

簇毛麦——用于小麦改良的一种野生植物

赵万春,董 剑,陈其皎,李晓燕,高 翔,石引刚,陈良国

(西北农林科技大学农学院,陕西 杨凌 712100)

摘要:将小麦野生近缘属的有益性状基因导入普通小麦(*Triticum aestivum*)已成为目前小麦品种改良的重要而有效的途径之一。簇毛麦(*Dasypyrum villosa*)常被用作改良小麦的一种有效的基因资源,其具有耐寒、分蘖力强、生长繁茂、多小花、籽粒蛋白质含量高、耐盐抗旱和抗多种小麦主要病害等特性。本研究对簇毛麦染色体及其组型和带型、簇毛麦与小麦属的亲缘关系、簇毛麦与小麦属的杂交以及簇毛麦在普通小麦改良中的应用等方面的研究进展进行回顾总结,以期为更好地对簇毛麦的开发利用提供依据。

关键词:标记;贮藏蛋白;基因资源;抗病虫

中图分类号:S512.102

文献标识码:A

文章编号:1001-0629(2012)10-1613-09

* 1

小麦(*Triticum aestivum*)是世界上广泛种植的粮食作物,全世界 35%~40%的人口以它为主要粮食来源。我国的作物品种资源比较丰富,在中国国家作物种质库中保存作物种质资源 39 万余份,其中小麦种质资源 45 500 多份^[1],但生产上使用的品种遗传来源较为单一。为解决这个问题,最有效的办法之一是把小麦不同遗传背景的优良性状基因整合到新品种中,不断增加新品种的遗传类型。要达到这一目的,就必须有足够多的小麦遗传资源。目前,把小麦野生近缘属的有益基因导入普通栽培小麦已成为小麦品种改良重要而有效的途径之一。

簇毛麦属小麦族,簇毛麦属(*Dasypyrum*, 又称为 *Haynaldia villosa*),为一年生或多年生异株授粉二倍体植物($2n=2x=14$, Sears^[2]将簇毛麦基因组命名为 VV)。它具有抗条锈(*Puccinia striiformis*)、叶锈(*P. recondita*)、秆锈病(*P. graminis*)^[3-6]、白粉病(*Erysiphe graminis* f. ssp. *tritici*)^[6-7]和小麦梭条花叶病毒(*Polymyxa graminis*)^[9]等多种小麦主要病虫害的特性,同时具有耐寒、分蘖力强、生长繁茂、多小花、蛋白质含量高和耐盐抗旱等特性^[10-11]。因而它常被作为重要的基因资源之一,应用于小麦品种改良。

本研究从簇毛麦染色体及其组型和带型、簇毛

麦与小麦属的亲缘关系、簇毛麦与小麦属的杂交以及簇毛麦在普通小麦改良中的应用等方面,对其研究进展进行回顾总结,以期为更好地利用簇毛麦提供理论依据。

1 簇毛麦染色体的命名及其组型和带型

簇毛麦染色体的名称 V 是经过几度易名统一而来。Sears 最早将簇毛麦染色体设计为 1Ha~7Ha^[12],根据 C 分带模式,Friebe 等^[13]重新将簇毛麦染色体分别命名为 A~G,对应于 Sears 的 1Ha~7Ha, Liu 等^[14]部分同意 Sears 的结论,并用符号 V1~V7 暂时命名簇毛麦染色体。根据小麦与簇毛麦代换系的基因组间的代换关系和对附加系和代换系的同工酶分析结果, Liu 等^[12]用 1V~7V 代替了先前设计的簇毛麦染色体 V1、V7、V5、V6、V3、V2 和 V4。

簇毛麦共有 7 对染色体,其中 5 对为近中着丝粒染色体,2 对为亚中着丝粒染色体。1 对染色体具有随体。簇毛麦所有染色体具有清晰的 C 带,多数带型显现于染色体端部或亚端部,根据它们的带型特征,每对染色体可以与小麦染色体区分开来^[2,3,13,15-16]。然而,只有 6 对簇毛麦染色体呈现 N 带,而且其带型特征与小麦染色体的 N 带相似,所以,不能用 N 带来区分簇毛麦和小麦染色体^[17]。

收稿日期:2011-12-28 接受日期:2012-03-07

基金项目:国家自然科学基金项目(31171538);西北农林科技大学唐仲英育种基金(200902090015)

作者简介:赵万春(1967-),男,陕西永寿人,副研究员,博士,主要从事小麦遗传育种研究。E-mail:zhaowc2009@hotmail.com

通信作者:高翔 E-mail:gx@nwsuaf.edu.cn

2 簇毛麦与小麦属的亲缘关系

簇毛麦染色体与小麦属染色体存在着部分同源关系,这种同源关系可以通过观察外源染色体与特定小麦染色体间的配对水平或将外源染色体代换到小麦遗传背景来研究其遗传补偿作用等多种方法确定。Sears^[2]发现簇毛麦 V 基因组与小麦的 A、B、D 基因组之间几乎没有染色体的配对,认为它们亲缘关系较远。陈佩度等^[18]对簇毛麦 × 节节麦 (*Aegilops squarrosa*, 2n=14, DD) 的杂种 F₁ 花粉母细胞减数分裂中期 I (PMCM I) 构型研究,认为 V 染色体组与 D 染色体组亲缘关系较近。Blanco^[19]通过圆锥小麦 (*T. turgidum*) 与簇毛麦杂种 F₁ 的 PMCM I 构型分析,结合染色体 C-分带结果,证明了 V 染色体组与 A 组的亲缘关系较 B 组近,而且发现簇毛麦自然群体中有促进部分同源染色体配对的基因,其水平相当于缺失 *Ph* 基因。由此推断小麦的 A、B、D 基因组中, D 染色体组与 V 染色体组亲缘关系最近,其次是 A 染色体组,而 B 染色体组较远。

3 簇毛麦与小麦属的杂交

早在 20 世纪 30 年代, Sando 已进行了小麦属与簇毛麦属的远缘杂交^[10]。簇毛麦与普通小麦的杂交能力显著低于簇毛麦与四倍体小麦的杂交能力,六倍体小麦与簇毛麦直接杂交非常困难^[20]。尽管如此,通过秋水仙素处理和胚胎培养已成功获得簇毛麦与普通小麦的杂种和双二倍体。然而,八倍体的双二倍体 (AABBDDVV) 比六倍体的双二倍体 (AABBVV) 繁殖力低,生长势弱,因此,后者常被用作簇毛麦与普通小麦杂交的桥梁^[21] 亲本。

基于普通小麦与簇毛麦杂交种中 V 染色体与 A 染色体和 V 染色体与 B 染色体配对观察, Minelli 等^[22]认为簇毛麦和乌拉尔图小麦 (*T. uratu*, 小麦 A 基因组的供体), 拟斯卑尔脱山羊草 (*Aegilops speltoides*, 小麦 B 基因组的供体) 和早先源自于簇毛麦的 *A. squarrosa* (D 基因组) 属于同一线系种族。因为这种关系, 簇毛麦属中的部分物种, 主要为簇毛麦, 已与小麦属的二倍体、四倍体、六倍体物种成功杂交^[10, 23]。

4 簇毛麦在普通小麦改良中应用

4.1 普通小麦—簇毛麦异源附加系、代换系和易位系的创制 簇毛麦有益基因导入小麦, 大都是以双二倍体为中间材料, 通过杂交及回交, 以及

组织培养等途径获得异附加系、异代换系及易位系实现的。Sears^[2, 24]和 Hyde^[3]通过野生二粒小麦—簇毛麦双二倍体与中国春杂交和回交, 获得了 6 个二体附加系 (1V, 2V, 4V, 5V, 6V, 7V) 和 7 个单体附加系。Chen 等^[7]和 Liu 等^[12]以基本相似的途径先后获得了 2V~7V 等 6 个异附加系和 5 个异代换系。

已经鉴定出的小麦与簇毛麦的代换系 (涉及簇毛麦的 1V~6V 染色体) 有 1V/1A 和 1V/1B^[2]、DS2V 到 DS6V^[25]、6A/6V^[26] 和 6D/6V^[27]。但是, 异附加系和异代换系不仅表现型上有许多簇毛麦的不良性状, 还可能出现部分同源染色体的缺失、重复以及被导入外源染色质的代尝性能和对原有遗传平衡的影响等问题, 因此不能有效地用于小麦的改良。

在各类异染色体系中, 以遗传稳定的整臂互补易位系的育种利用价值较好。迄今, 选育出的中国春—簇毛麦整臂互补易位系有 T6AL·6V#2S^[7]、T4DL·4V#2S^[9]、T1DL·1V#3S 和 T1DS·1V#3L^[28-29]; 此外笔者参加创制了 10 个新易位系: T2BS·2V#3L, T3DS·3V#3L, T3DL·3V#3S, T4DL·4V#3S, T4DS·4V#3L, T5DL·5V#3S, T6AS·6V#3L, T6AL·6V#3S, T7DS·7V#3L 和 T7DL·7V#3S^[30-31]。

4.2 普通小麦遗传背景中簇毛麦染色体的鉴定 随着分子遗传学、细胞遗传学和分子生物学的发展, 小麦中外源遗传物质的鉴定方法被丰富和深化, 出现了传统的形态标记、细胞学标记、生化标记、分子标记和原位杂交等方法相结合鉴定小麦遗传背景中簇毛麦染色体的特点。

4.2.1 形态标记 簇毛麦的黑芒 (6VS)、护颖脊背刚毛 (2VS) 和穗轴易断性 (3VS) 等性状可用作检测小麦中是否含有该性状所属簇毛麦染色体或染色体臂的形态标记^[2, 7]。

4.2.2 细胞学标记 目前, 小麦染色体经过染色体分带, 尤其是 Giemsa C-分带后, 每条染色体都能产生特征性带纹^[32]。而大多数小麦亲缘物种的染色体经过 C-分带之后能产生与小麦明显不同的特征带型^[33-34]。所以, 通过染色体 C-分带技术可以鉴定出被导入普通小麦的亲缘物种的染色体或染色体片段, 甚至可确定其具体身份^[7, 35]。

根据簇毛麦染色体 C-分带研究结果, 簇毛麦具有丰富的末端带和亚端带, 与普通小麦的染色体较

易区分开来^[2-3,15-16]。但是,当外源染色体片段缺失可诊断的带型时,染色体的分带技术却不能提供有用的信息。同时,在小麦遗传背景下带型的多态性有时会干扰外源染色体的鉴定。

4.2.3 生化标记 Montebove 等^[36]对小麦一簇毛麦二体添加系进行种子贮藏蛋白电泳分析,将编码高分子量谷蛋白亚基的基因定位于 1V 上。簇毛麦 1V~7V 均找到了一至几个相应的生化标记,主要为同工酶及非酶蛋白两类^[36-38]。虽然还没有更多的研究表明这些标记与特定的有益性状连锁,但是,利用已知的生化标记可以有效地识别小麦背景中的簇毛麦染色体。

4.2.4 分子标记 物种专化的 DNA 重复序列、RAPD 标记、RFLP 标记、SSR 标记和 STS 标记可以用来鉴定导入小麦遗传背景的簇毛麦染色体。

研究发现,簇毛麦 1V~6V 染色体近末端分布有 1 个 380 bp 重复序列^[39-40]和 pHv62 重复序列^[41]。由于这 2 个序列属于 V 基因组特有,一般不能与普通小麦、黑麦等其他 DNA 序列杂交,所以它可以被用作探针来检测不同小麦属背景的簇毛麦染色体^[39]。

Qi 等^[42]、王振英等^[43]分别获得了对 6VS 具有专化性的 RAPD 标记,在小麦育种中用它作为分子标记来检测和筛选簇毛麦的抗白粉病显性基因 *Pm21*。刘守斌等^[44]筛选出一个簇毛麦基因组特异性 RAPD 片段并建立了簇毛麦基因组特异性 PCR 标记。

Qi 等^[45]用一套小麦属第 6 部分同源群 DNA 的 RFLP 标记鉴定和表征了小麦一簇毛麦 6V 染色体附加系的 3 个缺体系,定位了 6V 染色体的断点,发现 6VS 和 6VL 染色体臂的 RFLP 标记。Yildirim 等^[46]用 RFLP 标记将抗眼斑病的基因 *PchDv* 定位在 4V 的长臂上。Qi 等^[47]用 RFLP 进一步支持了早先经形态学、同工酶和 C-分带建立的簇毛麦和小麦染色体之间的部分同源关系。Li 等^[7]利用 RFLP 标记鉴定出了 3 个小麦与簇毛麦的 T6DL/6VS 易位系。

Zhang 等^[48]选出了分别可用来追踪簇毛麦 1V~7V 染色体的 SSR 引物 wmc49 (1BS)、wmc25 (2BS)、gdm36 (3DS)、gdm145 (4AL)、wmc233 (5DS)、wmc256 (6AL) 和 gwm344 (7BL),这些簇毛麦染色体特异的微卫星标记可用来追踪普通小麦背景中的簇毛麦染色体。

Chen 等^[27]检测出一个对簇毛麦染色体 6VS 专化的 800 bp PCR-STs 标记,用作抗小麦瘰螬 (*Aceria tosichella*) 的标记选择。Cao 等^[49]开发出了 1 个共显性分子标记 NAU/xibao15902,可以用来标记筛选 6VS 上的 *Pm21* 基因,同时又能区分小麦的 6AS、6BS 和 6DS。王春梅等^[50]从 105 对小麦第 1 部分同源群染色体的 EST-STs 引物中得到 5 个簇毛麦 1V 染色体的 EST-STs 标记。笔者也成功开发出了 4 个 EST-STs 标记,且成功应用于中国春一簇毛麦易位系的创制^[28-31]。

4.2.5 原位杂交 原位杂交是鉴定外源染色体片段的最为直观有效的方法,其主要优点在于杂交信号在细胞分裂的任何时期都可以观察到,但用基因组 DNA 作探针只能检测到外源染色体是否存在,不能了解被检测外源染色体的具体身份。因此,异源易位系的鉴定往往需要染色体分带与基因组原位杂交两种技术结合进行^[51]。目前,以标记的簇毛麦基因组 DNA 为探针的基因组原位杂交 (Genomical *in situ* Hybridization, GISH) 技术在小麦一簇毛麦双二倍体、附加系、代换系和易位系^[6,22,28-31,52]的鉴定中得到广泛应用。陈佩度等^[7,52]应用分子原位杂交技术,鉴定出发生易位的簇毛麦染色体片段,还鉴定了小麦一簇毛麦附加系、代换系,证明了 6AL/6VS 易位断点靠近着丝粒。Chen 等^[27]利用 GISH 技术鉴定出了 6D/6V 异代换系。Zhang 等^[8]在小麦一簇毛麦代换系与普通小麦品种杨麦 5 号杂交的后代群体中,鉴定出了带有 4VS 端体系和含有 1 条或 2 条 T4VS-4DL 整臂易位系。Minelli 等^[22]利用 GISH 研究发现带有簇毛麦 1V、3V 和 5V 染色体或它们的部分片断的小麦品系遗传不稳定,表明杂交种中簇毛麦的染色体结构发生了变化。Zhao 等^[29]、Liu 等^[30]利用分子标记、GISH 结合 C-分带技术创制出了一套新的中国春一簇毛麦整臂互补易位系。

4.3 簇毛麦的有益性状及其在普通小麦改良中的利用 簇毛麦拥有许多有益性状(基因),主要包括种子贮藏蛋白、抗病虫性、特有的形态性状和同工酶等,并已明确决定这些性状的基因所位于的染色体(表 1,表 2)。

4.3.1 种子贮藏蛋白 Montebove 等^[36]和 Shewry 等^[53]最早进行簇毛麦贮藏蛋白的研究。在簇毛麦的 1V、4V 和 6V 染色体上,发现有醇溶谷蛋白。簇毛麦的 1V 染色体上有多个复合基因位点:与小麦

表 1 簇毛麦某些性状基因的染色体位置
Table 1 Chromosome localization of *Dasypyrum villosum* traits

| 性状 Characteristic | 基因 Locus | 染色体 Chromosome | 文献 Reference |
|---|---------------|-------------------|-----------------|
| 种子贮藏蛋白 Seed storage proteins | | | |
| 高分子量谷蛋白 HMW-glutenins polymeric | <i>Glu-V1</i> | 1V | [36] |
| 贫硫 ω -醇溶蛋白 Sulfur-poor ω -type monomeric prolamins, 副硫 γ -醇溶蛋白 Sulfur-rich γ -type monomeric prolamins | <i>Gli-V1</i> | 1V | [53],[38] |
| 副硫低分子量醇溶蛋白 Sulfur-rich LMW polymeric prolamins | <i>Glu-V3</i> | 1V | [53] |
| α -醇溶蛋白 α -Prolamins | <i>Gli-V3</i> | 4VL | [38] |
| 副硫 α -醇溶蛋白 Sulfur-rich α -prolamins | <i>Gli-V2</i> | 6VS | [38] |
| 水溶性胚乳蛋白 Water-soluble endosperm protein | <i>Wsp-1</i> | 7V | [54] |
| 抗病虫性 Disease and pest resistance | | | |
| 白粉病 Powdery mildew (<i>Erysiphe graminis</i>) | <i>Pm21</i> | 6VS | [42],[22] |
| 眼斑病 Eyespot (<i>Pseudocercospora herpotrichoides</i>) | <i>PchDv</i> | 4VL | [46] |
| 眼斑病 Eyespot (<i>Tapesia yallundae</i>) | — | 1V,2V,3V,4V | [55] |
| 眼斑病 Eyespot (<i>Tapesia acuformis</i>) | — | 1V,2V,3V,5V | [55] |
| 条锈病 Stripe rust (<i>Puccinia striiformis</i>) | <i>Yr26</i> | 6VS | [46],[56] |
| 小麦梭条斑花叶病毒 Wheat spindle streak mosaic virus (WSSMV)(<i>Polymyxa graminis</i>) | <i>Wss1</i> | 4VS | [8] |
| 小麦瘦螨 Wheat curl mite (<i>Aceria tosichella</i>) | — | 6VS | [27],[57] |
| 抗盐性 Salt tolerance | — | 4V,6V | [58] |
| 锌高效 Increase of zinc efficiency | — | V2,V7 | [59] |
| 形态特性 Morphological characters | | | |
| 黑芒 Black awn | — | 6VS | [6] |
| 颖脊刚毛 Clustering bristles on glume ridges | <i>R-V3</i> | V7 (= 2V);2VS | [14],[60] |
| 籽粒深琥珀色 Dark amber seed color | — | 3VL | [61],[22] |
| 穗轴易碎性 Brittle rachis | — | 3VS | [61] |

表 2 利用小麦一簇毛麦染色体附加系检测到的簇毛麦同工异构酶
Table 2 *Dasypyrum villosum* co-worker isomerase detected by using addition lines

| 基因 Locus | 酶 Enzyme | 染色体 Chromosome | 文献 Reference |
|----------------|---|-------------------|-----------------|
| <i>Gpi-V1</i> | 磷酸葡萄糖异构酶 Glucose-phosphate isomerase | 1V | [36] |
| <i>Per-V1</i> | 过氧化物酶 Peroxidase | 1V | [62] |
| <i>Est-V7</i> | 脂酶 Esterase | 2V | [63] |
| <i>Pde-V3</i> | 1-磷酸二脂酶 Phosphodiesterase-1 | 3VS | [61] |
| <i>Got-V3</i> | 谷草转氨酶 Glutamate oxaloacetate transaminase | 3VL | [61],[62] |
| <i>Amp-V2</i> | 胺基肽酶 Aminopeptidase | 4V | [64] |
| <i>Adh-V1</i> | 乙醇脱氢酶 Alcohol dehydrogenase-1 | 4V | [36] |
| <i>Ndh-1</i> | 脱氢酶 NADH dehydrogenase-1 | 4V | [62] |
| <i>Lpx-2</i> | 脂氧合 Lipoxygenase | 5V | [36] |
| <i>Skdh-V1</i> | 莽草酸脱氢酶 Shikimate dehydrogenase | 5V | [65] |
| <i>Dip-V1</i> | 二肽酶 Dipeptidase | 6V | [66] |
| <i>Got-V2</i> | 谷草转氨酶 Glutamate oxaloacetate transaminase | 6VL | [36] |
| <i>Ep-V1</i> | 肽链内切酶 Endopeptidase | 7V | [67] |
| <i>Sod-V2</i> | 过氧化物歧化酶 Superoxide dismutase | 7V | [36] |
| <i>Aadh-2</i> | 芳族 NAD 乙醇脱氢酶 NAD-dependent aromatic alcohol dehydrogenase | — | [62] |
| <i>Est-V1</i> | 脂酶 Esterase | — | [36] |

的 *Glu-A1*, *Glu-B1* 和 *Glu-D1* 位点近等的簇毛麦高分子量谷蛋白基因(*Glu-V1*), 与小麦的 *Gli-1* 位点部分同源的贫硫(ω -型)和富硫(γ -型)醇溶蛋白基因(*Gli-V1*) 和 低分子量聚合醇溶蛋白基因(*Glu-V1*)^[38,53]。簇毛麦中 *Gli-V1*、*Gli-V2* 和 *Gli-V3* 三个基因位点分别位于 1VS、6VS 和 4VL 上, Shewry 等^[53]发现这 3 个位点分别编码 7、2 和 2 个 *Gli* 亚基。由于储藏蛋白与面团的流变性质直接有关, 因此, 簇毛麦在这些位点上的多态性, 为改良小麦的加工品质提供了有用的等位基因。

De Pace 等^[68]研究表明, 含有簇毛麦 1V 染色体的小麦—簇毛麦附加系、代换系和易位系的籽粒蛋白质含量和 SDS-沉淀值高于其小麦亲本的蛋白含量和 SDS-沉淀值。存在于簇毛麦 4V 和 6V 染色体上的麸朊贮藏蛋白位点 *Gli-V2* 和 *Gli-V3* 对增加蛋白质的品质有贡献, 但它们并不改进小麦的品质。相反簇毛麦 1V 染色体(存在 *Glu-V1* 和 *Gli-V1/Gli-V3* 位点)对小麦的品质具有较大的正效应。然而, 由于未创制出含有簇毛麦 1VS、1VL 的小麦材料, 簇毛麦的高分子量谷蛋白基因(*Glu-V1*)、醇溶蛋白基因(*Gli-V1*) 和 低分子量聚合醇溶蛋白基因(*Glu-V3*) 究竟位于 1V 染色体的哪条臂还不清楚。

簇毛麦的 7V 染色体上存在水溶性胚乳蛋白基因 *Wsp-1*, 它与小麦第 7 部分同源染色体长臂上的基因同源^[54]。

4.3.2 抗病抗逆性 含簇毛麦 6V 染色体的品系抗白粉病、抗小麦条锈、秆锈、叶锈病和抗小麦瘦螨。附加系 6V(6A) 和 6V(6D)、易位系 T6AL·6VS^[6]、易位系 T6DL·6VS^[7] 和代换系 6D/6V^[69] 均抗白粉病, 并且将抗白粉病基因 *Pm21* 定位于 6VS。Yildirim 等^[70] 鉴定结果表明, 含有簇毛麦 6VS 染色体臂的小麦材料抗小麦条锈病, 并将该抗病新基因命名为 *Yr26*。陈佩度等^[56] 连续 3 年的鉴定结果也证明了含有簇毛麦 6V 或 6VS 染色体臂的小麦材料对小麦条锈病具有高度抗性, 然而, Chen 等^[4] 认为抗条锈病基因 *Yr26* 与簇毛麦 6VS 染色体臂无关系。易位系 T6ASW·6V#3L 含有来之于簇毛麦的抗小麦秆锈病 Ug99 的基因 *Sr52*^[31]。小麦—簇毛麦的 6V 附加系和 6VS 易位系同时也抗小麦瘦螨^[4,27]。

4V 染色体携带抗眼斑病的基因, 此病由 *Pseudocercospora herpotrichoides*^[46,71] 和 *Tape-*

sia yallundae^[72] 两种病菌引起。抗前一病菌的显性基因 *PchDv* 位于 4VL 的末端区^[46], 抗后一种病菌的基因存在于 1V、2V 和 3V 染色体上。而抗另一种眼斑病病菌 *Tapesia acuformis* 的基因位于 1V、2V、3V 和 5V 染色体上。这表明簇毛麦抗两种 *Tapesia* 属病菌的遗传基础不同^[72]。Zhang 等^[9] 创建的小麦—簇毛麦 T4VS·4DL 易位系农艺性状好, 且抗小麦梭条斑花叶病毒(WSSMV), 因此, 证明在簇毛麦的 4VS 上含有抗小麦梭条斑花叶病毒的基因。

Zhong 和 Dvora'k^[58] 发现 4V 和 6V 这两条染色体上带有与耐盐性显著正相关的基因位点。V7(=2V) 染色体和 V2(=6V) 染色体一起携带可增强锌效率的基因^[59]。

4.3.3 形态特性 Chen 等^[7] 将簇毛麦的黑芒定位于 6VS 上。Liu 等^[12] 发现在 2V(=V7) 染色体上存在控制颖片背脊丛生刚毛的基因, 徐川梅^[60] 后来又进一步将该性状定位于 2VS 上。籽粒暗琥珀色基因 *R-V3* 位于 3V 染色体长臂和易碎穗轴显性基因定位于 3V 的短臂上^[61]。这些性状可用作鉴定簇毛麦染色体/臂的标记性状。

4.3.4 同工酶位点 生化标记被用于小麦育种和簇毛麦群体部分同源关系以及遗传多样性研究。利用小麦—簇毛麦染色体附加系, 检测到几个同工异构酶(表 2)。Qualset 等^[73] 对 13 个同工酶研究发现 14 个位点分布于簇毛麦所有染色体上, 并鉴定了多数位点的等位基因形态。根据 De Pace 簇毛麦自身的同工酶 *Got-2* (2 个等位基因) 和 *Est-1* (4 个等位基因) 存在多态性^[74], 而这些同工酶位点是否和有利于性状连锁有待进行鉴定。

5 小结

综上所述, 簇毛麦属于小麦近缘野生种, 可为小麦改良提供丰富的有益基因资源。通过创建小麦—簇毛麦易位系, 在将簇毛麦的优良抗病性基因转移给小麦的研究与应用方面已取得了显著成效。尤其是位于 6VS 上的抗白粉病基因 *Pm21*, 具有抗谱广、抗性强的特点, 该基因在小麦抗白粉病育种中已得到广泛利用, 并取得了显著成效。簇毛麦及其衍生系对来自美国、德国和中国的 84 个小麦白粉病菌菌系表现出高度的免疫和高抗, 比供试的 18 个已知基因的小麦品种抗性强, 抗谱广; 抗性基因在陕 7859、冀麦 30、81086A、D311、墨 75、宛 7107 等小麦品种

的遗传背景下均能很好地表达,呈显性遗传^[69]。此外,位于 4VS 上的抗小麦梭条斑花叶病毒基因 *Wss1*、位于 4VL 上的抗眼斑病基因 *PchDv* 和位于 6VL 上的抗小麦秆锈病 Ug99 的基因 *Sr52* 已经被成功地转移到小麦遗传背景中,成为小麦育种中的重要抗源。而对于抗条锈病基因 *Yr26* 是否与 6VS 有关还有争议,因此对簇毛麦的抗条锈病基因的染色体定位有待进一步确证。

而对簇毛麦高、低分子量谷蛋白亚基基因(*Glu-V1*、*Glu-V3*)、醇溶蛋白基因(*Gli-V1*)、抗旱耐盐和锌高效等有益性状的研究尚不够深入,相关性状的基因或染色体片断在小麦中的遗传机理和表达效应还不清楚,因此创制新的小麦一簇毛麦易位系,对进一步充分挖掘和利用簇毛麦的宝贵基因资源十分重要。譬如,利用分子标记和 C-分带和基因组原位杂交(GISH)等细胞学技术创制、筛选和鉴定 2 个新的小麦一簇毛麦整臂互补易位系 T1VS·1DL 和 1DS·T1VL,这将对利用簇毛麦的 1V 染色体上高分子量谷蛋白亚基基因(*Glu-V1*)、醇溶蛋白基因(*Gli-V1*)和低分子量聚合醇溶蛋白基因(*Glu-V3*)进行小麦品质改良具有重要意义。

总之,对簇毛麦许多潜在的有益性状和基因资源的开发利用前景仍然十分广阔。

参考文献

- [1] 刘旭,黎裕,曹永生,等. 中国禾谷类作物种质资源地理分布及其富集中心研究[J]. 植物遗传资源学报, 2009, 10(1):1-8.
- [2] Sears E R. Addition of the genome of *Haynaldia villosa* to *Triticum aestivum* [J]. American Journal of Botany, 1953, 40:168-174.
- [3] Hyde B B. Addition of individual *Haynaldia villosa* chromosomes to hexaploid wheat[J]. American Journal of Botany, 1953, 40:174-182.
- [4] Chen Q, Conner R L, Li H, et al. Expression of resistance to stripe rust, powdery mildew and the wheat curl mite in *Triticum aestivum* · *Haynaldia villosa* lines [J]. Canadian Journal of Plant Science, 2002, 82(2): 451-456.
- [5] 陈静,邓光兵,余懋群,等. 小麦一簇毛麦端体附加系中 6VS 的细胞遗传学行为及其抗性遗传研究[J]. 四川农业大学学报, 2001, 19(1):1-5.
- [6] Blanco A, Simeone R, Resta P. The addition of *Dasyphyrum villosum* (L.) Candargy chromosomes to durum wheat (*Triticum durum* Desf.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1987, 74:328-333.
- [7] Chen P D, Qi L L, Zhou B, et al. Development and molecular cytogenetic analysis of wheat-*Haynaldia villosa* 6VS/6AL translocation lines specifying resistance to powdery mildew [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1995, 91:1125-1128.
- [8] Li H, Chen X, Xin Z Y, et al. Development and identification of wheat-*Haynaldia villosa* T6DL·6VS chromosome translocation lines conferring resistance to powdery mildew [J]. Plant Breeding, 2005, 124: 203-205.
- [9] Zhang Q, Li Q, Wang X, et al. Development and characterization of a *Triticum aestivum*-*Haynaldia villosa* translocation line T4VS·4DL conferring resistance to wheat spindle streak mosaic virus [J]. Euphytica, 2005, 145:317-320.
- [10] Gradzielewska A. The genus *Dasyphyrum*-part 1. The taxonomy and relationships within *Dasyphyrum* and with Triticeae species [J]. Euphytica, 2006, 152: 429-440.
- [11] 孔凡晶,陈孝. 簇毛麦基因组及其在小麦改良中的应用研究进展[J]. 麦类作物学报 2001, 21(2):85-87.
- [12] Liu D J, Chen P D, Raupp W J. Determination of homoeologous groups of *Haynaldia villosa* chromosomes [A]. In: Proceedings of the 8th International Wheat Genetic Symposium [C]. Beijing, China: Chinese Agricultural Sciencetech Press, 1995:181-185.
- [13] Friebe B, Cermeno M C, Zeller F J. C-banding polymorphism and the analysis of nucleolar activity in *Dasyphyrum villosum* (L.) candargy, its added chromosomes to hexaploid wheat and the amphiploid *Triticum dicoccum*-*D. villosum* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1987, 73:337-342.
- [14] Liu D J, Chen P D, Pei G Z, et al. Transfer of *Haynaldia villosa* chromosomes into *Triticum aestivum* [A]. In: Miller T E, Koebner R M D. Proceedings of the 7th International Wheat Genetic Symposium [C]. Cambridge, England: the 7th International Wheat Genetic Symposium, 1988, 1:355-361.
- [15] 张自立,董广元. 簇毛麦的染色体组型和带型[J]. 遗传, 1984, 6(1):19-20.
- [16] 傅体华,任正隆. 簇毛麦染色体的形态学及 Giemsa-C带的多态性研究 I. 簇毛麦染色体的核型及 C-带核型[J]. 四川农业大学学报, 2001, 19(4):400-403.
- [17] 董凤高,陈佩度,刘大钧. 簇毛麦染色体的改良 C-分

- 带[J]. 遗传学报, 1991, 18(6): 525-528.
- [18] 陈佩度, 刘大钧. 普通小麦与簇毛麦杂种后代的细胞遗传学研究[J]. 南京农学院学报, 1982(4): 1-16.
- [19] Blanco A. Chromosome pairing variation in *Triticum turgidum*(L.) \times *Dasypyrum villosum* (L.)Candargy hybrids and genome affinities[A]. In: Proceedings of the 7th. International Wheat Genetic Symposium[C]. Cambridge, UK: the 7th International Wheat Genetic Symposium, 1988: 63-67.
- [20] Halloran G M. Hybridization of *Haynaldia villosa* with *Triticum aestivum* [J]. Australian Journal of Botany, 1966, 14: 355-359.
- [21] Bothmer von R, Claesson L. Production and meiotic pairing of intergeneric hybrids of *Triticum* \times *Dasypyrum* species[J]. Euphytica, 1990, 51: 109-117.
- [22] Minelli S, Ceccarelli M, Mariani M, et al. Cytogenetics of *Triticum-Dasypyrum* hybrids and derived lines [J]. Cytogenetic and Genome Research, 2005, 109: 385-392.
- [23] Gradzielewska A. The genus *Dasypyrum*-part 2. *Dasypyrum villosum*——a wild species used in wheat improvement[J]. Euphytica, 2006, 152: 441-454.
- [24] Sears E R. Genetic control of chromosome pairing in wheat [J]. Annual Review of Genetics, 1976, 10: 31-51.
- [25] Qi L L, Chen P D, Liu D J, et al. Development of translocation lines of *Triticum aestivum* with powdery mildew resistance introduced from *Haynaldia villosa* [A]. In: Proceedings of the 8th International Wheat Genetic Symposium[C]. Beijing, China: Chinese Agricultural Sciencetech Press, 1995: 333-337.
- [26] 马渐新, 周荣华, 贾继增. 用基因组原位杂交与 RFLP 标记鉴定小麦、簇毛麦抗白粉病代换系[J]. 遗传学报, 1997, 24: 447-452.
- [27] Chen Q, Conner R L, Laroche A. Molecular characterization of *Haynaldia villosa* chromatin in wheat lines carrying resistance to wheat curl mite colonization [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1996, 93: 679-684.
- [28] 赵万春. 普通小麦一簇毛麦整臂互补易位系 T1DS \cdot 1VL 和 T1DL \cdot 1VS 的创制、鉴定和性状评估[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010.
- [29] Zhao W C, Qi L L, Gao X, et al. Development and characterization of two new *Triticum aestivum-Dasypyrum villosum* Robertsonian translocation lines T1DS \cdot 1V#3L and T1DL \cdot 1V#3S and their effect on grain quality[J]. Euphytica, 2010, 175: 343-350.
- [30] Liu C, Qi L L, Liu W X, et al. Development of a set of compensating *Triticum aestivum-Dasypyrum villosum* Robertsonian translocation lines [J]. Genome, 2011, 54: 836-844.
- [31] Qi L L, Pumphrey M O, Bernd Friebe, et al. A novel Robertsonian translocation event leads to transfer of a stem rust resistance gene (*Sr52*) effective against race Ug99 from *Dasypyrum villosum* into bread wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 123: 159-167.
- [32] Gill B S. Standard karyotype and nomenclature system for description of chromosome bands and structural aberrations in wheat[J]. Genome, 1991, 34: 830-839.
- [33] Gill B S. Giemsa C-banding technique for cereal chromosome[J]. Cereal Research Communication, 1974, 2: 87-94.
- [34] Jiang J, Gill B S. Sequential chromosome banding and *in situ* hybridization analysis[J]. Genome, 1993, 36: 792-795.
- [35] Friebe B, Heun M. C-banding pattern and powdery mildew resistance of *Triticum ovatum* and four *T. aestivum-T. ovatum* chromosome addition lines [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1989, 78 (3): 417-424.
- [36] Montebove L, De Pace C, Jan C C, et al. Chromosomal location of isozyme and seed storage protein genes in *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1987, 73: 836-845.
- [37] Liu C J, Gale M D. The chromosomal location of genes encoding NADH dehydrogenase isozymes in hexaploid wheat and related species[J]. Genome, 1991, 34(1): 44-51.
- [38] Blanco A, Resta P, Simeone R, et al. Chromosomal location of seed storage protein genes in the genome of *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1991, 82: 358-362.
- [39] De Pace C, Delre V, Scarascia Mugnozza G T, et al. Molecular and chromosomal characterization of repeated and single-copy DNA sequences in the genome of *Dasypyrum villosum*[J]. Hereditas, 1992, 116: 55-65.
- [40] Frediani M, Colonna N, Cremonini R, et al. Redundancy modulation of nuclear DNA sequences in *Dasypyrum villosum* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1994, 88: 167-174.
- [41] Li W, Liu D, Chen P, et al. Cloning of repeated sequences of *Haynaldia villosa* DNA for detection of its chromatin

- in wheat [A]. In: Proceedings of the 8th International Wheat Genetic Symposium [C]. Beijing, China; Chinese Agricultural Sciencetech Press, 1995; 817-822.
- [42] Qi L L, Cao M, Chen P D, *et al.* Identification, mapping, and application of polymorphic DNA associated with resistance gene *Pm21* of wheat [J]. *Genome*, 1996, 39: 191-197.
- [43] 王振英, 赵红梅, 洪敬欣, 等. 簇毛麦 6VS 上 4 个新分子标记的鉴定及与抗白粉病基因 *Pm21* 的连锁分析 [J]. *作物学报*, 2007, 33(4): 605-611.
- [44] 刘守斌, 唐朝晖, 尤明山, 等. 簇毛麦染色体组特异性 RAPD 标记的筛选、定位和应用 [J]. *遗传学报*, 2002, 29(5): 453-457.
- [45] Qi L L, Wang S L, Chen P D, *et al.* Identification and physical mapping of three *Haynaldia villosa* chromosome-6V deletion lines [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 97: 1042-1046.
- [46] Yildirim A, Jones S S, Murray T D. Mapping a gene conferring resistance to *Pseudocercospora herpotrichoides* on chromosome 4V of *Dasyphyrum villosum* in a wheat background [J]. *Genome*, 1998, 41: 1-6.
- [47] Qi L L, Chen P D, Liu D J, *et al.* Homoeologous relationships of *Haynaldia villosa* chromosomes with those of *Triticum aestivum* as revealed by RFLP analysis [J]. *Genes and Genetic System*, 1999, 74: 77-82.
- [48] Zhang W, Gao A L, Zhou B, *et al.* Screening and applying wheat microsatellite markers to trace individual *Haynaldia villosa* chromosomes [J]. *Acta Genetica Sinica*, 2006, 33(3): 236-243.
- [49] Cao A Z, Wang X E, Chen Y P, *et al.* A sequence-specific PCR marker linked with *Pm21* distinguishes chromosomes 6AS, 6BS, 6DS of *Triticum aestivum* and 6VS of *Haynaldia villosa* [J]. *Plant Breeding*, 2006, 125(3): 201-205.
- [50] 王春梅, 别同德, 陈全战, 等. 簇毛麦 6V 染色体短臂特异分子标记的开发和应用 [J]. *作物学报*, 2007, 33(10): 1595-1600.
- [51] Friebe B. Characterization of rust-resistance wheat-*Agropyron intermedium* derivatives by C-banding, *in situ* hybridization and isozyme analysis [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1992, 83: 775-782.
- [52] 陈佩度, 周波, 齐莉莉, 等. 用分子原位杂交 (GISH) 鉴定小麦-簇毛麦双倍体、附加系、代换系和易位系 [J]. *遗传学报*, 1995, 22(5): 380-386.
- [53] Shewry P R, Parmar S, Pappin D J C. Characterization and genetic control of the prolamins of *Haynaldia villosa*; Relationship to cultivated species of the Triticeae (rye, wheat and barley) [J]. *Biochemical Genetics*, 1987, 25: 309-325.
- [54] Liu C J, Chao S, Gale M D. Wsp-1, a set of genes controlling water-soluble proteins in wheat and related species [J]. *Genetics Research*, 1989, 54(3): 173-181.
- [55] Uslu E, Miller T E, Rezanoor N H, *et al.* Resistance of *Dasyphyrum villosum* to the cereal eyespot pathogens, *Tapesia yallundae* and *Tapesia acuformis* [J]. *Euphytica*, 1998, 103: 203-209.
- [56] 陈佩度, 刘大钧, 齐莉莉, 等. 一个小麦条锈病新抗源及其抗谱初步测定 [J]. *植物病理学报*, 2001, 31(1): 31-36.
- [57] Li H J, Conner R L, Chen Q J, *et al.* Different reactions to the wheat curl mite and wheat streak mosaic virus in various wheat-*Haynaldia villosa* 6V and 6VS lines [J]. *Plant Disease*, 2002, 86(4): 423-428.
- [58] Zhong G Y, Dvora'k J. Evidence for common genetic mechanisms controlling the tolerance of sudden salt stress in the tribe Triticeae [J]. *Plant Breeding*, 1995, 114(4): 297-302.
- [59] Schlegel R, Cakmak I, Torun B, *et al.* Screening for zinc efficiency among wheat relatives and their utilization for alien gene transfer [J]. *Euphytica*, 1998, 100: 281-286.
- [60] 徐川梅. 普通小麦-簇毛麦 2V 染色体端体异附加系和易位系的选育与鉴定及分子原位杂交技术的应用 [D]. 南京: 南京农业大学, 2007.
- [61] Urbano M, Resta P, Benedetelli S, *et al.* A *Dasyphyrum villosum* (L.) Candargy chromosome related to homoeologous group 3 pf wheat [A]. In: Miller T E, Koebner R M D. Proceedings of the 7th International Wheat Genetic Symposium [C]. Cambridge, UK; the 7th International Wheat Genetic Symposium, 1988, 1: 355-361.
- [62] De Pace C, Benedetelli S, Qualset C O, *et al.* Biochemical markers in *Triticum* • *Dasyphyrum amphiploids* and derived disomic addition lines [A]. In: Miller T E, Koebner R M D. Proceedings of the 7th International Wheat Genetic Symposium [C]. Cambridge, England, 1988: 503-509.
- [63] Liu C J, Gale M D. Est-7, a set of genes controlling green tissue esterases in wheat and related species [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1990, 79(6): 781-784.
- [64] Koebner R M D, Martin P K. Chromosomal control of the aminopeptidases of wheat and its close relatives [J]. *The-*

- oretical and Applied Genetics,1989,78:657-664.
- [65] Benedettelli S,Hart G E. Genetic analysis of Triticeae Shikimate dehydrogenase [J]. Biochemical Genetics, 1988,26:287-301.
- [66] Koebner R M D. Genetic control of dipeptidase in the Triticeae [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1987,74:387-390.
- [67] Koebner R M D,Miller T E,Snape J W, *et al.* Wheat endopeptidase:Genetic control, polymorphism, intrachromosomal gene location, and alien variation[J]. Genome,1988,30:186-192.
- [68] De Pace C,Snidaro D,Ciaffi M, *et al.* Introgression of *Dasypyrum villosum* chromatin into common wheat improves grain protein quality[J]. Euphytica, 2001, 117:67-75.
- [69] 陈孝,施爱农,尚立明. 簇毛麦对不同白粉病菌系的抗性反应及其在小麦背景下的表达[J]. 植物病理学报, 1997,27(1):17-22.
- [70] Yildirim A, Jones S S, Murray T D, *et al.* Evaluation of *Dasypyrum villosum* populations for resistance to cereal eyespot and stripe rust pathogens [J]. Plant Disease,2000,84(1):40-44.
- [71] Murray T D,De la Pena R C, Yildirim A, *et al.* A new source of resistance to *Pseudocercospora herpotrichoides* cause of eyespot disease of wheat located on chromosome 4V of *Dasypyrum villosum* [J]. Plant Breeding,1994,113(4):281-286.
- [72] Mohammad P, Hossain M A, Khan F, *et al.* Leaf blight disease tolerance/resistance in diploid relatives of wheat [J]. Sarhad Journal of Agriculture,1999,15(4):311-316.
- [73] Qualset C O, Zhong G Y, De Pace C, *et al.* Population biology and evaluation of genetic resources of *Dasypyrum villosum* [A]. In: Damania A B. Biodiversity and Wheat Improvement[M]. Wiley, Chichester, UK, 1993:227-233.
- [74] De Pace C. Genetic variability in natural populations of *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy[D]. Davis, USA: University of California-Davis,1987.

Advance in *Dasypyrum villosum* —— a valuable wild species used in wheat improvement

ZHAO Wan-chun, DONG Jian, CHEN Qi-jiao, LI Xiao-yan,
GAO Xiang, SHI Yin-gang, CHEN Liang-guo

(College of Agronomy, Northwest A & F University, Yangling 712100, China)

Abstract: It is one of the most important and effective ways for wheat improvement to transfer the useful gene of the relative genus of *Triticum* into wheat. *Dasypyrum villosum* is a valuable wild species commonly used in wheat improvement. The article is an attempt to summarize available information about karyotype and chromosome banding pattern in *D. villosum*, the relationships between *D. villosum* and *T. aestivum*, hybridization of *D. villosum* and *T. aestivum*, and potentially useful traits of *D. villosum* used in wheat improvement. *D. villosum* possesses many important agronomic traits, such as resistance to many main wheat diseases, winter hardiness, vigorous tillering ability, multi-spikelets, high grain protein content and salt and drought tolerance. Therefore, it is a valuable wild gene resource for wheat improvement. Until now, a great achievement has been made in transferring beneficial genes of *D. villosum* into wheat through developing addition line, substitution line and translocation line of *D. villosum* to wheat. The investigations using molecular RAPD, AFLP, SSR, RFLP, STS markers and GISH (genome in situ hybridization) on *D. villosum* itself and hybridization with *Triticum* are summarized. Chromosomal localization of the potentially useful traits and chromosomal position of some morphological and isozyme markers of *D. villosum* are shown. This information will be benefit for farther exploitation and utilization of *D. villosum* in wheat improvement.

Key words: markers; storage protein; gene resource; resistance to disease and pest