 DOI：10.13430/j.cnki.jpgr.20250919003

偃麦草属抗病基因挖掘及育种应用进展

范馨月[1]，李若彤[1]，胡心悦[1]，周琦[1]，亓同飞[1]，雷垚[1]，王韵翔[3]，佟春艳[1,2]，李兴锋[1,2]，鲍印广[1,2]，
杨国堂[1,2]

[1]山东农业大学农学院，泰安 271018；[2]小麦育种全国重点实验室，泰安 271018；[3]山东农业大学未来技术学院（齐鲁学堂），泰安 271018

摘要：偃麦草属（*Elytrigia*，异名为 *Thinopyrum*）植物抗病性能突出，是小麦三级基因库中的重要成员，其抗病基因的挖掘与应用为小麦抗病改良提供了关键支撑。早在 20 世纪 20 年代，就有小麦与偃麦草远缘杂交的报道。历经 100 余年，在偃麦草属中鉴定到多个抗病基因，通过远缘杂交与分子染色体工程创制出多份抗病种质并培育出以小偃 6 号为代表的高产、抗病新品种，为小麦育种及粮食安全做出了突出贡献。本文系统综述了偃麦草属植物概况，抗条锈、叶锈、秆锈、白粉、赤霉及茎基腐病等常见真菌病害基因挖掘的研究进展，总结了通过远缘杂交、分子染色体工程等手段创制新种质和抗病基因的育种应用进展。另外，讨论了偃麦草属抗病基因挖掘及应用过程中存在的问题，并展望了未来发展方向。本研究从以上 5 部分进行综述，旨在为深入解析外源抗病基因的作用机制和在小麦育种过程中提高其利用效率提供科学依据。

关键词：普通小麦；偃麦草属；远缘杂交；抗病基因；种质创新；育种利用

Research Progress of Mining Disease-resistant Genes in *Elytrigia* and Their Breeding Applications

Fan Xinyue[1], Li Ruotong[1], Hu Xinyue[1], Zhou Qi[1], Qi Tongfei[1], Lei Yao[1], Wang Yunxiang[3], Tong Chunyan[1,2], Li Xingfeng[1,2], Bao Yinguang[1,2], Yang Guotang[1,2]

[1]Agronomy College, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018; [2]State Key Laboratory of Wheat Improvement, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018; [3]College of Future Technology (QiLu College), Shandong Agricultural University, Tai'an 271018

Abstract: The genus *Elytrigia* (*Thinopyrum*) exhibit outstanding disease resistance and serve as important members of the tertiary gene pool of wheat. The exploration and application of disease-resistant genes from *Elytrigia* have provided critical support for the wheat improvement in disease resistance. As early as the 1920s, reports on distant hybridization between wheat and *Elytrigia* emerged. Over the past century, numerous disease-resistant genes have been identified in *Elytrigia* species and multiple disease-resistant germplasms have been developed by distant hybridization and molecular chromosome engineering and breeding of high-yielding and disease-resistant cultivars such as Xiaoyan 6, which has made significant contributions to wheat breeding and food security. This article systematically reviews the general of *Elytrigia* genus species, the research progress on genes resistant to common fungal diseases such as stripe rust, leaf rust, stem rust, powdery mildew, Fusarium head blight, and crown rot, and summarizes advances in creating novel germplasm and breeding applications of disease-resistant genes through distant hybridization and molecular

[1] **收稿日期：**2025-09-19　　**网络出版日期：**

URL：https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20250919003

第一作者研究方向为小麦种质创新，E-mail : wffxy001@163.com
通信作者：杨国堂，研究方向为小偃麦分子染色体工程，E-mail : yangguotang@sdau.edu.cn

基金项目：国家自然科学基金青年基金（32401830）；泰山学者青年专家项目（tsqnz20240802）

Foundation projects: The Youth Program of National Natural Science Foundation of China (32401830); Taishan Scholars Young Expert Program (tsqnz20240802)

chromosome engineering. Furthermore, it discusses challenges in the exploration and application of disease-resistant genes from *Elytrigia*, and prospects future research directions. This review is structured into the aforementioned five sections, aiming to provide a scientific basis for in-depth analysis of the mechanisms of exogenous disease-resistant genes and enhance their utilization efficiency in wheat breeding programs.

Key words: common wheat; *Elytrigia*; distant hybridization; disease-resistant gene; germplasm innovation; breeding

普通小麦（*Triticum aestivum* L., 2*n* = 6*x* = 42）包含 A、B 和 D 三套亚基因组，是由小麦属（*Triticum*）和山羊草属（*Aegilops*）植物经两次自然杂交形成的异源六倍体[1]。我国是小麦产能与消费第一大国，其中，2024 年我国小麦总产量达到 1.4 亿 t，约占全球 17%，而小麦年消费量为 1.2 亿 t，约占全球 19%（https://knoema.com）。由此可见，培育高产、稳产的小麦品种对保障国家粮食安全、保证国民经济可持续性发展具有重要意义。近年来，随着科技创新，小麦的育种水平不断提升。但长期的选择压力导致其遗传基础逐渐狭窄，对病虫害的抵抗能力不断下降。Savary 等[2]的研究表明，在全世界已报道的 31 种小麦病虫害中，叶锈病（Leaf rust）、赤霉病（Fusarium head blight）、叶枯病（Tritici blotch）、条锈病（Stripe rust）、蠕孢叶枯病（Spot blotch）、褐斑病（Tan spot）、蚜虫（Aphids）、白粉病（Powdery mildew）等 8 种对小麦生产造成主要威胁。在我国，小麦锈病、白粉病、赤霉病等真菌病害频发，近年来，茎基腐病发病程度也呈逐年上升趋势。因此，防治这些小麦真菌病害对于维护小麦稳产十分关键。小麦野生近缘种中含有丰富的抗病、耐逆基因。通过远缘杂交和染色体工程的方法，将野生近缘种中的优异基因导入小麦，能够极大地拓宽小麦的遗传基础，为小麦生产提供有力保障。野生近缘种在提升栽培种抗逆特性方面具有巨大育种潜力，被中国科协列为 2025 年十大前沿科学问题[3]。

偃麦草属（*Elytrigia*，异名为 *Thinopyrum*）植物作为小麦重要的野生资源之一，具有抗病、耐逆、高籽粒蛋白含量等优良性状且易与小麦杂交，被广泛应用于小麦育种[4]。在抗非生物胁迫方面，十倍体长穗偃麦草（*E. elongata*，异名为 *Th. ponticum*）的耐盐特性应用于小麦育种，培育出山融 3 号、小偃 60 等耐盐新品种[5-6]。在优质育种方面，将十倍体长穗偃麦草与中间偃麦草（*E. intermedia*，异名为 *Th. intermedium*）的优质基因转入小麦，培育出小偃 54、小冰麦 33、高优 503 等优质新品种[7-9]。在抗生物胁迫方面，偃麦草属抗病基因的挖掘与应用方面取得明显进展。目前，已正式命名 17 个抗病基因，其中 *Sr26*、*Sr43*、*Sr61*、*Fhb7* 等 4 个基因已被克隆，*Fhb7* 的赤霉病解毒机制也已解析[10-12]。尽管如此，在抗病基因挖掘方面仍面临诸多挑战，如多数抗病基因尚未克隆，其分子机制尚未阐明；多数携带抗性基因的染色体片段存在连锁累赘，导致育种利用效率不高。本文综述了偃麦草属中主要抗真菌病害基因挖掘及其在小麦种质创新和育种应用中的最新研究进展，以期为小麦远缘杂交和抗病育种工作者提供参考。

1 偃麦草属种质资源概述

1.1 偃麦草属分类及生物学特征

偃麦草属植物是禾本科小麦族多年生草本植物，1933 年 Nevski 利用系统分类法将偃麦草属从传统的冰草属（*Agropyron*）中分离出来，独立成属[13]。而后，我国植物分类学家耿以礼[14]和郭本兆[15]沿用了该分类方法。偃麦草属植物在全球约有 40 余种，其中，长穗偃麦草、中间偃麦草、毛偃麦草（*E. trichophora*）、硬叶偃麦草（*E. smithii*）和脆轴偃麦草（*E. juncea*）等被广泛应用[16]。中间偃麦草是异源六倍体，而长穗偃麦草因其倍性不同又划分为二倍体、四倍体和十倍体等 3 类。中间偃麦草为常异花授粉植物，具有短而匍匐的地下茎，茎秆较软，一般株高 1.2~1.8 m，穗长 20~40 cm，每穗小穗数 20~30 个，每小穗花数 5~9 个，千粒重 4~6 g，结实率低。中间偃麦草对锈病、白粉病、叶枯病等生物胁迫以及寒冷、盐渍及干旱等非生物胁迫均具有很强的抗性[16]。十倍体长穗偃麦草为常异花授粉植物，根系强大，再生能力强，分蘖多，茎秆坚硬；单株成穗可达 100 个以上，一般株高 1.5~2 m，穗长 40~50 cm，每穗小穗数 30 个左右，每小穗花数 5~10 个，每穗结实粒数 100 粒左右，千粒重 4 g 左右。十倍体长穗偃麦草对锈病、白粉病、赤霉病等病害具有很强的抗性[16]，对低温、抗旱、盐碱等非生物胁迫也具有很好的耐受性。

1.2 偃麦草属植物基因组组成

截至 2025 年底，偃麦草属的二倍体长穗偃麦草（*E. elongata*，异名为 *Th. elongatum*, $2n = 2x = 14$, EE）和中间偃麦草（$2n = 6x = 42$, StStVVJJ）的基因组已公布[12, 17]。研究显示，E 基因组为 4.78 Gb，重复序列占比为 81.29%，注释了 44747 个高可信度基因，与小麦 A、B 和 D 基因组均具有很好的共线性[12]。中间偃麦草基因组大小为 10.89 Gb，重复序列占比为 77.15%，预测了 133578 个编码蛋白基因[17]。中间偃麦草共包含 3 个亚基因组，分别是来源于拟鹅观草（*Psudoroegneria libanotica*, $2n = 2x = 14$, StSt）的 St 基因组、来源于簇毛麦的 V 基因组以及与山羊草属 D 和 S 基因组相似的 J 基因组。此外，十倍体长穗偃麦草和中间偃麦草的祖先种拟鹅观草的基因组也已公布。研究显示，St 基因组为 2.99 Gb，重复序列占比为 71.62%，注释了 46369 个编码蛋白基因[18]。从已公布的基因组数据得知，偃麦草属植物包含的亚基因组多且复杂，基因数目多，可为小麦遗传改良提供丰富的基因资源。

2 偃麦草属植物主要抗真菌病害基因的挖掘与鉴定

2.1 条锈病

小麦条锈病是由条锈菌（*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*）引起的一种真菌病害。该病害在低温潮湿地区流行，严重影响小麦的产量。目前，已报道的来源于中间偃麦草的抗条锈病基因包括 1 个正式命名的基因 *Yr50*，以及 4 个临时命名的基因 *YrCH-1BS*、*YrT14*、*YrL693*、*WCBP1*[19-23]。其中，*Yr50* 在小偃麦渐渗系 CH223 中定位于 4B 染色体的长臂，并介于 *Xbarc1096* 与 *Xwmc47* 两个 SSR 标记之间[19]。*YrL693* 在抗病系 L693 中定位于 1B 染色体近着丝粒区，位于 *Xgwm273-1B* 和 *Xgwm187-1B* 两个标记之间[20]。*WCBP1* 发现于抗病系

L693，通过抑制消减杂交（SSH, suppression subtractive hybridization）技术获得，推测是 *YrL693* 的一个候选基因[21]。易位系 CH4131 和 CH4132 的易位染色体组成为 T3Ai-1BS•1BL，成株期高抗条锈病，推测其携带的抗条锈病基因 *YrCH-1BS* 可能来源于中间偃麦草 3Ai 染色体[22]。*YrT14* 来源于小麦与中间偃麦草异附加系 TAI-14 附加的中间偃麦草染色体 7J（或 $7J^s$），定位于 636.7~724.8 Mb 物理区间[23]。同样，在十倍体长穗偃麦草中也正式命名了 1 个抗条锈病基因 *Yr69* 和 3 个临时命名基因 *YrTp1*、*YrTp2* 和 *YrXY*[24-27]。其中，*Yr69* 在小偃麦渐渗系 CH7086 中定位于 2A 染色体短臂末端，介于 *X2AS33* 和 *Xmag3807* 标记间[24]。显性基因 *YrTp1* 和隐性基因 *YrTp2* 均发现于小麦与长穗偃麦草远缘杂交后代 A-3，*YrTp1* 定位于 2B 染色体短臂，介于 *WMC477* 和 *Xgwm374* 两个标记之间；*YrTp2* 定位于 7B 染色体短臂，位于 *WMC364* 和 *Xgwm333* 两个标记之间[25]。*YrXY* 在小麦品种小偃 6 号中定位于小麦 4B 染色体，与 *Xgwm107* 的遗传距离为 7.08 cM[26]。此外，普通小麦与四倍体长穗偃麦草（*E. elongata*，异名为 *Th. elongatum*, $2n = 4x = 28$, EEEE）4E（4D）代换系 K16-730-3 中还有 1 个临时命名的抗条锈病基因 *Yr4EL*，该基因定位于 4E 染色体长臂[27]。

2.2 叶锈病

小麦叶锈病是由叶锈菌（*Puccinia recondita* f. sp. *tritici*）引起的一种真菌病害，严重威胁小麦的生产安全。据统计，叶锈病平均每年约造成 15%的小麦产量损失，严重时可达 50%[28]。叶锈菌适宜在白天温暖、晚上潮湿的环境中生长[1]。由于叶锈菌适应能力强，叶锈病的流行范围也比条锈病和秆锈病的范围大，加之近年来气候变暖，叶锈病的流行区域呈现逐年扩大的趋势。目前，在长穗偃麦草中正式命名了 *Lr19*、*Lr24* 和 *Lr29* 等 3 个抗叶锈病基因，在中间偃麦草中正式命名了 1 个抗叶锈病基因 *Lr38*[29-36]。其中，*Lr19* 发现于小麦与长穗偃麦草易位系 Agatha，位于 7Ae#1 染色体长臂[29]，Xu 等[30]进一步将其定位于长臂末端标记 *XsdauK3734* 和 *XsdauK2839* 之间。*Lr24* 定位于小麦与长穗偃麦草易位系 Agent 的 3Ae#1 染色体长臂[31-33]。*Lr29* 发现于 7D/7Ae#1 易位系，位于 7Ae#1 染色体短臂[34-35]。*Lr38* 定位于小麦与中间偃麦草易位系 W49 的 7Ai#2 染色体长臂[36]。此外，在小麦与长穗偃麦草 5Ag（5D）代换系的 5Ag 染色体中还临时命名了 1 个抗叶锈病基因 *Lr5Ag*[37]。

2.3 秆锈病

小麦秆锈病是由秆锈菌（*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*）引起的一种真菌病害，严重影响小麦产量及品质。目前，在长穗偃麦草中正式命名了 *Sr24*、*Sr25*、*Sr26*、*Sr43* 和 *Sr44* 等 5 个抗秆锈病基因，在中间偃麦草中正式命名了 1 个抗秆锈病基因 *Sr44*，在灯芯偃麦草（*E. junceum*，异名为 *Thinopyrum junceum*）中正式命名了 1 个抗秆锈病基因 *Sr68*。*Sr24* 发现于小麦与长穗偃麦草易位系 Agent，位于 3Ae#1 染色体长臂[31-33]。*Sr25* 发现于小麦与长穗偃麦草易位系 Agatha，位于 7Ae#1 染色体长臂[29]。*Sr26* 最初发现于小麦与长穗偃麦草杂交后代 P.W.357-5，位于 6Ae#1 染色体长臂[38]。*Sr43* 在小麦与长穗偃麦草易位系 KS10-2 和 KS24-2 中定位于 $7el_2$ 染色体长臂[39-43]。*Sr61* 发现于小麦与长穗偃麦草代换系 W3757，位于 6Ae#3 染色体长臂[44]。*Sr44*

最初发现于小麦与中间偃麦草异附加系 TAF2d，位于 7Ai-1 染色体短臂近末端[36, 45]。*Sr68* 定位于小麦与灯芯偃麦草异附加系 HD3505 的 4E 染色体长臂[46]。*Sr24* 与 *Lr24* 紧密连锁，*Sr25* 与 *Lr19* 连锁，并且 *Sr25*、*Sr26*、*Sr43*、*Sr44*、*Sr61* 和 *Sr68* 对 Ug99 生理小种均具有抗性（https://rusttracker.cimmyt.org/?page_id=6745）。其中，*Sr26*、*Sr43* 和 *Sr61* 已被正式克隆。*Sr26* 和 *Sr61* 分别编码两个不同的 NLR 蛋白[10]，*Sr43* 编码一个含有未知结构域的蛋白激酶[11]。

2.4 白粉病

小麦白粉病是由白粉菌（*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*）引起的一种真菌病害，平均导致小麦 5%~40% 的产量损失，严重时高达 62%[47]。目前，在长穗偃麦草中正式命名了 1 个抗白粉病基因 *Pm51*，在中间偃麦草中正式命名了 2 个抗白粉病基因 *Pm40* 和 *Pm43*。其中，*Pm51* 在小麦与长穗偃麦草渐渗系 CH7086 中定位于 2B 染色体长臂，介于标记 *Xwmc332* 和 *BQ246670* 之间[48]。*Pm40* 发现于小麦与中间偃麦草渐渗系 GRY19，定位于 7B 染色体的短臂，与标记 *Xgwm297* 和 *Xwmc335* 共分离[49]。*Pm43* 定位于小麦与中间偃麦草渐渗系 CH5025 的 2D 染色体长臂，介于标记 *Xwmc41* 和 *Xbarc11* 之间[50]。此外，在长穗偃麦草中临时命名了 1 个抗白粉病基因，在中间偃麦草中临时命名了 4 个抗白粉病基因，包括发现于小麦与长穗偃麦草 5Ag（5D）代换系 PY5814，定位于长穗偃麦草 5Ag 染色体上的 *Pm5Ag*[37]；发现于小麦与中间偃麦草渐渗系 CH09W83，并定位于 4B 染色体长臂标记 *Xgwm251* 和 *Xwmc652* 之间的 *pmCH83*[51]；定位于渐渗系 CH7124 的 2B 染色体长臂标记 *Xgwm501* 和 *Xbarc101* 之间的 *PmCH7124*[52]；发现于渐渗系 CH09W89，并定位于 4B 染色体长臂标记 *Xwmc310* 和 *Xwmc125* 之间的 *pmCH89*[53]和定位于渐渗系 L692 的 2B 染色体短臂末端标记 *Xwmc314* 和 *BE443737* 之间的 *PmL692*[54]。

2.5 赤霉病

小麦赤霉病是由禾谷镰刀菌（*Fusarium graminearum*）等多种镰刀菌引起的小麦穗部病害，严重威胁全球小麦产业发展。目前，在长穗偃麦草中仅正式命名了 1 个抗赤霉病基因 *Fhb7*。该基因最初发现于小麦与长穗偃麦草代换系 K2620，并定位于 7el$_2$ 染色体长臂[55]。Guo 等[56]进一步将其精细定位于 *XsdauK66* 和 *Xcfa2240* 两个标记之间。Wang 等[12]通过图位克隆，发现 *Fhb7* 编码一个谷胱甘肽巯基转移酶，该酶通过破坏关键制毒环氧基团实现 DON 的降解。在二倍体长穗偃麦草 7E 染色体上，同源克隆了 *Fhb7* 的等位基因 *Fhb7*^{The2}[57]；此外还临时命名 1 个抗赤霉病基因 *Fhb7-7EL*[58]。在四倍体长穗偃麦草中，同样发现 7E 染色体携带抗赤霉病基因，并同源克隆出 *Fhb7* 的等位基因 *TTE7E-Fhb7*[59]。此外，在小麦与长穗偃麦草远缘杂交后代品种西农 511 中，定位了 2 个抗赤霉病位点 *QFhb.nwafu-5B* 和 *QFhb.nwafu-7A*，推测这 2 个抗性位点可能来源于长穗偃麦草基因组[60]。

2.6 茎基腐病

小麦茎基腐病是由假禾谷镰孢菌（*Fusarium pseudograminearum*）、禾谷镰孢菌等引起的全球性土传病

害。它在茎基部引发、全生育期均可产生危害。近年来在黄淮海等小麦主产区的发病呈范围扩大、危害程度加重的趋势，严重威胁小麦稳产。目前，偃麦草属中未有正式命名的抗茎基腐病基因，但有相关抗性位点的报道。其中，Wang 等[12]发现 *Fhb7* 不仅具有赤霉病抗性，也具有茎基腐病抗性。Ceoloni 等[61]发现二倍体长穗偃麦草 *Fhb-7EL* 位点同样具有茎基腐病抗性。表 1 总结了 36 个基因的来源、抗病特性和在偃麦草和小麦染色体的定位情况，为其进一步应用提供指导。

表 1 偃麦草属主要的抗真菌病害基因

Table 1 The major fungal disease resistance genes in *Elytrigia*

基因 Genes	来源 Sources	抗病特性 Resistance characteristics	染色体定位 Chromosomal localizations	参考文献 References
Yr50	中间偃麦草	抗条锈病	4B	[19]
YrL693	中间偃麦草	抗条锈病	1B	[20]
WCBP1	中间偃麦草	抗条锈病	1B	[21]
YrCH-1BS	中间偃麦草	抗条锈病	3Ai	[22]
YrT14	中间偃麦草	抗条锈病	7J 或 $7J^s$	[23]
Yr69	十倍体长穗偃麦草	抗条锈病	2A	[24]
YrTp1	十倍体长穗偃麦草	抗条锈病	2B	[25]
YrTp2	十倍体长穗偃麦草	抗条锈病	7B	[25]
YrXY	十倍体长穗偃麦草	抗条锈病	4B	[26]
Yr4EL	四倍体长穗偃麦草	抗条锈病	4E	[27]
Lr19	十倍体长穗偃麦草	抗叶锈病	7Ae#1	[29-30]
Lr24	十倍体长穗偃麦草	抗叶锈病	3Ae#1	[31-33]
Lr29	十倍体长穗偃麦草	抗叶锈病	7Ae#1	[34-35]
Lr5Ag	十倍体长穗偃麦草	抗叶锈病	5Ag	[37]
Lr38	中间偃麦草	抗叶锈病	7Ai#2	[36]
Sr24	十倍体长穗偃麦草	抗秆锈病	3Ae#1	[31-33]
Sr25	十倍体长穗偃麦草	抗秆锈病	7Ae#1	[29]
Sr26	十倍体长穗偃麦草	抗秆锈病	6Ae#1	[10, 38]
Sr43	十倍体长穗偃麦草	抗秆锈病	$7el_2$	[11, 39-43]
Sr61	十倍体长穗偃麦草	抗秆锈病	6Ae#3	[10, 44]
Sr44	中间偃麦草	抗秆锈病	7Ai-1	[36, 45]
Sr68	灯芯偃麦草	抗秆锈病	4E	[46]
Pm51	十倍体长穗偃麦草	抗白粉病	2B	[48]
Pm5Ag	十倍体长穗偃麦草	抗白粉病	5Ag	[37]
Pm40	中间偃麦草	抗白粉病	7B	[49]
Pm43	中间偃麦草	抗白粉病	2D	[50]
pmCH83	中间偃麦草	抗白粉病	4B	[51]
PmCH7124	中间偃麦草	抗白粉病	2B	[52]
pmCH89	中间偃麦草	抗白粉病	4B	[53]
PmL692	中间偃麦草	抗白粉病	2B	[54]
Fhb7	十倍体长穗偃麦草	抗赤霉病、抗基腐病	$7el_2$	[12]

TTE7E-Fhb7	四倍体长穗偃麦草	抗赤霉病	7E	[59]
Fhb7^{The2}	二倍体长穗偃麦草	抗赤霉病	7E	[57]
Fhb7-7EL	二倍体长穗偃麦草	抗赤霉病、抗基腐病	7E	[58, 61]
QFhb.nwafu-5B	十倍体长穗偃麦草	抗赤霉病	5B	[60]
QFhb.nwafu-7A	十倍体长穗偃麦草	抗赤霉病	7A	[60]

染色体定位一栏中的小麦染色体是指偃麦草抗病基因渗入到的小麦染色体

The wheat chromosome in the chromosome location column refers to the wheat chromosome into which the disease-resistant gene from *Elytrigia* was introgressed.

3 偃麦草属抗病基因向小麦的转移与育种应用

3.1 种质资源创新

自 20 世纪 30 年代，国内外开始有通过远缘杂交和染色体工程技术创制新种质的报道[62]。其中，黑龙江省农业科学院利用中间偃麦草与普通小麦杂交，育成了一批“中”字系列八倍体小偃麦，表现出优异的黄矮病和锈病抗性[63-65]。中国科学院西北植物所利用长穗偃麦草与普通小麦杂交，育成了“小偃”系列八倍体[66]。山东农业大学利用普通小麦分别与长穗偃麦草、中间偃麦草杂交创制出一批八倍体小偃麦[67-68]。以上材料为偃麦草属优异基因向小麦转移起到了桥梁作用。

然而外源染色体上的优异基因通常携带连锁累赘。因此，遗传稳定且遗传累赘少的小偃麦异附加系、代换系、易位系和渐渗系，在育种实践中更容易利用。例如，东北师范大学利用“中”字系列八倍体小偃麦创制出了两套小冰麦异附加系，其中 TAI-23 高抗秆锈病，TAI-25 高抗叶锈病[69]。异附加系 WTA55 苗期和成株期高抗条锈病，其抗性可能来源于长穗偃麦草第 6 部分同源群染色体[4]。小偃麦附加系小偃 85 高抗秆锈病 Ug99，其抗性可能来源于长穗偃麦草第 1 部分同源群染色体[4, 70]。小偃麦 5Ag（5D）代换系 PY5814 成株期高抗叶锈病和白粉病，连锁分析判断其抗性来源于 5Ag 染色体[37]。小偃麦易位系 RWG33 和 RWG34 携带抗秆锈病基因 *Sr43*[43]，易位系 1-40 和 9-80 携带抗叶锈病基因 *Lr19*[30]，易位系 WTT26 苗期近免疫叶锈病，其抗性基因来源于中间偃麦草 7J^{s} 染色体[71]。小偃麦渐渗系 SN0293-2 和 SN0293-7 成株期高抗白粉病，其抗性可能来源于长穗偃麦草[72]。

3.2 育种利用

偃麦草属植物具有很强的抗病性，早在 20 世纪 50 年代，以李振声院士为代表的国内科学家开始进行小麦与长穗偃麦草、中间偃麦草的远缘杂交研究。截至 2025 年底，已培育出多个抗病性状优良的小麦品种，为保护国家粮食安全做出突出贡献。其中，孙善澄[63]利用普通小麦与中间偃麦草一次杂交培育出龙麦 1 号、龙麦 2 号、龙麦 3 号等 4 个小麦新品种，用小偃麦中间类型与小麦回交育成高抗叶锈病的新品种新曙光 8 号和新曙光 9 号。李振声等利用普通小麦与长穗偃麦草杂交培育出小偃 6 号，该品种以其高产、抗病、优质等特点，于 1981 年通过陕西省农作物品种审定委员会审定[73]。以小偃 6 号为直接或间接亲本育成的小麦品种已达 80 余个，累计推广面积超 0.2 亿 ha，增产小麦达 750 万 t[73]。通过染色体工程和常规育种技术育

成的小冰麦 33，是高产、多抗、优质的春小麦品种，于 1995 年审定推广[8]。高优 503 具有高产、优质、综合抗性好等优点，分别于 1997 年、1998 年通过陕西省和河北省品种审定委员会审定[9]。西农 511 分别于 2015 和 2018 年通过陕西省和国家农作物品种审定委员会审定，中抗赤霉病，已定位 2 个可能来源于长穗偃麦草的抗赤霉病 QTLs *QFhb.nwafu-5B* 和 *QFhb.nwafu-7A*[60]。2021 年通过山东省审定的山农 48，是首个携带抗赤霉病基因 *Fhb7* 的小麦新品种，该品种表现为中抗赤霉病。中科 166 携带二倍体长穗偃麦草 *Fhb7-7EL* 位点，中抗赤霉病，于 2022 年通过国家品种审定委员会审定[58]。在国外，澳大利亚育种家利用携带抗秆锈病基因 *Sr26* 的易位系 9A-1 育成了抗秆锈病新品种 Eagle[74]。

4 偃麦草属抗病基因研究和利用存在的问题与展望

加强偃麦草属植物抗病基因研究，对提高偃麦草属利用效率，推动小麦抗病育种具有重要意义。然而，偃麦草属植物基因组庞大，已挖掘的抗病基因只是冰山一角，偃麦草属抗病基因的研究和应用仍面临一些问题。一方面，偃麦草属植物中抗病基因挖掘不足、抗病基因的作用机制有待解析。例如，十倍体长穗偃麦草具有突出的条锈病抗性，但目前仅鉴定出 1 个抗病基因 *Yr69*。虽然通过远缘杂交和分子染色体工程，已创制出多个高抗条锈病的小偃麦新种质，但其抗性来源有待进一步验证。在已鉴定出的抗病基因中，仅有 3 个抗秆锈病基因和 1 个抗赤霉病基因被克隆，且关于其作用机制研究甚少。另一方面，携带抗病基因的偃麦草染色体片段存在连锁累赘，远缘杂交后代优异性状不易稳定，导致偃麦草属抗病基因利用效率较低。目前，培育出携带已知偃麦草抗病基因的品种很少。因此，如何快速克隆偃麦草中的抗病基因，并将其高效应用于小麦抗病育种仍是当前偃麦草属抗病基因挖掘和利用的重点问题。

偃麦草染色体与小麦染色体不易发生染色体交换，利用常规图位克隆方法克隆抗病基因非常困难。但随着二倍体长穗偃麦草、中间偃麦草基因组测序完成，小麦基因组进入泛基因组研究时代[75]，加之分子生物学和生物信息学发展迅速，新兴技术不断产生和升级，如 MutRenSeq[10]、MutIsoSeq[76]、STAM[77]等，为利用比较基因组学、创制感病突变体等方法快速克隆偃麦草属抗病基因带来了新的机遇。在抗病基因育种利用方面，可将传统染色体工程技术与新兴技术手段相结合。如使用新型染色体工具材料，创制无遗传累赘、农艺性状好的新种质[78]；利用快速加代技术、单倍体育种等，实现远缘杂交后代的快速纯合稳定等[79-80]。随着研究的不断深入，偃麦草属植物将在小麦遗传改良中体现其更高的应用价值，为小麦新一轮增产提质做出新的重要贡献。

参考文献

[1] Xiao J, Liu B, Yao Y Y, Guo Z F, Jia H Y, Kong L R, Zhang A M, Ma W J, Ni Z F, Xu S B, Lu F, Jiao Y N, Yang W Y, Lin X L, Sun S L, Lu Z F, Gao L F, Zhao G Y, Cao S H, Chen Q, Zhang K P, Wang M C, Wang M, Hu Z R, Guo W L, Li G Q, Ma X, Li J M, Han F P, Fu X D, Ma Z Q, Wang D W, Zhang X Y,

Ling H Q, Xia G M, Tong Y P, Liu Z Y, He Z H, Jia J Z, Chong K. Wheat genomic study for genetic improvement of traits in China. Science China Life Sciences, 2022, 65(9):1718-1775

[2] Savary S, Willocquet L, Pethybridge SJ, Esker P, McRoberts N, Nelson A. The global burden of pathogens and pests on major food crops. Nature Ecology & Evolution, 2019, 3(3):430-439

[3] 中国科学技术协会. 2025 年十大前沿科学问题.（2025-07-07）[2025-09-01]. https://www.cast.org.cn/xw/BWTJ/art/2025/art_0f20c8a62cfe4584b13a53271ae73837.html

China Association for Science and Technology. Top 10 frontiers scientific problems in China 2025.（2025-07-07）[2025-09-01]. https://www.cast.org.cn/xw/BWTJ/art/2025/art_0f20c8a62cfe4584b13a53271ae73837.html

[4] Jia H W, Feng H, Yang G T, Li H W, Fu S L, Li B, Li Z S, Zheng Q. Establishment and identification of six wheat-*Thinopyrum ponticum* disomic addition lines derived from partial amphiploid Xiaoyan 7430. Theoretical and Applied Genetics, 2022, 135(9):3277-3291

[5] 夏光敏. 山融 3 号. 中国农业信息, 2008(8): 37

Xia G M. Shanrong 3. China Agricultural Informatics, 2008(8): 37

[6] Luo Q L, Hu P, Yang G T, Li H W, Liu L Q, Wang Z S, Li B, Li Z S, Zheng Q. Mapping QTL for seedling morphological and physiological traits under normal and salt treatments in a RIL wheat population. Theoretical and Applied Genetics, 2021, 134(9):2991-3011

[7] 刘全友, 童依平. “小偃 54”优质小麦在豫南地区示范推广的抗逆性研究. 中国生态农业学报, 2002, 10(3):62-64

Liu Q Y, Tong Y P. Resistance of high quality wheat variety “Xiaoyan 54” to environmental stress and diseases in south of Henan Province. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2002, 10(3):62-64

[8] 庞劲松, 刘宝. 小冰麦研究回顾与展望-纪念郝水院士逝世 10 周年. 东北师大学报:自然科学版, 2020, 52(3):1-13

Pang J S, Liu B. Review and outlook of *Triticum aestivum-Agropyron intermedium* research-Commemorating the 10th anniversary of academician Hao Shui's death. Journal of Northeast Normal University: Natural Science Edition, 2020, 52(3):1-13

[9] 钟冠昌. 优质面包小麦新品种-高优 503 的选育与推广. 中国科学院院刊, 2001(6):438-440

Zhong G C. "Gaoyou503": A new high yield bread-making wheat variety. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2001(6):438-440

[10] Zhang J P, Hewitt T C, Boshoff W H P, Dundas I, Upadhyaya N, Li J B, Patpour M, Chandramohan S, Pretorius ZA, Hovmøller M, Schnippenkoetter W, Park R F, Mago R, Periyannan S, Bhatt D, Hoxha S, Chakraborty S, Luo M C, Dodds P, Steuernagel B, Wulff B B H, Ayliffe M, McIntosh R A, Zhang P, Lagudah E S. A recombined *Sr26* and *Sr61* disease resistance gene stack in wheat encodes unrelated *NLR* genes. Nature Communications, 2021, 12(1):3378

[11] Yu G T, Matny O, Gourdoupis S, Rayapuram N, Aljedaani F R, Wang Y L, Nürnberger T, Johnson R, Crean E E, Saur I M, Gardener C, Yue Y J, Kangara N, Steuernagel B, Hayta S, Smedley M, Harwood W, Patpour M, Wu S Y, Poland J, Jones J D G, Reuber T L, Ronen M, Sharon A, Rouse M N, Xu S, Holušová K, Bartoš J, Molnár I, Karafiátová M, Hirt H, Blilou I, Jaremko Ł, Doležel J, Steffenson B J, Wulff B B H. The wheat stem rust resistance gene *Sr43* encodes an unusual protein kinase. Nature Genetics, 2023, 55(6):921-926

[12] Wang H W, Sun S L, Ge W Y, Zhao L F, Hou B Q, Wang K, Lyu Z F, Chen L Y, Xu S S, Guo J, Li M, Su P S, Li X F, Wang G P, Bo C Y, Fang X J, Zhuang

W W, Cheng X X, Wu J W, Dong L H, Chen W Y, Li W, Xiao G L, Zhao J X, Hao Y C, Xu Y, Gao Y, Liu W J, Liu Y H, Yin H Y, Li J Z, Li X, Zhao Y, Wang X Q, Ni F, Ma X, Li A F, Xu S S, Bai G H, Nevo E, Gao C X, Ohm H, Kong L R. Horizontal gene transfer of *Fhb7* from fungus underlies *Fusarium* head blight resistance in wheat. Science, 2020, 368(6493):eaba5435

[13] 孟林, 白史且, 李达旭, 毛培春, 田小霞, 马啸, 付春祥, 申忠宝. 偃麦草属植物种质资源研究进展. 草学, 2024(5):1-7

Meng L, Bai S Q, Li D X, Mao P C, Tian X X, Ma X, Fu C X, Shen Z B. Research progress of plant germplasm resources of *Elytrigia*. Journal of Grassland and Forage Science, 2024(5):1-7

[14] 耿以礼. 中国主要植物图说. 北京:科学出版社,1959

Geng Y L. Illustrated handbook of major Chinese plants. Beijing: Science Press, 1959

[15] 郭本兆. 中国植物志一禾本科(三)早熟禾亚科(9 卷 3 册). 北京:科学出版社, 1987

Guo B Z. Flora of China－Poaceae (Part 3): Pooideae (Vol. 9, Part 3). Beijing: Science Press, 1987

[16] 钟冠昌，穆素梅，张正斌. 麦类远缘杂交. 北京：科学出版社,2002

Zhong G C, Mu S M, Zhang Z B. Distant hybridization in wheat and related crops. Beijing: Science Press, 2002

[17] Sun S L, Che N X, Chen L Y, Hao Y C, Xu Y C, Chen Q Y, Ge W Y, Qin S S, Zhang W X, Dong C M, Li J Q, Liu Y X, Yan F F, Han L, Liu Z W, Zhang L, Jiang C Z, Yang Z J, Wang H W, Kong L R. Analysis wheat wild relatives *Thinopyrum intermedium* and *Roegneria kamoji* genomes reveal different polyploid evolution paths. Nature Communications, 2025, 16(1):7693

[18] Zhai X G, Wu D D, Chen C, Yang X Z, Cheng S B, Sha L N, Deng S H, Cheng Y R, Fan X, Kang H Y, Wang Y, Liu D C, Zhou Y H, Zhang H Q. A chromosome level genome assembly of *Pseudoroegneria Libanotica* reveals a key *Kcs* gene involves in the cuticular wax elongation for drought resistance. BMC Genomics, 2024, 25(1):253

[19] Liu J, Chang Z J, Zhang X J, Yang Z J, Li X, Jia J Q, Zhan H X, Guo H J, Wang J M. Putative *Thinopyrum intermedium*-derived stripe rust resistance gene *Yr50* maps on wheat chromosome arm 4BL. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126(1):265-274

[20] Huang Q, Li X, Chen W Q, Xiang Z P, Zhong S F, Chang Z J, Zhang M, Zhang H Y, Tan F Q, Ren Z L, Luo P G. Genetic mapping of a putative *Thinopyrum intermedium*-derived stripe rust resistance gene on wheat chromosome 1B. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127(4):843-853

[21] Li X, Liu T G, Chen W Q, Zhong S F, Zhang H Y, Tang Z X, Chang Z J, Wang L, Zhang M, Li L Q, Rao H F, Ren Z L, Luo P G. Wheat *WCBP1* encodes a putative copper-binding protein involved in stripe rust resistance and inhibition of leaf senescence. BMC Plant Biology, 2015, 15:239

[22] Zheng X W, Tang C G, Han R, Zhao J J, Qiao L, Zhang S W, Qiao L Y, Ge C, Zheng J, Liu C. Identification, characterization, and evaluation of novel stripe rust-resistant wheat-*Thinopyrum intermedium* chromosome translocation lines. Plant Disease, 2020, 104(3):875-881

[23] Guo X R, Huang Y H, Wang J, Fu S L, Wang C H, Wang M, Zhou C, Hu X J, Wang T, Yang W Y, Han F P. Development and cytological characterization of wheat-*Thinopyrum intermedium* translocation lines with novel stripe rust resistance gene. Frontiers in Plant Science, 2023, 14:1135321

[24] Hou L Y, Jia J Q, Zhang X J, Li X, Yang Z J, Ma J, Guo H J, Zhan H X, Qiao L Y, Chang Z J. Molecular mapping of the stripe rust resistance gene *Yr69* on wheat chromosome 2AS. Plant Disease, 2016, 100(8):1717-1724

[25] 殷学贵, 尚勋武, 庞斌双, 宋建荣, 曹世勤, 李金昌, 张学勇. A-3 中抗条锈新基因 *YrTp1* 和 *YrTp2* 的分子标记定位分析. 中国农业科学, 2006, 39(1):10-17

Yin X G, Shang X W, Pang B S, Song J R, Cao S Q, Li J C, Zhang X Y. Molecular mapping of two novel stripe rust resistance genes *YrTp1* and *YrTp2* in A-3 drived from *Triticum aestivum* × *Thinopyrum ponticum*. Scientia Agricultura Sinica, 2006, 39(1):10-17

[26] 井金学, 徐智斌, 王殿波, 王美南, 姚秋燕, 商鸿生, 李振岐. 小偃 6 号抗条锈性遗传分析. 中国农业科学, 2007, 40(3):499-504

Jing J X, Xu Z B, Wang D B, Wang M N, Yao Q Y, Shang H S, Li Z Q. Genetic analysis of gene conferring resistance to stripe rust in Xiaoyan 6. Scientia Agricultura Sinica, 2007, 40(3):499-504

[27] Gong B R, Gao J, Xie Y Q, Zhang H, Zhu W, Xu L L, Cheng Y R, Wang Y, Zeng J, Fan X, Sha L N, Zhang H Q, Zhou Y H, Wu D D, Li Y H, Kang H Y. Development of wheat-tetraploid *Thinopyrum elongatum* 4EL small fragment translocation lines with stripe rust resistance gene *Yr4EL*. Theoretical and Applied Genetics, 2024, 137(10):246

[28] Lin G F, Chen H, Tian B, Sehgal S K, Singh L, Xie J Z, Rawat N, Juliana P, Singh N, Shrestha S, Wilson D L, Shult H, Lee H, Schoen A W, Tiwari V K, Singh R P, Guttieri M J, Trick H N, Poland J, Bowden RL, Bai G H, Gill B, Liu S Z. Cloning of the broadly effective wheat leaf rust resistance gene *Lr42* transferred from *Aegilops tauschii*. Nature Communications, 2022, 13(1):3044

[29] Friebe B, Jiang J M, Knott D R, Gill B S. Compensation indices of radiation-induced wheat-*Agropyron elongatum* translocations conferring resistance to leaf rust and stem rust. Crop Science, 1994, 34(2): 400-404

[30] Xu S S, Lyu Z F, Zhang N, Li M Z, Wei X Y, Gao Y H, Cheng X X, Ge W Y, Li X F, Bao Y G, Yang Z J, Ma X, Wang H W, Kong L R. Genetic mapping of the wheat leaf rust resistance gene *Lr19* and development of translocation lines to break its linkage with yellow pigment. Theoretical and Applied Genetics, 2023, 136(9): 200

[31] Smith E L, Schlehuber A M, Young H C, Edwards L H. Registration of agent wheat1 (Reg. No. 471). Crop Science, 1968, 8: 511-512

[32] McIntosh R A, Dyck P L, Green G J. Inheritance of leaf rust and stem rust resistances in wheat cultivars Agent and Agatha. Australian Journal of Agricultural Research, 1977, 28(1): 48-49

[33] Jiang J M, Friebe B, Gill B S. Recent advances in alien gene transfer in wheat. Euphytica, 1993, 73(1): 199-212

[34] Sears E R. *Agropyron*-wheat transfers induced by homoeologous pairing//Sears E R, Sears L M S. Proceedings of the 4th International Wheat Genetics Symposium. Columbia, USA: University of Missouri, Agricultural Experiment Station, 1973:191-197

[35] McIntosh R A. Catalogue of gene symbols for wheat//Miller T E, Koebner R M D. Proceedings of the 7th International Wheat Genetics Symposium: Vol 2. Cambridge, United Kingdom: IPSR Cambridge Laboratory, 1988:1225-1323

[36] Friebe B, Zeller F J, Mukai Y, Forster B P, Bartos P, McIntosh R A. Characterization of rust-resistant wheat-*Agropyron intermedium* derivatives by C-banding, in situ hybridization and isozyme analysis. Theoretical and Applied Genetics, 1992, 83(6/7): 775-782

[37] Zhang J L, Jie Y Z, Yan L J, Wang M M, Dong Y L, Pang Y F, Ren C C, Song J, Chen X D, Li X J, Zhang P P, Yang D Y, Zhang Y, Qi Z J, Ru Z G. Development and identification of a novel wheat-*Thinopyrum ponticum* disomic substitution line DS5Ag(5D) with new genes conferring resistance to

powdery mildew and leaf rust. BMC Plant Biology, 2024, 24(1):718

[38] Knott D R. The inheritance of rust resistance. VI. The transfer of stem rust resistance from *Agropyron elongatum* to common wheat. Canadian Journal of Plant Science, 1961, 41(1): 109-123

[39] Knott D R, Dvorak J, Nanda J S. The transfer to wheat and homoeology of an *Agropyron elongatum* chromosome carrying resistance to stem rust. Canadian Journal of Genetics and Cytology, 1977, 19(1): 75-79

[40] Kibiridge-Sebunya I, Knott D R. Transfer of stem rust resistance to wheat from an *Agropyron* chromosome having a gametocidal effect. Canadian Journal of Genetics and Cytology, 1983, 25(3): 215-221

[41] Kim N S, Armstrong K, Knott D R. Molecular detection of *Lophopyrum* chromatin in wheat-*Lophopyrum* recombinants and their use in the physical mapping of chromosome 7D. Theoretical and Applied Genetics, 1993, 85(5): 561-567

[42] Xu S S, Jin Y, Klindworth D L, Wang R R C, Cai X W. Evaluation and characterization of seedling resistances to stem rust Ug99 races in wheat-alien species derivatives. Crop Science, 2009, 49(6): 2167-2175

[43] Niu Z X, Klindworth D L, Yu G L , Friesen T, Chao S, Jin Y, Cai X W, Ohm J B, Rasmussen J B, Xu S S. Development and characterization of wheat lines carrying stem rust resistance gene *Sr43* derived from *Thinopyrum ponticum*. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127(4):969-980

[44] Singh R P, McIntosh R A. Genetics of resistance to *Puccinia graminis tritici* in 'Chris' and 'W3746' wheats. Theoretical and Applied Genetics, 1987, 73(6):846-855

[45] Khan I A. Molecular and agronomic characterization of wheat-*Agropyron intermedium* recombinant chromosomes. Plant Breeding, 2010, 119(1): 25-29

[46] Mandal S N, Gill B K, Niu Z, Zhang Q, Klindworth D L, Bataller S, Rouse M N, Jin Y, Wang R R C, Cai X, Zhang X, Thilmony R, Gu Y Q, Peters Haugrud A, Xu S S. Introgression of stem rust resistance gene *Sr68* from *Thinopyrum junceum* into wheat. Theoretical and Applied Genetics, 2025, 138(9):229

[47] Singh R P, Singh P K, Rutkoski J, Hodson D P, He X, Jorgensen L N, Hovmoller M S, Huerta-Espino J. Disease impact on wheat yield potential and prospects of genetic control. Annual Review of Phytopathology, 2016, 54(1): 303-322

[48] Zhan H X, Li G R, Zhang X J, Li X, Guo H J, Gong W P, Jia J Q, Qiao L Y, Ren Y K, Yang Z J, Chang Z J. Chromosomal location and comparative genomics analysis of powdery mildew resistance gene *Pm51* in a putative wheat-*Thinopyrum ponticum* introgression line. PLoS ONE, 2014, 9(11):e113455

[49] Luo P G, Luo H Y, Chang Z J, Zhang H Y, Zhang M, Ren Z L. Characterization and chromosomal location of *Pm40* in common wheat: A new gene for resistance to powdery mildew derived from *Elytrigia intermedium*. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 118(6): 1059-1064

[50] He R L, Chang Z J, Yang Z J, Yuan Z Y, Zhan H X, Zhang X J, Liu J X. Inheritance and mapping of powdery mildew resistance gene *Pm43* introgressed from *Thinopyrum intermedium* into wheat. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 118(6):1173-1180

[51] 孙翠花, 侯丽媛, 郭慧娟, 张晓军, 贾举庆, 李欣, 詹海仙, 畅志坚. 小麦-中间偃麦草隐形渗入系抗白粉病基因 *pmCH83* 分子定位. 作物学报, 2013, 39(12): 2107-2114

Sun C H, Hou L Y, Guo H J, Zhang X J, Jia J Q, Li X, Zhan H X, Chang Z J. Molecular mapping of powdery mildew resistance gene *pmCH83* in a putative wheat-*Thinopyrum intermedium* cryptic introgression line. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(12): 2107-2114

[52] 李建波, 乔麟轶, 李欣, 张晓军, 詹海仙, 郭慧娟, 任永康, 畅志坚. 小麦-中间偃麦草渗入系抗白粉病基因 *PmCH7124* 的分子定位. 作物学报, 2015, 41(1): 49-56

Li J B, Qiao L Y, Li X, Zhang X J, Zhan H X, Guo H J, Ren Y K, Chang Z J. Molecular mapping of powdery mildew resistance gene *PmCH7124* in a putative wheat-*Thinopyrum intermedium* introgression line. Acta Agronomica Sinica, 2015, 41(1):49-56

[53] Hou L Y, Zhang X J, Li X, Jia J Q, Yang H Z, Zhan H X, Qiao L Y, Guo H J, Chang Z J. Mapping of powdery mildew resistance gene *pmCH89* in a putative wheat-*Thinopyrum intermedium* introgression line. International Journal of Molecular Sciences, 2015, 16(8): 17231-17244

[54] Shen X K, Ma L X, Zhong S F, Liu N, Zhang M, Chen W Q, Zhou Y L, Li H J, Chang Z J, Li X, Bai G H, Zhang H Y, Tan F Q, Ren Z L, Luo P G. Identification and genetic mapping of the putative *Thinopyrum intermedium*-derived dominant powdery mildew resistance gene *PmL962* on wheat chromosome arm 2BS. Theoretical and Applied Genetics, 2015, 128(3):517-528

[55] Shen X R, Kong L R, Ohm H. Fusarium head blight resistance in hexaploid wheat (*Triticum aestivum*)-*Lophopyrum* genetic lines and tagging of the alien chromatin by PCR markers. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 108(5):808-813

[56] Guo J, Zhang X L, Hou Y L, Cai J J, Shen X R, Zhou T T, Xu H H, Ohm H W, Wang H W, Li A F, Han F P, Wang H G, Kong L R. High-density mapping of the major FHB resistance gene *Fhb7* derived from *Thinopyrum ponticum* and its pyramiding with *Fhb1* by marker-assisted selection. Theoretical and Applied Genetics, 2015, 128(11): 2301-2316

[57] Zhang W, Danilova T, Zhang M Y, Ren S F, Zhu X W, Zhang Q J, Zhong S B, Dykes L, Fiedler J, Xu S, Frels K, Wegulo S, Boehm J Jr, Cai X W. Cytogenetic and genomic characterization of a novel tall wheatgrass-derived *Fhb7* allele integrated into wheat B genome. Theoretical and Applied Genetics, 2022, 135(12):4409-4419

[58] Guo X R, Shi Q H, Liu Y, Su H D, Zhang J, Wang M, Wang C H, Wang J, Zhang K B, Fu S L, Hu X J, Jing D L, Wang Z, Li J B, Zhang P Z, Liu C, Han F P. Systemic development of wheat-*Thinopyrum elongatum* translocation lines and their deployment in wheat breeding for Fusarium head blight resistance. Plant Journal, 2023, 114(6): 1475-1489

[59] Wu D D, Wang F, Chen L F, Mao Y W, Li Y H, Zhu W, Xu L L, Zhang Y Z, Wang Y, Zeng J, Cheng Y R, Sha L N, Fan X, Zhang H Q, Zhou Y H, Kang H Y. Characterization of the wheat-tetraploid *Thinopyrum elongatum* 7E(7D) substitution line with Fusarium head blight resistance. BMC Plant Biology, 2024, 24(1):1006

[60] Yang X Y, Cheng X F, Wang G Y, Song S Y, Ding X, Xiong H, Wang C Y, Zhao J X, Li T D, Deng P C, Liu X L, Chen C H, Ji W Q. Cytogenetic identification and molecular mapping for the wheat-*Thinopyrum ponticum* introgression line with resistance to Fusarium head blight. Theoretical and Applied Genetics, 2024, 137(8):191

[61] Ceoloni C, Forte P, Kuzmanović L, Tundo S, Moscetti I, De Vita P, Virili ME, D'Ovidio R. Cytogenetic mapping of a major locus for resistance to Fusarium head blight and crown rot of wheat on *Thinopyrum elongatum* 7EL and its pyramiding with valuable genes from a *Th. ponticum* homoeologous arm onto bread wheat 7DL. Theoretical and Applied Genetics, 2017, 130(10):2005-2024

[62] 薛秀庄, 吉万全. 染色体工程技术在小麦育种中的应用. 陕西农业科学, 1991, 1(1): 44-48

Xue X Z, Ji W Q. Application of chromosome engineering technology in wheat breeding. Shaanxi Journal of Agricultural Sciences, 1991, 1(1):44-48

[63] 孙善澄. 小偃麦新品种与中间类型的选育途径、程序和方法. 作物学报, 1981, 7(1): 51-58

Sun S C. The approach and methods of breeding new varieties and new species from *Agrotriticum* hybrids. Acta Agronomica Sinica, 1981, 7(1):51-58

[64] Xin Z Y, Xu H J, Chen X, Lin Z S, Zhou G H, Qian Y W, Cheng Z M, Larkin P J, Banks P M, Appels R, Clarke B C, Brettell R I S. Development of common wheat germplasm resistant to barley yellow dwarf virus by biotechnology. Science China Chemistry, 1991, 9(1): 1055-1062

[65] Zhang X Y, Koul A, Petroski R, Ouellet T, Fedak G, Dong Y S, Wang R R. Molecular verification and characterization of BYDV-resistant germ plasms derived from hybrids of wheat with *Thinopyrum ponticum* and *Th. intermedium*. Theoretical and Applied Genetics, 1996, 93(7): 1033-1039

[66] 西北植物研究所远缘杂交组. 普通小麦与长穗偃麦草的杂交育种及其遗传分析-小麦与偃麦草杂交的研究(三). 遗传学报, 1977, 4(4): 283-293

Group of Remote Hybridization, Northwestern Institute of Botany. The cross breeding and its genetic analysis between *Triticum aestivum* and *Agropyron elongatum*. A study of hybridization between *Triticum* and *Agropyron* (3). Acta Genetica Sinica, 1977, 4(4):283-293

[67] 王洪刚, 刘树兵, 李兴锋, 高居荣, 封德顺, 陈冬花. 六个八倍体小偃麦的选育和鉴定. 麦类作物学报, 2006, 26(1):6-10

Wang H G, Liu S B, Li X F, Gao J R, Feng D S, Chen D H. Breeding and identification of six octoploid *Trititrigia*. Journal of Triticeae Crops, 2006, 26(1):6-10

[68] 亓晓蕾, 鲍印广, 李兴锋, 钱兆国, 王瑞霞, 吴科, 王洪刚. 十个八倍体小偃麦的细胞学鉴定和染色体构成分析. 作物学报, 2017, 43(7): 967-973

Qi X L, Bao Y G, Li X F, Qian Z G, Wang R X, Wu K, Wang H G. Cytological identification and chromosome constitution analyses of ten octoploid *Trititrigia* accessions. Acta Agronomica Sinica, 2017, 43(7):967-973

[69] 何孟元, 徐宗尧, 邹明谦, 张汉, 陈大伟, 朴贞三, 郝水. 两套小冰麦异附加系的建立. 中国科学(B 辑), 1988(11):1161-1168

He M Y, Xu Z R, Zou M Q, Zhang H, Chen D W, Piao Z S, Hao S. Establishment of two sets of Xiaobing wheat alien addition lines. Science in China (Series B), 1988(11):1161-1168

[70] Li H W, Zheng Q, Pretorius Z A, Li B, Tang D Z, Li Z. Establishment and characterization of new wheat-*Thinopyrum ponticum* addition and translocation lines with resistance to Ug99 races. Journal of Genetics and Genomics, 2016, 43(9): 573-575

[71] Yang G T, Zhang N, Boshoff W H P, Li H W, Li B, Li Z S, Zheng Q. Identification and introgression of a novel leaf rust resistance gene from *Thinopyrum intermedium* chromosome $7J^s$ into wheat. Theoretical and Applied Genetics, 2023, 136(11):231

[72] Li M Z, Yuan Y Y, Ni F, Li X F, Wang H G, Bao Y G. Characterization of two wheat-*Thinopyrum ponticum* introgression lines with pyramiding resistance to powdery mildew. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:943669

[73] Luo Q L, Zheng Q, Tong C Y, Jia H W, Liu L Q, Yin M, Xie J Z, Li H W, Wang H X, Chen Z Y, Li B, He F, Li Z S. The location and genome origin of alien chromatin in wheat founder parent Xiaoyan 6. Theoretical and Applied Genetics, 2025, 138(2):41

[74] Martin R H. Eagle: A new wheat cultivar. Agricultural Gazette of New South Wales, 1971, 82:206-207

[75] Jiao C Z, Xie X M, Hao C Y, Chen L Y, Xie Y X, Garg V, Zhao L, Wang Z H, Zhang Y Q, Li T, Fu J J, Chitikineni A, Hou J, Liu H X, Dwivedi G, Liu X, Jia J Z, Mao L, Wang X E, Appels R, Varshney R K, Guo W L, Zhang X Y. Pan-genome bridges wheat structural variations with habitat and breeding. Nature,

2025, 637(8045):384-393

[76] Wang Y J, Abrouk M, Gourdoupis S, Koo DH, Karafiátová M, Molnár I, Holušová K, Doležel J, Athiyannan N, Cavalet-Giorsa E, Jaremko Ł, Poland J, Krattinger S G. An unusual tandem kinase fusion protein confers leaf rust resistance in wheat. Nature Genetics, 2023, 55(6):914-920

[77] Ni F, Zheng Y Y, Liu X K, Yu Y, Zhang G Q, Epstein L, Mao X, Wu J Z, Yuan C L, Lv B, Yu H X, Li J L, Zhao Q, Yang Q Y, Liu J J, Qi J, Fu D L, Wu J J. Sequencing trait-associated mutations to clone wheat rust-resistance gene *YrNAM*. Nature Communications, 2023, 14(1):4353

[78] Wan W T, Zhao R H, Chen T T, Wang L, Zhang X, Li H F, Wang X E, Bie T D. Rapid development of wheat-*Dasypyrum villosum* compensating translocations resistant to powdery mildew using a triple marker strategy conducted on a large *ph1b*-induced population. Theoretical and Applied Genetics, 2023, 136(7):148

[79] Zhang R Q, Lu C T, Meng X R, Fan Y, L Du J, Liu R R, Feng Y G, Xing L P, Cápal P, Holušová K, Doležel J, Wang Y W, Mu H Q, Sun XB, Hou F, Yao R N, Xiong C X, Wang Y, Chen P D, Cao A Z. Fine mapping of powdery mildew and stripe rust resistance genes *Pm5V/Yr5V* transferred from *Dasypyrum villosum* into wheat without yield penalty. Theoretical and Applied Genetics, 2022, 135(10):3629-3642

[80] 周阳, 张宏军, 王晨阳, 李洪杰, 买春艳, 杨丽, 刘宏伟, 于立强, 于广军, 刘秉华. 矮败小麦技术体系在黄淮冬麦区南片抗赤霉病育种中的应用. 作物学报, 2022, 48(11): 2683-2690

Zhou Y, Zhang H J, Wang C Y, Li H J, Mai C Y, Yang L, Liu H W, Yu L Q, Yu G J, Liu B H. Application of dwarf-male-sterile wheat in breeding program for Fusarium head blight resistance in Southern Yellow-Huai Rivers Valley Winter Wheat Region. Acta Agronomica Sinica, 2022, 48(11): 2683-2690