

# 小麦-冰草不同 2P 附加系的特征分析

王棕瑶，徐世锐，吉夏洁，韩海明，张锦鹏，周升辉，杨欣明，李秀全，李立会，刘伟华

(中国农业科学院作物科学研究所/农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程, 北京 100081)

**摘要:** 冰草 (*Agropyron cristatum*) 作为小麦重要野生近缘植物之一, 含有许多可以改良小麦的优异基因。小麦-冰草附加系含有一对完整的冰草染色体, 是利用冰草 P 基因组优异基因的重要工具材料。由于冰草为多年生四倍体异交植物, 其部分同源群的 P 染色体结构存在差别, 从而使得同一部分同源群的小麦-冰草附加系材料在农艺性状中表现出不同。本研究通过细胞学鉴定、分子标记检测、农艺性状考察、抗病性鉴定等手段对 3 份小麦-冰草不同 2P 附加系的抽穗期、株型、穗部性状、籽粒性状、抗白粉病和叶锈病等主要特性进行了鉴定与分析。结果表明, 小麦-冰草 2P 附加系 II-9-3 遗传稳定、株型紧凑、免疫叶锈病和白粉病, 可以用于小麦的株型改良和抗病育种。小麦-冰草 2P 附加系 II-3-1b 的株高降低效应明显、较早抽穗、免疫叶锈病, 可用于小麦株高改良和抗叶锈病育种。小麦-冰草 2P 附加系 II-23-72 对叶锈病和白粉病流行小种近免疫, 可用于抗病育种。3 份 2P 附加系为小麦-冰草 2P 易位系、缺失系的创制提供了材料; 不同 2P 附加系在株型、株高和抗病性等性状上表现不同的优异特性, 不仅为在小麦改良中有效利用 2P 染色体优异基因提供了依据, 并且为进一步对 2P 染色体优异基因的定位奠定了重要基础。

**关键词:** 小麦; 冰草; 2P 附加系; 农艺性状

## Characterization of Different 2P *Wheat-Agropyron cristatum* Addition Lines

WANG Zong-yao, XU Shi-rui, JI Xia-jie, HAN Hai-ming, ZHANG Jin-peng, ZHOU Sheng-hui, YANG Xin-ming, LI Xiu-quan, LI Li-hui, LIU Wei-hua

(National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement/Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

**Abstract:** *Agropyron cristatum*, as one of the important wild relatives of wheat, contains many excellent genes that are useful in wheat improvement. The wheat-*A. cristatum* addition line, which contains a complete *A. cristatum* chromosome, serves as an important bridge to utilize the *A. cristatum* derived excellent genes. As a perennial tetraploid outcrossing species that carries four haploid sub-genomes, the wheat-*A. cristatum* additional lines carrying each of different chromosomes from the same homologous group might represent the different agronomic characters. In this study, the heading time, plant type, panicle character, grain character, resistance to powdery mildew and leaf rust were identified and analyzed employing cytological identification, molecular marker detection, agronomic character investigation and disease resistance identification. The wheat-*A. cristatum* 2P addition line II-9-3 was genetically stable, and showed compact architecture and immune to leaf rust and powdery mildew, which could be used for plant architecture improvement and disease resistance breeding. Wheat-*A. cristatum* 2P addition line II-3-1b was observed with obvious reduction on plant height, early heading and immune to leaf rust, which could be used for plant height improvement and leaf rust resistance breeding. Wheat-*A. cristatum* 2P addition line II-23-72 is nearly immune to endemic leaf rust and powdery mildew species, and might be useful in disease-resistance breeding. These three 2P addition lines provided raw materials for further producing 2P

收稿日期: 修回日期: 网络出版日期:

URL:

第一作者研究方向为小麦基因功能发掘, E-mail : [w18731255281@163.com](mailto:w18731255281@163.com); 徐世锐为共同第一作者

通信作者: 刘伟华, 研究方向为小麦染色体工程与种质资源, E-mail : [liuweihua@caas.cn](mailto:liuweihua@caas.cn)

李立会, 研究方向为小麦远源杂交与种质资源创新, E-mail : [lilihui@caas.cn](mailto:lilihui@caas.cn)

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32272083)

Foundation project : The National Natural Science Foundation of China (32272083)

translocation and deletion lines. These 2P addition lines with different characteristics on plant type, plant height and disease resistance, might provide a basis for future genetic mapping and effective use of excellent genes applicable in wheat.

**Key words:** Wheat; *Agropyron cristatum*; 2P disomic addition line; agronomic traits

小麦野生近缘植物具有广泛的遗传多样性，是天然的外源基因库，含有丰产基因、优质基因、抗叶锈病、赤霉病等抗病和抗逆基因（张洁等<sup>[1]</sup>；Bai 等<sup>[2]</sup>；李立会等<sup>[3]</sup>）。将小麦近缘植物的优异基因导入普通小麦中，可以拓宽小麦遗传基础，提高其产量和抗性。冰草（*Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.,  $2n=4x=PPPP$ ）作为冰草属的模式植物，具有抗旱、耐寒、多花多粒、高抗白粉病和叶锈病等优良性状（孙洋洋等<sup>[4]</sup>，Ochoa V 等<sup>[5]</sup>，Ezatollah F 等<sup>[6]</sup>），与小麦进行杂交后，通过自交、回交等方法可以得到易位系、附加系等材料。

小麦异源二体附加系，既拥有小麦遗传基础，又含有外源优异基因（韩冉等<sup>[7]</sup>），同时其含有的 1 对外源染色体在减数分裂时可以自行配对，相对稳定性更高（王峰等<sup>[8]</sup>）。这表明异源二体附加系是向小麦转入外源优异基因的重要中间材料。陈士强等<sup>[9]</sup>通过对小麦-长穗偃麦草的二体附加系接种赤霉病菌，发现长穗偃麦草的 1E 和 7E 染色体上含有抗赤霉病的基因。赵继新等<sup>[10]</sup>对普通小麦-华山新麦草 1Ns 二体附加系进行调查，发现 1Ns 染色体对小麦的籽粒重量和粒径具有促进作用。Yang 等<sup>[11]</sup>发现小麦-黑麦 1R 附加系中的 1R 染色体抗白粉病。郑瑗等<sup>[12]</sup>通过 FISH 鉴定，发现了抗条锈病的小麦-中间偃麦草附加系，可为小麦抗病育种提供中间材料。宋全昊等<sup>[13]</sup>对 61 份小麦附加系材料进行农艺性状调查，发现有些附加系在分蘖数、千粒重等方面有显著提高，可以作为小麦的种质资源加以利用。因此，分析异源二体附加系的农艺性状对优异基因的染色体进行定位及其小麦育种的遗传改良具有重要意义。

冰草具有多年生异交习性，冰草 P 染色体组同源染色体的结构存在差别（Han 等<sup>[14]</sup>），本实验室前期利用形态学、FISH 和分子标记对小麦-冰草 6P 异源二体附加系进行分析，发现不同的 6P 附加系中的 6P 染色体存在差异（Lun 等<sup>[15]</sup>；Han 等<sup>[16]</sup>）。实验室已获得和鉴定出 3 份小麦-冰草 2P 附加系（Li 等<sup>[17]</sup>；Chen 等<sup>[18]</sup>；Pan 等<sup>[19]</sup>），本研究将通过细胞学鉴定、分子标记检测、农艺性状考察等方法，分析小麦-冰草不同 2P 附加系的特性，为在小麦遗传改良中更好地利用 2P 染色体的优良性状提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

供试的 3 份小麦-冰草 2P 二体异源附加系 II-9-3 ( $2n=44$ )、II-3-1b ( $2n=44$ )、II-23-72 ( $2n=44$ )，均来自小麦（Fukuhiko）-冰草杂交和回交的后代，由研究室原创。普通小麦 Fukuhokomugi（简写 Fukuhiko），由中国农业科学院作物科学研究所资源中心小麦研究室保存和提供。

### 1.2 小麦根尖细胞染色体制片

小麦根尖染色体制片参考 Li 等<sup>[20]</sup>的方法进行，将种子放在潮湿的培养皿中，待主根长到 1.5 cm-2.0 cm、侧根长到 1.0 cm-1.5 cm 时，取下根尖进行处理，用 90 % 醋酸固定细胞。利用 2 % 的酶解液酶解根尖细胞，制片，在 BX51 相差显微镜（Olympus Corp., Tokyo, Japan）下镜检。

### 1.3 原位杂交检测

原位杂交技术参考 Li 等<sup>[21]</sup>的方法进行，将镜检好的片子交联固定，滴加杂交液，水浴变性 5 min，将片子放入杂交盒中，置于 55 °C 温箱过夜。在 2×SSC 溶液中冲洗片子 2 min，滴加 12-15 μL DAPI 染液，盖上盖玻片，使用 ZEISS AX10 荧光显微镜避光观察并照相。

#### 1.4 DNA 提取和 PCR 扩增

采用 CTAB 法（李荣华等<sup>[22]</sup>）对供试材料进行 DNA 提取。采用冰草 2P 染色体特异 STS 引物对 3 份小麦-冰草 2P 附加系材料进行检测。引物详细情况见表 1。PCR 所用引物由生工生物工程（上海）股份有限公司合成。其中 STS 引物、PCR 扩增体系和扩增程序参考 Zhang 等<sup>[23]</sup>。

表 1 冰草 2P 染色体特异 STS 引物

Table 1 STS primers specific for chromosome 2P

引物名称 Primer name	引物序列（5'-3'） Primer sequences (5'-3')	引物位置 Primer position	退火温度（°C） Tm (°C)
<i>Agc1846</i>	ATGCATTCTCCTGCCAGAC GGACACTGGTGTTGATGTGC	2PS	59
<i>Agc54388</i>	ATGCCCTACAGTCCTGCAAC ATTTCACAGAACGCCGCTACG	2PS	59
<i>Agc32544</i>	TTCGTCTCGTCGGCAGACT TGTCGCTGATCTCTCCAACG	2PL	59
<i>Agc11777</i>	AGATCCAGGTGGCTTTGGA GCAGCATCAGTTCCCACTTT	2PL	59

#### 1.5 材料种植与农艺性状调查分析

将小麦-冰草不同 2P 附加系和亲本 Fukuho 播种在中国农业科学院作物科学研究所北京试验田和新乡试验基地试验田中，设计三个重复，行长 2.0 m，行距 0.3 m，株距 0.1 m。对分子标记鉴定含有 2P 染色体的植株进行农艺性状调查，包括株高、分蘖数、穗长、穗下茎、小穗数、穗粒数、小穗粒数、千粒重、粒长、粒宽等性状，考察方法参照《小麦种质资源描述规范和数据标准》（李立会等<sup>[24]</sup>）。其中株高、分蘖数、穗长、穗下茎采用直接测量法，小穗数和小穗粒数、穗粒数采用直接观测法，分蘖夹角测量参考 Zhao D 等<sup>[25]</sup>的方法，采用 SC-G 自动种子考种分析仪（杭州万深检测技术有限公司）记录籽粒的千粒重、粒长、粒宽的平均值。利用软件 EXCEL 进行数据分析，利用 Graphpad Prism8 软件进行多重比较分析与作图。

#### 1.6 附加系的苗期抗病性鉴定

白粉菌接种：将 3 份小麦-冰草 2P 附加系材料、普通小麦 Fukuho、感病对照中作 9504 的种子播种于白色塑料盆中，每份材料放置 15-20 粒种子。待第一片叶完全展开时，采用抖接法接种白粉菌流行生理小种 E20（马超等<sup>[26]</sup>）。感病对照中作 9504 充分发病时，参考盛宝钦<sup>[27]</sup>的白粉病调查分级方法，观察并判断附加系材料的抗感病程度。

叶锈菌接种：参考 Liu 等<sup>[28]</sup>的方法，将 3 份小麦-冰草 2P 附加系材料、普通小麦 Fukuho、感病对照郑州 5389 种在塑料盆内，每份材料放置 15-20 粒种子，待小麦植株长至第一叶完全展开时，使用喷雾法对四种材料接种叶锈菌流行生理小种 THT。取 7-10 mg 夏孢子粉装入 2.0 mL 离心管内，加入 300-500 μL 的无毒矿物油，制成孢子悬浮液，将孢子悬浮液均匀喷洒在小麦叶片上。将小麦种植盆放置通风处 2-3 h，待矿

物油挥发后，放入保湿桶内，使用 Tween-20 水溶液进行喷雾，16-24 °C黑暗条件下保湿 24 h，然后置于 18-22 °C温室内培养。感病对照郑州 5389 充分发病时，参考 Roefls<sup>[29]</sup>的分级方法进行调查。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同 2P 附加系的抽穗期与株型

调查表明，3 份附加系材料的抽穗期时间不同，II-3-1b 从播种到抽穗期共 167 (d) 左右，II-9-3 和 II-23-72 共 173 (d) 左右，Fukuho 共 170 (d) 左右。这表明附加系 II-9-3 和 II-23-72 抽穗开花会推迟抽穗约 3 (d)，附加系 II-3-1b 抽穗开花能提前抽穗约 3 (d)。

对两年（2020-2021、2021-2022）两地（北京、新乡）的考种数据进行分析，多重比较结果表明（表 2，表 3，图 1，图 2，图 3），3 份小麦-冰草 2P 附加系材料在株型、株高上有所不同。II-9-3 的株型紧凑（分蘖夹角为 18.4 °），株高平均为 79.6 cm；附加系 II-23-72 的株型松散（分蘖夹角为 31.8 °），株高平均为 82.2 cm；附加系 II-3-1b 的株型中等（分蘖夹角为 22.1 °），株高显著低于其它两份附加系材料，平均为 66.3 cm。此外 3 份附加系材料在株高方面均显著低于 Fukuho。说明 3 份材料中含有的 2P 染色体上对株高有降低的效应，其中附加系 II-3-1b 降低株高的效应最明显。

表 2 小麦-冰草不同 2P 附加系主要农艺性状分析（北京）

Table 2 Analysis of main agronomic characters of different 2P addition lines (Beijing)

株系 Strain	年份 Year	株高(cm) Plant height	分蘖数 Tillering number	穗长(cm) Spike length	小穗数 Spikelet number per spike	小穗粒数 Kernel number per spikelet	穗粒数 Kernel number per spike	穗下茎(cm) Stems long ears	千粒重(g) 1000-kernel weight	粒长 (mm) Grain length	粒宽 (mm) Grain width
II-9-3	2020-2021	80.43b±4.19	10.75a±2.12	8.21c±0.76	19.88ab±1.13	3.75a±0.89	57.00b±3.03	18.58b±3.68	28.77b±0.96	6.05b±0.25	2.61b±0.03
	2021-2022	79.05b±2.91	10.90a±3.08	7.73c±1.12	19.92ab±1.41	4.12a±0.82	49.83b±3.64	18.63b±3.69	27.55b±2.49	5.99b±0.15	2.64b±0.13
II-3-1b	2020-2021	66.62c±2.79	14.30a±1.95	8.35c±0.68	18.60b±1.17	3.90a±0.32	41.00c±3.20	19.83b±1.09	27.12b±1.14	5.91b±0.23	2.61b±0.07
	2021-2022	65.44c±3.06	15.57a±2.99	7.83c±0.88	18.71b±1.11	4.43a±6.02	34.71c±2.97	19.89b±1.06	24.74b±1.53	5.92b±0.11	2.59b±0.15
II-23-72	2020-2021	83.27b±2.51	13.33a±2.06	10.41b±0.87	20.67a±0.87	4.67a±0.50	69.00a±3.74	25.47a±1.49	18.45c±1.44	5.10c±0.26	2.48c±0.09
	2021-2022	81.94b±1.96	12.70a±2.57	8.59b±1.38	20.80a±1.28	3.85a±0.99	64.25a±3.82	25.75a±3.44	18.33c±3.36	5.55c±0.31	2.42c±0.12
Fukuhō	2020-2021	93.22a±1.72	13.40a±1.67	12.06a±0.94	20.60a±0.89	4.00a±0.71	71.83a±3.13	16.64b±2.70	31.30a±0.90	6.54a±0.21	2.78a±0.01
	2021-2022	93.63a±1.49	12.70a±3.82	11.78a±0.69	20.67a±1.03	4.50a±0.55	68.33a±2.58	16.80b±2.49	31.02a±1.70	6.45a±0.14	2.79a±0.07

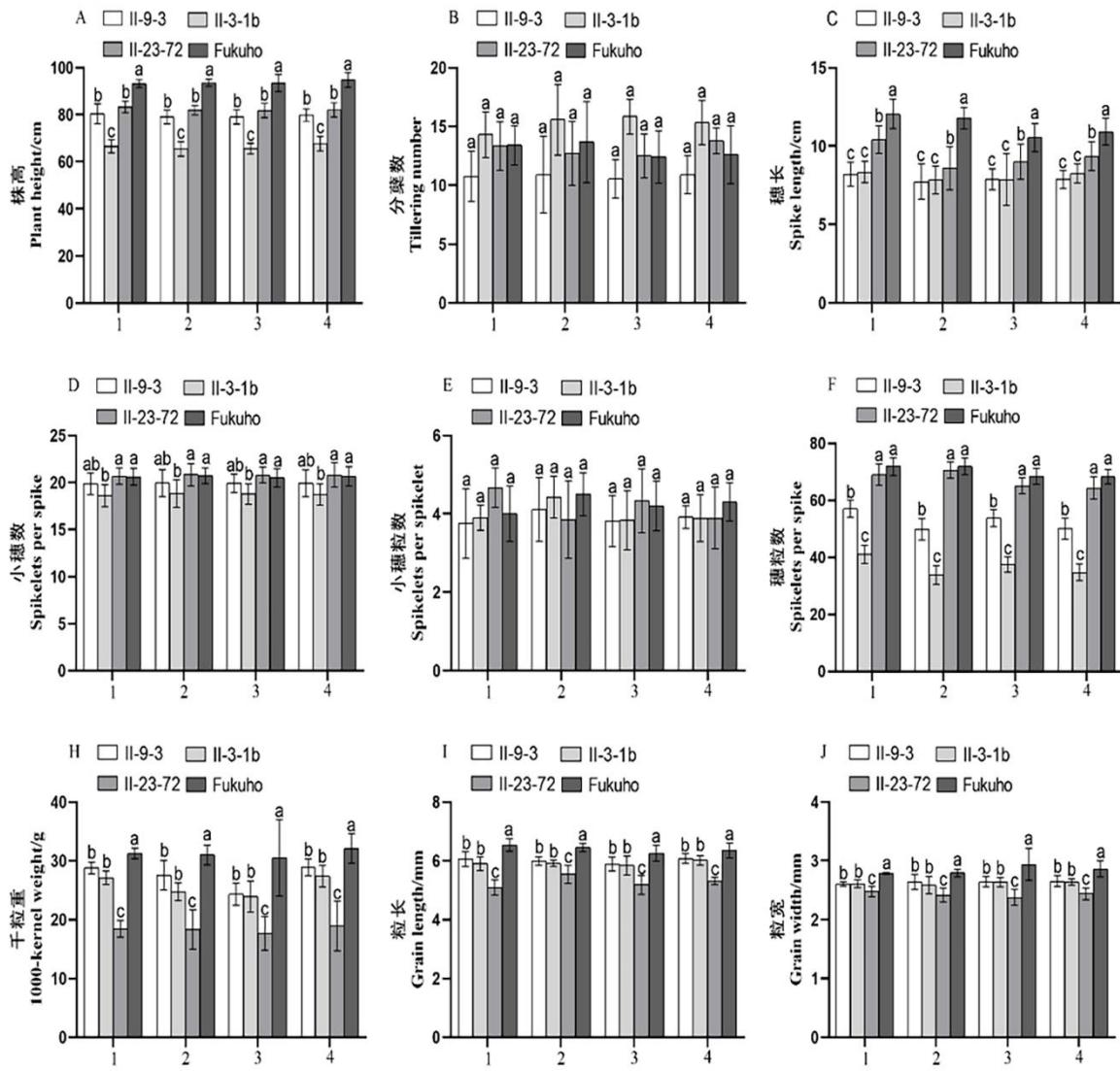
同一行中不同字母表示不同材料间差异显著 (P<0.05) (下同)。

Different letters in the same line indicate significant differences between different materials (P<0.05). The same as following.

表 3 年小麦-冰草不同 2P 附加系主要农艺性状分析（新乡）

Table 3 Analysis of main agronomic characters of different 2P addition lines (Xinxiang)

株系 Strain	年份 Year	株高(cm) Plant height	分蘖数 Tillering number	穗长(cm) Spike length	小穗数 Spikelet number per spike	小穗粒数 Kernel number per spikelet	穗粒数 Kernel number per spike	穗下茎(cm) Stems long ears	千粒重(g) 1000-kernel weight	粒长 (mm) Grain length	粒宽 (mm) Grain width
II-9-3	2020-2021	79.06b±3.00	10.56a±1.63	7.88c±0.67	19.94ab±1.44	3.81a±0.66	49.83b±3.71	18.66b±4.39	24.33b±1.88	5.89b±0.24	2.65b±0.09
	2021-2022	79.83b±2.66	10.92a±1.62	7.88c±0.57	19.92ab±1.00	3.92a±0.29	53.75b±3.05	18.58b±1.97	28.92b±1.44	6.08b±0.16	2.65b±0.09
II-3-1b	2020-2021	65.60c±2.24	15.83a±1.47	7.87c±1.66	18.83b±1.47	3.83a±0.75	33.80c±3.27	19.85b±2.70	23.93b±2.66	5.84b±0.32	2.64b±0.08
	2021-2022	67.67c±3.04	15.33a±1.87	8.26c±0.60	18.78b±1.09	3.89a±0.60	37.44c±2.74	19.92b±2.50	27.38b±1.82	6.02b±0.16	2.64b±0.06
II-23-72	2020-2021	81.75b±3.04	12.50a±1.87	9.00b±1.12	20.83a±1.17	4.33a±0.82	70.50a±2.81	25.62a±3.02	17.79c±3.08	5.13c±0.32	2.40c±0.13
	2021-2022	82.00b±3.04	13.78a±1.09	9.36b±0.92	20.78a±0.83	3.89a±0.78	65.11a±2.80	25.80a±3.22	18.92c±4.24	5.31c±0.12	2.44c±0.10
Fukuhō	2020-2021	93.48a±3.62	12.40a±2.22	10.55a±0.90	20.70a±0.82	4.20a±0.63	71.90a±2.96	16.67b±2.94	30.52a±6.47	6.26a±0.27	2.94a±0.27
	2021-2022	94.80a±3.15	12.60a±2.46	10.91a±0.85	20.50a±0.97	4.30a±0.48	68.40a±2.76	16.80b±2.91	32.10a±2.49	6.36a±0.25	2.86a±0.13



图中 X 轴 1、2、3、4 分别代表 2020-2021 年北京、2021-2022 年北京、2020-2021 年新乡和 2021-2022 年新乡。

图中误差线以标准差表示，不同字母表示不同材料间差异显著 ( $P<0.05$ )。

In the figure, the X axis 1, 2, 3 and 4 represent 2020-2021 Beijing, 2021-2022 Beijing, 2020-2021 Xinxiang and 2021-2022 Xinxiang respectively. The error line in the figure is represented by standard deviation, and different letters indicate significant differences among different materials ( $P<0.05$ ).

图 1 2020-2022 年小麦-冰草不同 2P 附加系主要农艺性状分析

Fig 1 Analysis of main agronomic characters of different 2P addition lines in 2020-2022

## 2.2 附加系的穗部性状与籽粒性状

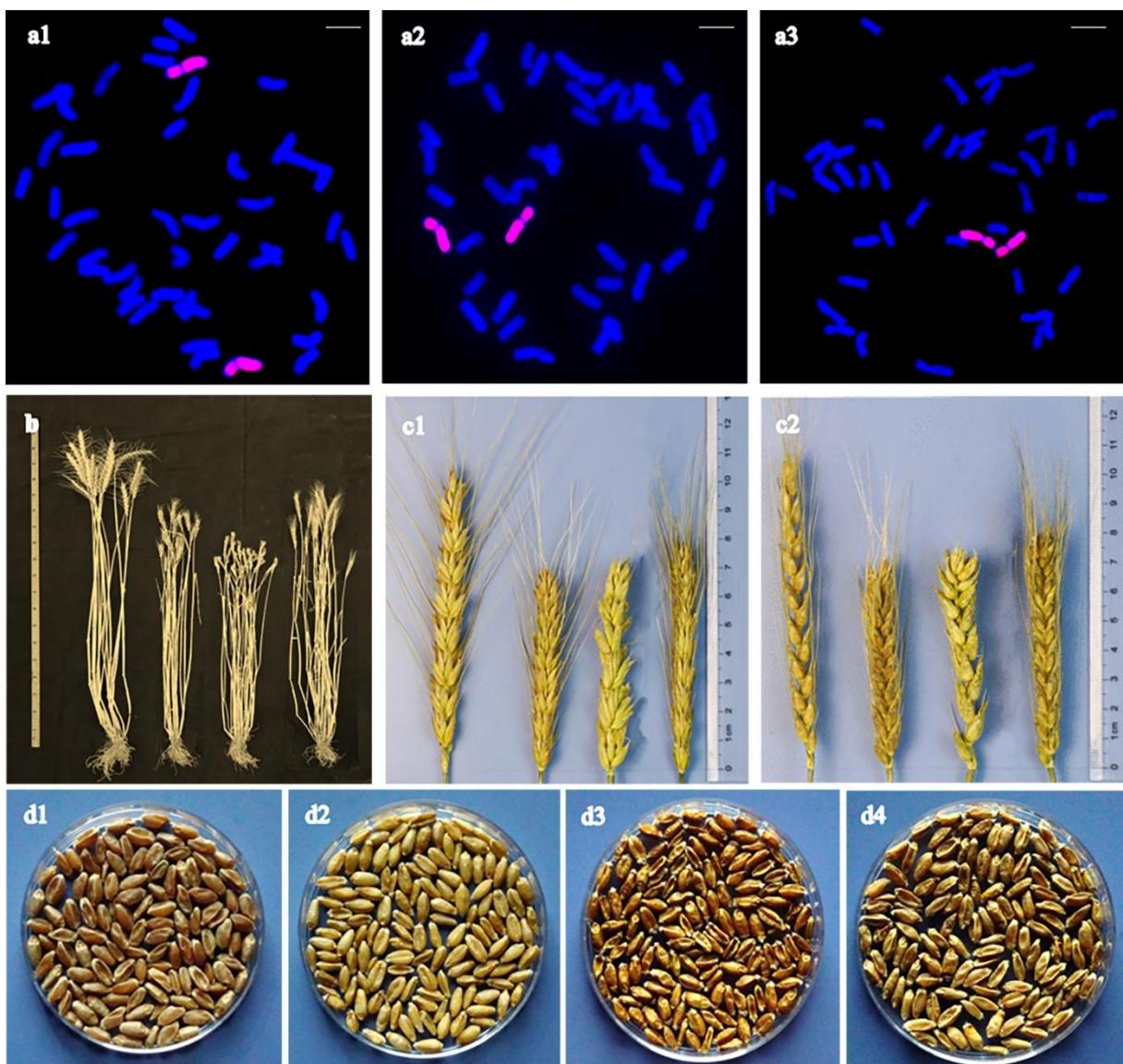
从图 2 中可以看到，3 份小麦-冰草 2P 附加系材料的穗型和芒形存在差异。II-9-3 和 II-23-72 的穗型为棍棒型，II-3-1b 为长方型，亲本 Fukuhō 为纺锤型。II-9-3、II-23-72 和 Fukuhō 均为长芒，但 II-3-1b 表现为短芒。表明 2P 染色体的导入会改变小麦穗型和芒形，附加系 II-9-3 和 II-23-72 只改变了穗型，附加系 II-3-1b 改变了穗型和芒形。

3 份附加系材料的穗部性状考种数据分析结果表明（表 2，表 3，图 1），II-23-72 的穗长显著高于 II-9-3 和 II-3-1b，平均为 9.3 cm；II-9-3 和 II-3-1b 穗长无显著差异。三份材料的穗长均显著低于 Fukuhō（图 1-C）。附加系 II-23-72 的穗下茎显著高于 Fukuhō，平均值为 25.7 cm；II-9-3、II-3-1b 与 Fukuhō 的穗下茎无

显著差异(图1-G)。表明附加系II-9-3和II-3-1b有降低穗长的效应，附加系II-23-72有增长穗下茎的效应。

附加系II-9-3、II-23-72与Fukuho的小穗数无显著差异，但II-3-1b的小穗数显著低于Fukuho(图1-D)。II-23-72的穗粒数显著高于II-9-3和II-3-1b，并且与Fukuho无显著差异，在61.4~74.0之间；II-9-3的穗粒数显著高于II-3-1b，但显著低于Fukuho(图1-F)。说明附加系II-9-3和II-3-1b上有降低穗粒数的效应，而II-23-72对小麦穗粒数无明显影响。

3份附加系材料在千粒重、粒长、粒宽和粒色中存在差异(表2, 表3, 图1, 图2)。II-9-3和II-3-1b在千粒重、粒长和粒宽中无显著差异，但两份材料均显著高于II-23-72；与其它两份附加系材料相比，II-9-3的千粒重在24.3 g~29.9 g之间，粒长在5.9 mm~6.2 mm之间，粒宽在2.6 mm~2.8 mm之间，籽粒更加饱满且颜色为白色。



a1, a2, a3 分别为附加系II-9-3、II-3-1b、II-23-72根尖细胞染色体GISH图(标尺=10μm)；b：小麦-冰草2P附加系的植株形态图，从左到右依次是Fukuho、II-9-3、II-3-1b、II-23-72；c1, c2 分别为小麦-冰草2P附加系的穗子正面图和侧面图，顺序同b；d1, d2, d3, d4：分别为II-9-3、II-3-1b、II-23-72、Fukuho的籽粒图。

a1, a2, a3 were addition lines II-9-3, II-3-1b, and II-23-72 root tip cell chromosome GISH maps (Scale bar=10μm), respectively. b: Plant morphology of wheat –

*A. cristatum* 2P addition line, from left to right are Fukuho, II-9-3, II-3-1b, II-23-72; c1 and c2 are the front and side images of the fringe of 2P addition line respectively, in the same order as b. d1, d2, d3, d4: the grain plots of II-9-3, II-3-1b, II-23-72 and Fukuho, respectively.

图 2 小麦-冰草 2P 附加系的 GISH、植株、穗及籽粒图

Fig 2 GISH patterns, Plants, ears and grains of 2P additional lines

### 2.3 附加系抗白粉病与抗叶锈病分析

3 份附加系材料苗期接种白粉菌流行生理小种 E20, 经抗性调查显示, 附加系 II-9-3 对 E20 表现为中抗, 附加系 II-23-72 对 E20 表现为近免疫, 附加系 II-3-1b 对 E20 表现为高感 (表 4, 图 3)。3 份附加系材料苗期接种叶锈菌流行生理小种 THT, 经抗性调查显示, 3 份附加系材料对 THT 均表现为近免疫 (图 3)。

表 4 小麦-冰草不同 2P 附加系抗白粉病鉴定结果

Table 4 Identification of powdery mildew resistance of different 2P addition lines

材料 Material	白粉菌 Powdery mildew	抗病性 Disease resistance	反应型 Reaction type
中作 9504 Zhongzuo9504	E20	高感	4
Fukuho	E20	高感	4
II-9-3	E20	中抗	2
II-3-1b	E20	高感	4
II-23-72	E20	近免疫	0;

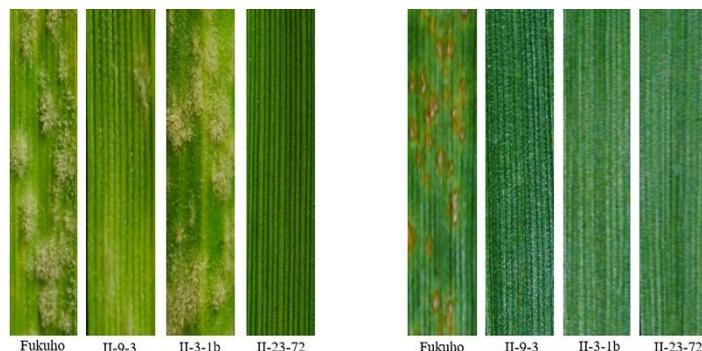


图 3 小麦-冰草 2P 附加系苗期白粉病 (左) 和叶锈病 (右) 接种鉴定

Fig 3 Identification of powdery mildew(left) and leaf rust(right) at seedling stage of 2P additional lines

### 2.4 不同附加系 2P 染色体传递率

选取冰草 2P 染色体长短臂上的 4 个特异 STS 标记, 引物见 (表 1), 对田间种植的 3 份附加系材料中含有 2P 染色体的情况进行连续追踪和 GISH 确认, 结果显示, 附加系 II-9-3 的传递率为 100 %, 附加系 II-3-1b 和 II-23-72 的传递率分别为 70.6 % 和 75.4 %。表明 II-9-3 附加的 2P 染色体遗传最稳定。

## 3 讨论

小麦近缘种中有些物种是多倍体, 其部分同源染色体之间高度相似, 所以远源杂交产生异附加系时人们主要关注部分同源染色体中一对染色体的作用<sup>[30,31,32,33]</sup>, 并没有对这些部分同源染色体进行区分。但有

研究发现，冰草属内四倍体种某些染色体发生了结构重排和变异，导致相同部分同源群的 P 染色体存在了差异（李立会等<sup>[34]</sup>）。因此，分析相同部分同源群不同附加系的特征对于其在小麦遗传改良中更好地利用具有重要意义。

本研究所用材料均是普通小麦 *Fukuho* 与四倍体冰草 Z559 杂交和回交后获得的小麦-冰草 2P 异源二体附加系。这 3 份附加系材料的农艺性状表现既有差别也存在共性。在株高和株型方面，附加系 II-3-1b 显著低于其它 2 份材料，附加系 II-9-3 株型更紧凑；附加系 II-23-72 的穗粒数和穗下茎显著高于其它 2 份材料；抽穗期方面，附加系 II-9-3 和 II-23-72 推迟约 3 (d) 抽穗，而 II-3-1b 提前约 3 (d) 抽穗；在千粒重、粒长、粒宽和稳定性方面，附加系 II-9-3 的表现更加优异，并且能够稳定遗传；附加系 II-9-3 和 II-23-72 对白粉病有抗性。3 份附加系材料在分蘖和小穗粒数方面没有显著差异，且均对叶锈病有近免疫的抗性。不同附加系的特性差异显示了不同 2P 染色体的结构存在一定的遗传分化，同时拓宽了遗传基础，更有利后续对优异基因的挖掘。

在小麦中导入外源染色体后，部分外源染色体会对小麦的农艺性状产生影响，且不良影响居多（刘成等<sup>[35]</sup>）。而本研究的 3 份附加系材料在株型、株高、抗病性等方面表现出了一定的优异性。紧凑株型小麦品种能够更有效的利用光能，积累更多的干物质（杨兆生等<sup>[36]</sup>），是达到高产育种的适宜株型。2P 附加系 II-9-3 具有株型紧凑的效应，可以用于改善小麦株型。株高对小麦生产具有非常重要的作用，如 *Rht8* (Kowalski 等<sup>[37]</sup>)、*Rht11* (Divashuk 等<sup>[38]</sup>) 等，在降低株高的同时对小麦产量无明显影响。大部分的矮秆基因会对穗型、分蘖、产量等性状产生不良影响 (Goudia 等<sup>[39]</sup>)，所以开发新的矮秆基因是很有必要的。赵继新等<sup>[10]</sup>调查发现小麦-华山新麦草异附加系材料在株高与分蘖数上均会降低，而附加系 II-3-1b 在降低株高的同时对分蘖数无显著影响，可以用作改善小麦株高的种质材料。

白粉病和叶锈病均为小麦主要病害，由于栽培品种遗传基础狭窄，气候异常变化和病原菌生理小种的不断变异，使得栽培品种对病害的抗性会逐渐丧失。小麦近缘属中含有丰富的抗病基因（刘畅等<sup>[40]</sup>；Fang 等<sup>[41]</sup>；闫红飞等<sup>[42]</sup>；魏学军等<sup>[43]</sup>），能改变小麦抗病品种背景单一的现象，增加新的抗原。近年来，小麦叶锈病在我国呈现病害逐渐扩增趋势，而目前的小麦栽培品种中叶锈病免疫的材料和抗病基因十分匮乏。目前已经正式命名的抗叶锈病基因共 80 个（王佳荣等<sup>[44]</sup>），其中仅 *Lr12*、*Lr13*、*Lr34*、*Lr46* 等少数基因仍有有效抗性，大部分基因已丧失抗病性（赵佳佳等<sup>[45]</sup>）。本研究调查的 3 份小麦-冰草 2P 附加系材料均对叶锈病流行生理小种具有免疫特性，因此可作为叶锈病新抗原在小麦抗病育种中具有较高的利用前景。本研究对 3 份附加系特性的调查分析，为在小麦遗传改良中更好地利用 2P 染色体优异基因提供了重要的依据。

## 参考文献

- [1] 张洁,蒋云,郭元林,王颖,邓光兵,宣朴,龙海.普通小麦川麦60-簇毛麦3V(3D)代换系的分子细胞学鉴定.麦类作物学报,2022,42(02): 139-146  
Zhang J, Jiang Y, Guo Y L, Wang Y, Deng G B, Xuan P, Long H. Molecelar and cytological identification of common wheat Chuanmai 60-Dasypyrumvillosum 3V(3D) substitution line. Journal of Triticeae Crops, 2022, 42(02): 139-146
- [2] Bai S S, Zhang H B, Han J, Wu J H, Li J C, Geng X X, Lü B Y, Xie S F, Han D J, Zhao J X, Yang Q H, Wu J, Chen X H. Identification of genetic locus with resistance to take-all in the wheat-*Psathyrostachys huashanica* Keng introgression line H148. Journal of Integrative Agriculture, 2021, 20(12): 3101-3113
- [3] 李立会,杨欣明,李秀全,董玉琛.中国小麦野生近缘植物的研究与利用.中国农业科技导报,2000(06): 73-76  
Li L H, Yang X M, Li X Q, Dong Y C. Study and utilization of wild relatives of wheat in China. China Agricultural Science and Technology Review, 2000(06): 73-76
- [4] 孙洋洋,陈红新,刘伟华,韩海明,周升辉,杨欣明,李秀全,张锦鹏,李立会.小麦—冰草T7PL·7AL罗伯逊易位系的分子细胞学鉴定.植物遗传资源学报,2018,19(06): 1038-1044  
Sun Y Y, Chen H X, Liu W H, Han H M, Zhou S H, Yang X M, Li X Q, Zhang J P, Li L H. Cytological identification of wheat-*A. cristatum* T7PL. 7AL Robertsonian translocation Line. Journal of Plant Genetic Resources, 2018, 19(06): 1038-1044
- [5] Ochoa V, Madrid E, Said M, Rubiales A, Cabrere A. Molecular and cytogenetic characterization of a common wheat-*Agropyron cristatum* chromosome translocation conferring resistance to leaf rust. *Euphytica*, 201(2015),: 89–95
- [6] Ezatollah F, Rahmani S, Jowkar M, Shabani A. Estimation of genetic parameters and chromosomal localization of QTLs controlling agro-physiological indicators of drought tolerance in agropyron using wheat-agropyron disomic addition lines. Australian Journal of Crop Science, 8 (2014): 133-139
- [7] 韩冉,刁瑞宁,梁海凡,訾妍,汪晓璐.小麦遗传改良中的重要基因源——冰草.山东农业科学,2019,51(08): 1-9  
Han R, Diao R N, Liang H F, Xi Y, Wang X L. Important gene source for wheat genetic improvement-*Agropyron cristatum*. Shandong Agricultural Sciences, 2019, 51(08): 1-9
- [8] 王峰,丁云花,李成琼,简元才.植物异源附加系研究进展.北方园艺,2012,(19):195-199  
Wang F, Ding Y H, Li C Q, Jian Y C. Research progress in alien plant additional lines. Northern Horticulture, 2012, (19):195-199
- [9] 陈士强,黄泽峰,张勇,葛江燕,朱雪,高勇,陈建民.中国春背景下长穗偃麦草抗赤霉病相关基因的染色体定位.麦类作物学报,2012,32(05): 839-845  
Chen S Q, Huang Z F, Zhang Y, Ge J Y, Zhu X, Gao Y, Chen J M. Chromosomal location of the genes associated with FHB resistance of *Lophopyrum elongatum* in Chinese Spring Background. Journal of Triticeae Crops, 2012, 32(05): 839-845
- [10] 赵继新,武军,程雪妮,董剑,陈新宏,刘淑会,杜万里,庞玉辉,杨群慧,吉万全,傅杰.普通小麦-华山新麦草1Ns二体异附加系的农艺性状和品质.作物学报,2010,36(09): 1610-1614  
Zhao J X, Wu J, Cheng X N, Chen X H, Liu S H, Du W L, Pang Y H, Yang Q H, Ji W Q, Fu J. Agronomic and quality traits of a wheat-*Psathyrostachys huashanica* 1Ns disomic addition line. Journal of crops, 2010, 36(09): 1610-1614
- [11] Yang W J, Wang C Y, Chen C H, Wang Y J, Zhang H, Liu X L, Ji W Q. Molecular cytogenetic identification of a wheat-rye 1R addition line with multiple

spikelets and resistance to powdery mildew. *Genome*, 2016 Apr; 59(4): 277-88

[12] 郑媛, 李欣, 贾举庆, 郭慧娟, 雷梦林, 张树伟, 常利芳, 畅志坚, 乔麟轶, 陈芳, 张晓军. 抗条锈病小偃麦附加系 CH366 的 FISH 鉴定. 山西农业科学, 2021, 49(03): 278-280+284

Zheng Y, Li X, Jia J Q, Guo H J, Lei M L, Zhang S W, Chang L F, Chang Z J, Qiao Q Y, Chen F, Zhang X J. FISH Identification of Wheat-Thinopyrum intermedium Addition Line CH366 with Resistance to Stripe Rust. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2021, 49(03): 278-280+284

[13] 宋全昊, 金艳, 宋佳静, 陈杰, 赵立尚, 白冬, 陈亮, 朱统泉. 61 份小麦异源附加系种质的表型多样性分析. 江苏农业科学, 2022, 50(16): 79-86

Song Q H, Jin Y, Song J J, Chen J, Zhao L S, Bai D, Chen L, Zhu T Q. Phenotypic diversity analysis of 61 wheat addition lines germplasm resources. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2022, 50(16): 79-86

[14] Han H M, Liu W H, Zhang J P, Zhou S H, Yang X M, Li X Q, Li L H. Identification of P genome chromosomes in *Agropyron cristatum* and wheat-A. *cristatum* derivative lines by FISH. *Scientific Reports*, 2019; 9(1): 9712

[15] Luan Y, Wang X G, Liu W H, Li C Y, Zhang J P, Gao A N, Wang Y D, Yang X M, Li L H. Production and identification of wheat-*Agropyron cristatum* 6P translocation lines. *Planta*, 2010 Jul; 232(2):501-10

[16] Han H M, Li B, Su J J, Zhang J P, Song L Q, Gao A N, Yang X M, Li X Q, Liu W H, Li L H. Genetic rearrangements of six wheat-*Agropyron cristatum* 6P addition lines revealed by molecular markers. *Public Library of Science*, 2014 Mar 4; 9(3): e91066

[17] Li Q F, Lu Y Q, Pan C L, Zhang J P, Liu W H, Yang X M, Li X Q, Xi Y J, Li L H. "Characterization of a novel wheat-*Agropyron cristatum* 2P disomic addition line with powdery mildew resistance." *Crop Science*, 56 (2016): 2390-2400

[18] Chen H X, Han H M, Li Q F, Zhang J P, Lu Y Q, Yang X M, Li X Q, Liu W H, Li L H. Identification and genetic analysis of multiple P chromosomes of *Agropyron cristatum* in the background of common wheat. *Journal of Integrative Agriculture*, 2018, 17(08): 1697-1705

[19] Pan C L, Li Q F, Lu Y Q, Zhang J P, Yang X M, Li X Q, Li L H, Liu W H. Chromosomal localization of genes conferring desirable agronomic traits from *Agropyron cristatum* chromosome 1P. *Public Library of Science*, 2017, 12(4): e0175265

[20] Li H H, Lv M J, Song L Q, Zhang J P, Gao A N, Li L H, Liu W H. Production and identification of wheat-*Agropyron cristatum* 2P translocation lines. *Public Library of Science*, 2016 Jan 5; 11(1): e0145928

[21] Li H H, Jiang B, Wang J C, Lu Y Q, Zhang J P, Pan C L, Yang X M, Li X Q, Liu W H, Li L H. Mapping of novel powdery mildew resistance gene(s) from *Agropyron cristatum* chromosome 2P. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017 Jan; 130(1): 109-121

[22] 李荣华, 夏岩石, 刘顺枝, 孙莉丽, 郭培国, 缪绅裕, 陈健辉. 改进的 CTAB 提取植物 DNA 方法. 实验室研究与探索, 2009, 28(09): 14-16

Li R H, Yan Y S, Liu S X, Sun L L, Guo P G, Miao S Y, Chen J H. CTAB-improved Method of DNA Extraction in Plant. *Laboratory Research and Exploration*, 2009, 28(09): 14-16

[23] Zhang J P, Liu W H, Lu Y Q, Yang X M, Li X Q, Li L H. A resource of large-scale molecular markers for monitoring *Agropyron cristatum* chromatin introgression in wheat background based on transcriptome sequences. *Scientific Reports* 7, 11942 (2017)

[24] 李立会, 李秀全, 杨欣明. 小麦种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社, 2006. pp 2-3

Li L H, Li X Q, Yang X M. Descriptive specifications and data standards for wheat germplasm resources. Beijing: China Agriculture Press, 2006. pp 2-3

[25] Zhao D H, Li Yang, Xu K J, Cao S H, Tian Y B, Yan J, He Z H, Xia X C, Song X Y, Zhang Y. Identification and validation of genetic loci for tiller angle in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020 Nov; 133(11): 3037-3047

[26] 马超, 董振杰, 田修斌, 王贝麟, 张玥琦, 李欢欢, 刘文轩. 来自西尔斯山羊草的抗小麦白粉病基因 *Pm57* 抗性丧失突变体的筛选与鉴定. 植物遗传资源

学报, 2020, 21(02): 386-393

Ma C, Dong Z J, Tian X B, Wang B Q, Zhang Y Q, Li H H, Liu W X. Screening and identification of *Pm57* mutants with loss of resistance to powdery mildew derived from *Aegilops searsii*. Journal of Plant Genetic Resources, 2020, 21(02): 386-393

[27] 盛宝钦. 用反应型记载小麦苗期白粉病. 植物保护, 1988(01): 49.

Sheng B Q. Record wheat powdery mildew at seedling stage by reactive type. Plant protection, 1988(01): 49

[28] Liu T G, Chen W Q. Race and virulence dynamics of *Puccinia triticina* in China during 2000–2006. Plant Disease, 2012, 96(11): 1601-1607

[29] ROEFLS A P. Race specificity and methods of study. The Cereal Rust, 1985, (1): 131-164

[30] 张德时, 王斯文, 王长有, 王艳珍, 陈春环, 吉万全, 张宏. 小麦-华山新麦草异附加系的细胞遗传学和分子标记辅助鉴定. 麦类作物学报, 2020, 40(01):

12-20

Zhang D S, Wang S W, Wang C Y, Wang Y Z, Chen C H, Ji W Q, Zhang H. Cytogenetics and marker assisted identification of wheat-*Psathyrostachys huashanica* alien addition lines. Journal of Triticeae Crops, 2020, 40(01): 12-20

[31] 程舒唯, 王惠, 赵心宇, 于晓宁, 高岐玉, 宋维富, 杨雪峰, 宋庆杰, 丁佳蕊, 张会新, 张延明. 小偃麦的创制及应用研究进展. 植物遗传资源学报: 1-17

Chen S Y, Wang H, Zhao X Y, Yu X N, Gao Q Y, Song W F, Yang X F, Song Q J, Ding J R, Zhang H X, Zhang Y M. Progress on the development and application of *Tritriticum* in wheat. Journal of Plant Genetic Resources: 1-17

[32] 吕博雅, 张珍悦, 赵李, 李晓萍, 李家创, 白宇皓, 刁慧珊, 刘洋, 杨群慧, 刘淑会, 武军, 陈新宏. 华山新麦草 2Ns 染色体 SCAR 标记的开发. 麦类作物学报, 2022, 42(05): 539-545

Lü B Y, Zhang Z Y, Zhao L, Li X P, Li J C, Bai Y H, Diao H S, Liu Y, Yang Q H, Liu S H, Wu J, Chen X H. Development of a new SCAR marker on chromosome 2Ns of *Psathyrostachys huashanica* Keng. Journal of Triticeae Crops, 2022, 42(05): 539-545

[33] 于军伟, 王斯文, 姚广平, 赵继新, 陈春环, 吉万全, 王长有. 抗条锈病普通小麦-中间偃麦草 7St 二体异附加系的分子细胞遗传学鉴定. 麦类作物学报, 2021, 41(10): 1189-1196

Yu J W, Wang S W, Yao G P, Zhao J X, Chen C H, Ji W Q, Wang C Y. Molecular cytogenetic identification of wheat-*Thinopyrum intermedium* 7St disomic alien addition line conferring stripe rust resistance. Journal of Triticeae Crops, 2021, 41(10): 1189-1196

[34] 李立会, 董玉琛. 冰草属研究进展. 遗传, 1993(01): 45-48

Li L H, Dong Y C. Progress in studies of *Agropyron* Gaertn. Genetic, 1993(01): 45-48

[35] 刘成, 韩冉, 汪晓璐, 宫文萍, 程敦公, 曹新有, 刘爱峰, 李豪圣, 刘建军. 小麦远缘杂交现状、抗病基因转移及利用研究进展. 中国农业科学, 2020, 53(07): 1287-1308.

Liu C, Han R, Wang X L, Gong W P, Cheng D G, Cao X Y, Liu A F, Li H S, Liu J J. Research progress of wheat wild hybridization, disease resistance genes transfer and utilization. Chinese Agricultural Sciences, 2020, 53(07): 1287-1308

[36] 杨兆生, 许红霞, 梁文科. 小麦超高产紧凑型新品种的选育. 麦类作物学报, 1996(02): 17-18

Yang Z S, Xu H X, Liang W K. Selection and breeding of new compact wheat varieties with super high yield. Journal of Wheat and Wheat Crops, 1996(02): 17-18

[37] Kowalski AM, Gooding M, Ferrante A, Slafer S, Orford S, Gasperini D, Griffiths S. Agronomic assessment of the wheat semi-dwarfing gene *Rht8* in contrasting nitrogen treatments and water regimes. Field Crops Research, 2016, 191: 150-160

[38] Divashuk MG, Vasil'ev AV, Bespalova LA, Karlov GI. Genetika. Identity of the *Rht-11* and *Rht-B1e* reduced plant height genes. Russian Journal of Genetics,

2012, 48(7): 761-763

[39] Goudia BD, Liang C, Hu Y G. Agronomic traits affected by dwarfing gene *Rht-5* in common wheat (*Triticum aestivum* L.). Australian Journal of Crop Science, 2013, 7(9): 1270-1276

[40] 刘畅, 李仕金, 王轲, 叶兴国, 林志珊. 簇毛麦 6VS 特异转录序列 P21461 及 P33259 的获得及其分子标记在鉴定小麦-簇毛麦抗白粉病育种材料中的应用. 作物学报, 2017, 43(07): 983-992

Liu C, Li S J, Wang K, Ye X G, Lin Z S. Developing of specific transcription sequences P21461 and P33259 on *dasyrum villosum* 6VS and application of molecular markers in identifying wheat-D. *vilosum* breeding materials with powdery mildew resistance. Journal of crops, 2017, 43(07): 983-992

[41] Fang Z W, Sun C, Lu T, Xu Z, Huang W D, Ma D F, Yin J L. Molecular mapping of stripe rust resistance gene *YrH922* in a derivative of wheat (*Triticum aestivum*)–*Psathyrostachys huashanica*. Crop and Pasture Science, 2019, 70(11): 939-945

[42] 闫红飞, 杨文香, 褚栋, 刘大群. 小麦抗叶锈基因 *Lr38* 的一个新标记. 中国农业科学, 2008(11): 3604-3609

Yan H F, Yang W X, Chu D, Liu D Q. A New marker tagged to the leaf rust resistance gene *Lr38*. Chinese Agricultural Sciences, 2008(11): 3604-3609

[43] 魏学军, 张海涛, 张娜, 胡亚亚, 谢欢, 赵丽娟, 杨文香. 粗山羊草苗期抗叶锈性离体鉴定及抗叶锈基因推导. 麦类作物学报, 2013, 33(05): 907-911

Wei X J, Zhang H T, Zhang N, Hu Y Y, Xin H, Zhao L J, Yang W X. Surveying resistance to wheat leaf rust and postulation of resistant genes by detached leaves in *Aegilops tauschii*. Journal of Wheat and Wheat Crops, 2013, 33(05): 907-911

[44] 王佳荣, 董瑞, 张梦宇, 高璞, 张培培, 李在峰, 刘大群. 40 份 CIMMYT 小麦品系苗期及成株抗叶锈病基因鉴定. 华北农学报, 2022, 37(02): 201-210  
Wang J R, Dong R, Zhang M Y, Gao P, Zhang P P, Li Z F, Liu D Q. Identification of leaf rust resistance genes in 40 CIMMYT wheat lines at seedling stage and adult plant. Acta Agriculturae Boreali-sinica, 2022, 37(02): 201-210

[45] 赵佳佳, 刘鑫, 王超, 杨武德. 小麦抗叶锈病新种质的创制与鉴定. 山西农业科学, 2022, 50(09): 1221-1228

Zhao J J, Liu X, Wang C, Yang W D. Creation and identification of leaf rust resistance new germplasm of wheat. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2022, 50(09): 1221-1228