

## 普通小麦-滨麦染色体导入系研究进展

任淑敏<sup>1</sup>, 李家创<sup>1</sup>, 冯艳<sup>1</sup>, 李娇娇<sup>1</sup>, 王黎明<sup>1</sup>, 吉万全<sup>2</sup>, 赵继新<sup>2</sup>

(1. 河南科技大学农学院, 河南洛阳 471000; 2. 西北农林科技大学农学院, 陕西杨凌 712100)

**摘要:**野生近缘种是小麦遗传改良的基因资源库,远缘杂交有助于丰富小麦遗传多样性,培育优异新种质。滨麦(*Leymus mollis*,  $NsNsXmXm$ ,  $2n=4x=28$ )是隶属于赖草属的一个多年生自交不亲和物种,具有抗寒早、耐盐碱、抗真菌病害等诸多优良特性。本文主要介绍了滨麦染色体组成,汇总了目前已报道的38个小麦-滨麦异染色体导入系,对异源染色体导入系的鉴定方法及滨麦遗传物质导入对受体小麦主要农艺性状和品质的影响进行了综述,并对小麦-滨麦染色体导入系的未来研究与应用进行了展望,以期为进一步挖掘和利用滨麦优异基因,促进小麦种质创新和遗传改良提供参考。

**关键词:** 小麦; 滨麦; 远缘杂交; 异染色体系; 新种质

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2025)09-1156-11

## Research Progress of Common Wheat-*Leymus mollis* Chromosome Introgression Lines

REN Shumin<sup>1</sup>, LI Jiachuang<sup>1</sup>, FENG Yan<sup>1</sup>, LI Jiaojiao<sup>1</sup>, WANG Liming<sup>1</sup>, JI Wanquan<sup>2</sup>, ZHAO Jixin<sup>2</sup>

(1. College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471000, China;

2. College of Agriculture, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** Wild relatives are the gene pools for wheat genetic improvement. Distant hybridization helps to enrich the genetic diversity of wheat and cultivate excellent new germplasm. *Leymus mollis* ( $NsNsXmXm$ ,  $2n=4x=28$ ) is a perennial self-incompatible species belonging to the *Leymus* genus, named for its growth in coastal areas. Many excellent characteristics of *Leymus mollis*, such as cold and drought resistance, salt and alkali tolerance, and resistance to fungal diseases, can be transferred to common wheat through distant hybridization. This paper mainly introduces the composition of the *Leymus mollis* genome, summarizes the 38 wheat-*Leymus* introgression lines that have been created, describes the identification methods of the alien chromosome introgression lines, and discusses the impact of the introduction of *Leymus mollis* genetic materials into the wheat background on the main agronomic traits and quality of the recipient. Finally, the future applications of wheat-*Leymus mollis* chromosome introgression lines are prospected, to help the researchers further understand and utilize *Leymus mollis*, excavate its excellent genes, and promote the improvement and innovation of wheat germplasm resources.

**Keywords:** Wheat; *Leymus mollis*; Distant hybridization; Alien chromosome line; Germplasm

赖草属 (*Leymus* Hochst.) 是禾本科小麦族 (*Triticeae*) 大麦亚族 (*Hordinae*) 的一个多年生

收稿日期: 2024-11-16 修回日期: 2025-03-05

基金项目: 国资博士后研究人员计划项目 (GZC20240426); 陕西省重点研发计划项目 (0105679005); 河南省自然科学基金项目 (232300420200); 河南省科技攻关项目 (24210211142); 杨凌种业创新中心重点研发项目 (Ylzy-xm-02)

第一作者 E-mail: Rshumin@126.com (任淑敏)

通讯作者 E-mail: lijiaochuang0208@haust.edu.cn (李家创); zhaojixin@nwfau.edu.cn (赵继新); wqj2011@nwfau.edu.cn (吉万全)

属。1848年, Hochstetter 提出以沙生赖草 (*Elymus arenarius* L. Hochst) 为模式植物建立赖草属<sup>[1]</sup>。1949年, Pilger 将具有根状茎、穗轴节不明显、叶片较硬、颖狭窄坚硬、外稃无芒或短芒、花药较长等形态特征的物种划分为赖草属。赖草属约有30个种、19个亚种, 主要分布于北半球温寒地带, 中国拥有赖草属内25个种、4个亚种及3个变种, 大多分布于西北、华北、东北及西南等地区。赖草属物种生长环境多样, 适应性广, 品质优良、抗病性好, 具有较高的营养价值和丰富的遗传变异<sup>[2-5]</sup>。

滨麦 [*Leymus mollis* (Trin.) Pilger, NsNsXmXm,  $2n=28$ ] 是赖草属的一个多年生异花授粉植物。1933年, Nevski 按照形态学特征将披碱草中的 *Elymus mollis* 划分至赖草属, 命名为滨麦<sup>[6]</sup>。滨麦多生长于中国北部沿海地区的河滩沙地, 穗大、多小花, 茎秆粗壮, 根须呈延伸态, 可以固定土壤和流沙, 也是天然的动物饲料。滨麦不仅抗条锈病、白粉病等真菌病害, 而且耐寒旱、耐盐碱和耐瘠薄, 因此被视作小麦遗传改良的宝贵资源之一<sup>[7-10]</sup>。本文对滨麦的染色体组成、小麦与滨麦远缘杂交创制的异染色体导入系进展、滨麦遗传物质导入小麦背景后对受体主要农艺性状和品质的影响等进行了综述, 以期为进一步挖掘和利用滨麦优异基因、促进小麦种质创新和遗传改良提供参考。

## 1 滨麦的染色体组

滨麦基因组由 Ns 和 Xm 组成, 杨晓菲等<sup>[11]</sup>推测滨麦核型公式为  $2n=4x=28=22m(6sat)+6sm$ 。根据滨麦和新麦草杂交后代的染色体配对情况, 并结合重复序列探针基因组杂交结果分析, 一般认为新麦草属 (*Psathyrostachys*) 是滨麦 Ns 基因组的供体<sup>[12-13]</sup>。杨莹等<sup>[14]</sup>对赖草属特有的 DNA 序列进行扩增, 发现这些特异序列是新麦草逆转座子的一部分。Wang 等<sup>[15]</sup>对赖草属和华山新麦草属物种的重复序列相似性进行分析, 推断毛穗新麦草 (*P. lanuginosa*) 和新麦草 (*P. juncea*) 可能是赖草属的祖先物种。Li 等<sup>[16-18]</sup>采用 ITS 序列分析, 认为不同种的新麦草可能是不同种类赖草 Ns 基因组的供体, 但无法确定最早由哪种新麦草在赖草属的形成过程中提供了 Ns 基因组。1994年国际小麦基因组大会经过讨论将赖草属的基因组构成以 Ns 和 Xm 字符表示,

Xm 表示未知基因组, 其来源尚未明确<sup>[19]</sup>。对15种赖草的叶绿体基因 *rpoA* 和 *rbcL* 的序列以及核基因 *DMC1* 的部分序列进行了系统发育分析, 发现 Ns 和 Xm 来自不同的谱系<sup>[20-21]</sup>。新麦草和赖草的 Ns 基因组重复序列在进化过程中存在同质化扩散现象<sup>[14]</sup>。基因组原位杂交实验中滨麦染色体组只有半数染色体能与新麦草基因组序列结合, 说明 Xm 并非来源于 Ns 的复制, 而是由其他染色体组演化而来<sup>[22]</sup>。

## 2 小麦-滨麦异染色体系的创制

早在二十世纪五六十年代, 前苏联齐津等<sup>[23]</sup>通过胚培养获得小麦和滨麦的杂交种以及双二倍体植株, 随后培育出硬粒小麦与滨麦的部分双二倍体。陈漱阳等<sup>[24]</sup>采用幼胚培养和秋水仙碱处理获得杂种幼苗, 最终得到了根尖细胞具有35条染色体的杂交种子, 其含有14条滨麦染色体, 染色体组型为 ABDNsXm。傅杰等<sup>[25]</sup>通过小麦和滨麦的杂种幼胚组织培养、秋水仙碱处理、回交与自交后选育出两种染色体组成不同的倍半二倍体小滨麦, 分别为 AABBDXmXm 和 AABBDN-sNs。王献平等<sup>[26]</sup>首次使用杀配子染色体和低剂量 (10 Gy)  $\gamma$ -射线辐射花粉两种方法诱导获得了小麦-滨麦易位系。何方<sup>[27]</sup>创制了小麦-滨麦衍生系 N06212-1 和 N06212-2。新型小麦-滨麦染色体系为探究和利用滨麦优异基因奠定了基础, 到目前为止已经有多种小麦-滨麦中间衍生材料及异染色体导入系被鉴定。现已报道的小麦-滨麦衍生系共38个, 其中异附加系20个, 代换系9个, 易位系8个, 渐渗系1个 (表1)。

## 3 小麦-滨麦异染色体系鉴定

鉴定小麦种质遗传物质的来源与组成是加快育种的关键。原位杂交技术、分子标记技术以及贮藏蛋白电泳检测分析等方法, 可以准确、快速、全面地鉴定小麦-滨麦衍生后代的来源及遗传信息<sup>[50]</sup>。

### 3.1 原位杂交

原位杂交是利用细胞学鉴定外源遗传物质来源与组成的技术<sup>[51]</sup>。1969年 Pardue 等<sup>[52]</sup>利用碱基互补配对原则创制了这种检测方法。1985年, Rayburn 等<sup>[53]</sup>首次将该技术应用于植物鉴定。由于使用探针类型的不同, 原位杂交分为基因

表 1 已鉴定的小麦-滨麦异染色体  
Table 1 Identified wheat-*Leymus mollis* alien chromosome lines

材料类型 Material type	材料代号 Material code	滨麦染色体 <i>L. mollis</i> chromosome	特殊性状 Special characteristics	参考文献 References
附加系 Addition line	M13058A	TD1NsS	株高降低, 抗条锈病 Reduced plant height, resistance to stripe rust	[28]
	M51	1Ns, 3Ns, 6Ns	—	[29]
	M42	1Ns~6Ns	高抗条锈病 High resistance to stripe rust	[29]
	M39	1Ns, 2Ns, 3Ns, 5Ns, 6Ns, 7Ns	高抗条锈病 High resistance to stripe rust	[30]
	M47	1Ns~7Ns	抗条锈病, 白粉病 Resistance to stripe rust, resistance to powdery mildew	[29]
	216E4	2Ns	—	[31]
	202E4	2Ns	—	[31]
	202W1	2Ns, 3Ns	抗条锈病 Resistance to tripe rust	[31]
	214W1	3Ns	抗条锈病 Resistance to tripe rust	[31]
	M11005-1-2-7-10	3Ns	中抗条锈病 Moderate resistance to stripe rust	[32]
	M11005A	3Ns	株高降低, 分蘖增多, 抗条锈病 Reduced plant height, increased tillers, resistance to tripe rust	[28]
	M11004A	3Ns, 5Ns	—	[33]
	M13066A	4Ns	—	[33]
	M11003-4-4-1-2	5Ns	株高降低 Reduced plant height	[30]
	M11003-4-4-1-1	5Ns, 6Ns	高抗条锈病 High resistance to tripe rust	[30]
	M852	6Ns	—	[33]
	M13063-3-3	6Ns	抗条锈病 Resistance to tripe rust	[32]
	M13086A	6Ns, 7Ns	抗条锈病, 抗白粉病 Resistance to tripe rust, resistance to powdery mildew	[34]
	M11003-3-1-3-3	7Ns	高抗条锈病 High resistance to stripe rust	[30]
	M11003-1-12-10	7Ns	抗条锈病 Resistance to stripe rust	[35]
代换系 Substitution lines	DM45	1Ns/1D	蛋白含量提高 Increased protein content	[36]
	05DM6	1Ns/1D, 5Ns/5D, 6Ns/6D	抗条锈病, 蛋白组成改变 Resistance to stripe rust, change in the protein composition	[37]
	DM2411	2Ns/2D	穗长增加, 株高降低 Increased spike length, reduced plant height	[38]
	17DM48	2Ns/2D	穗长增加, 株高将低 Increased spike length, reduced plant height	[39]
	DM96	2Ns/2D, 3Ns/3D	抗赤霉病, 穗长增加 Resistance to Fusarium head blight, increased spike length	[40]
	10DM57	3Ns/3D	抗叶锈病 Resistance to leaf rust	[41]
	10DM50	3Ns/3D, 6Ns/6D, 7Ns/7D	高抗叶锈病, 穗长增加, 千粒重增加 High resistance to leaf rust, increased spike length, increased thousand-grain weight	[42]
	M862	4Ns/4D	抗赤霉病, 抗秆锈病, 千粒重增加 Resistance to Fusarium head blight, resistance to stem rust, increased thousand-grain weight	[43]
	M11003-3-1-15-8	7Ns/7D	抗条锈病 Resistance to stripe rust	[44]
	易位系 Translocation line	M11006A	T4BS • 1NsL	株高降低, 抗条锈病 Reduced in plant height, resistance to stripe rust
M956		T4NsL-5DL • 5DS	高抗条锈病, 抗赤霉病, 千粒重增加 High resistance to stripe rust, resistance to Fusarium head blight, increased in thousand-grain weight	[33]
18DM134		5Ns	分蘖数增多, 抗赤霉病 Increased tillers, resistance to Fusarium head blight	[45]
17Y13		5Ns	抗赤霉病 Resistance to Fusarium head blight	[46]
M892		T5DL-4NsL-5DL • 5DS	高千粒重 High thousand-grain weight	[33]
M13063A-1		6BS • 6NsS	抗条锈病, 株高降低 Resistance to stripe rust, reduced plant height	[34]
DM5911		—	分蘖数增多, 株高降低 Increased tillers, reduced plant height	[47]
93748		—	抗条锈病 Resistance to stripe rust	[48]
渐渗系 Introgression line	M8664-3	—	抗条锈病 Resistance to stripe rust	[49]

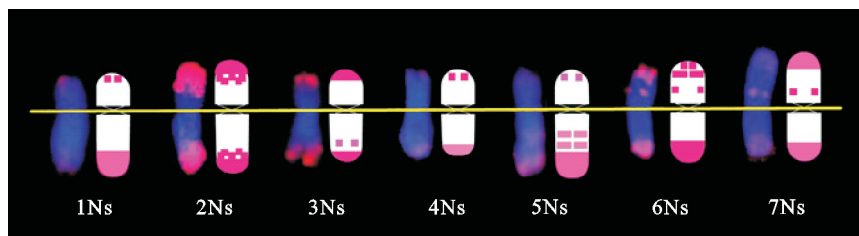


图 1 基于探针 pTa535 的滨麦 Ns 染色体组 FISH 核型图及模式图

Fig. 1 FISH karyotypes and ideogram for Ns chromosomes of *L. mollis* based on oligo probe pTa535

表 2 鉴定小麦-滨麦染色体系常用的 oligo 探针

Table 2 Commonly used oligo probes for identifying wheat-*Leymus mollis* chromosome lines

探针名称 Probe	探针序列 Probe sequence(5'-3')	信号所在染色体 Chromosome of signal location	参考文献 Reference
pAs1	CCTTTCTGACTTCATTTGTTATTTTCATGCATTTACTAATT ATTTTGAGCTATAAGAC	1A~7A, 1D~7D	[54]
pSc119.2	CCGTTTTGTGACTATTACTCACCGCTTTGGGGTCCCATAGC TAT	1B~7B	[54]
pTa535	AAAAACTTGACGCACGTCACGTACAAATTGGACAAACTCTTTCGGAGTATCAGGGTTTC	1A~7A, 1D~7D	[54]
Oligo-D	TACGGGTGCCAAACGAGTGTCTGAAAGACTCCTCGAGAGGAAAATGCGAA	D	[57]

组原位杂交(genome *in situ* hybridization, GISH)和荧光原位杂交(fluorescence *in situ* hybridization, FISH)<sup>[54]</sup>。周亮晨等<sup>[48]</sup>以滨麦的全基因组 DNA 为探针,采用 GISH 鉴定 93784 为小麦-滨麦小片段易位系。何方利用 GISH 鉴定出 N06212-1 附加了 1 条滨麦染色体, N06212-2 附加了 3 条滨麦染色体<sup>[27]</sup>。王献平等<sup>[55]</sup>采用 GISH 鉴定了 6 种类型的八倍体小滨麦的染色体组成。Anamthawat-Jónsson 等<sup>[56]</sup>利用 FISH 鉴定了 3 个普通小麦-滨麦衍生系。Yang 等<sup>[44]</sup>利用寡核苷酸探针 pSc119.2 和 pTa-535 鉴定出代换系 M11003-3-1-15-8 的 40 条小麦染色体,并绘制了滨麦 7Ns 染色体的核型图;尚立辉<sup>[45]</sup>使用 FISH 确定了小麦-滨麦衍生系 18DM26、18DM30 和 18DM134 的染色体组成。杜欣<sup>[33]</sup>通过 FISH 结合小麦-华山新麦草液相芯片,初步构建了基于 Oligo-pTa535 的滨麦 Ns 染色体组 FISH 核型(图 1)。滨麦的 1Ns~7Ns 染色体与 Oligo-pTa535 探针的结合位点不同,在 1Ns、4Ns 和 5Ns 的长臂端有较明显的 2 个红色信号,1Ns 和 4Ns 的短臂末端有些许红色信号,且 1Ns 的短臂长于 4Ns,2Ns 的两端均有较多红色信号,3Ns 长臂端和短臂端均有些许红色信号,同时 3Ns 的短臂还有两个较明显的红色信号,5Ns 短臂中部有红色信号,末端有较多信号,6Ns 的长臂有 6 个明显的红色信号,短臂端部有较多红色信号,7Ns 的长臂端有较多信号,且中下部有红色信号,短臂端有较浅的红色信号。常用

于鉴定小麦-滨麦染色体系的寡核苷酸探针如表 2 所示。

### 3.2 贮藏蛋白电泳检测分析

小麦的高分子量麦谷蛋白亚基被定位于第一同源群的长臂端,低分子量麦谷蛋白亚基以及醇溶蛋白基因被定位于第六同源群的短臂端<sup>[58]</sup>。检测贮藏蛋白的方法有聚丙烯酰胺凝胶电泳(SDS-PAGE)和酸性聚丙烯酰胺凝胶电泳(A-PAGE)<sup>[59]</sup>。Zhao 等<sup>[36]</sup>发现小麦-滨麦 1Ns(1D)代换系 DM45 的低分子量和高分子量谷蛋白亚基区有 Ns 基因组的特异亚基条带。李信<sup>[32]</sup>观察到在 M13063-3-3 的 α 区有滨麦第六同源群的特征条带,并确定 M13063-3-3 为小麦-滨麦 6Ns(6D)代换系。周博<sup>[60]</sup>通过对滨麦麦谷蛋白基因的分子克隆和序列分析,认为滨麦与簇毛麦、纤毛鹅观草的 HMW-GS 具有较高相似度;滨麦与拟斯卑尔脱山羊草的低分子量麦谷蛋白亚基(LMW-GS)序列具有较高相似度;滨麦与大麦的 α-醇溶蛋白序列具有较高相似度。赵继新等<sup>[61]</sup>从滨麦基因组中分离出的 8 条 LMW-GS 基因序列与华山新麦草 LMW-GS 基因(HM475146, GQ223386)以及野大麦的 B-hordein 基因(AY695368)具有相对较近的同源关系。

### 3.3 分子标记技术

在鉴定小麦-滨麦衍生系时,通常采用以 PCR 技术为基础的 DNA 分子标记技术。周亮晨等<sup>[48]</sup>

开发了与抗条锈病基因 *YrLm* 连锁的扩增片段长度多态性(AFLP)分子标记 P<sub>1</sub>T<sub>3</sub>205;Du 等<sup>[43]</sup> 基于转录组测序(RNA-seq)技术开发了 16 个滨麦 4Ns 染色体的特异分子标记;冯贤波基于简化基因组(SLAF)测序技术开发了 13 个滨麦 2Ns 染色体的特异分子标记<sup>[39]</sup>。目前可用于鉴定小麦-

滨麦衍生系的分子标记还有 EST-SSR 标记、EST-STS 标记和 PLUG 标记。孙文静等<sup>[62]</sup> 筛选出 193 个对滨麦有效的 EST-STS、EST-SSR 特异分子标记,其中有 36 个可用于小麦-滨麦衍生后代的鉴定。已经被验证可稳定用于检测小麦-滨麦的分子标记如表 3 所示。

表 3 鉴定滨麦遗传物质的分子标记

Table 3 Molecular markers for identifying *Leymus mollis* genetic material

同源群 Homologous group	标记类型 Marker type				参考文献 Reference
	SSR	EST-STS	PLUG	SLAF	
第一同源群 First homology group	Xgdm111、Xgdm12、 Xgwm232	CD453004、BE443796、 BG262410	—	—	[36-38]
第二同源群 Second homology group	Xgwm102、Xcfd175、 Xgwm261	BE404332、BQ168615、 CD453246	TNAC1199、TNAC1139、 TNAC1210	LM19474 LM19428	[31,38-39,63]
第三同源群 Third homology group	Xwmc231、Xgwm664、 Xgwm71	BF200774、CD452568、 BF291730	TNAC1252、TNAC1267、 TNAC1383	—	[29,31-32]
第四同源群 Fourth homology group	Xbarc236、Xgdm133、 AX111655681	BE637642、BE406959、 BE403251	—	—	[39,63-64]
第五同源群 Fifth homology group	Xgdm63、Xgdm99、 Xgwm410	BF293016、BE444644	TNAC1674、TNAC1618、 TNAC1748	—	[30,37,45]
第六同源群 Sixth homology group	Xgdm132、Xgdm98、 Xwmc494	Swes123、BQ167073、 BQ169205	TNAC1677、TNAC1679、 TNAC1748	—	[29,32,34,37] [45]
第七同源群 Seventh homology group	Xgwm44、Xgwm295、 Xwmc273	BE482781、BF293421、 BE404955	TNAC1826、TNAC1903、 TNAC1926	—	[29-30,34-35]

SNP 芯片属于第三代分子标记技术,是由基因组中单核苷酸的变异形成的遗传标记,其数量较多,多态性丰富。Edet 等<sup>[66]</sup> 开发了可以在不进行原位杂交的情况下鉴定小麦-滨麦衍生系的 SNP 位点标记,大大节省了时间和资源。目前常用于检验小麦-滨麦衍生系的商用 SNP 芯片类型有小麦-华山新麦草专用 45K 液相芯片(GenoBaits<sup>®</sup> WheatplusPh)、15K、16K、40K、55K 和 660K SNP 芯片等<sup>[67-68]</sup>。尚立辉采用小麦-华山新麦草液相芯片辅助鉴定了 3 个小麦-滨麦抗赤霉病附加易位系<sup>[45]</sup>。巢凯翔通过分析双亲和衍生群体的 660K SNP 芯片分型结果,初步确定滨麦抗条锈病基因位于 4A 染色体<sup>[64]</sup>。

#### 4 滨麦遗传物质导入对小麦农艺性状的影响

##### 4.1 对品质性状的影响

不同物种的谷蛋白和醇溶蛋白组成不同,将滨麦的优质麦谷蛋白亚基导入普通小麦是改良小麦品质的新思路。小麦-滨麦-偃麦草三属杂交 F<sub>3</sub> 代籽粒饱满,品质较优<sup>[69]</sup>。小麦-滨麦 1Ns/1D 代

换系 DM45 的品质性状均显著优于亲本普通小麦 7182,其蛋白质含量为 13.09%,比亲本小麦提升了 2.64%;谷蛋白含量为 32.96%,比亲本小麦提升了 9.24%;面团延展性为 97.29 mm,比亲本小麦提升了 9.04 mm<sup>[36]</sup>。

##### 4.2 对抗逆性的影响

恶劣的生长环境表明滨麦携带多个抗非生物胁迫的优异基因。胡思远研究发现,小麦-滨麦 2Ns/2D 和 6Ns/6D 异代换系材料的抗旱、耐盐性略强于亲本材料,但弱于良种晋麦 47<sup>[70]</sup>。李若璇<sup>[71]</sup> 对 78 份种质材料研究分析发现,小麦-滨麦衍生系 M11006-1 是高耐盐材料,而且产量性状优于其亲本,并筛选出 5 个与耐盐性相关的同源基因。郭晓宇等<sup>[72]</sup> 以不同的渗透胁迫时间和不同浓度的 PEG6000 为变量,研究滨麦叶片的相对含水量,认为滨麦的持水能力较强。Wu 等<sup>[73]</sup> 对滨麦盐胁迫下的差异表达基因进行 GO 富集分析,提出滨麦叶片角质层化是一种适应盐胁迫的保护性途径。果聚糖合成酶(6-SFT)在植物对抗逆胁迫有很大作用,滨麦 6-SFT 基因序列长度不同于小麦、冰草,且能被脱落酸(ABA)、水杨酸(SA)、盐胁迫

迫以及强光照诱导,可使小麦-滨麦导入系表现出较好的抗逆性<sup>[74-75]</sup>。

### 4.3 对抗病性的影响

滨麦能抵抗多种真菌病害,挖掘滨麦抗病基因,研究其抗病性机理,有利于小麦抗性育种。1997 年 Anamthawat 将感病小麦品种与小麦-滨麦双二倍体杂交,培育出抗白粉病的中间材料<sup>[23]</sup>。小麦-滨麦-偃麦草三属杂交后代对叶锈病、赤霉病、白粉病都具有一定的抗性<sup>[69]</sup>。井金学等<sup>[76]</sup>发现滨麦及其杂交后代的抗条锈病机制可能与叶片表皮的气孔密度等因素有关。Yang 等<sup>[31]</sup>根据附加的不同 Ns 染色体衍生系对条锈病反应的不同,推测滨麦 3Ns 上携带抗条锈病基因。已被鉴定并命名来自滨麦的抗条锈病基因如表 4 所示。许多已鉴定的小麦-滨麦衍生系具有一定的抗病性,但抗病基因并未被挖掘定位。其中,具有条锈病抗性的材料有小麦-滨麦多重附加系 M42<sup>[29]</sup>, 3Ns 附加系 M11005A<sup>[28]</sup>, 6Ns 附加系 M13063-3-3<sup>[32]</sup>, 6Ns 和 7Ns 双重附加系 M13086A<sup>[34]</sup>, 7Ns 附加系 M11003-3-1-12-10<sup>[35]</sup>, 7Ns 附加系

M11003-3-1-3-3<sup>[30]</sup>, 1Ns, 5Ns, 6Ns/1D, 5D, 6D 代换系 05DM6<sup>[37]</sup>, 2Ns/2D 代换系 17DM48<sup>[39]</sup>, 7Ns(7D)代换系 M11003-3-1-15-8<sup>[44]</sup>, 6BS · 6NsS 易位系 M13063A-1<sup>[34]</sup>, 渐渗系 M8664-3<sup>[49]</sup>等;对赤霉病具有一定的抗性的材料有小麦-滨麦 2Ns, 3Ns/2D, 3D 代换系 DM96<sup>[40]</sup>, 4Ns 附加系 M862<sup>[43]</sup>, 多重附加系 M47<sup>[29]</sup>, 5Ns 易位系 18DM134<sup>[45]</sup>, 5Ns 易位系 17Y13<sup>[46]</sup>等;具有白粉病抗性的材料有小麦-滨麦 6Ns 和 7Ns 附加系 M13086A<sup>[34]</sup>和多重附加系 M47<sup>[29]</sup>等;具有叶锈病抗性的材料有小麦-滨麦 3Ns/3D 代换系 10DM57<sup>[41]</sup>和 3Ns, 6Ns, 7Ns/3D, 6D, 7D 代换系 10DM50<sup>[42]</sup>。

### 4.4 对农艺性状的影响

研究滨麦遗传物质导入普通小麦对农艺性状的影响有利于优异种质资源有效的利用。与亲本小麦相比,分蘖数增加的导入系有 3Ns 附加系 M11005A<sup>[28]</sup>, 1Ns, 5Ns, 6Ns/1D, 5D, 6D 多重代换系 05DM6<sup>[37]</sup>, 易位系 DM5911<sup>[47]</sup>, 5Ns 易位系 18DM134<sup>[45]</sup>;穗长变长的导入系有小麦-滨麦 2Ns/2D 代换系 DM2411<sup>[38]</sup>, 17DM48<sup>[39]</sup>, 2Ns, 3Ns/2D, 3D 代换系 DM96<sup>[40]</sup>, 3Ns, 6Ns, 7Ns/3D,

表 4 已被鉴定来自滨麦的抗条锈病基因

Table 4 Identified genes of resistance to stripe rust from *Leymus mollis*

抗条锈病基因 Resistance gene to stripe rust	导入位置 Imported location	连锁标记 Linkage marker	标记序列信息 Marker sequence information		参考文献 References
			正向 Forward	反向 Reverse	
<i>YrLm</i>	--	P <sub>1</sub> T <sub>3</sub> 205	GTACATGCTCTTTTAATTAC	GTAATTA AAAAGAGCATGTAC	[48]
<i>YrM8926-2</i>	2DS	xgwm102	TCTCCCATCCAACGCCTC	TGTTGGTGGCTTGACTATTG	[63]
<i>Yr8664-3</i>	4AL	Xwmc262	GCTTTAACAAAATCCAAGTGGCAT	GTAAACATCCAACAAAAGTCGAACG	[64]
<i>YrSn0096</i>	4AL	Xbarc236	GCGAAAATTGTCACCCTTATCCAGTA	CGTTCGTACACACCATAGTCACTTC	[65]
<i>YrLm1</i>	7DL	Xgdm67	AAGCAAGGCACGTAAAGAGC	CTCGAAGCGAACACAAAACA	[77]

表 5 滨麦染色体导入小麦后的遗传效应

Table 5 Genetic effects of *Leymus mollis* chromosome after introduced into wheat

同源群 Homologous group	影响 Effect	参考文献 Reference
1Ns	提高千粒重、分蘖增多、改善面团韧性、蛋白组成改变、抗条锈病 Increased thousand-grain weight and tillers, improved dough elasticity, changed in protein composition and resistance to stripe rust disease	[36-37]
2Ns	降低株高、增加穗长、耐盐、耐旱、抗条锈病、 Reduced plant height, increased panicle length and salt tolerance, resistance to drought and stripe rust disease	[31,33,70]
3Ns	抗叶锈病、提高籽粒长度、矮秆、多分蘖 Resistance to leaf rust disease, increased grain length, dwarf plant, multiple tillers	[28]
4Ns	抗条锈病、抗赤霉病 Resistance to stripe rust and Fusarium head blight	[43,64]
5Ns	抗赤霉病、提高千粒重 Resistance to Fusarium head blight, increased thousand-grain weight	[45-46]
6Ns	抗条锈病、丰富醇溶蛋白组成 Resistance to stripe rust, enrichment of prolamin protein composition	[32,37]
7Ns	抗条锈病、粒重增加 Resistance to stripe rust, increased grain weight	[35]

6D、7D 多重代换系 10DM50<sup>[42]</sup>; 株高降低的导入系有小麦-滨麦 1Ns 附加系 M13058A<sup>[28]</sup>, 3Ns 附加系 M11005A<sup>[28]</sup>, 3Ns 附加系 M11005-1-2-7-10<sup>[32]</sup>, 5Ns 附加系 M11003-4-4-1-2<sup>[30]</sup>, 2Ns/2D 代换系 DM2411<sup>[38]</sup> 和 17DM48<sup>[39]</sup>, T4BS · 1NsL 易位系 M11006A<sup>[39]</sup>, 6BS · 6NsS 易位系 M13063A-1<sup>[34]</sup>。千粒重增加的导入系有 3Ns、6Ns、7Ns/3D、6D、7D 多重代换系 10DM50<sup>[42]</sup>, 4Ns/4D 代换系 M862<sup>[43]</sup>, T4NsL-5DL · 5DS 易位系 M956<sup>[33]</sup>, T5DL-4NsL-5DL · 5DS 易位系 M892<sup>[33]</sup>。小麦-滨麦 2Ns/2D 代换系 17DM48 的穗部有分支, 推测 2Ns 染色体可能携带控制穗部分枝的优异基因<sup>[39]</sup>。含有 2Ns 和 3Ns 染色体的小麦-滨麦后代均出现株高显著降低的现象, 推测 2Ns 和 3Ns 染色体有使株高降低的基因。含有 4NsL 染色的小麦均出现千粒重显著提高的情况, 推测 4NsL 染色体携带千粒重有关的基因。滨麦具有优秀的抗病性、独特的籽粒蛋白组分以及较矮的株高, 不同同源群 Ns 染色体导入小麦遗传背景后的遗传效应也不尽相同(表 5)。

## 5 总结与展望

小麦与其近缘种的远缘杂交已被广泛利用于小麦育种并取得成功。小麦与黑麦的杂交后代——八倍体小黑麦具有籽粒品质优良、耐盐碱、抗旱等特点; 小麦-黑麦 1BL/1RS 易位系能够稳定遗传, 并且 1RS 含有 *Sr31*、*Lr26*、*Y9* 等抗性基因<sup>[78]</sup>。中间偃麦草含有抗秆锈病基因 *Sr44*<sup>[79]</sup>, 抗小麦黄矮病基因 *Bdv2*、*Bdv3*、*Bvd4*<sup>[80]</sup>, 抗小麦条纹花叶病基因 *Wsm1*、*Wsm3* 等<sup>[81-82]</sup>。以八倍体小偃麦为亲本培育的优质品种有陕麦 150、陕麦 611、早优 504 等<sup>[83]</sup>。簇毛麦 1V 染色体上的贮藏蛋白基因可明显增加小麦面筋强度<sup>[84]</sup>。利用小麦-冰草 6P 易位系可提高后代千粒重、穗粒数<sup>[85]</sup>。滨麦的主要用途是作为牧草和园艺观赏植物, 但研究人员发现复杂多变的生长环境赋予了滨麦大量的抗逆、抗病基因。作为小麦的野生近缘种, 将滨麦的优良基因导入小麦, 可以满足不同地区小麦改良的需求。研究滨麦及小麦-滨麦染色体导入系的遗传组成、遗传物质重组情况、农艺性状及遗传机理, 可以有效拓展小麦族的遗传背景, 挖掘滨麦的优异基因, 促进对外源优异基因的有效利用。

滨麦与华山新麦草的 Ns 染色体组都来自新

麦草属, 但具有相同小麦亲本的小麦-滨麦 3Ns/3D 代换系和小麦-华山新麦草 3Ns/3D 代换系却具有明显不同的表型和抗病性<sup>[68]</sup>; 小麦-华山新麦草衍生系 3-8-10-2 和小麦-滨麦衍生系 M11003-4-4-1-2 都是 5Ns 二体异附加系, 但是前者高抗条锈病, 后者对条锈病表现为中感<sup>[30, 86]</sup>。这些研究表明不同种属间 Ns 基因组的遗传重组和变异有所差异, 可以为研究物种进化和发掘基因提供新思路。

滨麦携带诸多未被发掘利用的优异基因, 尽管目前已经鉴定出了大量的小麦-滨麦衍生系, 但是实现滨麦基因的育种应用还存在一些不足: (1) 附加系和代换系中整条滨麦染色体遗传给子代的稳定性较差, 而可利用的小麦-滨麦易位系材料较少; (2) 部分滨麦遗传物质导入具有明显的遗传累赘, 使得衍生后代表现出一些不良表型, 例如晚熟、株型分散、结实率低、旗叶宽大、籽粒不饱满等; (3) 小麦 ABD 基因组的强大补偿能力致使部分携带优异基因的滨麦遗传物质导入受体小麦后受到表达抑制, 衍生系无法表现出目标性状; (4) 滨麦基因组未完成测序, Xm 染色体组的来源未明确; (5) 含有滨麦遗传物质的小麦品种尚未见报道。因此, 为了充分有效的挖掘利用滨麦优异基因改良普通小麦, 未来可从以下方向开展工作: (1) 创制更多不同类型的新型小麦-滨麦易位系, 尽量减少外源染色体的遗传累赘; (2) 注重抗赤霉病、抗茎基腐和优质等性状的筛选及优良抗病性、耐逆性的育种利用; (3) 开发滨麦 NsXm 染色体组特异 FISH 探针, 为小麦遗传背景中滨麦遗传物质的快速鉴定提供便利; (4) 开展滨麦基因组的测序与组装工作, 为滨麦优异基因遗传图谱的构建和目标基因的快速定位和克隆; (5) 滨麦具有根状茎的优良特性, 其通过地下蔓延形成新分蘖, 理论上可以无限分蘖, 发掘相关基因对于小麦抗逆性和产量的提升将大有裨益。

## 参考文献:

- [1] HOCHSTETTER C F. Nachträglicher commentar zu meiner abhandlung: aufbau der graspflanze etc [J]. *Floraoder Allgemeine Botanische Zeitung*, 1848, 31: 154.
- [2] 董玉琛. 小麦的基因源[J]. 麦类作物学报, 2000, 20(3): 80. DONG Y C. Genepools of common wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2000, 20(3): 80.
- [3] 杨瑞武. 赖草属植物的系统与进化研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2003: 84. YANG R W. Study on the system and evolution of *Leymus* L. [D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2003: 84.

- [4] 智丽, 滕中华. 中国赖草属植物的分类、分布的初步研究[J]. 植物研究, 2005, 25(1): 22.  
ZHI L, TENG Z H. Classification and geographical distribution of *Leymus* in China [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2005, 25(1): 22.
- [5] 周新成. 我国西北地区赖草的遗传多样性及赖草属 8 个物种基因组来源的分子进化分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2006: 90.  
ZHOU X C. Genetic diversity of *Leymus chinensis* in Northwest China and molecular evolution analysis of genome sources of 8 species of *Leymus chinensis* [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2006: 90.
- [6] NEVSKI S A. Uber das system der tribe *Hordeae* Benth [M]. Leningrad: Flora et Systematica Plantae Vasculares, 1933: 9.
- [7] 强生斌, 宋玉, 周瑞莲. 滨麦形态可塑性对海岸不同环境的适应特征分析[J]. 鲁东大学学报(自然科学版), 2020, 36(3): 224.  
QIANG S B, SONG Y, ZHOU R L. Morphological plasticity of *Leymus mollis* in response to different environment in the coast [J]. *Journal of Ludong University (Natural Science Edition)*, 2020, 36(3): 224.
- [8] BÖDVARSDÓTTIR S K, ANAMTHAWAT-JÓNSSON K. Isolation, characterization, and analysis of *Leymus*-specific DNA sequences [J]. *Genome*, 2003, 46(4): 673.
- [9] DEWEY D Y, 禹宏, 陈增建. 多年生小麦族的染色体组分类系统及属间杂交(三)[J]. 麦类作物学报, 1987, 7(1): 7.  
DEWEY D Y, YU H, CHEN Z J. Chromosome classification system and intergeneric hybridization of perennial wheat families (III) [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 1987, 7(1): 7.
- [10] NIU Z X, KLINDWORTH D L, WANG R R C, *et al.* Characterization of HMW glutenin subunits in *Thinopyrum intermedium*, *Th. bessarabicum*, *Lophopyrum elongatum*, *Aegilops markgrafii*, and their addition lines in wheat [J]. *Crop Science*, 2011, 51(2): 667.
- [11] 杨晓菲, 王长有, 陈春环, 等. 普通小麦-滨麦及其衍生系的染色体组成分析[J]. 麦类作物学报, 2020, 40(3): 285.  
YANG X F, WANG C Y, CHEN C H, *et al.* Chromosome constitution analysis of common wheat-*Leymus mollis* and its derivatives [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40(3): 285.
- [12] DEWEY D R. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial *Triticeae* [M]//GUSTAFSON J P, ed. *Stadler Genetics Symposia Series*. Boston, MA: Springer US, 1984: 209.
- [13] ÁSKELL L. Conspectus of the *triticeae* [J]. *Feddes Repertorium*, 1984, 95(7-8): 425.
- [14] 杨莹, 李媛, 陈洁, 等. 新麦草基因组重复序列组成及在赖草属物种染色体上的分布[J]. 植物研究, 2024, 44(4): 634.  
YANG Y, LI Y, CHEN J, *et al.* Composition of the genome repeat sequences of *Psathyrostachys juncea* and its distribution on the chromosomes in *Leymus* species [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2024, 44(4): 634.
- [15] WANG R R C, ZHANG J Y, LEE B S, *et al.* Variations in abundance of 2 repetitive sequences in *Leymus* and *Psathyrostachys* species [J]. *Genome*, 2006, 49(5): 511.
- [16] LI Y Y, LEI Y X, CHAI G H, *et al.* Phylogenetic analysis of *Leymus* (*Poaceae*: *Triticeae*) based on random amplified polymorphic DNA [J]. *Biologia*, 2016, 71(4): 396.
- [17] LIU Z P, CHEN Z Y, PAN J, *et al.* Phylogenetic relationships in *Leymus* (*Poaceae*: *Triticeae*) revealed by the nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast trnL-F sequences [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2008, 46(1): 278.
- [18] SHA L N, YANG R W, FAN X, *et al.* Phylogenetic analysis of *Leymus* (*Poaceae*: *Triticeae*) inferred from nuclear rDNA ITS sequences [J]. *Biochemical Genetics*, 2008, 46(9-10): 605.
- [19] WANG R R, JENSEN K B. Absence of the J genome in *Leymus* species (*Poaceae*: *Triticeae*): Evidence from DNA hybridization and meiotic pairing [J]. *Genome*, 1994, 37(2): 231.
- [20] LARSON S R, SCHEURING C, KAUR P, *et al.* BAC library development for allotetraploid *Leymus* (*Triticeae*) wildryes enable comparative genetic analysis of lax-barrenstakl orthogene sequences and growth habit QTLs [J]. *Plant Science*, 2009, 177(5): 427.
- [21] ZHOU X, YANG X, LI X, *et al.* Genome origins in *Leymus* (*Poaceae*: *Triticeae*): Evidence of maternal and paternal progenitors and implications for reticulate evolution [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2010, 289(3): 165.
- [22] ZHANG H B, DVORAK J. The genome origin of tetraploid species of *Leymus* (*Poaceae*: *Triticeae*) inferred from variation in repeated nucleotide sequences [J]. *American Journal of Botany*, 1991, 78(7): 871.
- [23] ANAMTHAWAT-JÓNSSON K, BÖDVARSDÓTTIR S K, BRAGASON B T, *et al.* Wide hybridization between wheat (*Triticum* L.) and lymegrass (*Leymus* Hochst.) [J]. *Euphytica*, 1997, 93(3): 293.
- [24] 陈漱阳, 付杰, 高立贞. 普通小麦与滨麦的杂交[J]. 西北植物学报, 1985, 5(4): 260.  
CHEN S Y, FU J, GAO L Z. The hybridization between *Triticum aestivum* and *Leymus mollis* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1985, 5(4): 260.
- [25] 傅杰, 陈漱阳, 张安静. 八倍体小滨麦的形成及细胞遗传学研究[J]. 遗传学报, 1993, 20(4): 317.  
FU J, CHEN S Y, ZHANG A J. Studies of the formation and cytogenetics of octoploid *Tritileymus* [J]. *Acta Genetica Sinica*, 1993, 20(4): 317.
- [26] 王献平, 初敬华, 张相岐. 小麦异源易位系的高效诱导和分子细胞遗传学鉴定[J]. 遗传学报, 2003, 30(7): 619.  
WANG X P, CHU J H, ZHANG X Q. Efficient production of wheat alien translocation lines and characterization by molecular cytogenetics [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2003, 30

- (7):619.
- [27]何方. 小麦-滨麦草中间材料的创制及鉴定[D]. 泰安: 山东农业大学, 2008:47.  
HE F. Creation and identification of wheat-*Leymus* intermediate materials [D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2008:47.
- [28]杜欣. 两份小麦-滨麦异附加系的分子细胞遗传学鉴定[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019:31.  
DU X. Molecular cytogenetic identification of two wheat-*Leymus mollis* alien addition lines [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2019:31.
- [29]YANG X F, WANG C Y, CHEN C H, *et al.* Chromosome constitution and origin analysis in three derivatives of *Triticum aestivum-Leymus mollis* by molecular cytogenetic identification [J]. *Genome*, 2014, 57(11-12):583.
- [30]张艾岑. 普通小麦-滨麦异附加系的分子细胞遗传学研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017:19.  
ZHANG A C. Molecular cytogenetic study on alien addition lines of wheat-*Leymus mollis* [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2017:19.
- [31]YANG X F, LI X, WANG C Y, *et al.* Isolation and molecular cytogenetic characterization of a wheat-*Leymus mollis* double monosomic addition line and its progenies with resistance to stripe rust [J]. *Genome*, 2017, 60(12):1029.
- [32]李信. 普通小麦-滨麦衍生后代的分子细胞遗传学研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016:27.  
LI X. Molecular cytogenetic study on derived from wheat-*Leymus mollis* [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2016:27.
- [33]杜欣. 小麦-滨麦衍生系的分子细胞遗传学研究和 Ns 基因组芯片开发[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023:47.  
DU X. Molecular cytogenetics of studies on wheat-*Leymus mollis* derivative lines and Ns genome array development [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2023:47.
- [34]杜少帅. 普通小麦-滨麦衍生系 M13063A-1 和 M13086A 的分子细胞遗传学鉴定[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020:33.  
DU S S. Molecular cytogenetic identification of wheat-*Leymus mollis* derivative lines M13063A-1 and M13086A [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2020:33.
- [35]YANG X F, WANG C Y, CHEN C H, *et al.* Development and characterization of a wheat-*Leymus mollis* Lm#7Ns disomic addition line with resistance to stripe rust [J]. *Cereal Research Communications*, 2020, 48(4):467.
- [36]ZHAO J X, WANG X J, PANG Y H, *et al.* Molecular cytogenetic and morphological identification of a wheat-*Leymus mollis* 1Ns(1D) substitution line, DM45 [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2016, 34(6):1146.
- [37]ZHAO J X, DU W L, WU J, *et al.* Development and identification of a wheat-*Leymus mollis* multiple alien substitution line [J]. *Euphytica*, 2013, 190(1):45.
- [38]刘洋, 赵继新, 谈宏斌, 等. 小麦-滨麦 2D/2Ns 异代换系 DM2411 的分子细胞遗传学鉴定[J]. 麦类作物学报, 2017, 37(5):571.  
LIU Y, ZHAO J X, TAN H B, *et al.* Molecular cytogenetic and morphological identification of a wheat-*Leymus mollis* 2Ns(2D) substitution lines DM2411 [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2017, 37(5):571.
- [39]冯贤波. 普通小麦-滨麦衍生后代的分子细胞遗传学分析及分子标记开发[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022:41.  
FENG X B. Molecular cytogenetic analysis and molecular marker development of wheat-*Leymus mollis* derived offspring [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2022:41.
- [40]ZHAO J X, LIU Y, CHENG X N, *et al.* Development and identification of a dwarf wheat-*Leymus mollis* double substitution line with resistance to yellow rust and Fusarium head blight [J]. *The Crop Journal*, 2019, 7(4):516.
- [41]PANG Y H, CHEN X H, ZHAO J X, *et al.* Molecular cytogenetic characterization of a wheat-*Leymus mollis* 3D(3Ns) substitution line with resistance to leaf rust [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2014, 41(4):205.
- [42]PANG Y H, ZHAO J X, DU W L, *et al.* Cytogenetic and molecular identification of a wheat-*Leymus mollis* alien multiple substitution line from octoploid *Triticum × Triticum durum* [J]. *Genetics and Molecular Research*, 2014, 13(2):3903.
- [43]DU X, FENG X B, LI R X, *et al.* Cytogenetic identification and molecular marker development of a novel wheat-*Leymus mollis* 4Ns(4D) alien disomic substitution line with resistance to stripe rust and *Fusarium* head blight [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:1012939.
- [44]YANG X F, WANG C Y, LI X, *et al.* Development and molecular cytogenetic identification of a novel wheat-*Leymus mollis* Lm#7Ns(7D) disomic substitution line with stripe rust resistance [J]. *PLoS One*, 2015, 10(10):e0140227.
- [45]尚立辉. 抗赤霉病小麦-滨麦新种质筛选及分子细胞遗传学鉴定[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023:44.  
SHANG L H. Screening and molecular cytogenetic characterization of new germplasm of wheat-*Leymus mollis* resistant to *Fusarium* head blight [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2023:44.
- [46]姚晓妮. 小麦-滨麦衍生系的赤霉病抗性筛选及鉴定[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019:22.  
YAO X N. Screening and identification of scab resistance of wheat-*Leymus mollis* derivative lines [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2019:22.
- [47]程雪妮, 刘洋, 庞玉辉, 等. 小麦-滨麦附加易位系 DM5911 的创制及其细胞遗传学鉴定[J]. 麦类作物学报, 2016, 36(8):996.  
CHENG X N, LIU Y, PANG Y H, *et al.* Development and cytogenetics identification of a wheat-*Leymus mollis* addition and translocation line DM5911 [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2016, 36(8):996.
- [48]周宸晨, 张相岐, 王献平, 等. 滨麦抗条锈病基因的染色体定位和分子标记[J]. 遗传学报, 2001, 28(9):864.

- ZHOU Y C, ZHANG X Q, WANG X P, *et al.* Chromosomal location and molecular marker of resistance gene to *Puccinia striiformis* west in *Leymus mollis* Trin. Hara [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2001, 28(9): 864.
- [49] JIN P F, CHAO K X, LI J, *et al.* Functional verification of two genes related to stripe rust resistance in the wheat-*Leymus mollis* introgression line M8664-3 [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 754823.
- [50] 李大勇, 张学勇, 杨继, 等. 普通小麦三个基因组之间的遗传关系及原位杂交分析[J]. *植物学报*, 2000, 42(9): 957.
- LI D Y, ZHANG X Y, YANG J, *et al.* Genetic relationship and genomic *in situ* hybridization analysis of the three genomes in *Triticum aestivum* [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2000, 42(9): 957.
- [51] 王小利, 张改生, 李红霞. 植物分子细胞遗传学实验[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2010: 66.
- WANG X L, ZHANG G S, LI H X. Plant molecular cytogenetics experiment [M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 2010: 66.
- [52] PARDUE M L, GALL J G. Molecular hybridization of radioactive DNA to the DNA of cytological preparations [J]. *PANS*, 1969, 64(2): 600.
- [53] RAYBURN A L, GILL B S. Isolation of a D-genome specific repeated DNA sequence from *Aegilops squarrosa* [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 1986, 4(2): 102.
- [54] 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 [J]. *Journal of Applied Genetics*, 2014, 55(3): 313.
- [55] 王献平, 傅杰, 张相岐, 等. 八倍体小滨麦染色体组构成的分子细胞遗传学研究[J]. *植物学报*, 2000, 42(6): 582.
- WANG X P, FU J, ZHANG X Q, *et al.* Molecular cytogenetic study on genome constitutions of octoploid *Tritileymus* [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2000, 42(6): 582.
- [56] ANAMTHAWAT-JÓNSSON K. Variable genome composition in *Triticum* × *Leymus* amphiploids [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, 99(7): 1087.
- [57] TANG S, TANG Z, QIU L, *et al.* Developing new oligo probes to distinguish specific chromosomal segments and the A, B, D genomes of wheat (*Triticum aestivum* L.) using ND-FISH [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1104.
- [58] PAYNE P I, HOLT L M, LAWRENCE G J, *et al.* The genetics of gliadin and glutenin, the major storage proteins of the wheat endosperm [J]. *Plant Foods for Human Nutrition*, 1982, 31(3): 229.
- [59] 朱利霞, 牛吉山, 王亚平. 部分普通小麦醇溶蛋白的遗传多样性分析[J]. *麦类作物学报*, 2008, 28(4): 588.
- ZHU L X, NIU J S, WANG Y P. Genetic diversity at gliadin loci of some common wheat cultivars or lines [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2008, 28(4): 588.
- [60] 周博. 滨麦种子贮藏蛋白基因的克隆及序列分析[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011: 19.
- ZHOU B. Molecular cloning and sequence analysis of seed storage protein genes from *Leymus mollis* [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2011: 19.
- [61] 赵继新, 周博, 庞玉辉, 等. 滨麦低分子量谷蛋白亚基(LMW-GS)基因的分离与序列分析[J]. *植物科学学报*, 2011, 29(6): 704.
- ZHAO J X, ZHOU B, PANG Y H, *et al.* Isolation and sequence analysis of low molecular weight glutenin subunit from *Leymus mollis* [J]. *Plant Science Journal*, 2011, 29(6): 704.
- [62] 孙文静, 王洪刚, 李兴锋. 滨麦草特异标记的开发及验证[J]. *山东农业科学*, 2016, 48(8): 5.
- SUN W J, WANG H G, LI X F. Development and validation of specific markers of *Leymus mollis* [J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2016, 48(8): 5.
- [63] LI Q, CHAO K X, LI Q, *et al.* Genetic analysis and molecular mapping of a stripe rust resistance gene in wheat-*Leymus mollis* translocation line M8926-2 [J]. *Crop Protection*, 2016, 86: 17.
- [64] CHAO K X, YANG J Y, LIU H, *et al.* Genetic and physical mapping of a putative *Leymus mollis*-derived stripe rust resistance gene on wheat chromosome 4A [J]. *Plant Disease*, 2018, 102(5): 1001.
- [65] BAO Y, WANG J, HE F, *et al.* Molecular cytogenetic identification of a wheat (*Triticum aestivum*)-American dune grass (*Leymus mollis*) translocation line resistant to stripe rust [J]. *Genetics and Molecular Research*, 2012, 11(3): 3198.
- [66] EDET O U, GORAFI Y S A, CHO S W, *et al.* Novel molecular marker-assisted strategy for production of wheat-*Leymus mollis* chromosome addition lines [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 16117.
- [67] SUN C W, DONG Z D, ZHAO L, *et al.* The wheat 660K SNP array demonstrates great potential for marker-assisted selection in polyploid wheat [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(6): 1354.
- [68] LI J C, LI J J, CHENG X N, *et al.* Molecular cytogenetic and agronomic characterization of the similarities and differences between wheat-*Leymus mollis* Trin. and wheat-*Psathyrostachys huashanica* Keng 3Ns (3D) substitution lines [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 644896.
- [69] 赵继新, 傅杰, 武军, 等. 小麦-滨麦-偃麦草三属杂交后代的细胞遗传学和形态学研究[J]. *西北农业学报*, 2001, 10(4): 20.
- ZHAO J X, FU J, WU J, *et al.* Studies on cytogenetics and morphology of the progenies of trigenic hybridization involving *Triticum*, *Leymus* and *Thinopyrum* [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2001, 10(4): 20.
- [70] 胡思远. 小麦-滨麦异代换系芽期与苗期抗旱、耐盐性鉴定评价[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2015: 26.
- HU S Y. Evaluation on drought resistance and salt tolerance of wheat-*Leymus* substitution lines at bud stage and seedling stage [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2015: 26.

- [71]李若璇. 小麦-滨麦、华山新麦草衍生系耐盐种质筛选及分析 [D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2024:13.  
LI R X. Screening and analysis of salt-tolerant germplasm of wheat-*Leymus mollis* and *Psathyrostachys huashanica* Keng derivative lines [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2024:13.
- [72]郭晓宇. 聚乙二醇 6000 胁迫下滨麦的生理响应 [J]. 农业与技术, 2010, 30(4):42.  
GUO X Y. Physiological response of *Triticum aestivum* under PEG6000 stress [J]. *Agriculture & Technology*, 2010, 30(4):42.
- [73]WU W T, ZHANG Y J, GAO Y, *et al.* De novo transcriptome analysis in *Leymus mollis* to unveil genes involved in salt stress response [J]. *Phyton*, 2022, 91(8):1629.
- [74]贺晓岚, 王建伟, 赵继新, 等. 滨麦蔗糖:果聚糖 6-果糖基转移酶(6-SFT)基因全长 cDNA 的克隆与生物信息学分析 [J]. 麦类作物学报, 2016, 36(5):549.  
HE X L, WANG J W, ZHAO J X, *et al.* Cloning and bioinformatics analysis of cDNA of sucrose:fructan-6-fructosyltransferase(6-SFT) gene from *Leymus mollis* [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2016, 36(5):549.
- [75]李毛. 小麦近缘植物滨麦抗盐相关基因的克隆和功能验证 [D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2020:42.  
LI M. Cloning and functional verification of salt-tolerance related genes from wheat related plant, *Leymus mollis* [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2020:42.
- [76]井金学, 郭萍, 李落叶, 等. 柔软滨麦草及其杂交后代抗条锈性的研究 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2001, 29(3):107.  
JING J X, GUO P, LI L Y, *et al.* Resistance of *Elymus mollis*(Trin.) Hara. to *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* [J]. *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry*, 2001, 29(3):107.
- [77]宋晓贺, 侯璐, 杨敏娜, 等. 小麦-滨麦易位系 M8657-1 抗条锈病基因遗传分析和分子标记 [J]. 植物病理学报, 2008, 38(6):652.  
SONG X H, HOU L, YANG M N, *et al.* Genetic analysis and molecular mapping of stripe rust resistance gene in wheat translocation line M8657-1 derived from *Leymus mollis* Trin. Hara [J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2008, 38(6):652.
- [78]LUKASZEWSKI A J. Manipulation of the 1RS•1BL translocation in wheat by induced homologous recombination [J]. *Crop Science*, 2000, 40(1):216.
- [79]LIU W, DANILOVA T V, ROUSE M N, *et al.* Development and characterization of a compensating wheat-*Thinopyrum intermedium* Robertsonian translocation with Sr44 resistance to stem rust(Ug99) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126(5):1167.
- [80]JAROŠOVÁ J, BEONI E, KUNDU J K. Barley yellow dwarf virus resistance in cereals: Approaches, strategies and prospects [J]. *Field Crops Research*, 2016, 198:200.
- [81]DANILOVA T V, ZHANG G, LIU W, *et al.* 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 [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(3):549.
- [82]FRIEBE B, QI L L, WILSON D L, *et al.* Wheat-*Thinopyrum intermedium* recombinants resistant to wheat streak mosaic virus and *Triticum* mosaic virus [J]. *Crop Science*, 2009, 49(4):1221.
- [83]王龙啟. 小麦远缘杂交育成新品系遗传组成鉴定及性状评价 [D]. 泰安:山东农业大学, 2022:8.  
WANG L Q. Genetic composition identification and character evaluation of new wheat lines bred by distant hybridization [D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2022:8.
- [84]郭江岸. 簇毛麦 1VS 导入普通小麦的效应分析及其主要农艺性状比较 [D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2016:31.  
GUO J A. Effect analysis and comparison of main agronomic characters of *H. villosa* 1VS introduced into common wheat [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2016:31.
- [85]ZHANG J, ZHANG J P, LIU W H, *et al.* An intercalary translocation from *Agropyron cristatum* 6P chromosome into common wheat confers enhanced kernel number per spike [J]. *Planta*, 2016, 244(4):853.
- [86]杜万里. 普通小麦-华山新麦草异附加系分子细胞遗传学研究及其 SCAR 标记开发 [D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2014:20.  
DU W L. Molecular cytogenetic study on alien addition lines of wheat-*Psathyrostachys huashanica* keng and development of SCAR markers [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2014:20.