

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2020.01022

综述

小麦族的基因组显性及其育种学意义

刘登才* 张连全 郝明 黄林 甯顺腺 袁中伟 姜博
颜泽洪 伍碧华 郑有良

四川农业大学小麦研究所, 四川成都 611130

摘要: 小麦族包含大量由不同基因组组成的异源多倍体物种。同一个异源多倍体物种的不同基因组可能对表型性状产生非对称性贡献, 例如小麦属多倍体物种的形态分类特性, 更像其 A 基因组供体物种, 这种现象称为 A 基因组显性。由于基因组显性, 小麦族形成了以 A、D、U、St 为轴心(显性)基因组的异源多倍体物种簇。异源多倍体物种的基因组显性可能与其进化适应优势的形成有关。在育种方面, 基因组显性影响多倍体新作物开发及小麦-外源染色体易位设计。

关键词: 基因组非对称; 异源多倍体; 轴心基因组

Genome dominance and the breeding significance in Triticeae

LIU Deng-Cai*, ZHANG Lian-Quan, HAO Ming, HUANG Lin, NING Shun-Zong, YUAN Zhong-Wei, JIANG Bo, YAN Ze-Hong, WU Bi-Hua, and ZHENG You-Liang

Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, Sichuan, China

Abstract: Triticeae tribe houses a number of allopolyploid species that harbor combinations of various genomes. The different genomes of an allopolyploid may have asymmetric contributions to morphological traits. For instance, the taxon traits of allopolyploids within genus *Triticum* is highly like those from the donor species of A-genome, termed this phenomenon as A-genome dominance. Because of genome dominance, the allopolyploids of Triticeae are grouped into different species clusters with A, D, U, or St as the pivotal (dominant) genome. Genome dominance may confer the advantages in evolution and adaptation. In breeding, it is an important factor to influence the development of novel allopolyploid crops and the design of wheat-alien chromosome translocations.

Keywords: allopolyploid; genome asymmetry; pivotal genome

小麦族(Triticeae)是禾本科早熟禾亚科的一个大族。基因组组成多样是小麦族植物的重要特征。小麦、大麦、黑麦、小黑麦等小麦族作物属于一年生。小麦族多数属种属于多年生, 多年生物种具有重要的生态经济价值, 是高寒草原、草甸、荒漠等植被区的重要组成部分, 也是重要牧草资源。近年来, 多年生物种中间偃麦草[*Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D. R. Dewey]已被驯化为具有生态和经济价值、小范围种植的多年生新作物, 商品名为

Kernza^[1]。小麦族基因组源于不同的二倍体属, 例如 A (*Triticum*)、B/C/D/G/M/N/S/U (*Aegilops*)、E/J (*Lophopyrum*)、F (*Eremopyrum*)、H/I (*Hordeum*)、K (*Crithopsis*)、L (*Festucopsis*)、Ns (*Psathyrostachys*)、O (*Henrardia*)、P (*Agropyron*)、Q (*Heterantherium*)、R (*Secale*)、St (*Pseudoroegneria*)、T (*Amblyopyrum*)、Ta (*Taeniatherum*)、V (*Pseudosecale*)、W (*Australopyrum*)、Xp (*Peridictyon*)等^[2-5]。小麦族的大多数物种是异源多倍体, 表明小麦族异源多倍体物种具有进

本研究由国家自然科学基金项目(91935303, 31671689, 31671682)和四川省育种公关和产业技术体系项目资助。

This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (91935303, 31671689, 31671682), the Sichuan Province Science & Technology Department Crops Breeding Project, and the Sichuan Province Agriculture and Affairs Department Innovative Research Team.

* 通信作者(Corresponding author): 刘登才, E-mail: dcliu7@sicau.edu.cn, Tel: 028-86290004

Received (收稿日期): 2020-03-18; Accepted (接受日期): 2020-07-02; Published online (网络出版日期): 2020-07-06.

URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20200706.1053.002.html>

化适应优势。

普通小麦(*T. aestivum* L., AABBDD)是世界三大粮食作物之一。普通小麦的起源涉及 3 个二倍体物种。其中, A 基因组供体来自乌拉图小麦(*T. urartu*, A^uA^u)^[6], D 基因组供体来自节节麦(*Aegilops tauschii*, DD)^[7]。但是, B 基因组供体物种来源还有争论, 通常认为来自拟斯卑尔塔山羊草(*Ae. speltoides*, S^sS^s)或与之紧密相关的物种^[8-9]。普通小麦的起源经历了 2 次异源多倍化过程。第 1 次, 形成具有 AABB 基因组的野生四倍体小麦(*T. turgidum* ssp. *dicoccoides*)。第 2 次, 以栽培型四倍体小麦与节节麦杂交, 形成异源六倍体小麦^[7,10]。普通小麦的起源进化过程存在多倍化和驯化瓶颈^[11]。通常认为, 现有普通小麦由少数的原始六倍体个体进化而来, 原始普通小麦的遗传多样性低。同时, 普通小麦的起源历史不长, 大约发生在 1 万年前^[12], 自然变异的累积时间不长。尽管如此, 目前普通小麦的适应性广、分布范围广。因此, 探讨普通小麦进化成功的原因及其育种学价值是一个重要课题。

1 基因组显性现象

孟德尔提出了显性概念, 建立了表现型与基因型的联系。当 2 个具有相对性状的纯合亲本进行杂交, 杂合体中表现出来的性状叫显性性状, 未表现出来的性状叫隐性性状。对应显性性状的基因为显性基因, 对应隐性性状的为隐性基因。有的异源多倍体物种或种间杂种后代, 形态上更像其中的一个供体物种, 而与另一个供体物种存在明显不同。例如, 在株型、穗型等方面, 普通小麦与它的 AB 基因组供体物种(四倍体小麦)相像, 而与它的 D 基因组供体物种(节节麦)差异很大(图 1)。仅根据形态学, 有时很难将普通小麦与栽培型的四倍体小麦区分开。异源多倍体的不同基因组对表型性状的非对称性影响现象^[13], 被称为基因组显性^[14]。

几百年前的形态学比较研究, 暗示了小麦属的 A 基因组显性现象。早期的研究聚焦于小麦属和山羊草属。瑞典博物学家林奈以 *Triticum aestivum* L. 为指定模式种建立了小麦属(*Triticum* L.), 以 *Aegilops ovata* L. 为指定模式种建立了山羊草属(*Aegilops* L.)。在 1753 年, 林奈出版的《植物志》中, 他将二倍体小麦、四倍体小麦、普通小麦放在小麦属, 而其他物种放在山羊草属。后来的细胞学研究发现, 这些小麦属物种均具有 A 基因组, 而其



图 1 四倍体小麦、节节麦和普通小麦
Fig. 1 *Triticum turgidum*, *Aegilops tauschii*, and common wheat

普通小麦的株型穗型与它的 AB 基因组供体物种四倍体小麦相像, 而与它的 D 基因组供体物种节节麦差异很大。

The plant and spike morphologies of common wheat are like those from *T. turgidum*, distinct from *Ae. tauschii*.

他物种不具有 A 基因组。尽管以后的分类学家对小麦-山羊草复合群的物种归属有多样化的处理方式, 但是通常的意见仍然是将具有 A 基因组的所有物种放在小麦属, 而其他物种放在山羊草属^[15]。传统分类主要依靠形态学差异, 这样的分类处理表明, 具有 A 基因组的物种具有类似的形态分类特征, 即 A 基因组显性。

基因组组成和表型的比较研究发现, 基因组显性是山羊草属物种的进化特征。具有 CD、DN、DM、DDM、DMS、DMU 等基因组组成的山羊草物种(图 2), 它们具有共同的 D 基因组, 它们的穗型等形态特征更类似于二倍体物种节节麦(D), 而与其他二倍体供体物种差异很大。类似地, 具有 MU、SU、UC/CU、UM、UMN 等不同基因组组成的山羊草物种, 它们的形态特征更类似于 U 基因组的供体物种小伞山羊草(*Ae. umbellulata*)。根据基因组和形态分类特征的关系, 一些学者将小麦-山羊草复合群分为 A、D 和 U 种簇(图 2), 并提出了“轴心-分化基因组进化”(pivotal-differential genome evolution)假说^[16-18]。在形态学方面, 异源多倍体物种的穗型、种子形态等特征更像它们的轴心基因组供体物种, 即轴心基因组表现显性。该假说认为, 异源多倍体物种分享一个比较保守的轴心基因组(A、D、U 中的一个)和分化较大的其他 1~2 基因组。在染色体或基因组水平上的研究结果, 发现了异源多倍体物种不同基因组进化不一致的现象^[19-27]。但是, 从新合成多倍体

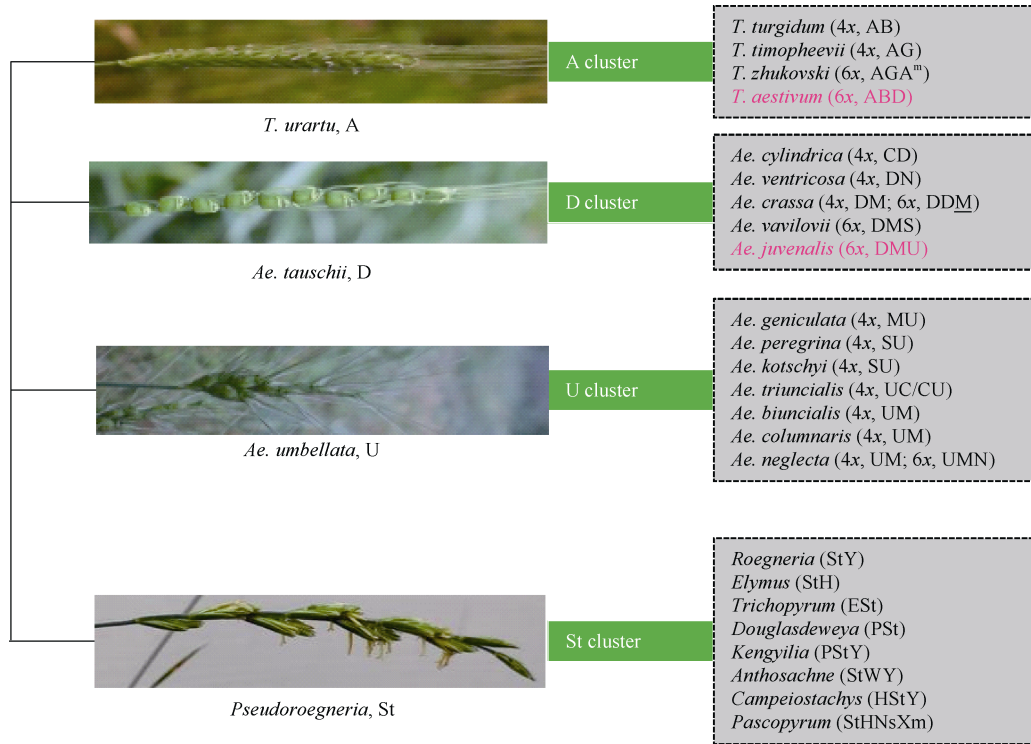


图 2 以 A、D、U、St 基因组形成的异源多倍体物种簇
Fig. 2 Allopolyploid species clusters with A, D, U, or St as the pivotal genome

来看, 基因组对表型非对称贡献现象从合成新多倍体就表现出来了, 例如在新合成的具有 AABB^U基因组的六倍体^[28], 其穗型更像四倍体小麦亲本, 而与山羊草亲本小伞山羊草(*Ae. umbellulata*)差异大(图 3)。因此, 亲本物种的基因组显性对表型的非对称贡献现象有重要作用。

小麦族多年生属种也存在基因组显性现象。在小麦族, St 基因组参与了拟鹅观草属、鹅观草属、披碱草属、毛麦属、杜威草属、仲彬草属、花鳞草属、曲穗草属、牧场麦属等属的起源进化(图 2), 涉及大量多年生物种^[29-32]。传统的分类学与系统学主要以形态特征的鉴定为主, 含 St 基因组的物种处理, 一直比较混乱。其中, 一个主要原因是 St 基因组的显性作用。颜济和杨俊良^[31]在《小麦族生物系统学》第四卷的序言部分认为, “由于 St 染色体组具有一系列的强显性基因, 因此, 使含 St 染色体组的不同的异源多倍体组合的属, 如披碱草属(HSt)、鹅观草属(StY)、弯穗草属(HStY)的形态性状趋同, 因此单纯从外表形态不可能认识其隐伏的差异, 只有进一步进行遗传学的检测才能看到它们在亲缘系统上的真正区别。找出区别以后, 再在众多的性状中筛选出区别于核基因组的特有关键性状(表型), 也就是反

映染色体组特有的形态显性性状。用这些关键性状我们就可以比较准确地根据形态性状来区别一个分类群的归属。我们还要进一步指出, 由于显性性状的掩盖, 有那么一些在系统演化上完全不同的种, 用形态学来鉴定是无法区分的”。因此, 基因组显性现象也是长期困扰一些小麦族多年生属种分类的一个难题。

2 基因组显性的生物学意义及遗传基础

异源多倍体物种广泛存在, 表明异源多倍体具有进化适应优势。基因组显性可能是异源多倍体物种产生优势的原因之一。一个物种的基因组优先对一类性状表现显性, 而另一物种的基因组优先对另一些性状表现显性, 组合在一起可产生集合优势, 导致异源多倍体比亲本物种更有优势。以小麦为例, 普通小麦保持了四倍体小麦的高产潜力^[33]。D 基因组的加入, 使得普通小麦对春花和光周期要求的适应范围更广, 提高了对盐、低 pH、铝、冻害的耐性, 增加了对一些病虫害的抗性, 并且可加工的食品类型更为丰富多样^[33-34]。因此, 普通小麦既高产、又广适优质。另一个例子, 来自世界上第一个人造新作物小黑麦。原始的四倍体(AARR)、六倍体

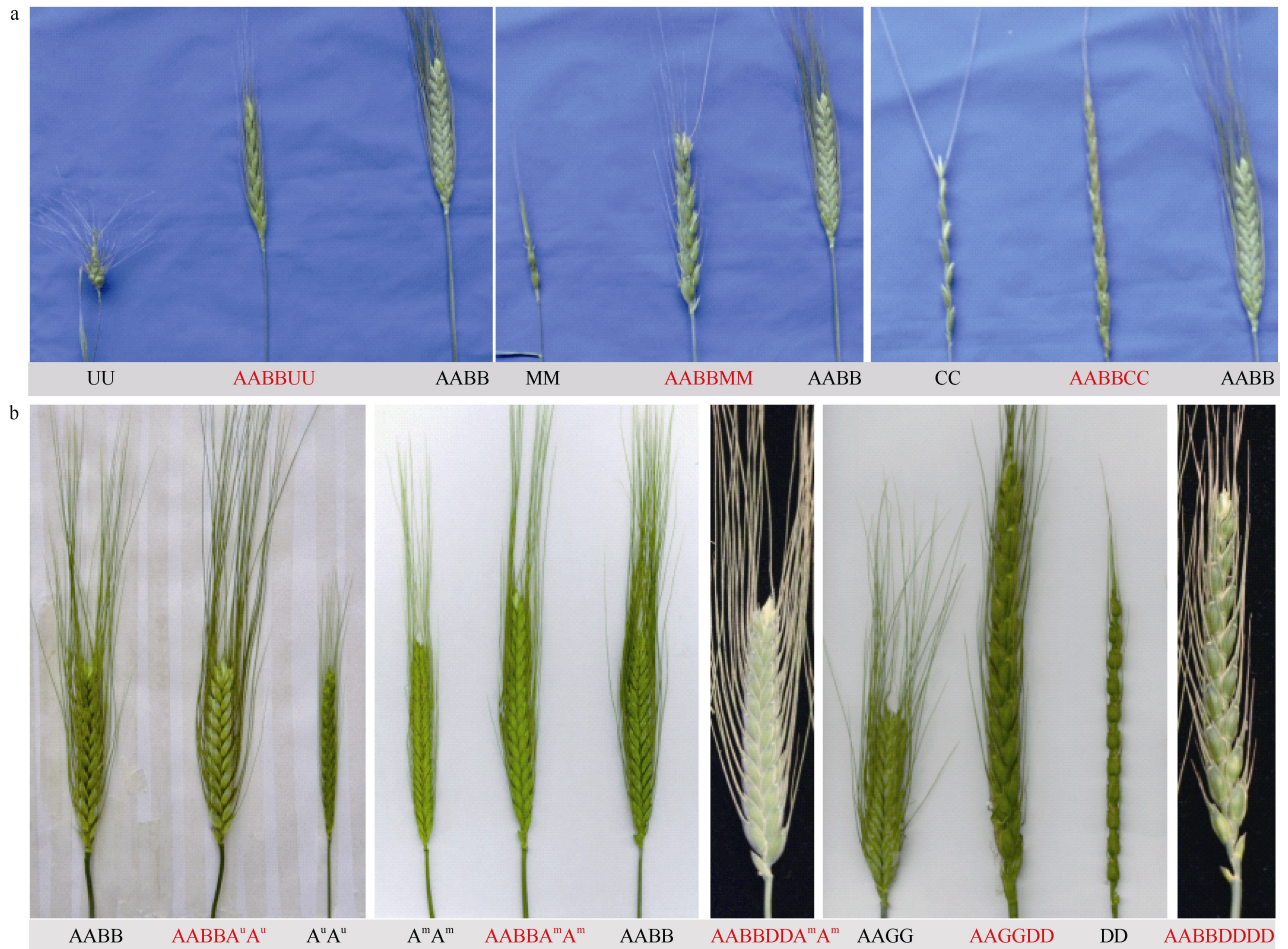


图 3 人工合成新多倍体及其亲本物种的穗型

Fig. 3 Spikes of nascent allopolyploids and the parent species

a: 新合成的六倍体(AABBUU、AABMM、AABCC)及其亲本四倍体小麦(AABB)、小伞山羊草(*Ae. umbellulata*, UU)、顶芒山羊草(*Ae. comosa*, MM)、尾状山羊草(*Ae. caudata*, CC)。b: 新合成的六倍体(AABBA^uA^u、AABBA^mA^m、AAGGDD)、八倍体(AABBDDA^mA^m、AABBDDDD)及其二倍体乌拉尔图小麦(A^uA^u)、栽培一粒小麦(A^mA^m)、节节麦(DD)、四倍体小麦(AABB)、提莫菲维小麦(AAGG)。
a: Nascent hexaploids (AABBUU, AABMM, AABCC) and *T. trigidum* (AABB), *Ae. umbellulata* (UU), *Ae. comosa* (MM), *Ae. caudata* (CC)。b: Nascent hexaploids (AABBA^uA^u, AABBA^mA^m, AAGGDD), octaploids (AABBDDA^mA^m, AABBDDDD) and *T. urartu* (A^uA^u), *T. monococcum* (A^mA^m), *Ae. tauschii* (DD), *T. trigidum* (AABB), and *T. timopheevii* (AAGG)。

(AABRR)、八倍体小黑麦(AABDDRR)分别用二倍体、四倍体、六倍体小麦与黑麦(RR)杂交创制。小黑麦将小麦的高产潜力和黑麦的生长优势、不良环境的适应能力聚集在一起。在贫瘠土壤和气候环境不利于小麦生长的地方,小黑麦表现较高的产量潜力^[35-37]。小黑麦的生物产量和籽粒产量高,除了用作食品加工和饲草应用,也用作能源作物^[38-40]。

在遗传上,四倍体小麦的A基因组优先控制形态发育,而B基因组有更多的基因控制适应性状^[13,17]。在普通小麦定位发掘的株型、穗型等产量相关QTL中,来自A基因组的位点更多^[41]。最近的系统分析表明,发掘出的控制普通小麦产量三要素(穗数、穗粒数、千粒重)的QTL位点优先分布在A基因组^[42]。

在利用四倍体小麦与节节麦杂交人工创制的新六倍体小麦,也有类似的现象,定位的多数产量相关位点来自A基因组^[43],但是适应性状在B和D基因组更多^[44]。在转录组水平,四倍体亲本基因组的表达显性基因主要贡献于人工合成新小麦的发育,二倍体亲本基因组表达显性基因主要贡献于新小麦的适应性^[45-46]。近年来,对其他物种进行的研究表明,基因组表达显性是异源多倍体物种比较普遍的遗传特征^[47-48]。不同的假说用来解释基因组表达显性现象。其中,转座子的非对称分布是一个比较流行的假说,即不同基因组的转座子分布数量和位置存在明显差异,从而影响了转座子附近的基因表达^[49-50]。

在小麦族物种,轴心(显性)基因组参与形成了

大量异源多倍体物种。但是, 基因组显性与基因组的组成有关。例如, 小麦-山羊草复合群 A、D 和 U 基因组是小麦属和山羊草属物种的 3 个轴心(显性)基因组(图 2)。普通小麦具有其中的 2 个(A、D)。但是, 普通小麦形态学上更像具有 A 基因组的二倍体物种, 因此放在 A 簇。类似地, 山羊草物种 *Ae. juvenalis* (基因组 DDMMUU)具有 D、U 两个轴心基因组。但是, 该物种更像它的 D 基因组二倍体物种节节麦, 而与具有 U 染色体的二倍体山羊草物种 *Ae. umbellulata* 差异大, 因此 *Ae. juvenalis* 属于 D 簇物种^[16-18,51]。目前还不清楚产生这种特殊进化现象的遗传机制^[51]。深入研究轴心基因组的形成原因及其与基因组组成的关系, 对于进一步阐释基因组显性现象的遗传基础具有重要意义。这样的研究结果, 可为作物育种设计及新作物创造提供指导依据。

3 基因组显性与新多倍体作物研制

小麦族属种具有丰富的基因组资源有待开发利用。有的小麦族植物具有特殊或极端的环境适应性, 如高海拔(接近 5000 m)、戈壁滩、沙丘、高盐环境。利用它们研发粮食、饲草、生态草等用途的新作物, 可以作为未来应对全球气候变化、生态环境保护等重要问题的技术策略。小麦族可组配的基因组组成类型很多。以 20 个具有不同基因组的二倍体杂交为例, 在不考虑正反交(细胞质不同)的情况下, 就可以形成 190 种四倍体基因组组合。如果考虑细胞质和其他倍性物种的杂交, 基因组组合的数量将是巨量的。利用具有不同基因组的物种杂交, 已人工创制了大量的新型多倍体植物(双二倍体)。其中, 小黑麦将小麦和黑麦基因组的遗传优势聚集在一起, 已被改良成一个多用途的新多倍体作物。研制新型多倍体作物仍是未来育种的一个重要方向。

新型多倍体作物育种的优势, 在于改良复杂性状。复杂性状的遗传基础复杂, 受多个基因位点控制。最近, 全基因组模型(omnigenic model)用于解释一些复杂性状的遗传调控^[52]。多倍体物种如小麦, 由于存在大量重复基因, 基因组缓冲性、可塑性高, 单个基因拷贝的变化经常仅有较小的遗传效应^[33,53]。通过单个基因或单个染色体片段的导入, 对多倍体物种复杂性状的改良效果有限。但是, 多个基因的同时导入, 可能产生明显效果。由于长期适应进化, 一个物种的基因组不同位置聚集了适应特殊环境的

系列遗传变异。新型多倍体作物育种涉及整个基因组导入, 可能在改良复杂性状方面具有优势。例如, 小黑麦通过黑麦 R 基因组的导入, 改良了对贫瘠土壤和不利气候环境的适应能力^[35-37]。

基因组显性影响多倍体新作物的开发潜力。多倍体新作物研制涉及两个主要阶段。一是通过远缘杂交, 创制多倍体新植物, 该工作比较容易。二是对新多倍体植物进行驯化改良。虽然新发展的基因编辑等技术能显著提高驯化效率, 但是仍涉及大量繁琐的遗传改良工作。因此, 预测新多倍体的改良潜力是必要的基础工作。基因组显性强烈影响新多倍体的表型, 因此可以用作优良基因组组合预测的参考依据。以四倍体小麦与山羊草物种创制的 3 个新六倍体为例^[28,54], 新合成的具有 AABBMM 和 AABBUU 基因组的六倍体, 穗型更像四倍体小麦, 而与顶芒山羊草(*Ae. comosa*, M)、小伞山羊草(*Ae. umbellulata*)差异大(图 3)。但是, 具有 AABBCC 基因组的六倍体, 它的穗型更像它的山羊草亲本尾状山羊草(*Ae. caudata*, CC), 表明 C 基因组表现显性。与具有 AABBCC 基因组的六倍体相比, 具有 AABBMM 基因组的新六倍体具有四倍体亲本的多小花特征, 驯化成高产粮食作物的可能性更大。

小麦栽培种包括二倍体、四倍体和六倍体。其中, 栽培一粒小麦(*T. monococcum*, A^mA^m)是人类在 1 万年前最早驯化的作物之一, 四倍体具有 AABB 基因组或 AAGG 基因组(*T. timopheevii*), 六倍体为普通小麦(AABBDD)和茹可夫斯基小麦(*T. zhukovski*, AAA^mA^mGG)。利用四倍体小麦和乌拉尔图小麦(A^uA^u)、栽培一粒小麦(A^mA^m)、节节麦(DD)创制的六倍体新类型(AABBA^uA^u、AABBA^mA^m、AAGGDD), 均有利于高产的穗型特征^[55-56]。国际玉米小麦改良中心利用普通小麦与栽培一粒小麦、节节麦创制的八倍体新类型(AABBDDA^mA^m、AABBDDDD)也具有高产的穗型特征(图 3)。其中, 具有 AAGGDD、AABBA^mA^m、AABBDDA^mA^m 的多倍体, 具有比较正常的减数分裂行为, 可以尝试对其驯化改良。考虑到 A(A^m)基因组对穗型发育的显性影响以及基因表达剂量效应^[57], 值得优先对同时具有 A 与 A^m 基因组的小麦新多倍体进行驯化改良尝试, 以探索它们的高产潜力。

4 基因组显性与小麦-外源易位设计

拓宽遗传多样性是当前育种的一项重要工作。

小麦族属种繁多、生境多样,为小麦育种提供了丰富的外源基因源。模拟普通小麦起源,通过四倍体小麦与节节麦杂种的染色体加倍,有目的地人工创制六倍体小麦,并以此为桥梁,通过同源重组,可快速将四倍体小麦和节节麦的遗传变异导入普通小麦^[43,58-59]。但是,绝大多数外源物种与小麦没有同源染色体,无法实现同源重组,通常需要借助染色体工程技术,以小麦-外源染色体易位的方式,实现外源基因转移^[60]。黑麦、偃麦草、簇毛麦、冰草等小麦族属种已先后用于小麦育种,拓展了我国小麦品种的遗传基础^[61-64]。如果易位发生在共线性程度高的小麦-外源染色体区段间,则遗传补偿性好,这样的易位系称为平衡易位^[65]。平衡易位是育种利用的主要方式,例如育种广泛利用的 1BL·1RS 和 6AL·6VS 是臂间平衡易位^[66-67]。基因组学的快速发展^[68-71],加速了分子标记和原位杂交探针开发,提升了小麦-外源易位系的定向创制效率。目前,利用 *ph1b* 突变体作为染色体操作工具,创制平衡的小片段易位系已变得比较容易^[72-74]。

小麦-外源易位系的创制过程中,基因组显性应作为一个参考因素。目前的易位系主要用于将外源物种的单基因控制性状转移到小麦,绝大多数工作涉及外源抗病基因^[75-76]。普通小麦的染色体组包含 7 个部分同源群,每个同源群具有 3 对在遗传上类似的部分同源染色体。但是,在减数分裂中期 I,只有同源染色体发生配对^[77],表明部分同源染色体间存在明显的遗传分化。在普通小麦易位系培育中,如果不考虑染色体间的结构变化、育性和减数分裂等关键基因的影响^[78-79],可以将外源染色体片段易位到 3 个部分同源染色体的相应位置,形成 3 种类型的平衡易位。以黑麦染色体长臂 7RL 的抗病基因导入为例,可以形成 3 种平衡易位类型(7AS·7RL、7BS·7RL 和 7DS·7RL)。在这些易位系中,7RL 分别替换了 7AL、7BL、7DL,影响了小麦基因组的完整。因此,在实际操作中,需要考虑创制哪种易位类型更有利于育种的问题。由于 A 基因组显性,小麦的穗型、种子形态等有利于高产的表型性状优先受 A 基因组上的基因控制^[17,34]。如果保持 A 基因组的完整性,更有利于高产,则应优先考虑创制 7BS·7RL、7DS·7RL 易位。这样的设想需要利用在同一遗传背景、涉及 3 种部分同源染色体臂的成套易位材料来验证。但是,目前还缺乏这样的材料。这样的材料可用于研究外源导入对基因组 A、B、D 的影响,也

可用于研究不同亚基因组与外源染色体区段的互作影响。

致谢:感谢国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)的 Masahiro Kishii 博士提供具有 AABBD^mDA^m、AABBD^dDDD 基因组的八倍体小麦材料,四川农业大学张海琴教授提供拟鹅观草的穗型图片。

References

- [1] Lanker M, Bell M, Picasso V D. Farmer perspectives and experiences introducing the novel perennial grain *Kernza* intermediate wheatgrass in the US Midwest. *Renew Agric Food Syst*, 2019, 1-10.
- [2] Kihara H. Genome analyse of *Triticum* and *Aegilops*. *Cytologia*, 1930, 1: 263-284.
- [3] Dewey D R. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial Triticeae. In: Gustafson J P, ed. *Gene Manipulation in Plant Improvement*. New York, USA: Plenum Publishing, 1984. pp 209-279.
- [4] Löve Á. *Conspectus of the Triticeae*. *Feddes Rep*, 1984, 95: 425-521.
- [5] Yen C, Yang J L. Historical review and prospect of taxonomy of tribe Triticeae Dumortier (Poaceae). *Breed Sci*, 2009, 59: 513-518.
- [6] Dvořák J, Terlizzi P D, Zhang H B, Resta P. The evolution of polyploid wheats: identification of the A genome donor species. *Genome*, 1993, 36: 21-31.
- [7] Kihara H. Discovery of the DD analyser, one of the tetraploid. *Agric Hortic*, 1944, 19: 889-890.
- [8] Petersen G, Seberg O, Yde M, Berthelsen K. Phylogenetic relationships of *Triticum* and *Aegilops* and evidence for the origin of the A, B, and D genomes of common wheat (*Triticum aestivum*). *Mol Phylogenet Evol*, 2006, 39: 70-82.
- [9] Kilian B, Özkan H, Deusch O, Effgen S, Brandolini A, Kohl J, Martin W, Salamini F. Independent wheat B and G genome origins in outcrossing *Aegilops* progenitor haplotypes. *Mol Biol Evol*, 2007, 24: 217-227.
- [10] McFadden E S, Sears E R. The artificial synthesis of *Triticum spleta*. *Rec Genet Soc Am*, 1944, 13: 26-27.
- [11] Ogbonnaya F C, Halloran G M, Lagudah E S. D genome of wheat-60 years on from Kihara, Sears and McFadden. In: Tsunewaki K, ed. *Frontiers of Wheat Bioscience, the 100th Memorial Issue of Wheat Information Service*. Kihara Memorial Foundation for the Advancement of Life Sciences, Yokohama, Japan, 2005. pp 205-220.
- [12] Huang S, Sirikhachornkit A, Su X, Faris J, Gill B, Haselkorn R, Gornicki P. Genes encoding plastid acetyl-CoA carboxylase and 3-phosphoglycerate kinase of the *Triticum/Aegilops* complex and the evolutionary history of wheat. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 8133-8138.
- [13] Feldman M, Levy A A, Fahima T, Korol A. Genomic asymmetry in allopolyploid plants: wheat as a model. *J Exp Bot*, 2012, 63: 5045-5059.

- [14] Eckardt N A. Genome dominance and interaction at the gene expression level in allohexaploid wheat. *Plant Cell*, 2014, 26: 1834.
- [15] 颜济, 杨俊良. 小麦族生物系统学. 中国农业出版社, 1998. pp 1–271.
Yen C, Yang J L. Biosystematics of Triticeae. China Agriculture Press, 1998. pp 1–271 (in Chinese).
- [16] Kihara H. Considerations on the evolution and distribution of *Aegilops* species based on the analyser-method. *Cytologia*, 1954, 19: 336–357.
- [17] Zohary D, Feldman M. Hybridization between amphidiploids and the evolution of polyploids in the wheat (*Aegilops-Triticum*) group. *Evolution*, 1962, 16: 44–61.
- [18] Kimber G, Yen Y. Analysis of pivotal-differential evolutionary patterns. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1988, 85: 9106–9108.
- [19] Feldman M. Chromosome pairing between differential genomes in hybrids of tetraploid *Aegilops* species. *Evolution*, 1965, 19: 563–568.
- [20] Resta P, Zhang H B, Dubcovsky J, Dvořák J. The origins of the genomes of *Triticum biunciale*, *T. ovatum*, *T. neglectum*, *T. columnare*, and *T. rectum* (Poaceae) based on variation in repeated nucleotide sequences. *Am J Bot*, 1996, 83: 1556–1565.
- [21] Senerchia N, Felber F, Parisod C. Contrasting evolutionary trajectories of multiple retrotransposons following independent allopolyploidy in wild wheats. *New Phytol*, 2014, 202: 975–985.
- [22] Akhunov E D, Sehgal S, Liang H Q, Wang S C, Akhunova A R, Kaur G, Li W L, Forrest K L, See D, Šimková H, Ma Y Q, Hayden M J, Luo M C, Faris J D, Doležel J, Gill B S. Comparative analysis of syntenic genes in grass genomes reveals accelerated rates of gene structure and coding sequence evolution in polyploidy wheat. *Plant Physiol*, 2013, 161: 252–265.
- [23] Pont C, Murat F, Guizard S, Flores R, Foucier S, Bidet Y, Quraishi U M, Alaux M, Doležel J, Fahima T, Budak H, Keller B, Salvi S, Maccaferri M, Steinbach D, Feuillet C, Quesneville H, Salse J. Wheat syntenome unveils new evidences of contrasted evolutionary plasticity between paleo- and neoduplicated subgenomes. *Plant J*, 2013, 76: 1030–1044.
- [24] Leitch I, Bennett M. Genome downsizing in polyploidy plants. *Biol J Linnean Soc*, 2004, 82: 651–663.
- [25] Baack E J, Whitney K D, Rieseberg L H. Hybridization and genome size evolution: timing and magnitude of nuclear DNA content increases in *Helianthus* homoploid hybrid species. *New Phytol*, 2005, 167: 623–630.
- [26] Guo X, Han F. Asymmetric epigenetic modification and elimination of rDNA sequences by polyploidization in wheat. *Plant Cell*, 2014, 26: 4311–4327.
- [27] Pont C, Salse J. Wheat paleohistory created asymmetrical genomic evolution. *Curr Opin Plant Biol*, 2017, 36: 29–37.
- [28] Song Z P, Dai S F, Jia Y N, Zhao L, Kang L Z, Liu D C, Wei Y M, Zheng Y L, Yan Z H. Development and characterization of *Triticum turgidum*-*Aegilops umbellulata* amphidiploids. *Plant Genet Resour*, 2019, 17: 24–32.
- [29] Yen C, Yang J, Yen Y. Hitoshi Kihara, Åskell Löve and the modern genetic concept of the genera in the tribe Triticeae (Poaceae). *Acta Phytotaxon Sin*, 2005, 43: 82–93.
- [30] 颜济, 杨俊良, Baum B R. 小麦族生物系统学. 北京: 中国农业出版社, 2006. pp 1–309.
Yan J, Yang J L, Baum B R. Biosystematics of Triticeae. Beijing: China Agriculture Press, 2006. pp 1–309 (in Chinese).
- [31] 颜济, 杨俊良. 小麦族生物系统学. 北京: 中国农业出版社, 2011. pp 1–620.
Yan J, Yang J L. Biosystematics of Triticeae. Beijing: China Agriculture Press, 2011. pp 1–620 (in Chinese).
- [32] 颜济, 杨俊良. 小麦族生物系统学. 北京: 中国农业出版社, 2013. pp 1–630.
Yan J, Yang J L. Biosystematics of Triticeae. Beijing: China Agriculture Press, 2013. pp 1–630 (in Chinese).
- [33] Dubcovsky J, Dvorak J. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication. *Science*, 2007, 316: 1862–1866.
- [34] Feldman M, Levy A A. Genome evolution due to allopolyploidization in wheat. *Genetics*, 2012, 192: 763–774.
- [35] Larter E N. Triticale Agriculture. In: The Canadian Encyclopedia. Canadian: Anthony Wilson-Smith. Article published March 06, 2012. Last Edited March 23, 2015. <https://www.thecanadianencyclopedia.ca/en/article/triticale>.
- [36] Bassu S, Asseng S, Richards R. Yield benefits of triticale traits for wheat under current and future climates. *Field Crops Res*, 2011, 124: 14–24.
- [37] Estrada-Campuzano G, Slafer G A, Mirallesa D J. Differences in yield, biomass and their components between triticale and wheat grown under contrasting water and nitrogen environments. *Field Crops Res*, 2012, 128: 167–179.
- [38] Davis-Knight H R, Weightman R M. The potential of triticale as a low input cereal for bioethanol production. In: Home Grown Cereals Authority Project Report (No. 434). London: Home-Grown Cereals Authority, 2008. p 40.
- [39] Bilgili U, Cifci E A, Hanoglu H, Yagdi K, Acikgoz E. Yield and quality of triticale forage. *J Food Agric Environ*, 2009, 7: 556–560.
- [40] Gowda M, Hahn V, Reif J C, Longin C F H, Alheit K, Maurer H P. Potential for simultaneous improvement of grain and biomass yield in Central European winter triticale germplasm. *Field Crops Res*, 2011, 121: 153–157.
- [41] Zhang L Y, Liu D C, Guo X L, Yang W L, Sun J Z, Wang D, Zhang A. Distribution in genome of quantitative trait loci (QTL) for yield and yield-related traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Integr Plant Biol*, 2010, 52: 996–1007.
- [42] Cao S, Xu D, Hanif M, Xia X, He Z. Genetic architecture underpinning yield component traits in wheat. *Theor Appl Genet*, 2020, doi: org/10.1007/s00122-020-03562-8.
- [43] Hao M, Zhang L, Zhao L, Dai S, Li A, Yang W, Xie D, Li Q, Ning S, Yan Z, Wu B, Lan X, Yuan Z, Huang L, Wang J, Zheng K, Chen W, Yu M, Chen X, Chen M, Wei Y, Zhang H, Kishii M, Hawkesford M J, Mao L, Zheng Y, Liu D. A breeding strategy targeting the secondary gene pool of bread wheat: introgression from a synthetic hexaploid wheat. *Theor Appl Genet*, 2019, 132: 2285–2294.
- [44] Jighly A, Alagu M, Makdis F, Singh M, Singh S, Emebiri L C, Ogbonnaya F C. Genomic regions conferring resistance to multiple fungal pathogens in synthetic hexaploid wheat. *Mol Breed*, 2016, 36: 127.

- [45] Li A, Liu D, Wu J, Zhao X, Hao M, Geng S, Yan J, Jiang X, Zhang L, Wu J, Yin L, Zhang R, Wu L, Zheng Y, Mao L. mRNA and small RNA transcriptomes reveal insights into dynamic homoeolog regulation of allopolyploid heterosis in nascent hexaploid wheat. *Plant Cell*, 2014, 26: 1878–1900.
- [46] Li A, Geng S F, Zhang L Q, Liu D C, Mao L. Making the bread: insights from newly synthesized allohexaploid wheat. *Mol Plant*, 2015, 8: 847–859.
- [47] Steige K A, Slotte T. Genomic legacies of the progenitors and the evolutionary consequences of allopolyploidy. *Curr Opin Plant Biol*, 2016, 30: 88–93.
- [48] Wendel J F, Lisch D, Hu G, Mason A S. The long and short of doubling down: polyploidy, epigenetics, and the temporal dynamics of genome fractionation. *Curr Opin Genet Dev*, 2018, 49: 1–7.
- [49] Bird K A, VanBuren R, Puzey J R, Edger P P. The causes and consequences of subgenome dominance in hybrids and recent polyploids. *New Phytol*, 2018, 220: 87–93.
- [50] Bottani S, Zabet N R, Wendel J F, Veitia R A. Gene expression dominance in allopolyploids: hypotheses and models. *Trends Plant Sci*, 2018, 23: 393–402.
- [51] Mirzaghaderi G, Mason A S. Revisiting pivotal-differential genome evolution in wheat. *Trends Plant Sci*, 2017, 22: 674–684.
- [52] Boyle E A, Li Y I, Pritchard J K. An expanded view of complex traits: from polygenic to omnigenic. *Cell*, 2017, 169: 1177–1186.
- [53] Sears E R. The systematics, cytology and genetics of wheat. *Handb. Pflanzenzücht*, 1956, 2: 164–187.
- [54] Zuo Y, Xiang Q, Dai S, Song Z, Bao T, Hao M, Zhang L, Liu G, Li J, Liu D, Wei Y, Zheng Y, Yan Z. Development and characterization of *Triticum turgidum*–*Aegilops comosa* and *T. turgidum*–*Ae. markgrafii* amphidiploids. *Genome*, 2020, doi: 10.1139/gen-2019-0215.
- [55] Li H Y, Liu X J, Zhang M H, Feng Z, Liu D C, Ayliffe M, Hao M, Ning S Z, Yuan Z W, Yan Z H, Chen X J, Zhang L Q. Development and identification of new synthetic *T. turgidum*–*T. monococcum* amphiploids. *Plant Genet Resour*, 2018, 16: 555–563.
- [56] Liu X J, Zhang M H, Liu X, Li H Y, Hao M, Ning S Z, Yuan Z W, Liu D C, Wu B H, Chen X J, Chen W J, Zhang L Q. Molecular cytogenetic identification of newly synthetic *Triticum kiharae* with high resistance to stripe rust. *Genet Resour Crop Evol*, 2018, 65: 1725–1732.
- [57] Zeng D, Guan J, Luo J, Zhao L, Li Y, Chen W, Zhang L, Ning S, Yuan Z, Li A, Zheng Y, Mao L, Liu D, Hao M. A transcriptomic view of the ability of nascent hexaploid wheat to tolerate aneuploidy. *BMC Plant Biol*, 2020, 20: 97.
- [58] Mujeeb-Kazi A, Rosas V, Roldan S. Conservation of the genetic variation of *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalh. (*Aegilops squarrosa* auct. non L.) in synthetic hexaploid wheats (*T. turgidum* L. s. lat. × *T. tauschii*; 2n = 6x = 42, AABBDD) and its potential utilization for wheat improvement. *Genet Resour Crop Evol*, 1996, 43: 129–134.
- [59] Yang W, Liu D, Li J, Zhang L, Wei H, Hu X, Zheng Y, He Z, Zou Y. Synthetic hexaploid wheat and its utilization for wheat genetic improvement in China. *J Genet Genomics*, 2009, 36: 539–546.
- [60] Sears E R. Chromosome engineering in wheat. In: 4th Stadler Genetics Symposium, University of Missouri, Columbia, 1972. pp 23–38.
- [61] Chen P D, Qi L L, Zhou B, Zhang S Z, Liu D J. Development and molecular cytogenetic analysis of wheat–*Haynaldia villosa* 6VS/6AL translocation lines specifying resistance to powdery mildew. *Theor Appl Genet*, 1995, 91: 1125–1128.
- [62] Li L H, Dong Y S, Zhou R H, Li X Q, Li P. Cytogenetics and self-fertility of hybrids between *Triticum aestivum* L. and *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn. *Chin J Genet*, 1995, 22: 105–112.
- [63] Li Z, Li B, Tong Y P. The contribution of distant hybridization with decaploid *Agropyron elongatum* to wheat improvement in China. *J Genet Genomics*, 2009, 35: 451–456.
- [64] Han H, Liu W, Zhang J, Zhou S, Yang X, Li X, Li L. Identification of P genome chromosomes in *Agropyron cristatum* and wheat–*A. cristatum* derivative lines by FISH. *Sci Rep*, 2019, 9: 9712.
- [65] Martis M M, Zhou R, Haseneyer G, Schmutzer T, Vrána J, Kubaláková M, König S, Kugler K G, Scholz U, Hackauf B, Korzun V, Schön C C, Doležel J, Bauer E, Mayer K F X, Stein N. Reticulate evolution of the rye genome. *Plant Cell*, 2013, 25: 3685–3698.
- [66] Zeller F J. 1B/1R wheat-rye chromosome substitutions and translocations. In: Proceedings of the 4th International Wheat Genetics Symposium. Columbia, MO: Agricultural Experiment Station, 1973. pp 209–221.
- [67] Cao A, Xing L, Wang X, Yang X, Wang W, Sun Y, Qian C, Ni J L, Chen Y P, Liu D J, Wang X E, Chen P D. Serine/threonine kinase gene *Stpk-V*, a key member of powdery mildew resistance gene *Pm21*, confers powdery mildew resistance in wheat. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 7727–7732.
- [68] Ling H Q, Zhao S, Liu D, Wang J, Sun H, Zhang C, Fan H, Li D, Dong L, Tao Y, Gao C, Wu H, Li Y, Cui Y, Guo X, Zheng S, Wang B, Yu K, Liang Q, Yang W, Lou X, Chen J, Feng M, Jian J, Zhang X, Luo G, Jiang Y, Liu J, Wang Z, Sha Y. The draft genome of *Triticum urartu*. *Nature*, 2013, 496: 87–90.
- [69] Jia J, Zhao S, Kong X, Li Y, Zhao G, He W, Appels R, Pfeifer M, Tao Y, Zhang X, Jing R, Zhang C, Ma Y, Gao L, Gao C, Spannagl M, Mayer K F, Li D, Pan S, Zheng F, Hu Q, Xia X, Li J, Liang Q, Chen J, Wicker T, Gou C, Kuang H, He G, Luo Y, Keller B, Xia Q, Lu P, Wang J, Zou H, Zhang R, Xu J, Gao J, Middleton C, Quan Z, Liu G, Wang J, Yang H, Liu X, He Z, Mao L, Wang J. *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation. *Nature*, 2013, 496: 91–95.
- [70] IWGSC. A chromosome-based draft sequence of the hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum*) genome. *Science*, 2014, 345: 1251788.
- [71] Luo M C, Gu Y Q, Puiu D, Wang H, Twardziok S O, Deal K R, Huo N, Zhu T, Wang L, Wang Y, McGuire P E, Liu S, Long H, Ramasamy R K, Rodriguez J C, Van S L, Yuan L, Wang Z, Xia Z, Xiao L, Anderson O D, Ouyang S, Liang Y, Zimin A V, Perrea G, Qi P, Bennetzen J L, Dai X, Dawson M W, Müller H G, Kugler K, Rivarola-Duarte L, Spannagl M, Mayer K F X, Lu F H, Bevan M W, Leroy P, Li P, You F M, Sun Q, Liu Z, Lyons E, Wicker T, Salzberg S L, Devos K M, Dvořák J. Genome sequence of the progenitor of the wheat D genome *Aegilops tauschii*. *Nature*, 2017, 551: 7681.
- [72] Sears E R. An induced mutant with homoeologous pairing in common wheat. *Can J Genet Cytol*, 1977, 19: 585–593.

- [73] Lukaszewski A J, Cowger C. Re-engineering of the *Pm21* transfer from *Haynaldia villosa* to bread wheat by induced homoeologous recombination. *Crop Sci*, 2017, 57: 2590–2594.
- [74] Hao M, Zhang L, Ning S, Huang L, Yuan Z, Wu B, Yan Z, Dai S, Jiang B, Zheng Y, Liu D. The resurgence of introgression breeding, as exemplified in wheat improvement. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 252.
- [75] Kole C. Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources. Cereals. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2011.
- [76] Kishii M. An update of recent use of *Aegilops* species in wheat breeding. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 585.
- [77] Sears E R. Genetic control of chromosome pairing in wheat. *Annu Rev Genet*, 1976, 10: 31–51.
- [78] Jiang J, Friebe B, Gill B S. Recent advances in alien gene transfer in wheat. *Euphytica*, 1994, 73: 199–212.
- [79] Qi L, Friebe B, Zhang P, Gill B S. Homoeologous recombination, chromosome engineering and crop improvement. *Chromosome Res*, 2007, 15: 3–19.