

粗山羊草在小麦遗传育种中的应用研究进展

郎杰 张海泉* 杨虹

(河北经贸大学 生物科学与工程学院, 石家庄 050061)

摘要 小麦是世界上第二大粮食作物,对我国粮食供给起到举足轻重的作用。但目前高产、抗病及抗逆性强的小麦品种较少,使小麦的生产受到一定制约。挖掘优异遗传资源,培育高产、优质、抗逆性强的小麦品种是小麦育种的重要任务。粗山羊草是小麦 D 基因组的供体,蕴含着大量抗病、抗虫、抗逆和改良小麦品质的基因。为挖掘其优异基因用于小麦育种,丰富小麦的遗传资源,对小麦育种工作起到推动或借鉴作用,对粗山羊草在分子水平和抗病、抗虫、抗逆方面的研究进展进行综述,介绍了在储藏蛋白方面的研究情况,以及粗山羊草在小麦育种上的应用。

关键词 粗山羊草;遗传资源;抗病基因;储藏蛋白;小麦育种

中图分类号 S 512; S 332

文章编号 1007-4333(2014)05-0269-06

文献标志码 A

Research advances in application of *Aegilops tauschii* on wheat genetics and breeding

LANG Jie, ZHANG Hai-quan*, YANG Hong

(College of Biology Science and Biotechnology, Hebei University of Economics and Business, Shijiazhuang 050061, China)

Abstract Wheat is the second major grain crops in the world and plays a pivotal role on food supply in China. Wheat species of high yielding, strong disease and stress resistance are still rare at present, so wheat production is under certain constraints. Searching the excellent genetic resources to breed wheat variety with high yield, good quality, strong resistance is an important task for wheat breeding. *Aegilops tauschii* is the donor of D genome in wheat and contains a large number of genes of disease resistance, insect resistance, stress tolerance and wheat quality improvement. Finding out its excellent genes for the wheat breeding could undoubtedly enrich wheat genetic resources, promote and provide reference for the wheat breeding work. The study reviews the progress of researches on *Aegilops Tauschii* in terms of its molecule level, disease, insect and stress resistance, the research in protein storage and the application of *Aegilops tauschii* on wheat breeding.

Key words *Aegilops tauschii*; genetic resources; resistance gene; storage protein; wheat breeding

我国虽是小麦生产大国,但高品质的小麦品种很少,选育优质、抗病、高产的新品种小麦一直是育种工作者面临的紧迫任务。在实际育种工作中优良基因的短缺,尤其是小麦抗病基因短缺是制约小麦育种工作较大的限制因子。

粗山羊草(*Aegilops tauschii* Cosson, $2n=2x=14$, DD)又称节节麦,属禾本科小麦族山羊草属,粗山羊草属于二倍体,枝蔓生,颖壳坚硬,株高 20~30

cm,成熟时在节位脱落。适生区位于西亚、中东、欧洲东南部及非洲北部地中海沿岸。集中分布在高加索地区、阿富汗、印度(克什米尔)、巴基斯坦、伊朗、伊拉克、土耳其东部及叙利亚东北部,在我国河南、河北、山东、山西西南部、陕西关中平原、宁夏中南部、甘肃东南部、湖北、江苏和安徽北部等冬小麦产区,以及长江中下游和新疆伊犁河谷等地区也有分布。

粗山羊草是小麦 D 染色体组的提供者,提供了

收稿日期: 2014-01-02

基金项目: 河北省科学技术研究与发展指导计划项目(05225510)

第一作者: 郎杰,副教授,硕士,主要从事生物工程研究, E-mail: langjie@aliyun.com

通讯作者: 张海泉,教授,博士,主要从事分子生物学和抗病育种研究, E-mail: hqzhang188@126.com

抗寒性和其他优良品质,也是许多含有D染色体组多倍体的亲本。由于粗山羊草是小麦野生近缘属种,蕴涵大量可以改良小麦抗逆性、抗病性、抗虫性和提高小麦品质的基因,极大地丰富了小麦种质资源来源,拓宽了小麦育种途径,因此近年来国内对粗山羊草抗性基因的标记、抗病基因向小麦导入和蛋白质组成及含量等进行了大量研究。

1 粗山羊草分子水平研究进展

最近粗山羊草分子水平研究进展迅速。中国农业科学院、华大基因研究院(Beijing Genomics institution)等单位在2013年初完成了粗山羊草基因组测序,获得了D染色体组的遗传草图,结束了小麦没有组装基因组序列的历史。Jia等^[1]通过对粗山羊草测序发现:大于65.9%的粗山羊草基因组是由不同的转座因子家族构成的;同时鉴别了43 150个蛋白质编码基因;将30 697个基因(约占71.1%)锚定到染色体上;证明在粗山羊草中含有大量重要的农艺性状基因,尤其蕴含抗病虫、抗逆和改良作物品质的基因。

Luo等^[2]构建了大型的粗山羊草D染色体组单核苷酸多态性(SNP)遗传图谱,可以从遗传图谱中获得新基因、染色体进化等信息。Gill^[3]用SNP标记研究粗山羊草单核苷酸多态性,揭示了小麦D染色体组遗传多样性的起源和六倍体小麦的地理起源。Wang等^[4]用SNP标记研究粗山羊草,证实粗山羊草的染色体组是普通小麦D染色体组的供体,并对小麦遗传多样性起到重要作用。Iehisa等^[5]开发粗山羊草SNP分子标记可以用于小麦染色体区域目标的标记。

2 粗山羊草抗病基因的鉴定与定位

小麦病害一直是影响小麦生产的限制因子之一,而实际育种工作中均感到缺乏抗源。很多学者试图在小麦近缘属种找出相应的抗源,并导入小麦中应用。粗山羊草作为小麦的原始D基因组供体,又是天然野生杂草,经过长期的自然选择,积累了与普通小麦D染色体组不同的遗传物质,从而吸引了很多学者的注意。中外学者在粗山羊草抗病基因研究中,尤其对小麦锈病和白粉病的研究进行了多角度尝试。

2.1 粗山羊草中小麦锈病抗性基因

锈病是小麦的主要病害之一,分为条锈病、叶锈

病和秆锈病3种,以条锈病危害最重。随着小麦矮秆化的推进,病情有逐年上升的趋势,每年都会给我我国造成很大的经济损失,由此很多学者对粗山羊草抗锈病情况进行了深入研究。

2.1.1 抗叶锈病基因

胡亚亚等^[6]利用抗病和感病粗山羊草杂交,从粗山羊草Y192中发现新的抗叶锈病基因*LrY192*,并用SSR标记法定位在2D染色体上。袁军海等^[7]用5个优势致病菌株鉴定18份粗山羊草,发现3份粗山羊草免疫,9份粗山羊草表现抗病,认定粗山羊草Y192中含*Lr40*基因,*Ae37*和Y190中含*Lr41*基因,粗山羊草*Ae39*和Y193具有成株期抗病性。陈玉婷等^[8]利用10个小麦叶锈病菌株从17份粗山羊草材料中筛选出7份抗小麦叶锈病材料,并通过STS、SCAR和CAPS标记鉴定出其中有2份材料中可能含有*Lrl*基因,另2份材料可能分别含有*Lr9*和*Lr21*基因。冯丽娜等^[9]利用25个叶锈病菌株对6份粗山羊草进行苗期叶锈病鉴定,发现有4份材料分别高抗其中的22个和23个菌株,并推导抗病粗山羊草可能含有的抗叶锈基因。Raupp等^[10]发现抗叶锈病基因*Lr39*来自于粗山羊草,在苗期和成株期都表现抗病性,通过微卫星标记,定位在2DS染色体上。

2.1.2 抗条锈病基因

Olson等^[11-12]用杂交、回交的方法,将粗山羊草的1个新的抗小麦秆锈病基因导入普通小麦中,并获得此基因紧密连锁的分子标记,可以用于小麦秆锈病的分子选择育种。任强等^[13]从来自于硬粒小麦-粗山羊草的人工合成小麦CI191中鉴定出1个由核基因控制的新的显性抗条锈病基因*YrC191*,并定位在1B染色体上。Huang等^[14]通过SSR分子标记发现1个新的抗条锈病基因,定位在4DS染色体上。张海泉等^[15]用近年来流行的优势菌株条中29和条中31鉴定粗山羊草材料,发现9份材料对2个菌株免疫,田间用混合菌株鉴定发现19份材料成株期免疫。张海泉等^[16]从粗山羊草Y206标记出1个对条中29、条中31和条中32菌株免疫的新抗病基因*Yry206*,并用SSR分子标记方法将其定位在3DS染色体上。张海泉等^[17]从粗山羊草Y201中鉴定出1个显性抗小麦条锈病基因*YrY201*,并利用SSR分子标记方法将其定位在7DL染色体上。张棚等^[18]从有粗山羊草亲缘关系的川麦38中发现1个显性抗病基因,并明确此抗病基因与*Yr13*不同。

杨烈等^[19]用中国条锈病新小种 CYR32 鉴定 12 份粗山羊草,发现 11 份免疫或高抗,1 份材料为高感。何名召等^[20]从来自于硬粒小麦-粗山羊草的人工合成小麦 CI108 鉴定出 1 个由核基因控制的新的显性抗条锈病基因 *YrC108*。Singh 等^[21]在圆锥小麦×粗山羊草×小麦后代中发现 1 个来自于粗山羊草的新的抗条锈病基因,能强烈地影响幼苗的抗性,命名为 *Yr28*,用 RFLP 标记技术,将其定位在 4DS 染色体上。同时在 7DS 染色体发现 *Yr18* 基因,抗性对环境敏感,与抗叶锈病基因 *Lr34* 紧密连锁。张颐等^[22]、李俊等^[23]分别从有粗山羊草亲缘关系的人工合成小麦川麦 42 和川麦 47 中鉴定出抗小麦条锈病新基因。杨玉敏等^[24]从高抗条锈病的粗山羊草衍生系川 05W4578 中鉴定出 2 对抗小麦条锈病基因。李俊等^[25]用 SSR 分子标记方法确定来自于硬粒小麦/节节麦人工合成的小麦新品种,综合了硬粒小麦和粗山羊草双亲的优良特性,保持了高抗小麦条锈病等优良特性。

2.1.3 抗秆锈病基因

正式命名的 *Sr33*、*Sr45* 和 *Sr46* 基因分别来自于粗山羊草^[26-27]。Olson 等^[11]利用杂交回交的方法,从粗山羊草中鉴定出 2 个抗非洲秆锈病基因,并定位在 6DS 和 7DS 染色体上。Periyannan 等^[27]发现定位 *Sr45* 基因的新的分子标记,可以与叶锈病抗性基因 *Lr21* 标记共同使用,在育种群体中同时选择 *Sr45* 和 *Lr21* 基因。Laikova 等^[28]在粗山羊草人工合成六倍体后代中发现了抗秆锈病、叶锈病、白粉病和散黑穗病的高面包品质品种。Olson 等^[12]通过粗山羊草与小麦直接杂交,利用胚拯救方法获得 1 个与 *Sr33* 基因不同的新的抗小麦秆锈病的基因 *SrTA1662*,并定位在 1DS 染色体上。

2.2 粗山羊草中小麦白粉病抗性基因

小麦白粉病是危害小麦产量和品质的主要病害之一,感病麦田可减产 10%~30%。小麦白粉病病原菌变异速度较快。从粗山羊草中挖掘抗小麦白粉病基因并应用于小麦育种是抵抗小麦白粉病的一种有效选择。

现已正式命名的 50 个小麦抗白粉病主效基因 (*Pm1*~*Pm50*) 中,*Pm2*、*Pm19*、*Pm34* 和 *Pm35* 来自于粗山羊草。Lutz 等^[29]从 400 份粗山羊草材料中筛选出 40 份材料有 *Pm2* 基因,Lutz 等^[30]利用 2 个抗小麦白粉病和感病的硬粒小麦杂交,发现新抗小麦白粉病基因并命名为 *Pm19*,将 *Pm2* 和 *Pm19*

分别定位在 5D 和 7D 染色体上。*Pm34*、*Pm35* 都是由 Miranda 等^[31-32]首先发现和命名,并利用微卫星标记技术将其定位在 5DL 染色体上。赵远玲等^[33]从来源于硬粒小麦-粗山羊草的人工合成小麦中获得 1 个显性抗小麦白粉病未知基因,并用 SSR 分子标记将其定位在 2A 染色体上。张海泉等^[34]从 34 份粗山羊草中发现 9 份材料对 12 个白粉病菌株免疫,其余 22 份材料对部分菌株抗病;从抗病粗山羊草 Y219 和 Y215 材料中分别发现 1 对显性抗病基因和 1 对隐性抗病基因。张海泉等^[35]从 38 份粗山羊草中获得 9 份对小麦白粉病免疫的材料,并用幼胚拯救方法将粗山羊草抗病基因导入普通小麦中,在后代中可以检测到粗山羊草抗病基因。张海泉^[36]从粗山羊草 Y189 材料中发现 1 个新的显性抗小麦白粉病基因 *PmAeY2*,并利用 SSR 分子标记将其定位在 5DL 上。朱振东等^[37]用波斯小麦与粗山羊草合成的 48 份双二倍体衍生的品系中,发现 25 个品系含有小麦白粉病抗病基因 *PmPS5A* 的标记,3 个品系含有 *PmPS5B* 的标记。许树军等^[38]发现 3 份粗山羊草材料对白粉病免疫,2 份材料轻感。用波斯小麦和粗山羊草合成的双二倍体对白粉病免疫,由此获得的小麦品系对白粉病免疫或高抗。孔令让等^[39]从 78 份来自于不同国家和地区的粗山羊草中鉴定出 45 份材料为免疫或接近免疫。

2.3 粗山羊草中小麦抗虫基因

麦二叉蚜和黑森瘿蚊是小麦的主要虫害之一,目前发现的来自于粗山羊草的抗麦二叉蚜基因有 *Gbx1*、*Gba*、*Gbb*、*Gbc*、*Gbd*、*Gbz*、*Gb3* 和 *Gbx2*,其中 *Gbx1*、*Gba*、*Gbb*、*Gbc*、*Gbd* 和 *Gbz* 是 *Gb3* 的等位基因^[40]。Miranda 等^[41]在导入粗山羊草抗黑森瘿蚊基因的小麦品系中发现新的抗病基因,用分子标记定位在 6DS 染色体上。Azhaguvel 等^[42]发现与 *Gb3* 基因紧密连锁的分子标记,可以用于小麦分子育种。Wang 等^[43]从 2 个合成六倍体小麦中发现抗黑森瘿蚊基因,并证明来自于粗山羊草。Weng 等^[44]利用粗山羊草衍生后代发现抗麦二叉蚜基因新的微卫星标记,可以用于分子辅助育种。

2.4 粗山羊草中小麦抗逆基因

刘晓卡等^[45]从 56 个小麦和近缘属种中筛选抗旱耐盐基因,发现粗山羊草虽然扩增产物变小,可能不存在不重要的序列缺失问题,但不影响其抗旱耐盐基因的表达。Sohail 等^[46]在比较小麦耐旱时发现,粗山羊草的耐旱性比由其合成的人工六倍体更耐

旱。兰秀锦等^[47]利用粗山羊草与四倍体小麦杂交合成人工六倍体小麦,发现粗山羊草的抗穗发芽特性在新小麦中获得表达,用单体染色体杂交方法将抗穗发芽基因定位在2D染色体上。李俊等^[25]在由硬粒小麦/节节麦人工合成小麦新品种中发现保持了高抗穗发芽优良特性。

3 粗山羊草储藏蛋白方面的研究现状

粗山羊草作为野生杂草,除了蕴含有普通小麦不具备的抗性基因之外,还有许多能够改善小麦品质的基因,很多学者也对此进行了大量研究。对粗山羊草中蛋白质组成的研究主要集中在高分子量谷蛋白亚基(HMW-GS)上。

Zahra等^[48]通过28份伊朗粗山羊草SDS-PAGE分析认为,伊朗粗山羊草可以改善面包烘烤品质。Chen等^[49]从粗山羊草中发现1个新型高分子量谷蛋白亚基。朱西平等^[50]从5份粗山羊草中得到5个新的 α -醇溶蛋白基因,与普通小麦的 α -醇溶蛋白基因具有很高的序列相似性,进一步证明粗山羊草是普通小麦D基因组的供体。苏亚蕊等^[51]分析了161份黄河中下游地区粗山羊草的HMW-GS,发现了3种新的 γ -型亚基。蒋云等^[52]用聚丙烯酰胺凝胶电泳从硬粒小麦-粗山羊草人工合成双二倍体材料分析高分子量谷蛋白组成,确定其中的5+12和5+10亚基来自于粗山羊草。闫贵云等^[53]在粗山羊草中发现4种高分子量谷蛋白组成亚基,其中1.5+10和2+T1+T2为粗山羊草特有亚基。张明等^[54]等从56份粗山羊草中检测到6种HMW-GS亚基,其中6.2¹亚基是新发现的 α -型亚基。张常娥等^[55]分析了47份粗山羊草,分别发现9种HMW-GS组成亚基,其中2个亚基类型属于新发现。颜泽洪等^[56]从51份粗山羊草中发现2种新型HMW-GS亚基,并克隆了编码基因。

目前对于粗山羊草中蕴含的其他改善小麦品质的研究不多。

4 粗山羊草在聚合育种中的应用

粗山羊草的有益基因向小麦中转移,主要有两种途径:一是小麦与粗山羊草直接杂交,经过幼胚拯救和染色体加倍获得稳定的材料;二是用四倍体小麦与粗山羊草杂交,再经过染色体加倍,获得能够稳定遗传的材料。无论哪一种途径,都是属于远缘杂交,是不同倍数染色体之间的杂交,所以结实率和成

功率都很低。一般情况下,多以多倍体为母本,粗山羊草为父本进行杂交。

Laikova等^[28]用1个春面包小麦与提莫菲维 $\times$ 粗山羊草合成的六倍体杂交,育成小麦新品种,此品种抗小麦叶锈病、茎锈病、白粉病和散黑穗病,并具备良好的高谷蛋白和面包制作品质。川麦38、川麦42、川麦43、川麦47都是由四川省农科院作物所以硬粒小麦/节节麦人工合成种为母本,栽培小麦为父本杂交,通过杂交、连续回交选育而成的高产、高抗条锈病的优质小麦新品种^[18,22-23,57-58],已经取得非常可观的经济效益。张海泉等^[59]以普通小麦为母本,以粗山羊草为父本,进行远缘杂交,发现不能正常结实。采用幼胚拯救方法,成胚率为9.22%。李根英等^[60]研究了由野生二粒小麦/粗山羊草杂交合成的六倍体人工合成小麦籽粒的硬度变化,发现父母亲本之间的互作对籽粒影响显著。李文才等^[61]用硬粒小麦/粗山羊草人工合成双二倍体再与小麦回交获得小麦新品种,发现粗山羊草对小麦的千粒重、穗长、单株穗数和单株产量都有显著的促进作用。孔令让等^[62]利用四倍体小麦与粗山羊草杂交获得的双二倍体,对小麦白粉病免疫,对小麦条锈病、秆锈病有良好的抗性。孔令让等^[63]用直接杂交的方法将粗山羊草的抗病基因导入小麦中,但抗性未能长期保持。许树军等^[38]用波斯小麦和粗山羊草合成的双二倍体对小麦白粉病免疫,并与普通小麦杂交,连续回交2次,获得对小麦白粉病免疫和农艺性状优良的小麦品系。

Miranda等^[41]将粗山羊草的抗小麦黑森瘿蚊基因导入软红冬小麦中,抗病基因可以在杂交后代中表达。Wang等^[43]用圆锥小麦与粗山羊草杂交,合成的2个人工六倍体都具有抗小麦黑森瘿蚊基因,并证明这2个抗虫基因都来自于粗山羊草。

5 展望

粗山羊草经过千百万年严格的自然选择,其遗传物质的构成与普通小麦迥异,蕴含大量的抗病、抗虫、抗逆等基因。粗山羊草有独特的D染色体组。进一步挖掘粗山羊草中优异基因,可以大量地补充小麦遗传物质资源,对改良小麦品质,培育高产、抗病新品种无疑是最佳的选择之一。

由于国际之间交往日益频繁,现有普通小麦的遗传资源已基本上被充分利用,再从普通小麦中继续挖掘新的遗传资源有非常大的难度。普通小麦是

异源六倍体,有大量的亲缘非常近的野生种可以应用,因此从近缘野生种挖掘对小麦有益抗病、抗虫、抗逆等基因资源,用以解决优异遗传资源的缺乏,将是培育小麦良种的有效途径。

参 考 文 献

- [1] Jia J, Zhao S, Kong X, et al. *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation[J]. Nature, 2013, 496(7443): 91-95
- [2] Luo M C, Gu Y Q, You F M. A 4-gigabase physical map unlocks the structure and evolution of the complex genome of *Aegilops tauschii*, the wheat D-genome progenitor[J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 2013, 110(19): 7940-7945
- [3] Gill B S. SNPing *Aegilops tauschii* genetic diversity and the birthplace of bread wheat[J]. New Phytol, 2013, 198(3): 641-642
- [4] Wang J, Luo M C, Chen Z, et al. *Aegilops tauschii* single nucleotide polymorphisms shed light on the origins of wheat D-genome genetic diversity and pinpoint the geographic origin of hexaploid wheat[J]. New Phytol, 2013, 198(3): 925-937
- [5] Iehisa J C, Shimizu A, Sato K, et al. Discovery of high-confidence single nucleotide polymorphisms from large-scale denovo analysis of leaf transcripts of *Aegilops tauschii*, a wild wheat progenitor[J]. DNA Res, 2012, 19(6): 487-497
- [6] 胡亚亚, 冯丽娜, 冀红柳, 等. 粗山羊草 Y192 中抗叶锈基因 *LrY192* 的 SSR 定位[J]. 中国农业科学, 2011, 44(10): 2022-2028
- [7] 袁军海, 陈万权. 27 个二倍体和 10 个四倍体小麦近缘种抗叶锈性鉴定[J]. 作物学报, 2010, 36(8): 1393-1400
- [8] 陈玉婷, 魏学军, 高峰, 等. 17 个粗山羊草品种(系)抗叶锈基因的鉴定[J]. 河北农业大学学报, 2010, 33(5): 34-38
- [9] 冯丽娜, 刘常红, 杨文香, 等. 粗山羊草苗期抗叶锈性鉴定及抗叶锈基因推导[J]. 河北农业大学学报, 2008, 31(5): 75-80
- [10] Raupp W J, Sukhwinder-Singh, Brown-Guedira G L, et al. Cytogenetic and molecular mapping of the leaf rust resistance gene *Lr39* in wheat[J]. Theor Appl Genet, 2001, 102(2/3): 347-352
- [11] Olson E L, Rouse M N, Pumphrey M O, et al. Introgression of stem rust resistance genes *SrTA10187* and *SrTA10171* from *Aegilops tauschii* to wheat[J]. Theor Appl Genet, 2013, 126(10): 2477-2484
- [12] Olson E L, Rouse M N, Pumphrey M O, et al. Simultaneous transfer, introgression, and genomic localization of genes for resistance to stem rust race TTKSK (Ug99) from *Aegilops tauschii* to wheat[J]. Theor Appl Genet, 2013, 126(5): 1179-1188
- [13] 任强, 刘慧娟, 陈洋, 等. 人工合成小麦 CI191 抗条锈病基因的鉴定及分子标记定位[J]. 作物学报, 2010, 36(5): 721-727
- [14] Huang L, Zhang L Q, Liu B L, et al. Molecular tagging of a stripe rust resistance gene in *Aegilops tauschii*[J]. Euphytica, 2011, 179(2): 313-318
- [15] 张海泉, 郎杰, 马同锁, 等. 粗山羊草抗条锈病鉴定及抗病基因 *YrY212* SSR 标记[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2008, 36(9): 156-168
- [16] 张海泉, 郎杰, 马淑琴, 等. 粗山羊草抗条锈病新基因 *YrY206* 遗传分析和微卫星标记[J]. 生物工程学报, 2008, 24(8): 1475-1479
- [17] 张海泉, 贾继增, 杨虹, 等. 来自粗山羊草抗条锈病基因的 SSR 标记[J]. 遗传, 2008, 30(4): 491-494
- [18] 张棚, 杨武云, 郑有良, 等. 源于硬粒小麦-节节麦人工合成种的小麦新品种川麦 38 抗条锈性及遗传分析[J]. 西南农业学报, 2006, 19(1): 14-18
- [19] 杨烈, 杨武云, 张新全, 等. 粗山羊草抗条锈(CYR32)性状的遗传分析[J]. 草业学报, 2005, 14(4): 102-105
- [20] 何名召, 王丽敏, 张增艳, 等. 硬粒小麦-粗山羊草人工合成小麦抗条锈病新基因的鉴定、基因推导与分子标记定位[J]. 作物学报, 2007, 33(7): 1045-1050
- [21] Singh R P, Nelson J C, Sorrells M E. Mapping *Yr28* and other genes for resistance to stripe rust in wheat[J]. Crop Sci, 2004, 40(4): 1148-1155
- [22] 张颐, 杨武云, 彭云良, 等. 小麦新品种川麦 42 抗条锈病性遗传分析[J]. 植物保护学报, 2006, 33(3): 287-290
- [23] 李俊, 魏会廷, 胡晓蓉, 等. 人工合成小麦衍生品种川麦 47 的抗条锈病 SSR 分子标记定位[J]. 农业生物技术学报, 2007, 15(2): 318-322
- [24] 杨玉敏, 李俊, 廖杰, 等. 节节麦 SQ-214 衍生系的抗条锈性状遗传分析[J]. 西南农业学报, 2007, 20(2): 290-292
- [25] 李俊, 魏会廷, 杨武云, 等. 抗条锈、抗穗发芽六倍体人工合成小麦 *Cereta/Aegilops tamchii* 783 的 SSR 标记分析[J]. 分子植物育种, 2005, 3(6): 810-814
- [26] Sambasivam P K, Bansal U K, Hayden M J, et al. Identification of markers linked with stem rust resistance genes *Sr33* and *Sr45* [C]//Appels R, Eastwood R, Lagudah E, et al. Proceedings of the 11th International Wheat Genet Symposium. Sydney: Sydney University Press, 2008: 351-353
- [27] Periyannan S, Bansal U, Bariana H, et al. Identification of a robust molecular marker for the detection of the stem rust resistance gene *Sr45* in common wheat[J]. Theor Appl Genet, 2014, 127(4): 947-955
- [28] Laikova L I, Belan I A, Badaeva E D, et al. Development and study of spring bread wheat variety Pamyati Maystrenko with introgression of genetic material from synthetic hexaploid *Triticum timopheevii* zhuk $\times$ *Aegilops tauschii* Coss [J]. Genetika, 2013, 49(1): 103-112
- [29] Lutz J, Hsarn S L K, Limpert E, et al. Powdery mildew resistance in *Aegilops tauschii* coss and synthetic hexaploid wheats[J]. Genet Resour Evol, 1994, 41(3): 151-158
- [30] Lutz J, Hsarn S L K, Limpert E, et al. Chromosomal location of powdery mildew resistance genes in *Triticum aestivum* L (common wheat) 2 Genes *Pm2* and *Pm19* from *Aegilops*

- squarrosa L[J]. *Heredity*, 1995, 74(2): 152-156
- [31] Miranda L M, Murphy J P, Marshall D, et al. *Pm34*: A new powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops tauschii* Coss to common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 113(8): 1497-1504
- [32] Miranda L M, Murphy J P, Marshall D, et al. Chromosomal location of *Pm35*, a novel *Aegilops tauschii* derived powdery mildew resistance gene introgressed into common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2007, 114(8): 1451-1456
- [33] 赵远玲, 李祥羽, 孙连, 等. 人工合成小麦抗白粉病未知基因的 SSR 标记[J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(2): 271-274
- [34] 张海泉, 马淑琴. 34 份粗山羊草抗白粉病鉴定及遗传分析[J]. 植物保护, 2008, 34(2): 37-40
- [35] 张海泉, 马淑琴. 粗山羊草抗白粉病性鉴定及与普通小麦远缘杂交研究[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2008, 36(7): 71-78, 84
- [36] 张海泉. 粗山羊草 Y189 抗小麦白粉病基因 SSR 标记[J]. 河南大学学报: 自然科学版, 2007, 37(2): 177-180
- [37] 朱振东, 周荣华, 贾继增. 小麦品系抗小麦白粉病基因分子标记鉴定[J]. 作物学报, 2005, 31(8): 977-982
- [38] 许树军, 董玉琛, 陈尚安, 等. 小麦与山羊草双二倍体抗病性的研究与利用[J]. 作物学报, 1990, 16(2): 106-111
- [39] 孔令让, 董玉琛. 粗山羊草抗小麦白粉病基因遗传多样性的研究[J]. 作物学报, 1997, 23(2): 176-180
- [40] Zhu L C, Smith C M, Frits A, et al. Inheritance and molecular mapping of new greenbug resistance genes in wheat germplasms derived from *Aegilops tauschii* [J]. *Theor Appl Genet*, 2005, 111(5): 831-837
- [41] Miranda L M, Bland D E, Cambron S E, et al. Genetic Mapping of an *Aegilops tauschii* - derived Hessian Fly Resistance Gene in Common wheat [J]. *Crop Sci*, 2010, 50(2): 612-616
- [42] Azhaguvel P, Rudd J C, Ma Y, et al. Fine genetic mapping of green bug aphid-resistance gene *Gb3* in *Aegilops tauschii* [J]. *Theor Appl Genet*, 2012, 124(3): 555-564
- [43] Wang T, Xu S S, Harris M O, et al. Genetic characterization and molecular mapping of Hessian fly resistance genes derived from *Aegilops tauschii* in synthetic wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 113(4): 611-618
- [44] Weng Y, Li W, Devkota R N, et al. Microsatellite markers associated with two *Aegilops tauschii*-derived greenbug resistance loci in wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 2005, 110(3): 462-469
- [45] 刘晓卡, 张胜利, 张会, 等. 小麦及其近缘种中抗旱耐盐基因筛选[J]. 广东农业科学, 2012(9): 126-128
- [46] Sohail Q, Inoue T, Tanaka H, et al. Applicability of *Aegilops tauschii* drought tolerance traits to breeding of hexaploid wheat [J]. *Breed Sci*, 2011, 61(4): 347-357
- [47] 兰秀锦, 郑有良, 刘登才, 等. 节节麦抗穗发芽基因的染色体定位及其抗性机理[J]. 中国农业科学, 2002, 35(1): 12-15
- [48] Zahra T, Musavi Z, Zamani M J, et al. Allelic diversity of high molecular weight glutenin subunits (HMW-GS) in Iranian *Aegilops tauschii* Coss accessions by sodium dodecyl sulphate polyacrylamide gel electrophoresis (SDS-PAGE) [J]. *Genet Resour Evol*, 2013, 60(3): 905-911
- [49] Chen W J, Fan X, Zhang B, et al. Novel and ancient HMW glutenin genes from *Aegilops tauschii* and their phylogenetic positions [J]. *Genet Resour Evol*, 2012, 59(8): 1649-1657
- [50] 朱西平, 李鑫, 李雅轩, 等. 普通小麦及近缘粗山羊草 α -醇溶蛋白基因的克隆、定位与进化分析[J]. 作物学报, 2010, 36(4): 580-589
- [51] 苏亚蕊, 张大乐, 张明, 等. 黄河中游粗山羊草三种 γ -型高分子量谷蛋白亚基的鉴定、克隆及进化分析[J]. 作物学报, 2009, 35(7): 1244-1252
- [52] 蒋云, 原红军, 王益, 等. 硬粒小麦-节节麦人工合成种的高分子量谷蛋白亚基组成及表达分析[J]. 西南农业学报, 2009, 22(2): 268-270
- [53] 闫贵云, 刘少翔, 孙玉, 等. 粗山羊草高分子量谷蛋白亚基分析[J]. 山西农业科学, 2008, 36(11): 31-33
- [54] 张明, 苏亚蕊, 张大乐, 等. 黄河中游地区粗山羊草高分子量谷蛋白亚基组成分析[J]. 华北农学报, 2008, 23(3): 28-30
- [55] 张常娥, 刘勇, 方斌, 等. 粗山羊草高分子量谷蛋白亚基组成分析[J]. 麦类作物学报, 2007, 27(1): 80-83
- [56] 颜泽洪, 郑有良, 万永芳, 等. 粗山羊草高分子量麦谷蛋白新型亚基的筛选和鉴定[J]. 四川农业大学学报, 2001, 19(9): 193-196
- [57] 张颀, 杨武云, 邹裕春. 源于 CIMMYT 人工合成种的小麦新品种川麦 42 的选育与研究[J]. 西南农业学报, 2007, 20(2): 199-202
- [58] 张颀, 杨武云, 谭禹. 高产、高抗条锈病小麦新品种川麦 47 [J]. 四川农业科技, 2008(11): 20
- [59] 张海泉, 马淑琴. 粗山羊草抗病基因向普通小麦转移及抗病基因标记的研究[J]. 中国农业大学学报, 2008, 13(4): 5-11
- [60] 李根英, 夏先春, 何中虎, 等. CIMMYT 新型人工合成小麦 *Pina* 和 *Pinb* 基因等位变异 [J]. 作物学报, 2007, 33(2): 242-249
- [61] 李文才, 李涛, 陈于和, 等. 粗山羊草 D 组染色体对小麦若干产量性状的影响[J]. 麦类作物学报, 2005, 25(1): 26-29
- [62] 孔令让, 董玉琛. 四倍体小麦-粗山羊草双二倍体抗病新种质的创制[J]. 西北植物学报, 1999, 19(2): 196-199
- [63] 孔令让, 董玉琛, 贾继增. 普通小麦与粗山羊草属间杂种的染色体构型及后代的育性特征[J]. 实验生物学报, 1997, 30(1): 35-48