

# 长穗偃麦草优异基因的染色体定位及应用

陈士强<sup>1</sup>, 何震天<sup>1</sup>, 张容<sup>1</sup>, 王建华<sup>1</sup>, 王锦荣<sup>1</sup>, 陈建民<sup>2</sup>, 陈秀兰<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>江苏里下河地区农业科学研究所, 扬州 225007; <sup>2</sup>扬州大学生物科学与技术学院, 扬州 225009)

**摘要:**长穗偃麦草比较公认的有2个种,即二倍体长穗偃麦草(*Thinopyrum elongatum*,  $2n = 2X$ )和十倍体长穗偃麦草(*Thinopyrum ponticum*,  $2n = 10X$ ),是重要的小麦近缘种,具有抗病、抗寒、抗旱、耐盐碱等优良性状。因其基因组中蕴含许多对小麦品种改良极为有用的基因,且易与小麦杂交等优势,多年来长穗偃麦草一直作为小麦遗传改良的优良种质资源而备受关注。本文对长穗偃麦草的基因组研究及其在小麦的抗逆、抗病和提高光合能力、产量及高分子量谷蛋白(HMW-GS)含量等方面的应用做了综述,为其基因组中优异基因的进一步开发和利用提供了理论依据。

**关键词:**长穗偃麦草;基因组;小麦;抗病

## Chromosomal Localization of Excellent Genes in *Thinopyrum elongatum* and *Thinopyrum ponticum* and Their Application in Wheat Improvement

CHEN Shi-qiang<sup>1</sup>, HE Zhen-tian<sup>1</sup>, ZHANG Rong<sup>1</sup>, WANG Jian-hua<sup>1</sup>,  
WANG Jin-rong<sup>1</sup>, CHEN Jian-min<sup>2</sup>, CHEN Xiu-lan<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Institute of Agricultural Scientific in Lixiahe District of Jiangsu, Yangzhou 225007;

<sup>2</sup>College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou 225009)

**Abstract:** *Thinopyrum elongatum* ( $2n = 2X$ ) and *Thinopyrum ponticum* ( $2n = 10X$ ) are important relatives of wheat, having some excellent characters such as resistance to disease, cold, drought and salinity-alkalinity. *Thinopyrum elongatum* and *Thinopyrum ponticum* are focused on for many years as their genomes contains many useful genes on wheat genetic breeding and as they are easy to cross with wheat. They are very important germplasm resources for wide hybridization breeding of wheat. This paper mainly summarized the research progress of the genomes in *Th. elongatum* ( $2n = 2X$ ) and *Th. ponticum* ( $2n = 10X$ ) and their application for wheat adversity and disease resistance, photosynthetic capacity, yield and high molecular glutenin content improvement.

**Key words:** *Thinopyrum elongatum*; genomes; wheat; disease resistance

十倍体长穗偃麦草(*Thinopyrum ponticum*)又称长穗薄冰草、高冰草,具有生长繁茂、多花多实、耐干旱、耐盐碱、抗病等优良特性,是小麦性状改良的优异外源基因供体<sup>[1-2]</sup>。一般认为,自然界还存在另外2个种,也被译为长穗偃麦草,即二倍体(*Thinopyrum elongatum*,  $2n = 14$ ,  $E^cE^c$ )、四倍体(*Thinopyrum elongatum*,  $2n = 28$ ,  $E^c1E^c1E^c2E^c2$ ),但也有人认为存在六倍体长穗偃麦草( $2n = 6X = 42$ )<sup>[3]</sup>。研究表明二倍体长穗偃麦草的  $E^c$  基因组是该物种的基本

基因组<sup>[4-5]</sup>。由于长穗偃麦草的基因组,尤其是  $E^c$  基因组与小麦的基因组有部分同源关系,且易与普通小麦进行杂交并产生易位系、代换系等变异材料,因此已被广泛应用于小麦的遗传改良及育种中<sup>[2,4,6]</sup>。

### 1 长穗偃麦草属植物在小麦遗传改良中的应用

在普通小麦育种实践中,利用偃麦草属有益基

收稿日期:2014-09-13 修回日期:2014-11-14 网络出版日期:2015-08-04

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20150804.1117.014.html>

基金项目:江苏省农业科技自主创新资金项目 [CX(14)5079];扬州市科技计划项目(YZ2014023)

第一作者研究方向为小麦育种、小麦分子遗传。E-mail: sqchen1116@163.com

通信作者:陈秀兰,研究方向为稻麦常规育种、辐射诱变育种。E-mail: yzchxl@163.com

因的途径主要有 4 种:一是直接利用普通小麦品种与偃麦草属物种进行杂交和回交,此方法虽然变异丰富,但难度大、周期长,因而常作为创造多倍体、附加系、代换系等特殊遗传资源材料的方法<sup>[7-8]</sup>;二是利用小麦与偃麦草属物种的部分双二倍体或异源附加系等与小麦杂交的方法,此方法当代结实好、后代育性好,变异丰富,可缩短育种年限,因而被普遍采用<sup>[4,8-9]</sup>;三是直接利用含有偃麦草属物种相关基因的小麦品种进行杂交,这种方法虽然时限更短,但在许多育成品系中偃麦草属的优良性状含量较少,同时也受亲本配合力的影响,育种成效相对不高<sup>[8]</sup>;四是利用分子生物学技术,如克隆技术与转基因技术对偃麦草属有益基因进行克隆,进而将其导入待改良的作物品种中<sup>[8]</sup>。

利用偃麦草属的遗传资源改良小麦的研究开始较早,如前苏联的 H. B. 齐津院士于 1930 年即用小麦与十倍体长穗偃麦草杂交育成了一批小冰麦新品种,又在 1954 年首次利用小麦与中间偃麦草(*Thinopyrum intermedium*) 杂交而育成了八倍体小偃麦<sup>[4]</sup>;我国的李振声<sup>[7]</sup>院士利用十倍体长穗偃麦草与小麦杂交育成了小偃 6 号为代表的系列小麦品种;美国科学家也获得了大量表现优良的二倍体长穗偃麦草与小麦杂交后代<sup>[10]</sup>,充分证明偃麦草属植物在小麦遗传改良中的重要作用。此外,高优 503、小冰麦 33、龙麦 1 号、龙麦 2 号等也是应用染色体工程手段培育的具有十倍体长穗偃麦草或六倍体中间偃麦草血缘的优质小麦品种<sup>[11]</sup>。

## 2 长穗偃麦草的抗逆性研究

### 2.1 抗旱胁迫特性

长穗偃麦草作为重要牧草及小麦近缘野生种,因其具有较强的抗旱性,在小麦抗旱育种中早已被应用。目前,利用小麦与长穗偃麦草的远缘杂交和回交已相继育成了小麦-二倍体长穗偃麦草双二倍体、附加系、代换系及易位系等重要遗传材料<sup>[2,6,8]</sup>。W. G. Charles 等<sup>[12]</sup>发现无论种植在浅层土壤还是深层土壤中,长穗偃麦草均表现出了良好的抗旱能力。马小廷等<sup>[13]</sup>以中间偃麦草、长穗偃麦草及其正反交杂种为材料,经过干旱胁迫后测定了相对含水量、脯氨酸、叶绿素、可溶蛋白、丙二醛等生理指标,结果表明中间偃麦草与长穗偃麦草的正反交杂种抗旱性远高于亲本材料,其中以正反交杂种抗旱性为最强。默韶京等<sup>[14]</sup>在十倍体长穗偃麦草中克隆获得 1 个 DREB(dehydration responsive element

binding protein)类的转录因子基因,该基因可受干旱胁迫等诱导并启动下游一系列抗逆功能基因的表达。高世庆等<sup>[15]</sup>从长穗偃麦草中分离获得 1 个 NAC 类转录因子基因 *EeNAC 9*,将其导入烟草后发现其对干旱的胁迫耐性得到了增强。D. F. Placido 等<sup>[16]</sup>研究表明来自长穗偃麦草的外源片段导入到小麦 7DL 后会使其更耐旱,与对照相比,在干旱胁迫下其根和分蘖生长量更大。

### 2.2 耐盐胁迫特性

长穗偃麦草在地中海沿岸盐性湿地中生长良好,具有较强的耐盐能力<sup>[17]</sup>。J. Omielan 等<sup>[18]</sup>发现在应对盐胁迫时,二倍体长穗偃麦草和小麦具有部分离子拮抗作用,其 3E°染色体能起到重要的排盐作用,可以在生理机制和遗传机制上提高小麦的耐盐功能。P. J. Gulick 等<sup>[19]</sup>认为二倍体长穗偃麦草在盐胁迫下会通过 mRNAs 的积累来改变基因表达,从而提高耐盐性。徐旗等<sup>[20]</sup>发现十倍体长穗偃麦草 4E°染色体上载有  $K^+/Na^+$  判别基因,且这种基因的耐盐功能较普通小麦 4D 染色体上的更强。沈禹颖等<sup>[21]</sup>以多年生黑麦草、野大麦、无芒雀麦、长穗偃麦草、碱茅为材料进行耐盐性研究,结果表明无论是种子的耐盐性还是幼苗的耐盐性,长穗偃麦草均表现最强,其种子在高达 445 mmol/L 的盐溶液中相对发芽率仍高达 80%,其幼苗的生长虽受盐浓度的升高而一定程度上被抑制,但相对于其他 4 种材料其耐盐性表现最强。陈穗云等<sup>[22]</sup>研究表明,十倍体长穗偃麦草及其与小麦的杂交后代均具有较高的耐盐性。K. R. Deal 等<sup>[23]</sup>认为中国春背景下的十倍体长穗偃麦草的 1E°S、7E°S 及 7E°L 具有增强  $K^+/Na^+$  的作用,对提高小麦耐盐性具有应用价值。D. J. Mullan 等<sup>[24]</sup>发现十倍体长穗偃麦草的 3E°染色体对叶片中的  $Na^+$  的积累起负调控作用,可降低盐胁迫危害。G. Y. Zhong 等<sup>[25]</sup>发现十倍体长穗偃麦草染色体上携有抗盐胁迫特性的基因,对突然的盐胁迫起主要作用的是其 3E°、5E°染色体上的基因,对渐进盐胁迫起主要作用的是其 3E°、4E°和 5E°染色体,进一步对端体附加系研究发现,对突然盐胁迫响应的基因主要位于 1E°L、5E°S、5E°L、6E°L、7E°S 和 7E°L 上,而对渐进盐胁迫响应的基因主要位于 1E°S、5E°S、5E°L、6E°S、7E°S 和 7E°L 上,其中 3E°对于突然盐胁迫或渐进盐胁迫均有良好的耐盐性响应,而 2E°染色体尤其是 2E°L 却存在降低耐盐性的作用。

### 3 长穗偃麦草的抗病性研究

#### 3.1 抗锈病研究

锈病(*Puccinia striiformis*)是一种全球性的小麦病害,筛选或培育抗锈病品种是防治小麦锈病最为经济有效的方法。研究表明,长穗偃麦草上携带有抗小麦条锈病基因,其中,马渐新等<sup>[26]</sup>发现了二倍体长穗偃麦草的3E<sup>e</sup>染色体上携带抗小麦条锈病新基因(*YrE*),并证实其在小麦背景中呈显性遗传。殷学贵等<sup>[27]</sup>发现小麦与十倍体长穗偃麦草杂交后代A-3的条锈病抗性基因*YrTp 1*和*YrTp 2*来源于长穗偃麦草。L. J. Hu等<sup>[28]</sup>对小麦和二倍体长穗偃麦草的双倍体系植株及小麦与7430的替换系X005进行研究表明均对小麦的叶锈病产生了一定的抗性。J. Ji等<sup>[29]</sup>利用十倍体长穗偃麦草培育出的株系0-123-1-1对叶锈病具有较高的抗性。目前,已证实抗叶锈病基因*Lr 19*来源于十倍体长穗偃麦草7E<sup>e</sup>染色体并已发展了相应的SCAR标记,该基因对各种基因型的叶锈病均具有良好抗性,是目前国内外具有较大应用潜力的抗叶锈病基因<sup>[30]</sup>。

#### 3.2 抗赤霉病研究

赤霉病(FHB, *Fusarium head blight*)不仅造成小麦减产、降低子粒品质,而且还会导致人畜中毒。小麦抗赤霉病育种的实践表明,小麦资源中赤霉病抗源仅限于苏麦3号、望水白、温州红和尚等少数品种,需要从小麦近缘类群中来寻找新的相关抗病基因。目前的研究中,作为重要小麦近缘物种之一的偃麦草属植物是首选,该属中的长穗偃麦草具有赤霉病高抗扩展的特性,已成为普通小麦遗传改良、提高赤霉病抗性的重要资源之一<sup>[1,10,31-37]</sup>。许多研究发现,长穗偃麦草的赤霉病抗性主要归功于其1E<sup>e</sup>染色体<sup>[10,31-33]</sup>,而更多的研究表明长穗偃麦草的7E<sup>e</sup>染色体带有赤霉病抗性基因<sup>[1,33-37]</sup>。其中,X. L. Zhang等<sup>[1]</sup>、X. R. Shen等<sup>[35]</sup>、J. R. Wang等<sup>[36]</sup>将7E<sup>e</sup>染色体上的赤霉病抗性基因定位于7E<sup>e</sup>染色体长臂上,并发现了*Fhb1op*抗赤基因,而陈士强等<sup>[33]</sup>、S. L. Fu等<sup>[37]</sup>却将其定位于7E<sup>e</sup>染色体短臂上。此外,刘登才等<sup>[32]</sup>还发现二倍体长穗偃麦草的3E<sup>e</sup>、4E<sup>e</sup>、6E<sup>e</sup>染色体上可能也有微弱的抗赤霉病基因存在。陈士强等<sup>[33]</sup>还发现二倍体长穗偃麦草的2E<sup>e</sup>和4E<sup>e</sup>染色体可能具有微效抗性基因,而3E<sup>e</sup>、5E<sup>e</sup>和6E<sup>e</sup>可能存在易感基因,S. L. Fu等<sup>[37]</sup>也发现其5E<sup>e</sup>及6E<sup>e</sup>染色体上可能存在赤霉病易感基因。

#### 3.3 抗白粉病研究

白粉病(*Erysiphe graminis*)是由白粉菌引起的世界性小麦病害,对小麦生产具有很大危害。在小麦抗白粉病育种中,采用较单一的抗病资源会导致在不同类群的致病白粉菌侵害下的白粉病抗性的降低或丧失<sup>[38]</sup>。因此寻找新的抗病基因、增加抗病遗传的多样性并培育新的抗病品种等是防治小麦白粉病关键。来源于黑麦、簇毛麦、长穗偃麦草等物种的抗白粉病基因在小麦育种中的广泛应用,丰富了小麦抗白粉病资源,对拓宽小麦抗病的遗传多样性和培育新的抗病品种具有重要意义<sup>[4,8,29,39-42]</sup>。J. Ji等<sup>[29]</sup>利用十倍体长穗偃麦草培育出的株系0-123-1-1对白粉病具有较高的抗性,而且稳定性较强,该株系可以作为小麦育种的一个很好的种质资源。侯永翠等<sup>[39]</sup>通过抗病鉴定发现,在二倍体长穗偃麦草7E<sup>e</sup>上存在小麦抗白粉病基因。J. Ji等<sup>[40]</sup>通过对小麦与十倍体长穗偃麦草杂交、回交等获得的易位材料的白粉病抗性鉴定发现其具有与亲本长穗偃麦草相当的抗性。何道一等<sup>[41]</sup>在抗白粉病的小麦-长穗偃麦草异代换系山农551中发现了一个新的来源于十倍体长穗偃麦草的*RPW 2*基因。任学军等<sup>[42]</sup>对十倍体长穗偃麦草与烟农15的杂种后代SNTE0923进行了白粉病抗性鉴定,结果表明其对白粉病有较高的抗性,为抗白粉病基因遗传学研究和小麦抗白粉病品种改良提供了新的种质资源。

### 4 长穗偃麦草其他优良性状研究

#### 4.1 高光效及产量相关基因的研究

在对小麦遗传背景下的二倍体长穗偃麦草各染色体对光合作用及产量影响的研究中,J. Dvorák等<sup>[43]</sup>发现长穗偃麦草不同染色体中的基因对其抽穗期、成熟期、分蘖期及植株高度、种子重量、种子蛋白含量和产量组成有着不同程度的影响,但产量是由7条染色体共同控制的。彭远英等<sup>[44]</sup>对中国春-长穗偃麦草代换系在各生育期的光合速率及产量构成因素进行了测定,发现二倍体长穗偃麦草的2E<sup>e</sup>及4E<sup>e</sup>染色体对提高产量有正效应。陈士强等<sup>[45]</sup>研究发现二倍体长穗偃麦草的2E<sup>e</sup>和6E<sup>e</sup>染色体上存在提高小麦光合速率的主效基因,1E<sup>e</sup>和7E<sup>e</sup>染色体上可能存在提高小麦光合速率的微效基因,而5E<sup>e</sup>染色体上可能存在降低光合速率的基因,同时,还发现3E<sup>e</sup>、4E<sup>e</sup>及6E<sup>e</sup>染色体能够提高小麦单穗粒重、千粒重及收获指数等,对提高小麦产量具有正效应。

## 4.2 品质改良方面的研究

在小麦品质改良方面,长穗偃麦草具有重要价值<sup>[46-50]</sup>。G. J. Lawrence 等<sup>[46]</sup>研究发现二倍体长穗偃麦草编码高分子量谷蛋白亚基(HMW-GS)的基因位于1E°染色体的长臂上,认为1E°染色体与普通小麦的1A、1B及1D染色体都是从一个共同的祖先种分化而来的,它们之间有一定的共性。J. Dvorák 等<sup>[47]</sup>研究发现二倍体长穗偃麦草编码醇溶蛋白基因位于其1E°及6E°染色体短臂上,这些醇溶蛋白与麦醇溶蛋白是相似的,其编码的醇溶蛋白结构基因在染色体上的位点与小麦族是相同的。唐朝晖等<sup>[48]</sup>也发现二倍体长穗偃麦草的高分子量麦谷蛋白基因在中国春背景中编码一条高分子量麦谷蛋白亚基,并命名为1E8亚基,控制该亚基的基因位点*Glu-E 1*位于长穗偃麦草E°组染色体第一同源群的长臂上。范三红等<sup>[49]</sup>研究认为,十倍体长穗偃麦草具有与普通小麦不同的高分子量谷蛋白,对小麦的改良具有利用价值。吴卫东等<sup>[50]</sup>对小麦/长穗偃麦草体细胞杂种F<sub>6</sub>研究表明通过体细胞杂交可以产生大量的高分子量谷蛋白亚基/组合变异,这有助于今后小麦品质育种工作。

## 4.3 抗低磷营养胁迫特性

在我国近70%的土壤中,可被植物直接吸收利用的有效磷含量很低,土壤有效磷的缺乏对作物生长和产量的影响早已引起了科研工作者的重视<sup>[4,51]</sup>。有学者认为,小麦由野生型向栽培型演化过程中其高效利用土壤磷素营养的能力呈减弱趋势,控制该性状的基因主要分布在野生性强的古老材料中,如具有外源染色体易位片段的小偃6号表现出了良好的耐低磷胁迫特性,说明利用小麦野生近缘物种改良小麦的耐低磷胁迫特性具有重要研究价值<sup>[51]</sup>。研究表明,长穗偃麦草具有良好的抗低磷营养胁迫能力,如李玉京等<sup>[52]</sup>研究发现二倍体长穗偃麦草基因组中的酸性磷酸酶(*AcPh*)基因位于3E°染色体上,而碱性磷酸酶(*APH*)基因则位于4E°染色体上,其中4E°染色体与耐低磷胁迫特性密切相关,通过染色体工程手段将4E°染色体导入普通小麦育成异代换系或易位系是改良小麦耐低磷胁迫特性的重要手段之一。此外,李玉京等<sup>[51]</sup>利用中国春-二倍体长穗偃麦草附加系、代换系等研究发现,二倍体长穗偃麦草的6E°染色体上也携有耐低磷营养胁迫的基因,5E°染色体上具有强烈抑制低磷胁迫特性的基因,而2E°和3E°染色体的部分代换系对低磷营养胁迫良好,而其附加系则显著差于中国春,这

可能是由于外源染色体的导入打破了相对遗传平衡而引起外源耐低磷胁迫基因难以正常表达。

## 5 展望

随着世界人口的迅猛增长,人们对粮食的需求量越来越大,对小麦生产也提出了越来越高的要求,不仅要求稳产、高产、优质,而且要兼抗多种病虫害。偃麦草属植物由于其广布性、丰富的变异性、优良的基因性状以及易与小麦进行杂交的特点而受到重视。随着育种工作的不断深入,育种目标的日益提高,偃麦草属植物作为小麦遗传资源的优良供体,可在以下几个方面做更深一步的研究。

### 5.1 开发大量长穗偃麦草特异分子标记为分子标记辅助选择育种提供基础

通过开发长穗偃麦草等偃麦草属植物的染色体特异分子标记,辅助选择育种。目前,已利用RAPD<sup>[53]</sup>、SSR<sup>[54]</sup>、RFLP<sup>[6]</sup>、AFLP<sup>[2]</sup>、SCAR<sup>[30]</sup>、CAPS<sup>[55]</sup>、RGAP<sup>[56]</sup>、STS<sup>[2]</sup>、TRAP<sup>[10]</sup>、SSH<sup>[57]</sup>及SLAF-seq技术<sup>[58]</sup>等技术开发了一些长穗偃麦草特异分子标记,这些标记的不断丰富将为长穗偃麦草特异分子标记与其优良基因的连锁研究提供重要基础,也将为分子标记辅助选择育种工作带来新的突破。

### 5.2 精准筛选并定位长穗偃麦草的优良基因为克隆基因进行小麦转化提供资源

截止到目前,对长穗偃麦草的优良基因的开发和利用仍处在起步阶段。虽然其在表型和生理上均表现出了良好的生物学特性,但至今在优良基因的开发和利用上,除了抗赤霉病、抗锈病等少数几个基因已经得到了较好的研究外,还没有突破性进展。如何精准筛选并定位长穗偃麦草耐旱、耐盐碱、抗寒、抗病、高光合能力及高蛋白含量等优良基因,并通过克隆技术将这些优良基因转化到优良小麦等品种中,尚待于广大科研工作者继续努力。

## 参考文献

- [1] Zhang X L, Shen X R, Hao Y F, et al. A genetic map of *Lophopyrum ponticum* chromosome 7E, harboring resistance genes to *Fusarium* head blight and leaf rust [J]. *Theor Appl Genet*, 2011, 122: 263-270
- [2] 张丽, 颜泽洪, 郑有良, 等. 小麦中国春背景下长穗偃麦草E°染色体组特异AFLP及STS标记的建立[J]. *农业生物技术学报*, 2008, 16(3): 465-473
- [3] Mao P S, Huang Y, Wang X G, et al. Cytological evaluation and karyotype analysis in plant germplasms of *Elytrigia* Desv. [J]. *Agr Sci China*, 2010, 9(11): 1553-1560
- [4] 闫小丹, 李集临, 张延明. 偃麦草属遗传资源的应用研究[J]. *生物技术通报*, 2010(6): 18-21
- [5] 唐朝晖, 刘少翔, 张兰萍, 等. 二倍体长穗偃麦草E组染色体

- 研究进展[J]. 山西农业科学, 2007, 35(5): 3-5
- [6] 刘树兵, 贾继增, 王洪刚, 等. 利用生化及分子标记确定长穗偃麦草 (*Elytrigia elongatum*, EE.  $2n = 14$ ) 染色体与小麦染色体的部分同源性[J]. 作物学报, 1999, 26(1): 37-42
- [7] 李振声. 普通小麦与长穗偃麦草 ( $2n = 70$ ) 的杂交育种及其遗传分析[J]. 遗传学报, 1977, 4(4): 279-283
- [8] 吕伟东, 徐鹏彬, 蒲训. 偃麦草属种质资源在普通小麦育种中的应用现状简介[J]. 草业学报, 2007, 16(6): 136-140
- [9] 赵逢涛, 王黎明, 李文才, 等. 小麦-中间偃麦草双体异附加系的选育和鉴定[J]. 实验生物学报, 2005, 38(2): 133-140
- [10] Jauhar P P, Peterson T S, Xu S S. Cytogenetic and molecular characterization of a durum alien disomic addition line with enhanced tolerance to *Fusarium* head blight [J]. *Genome*, 2009, 52(5): 467-483
- [11] 刘凤歧, 张月学, 唐庚, 等. “中国春”小麦-偃麦草易位系的创制与鉴定[J]. 草地学报, 2009, 17(4): 452-455
- [12] Charles W G, Dale N, Roger B. Effect of planting method and species on germination and survival of perennial wheatgrasses (*Agropyron* spp.) seeded during drought in the moulouya plain of morocco [J]. *Arid Land Res Manag*, 1989, 3: 349-360
- [13] 马小廷, 米福贵, 王毅, 等. 中间偃麦草、长穗偃麦草及其杂交种抗旱性评价[J]. 草业科学, 2010, 27(12): 92-95
- [14] 默韶京, 刘桂茹, 郎明林. 长穗偃麦草 *DREB* 类基因 *EeAP 2.2* 的克隆与序列分析[J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(5): 764-769
- [15] 高世庆, 王永波, 唐益苗, 等. 长穗偃麦草 *EeNAC 9* 基因功能初步研究[J]. 生物技术通报, 2011(6): 47-52
- [16] Placido D F, Campbell M, Jin J, et al. Introgression of novel traits from a wild wheat relative improves drought adaptation in wheat (*Triticum aestivum*) [J]. *Plant Physiol*, 2013, 161(4): 1806-1819
- [17] Smith K. Tall wheatgrass (*Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z. W. Liu + R. R. C. Wang): a neglected resource in Australian pasture [J]. *New Zeal J Agr Res*, 1996, 39: 623-627
- [18] Omiclan J, Epstein E, Dvorak J. Salt tolerance and ionic relations of wheat as affected by individual chromosomes of salt-tolerant *Lophopyrum elongatum* [J]. *Genome*, 1991, 34: 961-974
- [19] Gulick P J, Dvorak J. Coordinate gene response to salt stress in *Lophopyrum elongatum* [J]. *Plant Physiol*, 1992, 100: 1384-1388
- [20] 徐旗, 田增荣, 朱建峰, 等. 长穗偃麦草 4E 染色体上的 K/Na 判别性状基因研究[J]. 西北植物学报, 1998, 18(4): 504-507
- [21] 沈禹颖, 李响, 闫顺国, 等. 河西走廊五种禾本科牧草早期耐盐性研究[J]. 草地科学, 1999, 7(4): 293-299
- [22] 陈穗云, 夏光敏, 陈惠民, 等. 小麦与高冰草 (长穗偃麦草) 体细胞杂种株系与其亲本幼苗抗盐性的比较[J]. 西北植物学报, 2000, 20(3): 327-332
- [23] Deal K R, Goyal S, Dvorak J. Arm location of *Lophopyrum elongatum* genes affecting  $K^+ / Na^+$  selectivity under salt stress [J]. *Euphytica*, 1999, 108: 193-198
- [24] Mullan D J, Colmer T D, Francki M G. *Arabidopsis-rice-wheat* gene orthologues for  $Na^+$  transport and transcript analysis in wheat *L. elongatum* aneuploids under salt stress [J]. *Mol Genet Genomics*, 2007, 277(2): 199-212
- [25] Zhong G Y, Dvorak J. Chromosomal control of the tolerance of gradually and suddenly imposed salt stress in the *Lophopyrum elongatum* and wheat *Triticum aestivum* L., genomes [J]. *Theor Appl Genet*, 1995, 90: 229-236
- [26] 马渐新, 周荣华, 董玉琛, 等. 来自长穗偃麦草的抗小麦条锈病基因的定位[J]. 科学通报, 1999, 44(1): 65-69
- [27] 殷学贵, 尚勋武, 庞斌双, 等. A-3 中抗条锈新基因 *YrTp 1* 和 *YrTp 2* 的分子标记定位分析[J]. 中国农业科学, 2006, 39(1): 10-17
- [28] Hu L J, Liu C, Zeng Z X, et al. Genomic rearrangement between wheat and *Thinopyrum elongatum* revealed by mapped functional molecular markers [J]. *Genes Genom*, 2012, 34: 67-75
- [29] Ji J, Zhang A M, Wang Z G, et al. A wheat-*Thinopyrum ponticum-rye* trigenic germplasm line with resistance to powdery mildew and stripe rust [J]. *Euphytica*, 2012, 188: 199-207
- [30] 闫红飞, 杨文香, 陈云芳, 等. 偃麦草属 E 染色体组特异 SCAR 标记对 *Lr 19* 的特异性和稳定性研究[J]. 植物病理学报, 2009, 39(1): 76-81
- [31] 英加, 陈佩度, 刘大钧. 将 *Thinopyrum bessarabicum* 和 *Thinopyrum elongatum* 的种质导入普通小麦的研究[J]. 西北植物学报, 2000, 20(3): 321-326
- [32] 刘登才, 郑有良, 王志容, 等. 影响小麦赤霉病抗性的 *Lophopyrum elongatum* 染色体定位[J]. 四川农业大学学报, 2001, 19(3): 200-205
- [33] 陈士强, 黄泽峰, 张勇, 等. 中国春背景下长穗偃麦草抗赤霉病相关基因的染色体定位[J]. 麦类作物学报, 2012, 32(5): 839-845
- [34] Somers D J, Fedak G, Savard M. Molecular mapping of novel genes controlling *Fusarium* head blight resistance and deoxynivalenol accumulation in spring wheat [J]. *Genome*, 2003, 46(4): 555-564
- [35] Shen X R, Ohm H. *Fusarium* head blight resistance derived from *Lophopyrum elongatum* chromosome 7E and its augmentation with *Fhb 1* in wheat [J]. *Plant Breeding*, 2006, 125: 424-429
- [36] Wang J R, Wang L, Gulden S, et al. RNA profiling of *Fusarium* head blight-resistant wheat addition lines containing the *Thinopyrum elongatum* chromosome 7E [J]. *Can J Plant Pathol*, 2010, 32(2): 188-214
- [37] Fu S L, Lü Z L, Qi B, et al. Molecular cytogenetic characterization of Wheat-*Thinopyrum elongatum* addition, substitution and translocation lines with a novel source of resistance to wheat *Fusarium* head blight [J]. *J Genet Genomics*, 2012, 39: 103-110
- [38] 张幸福, 张克厚, 魏红梅, 等. 甘肃引黄灌区小麦抗白粉病育种研究初报[J]. 麦类作物, 1998, 18(2): 10-13
- [39] 侯永翠, 郑有良, 刘登才, 等. 小麦中国春遗传背景中的 *Lophopyrum elongatum* (Host) A Love 染色体附加系、代换系的白粉病抗性分析[J]. 四川农业大学学报, 2000, 18(1): 25-27
- [40] Ji J, Wang J, Zheng Q, et al. A Powdery Mildew Resistant Line with Introgression of *Agropyron elongatum* Chromatin [J]. *Cereal Res Commun*, 2009, 37(2): 217-225
- [41] 何道一, 王洪刚. 小麦-长穗偃麦草抗白粉病异代换系中一个新的磷酸丝氨酸氨基转移酶基因的克隆[J]. 科学通报, 2005(6): 535-539
- [42] 任学军, 孙蕾, 何莉炜, 等. 普通小麦-长穗偃麦草杂种衍生后代 SNTE0923 形态学、细胞学和抗白粉病抗性鉴定[J]. 西南农业学报, 2012, 25(2): 485-489
- [43] Dvorák J, Sosulski F W. Effects of additions and substitutions of *Agropyron elongatum* chromosomes on quantitative characters in wheat [J]. *Can J Genet Cytol*, 1974, 16(3): 627-637
- [44] 彭远英, 彭正松, 宋会兴. 小麦中国春背景下长穗偃麦草光合作用相关基因的染色体定位[J]. 中国农业科学, 2005, 38(11): 2182-2188
- [45] 陈士强, 黄泽峰, 戴毅, 等. 长穗偃麦草 E 组染色体对小麦光合速率和产量性状的效应[J]. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 2013, 34(1): 50-55
- [46] Lawrence G J, Sheperd K W. Chromosomal location of genes controlling seed proteins in species related to wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 1981, 59: 25-31
- [47] Dvorák J, Kasarda D D, Dietler M D, et al. Chromosomal location of seed storage protein genes in the genome of *Elytyugia elongata* [J]. *Can J Genet Cytol*, 1986, 28: 818-830
- [48] 唐朝晖, 刘守斌, 尤明山, 等. 普通小麦背景中长穗偃麦草高分子量麦谷蛋白基因的表达、染色体定位与分子标记[J]. 农业生物技术学报, 2003, 11(1): 34-39
- [49] 范三红, 郭嵩光. 小偃麦 6 号高分子量麦谷蛋白 14 和 15 亚基来源分析[J]. 西北农业大学学报, 2000, 28(6): 1-5