

phKL 基因诱导小麦远缘杂种部分同源染色体配对的能力介于 *Ph1* 和 *Ph2* 基因突变体之间

相志国, 刘登才, 郑有良, 张连全, 颜泽洪

(四川农业大学小麦研究所, 都江堰市 611830)

摘要: 在普通小麦地方品种自然群体中天然存在促进小麦-外源杂种部分同源染色体配对的基因 *phKL*。研究比较了 *phKL* 基因与人工 *Ph* 基因突变系诱导小麦-*Aegilops variabilis* 及小麦-黑麦杂种部分同源染色体配对的作用大小。研究结果表明, 诱导小麦-*Ae. variabilis* (或黑麦) 部分同源染色体配对作用的顺序是 $ph1b > phKL > ph2b > ph2a$, 即 *phKL* 基因的作用介于 *Ph1* 与 *Ph2* 突变体之间。

关键词: *Ph* 基因; *phKL* 基因; 部分同源染色体配对

中图分类号: Q78

文献标识码: A

文章编号: 0253-9772(2005)06-0935-06

The Effect of *phKL* Gene on Homoeologous Pairing of Wheat-alien Hybrids is Situated Between Gene Mutants of *Ph1* and *Ph2*

XIANG Zhi-Guo, LIU Deng-Cai, ZHENG You-Liang, ZHANG Lian-Quan, YAN Ze-Hong

(Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University, Dujiangyan City 611830, China)

Abstract: In natural populations of common wheat landrace, there has a *phKL* gene promoting homoeologous pairing of wheat-alien hybrids. In this study, the effects were compared among *phKL*, *ph1b*, *ph2a* and *ph2b* on homoeologous pairing of wheat-alien hybrids. The effects were indicated as $ph1b > phKL > ph2b > ph2a$, i. e. *phKL* gene was situated between gene mutants of *Ph1* and *Ph2*.

Key words: *Ph* gene; *phKL*; homoeologous pairing

普通小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是由 AA、BB、DD 3 个染色体组构成的异源六倍体 ($2n = 6x = 42$), 每个染色体组有 7 对染色体, 分别来自 3 个不同的近缘二倍体物种。虽然小麦这 3 个染色体组相应染色体成员之间 (如 1A, 1B, 1D) 有部分同源关系, 但是减数分裂终变期和中期 I, 染色体配对只发生在同源染色体之间而部分同源染色体之间并不发生配

对, 染色体配对成 21 个二价体, 而没有三价体或多价体, 表现为“二倍体”化特征。大量的研究已表明^[1], 这是由 *Ph* (Pairing homoeologous) 基因系统所控制的。

Ph 基因系统包括一个位于 5B 染色体长臂上的强效配对抑制基因 *Ph1*^[2,3], 一个位于 3D 染色体短臂上的中等强度的配对抑制基因 *Ph2*^[4] 和一些作用很微弱的基因^[1]。通常情况下, 这个系统处于功

收稿日期: 2004-09-23; 修回日期: 2004-10-27

基金项目: 国家自然科学基金 (编号: 30070462, 30270804), 教育部新世纪优秀人才计划 (编号: NCET-04-0908), 长江学者和创新团队发展计划 (IRT0453), 四川省教育厅项目 [Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30070462, 30270804), New Century Excellent Talents in University (No. NCET-04-0908), Changjiang Scholars and Innovative Research Team in University (No. IRT0453) and Education Bureau of Sichuan Province]

作者简介: 相志国 (1977—), 男, 硕士生, 研究方向: 作物遗传育种。E-mail: Xiang_zhuying@yahoo.com.cn

通讯作者: 刘登才 (1970—), 男, 研究员, 博士生导师, 研究方向: 作物遗传育种, 生物化学与分子生物学。E-mail: dcliu7@yahoo.com

致 谢: 感谢四川农业大学小麦研究所舒焕麟副研究员在细胞学实验方面给予指导。

能平衡状态,保障了小麦同源染色体配对而抑制部分同源染色体配对。进一步发现,小麦单倍体状态下的 A、B、D 染色体组以及小麦与其外源物种的杂种的部分同源染色体配对也被 *Ph* 基因系统抑制^[5]。但是,通过操纵 *Ph1*, *Ph2*, 使其抑制作用不存在时,不但小麦的 A、B、D 组染色体间可以配对,更重要的是小麦染色体能与外源染色体配对,这一重大发现在当时被认为是打开了小麦染色体与其外源物种染色体进行基因交流的大门^[1]。

载 *Ph1*, *Ph2* 的相应染色体(臂)的缺失^[2,3], 引入 *Aegilops speltoides* 等物种的上位抑制基因 *Ph1*^[6] 或使 *Ph1*, *Ph2* 基因位点产生突变都能消除 *Ph1*, *Ph2* 的抑制作用,使部分同源染色体产生配对。用甲基磺酸乙酯(EMS)和 X-射线处理普通小麦中国春,在 *Ph2* 位点获得 *ph2a* 和 *ph2b* 2 个突变体,在 *Ph1* 位点获得 *ph1b* 突变体,把它们统称为 *ph* 突变系^[7~9]。*ph1b* 突变体的效应强,约是 *ph2a* 或 *ph2b* 的二倍,因此它在普通小麦外源基因转移中的应用最多。

科学家们围绕 *Ph* 基因系统,设计了精妙的转移小麦外源遗传物质的染色体工程技术,但是,从发现 *Ph* 基因系统至今^[2,3], 40 年过去了,通过操作 *Ph* 基因系统转移小麦外源基因的成功例子远比科学家们当初想象的低得多^[10], 表明实际运用 *Ph* 基因系统转移小麦外源基因的效率不高。为了进一步提高 *Ph* 遗传体系转移外源遗传物质的能力,一个办法就是提高现有部分同源染色体间配对的能力,例如 *ph1b* 和 *ph2b* 的重组^[11,12], 然而已有的研究表明,这种策略虽然可以提高部分同源染色体间的配对能力,但是杂种的育性却大大降低,因此很难用此方法提高效率^[12]; Miller 等(1998)提出另外一种策略^[10], 就是寻找新的与现有 *Ph* 基因作用机制不同的影响部分同源染色体配对基因,然后用它与目前的 *Ph* 基因系统(*Ph1*、*Ph2*)一起作用以期提高外源遗传物质向小麦转移的效率。

现在已知的 *Ph* 基因突变体(*ph1b*, *ph1c*, *ph2a*, *ph2b*)都是通过人工诱变的方法获得的。与之不同的是,一些学者发现在一些小麦地方品种中天然存在隐性 *Ph* 基因突变体,其诱导部分同源染色体配对的能力类似于 *Ph2* 基因突变体^[13~18]。进一步,以具有隐性 *Ph* 基因突变体的四川小麦地方品种开县罗汉麦为研究材料,基因定位发现此突变体位于 6A 染色体上,这个天然隐性新 *Ph* 基因被命

名为 *phKL*^[19~22]。但是,目前还没有在同一实验条件下,对这种天然存在的隐性 *Ph* 基因与已知的 *Ph* 基因突变系的作用强度进行比较。

本研究目的是通过用具有 *phKL* 基因的小麦材料与 *Ph* 基因突变系 *ph2a*, *ph2b* 和 *ph1b* 分别与 *Aegilops variabilis* Eig(2n=28, UUS'S') 和 *Secale cereale* L. (黑麦, 2n=14 RR) 远缘杂交,对杂种的部分同源染色体中期 I 配对构型进行比较分析,以评价 *phKL* 这一新隐性突变体类型在诱导小麦-外源杂种部分同源染色体配对的作用效果。

1 材料和方法

普通小麦中国春与具有 *phKL* 基因的普通小麦开县罗汉麦(简称为 KL)同属于四川白麦子类群(Sichuan White Wheat Complex)。中国春 *Ph* 基因突变系分别被称为 CSph1b, CSph2a, CSph2b。测验材料 *Aegilops variabilis* (与普通小麦的亲缘关系更近)和 *Secale cereale* (与普通小麦的亲缘关系更远)这两个物种已被证实是对 *Ph* 基因较敏感的物种,因此被广泛用来作为 *Ph* 基因的测验种^[23]。普通小麦与来自法国的 *Ae. variabilis* 材料 AS24 和来自中国的 *S. cereale* 品种秦岭黑麦杂交,杂种 F₁ 统一种植在都江堰市四川农业大学小麦研究所实验地,取杂种幼穗固定在卡诺固定液 I 中,24 h 后转入 70% 酒精中,4℃ 保存,镜检杂种花粉母细胞减数分裂中期 I,统计染色体配对情况。部分同源染色体配对水平以平均交叉结数(*Xta*)来估算。 $Xta = \frac{\text{观察的染色体交叉结总数}}{\text{观察细胞数}(n)}$,交叉结的计算参考文献^[10]。

2 结果

KL, CSph1b, CS *ph2a* 和 CSph2b 与 *Ae. variabilis* 杂种 F₁ 花粉母细胞具有 35 条染色体,染色体组成为 ABDUS', 染色体配对情况见表 1。CSph1b × AS24 的交叉数最高(图 1), 其次是 KL × AS24 (图 2) 和 CSph2b × AS24, 最低的是 CSph2a × AS24。这表明诱导小麦-*Ae. variabilis* 部分同源染色体配对作用的顺序是 *ph1b* > *phKL*、*ph2b* > *ph2a*。KL × AS24, CSph2b × AS24 和 CSph2a × AS24 诱导部分同源染色体配对主要以棒型二价体为主(图 2, 图 3), 而 CSph1b × AS24 诱导部分同源染色体配对,除了导致大量的棒型二价体,还有大量的环形二价体和多价体(图 1)。统计分析表明(资

料未列出), *CSph1b* × *AS24* 的棒型二价体数与 *KL* × *AS24* 差异不显著(95%水平), 而环型二价体和多价体的差异极显著。

表 1 不同普通小麦 *Ph* 基因材料与 *Ae. variabilis* 杂种 F_1 染色体配对情况

Table 1 Chromosome pairing configuration at meiotic metaphase I in F_1 hybrid combinations of common wheat carrying different *ph* genes with *Ae. variabilis*

组合(细胞数) Combination (No. of cells)	单价体 Univalent	二价体 Bivalent		多价体 Multivalent	交叉结数 (差异性 分析) Chiasmata (Difference analysis)
		棒状 Rod	环状 Ring		
		<i>CSph1b</i> × <i>AS24</i> (n=16)	13.38		
<i>KL</i> × <i>AS24</i> (n=61)	20.11	7.00	0.18	0.16	7.72 (B)
<i>CSph2b</i> × <i>AS24</i> (n=69)	21.86	6.20	0.07	0.20	6.75 (BC)
<i>CSph2a</i> × <i>AS24</i> (n=49)	23.78	5.45	0.10	0.04	5.73 (C)



图 1 *CSph1b* × *AS24*, 9 个棒状二价体 + 3 个环状二价体 + 1 个五价体 + 6 个单价体

Fig. 1 *CSph1b* × *AS24*, 9 rod II + 3 ring II + 1V + 6I



图 2 *KL* × *AS24*, 10 个棒状二价体 + 15 个单价体

Fig. 2 *KL* × *AS24*, 10 rod II + 15I

KL, *CSph1b*, *CSph2a*, *CSph2b* 与黑麦杂种 F_1 花粉母细胞具有 28 条染色体, 染色体组成为 *ABDR*, 其部分同源染色体间的配对情况见表 2。 *CSph1b* × 黑麦的交叉数最高(图 4), 统计分析表明(资料未列

出), *CSph1b* × 黑麦的棒型二价体、环型二价体和多价体数均显著(95%水平)高于其他组合。其次是 *KL* × 黑麦(图 5), *CSph2b* × 黑麦, 最低的是 *CSph2a* × 黑麦, 这表明诱导小麦-黑麦部分同源染色体配对作用的顺序是 *ph1b* > *phKL* > *ph2b* > *ph2a*。



图 3 *KL* × *AS24*, 示不同细胞的配对形式主要是棒状二价体

Fig. 3 *KL* × *AS24*, indicating a high frequency of rod bivalents in different cells

表 2 不同普通小麦 *Ph* 基因材料与 *S. cereale* 杂种 F_1 染色体配对情况

Table 2 Chromosome pairing configuration at meiotic metaphase I in F_1 hybrid combinations of common wheat carrying different *ph* genes with *S. cereale*

组合(细胞数) Combination (No. of cells)	单价体 Univalent	二价体 Bivalent		多价体 Multivalent	交叉结数 (差异性 分析) Chiasmata (Difference analysis)
		棒状 Rod	环状 Ring		
		<i>CSph1b</i> × rye (n=66)	15.14		
<i>KL</i> × rye (n=91)	19.77	3.40	0.51	0.14	4.69 (B)
<i>CSph2b</i> × rye (n=57)	21.51	2.93	0.21	0.08	3.49 (C)
<i>CSph2a</i> × rye (n=50)	22.60	2.58		0.08	2.74 (D)

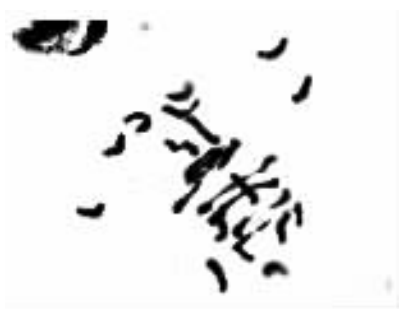


图 4 *CSph1b* × 黑麦, 6 个棒状二价体 + 1 个环状二价体 + 14 个单价体

Fig. 4 *CSph1b* × rye, 6 rod II + 1 ring II + 14I



图5 KL×黑麦,4个棒状二价体+1个环状二价体
+1个三价体+15个单价体

Fig. 5 KL×rye,4 rod II + 1 ring II + IIII + 15I

3 讨论

以前的大量研究表明, *ph1b* 是一个诱导小麦-外源部分同源染色体能力强的基因,而 *Ph2* 基因突变体(*ph2a* 和 *ph2b*)的能力大约为 *ph1b* 的一半,被称为是中等配对水平的诱导基因。Sears(1982)研究表明^[9], *ph1b*、*ph2a*、*ph2b* 诱导小麦与 *Ae. variabilis* 杂种部分同源染色体配对作用大小依此是 *ph1b* > *ph2a* > *ph2b*, 而叶兴国和樊路(1991)^[24] 研究表明 *ph1b*、*ph2a*、*ph2b* 诱导小麦与黑麦杂种部分同源染色体配对作用大小依此是 *ph1b* > *ph2b* > *ph2a*。本研究表明诱导小麦-*Ae. variabilis* (或黑麦)部分同源染色体配对作用的顺序是 *ph1b* > *phKL* > *ph2b* > *ph2a*。即, *phKL* 的作用介于 *ph1b* 与 *Ph2* 突变体之间。从 *phKL* 的作用强度看,接近 *Ph2* 突变体,因此 *phKL* 基因也可以被看作是一个中等水平的诱导基因。综合诱导部分同源配对能力及远缘杂种的花粉育性等,Sears(1982)认为在进行与小麦亲缘关系近的外源物种基因转移时,利用中等配对水平的诱导基因可能是最理想的^[9]。我们利用具有 *phKL* 基因的小麦与 *Ae. variabilis* 杂交,将其外源遗传物质成功转入 TKL1 等新小麦材料中^[25,26]。

小麦染色体组 AABBDD 与 *Ae. variabilis* 的 UUS'S' 染色体组的亲缘关系近,而与黑麦的 R 染色体组亲缘关系远。本研究中,KL,CS *ph2a*, CS*ph2b* 与黑麦杂种的部分同源染色体配对交叉数与 *Ae. variabilis* 杂种相比,下降了 40%~52%,而 CS*ph1b* 与两种不同物种杂种的交叉数只下降了 34%。表明中等配对水平基因 *phKL*, *ph2a*, *ph2b* 相对于高配对水平的 *ph1b* 基因来说,对所选配外源物种与

小麦的亲缘关系远近反应更敏感,随亲缘关系变远,配对水平下降更快。这进一步表明,在转移亲缘关系较远的外源遗传物质时,应选择 *ph1b* 以提高配对频率^[27]。

本研究进一步证明,从诱导部分同源染色体配对表现上看, *phKL* 基因与 *Ph2* 基因突变体类似,主要在提高棒状二价体配对水平,可能二者有共同的遗传作用机制^[22],而与 *Ph1* 基因的作用机制不同。*Ph1* 基因的作用机制有很多观点,但总得来说,主要有两种:(1) *Ph1* 作用于减数分裂期之前,主要通过控制减数分裂期前同源染色体和部分同源染色体在细胞核内的定向排列分布而起作用^[28,29]。(2) 另一种假说认为 *Ph1* 主要是对部分同源染色体联会起纠错作用,保证配对发生在同源染色体之间,阻止部分同源染色体交换的发生^[27,30~33]。*Ph2* 基因却与 *Ph1* 起不同的作用,*Ph2* 基因主要影响联会的完成^[33]。*ph2b* 导致联会进程被推迟,致使 *Ph1* 在粗线期对部分同源染色体联会的纠错过程中不能完全发挥作用^[33]。

位于 5BL 染色体臂上的 *Ph1* 基因在异源多倍体物种-普通小麦的进化上已有非常清楚的生物学意义:抑制普通小麦自身的部分同源染色体配对^[1],保证小麦的育性正常及染色体组的稳定性^[34],如果它不存在,普通小麦自身除了同源染色体配对,还存在大量的部分同源染色体配对,造成后代的染色体组核型发生变化,而且严重影响结实。位于 3DS 的 *Ph2* 基因可能在小麦的野生二倍体供物种节节麦 (*Aegilops tauschii*, DD, 2n=14) 就已经存在^[35],尽管 *Ph2* 基因的缺少或突变促进小麦-外源杂种的部分同源染色体配对,但其缺失时,普通小麦自身同源染色体配对正常,没有部分同源染色体配对发生,育性正常,即对普通小麦自身没有不利影响^[1]。位于 6A 染色体上的 *phKL* 基因天然存在于自然群体中,它促进小麦-外源杂种的部分同源配对,但对其普通小麦自身同源染色体的配对及育性也没有什么不利影响^[16,19,20],这类似于 *Ph2* 基因突变体。这种类似于 *phKL* 基因的自然突变体似乎存在于大量的普通小麦品种中^[13~18]。在油菜 (*Brassica napus*) 中的 *PrBn* 基因也类似于此, *PrBn* 在正常倍数下,部分同源染色体配对不发生,即自身配对正常,而在单倍体或杂种中却发生部分同源染色体配对^[36]。但是这类 *Ph* 基因的生物学意义是什么? 还不得而知。

参考文献(References):

- [1] Sears E R. Genetic control of chromosome pairing in wheat. *Annu Rev Genet*, 1976, 10: 31~51.
- [2] Okamoto M. Asynapsis effect of chromosome V. *Wheat Inf Serv*, 1957, 5: 6.
- [3] Riley R, Chapman V. Genetic control of the cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat. *Nature*, 1958, 182: 713~715.
- [4] Mello-Sampayo T. Genetic regulation of meiotic chromosome pairing by chromosome 3D of *Triticum aestivum*. *Nature New Biol*, 1971, 230: 22~23.
- [5] Riley R, Chapman V, Kimber G. Genetic control of chromosome pairing in intergeneric hybrids in wheat. *Nature*, 1959, 183: 1244~1246.
- [6] Chen P D, Tsujimoto H, Gill B S. Transfer of *Ph¹* genes promoting homoeologous pairing from *Triticum speltoides* to common wheat. *Theor Appl Genet*, 1994, 88: 97~101.
- [7] Wall A M, Riley R, Chapman V. Wheat mutants permitting homoeologous meiotic chromosome pairing. *Genet Res*, 1971, 18: 311~328.
- [8] Sears E R. An induced mutant with homoeologous pairing in common wheat. *Can J Genet Cytol*, 1977, 19: 585~593.
- [9] Sears E R. A wheat mutant conditioning an intermediate level of homoeologous pairing. *Can J Genet Cytol*, 1982, 24: 715~719.
- [10] Miller T E, Reader S M, Shaw P J, Moore G. Towards an understanding of the biological action of the *Ph1* locus in wheat. Slinkard A E. Proceedings of the 9th International Wheat Genetic Symposium. Saskatoon: University Extension Press 1998, Vol 1: 17~19.
- [11] LIU Zhao-Hui, CHEN Pei-Du. Study on the effectiveness of genetic system controlling homoeologous chromosome pairing in common wheat. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 1999, 22(1): 1~5.
刘朝晖, 陈佩度. 小麦染色体配对遗传控制系统的作用研究. 南京农业大学学报, 1999, 22(1): 1~5.
- [12] Ceoloni C, Donini P. Combining mutations for two homoeologous pairing suppressor genes *Ph1* and *Ph2* in common wheat and in hybrids with alien Triticeae. *Genome*, 1993, 36: 377~386.
- [13] Driscoll C J, Quinn C J. Genetic variation in *Triticum* affecting the level of chromosome pairing in intergeneric hybrids. *Can J Genet Cytol*, 1970, 12: 278~282.
- [14] Farqoo S, Iqbal N, Shah T M. Intergeneric hybridization for wheat improvement -III. Genetic variation in *Triticum* species affecting homoeologous chromosome pairing. *Cereal Res Comm*, 1990, 18: 233~237.
- [15] CUI Yun-Xing, MA Yuan-Sheng. Evaluation and utilization of major agronomic characters of Chinese unique wheat germplasm resources. *Acta Agr Nucl Sin*, 1988, 2(3): 129~139.
崔运兴, 马缘生. 中国特有小麦资源主要遗传性状评价与利用. 核农学报, 1988, 2(3): 129~138.
- [16] LUO Ming-Cheng, YANG Zu-Li, YEN Chi, YANG Jun-Liang. The cytogenetic investigation on F1 hybrid of Chinese wheat landraces. Exploration of Crop Breeding. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press, 169~176.
罗明诚, 杨祖俐, 颜 济, 杨俊良. 中国普通小麦地方品种与黑麦杂种 F1 的细胞遗传学研究. 作物育种探索. 成都: 四川科学技术出版社, 1992, 169~176.
- [17] MA Rui, ZHENG Dian-Sheng, FAN Lu. The possibility of *ph* genes existing spontaneously in common wheat. *Acta Agron Sin*, 1999, 25(1): 99~104.
马 瑞, 郑殿升, 樊 路. 普通小麦品种中 *Ph* 基因突变体存在的可能性研究. 作物学报, 1999, 25(1): 99~104.
- [18] ZHENG Dian-Sheng, MA Rui, LIU San-Cai, SONG Chun-Hua. Sakyukomaji an invaluable wheat germplasm for distant hybridization. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2000, 1(2): 38~41.
郑殿升, 马 瑞, 刘三才, 宋春华. 小麦远缘杂交的珍贵种质沙丘小麦. 植物遗传资源科学, 2000, 1(2): 38~41.
- [19] LIU Deng-Cai, LUO Ming-Cheng, YANG Jun-Liang, YEN Chi, LAN Xiu-Jin, YANG Wu-Yun. Chromosome location of a new pairing promoter in natural populations of common wheat. *Southwest China J Agr Sci*, 1997, 10(3): 10~15.
刘登才, 罗明诚, 杨俊良, 颜 济, 兰秀锦, 杨武云. 小麦自然群体中部分同源染色体配对促进基因的染色体定位研究. 西南农业学报, 1997, 10(3): 10~15.
- [20] LIU Deng-Cai, YEN Chi, YANG Jun-Liang, LUO Ming-Cheng, YANG Wu-Yun. Evaluation of crosses of bread wheat cv. Kaixianluohanmai with alien species. *Acta Agron Sin*, 1999, 25(6): 777~781.
刘登才, 颜 济, 杨俊良, 罗明诚, 杨武云. 小麦地方品种“开县罗汉麦”在远缘杂交中的遗传评价. 作物学报, 1999, 25(6): 778~780.
- [21] Liu D C, Luo M C, Yen C, Yang J L, Yang W Y. 1998. The promotion of homoeologous pairing in hybrids of common wheat cv. Kaixianluohanmai with alien species. Slinkard A E. Proceedings of the 9th International Wheat Genetic Symposium. Saskatoon: University Extension Press, Vol. 4: 377~378.
- [22] Liu D C, Zheng Y L, YAN Z H, Zhou Y H, Wei Y M, Lan X J. Combination of homoeologous pairing gene *phKL* and *Ph2*-deficiency in common wheat and its meiotic behaviors in hybrids with alien species. *Acta Bot Sin*, 2003, 45: 1121~1128.
- [23] Ozkan H, Feldman M. Genotype variation in tetraploid wheat affecting homoeologous pairing in hybrids with *Aegilops peregrina*. *Genome*, 2001, 44: 1000~1006.
- [24] YE Xing-Guo, FAN Lu. Present study and utilization of *Ph* genes in wheat. *Tritical Crops*, 1991, 6: 17~19.
叶兴国, 樊 路. 小麦 *Ph* 基因系的研究与利用现状. 麦类作物, 1991, 6: 17~19.
- [25] LIU Deng-Cai, WEI Yu-Ming, ZHENG You-Liang. Gene transfer from *Aegilops variabilis* Eig to wheat via a new recessive *ph* gene. *J of Sichuan Agric Univ*, 1999, 17(3): 261~267.

刘登才,郑有良,魏育明,1999. 用新 *ph* 基因向小麦转移 *Aegilops variabilis* Eig 遗传物质. 四川农业大学学报,17(3): 261~267.

[26] LIU Deng-Cai, YANG Zu-Jun, ZHENG You-Liang, LAN Xiu-Jin, WEI Yu-Ming, ZHOU Yong-Hong. A new wheat line, TKL1, derived from genetic transferring *Aegilops variabilis* into wheat carrying recessive *ph* genes. Int Wheat and Breed Symp, Zhengzhou of China. Beijing: Chinese Agric Press, 2001, 251~254.

刘登才,杨足君,郑有良,兰秀锦,魏育明,周永红. 用含隐性 *ph* 基因的小麦材料转移 *Aegilops variabilis* Eig 遗传物质获得新种质 TKL1. 小麦遗传育种国际学术讨论会论文集. 北京: 中国农业出版社, 2001, 251~254.

[27] Benavente E, Orellana J, Fernández-Calvín B. Comparative analysis of the meiotic effects of wheat *ph1b* and *ph2b* mutations in wheat × rye. *Theor Appl Genet*, 1998, 96: 1200~1204.

[28] Feldman M. The effect of chromosomes 5B, 5D and 5A on chromosome pairing in *Triticum aestivum*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1966, 55: 1447~1453.

[29] Martínez-Perez E, Shaw P, Moore G. The *Ph1* locus is needed to ensure specific somatic and meiotic centromere association. *Nature*, 2001, 411: 204~207.

[30] Gilles C B. The effect of Ph gene alleles on synaptonemal com-

plex formation in *Triticum aestivum* × *T. kotschy* hybrids. *Theor Appl Genet*, 1987, 74: 430~438.

[31] Holm P B, Wang X. The effect of chromosome 5B on synapsis and chiasma formation in *Triticum aestivum* cv. Chinese Spring. *Carlsberg Res Commun*, 1988, 53: 191~208.

[32] Luo M C, Dubcovsky J, Dvorák J. Recognition by the wheat *Ph1* locus. *Genetics*, 1996, 144: 1195~1203.

[33] Martínez M, Cuiñado N, Carcelén N, Romero C. The *Ph1* and *Ph2* loci play different roles in the synaptonemal behavior of hexaploid wheat *Triticum aestivum*. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 398~405.

[34] Sánchez-Morán E, Benavente E, Orellana J. Analysis of karyotypic stability of homoeologous-pairing (*ph*) mutants in allopolyploid wheats. *Chromosoma*, 2001, 110: 371~377.

[35] Attia T, Ekingen H, Röbbelen G. Origin of 3D suppressor of homoeologous pairing in hexaploid wheat. *Z Pflanzenzuecht*, 1979, 83: 121~126.

[36] Jenczewski E, Eber F, Grimaud A, Huet S, Lucas M O, Monod H, Chèvre A M. *PrBn*, a major gene controlling homeologous pairing in oilseed rape (*Brassica napus*) haploids. *Genetics*, 2003, 164: 645~653.

分子植物育种理论与实践研讨班

分子植物育种理论与实践研讨班是海南省生物工程协会每年一期定期主办的学术活动。自 2001 年以来,已经成功主办了 5 期,参加培训的学员遍布全国各个省市,得到参与学员的好评。第 6 期分子植物育种理论与实践研讨班定于 2006 年 8 月 6~11 日在海南省三亚市举行。第 6 期分子植物育种理论与实践研讨班由海南省农作物分子育种重点实验室和《分子植物育种》编辑部承办。

主要课程

- 现代分子生物学对传统学科的冲击
- 分子植物育种原理与方法
- 植物遗传标记与 DNA 标记技术
- QTL 定位的原理和方法
- 植物遗传群体构建与应用
- 植物遗传图谱的构建与应用
- 植物突变体建立的理论与方法
- 植物突变体发掘—以水稻为例
- 国际农业生物技术现状与展望
- 植物应用基因组学与分子育种研究策略
- 应用 GITS 改良水稻外观品质—一个分子选择的例子
- 利用公共图谱定位复杂性状 QTL—以 SCN 抗性 QTL 为例
- 杂交水稻第四遗传因子精细定位和分离—图位法克隆基因的例子

报名条件及办法

● 报名条件:副高级职称以上从事常规育种的科研人员,限 20 名,以报名日期先后为序。截止时间 2006 年 7 月 15 日。研究生学员需有导师推荐。

● 请报名学员将报名表发送至:mpbj@vip.sina.com/hnabe@hitar.org;联系人:李迪、符艳

● 联系电话:海南:0898-68966415;北京:010-62556198