

网络出版时间:2013-11-05

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1359.S.20131105.1656.039.html>

中国特有小麦的易位染色体鉴定

邹晓欢¹, 郝明¹, 罗江陶¹, 张连全¹, 袁中伟¹, 刘登才^{1,2}

(1. 四川农业大学小麦研究所, 四川成都 611130; 2. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海西宁 810001)

摘要: 中国特有小麦在研究小麦进化中具有重要价值。本研究利用多色基因组原位杂交和多色荧光原位杂交技术, 发现供试的 7 份中国特有小麦品种均有一对 4AL-5AL-7BS 易位染色体, 该易位是普通小麦和四倍体小麦的物种特异易位。在云南铁壳麦 AS335 中, 还发现另外 2 对以前未报道的 1BS·1BL-2DL 和 2DS·2DL-1BL 易位。由于在另外 1 份云南铁壳麦 AS336 中不存在这两对易位, 表明它们不是云南铁壳麦亚种特异的易位。这两对易位是相互易位, 但是易位点不在着丝点, 而在染色体长臂中部。本文还讨论了相互易位的产生、在物种进化和适应中的价值及其下一步研究的问题。

关键词: 西藏半野生小麦; 云南铁壳麦; 新疆稻麦; 染色体易位

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2013)06-1065-06

Identification of Translocated Chromosomes in Chinese Endemic Wheat Accessions

ZOU Xiao-huan¹, HAO Ming¹, LUO Jiang-tao¹, ZHANG Lian-quan¹,
YUAN Zhong-wei¹, LIU Deng-cai^{1, 2}

(1. Triticeae Research Institute of Sichuan Agricultural University, Chengdu, Sichuan 611130, China;

2. Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining, Qinghai 810001, China)

Abstract: Chinese endemic wheat accessions with special geographical distributions are important to study the evolution of common wheat. In this study, multi-color genome in situ hybridization and multi-color fluorescence in situ hybridization were used for identification of translocated chromosomes in Chinese endemic wheat accessions. The results indicated that all the seven Chinese endemic wheat lines analyzed had the chromosome translocation of 4AL-5AL-7BS, which was the interspecies-specific translocation of common wheat and emmer wheat. We found additional two new pairs of translocations, i. e. 1BS·1BL-2DL and 2DS·2DL-1BL, in Yunnan hulled wheat AS335. However, the translocations were not found in another Yunnan hulled wheat AS336, thus indicating that they were not subspecies-specific. The two pairs of translocations were reciprocal translocations and the breakpoints were not located in centromeric regions but in the middle of long arms of the chromosomes. The production of reciprocal translocations and their values in species evolution and adaptation as well as following works were discussed.

Key words: Tibetan weedrace; Yunnan hulled wheat; Xinjiang rice wheat; Chromosomal translocation

收稿日期: 2013-07-25

修回日期: 2013-08-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(31271723); 中科院“百人计划”项目(327)。

作者简介: 邹晓欢(1990-), 女, 硕士研究生, 研究方向为作物遗传育种。E-mail: zouxuan1990@qq.com

通讯作者: 刘登才(1970-), 男, 博士, 研究员, 主要从事作物遗传育种研究。E-mail: dcliu7@yahoo.com

染色体易位导致遗传连锁群的改变,是物种进化的一个重要驱动力^[1]。染色体易位可能导致基因表达或表观遗传学上的改变,从而影响农艺性状^[2]。在植物自然群体特别是异源多倍体物种中,染色体易位是比较普遍的现象^[1]。禾本科小麦族(*Triticeae*)是一个大族,包含大量物种,其中大约70%~75%是异源多倍体,为染色体变异研究提供了重要的模式材料。新疆稻麦(*T. petropavloski* Udats et Migusch 或 *T. aestivum* conv. *petropavloski*)、云南铁壳麦(*T. aestivum* ssp. *yunnanense* King)和西藏半野生小麦(*T. aestivum* ssp. *tibetanum* Shao)是中国特有的小麦地方品种,具有特殊的地理分布。新疆稻麦主要分布于新疆和西藏,它具有类似于四倍体波兰小麦的护颖长、外稃显著长于内稃等特征,人们认为它的起源来自普通小麦与四倍体波兰小麦的渐渗杂交^[3-4]。云南铁壳麦分布于云南西部澜沧江和怒江下游,护颖坚硬、难脱粒^[5-7]。西藏半野生小麦分布于西藏昌都地区,一般作为田间杂草混生在青稞与小麦田间(故又称为杂草型小麦)^[8]。西藏半野生小麦除护颖坚硬、难脱粒外,还具有成熟时穗轴易折断、小穗自然断落等野生性状,而这些野生性状在其他的普通小麦中并不存在。中国特有小麦与其他通常的普通小麦一样,具有AABBDD染色体组,但是,染色体配对与带纹分析表明,它们与通常的普通小麦在细胞学上存在一定差异^[3,9-10]。分子标记分析表明,云南铁壳麦和西藏半野生小麦的遗传多样性较高^[11],但是这两个亚种的亲缘关系较近^[12-14]。结合云南铁壳麦和西藏半野生小麦都分布于澜沧江流域,推测这两个亚种间的分化时间不长。

前人采用的传统染色体分析技术未能鉴定出中国特有小麦的染色体结构变异^[3,9-10]。原位杂交技术是目前运用较多的细胞学分析手段,具有快速、准确的特点。多色基因组原位杂交(Multi-color genome in situ hybridization, Mc-GISH)结合多色荧光原位杂交(Multi-color fluorescence in situ hybridization, Mc-FISH)能够准确鉴定出普通小麦的21对染色体^[15]。因此,在本研究中,我们先利用多色基因组原位杂交鉴定云南铁壳麦、西藏半野生小麦、新疆稻麦的A/B/D三个基因组,进一步通过多色荧光原位杂交,对具有特殊易位的云南铁壳麦进行染色体鉴定。同时,利用着丝点探针判断着丝点位置。

1 材料与方法

1.1 试验材料

参试材料包括:普通小麦中国春(CS),云南铁壳麦(*T. aestivum* ssp. *yunnanense* King) AS335和AS336,西藏半野生小麦(*T. aestivum* ssp. *tibetanum* Shao) AS907和AS908,新疆稻麦(*T. petropavloski* Udats et Migusch 或 *T. aestivum* conv. *petropavloski*) AS356、AS360和AS362。这些名称中,‘AS’为四川农业大学小麦研究所编号。

1.2 染色体制片

种子在室内发芽,待根长到1~2 cm时,剪取根尖放入盛有蒸馏水的EP管中并置于冰水混合物中预处理24 h后,转入卡诺氏固定液(95%乙醇:冰醋酸=3:1)中,4℃固定24 h。用45%醋酸压片,在相差显微镜下观察,取染色体分散良好的制片置入液氮表面约1 min后,迅速揭去盖玻片,放在空气中晾干后放入-20℃冰箱备用。

1.3 多色基因组原位杂交

采用CTAB法提取乌拉尔图小麦(*Triticum uratu*, AA)、拟斯卑尔脱山羊草(*Aegilops speltoides*, BB)和节节麦(*A. tauschii*, DD)基因组DNA。以生物素和地高辛分别标记的乌拉尔图小麦和节节麦基因组DNA作为探针,高压打断的拟斯卑尔脱山羊草基因组DNA为封阻,对制片进行基因组原位杂交检测。杂交液包含:100%甲酰胺、20×SSC、50%硫酸葡聚糖、鲑精单链DNA、A和D基因组DNA探针以及B基因组封阻DNA。基因组原位杂交流程参考Hao等^[16]的程序进行,并做以下修改:在经过杂交过夜、漂洗、晾干后的制片上,加50 μL的(1 μL Anti-Dig+0.12 μL CY3)/1%BSA混合液,盖上盖玻片,37℃恒温箱中避光孵化1 h以上。孵化结束后,用1×PBS缓冲液室温下清洗4~5次,每次4 min,然后用ddH₂O清洗2~3次,每次5 min;待玻片完全气干后,在染色体位置滴一滴DAPI染液,盖上24×24盖玻片复染2 min后压片,用带CCD相机的OLYMPUS BX51荧光显微镜对原位杂交结果进行观察和照相。

1.4 多色荧光原位杂交

多色荧光原位杂交过程和多色基因组原位杂交类似。pSc119.2(地高辛标记)^[17]、pTa71(地高辛和生物素各半标记)^[18]和Afa(生物素标记)^[19]

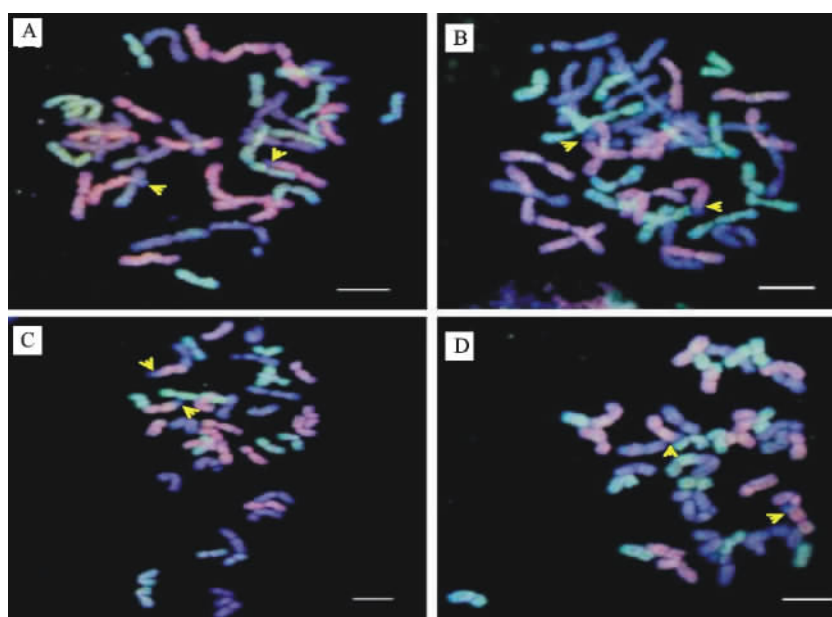
重复序列作为探针,不加封阻。最后在 OLYMPUS BX51 荧光显微镜下观察照相。根据各染色体上信号点的差异,区分出不同的染色体^[15]。

根据节节麦 6C6-3 着丝点串联重复序列(登录号 AY249982.1)设计了一对特异引物:*A. tauschii* centro-F26 5'-CTACTTCCACTGCAC-CAGAC-3'; *A. tauschii* centro-R1065 5'-CGC-CCTACTTTGCACACAAAA-3',进行着丝粒探针的原位杂交^[20]。以节节麦材料 AS60 基因组 DNA 为模板,退火温度 60℃,用该引物 PCR 扩增出一条约 1 000 bp 大小的条带,琼脂糖电泳后回收该条带,采用缺口平移法用地高辛标记作为着丝粒探针使用。

2 结果与分析

通过基因组原位杂交(GISH),可以清楚地分辨出 A/B/D 三个基因组。其中,A 组染色体标记为红色,B 组染色体标记为蓝色,D 组染色体标记为绿色(图 1)。所有 7 个材料的染色体数都为 42 条,它们都存在有一对 A 染色体(红色)与 B 染色体(蓝色)间的易位,且 B 染色体片段约为染色体长臂的 20%。根据染色体形态及易位的臂比等信息^[20-23],推测该易位是 4AL-5AL-7BS 易位,该易位在以前分析的其他普通小麦中均存在^[21,23]。对云南铁壳麦 AS335 的多色荧光原位杂交(FISH)结果证明了该推测(资料未列出)。

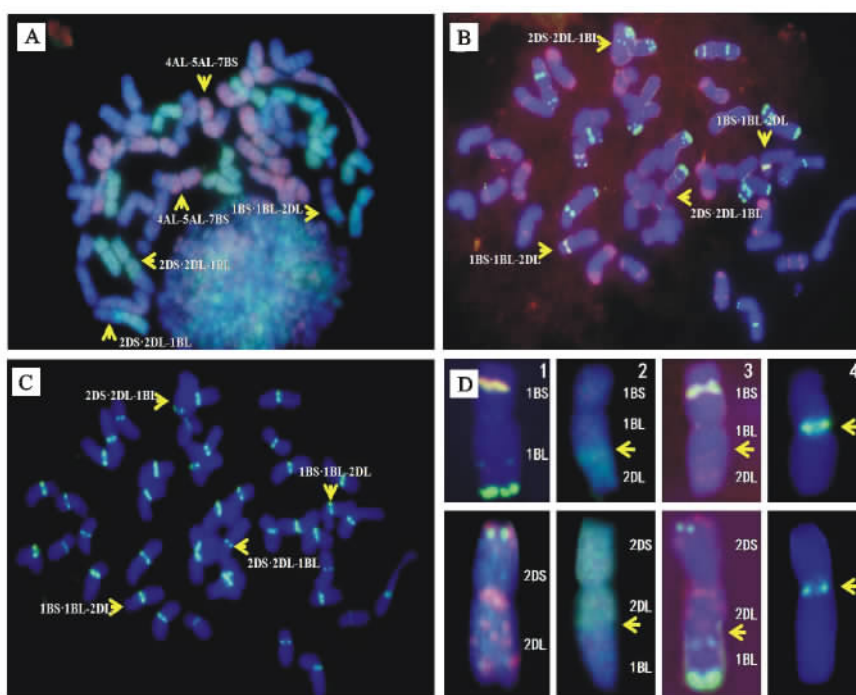
在云南铁壳麦 AS335 的基因组原位杂交结果中,除了上述 4AL-5AL-7BS 易位,还观察到 B (蓝色)与 D 染色体(绿色)间的易位染色体(图 2A、2D2),其中一对染色体短臂具有随体。为了进一步确认发生易位的染色体,我们对另一粒 AS335 种子的根尖细胞染色体进行了多色荧光原位杂交(FISH)(图 2B、2D3)。一对具有随体的染色体次缢痕位置有很明显的亮黄色 pTa71 信号,长臂近末端位置上有四个红色 Afa 信号;而另一对染色体长臂端部有很明显的 pSc119.2 绿色信号,长臂中部有两个相对较弱的 pSc119.2 绿色信号,短臂端部有两点较强的 pSc119.2 绿色信号和较弱的 Afa 红色信号,着丝粒处和长臂近着丝粒处都有明显的 Afa 红色信号(图 2B、2D3)。进一步,利用小麦着丝点特异探针 6C6-3,对该细胞染色体的着丝点位置进行确定(图 2C、2D4)。根据易位染色体的 FISH 信号特征和 GISH 结果,推测这两对易位染色体是 1B(图 2D1 的上面染色体为普通小麦中国春 1B 的 FISH 结果)和 2D 染色体(图 2D1 的下面染色体为普通小麦中国春 2D 的 FISH 结果)参与形成的相互易位。结合易位染色体的着丝点位置判断(图 2C、2D4),这两对易位为 1BS·1BL-2DL 和 2DS·2DL-1BL。易位点位于 1B 和 2D 染色体的长臂靠近着丝点约 1/2 处(图 2D2、2D3)。其中一对染色体由完整的 1BS、靠近着丝粒约 50% 的 1BL 以及靠



A: 云南铁壳麦 AS336; B: 新疆稻麦 AS362; C: 新疆稻麦 AS356; D: 西藏半野生小麦 AS908。箭头所示为 4AL-5AL-7BS 易位

图 1 多色基因组原位杂交图

Fig. 1 Multi-color genome in situ hybridization



A: 多色基因组原位杂交图; B: 多色荧光原位杂交图; C: 着丝粒探针原位杂交图; D: 1B 和 2D 正常染色体与它们的易位染色体比较; D1: 普通小麦中国春中正常的 1B 和 2D 染色体荧光原位杂交; D2: 相互易位染色体 1BS, 1BL-2DL 和 2DS, 2DL-1BL 的基因组原位杂交(箭头示易位点); D3: 相互易位 1BS · 1BL-2DL 和 2DS · 2DL-1BL 的荧光原位杂交(箭头示易位点); D4: 相互易位 1BS, 1BL-2DL 和 2DS, 2DL-1BL 的着丝粒杂交图(箭头示着丝粒)。

图 2 云南铁壳麦 AS335 的原位杂交图

Fig. 2 Chromosome configuration of wheat AS335 by in situ hybridization.

近端部约 50% 的 2DL 组成。另一对由完整的 2DS、靠近着丝粒约 50% 的 2DL 以及近端部约 50% 的 1BL 组成。

3 讨论

尽管云南铁壳麦、西藏半野生小麦和新疆稻麦在普通小麦进化中有特殊的地位,但是我们检测的所有 7 份材料与其他的普通小麦^[24-28]类似,都存在 4AL-5AL-7BS 易位。以前的研究表明,4AL-5AL-7BS 是一个非常重要的易位,它来自于其四倍体小麦(*T. turgidum* L.) 供体物种,是四倍体小麦的“物种特异易位”^[29-34]。由于该易位存在于所有的四倍体小麦亚种中,表明该易位存在于四倍体亚种分化之前,该易位可能在进化过程中有优势^[22]。其中的 4AL-5AL 易位已存在于小麦的 A 基因组二倍体供体物种 *T. urartu* 和 *T. monococcum* 中^[21,35]。同时,类似的易位存在于小麦族其他的二倍体物种中,如黑麦(*Secale cereale*)^[36],*Leymus triticoides* 和 *L. cinereus* ^[37]。因此,该易位可能来自于一个共同的祖先物种。

4AL-5AL 易位进一步与 7B 染色体发生易位,导致四倍体小麦具有 4AL-5AL-7BS^[21]。

除了 4AL-5AL-7BS 易位,我们在云南铁壳麦 AS335 中还发现另外两对易位(1BS · 1BL-2DL 和 2DS · 2DL-1BL)。由于在另外 1 份云南铁壳麦 AS336 不存在这两对易位,表明它们不是云南铁壳麦亚种特异的易位。尽管已检测了大量的 小麦染色体易位^[38-40],但是这两对易位以前还未见报道。这两对易位是相互易位,且易位点不在着丝点,而在染色体长臂的中部(图 2)。通常认为,云南铁壳麦是中东起源后传入中国的,由于 1B 和 2D 的相互易位只在 AS335 中被观察到,推测它们是普通小麦传入中国之后,在六倍体小麦水平产生的,但是其发生的分子遗传学机制还不清楚。前人的研究表明,特殊的条件也可能诱发染色体易位。一是新基因组注入产生的“冲击”可能诱发易位^[41]。但是,目前的研究仅限于新异源多倍体的产生过程;二是物种生长的环境可能与易位的发生和保留有关系^[21,38,42-43]。云南铁壳麦分布于云南省西部澜沧江和怒江下游,那里恶劣

的生长环境可能有利于易位的出现。云南铁壳麦和西藏半野生小麦都分布于澜沧江流域,遗传关系比较近,推测它们的分化时间不长^[12-14]。但是,仍不清楚易位是发生在这两个亚种分化之前或之后。如果易位发生在亚种分化之前,推测云南铁壳麦可能是西藏半野生小麦的祖先。当然,这还需要进一步的实验证明。

1B 和 2D 染色体上具有对小麦适应进化和家养驯化的重要基因^[44]。虽然染色体相互易位导致遗传连锁群的改变,但是相互易位如果不引起染色体片段的缺失或重复,易位并不会引起基因拷贝数的改变,从而不影响生理学性状,除非遗传连锁群的改变引起了基因表达或表观遗传学上的变化^[2]。包括云南铁壳麦 AS335 的 1B/2D 易位在内的小麦染色体相互易位材料在进化中的价值还值得进一步研究,例如易位产生的机制是什么?是否有特殊的 DNA 序列引导易位的发生?易位产生过程中是否导致染色体小片段的缺失/重复?易位系与正常小麦存在多大程度的生殖隔离?连锁群的改变是否引起表观遗传学变化?等等。这些都是进一步研究需要探索的方向。

参考文献:

- [1] Rieseberg L H. Chromosomal rearrangements and speciation [J]. Trends Ecology and Evolution, 2001, 16(7): 351-358.
- [2] Gaeta R T, Pires J C, Iniguez-Luy F, et al. Genomic changes in resynthesized Brassica napus and their effect on gene expression and phenotype [J]. Plant Cell, 2007, 19(11): 3403-3417.
- [3] 陈勤, 孙雨珍, 董玉琛. “新疆小麦” 种间杂种的细胞遗传学研究 [J]. 作物学报, 1985, 11(1): 23-28.
- [4] Kang H Y, Fan X, Zhang H Q, et al. The origin of *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. : demonstration of the utility of the genes encoding plastid acetyl-CoA carboxylase sequence [J]. Molecular Breeding, 2010, 25(3): 381-395.
- [5] 金善宝, 吴兆苏, 沈丽娟. 中国小麦的种类及其分布 [C]// 南京农学院科学研究专刊第 2 号, 1959: 21-22.
- [6] 董玉琛. 小麦的稀有种及其在育种中的利用 [J]. 中国农业科学, 1979(3): 1-7.
- [7] 董玉琛, 郑殿升, 乔丹杨, 等. 云南小麦 (*Triticum aestivum* ssp. *Yunnanense* King) 的考察与研究 [J]. 作物学报, 1981, 7(3): 145-152.
- [8] 邵启全, 李长森, 巴桑次仁. 西藏半野生小麦 [J]. 遗传学报, 1980, 7(2): 149-156.
- [9] Chen P D, Liu D J, Pei G Z, et al. The chromosome constitution of three endemic hexaploid wheats in western China [C]// Proceedings of the Seventh International Wheat Genetics Symposium, Cambridge, UK, 1988: 75-80.
- [10] Yang W Y, Yen C, Yang J L. Cytogenetic study on the origin of some special Chinese landraces of common wheat [J]. Wheat Information Service, 1992, 75: 14-20.
- [11] Wang Y J, Wang C Y, Zhang H N, et al. Genetic analysis of wheat (*Triticum aestivum* L.) and related species with SSR markers [J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2013, 60(3): 1105-1117.
- [12] Wei Y M, Zheng Y L, Liu D C, et al. HMW-glutenin and gliadin variations in Tibetan weederace, Xinjiang rice wheat and Yunnan hulled wheat [J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2002, 49(3): 327-330.
- [13] Ward R W, Yang Z L, Kim H S, et al. Comparative analyses of RFLP diversity in landraces of *Triticum aestivum* and collections of *T. tauschii* from China and Southwest Asia [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1998, 96(2): 312-318.
- [14] Wang H Y, Wang X E, Chen P D, et al. Assessment of genetic diversity of Yunnan, Tibetan, and Xinjiang wheat using SSR markers [J]. Journal of Genetics and Genomics, 2007, 34(7): 623-633.
- [15] Mukai Y, Nakahara Y, Yamamoto M. Simultaneous discrimination of the three genomes in hexaploid wheat by multicolor fluorescence in situ hybridization using total genomic and highly repeated DNA probes [J]. Genome, 1993, 36(3): 489-494.
- [16] Hao M, Luo J T, Yang M, et al. Comparison of homoeologous chromosome pairing between hybrids of wheat genotypes Chinese Spring *ph1b* and Kaixian-luohanmai with rye [J]. Genome, 2011, 54(12): 959-964.
- [17] Contento A, Heslop-Harrison J S, Schwarzacher T. Diversity of a major repetitive DNA sequence in diploid and polyploid Triticeae [J]. Cytogenetic and Genome Research, 2005, 109: 34-42.
- [18] Fujisawa M, Yamagata H, Kamiya K, et al. Sequence comparison of distal and proximal ribosomal DNA arrays in rice (*Oryza sativa* L.) chromosome 9S and analysis of their flanking regions [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 113(3): 419-428.
- [19] Nagaki K, Tsujimoto H, Isono K, et al. Molecular characterization of a tandem repeat, *Afa* family, and its distribution among Triticeae [J]. Genome, 1995, 38(3): 479-486.
- [20] Zhang P, Li W, Fellers J, et al. BAC, FISH in wheat identifies chromosome landmarks consisting of different types of transposable elements [J]. Chromosome, 2004, 112(6): 288-299.
- [21] Devos K M, Dubcovsky J, Dvořák J, et al. Structural Evolution of wheat chromosomes 4A, 5A, and 7B and its impact on recombination [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1995, 91(2): 282-288.
- [22] Hao M, Luo J T, Zhang L Q, et al. In situ hybridization analysis indicates that 4AL-5AL-7BS translocation preceded subspecies differentiation of *Triticum turgidum* [J]. Genome, 2013, 56(5): 303-305.
- [23] Miftahudin, Ross K, Ma X F, et al. Analysis of expressed sequence tag loci on wheat chromosome group 4 [J]. Genetics, 2004, 166(4): 1205-1215.

- 2004,168(2):651-663.
- [24] Naranjo T, Roca A, Goicoechea P G, *et al.* Chromosome structure of common wheat: genome reassignment of chromosomes 4A and 4B[C]. Proceedings of the Seventh International Wheat Genetics symposium, Cambridge, UK, 1988, 115-120.
- [25] Chao S, Sharp P J, Worland A J, *et al.* RFLP-based genetic maps of wheat homoeologous group 7 chromosomes[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1989, 78(4):495-504.
- [26] Liu C J, Atkinson M D, Chinoy C N, *et al.* Nonhomoeologous translocations between group 4, 5 and 7 chromosomes within wheat and rye[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1992, 83(3):305-312.
- [27] Nelson J C, Sorrells M E, VanDeynze A E, *et al.* Molecular mapping of wheat; major genes and rearrangements in homoeologous groups 4, 5, and 7[J]. Genetics, 1995, 141(2):721-731.
- [28] Berkman P J, Skarshewski A, Manoli S, *et al.* Sequencing wheat chromosome arm 7BS delimits the 7BS/4AL translocation and reveals homoeologous gene conservation[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 124(3):423-432.
- [29] Kawshara T, Taketa S. Fixation of translocation 2A-4B infers the monophyletic of Ethiopian tetraploid wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2000, 101(5-6):705-710.
- [30] Jiang J, Gill B S. Different species-specific chromosome translocations in *Triticum timopheevii* and *T. turgidum* support the diphyletic origin of polyploid wheats[J]. Chromosome Research, 1994, 2(1):59-64.
- [31] Blanco A, Bellomo M P, Cenci A, *et al.* A genetic linkage map of durum wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1998, 97(5-6):721-728.
- [32] Maestra B, Naranjo T. Structural chromosome differentiation between *Triticum timopheevii* and *T. turgidum* and *T. aestivum*[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1999, 98(5):744-750.
- [33] Rodriguez S, Perera E, Maestra B, *et al.* Chromosome structure of *Triticum timopheevii* relative to *T. turgidum*[J]. Genome, 2000, 43(6):923-930.
- [34] Marone D, Laidò G, Gadaleta A, *et al.* A high-density consensus map of A and B wheat genomes[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 125(8):1619-1638.
- [35] King I P, Purdie K A, Liu C J, *et al.* Detection of interchromosomal translocations within the Triticeae by RFLP analysis[J]. Genome, 1994, 37(5):882-887.
- [36] Devos K M, Atkinson M D, Chinoy C N, *et al.* Chromosomal rearrangements in the rye genome relative to that of wheat [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1933, 85(6-7):673-682.
- [37] Larson S R, Kishii M, Tsujimoto H, *et al.* Leymus EST linkage maps identify 4NsL-5NsL reciprocal translocation, wheat-Leymus chromosome introgressions, and functionally important gene loci[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 124(1):189-206.
- [38] Qi L, Friebe B, Gill B S. Complex genome rearrangements reveal evolutionary dynamics of pericentromeric regions in the Triticeae[J]. Genome, 2006, 49(12):1628-1639.
- [39] Schlegel G, Schlegel R. A compendium of reciprocal intervarietal translocations in hexaploid wheat[J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 1989, 37(2):163-176.
- [40] Badaeva E D, Dedkova O S, Gay G, *et al.* Chromosomal rearrangements in wheat: their types and distribution[J]. Genome, 2007, 50(10):907-926.
- [41] McClintock B. The significance of responses of the genome to challenge[J]. Science, 1984, 226(4676):792-801.
- [42] Dou Q W, Chen Z G, Liu Y A, *et al.* High frequency of karyotype variation revealed by sequential FISH and GISH in plateau perennial grass forage *Elymus nutans* [J]. Breeding Science, 2009, 59(5):651-656.
- [43] Wang Q, Liu H, Gao A, *et al.* Intergenomic rearrangements after polyploidization of *Kengyilia thoroldiana* (Poaceae: Triticeae) affected by environmental factors[J]. PLoS ONE, 2012, 7(2):e31033.
- [44] McIntosh R A, Yamazaki Y, Dubcovsky J, *et al.* Catalogue of gene symbols for wheat[C]. Appels R, Eastwood R, Lagudah E, *et al.* (eds). Proceedings of the eleventh International Wheat Genetics symposium. Sydney University Press, Sydney, 2008.