

网络出版时间:2024-08-20

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20240819.1614.018

彩色小麦色素性状遗传机理研究进展

蔡岳, 宋昱, 李峰, 于章龙, 邱玉亮, 杨运良

(山西农业大学棉花研究所, 山西运城 044000)

摘要:彩色小麦富含花青素、蛋白质、维生素、叶酸、硒、锌、铁等营养成分,具有抗氧化、抗炎、抗癌、调节血糖、增强免疫、延缓衰老、预防心血管病等营养食疗功能,是功能营养优质小麦种质资源。常见的彩色小麦主要包括紫粒和蓝粒两大类。紫粒色素基因主要在种皮表达,为母性遗传模式;蓝粒色素基因主要在糊粉层表达,是花粉直感效应遗传模式。为深入理解彩色小麦的遗传和分子机理、了解相关研究的前沿进展,本文从彩色小麦中色素积累的遗传特征、染色体定位、遗传作图、分子克隆和机理研究等方面进行全面的回顾和综述,探讨彩色小麦遗传改良的相关问题。

关键词:彩色小麦;蓝色糊粉层;紫色果皮;遗传机理;基因挖掘

中图分类号:S512.1;S330

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2025)03-0360-06

Research Progress of Genetic Mechanisms of Pigment Traits in Colored Wheat

CAI Yue, SONG Yu, LI Feng, YU Zhanglong, QIU Yuliang, YANG Yunliang

(Shanxi Agricultural University, Yuncheng, Shanxi 044000, China)

Abstract: Colored wheat, rich in anthocyanins, proteins, vitamins, folic acid, selenium, zinc, iron, and other nutritional components, exhibits therapeutic nutritional functions such as antioxidation, anti-inflammation, anti-cancer, blood sugar regulation, immune enhancement, anti-aging, and prevention of cardiovascular diseases. It serves as a valuable genetic resource for functional nutrition in wheat. Common types of the colored wheat include purple and blue grains, with the purple grain pigment gene predominantly expressed in the seed coat, following a maternal inheritance pattern. In contrast, the blue grain pigment gene is mainly expressed in the aleurone layer, exhibiting a pollen-sensitive inheritance pattern. To deeply understand the genetics and molecular mechanisms of colored wheat and to keep abreast of the latest research advancements, this article comprehensively reviewed and summarized the genetic characteristics of pigment accumulation in colored wheat, chromosomal localization, genetic mapping, molecular cloning, and mechanistic studies, and discussed relevant issues in the genetic improvement of colored wheat.

Keywords: Colored wheat; Blue aleurone layer; Purple seed coat; Genetic mechanism; Gene exploration

与当前主栽小麦品种的籽粒颜色多呈现红色和白色不同,彩色小麦的籽粒因富含花青素而呈现出紫、蓝、黑、绿等特殊颜色,其属于特色小麦。

它可通过远缘杂交、化学诱变和物理诱变等方式结合传统育种方法进行培育^[1]。花青素是植物界中最大的一类水溶性色素,属于类黄酮化合物家

收稿日期:2024-03-14 修回日期:2024-04-30

基金项目:山西农业大学生物育种工程项目(YZGC003);黄土高原特色作物优质高效生产省部共建协同创新中心项目(SBGJX-TZX-07)

第一作者 E-mail: adachitouch@qq.com(蔡岳)

通讯作者 E-mail: ycmhssy@163.com(宋昱)

族,广泛分布于植物的花、叶、果实、籽粒等,使植物器官呈现出红、橙、蓝、紫、黑等各种颜色^[2]。常见的彩色小麦主要包括紫粒和蓝粒两大类,紫粒色素基因主要在种皮表达,为母性遗传模式;蓝粒色素基因主要在糊粉层表达,是花粉直感效应遗传模式;黑粒主要由紫粒和蓝粒小麦杂交获得,不同部位的花色苷类化合物决定了小麦籽粒的颜色。小麦蓝粒和紫粒基因主要来源于二倍体野生一粒小麦、四倍体硬粒小麦、六倍体普通小麦、黑麦、偃麦草、赖草等^[3]。

紫色果皮和蓝色糊粉层曾被用作区别饲用小麦和人类食用小麦的标记,也被用于测定自然异花授粉程度、配子传播、组织学观察、配制杂交种的形态标记^[4]。截至目前,彩色小麦在食品工业上的应用仍然非常有限^[5-7]。近年来研究发现,彩色小麦富含花青素、蛋白质、维生素、氨基酸、叶酸等营养成分以及硒、锌、铁、铬等微量元素,具有抗氧化、抗炎症、抑制胆固醇吸收、血糖调节、抗癌、保护视网膜、调节脂质、保护肝脏、增强免疫力、延缓衰老、预防心血管病等营养食疗功能,是功能营养优质小麦种质资源,也是重要的保健食品^[2,8-9]。从小麦起源进化到现代育种过程中,人类主要选择了适口性好、产量高、品质好、抗逆境的白粒和红粒小麦品种,对少量自然突变和杂交育种后代出现的紫粒、蓝粒、黑粒、绿粒等彩色小麦种质资源没有重视,保护利用不足,育种选择缓慢,致使彩色小麦没能成为人们的主食。

随着人们生活水平的提高,功能营养型彩色小麦受到越来越多国内外社会各界人士的关注,发展彩色小麦加工和生产具有广阔的前景。近年来,彩色小麦种质资源、遗传育种、基因挖掘、作用机理、营养成分、保健功能、临床医学等相关研究报道逐渐增多,研究内容不断深入,研究水平不断提高^[3]。相关研究表明,彩色小麦的色素性状主要由遗传因素决定。国内关于彩色小麦的研究多集中于营养成分、品质特征、色素构成、理化特性、医疗保健、种质资源、品种选育等方面,关于色素性状的遗传及分子机理则少见报道。鉴于紫粒小麦和蓝粒小麦是目前彩色小麦研究最多、最具代表性的种类,本文通过对紫粒和蓝粒小麦色素的遗传特性、基因挖掘和功能研究现状进行综述,探讨彩色小麦的遗传机制及其利用价值,以期为该类型小麦深入研究和开发提供依据。

1 紫色果皮的遗传调控

1.1 紫色粒色的基因来源与遗传特征

紫粒性状主要起源于埃塞俄比亚的四倍体小麦和中国的古老普通小麦品种,随后通过选择育种被引入到六倍体小麦中^[4,10]。其他一些紫粒基因可能来源于普通小麦与野生物种如一粒小麦和偃麦草的远缘杂交后代^[3]。早期研究指出,四倍体小麦中的紫粒性状由单个显性基因控制^[11-12]。进一步的研究发现,在六倍体小麦中,紫色果皮性状可能由两个显性互补基因控制,这些基因分别位于3A和7B染色体上^[13-14]。Griffin^[15]的研究进一步揭示了这种性状的遗传复杂性,他发现两种颜色的杂交后代在F₂群体中的分离比为9:7,表明存在两个显性互补基因的控制机制。

通过单体分析方法,Arbuzova等^[16-17]确定了来自品种Purple Feed的紫色种皮基因*Pp1*和*Pp2*分别位于7B和2A染色体。Dobrovolskaya等^[18]进一步分析认为,Purple Feed中的*Pp2*和Purple中的*Pp3*为同一位点的不同等位基因,都位于2A染色体。此外,在7D染色体上还存在另一个控制紫粒性状的互补基因*Pp-D1*^[19]。

1.2 紫粒性状的分子调控机制

花青素生物的合成通路涉及*CHS*、*CHI*、*F3H*、*DFR*、*ANS*等多个结构基因,这些基因的表达受到*R2R3-MYB*、*bHLH*、*WD40*等调节基因的影响,这一机制在多数植物中保守存在^[20-23]。这些调节基因通过形成MBW复合体来调节花青素合成通路中结构基因的表达。

通过对不同基因状态的彩色材料进行色素定量和基因表达量的测定和分析,基因如*Rc*、*Pc*、*Plb*、*Pls*和*Pp*作为转录因子参与调控花青素合成相关基因的表达^[24]。通过分子标记辅助选择和杂交方法开发的近等基因系显示,*Pp-A1*、*Pp-D1*、*Pp3*等显性等位基因共同作用,显著提高了花青素合成基因*CHI*和*F3H*的表达^[25]。

1.3 基因同源性与功能研究

对MYC/bHLH转录因子家族的研究发现,小麦中的*Pp3*基因与水稻的*Pb/Ra*、玉米的*Lc/R*以及大麦的*ANT2*基因同源,这些基因都编码MYC类转录因子^[26-29]。此外,小麦粒色控制基因*Pp3*存在候选基因即*TaMyc1*,该基因的表达受显性等位基因*Pp-D1*的抑制,并且光照可以诱导其表达和花青素的积累^[30-31]。

Jiang 等^[32]通过转录组测序、表达分析和遗传作图分离了控制紫粒性状的互补基因 *TaPpm1* 和 *TaPpb1*, 这两个基因分别编码 MYB 和 bHLH 转录因子, 证实了这些转录因子通过互作共同调节紫粒小麦花青素的生物合成, 揭示了紫粒小麦花青素合成的复杂调控网络。

2 蓝色糊粉层性状遗传解析

2.1 蓝粒性状的起源与特性

蓝粒小麦的蓝色糊粉层性状是通过与黑麦、偃麦草、一粒小麦等近缘种属的杂交引入的, 驯化的六倍体小麦本身不含此特性^[3,4]。这些杂交后代的染色体不能正常配对, 导致非孟德尔遗传分离, 且糊粉层的剂量效应增加了遗传分析的复杂度。Giltay^[33]和 Kattermann^[34]分别观察到蓝粒花粉对红粒和白粒小麦的直感效应。控制蓝色糊粉层的基因位于长穗偃麦草 (*Agropyron elongatum*) 的一条染色体上, 呈部分显性遗传并具有剂量效应^[35]。经正反交试验分析, 蓝色糊粉层受两个不完全显性基因控制^[36], 但受环境影响及亲本携带四价体的影响, 使得表型分离比率判别不准确^[4]。通过广泛的杂交试验证实, 携带长穗偃麦草染色体片段的易位系 UC66049 中的蓝色糊粉层基因 *Ba* 表现为单基因显性遗传^[37]。然而, Mettin 等^[38]研究发现, 蓝粒小麦品系 TRI2401 与红粒中国春小麦杂交的 F_2 代中, 有 74% 为非蓝粒, 26% 为蓝粒, 表明蓝色性状的遗传可能不仅仅是单基因控制。由于 TRI 2401 自交后代会产生一定频率的 4Aa 单体并导致红蓝分离, 因此该品系遗传上不稳定, 当然不排除是隐性单位点的可能性。孙群等^[39]报道, 蓝粒小麦河东乌麦 526 的色素性状由两对互补基因控制, F_2 代遗传符合 9:7 的分离规律。而兰素缺等^[40]对蓝粒小麦的遗传进行研究认为, 由偃麦草和黑麦来源的籽粒颜色由 2 对互补基因控制, 而来源不明确的 7083L-16 由 1 对基因控制。这些研究揭示了蓝粒小麦遗传的复杂性和多样性, 但仍需更多的测交和分子标记追踪试验来进一步探讨。

2.2 蓝粒基因的精细定位与遗传效应

对 Sebesta Blue 的连续 C-banding/FISH 检测表明, 蓝粒小麦 SB-1、SB-2、SB-3 均发生小麦-长穗偃麦草 4BS·4BL·4EL 易位, 携带 *Ba* 位点。当这些品系与白粒小麦杂交时, F_2 代的正反交遗传分离比例均符合 3:1, 表明 *Ba* 基因的遗传

模式为单显性^[41]。相比之下, 携带野生一粒小麦 *Ba* 基因的正反交 F_2 代分离比例则在 1:3 到 1:1 之间, 说明蓝色性状的来源不同可能导致遗传上的差异。

在中国, 李振声等^[42]通过小麦-长穗偃麦草远缘杂交创制了 4Ag(4D) 二体替换系, 其中蓝色基因位于 4Ag 染色体上, 显示出低传递率, 但能弥补 4D 染色体的遗传效应^[43-44]。此外, 利用 ^{60}Co - γ 射线对该二体替换系进行辐射诱变, 创制了一系列蓝粒易位系, 这些易位系的蓝色糊粉层基因 *Ba* 主要位于 4Ag 染色体长臂 FL 0.71~0.80 的物理区间^[45-48]。

百萨偃麦草 (*Thinopyrum bessarabicum*) 基因组也存在蓝色糊粉层基因, 该基因被定位在 4J 染色体的特定物理区段^[49-51]。对欧洲地区的一些蓝粒小麦品系进行细胞遗传学分析表明, 这些品系是 4Abo(4A 或 4B) 替换系, 其蓝色性状来源于栽培或野生一粒小麦^[52]。Liu 等^[53]通过远缘杂交和分子标记分析, 从 F_8 代中筛选出的 6 个蓝粒小麦株系, 均为 4Ab(4B) 二体替换系。

Burešová 等^[54]对全球范围内 26 份蓝粒小麦种质进行基因组构成调查后发现, 大多数种质为长穗偃麦草血缘, 涉及易位、附加、替换等变异, 其他种质则推测含有一粒小麦染色质。这些研究进一步证实了第 4 部分同源群染色体与蓝粒性状的关联。

值得注意的是, 小麦蓝色糊粉层性状的主要遗传模式为单基因遗传。来自于长穗偃麦草的蓝粒基因已被命名为 *Ba1*, 表现为显性遗传模式^[37]。而来自一粒小麦的蓝色糊粉层基因 *Ba2*, 尽管表现为不完全显性, 也已被详细定位于 4AL 染色体上特定的物理位置^[55-57]。

2.3 遗传调控与花青素合成

蓝粒小麦与白粒小麦在花青素合成的表达机制上有显著差异。尽管两者在花青素合成的结构基因 *CHS*、*DFR*、*3'5'H* 序列上高度同源, 但蓝粒小麦中这些基因的表达水平显著高于白粒小麦, 表明蓝粒小麦与白粒小麦之间粒色的差异可能主要由转录调控机制引起^[58-59]。

在分子水平上, 控制蓝色糊粉层特异表达的候选基因 *ThMYC4E* 可通过高通量转录组测序技术被识别, 该基因仅在携带长穗偃麦草血缘的蓝粒小麦中被发现, 并编码类似于禾谷类植物花青素合成调节基因 *bHLH* 的转录因子^[60]。此外, 研

究者还分离了源自黑麦和一粒小麦的类似基因 *TsMYC2* 和 *TbMYC4A*, 这些基因也参与激活花青素合成通路^[61-62]。这些基因与 *MYB* 基因共表达能诱导花青素的积累, 但是否为调控小麦蓝色糊粉层形成的唯一因素, 目前尚无直接证据。

花青素的种类和合成路径在蓝粒和紫粒小麦中有所不同。蓝粒小麦主要含有飞燕草素和矢车菊素, 而紫粒小麦则含有更广泛的花青素类型, 包括飞燕草素、矢车菊素、锦葵色素和牵牛花色素。这些花青素通过不同的途径合成, 涉及多种酶如 *F3'5'H*、*DFR*、*ANS* 以及 *F3'H*^[63-64]。

蓝粒小麦的色素合成路径也受到来源基因的影响。例如, 来源于长穗偃麦草的 *Ba1* 基因为显性基因, 而一粒小麦来源的 *Ba2* 基因为不完全显性基因, 这两种基因在后代中的表型分离比例不同^[41, 53-54]。色素分析显示, 蓝粒小麦糊粉层的着色包括飞燕草苷元和矢车菊苷元合成途径^[65], 表明这些合成途径对于最终的籽粒色彩表达至关重要。

3 讨论

彩色小麦的遗传规律较为复杂, 不同颜色小麦的遗传特征不同。紫色小麦果皮的遗传特性主要受到两个互补基因位点的控制, 这涉及 *MYC* 和 *MYB* 转录因子, 这些基因位于不同的染色体亚基因组上, 对小麦育种的研究具有重要意义^[3-4]。而蓝色糊粉层的特性可能是在驯化过程中丢失的, 通过远缘杂交重新引入, 主要由 *F3'5'H*、*F3'H* 等基因控制, 这些基因在小麦及其他麦类作物的 D 基因组中也有对应存在, 显示出调控机制的保守性^[66-67]。这些遗传特性的理解为彩色小麦的遗传改良奠定了基础。

针对彩色小麦的遗传改良, 以下是一些具体建议:

(1) 利用现代基因编辑技术

通过 CRISPR/Cas9 等基因编辑技术精确修改已知的关键基因, 如紫粒小麦中的 *Pp1*、*Pp2*、*Pp3*(*Pp-D1*)^[16-18] 以及蓝粒小麦中的 *Ba1* 和 *Ba2*^[58-59], 可以直接影响色素积累和表型表达, 增强小麦的营养价值和外观特性。

(2) 深入探索转录调控网络

通过全基因组关联研究 (GWAS) 和转录组分析, 细致探究花青素合成的转录调控网络, 包括 *R2R3-MYB*、*bHLH*、*WD40* 等调控因子^[23-24, 26]。揭示这些转录因子的互作机制对理解和操控花青

素合成通路至关重要。

(3) 运用远缘杂交和染色体工程

鉴于一些重要的色素基因来源于小麦的野生亲缘种如偃麦草和黑麦, 远缘杂交和染色体工程技术可以用于引入或优化这些有益性状^[41, 59]。

(4) 研究环境因素的影响

考虑到色素表达受光照和温度等环境因素影响^[34-35], 研究这些条件如何影响关键基因表达和色素积累对于培育适应不同环境条件的彩色小麦品种极为重要。

(5) 推动多学科综合研究

由于色素积累影响小麦的营养价值、加工特性及抗病性, 植物生理学、遗传学、分子生物学和农艺学的综合研究将极大地推动这一领域的发展^[31, 33]。

尽管存在诸多挑战, 如外源染色体片段的传递频率差异及同源群染色体的低共线性, 这些都可能对后代分离比例难以预测^[68-69]。成功创制的外源染色体替换、附加和易位系已展示了现代遗传和育种技术的应用潜力, 为未来彩色小麦的育种和品种改良提供了重要基础^[54, 70]。这些研究和技术的应用可促进彩色小麦的遗传改良, 提高该类小麦品种的产量、品质及抗逆性。

参考文献:

- [1] 张小燕, 高迢竹, 高向阳. 特殊粒色小麦研究进展[J]. 粮油食品科技, 2016, 24(4): 7.
ZHANG X Y, GAO Q Z, GAO X Y. Research progress on special color wheat [J]. *Science and Technology of Cereals, Oils and Foods*, 2016, 24(4): 7.
- [2] ZHU F. Anthocyanins in cereals: Composition and health effects [J]. *Food Research International*, 2018, 109: 232.
- [3] 徐萍, 张正斌, 张锦鹏, 等. 彩色小麦基因发掘和种质资源育种利用[J]. 植物遗传资源学报, 2022, 23(6): 1549.
XU P, ZHANG Z B, ZHANG J P, et al. Gene discovery and germplasm resource breeding utilization of colored wheat [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2022, 23(6): 1549.
- [4] ZEVEN A C. Wheats with purple and blue grains: A review [J]. *Euphytica*, 1991, 56(3): 243.
- [5] FICCO D B M, DE SIMONE V, COLECCHIA S A, et al. Genetic variability in anthocyanin composition and nutritional properties of blue, purple, and red bread (*Triticum aestivum* L.) and durum (*Triticum turgidum* L. ssp. *turgidum* conv. *durum*) wheats [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2014, 62(34): 8686.
- [6] FICCO D B M, MASTRANGELO A M, TRONO D, et al. The colours of durum wheat: A review [J]. *Crop and Pasture Science*, 2014, 65(1): 1.
- [7] 张正斌, 徐萍, 张锦鹏, 等. 彩色小麦种质资源在生物强化和功能食品应用中的研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2022, 23(6): 1572.
ZHANG Z B, XU P, ZHANG J P, et al. Research progress in application of colored wheat germplasm resources in biofortifi-

- cation and functional foods [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2022, 23(6): 1572.
- [8] SAINI P, KUMAR N, KUMAR S, *et al.* Bioactive compounds, nutritional benefits and food applications of colored wheat: A comprehensive review [J]. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2021, 61(19): 3197.
- [9] 李莉, 覃鹏. 彩色小麦的遗传与营养成分研究进展[J]. *贵州农业科学*, 2020, 48(1): 9.
- LI L, QIN P. Research progress in heredity and nutrition composition of colored wheat [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2020, 48(1): 9.
- [10] BELAY G, TESEMMA T, BECHERE E, *et al.* Natural and human selection for purple-grain tetraploid wheats in the Ethiopian Highlands [J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 1995, 42(4): 387.
- [11] SHARMAN B C. 'purple pericarp': A monofactorial dominant in tetraploid wheats [J]. *Nature*, 1958, 181: 929.
- [12] COPP L G L. Purple grains in hexaploid wheat [J]. *Wheat Inform Service*, 1965, 19-20: 18.
- [13] MCINTOSH R A, BAKER E P. Inheritance of purple pericarp in wheat [J]. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 1967, 92: 204
- [14] PIECH J, EVANS L E. Monosomic analysis of purple grain colour in hexaploid wheat [J]. *Plant Breed*, 1979, 82: 212.
- [15] GRIFFIN W B. Outcrossing in New Zealand wheats measured by occurrence of purple grain [J]. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 1987, 30(3): 287.
- [16] ARBUZOVA V S, MAYSTRENKO O I, POPOVA O M. Development of near-isogenic lines of the common wheat cultivar 'Saratovskaya 29' [J]. *Cereal Research Communications*, 1998, 26(1): 39.
- [17] ARBUZOVA V S, MAYSTRENKO O I. Chromosomal location of genes for purple grain color introgressed in common wheat [J]. *Cereal Research Communications*, 2000, 28(3): 235.
- [18] DOBROVOLSKAYA O, ARBUZOVA V S, LOHWASSER U, *et al.* Microsatellite mapping of complementary genes for purple grain colour in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Euphytica*, 2006, 150(3): 355.
- [19] TERESHCHENKO O Y, GORDEEVA E I, ARBUZOVA V S, *et al.* The D genome carries a gene determining purple grain colour in wheat [J]. *Cereal Research Communications*, 2012, 40(3): 334.
- [20] ZHANG Y, BUTELLI E, MARTIN C. Engineering anthocyanin biosynthesis in plants [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2014, 19: 81.
- [21] SHOEVA O Y, KHLESTKINA E K. The specific features of anthocyanin biosynthesis regulation in wheat [M]//Advances in wheat genetics: From genome to field. Tokyo: Springer Japan, 2015: 147.
- [22] KOES R, VERWEIJ W, QUATTROCCHIO F. Flavonoids: A colorful model for the regulation and evolution of biochemical pathways [J]. *Trends in Plant Science*, 2005, 10(5): 236.
- [23] PETRONI K, TONELLI C. Recent advances on the regulation of anthocyanin synthesis in reproductive organs [J]. *Plant Science*, 2011, 181(3): 219.
- [24] TERESHCHENKO O Y, ARBUZOVA V S, KHLESTKINA E K. Allelic state of the genes conferring purple pigmentation in different wheat organs predetermines transcriptional activity of the anthocyanin biosynthesis structural genes [J]. *Journal of Cereal Science*, 2013, 57(1): 10.
- [25] GORDEEVA E I, SHOEVA O Y, KHLESTKINA E K. Marker-assisted development of bread wheat near-isogenic lines carrying various combinations of purple pericarp (Pp) alleles [J]. *Euphytica*, 2015, 203(2): 469.
- [26] HU J, ANDERSON B, WESSLER S R. Isolation and characterization of rice R genes: Evidence for distinct evolutionary paths in rice and maize [J]. *Genetics*, 1996, 142(3): 1021.
- [27] WANG C, SHU Q. Fine mapping and candidate gene analysis of purple pericarp gene Pp in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2007, 52(22): 3097.
- [28] COCKRAM J, WHITE J, ZULUAGA D L, *et al.* Genome-wide association mapping to candidate polymorphism resolution in the unsequenced barley genome [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(50): 21611.
- [29] KHLESTKINA E K. Genes determining the coloration of different organs in wheat [J]. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 2013, 3(1): 54.
- [30] SHOEVA O Y, GORDEEVA E I, KHLESTKINA E K. The regulation of anthocyanin synthesis in the wheat pericarp [J]. *Molecules*, 2014, 19(12): 20266.
- [31] ZONG Y, XI X, LI S, *et al.* Allelic variation and transcriptional isoforms of wheat TaMYC1 gene regulating anthocyanin synthesis in pericarp [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1645.
- [32] JIANG W, LIU T, NAN W, *et al.* Two transcription factors TaPpm1 and TaPpb1 co-regulate anthocyanin biosynthesis in purple pericarps of wheat [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(10): 2555.
- [33] Giltay E. Ueber den directen Einfluss des Pollens auf Frucht- und Samenbildung [M]. 1893.
- [34] KATTERMANN G. Farbexenien bei weizenkreuzungen und das erbliche verhalten blau gefairbten aleuronschicht bei der verwendeten neuartigen weizenrassen im algemeinen [J]. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz*, 1932, 17: 413.
- [35] KNOTT D R. The inheritance in wheat of a blue endosperm color derived from *Agropyron elongatum* [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1958, 36(5): 571.
- [36] HURD E A. Inheritance of blue kernel colour in wheat [J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 1959, 39(1): 1.
- [37] KEPPEL V D, BAENZIGER P S. Inheritance of the blue aleurone trait in diverse wheat crosses [J]. *Genome*, 1990, 33(4): 525.
- [38] METTIN D, SCHLEGEL G, LEHMANN C. Instability of the blue grain color in a strain of *Triticum aestivum* L. [J]. *Genome*, 1991, 34(5): 745.
- [39] 孙群, 孙宝启, 王建华. 黑粒小麦籽粒色素的遗传研究[J]. *种子*, 2003, 22(4): 33.
- SUN Q, SUN B Q, WANG J H. Genetic of seed pigment of black kernel wheat [J]. *Seed*, 2003, 22(4): 33.
- [40] 兰素缺, 李杏普, 刘玉平. 蓝粒小麦籽粒色素遗传研究[J]. *华北农学报*, 2008, 23(S1): 12.
- LAN S Q, LI X P, LIU Y P. Genetic of seed pigment of blue kernel whea [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2008, 23(S1): 12.
- [41] MORRISON L A, METZGER R J, LUKASZEWSKI A J. Origin of the blue-aleurone gene in sebesta blue wheat genetic stocks and a protocol for its use in apomixis screening [J]. *Crop Science*, 2004, 44(6): 2063.
- [42] 李振声, 穆素梅, 蒋立训, 等. 蓝粒单体小麦研究(一)[J]. *遗传学报*, 1982, 9(6): 431.
- LI Z S, MU S M, JIANG L X, *et al.* A study on blue-grained monosomic wheat (I) [J]. *Acta Genetica Sinica*, 1982, 9(6): 431.
- [43] 穆素梅, 李振声, 周汉平, 等. 蓝粒小麦的细胞学鉴定[J]. *遗*

- 传学报,1986,13(4):259.
- MU S M, LI Z S, ZHOU H P, *et al.* Cytogenetic identification on blue-grained wheat [J]. *Acta Genetica Sinica*, 1986, 13(4):259.
- [44] XUEYONG Z, ZHENSHENG L, SHUYANG C. Production and identification of three 4Ag (4D) substitution lines of *Triticum aestivum-Agropyron*; Relative transmission rate of alien chromosomes [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1992, 83(6-7):707.
- [45] 周汉平, 李滨, 李振声. 蓝粒小麦易位系选育的研究[J]. 西北植物学报, 1995, 15(2):125.
- ZHOU H P, LI B, LI Z S. The study of breeding blue-grain gene translocation of wheat [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1995, 15(2):125.
- [46] ZHENG Q, LI B, ZHANG X, *et al.* Molecular cytogenetic characterization of wheat-*Thinopyrum ponticum* translocations bearing blue-grained gene(s) induced by r-ray [J]. *Euphytica*, 2006, 152(1):51.
- [47] ZHENG Q, LI B, MU S, *et al.* Physical mapping of the blue-grained gene(s) from *Thinopyrum ponticum* by GISH and FISH in a set of translocation lines with different seed colors in wheat [J]. *Genome*, 2006, 49(9):1109.
- [48] LIU L, LUO Q, LI H, *et al.* Physical mapping of the blue-grained gene from *Thinopyrum ponticum* chromosome 4Ag and development of blue-grain-related molecular markers and a FISH probe based on SLAF-seq technology [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(11):2359.
- [49] ZHANG J Y, LI X M, WANG R R C, *et al.* Molecular cytogenetic characterization of e^b-genome chromosomes in *Thinopyrum bessarabicum* disomic addition lines of bread wheat [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2002, 163(1):167.
- [50] SHEN Y, SHEN J, Dawadondup, *et al.* Physical localization of a novel blue-grained gene derived from *Thinopyrum bessarabicum* [J]. *Molecular Breeding*, 2013, 31(1):195.
- [51] PU J, WANG Q, SHEN Y, *et al.* Physical mapping of chromosome 4J of *Thinopyrum bessarabicum* using gamma radiation-induced aberrations [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(7):1319.
- [52] ZELLER F J, CERMEÑO M C, MILLER T E. Cytological analysis on the distribution and origin of the alien chromosome pair conferring blue aleurone color in several European common wheat (*Triticum aestivum* L.) strains [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1991, 81(4):551.
- [53] LIU X, FENG Z, LIANG D, *et al.* Development, identification, and characterization of blue-grained wheat-*Triticum boeoticum* substitution lines [J]. *Journal of Applied Genetics*, 2020, 61(2):169.
- [54] BUREŠOVÁ V, KOPECKÝ D, BARTOŠ J, *et al.* Variation in genome composition of blue-aleurone wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(2):273.
- [55] DUBCOVSKY J, LUO M C, ZHONG G Y, *et al.* Genetic map of diploid wheat, *Triticum monococcum* L., and its comparison with maps of *Hordeum vulgare* L. [J]. *Genetics*, 1996, 143(2):983.
- [56] SINGH K, GHAI M, GARG M, *et al.* An integrated molecular linkage map of diploid wheat based on a *Triticum boeoticum* × *T. monococcum* RIL population [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 115(3):301.
- [57] YU K, LIU D, WU W, *et al.* Development of an integrated linkage map of einkorn wheat and its application for QTL mapping and genome sequence anchoring [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(1):53.
- [58] 杨国华, 赵学强, 李滨, 等. 蓝粒小麦花青素生物合成途径中的二氢黄酮醇 4-还原酶基因的分子克隆[J]. 植物学报, 2003, 45(11):1329.
- YANG G H, ZHAO X Q, LI B, *et al.* Molecular cloning and characterization of a DFR from developing seeds of blue-grained wheat in anthocyanin biosynthetic pathway [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2003, 45(11):1329.
- [58] YANG G H, ZHAO X Q, LI B, *et al.* Molecular cloning and characterization of a DFR from developing seeds of blue-grained wheat in anthocyanin biosynthetic pathway [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2003(11):1329.
- [59] YANG G H, LI B, GAO J W, *et al.* Cloning and expression of two chalcone synthase and a flavonoid 3'-Hydroxylase 3'-end cDNAs from developing seeds of blue-grained wheat involved in anthocyanin biosynthetic pathway [J]. *Acta Botanica Sinica (English Edition)*, 2004, 46(5):588.
- [60] LI N, LI S, ZHANG K, *et al.* ThMYC4E, candidate Blue aleurone 1 gene controlling the associated trait in *Triticum aestivum* [J]. *PLoS One*, 2017, 12(7):e0181116.
- [61] ZONG Y, LI G, XI X, *et al.* A bHLH transcription factor TsMYC₂ is associated with the blue grain character in *Triticale* (*Triticum* × *Secale*) [J]. *Plant Cell Reports*, 2019, 38(10):1291.
- [62] LIU X, ZHANG M, JIANG X, *et al.* TbMYC4A is a candidate gene controlling the blue aleurone trait in a wheat-*Triticum boeoticum* substitution line [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:762265.
- [63] HOSSEINIAN F S, LI W, BETA T. Measurement of anthocyanins and other phytochemicals in purple wheat [J]. *Food Chemistry*, 2008, 109(4):916.
- [64] DIDDUGODAGE C. 蓝粒小麦中花青素生物合成基因的基因定位及转录组分析[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2017.
- DIDDUGODAGE C. Gene mapping and transcriptome analysis of anthocyanin biosynthesis gene in blue grain wheat [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2017.
- [65] 高建伟, 刘建中, 李滨, 等. 蓝粒小麦籽粒糊粉层色素研究初报[J]. 西北植物学报, 2000, 20(6):936.
- GAO J W, LIU J Z, LI B, *et al.* Preliminary study on pigments in seed aleurone layer of blue-grained wheat [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2000, 20(6):936.
- [66] CHEN Q, LI W, TAN L, *et al.* Harnessing knowledge from maize and rice domestication for new crop breeding [J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(1):9.
- [67] JIA Y, SELVA C, ZHANG Y, *et al.* Uncovering the evolutionary origin of blue anthocyanins in cereal grains [J]. *The Plant Journal*, 2020, 101(5):1057.
- [68] LUKASZEWSKI A J, GUSTAFSON J P, APOLINARSKA B. Transmission of chromosomes through the eggs and pollen of *Triticale* × wheat F1 hybrids [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1982, 63(1):49.
- [69] LI F, LI Y, CAO L, *et al.* Simultaneous transfer of leaf rust and powdery mildew resistance genes from hexaploid *Triticale* cultivar sorento into bread wheat [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9:85.
- [70] 张敏敏, 闫秋艳, 董飞, 等. 近 25 年我国审定的彩色小麦农艺性状及品质特征分析[J]. 植物遗传资源学报, 2023, 24(2):458.
- ZHANG M M, YAN Q Y, DONG F, *et al.* Analysis of agronomic and quality characters of color-grained wheat in China in the past 25 years [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24(2):458.