

小麦—冰草 T7PL·7AL 罗伯逊 易位系的分子细胞学鉴定

孙洋洋, 陈红新, 刘伟华, 韩海明, 周升辉, 杨欣明, 李秀全, 张锦鹏, 李立会

(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:冰草是小麦遗传改良的重要野生近缘植物之一, 有目标的导入冰草外源优异基因是拓宽小麦遗传基础的有效途径。前期研究表明: 小麦-冰草衍生系 II-23 ($2n=38W+6P$) 由 19 对小麦染色体 (缺少 4B 和 7A) 和 3 对冰草染色体 (2P, 4P 和 7P) 组成。本研究报道从 II-23 的回交后代中分离鉴定出 1 个自发易位系 7-20。基因组原位杂交 (GISH) 鉴定表明 7-20 是一个整臂易位系; 经非变性荧光原位杂交 (ND-FISH) 检测发现, 小麦的 7A 染色体发生易位; 进一步利用小麦 7A 染色体特异 SSR 标记以及冰草 7P 染色体特异 STS 标记对 7-20 易位系中的外源易位片段大小以及易位染色体的组成进行鉴定, 确定 7-20 为 T7PL·7AL 罗伯逊易位系 (Robertsonian translocation line)。对该易位系与小麦品种 Fukuhokomugi 构建的 BC_1F_2 和 BC_2F_1 世代分离群体进行田间农艺性状考察, 发现该易位系阳性株系和阴性株系在有效分蘖数和千粒重性状上无显著差异, 在株高上表现为阳性材料显著低于阴性材料, 但同时出现穗粒数下降的现象。总之, 本研究表明易位系 7-20 为 T7PL·7AL 罗伯逊易位, 该创新材料不仅为后续利用断裂—融合机制创制出更多的补偿易位材料提供了理论依据, 而且也今后向小麦中转移冰草优异基因提供了重要的中间桥梁材料。

关键词: 普通小麦; 冰草; 远缘杂交; 罗伯逊易位; ND-FISH

Cytological Identification of Wheat – *Agropyron cristatum* T7PL·7AL Robertsonian Translocation Line

SUN Yang-yang, CHEN Hong-xin, LIU Wei-hua, HAN Hai-ming, ZHOU Sheng-hui,

YANG Xin-ming, LI Xiu-quan, ZHANG Jin-peng, LI Li-hui

(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences/

National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetics Improvement, Beijing 100081)

Abstract: *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn, as one of important wheat wild relatives, provides gene resources for wheat genetic improvement. Introducing alien genes from *A. cristatum* (L.) Gaertn into wheat can broaden the genetic basis of wheat. A series of wheat-*A. cristatum* (L.) Gaertn introgression lines were produced in our previous studies, including line II-23 that was proved to be an addition and substitution lines with 19 pairs of wheat chromosomes (absence of chromosome 4B and 7A) and three pairs of *A. cristatum* (L.) Gaertn chromosomes (2P, 4P and 7P). In this study, a spontaneous translocation line 7-20 was identified in the backcrossing progenies of II-23. By genome *in situ* hybridization (GISH) and non-denaturing FISH (ND-FISH) technologies, line 7-20 was shown to be a whole arm translocation line, and the translocation occurred on short arm of chromosome 7A. By applying ten pairs of SSR markers that are targeted to the short arm of wheat chromosome 7A, three pairs of SSR markers presented polymorphism among the homozygous translocation line 7-20, *A. cristatum* (L.) Gaertn and wheat. As indicated by marker analysis, the short arm of wheat chromosome 7AS was substituted by the alien chromosome segment. To confirm the size of alien chromosome segment from *A. cristatum* (L.) Gaertn, EST-STS markers specific for *A. cristatum* (L.) Gaertn chromosome 7P in wheat genetic background were used. We found that all of the markers located on the long

收稿日期: 2018-04-11 修回日期: 2018-05-23 网络出版日期: 2018-09-07

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.s.20180905.1130.001.html>

基金项目: 现代农业产业技术体系专项资金 (CARS-03); 国家重点研发计划 (2016YFD0102000)

第一作者研究方向为作物种质资源学。E-mail: zxy0821@163.com

通信作者: 张锦鹏, 研究方向为小麦种质资源创新。E-mail: zhangjinpeng@caas.cn

arm of *A. cristatum* (L.) Gaertn chromosome 7P were amplified in line 7-20, whereas other markers located on the short arm of *A. cristatum* (L.) Gaertn chromosome 7P failed to amplify PCR products. As a result, the translocation line 7-20 was identified as a T7PL·7AL Robertsonian translocation line. Furthermore, we generated the segregation populations by crossing the translocation line 7-20 and recurrent wheat parent Fukuhokomugi, in order to decipher if the desirable agronomic traits are present in the alien chromosome segment. The plant height and the kernel number per spike of the translocation line T7PL·7AL were significantly reduced than those of non-translocation plants, while the fertile tillers and grain weight have no obvious changes. Taken together, this study confirmed that line 7-20 was a T7PL·7AL Robertsonian translocation line, which provided the possibility for utilizing alien genes from chromosome 7P of *A. cristatum* (L.) Gaertn in wheat improvement.

Key words: common wheat; *Agropyron cristatum*; distant hybridization; Robertsonian translocation; ND-FISH

小麦是重要的粮食作物之一,在世界范围内被广泛作为主要食物,为人类提供了接近 20% 的热量^[1]。近年来出现的不稳定气候条件对小麦的生产造成了严重影响。面对各种生物和非生物逆境,狭窄的遗传基础成为限制小麦遗传改良主要障碍,并成为了遗传学家和育种家面临的最大挑战^[2]。为了满足人类对粮食不断增加的需求,利用小麦野生近缘种中的优异基因进行小麦的遗传改良成为全世界科学家的共识和研究热点^[3]。小麦野生近缘植物蕴含了许多现有栽培品种所不具有的高产、抗病、抗逆等多样性基因资源,而远缘杂交是将小麦近缘种优异基因转移到小麦中的有效途径。实践表明在生产上广泛应用的 T1BL·1RS 易位系是将黑麦 1R 短臂上的抗病、高产性状转入到了小麦中^[4]。已经报道的位于簇毛麦 6V 染色体短臂的 *Pm21* 基因是小麦白粉病的重要抗源,含有该基因的易位系 T6VS·6AL 已在生产上得到应用^[5-6]。此外,通过染色体工程手段已经将山羊草、中间偃麦草以及新麦草等小麦近缘植物上的优异基因转移进小麦,不仅拓宽了小麦遗传基础,也为小麦的育种实践提供了丰富的基础材料^[7-10]。

冰草主要分布于瘠薄的生境中,具有多花多粒^[11]、耐寒抗旱等优异性状,是小麦的重要近缘种之一^[12-13]。冰草中携带有许多现有栽培小麦不具有或者已经丧失的优异基因,是小麦遗传改良的重要资源,因此利用远缘杂交的手段将冰草中的优异基因转移到小麦中,对小麦的遗传改良具有重要意义^[14-15]。在本实验室前期研究中,已经将冰草 2P、6P 以及 7P 染色体片段转入小麦,并获得遗传稳定的易位系材料,这些易位系具有大穗多粒、高抗白粉病、叶锈病和条锈病等优良特性^[12,16-20]。

本研究在小麦—冰草衍生系 II-23 的回交后代中获得 1 株小麦—冰草自发易位材料,利用原位杂交技术(GISH 和 ND-FISH)以及染色体特异分子标

记(小麦 SSR 标记和冰草 EST-STS 标记)对该易位系的易位片段来源、易位类型以及易位染色体组成进行了准确鉴定,并利用不同世代的分离群体对该易位系进行性状考察和遗传分析,不仅为 7P 染色体上的优异基因挖掘奠定了基础,同时也为向小麦中转移冰草优异基因提供了重要的中间桥梁材料。

1 材料与方法

1.1 材料

根据本实验室前期研究,II-23 是普通小麦品种 Fukuhokomugi ($2n = 6x = 42$, AABBDD) 与四倍体冰草 Z559 ($2n = 4x = 28$, PPPP) 的杂交后代^[21]。Chen 等^[22]利用基因组原位杂交技术以及分子标记对 II-23 进行鉴定,结果表明小麦-冰草衍生材料 II-23 含有 44 条染色体,其中含 3 对冰草染色体,分别为 2P、4P、7P,并且缺少小麦的 4B 和 7A 两对染色体,其染色体组成为 $2n = 38W + 6P$ 。普通小麦品种 Fukuhokomugi 是小麦-冰草远缘杂交的受体品种,在本研究中作为轮回亲本与 II-23 回交获得 BC_1F_2 和 BC_2F_1 分离群体,上述群体被用于易位系 7-20 的主要农艺性状分析。小麦-冰草二体附加系 II-5-1 和中国春缺四体(CS N7A17D, CS N7B17D, CS N7D17A)被用于小麦 SSR 标记的染色体定位。

1.2 细胞学制片以及原位杂交

小麦根尖细胞中期染色体制片参照 Han 等^[23]的方法完成,将种子萌发后根尖长至 1~2cm 时剪下,置于 N_2O 中处理,利用 90% 的醋酸固定根尖,将清洗后的根尖用纤维素酶和果胶酶进行酶解,酶解后将根尖捣碎、晾干,加入醋酸进行溶解,滴片观察。原位杂交技术流程参照 Liu 等^[24]的方法,利用缺口平移的方法对冰草基因组 DNA 标记探针,以小麦品种 Fukuhokomugi 基因组 DNA 作封阻,对小麦背景下的冰草外源染色体片段进行检测。非变性原位杂

交(ND-FISH)技术参照 Fu 等^[25]和 Tang 等^[26]的方法。利用人工合成探针 Oligo-pTa535、Oligo-pSc119.2 对小麦染色体进行识别。利用全自动 Zeiss Axio Imager. Z2 正置荧光显微镜(Carl Zeiss Ltd, Oberkochen, Germany)进行分裂相的自动查找,根尖染色体的 GISH 和 FISH 图像均采集于 MetaSystems Coolcube 1m CCD 相机,利用 ISIS(Image processing)分析软件(Metasystems GmbH, Altussheim, Germany)进行图像的处理。

1.3 分子标记筛选

本研究所用的 18 对小麦 7A 染色体 SSR 引物序列均来自 Graingene 网站(<http://www.wheat.pw.usda.gov/GG2/index/shtml>),所用的 55 对冰草 7P 特异 EST-STS 引物的区段位置信息、引物序列和 PCR 扩增程序参照 Zhang 等^[27]的方法。扩增后的产物利用 8% 的非变性聚丙烯酰胺凝胶进行检测。

1.4 田间试验与农艺性状调查

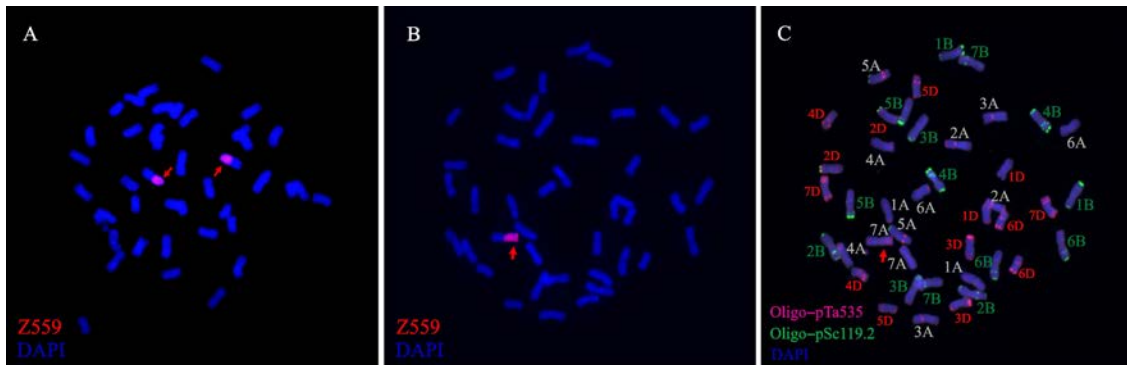
普通小麦品种 Fukuhokomugi 与 II-23 回交获得 BC₁F₂和 BC₂F₁分离群体均于 2016-2017 年度种植

于中国农业科学院新乡试验基地,行长 2 m,行距 30 cm,株距 10 cm,采用单粒播种的方式,分离群体分别由 222 个和 121 个单株组成。植株性状考察参照《小麦种质资源描述规范和数据标准》^[28]。利用 SAS 9.2 软件(SAS Institute Inc., Cary, NC, USA)对调查数据进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 小麦—冰草衍生系 II-23 回交后代中自发易位系的细胞学鉴定

在本研究中,利用冰草基因组 DNA 作探针对 II-23 的回交后代植株进行鉴定,在检测材料中获得 1 株小麦—冰草自发易位系,并命名为 7-20。通过对该材料的不同根尖细胞染色体数目进行统计,确定该易位系含有 42 条染色体,是一个杂合状态的整臂易位(图 1B)。通过对该杂合易位系的自交后代进行细胞学鉴定,在 98 株 BC₁F₄代的材料中鉴定获得 1 个纯合易位系株系(图 1A),由此发现该易位系中外源染色体的传递并不符合孟德尔遗传规律。



A: 纯合 7-20 易位系的 GISH 鉴定图; B: 杂合 7-20 易位系的 GISH 鉴定图;

C: 该杂合 7-20 易位系的 ND-FISH 鉴定图; 箭头所指为冰草 7P 染色体片段; 蓝色背景为 DAPI 染色信号

A: The identification of homozygous 7-20 translocation line by GISH, B: The identification of heterozygous 7-20 translocation line by GISH,

C: The identification of the heterozygous 7-20 translocation line by ND-FISH. The arrows indicate the *A. cristatum* (L.) Gaertn. 7P chromosomal fragments.

Wheat chromosomes are blue stained by DAPI

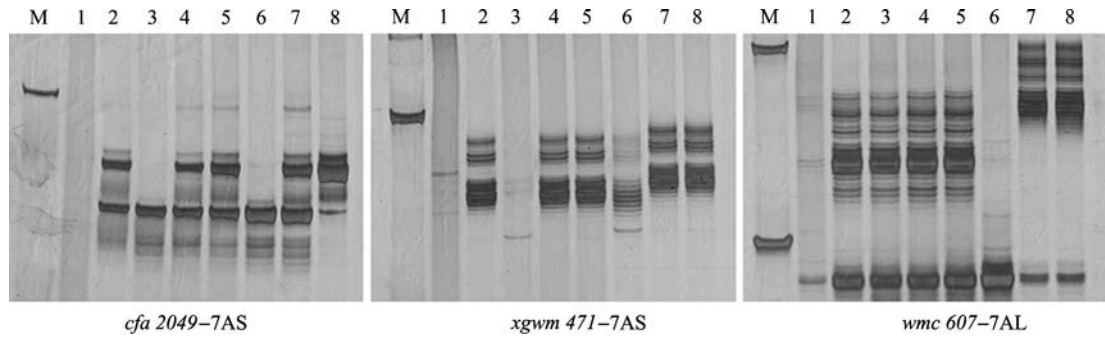
图 1 罗伯逊易位系 7-20 的 GISH 和 ND-FISH 鉴定

Fig. 1 The identification of the Robertsonian translocation line 7-20 by GISH and ND-FISH

2.2 自发易位系 7-20 中易位片段大小以及染色体结构的确定

为了准确鉴定发生易位的小麦染色体,明晰该易位系的染色体组成,本研究首先利用 ND-FISH 技术对易位染色体进行了鉴定(图 1C),结果表明该易位系所包含的 42 条染色体为一套完整的小麦染色体,其中发生易位的小麦染色体为 7A。为准确鉴定该易位染色体的结构组成,选取 18 对小麦 7A 染色体特异 SSR 标记,其中长臂上分布 10 对,短臂上 8

对,对冰草 Z559、7-20 纯合易位系、杂合易位系、小麦回交亲本 Fukuhokomugi 以及分离后代中不含外源染色体片段的正常株系进行 SSR 标记的多态性检测,结果显示在 7AS 染色体上有 3 对引物(cfa2049、wmc471、wmc168)对易位系、Fukuhokomugi 和中国春缺四体的扩增存在多态性,并且这 3 对引物对纯合易位系扩增均无特异条带,而在 7-20 杂合易位系和小麦中均能正常扩增(图 2)。由上述实验表明在该易位系中缺少小麦 7A 染色体短臂。



M; DNA ladder; 1: 冰草 Z559; 2: 轮回亲本小麦品种 Fukuhokomugi; 3: 纯合 7-20 易位系; 4: 杂合 7-20 易位系; 5: 分离后代中不含冰草易位片段的株系; 6~8: 中国春缺四体 CSN7AT7D、CSN7BT7D、CSN7DT7A

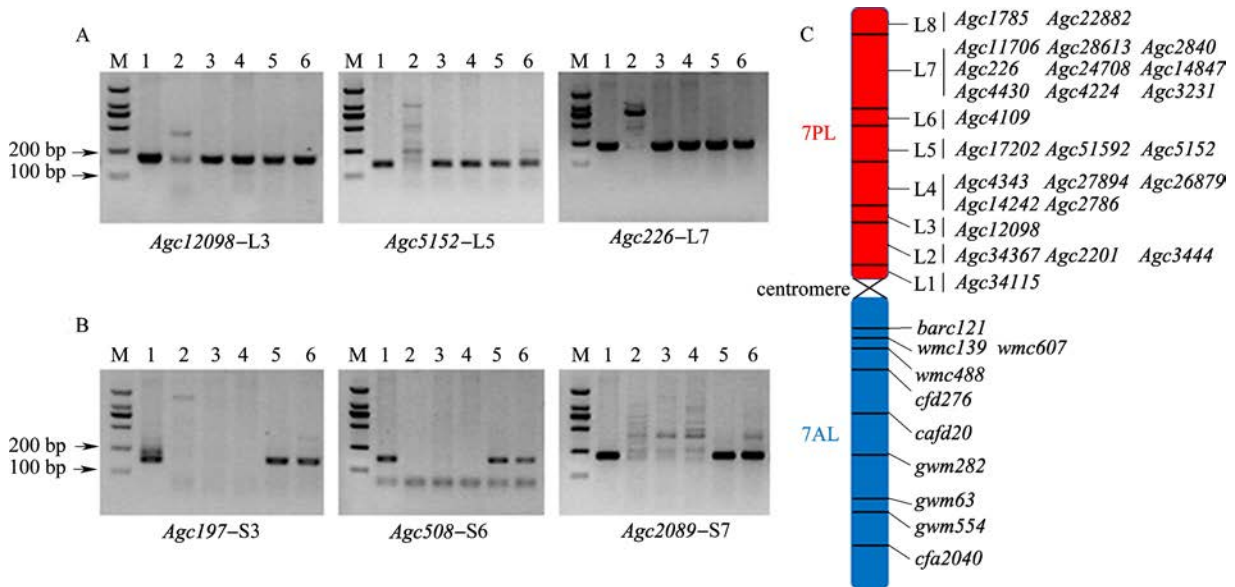
M; DNA ladder; 1: *A. cristatum* (L.) Gaertn; 2: recurrent parent wheat cv. Fukuhokomugi; 3: homozygous translocation line 7-20; 4: heterozygous translocation line 7-20; 5: the plant without *A. cristatum* (L.) Gaertn chromosome fragments in segregation population; 6-8: Chinese spring null-tetrasomics CS N7AT7D, CS N7BT7D and CS N7DT7A

图 2 小麦 7A 染色体 SSR 标记对 7-20 易位系的鉴定结果

Fig. 2 The identification of translocation line 7-20 by SSR molecular markers on wheat chromosome 7A

为了确定冰草外源易位片段的同源群归属, 利用已开发的冰草染色体特异 EST-STS 标记对易位片段的来源进行鉴定, 结果表明该易位片段来源于冰草的 7P 染色体。利用 Lu 等^[12] 筛选出的 55 对 7P

特异标记结合冰草 7P 分子标记图谱对该易位系的外源易位片段大小进行鉴定, 结果显示只有 7P 长臂标记扩增正常, 表明该外源片段为冰草的 7P 长臂整臂, 染色体区段为 7PL1-7PL8 (图 3)。



M; DL2000 Marker; 1: 冰草 Z559; 2: 轮回亲本小麦品种 Fukuhokomugi; 3: 纯合易位系 7-20; 4: 杂合易位系 7-20; 5: 小麦-冰草 7P 附加系 II-5-1; 6: 小麦-冰草衍生系 II-23; A: 冰草 7P 染色体长臂特异引物对 7-20 的扩增结果; B: 冰草 7P 染色体短臂特异引物对 7-20 的扩增结果; C: 7-20 中易位染色体的模式图以及相关引物的位置; 红色片段代表 7-20 中易位的冰草 7P 染色体长臂以及对应的 EST-STS 标记; 蓝色片段代表发生易位的小麦 7A 染色体长臂以及对应的 SSR 标记

M; DL2000 Marker; 1; *A. cristatum* (L.) Gaertn; 2: recurrent parent wheat cv. Fukuhokomugi; 3: homozygous translocation line 7-20; 4: heterozygous translocation line 7-20; 5: wheat-*A. cristatum* disomic addition line II-5-1; 6: wheat-*A. cristatum* (L.) Gaertn derivative line II-23.

A: PCR amplification of EST-STS special for *A. cristatum* (L.) Gaertn 7P chromosomal long arm; B: PCR amplification of EST-STS special for *A. cristatum* (L.) Gaertn 7P chromosomal short arm; C: mode pattern of 7-20 translocated chromosom, red fragment represents *A. cristatum* (L.) Gaertn 7P chromosomal long arm and EST-STS markers special for the chromosomal fragment, blue fragment represents wheat

7A chromosomal long arm and SSR markers on 7A chromosomal long arm

图 3 冰草 7P 染色体 EST-STS 标记对 7-20 易位系的鉴定结果

Fig. 3 Identification of translocation line 7-20 by EST-STS markers specific for *A. cristatum* (L.) Gaertn chromosome 7P

综上所述,易位系 7-20 是由冰草 7P 染色体与小麦 7A 染色体发生断裂—融合形成的整臂易位,其中外源染色体片段来源于冰草 7P 长臂,该外源片段与小麦 7A 染色体长臂发生融合形成易位染色体,因此易位系 7-20 为小麦—冰草 T7PL·7AL 罗伯逊易位。

2.3 自发易位系 7-20 的田间农艺性状考察

易位系 7-20 是从小麦—冰草衍生系 II-23 的回交后代中分离鉴定得到的易位单株,分离当代田间

表现出株高较低、分蘖多等特点。本研究利用该易位系与最初完成远缘杂交的受体小麦品种 Fuku-hokomugi 构建了 BC₁F₂ 和 BC₂F₁ 世代分离群体,通过对分离群体的田间农艺性状进行调查与分析,发现含有冰草易位片段的株系与不含该片段的株系相比,在千粒重和有效分蘖上两者无显著差异;在株高与穗粒数性状上,阳性植株的平均值均显著低于阴性植株(表 1)。

表 1 2016-2017 年度易位系 7-20 的 BC₂F₁ 和 BC₁F₂ 分离群体农艺性状比较分析

Table 1 Agronomic traits analysis of translocation line 7-20 based on segregating populations in 2016-2017 growing season

群体 Population	基因型 Genotype	株高(cm) PH	有效分蘖 FT	穗长(cm) SL	千粒重(g) TGW	小穗数 SNS	小穗粒数 KNS	穗粒数 GNS	群体大小 Sample size
BC ₂ F ₁	(-)	100.19 ± 5.00**	19.59 ± 4.61	10.19 ± 0.74**	37.32 ± 4.17	19.53 ± 1.27**	3.87 ± 0.49**	54.01 ± 7.14**	80
	(+)	92.13 ± 6.10	19.18 ± 4.65	8.77 ± 0.74	37.94 ± 4.67	18.91 ± 1.65	3.34 ± 0.53	43.56 ± 7.34	41
BC ₁ F ₂	(-)	101.59 ± 6.33**	19.38 ± 6.61	10.19 ± 0.93**	41.66 ± 5.87	19.87 ± 1.50**	3.93 ± 0.50**	54.54 ± 8.90**	114
	(+)	94.93 ± 5.68	18.95 ± 5.44	9.07 ± 0.93	40.04 ± 5.50	18.78 ± 1.42	3.54 ± 0.55	47.00 ± 8.24	108

利用 SAS 9.2 对分离群体的农艺性状数据进行方差分析

Agronomic traits data of segregation populations were analyzed by ANOVA of SAS 9.2, Asterisks indicate significance determined by ANOVA for each segregating populations, ns, nonsignificant, * : $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, PH: plant height, FT: fertile tiller number, SL: spike length, TGW: thousand-grain weight, SNS: spikelet number per spike, KNS: kernel number per spike, GNS: grain number per spike

3 讨论

3.1 本研究为小麦-冰草罗伯逊易位系的创制提供了有价值的证据

远缘杂交是将近缘植物中的优异基因转移到普通小麦中的一种有效途径,而诱导产生的小麦与其近缘植物异源易位系是进行小麦遗传改良的必经步骤。根据目前的研究报道,常用诱导产生易位的方法主要有电离辐照、杀配子体诱导以及中国春 *Ph1b* 突变体诱导等^[29]。Sears 等^[30]在 1956 年利用辐照的方式获得含有山羊草抗病性状的易位系;Endo 等^[31]于 1988 年报道山羊草的杀配子染色体具有诱导易位的作用,并利用该方法创制了小麦—黑麦易位系。电离辐照、杀配子体诱导法具有随机性,诱导产生的多为非同源易位,在小麦遗传改良中不易被利用。中国春 *Ph1b* 突变体在小麦中可以诱导部分同源染色体发生配对,因此利用该方法可以诱导外源染色体与小麦染色体产生同源补偿易位^[32]。由于其使用过程中会引入中国春背景,对于非中国春背景材料需要经过多代的回交才能消除背景干扰^[29,33]。在自然条件下,植物在减数分裂过程中染色体会出现断裂—融合现象,形成易位染色体^[34]。Liu 等^[35]利用染色体的断裂—融合机制在小麦—山

羊草单体代换系的自交后代中鉴定得到一系列罗伯逊易位材料。Ardalani 等^[36]利用同样的途径在小麦—偃麦草 6E^b (6D) 单体代换的自交后代中获得了 T6E^bS·6DL 罗伯逊易位,而 Rahmatov 等^[37]也通过断裂—融合机制在 2R(2D) 的代换系后代中鉴定得到了 T2DS·2RL 罗伯逊易位系。Jiang 等^[29]和 Friebe 等^[33]的研究显示,利用不同的手段创制出了各种小麦—近缘种的易位材料,其中通过断裂—融合机制产生的易位一般都具有较好的补偿性,易于在育种中得到应用,如小麦育种中被广泛使用的 T1RS·1BL 易位系^[4,38]。本研究揭示在小麦—冰草衍生系的回交后代会出现外源染色体与另一条小麦同源染色体间的染色体断裂—融合现象,为今后利用不同的小麦—冰草衍生材料有针对性的创制具有良好补偿性的罗伯逊易位材料提供了理论依据。

3.2 易位系 7-20 可作为桥梁材料向小麦中转移冰草优异基因

通过对易位系 7-20 的分离群体进行观察比较,发现不同世代材料生长正常,农艺性状稳定,表明自发易位对小麦的遗传平衡影响较小。田间表型数据分析表明在不同世代的分离群体中,含有冰草易位片段的材料与群体中的正常植株相比,表现为株高显著降低,并且在千粒重和分蘖上并无显著变化,

推测在冰草 7PL 上可能存在着降低株高的基因,同时在这两个群体中发现含有冰草片段的材料均表现为穗粒数降低现象。有关小麦近缘植物第 7 同源群上的优异性状已有相关报道,王秀娟等^[39]在小麦—华山新麦草 7Ns 异附加系中发现华山新麦草的 7Ns 染色体具有显著降低植株株高的效应;Sarma 等^[40]在创制的 T7DL·7Ag 易位系中发现其携带的叶锈病抗性基因来源于长穗偃麦草 7EL;Placido 等^[41]通过对 T7DL·7Ag 的易位系进行生理指标测定,发现 7EL 上存在适应水分胁迫的相关基因;另有研究表明在 7E^{*}的长臂上还存在赤霉病抗性位点^[42-44]。上述相关报道对冰草 7P 长臂上优异基因的挖掘具有重要参考价值。在后续的研究中还需要对该易位系的高世代材料进行相关表型性状的考察与鉴定。本研究报道的 7-20 易位系可以作为深入利用冰草 7P 染色体长臂优异基因的一个中间桥梁材料,在未来的研究中可以采用 *Ph1b* 突变体策略创制补偿性好的小片段的易位系,应用于小麦育种。

参考文献

- [1] Simmonds J, Scott P, Leverington-Waite M, Turner A S, Brinton J, Korzun V, Snape J, Uauy C. Identification and independent validation of a stable yield and thousand grain weight QTL on chromosome 6A of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Plant Biology*, 2014, 14(1): 191
- [2] Rahmatov M, Rouse M N, Nirmala J, Danilova T, Friebe B, Stefenson B J, Johansson E. A new 2DS center dot 2RL Robertsonian translocation transfers stem rust resistance gene *Sr59* into wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(7): 1383-1392
- [3] Charret G. Wheat domestication: lessons for the future. *Comptes Rendus Biologies*, 2011, 334(3): 212-220
- [4] 周阳, 何中虎, 张改生, 夏兰琴, 陈新民, 高永超, 井赵斌, 于广军. 1BL/1RS 易位系在我国小麦育种中的应用. *作物学报*, 2004, 30(6): 531-535
- [5] Cao A, Xing L, Wang X, Yang X, Wang W, Sun Y, Qian C, Ni J, Chen Y, Liu D, Wang X, Chen P. Serine/threonine kinase gene *Stpk-V*, a key member of powdery mildew resistance gene *Pm21*, confers powdery mildew resistance in wheat. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(19): 7727-7732
- [6] Chen P D, Qi L L, Zhou B, Zhang S Z, Liu D J. Development and molecular cytogenetic analysis of wheat-*Haynaldia villosa* 6VS/6AL translocation lines specifying resistance to powdery mildew. *Theoretical and Applied Genetics*, 1995, 91: 1125-1128
- [7] 罗巧玲, 郑琪, 许云峰, 李立会, 韩方普, 许红星, 李滨, 马朋涛, 安调过. 390 份小麦-黑麦种质材料主要农艺性状分析及优异材料的 GISH 与 FISH 鉴定. *作物学报*, 2014, 40(8): 1331-1339
- [8] Liu W, Koo D H, Xia Q, Li C, Bai F, Song Y, Friebe B, Gill B S. Homoeologous recombination-based transfer and molecular cytogenetic mapping of powdery mildew-resistant gene *Pm57* from *Aegilops searsii* into wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(4): 841-848
- [9] Danilova T V, Zhang G, Liu W, Friebe B, Gill B S. Homoeologous recombination-based transfer and molecular cytogenetic mapping of a wheat streak mosaic virus and *Triticum* mosaic virus resistance gene *Wsm3* from *Thinopyrum intermedium* to wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(3): 549-556
- [10] Bernhardt N, Brassac J, Kilian B, Blattner F R. Dated tribe-wide whole chloroplast genome phylogeny indicates recurrent hybridizations within *Triticeae*. *BMC Evolutionary Biology*, 2017, 17(1): 141
- [11] Zhang J, Zhang J, Liu W, Wu X, Yang X, Li X, Lu Y, Li L. An intercalary translocation from *Agropyron cristatum* 6P chromosome into common wheat confers enhanced kernel number per spike. *Planta*, 2016, 244(4): 853-864
- [12] Lu M, Lu Y, Li H, Pan C, Guo Y, Zhang J, Yang X, Li X, Liu W, Li L. Transferring Desirable Genes from *Agropyron cristatum* 7P Chromosome into Common Wheat. *PLoS One*, 2016, 11(7): e0159577
- [13] 王文泉. 小麦—冰草杂交衍生系中优异基因的染色体定位与分子标记. 北京: 中国农业科学院, 2002
- [14] 李立会, 杨欣明, 李秀全, 董玉琛, 陈学明. 通过属间杂交向小麦转移冰草优异基因的研究. *中国农业科学*, 1998, 31(6): 1-5
- [15] 李立会, 杨欣明, 周荣华, 李秀全, 董玉琛, 赵华. 小麦-冰草异源附加系的创建—II. 异源染色质的检测与培育途径分析. *遗传学报*, 1998(6): 538-544
- [16] Wu J, Yang X M, Wang H, Li H J, Li L H, Li X Q, Liu W H. The introgression of chromosome 6P specifying for increased numbers of florets and kernels from *Agropyron cristatum* into wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 114(1): 13-20
- [17] Song L, Lu Y, Zhang J, Pan C, Yang X, Li X, Liu W, Li L. Physical mapping of *Agropyron cristatum* chromosome 6P using deletion lines in common wheat background. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(5): 1023-1034
- [18] Li H, Jiang B, Wang J, Lu Y, Zhang J, Pan C, Yang X, Li X, Liu W, Li L. Mapping of novel powdery mildew resistance gene (s) from *Agropyron cristatum* chromosome 2P. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(1): 109-121
- [19] Li Q, Lu Y, Pan C, Yao M, Zhang J, Yang X, Liu W, Li X, Xi Y, Li L. Chromosomal Localization of Genes Conferring Desirable Agronomic Traits from Wheat-*Agropyron cristatum* Disomic Addition Line 5113. *PLoS One*, 2016, 11(11): e0165957
- [20] Zhang Z, Song L, Han H, Zhou S, Zhang J, Yang X, Li X, Liu W, Li L. Physical Localization of a Locus from *Agropyron cristatum* Conferring Resistance to Stripe Rust in Common Wheat. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18(11): 2403
- [21] 陈红新. 普通小麦—冰草四个衍生系的细胞学及分子标记鉴定. 北京: 中国农业科学院, 2016
- [22] Chen H, Han H, Li Q, Zhang J, Lu Y, Yang X, Li X, Liu W, Li L. Identification and genetic analysis of multiple P chromosomes of *Agropyron cristatum* in the background of common wheat. *Journal of Integrative Agriculture*, 2018, 17(8): 1697-1705
- [23] Han F, Gao Z, Yu W, Birchler J A. Minichromosome analysis of chromosome pairing, disjunction, and sister chromatid cohesion in maize. *The Plant Cell*, 2007, 19(12): 3853-3863
- [24] Liu W H, Luan Y, Wang J C, Wang X G, Su J J, Zhang J P, Yang X M, Gao A N, Li L H. Production and identification of wheat-*Agropyron cristatum* (1.4P) alien translocation lines. *Genome*, 2010, 53(6): 472-481
- [25] Fu S, Chen L, Wang Y, Li M, Yang Z, Qiu L, Yan B, Ren Z, Tang Z. Oligonucleotide Probes for ND-FISH Analysis to Identify Rye and Wheat Chromosomes. *Scientific Reports*, 2015, 5: 10552
- [26] Tang Z, Yang Z, Fu S. Oligonucleotides replacing the roles of repetitive sequences pAs1, pSc119.2, pTa-535, pTa71, CCS1, and pAWRC.1 for FISH analysis. *Journal of Applied Genetics*, 2014, 55(3): 313-318
- [27] Zhang J, Liu W, Lu Y, Liu Q, Yang X, Li X, Li L. A resource of large-scale molecular markers for monitoring *Agropyron cristatum* chromatin introgression in wheat background based on transcriptome sequences. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 11942

- [28] 李立会,李秀全. 小麦种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社,2006:9-28
- [29] Jiang J, Friebe B, Gill B S. Recent advances in alien gene transfer in wheat. *Euphytica*, 1993, 73(3):199-212
- [30] Sears E R. The transfer of leaf-rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. New York: Genetics in Plant Breeding, 1956:1-22
- [31] Endo T R, Miller T E, Koebner R M D. Chromosome mutations induced by gametocidal chromosomes in common wheat. Cambridge: Institute of Plant Science Research, 1988:259-265
- [32] Qi L, Friebe B, Peng Z, Gill B S. Homoeologous recombination, chromosome engineering and crop improvement. *Chromosome Research*, 2007, 15(1):3-19
- [33] Friebe B, Jiang J, Raupp W J, McIntosh R A, Gill B S. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests; current status. *Euphytica*, 1996, 91(1):59-87
- [34] Friebe B, Zhang P, Linc G, Gill B S. Robertsonian translocations in wheat arise by centric misdivision of univalents at anaphase I and rejoining of broken centromeres during interkinesis of meiosis II. *Cytogenetic and Genome Research*, 2005, 109(1-3):293-297
- [35] Liu W, Koo D H, Friebe B, Gill B S. A set of *Triticum aestivum*-*Aegilops speltoides* Robertsonian translocation lines. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(12):1-10
- [36] Ardalani S, Mirzaghaderi G, Badakhshan H. A Robertsonian translocation from *Thinopyrum bessarabicum* into bread wheat confers high iron and zinc contents. *Plant Breeding*, 2016, 135(3):286-290
- [37] Rahmatov M, Rouse M N, Nirmala J, Danilova T, Friebe B, Stefenson B J, Johansson E. A new 2DS·2RL Robertsonian translocation transfers stem rust resistance gene *Sr59* into wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(7):1383-1392
- [38] Wang J, Liu Y, Su H, Guo X, Han F. Centromere structure and function analysis in wheat-rye translocation lines. *The Plant Journal*, 2017, 91(2):199-207
- [39] 王秀娟,赵继新,庞玉辉,孙树贵,张军,鲁敏,王亮明,武军,杨群慧,陈新宏. 小麦-华山新麦草 7Ns 异附加系的分子细胞遗传学研究. *麦类作物学报*, 2014, 34(4):454-459
- [40] Sarma D, Knott D R. The transfer of leaf-rust resistance from *Agropyron* to *Triticum* by irradiation. *Genome*, 1966, 8(1):137-143
- [41] Placido D F, Campbell M T, Folsom J J, Cui X, Kruger G R, Baenziger P S, Walia H. Introgression of novel traits from a wild wheat relative improves drought adaptation in wheat. *Plant Physiology*, 2013, 161(4):1806-1819
- [42] Zhang X, Shen X, Hao Y, Cai J, Ohm H W, Kong L. A genetic map of *Lophopyrum ponticum* chromosome 7E, harboring resistance genes to *Fusarium* head blight and leaf rust. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 122(2):263-270
- [43] 张璐璐,陈士强,李海凤,刘慧萍,戴毅,高勇,陈建民. 小麦-长穗偃麦草 7E 抗赤霉病易位系培育. *中国农业科学*, 2016, 49(18):3477-3488
- [44] 陈士强,何震天,张容,王建华,王锦荣,陈建民,陈秀兰. 长穗偃麦草优异基因的染色体定位及应用. *植物遗传资源学报*, 2015, 16(5):1062-1066

欢迎订阅 2019 年《草业科学》

《草业科学》由中国科学技术协会主管、中国草学会和兰州大学草地农业科技学院主办,是面向国内外公开发行的综合性科技期刊。本刊为中文核心期刊、中国科技核心期刊和 CSCD 核心库来源期刊,并被《中国核心期刊(遴选)数据库》、中国科学期刊文献数据库、英国 CABI、《中国期刊网》、《中国学术期刊(光盘版)》、中国科技期刊数据库、《中国生物学文摘》和“中国生物学文献数据库”收录为固定源期刊。2015 年《草业科学》入选第四期(2015-2017)中国科协精品科技期刊工程学术质量提升项目。近年来,《草业科学》相继获得“全国畜牧兽医优秀期刊一等奖”、“全国优秀农业期刊贰等奖”、“中国精品科技期刊”和“中国畜牧兽医精品期刊”等荣誉。

主要刊载国内外草业科学及其相关领域,如畜牧学、作物学、园艺学、生物学、林学、环境工程与科学、经济学和管理学等领域的创新性理论研究、技术开发、成果示范推广等方面的论文、综述、专论和学科前沿动态等。本刊目前主要设有专论、前植物生产层、植物生产层、动物生产层、后生物生产层、基层园地、业界信息等栏目。

月刊,每期定价 20 元,全年 240 元。国内外公开发行,邮发代号 54-51,全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系订阅。

地址:兰州市城关区嘉峪关西路 768 号《草业科学》编辑部

邮编:730020

电话:0931-8912486

传真:0931-8912486

E-mail:cykx@lzu.edu.cn

网址:http://cykx.lzu.edu.cn