



ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Engineering

journal homepage: www.elsevier.com/locate/eng



Research
Crop Genetics and Breeding—Review

利用小麦 - 偃麦草远缘杂交选育多年生小麦述评

崔磊^{a,b,#}, 任永康^{a,#}, Timothy D. Murray^c, 闫文泽^a, 郭庆^a, 牛瑜琦^a, 孙玉^{a,*}, 李洪杰^{b,*}

^a Institute of Crop Science, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Taiyuan 030031, China

^b The National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

^c Department of Plant Pathology, Washington State University, Pullman, WA 99164, USA

ARTICLE INFO

Article history:

Received 9 February 2018

Revised 16 March 2018

Accepted 23 March 2018

Available online 20 July 2018

关键词

偃麦草

小麦

多年生

小麦

摘要

偃麦草属植物 (*Thinopyrum* spp.) 是小麦 (*Triticum aestivum* L.) 的近缘植物, 具有多年生生长习性, 并且抗多种生物胁迫和非生物胁迫, 可以应用于小麦遗传改良。偃麦草的很多优良性状可通过渐渗育种培育小麦品种。偃麦草的多年生习性是一种由多个未知基因控制的复杂的数量性状。偃麦草属植物可以与普通小麦杂交产生双二倍体或部分双二倍体。此外, 通过偃麦草直接驯化也可以选育多年生小麦。小麦 - 偃麦草杂种后代结合了双亲的优异性状, 可以粮饲兼用。小麦 - 偃麦草杂种后代能够适应多种农业生态系统。本文总结了利用偃麦草培育多年生小麦的发展情况, 以及小麦 - 偃麦草杂种的遗传特点、选育方法以及应用前景。

© 2018 THE AUTHORS. Published by Elsevier LTD on behalf of Chinese Academy of Engineering and Higher Education Press Limited Company This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

1. 引言

由于全球人口增长、气候变化和温室气体排放等问题日益突出, 粮食安全是人类发展面临的巨大挑战[1,2]。预计到2050年, 全球人口将突破98亿。与此同时, 全世界范围内估计有 3.68×10^7 hm²的边缘土地 (marginal land, 即低效益或零效益的土地), 超过50%人口的粮食来自这些边缘土地[4]。中国是人口大国, 却需要用全球9%的土地养育近20%的全球人口。为了确保粮食安全, 早在2006年我国就已提出了坚守 1.2×10^8 hm²耕地的红线。中国西部地区有相当一部分中低产农业耕地 (如盐碱地、沙化地和少雨地区的耕地), 高产良田主要集中在东部和南部的长江和黄河等流域, 这些区域也包

括大面积的中低产田[5-7]。土地荒漠化和退化在中国以及其他国家也日益严重。据报道, 2015年全球有约25%农业耕地的等级水平在迅速下降[8]。

常规一年生作物如小麦 (*Triticum aestivum* L.)、水稻 (*Oryza sativa* L.) 和玉米 (*Zea mays* L.) 是人类的主要粮食作物。但是, 一年生作物会给生态环境带来负面影响, 包括水污染、水土流失、碳储存减少、温室气体排放增加, 以及过量施用化肥等问题[9]。由于缺少持久的地面植被保护, 普通一年生作物会更加容易引起土壤侵蚀[10]。一年生作物的氮流失是多年生作物的30~50倍[11]。培育能够生长几年的多年生作物是提高粮食安全的一个措施。利用远缘杂交和驯化野生近缘植物均可培育多年生小麦, 本文主要侧重于利用偃麦草 (*Thinopy-*

* Corresponding author.

E-mail address: sunyu203@126.com (Y. Sun), lihongjie@caas.cn (H. Li)

These authors contributed equally to this work.

rum spp.) 远缘杂交选育多年生小麦的工作, 其中包括多年生小麦的选育方法、环境效益以及挑战和机遇。

2. 多年生作物的农业和环境效益

收获之后能够再生是多年生植物的典型特征。与一年生作物相比, 多年生作物通常地面植被覆盖度更大、生长周期更长, 同时拥有庞大的根系。多年生作物具有良好的环境效益, 包括减少土壤流失、保护水资源、减少养分流失、提高土壤碳维持能力, 而且可为野生动物持续提供食物来源[12,13]。多年生作物的经济效益包括减少种子和化肥的投入(一次播种, 可多次收获), 降低一年生作物杂草控制、中耕和其他农田作业的费用。多年生作物不仅能够用作食品和饲料, 还可以作为燃料和其他非食品生物制品[14-17]。具有潜在应用价值的多年生作物包括多年生小麦[18,19]、多年生水稻(*O. rufipogon* Griff.) [20-22]、多年生高粱[*Sorghum bicolor* (L.) Moench][23]和多年生糜子(*Panicum miliaceum* L.) [1,24]。

除了多年生小麦, 澳大利亚还用一种大粒牧草细叶小檗[*Microlaena stipoides* (Labill.) R. Br.]选育多年生谷类作物[25]。一些草本豆科经驯化后也有可能成为多年生作物[26,27]。另外, 商品牧草细叶小檗和聂帕桐[*Distichlis palmeri* (Vasey) Fassett ex I. M. Johnst.]通过驯化也可能成为多年生作物[28,29]; 然而这些多年生作物距实际利用还有很大距离[30]。

3. 利用偃麦草培育多年生小麦

野生多年生植物驯化和一年生作物与多年生近缘种之间远缘杂交是培育多年生作物的主要策略。与直接驯化野生多年生植物相比, 远缘杂交能够整合双亲的优异性状且使育种周期相对缩短。小麦族的大多数野生近缘种都是多年生, 如粗山羊草(*Aegilops tauschii* Coss.)、冰草(*Agropyron cristatum* Gaertn)、华山新麦草(*Psathyrostachys huashanica* Keng)、拟鹅观草(*Pseudoroegneria spicata* Pursh)、澳大利亚披碱草(*Elymus scaber* R. Br.) 以及偃麦草属植物, 其中有很多野生近缘种都能够与普通小麦杂交[31,32]。其他一些牧草如澳冰草[*Australopyrum* (Tzvekev) Á. Löve]也具有多年生习性[27]。由于偃麦草属植物与小麦具有遗传亲和性并且有较长的研究历史, 因而具有作为多年生性状亲本的潜力[32-34]。

偃麦草属包含由二倍体到同源异源十倍体等不同基因组构成的11个种, 如二倍体长穗偃麦草(*Th. elongatum* D. R. Dewey, $2n = 2x = 14$)、百萨偃麦草[*Th. Bessarabicum* (Savul & Rayss) Á. Löve, $2n = 2x = 14$]、脆轴偃麦草(*Th. junceiforme* Á. Löve, $2n = 4x = 28$ 或 $2n = 6x = 42$)、中间偃麦草(*Th. intermedium* Barkworth & D. R. Dewey, $2n = 6x = 42$)和十倍体长穗偃麦草(*Th. ponticum* Beauv., $2n = 10x = 70$)。偃麦草属植物抗多种生物胁迫(如病虫害)和非生物胁迫(如盐、干旱和极端温度等), 是小麦遗传改良重要的外缘基因来源[19,33,35-37]。与其他多年生近缘属种植物相比, 偃麦草农艺性状优良, 籽粒较大(千粒重达5.3 g), 籽粒营养品质好[38-41]。在美国西部地区, 偃麦草的生物产量远高于普通一年生的小麦, 被视为一种高产的牧草[42,43]。偃麦草根系庞大, 易于吸收养分, 能够显著减少土壤氮素流失[19]。有研究报道中间偃麦草的籽粒品质与小麦相近, 蛋白质含量高, 面粉烘焙品质好[44,45]。Larkin等[46]报道小麦-长穗偃麦草衍生系和小麦-中间偃麦草衍生系能够在田间连续生长和收获4年, 但随着时间的推移, 产量也逐年下降。美国的罗德尔研究所(The Rodale Institute, Kutztown, PA, USA)在20世纪80年代就已开展多年生小麦的研究, 经各项评价试验最终从100种小麦近缘多年生植物中选择中间偃麦草作为目标材料开展驯化多年生小麦的研究[13,38,46,47]。

4. 多年生小麦育种的现状

早期小麦与偃麦草的远缘杂交可追溯至20世纪20年代到30年代, 苏联、美国、德国和加拿大的科学家先后成功将小麦与偃麦草杂交[12,48-52]。苏联科学家齐津(Tsitsin)开展小麦与偃麦草杂交, 目的是培育多年生小麦, 但他的尝试没有成功[51]。尽管如此, 这些研究证实了通过染色体重组或易位, 将控制多年生性的基因直接导入小麦具有可行性。全球第一个多年生小麦品种Montana-2 (MT-2)于1987年在美国注册[53,54]。MT-2是在美国蒙大拿州立大学通过硬粒小麦(*Triticum turgidum* L. var. *durum*)与中间偃麦草杂交培育的。Lammer等[55]研究发现一个中国春4E附加系具有再生性, 这个4E染色体来自二倍体长穗偃麦草, 可能控制多年生性状, 这个附加系的再生性比多年生亲本明显差一些。有研究认为多年生性状是由多基因控制,

因而将多年生性状从多年生亲本导入普通一年生小麦不是一件很容易的事情[12,13,27,56]。将普通小麦中的驯化基因导入多年生植物,改良野生性状(如落粒性、落穗性、无限开花性和较大籽粒等)的难度相对小一些[57]。这样能够促进野生多年生植物更好地适应现代农业生产。美国堪萨斯州萨利纳土地研究所(The Land Institute, Salina, KS, USA)在多种多年生植物(包括中间偃麦草)驯化的研究中取得了重要的进展。利用硬粒小麦或普通小麦与中间偃麦草杂交获得20个多年生小麦品系,已经在9个国家开展种植和评价[19,34]。来自澳大利亚、美国和中国的150份小麦-偃麦草衍生品系,已经在澳大利亚开展了长期的多年生性状鉴定和评价,其中部分材料能够连续生长3年并能够生产牧草和籽粒[26,27,46,58]。一些多年生品系具有抗旱性,能够适应澳大利亚部分干旱地区的环境[46]。多年生小麦被认为是未来澳大利亚小麦生产的重要组成部分[27]。

5. 中国小麦与偃麦草远缘杂交研究

自20世纪50年代起,偃麦草就开始在我国小麦遗传改良中应用[59]。孙善澄最早于1953年在东北农业大学开展小麦与中间偃麦草的远缘杂交研究[60]。在随后的研究中,利用六倍体小偃麦或八倍体小偃麦与小麦杂交获得一大批多年生小麦材料。

普通小麦与二倍体长穗偃麦草($2n=14$)杂交后代的抗寒、抗旱等性状表现较弱,在山西干旱和寒冷的自然环境下再生性不好,因而倾向以六倍体中间偃麦草($2n=42$)和八倍体小偃麦($2n=56$)作为多年生供体。八倍体小偃(普通小麦与中间偃草杂种)与六倍体小偃麦(硬粒小麦与中间偃麦草杂种)的杂种 F_1 代植株常具有良好的再生性,能够在试验田连续存活3年,个别材料甚至能连续生长7年,但 F_1 代杂种结实率很低,平均结实率只有24.0%。 F_2 到 F_4 代杂种后代发生性状分离,根据形态特征可以分为3类:普通小麦类型、中间型(*Tritelytrigia*)和牧草/麦草型(类似中间偃麦草的亲本)(图1)。 F_2 和 F_3 杂种后代的结实率提高到65.4%和64.7%[61]。基因组原位杂交(genomic *in situ* hybridization, GISH)分析结果表明,小麦-中间偃麦草杂交后代12-480、12-787、12-1150和12-1269含有50~56条染色体,其中有8~14条中间偃麦草染色体(孙玉,未发表数据)。这些多年生小麦品系植株高大(115~146 cm)、耐寒(-20°C)、多穗(20~61),并且籽粒富含蛋白质和多种

营养成分(图2和图3),可以用来选育多年生牧草。另外,一些多年生小麦品系对禾谷胞囊线虫[*Heterodera avenae* Wollenweber和*H. filipjevi* (Madzhidov) Stelteer]、条锈病(*Puccinia striiformis* Westend f. sp. *tritici*)和白粉病[*Blumeria graminis* (DC) E.O. Speer f. sp. *tritici* emend. É. J. Marchal]等真菌病害都具有抗性,能够用于小麦的抗病育种。除了多年生习性,小麦-中间偃麦草部分双



图1. 小麦×中间偃麦草杂种 F_2 代穗部形态特征。(A)中间偃麦草;(B-J)不同杂种后代的穗子;(K)普通小麦晋麦47。



图2. 中国山西省农业科学院东阳试验示范基地,利用小麦与中间偃麦草选育的多年生小麦品系在田间生长情况。



图3. 中国山西省农业科学院东阳试验示范基地, 利用小麦与中间偃麦草远缘杂交获得的多年生小麦株丛。

二倍体(如“中”系列小偃麦材料)对小麦条纹花叶病毒(wheat streak mosaic virus)及其传媒小麦卷叶蚜(*Aceria tosichella* Keifer)、大麦黄矮病(barley yellow dwarf virus)、眼斑病[*Oculimacula yallundae* (Wallwork & Spooner) Crous & W. Gams和*O. acufomis*(Boerema, R. Pieters & Hamers)]和禾谷胞囊线虫(*Heterodera* spp.)等多种病虫害具有抗性[32,36,62]。Zhao等[56]利用八倍体小偃麦和中间偃麦草杂交选育的多年生小麦品系具有良好的再生性,并能够适应黑龙江省寒冷的冬季环境。我国于1956年开始将长穗偃麦草应用于小麦遗传改良,选育了包括小偃6号在内的一系列高产抗病小麦品种[63]。

6. 多年生小麦的选育方法

通过直接驯化小麦近缘属种植物是另一个培育多年生小麦的策略,一些重要驯化性状和一年生作物的改良性状都是由同源基因控制的[13,24,64,65]。例如,水稻、小麦和玉米的粒重基因均为*GW2*[66,67];*VRN1*基因控制小麦、大麦(*Hordeum vulgare* L.)和黑麦草(*Lolium*

perenne L.)的开花时间[68];小麦、大麦、玉米和高粱的糯性都是由*GBSSI*或*Waxy*基因控制的[13]。在长期选育过程中,利用分子标记辅助选择(marker-assisted selection, MAS)或基因转移(gene transfer)筛选和导入这些基因,也许能够加速多年生小麦的选育。自1983年起,美国罗道尔研究所和堪萨斯州萨利纳土地研究所的科学家就已开展驯化中间偃麦草的研究,利用中间偃麦草选育了一系列收获指数提高且植株延展较小的材料[12,34,38]。

驯化和选育多年生小麦育种周期较长,包括如下步骤:①评价和鉴定野生近缘属种植物,筛选表现最好的多年生亲本;②通过将农艺性状优异的普通小麦与多年生亲本杂交获得早期群体;③待目的基因或基因座纯合,筛选具有目标性状的家系;④通过多年、多点鉴定,评价多年生小麦材料,之后便可筛选有潜力的品系[13,65]。在整个选育周期中,农艺性状优异且具有多年生习性的家系可以继续作为杂交亲本。

由于一些目标性状的遗传复杂性以及目标性状与某些不利性状存在连锁累赘,野生近缘植物的农艺性状常常表现不佳,如开花晚、籽粒小和易落粒等。偃麦草和小麦族其他多年生物种能够与小麦推广品种杂交,可以结合多年生亲本的多年生习性和普通小麦的优良农艺性状[69]。在维持杂种后代多年生习性的同时,不同的育种方法如系谱选择、回交育种和轮回选择等,都可以用于杂种后代优异农艺性状的筛选[13,45]。早期选择(F_2 到 F_4)应该注重籽粒大小、株高、育性等性状,染色体数目的稳定也是一个重点[13,24]。高代品系则需关注产量、品质、抗病性和再生性等性状[70-72]。除了几代的多年生性状选择外,还应关注新形成的异源多倍体杂种后代的遗传构成变化,以保证外缘基因组与小麦基因组之间的相互协调[30]。在选育多年生小麦的过程中必须考虑杂种后代材料的育性和稳定性。除了考虑倍性和遗传适应性之外,不同的气候(降雨和温度)、土壤和病害的差异都会影响多年生小麦品系的适应性,因而多年生小麦品系在不同环境的再生能力会有不同[13,30]。

7. 多年生小麦的遗传学研究

当前,控制植物多年生习性的基因仍不明确。据报道,当远缘杂种后代中一定数量的外缘染色体添加到小麦基因组时,就会表现多年生习性[55,73-76]。能够在

田间连续生长的多年生小麦品系至少需要含有中间偃麦草的一个染色体组才能具备旺盛的多年生习性[18,58]。我们的研究与前人的研究成果一致，部分多年生小麦品系含有54~56条染色体，其中12~14条来自中间偃麦草(孙玉，未发表数据)。随着远缘杂交后代中偃麦草染色体的增多，相应小麦染色体的减少，杂种后代的多年生习性有可能会增强。然而没有明确的研究结果表明杂种后代含有多少比例的中间偃麦草染色体才能确保具有很强的多年生习性。含有较少小麦染色体的杂种后代，其遗传构成不稳定，生长习性偏向于野生近缘植物。由于在染色体重组过程中会存在部分染色体丢失的现象，因而无法用高代杂种后代品系来评估中间偃麦草整个基因组对于控制多年生性的作用和影响。美国罗道尔研究所和堪萨斯州萨利纳土地研究所的科学家为了探究杂种后代中多少小麦和中间偃麦草染色体的构成比例可以提高多年生性状的表现，利用二倍体、四倍体和六倍体小麦与中间偃麦草杂交，培育了一整套不同染色体构成的双二倍体和部分双二倍体材料[13,24,34,58]。在这些部分双二倍体杂种后代中，外缘染色体通常来自偃麦草的不同染色体组[35]。部分双二倍体杂种后代中的混合染色体组或合成染色体组可能会导致育性降低，并控制多年生性状染色体的丢失。利用拟鹅观草[*Pseudoroegneria stipifolia* (Czern. ex Nevski) Á. Löve或*Pseudoroegneria strigosa* (M. Bieb) Á. Löve]S (或St) 基因组DNA作为探针进行GISH分析，能够区别杂种后代中来自偃麦草的染色体或染色体片段[35,54]。例如，多年生小麦品种MT-2包含A、B、D、E和St基因组染色体，不同MT-2家系内和家系间染色体构成会有差异，平均染色体构成为26.2条小麦染色体 + 9.4条St组染色体+ 18.8条E组染色体 + 1.5条St/E组染色体[54]。Chen等[77]报道MT-2的基因组包含10条St组染色体、8条J^s组染色体和13条J组染色体。有学者建议可借鉴小黑麦(triticales, 六倍体小黑麦AABBRR或八倍体小黑麦AABBDDRR)，利用二倍体偃麦草(如*Th. elongatum*)作为多年生供体，分别与四倍体小麦或六倍体小麦杂交选育多年生小麦[13,46,58]。杂种后代的育性、高产性和再生性的选择需要多个世代的选择。

很多研究已经证明在远缘杂交的过程中存在细胞核与细胞质的相互作用，因而确定细胞质在远缘杂交选育多年生小麦中的作用是必要的[76,78,79]。由于可能与小麦细胞质(cytoplasm)存在不亲和性，控制多年生性状的偃麦草基因可能会被消除或沉默不表达[34]。

8. 挑战和机遇

下一代测序技术(next-generation sequencing, NGS)的迅速发展使很多种作物获得了高质量的参考基因组序列信息，因而能够为加速培育多年生小麦提供有效的参考信息。NGS技术能处理庞大复杂的基因组(二倍体和多倍体物种)。中间偃麦草是一个异源六倍体($2n = 6x = 42$, StStJ^sJ^sJJ)，基因组大小为12.6 Gb，其中绝大部分(80%~90%)是重复序列[13]。最近，Zhang等[80]利用优化的基因分型测序(genotyping-by-sequencing, GBS)技术在没有参考序列的基础上开发了覆盖中间偃麦草基因组的分子标记。Kantarski等[81]构建了由21个连锁群构成的覆盖中间偃麦草全基因组的遗传连锁图谱，包含10 029个GBS标记，总图距为5061 cM。这个整合图谱(consensus map)与大麦基因组具有良好的共线性关系，将有助于对中间偃麦草多年生习性遗传控制的解析，并加速偃麦草的驯化和多年生小麦改良的选择效率。根据田间表现的高通量表型分析平台能够提供精确的表型数据，用于分析多年生性状以及农艺性状的遗传控制，从而提高多年生小麦的驯化和选育的效率[13,82]。

有关作物多年生习性的遗传机制，以及如何聚合优异农艺性状基因与多年生基因还需要进一步研究。在澳大利亚，预计到2030年通过审定和推广适应性良好的商业化多年生小麦品种[46]。我们利用硬粒小麦或普通小麦与具有多年生性的小麦-中间偃麦草衍生系进行杂交，选育了一大批具有良好再生性、生物量大、育性好的材料，可用于牧草品种选育。这些材料能够适应新疆和宁夏等地区的生态环境，但其开花晚和籽粒产量低的问题仍需进一步改良。多年生作物要想在农业生产中广泛应用，就需要提高自身的经济价值[83]。具有旺盛再生能力、抗旱、抗寒、能够满足农民基本需求和经济效益的多年生小麦品种还十分有限。与其他新型作物品种的推广类似，多年生小麦应首先在边缘土地种植，进一步提高经济效益，才能成为主流作物。在多年生小麦选育和改良的过程中，从始至终要以多年生小麦的最终用途作为育种目标[84]。此外，也有报道对多年生作物存有顾虑，担忧多年生作物可能会成为杂草或是成为某些病害的“桥梁”而引发严重的病害流行[85]。

现代基因组学手段已在普通小麦以及其他作物得到广泛的使用，也将有助于多年小麦的选育。综合使用高通量的基因组标记、强大的统计工具和表型评价平台，

将彻底革新栽培作物育种和多年生偃麦草的驯化。多年生性状遗传复杂且多年生作物育种周期长，建立在基因组学技术基础之上的高通量基因分型和表型评价技术将提高远缘杂种后代选择准确性和效率[86–89]。与此同时，基于基因组学的快速育种技术能够使得小麦、大麦和硬粒小麦等作物每年完成多个世代的生长和选育，这将缩短育种周期，加速已有多年生小麦的改良和多年生偃麦草的驯化[90]。

9. 结语

鉴于日益增长的全球人口和气候变化带来的风险，以及由于土壤退化造成的耕地损失，粮食安全越来越受到关注，培育和种植多年生小麦提供了一种前景广阔的新策略，能够增加粮食产量并且提高农业生态系统多样性。多年生小麦可实现一次种植多次收获，给农民提供了新的种植选择，特别是边缘土地和低产耕地地区的农民。多年生小麦生物产量大且投入低，还可以作为牧草和能源植物在边缘土地推广种植，使农民受益。多年生小麦在不同条件下可用于不同的生产目的，有必要根据不同环境因地制宜地选育多年生作物。小麦-中间偃麦草双二倍体和部分双二倍体在多种生态环境中均表现良好的多年生性状。现代高通量基因分型和表型评价技术，结合快速育种技术，将加速多年生小麦品种的选育。

致谢

本研究由国家重点研发计划“七大农作物育种”重点专项(2017YFD0101002)、山西省青年科技研究基金(201601D021128)、山西省农业科学院博士后基金(YBSJJ1808)、中国农业科学院创新工程国际合作项目(CAAS-XTCX2018020-2)和作物分子育种国家工程实验室资助。

Compliance with ethics guidelines

Lei Cui, Yongkang Ren, Timothy D. Murray, Wenze Yan, Qing Guo, Yuqi Niu, Yu Sun, and Hongjie Li declare that they have no conflict of interest or financial conflicts to disclose.

References

- [1] Glover JD, Reganold JP, Bell LW, Borevitz J, Brummer EC, Buckler ES, et al. Increased food and ecosystem security via perennial grains. *Science* 2010;328(5986):1638–9.
- [2] Jones JM, Engelson J. Whole grains: benefits and challenges. *Annu Rev Food Sci Technol* 2010;1:19–40.
- [3] Department of Economic and Social Affairs of the United Nation. The 2017 revision of world population prospect. Report. New York (NY): United Nations; 2017. Report No.: ESA/P/WP/248.
- [4] Eswaran H, Beinroth F, Reich P. Global land resources and population-supporting capacity. *Am J Altern Agric* 1999;14(3):129–36.
- [5] Lam HM, Remais J, Fung MC, Xu L, Sun SSM. Food supply and food safety issues in China. *Lancet* 2013;381(9882):2044–53.
- [6] Meng QF, Hou P, Wu L, Chen XP, Cui ZL, Zhang FS. Understanding production potentials and yield gaps in intensive maize production in China. *Field Crops Res* 2013;143:91–7.
- [7] Li YX, Zhang WF, Ma L, Wu L, Shen JB, Davies WJ, et al. An analysis of China's grain production: looking back and looking forward. *Food Energy Secur* 2014;3(1):19–32.
- [8] Nkonya E, Mirzabaev A, von Braun J. Economics of land degradation and improvement: an introduction and overview. In: Nkonya E, Mirzabaev A, von Braun J, editors. *Economics of land degradation and improvement—a global assessment for sustainable development*. Berlin: Springer; 2016. p. 1–14.
- [9] Monfreda C, Ramankutty N, Foley JA. Farming the planet: 2. Geographic distribution of crop areas, yields, physiological types, and net primary production in the year 2000. *Global Biogeochem Cycles* 2008;22(1):1–19.
- [10] Gantzer CJ, Anderson SH, Thompson AL, Brown JR. Estimating soil erosion after 100 years of cropping on Sanborn Field. *J Soil Water Conserv* 1990;45(6):641–4.
- [11] Randall GW, Mulla DJ. Nitrate nitrogen in surface waters as influenced by climatic conditions and agricultural practices. *J Environ Qual* 2001;30(2):337–44.
- [12] Cox TS, Van Tassel DL, Cox CM, DeHaan LR. Progress in breeding perennial grains. *Crop Pasture Sci* 2010;61(7):513–21.
- [13] Kantar MB, Tyl CE, Dorn KM, Zhang X, Jungers JM, Kaser JM, et al. Perennial grain and oilseed crops. *Annu Rev Plant Biol* 2016;67:703–29.
- [14] Colmer TD, Munns R, Flowers TJ. Improving salt tolerance of wheat and barley: future prospects. *Aust J Exp Agric* 2006;45(11):1425–43.
- [15] Sanderson MA, Adler PR. Perennial forages as second generation bioenergy crops. *Int J Mol Sci* 2008;9(5):768–88.
- [16] Borrill P, Connorton JM, Balk J, Miller AJ, Sanders D, Uauy C. Biofortification of wheat grain with iron and zinc: integrating novel genomic resources and knowledge from model crops. *Front Plant Sci* 2014;5:53.
- [17] Cooney D, Kim H, Quinn L, Lee MS, Guo J, Chen SL, et al. Switchgrass as a bioenergy crop in the Loess Plateau, China: potential lignocellulosic feedstock production and environmental conservation. *J Integr Agric* 2017;16(6):1211–26.
- [18] Cox TS, Bender M, Picone C, van Tassel DL, Holland JB, Brummer EC, et al. Breeding perennial grain crops. *Crit Rev Plant Sci* 2002;21(2):59–91.
- [19] Culman SW, Snapp SS, Ollenburger M, Basso B, DeHeen LR. Soil and water quality rapidly responds to the perennial grain *Kernza* wheatgrass. *Agron J* 2013;105(3):735–44.
- [20] Zhao XQ, Zhang T, Huang LY, Wu HM, Hu FY, Zhang F, et al. Comparative metabolite profiling and hormone analysis of perennial and annual rice. *J Plant Biol* 2012;55(1):73–80.
- [21] Zhang SL, Wang WS, Zhang J, Ting Z, Huang WQ, Xu P, et al. The progression of perennial rice breeding and genetics research in China. In: Batello C, Wade L, Cox S, Pogna N, Bozzini A, Choptiany J, editors. *Perennial crops for food security*. Proceedings of the FAO Expert Workshop; 2913 Aug 28–30; Rome, Italy. Rome: FAO; 2014. p. 27–38.
- [22] Zhang SL, Hu J, Yang CD, Liu HT, Yang F, Zhou JH, et al. Genotype by environment interactions for grain yield of perennial rice derivatives (*Oryza sativa* L./*Oryza longistaminata*) in southern China and Laos. *Field Crops Res* 2017;207:62–70.
- [23] Cox S, Nabukalu P, Paterson AH, Kong WQ, Nakasagga S. Development of perennial grain sorghum. *Sustainability* 2018;10(1):172.
- [24] Curwen-Mcadams C, Jones SS. Breeding perennial grain crops based on wheat. *Crop Sci* 2017;57(3):1172–88.
- [25] Davies CL, Waugh DL, Lefroy EC. Variation in seed yield and its components in the Australian native grass *Microlaena stipoides* as a guide to its potential as a perennial grain crop. *Aust J Agric Res* 2005;56(3):309–16.
- [26] Bell LW, Byrne F, Ewing MA, Wade LJ. A preliminary whole-farm economic analysis of perennial wheat in an Australian dryland farming system. *Agric Syst* 2008;96(1–3):166–74.
- [27] Bell LW, Wade LJ, Ewing MA. Perennial wheat: a review of environmental and agronomic prospects for development in Australia. *Crop Pasture Sci* 2010;61(9):679–90.
- [28] Kasem S, Waters DL, Rice N, Shapter FM, Henry RJ. Whole grain morphology or Australian rice species. *Plant Genet Resour* 2010;8(1):74–81.
- [29] Shapter FM, Cross M, Ablett G, Malory S, Chivers IH, King GJ, et al.

- High-throughput sequencing and mutagenesis to accelerate the domestication of *Microloaena stipoides* as a new food crop. *PLoS One* 2013;8(12):e82641.
- [30] Larkin PJ, Newell MT. Perennial wheat breeding: current germplasm and a way forward for breeding and global cooperation. In: Batello C, Wade L, Cox S, Pogna N, Bozzini A, Choptiany J, editors. Perennial crops for food security. Proceedings of the FAO Expert Workshop; 2913 Aug 28–30; Rome, Italy. Rome: FAO; 2014. p. 39–53.
- [31] Suneson CA, Sharkawy AE, Hall WE. Progress in 25 years of perennial wheat development. *Crop Sci* 1963;3(5):437–9.
- [32] Sun SC. The approach and methods of breeding new varieties and new species from *Agrotriticum* hybrids. *Acta Agron Sin* 1981;7(1):51–7. Chinese.
- [33] Li HJ, Conner RL, Murray TD. Resistance to soil-borne diseases of wheat: contributions from the wheatgrasses *Thinopyrum intermedium* and *Th. ponticum*. *Can J Plant Sci* 2008;88(1):195–205.
- [34] DeHaan LR, Wang SW, Larson SR, Cattani DJ, Zhang XF, Kantarski T. Current efforts to develop perennial wheat and domesticate *Thinopyrum intermedium* as a perennial grain. In: Batello C, Wade L, Cox S, Pogna N, Bozzini A, Choptiany J, editors. Perennial crops for food security. Proceedings of the FAO Expert Workshop; 2013 Aug 28–30; Rome, Italy. Rome: FAO; 2014. p. 72–89.
- [35] Chen Q. Detection of alien chromatin introgression from *Thinopyrum* into wheat using S genomic DNA as a probe—a landmark approach for *Thinopyrum* genome research. *Cytogenet Genome Res* 2005;109(1–3):350–9.
- [36] Li H, Wang X. *Thinopyrum ponticum* and *Th. intermedium*: the promising source of resistance to fungal and viral diseases of wheat. *J Genet Genomics* 2009;36(9):557–65.
- [37] Gazza L, Galassi E, Ciccoritti R, Cacciatori P, Pogna NE. Qualitative traits of perennial wheat lines derived from different *Thinopyrum* species. *Genet Resour Crop Evol* 2016;63(2):209–19.
- [38] Wagoner P. Perennial grain new use for intermediate wheatgrass. *J Soil Water Conserv* 1990;45(1):81–2.
- [39] Becker R, Wagoner P, Hanners GD, Saunders RM. Compositional, nutritional and functional evaluation of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*). *J Food Process Preserv* 1991;15(1):63–77.
- [40] Cao S, Xu H, Li Z, Wang X, Wang D, Zhang A, et al. Identification and characterization of a novel *Ag. intermedium* HMW-GS gene from *T. aestivum*-*Ag. intermedium* addition lines TAI-I series. *J Cereal Sci* 2007;45(3):293–301.
- [41] Murphy KM, Hoagland LA, Reeves PG, Baik BK, Jones SS. Nutritional and quality characteristics expressed in 31 perennial wheat breeding lines. *Renew Agric Food Syst* 2009;24(4):285–92.
- [42] Gelfand I, Sahajpal R, Zhang X, Izaurrealde RC, Gross KL, Robertson GP. Sustainable bioenergy production from marginal lands in the US Midwest. *Nature* 2013;493(7433):514–7.
- [43] Harmony KR. Cool-season grass biomass in the southern mixed-grass prairie region of the USA. *BioEnergy Res* 2015;8(1):203–10.
- [44] Jungers JM, DeHaan LR, Betts KJ, Sheaffer CC, Wyse DL. Intermediate wheatgrass grain and forage yield responses to nitrogen fertilization. *Agron J* 2017;109(2):462–72.
- [45] Newell MT, Hayes RC. An initial investigation of forage production and feed quality of perennial wheat derivatives. *Crop Pasture Sci* 2017;68(12):1141–8.
- [46] Larkin PJ, Newell MT, Hayes RC, Aktar J, Norton MR, Moroni SJ, et al. Progress in developing perennial wheats for grain and grazing. *Crop Pasture Sci* 2014;65(11):1147–64.
- [47] Wagoner P, Schaeffer JR. Perennial grain development: past efforts and potential for the future. *Crit Rev Plant Sci* 1990;9(5):381–408.
- [48] Armstrong JM. Hybridization of *Triticum* and *Agropyron*: I. Crossing results and description of the first generation hybrids. *Can J Res* 1936;14c(5):190–202.
- [49] Peto FH. Hybridization of *Triticum* and *Agropyron*: II. Cytology of the male parents and F₁ generation. *Can J Res* 1936;14c(5):203–14.
- [50] Smith DC. Intergenic hybridization of *Triticum* and other grasses, principally *Agropyron*. *J Hered* 1943;34(7):219–24.
- [51] Tsitsin NV. Remote hybridization as a method of creating new species and varieties of plants. *Euphytica* 1965;14(3):326–30.
- [52] Scheinost PL, Lammer DL, Cai XW, Murray TD, Jones SS. Perennial wheat: the development of a sustainable cropping system for the US Pacific Northwest. *Am J Altern Agric* 2001;16(4):147–51.
- [53] Schulz-Schaeffer J, Haller SE. Registration of montana-2 perennial × *Agrotriticum intermedium* Khizhnyak. *Crop Sci* 1987;27(4):822–3.
- [54] Jones TA, Zhang XY, Wang RRC. Genome characterization of MT-2 perennial and OK-906 annual wheat × intermediate wheatgrass hybrids. *Crop Sci* 1999;39(4):1041–3.
- [55] Lammer D, Cai X, Arterburn M, Chatelain J, Murray T, Jones S. A single chromosome addition from *Thinopyrum elongatum* confers a polycarpic, perennial habit to annual wheat. *J Exp Bot* 2004;55(403):1715–20.
- [56] Zhao HB, Zhang YM, Shi CL, Yan XD, Tian C, Li YP, et al. Development and cytogenetic analysis of perennial wheat in cold region. *Acta Agron Sin* 2012;38(8):1378–86. Chinese.
- [57] Abbo S, Pinhasi van-Oss R, Gopher A, Saranga Y, Ofner I, Peleg Z. Plant domestication versus crop evolution: a conceptual framework for cereals and grain legumes. *Trends Plant Sci* 2014;19(6):351–60.
- [58] Hayes RC, Newell MT, DeHaan LR, Murphy KM, Crane S, Norton MR, et al. Perennial cereal crops: an initial evaluation of wheat derivatives. *Field Crops Res* 2012;133:68–89.
- [59] Dong YS, Zhou RH, Xu SJ, Li LH, Cauderon Y, Wang RRC. Desirable characteristics in perennial Triticeae collected in China for wheat improvement. *Hereditas* 1992;116(1–2):175–8.
- [60] Sun SC. Pursuit and exploration. Beijing: China Agriculture Press; 2015. Chinese.
- [61] Sun Y, Sun SC, Liu SX, Yan GY, Guo Q. Study on varieties breeding and selection of perennial wheat. *Seed* 2011;30(4):21–6. Chinese.
- [62] Li HJ, Cui L, Li HL, Wang XM, Murray TD, Conner RL, et al. Effective resources in wheat and wheat-derivatives for resistance to *Heterodera filipjevi* in China. *Crop Sci* 2012;52(3):1209–17.
- [63] Li Z, Li B, Tong Y. The contribution of distant hybridization with decaploid *Agropyron elongatum* to wheat improvement in China. *J Genet Genomics* 2008;35(8):451–6.
- [64] Lenser T, Theißen G. Molecular mechanisms involved in convergent crop domestication. *Trends Plant Sci* 2013;18(12):704–14.
- [65] DeHaan LR, Van Tassel DL, Anderson JA, Asselin SR, Barnes R, Baute GJ, et al. A pipeline strategy for grain crop domestication. *Crop Sci* 2016;56(3):917–30.
- [66] Li Q, Li L, Yang X, Warburton ML, Bai G, Dai J, et al. Relationship, evolutionary fate and function of two maize co-orthologs of rice *GW2* associated with kernel size and weight. *BMC Plant Biol* 2010;10:143.
- [67] Su Z, Hao C, Wang L, Dong Y, Zhang X. Identification and development of a functional marker of *TaGW2* associated with grain weight in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet* 2011;122(1):211–23.
- [68] Asp T, Byrne S, Gundlach H, Bruggmann R, Mayer KFX, Andersen JR, et al. Comparative sequence analysis of *VRN1* alleles of *Lolium perenne* with the co-linear regions in barley, wheat, and rice. *Mol Genet Genomics* 2011;286(5–6):433–7.
- [69] Fradkin M, Ferrari MR, Ferreira V, Grassi EM, Greizerstein EJ, Poggio L. Chromosome and genome composition of a *Triticum* × *Thinopyrum* hybrid by classical and molecular cytogenetic techniques. *Genet Resour Crop Evol* 2012;59(2):231–7.
- [70] Marti A, Qiu X, Schoenfuss TC, Seetharaman K. Characteristics of perennial wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) and refined wheat flour blends: impact on rheological properties. *Cereal Chem* 2015;92(5):434–40.
- [71] Marti A, Bock JE, Pagani MA, Ismail B, Seetharaman K. Structural characterization of proteins in wheat flour doughs enriched with intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) flour. *Food Chem* 2016;194:994–1002.
- [72] Cattani DJ. Selection of a perennial grain for seed productivity across years: intermediate wheatgrass as a test species. *Can J Plant Sci* 2016;97(3):516–24.
- [73] Zhang XF, DeHaan LR, Higgins L, Markowski TW, Wyse DL, Anderson JA. New insights into high-molecular-weight glutenin subunits and sub-genomes of the perennial crop *Thinopyrum intermedium* (Triticeae). *J Cereal Sci* 2014;59(2):203–10.
- [74] Jauhar PP. Multidisciplinary approach to genome analysis in the diploid species, *Thinopyrum bessarabicum* and *Th. elongatum* (*Lophopyrum elongatum*), of the Triticeae. *Theor Appl Genet* 1990;80(4):523–36.
- [75] Zhang X, Dong Y, Wang RRC. Characterization of genomes and chromosomes in partial amphiploids of the hybrid *Triticum aestivum* × *Thinopyrum ponticum* by *in situ* hybridization, isozyme analysis, and RAPD. *Genome* 1996;39(6):1062–71.
- [76] DeHaan LR, Van Tassel DL. Useful insights from evolutionary biology for developing perennial grain crops. *Am J Bot* 2014;101(10):1801–19.
- [77] Chen Q, Conner RL, Li HJ, Graf R, Laroche A, Li YH, et al. Genomic characterization of new sources of resistance to both wheat streak mosaic virus and wheat curl mite in wheat-*Thinopyrum* partial amphiploids. *J Genet Breed* 2003;57:155–64.
- [78] Ma XF, Gustafson JP. Allopolyploidization-accommodated genomic sequence changes in triticale. *Ann Bot* 2008;101(6):825–32.
- [79] Sykes VR, Allen FL, DeSantis AC, Saxton AM, Bhandari HS, West DR, et al. Efficiency of spaced-plant selection in improving sward biomass and ethanol yield in switchgrass. *Crop Sci* 2017;57(1):253–63.
- [80] Zhang X, Sallam A, Gao L, Kantarski T, Poland J, DeHaan LR, et al. Establishment and optimization of genomic selection to accelerate the domestication and improvement of intermediate wheatgrass. *Plant Genome* 2016;9(1):1–18.
- [81] Kantarski T, Larson S, Zhang X, DeHaan L, Borevitz J, Anderson J, et al. Development of the first consensus genetic map of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) using genotyping-by-sequencing. *Theor Appl Genet* 2017;130(1):137–50.
- [82] Araus JL, Cairns JE. Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier. *Trends Plant Sci* 2014;19(1):52–61.
- [83] Pimentel D, Cerasale D, Stanley RC, Perlman R, Newman EM, Brent LC, et al. Annual vs. perennial grain production. *Agric Ecosyst Environ* 2012;161:1–9.
- [84] Weik L, Kaul HP, Kübler E, Aufhammer W. Grain yields of perennial grain crops in pure and mixed stands. *J Agron Crop Sci* 2002;188(5):342–9.
- [85] Robinson MD, Murray TD. Genetic variation of wheat streak mosaic virus in the United States Pacific Northwest. *Phytopathology* 2013;103(1):98–104.
- [86] Jia JZ, Li HJ, Zhang XY, Li ZC, Qiu LJ. Genomics-based plant germplasm research (GPGR). *Crop J* 2017;5(2):166–74.
- [87] Lou H, Dong L, Zhang K, Wang DW, Zhao M, Li Y, et al. High-throughput mining of E-genome-specific SNPs for characterizing *Thinopyrum elongatum* introgressions in common wheat. *Mol Ecol Resour* 2017;17(6):1318–29.

- [88] Wang RRC, Larson SR, Jensen KB. Differential transferability of EST-SSR primers developed from the diploid species *Pseudoroegneria spicata*, *Thinopyrum bessarabicum*, and *Thinopyrum elongatum*. *Genome* 2017;60(6):530–6.
- [89] Xu YB, Crouch JH. Marker-assisted selection in plant breeding: from publications to practice. *Crop Sci* 2008;48(2):391–407.
- [90] Watson A, Ghosh S, Williams MJ, Cuddy WS, Simmonds J, Rey MD, et al. Speed breeding is a powerful tool to accelerate crop research and breeding. *Nat Plants* 2018;4:23–9.