导致得到目标基因所需要的实验群体大小与理论不同。

### 2.3 偏分离与育性

偏分离产生的阶段可以分为受精前的配子阶段与受精后的合子阶段, 在研究偏分离的过程中, 经常涉及到雌配子、雄配子不育以及杂种不育的因素导致的偏分离现象。杂种不育是一种合子后生殖隔离, 指杂交后形成的  $F_1$  杂种不能正常产生后代的现象。杂种不育与偏分离现象往往同时发生<sup>[58,59]</sup>。从本质上讲, 杂种不育和杂种偏分离现象是同一个问题的不同表现<sup>[25]</sup>。具有遗传分化的双亲杂交产生后代的过程中, 当携带不同类型等位基因的配子生存能力有差异时, 生存能力低的配子出现配子败育, 使杂种后代获得更多来自生存能力较强配子的等位基因, 从而伴随着配子败育出现偏分离现象。例如, 在水稻亚种间杂交组合中偏分离现象十分普遍, 同时通常伴随着杂种不育、育性下降的现象<sup>[54,59]</sup>。Yang 等<sup>[22]</sup>在籼粳稻杂交后代中发现, 由于杂种不育基因 *S5* 的影响, 在雌配子中 *S5* 位点上携带粳型等位基因才可以成功产生后代, 从而同时表现出部分不育和偏分离的现象。Lin 等<sup>[59]</sup>认为频繁出现的偏分离与花粉粒较低的萌发率是由于籼-粳稻杂交后代中产生了较多无功能的花粉粒所导致的。但是并非所有杂种不育现象都会导致偏分离, 当具有不同基因型的配子在产生后代过程中死亡程度相同时, 虽然会出现杂种不育, 但是不会出现偏分离的现象。例如, 减数分裂异常导致染色体结构或数目异常的现象会造成雌、雄配子死亡, 降低杂种后代的育性, 但由于没有一定的选择差异, 不会导致偏分离的产生。也有研究报道了在杂种后代中发现偏分离, 但是没有发现育性与偏分离具有显著关联。例如, Castro 等<sup>[16]</sup>在鹰嘴豆杂交  $F_2$  群体中发现偏分离位点的出现与育性无显著关联, 他们认为这可能是因为花粉育性在鉴定过程中受到一定外界因素的干扰, 同时偏分离的产生是由于多因素共同作用造成的。综上所述, 杂种不育与偏分离常常相伴发生, 杂种不育影响了当代群体产生后代的数量, 而偏分离通过影响群体等位基因频率对长期进化造成一定影响。

## 3 展望

### 3.1 转基因对偏分离的影响

随着转基因研究的发展, 越来越多的研究表明转基因会通过天然杂交-渐渗进入野生群体, 为群体带来一定的适合度优势或劣势。那么当这些转基因进入到野生群体之后, 是否会影响杂种后代中来自双亲等位基因的传递? 是否对野生群体产生长期进化影响从而带来潜在的环境生物安全问题? 这些问题应该引起关注。许锴等<sup>[60]</sup>发现含有转抗虫基因 *Bt/CpTI* 的栽培稻与野生稻杂交后代群体中偏分离的位点数目(7个)稍多于非转基因对照群体(5个), 并且非转基因组合所有位点都偏向栽培稻, 而转基因组合中大多位点偏向野生稻。Yang 等<sup>[61]</sup>发现, 抗虫转基因 *Bt/CpTI* 进入到杂草稻群体之后, 引起了栽培稻-杂草稻后代  $F_3$ 、 $F_4$  群体中来自双亲等位基因频率的变化, 主要表现为转基因阴性群体中更多位点偏向杂草稻, 而转基因阳性组合中更多位点偏向转基因栽培稻。这两项研究认为, 在自然环境中转基因可能对后代群体产生适合度效应, 如提高对靶标害虫的抗性(优势)或因表达抗虫蛋白而消耗更多能量(劣势)。这种适合度效应会影响与转基因连锁的位点上等位基因向后代的传递, 造成偏分离, 改变群体的等位基因频率, 从而可能对野生群体的长期进化产生潜在影响。

上述研究中发现转基因通过天然杂交-渐渗进入野生近缘种后, 会对基因组上其他位点的遗传分离产生影响, 但是目前的研究没有证明上述变化到底影响了野生群体的长期进化, 还是仅仅在某些世代中随机发生。转基因进入野生近缘种之后, 如果具有一定的选择优势, 会对后代群体带来哪些影响? 或者转基因没有提供选择优势, 反而由于补偿效应可能对杂种后代带来一定的适合度劣势(例如抗虫转基因在没有虫压的环境中可能没有为群体带来优势)的情况下, 转基因进入野生近缘种群体之后会为群体带来哪些影响? 这些不同情况下转基因对全基因组位点造成遗传分离影响的机制是什么? 多世代以后转基因对其他位点上等位基因的影响变化趋势如何? 这种等位基因频率的变化是否造成适合度的变化? 这些问题还未阐明。如果转基因通过天然杂

交-渐渗的过程进入群体后给群体带来的等位基因频率变化,并在不同世代间具有一定规律,将会影响群体长期的进化,同时可能影响栽培稻-野生稻的遗传渐渗,对群体遗传多样性、群体同质化等潜在生态效应产生影响,那么在转基因安全评价中也将这一因素考虑在内,引起充分重视。

### 3.2 偏分离在多世代间的变化

偏分离对群体的进化影响中,一个很重要的方面就是影响杂种后代中双亲的等位基因频率。如果这种频率的变化只在某一世代中随机出现,而在后代中没有保持甚至积累,那么这种变化的群体的影响将会十分有限。所以研究偏分离通过改变来自双亲等位基因频率,从而影响群体长期进化的过程中,评价偏分离模式在不同世代之间的变化情况是很重要的。Liberman 等<sup>[50]</sup>认为偏分离倾向于固定具有选择优势的等位基因。Taylor 等<sup>[7]</sup>认为现在发现的偏分离位点远远小于实际发生的偏分离情况,这主要是由于偏分离位点可以被快速固定。Huang 等<sup>[53]</sup>从理论模型上模拟了不同杂交世代中偏分离发生及固定的情况,某一位点上等位基因分离比例达到  $A:B=0.9:0.1$  时,固定该位点上等位基因 A 需要 10 代;而  $A:B=0.6:0.4$  时,固定该位点上等位基因 A 需要 80 代。然而在前人的实验中,由低世代(如  $F_2$ )到高世代(如  $F_6$ )中偏分离的变化主要体现在位点数目逐渐增多。例如, Villalta 等<sup>[52]</sup>和梁永书等<sup>[62]</sup>在籼稻、粳稻杂交后代分别发现  $F_6$ (51%、20%、57%)出现的偏分离位点数目高于  $F_2$ (30%、13%、23%),但是两代间的差别主要表现出偏分离位点数目不同,而对每个位点的分析发现发生两代偏分离的位点不同(有些位点在  $F_2$  代出现偏分离而  $F_6$  代正常分离),也没有表现出同一位点偏分离程度加大甚至固定某一等位基因的情况。这可能是不同世代受到了不同选择因素的影响,如因环境变化所导致,也有可能是该位点并未受到强烈的选择,只是中性位点随机出现的偏分离现象。因此,可以在多个世代间研究偏分离是否受到某些具有选择优势或者选择劣势的功能基因影响,稳定的逐渐积累,直至某一等位基因被固定;或者在特定选择作用下,等位基因频率只能达到一定程度后保持稳定;还是偏分离只是在不同世代中随机出现,没有对后代群体产生稳定影响呢?

为何在前人研究中高世代的偏分离位点数目普遍多于低世代中偏分离位点数目?如果这种世代之间偏分离位点数目增加的状况是真实存在的,那么在更高的世代中将出现怎么样的状况?偏分离在后代群体中的变化情况对讨论其进化意义有着重要的作用,因此应当对实际群体中杂交后代的偏分离情况在世代间变化进行研究。此外,虽然有研究表明在大量出现偏分离位点的连锁区域内有相关的功能基因存在,但是偏分离的产生除了对基因频率产生影响外,还应关注在分子水平上的偏分离是否能对应到一些宏观性状上,并对一些宏观性状造成影响。如果研究世代之前偏分离导致的基因频率变化,结合一些宏观性状的变化,可能为偏分离造成的进化影响提供更加强有力和直观的证据。

### 3.3 偏分离在育种上的应用

偏分离在分子作图中对于估计遗传连锁率、预测育种群体的大小有着一定影响。偏分离的出现在很大程度上取决于功能基因在特定情况下受到选择,具有选择优势的等位基因在后代中更多的保留下来,与具有选择优势基因相连锁的位点也被更多的保留下来,表现出在后代群体中偏分离的产生。从野生近缘种驯化到栽培作物的长期进化过程中,通常会出现所谓的“驯化综合征”,加强作物对人类有利性状(如种子产量)的同时丢失落粒性、快速萌发以及抵抗野外不利环境等特性,从而使栽培作物与野生近缘种之间出现分化<sup>[63]</sup>。Cai 等<sup>[63]</sup>在栽培稻与野生稻杂交后代群体中发现偏分离位点具有更多的来自作物的等位基因,并且这些偏分离位点处于作物相关性状的 QTL 区域内,他们推测这些位点与驯化过程中人类有意或无意的选择所导致的作物与野生近缘种分化有关。Kopisch-Obuch 等<sup>[64]</sup>在大豆异皮线虫(*Heterodera glycines ichinohe*)抗性基因周围的连锁区域内发现成簇分布的偏分离位点。Yin 等<sup>[65]</sup>发现在一个偏分离集中分布连锁区域内有抗杨叶锈病菌(*Melampsora larici-populina*)基因,而另一个偏分离集中分布连锁区域内有抗叶锈病菌(Leaf rust pathogen)基因。那么,利用作物与野生近缘种或不同品种的作物进行杂交,在作物与野生近缘种杂交后代群体中,在特定的环境条件下,通过寻找染色体上成簇分布的偏分离位点,可能有助于找到在作物-



野生近缘种之间产生分化的基因, 以及在该环境中具有抗性的功能基因。

## 参考文献(References):

- [1] Ellstrand NC, Schierenbeck KA. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97(13): 7043–7050. [DOI]
- [2] Rieseberg LH, Blackman BK. Speciation genes in plants. *Ann Bot*, 2010, 106(3): 439–455. [DOI]
- [3] Stewart CN, Halfhill MD, Warwick SI. Transgene introgression from genetically modified crops to their wild relatives. *Nat Rev Genet*, 2003, 4(10): 806–817. [DOI]
- [4] Rieseberg LH, Carney SE. Plant hybridization. *New Phytol*, 1998, 140(4): 599–624. [DOI]
- [5] Lyttle TW. Segregation distorters. *Annu Rev Genet*, 1991, 25(1): 511–581. [DOI]
- [6] Matsubara K, Ebana K, Mizubayashi T, Itoh S, Ando T, Nonoue Y, Ono N, Shibaya T, Ogiso E, Hori K, Fukuoka S, Yano M. Relationship between transmission ratio distortion and genetic divergence in intraspecific rice crosses. *Mol Genet Genomics*, 2011, 286(5–6): 307–319. [DOI]
- [7] Taylor DR, Ingvarsson PK. Common features of segregation distortion in plants and animals. *Genetica*, 2003, 117(1): 27–35. [DOI]
- [8] Mangelsdorf PC, Jones DF. The expression of mendelian factors in the gametophyte of maize. *Genetics*, 1926, 11(5): 423–455. [DOI]
- [9] Matsushita S, Iseki T, Fukuta Y, Araki E, Kobayashi S, Osaki M, Yamagishi M. Characterization of segregation distortion on chromosome 3 induced in wide hybridization between *indica* and *japonica* type rice varieties. *Euphytica*, 2003, 134(1): 27–32. [DOI]
- [10] Wang G, He QQ, Xu ZK, Song RT. High segregation distortion in maize B73 x teosinte crosses. *Genet Mol Res*, 2012, 11(1): 693–706. [DOI]
- [11] Li HB, Kilian A, Zhou MX, Wenzl P, Huttner E, Mendham N, McIntyre L, Vaillancourt RE. Construction of a high-density composite map and comparative mapping of segregation distortion regions in barley. *Mol Genet Genomics*, 2010, 284(5): 319–331. [DOI]
- [12] Manabe M, Ino T, Kasaya M, Takumi S, Mori N, Ohtsuka I, Nakamura C. Segregation distortion through female gametophytes in interspecific hybrids of tetraploid wheat as revealed by RAPD analysis. *Hereditas*, 1999, 13(1): 47–53. [DOI]
- [13] Zamir D, Tanksley SD, Jones RA. Haploid selection for low temperature tolerance of tomato pollen. *Genetics*, 1982, 101(1): 129–137. [DOI]
- [14] Lambrides CJ, Godwin ID, Lawn RJ, Imrie BC. Segregation distortion for seed testa color in Mungbean (*Vigna radiata* L. Wilcek). *J Hered*, 2004, 95(6): 532–535. [DOI]
- [15] Jenczewski E, Gherardi M, Bonnin I, Prosperi JM, Olivieri I, Huguët T. Insight on segregation distortions in two intraspecific crosses between annual species of *Medicago* (*Leguminosae*). *Theor Appl Genet*, 1997, 94(5): 682–691. [DOI]
- [16] Castro P, Rubio J, Cabrera A, Millán T, Gil J. A segregation distortion locus located on linkage group 4 of the chickpea genetic map. *Euphytica*, 2011, 179(3): 515–523. [DOI]
- [17] Liu HY, Cui JT, Gao YM. Progress of segregation distortion. *J Plant Genet Resour*, 2009, 10(4): 613–617, 622. 刘海燕, 崔金腾, 高用明. 遗传群体偏分离研究进展. 植物遗传资源学报, 2009, 10(4): 613–617, 622. [DOI]
- [18] McDermott SR, Noor MAF. The role of meiotic drive in hybrid male sterility. *Philos Trans Royal Soc B*, 2010, 365(1544): 1265–1272. [DOI]
- [19] Xu Y, Zhu L, Xiao J, Huang N, McCouch SR. Chromosomal regions associated with segregation distortion of molecular markers in F<sub>2</sub>, backcross, doubled haploid, and recombinant inbred populations in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol Gen Genet*, 1997, 253(5): 535–545. [DOI]
- [20] Liu F, Wu XL, Chen SY. Segregation distortion of molecular markers in recombinant inbred populations in soybean (*G. max*). *Acta Genet Sin*, 2000, 27(10): 883–887. 刘峰, 吴晓雷, 陈受宜. 大豆分子标记在 RIL 群体中的偏分离分析. 遗传学报, 2000, 27(10): 883–887. [DOI]
- [21] Wu CI, Ting CT. Genes and speciation. *Nat Rev Genet*, 2004, 5(2): 114–122. [DOI]
- [22] Yang JY, Zhao XB, Cheng K, Du HY, Ouyang YD, Chen JJ, Qiu SQ, Huang JY, Jiang YH, Jiang LW, Ding JH, Wang J, Xu CG, Li XH, Zhang QF. A killer-protector system regulates both hybrid sterility and segregation distortion in rice. *Science*, 2012, 337(6100): 1336–1340. [DOI]
- [23] Mizuta Y, Harushima Y, Kurata N. Rice pollen hybrid incompatibility caused by reciprocal gene loss of duplicated genes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(47): 20417–20422. [DOI]
- [24] Yamagata Y, Yamamoto E, Aya K, Win K T, Doi K, Sobrizal, Ito T, Kanamori H, Wu JZ, Matsumoto T, Matsuoka M, Ashikari M, Yoshimura A. Mitochondrial gene in the nuclear genome induces reproductive barrier in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(4): 1494–1499. [DOI]
- [25] Fan ZQ, Sun JL, Shan JW, Yang JY. Research progress on genetic and molecular mechanisms of hybrid segregation



- distortion. *Hereditas (Beijing)*, 2015, 37(2): 148–156.
- 范智权, 孙加雷, 单建伟, 杨江义. 杂种偏分离的遗传和分子机理研究进展. *遗传*, 2015, 37(2): 148–156. [DOI]
- [26] Harushima Y, Kurata N, Yano M, Nagamura Y, Sasaki T, Minobe Y, Nakagahra M. Detection of segregation distortions in an *indica-japonica* rice cross using a high-resolution molecular map. *Theor Appl Genet*, 1996, 92(2): 145–150. [DOI]
- [27] Harushima Y, Nakagahra M, Yano M, Sasaki T, Kurata NA. A Genome-wide survey of reproductive barriers in an intraspecific hybrid. *Genetics*, 2001, 159(2): 883–892. [DOI]
- [28] Moyle LC, Olson MS, Tiffin P. Patterns of reproductive isolation in three angiosperm genera. *Evolution*, 2004, 58(6): 1195–1208. [DOI]
- [29] Scopece G, Widmer A, Cozzolino S. Evolution of postzygotic reproductive isolation in a guild of deceptive orchids. *Am Nat*, 2008, 171(3): 315–326. [DOI]
- [30] Moyle LC, Payseur BA. Reproductive isolation grows on trees. *Trends Ecol Evol*, 2009, 24(11): 591–598. [DOI]
- [31] Zhang ZS, Lu YG, Liu XD, Feng JH, Zhang GQ. Cytological mechanism of pollen abortion resulting from allelic interaction of F<sub>1</sub> pollen sterility locus in rice (*Oryza sativa* L.). *Genetica*, 2006, 127(1–3): 295–302. [DOI]
- [32] Ikehashi H, Araki H. Genetics of F<sub>1</sub> sterility in mote crosses of rice. *Rice Genet I*, 1986, 1: 119–130. [DOI]
- [33] Sano Y. The genic nature of gamete eliminator in rice. *Genetics*, 1990, 125(1): 183–191. [DOI]
- [34] Sano Y, Sano R, Eiguchi M, Hirano HY. Gamete eliminator adjacent to the *wx* locus as revealed by pollen analysis in rice. *J Hered*, 1994, 85(4): 310–312. [DOI]
- [35] Zamir D, Tadmor Y. Unequal segregation of nuclear genes in plants. *Botan Gazette*, 1986, 147(3): 355–358. [DOI]
- [36] Kianian SF, Quiros CF. Generation of a *Brassica oleracea* composite RFLP map: linkage arrangements among various populations and evolutionary implications. *Theor Appl Genet*, 1992, 84(5–6): 544–554. [DOI]
- [37] Hall MC, Willis JH. Transmission ratio distortion in intraspecific hybrids of *Mimulus guttatus*: implications for genomic divergence. *Genetics*, 2005, 170(1): 375–386. [DOI]
- [38] Newmeyer DD, Ferguson-Miller S. Mitochondria: releasing power for life and unleashing the machineries of death. *Cell*, 2003, 112(4): 481–490. [DOI]
- [39] Rand DM, Haney RA, Fry AJ. Cytonuclear coevolution: the genomics of cooperation. *Trends Ecol Evol*, 2004, 19(12): 645–653. [DOI]
- [40] Chou JY, Leu JY. Speciation through cytonuclear incompatibility: insights from yeast and implications for higher eukaryotes. *BioEssays*, 2010, 32(5): 401–411. [DOI]
- [41] Willett CS, Burton RS. Viability of cytochrome c genotypes depends on cytoplasmic backgrounds in *Tigriopus californicus*. *Evolution*, 2001, 55(8): 1592–1599. [DOI]
- [42] Stephens SG. The cytogenetics of speciation in *Gossypium*. I. Selective elimination of the donor parent genotype in interspecific backcrosses. *Genetics*, 1949, 34(5): 627–637. [DOI]
- [43] Faris JD, Laddomada B, Gill BS. Molecular mapping of segregation distortion loci in *Aegilops tauschii*. *Genetics*, 1998, 149(1): 319–327. [DOI]
- [44] Tang ZX, Wang XF, Zhang MZ, Zhang YH, Deng DX, Xu CW. The maternal cytoplasmic environment may be involved in the viability selection of gametes and zygotes. *Heredity*, 2013, 110(4): 331–337. [DOI]
- [45] Wang SH. Effect of segregation distortion causing by male gametic selection. *Mol Plant Breed*, 2009, 7(5): 990–995.
- 王石华. 雄配子体选择在遗传偏分离中的效应分析. 分子植物育种, 2009, 7(5): 990–995. [DOI]
- [46] Luo DP, Xu H, Liu ZL, Guo JX, Li HY, Chen LT, Fang C, Zhang QY, Bai M, Yao N, Wu H, Ji CH, Zheng HQ, Chen YL, Ye S, Li XY, Zhao XC, Li RQ, Liu YG. A detrimental mitochondrial-nuclear interaction causes cytoplasmic male sterility in rice. *Nat Genet*, 2013, 45(5): 573–577. [DOI]
- [47] Wang CJ, Wen JC, Lei W, Tan XL. Response of genetic segregation of an InDel marker located at *Rf-1* locus to variation of altitude and cytoplasm in rice. *Mol Plant Breed*, 2011, 9(2): 150–155.
- 王昌江, 文建成, 雷伟, 谭学林. 一个位于水稻 *Rf-1* 基因的 InDel 标记遗传分离对海拔和细胞质的响应. 分子植物育种, 2011, 9(2): 150–155. [DOI]
- [48] Mange EJ. Temperature sensitivity of segregation-distortion in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 1968, 58(3): 399–413. [DOI]
- [49] Yao Y. Detection of distorted segregation in pollen callus population using SSR marker. *J Guangzhou Univ (Nat Sci Ed)*, 2003, 2(6): 512–514.
- 姚焱. 花粉愈伤组织群体偏态分离的 SSR 标记鉴定. 广州大学学报(自然科学版), 2003, 2(6): 512–514. [DOI]
- [50] Liberman U. Mendelian segregation: a choice between “order” and “chaos”. *J Math Biol*, 1990, 28(4): 435–449. [DOI]
- [51] Ellstrand NC. Is gene flow the most important evolutionary force in plants? *Am J Bot*, 2014, 101(5): 737–753.

- [DOI]
- [52] Villalta I, Reina-Sánchez A, Cuartero J, Carbonell EA, Asins MJ. Comparative microsatellite linkage analysis and genetic structure of two populations of  $F_6$  lines derived from *Lycopersicon pimpinellifolium* and *L. cheesmanii*. *Theor Appl Genet*, 2005, 110(5): 881–894. [DOI]
- [53] Huang LO, Labbe A, Infante-Rivard C. Transmission ratio distortion: review of concept and implications for genetic association studies. *Hum Genet*, 2013, 132(3): 245–263. [DOI]
- [54] Liu P, Dan ZW, Wang Z, Li SQ, Li NW, Yan HX, Cai XX, Lu BR. Predicting hybrid fertility from maker-based genetic divergence index of parental varieties: implications for utilizing inter-subspecies heterosis in hybrid rice breeding. *Euphytica*, 2015, 203(1): 47–57. [DOI]
- [55] Lorieux M, Perrier B, Goffinet B, Lanaud C, González de León D. Maximum-likelihood models for mapping genetic markers showing segregation distortion. 2.  $F_2$  populations. *Theor Appl Genet*, 1995, 90(1): 81–89. [DOI]
- [56] Lashermes P, Combes MC, Prakash NS, Trouslot P, Lorieux M, Charrier A. Genetic linkage map of coffeea canephora: effect of segregation distortion and analysis of recombination rate in male and female meiosis. *Genome*, 2001, 44(4): 589–596. [DOI]
- [57] Cloutier S, Cappadocia M, Landry BS. Analysis of RFLP mapping inaccuracy in *Brassica napus* L. *Theor Appl Genet*, 1997, 95(1–2): 83–91. [DOI]
- [58] Kulmuni J, Seifert B, Pamilo P. Segregation distortion causes large-scale differences between male and female genomes in hybrid ants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(16): 7371–7376. [DOI]
- [59] Lin SY, Ikehashi H. A gamete abortion locus detected by segregation distortion of isozyme locus *Est-9* in wide crosses of rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica*, 1993, 67(1–2): 35–40. [DOI]
- [60] Xu K, Yang X, Cai XX, Lu BR. Distorted allelic segregation in  $F_2$  populations derived from crosses of insect-resistant transgenic (*Bt/CpTI*) rice and its non-transgenic parent with common wild rice. *J Fudan Univ (Nat Sci)*, 2012, 51(3): 259–268.  
许锴, 杨箫, 蔡星星, 卢宝荣. *Bt/CpTI* 抗虫转基因水稻及其非转基因亲本与普通野生稻杂种  $F_2$  群体的等位基因偏态分离. 复旦学报(自然科学版), 2012, 51(3): 259–268. [DOI]
- [61] Yang C, Wang Z, Yang X, Lu BR. Segregation distortion affected by transgenes in early generations of rice cropweed hybrid progeny: implications for assessing potential evolutionary impacts from transgene flow into wild relatives. *J Syst Evol*, 2014, 52(4): 466–476. [DOI]
- [62] Liang YS, Peng Y, Ye SP, Li P, Sun LJ, Ma ZY, Li YP. Comparison of genetic linkage maps based on  $F_2$ ,  $F_6$  populations derived from rice subspecies cross. *Hereditas (Beijing)*, 2007, 29(9): 1110–1120.  
梁永书, 彭勇, 叶少平, 李平, 孙林静, 马忠友, 李艳萍. 水稻籼粳交  $F_2$ ,  $F_6$  群体遗传连锁图谱的比较分析. 遗传, 2007, 29(9): 1110–1120. [DOI]
- [63] Cai JJ, Zhang XL, Wang BY, Yan M, Qi YH, Kong LR. A genetic analysis of segregation distortion revealed by molecular markers in *Lophopyrum ponticum* chromosome 7E. *J Genet*, 2011, 90(2): 373–376. [DOI]
- [64] Kopisch-Obuch FJ, Diers BW. Segregation at the SCN resistance locus *rhg1* in soybean is distorted by an association between the resistance allele and reduced field emergence. *Theor Appl Genet*, 2006, 112(2): 199–207. [DOI]
- [65] Yin TM, DiFazio SP, Gunter LE, Riemenschneider D, Tuskan GA. Large-scale heterospecific segregation distortion in *Populus* revealed by a dense genetic map. *Theor Appl Genet*, 2004, 109(3): 451–463. [DOI]

(责任编辑: 吴为人)