

小麦-黑麦小片段易位系的分子细胞遗传学分析

王虹, 白杨, 李集临, 张延明

(哈尔滨师范大学生命科学与技术学院/黑龙江省分子细胞遗传与遗传育种重点实验室, 哈尔滨 150025)

摘要:为选育具有经济价值的带有黑麦 R 染色体组小片段的小麦-黑麦育种基础材料, 对小麦-黑麦 5R/5A × 6R/6A 代换系杂交后代的 8 份高代材料 6-30、6-31、7-1、7-9、7-13、7-21、7-22 和 7-28 进行形态学、细胞学观察, 及 SSR 分析和 GISH 检测。结果表明, 8 个品系田间生长整齐、育性正常, 具有大穗、多小穗, 抗白粉病、叶锈病等优良性状; 对其中 2 个品系 7-1 和 7-9 进行花粉母细胞减数分裂观察, 发现大多数细胞染色体构型为 $2n = 21 II$, 具有良好的遗传稳定性; 选择黑麦 R 染色体通用引物及 5R、6R 染色体上的微卫星引物共 8 对, 对 8 个品系进行 SSR 分析, 结果表明 8 个品系都有黑麦 5R 或 6R 染色体片段的导入, 进一步进行 GISH 检测, 发现 5 个品系 6-31、7-1、7-13、7-21、7-22 都存在黑麦杂交信号, 为小麦-黑麦小片段易位系。本研究综合多种手段鉴定的 8 份材料皆为小麦-黑麦小片段易位系, 在育种上具有利用价值。

关键词:小麦; 黑麦; 易位系; SSR; GISH

Molecular Cytogenetic Analysis of Wheat-Rye Small Fragment Translocation Lines

WANG Hong, BAI Yang, LI Ji-lin, ZHANG Yan-ming

(College of Science and Technology, Harbin Normal University/Key Laboratory of Molecular Cytogenetics and Genetic Breeding of Heilongjiang Province, Harbin 150025)

Abstract: The purpose of this paper is breeding economic base materials with small fragments on R group for wheat breeding. In the study, we analyzed 8 high-generation materials of wheat-rye 5R/5A × 6R/6A substitution lines including hybridization 6-30, 6-31, 7-1, 7-9, 7-13, 7-21, 7-22, and 7-28 by the morphological and cytological characteristics observation, SSR analysis, and GISH detection. The results showed that 8 lines were regular in field growth with normal fertility, big spike, more spikelets, high yield, and resistance to powdery mildew and leaf rust disease as well as other good characters. Meiosis observation of two lines 7-1 and 7-9 showed that most cell chromosome configurations were $2n = 21 II$ and had a good genetic stability. Eight primer pairs located on the rye R chromosome universal primer and 5R, 6R chromosome were used for SSR analysis. The results showed that 8 lines contained genetic element of rye 5R or 6R chromosome. Further testing by GISH showed that five strains including 6-31, 7-1, 7-13, 7-21, and 7-22 had rye hybridization signals and proved to be wheat-rye small fragment translocation lines. Eight materials identified with comprehensive variety of testing means in this study were confirmed to be wheat-rye small fragment translocation lines that had potential utility value in wheat breeding.

Key words: wheat; rye; translocation lines; SSR; GISH

在小麦 (*Triticum aestivum* L.) 育种上, 黑麦 (*Secale cereal* L.) 作为小麦的近缘种属含有丰富的

改良小麦种质有益的基因资源, 育种学家已成功将黑麦的这些优良基因导入小麦中, 用于小麦品种的

收稿日期: 2013-05-27 修回日期: 2013-07-11 网络出版日期: 2014-01-24

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/10.13430/j.cnki.jpgr.2014.02.023.html>

基金项目: 国家高技术研究发展计划 (“863 计划”) 项目 (2011AA10010205); 黑龙江省教育厅科学技术研究项目 (12531198); 黑龙江高校科技创新团队研究计划 (KJTD-2011-2)

第一作者主要研究方向为细胞遗传学。E-mail: 296147754@qq.com

通信作者: 张延明, 主要研究方向为分子细胞遗传学。E-mail: blueright@163.com

改良^[1-6]。

小麦-黑麦代换系对小麦的遗传改良有重要作用,G. Katteman^[7]在小麦与黑麦杂种的回交后代中发现 5R/5A 异代换系,利用代换系间杂交是创制易位系的一个有效方法。研究发现,在全世界有 330 多个小麦-黑麦易位系或代换系被推广应用^[8]。小麦-黑麦易位系,尤其是小片段易位系,将黑麦有益的染色体片段转移到小麦染色体上,带入不利基因的几率相对较小。因此,小麦-黑麦小片段易位系的创制及鉴定是近年来小麦育种学家尤为关注的研究热点^[9-12]。

本文综合多种研究手段,如形态学标记、细胞学观察,以及 SSR 分析和 GISH 检测等,对 8 份小麦-黑麦 5R/5A × 6R/6A 代换系杂交后代的高代材料进行鉴定和分析,确定这些材料为小麦-黑麦小片段易位系,可作为小麦育种的基础材料。

1 材料与方法

1.1 材料

母本小麦-黑麦 5R/5A 代换系,父本小麦-黑麦 6R/6A 代换系,由哈尔滨师范大学遗传实验室培育并鉴定^[13]。8 个品系 6-30、6-31、7-1、7-9、7-13、7-21、7-22 和 7-28 为小麦-黑麦 5R/5A × 6R/6A 代换系杂交后代的高代材料,由哈尔滨师范大学遗传实验室培育。普通小麦品种中国春 (*Triticum aestivum* cv. ‘Chinese Spring’)、克旱 9 (*Triticum aestivum* cv.),黑麦品种胜利黑麦 (*Sealer cereal* L.) 由哈尔滨师范大学遗传实验室从黑龙江省农业科学院引进并保存。

1.2 方法

1.2.1 田间性状调查 田间随机取各品系 40 株,对株高、穗长、分蘖数、小穗数、芒有无、主穗粒数、结实率、百粒重、抗白粉病和抗叶锈病等性状进行测量,其中结实率每小穗以 3 个粒为基数统计,并对所得数据进行独立 *t* 检验,所用分析软件是 SPSS 18.0。将 8 个品系及其亲本 5R/5A、6R/6A 代换系的形态学性状分别与黑麦和普通小麦的性状进行了统计学分析。

1.2.2 细胞学鉴定 花粉母细胞减数分裂染色体配对情况的观察:7:00-9:00 之间取田间适宜的花药,用卡诺固定液固定 5 h,60 °C 盐酸解离 5 ~ 8 min、谢夫试剂染色、压片、镜检,照相。

1.2.3 SSR 分析 SSR 引物选择位于黑麦 R 组染色体通用引物以及 5R、6R 染色体上的微卫星引物

共 8 对:PSC119. 1、SCM138、SCM120、SCM268、SCM304、SCM2、Xgwm391、Xgwm247,其中引物 PSC119.1 序列为 5'-TTGGCCCTCATGCCTTTAGA-3'、5'-CTTGGCCCTCTCCGCTTGAC-3',其他引物的碱基序列、染色体位置、退火温度等信息参见文献[14-15],引物由大连宝生物公司合成。选择采用 25 μL 反应体系:10 × PCR Buffer 2. 5 μL, dNTPs (2. 5 μmol/mL) 2. 5 μL,引物 R (2. 5 μmol/mL) 1 μL,引物 F (2. 5 μmol/mL) 1 μL, *Taq* 酶 (5 U/μL) 0. 3 μL,模板 DNA 2 μL, ddH₂O 15. 7 μL。PCR 程序:95 °C 预变性 3 min;95 °C 变性 30 s,依 SSR 引物而定 (55 ~ 60 °C),退火 30 s;72 °C 延伸 1 min;循环 30 次,72 °C 延伸 10 min。扩增产物经琼脂糖凝胶电泳、聚丙烯酰胺凝胶电泳、观察及照相。反应体系酶由大连宝生物公司提供。

1.2.4 GISH 检测 植物 DNA 提取采用 CTAB 法^[16]。利用中国春总基因组 DNA 封阻,将黑麦基因组总 DNA 用超声波破碎仪处理 55 s,破碎后作为探针,采用缺口平移法,用地高辛标记探针,25 μL 杂交液包括:甲酰胺 10 μL,20 × SSC 2 μL, ssDNA 0. 5 μL, 10% SDS 0. 5 μL, 探针 DNA 2 μL,封阻 DNA 4 μL, ddH₂O 6 μL。杂交信号用抗地高辛检测。经 PI 复染后,加入 10 μL 抗退变剂,用 LEICA DM6000B DFC480 显微镜观察,采集图像。

2 结果与分析

2.1 8 个品系的田间性状表现

观察 8 个品系具有明显的黑麦性状,如大穗、多小穗、具毛颈、叶表面具白背、穗有芒,抗白粉病、叶锈病,具有重要的经济性状。将 8 个品系及其亲本 5R/5A、6R/6A 代换系的形态学性状分别与黑麦和普通小麦的性状进行了统计学分析,结果显示 8 个品系的性状与黑麦和普通小麦性状的差异具有统计学意义。8 个品系穗长都超过 11 cm,主穗粒数达到 49 粒以上,其中 6-30 品系的穗长达到 19. 2 cm,主穗粒数达到 111. 1 粒,并且对白粉病和叶锈病表现为高抗。根据小麦种质资源描述规范和数据标准^[17],白粉病、叶锈病是黑龙江省小麦常见的病害,分高抗、抗病、中抗、感病、高感 5 级调查。主要性状表现见表 1。

2.2 细胞学特点

利用谢夫试剂染色对 7-1 和 7-9 的花粉母细胞减数分裂中期 I (PMC MI) 染色体构型进行了观察,

表 1 8 个品系及对照的田间性状表现

Table 1 Traits of 8 lines and controls in the field

品系 Line	株高(cm) Height	穗长(cm) Ear	分蘖数 Tillering	小穗数 No. of spikelets	芒 Awn	主穗粒数 Grains per spike	百粒重(g) 100-grain weight	结实率(%) Seed setting	白粉病、 叶锈病 Disease
黑麦胜利 (CK1)	130.1 ± 0.51	14.4 ± 0.22	4.9 ± 1.29	31.0 ± 1.15	无	42.1 ± 0.88	2.7 ± 0.22	45.1 ± 0.44	高抗
克旱9 (CK2)	94.5 ± 0.29	10.3 ± 0.27	3.0 ± 0.67	18.7 ± 1.34	有	47.8 ± 1.87	3.0 ± 0.12	87.7 ± 0.87	高感
5R/5A	92.5 ± 0.71AB	14.5 ± 0.28b	4.5 ± 1.08B	21.0 ± 1.05AB	长芒	40.1 ± 1.19AB	2.9 ± 1.12a	63.7 ± 0.37AB	抗病
6R/6A	91.0 ± 0.48AB	12.5 ± 0.26AB	4.9 ± 0.10B	23.0 ± 1.15AB	无	49.9 ± 1.45Ab	3.1 ± 0.18A	71.9 ± 0.18AB	高抗
6-30	115.2 ± 0.54AB	19.2 ± 0.91AB	3.1 ± 0.74A	22.0 ± 1.15AB	无	111.1 ± 1.10AB	4.2 ± 0.20AB	168.0 ± 1.07AB	高抗
6-31	106.1 ± 0.72AB	16.0 ± 0.68AB	3.4 ± 0.52A	23.9 ± 1.20AB	长芒	63.9 ± 2.02AB	3.3 ± 0.23AB	88.2 ± 0.50A	抗病
7-1	117.1 ± 0.46AB	13.1 ± 0.12AB	3.5 ± 0.52A	18.4 ± 1.07A	短芒	53.0 ± 1.05AB	2.5 ± 0.46b	97.9 ± 0.73AB	高抗
7-9	125.1 ± 0.51AB	16.1 ± 0.70AB	5.1 ± 0.10B	24.1 ± 0.10AB	无	49.0 ± 1.70A	4.6 ± 0.24AB	67.7 ± 0.59AB	高抗
7-13	117.0 ± 0.97AB	14.4 ± 0.26B	3.4 ± 0.52A	28.1 ± 1.19AB	长芒	75.3 ± 2.63AB	3.3 ± 0.18AB	89.0 ± 0.52AB	抗病
7-21	110.1 ± 0.48AB	15.1 ± 0.12AB	5.0 ± 0.82B	23.9 ± 0.10AB	长芒	68.0 ± 0.67AB	3.9 ± 0.14AB	93.6 ± 0.35AB	抗病
7-22	118.2 ± 0.18AB	16.1 ± 0.22AB	6.1 ± 1.20aB	24.0 ± 1.41AB	无	60.2 ± 1.40AB	4.0 ± 0.11AB	83.5 ± 0.26AB	高抗
7-28	127.0 ± 0.97AB	11.2 ± 0.18AB	3.2 ± 0.63A	20.1 ± 0.10Ab	无	81.0 ± 1.15AB	4.4 ± 0.24AB	135 ± 0.48Bb	高抗

大小写字母分别代表 0.01 和 0.05 水平的差异显著性

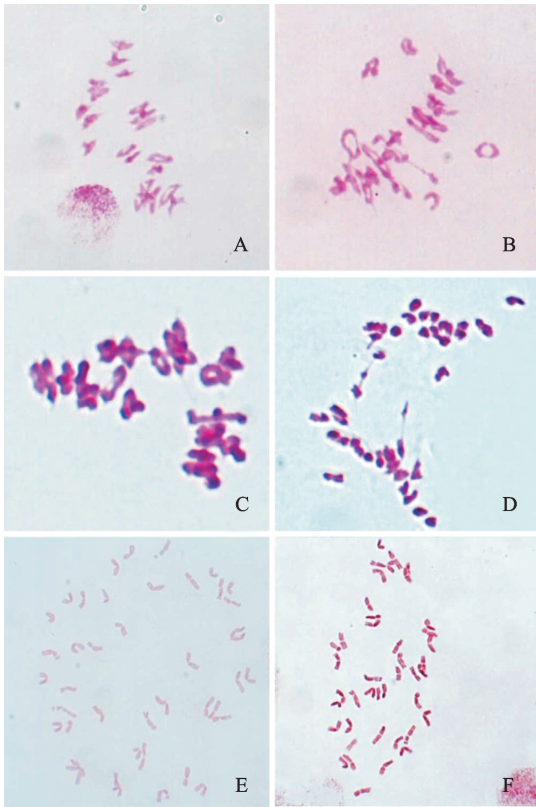
Uppercase and lowercase letters represent significant differences at 0.01 and 0.05 level, respectively

每个号分别统计了 90 个细胞,结果显示,7-1 和7-9 两个品系中大多数细胞内形成 21 个环状二价体(图 1A),其构型为 2n = 21 II;少数情况下,在7-1 中(图 1B)出现棒状二价体、单价体和四价体,其构型为 2n = 16II + 2IV + 1I,这两种构型所占的比例分别为 72.2% (65/90) 和 27.8% (25/90),平均构型为: 19.61II + 0.56IV + 0.28I。在 7-9 品系中大多数细胞内也形成 21 个环状二价体(图 1C),其构型为 2n = 21 II,另外观察到存在 18II + IV + 2I,这两种构型所占比例分别是 75.6% (68/90) 和 24.4% (22/90),平均构型为: 20.3II + 0.24IV + 0.49I。在 7-9 中(图 1D),偶尔出现双桥的异常现象。但是,这种异常现象出现的频率很低。结果表明,7-1 和 7-9 具有较好的遗传稳定性。对 8 个品系的根尖细胞染色体数进行了鉴定,每个品系分别统计了 50 个根尖细胞,结果表明各品系染色体数均为 2n = 42,以 7-1 和 7-9 为例(图 1E、F)。

2.3 SSR 分析结果

用黑麦胜利和普通小麦中国春作为对照,用黑麦通用引物 PSC119.1 对 8 个品系 6-30、6-31、7-1、7-9、7-13、7-21、7-22 和 7-28 进行检测,结果

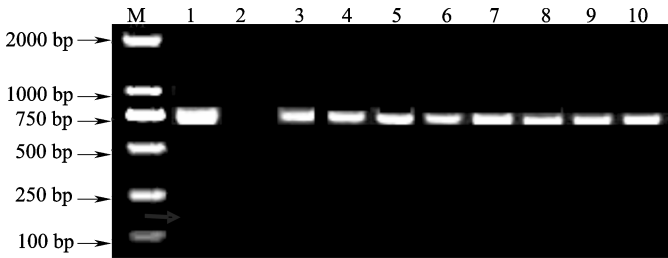
显示,PSC119.1 在黑麦和 8 个品系中都扩增得到 750 bp 的黑麦特征条带,而在中国春中没有此条带(图 2),表明 8 个品系都导入了黑麦 R 组染色体片段。将 5 对引物 SCM268、SCM304、SCM2、Xgwm391、Xgwm247 用于 5 个品系 6-30、7-9、7-22、7-28 和 7-1 的鉴定,结果表明:SCM268 位于黑麦 5R 短臂上,在黑麦和 7-1 中扩增出 150 bp 的黑麦特异条带,在中国春和其他品系中没有出现相同条带(图 3a)。SCM304 位于黑麦 6R 短臂上,在黑麦和 7-1、6-30 和 7-9 中扩增出 267 bp 的黑麦特征条带,但是 7-1 条带较浅(图 3b)。Xgwm391 (6RL) 只在 7-9 和 7-1 中显现出明显的 148 bp 的特征带(图 3c)。SCM2 (6RL) 在 4 个品系 6-30、7-22、7-28 和 7-1 中都得到了 113 bp 的黑麦特异条带(图 3d)。Xgwm247 (6RL) 在 6-30、7-22、7-28 和 7-1 中显现 198 bp 的黑麦特异条带(图 3e)。另外用 SCM138 (5RS) 在 7-21 中扩增到 188 bp 的黑麦特异条带,用 SCM120 (5RL) 在 6-31 和 7-13 中扩增得到 127 bp 的黑麦特异条带。以上结果表明,8 个品系 6-30、6-31、7-1、7-9、7-13、7-21、7-22 和 7-28 都有黑麦 5R 或 6R 染色体小片段的导入。



A:品系 7-1 PMC MI 染色体构型($2n=21\text{ II}$) ;B:品系 7-1 PMC MI 染色体构型($2n=16\text{ II}+2\text{ IV}+1\text{ I}$) ;
C:品系 7-9 PMC MI 染色体构型($2n=21\text{ II}$) ;D:品系 7-9 PMC AI 染色体构型(出现染色体桥现象) ;
E:品系 7-1 根尖细胞染色体; $2n=42$;F:品系 7-9 根尖细胞染色体; $2n=42$
A:Chromosome configuration in PMC MI($2n=21\text{ II}$) of line 7-1 ,B:Chromosome configuration in PMC MI($2n=16\text{ II}+2\text{ IV}+1\text{ I}$) of line 7-1 ,
C:Chromosome configuration in PMC MI($2n=21\text{ II}$) of line 7-9 ,D:Chromosome configuration in PMC AI(chromosome bridge) of line 7-9 ,
E:Chromosome in root tip cell of line 7-1 ; $2n=42$,F:Chromosome in root tip cell of line 7-9 ; $2n=42$

图 1 减数分裂观测与根尖细胞检测

Fig.1 Meiosis observation and root tip cell detection



M:DL2000;1:黑麦;2:中国春;3:6-30;4:6-31;5:7-1;6:7-9;7:7-13;8:7-21;9:7-22;10:7-28
M:DL2000,1:Rye,2:Chinese spring,3:6-30,4:6-31,5:7-1,6:7-9,7:7-13,8:7-21,9:7-22,10:7-28

图 2 引物 PSC119.1 扩增结果

Fig.2 The amplified results using primer PSC119.1

2.4 GISH 检测结果

用黑麦基因组 DNA 为探针、普通小麦中国春基因组 DNA 做封阻,对 5 个品系 6-31、7-1、7-13、7-21 和 7-22 进行原位杂交检测,经 PI 复染,染色体呈现红色或桔红色,导入的黑麦小片段染

色体呈现黄绿色信号。结果表明,6-31、7-1、7-13、7-21 和 7-22 均有黑麦杂交信号(图 4A-E,白色箭头标出),5 个品系均为小麦-黑麦小片段易位系。

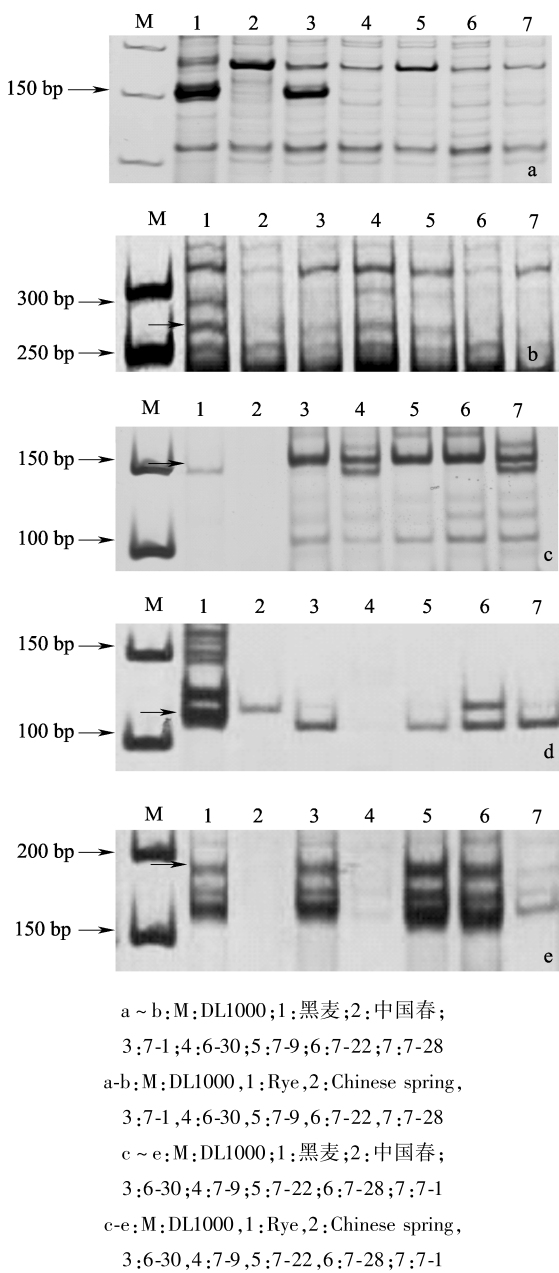


图3 SSR引物SCM268(a)、SCM304(b)、Xgwm391(c)、SCM2(d)和Xgwm247(e)扩增结果
Fig.3 The amplified results of SSR primers SCM268(a), SCM304(b), Xgwm391(c), SCM2(d) and Xgwm247(e)

3 讨论

黑麦属是改良小麦种质的重要资源,黑麦5R具有大穗、抗病等优良性状,黑麦6R具有高产和抗白粉病等优良性状,小麦-黑麦5R/5A×6R/6A代换系杂交产生的易位系后代,可以将黑麦的5R和6R的有利基因导入小麦,这对于小麦育种有重要的实践意义。

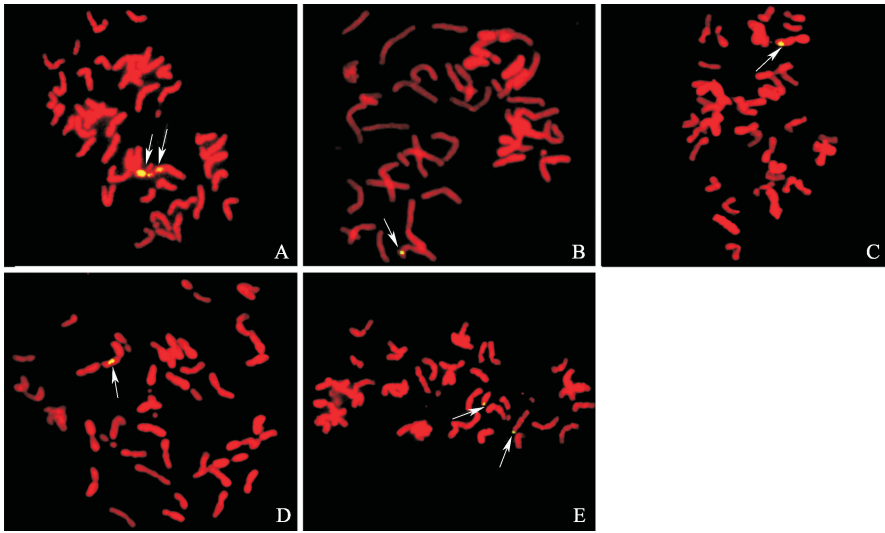
形态学标记对于鉴定外源染色体是至关重要

的,任正隆^[18]通过考察小麦-黑麦农艺性状,鉴定了小麦-黑麦小片段易位系。本研究的小麦-黑麦杂种后代中,大穗、多小穗、颈毛、白被、长粒型,抗白粉病、叶锈病等性状都可作为黑麦5R或6R外源基因导入的形态标记。小麦-黑麦杂交后代品系的细胞学观察一直受到研究者的重视^[6,12-13]。本研究中7-1和7-9品系的多数细胞染色体减数分裂中期I形成21对环状二价体,出现棒状二价体和四价体的异常现象的频率很低,说明这2个品系的遗传性比较稳定。另外对8个品系进行根尖细胞有丝分裂的观察,发现其染色体数目多为42条。

SSR技术鉴定易位具有多态性高、操作简单和共显性遗传的特点,在遗传育种研究中得到广泛应用^[19-21]。本研究中选择位于黑麦R组染色体通用引物以及5R、6R染色体上的微卫星引物共8对,其中PSC119.1在8个品系中都得到黑麦特异条带,表明8个品系都含有黑麦R染色体。另外用SCM138(5RS)在7-21中扩增到188bp的黑麦特异条带,用SCM120(5RL)在6-31和7-13中扩增得到127bp的黑麦特异条带。SCM268(5RS)在7-1中扩增出150bp的黑麦特异条带,SCM304(6RS)在7-1、6-30、7-9中扩增出267bp的黑麦特征条带,Xgwm391(6RL)只在7-9和7-1中显现出明显的148bp的特征带,SCM2(6RL)在6-30、7-1、7-22、7-28中扩增出113bp的黑麦特异条带,Xgwm247(6RL)在6-30、7-22、7-28、7-1中显现198bp的黑麦特异条带,表明这8个品系都导入了黑麦5R、6R的染色体片段,是小麦-黑麦小片段易位系。不过目前黑麦特异引物的开发还较少,在鉴定易位系上还是有一定的局限性,因此结合多种方法鉴定是必要的。

原位杂交技术是鉴定易位系的另一种常用和有效的方法,通过原位杂交技术可以直接观察到受体小麦是否含有黑麦染色体片段及其分布状况^[22-23]。文中5个品系6-31、7-1、7-13、7-21、7-22通过GISH检测,都存在黑麦染色体片段。但用一般的GISH检测,如果分子标记片段过小,也可能检测不到,如本研究中的6-30、7-9和7-28,因此用多种方法检测如SSR鉴定是必要的。

本研究结合形态学、细胞学、SSR分析和原位杂交检测等鉴定方法,确定8份小麦-黑麦小片段易位材料,为小麦育种提供了有利用价值的基础材料,同时也表明,鉴定带有外源小片段易位的材料需综合利用分子细胞遗传学研究手段,相互印证才能得到可信结果。



A: 品系 7-1, 2 个端部小片段易位; B: 品系 7-13, 1 个端部小片段易位; C: 品系 7-21, 1 个端部小片段易位;
D: 品系 6-31, 1 个端部小片段易位; E: 品系 7-22, 2 个端部小片段易位

A: line 7-1, two tip translocation, B: line 7-13, an tip translocation, C: line 7-21, an tip translocation,
D: line 6-31, an tip translocation, E: line 7-22, two tip translocation

图 4 5 个品系的原位杂交检测结果

Fig. 4 GISH detection results of 5 lines

参考文献

- [1] Wang C M, Zheng Q, Li L H, et al. Molecular cytogenetic characterization of a new T2BL · 1RS wheat-rye chromosome translocation line resistant to stripe rust and powdery mil-dew [J]. Plant Dis, 2009, 93 (2) : 124-129
- [2] Friebe B, Hatchett J H, Sears R G, et al. Transfer of Hessian fly resistance from "Chaupon" rye to hexaploid wheat via 2BS/2RL wheat-rye chromosome translocation [J]. Theor Appl Genet, 1990, 79 (3) : 385-389
- [3] Carver B F, Rayburn A L. Comparison of related wheat stocks possessing 1B or 1RS · 1BL chromosomes agronomic performance [J]. Crop Sci, 1994, 34 (6) : 1505-1510
- [4] Rabinovich S V. Importance of wheat-rye translocation for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. [J]. Euphytica, 1998, 100: 323-340
- [5] 张文俊, Snape J W. 分子标记技术定位黑麦 6R 染色体上的抗小麦白粉病基因 [J]. 科学通报, 1995, 40 (24) : 2274-2276
- [6] 李佳彬, 胡阳杰, 王宇娟, 等. 小麦易位系 1BL/1RS × 7DL. 7Ag 的 F₂ 分子检测及其农艺和品质性状分析 [J]. 西北植物学报, 2012, 32 (11) : 2182-2189
- [7] Katterman G. Über konstante, halmbehaarte Stämme aus Weizenroggenbastardierung mit 2n = 42 chromosomen [J]. Z Indukt Abstamm-u Vererbungsl, 1938, 74: 354-375
- [8] 尚海英, 郑有良, 魏育明, 等. 黑麦属基因资源研究进展 [J]. 麦类作物学报, 2003, 23 (1) : 86-89
- [9] Schmalenbach I, Léon J, Pillen K. Identification and verification of QTLs for agronomic traits using wild barley introgression lines [J]. Theor Appl Genet, 2008, 118 (3) : 483-497
- [10] He R L, Chang Z J, Yang Z J, et al. Inheritance and mapping of powdery mildew resistance gene *Pm43* introgressed from *Thinopyrum intermedium* into wheat [J]. Theor Appl Genet, 2009, 118 (6) : 1173-1180
- [11] Falke K C, Sušić Z, Wilde P, et al. Testcross performance of rye introgression lines developed by marker-assisted back-crossing using an Iranian accession as donor [J]. Theor Appl Genet, 2009, 118 (7) : 1225-1238
- [12] 丁海燕, 郑茂波, 张利敏, 等. 小麦-黑麦易位系的细胞学和 SSR 检测 [J]. 安徽农业科学, 2011, 39 (3) : 1315-1317
- [13] 李集临, 王宁, 郭东林, 等. 小麦-黑麦染色体体换的研究 [J]. 植物研究, 2002, 22 (2) : 220-224
- [14] Saal B, Wricke G. Development of simple sequence repeat markers in rye (*Secale cereale* L.) [J]. Genome, 1999, 42: 964-972
- [15] Khlestkina E K, Than M H M, Pestsova E G. Mapping of 99 new microsatellite-derived loci in rye (*Secale cereale* L.) including 39 expressed sequence tags [J]. Theor Appl Genet, 2004, 109: 725-732
- [16] 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
- [17] 李立会, 杨欣明. 小麦野生近缘植物种质资源描述规范和数据标准 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2006: 7
- [18] 任正隆. 黑麦种质导入小麦及其在小麦育种中的利用方式 [J]. 中国农业科学, 1991, 24 (3) : 18-25
- [19] Chen X M, Luo Y H, Xia X C, et al. Chromosomal location of powdery mildew resistance gene *Pm16* in wheat using SSR marker analysis [J]. Plant Breeding, 2005, 124 (3) : 225-228
- [20] 司玉君, 刘树兵, 王洪刚, 等. 抗白粉病小麦-中间偃麦草种质的选育和 SSR 鉴定 [J]. 植物遗传资源学报, 2006, 7 (4) : 404-408
- [21] 王金平, 王洪刚. 兼抗白粉和条锈病小偃麦种质系山农 6343 的细胞学和 SSR 鉴定 [J]. 植物遗传资源学报, 2009, 10 (1) : 46-50
- [22] 余利, 何方, 陈桂玲, 等. 利用 1RS 特异标记和染色体原位杂交技术鉴定小麦 1BL · 1RS 易位系 [J]. 作物学报, 2011, 37 (3) : 563-569
- [23] 袁汉民, 杨欣明, 张富国, 等. 利用普通小麦与近缘属间的复合杂交创造小麦新种质 [J]. 植物遗传资源学报, 2004, 5 (4) : 320-323