

刘子煜, 刘祉佚, 任婧, 等. 电离辐射诱发小麦品种扬麦 20 染色体变异分析[J]. 山西农业科学, 2025, 53(2): 75-82.

LIU Z Y, LIU Z Y, REN J, et al. Analysis on chromosome variation of wheat cultivar yangmai 20 induced by ionizing irradiation[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2025, 53(2): 75-82.

doi:10.3969/j.issn.1002-2481.2025.02.10

电离辐射诱发小麦品种扬麦 20 染色体变异分析

刘子煜, 刘祉佚, 任婧, 董一龙, 亓增军

(南京农业大学 作物遗传与种质创新利用全国重点实验室, 江苏 南京 210095)

摘要:为准确鉴定电离辐射诱导的染色体变异规律, 采用 200Gy ^{60}Co - γ 射线辐照扬麦 20 的干种子, 对辐射后代 M_2 和 M_3 单株进行 ONPM#7 FISH 分析。结果表明, 从 103 个 M_2 单株中发现 30 株存在染色体结构变异, 平均每株包含染色体变异 1.27 种, 变幅为 1~3 种, 共包含 38 种变异类型, 其中, 结构变异 36 种, 复杂变异 2 种, 而结构变异又包括 3 种简单易位、27 种相互易位、1 种端体、2 种缺失和 3 种未知变异。除小麦染色体 5D 外, 其余 20 条染色体均发生了结构变异, 其中, 涉及 A 基因组染色体的变异占比最高(41.5%), 对于单染色体而言, 6A、3A 和 7D 等发生了更多的染色体重排现象。 M_2 突变体在株高、分蘖、穗长和小穗数等性状上均存在变异, 其中, 株高和穗长变化较大。综上所述, M_2 中的变异染色体可以稳定传递到后代。

关键词:小麦; 电离辐射; 染色体; 结构变异; 染色体工程

中图分类号: S512.1 文献标识码: A 文章编号: 1002-2481(2025)02-0075-08

Analysis on Chromosome Variation of Wheat Cultivar Yangmai 20 Induced by Ionizing Irradiation

LIU Ziyu, LIU Zhiyi, REN Jing, DONG Yilong, QI Zengjun

(State Key Laboratory of Crop Genetics, Germplasm Enhancement & Utilization, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: In order to precisely identify chromosomal variation patterns induced by ionizing radiation, in this study, 200Gy ^{60}Co - γ rays were used to irradiate the dry seeds of a wheat cultivar Yangmai 20. ONPM#7 FISH analysis was performed on the individual plants of the irradiated progeny M_2 and M_3 . Among 103 M_2 individual plants, 30 strains were found to have chromosomal structural variations, with an average of 1.27 chromosomal variations per plant, ranging from 1 to 3 variations. A total of 38 variation types were identified, including 36 structural variations and 2 complex variations. The structural variation comprised three simple translocations, 27 reciprocal translocations, one telomeric, two deletions, and three unknown variations. The analysis indicated that, with the exception of wheat chromosome 5D, the remaining 20 chromosomes exhibited structural variations, with the highest proportion of variations involving chromosome A(41.5%). For individual chromosomes, the most significant chromosomal rearrangements were observed in chromosomes 6A, 3A, and 7D. Additionally, the M_2 mutant plants showed various variations in the traits such as plant height, tillers numbers, spike length, and spikelet number, particularly with significant variations in plant height and spike length. In conclusion, the mutated chromosomes in the M_2 could be stably inherited to the next generation.

Keywords: wheat; ionizing irradiation; chromosome; structural variation; chromosome engineering

染色体变异是一种可以通过细胞学观察的大片段基因组结构变异, 在生物进化和育种选择中

收稿日期: 2025-01-21

基金项目: 南京农业大学大学生创新训练项目(202410307012Z)

作者简介: 刘子煜, 本科在读, 种子科学与工程, E-mail: 11222206@stu.njau.edu.cn

通信作者: 亓增军, 教授, 博士, 主要从事染色体工程与小麦种质创新研究, E-mail: zjq@njau.edu.cn

董一龙, 在读博士, 研究方向: 小麦染色体工程, E-mail: 2024201069@stu.njau.edu.cn

具有重要作用。染色体变异包括自然变异和人工诱导变异2种类型,其中,自然变异是生物进化过程中自然突变产生的染色体数目或结构变异;而人工诱导变异则是通过理化或遗传手段,人为诱导产生的染色体数目或结构变异^[1]。小麦是世界上重要的粮食作物之一,在进化、传播和育种改良过程中,发生了很多染色体变异,例如,衍生自我国小麦骨干亲本的5种结构变异在小麦生产中得到了大量应用^[2]。关联分析发现,一些小麦染色体变异与表型性状显著关联,在育种选择过程中受到了正向选择^[3]。最新研究表明,携带有高抗小麦白粉病基因 *Pm21* 的小麦-簇毛麦易位系 T6VS·6AL 已经成为我国南方冬麦区小麦育种的关键亲本,育成40多个小麦品种,且广泛种植^[4]。因此,不断鉴定和创造更多优势染色体结构变异,对小麦遗传改良及骨干亲本创制具有重要意义。

电离辐射是诱发小麦染色体变异和基因突变的有效方法^[5],在小麦育种和遗传研究中广泛应用。例如,徐阿炳等^[6]采用⁶⁰Co- γ 射线诱变育成冬小麦新品种山农辐63;PU等^[7]通过12-Gy剂量⁶⁰Co- γ 辐射诱变获得了系列小麦-百萨偃麦草易位系,区段定位了蓝衍生系并从中克隆到2个来源于冰草控制穗粒数的基因;齐莉莉等^[9]采用⁶⁰Co- γ 射线辐射诱变获得了小麦-簇毛麦易位系 T6VS·6AL;XING等^[10]利用电离辐射诱变获得的多个涉及6VS的小片段易位系,将抗白粉病基因 *Pm21* 进行了精细定位,并克隆了该基因;王林生等^[11]通过电离辐射获得了小麦-大赖草易位系 T5AS-7LrL·7LrS;DAI等^[12]通过电离辐射诱变获得了多个4VS变异体,进一步研究发现抗小麦黄花叶病基因 *Wss1* 定位于4VS FL0.78-1.00区段;王彩萍等^[13]对农大179进行⁶⁰Co- γ 射线辐射诱变,筛选到高千粒质量突变体。

扬麦20是江苏里下河地区农业科学研究所选育的高产、稳产、广适性小麦品种^[14],不仅在生产中大面积种植,同时还是区试对照品种和重要的育种亲本,但对其优良性状的遗传解析尚鲜有报道。研发一套扬麦20突变体,对于定位、发掘和利用其有利基因具有重要的应用价值。本研究通过电离辐射诱变和细胞学鉴定,探讨电离辐射诱发扬麦20染色体变异特征,选育染色体突变体,旨在为研发扬麦20突变体库和小麦新种质提供资源,并为基于电离辐射的小麦染色体工程育种提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试材料为江苏里下河地区农业科学研究所选育的高产抗赤霉病小麦品种扬麦20及其辐射后代M₂和M₃种子。扬麦20由江苏里下河地区农业科学研究所吕国锋提供。用剂量为200 Gy的⁶⁰Co- γ 射线处理扬麦20种子,M₁全部收获,自交后分别产生M₂和M₃种子。于2023年11月21日在南京农业大学白马基地移苗种植,行距25 cm,株距10 cm。

1.2 试验方法

1.2.1 电离辐射 电离辐射在南京航空航天大学辐照中心进行,采用⁶⁰Co- γ 射线对扬麦20干种子进行外照射处理,剂量率为1.00 Gy/min,剂量为200 Gy。

1.2.2 根尖细胞有丝分裂中期染色体制备 染色体制备程序主要参考WU等^[4]的方法。种子于25℃培养箱浸泡24 h,待露白后将水倒掉,置于25℃培养箱中生长约24 h,当根长1.0~1.5 cm时,将发芽种子放到甲基胺草磷(Amiprophosmethyl, APM)溶液中,于25℃处理2 h后剪根,并用0.8~1.2 MPa N₂O处理1.5 h,然后用4℃90%冰醋酸处理7 min,置于70%乙醇中,-20℃冰箱中保存备用。染色体制片采用酶解滴片法^[15]。

1.2.3 荧光原位杂交(FISH)及镜检 FISH程序参考CHEN等^[16]的方法,其中,探针使用寡核苷酸探针套#7(ONPM#7),包括12个探针,分别为TAMRA(carboxytetramethylrhodamine)(红色)修饰的pAs1-1、pAs1-3、pAs1-4、pAs1-6、AFA-3、AFA-4、pSc119.2-1、Grass-5S-1、Grass-5S-2和FAM(carboxyfluorescein)(绿色)修饰的BSCL135-1、BSCL135-2、(GAA)₁₀。染色体图像在Olympus BX60型荧光显微镜下观察,采用SPOTCCD(SPOT Cooled Color Digital Camera, DP72, Olympus, 日本)拍摄图像。

1.2.4 核型分析和染色体变异鉴定 对扬麦20重复鉴定3次,每次观察3~5个细胞,选取分散良好的2个细胞构建扬麦20参考核型,核型排列使用Adobe Photoshop软件(Adobe, USA)。对M₂和M₃植株进行染色体变异鉴定时,每个单株观察3~5个细胞,以未发生变异的染色体为参考,分析染色体变异类型并统计频率。

1.3 数据分析

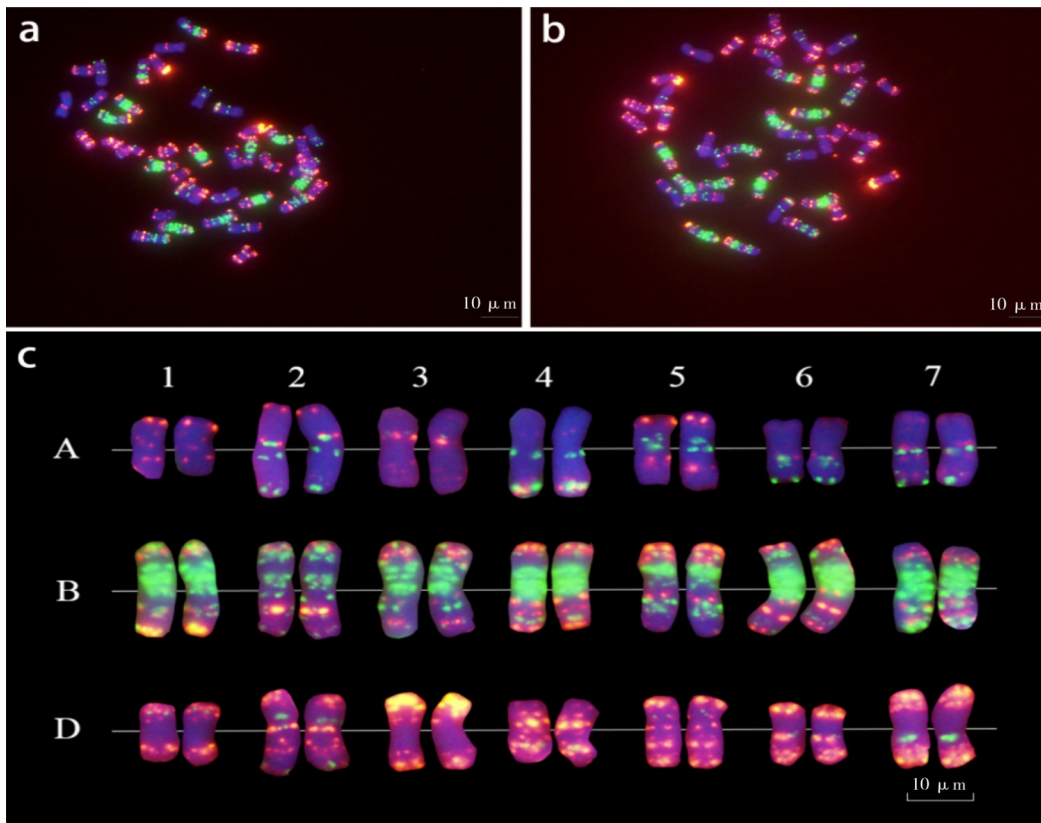
采用 Microsoft Excel 2021 录入表型数据并完成常规统计,用 Photoshop(Adobe, USA)作图。

2 结果与分析

2.1 扬麦 20 核型分析

ONPM#7 FISH 分析表明,扬麦 20 的 B 组染色体以 pSc119.2-1 和 (GAA)₁₀ 的绿色信号为主,并与 Afa 家族的红色信号部分重叠;D 组染色体以 Afa 家族的红色信号为主,具有少量绿色信号;A 组染色体显示的红绿信号最少,强度也相对较弱,但是在每条染色体上均有清晰的分布特征,根据染色体带纹,可以清晰地分辨出 21 对染色体和 42 条染色体臂。与中国春参考核型相比^[16],15 条染色体存在差异,其他染色体无明显差异,具体为:1A 长臂末端无绿色信号;2A 长臂末端分布 2 对

绿色信号;4A 长臂末段无明显红色信号;6A 短臂末端无明显红色信号,长臂近着丝粒区域存在 2 对绿色信号,末端存在 1 对绿色信号;7A 短臂末端存在 1 对绿色信号;1B 短臂末端存在大量绿色信号;2B 长臂中部红色信号强度与短臂末端有显著区别,长臂末端存在 1 对绿色信号;3B 短臂末端以及长臂末端各存在 1 对清晰的红色信号,长臂中间存在 1 对微弱的红色信号,短臂中间以及长臂近着丝粒区域存在清晰的多个绿色信号;4B 短臂末端存在 2 对绿色信号;5B 长臂靠近着丝粒区域存在 1 对红色信号;6B 存在臂间倒位;7B 长臂末端存在大量绿色信号;1D 短臂末端存在 1 对绿色信号,红、绿信号重叠;2D 长臂末端存在 1 对绿色信号;6D 长臂近着丝粒区域分别存在 1 对红色信号和 1 对绿色信号,红、绿信号重叠(图 1)。扬麦 20 的染色体纯合一致。



a、b. 染色体 FISH; c. 核型

a, b. Chromosomes after FISH; c. Karyotype

图 1 扬麦 20 染色体 FISH 及核型

Fig.1 Chromosomes after FISH and karyotype of Yangmai 20

2.2 电离辐射诱发染色体变异类型和频率分析

以扬麦 20 核型为参考,利用 ONPM#7 对扬

麦 20 M₂ 中的 103 个单株进行 FISH 分析,发现 30 株 (29.1%) 的涉及染色体变异,共包括 38 种变异类

型,平均每株包含1.27种,变幅为1~3种。在38种变异中,结构变异36种,复杂变异2种,其中,结构变异包括3种简单易位(T)、27种相互易位(RT)、1种端体(t)、2种缺失(del)和3种未知变异(Unknown),复杂变异既包含数目变异又包含结构变异(表1、图2、图3)。

统计分析表明,36种结构变异中,涉及除5D外的全部20条染色体,但A、B、D这3个基因组染色体涉及的变异频率不同,其中,A基因组染色体

的变异频率最高(27条,占总变异染色体的41.5%),其次为B基因组(21条,占比为32.3%),而D基因组最低(17条,占比为26.2%)。对于21条单染色体而言,涉及变异的数目大小依次为6A(7)>3A=7D(6)>7A=1B=4B=6B(4)>1A=2A=2B=2D=3D=4D(3)>4A=5A=3B=5B=7B(2)>1D=6D(1),说明不同染色体发生变异的频率存在差异,其中,6A、3A和7D等染色体发生了更多的重排现象(图2、3)。

表1 扬麦20 M₂植株染色体结构变异和数目类型

Tab.1 Chromosome structural variation and numerical types in M₂ plants of Yangmai 20

材料编号 Material number	染色体变异 Chromosome variations	纯合状态 Homozygosity	染色体数/条 Chromosome number
23-2	RT 3BS·3AS/3AL·3BL	杂合	42
23-5	RT 5AS·3DL/3DS·5AL	杂合	42
23-7	RT 7DL·3AL-3AS/7DS·7DL-3AL	纯合	42
23-53	del 4BS/T 4BS-3AS·3AL	杂合	42
23-65	RT 1BS·7AS/7AL·1BL	杂合	42
23-182	RT 4AL·6AL/4AS·6AS	纯合	42
23-185	RT 1BS·1BL-2DS/1BL-2DS·2DL	杂合	42
23-195	Unknown	纯合	42
23-200	RT 3AL·4BL/4BS·3AS	杂合	42
23-212	RT 4DS·7DL/7DS·4DL	纯合	42
23-216	RT 6AS·6AL-7BL/7BS·7BL-6AL	杂合	42
23-229	RT 7DL·2AL/7DS·2AS	杂合	42
23-232	RT 7DS-7AS·7AL/7AS-7DS·7DL, del 4BS/T 4BS-3AS·3AL	杂合	42
23-240	Unknown	纯合	42
23-242	RT 6AS·3BL/3BS·6AL	纯合	42
23-243	RT 6BS·5BL/5BS·6BL	杂合	42
23-245	RT 7DS-7DL·6BS/7DL·6BL, RT 7BS·4DS/4DL·7BL	杂合	42
23-246	RT 6AS·5BL/5BS·6AL	纯合	42
23-247	RT 1BS-3DS·3DL/3DS·1BS-1BL, RT 3DS·1BS-2BS/1BL-2BS·2BL	杂合	41
23-248	RT 1DS-1AS·1AL/1AS-1DS·1DL	杂合	42
23-249	RT 1AL-2BS·2BL/1AS·2BS	杂合	42
23-250	t 6BL	杂合	42
23-251	RT 6AS-6AL·7AL/6AL-7AS·7AL	杂合	42
23-252	RT 4DS·4DL-2AL/2AS·2AL-4DL, RT 6DS·6DL-4AL/4AS·6DL, RT 4BS·4BL-2DL/2DS·4BL	杂合	42
23-253	RT 5AL·7AL/5AS·7AS	杂合	42
23-254	Unknown	杂合	42
23-255	RT 7DL-3AS·3AL/7DS·7DL-3AS, del 2DL	杂合	42
23-256	T 6BL·1AL	杂合	40
23-258	T 2AS·1BL	杂合	42
23-261	RT 2BS-6AS·6AL/6AS-2BS·2BL	纯合	42

注:T.简单易位;RT.相互易位;t.端体;del.缺失。表3同。

Note: T. Simple translocation; RT. Reciprocal translocation; t. Telomeric; del. Deletion. The same as Tab.3.

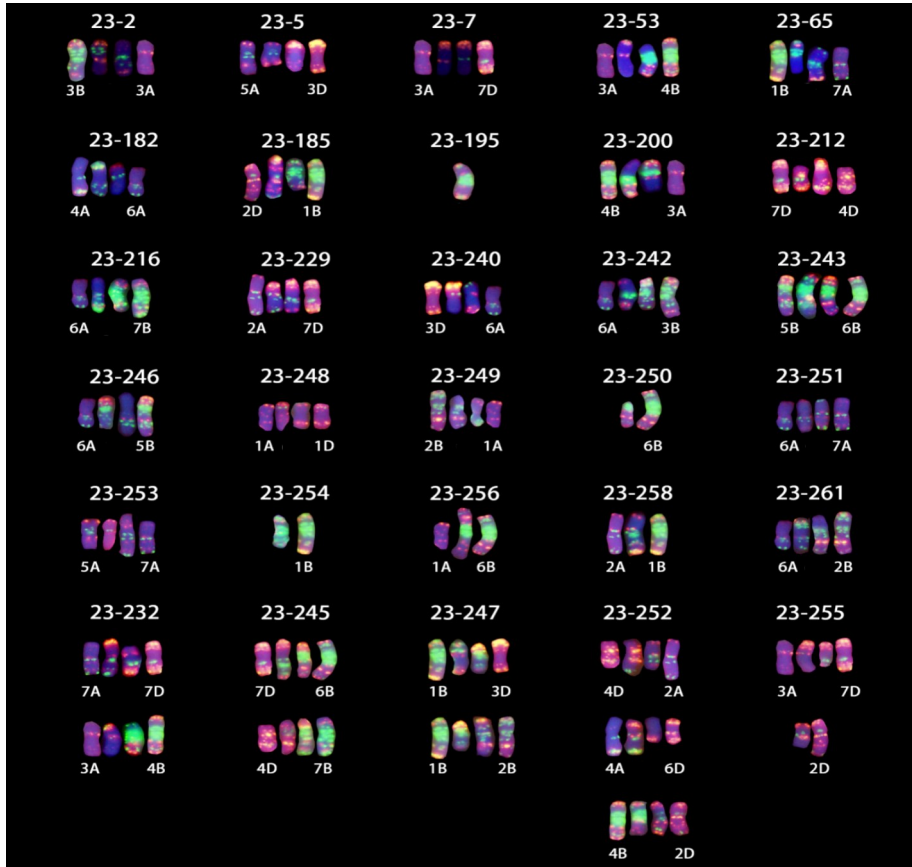
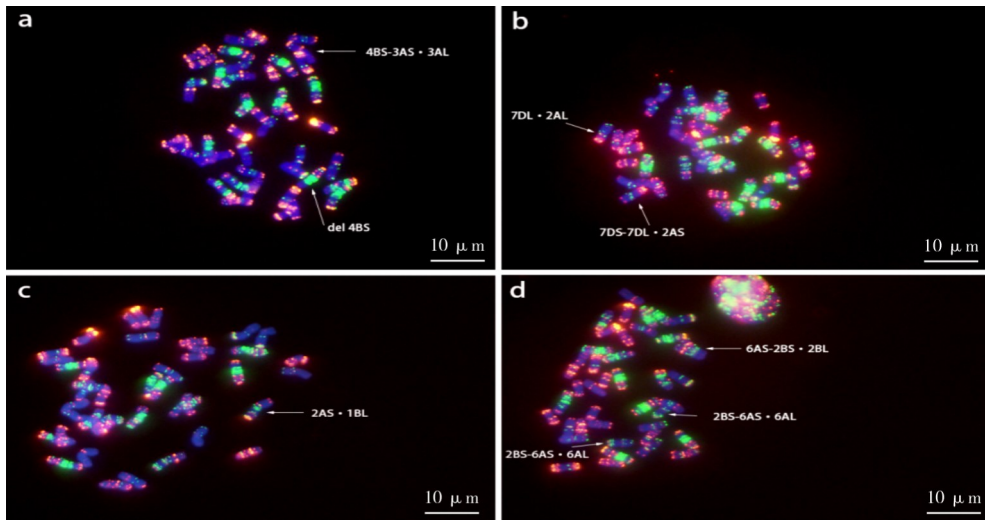


图 2 涉及结构变异的染色体

Fig.2 Chromosomes involving structural variations



箭头指示为染色体变异。图 4 同

Arrows indicated chromosome variations. The same as Fig.4

图 3 扬麦 20 M_2 突变体 23-53 (a)、23-229 (b)、23-258 (c) 及 23-261 (d) 染色体 FISH

Fig.3 Chromosomes after FISH in M_2 mutants 23-53 (a), 23-229 (b), 23-258 (c), and 23-261 (d) of Yangmai 20

2.3 M_2 突变体单株表型分析

表型鉴定发现, 突变体在株高和穗长性状上变化较大, 与扬麦 20 对照相比, 株高变化范围为

26.5~80.5 cm, 分蘖变化范围为 1~10 个, 穗长变化范围为 6.3~12.5 cm, 小穗数变化范围为 15~23 个, 不孕小穗数变化范围为 0~5 个, 结实率变化

范围为 85.29%~100%,其中,突变体 23-2、23-5 和 23-242 多个性状变化最明显(表 2)。

表 2 部分 M₂突变体单株表型
Tab.2 Single plant phenotype of partial M₂ mutants

材料编号 Material number	株高/cm Plant height	分蘖/个 Tiller	穗长/cm Spike length	小穗数/个 Spikelet number	不育小穗/个 Sterile spikelet	结实率/% Seed setting rate
Yangmai 20	65.5	5	8.8	20	0	100.00
23-2	26.5	1	6.3	17	5	85.29
23-5	80.5	4	12.5	22	3	93.18
23-7	62.5	4	8.6	22	1	97.73
23-53	61.5	2	8.6	21	3	92.86
23-65	50.5	3	7.5	15	2	93.33
23-182	64.5	4	9.3	18	0	100.00
23-185	66.5	7	9.8	23	0	100.00
23-195	65.5	7	9.5	22	0	100.00
23-200	65.5	7	8.8	20	2	95.00
23-212	70.5	6	9.5	21	2	95.24
23-216	69.5	4	8.5	19	1	97.37
23-229	66.5	9	9.8	20	0	100.00
23-232	57.5	5	6.9	16	0	100.00
23-240	53.5	7	7.8	19	0	100.00
23-242	60.5	10	9.6	21	1	97.62
23-243	53.5	3	7.5	16	0	100.00

2.4 M₃染色体变异分析

随机选取涉及染色体变异的 4 个 M₂ 单株(图 2、表 1),对其自交后代进行鉴定发现,23-242-4 包含 1 对衍生自 23-242 的纯合易位染色体 RT 6AS·

3BL/3BS·6AL,其他 5 个单株分别含有衍生自上一代的变异染色体,但均为杂合体(表 3、图 4),表明 M₂ 的变异染色体可以稳定传递到下一代,为进一步选育稳定的突变体提供了参考。

表 3 M₃植株染色体结构变异类型
Tab.3 Types of chromosomal structural variations in M₃ plants

材料编号 Material number	染色体变异 Chromosome variations	纯合状态 Homozygosity	染色体条数 Chromosome number
23-53-1	del 4BS/T4BS-3AS.3AL	杂合	42
23-185-3	RT 1BS·1BL-2DS/1BL-2DS·2DL	杂合	42
23-185-5	RT 1BS·1BL-2DS/1BL-2DS·2DL	杂合	42
23-232-1	RT 7DS-7AS·7AL/7AS-7DS·7DL del 4BS/T4BS-3AS.3AL	杂合	42
23-232-3	RT 7DS-7AS·7AL/7AS-7DS·7DL	杂合	42
23-242-4	RT 6AS·3BL/3BS·6AL	纯合	42

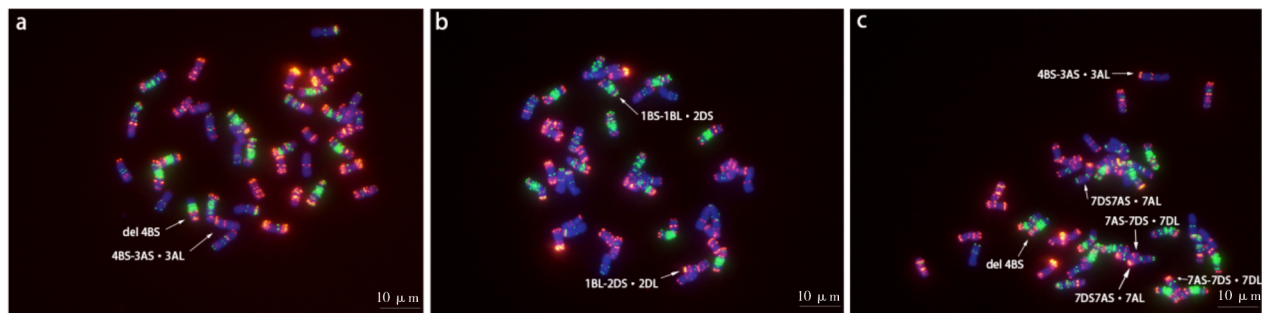


图 4 M₃植株 23-53-1 (a)、23-185-3 (b) 及 23-232-1 (c) 染色体结构变异 FISH

Fig.4 Chromosome structural variations after FISH in M₃ plants 23-53-1 (a), 23-185-3 (b), and 23-232-1 (c)

3 结论与讨论

染色体结构变异对物种进化有着重要作用,在鹿鼠中,1个约41 Mb染色体倒位对其不同生态型适应性分化有很大影响^[17]。在玉米中,结构变异是杂种优势形成的重要原因^[18]。泛基因组分析为揭示生物全基因组水平上的结构变异提供了依据,例如,JIAO等^[19]组装了17个小麦品种染色体水平的高质量基因组,精准鉴定出近25万个结构变异,揭示了基因组结构变异对小麦适应性和重大品种形成的影响,为未来小麦广适性育种提供理论基础。因此,不断鉴定和研究基因组结构变异具有重要的应用价值。本研究表明,200 Gy的⁶⁰Co- γ 射线照射可以有效诱发扬麦20染色体变异,成活率大于50%,不育率低于30%,且诱变频率为29.1%,200 Gy的⁶⁰Co- γ 射线是诱发扬麦20干种子染色体变异的有效剂量。共获得36种结构变异类型,涉及端体、缺失、简单易位、相互易位和等臂染色体,其中,相互易位频率最高(75%),且6个单株已经为相互易位纯合体。对变异染色体统计分析表明,A亚基因组染色体变异率最高,而D基因组最少,单染色体中,6A、3A、7D变异率较高,而5D最低,表明小麦不同基因组和染色体存在不同的诱变频率,进一步扩大鉴定的样本数,有望揭示小麦染色体突变热点。

相互易位由于没有改变染色体上的基因数目,但导致基因位置发生变化,可能对基因表达产生影响,从而导致产生新的性状突变。因此,需要通过精确的表型鉴定和多组学分析,明确这些相互易位系的遗传效应,从中选育新种质;同时,由于相互易位杂合体能够导致配子半不育并降低重组率,为优良基因组合或单倍型的连锁传递提供了可能,是转移和利用扬麦20有益基因的潜在亲本,为骨干亲本创制提供了可能。例如,TIAN等^[20]在扬麦20 4B染色体上定位到了1个编码基因蛋白 *TaWD40-4B.1*,调控小麦的耐旱性及产量,本研究创制出2个涉及扬麦20染色体4B的相互易位,为高频率传递该基因提供了可能。本研究还鉴定到2个涉及4BS末端缺失的突变体,由于控制小麦育性的基因 *Ms1* 位于该缺失区域^[21],因此,本研究获得的2个缺失系有望成为扬麦20的雄性不育系。

虽然电离辐射诱发的染色体变异具有较高的

随机性,难以定向获得目标突变,但是,其突变率高很容易创制一套突变体,这些材料有望加速重要目标基因的染色体定位和功能分析,为采用基因编辑技术定向诱导特定染色体区段或染色体间重排提供参考依据。人工定向创造结构变异已经在玉米^[22],小鼠^[23-24]和拟南芥中^[25-26]取得了成功,是未来染色体工程育种的重要方向。

由于本文所用的探针衍生自5个串联重复序列,所涉及的重复序列有限,因此,尚未覆盖全部染色体区段,所检测的变异类型和频率是有限的。同时,本文未对基因突变和其他基因组结构变异进行检测,因此,所检测的电离辐射诱发的突变率是偏低的。未来的研究需要综合利用多种技术,全面评价电离辐射诱发的基因组变异特征,明确小麦不同基因组、不同染色体及区段的变异特点,为基于电离辐射的小麦染色体工程育种提供更加全面的科学依据。

参考文献:

- [1] 庄丽芳, 亓增军. 植物染色体诱变研究与应用进展[J]. 南京农业大学学报, 2018, 41(1): 3-17.
ZHUANG L F, QI Z J. Recent advances in inducing and application of plant chromosome aberrations[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2018, 41(1): 3-17.
- [2] HUANG X Y, ZHU M Q, ZHUANG L F, et al. Structural chromosome rearrangements and polymorphisms identified in Chinese wheat cultivars by high-resolution multiplex oligonucleotide FISH[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 131(9): 1967-1986.
- [3] ZHAO J J, ZHENG X W, QIAO L, et al. Genome-wide association study reveals structural chromosome variations with phenotypic effects in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. The Plant Journal, 2022, 112(6): 1447-1461.
- [4] WU N, LEI Y H, PEI D, et al. Predominant wheat-alien chromosome translocations in newly developed wheat of China[J]. Molecular Breeding, 2021, 41(4): 30.
- [5] XIONG H C, GUO H J, FU M Y, et al. A large-scale whole-exome sequencing mutant resource for functional genomics in wheat[J]. Plant Biotechnology Journal, 2023, 21(10): 2047-2056.
- [6] 徐阿炳, 李雅志, 许谦迎, 等. γ 射线引变育成冬小麦新品种“山农辐63”[J]. 核农学报, 1985(2): 1-4.
XU A B, LI Y Z, XU Q Y, et al. A new variety of winterwheat shannongfu No. 63 induced by gamma rays[J]. Acta Agriculturae Nucleatae Sinica, 1985(2): 1-4.
- [7] PU J, WANG Q, SHEN Y F, et al. Physical mapping of chromosome 4J of *Thinopyrum bessarabicum* using gamma radiation-induced aberrations[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2015, 128(7): 1319-1328.
- [8] ZHANG Z, ZHOU S H, LIU W H, et al. Molecular cytogenetic analysis of the introgression between *Agropyron cristatum*

- P genome and wheat genome[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(20): 11208.
- [9] 齐莉莉, 陈佩度. 小麦白粉病新抗源: 基因 *Pm21*[J]. 作物学报, 1995, 21(3): 257.
- QI L L, CHEN P D. A new resistant source of wheat powdery mildew: gene *Pm21*[J]. Acta Agronomica Sinica, 1995, 21(3): 257.
- [10] XING L P, HU P, LIU J Q, et al. *Pm21* from *Haynaldia villosa* encodes a CC-NBS-LRR protein conferring powdery mildew resistance in wheat[J]. Molecular Plant, 2018, 11(6): 874-878.
- [11] 王林生, 张雅莉, 南广慧. 普通小麦-大赖草易位系 T5AS-7LrL·7LrS 分子细胞遗传学鉴定[J]. 作物学报, 2018, 44(10): 1442-1447.
- WANG L S, ZHANG Y L, NAN G H. Molecular and cytogenetic identification of *Triticum aestivum*-*Leymus racemosus* translocation line T5AS-7LrL·7LrS[J]. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44(10): 1442-1447.
- [12] DAI K L, ZHAO R H, SHI M M, et al. Dissection and cytological mapping of chromosome arm 4VS by the development of wheat-*Haynaldia villosa* structural aberration library[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2020, 133(1): 217-226.
- [13] 王彩萍, 许琦, 徐杰, 等. ^{60}Co 辐射处理“农大179” M_2 代性状变异类型分析[J]. 核农学报, 2006, 20(5): 361-364.
- WANG C P, XU Q, XU J, et al. Mutant type analysis in M_2 of common wheat "nongda 179" induced by irradiation[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2006, 20(5): 361-364.
- [14] 陆成彬, 张伯桥, 高德荣, 等. 高产广适性小麦新品种‘扬麦20’的培育与推广应用[J]. 中国农学通报, 2013, 29(30): 96-99.
- LU C B, ZHANG B Q, GAO D R, et al. Cultivation and application of wheat varieties 'Yangmai 20' with high yield and eurytopicity[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2013, 29(30): 96-99.
- [15] ANDRAS S C, HARTMAN T P, MARSHALL J A, et al. A drop-spreading technique to produce cytoplasm-free mitotic preparations from plants with small chromosomes[J]. Chromosome Research, 1999, 7(8): 641-647.
- [16] CHEN J Y, TANG Y Q, YAO L S, et al. Cytological and molecular characterization of *Thinopyrum bessarabicum* chromosomes and structural rearrangements introgressed in wheat [J]. Molecular Breeding, 2019, 39(10): 146.
- [17] HAGER E R, HARRINGMEYER O S, BROCK WOOLDRIDGE T, et al. A chromosomal inversion contributes to divergence in multiple traits between Deer mouse ecotypes[J]. Science, 2022, 377(6604): 399-405.
- [18] WANG B B, HOU M, SHI J P, et al. *De novo* genome assembly and analyses of 12 founder inbred lines provide insights into maize heterosis[J]. Nature Genetics, 2023, 55(2): 312-323.
- [19] JIAO C Z, XIE X M, HAO C Y, et al. Pan-genome bridges wheat structural variations with habitat and breeding[J]. Nature, 2025, 637(8045): 384-393.
- [20] TIAN G, WANG S B, WU J H, et al. Allelic variation of TaWD40-4B.1 contributes to drought tolerance by modulating catalase activity in wheat[J]. Nature Communications, 2023, 14(1): 1200.
- [21] TUCKER E J, BAUMANN U, KOUIDRI A, et al. Molecular identification of the wheat male fertility gene *Ms1* and its prospects for hybrid breeding[J]. Nature Communications, 2017, 8(1): 869.
- [22] SCHWARTZ C, LENDERTS B, FEIGENBUTZ L, et al. CRISPR-Cas9-mediated 75.5-Mb inversion in maize[J]. Nature Plants, 2020, 6(12): 1427-1431.
- [23] KORABLEV A N, SEROVA I A, SEROV O L. Generation of megabase-scale deletions, inversions and duplications involving the Contactin-6 gene in mice by CRISPR/Cas9 technology[J]. BMC Genetics, 2017, 18(Suppl 1): 112.
- [24] SCHMIDT C, FRANSZ P, RÖNSPIES M, et al. Changing local recombination patterns in *Arabidopsis* by CRISPR/Cas mediated chromosome engineering[J]. Nature Communications, 2020, 11(1): 4418.
- [25] QI Y P, LI X H, ZHANG Y, et al. Targeted deletion and inversion of tandemly arrayed genes in *Arabidopsis thaliana* using zinc finger nucleases[J]. G3, 2013, 3(10): 1707-1715.
- [26] BEYING N, SCHMIDT C, PACHER M, et al. CRISPR-Cas9-mediated induction of heritable chromosomal translocations in *Arabidopsis*[J]. Nature Plants, 2020, 6(6): 638-645.