

普通小麦 – 冰草 6P 染色体中间插入易位系的鉴定

黄琛, 张锦鹏, 刘伟华, 杨欣明, 李秀全, 鲁玉清, 李立会, 高爱农

(中国农业科学院作物科学研究所/农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程, 北京 100081)

摘要:远缘杂交技术是将小麦野生近缘植物的染色体片段导入小麦的有效途径。通过这种方法可以拓宽小麦的遗传基础, 导入控制优异性状的基因, 从而达到改良小麦的目的。为了获得在小麦遗传育种中具有较高研究利用价值的纯合小麦 – 冰草小片段异源染色体易位系, 利用细胞学手段对普通小麦 – 冰草的远缘杂交后代进行鉴定。本研究以小麦 – 冰草二体代换系 4844-8、二体附加系 4844-12 与普通小麦杂交后辐射产生的易位系为材料, 利用基因组原位杂交 (GISH) 技术从中鉴定出 2 个具有冰草染色体小片段的纯合中间插入易位系, 其中易位系 104-3 高抗小麦白粉病、高千粒重; 易位系 19-2 具有较高的穗粒数和较高的千粒重。研究表明, 2 个纯合中间插入易位系是丰富小麦基因资源的优异遗传材料, 具有较高的研究利用价值。

关键词: 易位系; GISH; 穗粒数; 千粒重; 白粉病

Identification of Wheat-*Agropyron cristatum* 6P Chromosome Intercalary Translocation Lines

HUANG Chen, ZHANG Jin-peng, LIU Wei-hua, YANG Xin-ming,

LI Xiu-quan, LU Yu-qing, LI Li-hui, GAO Ai-nong

(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences/ National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Beijing 100081)

Abstract: Distant hybridization is a practical way to introduce the chromatins carrying agronomically desirable genes of the wheat related species into the common wheat in order to enhance the diversity of the wheat genetic pool. The aim of this study was to identify the homozygous small segmental translocation lines with excellent agronomic performances among the progenies of the hybridization between wheat and alien species by using genomic *in situ* hybridization (GISH). In this study, the translocation progenies of the hybridization between the wheat-*Agropyron cristatum* disomic substitution line 4844-8 and common wheat, and the disomic addition line 4844-12 and common wheat, were studied. Two intercalary translocation lines with a pair of small homozygous *A. cristatum* chromatin segments were identified with GISH respectively. The intercalary translocation line 104-3, with high thousand grain weight (TGW) was resistant to powdery mildew. The intercalary translocation line 19-2 was excellent for its high grain number per spike (GNPS) and high TGW. The excellent agronomic performances of these two lines indicated that they were elite genetic resources, and could be used to broaden the wheat genetic basis in the future.

Key words: translocation lines; GISH; grain number per spike; thousand grain weight; powdery mildew

小麦为全世界人口提供了 20% 的主食, 是发展中国家人口摄取卡路里的第 2 大来源, 更是首要的

蛋白质来源^[1]。发展中国家的小麦需求量到 2050 年会增长 60%^[2]。由于受到现代农业系统的影响,

收稿日期: 2012-12-31 修回日期: 2013-02-04 网络出版日期: 2013-06-07

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20130607.1739.011.html>

基金项目: 国家“863”重大专项“十二五”农村领域国家科技计划项目 (2011AA100102)

第一作者 E-mail: srhc_good@163.com

通信作者: 高爱农, 博士。E-mail: gaoainong@caas.net.cn

栽培小麦的遗传基础日趋狭窄,这极大地限制着小麦产量的提高和品质的改良^[3]。小麦野生近缘植物中存在着大量有价值的基因资源,是改良小麦的基因库^[3-4]。将小麦野生近缘植物中的优异基因导入小麦是改良小麦的一个有效途径^[5-6],如来源于黑麦的 1R 染色体在小麦改良中的应用^[7]。目前,小麦与簇毛麦(*Dasypyrum villosum*)、西尔斯山羊草(*Aegilops searsii*)、华山新麦草(*Psathyrostachys huashanica*)等野生近缘植物的属间易位系已经创制出来,并将外源染色体所携带的抗秆锈病、条锈病、白粉病的基因以及优异的品质基因转移到普通小麦中,拓宽了小麦的遗传基础,丰富了小麦的基因资源^[8-12]。

在中国,冰草属(*Agropyron* Gaertn.)主要分布于北方,生境为沙质地或沙质草原,海拔高度在 1000 m 以上^[13]。扁穗冰草[*Agropyron cristatum* (L.) Beauv.]是该属的模式种^[14]。冰草属对小麦的主要病害如白粉病、黄矮病具有免疫性^[14],冰草属中的沙芦草(*A. mongolicum*)、扁穗冰草(*A. cristatum*)、沙生冰草(*A. disertorum*)具有抗旱的特性^[15],冰草还具有多分蘖、多小穗、穗下茎较长等形态特征^[16]。目前已经获得了普通小麦(*Triticum aestivum*)与西伯利亚冰草(*A. fragile*)、扁穗冰草、根茎冰草(*A. michnoi*)等冰草属植物的属间杂种^[17-19]。J. Wu 等^[20]研究了扁穗冰草与普通小麦 Fukuhokomugi 杂交产生的小麦-冰草 6P 染色体异源附加系、代换系,发现冰草 6P 染色体上存在控制多小花、多穗粒数的基因。Y. Luan 等^[21]用小麦-冰草的二体附加系和代换系作为桥梁材料,利用杀配子染色体和辐照诱导的方法创制出小麦-冰草 6P 易位系,为分析 6P 染色体上所携带的优异基因提供了基础。

本研究以小麦-冰草二体代换系 4844-8、二体附加系 4844-12 与普通小麦杂交后辐照产生的易位系为材料,利用 GISH(genomic *in situ* hybridization)技术,鉴定纯合的中间插入型普通小麦-冰草小片段易位系,并确定其在遗传研究和育种应用中的价值。

1 材料与方法

1.1 材料

4844-12 是以冰草 Z559 作父本、以普通小麦品种 Fukuhokomugi 作母本杂交获得的小麦-冰草 6P 二体附加系^[20]。以 4844-12 作母本、以优质强筋地

方品种藁城 8901 作父本杂交,将 F_1 杂交种进行辐照^[22]后自交得到 M_2 ,再经过连续自交 5 代得到 M_7 。4844-8 是以冰草 Z559 作父本、以普通小麦品种 Fukuhokomugi 作母本杂交获得的小麦-冰草 6P (6D) 二体代换系。将 4844-8 的花粉辐照后给 Fukuhokomugi 授粉,得到 F_1 杂交种。将 F_1 杂交种进行辐照后自交得到 M_2 ,再经过连续自交 4 代得到 M_6 。

四倍体扁穗冰草 Z559 ($2n = 4X = 28$, PPPP) 采自新疆阿尔泰山地草原,小麦-冰草 6P 二体附加系 4844-12 ($2n = 44$)、小麦-冰草 6P (6D) 二体代换系 4844-8 ($2n = 42$)、小麦品种藁城 8901 和 Fukuhokomugi,白粉病感病对照小麦-冰草 6P 相互易位系 102、感白粉病小麦品种中作 9504 均由本实验室收集、创制并提供。

1.2 方法

1.2.1 全基因组 DNA 的提取 用于 GISH 的探针、封阻,按照 K. S. Gill 等^[23]的 CTAB 法进行提取。

1.2.2 基因组原位杂交 (GISH) 用于检测冰草异源 P 染色体的 GISH 程序参照 F. P. Han 等^[24]方法。探针标记及杂交信号检测参照 Y. Luan 等^[21]方法。40 μ L 杂交液包含:20 \times SSC 4 μ L,鲑鱼精 DNA 1 μ L (0.125 mg/mL),10% SDS 1 μ L,50% DS 8.0 μ L,甲酰胺 20 μ L,探针 DNA 2.5 μ L (500 ng/ μ L),ddH₂O 11.5 μ L。经 DAPI 或 PI 复染后,用 Olympus AX80 (Japan) 荧光显微镜观察,用 CCD 照相机 (Diagnostic Instruments, Inc., Sterling Heights, MI, USA) 照相。

1.2.3 田间农艺性状调查及抗白粉病田间鉴定

材料于 2010-2012 连续 2 年种植在中国农科院品种资源试验田。种植方式为单粒播种,每个株系种植 2 行,行长 2 m,行距 0.3 m,株间距 0.1 m。

以普通小麦 Fukuhokomugi 作为纯合中间插入易位系 19-2 的对照材料,以 Fukuhokomugi 和藁城 8901 作为易位系 104-3 的对照材料。

对上述材料以及小麦-冰草二体附加系 4844-12 和二体代换系 4844-8 进行株高、穗长、穗粒数、千粒重、分蘖数等的田间调查考种。每个株系随机选取 5 株进行调查。千粒重重复测 3 次,取平均值。

小麦成株期对白粉病的抗性鉴定采用人工接种鉴定法。具体操作按照李立会等^[25]的描述进行。取纯合中间插入易位系 104-3 的种子田间播种,行长 2 m,行距 0.3 m,同时播感病对照品种中作 9504,出苗后正常田间管理。返青后施氮肥,以增加

感病性。接种前进行田间灌水。在4月上旬的下午接种白粉病生理小种E09的孢子悬浮液。待5月下旬成株期发病充分时目测叶片的发病情况。

1.2.4 数据处理 采用SAS 9.2处理供试材料的株高、穗长、分蘖数、穗粒数和千粒重等数据的总体平均数、标准差及农艺性状的*t*检验。

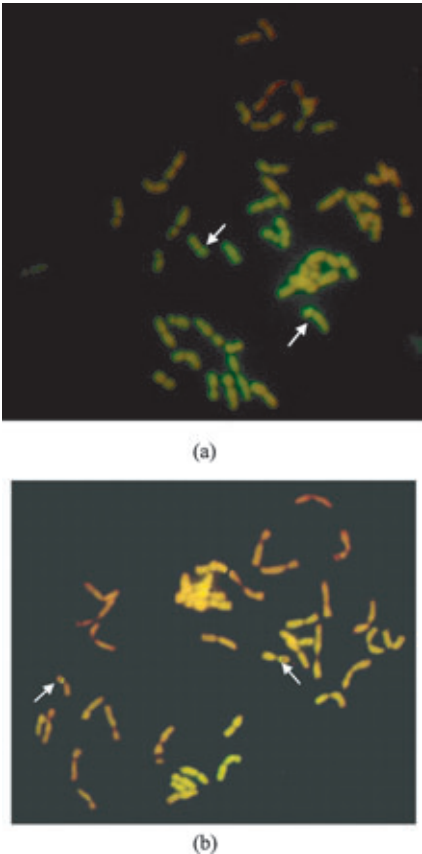
2 结果与分析

2.1 易位系的 GISH 鉴定

2011年,将试验田中种植的杂交组合为4844-12与藁城8901的M₆56个株系、杂交组合为4844-8与Fukuhokomugi的M₅59个株系编号,并且从每个株系中随机选取5株的根尖进行细胞学和原位杂交鉴定。GISH鉴定结果表明,编号为104和19的株系的5个植株的染色体数目全部为42条,并且易位类型全部为纯合中间插入小片段易位。2012年,选取编号为104-3、19-2的单株的M₇、M₆种子种植于田间,并且从这2个株系中随机选取5株取根尖进行细胞学和原位杂交鉴定。GISH鉴定结果表明,这5个植株的染色体数目全部为42条,并且易位类型全部为纯合中间插入小片段易位。通过GISH图像(图1a,b)可知,104-3和19-2分别只有1对染色体在短臂的中间具有插入的冰草小片段染色质的绿色杂交信号,而其余染色体均无信号。进行GISH鉴定时,以冰草全基因组DNA为探针,有杂交信号的冰草染色体为绿色,而没有杂交信号的小麦染色体为红色。

2.2 农艺性状分析

将纯合中间插入易位系104-3与其母本小麦-冰草6P二体附加系4844-12、普通小麦父本藁城8901以及Fukuhokomugi的连续2年考种数据进行成组*t*-检验,结果显示(表1):纯合中间插入易位系104-3的千粒重不仅显著高于Fukuhokomugi,而且也显著高于藁城8901。2011年,104-3的千粒重平均值为37.8g,显著高于Fukuhokomugi的27.7g和藁城8901的34.5g;2012年,104-3的千粒重平均值为43.1g,显著高于Fukuhokomugi的28.1g和藁城8901的37.6g。但是,104-3的千粒重与4844-12相比差异有统计学意义。104-3的其他农艺性状考种数据的*t*-检验的结果与其普通小麦亲本藁城8901和Fukuhokomugi相比差异均无统计学意义。这说明104-3并未因冰草外源染色质的导入而带来明显的遗传累赘。另外,2011年种植时未加盖地膜,2012年种植时加盖了地膜,因此,4844-12、104-3、Fukuhokomugi、藁城8901的各个性状的考种



(a):小麦-冰草6P纯合中间插入易位系104-3;(b):小麦-冰草6P纯合中间插入易位系19-2。冰草染色体为绿色,小麦染色体为红色。

箭头所指为冰草小片段染色质

(a):Wheat-*Agropyron cristatum* 6P homozygous intercalary translocation line 104-3, (b):Wheat-*Agropyron cristatum* 6P homozygous intercalary translocation line 19-2, the *Agropyron cristatum* chromatin is indicated with green, the wheat chromatin is indicated with red. The arrow indicates the small segmental *Agropyron cristatum* chromatin

图1 小麦-冰草6P易位系GISH图

Fig.1 GISH results of wheat-*Agropyron cristatum* 6P translocation lines

数据在这2个年份间有变化,如2012年的株高明显比2011年高,但其变化趋势在各个试验材料中基本一致,说明变化属于正常。

将纯合中间插入易位系19-2与其普通小麦亲本连续2年的考种数据进行成组*t*-检验,结果显示(表2):纯合插入易位材料19-2的穗粒数和千粒重均显著高于普通小麦亲本Fukuhokomugi。尤其是千粒重,甚至显著高于其小麦-冰草6P(6D)代换系亲本4844-8。同时,19-2其他性状的考种数据与其普通小麦亲本Fukuhokomugi相比差异并无统计学意义。这个结果说明了纯合中间插入易位系19-2中冰草染色质的生物学效应表现在对于穗粒数和千粒重的提高,且无明显的遗传累赘。

表 1 小麦 – 冰草 6P 纯合中间插入易位系 104-3 与普通小麦亲本的农艺性状差异 (*t*-检验)

Table 1 The differences for the agronomic traits between wheat-*Agropyron cristatum* 6P homozygous intercalary translocation line 104-3 and common wheat parents (*t*-test)

项目 Items	4844-12		藁城 8901		Fukuhokomugi		104-3	
	2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012
穗粒数 GNS	117.40 ± 12.50	92.30 ± 16.80	56.30 ± 8.50	44.30 ± 6.10	55.20 ± 9.20	46.50 ± 6.30	44.50 ± 6.40	40.80 ± 7.40
千粒重 TGW	37.90 ± 2.20	39.60 ± 2.50	34.50 ± 1.40	37.60 ± 2.30	27.70 ± 3.10	28.10 ± 4.20	37.80 ± 1.60 *	43.10 ± 1.70 *
小穗数 SNS	23.60 ± 1.80	24.30 ± 1.90	20.00 ± 1.00	21.40 ± 1.10	17.80 ± 1.10	18.10 ± 1.50	16.80 ± 1.00	20.30 ± 1.40
小花数 FNS	7.40 ± 0.55	6.40 ± 0.50	4.70 ± 0.48	4.30 ± 0.50	4.40 ± 0.55	4.10 ± 0.30	3.50 ± 0.60	3.10 ± 0.60
不育小穗数 ISNS	1.20 ± 1.10	1.40 ± 0.40	1.70 ± 0.95	2.50 ± 0.80	0.40 ± 0.35	0.70 ± 0.30	0.80 ± 0.30	1.60 ± 1.00
不育小花数 IFNS	1.80 ± 0.84	1.40 ± 0.50	1.40 ± 0.51	1.30 ± 0.10	1.00 ± 0.00	0.90 ± 0.50	0.25 ± 0.10	0.30 ± 0.20
株高 PH	83.00 ± 4.70	97.90 ± 4.90	62.60 ± 3.60	75.60 ± 4.10	61.20 ± 2.70	79.70 ± 3.20	67.50 ± 8.60	84.30 ± 8.70
分蘖数 TN	6.40 ± 0.55	6.80 ± 1.90	10.10 ± 5.30	10.60 ± 3.30	10.20 ± 2.20	10.50 ± 3.10	13.00 ± 4.10	12.80 ± 5.40
穗长 SL	14.20 ± 1.20	12.40 ± 1.80	8.20 ± 0.56	7.90 ± 0.50	8.50 ± 0.69	9.50 ± 0.80	8.40 ± 0.90	9.20 ± 0.90

* 显著水平为 0.05 * Group *t*-test significance level,GNS:Grain Number/Spike,TGW:Thousand Grain Weight,SNS:Spikelet Number/Spike,FNS:Floret Number/Spike,ISNS:Infertile Spikelet Number/Spike,IFNS:Infertile Floret Number/Spike,PH:Plant Height,TN:Tiller Number,SL:Spike Length. The same as below

表 2 小麦 – 冰草 6P 纯合中间插入易位系 19-2 与普通小麦亲本的农艺性状差异 (*t*-检验)

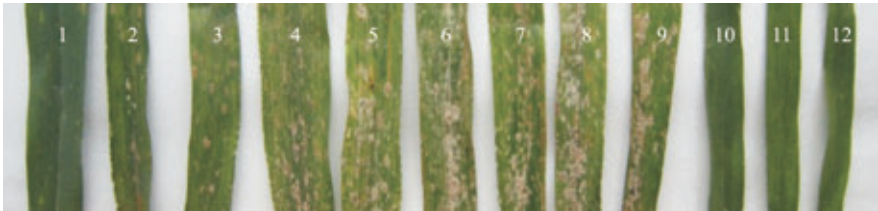
Table 2 The differences for the agronomic traits between wheat-*Agropyron cristatum* 6P homozygous intercalary translocation line 19-2 and common wheat parents (*t*-test)

项目 Items	4844-8		Fukuhokomugi		19-2	
	2011	2012	2011	2012	2011	2012
穗粒数 GNS	78.80 ± 13.05	70.90 ± 10.85	55.20 ± 9.20	46.50 ± 6.30	73.20 ± 12.10 *	62.30 ± 7.90 *
千粒重 TGW	35.08 ± 2.19	36.82 ± 2.01	27.70 ± 3.10	28.10 ± 4.20	41.55 ± 5.84 *	45.36 ± 2.80 *
小穗数 SNS	20.80 ± 1.64	24.90 ± 1.60	17.80 ± 1.10	18.10 ± 1.50	19.00 ± 1.40	22.80 ± 0.50
小花数 FNS	5.70 ± 0.89	5.31 ± 0.76	4.40 ± 0.55	4.10 ± 0.30	5.60 ± 0.90	4.75 ± 0.50
不育小穗数 ISNS	1.70 ± 0.62	3.30 ± 0.80	0.40 ± 0.35	0.70 ± 0.30	1.00 ± 0.80	2.50 ± 1.40
不育小花数 IFNS	1.60 ± 0.55	1.60 ± 0.50	1.00 ± 0.00	0.90 ± 0.50	0.80 ± 0.40	1.00 ± 0.80
株高 PH	94.80 ± 4.32	114.86 ± 3.21	61.20 ± 2.70	79.70 ± 3.20	69.60 ± 7.30	83.80 ± 3.90
分蘖数 TN	6.40 ± 2.61	9.30 ± 2.20	10.20 ± 2.20	10.50 ± 3.10	5.40 ± 2.10	8.80 ± 2.30
穗长 SL	10.60 ± 1.14	11.20 ± 0.80	8.50 ± 0.69	9.50 ± 0.80	8.90 ± 1.10	10.30 ± 0.60

2.3 抗白粉病田间鉴定结果

分别于 2011 年、2012 年 5 月底进行田间抗白粉病成株期的调查。根据李立会等^[25]描述的 5 级标准将试验材料的白粉病发病情况进行分级,结果

显示在图 2 中。从图中可以清楚地看到,纯合中间插入易位系 104-3 及其亲本 4844-12 的情况相似,叶片上基本无可见侵染,也无孢子堆。白粉病发病期的田间调查结果显示,104-3 的全部植株表现整齐



1:4844-12;2:Fukuhokomugi;3:藁城 8901;4~7:小麦 – 冰草 6P 相互易位系 102;8~9:中作 9504;10~12:纯合中间插入易位系 104-3
1:4844-12,2:Fukuhokomugi,3:Gaocheng 8901,4-7:Wheat-*Agropyron cristatum* 6P reciprocal translocation line 102,8-9:Zhongzuo9504,10-12:Homozygous intercalary translocation line 104-3

图 2 小麦白粉病抗性田间调查结果

Fig. 2 Results of the field investigation of wheat powdery mildew resistance

一致,均表现为全株无病,这也与其亲本 4844-12 的田间表现一致。因此,104-3 为高抗白粉病。而普通小麦亲本 Fukuhokomugi 和藁城 8901 则表现为高感白粉病,在发病后期甚至表现为穗部感染白粉病,发病严重,因此表现为对白粉病高感。作为感病对照的接种行品种中作 9504 和小麦-冰草相互易位系 102 也表现为高感白粉病。

3 讨论

属间杂交是通过小麦-异源染色体易位系的创制将野生近缘植物的基因导入小麦,从而拓宽小麦的遗传多样性的一个有效的策略^[3,26-27]。异源染色体易位系是否具有育种价值主要取决于导入的异源染色体片段是否携带不利基因,以及是否能够补偿缺失的小麦染色质。小片段异源易位系在遗传上更稳定并且含有不利基因的可能性较小^[28]。J. Jiang 等^[3]总结了 57 个自发或诱导的小麦-异源易位系,发现仅有 2 个中间插入型易位系,可见中间插入易位系的比例是极低的。在本研究中,将 2 个纯合中间插入易位系分别在 2011-2012 年连续 2 个生长季节种植在大田,并对其农艺性状进行了考察,发现其株型紧凑、株高较矮、生长整齐一致;104-3 抗白粉病且千粒重较高,19-2 高穗粒数、高千粒重,而其他性状与亲本普通小麦亲本相比无显著差异,说明这 2 个纯合中间插入易位系并未因冰草染色质的导入而带来遗传累赘,且冰草染色质的补偿效应较好。这更进一步证实了小麦-异源染色质小片段易位系的优异特性。

GISH 能够辨识在同一个细胞核中的所有异源染色体片段。这种方法可以在细胞周期的任何一个阶段对异源染色质进行检测,是分析物种间杂交产生的易位系以及渗入系中的异源染色体的具有快速、灵敏、准确及直观等优点的有效手段^[29-33]。W. Liu 等^[11]利用 GISH 技术在小麦-西尔斯山羊草 (*Ae. searsii*) 的杂交后代中鉴定出了携带秆锈病抗性基因的 3S^{*} 染色体短臂的罗伯逊易位系。Z. Niu 等^[27]用 GISH 鉴定结合分子标记筛选的方法在小麦-拟斯卑尔脱山羊草 (*Ae. speltoides*) 的杂交后代中检测出了 2B/2S 小片段易位系。该研究不仅创立了一个能加快易位系检测速度的策略,而且将拟斯卑尔脱山羊草对多个秆锈病小种(包括 Ug99)均有抗性的 Sr39 基因转移到了小麦中。L. L. Qi 等^[34]利用 GISH 技术鉴定了小麦-大赖草 (*Leymus racemosus*) 杂交后辐照产生的易位系,并根据 GISH 鉴定

结果,发现在 7Lr#1 染色体短臂的端部存在携带赤霉病抗性基因,将这个基因定名为 *Fhb3*。本研究利用 GISH 技术鉴定出了 2 个小片段纯合中间插入型小麦-冰草 6P 染色体易位系,而且其田间农艺性状表现优异,具有较高的研究以及应用价值。本实验室已经开始构建这 2 个纯合中间插入易位系与其普通小麦亲本 Fukuhokomugi 的回交群体,为今后挖掘、定位控制穗粒数、千粒重、白粉病抗性 etc 基因打下基础。由于原位杂交程序与分子标记筛选相比较为繁琐,因此,本研究今后将注重这两种手段相结合,提高易位系的筛选效率。

小麦的产量由穗数、穗粒数和千粒重 3 个因素决定。子粒产量是一个复杂的性状,并且通常是由数量性状位点 (QTL) 控制的,受环境因素影响较大^[35]。千粒重作为小麦产量 3 个主要组成因素之一,在过去一段时期一直稳定增长^[36]。子粒的大小也是作物驯化特征的一个重要组成部分^[37-40]。在本研究中,纯合中间插入易位系 19-2 具有穗粒数、千粒重较高的突出产量性状表现,而易位系 104-3 具有突出的高抗白粉病的特性,因此,这些材料可以在改良小麦千粒重、穗粒数及抗白粉病育种和遗传研究中发挥作用。

参考文献

- [1] Braun H J, Atlin G, Payne T. Multi-location testing as a tool to identify plant response to global climate change [M]//Reynolds M P. Climate change and crop production. London: CABI, 2010: 115-138
- [2] Rosegrant M W, Agcaoili M. Global food demand, supply, and price prospects to 2010 [M]//Islam N. Population and food in the early twenty-first century: meeting future food demand of an increasing population. Washington: International Food Policy Research Institute, 2010: 61-80
- [3] Jiang J, Friebe B, Gill B S. Recent advances in alien gene transfer in wheat [J]. Euphytica, 1994, 73: 199-212
- [4] Friebe B, Jiang J, Raupp W J, et al. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status [J]. Euphytica, 1996, 91: 59-87
- [5] Pingali P L, Rajaram S. Global wheat research in a changing world: options for sustaining growth in wheat productivity [M]//Pingali P L. CIMMYT 1998-99 world wheat facts and trends-global wheat research in a changing world: challenges and achievements. Mexico: Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz Trigo, 1999: 1-5
- [6] Sharma H C, Gill B S. Current status of wide hybridization in wheat [J]. Euphytica, 1983, 32: 17-31
- [7] Tester M, Langridge P. Breeding technologies to increase crop production in a changing world [J]. Science, 2010, 327 (5967): 818-822
- [8] Chen P D, Qi L L, Zhou B, et al. Development and molecular cytogenetic analysis of wheat-Haynaldia villosa 6VS/6AL translocation lines specifying resistance to powdery mildew [J]. TAG, 1995, 91: 1125-1128
- [9] Zhao W, Qi L, Gao X, et al. Development and characterization of

- two new *Triticum aestivum*-*Dasypyrum villosum* Robertsonian translocation lines T1DS_1V#3L and T1DL_1V#3S and their effect on grain quality[J]. *Euphytica*, 2010, 175:343-350
- [10] Qi L L, Pumphrey M O, Friebe B, et al. A novel robertsonian translocation event leads to transfer of a stem rust resistance gene (*Sr52*) effective against race *Ug99* from *Dasypyrum villosum* into bread wheat[J]. *TAG*, 2011, 123:159-167
- [11] Liu W, Jin Y, Rouse M, et al. Development and characterization of wheat-*Ae. Searsii* Robertsonian translocations and a recombinant chromosome conferring resistance to stem rust[J]. *TAG*, 2011, 122:1537-1545
- [12] Kang H, Wang Y, Fedak G, et al. Introgression of chromosome 3Ns from *Psathyrostachys huashanica* into wheat specifying resistance to stripe rust[J]. *PLoS ONE*, 2011, 6(7):e21802
- [13] 李立会, 董玉琛. 冰草属研究进展[J]. *遗传*, 1993, 15(1):45-48
- [14] 董玉琛, 郑殿升. 中国小麦遗传资源[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000:175
- [15] Dong Y S, Zhou R H, Xu S J, et al. Desirable characteristics in perennial *Triticeae* collected in China for wheat improvement[J]. *Hereditas*, 1992, 116:175-178
- [16] 李立会, 杨欣明, 周荣华, 等. 小麦-冰草异源附加系的创建 II. 异源染色体的检测与培育途径分析[J]. *遗传学报*, 1998, 25(6):538-544
- [17] Ahmad F, Comeau A. A new intergeneric hybrid between *Triticum aestivum* L. and *Agropyron fragile* (Roth) candargy; variation in *A. fragile* for suppression of the wheat *Ph*-Locus activity[J]. *Plant Breeding*, 1991, 106(4):275-283
- [18] Li L H, Dong Y S. Hybridization between *Triticum aestivum* L. and *Agropyron michnoi* Roshev. I. production and cytogenetic study of F_1 hybrids[J]. *Theor Appl Genet*, 1991, 81:312-316
- [19] Jauhar P J. Chromosome pairing in hybrids between hexaploid bread wheat and tetraploid crested wheatgrass (*Agropyron cristatum*) [J]. *Hereditas*, 1992, 116:107-109
- [20] Wu J, Yang X M, Wang H, et al. The introgression of chromosome 6P specifying for increased numbers of florets and kernels from *Agropyron cristatum* into wheat[J]. *TAG*, 2006, 114:13-20
- [21] Luan Y, Wang X, Liu W, et al. Production and identification of wheat-*Agropyron cristatum* 6P translocation lines [J]. *Planta*, 2010, 232:501-510
- [22] 王晓光, 杨国辉, 郭勇, 等. 利用电离辐照创造小麦-冰草异源多粒新种质的初步研究[J]. *植物遗传资源学报*, 2008, 9(3):288-292
- [23] Gill K S, Lubbers E L, Gill B S, et al. A genetic linkage map of *Triticum tauschii* (DD) and its relationship to the D genome of bread wheat (AABBDD) [J]. *Genome*, 1991, 34:362-374
- [24] Han F P, Liu B, Fedak G, et al. Genomic constitution and variation in five partial amphiploids of wheat-*Thinopyrum intermedium* as revealed by GISH, multicolor GISH and seed storage protein analysis [J]. *TAG*, 2004, 109:1070-1076
- [25] 李立会, 李秀全. 小麦种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006:68-70
- [26] Jauhar P P, Peterson T S, Xu S S. Cytogenetic and molecular characterization of a durum alien disomic addition line with enhanced tolerance to *Fusarium* head blight[J]. *Genome*, 2009, 52(5):467-483
- [27] Niu Z, Klindworth D L, Friesen T L, et al. Targeted introgression of a wheat stem rust resistance gene by DNA marker-assisted chromosome engineering[J]. *Genetics*, 2011, 187:1011-1021
- [28] Faris J D, Xu S S, Cai X, et al. Molecular and cytogenetic characterization of a durum wheat-*Aegilops speltoides* chromosome translocation conferring resistance to stem rust[J]. *Chromosome Res*, 2008, 16:1097-1105
- [29] Schwarzacher T, Ananthawat-Jonsson K, Harrison G E, et al. Genomic *in situ* hybridization to identify alien chromosomes and chromosome segments in wheat[J]. *TAG*, 1992, 84:778-786
- [30] Murata M, Nakata N, Yasumuro Y. Origin and molecular structure of a midgene chromosome in a common wheat carrying rye cytoplasm[J]. *Chromosoma*, 1992, 102:27-31
- [31] Mukai Y, Nakahara Y, Yamamoto M. Simultaneous discrimination of the three genomes in hexaploid wheat by multicolor fluorescence *in situ* hybridization using total genomic and highly repeated DNA probes[J]. *Genome*, 1993, 36:489-494
- [32] Taketa S, Nakazaki T, Schwarzacher T, et al. Detection of a 4DL chromosome segment translocated to rye chromosome 5R in an advanced hexaploid triticale line Bronco 90 [J]. *Euphytica*, 1997, 97:91-96
- [33] Forsström P O, Merker A, Schwarzacher T. Characterisation of mildew resistant wheat-rye substitution lines and identification of an inverted chromosome by fluorescent *in situ* hybridization[J]. *Heredity*, 2002, 88:349-355
- [34] Qi L L, Pumphrey M O, Friebe B, et al. Molecular cytogenetic characterization of alien introgressions with gene *Fhb3* for resistance to *Fusarium* head blight disease of wheat [J]. *TAG*, 2008, 117:1155-1166
- [35] Zhang D, Hao C, Wang L, et al. Identifying loci influencing grain number by microsatellite screening in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Planta*, 2012, 236:1507-1517
- [36] Wang L, Ge H, Hao C, et al. Identifying loci influencing 1,000-kernel weight in wheat by microsatellite screening for evidence of selection during breeding[J]. *PLoS ONE*, 2012, 7(2):e29432
- [37] Gupta P K, Rustgi S, Kumar N. Genetic and molecular basis of grain size and grain number and its relevance to grain productivity in higher plants[J]. *Genome*, 2006, 49:565-571
- [38] Peng J H, Ronin Y, Fahima T, et al. Domestication quantitative trait loci in *Triticum dicoccoides*, the progenitor of wheat[J]. *Proc Natl Acad Sci, USA*, 2003, 100:2489-2494
- [39] Pozzi C, Rossini L, Vecchietti A, et al. Gene and genome changes during domestication of cereals[M]//Gupta P K, Varshney R K. Cereal genomics. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2004:585-634
- [40] Röder M S, Huang X Q, Böder A, et al. Fine mapping of the region on wheat chromosome 7D controlling grain weight[J]. *Funct Integr Genomic*, 2008, 8:79-86