

# 一年生簇毛麦基因资源挖掘与利用研究进展

刘 博, 武银玉, 王 敏, 范绍强, 曹亚萍

(山西农业大学小麦研究所, 临汾 041000)

**摘要:** 一年生簇毛麦 (*Dasypyrum villosum* (L.) Candargy) 是普通小麦野生近缘种之一, 也是近年来应用较广泛的小麦遗传资源。簇毛麦在长期进化过程中, 形成了许多可用于小麦遗传改良的重要农艺性状, 包括对非生物和生物胁迫的抗性、优良品质等。本文简述了簇毛麦与普通小麦的同源关系、与小麦属杂交亲和性, 以及将簇毛麦染色体、片段、基因导入普通小麦的有效方法, 综述了簇毛麦对白粉病、纹枯病、条锈病、眼斑病、黄花叶病、全蚀病、胞囊线虫病等病害的抗性基因和对应的染色体, 簇毛麦品质基因 (如: 高赖氨酸含量和多态性贮藏蛋白等) 和簇毛麦耐旱、光周期等其他基因。介绍了簇毛麦抗白粉病基因 *Pm21* 和 *PmV* 在小麦改良和育种中的应用及其巨大价值, 展望了簇毛麦后续研究前景和可能存在的问题。本综述对挖掘与利用簇毛麦有益基因、拓宽小麦遗传资源、加快小麦遗传改良进程以及重要基因功能研究均具有参考价值。

**关键词:** 簇毛麦; 小麦; 基因资源; 遗传育种

## Research Progress on Mining and Utilization of Gene Resources in *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy

LIU Bo, WU Yinyu, WANG Min, FAN Shaoqiang, CAO Yaping

(Wheat Research Institute, Shanxi Agricultural University, Linfen 041000)

**Abstract:** *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy is one of wild relatives of common wheat (*Triticum aestivum* L.). It is also the genetic resources for wheat improvement and has been widely used in recent years. In the long-term evolution process, *D. villosum* evolved many important agronomic traits, such as resistance to abiotic and biotic stresses, excellent quality, which are useful in wheat genetic improvement. This review paper briefly describes the homologous relationship between *D. villosum* and *T. aestivum*, the hybridization affinity with *Triticum*, and the effective methods for introgressing *D. villosum* chromosome disease, chromosome segments and genes into *T. aestivum*. The resistance genes of *D. villosum* to powdery mildew disease, sheath blight disease, stripe rust disease, eye spot disease, yellow mosaic disease, take-all disease, and cyst nematode disease on chromosome, the quality genes (such as : high lysine content and polymorphic storage protein, etc.), the drought tolerance, photoperiod and other genes were also reviewed. The application and great value of powdery mildew resistance genes of *Pm21* and *PmV* in wheat improvement and breeding were introduced. The future research prospects and possible problems on *D. villosum* research were prospected. This review might provide reference for exploring and utilizing the beneficial genes of *D. villosum*, to broaden wheat genetic resources, accelerate the breeding process and functional investigation of important genes.

**Key words:** *Dasypyrum villosum* L.; wheat; gene resource; genetics and breeding

收稿日期: 2023-07-06 修回日期: 2023-08-10 网络出版日期: 2023-11-28

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20230706001>

第一作者研究方向为作物遗传育种, E-mail: bliu@sxau.edu.cn

通信作者: 曹亚萍, 研究方向为作物遗传育种, E-mail: cyping180@163.com

基金项目: 山西省重点研发计划(202102140601001-1); 山西省小麦育种联合攻关(YZGG-02-04); 临汾市重点研发计划(2204)

**Foundation projects:** Key Research and Development Program of Shanxi Province (202102140601001-1); Wheat Breeding Joint Research in Shanxi Province (YZGG-02-04); Key Research and Development Program of Linfen City (2204)

普通小麦(*Triticum aestivum* L.,  $2n=42, AABBDD$ )是人类主要口粮作物之一,在长期演变过程中,由于人工选择导致其遗传基础日趋狭窄,遗传脆弱性逐渐增加。由于现代小麦商业化育种模式和机械化生产方式集中利用少数遗传资源和高产品种,导致育成品种同质化较严重、遗传相似度较高、多样性降低等问题<sup>[1]</sup>。

一年生簇毛麦(*Dasyphyrum villosum* (L.) Candargy, 又名 *Haynaldia villosa* Schur)属于禾本科(Gramineae)小麦族(Triticeae)小麦亚族(Triticinae)簇毛麦属(*Dasyphyrum*)植物,异花授粉,颖脊上有簇生长毛。簇毛麦属包含一年生簇毛麦(*D. villosum*)和多年生簇毛麦(*Dasyphyrum breviaristatum* (Lindb.f.) Frederiksen)。一年生簇毛麦为二倍体( $2n=14, VV$ ),原产于地中海地区的东北部:从法国南部至里海的南欧、西南亚、俄罗斯和高加索地区<sup>[2]</sup>;多年生簇毛麦有二倍体( $2n=14, V^bV^b$ )和四倍体( $2n=28$ , 有争议,多数认为  $V^bV^bV^bV^b$ )两种类型,分布在非洲西北部的阿特拉斯山脉(阿尔及利亚、摩洛哥)和希腊泰格特斯山脉<sup>[3-4]</sup>,其中二倍体分布在摩洛哥和希腊,四倍体大量分布在摩洛哥<sup>[2]</sup>。由于基因组的显著变化,一年生簇毛麦和多年生簇毛麦的基因组分别被命名为V和 $V^b$ <sup>[2,5-7]</sup>。簇毛麦作为小麦的野生近缘植物,由于生存环境复杂,蕴藏着许多对普通小麦改良具有潜在利用价值的性状,如抗白粉病、锈病、全蚀病、眼斑病及梭条花叶病毒病等,还具有耐寒、耐旱、耐盐、分蘖力强、密穗多花、蛋白质含量高许多栽培小麦所需要的优良性状。目前国际上对一年生簇毛麦的研究较为深入,其抗白粉病、抗锈病等基因已在小麦育种中得到广泛应用<sup>[8-11]</sup>。本文综述了一年生簇毛麦的基因资源挖掘与利用研究进展,旨在为其优异基因发掘和在小麦遗传育种中应用提供帮助。

## 1 一年生簇毛麦染色体片段导入小麦的研究

### 1.1 簇毛麦与小麦染色体组的同源关系

簇毛麦染色体1V~7V与小麦染色体第1~7群分别存在部分同源关系。Holloran<sup>[12]</sup>用中国春5B单体( $2n=41$ )与簇毛麦( $2n=14$ )杂交,发现 $2n=27$ (缺失5B染色体)的杂种中染色体配对频率大大高于 $2n=28$ (含5B染色体)的杂种,此外三价体和四价体的出现,为小麦与簇毛麦染色体之间存在部分同源关系提供了细胞学证据。根据染色体N-分带结果,

刘大均等<sup>[13-14]</sup>将簇毛麦染色体进行了初步鉴定,排序为V1~V7;随后,又根据代换补偿性、谷草转氨酶和乙醇脱氢酶同工酶以及RFLP分析结果,修订了簇毛麦与小麦染色体的部分同源关系,原先的V1~V7依次重新标记为1V、6V、5V、7V、3V、4V、2V<sup>[15]</sup>。Qi等<sup>[16]</sup>利用RFLP分子标记,进一步确定了导入小麦背景中的簇毛麦染色体的部分同源群归属。

但是,簇毛麦与小麦亲缘关系较远,簇毛麦V基因组与小麦A、B、D基因组几乎不发生染色体配对与重组,难以通过传统杂交实现基因交流<sup>[5]</sup>。rDNA序列分析结果也表明,V染色体组与小麦染色体组具有较远的部分同源关系<sup>[17-18]</sup>。采用部分同源重组诱导体系诱导簇毛麦与小麦部分同源染色体配对成功率也较低<sup>[12]</sup>。

### 1.2 簇毛麦与小麦属的杂交亲和性

自20世纪以来,许多学者进行过小麦与簇毛麦杂交的研究<sup>[5,9-10]</sup>。根据染色体组成,小麦-簇毛麦双倍体可分为六倍体和八倍体2种类型。McFadden等<sup>[19]</sup>用野生二粒小麦(*Triticum dicoccoides* L.)与簇毛麦杂交,经染色体加倍后获得异源六倍体;Blanco等<sup>[20]</sup>用硬粒小麦(*Triticum durum* Desf.)与簇毛麦合成了硬粒小麦-簇毛麦六倍体;Jan等<sup>[21]</sup>用秋水仙素处理中国春与簇毛麦的 $F_1$ 植株,获得2株育性很差的八倍体植株;傅杰等<sup>[22]</sup>对普通小麦与簇毛麦杂种进行幼胚培养和再生植株加倍,获得了较多的八倍体植株;李浚明等<sup>[23]</sup>用组织培养方法获得育性较高的普通小麦-簇毛麦八倍体,并得到DNA原位杂交的证实<sup>[24]</sup>。然而,不论是六倍体还是八倍体小麦-簇毛麦,都存在籽粒饱满度差、穗轴易折断等不良性状,有些双倍体还具有细胞学不稳定和自交结实率低的特性,尽管如此,这些双倍体已被作为向普通小麦转移簇毛麦有益基因的中间材料来应用。

### 1.3 簇毛麦染色体/片段/基因导入小麦的方法

对簇毛麦种质的研究和利用,主要经历了远缘杂交、双倍体、异附加系或异代换系、易位系4个阶段。簇毛麦有益基因导入小麦,大都是以六倍体或八倍体小簇麦为中间材料,通过杂交、回交、组织培养等途径获得异附加系、异代换系及易位系实现的。目前应用较多的小麦-簇毛麦附加系有Sears等创制的DA1V#1~DA7V#1,南京农业大学培育的DA1V#2~DA7V#2, Lukaszewski等培育的DA1V#3~DA7V#3<sup>[25]</sup>。但是,簇毛麦异附加系或异代换系细胞学不稳定,表型上也存在簇毛麦的许多野生性

状,只有创制易位系才有可能应用于小麦遗传改良。

李义文等<sup>[26]</sup>在观察小麦-簇毛麦杂种的减数分裂过程中,发现后期II有0.82%~1.72%的小麦-簇毛麦自发易位染色体。Zhang等<sup>[27]</sup>将4V(4D)代换系与普通小麦杂交,在后代中选育出抗小麦梭条花叶病的4VS·4DL易位系,并将抗小麦梭条花叶病毒病基因 *Wss1* 定位于4VS。陈孝等<sup>[28]</sup>利用组织培养,将簇毛麦的抗小麦白粉病基因 *Pm21* 以易位系的形式导入到普通小麦。陈全战等<sup>[29-30]</sup>用杀配子染色体(离果山羊草3C染色体)诱导簇毛麦4V、2V染色体与小麦染色体发生易位,得到4VS·4DL、3AS·4VL、4VS·4VL-4AL 3个易位系,2V结构变异系7份,包括纯合缺失系1份(Del 2VS·2VL-),易位系4份,其中纯合易位2份(初步推断为T3DS·2VL, T2VS·7DL)、小片段易位1份(T6BS·6BL-2VS)和中间插入易位1份(T2VS·2VL-W-2VL),等臂染色体1份(2VS·2VS)和单端体1份(Mt2VS)。

由于簇毛麦与小麦染色体间难以实现交换与重组,电离辐射成为诱导小麦-簇毛麦易位系的主要途径。Cao等<sup>[31]</sup>用<sup>60</sup>Co- $\gamma$ 射线照射硬粒小麦-簇毛麦双倍体的花粉,并授粉给普通小麦中国春,在其杂交后代中检测到776条易位染色体,易位诱导频率高达96%。Zhang等<sup>[32]</sup>从前期诱导的小麦-簇毛麦易位系中,筛选出20个易位系,结合GISH/FISH图谱和特异性分子标记,构建了簇毛麦第一张物理图谱。Chen等<sup>[33]</sup>在开花前用<sup>60</sup>Co- $\gamma$ 射线照射T6VS·6AL易位系雌配子,在534株M<sub>1</sub>植株中,有97株含有6VS染色体小片段结构变异,占调查植株总数的18.2%。Zhang等<sup>[34]</sup>用<sup>60</sup>Co- $\gamma$ 射线照射小麦-簇毛麦易位系5VS·5DL的雌配子,创制出6个涉及5VS不同大小片段的纯合易位系,其中小片段易位系5VS-6AS·6AL成为改良小麦软粒品质的重要遗传资源。

## 2 导入小麦的簇毛麦重要基因

### 2.1 抗病基因

根据前人研究结果,总结了簇毛麦在生境压力和自然选择下保留的一些重要抗病基因(表1),共计21个。其中抗白粉病基因15个,抗秆锈病基因2个,抗条锈病基因2个,抗眼斑病基因1个,抗黄花叶病基因1个。可以看出,目前发现的簇毛麦抗病基因主要集中在抗白粉病、抗锈病上,为克服小麦生产中面临的重大病害提供了巨大帮助。其中应

用最广泛、影响力最大的是抗白粉病基因 *Pm21*,对中国所有白粉病菌生理小种及欧洲总共120个小种都表现出很高抗性,显著减病增产、节本增收,产生了巨大的经济效益和生态效益。

表1 簇毛麦的抗病基因及其染色体定位

Table 1 Disease-resistant genes and it's chromosome location of *D. villosum*

染色体 Chromosome	基因 Gene	抗病性 Disease resistance	参考文献 Reference
1VS#5	<i>Pm67</i>	抗白粉病	[35]
1VS	<i>Pm1V</i>	抗白粉病	[36]
2V	<i>SrTA10276-2V</i>	抗秆锈病	[37]
2VL#5	<i>Pm62</i>	抗白粉病	[38]
3V	<i>YrCD-3</i>	抗条锈病	[39-40]
4V	<i>PchDv</i>	抗眼斑病	[41]
4VS	<i>Wss1</i>	抗黄花叶病	[41]
5V	<i>LecRK-V</i>	抗白粉病	[42]
5VL	<i>PDI-V</i>	抗白粉病	[43]
5VS	<i>Yr5V</i>	抗条锈病	[44]
5VS	<i>Pm5V</i>	抗白粉病	[44]
5VS	<i>Pm55</i>	抗白粉病	[45]
6VS#2	<i>Pm21/PmV</i>	抗白粉病	[46]
6VL#3	<i>Sr52</i>	抗秆锈病	[47]
6VS#4	<i>DvLox</i>	抗白粉病	[48]
6VS#4	<i>Pm21#4</i>	抗白粉病	[48]
6VS#4	<i>Pm21#4-H</i>	抗白粉病	[48]
6VL	<i>CMPG1-V</i>	抗白粉病	[49]
6VS	<i>Stpk-V</i>	抗白粉病	[43]
6VS	<i>NLRI-V</i>	抗白粉病	[50]
6VS#4	<i>PmV/PmV-can</i>	抗白粉病	[51]

1VS#5: 1为染色体序号,V为染色体组,S为染色体短臂,#5为簇毛麦来源或编号;L:染色体长臂;以此类推

1VS#5 : 1 is the chromosome number , V is the genome , S is the short arm of chromosome , and #5 is the source or accession of *D. villosa*; L: Long arm of chromosome ; And so on

此外,簇毛麦2VL抗纹枯病<sup>[52]</sup>,4VS抗全蚀病<sup>[41]</sup>,6V抗瘿螨<sup>[53]</sup>,6VL抗胞囊线虫病<sup>[54]</sup>,E3泛素连接酶蛋白CMPG1-V的互作蛋白MYB25-V抗白粉病<sup>[55]</sup>。簇毛麦的一些差异表达蛋白也与防御和应激有关,如锌指蛋白家族、PR1等,需要进一步研究<sup>[8]</sup>。

### 2.2 品质基因

簇毛麦在小麦品质改良方面具有重要应用价



值。刘大钧等<sup>[9]</sup>研究表明,簇毛麦与硬粒小麦-簇毛麦双倍体的蛋白质含量分别为25.99%和21.79%、赖氨酸含量分别为0.63%和0.59%,而对照品种宁麦8号的蛋白质和赖氨酸含量分别为13.44%和0.38%,表明簇毛麦籽粒蛋白质和赖氨酸含量均高。De等<sup>[11]</sup>研究表明,普通小麦-簇毛麦1V染色体异代换系和异附加系均具有较高的蛋白质含量和沉降值,可为小麦品质改良提供优异外源基因。

张瑞奇<sup>[56]</sup>分析了小麦-簇毛麦易位系T5VS·5DL的籽粒硬度,表明5VS上存在可用于调节胚乳质地的软质基因,对弱筋小麦品质有正向效应,是软粒小麦改良的优异基因资源。

簇毛麦的高分子量麦谷蛋白亚基(HMW-GS) *Glu-V1* 与小麦的 *Glu-A1*、*Glu-B1* 和 *Glu-D1* 具有相似的分子量,均由第一部分同源群染色体所编码,不同的是,小麦的麦谷蛋白亚基位于第一部分同源群染色体长臂,而簇毛麦的麦谷蛋白亚基位于1V染色体短臂。Kozub等<sup>[57]</sup>研究了2个簇毛麦种群种子贮藏蛋白的变化,利用聚丙烯酰胺凝胶电泳分析 *Glu-V1* 位点编码的高分子量谷蛋白亚基,发现了8个 *Glu-V1* 等位基因。

簇毛麦醇溶蛋白酸性聚丙烯酰胺凝胶电泳图谱在 $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $\gamma$ 区均有特征带,簇毛麦醇溶蛋白 *Gli-V1*、*Gli-V2*、*Gli-V3* 三个基因分别位于1VS、6VS和4VL上,这3个位点分别编码7个、2个、2个Gli亚基。周佳雯<sup>[58]</sup>将控制 $\alpha$ -醇溶蛋白的基因定位于4VL顶端且位于标记CINAU1981和CINAU1232之间。刘皋芃等<sup>[59]</sup>利用酸性聚丙烯酰胺凝胶电泳、十二烷基硫酸钠聚丙烯酰胺凝胶电泳和高效毛细管电泳技术对12个易位系及7个附加系的贮藏蛋白进行鉴定,将簇毛麦的1个 $\omega$ -醇溶蛋白基因定位于1VL。

杨璐<sup>[60]</sup>以簇毛麦(TA10231)和普通小麦中国春(CS)籽粒为材料,进行蛋白质组学分析,鉴定到883个差异表达蛋白,主要定位在叶绿体(32.05%)、细胞质(25.82%)、细胞外基质(12.91%)和细胞核(12.34%);随后利用GO、COG、KEGG注释到102个差异表达蛋白,其中涉及优异品质形成的相关蛋白11个,有6个(P04729、P16315、A0A341NUN0、A0A341NX54、W5AMP7、Q8W3V5)在品质形成代谢途径中发挥关键作用。

综上所述,簇毛麦籽粒蛋白质含量高,并具有较高的赖氨酸含量,其贮藏蛋白位点具有多态性,可有效改良小麦品质,有望成为当前小麦品质育种产生突破性进展的宝贵资源。

## 2.3 其他基因

小麦-簇毛麦易位系T5DL·5V#3S(TA5638)具有较强的耐旱性,其耐旱机制与根系相关,可用于根系构型、抗旱性分子遗传机制研究和抗旱育种<sup>[61]</sup>。

*Dwarf53* (*D53*)基因可调节腋芽活性、茎生长、根系分枝等生理过程。Mikhail等<sup>[62]</sup>分离并测序了不同来源簇毛麦*D53*基因的同源序列,发现大量等位变异,开发了1个共显性分子标记,并将*D53*基因定位于5VL上。

颖壳脊上长刚毛是簇毛麦的典型特征,该性状的基因位于2V染色体,在小麦遗传背景中优势表达。Zhang等<sup>[63]</sup>将控制颖壳刚毛长度性状的基因*Bgr-V1*定位于2VS的FL 0~0.33区段。利用荧光原位杂交和分子标记相结合,鉴定出一个具有良好植株活力和完全育性的小麦-簇毛麦易位系T2VS·2DL (NAU422),与轮回亲本CS和其他3个易位系相比,T2VS·2DL易位系具有更长的穗子、更多的小穗数和更多的穗粒数,表明簇毛麦2VS染色体携带产量相关基因。

光周期反应是小麦重要的生理性状,主要受3个主效基因*Ppd-D1*、*Ppd-B1*和*Ppd-A1*控制,位于小麦第2群染色体的短臂上,影响幼穗发育、抽穗期、株高和穗长<sup>[64]</sup>。基于作物共线性关系,利用大麦光周期反应基因*Ppd-H1*的专化标记XHvF11对6个2V异染色体系进行扩增,将簇毛麦的光周期反应基因*Ppd-V1*定位于2VS的FL 0.33~0.53区段<sup>[63]</sup>。

## 3 簇毛麦抗白粉病基因在小麦改良中的应用

### 3.1 抗白粉病基因*Pm21*的应用

簇毛麦6VS上的*Pm21*是目前抗谱最广、抗性最强的白粉病抗性基因,同时其载体6VS·6AL易位系未发现明显不利连锁性状,被广泛应用于小麦新品种选育。据南京农业大学统计:以小麦-簇毛麦6VS·6AL易位系为亲本,国内育种单位已先后选育40余个抗病、高产新品种(表2)。截至2012年,育成品种累计推广面积366.7万hm<sup>2</sup>,增产14.88亿kg,增收25.489亿元,种植抗病新品种,还可少用或不用农药,节约成本6.334亿元。共创社会效益31.823亿元,生态效益显著(<https://nx.njau.edu.cn/info/1164/3495.htm>)。簇毛麦抗白粉病基因*Pm21*的发现与应用,成为簇毛麦基因资源挖掘和利用的典范。

表 2 含有 *Pm21* 基因的部分小麦品种Table 2 Part of wheat varieties contining *Pm21* gene

省份 Province	品种(审定编号) Varieties(approval number)
江苏 Jiangsu	南农 9918(苏审麦 200204)、扬麦 5 号(苏种审字第 70 号,GS02005-1990)、扬麦 15(苏审麦 200502)、扬麦 18(皖麦 2008001、苏审麦 200901、浙审麦 2011001、沪农品审小麦 2013 第 004 号)、扬麦 158(浙品审字第 181 号、GS02001-1997)
四川 Sichuan	内麦 8 号(川审麦 2003003、黔引麦 2007001)、内麦 9 号(川审麦 2004005、国审麦 2006001)、内麦 10 号(国审麦 2006001)、内麦 11 号(国审麦 2006001)、内麦 836(国审麦 2008001)、蜀麦 375(川审麦 2007005)、蜀麦 482(川审麦 2008004)、绵麦 185(川审麦 2008005)、绵麦 228(川审麦 2011001)、绵麦 37(川审麦 2004002)、绵麦 42(川审麦 2006002)
河北 Hebei	石麦 14(冀审麦 2004005 号)、石麦 15(冀审麦 2005003、冀审麦 2007009、国审麦 2007017、国审麦 2009025、津审麦 2010001、冀审麦 2011005)、金禾 9123(国审麦 2008012、国审麦 2012008)
陕西 Shaanxi	远丰 175(陕审麦 2005006)
河南 Henan	中育 9 号(豫审麦 2004020)
甘肃 Gansu	兰天 17(甘审麦 20050011)、兰天 24(甘审麦 2009014)、中梁 29(甘审麦 2009013)
云南 Yunnan	云麦 52 号(滇审麦 200704)、云杂 5 号(滇审麦 200401)
贵州 Guizhou	贵农 18(黔审麦 2007003)、贵农 19 号(黔审麦 2007004)、贵农 7 号、安麦 7 号(黔审麦 2010004)、贵农 25(黔审麦 2008002)、贵农 26(黔审麦 2008003)、黔麦 19 号(黔审麦 2011002)、丰优 8 号(黔审麦 2007008)、丰优 9 号(黔审麦 2008001)、丰优 10 号(黔审麦 2010003)、兴育 823

为了消除 6VS 整臂易位系携带的遗传累赘,育种家们进行了 *Pm21* 基因的应用研究。Chen 等<sup>[65]</sup>用 <sup>60</sup>Co- $\gamma$  射线照射 6VS·6AL 易位系雌配子,后代经 GISH 检测,结合白粉病混合菌种幼苗接种鉴定,筛选出 2 个携带 *Pm21* 基因的小片段纯合易位系 T1AS·1AL-6VS 和 T4BS·4BL-6VS,均高抗白粉病,目前这 2 个小片段易位已经通过回交转育到优良小麦遗传背景中,并提供给育种家利用。张蓝月等<sup>[66]</sup>利用 *ph1b* 诱导 6VS·6AS 部分同源重组,形成含 *Pm21* 基因的初级易位系 6VS-6AS·6AL 和 6AS-6VS·6AL,进而创制了 1 个含 *Pm21* 基因的 6VS 片段大幅减小的 6AS-6VS-6AS·6AL 次级易位系,为 *Pm21* 基因的进一步应用奠定了材料基础。

### 3.2 抗白粉病基因 *PmV* 的应用

小麦-簇毛麦 6VS·6DL 易位系与 6VS·6AL 易位系的簇毛麦来源不同,其携带的抗白粉病基因被命名为 *PmV*,是 *Pm21* 的等位基因<sup>[41]</sup>,其传递率要明显低于 T6VS·6AL 易位系。以 6VS/6DL 为亲本育成品种很少,正式报道的只有扬麦 22(国审麦 2012004),由江苏里下河地区农业科学研究所培育<sup>[67]</sup>,经鉴定,扬麦 22 高抗白粉病。

## 4 问题与展望

利用抗病基因,培育抗病品种,是目前公认的解决小麦白粉病的根本途径。簇毛麦是小麦改良和遗传育种研究的宝贵资源,国内率先发现簇毛麦

高抗小麦白粉病,通过物理辐射,结合外源抗性追踪、分子原位杂交、染色体分带、非整倍体分析和分子标记等技术,将其抗性基因 *Pm21* 成功转移进栽培小麦,育成了一批抗白粉病品种。迄今已通过染色体工程创造出多个含 *Pm21* 基因且易于利用的小片段易位系<sup>[65-66]</sup>,广泛应用于育种研究,对减少小麦因白粉病造成的产量损失、减少化学农药用量均具有重要意义。但需要注意的是,根据植物-病原协同进化观点,单一 *Pm21* 高抗(免疫)基因的广泛和大量应用,可能会引起小麦白粉病菌加速变异,存在抗性下降和丧失的风险,需要不断发掘和利用新的抗源和基因,进行基因聚合,通过合理布局和轮换抗性基因,延长抗性基因使用寿命,预防病害系统性暴发。

除了抗病性,簇毛麦还具备抗虫、优质、耐旱等特性,各种有利于小麦改良的性状正在被陆续发现。需要重视对簇毛麦各种优异基因的发掘、鉴定和利用,对优异性状的调控机理和相关机制进行解析和探索,将优异基因应用于品种改良和生产实践。

与普通小麦的异源六倍体基因组相比,簇毛麦遗传信息和结构相对简单,对簇毛麦全基因组信息的获取和解析还需要加强研究,为更好利用簇毛麦进行小麦改良提供支持。无遗传累赘的小麦-簇毛麦易位系的创制与应用,仍是今后小麦育种材料创新与新品种培育的重要发力点<sup>[68-71]</sup>。

## 参考文献

- [1] 白彦明, 李龙, 王绘艳, 柳玉平, 王景一, 毛新国, 昌小平, 孙黛珍, 景蕊莲. 蚂蚱麦和小白麦衍生系的遗传多样性分析. 作物学报, 2019, 45(10): 1468-1477  
Bai Y M, Li L, Wang H Y, Liu Y P, Wang J Y, Mao X G, Chang X P, Sun D Z, Jing R L. Genetic diversity assessment in derivative offspring of Mazhamai and Xiaobaimai wheat. Acta Agronomica Sinica, 2019, 45(10): 1468-1477
- [2] Gradzielewska A. The genus *Dasypyrum*-part 1. The taxonomy and relationships within *Dasypyrum* and with *Triticeae* species. Euphytica, 2006, 152: 429-440
- [3] Ohta S, Koto M, Osada T, Matsuyama A, Furuta Y. Rediscovery of a diploid cytotype of *Dasypyrum breviaristatum* in Morocco. Genetic Resources and Crop Evolution, 2002, 49(3): 305-312
- [4] Sarkar P. A new diploid form of *Haynaldia hordeacea* Hack. Wheat Information Service, 1957, 6: 22
- [5] Sears E R. Addition of the genome of *Haynaldia villosa* to *Triticum aestivum*. American Journal of Botany, 1953, 40: 168-174
- [6] Frederiksen S. Taxonomic studies in *Dasypyrum* (Poaceae). Nordic Journal of Botany, 1991, 11(2): 135-142
- [7] Liu C, Li G R, Sehgal S K, Jia J Q, Yang Z J, Friebe B, Gill B. Genome relationships in the genus *Dasypyrum*: Evidence from molecular phylogenetic analysis and in situ hybridization. Plant Systematics and Evolution, 2010, 288(3-4): 149-156
- [8] Wang G Y, Li X Y, Dong J, Jin R, Yang L, Huo L H, Chen L M, Zhao W C, Gao X. Proteomics unravels new candidate genes of *Dasypyrum villosum* for improving wheat quality. Journal of Proteomics, 2021, 245: 104292
- [9] 刘大钧, 陈佩度, 吴沛良, 王耀南, 邱伯行, 王苏玲. 硬粒小麦-簇毛麦双二倍体. 作物学报, 1986, 12(3): 155-162  
Liu D J, Chen P D, Wu P L, Wang Y N, Qiu B X, Wang S L. *Triticum durum*-*Haynaldia villosa* amphidiploid. Acta Agronomica Sinica, 1986(3): 155-162
- [10] Sando W J. Intergeneric hybrids of *Triticum* and *Secale* with *Haynaldia villosa*. Journal of Agricultural Research, 1935, 51: 759-800
- [11] De P C, Snidaro D, Ciaffi M, Vittori D, Ciofo A, Cenci A, Tanzarella O A, Qualset C O, Mugnozga G T. Introgression of *Dasypyrum villosum* chromatin into common wheat improves grain protein quality. Euphytica, 2001, 117: 67-75
- [12] Holloran G M. Paring between *Triticum aestivum* and *Haynaldia villosa* chromosome. Journal of Heredity, 1966, 57: 233-235
- [13] 刘大钧, 陈佩度, 裴广铮, 王耀南. 将簇毛麦种质转移给小麦的研究. 遗传学报, 1983, 10(2): 103-113  
Liu D J, Chen P D, Pei G Z, Wang Y N. Studies on transfer of genetic material from *Haynaldia villosa* to *Triticum aestivum*. Acta Genetica Sinica, 1983, 10(2): 103-113
- [14] 刘大钧, 陈佩度. 簇毛麦和硬粒小麦-簇毛麦双二倍体的N-分带. 遗传学报, 1984, 11(2): 106-108  
Liu D J, Chen P D. N-banding in *Haynaldia villosa* and *Triticum durum*-*H. villosa* amphidiploid. Acta Genetica Sinica, 1984, 11(2): 106-108
- [15] Liu D J, Chen P D, Raupp W J. Determination of homoeologous groups of *Haynaldia villosa* chromosomes// Xin Z Y. Proceedings of 8th International Wheat Genetics Symposium. Beijing: China Agricultural Sciencetech Press, 1993: 181-185
- [16] Qi L L, Chen P D, Liu D J, Gill B S. Homoeologous relationships of *Haynaldia villosa* chromosomes with those of *Triticum aestivum* as revealed by RFLP analysis. Genes Genetic Systems, 1999, 74: 77-82
- [17] Monte J V, McIntyre C L, Gustafson J P. Analysis of phylogenetic relationships in the *Triticeae* tribe using RFLPs. Theoretical and Applied Genetics, 1993, 86: 649-665
- [18] Hsiao C, Chatterton N J, Asay K H, Jensen K B. Phylogenetic relationships of the monogenomic species of the wheat tribe, *Triticeae* (Poaceae), inferred from nuclear rDNA (internal transcribed spacer) sequences. Genome, 1995, 38(2): 211-223
- [19] McFadden E S, Sears E R. The genome approach in radical wheat breeding. Journal of the American Society of Agronomy, 1947, 39: 1011-1026
- [20] Blanco A, Orecchia C, Simeone R. Cytology, morphology and fertility of the amphiploid *Triticum durum* Desf. × *Haynaldia villosa* (L.) Schur// Sakamoto S. Proceedings of 6th International Wheat Genetics Symposium. Kyoto: Kyoto University, 1984: 205-211
- [21] Jan C C, De Pace C, McGuire P E, Qualset C O. Hybrids and amphiploids of *Triticum aestivum* L. and *T. turgidum* L. with *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy. Plant Breeding, 1986, 96: 97-106
- [22] 傅杰, 陈淑阳, 张安静. 普通小麦与簇毛麦双二倍体的合成、育性及细胞遗传学研究. 遗传学报, 1989, 16(5): 348-356  
Fu J, Chen S Y, Zhang A J. Research on synthesis, fertility and cytogenetics of *Triticum aestivum* and *Haynaldia villosa* amphidiploid (AABBDDVV). Acta Genetica Sinica, 1989, 16(5): 348-356
- [23] 李浚明, 杨作民, 田慧琴, 黄放, 耿平田. 普通小麦与簇毛麦属间杂种体细胞无性系的建立及双二倍体的合成. 遗传, 1991, 13(1): 1-3  
Li J M, Yang Z M, Tian H Q, Huang F, Geng P T. Somatic cell clone establishment and amphiploid synthesis of *Triticum aestivum* × *Haynaldia villosa* intergeneric hybrid. Hereditas, 1991, 13(1): 1-3
- [24] 钟少斌, 张德玉, 李浩兵, 姚景侠. 小麦-簇毛麦杂种染色体的DNA原位杂交研究. 江苏农学院学报, 1994, 15(3): 6-8  
Zhong S B, Zhang D Y, Li H B, Yao J X. DNA in situ hybridization analysis of hybrids between common wheat and *Haynaldia villosa*. Journal of Jiangsu Agricultural College, 1994, 15(3): 6-8
- [25] 刘畅, 李仕金, 王轲, 叶兴国, 林志珊. 簇毛麦6VS特异转录序



- 列 *P21461* 及 *P33259* 的获得及其分子标记在鉴定小麦-簇毛麦抗白粉病育种材料中的应用. 作物学报, 2017, 43 (7): 983-992
- Liu C, Li S J, Wang K, Ye X G, Lin Z S. Developing of specific transcription sequences *P21461* and *P33259* on *Dasyphyrum villosum* 6VS and application of molecular markers in identifying Wheat-*D. villosum* breeding materials with powdery mildew resistance. Acta Agronomica Sinica, 2017, 43 (7): 983-992
- [26] 李义文, 李洪杰, 梁辉, 唐顺学, 贾双娥, 沈天民, 李振声, 贾旭. 荧光原位杂交分析小麦-簇毛麦杂种减数分裂与染色体易位. 遗传学报, 2000, 27 (4): 317-324
- Li Y W, Li H J, Liang H, Tang S X, Jia S E, Shen T M, Li Z S, Jia X. Fluorescence *in situ* hybridization applied to the meiotic analysis and spontaneous chromosome translocation in the pollen mother cells of hybrids of *Triticum-Haynaldia*. Acta Genetica Sinica, 2000, 27 (4): 317-324
- [27] Zhang Q, Li Q, Wang X, Wang H, Lang S, Wang Y, Wang S, Chen P, Liu D. Development and characterization of a *Triticum aestivum-Haynaldia villosa* translocation line T4VS·4DL conferring resistance to wheat spindle streak mosaic virus. Euphytica, 2005, 145, 317-320
- [28] 陈孝, 徐惠君, 杜丽璞, 尚立民, 韩彬, 施爱农, 肖世和. 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. 中国农业科学, 1996, 29 (5): 2-8
- Chen X, Xu H J, Du L P, Shang L M, Han B, Shi A N, Xiao S H. Transfer of gene resistant to powdery mildew from *H. villosa* to common wheat by tissue culture. Scientia Agricultura Sinica, 1996, 29 (5): 2-8
- [29] 陈全战, 王官锋, 陈华锋, 陈佩度. 普通小麦-簇毛麦易位系 T4VS·4VL-4AL 的选育与鉴定. 作物学报, 2007, 33 (6): 871-877
- Chen Q Z, Wang G F, Chen H F, Chen P D. Development and characterization of *Triticum aestivum-Haynaldia villosa* translocation line T4VS·4VL-4AL. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33 (6): 871-877
- [30] 陈全战, 曹爱忠, 元增军, 张伟, 陈佩度. 利用离果山羊草 3C 染色体诱导簇毛麦 2V 染色体结构变异. 中国农业科学, 2008, 41 (2): 362-369
- Chen Q Z, Cao A Z, Qi Z J, Zhang W, Chen P D. Structural change of 2V chromosome of *Haynaldia villosa* induced by gametocidal chromosome 3C of *Aegilops triuncialis*. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41 (2): 362-369
- [31] Cao Y P, Bie T D, Wang X E, Chen P D. Induction and transmission of wheat-*Haynaldia villosa* chromosomal translocations. Journal of Genetics and Genomics, 2009, 36: 313-320
- [32] Zhang R, Yao R, Sun D, Sun B, Feng Y, Zhang W, Zhang M. Development of V chromosome alterations and physical mapping of molecular markers specific to *Dasyphyrum villosum*. Molecular Breeding, 2017, 37: 67
- [33] Chen S W, Chen P D, Wang X E. Inducement of chromosome translocation with small alien segments by irradiating mature female gametes of the whole arm translocation line. Science in China Series C: Life Sciences, 2008, 51(4): 346-352
- [34] Zhang R, Wang X, Chen P. Molecular and cytogenetic characterization of a small alien-segment translocation line carrying the softness genes of *Haynaldia villosa*. Genome, 2012, 55: 639-646
- [35] Zhang R Q, Xiong C X, Mu H Q, Yao R N, Meng X R, Kong L N, Xing L P, Wu J Z, Feng Y G, Cao A Z. *Pm67*, a new powdery mildew resistance gene transferred from *Dasyphyrum villosum* chromosome 1V to common wheat (*Triticum aestivum* L.). The Crop Journal, 2021, 9 (4): 882-888
- [36] 姚若男. 簇毛麦遗传连锁图谱构建及其 1V 染色体上抗小麦白粉病基因发掘. 南京: 南京农业大学, 2019
- Yao R N. Contraction of *Dasyphyrum villosum* genetic map and characterization of a novel wheat powdery mildew resistant gene located on the short arm of chromosome 1V. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2019
- [37] Kaori A, Vandhana K, Sheri R, Matthew N R, Tatiana D, Bernd F, Deven S, Michael O P. Introgression of a novel Ug99-effective stem rust resistance gene into wheat and development of *Dasyphyrum villosum* chromosome-specific markers via genotyping-by-sequencing (GBS). Plant Disease, 2019, 103(6): 1068-1074
- [38] Zhang R Q, Fan Y L, Kong L N, Wang Z J, Wu J Z. *Pm62*, an adult-plant powdery mildew resistance gene introgressed from *Dasyphyrum villosum* chromosome arm 2VL into wheat. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 131(12): 2613-2620
- [39] 张洁, 蒋云, 郭元林, 王颖, 杨燕, 李小燕, 邓自圆, 邓光兵, 宣朴, 龙海. 簇毛麦 3V 染色体在不同小麦遗传背景下的传递. 植物遗传资源学报, 2021, 22(5): 1355-1364
- Zhang J, Jiang Y, Guo Y L, Wang Y, Yang Y, Li X Y, Deng Z Y, Deng G B, Xuan P, Long H. Transmission of 3V chromosome from *Dasyphyrum villosum* in different genetic backgrounds of common wheat. Journal of Plant Genetic Resources, 2021, 22(5): 1355-1364
- [40] 张洁, 蒋云, 郭元林, 王颖, 邓光兵, 宣朴, 龙海. 普通小麦川麦 60-簇毛麦 3V(3D) 代换系的分子细胞学鉴定. 麦类作物学报, 2022, 42(2): 139-146
- Zhang J, Jiang Y, Guo Y L, Wang Y, Deng G B, Xuan P, Long H. Molecular and cytological identification of common wheat Chuanmai 60-*Dasyphyrum villosum* 3V(3D) substitution line. Journal of Triticeae Crops, 2022, 42(2): 139-146
- [41] 贾琪. 普通小麦-簇毛麦 4V 染色体结构变异体的选育. 南京: 南京农业大学, 2014
- Jia Q. The development and characteristic chromosome translocation between wheat and *Haynaldia villosa*. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2014
- [42] 王宗宽. 簇毛麦抗病相关基因 *ToxABP1-V* 和 *LecRK-V* 的克隆及作用机制解析. 南京: 南京农业大学, 2017
- Wang Z K. Cloning and mechanism analysis of disease

- resistance related genes *ToxABPI-V* and *LecRK-V* in *Haynaldia villosa*. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2017
- [43] Faheem M, Li Y B, Arshad M, Cheng J Y, Zhao J, Wang Z K, Xiao J, Wang H Y, Cao A Z, Xing L P, Yu F F, Zhang R Q, Xie Q, Wang X E. A disulphide isomerase gene (*PDI-V*) from *Haynaldia villosa* contributes to powdery mildew resistance in common wheat. *Scientific Reports*, 2016, 6: 24227
- [44] Zhang R, Lu C, Meng X, Fan Y, Du J, Liu R, Feng Y, Xing L, Capal P, Holusova K, Dolezel J, Wang Y, Mu H, Sun B, Hou F, Yao R, Xiong C, Wang Y, Chen P, Cao A. Fine mapping of powdery mildew and stripe rust resistance genes *Pm5V/Yr5V* transferred from *Dasypyrum villosum* into wheat without yield penalty. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(10): 3629-3642
- [45] 付必胜, 孟祥如, 刘润然, 卢春甜, 闫润娟, 张巧凤, 郭炜, 蔡瑾, 刘彩云, 张瑞奇, 吴纪中. 簇毛麦 5VS 染色体臂特异分子标记开发与遗传效应分析. *植物遗传资源学报*, 2022, 23(1): 195-208
- Fu B S, Meng X R, Liu R R, Lu C T, Yan L J, Zhang Q F, Guo W, Cai J, Liu C Y, Zhang R Q, Wu J Z. Development of molecular markers specific to 5VS chromosome arm of *Dasypyrum villosum* and their genetic effects in common wheat. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2022, 23 (1) : 195-208
- [46] Zhang X, Wang W, Liu C, Zhu S, Gao H, Xu H, Zhang L, Song J, Song W, Liu K, He H, Ma P. Diagnostic KASP markers of wheat broad-spectrum bowdery mildew resistance genes *Pm21*, *PmV* and *Pm12* developed for high throughput marker-assisted selection. *Plant Disease*, 2021, 105 (10) : 2844-2850
- [47] Li H H, Dong Z J, Ma C, Tian X B, Qi Z J, Wu N, Bernd F, Xiang Z G, Xia Q, Liu W X, Li T Y. Physical mapping of stem rust resistance gene *Sr52* from *Dasypyrum villosum* based on *ph1b*-induced homoeologous recombination. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(19): 4887
- [48] Li S J, Jia Z M, Wang K, Du L P, Li H J, Lin Z S, Ye X Y. Screening and functional characterization of candidate resistance genes to powdery mildew from *Dasypyrum villosum*# 4 in a wheat line Pm97033. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(11): 3067-3083
- [49] 祝燕飞. 簇毛麦 *CMPG1-V* 基因抗白粉病作用机制的分析. 南京: 南京农业大学, 2015
- Zhu Y F. Mechanism analysis of powdery mildew resistance of *CMPG1-V* from *Haynaldia villosa* L.. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2015
- [50] Xing L P, Hu P, Liu J Q, Cui C F, Wang H, Di Z C, Zhou S, Xu J F, Gao L, Huang Z P, Cao A Z. *NLRI-V*, a CC-NBS-LRR encoding gene, is a potential candidate gene of the wheat powdery mildew resistance gene *Pm21*. *Molecular Plant*, 2018, 11(6): 874-878
- [51] Zhao R H, Liu B L, Jiang Z N, Chen T T, Wang L, Ji Y Y, Hu Z B, He H G, Bie T D. Comparative analysis of genetic effects of wheat-*Dasypyrum villosum* translocations T6V#2S·6AL and T6V#4S·6DL. *Plant Breeding*, 2019, 138: 503-512
- [52] 孙大飞. “Soru#1×Naxos” RIL 群体抗小麦纹枯病 QTL 定位及簇毛麦抗纹枯病基因发掘. 南京: 南京农业大学, 2019
- Sun D F. Mapping the QTL of resistance to sharp eyespot resistance genes in RIL population of “Soru#1×Naxos” and discovery of sharp eyespot resistance genes in *Dasypyrum villosum*. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2019
- [53] Chen Q, Conner R L, Laroche A. Molecular characterization of *Haynaldia villosa* chromatin in wheat lines carrying resistance to wheat curl mite colonization. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 93: 679-684
- [54] 张佳佳, 袁虹霞, 张瑞奇, 邢小萍, 代君丽, 牛吉山, 李洪连, 陈佩度. 普通小麦-簇毛麦种质对非利普孢囊线虫的抗性分析. *作物学报*, 2012, 38(11): 1969-1976
- Zhang J J, Yuan H X, Zhang R Q, Xing X P, Dai J L, Niu J S, Li H L, Chen P D. Analysis of resistance to *Heterodera filipjevi* in *Triticum aestivum*-*Dasypyrum villosum* germplasm. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(11): 1969-1976
- [55] 张恒, 陈怡名, 张旭, 牛影, 赵佳, 吴承云, 郝永利, 孙丽, 王海燕, 肖进, 王秀娥. 白粉菌诱导簇毛麦叶片酵母双杂文库构建及 *CMPG1-V* 候选互作蛋白筛选. *南京农业大学学报*, 2020, 43(4): 594-604
- Zhang H, Chen Y M, Zhang X, Niu Y, Zhao J, Wu C Y, Hao Y L, Sun L, Wang H Y, Xiao J, Wang X E. Construction of yeast two-hybrid cDNA library of *Haynaldia villosa* leaves induced by *Blumeria graminis* f. sp. tritici and candidate interaction protein screening for *CMPG1-V*. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2020, 43(4): 594-604
- [56] 张瑞奇. 簇毛麦籽粒硬度基因和贮藏蛋白基因的染色体定位及易位系选育. 南京: 南京农业大学, 2010
- Zhang R Q. Chromosome location of genes for hardness locus and storage proteins in *H. villosa* and creation the translocation lines. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2010
- [57] Kozub N O, Sozinova O I, Blume Y B. Variation of storage proteins in crimean populations of *Dasypyrum villosum*. *Cytology and Genetics*, 2020, 54(2): 91-95
- [58] 周佳雯. 普通小麦-簇毛麦 3V 染色体结构变异体的创制和鉴定及 4VL 染色体上醇溶蛋白亚基的物理定位. 南京: 南京农业大学, 2020
- Zhou J W. Development of wheat-*H. villosa* 3V chromosome structural aberrations and physical localization of gliadin subunits on wheats-*H. villosa* 4VL chromosome. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2020
- [59] 刘皋芑, 高翔, 杨明明, 赵万春, 董剑, 石引刚, 陈良国. 小麦-簇毛麦易位系中贮藏蛋白的鉴定及分析. *西北农业学报*, 2016, 25(9): 1304-1310
- Liu G P, Gao X, Yang M M, Zhao W C, Dong J, Shi Y G, Chen L G. Identification and analysis of storage protein in Chinese spring (CS) -*Dasypyrum villosa* translocation lines. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2016, 25(9) : 1304-1310



- [60] 杨璐. 簇毛麦储藏蛋白鉴定与染色体定位. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020  
Yang L. Study on identification and chromosome location of *Dasyphyrum villosum* storage protein. Yangling: Northwest A&F University, 2020
- [61] Djanaguiraman M, Prasad P V, Kumari J, Sehgal S K, Friebe B, Dalovic I G, Chen Y, Siddique K H M, Bill B S. Alien chromosome segment from *Aegilops speltoides* or *Dasyphyrum villosum* increases drought tolerance in wheat via profuse and deep root system. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 242
- [62] Mikhail B, Chernook A, Kroupin P Y, Karlov G, Divashuk M G. Molecular characterization of the *Dwarf53* gene homolog in *Dasyphyrum villosum*. *Plants*, 2020, 9(2): 186
- [63] Zhang R Q, Hou F, Feng Y G, Zhang W, Zhang M Y, Chen P D. Characterization of a *Triticum aestivum*-*Dasyphyrum villosum* T2VS·2DL translocation line expressing a longer spike and more kernels traits. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128: 2415-2425
- [64] 王一钊, 刘玉秀, 孟天琪, 魏仕, 张正茂. 小麦温光发育及相关基因研究进展. 麦类作物学报, 2023, 43(1): 14-25  
Wang Y Z, Liu Y X, Meng T Q, Wei S, Zhang Z M. Research progress on thermo-photoperiod development and related genes in wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2023, 43(1): 14-25
- [65] Chen P D, You C F, Hu Y, Chen S W, Zhou B, Cao A Z, Wang X E. Radiation-induced translocations with reduced *Haynaldia villosa* chromatin at the *Pm21* locus for powdery mildew resistance in wheat. *Molecular Breeding*, 2013, 31: 477-484
- [66] 张蓝月, 罗江陶, 范超兰, 李亚洲, 姜博, 陈雪, 陈雪姣, 袁中伟, 甯顺踪, 张连全, 刘登才, 郝明. 含 *Pm21* 基因的次级易位创制及鉴定. 作物学报, 2023, 49(10): 2603-2612  
Zhang L Y, Luo J T, Fan C L, Li Y Z, Jiang B, Chen X, Chen X J, Yuan Z W, Ning S Z, Zhang L Q, Liu D C, Hao M. Creation and analysis of secondary translocation harbouring gene *Pm21*. *Acta Agronomica Sinica*, 2023, 49(10): 2603-2612
- [67] 马晓兰. 簇毛麦 6V#4S 特异标记连锁图谱建立与小麦染色体新易位系创制. 北京: 中国农业科学院, 2020  
Ma X L. Establishment of *Dasyphyrum villosum* 6V#4S specific marker linkage map and cultivation of novel translocation lines of wheat chromosomes. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2020
- [68] 郭明慧, 裴自友, 温辉芹, 王晋, 郭金燕. 抗白粉病小麦-簇毛麦易位系 92R149 的利用研究. 山西农业科学, 2010, 38(4): 8-10  
Guo M H, Pei Z Y, Wen H Q, Wang J, Guo J Y. Utilization of powdery mildew resistant lines 92R149 of a *T. aestivum*-*H villosa* translocation. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2010, 38(4): 8-10
- [69] 方正武, 马东方. 普通小麦-簇毛麦易位系 V8360 抗条锈病基因的遗传分析. 湖北农业科学, 2015, 54(5): 1042-1045  
Fang Z W, Ma D F. Genetic analyses of stripe rust resistance gene derived from *Triticum aestivum*-*Haynaldia villosa* translocation line V8360. *Hubei Agricultural Sciences*, 2015, 54(5): 1042-1045
- [70] 卢涛, 杨艳, 徐志, 马东方, 尹军良. 小麦-簇毛麦易位系 V832 抗条锈性遗传分析及细胞学鉴定. 甘肃农业大学学报, 2021, 56(1): 37-41  
Lu T, Yang Y, Xu Z, Ma D F, Yin J L. Cytological characterization and resistance inheritance in wheat-*Haynaldia villosa* translocation line V832. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2021, 56(1): 37-41
- [71] 刘成, 韩冉, 汪晓璐, 宫文萍, 程敦公, 曹新有, 刘爱峰, 李豪圣, 刘建军. 小麦远缘杂交现状、抗病基因转移及利用研究进展. 中国农业科学, 2020, 53(7): 1287-1308  
Liu C, Han R, Wang X L, Gong W P, Cheng D G, Cao X Y, Liu A F, Li H S, Liu J J. Research progress of wheat wild hybridization, disease resistance genes transfer and utilization. *Scientia Agricultura Sinica*, 2020, 53(7): 1287-1308