

评述与展望

Review and Progress

小麦-黑麦 1BL/1RS 易位系在小麦遗传改良中的应用现状及前景分析

张丽^{1,2}, 张怀渝^{1,2}, 任正隆¹, 罗培高^{1*}

1. 四川农业大学植物遗传和育种省级重点实验室, 雅安, 625014

2. 四川农业大学生命科学与理学院, 雅安, 625014

* 通讯作者: lpg052000@yahoo.com.cn; 作者

分子植物育种, 2010年, 第8卷, 第14篇 DOI: 10.5376/mpb.cn.2010.08.0014

收稿日期: 2010年09月16日

接受日期: 2010年11月02日

发表日期: 2010年12月27日

这是一篇开放获取的论文, 其论文发布和传播接受《Creative Commons Attribution License》所有条款。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许和同意第三方无条件的使用、传播以及任何媒介的复制或再制作。

建议的最佳引用格式:

张丽等, 2010, 小麦-黑麦 1BL/1RS 易位系在小麦遗传改良中的应用现状及前景分析, 分子植物育种 Vol.8 No.14 (DOI: 10.5376/mpb.cn.2010.08.0014)

摘要 小麦-黑麦 1BL/1RS 易位染色体在小麦遗传改良中起着十分重要的作用, 其主要原因是 1RS 上有许多重要的功能基因, 如条锈病、叶锈病、秆锈病和白粉病抗性基因, 因而表现出抗病性以及其它优良的农艺性状。然而, 当 1BS 被 1RS 替换后, 易造成编码低分子量(LMW)麦谷蛋白的 *Glu-3* 位点和编码 γ -醇溶蛋白、 w -醇溶蛋白的 *Gli-1* 位点缺失, 同时也导入编码 γ -黑麦碱、 w -黑麦碱的 *Sec-1* 位点, 从而导致小麦加工品质的下降。因此, 在小麦遗传改良过程中, 既要保持 1BL/1RS 易位系良好的抗病特性和高产特性, 又能同时也需要降低易位系带来小麦加工品质。本文主要介绍 1BL/1RS 的特征、来源、分布、检测方法以及在育种方面的应用, 探讨小麦育种中如何进一步利用该易位染色体进行小麦遗传改良。

关键词 小麦; 1BL/1RS; 易位染色体; 遗传改良; 抗病性; 品质

The Progress and Prospect of 1BL/RS Translocation Line in Wheat Genetic Improvement

Zhang Li^{1,2}, Zhang Huaiyu^{1,2}, Ren Zhenglong¹, Luo Peigao^{1*}

1. State Key Laboratory of Plant Breeding and Genetics, Sichuan Agricultural University, Ya'an, 625014

2. College of Life and Science Sichuan Agricultural University, Ya'an, 625014

* Corresponding author, lpg052000@yahoo.com.cn; Authors

Abstract Wheat-rye 1BL/1RS translocated chromosome plays an important role in wheat improvement for both disease resistance and yield potential, which harbored many resistance genes including for stripe rust, brown rust, stem rust and powdery mildew. In addition, it also exhibits some good agronomic traits. On the other hand, the translocation would reduced the quality of wheat grains because of the loss of *Glu-3* loci coding LMW-GS and *Gli-1* loci coding both γ -Gliadin and w -Gliadin, accompanying the insertion of *Sec-1* loci coding both γ -Secalin and w -Secalin. Therefore, to enhance the quality and maintain the disease resistance is the effective measurement in wheat genetic improvement with 1BL/1RS translocated chromosome. Here, the characterization, origin, and identification methods of 1BL/1RS translocation were summarized, and this would afford some suggestion for applying the translocation in wheat breeding program in the future.

Keywords Wheat; 1BL/1RS translocated chromosome; Genetic improvement; Disease resistance, Quality

研究背景

通过染色体易位将近缘种属的有益基因导入目标作物是作物遗传改良最有效的途径之一。在小麦 (*Triticum aestivum* L.) 遗传改良中, 黑麦基因是小麦作物育种中最为常见的重要近缘基因资源, 尤其以黑麦 (*Secale cereale* L.) 1R 染色体短臂 (1RS) 应用最为广泛。该染色体臂上有许多优良基因, 如条锈病、叶锈病、秆锈病和白粉病等抗性基因。研究表明,

1RS 通常能够替换小麦染色体 1B、1A 或 1D 的短臂与其长臂 (1BL、1AL、1DL), 组成易位染色体 (Clarck et al., 1996)。其中 1BL/1RS 易位系最具丰产性和适应性, 因而在全世界得到了广泛的推广和应用 (Villareal et al., 1994; Carver and Rayburn, 1994; Moreno et al., 1995)。目前, 全世界已有数百个小麦品种含有 1BL/1RS 易位染色体, 播种面积在 5 亿 hm² 以上 (Moreno et al., 1995)。上世纪 90 年代育成的小麦新品种中, 50%

以上含有该易位染色体,在中国含有1BL/1RS易位染色体品种的比例则更高(Rabinovich, 1998)。然而,1BL/1RS易位系通常有面团粘性增大、面筋强度减弱和面团体积减小等负面效应,从而降低小麦的加工品质。保持1BL/1RS易位系小麦原有的优良性状的同时,降低易位系带来的负面影响将是育种学家们未来努力的方向。本文将在总结1BL/1RS易位系的来源、遗传效应、检测方法等基础上,结合本实验室的研究,探讨在小麦遗传育种中如何进一步改良1BL/1RS易位染色体,为利用该易位染色体培育高产、抗病、优质小麦新品种开辟新的途径。

1 1BL/1RS的来源

自Katterman (1937)、O' Mara (1947)以及Riley等(1958)报道自发性小麦-黑麦置换系5R (5A)后,世界各地陆续发现了数百个小麦-黑麦1R (1B)置换系和1BL/1RS易位系品种。总体上,小麦-黑麦1BL/1RS易位系的来源主要有三个。其中两个是德国谷物育种家选育的Salzmunde (6x)和Zorba (6x)代换系(Rabinovich 1998)。Schlegel和Korozun (1997)利用分子探针标记方法,证明Salzmunde和Zorba中的黑麦亲本都是cv.Petkus (2x)。因此,一些学者也将这类德国易位系视为统一的来源,迄今世界上大部分的1BL/1RS小麦品种都可以追溯到Salzmunde或Zorba代换系(Moonen et al., 1984)。另外一个起源是来自日本的八倍体小黑麦Salmon (8x),由于其农艺性状差,Salmon并没有得到广泛应用(周阳等,2004)。上世纪80年代初至90年代,我国小麦育种工作者利用洛类及其衍生系育成并推广了大批具有优良农艺性状的1BL/1RS易位系品种,并在生产上发挥了巨大作用(任燕等,2006)。同时,为了丰富1BL/1RS易位系的遗传基础,任正隆等利用欧洲的黑麦材料通过单体附加培育了大批新的1BL/1RS易位系(任正隆和张怀琼,1997),在这些新的易位系中发现了一些新的抗病基因以及其它的一些优良性状,如条锈病抗性新基因YrCN17 (Ren et al., 2009; Luo et al., 2008a)、白粉病抗性新基因PmCN17 (Ren et al., 2009)、赤霉病抗性以及延缓叶片衰老等特性(Luo et al., 2008b)。在此基础上,任正隆等利用这些易位系选育出几个延缓叶片衰老的新型小麦品种,如川农12、川农17和川农18等,这些品种在我国西南地区得到大面积

推广和应用(任正隆等,2003a;任正隆等,2003b)。

2 1BL/1RS易位引起的遗传效应

1BL/1RS易位系优良的抗病性使其在育种上得到了广泛的关注。1RS上存在许多抗病基因(Mirosław and Jerzy, 2004),如Petkus黑麦1RS上条锈病、叶锈病、秆锈病和白粉病抗性基因Yr9、Lr26、Sr31、Pm8 (Heun and Friebe, 1990; Singh et al., 1990),这些抗性基因在小麦育种中曾被广泛的利用。随着病原菌新生理小种的产生,这些基因的抗性逐渐丧失,如Yr9和Pm8的抗性丧失,曾经导致了我国条锈病和白粉病大面积流行(Tang et al., 2008)。为了丰富易位系的抗病遗传基础,我国育种工作者培育了一批新的1BL/1RS易位系,这些材料含有新的条锈病抗性基因YrCN17、YrR212和白粉病抗性基因PmCN17 (Ren et al., 2009; Luo et al., 2008a; 任正隆等,2003a)。

1BL/1RS易位系在一定程度上能提高小麦的产量、千粒重以及生物量(Lelley et al., 2004; McKendry et al., 1996; William and Mujeeb-Kazi, 1993; Schlegel and Meinel, 1994)。然而,这种效应与1RS的来源、遗传背景和外界环境有着密切的关系(Shewry et al., 1986; Richard et al., 2008)。一些研究发现,1BL/1RS易位系在某些遗传背景下能延长叶片的有效光合时间,延缓小麦叶片衰老的起始进程,从而提高小麦产量(Luo et al., 2006)。此外,另有研究表明该易位系还具有矮秆、抗旱和耐逆境等优良特性(Martin et al., 2001; Kumlay et al., 2003; Kim et al., 2004)。

1BL/1RS易位染色体会导致雄性不育。由于1RS上有控制孤雌生殖的Ptg基因,该基因与细胞质互作,使得多数异质1BL/1RS不育,甚至其F₁也能产生一定频率的单倍体(任燕等,2006)。进一步研究表明,产生单倍体的频率主要取决于1RS取代1BS的片段大小以及异源细胞质的育性(张改生等,1996)。这些研究在单倍体育种中有着重要作用。

1RS导致小麦籽粒加工品质下降在一定程度上限制了1BL/1RS易位系在小麦育种中广泛应用。由于1BS上编码γ-醇溶蛋白、ω-醇溶蛋白的Gli-1位点以及编码低分子量谷蛋白亚基的Glu-3位点被1RS编码γ-黑麦碱和ω-黑麦碱的Sec-1位点取代(Shewry et al., 1986),导致1BL/1RS易位系中谷蛋白聚合物含量

下降, 面粉的粘性增加, 强度降低、伸展性和弹性降低, 从而导致面粉烘烤和蒸煮品质下降(Wieser et al., 2000; Payne et al., 1987; Schwarzlaff et al., 2001)。

3 1BL/1RS易位系的鉴定

快速准确的鉴定1BL/1RS易位将加速该易位染色体在生产中应用。1BL/1RS易位的鉴定方法按照鉴定的手段不同可分为生化鉴定、细胞学鉴定和分子生物学鉴定三大类。

贮藏蛋白分析法(晏本菊等, 2005)和同功酶法(Muller and Vahl, 1986)是鉴定1BL/1RS易位常见的生化方法。贮藏蛋白分析法是以小麦-黑麦1BL/1RS胚乳蛋白中 ω -黑麦碱和 γ -黑麦碱的存在以及低分子量谷蛋白亚基和醇溶蛋白的缺失作为依据, 利用聚丙烯酰胺凝胶电泳(PAGE)有效分离黑麦碱、谷蛋白和醇溶蛋白(晏本菊等, 2005)。酸性聚丙烯酰胺凝胶电泳(Acid-PAGE)可以分离低分子量黑麦碱和醇溶蛋白, 而十二烷基磺酸钠聚丙烯酰胺凝胶电泳(SDS-PAGE)则在Acid-PAGE的基础上能进一步使黑麦碱与谷蛋白亚基分离(Marchylo et al., 1986; 芦静等, 2009)。除了凝胶电泳技术外, 近年来对贮藏蛋白的鉴定分析还可以用高效液相色谱(HPLC)(Andrews et al., 1996; Wiley et al., 1995)、单克隆抗体酶联免疫(MABS)(Howes et al., 1989; Lookhart et al., 1991)和酶联二抗(ELISA)(Mantzaris et al., 1990; Vesterberg, 1993)等技术手段来实现。1993年, Vexterberg利用磷酸葡萄糖异构酶作为1RS的鉴定标记, 从此同功酶法被应用于鉴定1BL/1RS易位。刘建军等还利用揉面图谱来鉴定1BL/1RS易位(刘建军等, 2009)。同时研究表明, 除高效液相色谱技术外, 其余的技术都能够很好的区别1AL/1RS、1BL/1RS和1DL/1RS易位类型。

细胞学手段是鉴定1BL/1RS易位系最经典的方法。正常的1BS含有随体和次缢痕, 而1RS上的随体和次缢痕在小麦背景不显现(Williamm and Michael, 1999; Berzonsky et al., 1991)。这种差异在细胞水平上通常用来作鉴定1BL/1RS易位系的依据(Zeller, 1973; Mujeeb and Miranda, 1985)。如基于普通小麦和黑麦染色体上异染色质的分布差异发展起来的C-带和N-带技术, 被广泛用于该易位系的鉴定与筛选(Gill

and Kimber, 1977; Sharma and Sharmab, 1980)。20世纪80年代末, 有学者开始利用基因组原位杂交(GISH)和荧光原位杂交(FISH)来检测1BL/1RS易位染色体(Lapitan et al., 1986; Schwarzacher et al., 1992)。近年来, 流动细胞计数也用来初步鉴定1R的存在(Schwarzacher et al., 1992)。这些方法中, 除C-带分析外, 其它的方法只能确定1RS是否完整进入小麦染色体组, 而不能有效地区分是1BI/1RS、1AL/1RS和1DL/1RS易位。尽管C-带分析对整条或大片段易位特别有效, 但对小片段易位却无能为力。而基因组原位杂交不仅可以检测易位片段大小, 而且能清楚地显现易位点的确切位点。

分子标记已广泛的应用于1BL/1RS易位系的鉴定与筛选。分子标记是以DNA多态性与形状间的紧密连锁关系为基础的遗传标记, 直接在DNA分子水平上检测染色体组成, 所以更加精细和准确。小麦-黑麦1BL/1RS易位系由于黑麦1RS取代小麦1BS导致易位系小麦1B染色体上插入大量的黑麦DNA片段, 这是分子标记检测的理论基础。迄今为止, 检测外源遗传物质的分子标记可分为以下四类: (一)是基于DNA-DNA杂交的DNA标记, 如限制性片段多态性(RFLP)标记(Rogowshy et al., 1993), 利用限制性内切酶酶解以及凝胶电泳分离不同生物体的DNA分子, 在即用特异的DNA探针与之杂交, 通过显色技术揭示DNA分子的多态性; (二)是基于PCR的DNA标记, 例如随机扩增多态性DNA(RAPD)、简单重复序列(SSR)标记(Roder et al., 1998)和序列标签位点(STS)标记(Froidmont, 1998), 通过随机引物RCR或特异引物PCR扩增DNA片段, 后用电泳技术检测DNA分子的多态性; (三)是基于PCR与RFLP结合的分子标记, 如扩增片段长度多态性(AFLP); (四)是基于单核苷酸多态(SNP)标记, 它可以检测染色体上单核苷酸水平的多态性。这些分子标记为大批量的快速筛选1BL/1RS提供了重要的方法和手段, 它不仅检测出黑麦的来源、含量更能清楚的显示易位的位点。

4 1BL/1RS易位系的改良

1BL/1RS易位在生产应用中最主要的问题是对加工品质的负面影响。如何改良1BL/1RS易位加工品质是当前研究1BL/1RS的热点也是难点。

遗传和育种学家通过多年的努力, 在改善1BL/1RS易位系品质取得了一定的成效。许多研究表明, 1RS对品质的负面影响的幅度、速度与遗传背景有关(Martin et al., 2001), 所以在育种上可以通过选择优良的亲本来降低对品质的负面影响。Baenziger等(1992)发现小麦品种“Rawhide”与1BL/1RS易位系杂交, 既能维持其高产、优良抗性等性状, 同时也保证了小麦加工品质。其次, 提高HMW谷蛋白亚基含量可以弥补易位系中LMW谷蛋白亚基减少, 于是也可以通过优化HMW谷蛋白亚基来改善易位系的加工品质(Levy et al., 1988)。上世纪80年代, 育成的易位系小麦“安麦一号”中被鉴定出含有高分子量谷蛋白亚基 5 ± 10 , 它对补偿加工品质起到一定作用, 能增强面团强度, 加大面包体积(杨春玲等, 2009)。此外, 1BL/1RS品种与非1RS品种混种栽培也能降低1RS对品质的影响(任燕等, 2006)。其实, 选择合适的育种程序对改良1BL/1RS易位系品质也很重要, 如果用一个1BL/1RS易位系与一个非1BL/1RS杂交, 期望易位片段50%直接传递给F1代, 75%传递给F2代。然而, F2代实际上只有50%-60%的信息传递率(杨春玲等, 2009)。这可能由于父本传递减少所致, 利用这一现象育种家们时常在1BL/1RS易位系与一个非1BL/1RS杂交早期借用一定检测手段选择含*Sec-1*基因易位片段丢失的优良易位材料。利用此方法欧洲学者已育成了Disponent、Branka等大量具有较好烘烤品质的易位系品种(Grayboach, 2001; Lukaszewski, 2000)。

染色体工程技术是目前解决1BL/1RS易位系加工品质最为常见的方法。通过染色体重组对1RS染色体臂进行改良, 即在保留1RS优良抗性和高产的基础上, 利用有利基因片段替换*Sec-1*。早在1986年, Koebner曾利用*Ph1*突变体使1RS、1DS发生重组产生二级重组体, 用*Gli-D1*位点取代了1RS上的*Sec-1*位点(Lukaszewski, 1993)。Adam通过同源重组法, 成功导入麦谷蛋白编码位点*Gli-B1/Gli-B3*和剔除黑麦碱编码位点*Sec-1* (Lukaszewski, 2000 and 2001)。最近, Lukaszewski (1993, 1997)利用着丝粒异常分离-融合同样也去除了*Sec-1*位点, 并在此基础上导入了小麦的*Gli-1*和*Glu-1*位点, 从根本上解决了加工品质的问题(Lukaszewski, 2006)。

基因工程是目前解决易位系小麦加工品质下降最直接、有效的手段。利用基因技术在剔除黑麦碱基因同时导入额外的HMW谷蛋白亚基基因的拷贝, 可使1BL/1RS易位小麦品质达到原有小麦的水平(任燕等, 2006)。由于黑麦碱基因的拷贝数较多, 利用反义RNA手段直接减少黑麦碱的产生的可能性不大(周阳等, 2004)。随着小麦表达序列标签(EST)计划启动, 以后利用基因工程改善1BL/1RS易位带来加工品质负面影响具有广阔的前景。

在改善1BL/1RS易位系加工品质的同时, 应注意提高易位系抗病和高产特性的遗传多样性。上世纪八九十年代以及本世纪初, 中国大面积推广的小麦品种中90%含洛类材料血缘, 这样使得抗源单一化(任燕等, 2006)。因此, 育种专家们应通过多种黑麦亲本选用, 培育出新的具有较好抗性的优良易位系(Luo et al., 2008a; Luo et al., 2008b)。

5 1BL/1RS易位系在小麦遗传改良中的应用前景及其对策

1RS许多优良的基因, 是小麦遗传改良的重要基因资源, 充分利用1RS的优良基因培育具有优良的农艺性状, 商品性状的优质小麦将是小麦遗传改良育种努力的方向之一。在全世界粮食紧缺的情况下, 高产仍将是育种学家们首要追求。因此, 利用不同来源的黑麦为亲本创制新的1BL/1RS易位系, 丰富该易位系高产的遗传基础, 是利用该易位系进行高产育种的重要手段。在高产同时, 由于黑麦亲本的多样性, 这对于选育具有新的持久抗病或者多抗的抗性基因提供丰富的物质基础。此外利用染色体易位在一定遗传背景下引起的延迟叶片衰老、高光效培育高产小麦品种也是对易位系产量进行改良的又一重要途径。在高产同时, 对于易位系加工品质的改良也备受育种家的关注。就其方法而言, 以染色体工程和基因手段为主, 育种和栽培措施为辅来降低或消除1BL/1RS易位对加工品质的负面影响。总体而言, 小麦-黑麦1BL/1RS易位系在小麦遗传改良方面具有广阔的前景。

作者贡献

张丽和罗培高本论文的选题以及构思者, 并参与论文初稿的写作; 张怀渝以及任正隆对文章的部分章节提供了又

建设性的意见。全体作者参与了论文的后期修改并都阅读并同意最终的文本。

致谢

本论文受国家自然科学基金(编号: 30971787); 霍英东高校青年教师基金(编号: 111030)的资助。作者四川农业大学植物遗传与育种省级重点实验室提供的科研平台。感谢两位匿名的同行评审人的评审建议和修改建议。

参考文献

- Andrews J.L., Blundell M.J., Skerritt J.H., 1996, Differentiation of wheat-rye translocation lines using antibody probes for *Gli-B1* and *Sec-1*, *J. Cereal Sci.*, 23(1): 61-72
- Baenziger P.S., Schmidt J.W., Peterson C.J., Johnson V.A., Mattern P.J., Nelson L.A., McVey D.V., Hatchett J.H., 1992. Registration of "Rawhide" wheat. *Crop Sci.*, 32:283
- Berzonsky W.A., Clements R.L., Lafever H.N., 1991, Identification of 'Amigo' and 'Kavkaz' translocations in Ohio soft red winter wheats (*Triticum aestivum* L.), *TAG*, 81(5): 629-634
- Carver B.F., Rayburn A.L., 1994, Comparison of related wheat stocks possessing 1B or 1RS.1BL chromosomes: Agronomic performance, *Crop Sci.*, 34(6): 1505-1510
- Clarck B.C., Mukai Y., 1996, Apples R. The *Sec-1* locus on the short arm of chromosome 1R of rye (*Secale cereale*), *Chromosoma*, 105(5): 269-275
- Froidmont D.D., 1998, A Co-dominant marker for the 1BL/1RS wheat-rye translocation via multiplex PCR, *J. Cereal Sci.*, 27(3): 229-232
- Gill B.S., Kimber G., 1977, Recognition of translocations and alien chromosome transfers in wheat by the geimsa C-banding technique, *Crop Sci.*, 17: 264-266
- Grayboach R.A., 2001, Uneasy Unions: Query effects of rye chromatin transfer to wheat, *J. Cereal Sci.*, 33(1): 3-16
- Heun M., Friebe B., 1990, Introgression of powdery mildew resistance from rye into wheat, *Phytopathology*, 80(3): 242-245
- Howes N.K., Lukow O.M., Dawood M.R., Bushuk W., 1989, Rapid detection of the 1BL/1RS chromosome translocation in hexaploid wheats by monoclonal antibodies, *J. Cereal Sci.*, 10(1): 1-4
- Kattermann G., 1937, Zur Cytologic halmberhaarter Stamme aus WEizenroggen bastardierung, *Zuchter*, 9: 196-199
- Kim W., Johnson J.W., Baenziger P.S., Lukaszewski A.J., 2004, Gaines CS. Agronomic effect of wheat-rye translocation carrying rye chromatin (1R) from different sources, *Crop Sci.*, 44(4): 1254-1258
- Kumlay A.M., Baenziger P.S., Gill K.S., Shelton D.R., Graybosch R.A., Lukaszewski A.J., Wesenberg D.M., 2003, Understanding the effect of rye chromatin in bread wheat, *Crop Sci.*, 43(5): 1643-1645
- Lapitan N.L.V., Sear R.G., Rayburn A.L., Gill B.S., 1986, Wheat-rye translocations. Detection of chromosome breakpoint by in situ hybridization with a biotin-labeled DNA probe, *J. Heredity*, 77(6): 415-419
- Lelley T., Eder C., Grausgruber H., 2004, Influence of 1BL.1RS wheat-rye chromosome translocation on genotype by environment interaction, *J. Cereal Sci.*, 39(3): 313-320
- Levy A.A., Galili G., Feldman M., 1988, Polymorphism and genetic control of high molecular weight glutenin subunits in wild tetraploid wheat *Triticum turadumvar dimecocoides*, *Heredity*, 61: 63-72
- Liu J.J., Xiao Y.G., Cheng D.G., Li H.S., Liu L., Song J.M., Liu A.F., Zhao Z.D., He Z.H., 2009, Identification of 1BL/1RS translocation based on mixograph parameters in common wheat, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 35(1): 79-86 (刘建军, 肖永贵, 程敦公, 李豪圣, 刘丽, 宋健民, 刘爱峰, 赵振东, 何中虎, 2009, 利用揉面特性鉴定小麦1BL/1RS易位系, *作物学报*, 35(1): 79-86)
- Lookhart G.L., Graybosch R., Peterson J., Lukaszewski A.J., 1991, Identification of wheat lines containing the 1BL/1RS translocation by high-performance liquid chromatography, *Cereal Chem*, 68(3): 312-316
- Lukaszewski A.J., 2001 Breeding behavior of the cytogenetically engineered wheat-rye translocation chromosomes 1RS.1BL, *Crop Sci*, 41(4): 1062-1065
- Lukaszewski A.J., 2006, Cytogenetically engineered rye chromosomes 1R to improve bread-making quality of Hexaploid Triticale, *Crop Sci.*, 46(5): 2183-2194
- Lukaszewski A.J., 1997, Further manipulation by centric misdivision of the 1RS.1BL translocation in wheat, *Euphytica*, 94(3): 257-261
- Lukaszewski A.J., 2000, Manipulation of the 1RS.1BL translocation in wheat by induced homoeologous recombination, *Crop Sci.*, 40(1): 216-225

- Lukaszewski A.J., 1993, Reconstruction of complete chromosomes 1B and 1R from the 1RS.1BL translocation of "Kavkaz" origin, *Genome*, 36(5): 821-824
- Luo P.G., Ren Z.L., Wu X.H., Zhang H.Y., Zhang H.Q., Feng J., 2006, Structural and biochemical mechanism responsible for the stay-green phenotype in common wheat, *Chin Sci. Bull.*, 51(21): 2595-2603
- Luo P.G., Zhang H.Y., Shu K. Hu X.Y., Zhang H.Q., Ren Z.L., 2008, The physiological genetic effects of 1BL/1RS translocated chromosome in "stay green" wheat cultivar CN17, *Can J. Plant Sci.*, 89(1): 1-10
- Luo P.G., Zhang H.Y., Shu K., Zhang H.Q., Ren Z.L., Luo H.Y., 2008, Diversity of Stripe rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *Tritici*) resistance in wheat with the wheat-rye 1BL/1RS chromosomal translocation, *Can J. Plant Pathol.*, 30(2): 254-259
- Mantzaris G., Rosenberg W.M.C., Jewell D.P., 1990, The immunology of coeliac disease, *Springer Semin. Immunopath.* 12 (2-3): 219-229
- Marchylo B.A., Handel K.A., Mellish V.J., 1989, Fast horizontal sodium dodecyl sulfate gradient polyacrylamide gel electrophoresis for rapid wheat cultivar identification and analysis of high molecular weight glutenin subunits, *Cereal Chemistry*, 66(3): 186-192
- Lu J., He Z.H., Xia X.C., Wu X.Y., Li D., Cao J.M., 2009, Characterization of xinjiang local and introduced wheat germplasm for high molecular weight glutenin subunits and quality-related genes with molecular markers, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 35(4): 647-661 (芦静, 何中虎, 夏先春, 吴新元, 李冬, 曹俊梅, 2009, 新疆小麦品中高分子量谷蛋白亚基及相关品质基因的分子标记检测, *作物学报*, 35(4): 647-661)
- Martin P., Gomez M., Carrillo J.M., 2001, Interaction between allelic variation at the *Glu-D1* locus and a 1BL.1RS translocation on flour quality in bread wheat., *Crop Sci.*, 41(4): 1080-1084
- McKendry A.L., Tague D.N., Miskin K.E., 1996, Effect of 1RS.1BL on agronomic performance of soft red winter wheat, *Crop Sci.*, 36(4): 844-847
- Mirosław T., Jerzy C., 2004, Enhancing the resistance of triticale by using genes from wheat and rye, *J. Appl. Genet.*, 45(3): 283-295
- Moonen J.H., Zeven A.C., 1984, SDS-PAGE of the high molecular weight subunits of wheat glutenin and the characterization of 1R (1B) substitution and 1BL/1RS translocation lines, *Euphytica*, 33(1): 3-8
- Moreno S.J.B., Baenziger P.S., Peterson C.J., Shelton D.R., Graybosch R.A., 1995, The 1B/1R translocation agronomic performance of F₃-derived lines from a winter wheat, *Crop Sci.*, 35(4): 1051-1055
- Mujeeb K.A., Miranda J.L., 1985, Enhanced resolution of somatic chromosome constrictions as an aid to identifying intergeneric hybrids among some Triticeae, *Cytologia*, 50(4): 701-709
- Muller G., Vahl U., 1986, Vergleich elektrophoretischer peroxidasemuster von 1A/1R und 1B/1R weizen-rogge translokationsformen, *Biochemistry Physiology Pflanzen*, 181: 425-429
- O'Mara J.G., 1947, The substitution of a specific *Secale cereale* chromosome for a specific *Triticum aestivum* chromosome, *Genetics*, 32: 99-100
- Payne P.I., Holt L.M., Law C.N., 1981, Structural and genetical studies on the high-molecular-weight subunits of wheat glutenin. I. Allelic variation in subunits amongst varieties of wheat, *TAG*, 60: 229-236
- Payne P.I., Nightingale M.A., Kraniger A.F., 1987, The relationship between HMW glutenin subunit composition and the breeding quality of British-grown wheat varieties, *J. Sci. Food Agri.*, 40:51-65
- Rabinovich S.V., 1998, Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L., *Euphytica*, 100(1-3): 323-340
- Ren T.H., Yang Z.J., Yan B.J., Zhang H.Q., Fu S.L., Ren Z.L., 2009, Development and characterization of a new 1BL.1RS translocation line with resistance to stripe rust and powdery mildew of wheat, *Euphytica*, 169(2): 207-213.
- Ren Y., Graybosch R.A., Wang T., 2006, 1BL/1RS Chromosomal translocation in wheat, *Mailei Zuowu Xuebao (Journal of Triticeae Crops)*, 26(3): 152-158 (任燕, Graybosch RA, 王涛, 2006, 小麦中的1BL/1RS染色体易位, *麦类作物学报*, 26(3): 152-158.)
- Ren Z.L., He Z.C., Zhang H.Q., Tan F.Q., Jiang H.R., 2003, A New Record on Wheat Yield in Chengdu Plain with the Consonance-type Cultivar Chuan-nong 17, *Sichuan Nongye*

- Daxue Xuebao (Journal of Sichuan Agricultural University), 21(2), 85-87 (任正隆, 何祖才, 张怀琼, 谭飞泉, 蒋华仁, 2003, “协调型”小麦新品种川农17的高产纪录, 四川农业大学学报, 21(2): 85-87)
- Ren Z.L., Zhang H.Q., 1997, Induction of small-segment-translocation between wheat and rye chromosomes, *Zhongguo Kexue (C) (Science in China (Series C))*, 1997, 40(3): 323-33 (任正隆, 张怀琼, 1997, 小麦-黑麦染色体小片段易位的诱导, *中国科学(C)*, 27(3): 258-263.)
- Ren Z.L., Zhang H.Q., Fu T.H., Tang F.Q., 2003, The new wheat cultivar with high yield, anti-senescence, disease resistance phenotype--Chuan-nong 12 and Chuan-nong 17, *Mailei Zuowu Xuebao (Journal of Triticeae Crops)*, 23(2): 97 (任正隆, 张怀琼, 付体华, 谭飞泉, 2003, 高产、抗病、抗衰老的小麦新品种——川农12和川农17, *麦类作物学报*, 23(2): 97.)
- Richard M.W., Sam M., Juan A., 2008, Effects of drought and the presence of the 1BL/1RS translocation on grain vitreosity, hardness and protein content in winter wheat, *J. Cereal Sci.*, 47: 457-468
- Riley R., Chapman V., 1958, The production and phenotype of wheat-rye chromosome addition line, *Heredity*, 12: 301-315
- Rimpau J., Smith D., Flavell R., 1978, Sequence organisation analysis of the wheat and rye genomes by interspecies DNA/DNA hybridisation, *J. Mol. Biol.*, 123(3): 327-359
- Rogowsky P.M., Sorrels M.E., Shepherd K.W., Langridge P., 1993, Characterisation of wheat-rye recombinants with RFLP and PCR probes, *TAG*, 85(8): 1023-1028
- Schlegel R., Korzun V., 1997, About the origin of 1RS.1BL wheat-rye chromosome translocations from Germany, *Plant Breed*, 116(6): 537-540
- Schlegel R., Meinel A., 1994, A quantitative trait locus (QTL) on chromosome arm 1RS of rye and its effect on yield performance of hexaploid wheats, *Cereal research communications*, 22: 7-13
- Schwarzacher T., Ananthawat J.K., Harrison G.E., Islam A.K. M.R., Jia J.Z., King I.P., Leitch A.R., Miller T.E., Reader S.M., Rogers W.J, Shi M., Heslop-Harrison J.S., 1992, Genomic in situ hybridization to identify alien chromosomes and chromosome segments in wheat, *TAG*, 84(7-8): 778-786
- Schwarzlaff S.S., Uriyo M.G., Johnson J.M., Barbeau W.E., Griffey C.A., 2001, Apparent dough stickiness of selected 1BL/1RS translocated soft wheat flours, *Cereal Chem*, 78(1): 93-96
- Sharma A.K., Sharma A., eds, 1980, *Chromosome techniques: theory and practice*, 3rd ed, Butterworths, London, UK .
- Shewry P.R., Parrnar S., Fularath N., Kasarda D.D., Miller T.E., 1986, Chromosomal locations of the structural genes for secalins in wild perennial rye (*Secale montanum* Guss.) and cultivated rye (*S. cereale* L.) determined by two-dimensional electrophoresis, *Can J. Genet Cyto*, 28(1): 76-83
- Singh N.K., Shepherd K.W, Mcintosh R.A., 1990, Linkage mapping of genes for resistance to leaf stem and stripe rusts and w-secalins on the short arm of rye chromosome 1R, *TAG*, 80(5): 609-616
- Tang Z.X., Fu S.L., Ren Z.L., Zhou J.P., Yan B.J., Zhang H.Q., 2008, Production of a new wheat cultivar with a different 1B.1R translocation with resistance to powdery mildew and stripe rust, *Cereal Research Communications*, 36(3): 451-460
- Vesterberg O., 1993, A short history of electrophoretic methods, *Electrophoresis*, 14(1): 1243-1249
- Villareal R.L., Mujeeb K.A., Rajaram S., Del T.E., 1994, Associated effects of chromosome 1BL/1RS translocation on agronomic traits in hexaploid wheat, *Breeding Sci.*, 44(1): 7-11
- Wieser H., Kieffer R., Lelley T., 2000, The influence of 1BL/1RS chromosome translocation on gluten protein composition and technological properties of bread wheat, *J. Sci. Food Agri*, 80(11): 1640-1647
- Wiley J., Sons N.Y., Miller T.E., Abbo S., Dunford R.P., King I.P., 1995, Fluorescent in situ hybridization as an aid to introducing alien genetic variation into wheat, *Euphytica*, 185(1-3): 275-279
- William A.B., Michael G.F., 1999, Biochemical, molecular, and cytogenetic technologies for characterizing 1RS in wheat: A review, *Euphytica*, 108(1): 1-19
- William M.D.H.M., Mujeeb-Kazi A., Rapid detection of 1B, 1BL/1RS heterozygotes in the development of homozygous 1BL/1RS translocation stocks of *Triticum turgidum* (2n = 4x = 28), *Genome*, 36: 1088-1091
- Yan B.J., Zhang H.Q., Ren Z.L., 2005, Molecular cytogenetic identification of new 1RS/1BL translocation line with secalin absence, *Yichuan (Heredity)*, 27(4): 513-517 (晏本菊, 张

怀琼, 任正隆, 2005, 黑麦碱基因(*Sec-1*)表达缺失的1RS/1BL易位系的鉴定, 遗传, 27(4): 513-517)

Yang C.L., Li H.Y., Wang J.C., Li X.L., Xue X., 2009. The research of wheat chromosome translocation base on the 1BL/1RS translocation. *Anhui Nongye Kexue (Journal of Anhui Agri Sci)*, 37(4):1502-1504 (杨春玲, 李海燕, 玩法俊超, 李晓亮, 薛鑫. 基于小麦与黑麦1BL/1RS易位的小麦染色体易位研究. 安徽农业科学, 2009, 37(2): 1502-1504.)

Zeller F.J., eds, 1973, 1B/1R wheat-rye chromosome substitutions and translocations. 4th Int. Wheat Genet. Symp. Columbia, USA: MO, pp. 209-221

Zhang G.S., Wu Z.S., Yu S.R., 1996, Studies on fertility stablity and restoration performance of some male sterile lines alloplasmic 1B/1R Wheat, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 29(05): 41-50 (张改生, 吴兆苏. 几类异质1BL/1RS小麦雄性不育系育性稳定性与育性恢复性的研究. 中国农业科学, 1996, 29 (5): 41-50)

Zhou Y., He Z.H., Zhang G.S., Xia L.Q., Chen X.M., Gao Y.C., Jing Z.B., Yu G.J., 2004, Utilization of 1BL/1RS translocation in wheat breeding in china, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 30(6): 531-535 (周阳, 何中虎, 张改生, 夏兰琴, 陈新民, 高永超, 井赵斌, 于广军, 2004, 1BL/1RS易位系在我国小麦育种中的应用, 作物学报, 30(6): 531-535)



5thPublisher是一个致力于科学与文化传播的中文出版平台

在5thPublisher上发表论文, 任何人都可以免费在线取阅您的论文

- ※同行评审, 论文接受严格的高质量的评审
- ※在线发表, 论文一经接受, 即刻在线发表
- ※开放取阅, 任何人都可免费取阅无限使用
- ※快捷搜索, 涵盖谷歌学术搜索与知名数据库
- ※论文版权, 作者拥有版权读者自动授权使用

在线投稿: <http://5th.sophiapublisher.com>