

植物遗传学中的世代及符号应用的建议

陈建民

扬州大学生物科学与技术学院, 扬州 225009

摘要: 遗传学是研究生物遗传与变异的科学, 是探索基因的结构、功能及其变异、传递规律的生物学学科之一。植物遗传学中世代概念和划分管是一个简单的问题, 但至今世代符号的使用仍然存在随意性, 经常会出现利用不同的符号表示相同类型杂交后代的情况, 如传统杂交后代以 F_1 或 F_0 表示, 组织培养当代植株以 R , R_0 , R_1 表示, 从而导致遗传学基本概念的模糊。根据创建新世代的方法和遗传组成进行定义, 本文提出了不同方法产生的新世代应用符号的建议, 以便对植物遗传学领域的学习和研究提供借鉴和参考。

关键词: 植物遗传学; 世代交替; 新世代; 遗传组成; 世代符号

Recommendations to define generation and apply generation symbols in plant genetics

Jianmin Chen

College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China

Abstract: Genetics is the science of studying the inheritance and variation of organisms. It is one of the biological disciplines that explore the rules of the structure, function, variation and transmission of genes. The concept and category of generation in plant genetics is a simple issue, but the usage of generation symbols is arbitrary so far. Different symbols are often used to express the same type of hybrid offspring, such as the traditional hybrid expressed in F_1 or F_0 , and the regenerated plants in the tissue culture are expressed in R or R_0 or R_1 , which leads to the fuzzy basic concepts of genetics. According to new generations generated by different methods and their genetic composition, the paper puts forward some suggestions to apply symbols to the new generation, so as to facilitate the study and research of plant genetics.

Keywords: plant genetics; metagenesis; new generation; genetic composition; generation symbol

生物的世代交替(metagenesis 或 alternation of generations)是指在其生活史中, 产生孢子的孢子体(sporophytes)世代(无性世代)与产生配子的配子体

(gametophytes)世代(有性世代)有规律地交替出现的现象^[1]。世代交替在植物的生活史中表现明显, 而在动物的生活史中表现不明显。有世代交替的生物

收稿日期: 2018-03-20; 修回日期: 2018-04-10

基金项目: 江苏高校生物技术品牌专业建设工程资助项目(编号: PPZY2015C212) 资助[Supported by Top-notch Academic Programs Project of Jiangsu Higher Education Institutions (TAPP)(No. PPZY2015C212)]

作者简介: 陈建民, 博士, 教授, 研究方向: 作物遗传。E-mail: jmchen@yzu.edu.cn

DOI: 10.16288/j.ycz.18-071

网络出版时间: 2018/5/14 8:43:20

URI: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20180514.0843.002.html>

从一个生殖期到下一个生殖期为一个世代(generation)。生物在世代之间的表型相似现象就是遗传(inheritance), 而世代之间的表型不同现象就是变异(variation)。动物世代交替与植物世代交替因生长发育及胚胎形成不同而在新世代的表现形式上有所区别。一般而言, 动物的新世代是从受精卵开始, 受精卵进行分裂和分化形成胚胎, 发育成新世代, 而大多数被子植物的新世代是从双受精产生的受精卵和初生胚乳核发育成种子开始。因此可以认为种下一粒种子, 该种子发芽长大直至开花结果, 获得新的种子, 即为一个世代。种子是由不同世代来源的细胞组成, 胚和胚乳是双受精的产物, 是新世代的组织, 而种子的种皮或果皮却来自于母体组织, 非受精产物, 是上个世代的组织。因此, 动物和植物在世代交替的形式上有所不同, 但遗传及变异规律上是相同的。

遗传学是研究生物遗传物质的结构和功能、遗传和变异规律的学科, 是生物学最基本的学科之一。遗传学对世代的划分必须非常清晰。这对于遗传学的学习, 以及理清遗传学研究中特定材料的来源及世代, 预测各世代的遗传表现均有重要作用。虽然对于遗传学学习和研究来讲, 世代概念和划分是一个简单的问题, 理应认识一致, 但笔者在阅读不同的遗传学和育种学教科书, 尤其是植物遗传学研究论文时发现, 有些作者使用世代符号的随意性比较大, 利用不同的符号表示相同类型杂交后代时可见, 导致模糊概念。国内学者有之, 国外学者也未能幸免, 给读者增加了不必要的阅读障碍。笔者在多年的遗传学教学过程中深刻体会到, 遗传学本身的名词概念及符号很多, 正确理解和掌握概念, 使用相对统一的符号, 对学习和研究遗传学会起到事半功倍的效果。本文就植物遗传学中简单的世代及符号问题进行一些解读, 并对世代符号的使用提出建议。

1 新世代创建途径和符号使用现状

孟德尔利用豌豆人为组配杂交组合创造新世代, 对该世代的后代进行系统研究, 揭示了遗传学的分离和独立分配规律, 奠定了遗传学的基础, 并建立

了经典遗传学研究的一般方法。植物遗传学研究中通常要通过不同途径产生特定遗传基础的新世代, 研究新世代繁衍后代的表型从而获得遗传和变异的特点, 同时利用该世代的遗传重组所产生的新变异。在植物遗传学中, 用同种内不同表型或遗传基础的个体作为亲本进行人工杂交产生的种子为新世代, 称为杂种一代(the first filial generation), 以符号 F_1 表示^[2~5], F_1 种子的胚和胚乳是双亲遗传基础异质结合的产物, 而种皮或果皮则来自母本。 F_1 自交产生 F_2 , F_2 自交产生 F_3 , 以此类推。该概念和世代符号已成为共识而被广泛使用, 但也有用 F_0 表示该种子世代^[6~10], F_0 自交产生 F_1 。

远缘杂交是指植物不同种、属间的杂交, 对产生新的遗传变异和物种进化具有重要意义。现在一般认为普通小麦就是约 1 万年前自然界的 3 个物种, 即一粒小麦(*Triticum monococcum*, AA), 方穗山羊草(*Aegilops tauschii* syn. *Ae. squarrosa*, DD)和拟斯卑尔脱山羊草(*Ae. Speltoides*, BB)远缘杂交的结果^[11,12]。远缘杂交能将不同种属个体的遗传基础结合在一起, 是创建植物新的遗传变异和新物种的重要途径, 也是遗传学和物种进化研究的重要方法。不同种属间的杂交可通过不同的途径产生杂种, 如杂交后产生种子或通过胚拯救产生杂种植株, 或通过体细胞融合后培养再生杂种植株, 这些杂种称为杂种一代, 以 F_1 表示^[13~18]。但也有以 F_0 表示^[19~23], 甚至在同一篇文章中利用 F_0 和 F_1 表示同一世代^[21, 23]。种间、属间、科间甚至科以上植物之间的嫁接(grafting)是无性繁殖方法之一, 是一种距今已经超过两千年的简单实用的育种方法, 是否产生基因交流的无性杂种一直颇受争议。近年来, 通过 Southern、ISSR 和 RAPD 等分子生物学技术证明嫁接后砧木(rootstock)和接穗(scion)间发生了遗传物质的交流^[24~26]。辣椒嫁接诱导的果形等变异可通过种子而稳定地遗传, 嫁接成功的当代植株及其接穗上的果实记为 G ^[27,28] 或 T_1 ^[29]。

利用植物某种器官的体细胞或性细胞进行组织培养产生后代, 是通过脱分化产生愈伤组织及愈伤组织的再分化产生再生植株(regeneration plant)。由于再生植株是通过有丝分裂而产生, 理论上该植株的遗传组成和供体相同。如在培养过程利用物理或

化学方法诱导基因突变,产生的再生植株将存在变异,其突变位点的基因型为杂合,遗传组成就不同于供体。培养过程即使不进行基因突变诱导,但培养基中多种化学试剂可能诱导基因产生变异,导致获得的再生植株遗传组成不同于供体。如何表示这些再生植株呢?不同作者利用了不同的符号。例如,从水稻愈伤组织获得再生苗的自交后代就发生了株型变异,并以 D_2 表示再生苗的自交后代^[30]。但也有以 R_1 ^[31]和 R_0 ^[32]表示水稻愈伤组织分化的再生植株,使用的符号明显不同。还有用 R_0 表示组织培养产生的拟南芥和玉米再生植株^[33,34],也有以 R 表示油菜的再生植株^[35]。通过小麦与高冰草属间体细胞融合产生了杂种植株,从该不育植株的子房诱导的愈伤组织再生植株以 F_0 表示,由再生植株自交产生的种子记为 F_1 ^[20]。

遗传学除了研究遗传和变异规律之外,更重要的是利用特定的遗传变异为人类服务。人们在利用遗传变异时发现,自然产生的变异不够用,必须人工诱导生物产生突变(mutation)。用物理或化学方法诱变种子,被处理的种子以 M_0 表示,播种后形成的植株以 M_1 表示^[36~38],也有以 M_1 表示被处理种子或营养器官所长成的植株^[39]。如诱变茎尖或完整植株,诱变当代植株以 M_1 表示^[40,41]。除了诱变营养组织外,人们也诱变花粉或雌配子体,再利用正常的雌配子体或花粉与之进行人工授粉杂交,杂交种子以 M_1 表示^[42,43]。

远缘杂交使种、属间植物的不同基因组或染色体融合而产生新种质,需要较长时间才能形成可稳定遗传的个体,而转基因技术打破了不同种属间基

因交流的屏障,使不同物种间可以进行单个基因的交流,这无疑是快速增加变异的一个重要途径。首例农杆菌(*Agrobacterium tumefaciens*)转化烟草愈伤组织获得植株的报道中没有提及世代符号^[44]。基因枪转化大豆和小麦的愈伤组织所获阳性植株以 R_0 表示, R_0 的自交后代以 R_1 表示^[45,46]。经基因枪或农杆菌转化产生的转基因阳性小麦和水稻植株习惯以 T_0 表示^[47~49]。随着转基因技术的发展,人们可以不通过愈伤组织而进行转基因。拟南芥的蘸花法或其他植物的活体转化,当代转化植株以 T_0 表示,收获的种子以 T_1 表示^[50~52],也有以 T_0 表示当代转化植株和收获的种子^[53]。基因敲除可以准确地进行基因功能分析,目前用 CRISPR/Cas9 技术产生的当代转化植株也称为 T_0 ^[54,55],但该群体中除存在单突变外,还存在纯合突变的类型,情况比基因导入的转化植株复杂。

2 相对统一世代符号的建议

植物遗传学中多种途径产生的杂种新世代,其相关基因位点的基因型是杂合的。换句话讲,新世代的实质是同源染色体上目标基因的基因型,真实的杂种其基因型杂合,纯合基因型就不是杂种。明确了新世代的遗传本质,对不同方法产生的新世代就能利用准确符号表示。为了纠正用不同符号表示相同来源的新世代的混乱,有必要建立使用相对统一的新世代符号的规范。现将目前各种途径产生的新世代已使用的符号和建议使用符号等汇集于表 1 并加以说明。

表 1 植物遗传学中杂种新世代的符号

Table 1 Symbol of new hybrid generation in plant genetics

产生途径	杂合基因型来源	已使用符号	建议使用符号	符号意义
传统杂交	种内	F_1, F_0	F_1	当代种子或植株
远缘杂交	种、属间	F_1, F_0	F_1	当代种子或植株
嫁接	科、种、属间	T_1, G	G_1	当代植株或接穗的果实
组织培养	体细胞变异	R, R_0, R_1, D_1, F_0	R_1	当代再生植株
基因突变	物理化学诱变	M_0, M_1	M_1	诱变的当代种子或植株; 诱变花粉后的杂交种子; 诱变营养器官而产生的植株
转基因	基因导入或敲除	R_0, T_0, T_1	T_1	当代阳性植株或种子

传统的种内杂交产生杂种新世代, 利用 F_1 表示当代种子和该种子长成的植株。远缘杂交是种、属间的杂交, 如双亲直接杂交产生种子, 或双亲杂交后通过胚拯救产生植株, 或双亲体细胞融合后再通过细胞培养产生植株等, 这些种子或植株, 其染色体来自不同的亲本, 在没有染色体加倍前是杂合的, 等同于传统的种内杂种新世代, 利用 F_1 表示。通常远缘杂交的 F_1 在形成配子时, 由于双亲染色体的同源性低, 使得染色体的配对和分离异常, 从而产生没有功能的配子, 也就是 F_1 杂种不育。通过加倍 F_1 中双亲染色体数产生双二倍体(amphidiploid)就可克服 F_1 不育, 如萝卜甘蓝(Raphanobrassica)^[13]和小黑麦(*Secale sylvestre*)^[56,57]。双二倍体的双亲染色体在减数分裂中正常配对和分离, 后代通常成为比较稳定的种、属间杂种。 F_1 植株经染色体加倍也可能是双亲的部分染色体倍加而成为部分双二倍体(partial amphidiploid), 其后代染色体数将继续发生变化, 染色体数介于双亲染色体数中间类型的植株不稳定而消失, 只有接近亲本染色体数目的个体才比较稳定而保留。由于部分双二倍体后代还存在大量的分离, 所以人们对部分双二倍体也称为 F_1 , 其自交后代为 F_2 。成功嫁接株的砧木和接穗间发生了遗传物质的交流, 可以产生遗传变异, 新世代就是遗传组成变化的接穗, 如接穗上产生果实, 其果实也不同于原来接穗上的果实, 因此, 为了避免同一符号表示不同来源的杂种新世代, 建议以 G_1 表示嫁接植株和其接穗产生的果实。

理论上, 利用外植体的愈伤组织产生的再生植株是通过细胞的有丝分裂和细胞分化而产生的个体, 其遗传组成与外植体的母体一样。由于组织培养过程中添加了多种化学试剂, 对培养的愈伤组织可能具有诱变作用, 或直接利用物理、化学方法对愈伤组织进行诱变, 使再生植株的遗传组成产生变异, 这些植株的变异基因位点上多数也是杂合的, 建议使用 R_1 表示再生植株, R_2 表示 R_1 个体自交产生的后代。

物理或化学诱变产生的新世代, 因同源染色体上的等位基因同时发生突变的概率很小, 诱变后代的遗传组成就相当于传统杂交产生的杂种, 其相关位点的基因型为杂合。现在普遍以 M_0 表示处理的当

代种子, 以 M_1 表示播种后形成的植株。建议诱变的种子和该种子形成的植株均以 M_1 (M_1 generation)表示。诱变的对象时有不同, 完整植株为 M_1 , 诱变花粉后进行人工授粉收获的种子也以 M_1 表示; 诱变处理营养器官而产生的当代植株以 M_1 表示, M_1 代确定后, M_1 个体自交产生 M_2 , M_2 个体自交产生 M_3 。

转基因是将外源的基因转化到受体细胞内, 通常受体细胞内无此外源基因。转基因插入受体染色体是随机的, 在同源染色体相同位置插入相同基因的机会微乎其微, 所以, 转基因产生的当代植株或种子的目标基因型是半合子(hemizygote), 不同于传统杂交产生的 F_1 和诱变产生的 M_1 的基因型。目前习惯利用 T_0 表示当代阳性的植株。然而, 从转基因新世代的基因插入位点的遗传组成来看, 转基因新世代的 T_0 相当于杂交的 F_1 。为了与其他方法产生的杂种新世代一致, 可用 T_1 表示基因导入和基因敲除转化的当代阳性植株或种子, T_1 个体自交的后代为 T_2 。

3 结 语

根据目标位点基因型是否杂合的原则来确定新世代, 就可以使用一致、简单明了的世代符号表示新世代, 避免世代符号使用的随意性和混乱。植物遗传研究中人工创建的新世代即第一代, 以字母加下标数字“1”为符号表示之, 字母表示不同方法产生的杂种新世代。由此, 种内传统杂交产生的种子或植株为 F_1 , 远缘杂交中产生的种子或植株也为 F_1 , 嫁接植株和其接穗产生的果实使用 G_1 表示。组织培养的再生植株为 R_1 , 物理和化学诱变处理的当代种子和由其长成的植株或直接诱变的植株为 M_1 , 通过不同方法转化的当代阳性植株或种子为 T_1 。第一代符号确定后, “1”代个体自交的后代用下标数字“2”表示, “2”代个体自交的后代用下标数字“3”表示, 以此类推。

本文就植物遗传学中简单的世代及符号应用问题的解读和建议, 将有助于遗传学教学对世代概念的明晰, 根据目标位点基因型是否杂合的原则来确定不同途径产生的新世代, 利用上述的符号体系来表示, 可使初学者有一个清晰的概念。同理, 遗传学中其他的概念, 尽管生物的多样性和复杂性, 但

仍然存在共性, 善于依据共性给出界定, 将有利于遗传学的学习。植物遗传学研究中需要通过不同途径人工创建新世代并对其后代进行系统探导, 随时清楚研究材料的世代, 将能正确预测各世代的遗传表现和根据世代特点选择正确的研究方法。研究报告中利用准确的相对统一世代符号表示, 将有利于同行间的顺利交流, 也体现植物遗传学的科学性和严谨性。

参考文献(References):

- [1] Pierce BA. Genetics: A Conceptual Approach. 2nd ed. New York: WH Freeman and Company, 2005: 38–39. [DOI]
- [2] Punyasingh K. Chromosome numbers in crosses of diploid, triploid and tetraploid maize. *Genetics*, 1947, 32(6): 541–554. [DOI]
- [3] Cameron JW. Chemico-genetic bases for the reserve carbohydrates in maize endosperm. *Genetics*, 1947, 32(5): 459–485. [DOI]
- [4] Long D, Martin M, Sundberg E, Swinburne J, Puangsomlee P, Coupland G. The maize transposable element system Ac/Ds as a mutagen in Arabidopsis: Identification of an albino mutation induced by Ds insertion. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1993, 90(21): 10370–10374. [DOI]
- [5] Taboada-Gaytan O, Pollak LM, Johnson LA, Fox SR, Montgomery KT. Variation among physical, compositional, and wet-milling characteristics of the F₁ generation of corn hybrids of introgressed exotic and adapted inbred lines. *Cereal Chem*, 2010, 87(3): 175–181. [DOI]
- [6] Li HJ, Zhang LH, Chen L, Zheng JD, Song W, Wang BQ, Zhang DM, Zhang WY. The preliminary study on the influence of the different maize inbred lines pollen to the F₀ seed quality. *J Maize Sci*, 2006, 14(5): 35–37.
李海军, 张丽华, 陈玲, 郑积德, 宋炜, 王宝强, 张动敏, 张文英. 玉米 F₀ 代子粒品质性状杂种优势的研究. *玉米科学*, 2006, 14(5): 35–37. [DOI]
- [7] Su XH, Xia ZL, Li CH. Advances in studies on heterosis of F₀ generation in maize. *J Maize Sci*, 2008, 16(1): 44–46, 51.
苏新宏, 夏宗良, 李潮海. 玉米杂交当代优势研究进展. *玉米科学*, 2008, 16(1): 44–46, 51. [DOI]
- [8] Ilyas M, Naveed M, Khan TM, Khan IA. Combining ability studies in some quantitative and qualitative traits of *Gossypium hirsutum* L. *J Agric Soc Sci*, 2007, 3(2): 39–42. [DOI]
- [9] Imran M, Shakeel A, Azhar FM, Farooq J, Saleem MF, Saeed A, Nazeer W, Riaz M, Naeem M, Javaid A. Combining ability analysis for within-boll yield components in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Genet Mol Res*, 2012, 11(3): 2790–2800. [DOI]
- [10] Abo-youssef M, EL Sabagh A, Abo-gendy G, Mohamed A. Enhancing seed yield of hybrid rice by maintaining row ratio and dosages of gibberellic acid. *Cercet Agronom Mol*, 2017, 50(1): 31–45. [DOI]
- [11] Shewry PR. Wheat. *J Exp Bot*, 2009, 60(6): 1537–1553. [DOI]
- [12] Marcussen T, Sandve SR, Heier L, Spannagl M, Pfeifer M, International Wheat Genome Sequencing Consortium, Jakobsen KS, Wulff BB, Steuernagel B, Mayer KF, Olsen OA. Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat. *Science*, 2014, 345(6194): 1250092. [DOI]
- [13] Karpechenko GD. Hybrids of *Raphanus sativus* L. x ♂ *Brassica oleracea* L. *J Genet*, 1924, 14(3): 375–396. [DOI]
- [14] Li MS, Suo YY, Zhou CJ. Study on culture in vitro of hybrid embryos between Chinese cabbage and radish. *Acta Horti Sin*, 19(4): 353–357.
李明山, 索玉英, 周长久. 大白菜与萝卜属间杂种幼胚离体培养的研究. *园艺学报*, 1992, 19 (4): 353–357. [DOI]
- [15] Yuan HM, Wang XL, Chen DS, Sun JC, Fan JP, Zhang FG, Zhao GZ. Study on F₁ phenotype of wheat crosses involving wild relatives and triticales. *J Plant Genet Resour*, 2005, 6(4): 377–380, 385.
袁汉民, 王小亮, 陈东升, 孙建昌, 范金萍, 张富国, 赵桂珍. 普通小麦远缘杂交 F₁ 代表现型研究. *植物遗传资源学报*, 2005, 6(4): 377–380, 385. [DOI]
- [16] Ren SJ, Wang MJ, Huang F, He LJ, Bai CL. Identification and karyotype analysis of offspring of F₁ hybrids to two kinds of clover. *Anim Husb Feed Sci*, 2014, 35(6): 16–21.
任尚佳, 王明玖, 黄帆, 何丽君, 白春利. 2 种三叶草杂种 F₁ 代后代鉴定及核型分析. *畜牧与饲料科学*, 2014, 35(6): 16–21. [DOI]
- [17] Han SY, Zhou GP, Wang XH, Zhang F. Botanical traits of distant hybridization F₁ between *Morus cathayana* x *Mulberry* cultivation varieties. *Guizhou Agric Sci*, 2016, 44(11): 7–11.
韩世玉, 周光萍, 王晓红, 张芳. 华桑与桑树栽培品种远缘杂交 F₁ 代的植物学性状. *贵州农业科学*, 2016, 44(11): 7–11. [DOI]
- [18] He Q, Deng HF, Shu F, Zhang WH. Present status on utilization of distant hybridization and heterosis in rice. *J Agric Sci Technol*, 2007, 9(5): 24–29.
何强, 邓华凤, 舒服, 张武汉. 水稻远缘杂交及杂种优势利用现状. *中国农业科技导报*, 2007, 9(5): 24–29. [DOI]
- [19] Li SH, Sun QH. Studies on increase of plantlet formation

- percentage of rice young embryo culture. *Ningxia J Agric Fore Sci Technol*, 1995(4): 3–6.
- 李树华, 孙庆合. 提高水稻幼胚培养成苗率的研究. 宁夏农林科技, 1995(4): 3–6. [DOI]
- [20] Xia GM, Xiang FN, Zhou AF, Wang H, He SX, Chen HM. Fertile hybrid plant regeneration from somatic hybridization between *Triticum aestivum* and *Agropyron elongatum*. *Acta Bot Sin*, 1999, 41(4): 349–352.
- 夏光敏, 向凤宁, 周爱芬, 王槐, 何世贤, 陈惠民. 小麦与高冰草属间细胞杂交获可育杂种植株. 植物学报, 1999, 41(4): 349–352. [DOI]
- [21] Wang SY, Yun JF, Li L, Zhu L. Barriers and fertility restoration of widecross hybrids of perennial herb in Triticeae. *Grassl China*, 2003, 25(2): 59–62.
- 王树彦, 云锦凤, 李莉, 朱琳. 禾本科小麦族植物远缘杂交的障碍及其克服. 中国草地, 2003, 25(2): 59–62. [DOI]
- [22] Gao Q, Wang HL, Zheng J, Li JG. Effects of different combination on hybrid seed yield of triploid watermelon. *China Cucur Veget*, 2014, 27(2): 8–11, 15.
- 高强, 王惠林, 郑健, 李俊阁. 不同组合对三倍体西瓜 F₀ 代单瓜可育种子数量的影响. 中国瓜菜, 2014, 27(2): 8–11, 15. [DOI]
- [23] Ruan RW, Fu DX, Dai XM. Analysis of heterosis and heredity of main yield characters in wheat. *J Southwest Agric Univ*, 2002, 24(1): 141–145.
- 阮仁武, 傅大雄, 戴秀梅. 小麦主要产量性状的杂种优势和遗传分析. 西南农业大学学报, 2002, 24(1): 141–145. [DOI]
- [24] Stegemann S, Bock R. Exchange of genetic material between cells in plant tissue grafts. *Science*, 2009, 324(5927): 649–651. [DOI]
- [25] Zhou ZL, Tang J, Zhang YG, Zhao DL. Study on gene transfer between different sweet potato varieties after grafting. *Acta Agric Jiangxi*, 2009, 21(8): 17–18.
- 周志林, 唐君, 张允刚, 赵冬兰. 嫁接后甘薯品种间基因渗透的研究. 江西农业学报, 2009, 21(8): 17–18. [DOI]
- [26] Chen H, Wang YQ. RAPD analysis of tissues of grafting union in tomato and eggplant. *Acta Horti Sin*, 2006, 33(3): 565.
- 陈红, 王永清. 番茄与茄子嫁接接合部愈伤组织的 RAPD 分析. 园艺学报, 2006, 33(3): 565. [DOI]
- [27] Taller J, Yagishita N, Hirata Y. Graft-induced variants as a source of novel characteristics in the breeding of pepper (*Capsicum annuum* L.). *Euphytica*, 1999, 108(2): 73–78. [DOI]
- [28] Taller J, Hirata Y, Yagishita N, Kita M, Ogata S. Graft-induced genetic changes and the inheritance of several characteristics in pepper (*Capsicum annuum* L.). *Theor App Genet*, 1998, 97(5–6): 705–713. [DOI]
- [29] Tsalaballa A, Athanasiadis C, Pasentsis K, Ganopoulos I, Nianiou-Obeidat I, Tsaftaris A. Molecular studies of inheritable grafting induced changes in pepper (*Capsicum annuum*) fruit shape. *Sci Horti*, 2013, 149: 2–8. [DOI]
- [30] Fu SY, Yu PT, Zhang P, Li H. Transplantation and D₂ analysis of regenerated rice plantlets from tissue culture. *Acta Agric Univ Jiangxi*, 1991, 13(4): 362–365.
- 傅世耀, 余沛涛, 张平, 李宏. 水稻组织培养再生植株的移土栽培及 D₂ 代分析. 江西农业大学学报, 1991, 13(4): 362–365. [DOI]
- [31] Sun JH, She JM, Lü XF. Selection of mutants of *Xanthomonas oryzae* by tissue culture in rice. I. *In vitro* induction and screening mutants resistant to *Xanthomonas oryzae* from callus culture in rice. *Acta Genet Sin*, 1986, 13(3): 188–193.
- 孙立华, 余建明, 吕学锋. 用组织培养法筛选水稻抗白叶枯病突变体 I. 水稻愈伤组织抗白叶枯病菌原菌的选择及其再生植株的抗病性鉴定. 遗传学报, 1986, 13(3): 188–193. [DOI]
- [32] Yuan YX, Wan ZG, Sun BY. Regeneration of rice mutants harbouring Ac/Ds elements via tissue culture. *Seed*, 2009, 28(2): 9–11.
- 袁云香, 万志刚, 孙丙耀. 水稻 Ac/Ds 组织培养获得再生植株突变体. 种子, 2009, 28(2): 9–11. [DOI]
- [33] Jiang CF, Mithani A, Gan XC, Belfield EJ, Klingler JP, Zhu JK, Ragoussis J, Mott R, Harberd NP. Regenerant *Arabidopsis* lineages display a distinct genome-wide spectrum of mutations conferring variant phenotypes. *Curr Biol*, 2011, 21(16): 1385–1390. [DOI]
- [34] Stelpflug SC, Eichten SR, Hermanson PJ, Springer NM, Kaeppler SM. Consistent and heritable alterations of DNA methylation are induced by tissue culture in maize. *Genetics*, 2014, 198(1): 209–218. [DOI]
- [35] Sacristán MD. Selection for disease resistance in *Brassica* cultures. *Hereditas*, 1985, 103(S3): 57–63. [DOI]
- [36] Wang D, Ren SX, Li WF, Su QZ, Su J. Plant growth of E-beam irradiated or ion implanted seeds of ornamental Celosia. *J Rad Res Rad Proc*, 2006, 24(3): 188–192.
- 王丹, 任少雄, 李卫锋, 苏乾治, 苏军. 电子束和离子注入处理鸡冠花种子对当代(M₀)植株生长发育影响的初步研究. 辐射研究与辐射工艺学报, 2006, 24(3): 188–192. [DOI]
- [37] Parry MA, Madgwick PJ, Bayon C, Tearall K, Hernandez-Lopez A, Baudo M, Rakszegi M, Hamada W, Al-Yassin A, Ouabbou H, Labhili M, Phillips AL. Mutation discovery for crop improvement. *J Exp Bot*, 2009, 60(10): 2817–2825. [DOI]
- [38] Jia SG, Li XA, Morton K, Avoles-Kianian P, Kianian SF, Zhang C, Holding D. A population of deletion mutants and

- an integrated mapping and exome-seq pipeline for gene discovery in maize. *Gene, Genom, Genet*, 2016, 6(8): 2385–2395. [DOI]
- [39] Shi HC, Li Q, Ke YP, Yuan JC, Yu XJ, Cao LZ, Lang DF. Effects of ^{60}Co - γ ray irradiation mutation on maize inbred lines R08 and 48–2. *Southwest China J of Agric Sci*, 2011, 24(5): 1836–1641.
石海春, 李奇, 柯永培, 袁继超, 余学杰, 曹林志, 梁德凤. ^{60}Co - γ 射线对自交系 R08 和 48–2 的诱变效应. *西南农业学报*, 2011, 24(5): 1836–1641. [DOI]
- [40] Zhang ZW, Wang D. Effect of electron beam irradiation on growth and development of induced *Gladiolus*. *J North-east For Univ*, 2008, 36(1): 26–27.
张志伟, 王丹. 电子束处理对唐菖蒲 M_1 代植株生长发育的影响. *东北林业大学学报*, 2008, 36(1): 26–27. [DOI]
- [41] Chen L, Zhang WL, Zhang M, Li Z, Li L. A preliminary study on screening for drought resistant mutants of blueberry shoots with EMS mutagenesis. *J Southwest China Normal Univ (Nat Sci Ed)*, 2010, 35(3): 99–102.
陈凌, 张文玲, 张敏, 李政, 李凌. 化学诱变剂 EMS 筛选越橘茎尖抗旱突变体的初步研究. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2010, 35(3): 99–102. [DOI]
- [42] Zhao YL, Song TM, Ma HP. The quick development of speciality corn by chemical mutagenesis of pollen. *Acta Agron Sin*, 1999, 25(2): 157–161.
赵永亮, 宋同明, 马惠平. 利用花粉化学诱变快速创造特用玉米新种质. *作物学报*, 1999, 25(2): 157–161. [DOI]
- [43] Liu XL, Yang Z, Li G. Biological effects of M_1 generation by utilizing EMS mutagen on maize pollen. *J Shenyang Agric Univ*, 2006, 37(6): 806–810.
刘晓丽, 杨镇, 李刚. EMS 诱变玉米花粉 M_1 代生物学效应研究. *沈阳农业大学学报*, 2006, 37(6): 806–810. [DOI]
- [44] Zambryski P, Joos H, Genetello C, Leemans J, Montagu M V, Schell J. Ti plasmid vector for the introduction of DNA into plant cells without alteration of their normal regeneration capacity. *EMBO J*, 1983, 2(12): 2143–2150. [DOI]
- [45] Christou P, Swain WF, Yang N, McCabe DE. Inheritance and expression of foreign genes in transgenic soybean plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1989, 86(11): 7500–7504. [DOI]
- [46] Vasil V, Castillo A M, Fromm M E, Vasil I K. Herbicide resistant fertile transgenic wheat plants obtained by microprojectile bombardment of regenerable embryogenic callus. *Nat Biotechnol*, 1992, 10(6): 667–674. [DOI]
- [47] An HL, Wei ZM, Huang JQ. Gold particle amount per bombardment of wheat transformation by biolistic method and phenotypic character analysis of transgenic plants and their progenies. *Acta Phytophy Sin*, 2001, 27(1): 21–27.
安海龙, 卫志明, 黄健秋. 基因枪法转化小麦的金粉用量及转基因植株表型特征分析. *植物生理学报*, 2001, 27(1): 21–27. [DOI]
- [48] Cheng M, Fry JE, Pang S, Zhou H, Hironaka CM, Duncan DR, Conner TW, Wan Y. Genetic transformation of wheat mediated by *Agrobacterium tumefaciens*. *Plant Physiol*, 1997, 115(3): 971–980. [DOI]
- [49] Ma BT, Li P, Zhu Z, Zhou KD. Obtaining transgenic elite Indica restorer line and study on genetic stability of transgenes. *Chin J Rice Sci*, 2002, 16(3): 211–215.
马炳田, 李平, 朱祯, 周开达. 转抗虫基因优良籼型恢复系的获得及其外源基因的遗传稳定性研究. *中国水稻科学*, 2002, 16(3): 211–215. [DOI]
- [50] Zhao TJ, Zhao SY, Chen HM, Zhao QZ, Hu ZM, Hou BK, Xia GM. Transgenic wheat progeny resistant to powdery mildew generated by *Agrobacterium* inoculum to the basal portion of wheat seedling. *Plant Cell Rep*, 2006, 25(11): 1199–1204. [DOI]
- [51] Keshamma E, Rohini S, Rao KS, Madhusudhan B, Kumar MU. Tissue culture-independent *in planta* transformation strategy: an *Agrobacterium tumefaciens*-mediated gene transfer method to overcome recalcitrance in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *J Cott Sci*, 2008, 12(3): 264–272. [DOI]
- [52] Ghedira R, De Buck S, Nolf J, Depicker A. The efficiency of *Arabidopsis thaliana* floral dip transformation is determined not only by the *Agrobacterium* strain used but also by the physiology and the ecotype of the dipped plant. *Mol Plant Microbe Int*, 2013, 26(7): 823–832. [DOI]
- [53] Das P, Joshi NC. Minor modifications in obtainable *Arabidopsis* floral dip method enhances transformation efficiency and production of homozygous transgenic lines harboring a single copy of transgene. *Adv Biosci Biotechnol*, 2011, 2(2): 59–67. [DOI]
- [54] Zhang H, Zhang JS, Wei PL, Zhang BT, Gou F, Feng ZY, Mao YF, Yang L, Zhang H, Xu NF, Zhu JK. The CRISPR/Cas9 system produces specific and homozygous targeted gene editing in rice in one generation. *Plant Biotechnol J*, 2014, 12(6): 797–807. [DOI]
- [55] Wang YP, Cheng X, Shen QW, Zhang Y, Liu JX, Gao CX, Qiu JL. Simultaneous editing of three homoeoalleles in hexaploid bread wheat confers heritable resistance to powdery mildew. *Nat Biotechnol*, 2014, 32(9): 947–952. [DOI]
- [56] Merker A. Identification of aneuploids in a line of hexaploid *Triticale*. *Hereditas*, 1973, 74(1): 1–6. [DOI]
- [57] Bento M, Pereira HS, Rocheta M, Gustafson P, Viegas W, Viegas W, Silva M. Polyploidization as a retraction force in plant genome evolution: sequence rearrangements in *Triticale*. *PLoS One*, 2008, 3(1): e1402. [DOI]