

冰草 1PS 和 1PL 易位染色体导入不同小麦背景改良株型的遗传效应评价

康西璐, 韩舶辉, 王 筱, 韩海明, 周升辉, 鲁玉清, 刘伟华, 李秀全, 杨欣明, 张锦鹏, 李立会
(中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要: 冰草 (*Agropyron cristatum* L., $2n = 4x = 28$, PPPP) 携带的多样性外源基因是小麦遗传改良重要基因源。前期研究表明冰草 1P 染色体上的基因可以改良小麦株叶型,但在获得易位系的基础上,外源片段导入不同背景小麦品种的叶型变化以及可能带来的不利遗传连锁累赘还不清楚。为进一步探究小麦-冰草 T1PS·1AL 和 T1AS·1PL 易位系在不同小麦背景中对主要农艺性状的遗传效应,本研究将小麦-冰草 1PS、1PL 易位系与藁城 8901、百农 607、漯麦 163、百农 207、西农 979、中麦 578、川麦 104、宁麦 126 等 8 个普通小麦品种进行杂交,对 F_2 分离群体的农艺性状进行考察和分析。结果表明,冰草 1PS 染色体导入小麦后,降低了小麦的倒三叶长,株高也显著降低 3~8 cm,产量性状基本不受影响。冰草 1PL 染色体使小麦株高降低,旗叶、倒二叶和倒三叶显著缩短,改变株型的同时,小麦的产量性状同时降低,具有连锁累赘。在冰草 1P 易位系中,后代的表型除与染色体本身所产生的效应有关外,也与小麦受体的遗传背景相关。在不同背景的小麦亲本杂交组合后代中,可以选出株叶型改良且产量性状不受影响的单株用于小麦的遗传改良。研究表明 2 个小麦-冰草 1P 易位系创新种质在株型改良上具有显著的遗传效应,可以为冰草 1P 染色体易位片段的利用提供指导。

关键词: 冰草; T1PS·1AL 易位系; T1AS·1PL 易位系; 株型; 遗传效应

Evaluation of *Agropyron cristatum* 1PS and 1PL Translocation Chromosome in Different Wheat Backgrounds for Plant Architecture Improvement

KANG Xilu, HAN Bohui, WANG Xiao, HAN Haiming, ZHOU Shenghui, LU Yuqing, LIU Weihua,
LI Xiuquan, YANG Xinming, ZHANG Jinpeng, LI Lihui
(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: *Agropyron cristatum* L. ($2n = 4x = 28$, PPPP) with a large amount of alien elite genes are valuable genetic resources for the genetic improvement of wheat. According to previous studies, the genes on chromosome 1P of *A. cristatum* can improve plant leaf shape. However, it is unclear that the leaf shape changes and possible linkage drag exist in the translocation lines. The aim of this study is to detect the genetic effect of wheat-*A. cristatum* translocation lines T1PS·1AL and T1AS·1PL on major agronomic traits in different wheat backgrounds, in which wheat-*A. cristatum* translocation lines 1PS and 1PL were crossed with eight common wheat varieties, followed by investigation and analysis of agronomic traits in F_2 segregation population. The results showed that *A. cristatum* chromosome short arm 1PS reduced the length of top third leaves and its plant height reduction level was 3-8 cm while no significant difference on yield traits were discovered. Furthermore, the plant phenotype of the translocation line T1AS·1PL were shaped with a decrease in the grain yield than those of non-translocation plants. Offspring performance of translocation Chromosome in related to both wheat genetic

收稿日期: 2023-08-10 修回日期: 2023-09-04 网络出版日期: 2023-10-07

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20230810002>

第一作者研究方向为作物资源创新与利用, E-mail: kangxilu@163.com

通信作者: 张锦鹏, 研究方向为小麦种质资源创新, E-mail: zhangjinpeng@caas.cn

基金项目: 国家自然科学基金(NSFC 31971879); 国家小麦产业技术体系(CARS-03)

Foundation projects: The National Natural Science Foundation of China(NSFC 31971879); China Agriculture Research System(CARS-03)

backgrounds and *A. cristatum* alien chromosome. Finally, we screened 75 F_2 individual plants with favourable leaf shape and unchanged yield traits to be used for wheat breeding. In conclusion, this study reported two pre-breeding germplasms of wheat-*A. cristatum* 1P translocation lines had significant genetic effects on plant architecture improvement, which could guide the future utilization of *A. cristatum* 1P chromosome translocation fragments.

Key words: *Agropyron cristatum*; T1PS·1AL translocation line; T1AS·1PL translocation line; plant architecture; genetic effect

小麦(*Triticum aestivum* L., $2n=6x=42, AABBDD$)是世界的主要粮食作物,随着人口和经济的持续增长,未来对小麦总产量的需求将不断提高,在可耕种土地资源有限条件下,迫切需要单产水平的进一步提高。在作物的高产改良育种中,除了提高作物的穗粒数、千粒重构成因子外,株型改良也是提高产量的有效途径,并受到全世界育种家的广泛关注,成为产量提升的重要突破方向。我国黄淮冬麦区现代小麦品种比早期品种在植株形态结构上有很大的遗传改进,50年代种植的农家品种及部分改良品种,抗倒伏能力较弱,而70年代以来选育推广的品种,株高明显降低,叶片相对短宽、旗叶夹角减小、冠层透光性增强的同时大大增强了抗倒伏能力,生物学产量显著提高^[1]。小麦株型是植株各部分的生长态势,包括株高、叶型、分蘖等^[2-3],是小麦重要农艺性状的综合反映,对光合效率和籽粒产量有决定性影响。1968年,Donald^[4]首次提出培育具有理想株型的小麦品种。通过改良小麦的株型,进而增加种植密度可有效提高同一土地下的小麦产量^[5]。20世纪60年代以来,绿色革命基因水稻半矮秆基因*sd1*和小麦*rht-1*基因被广泛应用,使得植株株高降低和收获指数提高,水稻和小麦的产量大幅提升^[6-7]。茹振钢等^[8]提出挖掘中国黄淮麦区小麦品种高产潜力的有效途径之一,就是通过调节生长发育节律,培育小叶、壮秆、大穗型新品种,以有利于小麦群体内部的光透射与光吸收,实现小麦高生物产量。除株高外,小麦的关键功能叶主要是旗叶、倒二叶、倒三叶,其合理的叶面积和空间分布有助于提高光合作用和同化物积累^[9]。目前,已发现了许多与旗叶相关的基因或数量性状基因座(QTL, quantitative trait locus),比如位于5B^[10]、7A^[11]上控制旗叶长,位于2A^[12]、6B^[13]上控制旗叶宽等的QTL。因此,挖掘与小麦株型相关的遗传资源可以有效提高产量。

长期的人工选择和驯化导致小麦遗传基础逐渐狭窄。为了丰富其遗传多样性,育种家开始利用

小麦野生近缘植物进行小麦改良,因其携带小麦在长期驯化过程中丧失的多样化基因。冰草(*Agropyron cristatum* L., $2n=4x=28, PPPP$)是小麦重要的野生近缘植物,除具有对白粉病、多种锈病的抗病性^[14-16],对干旱和低温的耐受性^[17],多小穗、多穗粒数的特点外,还具有旗叶短小、穗下茎长的优异株型结构。四倍体冰草Z559的平均株高57 cm,穗下茎长达30~41 cm,占株高的2/3,具有叶片短小显著特征,表现为小旗叶、株高矮、穗下茎长的优良株型性状^[18]。通过前期整套小麦-冰草附加系的多年表型观察和认识,筛选出具有冰草典型特性的小旗叶附加系II-3-1($2n=40W+4P$),证实其是1对冰草1P染色体代换1对小麦1A染色体并额外附加1对2P染色体的复杂附加/代换系^[19]。Wang等^[20]在济麦22背景下,获得了冰草1P附加系、1P短臂(1PS)和1P长臂(1PL)端体附加系,发现导入冰草1PS端体附加系阳性植株相对于阴性植株的旗叶长度降低2.3 cm,叶宽没有发生变化,株高降低6 cm,分蘖、穗粒数和千粒重保持不变。而导入冰草1PL端体附加系阳性植株相对于阴性植株的旗叶长和宽分别降低2.2 cm和0.2 cm,同时发现阳性植株的株高显著矮于阴性植株,株高降低6 cm,阳性植株各个节间的长度均有减少,分蘖数目不变,还携带降低穗粒数和粒重的不良连锁累赘。

前期利用冰草1P(1A)代换系II-3-1c进一步与济麦22杂交,基于代换系诱导的断裂-融合机制,在1PS和1PL特异分子标记检测下,通过基因组原位杂交(GISH, genomic in situ hybridization)检测证实获得9个T1PS·1AL易位系和7个T1AS·1PL易位系(未发表)。但是,对于1PS和1PL易位系在不同小麦品种中的遗传效应还不清楚。本研究以小麦-冰草T1PS·1AL和T1AS·1PL易位系作为基础材料,收集全国不同麦区的小麦亲本(藁城8901、百农607、漯麦163、百农207、西农979、中麦578、川麦104、宁麦资126)作为受体,通过构建遗传分离群

体,结合 GISH、竞争性等位基因特异性 PCR(KASP, Kompetitive Allele-Specific PCR)基因分型技术,判定导入冰草 1P 染色体易位片段对不同小麦受体的影响,评价冰草 1P 染色体易位片段对减小叶片面积、降低株高的株型改良效应,以及对小麦产量构成因子的影响,探究两种易位片段在不同小麦背景育成品种中的预期性状和遗传效应,为未来有效利用冰草 1P 易位系奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料的亲本为 8 个背景的小麦品种,包括我国 4 个麦区的推广品种:藁城 8901(黄淮北片)、百农 607(黄淮北片)、漯麦 163(黄淮北片)、百农 207(黄淮北片)、西农 979(黄淮北片)、中麦 578(黄淮南片)、川麦 104(西南麦区)、宁麦 126(长江中下游麦区)。小麦-冰草 T1AS·1PL 纯合易位系、T1PS·1AL 纯合易位系是本实验室前期创制和鉴定的罗伯逊整臂易位系。将 2 个易位系分别与 8 个小麦品种杂交,对其 F₂ 分离群体进行生育期和收获后农艺性状的考察,每个背景作为一个分离群体,遗传分离群体大小从 110 株到 400 株,共获得 14 个 F₂ 遗传分离群体(详见 <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jjgr.20230810002>,附表 1)。其中,百农 607 与冰草 1PS 易位系、川麦 104 与冰草 1PL 易位系两个组合的分离群体因种子发芽率未达标,群体内植株较少未被采用。所有材料于 2021-2022 年度种植于河南新乡中国农业科学院作物科学研究所试验基地,行长 2 m,行距 30 cm,株距 10 cm,单粒点播,常规田间管理。

1.2 细胞学鉴定

根尖染色体制片参照 Jiang 等^[15]的方法完成,首先将干种子浸泡在水中,随后将萌动的种子放置于有湿润双层滤纸的培养皿内,待根尖长至 1.5~2 cm 时剪下。经 N₂O 处理 2 h 后,用 90% 醋酸固定液固定,清洗后再用纤维素酶和果胶酶进行酶解。酶解完成将根尖捣碎,晾干后加醋酸溶解,滴片后在全自动 Zeiss Axio Image. Z2 正置荧光显微镜(Carl

Zeiss Ltd, 德国)中观察所有分裂相。取有丝分裂中期分裂相清楚且染色体数目完整的根尖制片进行 GISH 鉴定。原位杂交技术参照 Fu 等^[21]的方法,使用 Sun 等^[22]开发的冰草 Oligo-pAc 探针鉴定小麦背景下的冰草 1P 染色体,GISH 杂交液含 1 μL 的 GISH 探针和 10 μL 的 2×SSC:1×TE 缓冲液。GISH 图像采集在 MetaSystems Coolcube 1m CCD 相机,图像处理在 ISIS(Image processing),分析软件为 MetaSystems GmbH(德国)。

1.3 基因组 DNA 的提取

参照 Dellaport 等^[23]的 CTAB 方法经适当改良后提取试验材料基因组 DNA。将冻干的叶片放置于八联排试管内,经钢珠研磨后加入 600 μL CTAB 提取液,65 °C 水浴加热 40~60 min。加入 300 μL 氯仿,摇床混匀 10 min 后 3000 r/min 离心 15 min。取上清 450 μL 加入 300 μL 预冷的异丙醇,上下混匀后静置在 4 °C 冰箱 30 min。3000 r/min 离心 20 min,将白色沉淀用 70% 乙醇洗涤 2 次,晾干后加 100 μL ddH₂O 溶解,测定浓度并放置于 -20 °C 冰箱备用。

1.4 KASP 分子标记检测

根据四倍体冰草全基因组序列(未发表),利用冰草 1P 染色体的注释基因序列与中国春小麦 ABD 参考基因组进行比对,筛选在冰草 1P 染色体和小麦 1A 染色体间的 SNP(图 1),使用 Primer5 进行 KASP 引物设计。参照 Grewal 等^[24]设计原理,每一组包含两条正向引物和一条反向引物或一条正向引物和两条反向引物。对小麦-冰草 1P 易位系设计引物时,当 5' 端正向引物为冰草和小麦发生等位变异的情况下(FAM、HEX),如图 1 目标 SNP1 为野生近缘种特异即 1P 上位点为 G,而小麦 1A、1B、1D 序列相同即位点为 A。3' 端的反向引物 SNP2 (COMMEN)是锚定引物,即保证引物只扩增 1P 和 1A 染色体上的目标序列,冰草 1P 和小麦 1A 特异 SNP 即为碱基 T,但小麦 1B、1D 的等位位点为 C,不能扩增形成产物。这样设计保证引物只在冰草 1P 和小麦 1A 染色体上有扩增,成为 1P 和 1A 染色体的共显性标记。

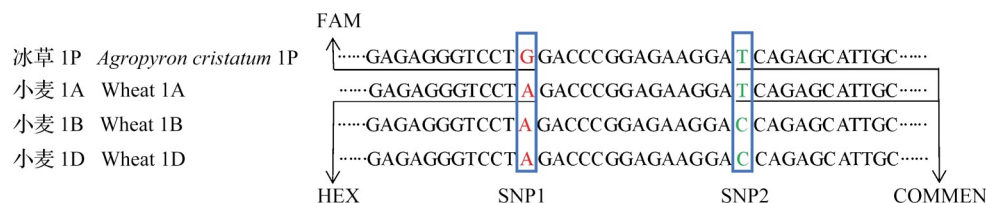


图 1 KASP 引物设计

Fig.1 Design principle of KASP primer

KASP引物是由上海生物工程公司合成,使用时需在序列前添加荧光接头FAM(GAAGGTGACC AAGTTCATGCT)、HEX(GAAGGTCTGGAGTC AACGGATT)。引物合成后将三种引物干粉分别稀释至100 $\mu\text{mol}/\mu\text{L}$,工作液(Primer Mix)的体积比例按照12(FAM):12(HEX):30(通用引物COMMEN):46(ddH₂O)混合。KASP反应体系如下:总体积为5 μL ,含1 μL 模板DNA稀释液(50 ng/ μL),0.07 μL Primer Mix,2.5 μL KASP Master Mix(HiGeno 2x Probe Mix B,北京嘉程生物科技有限公司),1.43 μL ddH₂O。采用384孔板完成PCR扩增,程序如下:95 $^{\circ}\text{C}$ 预变性10 min;95 $^{\circ}\text{C}$ 变性20 s,61 $^{\circ}\text{C}$ 延伸40 s,10个循环;95 $^{\circ}\text{C}$ 变性20 s,55 $^{\circ}\text{C}$ 复性40 s,34个循环。

1.5 农艺性状考察

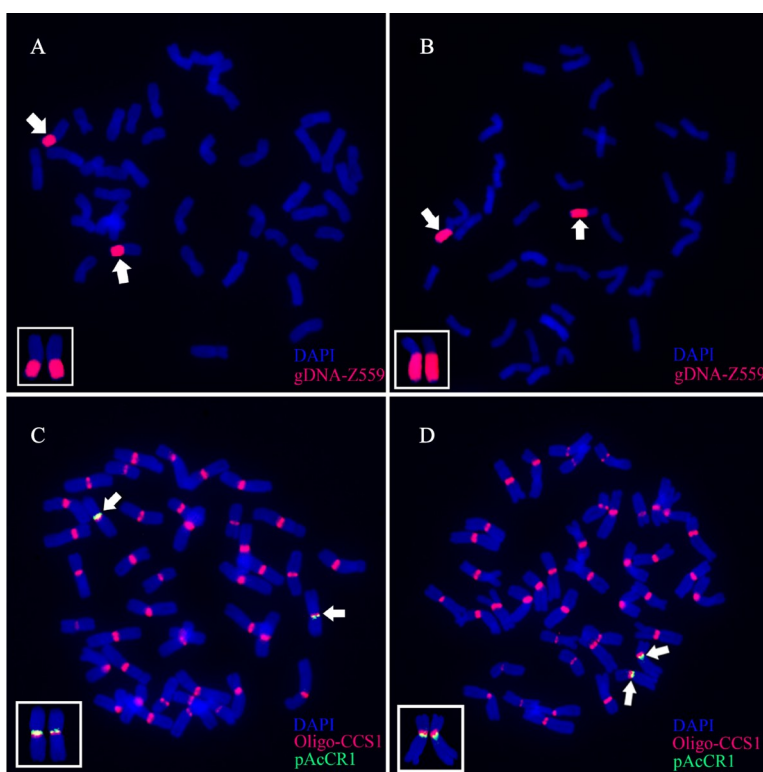
亲本、F₂分离群体单株的性状考察标准参照《小麦种质资源描述规范和数据标准》^[25],在开花期后考察旗叶长、旗叶宽、倒二叶长、倒二叶宽、倒三叶长、倒三叶宽,收获后考察株高、分蘖、小穗数、小穗粒

数、穗粒数、千粒重。利用Excel、GraphPad Prism 8、Origin 2020、R语言软件进行数据分析和图像绘制。

2 结果与分析

2.1 T1PS·1AL和T1AS·1PL易位系的细胞遗传学鉴定

为鉴定外源染色体片段的易位类型,分别对T1PS·1AL和T1AS·1PL易位系进行GISH试验。图2A显示在有丝分裂中期1PS罗伯逊易位系细胞内共有42条染色体,其中两条1A小麦染色体短臂被1P染色体替换,该易位类型为T1PS·1AL纯合易位。T1AS·1PL纯合易位类型中(图2B),两条冰草1PL染色体臂替换了1A小麦染色体长臂。对着丝粒部分进行GISH鉴定发现,冰草T1PS·1AL(图2C)和T1AS·1PL(图2D)两种易位类型,同时携带有冰草特异着丝粒信号和小麦特异着丝粒信号,均为融合着丝粒。以上结果表明,两种易位系为小麦-冰草1PS和1PL罗伯逊易位系。



A: T1PS·1AL易位系的GISH鉴定;B: T1AS·1PL易位系的GISH鉴定;C: T1PS·1AL易位系的着丝粒鉴定;D: T1AS·1PL易位系的着丝粒鉴定;蓝色区域为DAPI(4',6-二脒基-2-苯基吲哚)染色的小麦染色体,gDNA-Z559代表外源冰草染色体,

Oligo-CCS1为小麦着丝粒探针,pAcCR1为外源冰草着丝粒探针

A: The identification of translocation line T1PS·1AL by GISH;B: The identification of translocation line T1AS·1PL by GISH;C: The centromere identification of translocation line T1PS·1AL;D: The centromere identification of translocation line T1AS·1PL;The wheat chromosomes are in blue stained by 4',6-diamidino-2-phenylindole (DAPI). gDNA-Z559 represents *A. cristatum* chromosome; Oligo-CCS1 is the specific centromere probe of wheat, pAcCR1 is the specific centromere probe of *A. cristatum*

图2 小麦-冰草1P/1A纯合易位系GISH鉴定

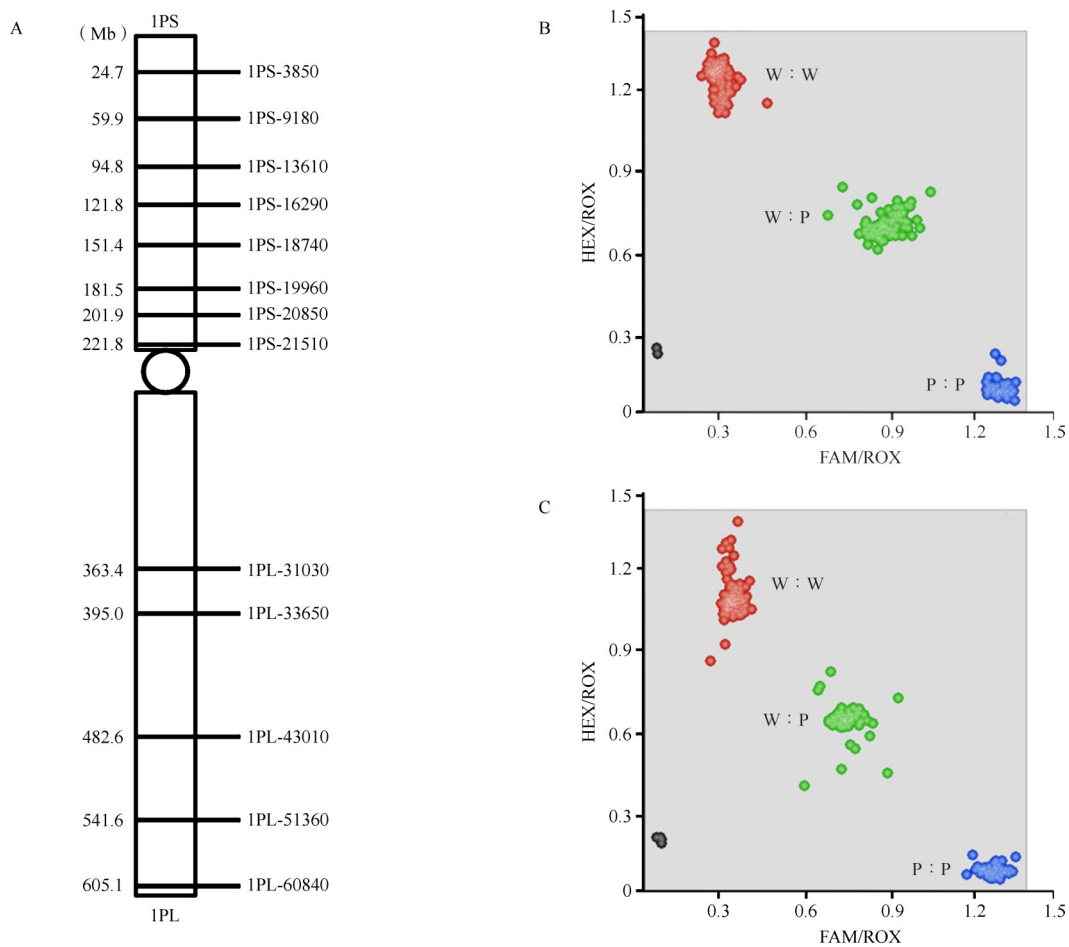
Fig.2 The identification of 1P/1A homozygous translocation lines by GISH

2.2 T1PS·1AL 和 T1AS·1PL 易位系 KASP 特异分子标记的开发

为了检测小麦和冰草染色体,提高分离群体的外源染色体跟踪检测效率,设计出 KASP 共显性标记,区分发生易位和替换的目标染色体,从而将后代划分为纯合易位系、杂合易位系和不含易位片段 3 种基因型。为了覆盖冰草 1P 染色体的不同区间,在冰草 1P 长、短臂上共设计了 33 组特异性 KASP 分子标记,平均每 30 Mb 物理距离保留一组。经过至少 96 个测试样本的验证后,筛选出多态性好、分型理想的 KASP 标记 13 组,包括 1P 短臂 8 组,1P 长臂 5

组,覆盖冰草 1P 染色体基因组共 605.1 Mb 的物理距离(图 3A),引物序列见表 1。

如图 3B、3C,对 14 个冰草 1P 易位系分离群体利用 BMG LABTECH FLUO star Omega SNP 完成荧光信号读取,采用 Cluster caller 软件(LGC, Queens Road, Teddington, Middlesex, TW11 0LY, 英国)进行基因分型。黑色圆点为 NTC 即 ddH₂O,阳性对照为冰草 Z559,阴性对照为小麦 Fukuho,杂合对照为冰草 Z559、小麦 DNA 按 1:1 等摩尔比例混合。结果表明,开发的特异性 KASP 分子标记在鉴定小麦-冰草 1P 易位系中具有可靠性。



A: 冰草 1P 染色体 KASP 引物, 左边数字为冰草 1P 染色体的物理图谱, 右边为标记分布, 中间圆形环代表冰草 1P 染色体的着丝粒; B: 冰草 1P 短臂引物 1PS-16290 验证 1PS 易位群体的部分结果; C: 冰草 1P 长臂引物 1PL-31030 验证 1PL 易位群体的部分结果; FAM 信号(蓝色)代表冰草 P 基因型, HEX 信号(红色)代表小麦 A 基因型, 绿色信号为小麦/冰草杂合信号(W:P)

A: KASP primers distribute on *A. cristatum* chromosome 1P; The number on the left is the physical map of *A. cristatum* chromosome 1P, the right is the markers distribution, and the circular ring in the middle represents the centromere of *A. cristatum* chromosome 1P; B: Partial results from the 1PS translocation population verified by the 1P short-arm primer 1PS-16290; C: Partial results from the 1PL translocation population verified by the 1P long-arm primer 1PL-31030; FAM signal (blue) represents the P genotype of *A. cristatum*, HEX signal (red) represents the A genotype of wheat, and green signal is a hybrid signal of wheat/*A. cristatum* (W:P)

图 3 冰草 1P 和小麦 1A 染色体共显性 KASP 引物开发及验证结果

Fig.3 Development and verification results of codominant KASP primers for *A. cristatum* chromosome 1P and wheat chromosome 1A

表 1 小麦背景下冰草 1P 染色体 KASP 特异引物序列

Table 1 KASP primer sequence on chromosome 1P from *A. cristatum* under wheat background

序号 Number	引物名称 Primer name	引物序列(5'-3') Primer sequence(5'-3')	变异位点 Variation locus	等位类型 Allele type	位置(Mb) Location
1	1PS-3850	FAM引物 GACTCAAGCTTGGGAAACTGTAAAAG	G	冰草 1PS	24.7
		HEX引物 CGACTCAAGCTTGGGAAACTGTAAAAT	T	小麦 1AS	
		通用引物 CCACGGCTGGGCTTGACTTT			
2	1PS-9180	FAM引物 CATCGCCGCGTTAGGGTCT	C	冰草 1PS	59.9
		HEX引物 TCGCCGCGTTAGGGTCC	T	小麦 1AS	
		通用引物 CTTCCGGGCGATGAAGGAG			
3	1PS-13610	FAM引物 GCATGAGCCATTCTTCG	G	冰草 1PS	94.8
		HEX引物 TGCATGAGCCATTCTTCA	A	小麦 1AS	
		通用引物 GCTGCTGATGTCTTGCCAGGT			
4	1PS-16290	FAM引物 GATCCAAATGGACTTCCATGATTAAC	C	冰草 1PS	121.8
		HEX引物 GATCCAAATGGACTTCCATGATTAAT	T	小麦 1AS	
		通用引物 GAAACTGGGGATCGAGTCTCAGT			
5	1PS-18740	FAM引物 CCCCAACACCATCTGATTCATTC	C	冰草 1PS	151.4
		HEX引物 ACCCAACACCATCTGATTCATTT	T	小麦 1AS	
		通用引物 GCCAATCCTGTGAATGGAGGAA			
6	1PS-19960	FAM引物 TGGCGACATCGTGAAGTCG	G	冰草 1PS	181.5
		HEX引物 TGGCGACATCGTGAAGTCC	C	小麦 1AS	
		通用引物 CCGGATCCCCTGCCCA			
7	1PS-20850	FAM引物 AGGCACAACCCAACACAGAACT	T	冰草 1PS	201.9
		HEX引物 GGCACAACCCAACACAGAACC	C	小麦 1AS	
		通用引物 GTGATACTGGTAGTCACCTTCCTCG			
8	1PS-21510	FAM引物 CGGAGATCTTGATATAGGTGAGCA	A	冰草 1PS	221.8
		HEX引物 GGAGATCTTGATATAGGTGAGCG	G	小麦 1AS	
		通用引物 TCCGGAGAGGAACTCAACTCTCA			
9	1PL-31030	FAM引物 CGTCCATGGTGTGCCTCCTG	G	冰草 1PL	363.4
		HEX引物 CGTCCATGGTGTGCCTCCTC	C	小麦 1AL	
		通用引物 GGACATCTCGAAGGACTTGGCG			
10	1PL-33650	FAM引物 CCGGCGAGAAGGACAAGTCC	C	冰草 1PL	395.0
		HEX引物 CCGGCGAGAAGGACAAGTCG	G	小麦 1AL	
		通用引物 CGTCACGCCGATGAAGTACTCGT			
11	1PL-43010	FAM引物 CGGCCAGCAGGACCGGT	T	冰草 1PL	482.6
		HEX引物 GGCCAGCAGGACCGGG	G	小麦 1AL	
		通用引物 GAAAGACCTCGCGGACCCA			
12	1PL-51360	FAM引物 GCCAAGATCTACGTCGCGTTC	C	冰草 1PL	541.6
		HEX引物 GCCAAGATCTACGTCGCGTTT	T	小麦 1AL	
		通用引物 TGGGAGAGCGGTAGGAGAAC			
13	1PL-60840	FAM引物 GCGGCCCATCCGGAAG	G	冰草 1PL	605.1
		HEX引物 GCGGCCCATCCGGAAC	C	小麦 1AL	
		通用引物 TACCCGAGGCGGAGTTCT			

2.3 冰草 T1PS·1AL 易位染色体的遗传效应分析

在 1P 染色体长臂、短臂导入包括百农 207、西农 979 等 7 个背景的小麦品种后,利用开发的 KASP 分子标记对 F₂ 分离群体植株进行基因分型。通过生育期和产量性状的考察,发现 1P 长臂和短臂不同易位类型在小麦不同背景下表现出不同的差异,并且即使在同一种易位类型中,不同背景的小麦性状所受到的影响也不完全一致。

对短臂易位类型的纯合阳性(P:P)和阴性(W:W)F₂ 植株各性状进行分析后发现,在倒三叶

长性状上,川麦 104、漯麦 163、百农 207、西农 979 群体的纯合阳性植株较纯合阴性植株降低且差异显著,藁城 8901、宁麦资 126 群体也有降低,降低范围在 0.6~1.4 cm,说明导入 1PS 短臂后在这 6 个小麦背景下可适当降低倒三叶长,改良叶型(表 2)。川麦 104、西农 979 群体在旗叶宽、倒二叶宽上表现出显著增加的趋势,百农 207、西农 979 群体显著提高倒三叶宽,其余背景未有明显变化。因此,1PS 染色体上可能存在降低倒三叶长的基因。

表 2 冰草 1PS 染色体导入不同小麦背景对叶型的影响

Table 2 Genetic analysis of leaf pattern on different *A. cristatum* chromosome 1PS segregation populations

序号 Number	品种 Variety	类型 Type	旗叶长(cm) Length of flag leaf	旗叶宽(cm) Width of flag leaf	倒二叶长(cm) Length of top second leaf	倒二叶宽(cm) Width of top second leaf	倒三叶长(cm) Length of top third leaf	倒三叶宽(cm) Width of top third leaf
1	川麦 104	P:P	18.46±3.08	1.96±0.18*	23.58±2.62	1.72±0.16*	21.45±2.57*	1.46±0.14
		W:W	18.27±2.81	1.87±0.18	23.64±2.91	1.65±0.15	22.77±2.57	1.42±0.16
2	藁城 8901	P:P	15.12±2.44	1.71±0.26	21.74±2.55	1.53±0.18	20.90±1.36	1.33±0.12
		W:W	14.63±2.39	1.66±0.21	21.20±2.34	1.51±0.13	21.65±2.29	1.34±0.12
3	漯麦 163	P:P	15.34±2.96	1.87±0.28	21.27±2.60	1.72±0.13	19.43±1.92*	1.44±0.14
		W:W	15.77±2.78	1.83±0.23	22.14±2.34	1.66±0.20	20.83±2.38	1.43±0.19
4	宁麦资 126	P:P	15.61±2.47	1.88±0.20	22.63±2.24	1.72±0.14	21.78±2.41	1.47±0.14
		W:W	16.01±3.11	1.89±0.20	22.36±2.26	1.70±0.18	22.35±2.45	1.50±0.16
5	百农 207	P:P	15.35±2.45	2.09±0.16	20.83±2.25	1.83±0.14*	18.13±2.01**	1.66±0.13*
		W:W	16.01±2.53	2.02±0.22	21.29±2.28	1.76±0.14	19.35±1.80	1.60±0.12
6	西农 979	P:P	15.91±2.86	1.96±0.20**	21.48±2.50	1.73±0.14**	18.92±2.02*	1.55±0.14**
		W:W	15.80±3.01	1.85±0.18	21.58±2.79	1.65±0.14	19.61±2.28	1.49±0.14
7	中麦 578	P:P	16.86±2.80	1.80±0.24	21.91±2.45	1.56±0.14	20.37±1.96	1.35±0.17
		W:W	16.43±2.47	1.76±0.23	21.39±1.96	1.56±0.18	20.09±2.02	1.35±0.16

表中数据为平均值±标准差;*代表在 P<0.05 水平上差异显著;**代表在 P<0.01 水平上差异显著;下同

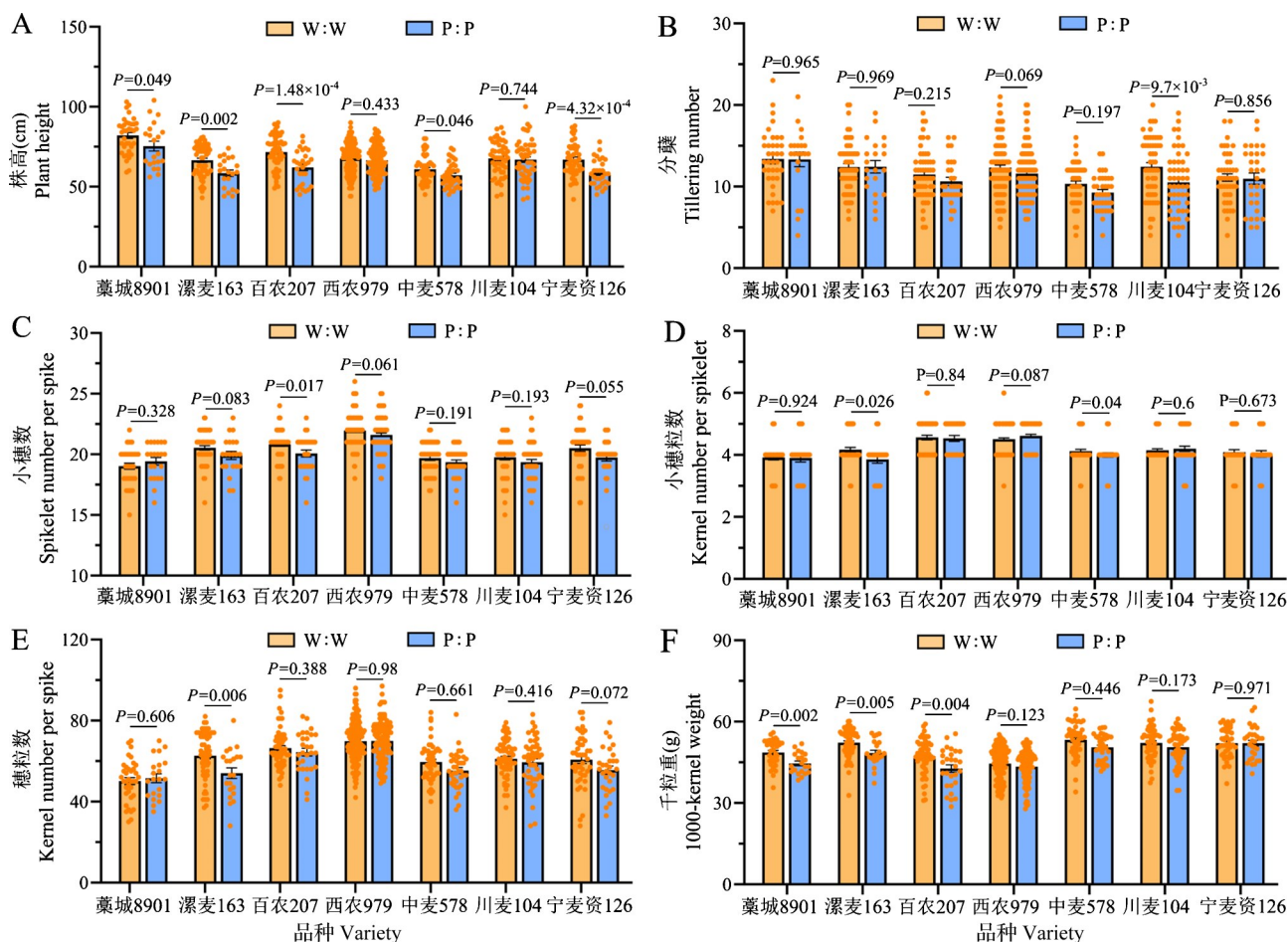
The data in the table are the mean ± SD; * indicates a significant difference at the P<0.05 level; ** indicates a significant difference at the P<0.01 level; The same as below

对株型分析发现,藁城 8901、漯麦 163、宁麦资 126、百农 207 及中麦 578 群体中阳性植株的株高较阴性植株显著降低,其余两个背景也有下降,整体降低水平在 3~8 cm(图 4A)。有效分蘖在川麦 104 群体中阳性植株较阴性植株显著下降,其他 6 个品种没有表现显著差异(图 4B)。川麦 104 群体的穗部性状在导入 1PS 后无明显变化,而漯麦 163 群体在小穗粒数、穗粒数和千粒重均显著降低,说明漯麦 163 对于冰草 1PS 来说可能不适合作为基础研究材料(图 4D~F)。此外,百农 207 群体在小穗数和千粒重方面也有降低(图 4C、F)。从现有数据分析,1PS 的导入在某些背景如漯麦 163、百农 207 中

对产量性状略有影响,在某些背景如川麦 104、西农 979 中并无明显变化,但总体上产量性状不受影响。

2.4 T1AS·1PL 易位染色体的遗传效应分析

冰草 1PL 导入小麦后,7 个小麦背景均表现出在旗叶宽、倒二叶宽、倒三叶宽等叶型上纯合阳性较阴性植株有显著下降的趋势。对于旗叶长,百农 607、漯麦 163、西农 979、百农 207 群体纯合阳性植株显著降低,藁城 8901、宁麦资 126 群体有降低但未达显著。另外,漯麦 163、西农 979 及百农 207 群体倒二叶长也显著缩短,分别降低了 1.37 cm、1.9 cm 和 0.85 cm(表 3)。



W:W 表示纯合阳性植株;P:P 表示纯合阴性植株;黄色圆点代表群体内单株;下同

W:W indicates homozygous positive plants; P:P indicates homozygous positive plants; The yellow dots are the individual plants of different populations; The same as below

图4 1PS易位系的遗传效应分析

Fig.4 Genetic effect analysis of 1PS translocation line

表3 冰草1PL染色体导入不同小麦背景对叶型的影响

Table 3 Genetic analysis of leaf pattern on different *A. cristatum* chromosome 1PL segregation populations

序号 Number	品种 Variety	类型 Type	旗叶长(cm) Length of flag leaf	旗叶宽(cm) Width of flag leaf	倒二叶长(cm) Length of top second leaf	倒二叶宽(cm) Width of top second leaf	倒三叶长(cm) Length of top third leaf	倒三叶宽(cm) Width of top third leaf
1	百农607	P:P	14.91±2.00*	1.81±0.16**	19.32±1.88	1.62±0.13**	19.59±1.82	1.46±0.14**
		W:W	16.06±2.03	2.05±0.15	20.02±1.56	1.78±0.11	19.74±1.77	1.53±0.12
2	藁城8901	P:P	15.23±2.53	1.70±0.17**	20.44±2.15	1.54±0.10**	19.95±2.32	1.37±0.13*
		W:W	16.09±2.60	1.85±0.19	20.84±2.01	1.65±0.12	20.32±1.75	1.43±0.11
3	漯麦163	P:P	14.27±2.45**	1.54±0.14**	20.21±2.14**	1.48±0.11**	20.36±2.14	1.36±0.11**
		W:W	16.04±2.89	1.77±0.19	21.58±2.57	1.61±0.14	21.00±2.23	1.45±0.11
4	宁麦资126	P:P	14.95±2.80	1.61±0.15**	21.71±2.68	1.55±0.12**	22.52±2.55	1.43±0.11
		W:W	16.02±2.97	1.80±0.19	22.61±2.66	1.65±0.13	22.57±2.53	1.48±0.14
5	百农207	P:P	16.35±2.64**	1.88±0.18**	23.11±2.65*	1.73±0.17**	22.69±1.98	1.60±0.13**
		W:W	18.05±3.13	2.12±0.20	23.96±2.38	1.87±0.15	21.95±2.33	1.68±0.14
6	西农979	P:P	13.98±2.65**	1.59±0.17**	18.30±2.11**	1.50±0.12**	18.60±1.95**	1.41±0.12**
		W:W	16.15±2.46	1.81±0.18	20.20±2.23	1.66±0.13	19.98±1.99	1.50±0.13
7	中麦578	P:P	15.51±2.50	1.68±0.15**	20.43±2.36	1.53±0.10**	20.18±1.53	1.38±0.08**
		W:W	16.08±2.13	1.82±0.14	21.19±2.21	1.64±0.13	20.88±1.68	1.45±0.10

藁城 8901、西农 979 和中麦 578 群体的阳性植株株高较阴性植株显著下降,其他背景中也有降低,但未达到显著水平(图 5A)。百农 607、藁城 8901、漯麦 163 群体的有效分蘖在阳性植株中显著增加(图 5B)。根据收获后对产量性状的考察,7 个品种的小麦导入 1PL 后对千粒重均表现出显著的负效应(图 5F)。小穗粒数和穗粒数的数据表明,百农 607、藁城 8901、西

农 979、百农 207 背景中这些性状都显著降低(图 5D、E)。冰草 1PL 导入小麦后,明显影响小麦的叶型,使受体小麦叶片变窄、叶长变短和株高降低,但是同样对穗粒数、千粒重等产量性状产生了负效应,说明 1PL 上存在株型改良基因的同时,还携带对产量性状不利的基因,生产上若要利用 1PL 上的有利基因必须先剔除这些不利基因所带来的连锁累赘。

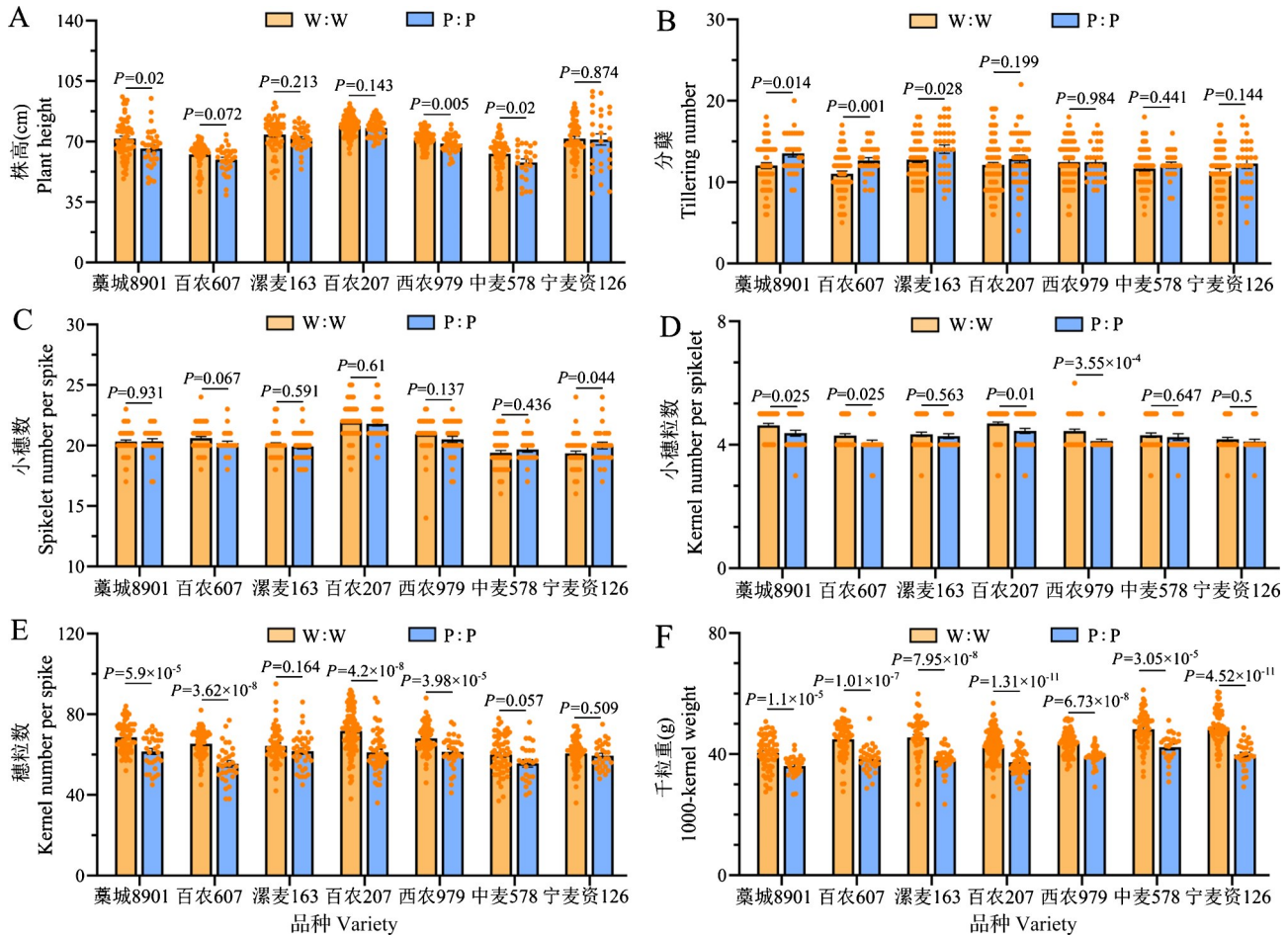


图 5 1PL 易位系的遗传效应分析

Fig.5 Genetic effect analysis of 1PL translocation line

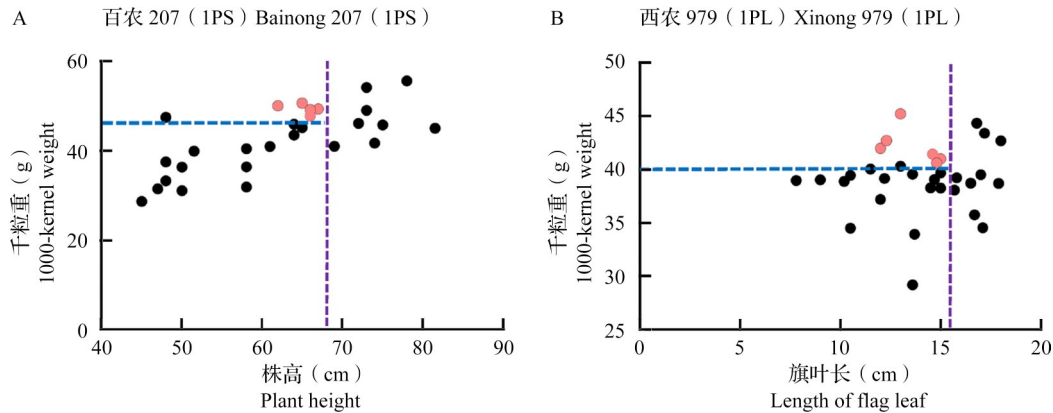
2.5 株型改良优异单株的选择

本研究发现 1PS 易位片段具有降低株高和倒三叶长度的显著效应,1PL 易位片段同时具有降低株高、减小旗叶、倒二叶叶片大小的效应。为了在 F_2 分离群体中筛选出株型明显改变,产量性状不受影响的单株,通过筛选旗叶明显变小、株高降低,但是有效分蘖、穗粒数、千粒重保持在受体小麦品种水平之上的单株,以便选出携带外源冰草 1PS 和 1PL 易位片段、株型明显改良的优异单株,供未来育种利用。结果发现,从 14 个 F_2 分离群体中选出符合目标性状的单株 75 个(详见 <https://>

doi.org/10.13430/j.cnki.jjgr.20230810002,附表 2)。其中,百农 607 背景下的单株 6 个,川麦 104 背景下的单株 9 个,藁城 8901 背景下的单株 5 个,漯麦 163 背景下的单株 8 个,宁麦资 126 背景下的单株 10 个,百农 207 背景下的单株 2 个,西农 979 背景下的单株 15 个,中麦 578 背景下的单株 20 个。筛选单株规则如图 6,以百农 207 和西农 979 的群体为例且仅列出部分性状。在百农 207 群体中挑选出株高在 68 cm 以下、千粒重在 45 g 以上,并且其他性状保持在受体亲本以上的 1PS 单株作为优良易位单株(图 6A)。在西农 979 群体中挑选出旗叶

长在 16 cm 以下、千粒重在 40 g 以上,并且其他性状保持在受体亲本以上的 1PL 纯合阳性单株作为优良易位单株(图 6B)。若将这些优良单株保存并

加以利用,可以进一步分析其保持优良性状的原因,挖掘冰草 1P 染色体潜在的有利基因,未来也可作为改良现有品种或培育新品种的中间桥梁材料。



蓝色和紫色虚线的左上角为选择范围;粉色圆点为选出的优良单株;黑色圆点为群体内单株

The upper left corner of the blue and purple dotted lines is the selection range; The pink dots are the selected excellent individual plants; The black dots are the individual plants of different populations

图6 部分株型改良的纯合易位植株的筛选

Fig.6 Some excellent individual plants with plant type improvement

3 讨论

3.1 冰草 1P 染色体的遗传效应受不同小麦背景影响

Wang 等^[20]报道,冰草 1P 附加系在导入到不同小麦背景中时,主要影响的性状有旗叶、株高及产量性状中的千粒重等。但是,冰草 1PS 和 1PL 易位到小麦 1A 染色体上的遗传效应还不清楚。为了阐明 T1PS·1AL 和 T1AS·1PL 易位系在小麦遗传改良中的利用价值,本研究将冰草 1PS 和 1PL 易位染色体同时转育到 8 个小麦品种中,对 F₂ 分离后代的株叶型和产量性状进行了详细的评价。结果显示,1PS 易位片段的遗传效应主要表现在倒三叶长和株高的降低上,同时产量性状整体水平上保持不变,但是 1PS 易位系对旗叶的效应未在本研究中体现,这可能与本研究使用的分离群体代数偏低有关,而 Wang 等^[20]报道所用研究材料为回交 5 代以上的近等基因系。冰草 1PL 易位系在 7 个小麦背景中的表现较明显,改良了株叶型,使旗叶、倒二叶、倒三叶适当变小,株高略有降低,产量性状降低,整体表现与前人研究一致。本研究虽然只有一个年度的分析数据,但是通过对小麦-冰草 1PS 和 1PL 易位系在 8 个小麦品种背景,共 14 个 F₂ 遗传分离群体 2533 个单株进行表型、基因型的检测和显著性测验,以样本的大数据量弥补只有一个年度重复的不足。

作为光合作用的主要器官,旗叶、倒二叶、倒三

叶的大小与产量性状密切相关。研究表明,旗叶的大小和生理特征共同决定光合效率和叶片功能期,在产量形成中起重要作用^[26]。倒二叶对株高、穗长有显著影响,倒三叶的性状影响群体的光合性能。对于小麦来说,减少叶片大小可以减少相互遮光,是提高产量的一个好方法^[27]。小麦株高与其抗倒伏能力、产量性状具有相关性,株高过高在高水肥条件下降低抗逆能力,株高过矮不利于对养分的吸收,影响灌浆,而适宜的株高可提高分蘖能力、增加千粒重等^[28-29]。在不同小麦背景中,冰草 1P 易位系有降低小麦叶片大小及株高的效应,说明冰草 1P 易位系在育种改良株叶型中具有利用价值,可以作为改良小麦的一种创新资源。在不同背景中,冰草 1P 易位系的表现不是完全一致的。本研究发现冰草 1PS 易位片段导入中麦 578 背景对叶型和株高性状影响很小,导入漯麦 163 背景有降低产量性状负效应,说明外源染色体的性状表达受亲本小麦遗传背景所影响。相比之下,冰草 1PL 在降低株高和叶片大小性状上受小麦遗传背景干扰较小,说明冰草 1PL 携带的影响株型改良外源基因表达更稳定。以上说明小麦-冰草 1P 易位系在不同小麦背景中的遗传效应一方面与冰草 1P 染色体携带的基因有关,另一方面也与小麦不同的品种特性有关。本研究筛选出一些携带外源冰草 1PS 和 1PL 易位片段的单株,其旗叶明显变小、株高降低,但是有效分蘖、穗粒数、千粒重保持在受体小麦品种水平之上,在未

来育种利用上具有重要价值,这些创新种质可以作为创新资源分发到不同生态区的育种单位进行育种利用。

3.2 冰草 1PS 和 1PL 易位系在小麦遗传改良中的利用途径探讨

远缘杂交产生的易位系后代在育种上被广泛应用。最为成功的是小麦-黑麦 T1BL·1RS 易位系的利用,由于其对环境的广泛适应性和稳产性在小麦育种中做出了巨大贡献^[30],在中国有近 50% 的冬小麦品种携带有 1BL/1RS 易位染色体^[31]。小麦-簇毛麦易位系中, T1DL·1VS 易位系显著增强面筋强度,提高小麦品质,1V 染色体上含有贮藏蛋白基因^[32]。对华山新麦草的研究发现,1Ns 附加系携带抗叶锈病基因^[33]。刘登才等^[34]以小麦-长穗偃麦草二体附加系为材料,在赤霉病抗性鉴定中发现,1E^c 染色体上有赤霉病的抗性基因。而在 1E^c(1A) 代换系中,1E^c 染色体降低了旗叶长和旗叶宽,同时可以提高小麦品质,但对产量性状不利^[35]。高大山羊草的 1S₁ 染色体上含有两个优质高分子量麦谷蛋白亚基,可以提高小麦品质^[36]。本研究结果显示冰草 1P 染色体上存在降低株高和影响叶片大小的重要基因,充分利用和研究冰草 1P 外源染色体,阐明外源染色体的利用价值对未来小麦育种具有重要意义。基因组测序和细胞遗传学的研究表明,小麦族不同属的物种在第一同源群的进化相对保守,实践证明黑麦 1R 短臂被全世界小麦育种界广泛利用。因此建议冰草 1PS 也可以直接应用于育种,不需要再获得更小片段的易位系。本研究发现冰草 1PL 除了携带降低株高和叶片大小基因外,同时存在减少穗粒数、降低千粒重的明显不良连锁累赘。若未来要利用冰草 1PL 易位系,可以通过两种途径克服连锁累赘。一种是扩大易位系分离群体,在大群体中选出期望单株,与高千粒重和高穗粒数的亲本进行组配,可以选出产量综合性状好的个体。另外一种方法是利用辐照技术、*ph1b* 突变体诱导方法创制更小片段的 1PL 易位系,确保只导入外源优异基因,去掉对产量性状具有负效应的区段,打破连锁累赘。

参考文献

- [1] 庄巧生. 中国小麦品种改良及系谱分析. 北京: 中国农业出版社, 2003: 122-125
Zhuang Q S. Chinese wheat improvement and pedigree analysis. Beijing: China Agricultural Press, 2003: 122-125
- [2] 傅兆麟. 小麦超高产基因型的株型结构问题. 云南农业大学学报: 自然科学版, 2007, 22(1): 17-22
Fu Z L. Exploring on plant-type of super-high-yield genotype in wheat. Journal of Yunnan Agriculture University: Natural Science, 2007, 22(1): 17-22
- [3] 蔡跃,肖宁,陈梓春,吴云雨,余玲,刘建菊,时薇,潘存红,李育红,周长海,季红娟,黄年生,张小祥,李爱宏. 调控水稻分蘖角的分子机制研究进展. 植物遗传资源学报, 2023, 24(2): 332-339
Cai Y, Xiao N, Chen Z C, Wu Y Y, Yu L, Liu J J, Shi W, Pan C H, Li Y H, Zhou C H, Ji H J, Huang N S, Zhang X X, Li A H. Research progress on molecular mechanisms regulating rice tiller angle. Journal of Plant Genetic Resources, 2023, 24(2): 332-339
- [4] Donald C M. The breeding of crop ideotypes. Euphytica, 1968, 17(3): 385-403
- [5] Cao Y, Zhong Z, Wang H, Shen R. Leaf angle: A target of genetic improvement in cereal crops tailored for high-density planting. Plant Biotechnology Journal, 2022, 20: 426-436
- [6] Spielmeyer W, Ellis M H, Chandler P M. Semidwarf (*sd-1*), "green revolution" rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2002, 99(13): 9043-9048
- [7] Peng J R, Richards D E, Hartley N M, Murphy G P, Devos K M, Flintham J E, Beales J, Fish L J, Worland A J, Pelica F, Sudhakar D, Christou P, Snape J W, Gale M D, Harberd N P. 'Green Revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. Nature, 1999, 400(15): 256-261
- [8] 茹振钢,冯素伟,李淦. 黄淮麦区小麦品种的高产潜力与实现途径. 中国农业科学, 2015, 48(17): 3388-3393
Ru Z G, Feng S W, Li G. High-yield potential and effective ways of wheat in Yellow & Huai River Valley Facultative Winter Wheat Region. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(17): 3388-3393
- [9] Horton P. Prospects for crop improvement through the genetic manipulation of photosynthesis: Morphological and biochemical aspects of light capture. Journal of Experimental Botany, 2000, 51: 475-485
- [10] Ma J, Tu Y, Zhu J, Luo W, Liu H, Li C, Li S Q, Liu J J, Ding P Y, Habib A, Mu Y, Tang H P, Liu Y X, Jiang Q T, Chen G Y, Wang J R, Li W, Pu Z E, Zheng Y L, Wei Y M, Kang H Y, Chen G D, Lan X J. Flag leaf size and posture of bread wheat: Genetic dissection, QTL validation and their relationships with yield-related traits. Theoretical and Applied Genetics, 2020, 133(1): 297-315
- [11] Liu Y X, Tao Y, Wang Z Q, Guo Q L, Wu F K, Yang X L, Deng M, Ma J, Chen G D, Wei Y M, Zheng Y L. Identification of QTL for flag leaf length in common wheat and their pleiotropic effects. Molecular Breeding, 2018, 38(1): 1-11
- [12] Zhao C H, Bao Y G, Wang X Q, Yu H T, Ding A M, Guan C H, Cui J P, Wu Y Z, Sun H, Li X F, Zhai D F, Li L Z, Wang H G, Cui F. QTL for flag leaf size and their influence on yield-related traits in wheat. Euphytica, 2018, 214: 209

- [13] Yan X, Wang S, Yang B, Zhang W, Jing R. QTL mapping for flag leaf-related traits and genetic effect of *QFLW-6A* on flag leaf width using two related introgression line populations in wheat. *PLoS ONE*, 2020, 15: e0229912
- [14] Song L Q, Lu Y Q, Zhang J P, PAN C L, Yang X M, Li X Q, Liu W H, Li L H. Cytological and molecular analysis of wheat-*Agropyron cristatum* translocation lines with 6P chromosome fragments conferring superior agronomic traits in common wheat. *Genome*, 2016, 59(10): 840-850
- [15] Jiang B, Liu T G, Li H H, Han H M, Li L H, Zhang J P, Yang X M, Zhou S H, Li X Q, Liu W H. Physical mapping of a novel locus conferring leaf rust resistance on the long arm of *Agropyron cristatum* chromosome 2P. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 817-829
- [16] Ji X J, Liu T G, Xu S R, Wang Z Y, Han H M, Zhou S H, Guo B J, Zhang J P, Yang X M, Li X Q, Li L H, Liu W H. Comparative transcriptome analysis reveals the gene expression and regulatory characteristics of broad-spectrum immunity to leaf rust in a wheat-*Agropyron cristatum* 2P addition line. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(1): 7370
- [17] Dewey D R. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the Perennial *Triticeae*// Gustafson J P. Gene manipulation in plant improvement. New York: Plenum Press, 1984: 209-279
- [18] 李立会, 赵华, 杨欣明, 周荣华, 李秀全, 董玉琛. 小麦-冰草异源附加系的创建——II. 异源染色体的检测与培育途径分析. *遗传学报*, 1998, 25(6): 538-544
Li L H, Zhao H, Yang X M, Zhou R H, Li X Q, Dong Y C. Establishment of wheat-*Agropyron cristatum* alien addition lines II. Identification of alien chromosome and analysis of development approaches. *Journal of Genetics and Genomics*, 1998, 25(6): 538-544
- [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. *PLoS ONE*, 2017, 12(4): e0175265
- [20] Wang X, Han B H, Sun Y Y, Kang X L, Zhang M, Han H M, Zhou S H, Liu W H, Lu Y Q, Yang X M, Li X Q, Zhang J P, Liu X, Li L H. Introgression of chromosome 1P from *Agropyron cristatum* reduces leaf size and plant height to improve the plant architecture of common wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(6): 1951-1963
- [21] Fu S L, Chen L, Wang Y Y, Li M, Yang Z J, Qiu L, Yan B J, Ren Z L, Tang Z X. Oligonucleotide probes for ND-FISH analysis to identify rye and wheat chromosomes. *Scientific Reports*, 2015, 5: 10552
- [22] Sun Y Y, Han H M, Wang X, Han B H, Zhou S H, Zhang M, Liu W H, Li X Q, Guo X M, Lu Y Q, Yang X M, Zhang J P, Liu X, Li L H. Development and application of universal ND-FISH probes for detecting P-genome chromosomes based on *Agropyron cristatum* transposable elements. *Molecular Breeding*, 2022, 42: 48
- [23] Dellaporta S L, Wood J, Hicks J B. A plant DNA miniprep: Version II. *Plant Molecular Biology Reporter*, 1983, 1(4): 19-21
- [24] Grewal S, Hubbart-Edwards S, Yang C Y, Devi U, Baker L, Heath J, Ashling S, Scholefield D, Howells C, Yarde J, Isaac P, King I P, King J. Rapid identification of homozygosity and site of wild relative introgressions in wheat through chromosome-specific KASP genotyping assays. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(3): 743-755
- [25] 李立会, 李秀全. 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: 9-28
Li L H, Li X Q. Description specification and data standard of wheat germplasm resources. Beijing: China Agricultural Press, 2006: 9-28
- [26] Bayat H, Nemati H, Tehranifar A, Gazanchian A. Screening different crested wheatgrass (*Agropyron cristatum* (L.) Gaertner.) accessions for drought stress tolerance. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 2016, 62: 769-780
- [27] Limin A, Fowler D. An interspecific hybrid and amphiploid produced from *Triticum aestivum* crosses with *Agropyron cristatum* and *Agropyron desertorum*. *Genome*, 1990, 33: 581-584
- [28] 孙致良, 王玉叶, 刘鹏起, 吴敏楚. 稻麦矮化育种和最佳株型设计. *青岛农业大学学报: 自然科学版*, 1989, 6(3): 49-58
Sun Z L, Wang Y Y, Liu P Q, Wu M C. Rice and wheat dwarfing breeding and optimal plant type design. *Journal of Qingdao Agricultural University: Natural Science*, 1989, 6(3): 49-58
- [29] 吕广德, 靳雪梅, 郭营, 赵岩, 钱兆国, 吴科, 李斯深. 小麦株高分子遗传学研究进展. *植物遗传资源学报*, 2021, 22(3): 571-582
Lv G D, Jin X M, Guo Y, Zhao Y, Qian Z G, Wu K, Li S S. Advances in molecular genetics of wheat plant height. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(3): 571-582
- [30] Wang D W. Wide hybridization: Engineering the next leap in wheat yield. *Journal of Genetics Genomics*, 2009, 36: 509-510
- [31] 周阳, 何中虎, 张改生, 夏兰琴, 陈新民, 高永超, 井赵斌, 于广军. 1BL/1RS 易位系在我国小麦育种中的应用. *作物学报*, 2004, 30(6): 531-535
Zhou Y, He Z H, Zhang G S, Xia L Q, Chen X M, Gao Y C, Jing Z B, Yu G J. Utilization of 1BL/1RS translocation in wheat breeding in China. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30(6): 531-535
- [32] Zhang R Q, Zhang M Y, Wang X, Chen P D. Introduction of chromosome segment carrying the seed storage protein genes from chromosome 1V of *Dasyphyrum villosum* showed positive effect on bread-making quality of common wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127(3): 523-533
- [33] Du W L, Wang J, Pang Y H, Wu J, Zhao J X, Liu S H, Yang Q H, Chen X H. Development and application of PCR markers

- specific to the 1Ns chromosome of *Psathyrostachys huashanica* Keng with leaf rust resistance. *Euphytica*, 2014, 200(2): 207-220
- [34] 刘登才,郑有良,王志容,侯永翠,兰秀锦,魏育明. 影响小麦赤霉病抗性的 *Lophopyrum elongatum* 染色体定位. 四川农业大学学报, 2021, 19(3): 200-205
- Liu D C, Zheng Y L, Wang Z R, Hou Y C, Lan X J, Wei Y M. Distribution of chromosomes in diploid *Lophopyrum elongatum* (Host) A. Löve that influences resistance to head scab of common wheat. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2021, 19(3): 200-205
- [35] 郭军,卢明娇,武智民,李豪圣,宫文萍,王灿国,程敦公,刘爱峰,曹新有,刘成,翟胜男,杨足君,刘建军,孔令让,赵振东,宋健民. 1E^a 染色体对小麦农艺和品质性状的影响研究. 植物遗传资源学报, 2019, 20(4): 854-860
- Guo J, Lu M J, Wu Z M, Li H S, Gong W P, Wang C G, Cheng D G, Liu A F, Cao X Y, Liu C, Zhai S N, Yang Z J, Liu J J, Kong L R, Zhao Z D, Song J M. Effects of *Thinopyrum elongatum* chromosome 1E^a on wheat agronomical and quality related traits. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(4): 854-860
- [36] 兰秀锦,郑有良,刘登才,魏育明,周永红. 山羊草属植物醇溶蛋白的遗传多样性分析. 草业学报, 2006, 15(6): 93-100
- Lan X J, Zheng Y L, Liu D C, Wei Y M, Zhou Y H. Gliadin polymorphism of *Aegilops* species. *Acta Prataculturae Sinica*, 2006, 15(6): 93-100

附表 1 T1PS·1AL 和 T1AS·1PL 与 8 个小麦品种杂交的 F₂ 分离群体单株数量

Table 1 Number of single plants in F₂ segregation populations

小麦背景	供体亲本为 1PS 易位系 (群体大小)	供体亲本为 1PL 易位系 (群体大小)
Wheat background	Donor parent is T1PS·1AL translocation line	Donor parent is T1PL·1AS translocation line
藁城 8901	124	177
百农 607	—	187
漯麦 163	143	177
百农 207	123	245
西农 979	347	187
中麦 578	168	179
川麦 104	190	—
宁麦资 126	118	168

附表 23 小麦-冰草 1P 易位系优良单株的农艺性状

Table 23 Agronomic characters of excellent individual plants in wheat-*Agropyron cristatum* 1P translocation lines

背景	易位类型	株号	旗叶长 (cm)	旗叶宽 (cm)	倒二叶长 (cm)	倒二叶宽 (cm)	倒三叶长 (cm)	倒三叶宽 (cm)	株高 (cm)	分蘖	小穗数	小穗粒数	穗粒数	千粒重(g)
Background	Type	Number	LFL	WFL	LTSL	WTSL	LTTL	WTTL	PH	TN	SNS	KNS	GNS	TGW
百农 607	1PL	29592-7	16	1.6	22.5	1.4	21.4	1.3	51	15	20	3	44	43.04
百农 607	1PL	29620-5	13	1.9	15.8	1.6	18	1.5	58.5	12	20	4	51	39.48
百农 607	1PL	29620-6	13.5	1.8	17.2	1.7	18.3	1.5	61	12	20	4	52	39.12
百农 607	1PL	29626-9	16.3	1.7	17.6	1.5	16.2	1.3	58.5	12	20	5	68	41.08
百农 607	1PL	29627-8	16.2	1.8	19.6	1.6	18.7	1.3	68	14	20	4	62	42.34
百农 607	1PL	29629-8	16.8	1.7	20.9	1.5	22.3	1.4	64.5	12	20	3	51	43.49
川麦 104	1PS	29334-5	17.7	2	25.3	1.8	24.9	1.6	68	10	21	4	62	48.36
川麦 104	1PS	29340-4	23.8	2	25.2	1.7	24.3	1.6	73	14	20	4	67	59.02
川麦 104	1PS	29340-16	20	2.1	23.7	2	19	1.4	60.5	18	21	5	68	51.43
川麦 104	1PS	29344-3	22.2	2.5	24	2	20	1.4	49	13	21	4	70	57.57
川麦 104	1PS	29344-11	18.6	2.1	21.2	1.9	19.1	1.4	61	12	23	5	83	49.28
川麦 104	1PS	29344-13	15.8	2	23	1.8	20.4	1.6	59.5	13	21	5	71	51.66
川麦 104	1PS	29345-10	17.3	2	26.2	1.6	26	1.3	70	15	20	4	62	58.41
川麦 104	1PS	29348-9	14	1.8	21.3	1.7	21	1.5	62	10	17	4	51	52.63
川麦 104	1PS	29348-12	19.7	2	26.5	1.8	22.3	1.7	72	10	20	4	62	55.17
藁城 8901	1PS	29444-3	12.4	1.6	20.8	1.4	21.5	1.4	70.5	13	19	3	40	51.89

附表 3 (续)

背景	易位类型	株号	旗叶长 (cm)	旗叶宽 (cm)	倒二叶长 (cm)	倒二叶宽 (cm)	倒三叶长 (cm)	倒三叶宽 (cm)	株高 (cm)	分蘖	小穗数	小穗粒数	穗粒数	千粒重(g)
Background	Type	Number	LFL	WFL	LTSL	WTSL	LTTL	WTTL	PH	TN	SNS	KNS	GNS	TGW
藁城 8901	1PS	29452-7	15.4	2.2	19.3	1.9	19.1	1.5	57.5	14	20	4	67	45.84
藁城 8901	1PL	29511-6	14	1.8	17.5	1.5	16.3	1.3	56	16	20	4	48	38.48
藁城 8901	1PL	29513-8	14.6	1.8	19	1.6	18.2	1.5	69	12	21	5	68	37.17
藁城 8901	1PL	29521-1	14.2	1.6	17.7	1.3	14.6	1	60	9	17	3	50	42.94
漯麦 163	1PS	28949-4	14.7	1.9	23	1.8	21	1.6	70	12	20	4	60	52.60
漯麦 163	1PS	28949-7	17.6	1.9	23.7	1.8	18.7	1.5	61	16	20	4	61	55.55
漯麦 163	1PS	28949-8	19	2	23.8	1.7	18.6	1.2	58	12	21	4	66	48.83
漯麦 163	1PS	28949-11	14.3	1.9	20.8	1.7	19.6	1.5	59	15	21	4	67	47.16
漯麦 163	1PS	28950-4	21.5	2.2	25.4	1.9	23.3	1.6	68.5	16	23	5	80	55.78
漯麦 163	1PS	28955-6	14.6	1.6	20.7	1.6	19.8	1.5	74	12	21	4	60	55.14
漯麦 163	1PL	28976-4	17.3	1.6	22	1.5	21.7	1.5	70	16	20	4	63	44.99
漯麦 163	1PL	28976-8	14.5	1.8	18.6	1.7	19	1.4	61	15	20	4	54	43.20
宁麦资 126	1PS	28442-6	18.4	2	25.8	1.8	25.2	1.5	58	15	20	4	67	50.00
宁麦资 126	1PS	28445-12	12.7	1.7	21.6	1.6	21.8	1.5	67	13	22	4	68	48.75
宁麦资 126	1PS	28449-3	12.5	1.7	21	1.7	20.9	1.6	69	13	20	4	53	65.23
宁麦资 126	1PS	28449-4	20	2.1	22.7	1.7	22	1.4	67	12	20	4	58	54.48
宁麦资 126	1PS	28451-1	13	2	20.2	1.7	20.1	1.5	55	15	20	4	54	57.84

附表 3 (续)

背景	易位类型	株号	旗叶长 (cm)	旗叶宽 (cm)	倒二叶长 (cm)	倒二叶宽 (cm)	倒三叶长 (cm)	倒三叶宽 (cm)	株高 (cm)	分蘖	小穗数	小穗粒数	穗粒数	千粒重(g)
Background	Type	Number	LFL	WFL	LTSL	WTSL	LTTL	WTTL	PH	TN	SNS	KNS	GNS	TGW
宁麦资 126	1PS	28451-2	20.2	1.9	26.5	1.7	23.2	1.4	68	14	22	5	79	51.62
宁麦资 126	1PS	28451-9	15.2	1.9	21	1.8	20.2	1.5	53	15	19	4	60	46.45
宁麦资 126	1PS	28452-4	14.7	2	23.5	2	24.8	1.6	58	10	19	4	54	55.16
宁麦资 126	1PL	28454-1	19.7	1.9	23.5	1.7	22.3	1.4	59.5	15	17	5	56	48.67
宁麦资 126	1PL	28472-1	16	1.8	22.3	1.7	25.1	1.6	71.5	14	23	5	75	45.50
百农 207	1PS	12935-17	17.6	2.2	24	1.8	21.5	1.6	73	12	19	5	67	54.10
百农 207	1PS	12939-13	15.1	2.1	20.4	1.9	18	1.7	73	12	22	5	74	49.01
西农 979	1PS	12694-2	19.3	2	25.6	1.7	21	1.5	65	11	24	5	74	44.86
西农 979	1PS	12695-9	19.2	2	24.4	1.8	18.7	1.6	54	16	22	4	78	46.69
西农 979	1PS	12697-2	19.2	2.2	27	2	22.4	1.8	70	12	22	4	73	45.55
西农 979	1PS	12701-8	22	2.2	27.5	1.9	22.3	1.8	74	18	24	5	97	45.19
西农 979	1PS	12706-10	16.2	2	21.7	1.8	18.6	1.7	69	19	22	5	78	45.98
西农 979	1PS	12710-2	16	2.1	21.5	1.7	20	1.6	73	14	20	4	60	51.49
西农 979	1PS	12720-6	15.6	1.6	18	1.4	17	1.3	65	12	20	4	52	44.13
西农 979	1PS	12723-3	15	1.9	22.7	1.7	21.6	1.5	74	13	21	5	78	44.90
西农 979	1PS	12725-4	15.2	1.9	22	1.8	21.7	1.6	73	10	22	5	78	46.05
西农 979	1PS	12725-10	14.4	2.2	18.7	1.9	18.1	1.8	67	10	23	5	80	49.79

附表 3 (续)

背景	易位类型	株号	旗叶长 (cm)	旗叶宽 (cm)	倒二叶长 (cm)	倒二叶宽 (cm)	倒三叶长 (cm)	倒三叶宽 (cm)	株高 (cm)	分蘖	小穗数	小穗粒数	穗粒数	千粒重(g)
Background	Type	Number	LFL	WFL	LTSL	WTSL	LTTL	WTTL	PH	TN	SNS	KNS	GNS	TGW
西农 979	1PS	12730-2	14	2	23	1.7	18.6	1.6	68	10	22	5	72	50.11
西农 979	1PL	28739-6	13	1.7	19.2	1.6	18.3	1.5	67.5	9	19	4	59	45.22
西农 979	1PL	28739-9	18	1.9	22.7	1.7	21.5	1.6	74.5	16	20	4	62	42.70
西农 979	1PL	28749-6	16.8	1.5	20.3	1.5	19.1	1.3	71.5	13	20	4	67	44.34
西农 979	1PL	28754-9	12.3	1.2	17.7	1.3	18	1.2	68	11	18	4	48	42.71
中麦 578	1PS	28857-1	12.7	1.7	16.6	1.6	18.8	1.5	55	10	19	5	59	54.48
中麦 578	1PS	28857-8	18	1.7	19.5	1.5	19.8	1.3	67	11	18	4	48	57.58
中麦 578	1PS	28859-2	18.7	1.7	22.7	1.5	20.3	1.3	63	12	18	4	51	54.37
中麦 578	1PS	28859-12	16.3	1.9	22	1.7	18.6	1.4	49	10	19	4	53	46.36
中麦 578	1PS	28863-8	16.3	1	23.2	1.4	20	1.2	60	10	19	4	61	54.02
中麦 578	1PS	28866-3	19	1.8	23	1.3	22	1.3	57	11	21	4	54	55.37
中麦 578	1PS	28866-7	13	1.4	20	1.5	17	1.3	50	10	19	4	48	48.62
中麦 578	1PS	28867-5	18.3	1.8	23	1.5	20.5	1.3	56	11	18	4	55	50.83
中麦 578	1PS	28870-8	20.3	1.9	26.5	1.5	20.4	1.6	74	10	20	4	59	57.87
中麦 578	1PS	28870-11	18.9	2	22.3	1.7	20.4	1.4	53	14	20	4	59	52.69
中麦 578	1PL	28873-9	15	1.8	21.5	1.5	20.4	1.4	63.5	11	20	4	57	46.99
中麦 578	1PL	28875-3	14.4	1.6	20.3	1.5	21.2	1.3	53.5	13	18	4	41	51.14

附表 3 (续)

背景	易位类型	株号	旗叶长 (cm)	旗叶宽 (cm)	倒二叶长 (cm)	倒二叶宽 (cm)	倒三叶长 (cm)	倒三叶宽 (cm)	株高 (cm)	分蘖	小穗数	小穗粒数	穗粒数	千粒重(g)
Background	Type	Number	LFL	WFL	LTSL	WTSL	LTTL	WTTL	PH	TN	SNS	KNS	GNS	TGW
中麦 578	1PL	28875-4	18.5	1.8	21.6	1.6	19.1	1.4	49.5	13	19	5	68	43.92
中麦 578	1PL	28879-6	14.3	1.6	21.7	1.6	21.5	1.5	57.5	14	19	4	54	43.89
中麦 578	1PL	28879-7	16	1.6	22.3	1.5	21.6	1.4	68	12	20	4	57	44.93
中麦 578	1PL	28883-1	14.8	1.7	17.1	1.5	16.8	1.3	43	12	19	3	40	44.31
中麦 578	1PL	28884-7	16.3	1.8	18.2	1.4	18.1	1.3	64	12	22	4	56	47.40
中麦 578	1PL	28904-2	12.8	1.6	18.3	1.5	20	1.4	59	16	21	4	57	45.09
中麦 578	1PL	28905-1	20.3	1.9	24.6	1.7	21.3	1.4	69	12	19	5	62	46.54
中麦 578	1PL	28905-3	17	1.9	19	1.6	18.1	1.5	61.5	12	19	4	47	44.70

LFL: length of flag leaf, WFL: width of flag leaf, LTSL: length of top second leaf, WTSL: width of top second leaf, LTTL: length of top third leaf, WTTL: width of top third leaf, PH: plant height, TN: tiller number,

SNS: spikelet number per spike, KNS: kernel number per spike, GNS: grain number per spike, TGW: thousand-grain weight