

特约综述 Invited Reviews

短柄草与麦类作物的比较基因组学研究进展

周江鸿, 赵素珍, 漆小泉*

中国科学院植物研究所, 中国科学院光合作用与环境分子生理学重点实验室, 北京100093

摘要: 麦类作物是人类主要的食物来源, 其遗传改良对于保障世界粮食生产具有重要作用。获得麦类作物的基因组和功能基因组信息是作物遗传育种学家解析种质资源高产及抗逆机理, 并准确选择目标性状、实现分子设计育种目标的有效途径。目前, 二穗短柄草(*Brachypodium distachyum*)是早熟禾亚科中唯一完成全基因组测序的植物。以二穗短柄草为模式植物, 利用比较基因组学方法获得早熟禾亚科中基因组庞大而复杂的麦类作物的相关信息, 必将加速麦类作物的遗传改良进程。本文重点介绍近十年来短柄草在麦类作物比较基因组学方面的研究进展。

关键词: 二穗短柄草; 麦类作物; 模式植物; 比较基因组学

Recent Progresses in Comparative Genomics of *Brachypodium* and Triticeae Crops

ZHOU Jiang-Hong, ZHAO Su-Zhen, QI Xiao-Quan*

Laboratory of Photosynthesis and Environmental Molecular Physiology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract: Triticeae crops are the most important sources of human food, and their improvement is centrally important for meeting the challenges of world food security. Genomics and functional genomics resources are indispensable for geneticists and breeders to understanding the mechanisms of high yield and how biotic and abiotic environments influence yield. *Brachypodium distachyon* is the first member of the Pooideae subfamily to be sequenced. Comparison of the *Brachypodium* genome with those of the Triticeae crops such as wheat, barley and oats, provides an opportunity to navigate their large and complex genomes and accelerate their genetic improvement. This review will focus on the recent progresses in the comparative genomics of *Brachypodium* and Triticeae crops.

Key words: *Brachypodium distachyon*; Triticeae crops; model plant; comparative genomics

禾本科植物包含600多个属10 000多个种, 早熟禾亚科是最具有经济价值的植物类群, 它包含与人类生活密切相关的麦类作物, 如小麦、大麦、黑麦和燕麦等, 是世界各国食物和饲料的主要来源(The International Brachypodium Initiative 2010)。通过遗传改良不断培育高产、优质、抗逆新品种是实现麦类作物高产、稳产的主要途径, 获得麦类作物的基因组和功能基因组信息将有助于遗传学家和作物育种学家从分子水平解析种质资源的高产及抗逆机理, 准确、快速地选择目标性状, 创制有突破性的育种元件, 并进行有效组装, 达到分子设计育种的目的, 从而加速新品种培育的进程。但多数早熟禾亚科作物具有庞大而复杂的

基因组, 如大麦基因组为1C=5 096 Mb, $x=7$; 而六倍体普通小麦的基因组则约为1C=17 000 Mb, 具有A、B和D三个完全独立的基因组, $3x=21$, DNA重复序列多达83% (Qi等2010; Bossolini等2007), 这严重阻碍了麦类作物的基因组和功能基因组研究, 使麦类作物的分子设计育种面临巨大的挑战。

模式生物和比较基因组学的发展为我们研究基因组庞大而复杂的生物提供了有效的途径, 科

收稿 2011-03-29 修定 2011-04-15

资助 国家自然科学基金(30700518)。

* 通讯作者(E-mail: xqi@ibcas.ac.cn; Tel: 010-62836671)。

学家通过对模式生物的深入研究了解生命现象的基本原理及其分子基础, 通过比较基因组学或者比较分子生物学研究了解生命现象的普遍性和特异性及生物多样性的分子基础。水稻作为第一个完成全基因组测序的禾本科植物, 在推动禾本科植物的科学研究中发挥了巨大的作用。但是, 水稻作为模式植物研究温带禾谷类粮食作物却存在很多难以克服的困难。首先水稻是半水生的热带植物, 早在5千万年前就与温带禾谷类粮食作物处于不同的进化分枝上, 因而与这类植物亲缘关系较远, 抗病、抗寒、越冬、春化等性状明显不同, 基因组间的共线性也不理想(Draper等2001); 另外, 水稻需要严格的栽培条件, 北方地区冬季需要温室; 个体高大, 不适合在试验室条件下大量密植; 生长周期较长, 研究耗时多(Vogel等2006)。因此自Moore等(1993)提出短柄草[*Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv]可以作为麦类作物的模式植物以来, 科学家利用短柄草的基因组文库信息在小麦和大麦的比较基因组学方面进行了大量的研究, 但是近10年来的进一步研究表明比短柄草基因组更小的二穗短柄草[*Brachypodium distachyon* (L.) Beauv]更适合作为温带禾谷类作物功能基因组研究的模式植物(Draper等2001)。2006年国际短柄草研究协会(IBC)第一次会议在美国加利福尼亚大学圣地亚哥分校举行, 启动了二穗短柄草自交系Bd21全基因组测序工作, 2010年其8x基因组序列已经公布(The International Brachypodium Initiative 2010), 这将对麦类作物重要农艺性状基因克隆和分子设计育种研究起到巨大的推动作用, 本文重点介绍近10年来短柄草和二穗短柄草在麦类作物比较基因组学方面的研究进展。

1 短柄草的生长习性及其基因组

短柄草属(*Brachypodium* P. Beauv)属禾本科(Poaceae)早熟禾亚科(Pooideae), 包含约10个种, 其中短柄草是多年生, 株高60~90 cm, 基本染色体数是9, $2n=2x=18$, $1C=470$ Mb (Foote等2004); 而二穗短柄草是一年生, 株高5~50 cm, 基本染色体数是5, 有2倍体($2n=2x=10$)、4倍体($2n=4x=20$)和6倍体($2n=6x=30$)等不同倍性材料, 基因组为 $1C=0.36$ pg, 约为272 Mb, 大约是拟南芥基因组的2倍, 而小于水稻基因组(441 Mb), 基因组中含有不到15%的

DNA重复序列。二倍体材料Bd21 (PI 254867, USDA-ARS)不需要春化诱导便能开花结实, 从种子到种子的生活史约3个月时间(Draper等2001)。二穗短柄草与粮食作物小麦、大麦、燕麦、黑麦等同属早熟禾亚科, 根据直系同源基因对的同义取代速率分析, 它与小麦的进化分枝产生在3.2~3.9千万年前, 与水稻的进化分枝产生在4.0~5.3千万年前, 与高粱的进化分枝产生在4.5~6.0千万年前。Bd21中逆转录转座子占基因组的21.4%, 而在水稻中是26%, 高粱中是54%, 小麦中则高达80%。Bd21基因组中共有预测基因25 532个, 而在水稻中是28 326个, 在高粱中是27 640个, 这些基因中有77%~84%在3种植物中是共有的, 说明它们具有相对较近的共同祖先, 而且在禾本科不同亚科中基因数目具有相似性(The International Brachypodium Initiative 2010)。

2 短柄草与小麦的比较基因组学研究

Moore等(1993)发现短柄草基因组文库中的部分克隆能够被定位在小麦和大麦的染色体上, 便提出短柄草可以作为麦类作物的模式植物。Foote等(2004)构建了短柄草的BAC文库, 包含30 228个克隆, 平均插入片段长度为102 kb, 总长度为6.6倍基因组, 覆盖率达到99.9%, 并确定36个探针中的33个在短柄草中的排列顺序与水稻和小麦一致, 这个BAC文库的序列信息为小麦基因组研究提供了有力的工具。

Griffiths等(2006)利用与小麦5B染色体上抑制部分同源染色体配对基因*Ph1*附近区段同源的短柄草BAC序列开发了45对标记, 将该基因定位于2.5 Mb范围内, 表明短柄草基因与小麦有很高的相似性和共线性, 短柄草的BAC文库可以用来开发新的小麦遗传标记。Bossolini等(2007)以小麦7D染色体上抗叶锈病基因*Lr34*附近区段的3个ESTs序列(BE483812、BF473324和BE443044)作为探针, 在短柄草的BAC文库中鉴定出了10个克隆, 将其中3个克隆(58B21、28A13和34I17)完全测序, 获得了371 kb的序列, 并与小麦的同源区域进行了比较, 发现短柄草与小麦的遗传标记存在很好的共线性关系, 但在基因数量方面却存在相当大的差异。Spielmeyer等(2008)则利用*Lr34/Yr18*附近区段的2个ESTs序列(BJ280740和CA500527)为探针, 在

短柄草的BAC文库中鉴定出了9个克隆, 将其中最大的一个(174 kb)克隆A4测序, 该片段上有16个预测基因, 其中11个基因顺序与小麦同源区域预测的基因顺序一致, 有4个预测基因的顺序不一致, 但是这些基因中没有*Lr34/Yr18*的候选基因, 因此推测在短柄草中可能缺失*Lr34/Yr18*同源基因。由于基因倍增和大量转座子的存在, 小麦主要驯化基因*Q*位点附近区域的基因密度较低(每个41 kb), 而短柄草此同源区域的基因密度则为每个14 kb; 短柄草*Q*基因区域有2个基因在小麦和水稻中都不存在同源基因, 因此小麦与短柄草在*Q*基因区域微观共线性的保守性低于小麦与水稻间的保守性, 但是*Q*基因的进化分析结果仍然表明小麦与短柄草间的亲缘关系更近(Faris等2008)。

3 二穗短柄草与小麦的比较基因组学研究

自Draper等(2001)发现二穗短柄草更适合作为模式植物以来, 科学家们的研究兴趣便逐渐转移到了二穗短柄草上。Hasterok等(2006)构建了二穗短柄草二倍体材料ABR1和ABR5的BAC文库, 该文库含有9 100个克隆, 平均插入片段长度为88 kb, 基因组覆盖度为2.22倍, 利用麦类作物PCR引物对BAC文库进行筛选, 通过荧光原位杂交(FISH)将经过分子标记选择的BACs定位在了二穗短柄草的10条染色体上, 多数BACs在染色体上具有单一位点; 在麦类作物上相邻的BACs被定位在二穗短柄草的同一染色体上, 表明二穗短柄草与麦类作物具有一定的共线性。Vogel等(2006)分别构建了二穗短柄草自交系Bd21的茎秆、叶片、愈伤组织、根和穗的5个cDNA文库, 测序获得了20 440条ESTs序列, 选择20个高表达的基因与多种植物进行比较分析, 确证了二穗短柄草与小麦和大麦具有较近的亲缘关系。Huo等(2006)利用限制性内切酶*HindIII*和*BamHI*分别构建了Bd21的2个BAC文库, 每个文库包含36 864个克隆, 基因组覆盖度分别为9.4倍和9.9倍, 将其中2 185个克隆进行末端测序, 122个末端序列(BESs)能够显著地与小麦的EST相匹配。为了提高基因组覆盖度, 达到构建物理图谱的目的, Huo等(2008)又构建了Bd21的第2个*BamHI* BAC文库, 并将2个*BamHI* BAC文库合并, 3个文库的基因组覆盖度达到了29.2倍, 得到了67 092个高质量的BESs, 约占其基因组的10.9%,

其中55 221个与多个禾本科植物的EST数据库进行了比对, 结果表明这些BESs与小麦EST的匹配程度显著高于水稻和玉米, 并存在大量的与小麦和大麦逆转座子*Bare-1*相近的重复序列。Huo等(2009)选择了9个代表二穗短柄草基因组不同遗传位点的BAC克隆进行完全测序, 全部长度为1 071 kb, 共注释了119个基因, 将这些基因与小麦的ESTs数据库和“缺失定位ESTs”数据库进行比对, 发现91个(77%)基因能与小麦ESTs相匹配, 11个(9.2%)基因能与小麦缺失定位ESTs匹配, 而且同一个二穗短柄草BAC克隆上的基因往往能与位于同一个小麦缺失片段上的多个ESTs相匹配, 表明利用二穗短柄草基因组信息能够进行同一个小麦缺失片段上的ESTs排序, 以及在小麦基因组特定区域开发特异性的分子标记。Gu等(2009)构建了基于BAC克隆的二穗短柄草全基因组物理图谱, 并与含有7 104个ESTs的小麦缺失图谱进行了比较, 小麦的985个ESTs能够与二穗短柄草BESs相匹配, 这些BESs来自216个重叠片段, 约占总片段数的32%。Kumar等(2009)将二穗短柄草3 818条EST序列与3 792条已经物理定位的小麦EST进行了比较, 发现449条二穗短柄草EST与分布在小麦21条染色体上的1 154条EST具有直系同源关系。Zeid等(2010)利用二穗短柄草、小麦、大麦及燕麦等16种禾本科植物的EST序列设计了916对PCR引物, 90%为SSR引物, 其余10%为保守的内含子扫描引物(CISP), 结果表明CISP引物在不同属间的扩增效率高于SSR引物, 但SSR引物的PCR扩增产物却表现出更高的长度多态性, 这些PCR引物将有利于分子标记较少的物种进行比较作图。

随着二穗短柄草全基因组测序的完成, 其5 003条ESTs序列被定位在六倍体普通小麦的缺失图谱上, 其所在染色体位置与小麦染色体的同源性比对结果可知, 二穗短柄草第1染色体与小麦第2、4、5和7染色体具有同源性, 第2染色体与小麦第1和3染色体具有同源性, 等等(表1), 表明二穗短柄草和小麦在进化过程中的染色体融合是独立发生的(The International Brachypodium Initiative 2010)。Febrer等(2010)构建了Bd21整合的物理图谱、遗传图谱和细胞遗传图谱, 第90号跨叠片段上的356个克隆有高度的重叠性, 与小麦和大麦叶

表1 二穗短柄草染色体与小麦染色体间的同源性比较

Table 1 Synteny between *B. distachyum* chromosomes and the homoeologous groups of wheat chromosomes

二穗短柄草染色体序号	对应的小麦染色体序号
1	2, 4, 5, 7
2	1, 3
3	1, 6, 7
4	4, 5
5	2

绿体基因组序列有很高的相似性。Qi等(2010)将小麦着丝粒区域36个保守基因在二穗短柄草基因组上进行了排列,并利用BAC-FISH技术确定了其在活跃和不活跃着丝粒上的位置,发现Bd2-W1和Bd4-W4存在共线性关系,表明着丝粒上的活跃基因能够在4亿年的进化过程中得以保存,着丝粒的不活跃性主要是由于丧失了着丝粒特异的逆转座子和微卫星所导致。

Yu等(2009)利用位于小麦3DL上的抗黑森瘿蚊(Hessian fly)基因*H26*附近的EST序列与二穗短柄草基因组序列进行共线性分析,确定其同源序列位于二穗短柄草Super13上,根据此区域的二穗短柄草基因组信息设计了46对STS标记,精细定位了小麦*H26*基因。二穗短柄草的蔗糖磷酸合酶基因*SPSII*与小麦及大麦间的相似性大于水稻,不仅是基因序列本身相似,而且基因的全长也相似,二穗短柄草*SPSII*基因第8个外显子到3'末端的长度比小麦或大麦长518 bp,而与水稻和高粱间的差距分别是3 199 bp和3 663 bp (Sharma等2010)。小麦籽粒镉含量相关基因*Cdu1*位于5B染色体上,在二穗短柄草上的共线性区域位于Bd1染色体上,*Cdu1*区域的4个ESMs (expressed sequence markers)标记中有3个在Bd1上有同源序列,共线性区域长度为282 kb,根据共线性基因序列设计STS引物,对*Cdu1*进行了精细定位(Wiebe等2010)。二穗短柄草的356个糖基水解酶(glycoside hydrolases, GH)分为34个家族,GH18家族IIIa类与小麦的木聚糖酶抑制蛋白(xylanase inhibitor proteins, XIPs) XIP-I、XIP-III、XIP-RI和XIP-RII处在同一个进化分枝上(Tyler等2010)。小麦5BL缺失片段0.59~0.76区域的抗白粉病基因*MI3D232*在二穗短柄草上的共线性区域位于Bd4上,长度为1.4 Mb,利用此区域的二穗

短柄草基因组序列信息设计了新的EST-STS标记,对*MI3D232*基因进行了精细定位(Zhang等2010)。

二穗短柄草具有与麦类作物相似的春化特性,小麦和大麦的春化基因*VRN2*和*VRN3*在二穗短柄草中分别只有一个同源基因,而*VRN1*则具有多个同源基因,这是由于*VRN1*作为MADS-box转录因子在开花植物中以大的基因家族形式存在。小麦和大麦的*VRN2*基因是开花抑制因子,在春性品种中表达量很低;*VRN3*基因是开花促进因子,在春性品种中表达量很高;二穗短柄草春性类型Bd21-3和Bd3-1的*BdVRN2*和*BdVRN3*表现出同样的规律,而*BdVRN1*的表达量与开花时间并不完全相关(Schwartz等2010)。Higgins等(2010)研究表明小麦*VRN1*基因在Bd21的共线性区域存在一个同源基因;*VRN2*在Bd21中不存在同源基因,可能与Bd21不需要春化即可开花有关。

4 短柄草和二穗短柄草与大麦的比较基因组学研究

Turner等(2005)利用与大麦长日照感应基因*ppd-H1*附近区段同源的短柄草BAC文库序列信息,图位克隆了*ppd-H1*基因;Vu等(2010)利用短柄草基因组信息,精细定位了大麦半矮秆基因*sdw3*。

Mayer等(2009)参照二穗短柄草的基因组信息完成了大麦1H染色体测序与组装。二穗短柄草的5条染色体与大麦7条染色体间的同源关系与二穗短柄草与小麦间的同源关系相似(The International Brachypodium Initiative 2010)。Ma等(2010)利用荧光原位杂交(FISH)在细胞学水平证实了二穗短柄草的第1染色体与大麦第2和7染色体具有共线性关系,同时发现短柄草和二穗短柄草半矮秆基因*sdw3*的核心区段分别只有130 kb和75 kb,而大麦相应的共线性区域却超过1 000 kb。二穗短柄草Bd21缺失大麦开花时间基因*HvCO3*家族,其他的CO家族基因在大麦与二穗短柄草之间具有高度保守性(Higgins等2010)。Drader和Kleinhofs (2010)构建了大麦抗病基因与二穗短柄草的共线性图谱,结果表明二穗短柄草含有一个大麦抗秆锈病基因*Rpg1*的同源基因,二者在氨基酸水平上具有高度的相似性;*Rpg5*在二穗短柄草中有2个高度相似的同源基因,分别在不同的跨叠片段上,一个含有NBS-LRR结构域,另一个含有Ser/Thr蛋白激酶结构域;*rpg4*在短柄草中有一个高度相似的同源基

因, 对大麦抗病性有重要作用的3个残基在二穗短柄草中具有高度的保守性。大麦苗期抗斑枯病基因*Rcs5*在二穗短柄草的同源区域具有高度的共线性, 这将有助于鉴定并克隆此基因。

5 展望

麦类作物基因组庞大而复杂, 而且遗传转化和诱变效率较低, 严重限制了其功能基因组学的研究。建立麦类作物的模式植物, 目的在于利用模式植物相对简单的基因组与麦类作物基因组之间的共线性关系, 以及基因组成和功能上的相似性, 应用比较基因组学的方法阐明麦类作物, 特别是异源六倍体小麦基因组在结构、功能以及物种进化上的内在联系, 从而深入研究、整合利用麦类作物的优质资源。二穗短柄草几乎具备了模式植物所需要的全部条件, 其许多性状的表型与麦类作物相似, 目前在麦类作物基因组研究上的应用还主要集中在共线性区域的鉴定、新分子标记开发、基因定位和克隆等。今后, 随着小麦和大麦全基因组测序计划的实施, 二穗短柄草的基因组信息将为小麦和大麦序列拼接和基因注释提供一个最佳的模板; 同时由于二穗短柄草某些基因的功能和表达模式可能与麦类作物相似, 因此利用二穗短柄草来研究这些基因的表达模式和作用机制, 将极大地加速麦类作物功能基因组学研究。

参考文献

- Bossolini E, Wicker T, Knobel PA, Keller B (2007). Comparison of orthologous loci from small grass genomes *Brachypodium* and rice: implications for wheat genomics and grass genome annotation. *Plant J*, 49: 704~717
- Drader T, Kleinhofs A (2010). A synteny map and disease resistance gene comparison between barley and the model monocot *Brachypodium distachyon*. *Genome*, 53: 406~417
- Draper J, Mur LA, Jenkins G, Ghosh-Biswas GC, Bablak P, Hasterok R, Routledge APM (2001). *Brachypodium distachyon*. A new model system for functional genomics in grasses. *Plant Physiol*, 127: 1539~1555
- Faris JD, Zhang Z, Fellers JP, Gill BS (2008). Micro-colinearity between rice, *Brachypodium*, and *Triticum monococcum* at the wheat domestication locus *Q*. *Funct Integr Genomics*, 8: 149~164
- Febrer M, Goicoechea JL, Wright J, McKenzie N, Song X, Lin J, Coltura K, Wissotski M, Yu Y, Ammiraju JSS et al (2010). An integrated physical, genetic and cytogenetic map of *Brachypodium distachyon*, a model system for grass research. *PLoS ONE*, 5 (10): e13461
- Foote TN, Griffiths S, Allouis S, Moore G (2004). Construction and analysis of a BAC library in the grass *Brachypodium sylvaticum*: its use as a tool to bridge the gap between rice and wheat in elucidating gene content. *Funct Integr Genomics*, 4: 26~33
- Griffiths S, Sharp R, Foote TN, Bertin I, Wanous M, Reader S, Colas I, Moore G (2006). Molecular characterization of *Ph1* as a major chromosome pairing locus in polyploid wheat. *Nature*, 439: 749~752
- Gu YQ, Ma YQ, Huo NX, Vogel JP, You FM, Lazo GR, Nelson WM, Soderlund C, Dvorak J, Anderson OD, Luo MC (2009). A BAC-based physical map of *Brachypodium distachyon* and its comparative analysis with rice and wheat. *BMC Genomics*, 10: 496
- Hasterok R, Marasek A, Donnison IS, Armstead I, Thomas A, King IP, Wolny E, Idziak D, Draper J, Jenkins G (2006). Alignment of the genomes of *Brachypodium distachyon* and temperate cereals and grasses using bacterial artificial chromosome landing with fluorescence *in situ* hybridization. *Genetics*, 173: 349~362
- Higgins JA, Bailey PC, Laurie DA (2010). Comparative genomics of flowering time pathways using *Brachypodium distachyon* as a model for the temperate grasses. *PLoS ONE*, 5 (4): e10065
- Huo N, Gu YQ, Lazo GR, Vogel JP, Coleman-Derr D, Luo MC, Thilmony R, Garvin DF, Anderson OD (2006). Construction and characterization of two BAC libraries from *Brachypodium distachyon*, a new model for grass genomics. *Genome*, 49: 1099~1108
- Huo N, Lazo GR, Vogel JP, You FM, Ma Y, Hayden DM, Coleman-Derr D, Hill TA, Dvorak J, Anderson OD et al (2008). The nuclear genome of *Brachypodium distachyon*: analysis of BAC end sequences. *Funct Integr Genomics*, 8: 135~147
- Huo N, Vogel JP, Lazo GR, You FM, Ma Y, McMahon S, Dvorak J, Anderson OD, Luo MC, Gu YQ (2009). Structural characterization of *Brachypodium* genome and its syntenic relationship with rice and wheat. *Plant Mol Biol*, 70: 47~61
- Kumar S, Mohan A, Balyan HS, Gupta PK (2009). Orthology between genomes of *Brachypodium*, wheat and rice. *BMC Res Notes*, 2: 93
- Ma L, Vu GT, Schubert V, Watanabe K, Stein N, Houben A, Schubert I (2010). Synteny between *Brachypodium distachyon* and *Hordeum vulgare* as revealed by FISH. *Chromosome Res*, 18: 841~850
- Mayer KFX, Taudien S, Martis M, Simkova H, Suchankova P, Gundlach H, Wicker T, Petzold A, Felder M, Steuernagel B et al (2009). Gene content and virtual gene order of barley chromosome 1H. *Plant Physiol*, 151: 496~505
- Moore G, Gale MD, Kurata N, Flavell RB (1993). Molecular analysis of small grain cereal genomes: current status and prospects. *Bio-Technology*, 11: 584~589
- Qi LL, Friebe B, Wu JJ, Gu YQ, Qian C, Gill BS (2010). The compact *Brachypodium* genome conserves centromeric regions of a common ancestor with wheat and rice. *Funct Integr Genomics*, 10: 477~492
- Schwartz CJ, Doyle MR, Manzaneda AJ, Rey PJ, Mitchell-Olds T, Amasino RM (2010). Natural variation of flowering time and vernalization responsiveness in *Brachypodium distachyon*. *Bio-*

- energ Res, 3: 38~46
- Sharma S, Sreenivasulu N, Harshavardhan VT, Seiler C, Sharma S, Khalil ZN, Akhunov E, Sehgal SK, Röder MS (2010). Delineating the structural, functional and evolutionary relationships of sucrose phosphate synthase gene family II in wheat and related grasses. *BMC Plant Biol*, 10: 134
- Spielmeyer W, Singh RP, McFadden H, Wellings CR, Huerta-Espino J, Kong X, Appels R, Lagudah ES (2008). Fine scale genetic and physical mapping using interstitial deletion mutants of Lr34/Yr18: a disease resistance locus effective against multiple pathogens in wheat. *Theor Appl Genet*, 116: 481~490
- The International Brachypodium Initiative (2010). Genome sequencing and analysis of the model grass *Brachypodium distachyon*. *Nature*, 463: 763~768
- Turner A, Beales J, Faure S, Dunford RP, Laurie DA (2005). The pseudo-response regulator Ppd-H1 provides adaptation to photoperiod in barley. *Science*, 310: 1031~1034
- Tyler L, Bragg JN, Wu JJ, Yang XH, Tuskan GA, Vogel JP (2010). Annotation and comparative analysis of the glycoside hydrolase genes in *Brachypodium distachyon*. *BMC Genomics*, 11: 600
- Vogel JP, Gu YQ, Twigg P, Lazo GR, Laudencia-Chingcuanco D, Hayden DM, Donze TJ, Vivian LA, Stamova B, Coleman-Derr D (2006). EST sequencing and phylogenetic analysis of the model grass *Brachypodium distachyon*. *Theor Appl Genet*, 113: 186~195
- Vu GT, Wicker T, Buchmann JP, Chandler PM, Matsumoto T, Graner A, Stein N (2010). Fine mapping and syntenic integration of the semi-dwarfing gene *sdw3* of barley. *Funct Integr Genomics*, 10: 509~521
- Wiebe K, Harris NS, Faris JD, Clarke JM, Knox RE, Taylor GJ, Pozniak CJ (2010). Targeted mapping of *Cdu1*, a major locus regulating grain cadmium concentration in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*). *Theor Appl Genet*, 121: 1047~1058
- Yu GT, Cao XW, Harris MO, Gu YQ, Luo MC, Xu SS (2009). Saturation and comparative mapping of genomics region harboring Hessian fly resistance gene *H26* in wheat. *Theor Appl Genet*, 118: 1589~1599
- Zeid M, Yua JK, Goldowitz I, Denton ME, Costich DE, Jayasuriya CT, Saha M, Elshire R, Benscher D, Breseghello F et al (2010). Cross-amplification of EST-derived markers among 16 grass species. *Field Crops Res*, 118: 28~35
- Zhang HT, Guan HY, Li JT, Zhu J, Xie CJ, Zhou YL, Duan XY, Yang TM, Sun QX, Liu ZY (2010). Genetic and comparative genomics mapping reveals that a powdery mildew resistance gene *ML3D232* originating from wild emmer co-segregates with an NBS-LRR analog in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 121: 1613~1621