

许娜丽,王新华,陈宏,等. 小麦遗传多样性及近缘种产量性状的研究进展[J]. 江苏农业科学,2025,53(9):8-14.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.09.002

小麦遗传多样性及近缘种产量性状的研究进展

许娜丽¹, 王新华², 陈宏¹, 朱保磊¹, 周国勤¹, 尹志刚¹, 许坤¹, 汪丽平¹, 易宏岩¹, 冉忠萍¹, 石守设¹

(1. 信阳市农业科学院,河南信阳 464000; 2. 四川农业大学西南作物基因资源发掘与利用国家重点实验室,四川成都 611130)

摘要:遗传多样性是作物遗传改良目标性状的重要物质基础,其丰富度是影响小麦产量和品质的重要因素,它决定着小麦抵御各种来自生物和非生物胁迫的能力。目前,我国小麦的遗传背景狭窄严重制约小麦产量的提高,因此扩大小麦的遗传基础、丰富其遗传多样性是小麦增产和增质的关键。小麦的近缘种中含有丰富的关于产量性状的优异基因,将近缘种中的优异基因通过远缘杂交的方式导入到小麦遗传背景中是拓宽小麦基因库、丰富其遗传多样性的有效途径。本文论述了我国小麦遗传多样性的研究现状以及引起小麦遗传基础狭窄的原因,概述了近缘种如冰草属、簇毛麦属、华中新麦草、偃麦草属等,在小麦育种实践中对于改良小麦产量相关性状的应用与研究进展,明确了小麦近缘种中有大量的优异产量性状可供利用。通过分析期望能丰富小麦的遗传基础,为小麦提质增产提供一定的理论依据。

关键词:小麦;遗传多样性;近缘种;外源染色体;产量性状

中图分类号:S512.103.2 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)09-0008-07

小麦(*Triticum aestivum* L.)是世界上最早栽培的粮食作物之一,在世界范围内广泛种植。目前,小麦在全球的种植面积达 2.2 亿 hm^2 ,年产量 7.76 亿 t,为全球 35%~40% 的人口提供主食,同时为人类提供约 20% 的蛋白质和 21% 的食物热量,为保障世界的粮食安全、提高人民生活水平作出了巨大贡献^[1-2]。预计到 2050 年,对小麦的需求量将比现在的水平增加 70%,小麦生产依然面临着严峻的挑战,并且这些挑战仍在不断加剧。较低的年增长率及因疾病、气候变化、干旱等生物和非生物的胁迫严重影响了小麦产量的提高^[3]。作物育种者需要获得新的基因多样性来提升小麦的产量,以满足因日益增长的人口、气候不断变化等情况下人们对

粮食的需求,并向消费者提供所需的具有营养和健康效益的高质量粮食^[4]。

当前我国小麦育种中面临的最大的育种瓶颈是缺乏可用的、新的种质资源。而小麦的野生近缘种作为小麦的三级基因库,具有许多遗传变异广泛、遗传多样性丰富的优异基因可用于小麦的遗传改良,特别需要指出的是,小麦大部分本身并不具备这些基因,但它们却又是小麦高效、持续发展的关键基因^[5-7]。小麦近缘种与小麦的染色体具有相似的基因和高度的共线性,使得它们能很好地融合到小麦基因组中而不容易丢失。根据遗传交互的易变性,可利用小麦的近缘种来增加小麦的遗传多样性^[8]。将小麦野生近缘种中的高产、抗病、抗逆等优异基因转移到小麦基因组中,突破了常规育种的种内资源限制,弥补了传统育种遗传的资源不足,拓宽了小麦的遗传基础,是提高小麦产量的有效途径^[9]。本文从我国小麦遗传多样性现状、小麦遗传瓶颈成因、小麦外源染色体的识别与鉴定、小麦近缘种中产量相关性状的转移与利用 4 个方面进行概述,并对当前研究和应用中存在的不足进行讨论,

收稿日期:2024-04-03

基金项目:河南省小麦产业技术体系资助项目(编号:Z2010-01-01);河南省科技厅揭榜挂帅项目(编号:211110110800)。

作者简介:许娜丽(1995—),女,河南周口人,硕士,研究实习员,主要从事小麦遗传育种研究。E-mail:441259781@qq.com。

通信作者:石守设,硕士,研究员,主要从事小麦遗传育种研究。E-mail:shiss68@163.com。

[68] Wang R R, Wang M, Chen K H, et al. Exploring the roles of aquaporins in Plant - Microbe interactions[J]. *Cells*, 2018, 7(12):267.

[69] 刘方春, 邢尚军, 马海林, 等. 干旱生境中接种根际促生细菌对核桃根际土壤生物学特征的影响[J]. *应用生态学报*, 2014, 25(5):1475-1482.

[70] Zhao R X, Guo W, Bi N, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi affect

the growth, nutrient uptake and water status of maize (*Zea mays* L.) grown in two types of coal mine spoils under drought stress[J]. *Applied Soil Ecology*, 2015, 88:41-49.

[71] Pavithra D, Yapa N. Arbuscular mycorrhizal fungi inoculation enhances drought stress tolerance of plants[J]. *Groundwater for Sustainable Development*, 2018, 7:490-494.

以期为进一步将近缘种中的遗传多样性向小麦中转移和利用提供参考和实践的理论依据。

1 小麦遗传多样性分析

丰富的遗传多样性为育种工作者改良品种和培育理想性状新品种提供种质基础,但目前小麦遗传基础狭窄化问题依然存在^[10]。郝晨阳等对我国 1 680 份育成小麦品种进行遗传多样性分析,发现品种间的遗传多样性和遗传距离在 20 世纪 50 年代时最高,而后逐渐减小,导致遗传基础狭窄化问题日益突出^[11]。刘丽华等利用 SSR(简单重复序列标记)标记对 2009—2014 年参加国家小麦区域试验的 430 个品系进行遗传多样性分析,结果表明从北到南的各参试品系遗传多样性逐年下降^[12]。卢茂昂等利用 55K SNP 芯片对来自不同省份的 150 份小麦品种进行遗传多样性分析,结果表明各省份之间的材料平均遗传距离较为接近,需引进优异种质来缓解小麦品种之间同质化情况^[13]。程斌等通过对山东省 96 份小麦品种(系)进行遗传多样性分析,表明山东小麦有遗传基础越来越狭窄,有多态性下降的趋势^[14]。谢静敏等对青海省 93 份小麦品种进行遗传多样性分析,研究表明现有小麦品种之间有较近的遗传关系,遗传多样性偏低,后续需引进外来品种进行改良^[15]。韩芳等利用 SRAP(序列相关扩增多态性)标记对黄淮地区 70 份小麦品种进行检测,分析发现小麦品种之间平均相似系数较高,平均遗传多样性指数较低,遗传基础狭窄,遗传多样性水平较低^[16]。宋晓朋等利用 55K SNP 芯片技术对黄淮麦区 48 份优质强筋小麦品种进行分析,结果发现供试小麦品种亲缘关系较近,遗传距离较近,遗传基础狭窄,需引进优异种质丰富其遗传多样性^[17]。

世界各地小麦品种的遗传多样性下降日益严重,近年来由于在育种上采用的亲本单一,选育材料缺乏突破,导致育成品种的遗传相似性增加,适应性降低,抵御逆境胁迫的缓冲能力降低,产量、品质和抗性性状难以突破,生产的脆弱性和风险性增加,小麦生产水平的提高受到了严重制约^[18-21]。同时小麦面对各种各样的生物和非生物逆境,造成遗传基础狭窄,严重限制了小麦遗传改良,给遗传学家和育种工作者带来了重大挑战^[22]。而丰富的基因变异将有助于小麦更加持续地面对生物和非生物胁迫。丰富的遗传多样性是小麦改良的重要前提及物质基础,种质改良和创新是作物育种取得突

破的关键^[23-25]。遗传多样性的降低意味着当前不需要甚至有害的等位基因会丢失,但同时,这也可能会导致作物改良过程中一些对未来有潜在价值的等位基因被遗漏或缺失。当前遗传多样性的下降严重限制了小麦产量的提升,迫切需要扩大小麦的遗传基础。

2 小麦遗传瓶颈成因

农作物经历了漫长的进化以及选择过程,才有了现在所见的多种多样的栽培种,其中以自然选择、人工驯化选择和育种选择为主,使得现代栽培种与野生种及地方品种在群体遗传结构和性状上存在着较大的差异,也导致栽培种的遗传基础相对狭窄。四倍体小麦在 1 万年前与其二倍体野生亲缘种发生了一次罕见的杂交事件,该事件的后代便是现代栽培的六倍体小麦,它相对于水稻和玉米形成时间较晚,造成了自身的遗传基础狭窄和基因库中的遗传多样性有限^[26-27]。研究表明,现代作物中多数核苷酸多样性比它们的野生祖先低约 30%,而小麦则损失了约 65% 的核苷酸多样性^[28-29]。多倍体化和驯化造成的遗传瓶颈对小麦的遗传多样性产生了影响,多倍体化的遗传瓶颈导致六倍体小麦 D 基因组遗传多样性大量丢失,突变的有利影响对小麦的遗传改良贡献可能在多倍体中被掩盖^[30-32];而作物驯化和育种,造成遗传侵蚀、连锁不平衡程度增加,导致基因丢失和遗传多样性降低^[33]。小麦育种中通常选择影响种群内表型变异主要力量的基因,受到强的选择作用基因导致其侧翼区域的遗传多样性显著降低^[34-35]。近 150 年来,小麦一直受到强的选择,进而导致其遗传基础狭窄,遗传多样性下降^[36]。尤其是在现代育种中不断地对目标性状进行定向选择,后代群体逐渐趋同,导致了品种内和品种间的遗传基础逐渐变窄,使得现代品种的遗传多样性低于整个物种,加剧了小麦的遗传瓶颈,降低了长期遗传改良的遗传潜力^[14,37-38]。打破小麦遗传瓶颈,丰富其遗传多样性,是促进小麦遗传改良和产量提高的关键因素,也是小麦遗传改良中的一大难题。

3 小麦外源染色体的识别与鉴定

作物外源染色体的稳定表达是外来基因定向导入染色体的成功标志。在小麦改良过程中,近缘种优良外源基因的传递与利用效率受到连锁阻力

和代偿不足等因素的制约^[39]。异源染色体上携带的基因类型决定了易位系的育种价值,是否携带有害基因,是否能够对染色体缺失片段进行补偿。一般情况下,外源片段小的易位会在遗传上表现得更稳定并且携带不利基因的可能性更小,同时易位系基因的稳定表达可用于生产实践中^[40]。外源染色体越大,其携带的基因就越多,连锁阻力就越大^[41]。在不损失小麦染色体的情况下,将具有目标基因的异型小片段插入小麦染色体,是小麦外源基因转移的理想选择。

在小麦中,外源基因的转移与有效利用主要取决于对外源染色体或染色体片段的准确识别,准确识别外源染色体序列对确定片段的大小和异种基因在特定区域的分布至关重要^[42]。外源染色体的常规检测方法主要有核型分析、C 带技术、基因组原位杂交(GISH)和荧光原位杂交(FISH)。随着基因组学和分子生物学的发展,简单重复序列标记(SSR)、表达序列标签(EST)、测定序列标签位点(STS)等分子标记在小麦外源染色体检测中得到了广泛应用。Niu 等通过改进诱导和鉴定同源重组的方法,可以更加有效和精准地实现异种基因的导入^[43]。Du 等利用小麦-百萨偃麦草渗入系证明了利用寡聚和寡聚多聚体在染色体识别和操作中的有效性^[44]。Xiao 等利用重复 DNA 序列开发一些寡核苷酸探针,可用于小麦及其近缘亲属的 ND-FISH(非变性荧光原位杂交)分析^[45]。Bie 等通过对簇毛麦 6V 染色体的研究提出了一种双远端标记策略,它能有效地发现染色体结构畸变和识别特定外源染色体^[46]。Tang 等开发了一些合成简单、成本低的寡核苷酸探针使小麦-黑麦杂种 FISH 分析,更加简便和经济^[47]。Fu 等认为使用多色 GISH 分析比传统的 GISH 分析具有更高的分辨率,并且通过识别小麦基因组和异种基因组,可以确定异位染色体的基因组是来源于种间杂交还是属间杂交^[48]。虽然目前通过多种方法可以对外源染色体进行识别与鉴定,但对具体小片段染色体或特定基因位点的分子标记依旧缺乏。发展外源染色体小片段识别鉴定的相关技术,当务之急是开发出更多可用于鉴定近缘种染色体的分子标记,加速对近缘种基因的利用。

4 近缘种产量相关性状向小麦转移情况

小麦的产量主要由单位面积穗数、每穗粒数、

千粒质量三大方面构成,因此小麦的高产与穗部农艺性状关系密切,如穗长、穗重、小穗数、籽粒重、粒长和粒宽,另外增加小麦有效分蘖数在一定程度上也能提高产量^[49]。小麦的近缘种中含有丰富的多小花、多小穗、多分蘖等产量相关性状的优异基因可用于改良小麦性状,通过将其优异性状的染色体片段导入小麦中,从而提高小麦产量。

4.1 冰草产量相关性状向小麦转移情况

在小麦-冰草外源染色体系中,1P、6P、7P 染色体的导入均表现出优良的产量性状。其中由 1P 染色体导入创制的二体附加系 II-3-1a 和二体代换系 II-3-1c,能促使穗长、分蘖数增加^[50];由二体附加系 4844-12 创制的异源 6P 易位系^[51]以及 6P 染色体创制的附加系 4844^[52]、二体附加系 5113^[53]、易位系(普冰 23667、WAT31-13、WAT644、WAT656、WAT641a、WAT648 和 WAT655)^[54-56]、末端易位系(WAT33-1-3、普冰 260 和 WAT650a)^[57-59]、插入易位系(104-3、19-2、普冰 3035 和普冰 2978)^[60-62]、渗入系 WAI37-2 和 WAI41-1^[57]和衍生系(3558-2、3228、普冰 3504 和普冰 2011)等^[21,63-64],能够促进小麦穗长、穗粒数、分蘖数、小穗数、小花数、千粒质量等性状增加;由 7P 染色体导致的二体附加系 II-5-1、易位系(7PT-13、7PT-14 和 7PT-17)、缺失系(del-1、del-2 和 del-3),能促使小麦千粒质量增加^[65]。

4.2 华山新麦草产量相关性状向小麦转移情况

在小麦-华山新麦草外源染色体系中,发现了华山新麦草的 7 条染色体均携带与产量性状相关的基因。其中由 1Ns 染色体导入创制的二体附加系 H1-1-3-1-9-8 能使小麦千粒质量增加^[66];由 2Ns 染色体导入创制的代换系 DH2322^[67]、二体附加系 3-6-4-1^[68],能有效促进穗长、小穗数、穗粒数、分蘖数和千粒质量等性状显著增加;由 3Ns 染色体导入创制的二体附加系 H1133 促进小穗数的增多^[69];由 4Ns 染色体导入创制的二体附加系 24-6-3^[70]、易位系 E24-3-1-6-2-1^[71],能显著增加小麦分蘖数、穗长、可育小穗数、穗粒数、千粒质量等性状;由 5Ns 染色体导入创制的二体附加系(3-8-10-2 和 H4122)^[69,72]、双易位系 TR77^[73],对穗长、小穗数、穗粒数、小穗粒数和千粒质量等性状有正向促进作用;由 6Ns 染色体导入创制的二体附加系 59-11 和 25-10-3,对小穗数、小花数、可育子房数、穗粒数和千粒质量等产量性

状有正向促进作用^[74-75];由 7Ns 染色体导入创制的二体附加系 2-1-6-3 和 H1423,对小花数、穗粒数、小穗数的增加有促进作用^[69,76]。小片段易位系 K-13-835-3 能显著提高小麦的穗长、小穗数和穗粒数^[77]。由此可见,华山新麦草中含有丰富的关于产量性状的优异基因可用于改良小麦。

4.3 其他近缘种产量相关性状向小麦转移情况

在小麦的其他近缘种中也发现了与产量性状相关的优异基因。在小麦-簇毛麦外源染色体系中,由 2V 染色体导致的二体代换系 D11-5、T2VS·2DL 易位系 NAU422 和 T3AS·3AL-2VbS 缺失系,促进穗长、穗粒数、小穗数等增加和籽粒增大^[78-80];由 7V 染色体创制的罗伯逊易位系 T7DS·7V#3L 和 T7DL·7V#3S 主要表现出优良的穗部性状和粒质量增加^[81]。在小麦-黑麦外源染色体系中,由 1R 染色体创制的易位系[2005-98-(1-8)、K13-868、R1156]^[82-84]、附加系 N9436B^[85],能促使小穗数、穗粒数、分蘖数增加以及穗增大。在小麦-滨麦外源染色体中,衍生系[(2N=42+14L.m)M47、(2N=42+12L.m)M42、(2N=42+6L.m)M51]^[86]、双二体附加系 M11003-4-4-1-1^[87]、二体代换系 M11003-3-1-15-8 和 10DM57^[88-89]、异代换系 10DM50 等^[90],表现出了多小花、长穗长、多穗数、单株穗数高、多穗粒数、千粒质量增加等优良性状。Monneveux 等研究表明小麦-长穗偃麦草 7DL.7Ag 易位系与粮食产量和粒数增加有关^[91]。李文静等在小麦-中间偃麦草稳定的小片段易位系 08-738 中发现多小穗基因,并确定 SSR 标记 xefd141 可以特异地识别该片段^[92]。Qi 等在小麦-百萨偃麦草中 T2JS-2BS·2BL 易位系中发现了其长穗长、多穗粒数、多可育穗数和单株产量高的优异基因,并通过标记在 2B 染色体 binC-2BS1-0.53 内绘制了易位断点^[93]。尽管已经创制了大量的具有优良产量性状的小麦-近缘种异染色体系,但是直接用于小麦育种和生产的小麦-近缘种染色体系比例很低。

5 讨论与展望

小麦遗传多样性狭窄,不利于小麦品种的改良,尽管许多近缘种在小麦基因组背景下表现出了优良的产量性状,但目前大部分研究只能确定在外源染色体上存在与产量相关性状的基因,鲜有对外源染色体中产量相关性状基因的定位以及对特定

的产量性状基因进行挖掘和鉴定的报道。小麦近缘种中抗病基因已命名超过 100 个,相比之下产量相关基因研究相对落后^[94]。

小麦的近缘种属中含有大量可以用于小麦产量性状改良的优异基因,小麦遗传背景下外源染色体的识别与鉴定是利用近缘种中外源染色体携带优异基因的重要步骤,而开发小麦-近缘种染色体系并确定其染色体构成是优良基因渗入小麦的关键步骤。然而,小麦基因组结构复杂性和序列冗余性,对小麦与其野生近缘种的种间系统发育及全基因组变异的机制研究尚浅,缺乏野生作物亲缘的遗传关系和分子标记信息以及足够的标记物,用传统细胞学方法很难识别染色体的小片段易位,尤其是插入和基因渗入,造成小麦是否含近缘种优异基因的检测困难,严重制约了外源优异基因在小麦生产中的应用^[95-97]。

基于本文对小麦近缘种中产量相关性状的利用研究分析,在今后的研究中可以考虑从以下 4 个方面进行延伸:一是继续挖掘野生近缘种中染色体携带的优异基因,进一步明确外源染色体片段携带的优异基因的类型;二是对携带相关优异基因的染色体进行染色体区段定位,并确定相关基因分布的染色体区段;三是对相关优异基因的定位,开发紧密连锁的分子标记,确定基因的具体位置及其序列;四是加强对外源染色体的识别与鉴定,能高效快速地鉴别出稳定遗传并在小麦背景下表达的优异基因。期望通过本文的分析能对今后小麦野生近缘种的研究与应用提供一定的参考,利用小麦近缘种解决小麦遗传基础狭隘的瓶颈,扩大小麦遗传基础,丰富小麦遗传多样性,为改良优异性状的小麦品种提供理论依据。

参考文献:

- [1] Shewry P R, Hey S J. The contribution of wheat to human diet and health[J]. Food and Energy Security, 2015, 4(3): 178-202.
- [2] 许娜丽,余慧霞,姚明明,等. 基于 SSR 和 SRAP 标记小麦资源遗传多样性及农艺性状分析[J]. 中国农业科技导报, 2023, 25(3): 30-46.
- [3] Juliana P, Poland J, Huerta-Espino J, et al. Improving grain yield, stress resilience and quality of bread wheat using large-scale genomics[J]. Nature Genetics, 2019, 51(10): 1530-1539.
- [4] Brozynska M, Furtado A, Henry R J. Genomics of crop wild relatives: expanding the gene pool for crop improvement [J]. Plant Biotechnology Journal, 2016, 14(4): 1070-1085.
- [5] Chen H X, Han H M, Li Q F, et al. Identification and genetic

- analysis of multiple P chromosomes of *Agropyron cristatum* in the background of common wheat[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2018,17(8):1697-1705.
- [6] 刘登才,李光蓉,杨足君. 山羊草(*Aegilops*)物种作母本与小麦远缘杂交的评价[J]. *植物遗传资源科学*,2001,2(1):1-5.
- [7] 李立会,杨欣明,李秀全,等. 中国小麦野生近缘植物的研究与利用[J]. *中国农业科技导报*,2000,2(6):73-76.
- [8] Bevan M W, Uauy C, Wulff B B H, et al. Genomic innovation for crop improvement[J]. *Nature*,2017,543(7645):346-354.
- [9] 王新华,许娜丽,姚明明,等. 长穗偃麦草 LBD 基因家族的鉴定与进化分析[J]. *西北农业学报*,2022,31(2):202-216.
- [10] Govindaraj M, Vetriventhan M, Srinivasan M. Importance of genetic diversity assessment in crop plants and its recent advances: an overview of its analytical perspectives [J]. *Genetics Research International*,2015,2015:431487.
- [11] 郝晨阳,王兰芬,张学勇,等. 我国育成小麦品种的遗传多样性演变[J]. *中国科学(生命科学)*,2005,35(5):408-415.
- [12] 刘丽华,庞斌双,刘阳娜,等. 2009—2014年国家冬小麦区域试验品系的遗传多样性及群体结构分析[J]. *麦类作物学报*,2016,36(2):165-171.
- [13] 卢茂昂,彭小爱,张玲,等. 基于55K SNP芯片揭示小麦育种亲本遗传多样性[J]. *作物学报*,2023,49(6):1708-1714.
- [14] 程斌,张淑英,张明霞,等. 山东省近年育成小麦品种(系)的遗传多样性分析[J]. *山东农业科学*,2016,48(9):17-22.
- [15] 谢静敏,侯万伟,张小娟. 青海省小麦品种基于55K SNP芯片的遗传多样性分析[J]. *麦类作物学报*,2022,42(11):1343-1350.
- [16] 韩芳,亓佳佳,马守才,等. 黄淮麦区部分小麦品种(系)遗传多样性的SRAP分析[J]. *西北农业学报*,2014,23(12):60-67.
- [17] 宋晓朋,孔子明. 基于SNP标记解析黄淮麦区部分强筋品种的遗传多样性[J/OL]. *分子植物育种*,2023;1-8(2023-06-02)[2024-04-03]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230601.1355.004.html>.
- [18] 张一铎,胡立芹,张明,等. 405份CIMMYT引进小麦种质的遗传多样性分析[J]. *植物遗传资源学报*,2015,16(5):961-967.
- [19] 何中虎,夏先春,陈新民,等. 中国小麦育种进展与展望[J]. *作物学报*,2011,37(2):202-215.
- [20] 刘路平,朱传杰,简俊涛,等. 黄淮麦区小麦新品种(系)的遗传多样性分析[J]. *麦类作物学报*,2013,33(6):1128-1133.
- [21] 杜丽媛,刘伟华,杨欣明,等. 小麦-冰草新种质普冰2011姊妹系的育种效应分析[J]. *植物遗传资源学报*,2016,17(3):395-403.
- [22] Rahmatov M, Rouse M N, Nirmala J, et al. A new 2DS·2RL Robertsonian translocation transfers stem rust resistance gene *Sr59* into wheat[J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2016,129(7):1383-1392.
- [23] 蒲艳艳,宫永超,李娜娜,等. 中国小麦作物遗传多样性研究进展[J]. *中国农学通报*,2016,32(30):7-13.
- [24] Shearman V J, Sylvester-Bradley R, Scott R K, et al. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK[J]. *Crop Science*,2005,45(1):175-185.
- [25] 张会芳,张建红,刘海礁,等. 近20年黄淮冬麦区南片小麦种质性状演变及其育种价值评价[J]. *中国农业科技导报*,2023,25(11):28-41.
- [26] Riehl S, Zeidi M, Conard N J. Emergence of agriculture in the foothills of the Zagros Mountains of Iran[J]. *Science*,2013,341(6141):65-67.
- [27] Curtis T, Halford N G. Food security: the challenge of increasing wheat yield and the importance of not compromising food safety[J]. *Annals of Applied Biology*,2014,164(3):354-372.
- [28] Caldwell K S, Russell J, Langridge P, et al. Extreme population-dependent linkage disequilibrium detected in an inbreeding plant species, *Hordeum vulgare*[J]. *Genetics*,2006,172(1):557-567.
- [29] Kilian B, Özkan H, Kohl J, et al. Haplotype structure at seven barley genes: relevance to gene pool bottlenecks, phylogeny of ear type and site of barley domestication[J]. *Molecular Genetics and Genomics*,2006,276(3):230-241.
- [30] Haudry A, Cenci A, Ravel C, et al. Grinding up wheat: a massive loss of nucleotide diversity since domestication [J]. *Molecular Biology and Evolution*,2007,24(7):1506-1517.
- [31] Akhunov E D, Akhunova A R, Anderson O D, et al. Nucleotide diversity maps reveal variation in diversity among wheat genomes and chromosomes[J]. *BMC Genomics*,2010,11:702.
- [32] Gao L F, Zhao G Y, Huang D W, et al. Candidate loci involved in domestication and improvement detected by a published 90K wheat SNP array[J]. *Scientific Reports*,2017,7:44530.
- [33] Zamir D. Improving plant breeding with exotic genetic libraries[J]. *Nature Reviews. Genetics*,2001,2(12):983-989.
- [34] Rieseberg L H, Widmer A, Arntz A M, et al. Directional selection is the primary cause of phenotypic diversification[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,2002,99(19):12242-12245.
- [35] 张学勇,童依平,游光霞,等. 选择牵连效应分析:发掘重要基因的新思路[J]. *中国农业科学*,2006,39(8):1526-1535.
- [36] Liu S W, Xia G M. The place of asymmetric somatic hybridization in wheat breeding[J]. *Plant Cell Reports*,2014,33(4):595-603.
- [37] Tanksley S D, McCouch S R. Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild[J]. *Science*,1997,277(5329):1063-1066.
- [38] Zhang X Y, Li C W, Wang L F, et al. An estimation of the minimum number of SSR alleles needed to reveal genetic relationships in wheat varieties. I. Information from large-scale planted varieties and cornerstone breeding parents in Chinese wheat improvement and production[J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2002,106(1):112-117.
- [39] Said M, Hřibová E, Danilova T V, et al. The *Agropyron cristatum* karyotype, chromosome structure and cross-genome homoeology as revealed by fluorescence *in situ* hybridization with tandem repeats and wheat single-gene probes [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2018,131(10):2213-2227.
- [40] Faris J D, Xu S S, Cai X W, et al. Molecular and cytogenetic

- characterization of a durum wheat - *Aegilops speltoides* chromosome translocation conferring resistance to stem rust [J]. Chromosome Research, 2008, 16(8): 1097 - 1105.
- [41] Lu Y Q, Yao M M, Zhang J P, et al. Genetic analysis of a novel broad - spectrum powdery mildew resistance gene from the wheat - *Agropyron cristatum* introgression line Pubing 74 [J]. Planta, 2016, 244(3): 713 - 723.
- [42] Wu M, Zhang J P, Wang J C, et al. Cloning and characterization of repetitive sequences and development of SCAR markers specific for the P genome of *Agropyron cristatum* [J]. Euphytica, 2010, 172(3): 363 - 372.
- [43] Niu Z X, Klindworth D L, Friesen T L, et al. Targeted introgression of a wheat stem rust resistance gene by DNA marker - assisted chromosome engineering [J]. Genetics, 2011, 187(4): 1011 - 1021.
- [44] Du P, Zhuang L F, Wang Y Z, et al. Development of oligonucleotides and multiplex probes for quick and accurate identification of wheat and *Thinopyrum bessarabicum* chromosomes [J]. Genome, 2017, 60(2): 93 - 103.
- [45] Xiao Z Q, Tang S Y, Qiu L, et al. Oligonucleotides and ND - FISH displaying different arrangements of tandem repeats and identification of *Dasyphyrum villosum* chromosomes in wheat backgrounds [J]. Molecules, 2017, 22(6): 973.
- [46] Bie T D, Zhao R H, Jiang Z N, et al. Efficient marker - assisted screening of structural changes involving *Haynaldia villosa* chromosome 6V using a double - distal - marker strategy [J]. Molecular Breeding, 2015, 35(1): 34.
- [47] Tang Z X, Yang Z J, Fu S L. Oligonucleotides replacing the roles of repetitive sequences pAs1, pSc_{119.2}, pTa - 535, pTa71, CCS1, and pAWRC.1 for FISH analysis [J]. Journal of Applied Genetics, 2014, 55(3): 313 - 318.
- [48] Fu S L, Lv 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]. Journal of Genetics and Genomics, 2012, 39(2): 103 - 110.
- [49] Qin X L, Zhang F X, Liu C, et al. Wheat yield improvements in China: past trends and future directions [J]. Field Crops Research, 2015, 177: 117 - 124.
- [50] Pan C L, Li Q F, Lu Y Q, et al. Chromosomal localization of genes conferring desirable agronomic traits from *Agropyron cristatum* chromosome 1P [J]. PLoS One, 2017, 12(4): e0175265.
- [51] 王晓光, 杨国辉, 郭勇, 等. 利用电离辐照创造小麦 - 冰草异源多粒新种质的初步研究 [J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(3): 288 - 292.
- [52] Wu J, Yang X M, Wang H, et al. The introgression of chromosome 6P specifying for increased numbers of florets and kernels from *Agropyron cristatum* into wheat [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 114(1): 13 - 20.
- [53] Li Q F, Lu Y Q, Pan C L, et al. Chromosomal localization of genes conferring desirable agronomic traits from wheat - *Agropyron cristatum* disomic addition line 5113 [J]. PLoS One, 2016, 11(11): e0165957.
- [54] Han H M, Liu W H, Lu Y Q, et al. Isolation and application of P genome - specific DNA sequences of *Agropyron Gaertn.* in Triticeae [J]. Planta, 2017, 245(2): 425 - 437.
- [55] Ye X L, Lu Y Q, Liu W H, et al. The effects of chromosome 6P on fertile tiller number of wheat as revealed in wheat - *Agropyron cristatum* chromosome 5A/6P translocation lines [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2015, 128(5): 797 - 811.
- [56] Song L Q, Lu Y Q, Zhang J P, et al. Cytological and molecular analysis of wheat - *Agropyron cristatum* translocation lines with 6P chromosome fragments conferring superior agronomic traits in common wheat [J]. Genome, 2016, 59(10): 840 - 850.
- [57] Luan Y, Wang X G, Liu W H, et al. Production and identification of wheat - *Agropyron cristatum* 6P translocation lines [J]. Planta, 2010, 232(2): 501 - 510.
- [58] Zhang J, Ma H H, Zhang J P, et al. Molecular cytogenetic characterization of an *Agropyron cristatum* 6PL chromosome segment conferring superior kernel traits in wheat [J]. Euphytica, 2018, 214(11): 198.
- [59] Zhang Z, Han H M, Liu W H, et al. Deletion mapping and verification of an enhanced - grain number per spike locus from the 6PL chromosome arm of *Agropyron cristatum* in common wheat [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2019, 132(10): 2815 - 2827.
- [60] 黄琛, 张锦鹏, 刘伟华, 等. 普通小麦 - 冰草 6P 染色体中间插入易位系的鉴定 [J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(4): 606 - 611.
- [61] Zhang J, Zhang J P, Liu W H, et al. Introgression of *Agropyron cristatum* 6P chromosome segment into common wheat for enhanced thousand - grain weight and spike length [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2015, 128(9): 1827 - 1837.
- [62] 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 - 864.
- [63] Chen D, Zhang J P, Wang J S, et al. Inheritance and availability of high grain number per spike in two wheat germplasm lines [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2012, 11(9): 1409 - 1416.
- [64] 卢翔, 张锦鹏, 王化俊, 等. 小麦 - 冰草衍生后代 3558 - 2 穗部相关性状的遗传分析和 QTL 定位 [J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(1): 86 - 91.
- [65] Lu M J, Lu Y Q, Li H H, et al. Transferring desirable genes from *Agropyron cristatum* 7P chromosome into common wheat [J]. PLoS One, 2016, 11(7): e0159577.
- [66] 韩颜超, 王长有, 陈春环, 等. 普通小麦 - 华山新麦草 1Ns 二体异附加系的分子细胞遗传学研究 [J]. 麦类作物学报, 2015, 35(8): 1044 - 1049.
- [67] 王秀娟, 陈新宏, 庞玉辉, 等. 小麦 - 华山新麦草异代换系 DH2322 的分子细胞遗传学鉴定 [J]. 作物学报, 2015, 41(2): 207 - 213.
- [68] Du W L, Wang J, Wang L M, et al. Molecular characterization of a wheat - *Psathyrostachys huashanica* Keng 2Ns disomic addition line with resistance to stripe rust [J]. Molecular Genetics and

- Genomics, 2014, 289(5): 735–743.
- [69] 张德时, 王斯文, 王长有, 等. 小麦-华山新麦草异附加系的细胞遗传学和分子标记辅助鉴定[J]. 麦类作物学报, 2020, 40(1): 12–20.
- [70] Du W L, Wang J, Lu M, et al. Characterization of a wheat - *Psathyrostachys huashanica* Keng 4Ns disomic addition line for enhanced tiller numbers and stripe rust resistance [J]. Planta, 2014, 239(1): 97–105.
- [71] Liu Y X, Huang S H, Han J, et al. Development and molecular cytogenetic identification of a new wheat - *Psathyrostachys huashanica* Keng translocation line resistant to powdery mildew[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 689502.
- [72] Du W L, Wang J, Lu M, et al. Molecular cytogenetic identification of a wheat - *Psathyrostachys huashanica* Keng 5Ns disomic addition line with stripe rust resistance [J]. Molecular Breeding, 2013, 31(4): 879–888.
- [73] Li J C, Zhao L, Cheng X N, et al. Molecular cytogenetic characterization of a novel wheat - *Psathyrostachys huashanica* Keng T3DS - 5NsL · 5NsS and T5DL - 3DS · 3DL dual translocation line with powdery mildew resistance [J]. BMC Plant Biology, 2020, 20(1): 163.
- [74] Du W L, Wang J, Pang Y H, et al. Isolation and characterization of a *Psathyrostachys huashanica* Keng 6Ns chromosome addition in common wheat [J]. PLoS One, 2013, 8(1): e53921.
- [75] Wang L M, Liu Y, Du W L, et al. Anatomy and cytogenetic identification of a wheat - *Psathyrostachys huashanica* Keng line with early maturation [J]. PLoS One, 2015, 10(10): e0131841.
- [76] Du W L, Wang J, Wang L M, et al. Development and characterization of a *Psathyrostachys huashanica* Keng 7Ns chromosome addition line with leaf rust resistance [J]. PLoS One, 2013, 8(8): e70879.
- [77] Kang H Y, Zhang Z J, Xu L L, et al. Characterization of wheat - *Psathyrostachys huashanica* small segment translocation line with enhanced kernels per spike and stripe rust resistance [J]. Genome, 2016, 59(4): 221–229.
- [78] Li G R, Zhao J M, Li D H, et al. A novel wheat - *Dasyphyrum breviaristatum* substitution line with stripe rust resistance [J]. Cytogenetic and Genome Research, 2014, 143(4): 280–287.
- [79] Zhang R Q, Hou F, Feng Y G, et al. Characterization of a *Triticum aestivum* - *Dasyphyrum villosum* T2VS · 2DL translocation line expressing a longer spike and more kernels traits [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2015, 128(12): 2415–2425.
- [80] Wang H J, Yu Z H, Li B, et al. Characterization of new wheat - *Dasyphyrum breviaristatum* introgression lines with superior gene(s) for spike length and stripe rust resistance [J]. Cytogenetic and Genome Research, 2018, 156(2): 117–125.
- [81] Liu C, Qi L L, Liu W X, et al. Development of a set of compensating *Triticum aestivum* - *Dasyphyrum villosum* Robertsonian translocation lines [J]. Genome, 2011, 54(10): 836–844.
- [82] 杜万里, 武军, 赵继新, 等. 小麦-黑麦大穗型衍生后代的分子细胞学鉴定 [J]. 麦类作物学报, 2009, 29(4): 565–570.
- [83] Qi W L, Tang Y, Zhu W, et al. Molecular cytogenetic characterization of a new wheat - rye 1BL · 1RS translocation line expressing superior stripe rust resistance and enhanced grain yield [J]. Planta, 2016, 244(2): 405–416.
- [84] 罗巧玲, 郑琪, 许云峰, 等. 390 份小麦-黑麦种质材料主要农艺性状分析及优异材料的 GISH 与 FISH 鉴定 [J]. 作物学报, 2014, 40(8): 1331–1339.
- [85] Yang W J, Wang C Y, Chen C H, et al. Molecular cytogenetic identification of a wheat - rye 1R addition line with multiple spikelets and resistance to powdery mildew [J]. Genome, 2016, 59(4): 277–288.
- [86] 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): 583–591.
- [87] Zhang A C, Li W Y, Wang C Y, et al. Molecular cytogenetics identification of a wheat - *Leymus mollis* double disomic addition line with stripe rust resistance [J]. Genome, 2017, 60(5): 375–383.
- [88] 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.
- [89] 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): 205–214.
- [90] 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 *Tritileymus* × *Triticum durum* [J]. Genetics and Molecular Research, 2014, 13(2): 3903–3913.
- [91] Monneveux P, Reynolds M P, Aguilar J G, et al. Effects of the 7DL. 7Ag translocation from *Lophopyrum elongatum* on wheat yield and related morphophysiological traits under different environments [J]. Plant Breeding, 2003, 122(5): 379–384.
- [92] 李文静, 葛群, 王仙, 等. 普通小麦-中间偃麦草易位系 08-738 的鉴定 [J]. 麦类作物学报, 2014, 34(4): 443–448.
- [93] Qi Z J, Du P, Qian B L, et al. Characterization of a wheat - *Thinopyrum bessarabicum* (T2JS - 2BS · 2BL) translocation line [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 121(3): 589–597.
- [94] 刘成, 韩冉, 汪晓璐, 等. 小麦远缘杂交现状、抗病基因转移及利用研究进展 [J]. 中国农业科学, 2020, 53(7): 1287–1308.
- [95] Zhou S H, Yan B Q, Li F, et al. RNA - Seq analysis provides the first insights into the phylogenetic relationship and interspecific variation between *Agropyron cristatum* and wheat [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1644.
- [96] Tiwari V K, Wang S C, Sehgal S, et al. SNP Discovery for mapping alien introgressions in wheat [J]. BMC Genomics, 2014, 15: 273.
- [97] Pu J, Wang Q, Shen Y F, et al. Physical mapping of chromosome 4J of *Thinopyrum bessarabicum* using gamma radiation - induced aberrations [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2015, 128(7): 1319–1328.