

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.01261

## 偏凸-柱穗山羊草双二倍体与普通小麦不同杂种世代的染色体及性状分离特点

王玉海<sup>1,4</sup> 王黎明<sup>5</sup> 鲍印广<sup>1</sup> 崔 法<sup>1</sup> 郝元峰<sup>1</sup> 宗 浩<sup>1</sup> 李兴锋<sup>1</sup>  
高居荣<sup>3</sup> 王洪刚<sup>1,2,3,\*</sup>

<sup>1</sup> 山东农业大学作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018; <sup>2</sup> 山东农业大学农学院, 山东泰安 271018; <sup>3</sup> 国家小麦改良中心泰安分中心, 山东泰安 271018; <sup>4</sup> 枣庄学院, 山东枣庄 277100; <sup>5</sup> 河南科技大学农学院, 河南洛阳 471003

**摘要:** 为探讨偏凸山羊草-柱穗山羊草双二倍体 SDAU18 在小麦遗传改良中的利用价值, 以 SDAU18 和普通小麦品种烟农 15 及其 9 个杂种世代为材料, 分析不同自交和回交世代染色体和性状分离的特点。结果表明, 随自交世代和以烟农 15 为轮回亲本回交世代的增加, 染色体数目逐渐减少, 回交比自交能使后代的染色体数目更快趋近普通小麦的 42 条, 至 F<sub>5</sub> 和 BC<sub>3</sub>F<sub>1</sub> 代, 染色体数目为 42 的植株已分别达 93.9% 和 92.0%。与自交世代相比, 回交后代减数第一次分裂中期的花粉母细胞的染色体构型较为简单, 回交次数过多不利于外源染色体与普通小麦染色体发生重组, 一般应以回交 2~3 次为宜; 随自交和回交世代的增进, 杂种的育性提高, 至 F<sub>3</sub> 和 BC<sub>2</sub>F<sub>1</sub> 代育性基本稳定。在不同杂种世代可分离出具有矮秆、大穗、大粒、对白粉病、条锈病免疫或高抗及外观品质优良的变异类型, 以 F<sub>3</sub> 和 BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> 代的变异类型最丰富。

**关键词:** 偏凸山羊草; 柱穗山羊草; 双二倍体; 小麦; 杂种后代; 染色体分离

## Segregations of Chromosome and Trait in Hybrid Generations Derived from Cross between *Triticum aestivum* and Amphidiploid of *Aegilops ventricosa* × *Aegilops cylindrica*

WANG Yu-Hai<sup>1,4</sup>, WANG Li-Ming<sup>5</sup>, BAO Yin-Guang<sup>1</sup>, CUI Fa<sup>1</sup>, HAO Yuan-Feng<sup>1</sup>, ZONG Hao<sup>1</sup>, LI Xing-Feng<sup>1</sup>, GAO Ju-Rong<sup>1</sup>, and WANG Hong-Gang<sup>1,2,3,\*</sup>

<sup>1</sup> State Key Laboratory of Crop Biology, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China; <sup>2</sup> Agronomy College of Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China; <sup>3</sup> Subcenter of National Wheat Improvement Center, Tai'an 271018, China; <sup>4</sup> Zaozhuang University, Zaozhuang 277100, China; <sup>5</sup> College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China

**Abstract:** SDAU18 is an amphidiploid derived from the cross between *Aegilops ventricosa* and *Ae. cylindrica*, and carries excellent traits from the both parents. Because of the good crossability with common wheat (*Triticum aestivum* L.), it also acts as a bridge material to transfer objective genes from *Ae. ventricosa* and *Ae. cylindrica* to improved wheat cultivars through hybridization. To disclose the chromosome segregation of hybrid progenies derived from common wheat × SDAU18 cross, we used a common wheat cultivar Yannong 15 as female parent and recurrent parent to develop hybrid generations F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub>, F<sub>4</sub>, F<sub>5</sub>, BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub>, BC<sub>2</sub>F<sub>1</sub>, BC<sub>3</sub>F<sub>1</sub>, and BC<sub>3</sub>F<sub>2</sub>. The mitosis in root tip cells and meiosis in pollen mother cells were observed. Agronomic traits, such as plant height, spike length, spikelet number per spike, grain number per spike, and seed-setting rate were also investigated in BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub>, BC<sub>2</sub>F<sub>1</sub>, and BC<sub>3</sub>F<sub>1</sub> generations. In higher generations of selfing and backcross, the chromosome number gradually decreased and eventually tended to 42, which was the same as common wheat. Backcrossing was able to fasten the process than selfing. In the F<sub>5</sub> and BC<sub>3</sub>F<sub>1</sub> generations, plants with 42 chromosomes were accounted for 93.9% and 92.0%, respectively. Chromosome configuration in PMCs MI was simpler in backcross generations than in selfing ones. Compared with the BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> and BC<sub>2</sub>F<sub>1</sub> generations, BC<sub>3</sub>F<sub>1</sub> showed less diversity in chromosome configuration, indicating that excessive backcross resulted in less chromosomes recombination between SDAU18 and common wheat. Two or three rounds of backcross were feasible. With the increasing generation of selfing and backcross, fertility of the hybrid was improved till the stable status in F<sub>3</sub> and BC<sub>2</sub>F<sub>1</sub> genera-

本研究由国家科技支撑计划项目(2006BAD13B02)资助。

\* 通讯作者(Corresponding author): 王洪刚, E-mail: hgwang@sdau.edu.cn

第一作者联系方式: E-mail: yhwang92@163.com

Received(收稿日期): 2008-11-28; Accepted(接受日期): 2009-03-23.

tions. In various generations, variant plants with excellent traits were found, such as dwarf plant, huge spike, large grain, high resistance or immunity to powdery mildew and stripe rust, and good appearance of grain. In particular, the  $F_3$  and  $BC_1F_1$  generations had the most variation types.

**Keywords:** *Aegilops ventricosa*; *Aegilops cylindrica*; Amphidiploid; Wheat; Hybrid progenies; Chromosome segregation

柱穗山羊草(*Aegilops cylindrica*, DDCC)和偏凸山羊草(*Aegilops ventricosa*, DDNN)是小麦(*Triticum aestivum*, AABBDD)的野生近缘种, 其D基组和普通小麦的D基组皆来自粗山羊草, N和C基组分别来自于单芒山羊草和尾状山羊草<sup>[1-2]</sup>。柱穗山羊草和偏凸山羊草含有丰富的抗病、抗虫、抗逆和优质等优异基因<sup>[3-9]</sup>。柱穗山羊草还含有杀配子基因<sup>[10]</sup>, 其细胞质还能提高小麦对植物铁载体(phytosiderophore)的释放量, 该载体能显著提高小麦根系对土壤铁的吸收效率<sup>[11]</sup>。本实验室利用柱穗山羊草和偏凸山羊草合成的双二倍体SDAU18<sup>[12]</sup>, 兼抗小麦白粉病和条锈病等小麦病害, 具有大穗、大粒、多花多实等优良特点, 其株高、穗长、每穗小穗数、籽粒大小等农艺性状表现了双亲的杂种优势, 而且易于与小麦杂交, 在通过杂交利用柱穗山羊草和偏凸山羊草对小麦进行遗传改良中可作为桥梁材料, 具有重要利用价值。

利用小麦近缘种合成的(部分)双二倍体与小麦杂交具有杂交亲和性好、杂种育性较高等特点, 是通过杂交转移小麦近缘种优良基因的有效途径。刘树兵对硬粒小麦-粗山羊草双二倍体Am3与普通小麦莱州953杂交后代的主要农艺性状分离特点的研究结果表明, 杂种后代在株高、穗长、小穗数、穗粒数、千粒重、单株穗数、耐寒性及耐盐性等方面出现了广泛的遗传变异<sup>[13]</sup>。本实验室分别利用小麦-偃麦草部分双二倍体(八倍体小偃麦)和四倍体小麦-粗山羊草双二倍体Am6与普通小麦杂交, 进行小麦遗传改良研究, 并对其杂种后代性状和染色体分离特点进行了分析<sup>[14-18]</sup>。本研究利用SDAU18与普通小麦品种烟农15杂交, 对其不同杂种世代的染色体和主要性状分离特点进行分析, 旨在为利用SDAU18进行小麦遗传改良提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

双二倍体SDAU18由本实验室利用柱穗山羊草和偏凸山羊草合成, 小麦品种烟农15由山东省烟台市农业科学院育成。偏凸山羊草和柱穗山羊草引自中国农业科学院。SDAU18与烟农15的不同杂种世代由本实验室通过杂交和回交创制。

以烟农15为母本, SDAU18为父本杂交产生 $F_1$ , 再经连续自交产生 $F_2$ 、 $F_3$ 、 $F_4$ 和 $F_5$ 。以烟农15为轮回亲本, 与 $F_1$ 回交产生 $BC_1F_1$ , 再经第2次和第3次回交, 分别产生 $BC_2F_1$ 和 $BC_3F_1$ ,  $BC_1F_2$ 由 $BC_1F_1$ 自交获得。

### 1.2 基因组原位杂交

分别利用偏凸山羊草和柱穗山羊草基因组总DNA作探针, 另一个亲本基因组总DNA作封阻, 参照Han等的方法<sup>[19]</sup>对SDAU18根尖细胞有丝分裂制片进行染色体原位杂交鉴定。用Olympus BX-51型荧光显微镜(OLYMPUS, Japan)观察杂交信号, CCD机采集图像。

### 1.3 双亲及其杂种后代的细胞学观察

在两个亲本及其杂种 $F_1$ 、 $F_2$ 、 $F_3$ 、 $F_4$ 、 $F_5$ 、 $BC_1F_1$ 、 $BC_1F_2$ 、 $BC_2F_1$ 及 $BC_3F_1$ 世代中, 从幼穗上选取处于减数第一分裂中期的花药, 放入卡诺氏固定液(无水乙醇与冰醋酸的比例为3:1)中固定24 h, 然后转入70%酒精中保存。花药在1 mol L<sup>-1</sup>盐酸60℃条件下解离8~12 min, 经改良卡宝品红染色, 压片后在Olympus BX-51型显微镜(OLYMPUS, Japan)下观察, 统计染色体构型并照相。

利用杂种 $F_2$ 、 $F_3$ 、 $F_4$ 、 $F_5$ 、 $BC_1F_1$ 、 $BC_1F_2$ 、 $BC_2F_1$ 和 $BC_3F_1$ 世代, 对需要调查PMCs MI染色体构型的植株根尖染色体数目进行观察。采取种子播前催芽取根及田间挖根相结合的方法, 将所取幼根放入卡诺氏固定液中固定24 h, 然后按前述方法观察根尖细胞染色体, 并计数和照相。

### 1.4 双亲及其杂种后代的农艺性状调查

参照李立会和李秀全<sup>[20]</sup>的方法, 在亲本烟农15、SDAU18及其杂种 $F_1$ 代中各随机取5株,  $F_2$ 至 $F_5$ 4个自交子代中各随机取40株,  $BC_1F_1$ 、 $BC_2F_1$ 及 $BC_3F_1$ 3个回交子代中分别随机取40、40和20株进行田间性状调查和室内考种。考察性状包括株高、穗长、每穗小穗数、穗粒数和结实率。

## 2 结果与分析

### 2.1 双亲及不同杂种世代的染色体构型

2.1.1 亲本及杂种 $F_1$ 的染色体构型 烟农15的染色体数目为 $2n=42$ , PMCs MI期的染色体构型为 $2n=21II$ , 染色体在第一后期表现21/21均衡分离

(表1)。SDAU18 (DDDDNNCC) 的染色体数目为  $2n = 56$  (表1)。分别以偏凸山羊草(DDNN,  $2n = 28$ ) DNA 为探针、柱穗山羊草(DDCC,  $2n=28$ ) DNA 为封阻(图1-A)和以柱穗山羊草 DNA 为探针、偏凸山羊草 DNA 为封阻(图 1-B)进行基因组原位杂交时, 在 SDAU18 中均观察到 14 条染色体出现绿色杂交信号。但是, 理论上以上两种原位杂交实验均应有 28 条染色体出现绿色荧光信号, 出现这种差异的原因可能是 SDAU18 的两个亲本偏凸山羊草和柱穗山羊草均含有 D 基组染色体, 来自探针亲本的 D 基组被来自另一亲本的高浓度 D 基组 DNA 封闭。在减数分裂时, SDAU18 除在部分 PMCs MI 观察到少量单价体和多价体外, 多数细胞的染色体构型为  $2n = 28II$  (图 2-A), 第一后期多数细胞的染色体表现 28/28 均衡分离。

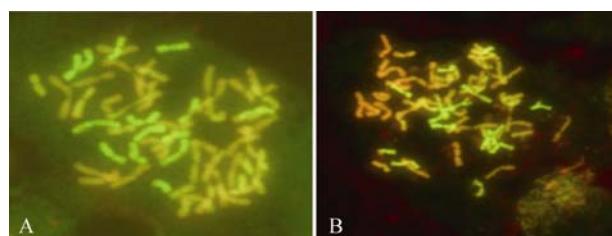


图 1 SDAU18 根尖细胞染色体 GISH 图

Fig. 1 GISH patterns of SDAU18 in root tip cells

A: 以偏凸山羊草 DNA 为探针; B: 以柱穗山羊草 DNA 为探针。  
A: with *Ae. ventricosa* DNA as probe; B: with *Ae. cylindrica* DNA as probe.

烟农 15 与 SDAU18 的杂种  $F_1$  (ABNCDDD) PMCs MI 染色体构型主要由单价体和二价体构成, 少数细胞内出现三价体、四价体(图 2-B)、五价体或七价体, 平均染色体构型为  $2n = 49 = 10.18I + 18.29II + 0.16III + 0.38IV + 0.02V + 0.02VII$ 。

2.1.2 不同自交世代的染色体构型 在由杂种  $F_1$  经自交产生的  $F_2$ 、 $F_3$ 、 $F_4$  和  $F_5$  世代中,  $F_2$  的染色体构型最复杂(表1), 除较高频率的单价体以外, 还出现一定频率的三价体、四价体和五价体, 且单株之间的差异也较大(图 2-C, D)。 $F_3$  和  $F_4$  的染色体构型中, 单价体和多价体频率比  $F_2$  明显减少, 但在不同个体之间仍存在较大差异, 两个世代均出现频率不等的  $2n = 21II$  (图 2-E)、 $2n = 21II + 1I$  (图 2-F)、 $2n = 22II$  (图 2-G)、 $2n = 20II + 1I$  (图 2-H) 和  $2n = 22II + 1I$  等较简单的构型, 说明  $F_3$  和  $F_4$  是选择代换系、附加系甚至易位系的理想世代。 $F_5$  代在细胞学上基本趋于稳定,  $2n = 42$  的植株频率为 94%, 且它们的 PMCs MI 染色体构型基本上由二价体组成。另外, 即便是在  $F_2$  代也观察到低频率的  $2n = 21II$  和  $2n = 22II + 1I$  的构型(各 1 株)。

2.1.3 不同回交世代的染色体构型  $BC_1F_1$ 、 $BC_2F_1$  和  $BC_3F_1$  回交世代中, 随世代增高染色体构型中单价体和多价体减少, 二价体的频率逐步提高;  $BC_1F_1$ 、 $BC_2F_1$  和  $BC_3F_1$  回交世代的染色体数目、单

表 1 烟农 15、SDAU18 及其杂种世代的 PMC MI 染色体构型  
Table 1 Chromosome configurations of Yannong 15, SDAU18, and their hybrid offspring at PMC MI

世代 Generation	细胞数 No. of cells	染色体数 No. of chrom.		单价体 I		二价体 II		三价体 III		四价体 IV		五价体 V		七价体 VII	
		平均 Mean	范围 Range	平均 Mean	范围 Range	平均 Mean	范围 Range	平均 Mean	范围 Range	平均 Mean	范围 Range	平均 Mean	范围 Range	平均 Mean	范围 Range
		—	—	0	—	21.00	—	0	—	0	—	0	—	0	—
Yannong 15	150	42.00	—	0	—	21.00	—	0	—	0	—	0	—	0	—
SDAU18	182	56.00	—	2.66	0~6.00	26.48	15.00~28.00	0.02	0~1.00	0.08	0~1.00	0	—	0	—
$F_1$	150	49.00	—	10.18	4.00~17.00	18.29	3.00~17.00	0.16	0~2.00	0.38	0~2.00	0.02	0~1.00	0.02	0~1.00
$F_2$	611	46.92	41~56	7.61	0~15.00	19.12	5.00~21.00	0.19	0~1.38	0.10	0~1.00	0.02	0~0.50	0	—
$F_3$	535	44.07	41~50	3.28	0~10.33	19.99	9.00~21.00	0.19	0~1.00	0.06	0~1.00	0	—	0	—
$F_4$	702	42.51	41~45	1.92	0~11.00	20.15	10.00~20.50	0.07	0~0.88	0.02	0~0.29	0	—	0	—
$F_5$	683	41.94	41~42	0.98	0~8.00	20.45	7.50~21.00	0.02	0~0.50	0	—	0	—	0	—
$BC_1F_1$	666	43.93	41~50	4.12	0~9.67	19.71	6.00~24.00	0.05	0~1.00	0.06	0~2.00	0	—	0	—
$BC_1F_2$	282	43.17	41~46	2.39	0.40~7.00	20.01	12.75~22.00	0.20	0~1.00	0.04	0~0.33	0	—	0	—
$BC_2F_1$	544	42.31	41~45	1.35	0~6.00	20.29	11.00~21.00	0.10	0~0.80	0.02	0~0.14	0	—	0	—
$BC_3F_1$	399	42.00	41~43	0.51	0~3.25	20.70	15.00~21.0	0.03	0~0.50	0	—	0	—	0	—

“范围”栏内的数字表示不同单株在细胞学上的差异。

Data in the “Range” columns indicate cytological differences of different plants examined.

价体和多价体频率分别低于  $F_2$ 、 $F_3$  和  $F_4$  自交世代(表1), 表明回交比自交能更快地削减后代的染色体数目, 并使后代较快趋于稳定。与自交世代相比, 回交世代染色体构型较为简单。

在4个回交世代中,  $BC_1F_1$  的染色体构型较复杂, 一般含有较高频率的单价体, 部分植株含有少量多价体, 单株之间的差异也较大(图2-I~K)。在调查的45个植株中, 仅有2株的染色体构型为  $2n = 21II$ , 1株为  $2n = 21II + 1I$ , 3株为  $2n = 22II + 2I$ 。与  $BC_1F_1$  相比,  $BC_2F_1$  的构型相对比较简单, 在调查的29个植株中, 有19株染色体数目为42, 其中, 有9株的染色体构型为  $2n = 21II$ 。2株为  $2n = 21II + 1I$ , 2株为  $22II$  和  $2n = 21II + 2I$  的构型各1株。在  $BC_2F_1$  和  $BC_3F_1$  世代的花粉母细胞中有时会观察到染色体桥(图2-L)。与  $BC_2F_1$  相比,  $BC_1F_2$  的构型相对比较复杂且单株之间的差异较大, 但在该世代中各有11%的植

株分别具有  $2n = 21II + 1I$  和  $2n = 22II$  的构型。因此, 在该世代通过细胞学鉴定筛选异附加系可能是有效的。 $BC_3F_1$  的染色体数目已趋向42条且染色体构型也趋于稳定, 在调查的25个植株中, 有23株的染色体数目为42条, 其中15株的染色体构型为  $2n = 21II$ 。这说明, 以小麦为轮回亲本通过两次回交, 后代的染色体数目已趋近小麦亲本, 而山羊草的多数染色体已经丢失。因此, 为了提高小麦与山羊草染色体重组概率, 在进行回交时以回交到  $BC_2F_1$  或  $BC_3F_1$  为宜。

## 2.2 不同杂种世代的根尖染色体数目

$F_2$  染色体数目的变化范围为  $2n = 41\sim56$ , 在调查的50个植株中, 染色体数目为42~49的植株出现频率相对较高, 总计占调查总数的82%;  $F_3$ 、 $F_4$  和  $F_5$  世代的染色体数目分布范围依次变小, 分别为  $2n = 41\sim50$ 、 $2n = 41\sim45$  和  $2n = 41\sim42$ , 其中  $F_3$  中染色体

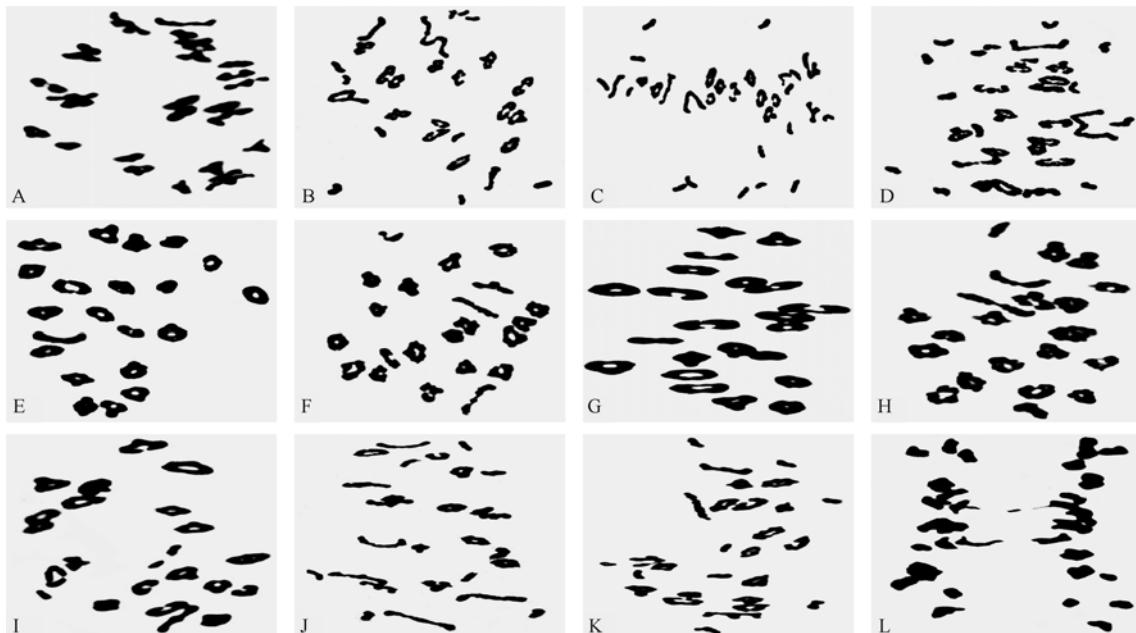


图2 SDAU18 及其与烟农15 杂种后代的 PMC MI 染色体构型

Fig. 2 Chromosome configuration of SDAU18 and its hybrid progenies with Yannong15 at PMC MI

A: SDAU18 植株 PMC MI 染色体构型  $2n = 56 = 21II_{Ring} + 7II_{Rod}$ ; B: (烟农15/SDAU18)  $F_1$  植株的 PMC MI 染色体构型  $2n = 49 = 10I + 14II_{Ring} + 2II_{Rod} + 1III_{Ring} + 1IV_{Rod}$ ; C:  $F_2$  植株 PMC MI 染色体构型  $2n = 48 = 16I + 10II_{Ring} + 3II_{Rod} + 2III$ ; D:  $F_2$  植株 PMC MI 染色体构型  $2n = 53 = 14I + 11II_{Ring} + 4II_{Rod} + 1IV_{Ring} + 1V_{Rod}$ ; E:  $F_4$  植株 PMC MI 染色体构型  $2n = 42 = 20II_{Ring} + 1II_{Rod}$ ; F:  $F_3$  植株 PMC MI 染色体构型  $2n = 43 = 1I + 18II_{Ring} + 3II_{Rod}$ ; G:  $F_3$  植株 PMC MI 染色体构型  $2n = 44 = 21II_{Ring} + 1II_{Rod}$ ; H:  $F_3$  植株 PMC MI 染色体构型  $2n = 41 = 1I + 18II_{Ring} + 2II_{Rod}$ ; I:  $BC_1F_1$  PMC MI 染色体构型  $2n = 43 = 3I + 19II_{Ring} + 1II_{Rod}$ ; J:  $BC_1F_1$  PMC MI 染色体构型  $2n = 45 = 9I + 9II_{Ring} + 9II_{Rod}$ ; K:  $BC_1F_1$  PMC MI 染色体构型  $2n = 48 = 9I + 15II_{Ring} + 3II_{Rod} + 1III$ ; L:  $BC_2F_1$  植株 PMC AI 染色体桥。

A: chromosome configuration of SDAU18 at PMC MI,  $2n = 56 = 21II_{Ring} + 7II_{Rod}$ ; B: chromosome configuration of (Yannong15/ SDAU18)  $F_1$  at PMC MI,  $2n = 49 = 10I + 14II_{Ring} + 2II_{Rod} + 1III_{Ring} + 1IV_{Rod}$ ; C: chromosome configuration of  $F_2$  plant at PMC MI,  $2n = 48 = 16I + 10II_{Ring} + 3II_{Rod} + 2III$ ; D: chromosome configuration of  $F_2$  plant at PMC MI,  $2n = 53 = 14I + 11II_{Ring} + 4II_{Rod} + 1IV_{Ring} + 1V_{Rod}$ ; E: chromosome configuration of  $F_4$  plant at PMC MI,  $2n = 42 = 20II_{Ring} + 1II_{Rod}$ ; F: chromosome configuration of  $F_3$  plant at PMC MI,  $2n = 43 = 1I + 18II_{Ring} + 3II_{Rod}$ ; G: chromosome configuration of  $F_3$  plant at PMC MI,  $2n = 44 = 21II_{Ring} + 1II_{Rod}$ ; H: chromosome configuration of  $F_3$  plant at PMC MI,  $2n = 41 = 1I + 18II_{Ring} + 2II_{Rod}$ ; I: chromosome configuration of  $BC_1F_1$  plant at PMC MI,  $2n = 43 = 3I + 19II_{Ring} + 1II_{Rod}$ ; J: chromosome configuration of  $BC_1F_1$  plant at PMC MI,  $2n = 45 = 9I + 9II_{Ring} + 9II_{Rod}$ ; K: chromosome configuration of  $BC_1F_1$  plant at PMC MI,  $2n = 48 = 9I + 15II_{Ring} + 3II_{Rod} + 1III$ ; L: chromosome bridges at PMC AI of  $BC_2F_1$  plant.

数目为 $2n = 42\sim45$ 的植株达到86.7%,  $F_4$ 中染色体数目为 $2n = 42\sim44$ 的植株达到92.7%,  $F_5$ 中染色体数目为42的植株达到93.9%, 说明随自交世代的增进染色体数目逐渐趋近普通小麦(图3-A, C, D)。 $BC_1F_1$ 、 $BC_2F_1$ 和 $BC_3F_1$ 回交世代也表现出随回交世代的增高染色体分布范围变小, 染色体分离峰值前移的趋势, 但是与3个自交世代相比染色体分布范围小, 染色体峰值前移的幅度大(表2)。这表明随自交和回交世代的增进, 染色体数目逐渐减少, 但回交后代染色体数目减少的更快(图3-B)。

## 2.3 自交和回交后代的性状分离

各杂种世代，尤其是  $F_2$ 、 $F_3$  和  $BC_1F_1$  的株高、穗长、每穗小穗数、穗粒数和结实率等性状的变异类型非常丰富。与回交世代相比，自交世代变异更大、类型更多；在回交后代中，这些性状则随回交次数的增加而逐渐趋向轮回亲本。杂种世代的株高和穗长皆出现超低亲和超高亲分离，这种现象在  $F_3$  代

表现尤为突出，在该世代分别选出株高仅有 37 cm 的超矮秆类型(株号为 07026)和穗长超过 19 cm 的大穗型(株号为 07037)单株。4 个自交分离世代的每穗小穗数平均值与  $F_1$  代差别不大，但个体间差异非常明显。自交子代的穗粒数及结实率随世代的增进而提高，从  $F_3$  代以后，二者趋于稳定，但不同个体之间的育性差异仍较大，这种差异随世代增进逐渐缩小。在回交后代中，随回交代数的增加每穗小穗数逐渐趋向于小麦亲本。与自交世代相比，回交代数的育性提高较快，单株间差异较小，至  $BC_2F_1$  结实率基本接近小麦亲本(表 3)。

另外，在4个自交分离世代 $F_2$ ~ $F_5$ 及两个回交世代 $BC_1F_1$ 和 $BC_1F_2$ 均出现了细胞学基本稳定，结实率基本正常，并具有大粒、抗白粉病和条锈病，籽粒外观品质好等优良性状的单株，其中 $F_2$ 、 $F_3$ 、 $BC_1F_1$ 及 $BC_1F_2$ 四个世代的变异类型最丰富，从中既可以选出具有某个优良性状的单株，也可以选出兼具多

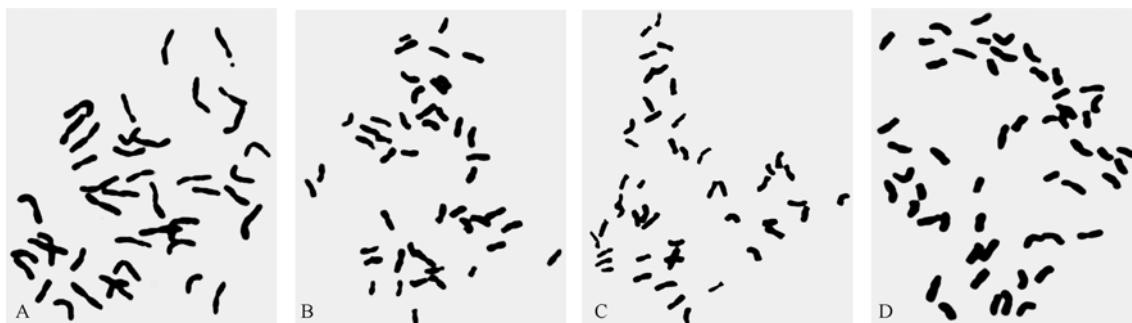


图 3 SDAU18 与烟农 15 杂种后代的根尖染色体

Fig. 3 Chromosomes of hybrid progenies between SDAU18 and Yannong 15 in root tip cells

A: F<sub>5</sub> 植株根尖细胞染色体, 2n = 42; B: BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> 植株根尖细胞染色体, 2n = 47; C: F<sub>2</sub> 植株根尖细胞染色体, 2n = 49;

#### D: E<sub>2</sub>植株根尖细胞染色体 $2n = 53$

A: chromosomes of root tip cells from F<sub>5</sub> plant, 2n = 42; B: chromosomes of root tip cells from BC<sub>1</sub>E<sub>1</sub> plant, 2n = 47.

C: chromosomes of root tip cells from F<sub>1</sub> plant,  $2n = 42$ ; D: chromosomes of root tip cells from F<sub>2</sub> plant,  $2n = 53$

表 2 SDAU18 与烟农 15 杂种世代中携带不同染色体数目的植株数  
Table 2 Plant numbers in SDAU18/Xannong 15 hybrid generations with different chromosome numbers

表3 不同杂种世代的农艺性状的分离  
Table 3 Segregation of agronomic traits in hybrid generations

世代 Generation	株数 No. of plants	株高 Plant height (cm)		穗长 Spike length (cm)		每穗小穗数 Spikelets per spike		穗粒数 Seeds per spike		结实率 Seed-setting rate (%)	
		平均值 Average	范围 Range	平均值 Average	范围 Range	平均值 Average	范围 Range	平均值 Average	范围 Range	平均值 Average	范围 Range
Yannong 15	5	73.9	71.5~77.5	9.1	8.2~9.6	21.2	20.0~22.5	58.3	49.0~83.0	94.3	90.0~98.8
SDAU18	5	94.2	89.0~98.0	14.1	12.6~14.9	14.9	14.5~15.5	26.1	14.5~34.5	58.1	39.7~74.2
F <sub>1</sub>	5	103.2	98.0~106.5	9.9	8.4~10.4	18.0	17.0~19.0	10.3	8.5~13.0	13.9	10.5~16.7
F <sub>2</sub>	40	106.4	45.2~133.0	9.9	5.7~14.5	17.6	11.0~22.0	24.6	0~60.0	48.6	0~90.5
F <sub>3</sub>	40	88.5	37.0~123.9	10.5	4.5~19.2	17.4	10.0~22.5	—	—	74.0	0~100.0
F <sub>4</sub>	40	114.2	63.5~134.2	10.5	6.5~13.0	19.6	14.5~23.0	40.2	19.5~73.5	73.5	41.3~94.3
F <sub>5</sub>	40	110.9	83.0~137.5	10.8	6.4~14.0	21.2	16.5~25.0	43.6	15.0~68.0	75.9	34.9~95.0
BC <sub>1</sub> F <sub>1</sub>	40	84.8	68.0~101.0	10.2	7.4~13.9	18.4	16.5~21.5	32.7	15.0~49.0	66.3	22.2~91.0
BC <sub>2</sub> F <sub>1</sub>	40	72.6	43.0~91.5	8.3	5.0~11.0	16.9	11.0~20.5	—	—	91.7	39.1~100.0
BC <sub>3</sub> F <sub>1</sub>	20	71.0	49.0~84.5	8.3	5.9~9.6	19.5	16.5~21.5	53.8	25.0~73.0	88.1	52.6~97.4

结实率(%)=外侧小花结实数/外侧小花数×100。“—”表示未调查。

Seed-setting rate is the percentage of number of seeds from outmost florets to total number of outmost florets. “—” denotes data not available.

个优良性状的单株。

### 3 讨论

SDAU18 是偏凸山羊草和柱穗山羊草的双二倍体，它兼具双亲对小麦白粉病和条锈病良好抗性等优良特点，在每穗小穗数、穗粒数、千粒重、穗粒重等性状方面优于其双亲，且与小麦具有较好的杂交亲和性，是用于转移偏凸山羊草和柱穗山羊草优良基因的桥梁材料。利用 SDAU18 与普通小麦品种烟农 15 杂交，其 F<sub>2</sub>、F<sub>3</sub>、F<sub>4</sub>、F<sub>5</sub>、BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub>、BC<sub>2</sub>F<sub>1</sub> 和 BC<sub>3</sub>F<sub>1</sub> 均出现广泛的性状变异，可分离出抗白粉病和条锈病、矮秆、大穗、大粒等变异类型，有的变异类型兼具双亲的优良特点，有的则为超亲变异型。经过多代的鉴定和选育，现已筛选出多种各具特点、性状稳定的材料。说明 SDAU18 作为偏凸山羊草和柱穗山羊草的基因源，在小麦遗传改良中具有重要利用价值。对不同杂种世代的育性和性状分离特点的调查发现，回交世代的育性明显高于相应的自交世代，且随回交次数的增加后代的主要性状较快趋向小麦轮回亲本。这表明一方面回交可较快提高杂种后代的育性水平，另一方面若回交次数过多，由于外源染色体较快丢失可能不利于遗传重组的发生，如在 BC<sub>3</sub>F<sub>1</sub> 中染色体数目为 42 的植株已达 92.0%。因此，从有利于提高遗传重组频率和材料选育的角度考虑，应适当控制回交次数，把自交与回交结合起来，二者交替进行，可能有利于遗传重组

体的形成。

细胞遗传学的分析结果初步明确了 SDAU18 和烟农 15 不同杂种世代染色体分离及构型特点，从而为通过杂交利用 SDAU18 进行小麦遗传改良提供了细胞遗传学依据。但在分析中发现，以柱穗山羊草 (DDCC) 和偏凸山羊草 (DDNN) 合成的双二倍体 SDAU18 的染色体组构成为 DDDDNCC，其 PMCs MI 的染色体构型理论上应为  $2n = 14II + 7IV$ ，但实际观察到的染色体构型却主要由二价体构成，四价体的频率较低。这表明偏凸山羊草和柱穗山羊草的 D 染色体组可能具有较大的遗传差异。利用 SDAU18 与普通小麦品种烟农 15 (AABBDD) 杂交，其杂种 F<sub>1</sub> 的染色体组构成为 ABNCDDD，其 PMCs MI 的染色体构型理论值应为  $2n = 49 = 28I + 7III$ ，而 F<sub>1</sub> 的实际染色体构型却主要由二价体和单价体组成，三价体和单价体的频率远低于理论值。这可能是由于分别来自普通小麦、偏凸山羊草和柱穗山羊草的 3 个 D 染色体组在进化过程中已发生了较大分化，难以形成三价体。另外，在单价体的状态下，具有部分同源关系的染色体之间可能发生联会，从而导致单价体频率降低和二价体频率的升高<sup>[21]</sup>，其原因有待进一步探讨。

### 4 结论

在 SDAU18 与烟农 15 的不同杂种世代，株高、穗长、每穗小穗数、穗粒数、抗病性和结实率等性

状变异类型丰富, 可选育出兼具或超越双亲性状的优良变异类型。随自交和以烟农15为轮回亲本回交世代的增加, 染色体数目逐渐减少, 至 $F_5$ 及 $BC_3F_1$ 染色体数目已趋近普通小麦的42条, 但回交比自交能导致后代染色体数目更快减少。在通过杂交将偏凸山羊草和柱穗山羊草遗传物质导入普通小麦中SDAU18具有重要利用价值。

## References

- [1] Xu N-Y(徐乃瑜). Plasmon differentiation in *Triticum* and *Aegilops*. *Hereditas* (遗传), 1987, 9(6): 28–32 (in Chinese)
- [2] Golovnina K A, Glushkov S A, Blinov A G, Mayorov V I, Adkison L R, Goncharov N P. Molecular phylogeny of the genus *Triticum* L. *Plant Syst Evol*, 2007, 264: 195–216
- [3] Ekiz H, Safi Kiral A, Akçin A, Simsek L. Cytoplasmic effects on quality traits of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 1998, 100: 189–196
- [4] El Bouhssini M, Benlhabib O, Nachit M M, Houari A, Bentika A, Nsarellah N, Lhaloui S. Identification in *Aegilops* species of resistant sources to Hessian fly (Diptera: Cecidomyiidae) in Morocco. *Genet Resour Crop Evol*, 1998, 45: 343–345
- [5] Zaharieva M, Dimov A, Stankova P, David J, Monneveux P. Morphological diversity and potential interest for wheat improvement of three *Aegilops* L. species from Bulgaria. *Genet Resour Evol*, 2003, 50: 507–517
- [6] Spetsov P, Plamenov D, Kiryakova V. Distribution and characterization of *Aegilops* and *Triticum* species from the Bulgarian Black Sea Coast. *Central Eur J Biol*, 2006, 1: 399–411
- [7] Zaharieva M, Prosperi J M, Monneveux P. Ecological distribution and species diversity of *Aegilops* L. genus in Bulgaria. *Biodiversity & Conserv*, 2004, 13: 2319–2337
- [8] Farooq S, Azam F. Co-existence of salt and drought tolerance in *Triticeae*. *Hereditas*, 2001, 135: 205–210
- [9] Landjeva S, Merakchijska-Nikolova M, Ganeva G. Copper toxicity tolerance in *Aegilops* and *Haynaldia* seedlings. *Biol Plant*, 2003, 46: 479–480
- [10] Shi F, Endo T R. Genetic induction of chromosomal rearrangements in barley chromosome 7H added to common wheat. *Chromosoma*, 2000, 109: 358–363
- [11] Zhang A M, Yu F T, Zhang F S. Alien cytoplasm effects on phytosiderophore release in two spring wheats (*Triticum aestivum* L.). *Genet Resour Crop Evol*, 2003, 50: 767–772
- [12] Wang Y-H(王玉海), Zhang L(张玲), Zhang G(张光), Hao Y-F(郝元峰), Zhang Z-W(张志雯), Si Y-J(司玉君), Wang H-G(王洪刚). Identification of *Aegilops ventricosa*-*Aegilops cylindrica* Amphiploid SDAU18. *J Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2006, 26(3): 18–21 (in Chinese with English abstract)
- [13] Liu S-B(刘树兵). Development of Wheat Near Isogenic Introgression Lines and Characterization of Progenies Derived from *Triticum aestivum* × *Ae. longissima*. The Post Doctoral Working Report of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2005, pp 31–33 (in Chinese with English abstract)
- [14] Wang H-G(王洪刚), Kong L-R(孔令让), Jiang L-J(姜丽君), Zhang D-S(张德水). Segregation of chromosomes and traits in selfing and backcross progenies of hybrid between octoploid *Tritelytrigia* and *Triticum aestivum*. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1996, 22(4): 508–513 (in Chinese with English abstract)
- [15] Kong L-R(孔令让). The study on the tendency of segregation of chromosome in the different hybridized generations between *Agrotriticum* and common wheat. *J Shandong Agric Univ* (山东农业大学学报), 1990, 21(4): 1–7 (in Chinese with English abstract)
- [16] Kong L-R(孔令让), Wang H-G(王洪刚), Zhao J-P(赵吉平), Jiang L-J(姜丽君). Cytogenetic studies of the offsprings of octoploid *Agrotriticum* × *T. aestivum* L. *Acta Genet Sin* (遗传学报), 1992, 19(5): 439–445 (in Chinese with English abstract)
- [17] Kong L-R(孔令让), Wang H-G(王洪刚), Zhao J-P(赵吉平), Jiang L-J(姜丽君). Cytogenetics of selfing offsprings between octoploid *Agrotriticum* and *T. aestivum* L. *J Shandong Agric Univ* (山东农业大学学报), 1992, 23(2): 142–148 (in Chinese with English abstract)
- [18] Kong L-R(孔令让), Dong Y-C(董玉琛). Studies on the cytogenetics of progenies between *Triticum aestivum* L. and amphidiploid from *Triticum durum*-*Ae. tauschii*. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1997, 23(4): 505–509 (in Chinese with English abstract)
- [19] Han F P, Liu B, Fedak G, Liu Z H. Genomic constitution and variation in five partial amphiploids of wheat-*Thinopyrum intermedium* as revealed by GISH, multicolor GISH and seed storage protein analysis. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 1070–1076
- [20] Li L-H(李立会), Li X-Q(李秀全). Describing Criteria for Germplasm Resources of Wheat (小麦种质资源描述规范和数据标准). Beijing: China Agriculture Press, 2006. pp 59–60 (in Chinese)
- [21] Carvalho A, Guedes-Pinto H, Martín A, Heslop-Harrison P. Genome discrimination and chromosome pairing in the *Hordeum chilense* × *Aegilops tauschii* amphiploid. *Euphytica*, 2005, 144: 85–89