

小麦-簇毛麦属间染色体易位系的高效诱导

曹亚萍^{1,2}, 别同德³, 陈佩度², 范绍强¹, 周元成¹, 张姝敏¹

(¹ 山西省农业科学院小麦研究所, 临汾 041000; ² 南京农业大学/作物遗传与种质创新国家重点实验室, 南京 210095;

³ 江苏省里下河地区农业科学研究所, 扬州 225007)

摘要: 利用⁶⁰Co γ 射线以不同剂量照射硬粒小麦-簇毛麦双二倍体即将成熟的花粉, 将其授于母本中国春, 创造出一批包含小麦-簇毛麦易位染色体的材料, 对这些材料用中国春进行连续回交或自交, 可有效保留簇毛麦染色体片段, 实现外源基因的转移。研究结果表明, ⁶⁰Co γ 射线照射花粉后产生易位染色体的频率因剂量不同而有显著差异, 12 Gy 和 8 Gy 剂量照射后杂交的 M₁ 群体中, 产生小麦-簇毛麦易位染色体的单株分别占调查总数的 76.7% 和 50.0%, 均显著高于用其他方法创造易位的频率, 并且 12 Gy 较 8 Gy 产生了更优的易位类型; 创制的易位染色体有 67.6% 可以从 M₁ 传递到 BC₁, BC₁ 的易位染色体有 96.4% 可传递到 BC₂; 在回交后代中, 加以人为选择, 整条簇毛麦染色体很快丢失, 至 BC₂F₂ 即有纯合易位株出现。

关键词: 小麦-簇毛麦; 花粉辐射; 易位染色体; 传递率; 纯合易位

High Induction of Intergeneric Chromosome Translocation Lines Between Wheat and *Haynaldia villosa*

CAO Ya-ping^{1,2}, BIE Tong-de³, CHEN Pei-du², FAN Shao-qiang¹, ZHOU Yuan-cheng¹, ZHANG Shu-min¹

(¹ Wheat Research Institute, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Linfen 041000; ² National Key Laboratory of Crop

Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095;

³ Jiangsu Institute of Agricultural Sciences in Lixiahe District, Yangzhou 225007)

Abstract: A set of materials with *Triticum aestivum*-*Haynaldia villosa* translocation chromosomes were created using cv. 'Chinese Spring' (CS) as female and *Triticum durum*-*Haynaldia villosa* amphiploid as male whose pollen was treated with ⁶⁰Co- γ -ray in different dose. Then the set of materials were backcrossed with CS or self-crossed, *H. villosa* chromosome segments were reserved in M₁ or BC₁ so that alien genes were transferred into wheat. The results showed that frequency of induced translocation chromosomes were significant different using different irradiation doses of ⁶⁰Co- γ -ray. The plants with *T. aestivum*-*H. villosa* translocations induced by 12 Gy and 8 Gy hold 76.7% and 50.0% in M₁ generation, respectively, and better translocations types were induced by ⁶⁰Co- γ -ray with 12 Gy dose. 67.6% of these translocations were passed from M₁ to BC₁, and 96.4% from BC₁ to BC₂. Alien whole chromosomes were rapidly lost, some pure translocations were obtained in BC₂F₂.

Key words: *T. aestivum*-*H. Villosa*; Pollen irradiation; Translocation chromosomes; Transmission frequency; Pure translocations

簇毛麦 (*Dasypyrum villosum*, 2n = 14, VV) 是小麦的一个野生近缘种, 原产于地中海沿岸和高加索地区, 为一年生二倍体异花授粉草本植物, 它不但抗小麦白粉病、锈病、全蚀病、眼斑病及梭条花叶病毒病等^[1-2], 而且还具有分蘖力强、抗寒耐旱、密穗多

花、子粒蛋白质含量高等特点^[3-6]。自 20 世纪 70 年代起, 许多科学家采用多种途径致力于将簇毛麦优良基因向小麦转移的研究, 目前已创造出涉及 2V (3DS·2VL, 2VS·7DL, 6BS·6BL-2VS)、4V (4VS·4DL, 3AS·4VL, 4VS·4VL-4AL)、6V (6VS·6AL、

收稿日期: 2010-08-14 修回日期: 2011-02-25

基金项目: 国家自然科学基金 (30871519); 山西省农业科学院博士研究基金项目 (YBSJJ0903)

作者简介: 曹亚萍, 博士, 副研究员, 主要从事种质资源创新和小麦遗传育种研究。E-mail: cyping180@163.com

6VS·6DL)的几个易位系,其中携有抗白粉病基因 *Pm21* 的 6VS·6AL 易位系已在生产上得到应用,但这些易位系与簇毛麦丰富的基因资源相比还是太少,并且多为整臂易位类型。由于簇毛麦 V 基因组与小麦的 A、B、D 染色体组亲缘关系较远,它们之间很难发生染色体配对、交换和基因重组^[7-9],这在一定程度上限制了簇毛麦优良基因的转移。为了充分利用簇毛麦的遗传基因源,本研究将硬粒小麦-簇毛麦双二倍体作为桥梁亲本,采用⁶⁰Co γ 射线照射花粉的方法,试图提高簇毛麦与小麦染色体间易位的诱导效率,并使易位染色体在小麦背景中有效传递,以创造涉及各条簇毛麦染色体不同部位、不同大小片段的易位系,为外源基因的精细定位和高效导入创造新的遗传材料奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

母本为普通小麦中国春 (Chinese spring, CS, AABBDD);父本为硬粒小麦-簇毛麦双二倍体^[10] (AABBVV),简称硬簇麦,由南京农业大学细胞遗传所用硬粒小麦 (*Triticum durum*, 2n = 28, AABB) 和簇毛麦 (*Dasyphyrum villosus*, 2n = 14, VV) 合成。

1.2 研究方法

在硬簇麦花粉即将成熟时,选择发育一致、中部小穗花药微黄的穗子,带茎剪取后插入盛水的三角瓶中(牛皮纸包裹以便茎部遮阴),用⁶⁰Co γ 射线 8 Gy 和 12 Gy 2 个剂量照射(剂量率 100 rad/min)。采集照射后的新鲜花粉授于已去雄的中国春适龄柱头上,收获杂交种 M₁;同时将未经照射的硬簇麦花粉授于已去雄的中国春,收获对照 F₁种子。

对 M₁ 和 F₁ 群体用基因组原位杂交方法检测有丝分裂中期染色体,统计含有小麦-簇毛麦易位染色体植株的频率。选择含有小麦-簇毛麦易位染色体的部分单株用中国春的花粉进行重点回交,观察其易位染色体在 BC₁ 能否重现;对含有易位染色体的 BC₁ 单株用中国春连续回交,研究易位染色体的传

递频率。在回交后代中,重点对仅具单条外源易位染色体的单株进行自交,以尽快获得纯合易位系。

1.3 根尖染色体制片

种子在垫有湿滤纸的培养皿中发芽,待根长 1~2cm 时,剪取 2 条种子根,放入盛冰水的指形管中,0℃ 预处理 22~24h;处理过的根尖经滤纸吸去多余水份,用卡诺氏固定液(3 份 95% 乙醇:1 份冰醋酸)固定 2~7d;取出根尖,用 45% 醋酸解离 2~3min 后压片,相差显微镜下预检,选择染色体分散良好的制片放入-70℃ 冰箱冷冻 30min 以上;揭片后用无水酒精脱水 6min,气干后用于基因组原位杂交 (GISH)。剪取根尖后的幼苗移至大田继续生长。

1.4 基因组原位杂交

簇毛麦总基因组 DNA 提取采用 CTAB 法,探针标记采用缺刻平移法,荧光原位杂交参照陈佩度等^[11]、Jiang^[12] 的程序。杂交制片洗涤后用碘化丙锭套染,在 Olympus BX60 型荧光显微镜下用 450~490nm 激发光波长检测,簇毛麦染色体呈绿色(图 1 呈浅色),普通小麦染色体呈红色(深色),用 SPOT CCD(charge coupled device)摄像系统获取图像。

2 结果与分析

2.1 花粉辐射高效诱致小麦-簇毛麦染色体易位

用 GISH 方法检测经⁶⁰Co γ 射线照射的硬簇麦花粉杂交得到的 2 个 M₁ 杂种群体和对照 F₁ 群体,统计各群体中每个单株的易位染色体数目。从表 1 可以看出,在 2 个辐射剂量(8 Gy 和 12 Gy)处理得到的 M₁ 群体中,含有易位染色体植株的频率分别达到 50.0% 和 76.7%,而在对照群体中未检测到易位染色体,说明⁶⁰Co γ 射线处理硬簇麦花粉是一种高效诱致小麦-簇毛麦染色体易位的方法。表 1 数据同时表明,辐射剂量对易位染色体的产生具有显著效应,从易位株频率和单株平均易位染色体数这两个指标来看,12 Gy 剂量的辐射效应比 8 Gy 产生了更高的变异,分别为 76.7% 和 1.76 个。

表 1 不同辐射剂量对小麦与簇毛麦染色体易位的诱导效应

Table 1 Effects induced by different radiate doses for *T. aestivum*-*H. villosa* translocation chromosomes

剂量 (Gy) Dose	检测株数 No. of plants observed	含易位株数 No. of plants with translocation shromosomes	易位株频率 (%) Frequency of plants with translocation	易位染色体数 No. of total translocation chromosomes	单株平均易位染色体数 Average no. of translocation chromosomes per plant
8	96	48	50.0	104	1.08
12	103	79	76.7	181	1.76
0 (CK)	31	0	0	0	0

根据簇毛麦染色体片段长度及易位断点所处位置,将易位染色体划分为 5 类,即外源整臂易位染色体($Hv \cdot W$)、外源大片段易位染色体($Hv \cdot Hv \cdot W$)、外源小片段易位染色体($Hv \cdot W \cdot W$)、外源中间插入易位染色体($W \cdot Hv \cdot W$)和外源两端易位染色体($Hv \cdot W \cdot Hv$)。从表 2 可以看出,与 8 Gy 相比,12 Gy 剂量照射产生了更多的外源两端易位(大、小片段易位)和插入易位类型,这些易位在通常情况下较外源整臂易位更难获得,对于育种研究和基因定位也更有利用

价值;而 8 Gy 则产生了相对较高的外源整臂易位类型(27.88%)。

2.2 小麦-簇毛麦易位染色体的传递

为探明辐射得到的小麦-簇毛麦易位染色体是否能稳定地传递给后代,在 M_1 选择 15 个含有易位染色体的单株,涉及 37 条易位染色体,对其作重点回交,在 BC_1 用 GISH 共检测到其中的 25 条,表明辐射处理得到的易位染色体有 67.6% 可传递给后代(表 3)。

表 2 不同易位类型产生频率

Table 2 Frequency produced with different translocation chromosome types						(%)
剂量(Gy) Dose	外源整臂易位 Whole alien arm	外源大片段易位 Large alien segment	外源小片段易位 Small alien segment	外源插入易位 Alien intercalary	外源两端易位 Alien two terminal	
8	27.88	34.62	31.73	3.85	1.92	
12	19.34	34.25	37.02	6.63	2.76	

表 3 易位染色体在上下代的传递

Table 3 Transmission of translocation chromosomes between generations				
世代 Generation	检测数量(株数/株系数) No. of plants observed (No. of plants/No. of lines)	上代易位染色体数 No. of translocation chromosomes in the previous generation	下代易位染色体数 No. of translocation chromosomes in offspring	后代重现率(%) Frequency of detected in offspring
$M_1 \rightarrow BC_1$	15	37	25	67.6
$BC_1 \rightarrow BC_2$	19	28	27	96.4

在 BC_1 再次选择 19 个含有易位染色体的单株(涉及 28 条易位染色体,图 1),用中国春正常花粉与其回交,研究易位染色体传递给 BC_2 的几率。结果在检测的 28 条易位染色体中,有 27 条能稳定地传递给后代,只有 1 条整臂易位染色体(T19)在后代中未能检测到,各种类型的易位染色体从 BC_1 至 BC_2 的重现率达到了 96.4%。上述结果表明易位染色体在世代间有较高的传递率,并且随着回交世代的增加而提高,证明用花粉辐射创制的小麦-簇毛麦易位染色体一旦产生,就可以在回交后代中较好地传递。

本研究还观察到不同易位染色体的传递率有很大差异,在 BC_2 检测到的 27 条小麦-簇毛麦易位染色体中,外源整臂易位染色体 T21 的传递频率最高,达 80.0%,外源大片段易位染色体 T16 传递频率最低,只有 29.2%。

2.3 纯合易位系选育

在杂种 M_1 ,每个单株都是完全不育的,并且回

交结实率很低,一般在 6% 左右。易位株的基因型基本上包含了完整的 V 组染色体,以整条外源染色体所占比例较大,如图 2(左图)所示的 1 株 M_1 根尖有丝分裂中期,包含 5 条完整的簇毛麦染色体、1 条外源小片段易位染色体、1 条外源大片段易位染色体以及 1 条外源中间插入易位染色体。

随着回交世代的增加,加上人为定向选择,整条外源染色体较快丢失,育性逐渐恢复,如果 BC_1 种子量较多(15 粒以上),可从中筛选到包含少数外源染色体或片段的单株,如图 2 右图(1 株 BC_1 根尖有丝分裂中期)中仅包含 1 条完整的簇毛麦染色体、1 条外源小片段易位染色体和 1 条外源大片段易位染色体;对其再继续回交并保证较大的 BC_2 群体(20 株以上),又可筛选到普通小麦背景中只包含 1 条小麦-簇毛麦易位染色体的单株;将这些单株自交,如果育性正常,可在 $BC_2 F_2$ 检测到小麦-簇毛麦易位染色体纯合的单株,图 3 即是本研究得到的两个纯合易位株根尖有丝分裂中期的 GISH 照片。

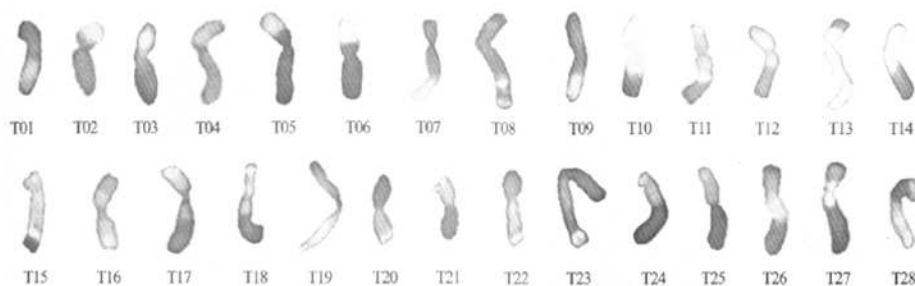


图1 用于研究 $BC_{1,2}$ 遗传传递的易位染色体

Fig. 1 Translocation chromosomes for studying $BC_{1,2}$ genetic transmission

T01 ~ T09: 外源小片段易位染色体; T10 ~ T18: 外源大片段易位染色体; T19 ~ T25: 外源整臂易位染色体; T26 ~ T27: 外源插入易位染色体; T28: 外源两端易位染色体。T01 ~ T09: Small alien segment translocation chromosomes. T10 ~ T18: Large alien segment translocation chromosomes. T19 ~ T25: Whole alien arm translocation chromosomes. T26 ~ T27: Alien intercalary translocation chromosomes. T28: Alien two terminal translocation chromosomes

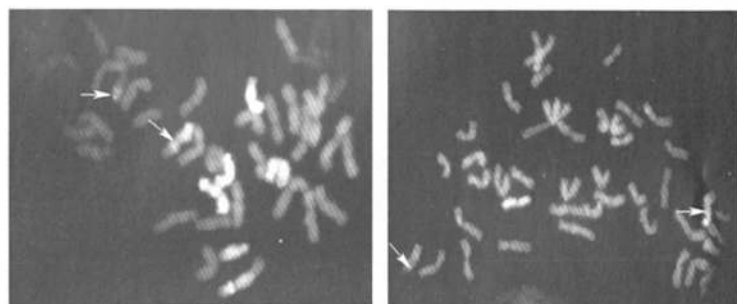


图2 试验检测的 M_1 (左) 和 BC_1 (右) 单株 GISH 示例

Fig. 2 GISH pattern in M_1 plant (left) and BC_1 plant (right)

箭头示易位染色体,下同 The arrow shows translocation chromosome, the same as below

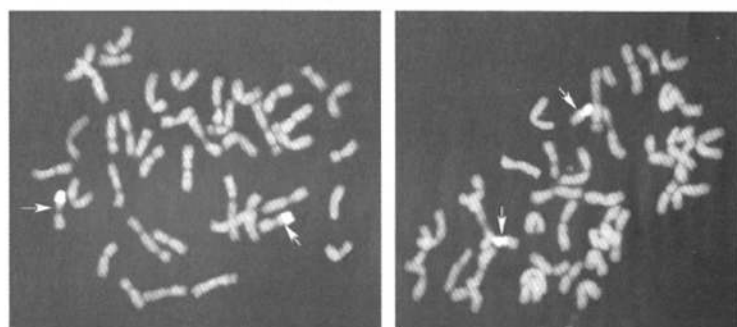


图3 筛选到的小麦-簇毛麦纯合易位株的 GISH 图例

Fig. 3 GISH pattern of pure selected translocation strains of *T. aestivum*-*H. villosa*

左图为小片段易位染色体 T09 的纯合易位株; 右图为大片段易位染色体 T12 的纯合易位株

The left is a plant with small alien segment translocation chromosomes, the right is a plant with large alien segment translocation chromosomes

3 讨论

小麦在长期进化过程中,二倍体化遗传控制体系逐步完善,在正常情况下,不同染色体组的部分同源染色体间配对频率很低,这种现象抑制了 V 组染色体与小麦 A、B、D 组染色体之间的交换,进而减缓了簇毛麦有益基因转移的速度。目前,簇毛麦只有

抗白粉病^[1,13]、眼斑病^[14-15]和矮秆^[16]等基因转移到小麦背景中,还有许多可供小麦品种改良利用的基因尚未开发,因此创造更多的小麦-簇毛麦易位系,对充分发掘和利用簇毛麦有益基因具有重要意义

因为小麦与簇毛麦亲缘关系较远,采用 *Ph*-系统诱导部分同源染色体配对成功率较低^[17-18];李洪

杰等^[19]对普通小麦与硬粒小麦-簇毛麦双二倍体的杂种幼胚愈伤组织进行辐射处理,易位诱导频率也仅达7.4%,并且所得到的外源易位多为整臂易位类型;Wang等^[20]以小滨麦代换系和小麦-中间偃麦草附加系为供体,分别利用杀配子染色体和低剂量(10 Gy)γ射线辐射花粉诱导小麦异源易位系,外源染色体发生结构变异的频率分别为5.08%和8.47%;Zhou等^[21-22]用γ射线照射继代1年的簇毛麦愈伤组织,以其为供体在PEG诱导下与济南177原生质体进行γ融合,最高诱变频率也只有25.0%。本文利用⁶⁰Coγ射线8 Gy和12 Gy 2个剂量照射硬簇麦未成熟花粉,授予母本中国春, M₁中易位染色体的诱导频率分别高达50.0%和76.7%,与前人创造外源易位染色体的效应相比有显著提高。

本研究采用花粉辐射诱导的易位染色体,多为非补偿性易位,外源染色体不能完全补偿小麦染色体,因而含易位染色体的配子生活力降低,直接影响受精能力,易位染色体的传递率必然低于理论值。M₁的基本组成是AABBVD, D、V染色体组的染色体和新形成的易位染色体大多以单价体形式存在,在形成配子时表现为除了有部分单价体移向某一极,包含在形成的雌配子中外,还出现单价体在后期I落后,滞留于赤道板上形成微核,最终未能包含在配子核中而丢失;或落后的单价体在着丝粒处断裂而形成端体、微核,或与另一断裂染色体融合产生新的易位染色体。因此,在M₁检测到的易位染色体,只有遗传补偿性相对较好的能够传递至BC₁,重现率相对较低(67.6%);而在BC₁遗传研究中,因保留的易位染色体具有可传递性,重现率大幅度提高(96.4%),经分子标记鉴定,这些易位染色体涉及到簇毛麦染色体1V~7V不同部位、不同大小片段。选择小麦背景中仅含单条易位染色体的材料,在其自交后代中即可检测到纯合易位系。

在本研究中,采用较高辐射剂量(12 Gy)促使簇毛麦与小麦染色体间易位频率增加,通过分子原位杂交(GISH)快速准确检测外源易位染色体,运用连续定向回交加速易位染色体的传递和纯合,大大提高了属间染色体易位的创造效率。高频率创制异源易位染色体是种质创新的基础,易位染色体的可传递性是种质创新的关键,纯合易位系选育是种质创新的目标,本研究将这三方面工作有机结合,构建一个利用辐射种属间双二倍体花粉高效诱导种属间染色体易位的技术体系。

参考文献

- [1] 齐莉莉,陈佩度,刘大钧,等. 小麦白粉病新抗源-基因 *Pm2* [J]. 作物学报, 1995, 21(3): 257-262
- [2] 陈孝,施爱农,尚立民. 簇毛麦对不同白粉病菌菌系的抗性反应及其在小麦遗传背景下的表达[J]. 植物病理学报, 1997, 27(1): 17-22
- [3] Blanco A, Simeone R, Tanzarella O A. Morphology and chromosome pairing of a hybrid between *Triticum durum* Desf. and *Haynaldia villosa* (L.) Schur [J]. Theor Appl Genet, 1983, 64: 333-337
- [4] Qualset C O, Zhang G Y, et al. Biodiversity and wheat improvement [M]. 李立会, 译. 北京: 中国农业出版社, 1996: 10
- [5] Minelli S, Ceccarelli M, Mariani M, et al. Cytogenetics of *Triticum* × *Dasypyrum* hybrids and derived lines [J]. Cytogenet Plant Breed, 2005, 109: 385-392
- [6] C De Pace, D Snidaro, M Ciaffi, et al. Introgression of *Dasypyrum villosum* chromatin into common wheat improves grain protein quality [J]. Euphytica, 2001, 117: 67-75
- [7] Sears E R. Addition of the genome of *Haynaldia villosa* to *Triticum aestivum* [J]. Am J Bot, 1953, 40: 168-173
- [8] 李洪杰, 朱至清. 簇毛麦的利用价值和染色体操作 [J]. 植物学通报, 1999, 16(5): 504-510
- [9] 孔凡品, 陈孝. 簇毛麦基因组及其在小麦改良中的应用研究进展 [J]. 麦类作物学报, 2001, 21(2): 85-87
- [10] 刘大钧, 陈佩度, 吴沛良, 等. 硬粒小麦——簇毛麦双二倍体 [J]. 作物学报, 1986(3): 155-162
- [11] 陈佩度, 周波, 齐莉莉, 等. 用分子原位杂交 (GISH) 鉴定小麦——簇毛麦双倍体、附加系、代换系和易位系 [J]. 遗传学报, 1995, 22(5): 380-386
- [12] Jiang J. Sequential chromosome banding and in situ hybridization analysis [J]. Genome, 1993, 36: 792-795
- [13] 陈孝, 徐惠君, 杜丽璞, 等. 利用组织培养技术向普通小麦导入簇毛麦抗白粉病基因的研究 [J]. 中国农业科学, 1996, 29(5): 1-8
- [14] Murray T D, De La Pena R C, Yildirim A, et al. A new source of resistance to *Pseudocercospora herpotrichoides*, cause of eyespot disease of wheat, located on chromosome 4V of *Dasypyrum villosum* [J]. Plant Breed, 1994, 113: 281-286
- [15] Yildirim A, Jones S S, Murray T D. Mapping a gene conferring resistance to *Pseudocercospora herpotrichoides* on chromosome 4V of *Dasypyrum villosum* in a wheat background [J]. Genome, 1998, 41: 1-6
- [16] Chen Q, Conner R L, Laroche A. Molecular characterization of *Haynaldia villosa* chromatin in wheat lines carrying resistance to wheat curl mite colonization [J]. Theor Appl Genet, 1996, 93: 679-684
- [17] 余懋群, 邓光兵, 张小萍, 等. *ph1b* 突变体对簇毛麦遗传物质向小麦直接遗传转移的影响 [J]. 四川大学学报: 自然科学版, 2000, 37(增): 96-102
- [18] Yu M Q, Deng G B, Zhang X P, et al. Effect of *ph1b* mutant on chromosome pairing in hybrids between *Dasypyrum villosum* and *Triticum aestivum* [J]. Plant Breed, 2001, 120: 285-289
- [19] 李洪杰, 郭北海, 张艳敏, 等. 利用组织培养和辐射诱变创造高频度小麦与簇毛麦染色体易位 [J]. 遗传学报, 2000, 27(6): 511-519
- [20] Wang X P, Chu J H, Zhong X Q. Efficient Production of Wheat Alien Translocation Lines and Characterization by Molecular Cytogenetics [J]. Acta Genet Sin, 2003, 30(7): 619-624
- [21] Zhou A F, Xia G M. Introgression of the *Haynaldia villosa* genome into γ-ray-induced asymmetric somatic hybrids of wheat [J]. Plant Cell Rep, 2005, 24: 289-296
- [22] 周爱芬, 夏光敏, 陈惠民, 等. 普通小麦与簇毛麦对称及不对称体细胞杂交的比较 [J]. 中国科学: C 辑, 2001, 31(4): 298-305

小麦-簇毛麦属间染色体易位系的高效诱导

作者: [曹亚萍](#), [别同德](#), [陈佩度](#), [范绍强](#), [周元成](#), [张姝敏](#), [CAO Ya-ping](#), [BIE Tong-de](#), [CHEN Pei-du](#), [FAN Shao-qiang](#), [ZHOU Yuan-cheng](#), [ZHANG Shu-min](#)

作者单位: [曹亚萍, CAO Ya-ping\(山西省农业科学院小麦研究所, 临汾, 041000; 南京农业大学/作物遗传与种质创新国家重点实验室, 南京, 210095\)](#), [别同德, BIE Tong-de\(江苏省里下河地区农业科学研究所, 扬州, 225007\)](#), [陈佩度, CHEN Pei-du\(南京农业大学/作物遗传与种质创新国家重点实验室, 南京, 210095\)](#), [范绍强, 周元成, 张姝敏, FAN Shao-qiang, ZHOU Yuan-cheng, ZHANG Shu-min\(山西省农业科学院小麦研究所, 临汾, 041000\)](#)

刊名: [植物遗传资源学报](#) **ISTIC** **PKU**

英文刊名: [JOURNAL OF PLANT GENETIC RESOURCES](#)

年, 卷(期): 2011, 12(3)

参考文献(22条)

1. 周爱芬;夏光敏;陈惠民 [普通小麦与簇毛麦对称及不对称体细胞杂交的比较](#) 2001(04)
2. Zhou A F;Xia G M [Introgression of the Haynaldia villosa genome into γ-ray-induced asymmetric somatic hybrids of wheat](#) 2005
3. Wang X P;Chu J H;Zhong X Q [Efficient Production of Wheat Alien Translocation Lines and Characterization by Molecular Cytogenetics](#) 2003(07)
4. 李洪杰;郭北海;张艳敏 [利用组织培养和辐射诱变创造高频度小麦与簇毛麦染色体易位](#) 2000(06)
5. Yu M Q;Deng G B;Zhang X P [Effect of phlb mutant on chromosome pairing in hybrids between Dasypyrum villosum and Triticum aestivum](#) 2001
6. 余懋群;邓光兵;张小萍 [ph1 b突变体对簇毛麦遗传物质向小麦直接遗传转移的影响](#) 2000(增)
7. Chen Q;Conner R L;Laroche A [Molecular characterization of Haynaldia villosa chromatin in wheat lines carrying resistance to wheat curl mite colonization](#) 1996
8. Yildirim A;Jones S S;Murray T D [Mapping a gene conferring resistance to Pseudocercospora herpotrichoides on chromosome 4 V of Dasypyrum villosum in a wheat background](#) 1998
9. Murray T D;De La Pena R C;Yildirim A [A new source of resistance to Pseudocercospora herpotrichoides, cause of eyespot disease of wheat, located on chromosome 4 V of Dasypyrum villosum](#) 1994
10. 陈孝;徐惠君;杜丽璞 [利用组织培养技术向普通小麦导入簇毛麦抗白粉病基因的研究](#) 1996(05)
11. Jiang J [Sequential chromosome banding and in situ hybridization analysis](#) 1993
12. 陈佩度;周波;齐莉莉 [用分子原位杂交\(GISH\)鉴定小麦-簇毛麦双倍体、附加系、代换系和易位系](#) 1995(05)
13. 刘大钧;陈佩度;吴沛良 [硬粒小麦-簇毛麦双二倍体](#) 1986(03)
14. 孔凡晶;陈孝 [簇毛麦基因组及其在小麦改良中的应用研究进展](#) 2001(02)
15. 李洪杰;朱至清 [簇毛麦的利用价值和染色体操作](#) 1999(05)
16. Sears E R [Addition of the genome of Haynaldia villosa to Triticum aestivum](#) 1953
17. C De Pace;D Snidaro;M Ciaffi [Introgression of Dasypyrum villosum chromatin into common wheat improves grain protein quality](#) 2001
18. Minelli S;Ceccarelli M;Mariani M [Cytogenetics of Triticum×Dasypyrum hybrids and derived lines](#) 2005
19. Qualset C O;Zhang G Y;et al;李立会 [Biodiversity and wheat improvement](#) 1996

20. [Blanco A;Simeone R;Tanzarella O A Morphology and chromosome pairing of a hybrid between Triticum durum Desf. and Haynaldia villosa \(L.\)Schur 1983](#)
21. [陈孝;施爱农;尚立民 簇毛麦对不同白粉病菌系的抗性反应及其在小麦遗传背景下的表达 1997\(01\)](#)
22. [齐莉莉;陈佩度;刘大钧 小麦白粉病新抗源-基因Pm2 1995\(03\)](#)

本文链接: http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical_zwyczyxb201103017.aspx