

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2022.21017

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

周 阳^{1,*} 张宏军¹ 王晨阳² 李洪杰¹ 买春艳³ 杨 丽¹ 刘宏伟¹
于立强⁴ 于广军⁴ 刘秉华¹

¹ 中国农业科学院作物科学研究所 / 作物分子育种国家工程实验室, 北京 100081; ² 河南农业大学 / 国家小麦工程技术研究中心, 河南郑州 450002; ³ 新乡矮败小麦育种技术创新中心, 河南新乡 453700; ⁴ 石家庄市农林科学研究院赵县实验基地, 河北赵县 051530

摘 要: 矮败小麦是一个便利的杂交育种工具材料。我们在育种实践中不断对矮败小麦技术体系进行改进, 改进后的矮败小麦技术体系包括创制矮败小麦骨干亲本、围绕骨干亲本构建大规模有限回交育种群体、分子标记辅助选择、单倍体育种应用和异地加代技术几项主要内容。利用该技术体系, 以黄淮冬麦区高产抗赤霉病为主要育种目标进行了育种实践, 成功将抗赤霉病基因 *Fhb1* 快速导入黄淮冬麦区小麦品种遗传背景, 比常规育种方法提前 2~3 年育成了高产、中抗赤霉病、适宜黄淮冬麦区种植的小麦新品系, 显著提高了高产抗赤霉病育种效率。

关键词: 矮败小麦; 抗赤霉病育种; *Fhb1*; 分子标记

Application of dwarf-male-sterile wheat in breeding program for Fusarium head blight resistance in Southern Yellow-Huai Rivers Valley Winter Wheat Region

ZHOU Yang^{1,*}, ZHANG Hong-Jun¹, WANG Chen-Yang², LI Hong-Jie¹, MAI Chun-Yan³, YANG Li¹, LIU Hong-Wei¹, YU Li-Qiang⁴, YU Guang-Jun⁴, and LIU Bing-Hua¹

¹ Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences / National Engineering Research Center of Crop Molecular Breeding, Beijing 100081, China; ² Henan Agricultural University / National Wheat Engineering Research Center, Zhengzhou 450002, Henan, China; ³ Xinxiang Innovation Center for Breeding Technology of Dwarf-Male-Sterile Wheat, Xinxiang 453731, Henan, China; ⁴ Zhaoxian Experiment Station, Shijiazhuang Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Zhaoxian 051530, Hebei, China

Abstract: The dwarf-male-sterile (DMS) wheat has been used as a convenient cross breeding tool. We have upgraded DMS wheat breeding system, which included as follows: (1) development of a series of DMS wheat parental near-isogenic lines by backcrossing the DMS wheat with elite wheat parental varieties; (2) establishment of a large-scale backcrossing population by crossing the DMS wheat parental near-isogenic lines to the cultivars (lines) with the traits of interests in the breeding program; (3) application of marker-assisted selection for the major target genes; (4) induction of DMS double-haploid (DH) lines using maize pollen pollination; and (5) approach of shuttle breeding for off-season traits evaluation. By applying this system, we successfully introduced the Fusarium head blight (FHB) resistance gene *Fhb1* into the genetic background of elite wheat varieties in Yellow-Huai River Valley Winter Wheat Region of China. A number of high-yielding and FHB resistance wheat lines were developed with 2–3 years in advance comparing with conventional breeding method. This method significantly increased the breeding efficiency and has a great potential for wheat breeding program.

Keywords: dwarf-male-sterile wheat; Fusarium head blight; *Fhb1*; molecular breeding

本研究由国家重点研发计划项目(2016YFD0101802)和中国农业科学院创新工程项目资助。

This study was supported by the National Key Research and Development Program of China (2016YFD0101802) and the Agricultural Science and Technology Innovation Program of Chinese Academy of Agricultural Sciences.

* 通信作者(Corresponding author): 周阳, E-mail: zhouyang@caas.cn

Received (收稿日期): 2022-01-27; Accepted (接受日期): 2022-04-30; Published online (网络出版日期): 2022-05-07.

URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20220507.0958.002.html>

小麦赤霉病是由镰孢菌属(*Fusarium* spp.)引起的一种世界性真菌病害,主要危害麦穗和籽粒,不仅造成产量损失,而且由赤霉病菌引起的真菌毒素严重危害人畜健康^[1-4]。由于受气候变暖以及秸秆还田、免耕栽培等耕作制度改变的影响,我国小麦赤霉病发生区域由长江中下游冬麦区迅速向黄淮冬麦区扩展,已上升为黄淮冬麦区的主要病害^[3-6]。由于历史上黄淮冬麦区多数育种家没有把抗赤霉病作为主要育种目标,因此目前生产上推广的大多数品种都高感赤霉病,也缺乏抗赤霉病育种材料。长江中下游冬麦区小麦抗赤霉病育种历史长,育种成效显著,生产上种植的小麦品种对赤霉病都有一定的抗性,也不乏优异的抗赤霉病育种材料^[7]。但长江中下游冬麦区和黄淮冬麦区属于不同的小麦生态区,2个麦区小麦品种的生态类型差异很大。长江中下游冬麦区抗赤霉病品种不适宜在黄淮冬麦区种植,而且通过两个生态区间品种杂交来培育适宜黄淮冬麦区种植品种的难度也很大,育种周期长^[8]。另一个制约黄淮冬麦区抗赤霉病育种的因素是该麦区多数地区不具备赤霉病年际间稳定发病的环境条件,在不发病或发病轻的年份很难在育种圃对育种材料进行抗赤霉病表型选择^[4]。

长江中下游冬麦区小麦抗赤霉病育种传统做法是通过赤霉病中抗、中感或感病品种间杂交,累加不同的微效抗赤霉病基因,利用后代赤霉病抗性超亲遗传的特点,配合年际间稳定发病条件下的高强度抗病性选择,培育出一批丰产性好、中抗赤霉病品种^[7,9-10]。但传统的育种方法难于在短期内解决黄淮冬麦区小麦品种高感赤霉病的问题。小麦赤霉病抗性由多基因控制,报道较多的主效基因是位于3BS、6BS、4B和5AS染色体的*Fhb1*、*Fhb2*、*Fhb4*和*Fhb5*,其中,*Fhb1*基因是世界范围内应用最广泛的抗赤霉病基因^[11-16]。美国和加拿大育成了一批携带*Fhb1*基因的抗赤霉病品种^[17],江苏省育成的部分抗赤霉病品种携带该基因^[16,18-21]。*Fhb1*的克隆及其功能标记开发为该基因的分子标记辅助选择育种提供了极大便利^[22-24]。因此,我们设想黄淮冬麦区抗赤霉病育种采取循序渐进分两步走的育种策略^[6]。第一步通过回交育种和分子标记辅助选择技术,把*Fhb1*基因快速导入黄淮麦区品种,把原来对赤霉病

高感的品种改造成对赤霉病中抗或中感的品种(系),结合药剂防治,降低赤霉病对该麦区小麦生产的危害,即先解决生产上的“燃眉之急”。第二步进行多个抗赤霉病基因/QTL的聚合,进一步提高品种对赤霉病的抗性水平,解决黄淮麦区小麦抗赤霉病育种的“长远大计”。

“矮败小麦”顾名思义就是矮秆雄花败育的小麦。矮败小麦携带显性太谷核不育基因(*Ms2*)和显性矮秆基因(*Rht-D1c*),两个基因都位于4D染色体短臂上,表现为紧密连锁关系^[25]。用正常可育的小麦品种给矮败小麦授粉,后代群体中总是分离出50%的矮秆株,表现雄性不育,50%的非矮秆株,表现正常可育,由于群体中的矮秆株均表现为雄性败育,所以命名为“矮败小麦”。从矮败小麦群体中选择优良可育株用于纯系品种培育,选择优良雄性不育株作为母本继续进行杂交改良^[26-30]。由于雄性不育株省去了人工去雄程序,而且矮秆性状可作为雄性不育性状的标记性状,矮秆不育株与正常株高的可育株易于区别,简化了可育株和不育株的人工鉴定和标记程序,因此,矮败小麦是一个便利的杂交育种工具材料。根据矮败小麦的特点,刘秉华等^[26]建立了以多亲本组群、表型轮回选择为主要特点的矮败小麦育种技术。为了更好地利用矮败小麦开展育种工作,我们对矮败小麦育种技术进行了改进。改进后的矮败小麦技术体系首先通过创制系列矮败小麦骨干亲本,围绕骨干亲本构建大规模有限回交群体,结合分子标记辅助选择、单倍体育种技术和异地加代种植,提高选择效率,加快育种进程。应用该技术体系快速把抗赤霉病基因*Fhb1*导入黄淮冬麦区小麦品种遗传背景,比常规育种方法提前2~3年育成了高产、中抗赤霉病、适宜黄淮冬麦区种植的小麦新品系。

图1是矮败小麦在黄淮冬麦区南片抗赤霉病育种中应用的技术路线示意图。该图展示了利用黄淮冬麦区南片骨干亲本(品种)周麦16创制矮败小麦近等基因系并开展抗赤霉病育种的技术路线,主要包括周麦16的矮败小麦近等基因系(矮败周麦16)创制、抗原材料和轮回亲本的选择、构建大规模回交育种群体、分子标记辅助选择、抗病性表型鉴定和农艺性状评价、异地加代种植和单倍体育种技术的应用。

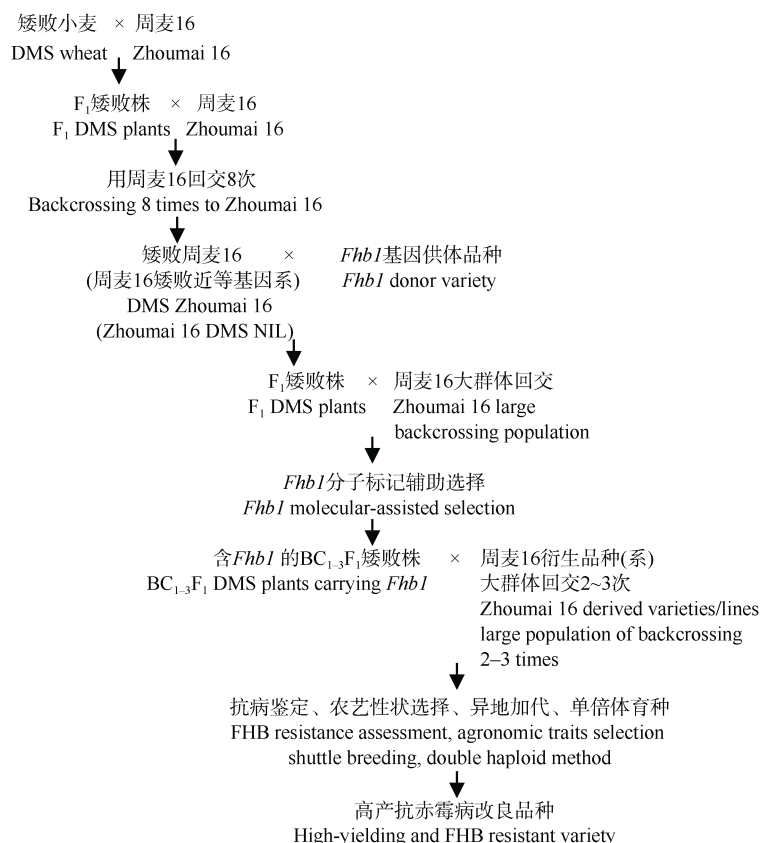


图 1 矮败小麦在黄淮冬麦区南片抗赤霉病育种中应用的技术体系

Fig. 1 Application of DMS wheat in breeding for Fusarium head blight resistance in Southern Yellow-Huai Rivers Valley Winter Wheat Region

DMS: 矮败小麦; NIL: 近等基因系; FHB: 赤霉病。

DMS: dwarf-male-sterile wheat; NIL: near isogenic line; FHB: Fusarium head blight.

1 材料与方法

1.1 骨干亲本矮败小麦近等基因系创制

矮败小麦是一个便利的杂交育种工具, 但利用矮败小麦能否育出好品种, 与其他育种方法一样, 首先取决于是否拥有优良亲本。因此, 在利用矮败小麦进行杂交育种时, 通常需把矮败小麦培育成优良亲本, 或者说把已有的优良亲本转育成矮败小麦。2005 年以来, 我们通过连续回交的办法, 把不同生态区小麦骨干亲本转育成了矮败小麦, 其中, 矮败周麦 16 在开展黄淮冬麦区抗赤霉病育种中发挥了重要作用^[6]。周麦 16 是黄淮冬麦区南片的小麦骨干亲本和主栽品种^[31-32]。矮败周麦 16 即具有矮败小麦特点的周麦 16, 或者说是周麦 16 的矮败小麦近等基因系。矮败周麦 16 除具有矮败小麦的矮秆基因 *Rht-D1c* 和雄性不育基因 *Ms2* 外, 其他性状和周麦 16 高度近似。因此, 当我们需要用周麦 16 作亲本时, 可以利用矮败周麦 16 中的矮秆不育株代替正常可育的周麦 16 作为母本。由于矮败周麦 16 不需要人

工去雄, 可以非常方便地配制大量的杂交组合, 或根据育种需要创建大规模的复交或回交分离群体, 提高杂交育种效率。

1.2 抗源材料的选择

我们在选择赤霉病抗源材料时确定了 2 个入选标准, 一是抗源材料对赤霉病抗性达到中抗以上, 二是这些抗源材料具有已知抗赤霉病基因, 可以进行分子标记辅助选择, 用于解决黄淮冬麦区抗赤霉病育种缺乏年际间稳定的田间抗病表型选择条件的问题。根据这两个标准, 我们选择了来自长江中下游冬麦区对赤霉病抗性达到中抗以上、且具有 *Fhb1* 基因的品种(系)苏麦 3 号、宁麦 9 号、宁麦 13、建阳 84-1、建阳 84-2 和建阳 798-2 作为开展黄淮冬麦区抗赤霉病育种的抗源亲本^[6]。

1.3 轮回亲本的选择

由于采用的抗赤霉病亲本均来自长江中下游冬麦区, 与黄淮冬麦区品种生态类型差异大, 很难通过简单的一次性杂交培育出适宜黄淮冬麦区种植的

品种。因此,我们采取了以黄淮冬麦区骨干亲本作为轮回亲本的有限回交方式。在选择轮回亲本时考虑了两个因素,一个是轮回亲本的遗传力强,回交后代能够较快地恢复轮回亲本的农艺性状;二是轮回亲本不只局限于 1 个亲本,而是采用与轮回亲本亲缘关系相近、形态类型相似、但丰产性更好的衍生品种作为下一轮回交亲本。以抗赤霉病品系轮选 20 的选育为例,其杂交组合是矮败周麦 16/苏麦 3 号或生选 6 号//周麦 16/3/轮选 136/4/12BW56-76-4。其中,周麦 16 是黄淮冬麦区南片应用最多的骨干亲本之一,矮秆,丰产性好,性状遗传力强^[31-32]。利用矮败周麦 16 作为受体品种与 *Fhb1* 供体亲本杂交,并进行第一轮回交,其目的是使回交后代尽快恢复到黄淮冬麦区品种生态类型。但只用周麦 16 作为轮回亲本,又可能造成育成品种产量水平难于超越周麦 16。因此,在第二轮回交时我们采用周麦 16 的衍生品系轮选 136 作为轮回亲本。轮选 136 是我们创造的育种中间材料,其亲本组合是郑麦 9023/周麦 16*2,基本性状倾向于周麦 16,但产量水平比周麦 16 有显著提高。第三轮回交时我们又用了轮选 136 的衍生品系 12BW56-76-4 作为轮回亲本。12BW56-76-4 的组合是扬麦 12/矮抗 58*2//轮选 136。12BW56-76-4 的基本特征和轮选 136 相似,株高比轮选 136 矮 10 cm 以上,用它作为轮回亲本,后代更容易选出适宜于黄淮冬麦区种植的半矮秆品种。采取这种回交方式的目的是既要做到回交后代产量水平较生产上现有的品种有所提高,又避免了由于频繁变换轮回亲本而导致的杂种后代分离过大、轮回亲本性状恢复困难或性状稳定慢、育种周期长的问题,实现了回交后代对赤霉病抗性和丰产性的同步提高。

1.4 回交群体规模的确定

来自长江中下游冬麦区的小麦品种多数是春性较强、抗寒性较弱、植株偏高、株型较松散、单位面积穗数较少、红粒的品种,而适宜黄淮冬麦区种植的品种类型则是半冬性、抗寒性较强、矮秆、株型紧凑、单位面积穗数较多、白粒的品种。春性、高秆和红粒性状表现为显性遗传,而且红粒性状通常由 3 对基因控制。因此,利用长江中下游冬麦区品种与黄淮冬麦区品种杂交时,需要扩大后代分离群体才有可能快速有效地选育出适宜黄淮冬麦区种植的品种类型。

我们利用多态性好的 46 个核心 SSR 标记对回交一代的杂种二代(BC_1F_2)群体进行轮回亲本遗传背

景分析,发现轮回亲本遗传背景恢复率的平均值为 0.762,与理论值 0.75 接近,其中,48.1%的个体轮回亲本遗传背景恢复率在 0.70 到 0.80 之间,32.3%的个体轮回亲本遗传背景恢复率在 0.80 以上,甚至有 1.7%的个体轮回亲本遗传背景恢复率大于 0.90^[33]。因此,就加快回交育种速度而言,扩大回交群体,在有限回交群体中选择既具有目的基因,同时又具有较高的轮回亲本遗传背景恢复率的个体是可行的。换句话说,通过扩大回交分离群体的办法,在较少回交次数的后代中就可以选出具有较高轮回亲本遗传背景恢复率的个体,从而达到减少回交次数,缩短回交育种周期的目的。

由于我们利用了矮败周麦 16 作为 *Fhb1* 基因最初的受体亲本,每轮回交都在矮秆雄性不育株上进行杂交,省去了繁琐的人工去雄程序,为创建大规模的回交育种群体提供了便利,使得在大群体的有限回交世代里较早地选择到既携带 *Fhb1*、又恢复到轮回亲本基本农艺性状的优良单株。我们创制的抗赤霉病 BC_3F_1 回交群体约为 78,000 株,如果采用人工去雄杂交的方法,很难实现这么大规模的回交育种群体。

1.5 分子标记辅助选择

2016 年美国 Kansas State University 的柏贵华博士团队克隆了 *Fhb1* 基因,同年我们获得了他们提供的该基因的 STS 和 KASP 标记,解决了长期困扰我们的 *Fhb1* 连锁标记检测效果不稳定的问题,实现了对抗赤霉病育种回交群体 *Fhb1* 基因的大规模“工厂化”检测,保证了每次回交和后代选择都在携带 *Fhb1* 的单株上进行^[22-23]。

2 结果与分析

2.1 抗病性鉴定

连续对回交后代材料进行多环境下的赤霉病抗性鉴定。

2017 年在南京对 *Fhb1* 基因 6 个不同供体的回交群体 BC_1F_1 进行赤霉病菌单花滴注接种鉴定,同时在福建建阳进行田间病圃自然鉴定,结果表明携带 *Fhb1* 基因单株的病小穗数和病情指数平均值分别为 6.3 和 68.5,比不携带 *Fhb1* 基因的单株分别减少 39.7% ($P < 0.01$)和 5.5%;比高感赤霉病对照品种周麦 16 分别减少 56.3% ($P < 0.01$)和 29.6% ($P < 0.01$);比中感赤霉病对照品种淮麦 20 分别高 1.6% 和低 0.1%,差异不显著^[6]。

2018 年在福建建阳对回交群体 BC_2F_2 进行田间病圃自然鉴定, 携带 *Fhb1* 基因单株的平均病小穗数和平均严重度分别为 5.9 和 25.7%, 比不携带 *Fhb1* 基因的单株分别减少 15.7% ($P < 0.05$) 和 14.3% ($P < 0.05$)。其中, 在轮选 136 作为轮回亲本的 BC_2F_2 群体中, 赤霉病抗性优于淮麦 20 和轮选 136 的单株分别占 53%~73% 和 69%~86%。在轮选 13 作为轮回亲本的 BC_2F_2 群体中, 赤霉病抗性优于淮麦 20 和轮选 13 的单株分别占 45%~52% 和 97%~100%^[8]。

2019 年对来自轮选 136 背景下携带 *Fhb1* 基因的 161 个 BC_2F_3 株系分别在福建建阳进行田间病圃自然鉴定、在河南新乡和北京进行单花滴注接种鉴定, BC_2F_3 株系平均病小穗数在 3 个环境下比高感赤霉病对照品种周麦 16 分别减少 30.2% ($P < 0.05$)、67.0% ($P < 0.05$) 和 76.2% ($P < 0.05$); 比中感赤霉病对照品种淮麦 20 分别减少 3.1%、18.9% 和 21.1%, 差异不显著。 BC_2F_3 株系平均严重度在 3 个环境下比周麦 16 分别降低 15.9% ($P < 0.05$)、52.3% ($P < 0.05$) 和 63.8% ($P < 0.05$); 比淮麦 20 分别降低 7.3%、16.1% 和 28.8%, 差异不显著^[34-35]。

2020 年继续在新乡对来自上年度中选的 122 个 BC_2F_4 品系进行赤霉病单花滴注接种鉴定, 其中赤霉病抗性优于淮麦 20 的 93 个品系平均病小穗数为 5.5, 平均严重度为 26.2%, 分别比淮麦 20 减少 33.7% ($P < 0.05$) 和 37.2% ($P < 0.05$); 比中抗赤霉病对照品种扬麦 158 增加 3.8% 和 9.2%, 差异不显著^[34-35]。

多年多点抗病表型鉴定结果表明基于 *Fhb1* 的赤霉病抗性选择是有效的。

2.2 农艺性状评价

在 2 个品种(系)轮选 136 和轮选 13 背景下研究了 *Fhb1* 基因对株高、单株穗数、穗长、小穗数、不育小穗数、穗粒重、穗粒数 7 个主要农艺性状的影响^[36]。2017 年, 在轮选 136 遗传背景下, 调查了 589 个 BC_2F_1 单株, 含有 *Fhb1* 杂合位点的单株株高比不含 *Fhb1* 的单株株高平均高 1.9 cm, 其他农艺性状在 2 种基因型间没有显著差异。在轮选 13 遗传背景下, 调查了 757 个 BC_2F_1 单株, 含有 *Fhb1* 杂合位点的单株每穗小穗数比不含 *Fhb1* 单株每穗小穗数增加 0.3, 其他农艺性状在两种基因型间没有显著差异(表 1)^[36]。2018 年, 在轮选 136 和轮选 13 遗传背景下, 分别调查了 1000 株和 1418 株 BC_2F_2 单株, 携带纯合 *Fhb1* 和不携带 *Fhb1* 两种基因型在所有考

察的农艺性状上均没有显著差异(表 1)^[36]。从 2 年试验整体情况看, *Fhb1* 对农艺性状没有显著影响, 表明该基因可以有效地应用于黄淮麦区高产抗赤霉病小麦新品种培育。

2.3 异地加代和单倍体育种

为加快育种速度, 在进行常规育种的同时, 我们对表现优异的 2 个回交转育组合(矮败周麦 16/苏麦 3 号//周麦 16/3/轮选 136/4/12BW56-76-4)和(矮败周麦 16/生选 6 号//周麦 16/3/轮选 136/4/12BW56-76-4) BC_3F_1 世代的可育株进行了异地加代种植和单倍体诱导。2018 年 3 月从河南新乡移苗, 移栽到云南昆明, 抽穗后用玉米花粉授粉, 然后进行幼胚培养和单倍体苗秋水仙素处理, 共获得 743 株加倍单倍体, 其中, 209 株的种子于 2019 年 3 月 4 日在北京春播, 利用北京春季低温可以保证半冬性材料自然通过春化, 同时进行 *Fhb1* 基因分子标记检测和赤霉病人工单花滴注接种鉴定, 收获种子同年在河南新乡秋播, 进行农艺性状评价并继续进行抗赤霉病接种鉴定, 部分株系同时进行抗赤霉病多点鉴定。2020 年育成第一批抗赤霉病、农艺性状表现优异的新品系。通过三地(河南新乡、云南昆明和北京)异地种植与单倍体育种相结合的方法, 从 BC_3F_1 世代单株到获得稳定品系并进入区域试验只用了 3 年时间。另外, 从田间表现看, 通过单倍体育种方法获得的后代, 类型更丰富, 可能和基因纯合情况下各种由隐性基因控制的性状更容易被观察到有关。

2.4 育成抗赤霉病新品系

利用上述育种技术体系育成的轮选 20 参加了 2020—2021 年度河南省小麦抗赤霉病组区域试验, 平均产量 6.77 t hm^{-2} , 比高产对照品种百农 207 增产 4.6%, 增产显著, 14 个试验点, 10 点增产, 其中在发病较重的河南省南部南阳市、信阳市的 4 个试点全部增产(河南省小麦抗赤霉病组区域试验数据)。轮选 20 株高 82 cm, 比百农 207 略矮, 生育期略短, 每平方米穗数、每穗粒数、千粒重分别为 522 穗、34.6 粒和 49.8 g, 增产的主要原因是千粒重较对照品种有较大幅度提高。经河南省农业科学院植物保护研究所鉴定, 轮选 20 对赤霉病抗性达到中抗水平。该品系被推荐续试并同步进行生产试验。轮选 20 的育成说明按照既定技术路线可以实现第一步育种目标, 同时, 该品系也可作为实现第二步育种目标的中间亲本材料。

表 1 2 个(轮选 136 和轮选 13)背景下 *Fhb1* 不同基因型间主要农艺性状比较

Table 1 Comparison of agronomic traits between different *Fhb1* genotypes in Lunxuan 136 and Lunxuan 13 genetic backgrounds

年份 Year	基因型 Genotype	株高 Plant height (cm)	单株穗数 Spike number per plant	穗长 Spike length (cm)	每穗小穗数 Spikelet number per spike	不育小穗数 Sterile spikelet per spike	单穗粒重 Kernel weight per spike (g)	每穗粒数 Kernel number per spike	千粒重 1000-kernel weight (g)
2017	轮选 136 背景 Lunxuan 136 background								
	<i>Fhb1</i> -H	77.2 a	24.1 a	10.6 a	22.1 a	1.5 a	2.8a	49.1 a	56.9 a
	<i>Fhb1</i> -S	75.3 b	24.1 a	10.7 a	22.3 a	1.5 a	2.8 a	50.1 a	56.7 a
	轮选 13 背景 Lunxuan 13 background								
	<i>Fhb1</i> -H	76.5 a	22.9 a	9.7 a	22.8 a	1.4 a	2.9 a	55.0 a	53.3 a
	<i>Fhb1</i> -S	77.2 a	22.6 a	9.8 a	23.1 b	1.4 a	2.9 a	54.8 a	53.0 a
2018	轮选 136 背景 Lunxuan 136 background								
	<i>Fhb1</i> -H	63.4 b	9.7 a	7.8 a	19.3 a	1.3 a	2.1 a	40.5 a	40.5 a
	<i>Fhb1</i> -R	63.7 ab	9.4 ab	7.7 a	19.4 a	1.3 a	2.0 a	39.3 a	39.3 a
	<i>Fhb1</i> -S	64.4 a	9.2 b	7.8 a	19.6 a	1.2 a	2.1 a	40.0 a	40.0 a
	轮选 13 背景 Lunxuan 13 background								
	<i>Fhb1</i> -H	62.4 a	9.0 a	7.5 a	20.3 a	1.0 a	2.2 a	46.6 a	46.6 a
	<i>Fhb1</i> -R	62.9 a	9.2 a	7.5 a	20.4 a	1.0 a	2.2 a	47.4 a	46.3 a
	<i>Fhb1</i> -S	62.4 a	9.1 a	7.5 a	20.5 a	1.0 a	2.2 a	47.6 a	46.9 a

同列数字后不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。*Fhb1*-H: *Fhb1* 杂合基因型; *Fhb1*-R: *Fhb1* 抗病基因型; *Fhb1*-S: *Fhb1* 感病基因型。
Values followed by different letters within the same column are significantly different at $P < 0.05$. *Fhb1*-H: *Fhb1* heterozygosity genotype; *Fhb1*-R: *Fhb1* resistance genotype; *Fhb1*-S: *Fhb1* susceptibility genotype.

3 矮败小麦育种技术体系的应用前景

本文介绍的矮败小麦育种技术体系及其在大群体回交育种中的应用只涉及对赤霉病抗性一个性状的改良。在今后小麦育种中多基因聚合、多个性状综合改良方面,矮败小麦将发挥更大的作用。我们的设想是利用拟改良品种的矮败小麦近等基因系作为轮回亲本,与若干个具有目标基因的供体亲本杂交和大群体回交,结合目标基因的分子标记辅助选择,创制具有不同目标基因的矮败小麦近等基因系并构建矮败小麦轮回选择群体,通过轮回选择技术实现多个目标基因在优良遗传背景下的聚合,培育综合性状优良的突破性新品种。

利用矮败小麦开展小麦育种,需要不断地培育优异矮败小麦亲本。因为矮败小麦亲本的培育需要时间,所以亲本的培育要有前瞻性,一旦有优异新品种(系)出现,就及时把这些新品种(系)转育成矮败小麦,做到新的矮败小麦材料综合性状水平随着新品种水平的提高而“水涨船高”,避免出现矮败小麦材料的转育落后于优良品种培育的现象。另外,对于一些抗源、矮源、优质源的转育而言,一旦转育成矮败小麦以后,可以长期利用。我们曾倡导组织全国不同小麦生态区合作开展矮败小麦骨干亲本转

育工作,围绕各生态区骨干亲本建立符合所在生态区育种目标的矮败小麦轮回选择育种群体;开展不同生态区间矮败小麦亲本交流,推动矮败小麦在全国小麦育种中更加广泛和高效的应用。

矮败小麦的优势主要体现在各种复合杂交、创制大规模的分离群体和轮回选择育种上。经过多轮杂交后,矮败小麦群体遗传基础丰富,但后代分离时间长,性状稳定较慢。将矮败小麦育种群体与单倍体育种技术相结合,一次性获得大量基因型纯合的优良个体,可以大幅度提高育种效率。

随着越来越多的小麦重要性状基因/QTL 的定位、克隆、功能标记或紧密连锁分子标记的建立以及遗传和分子调控网络的解析,未来的小麦育种将会进入精准分子设计时代,我们也将致力于将矮败小麦技术与分子设计技术不断融合、发展和创新,更好地服务于小麦育种。

致谢:本研究使用的 *Fhb1* 分子标记由美国 Kansas State University 的柏贵华博士和中国农业大学的宿振起博士提供,南京的赤霉病鉴定由江苏省农业科学院的张旭博士完成,南平市农业科学研究所的邓云和苏研为建阳点的赤霉病鉴定提供了帮助,双单倍体的培育由云南省农业科学院粮食作物研究所杨木军博士和顾坚研究员完成,中国科学院遗传与发

育生物学研究所刘志勇博士为本文提出了有重要价值的建议, 在此一并表示感谢。

References

- [1] Gromadzka K, Waskiewicz A, Chelkowski J, Golinski P. Zearalenone and its metabolites: occurrence, detection, toxicity and guidelines. *World Mycotoxin J*, 2008, 1: 209–220.
- [2] Zinedine E A, Soriano J M, Moito J C, Manes J. Review on the toxicity, occurrence, metabolism, detoxification, regulations and intake of zearalenone: an oestrogenic mycotoxin. *Food Chem Toxicol*, 2007, 45: 1–18.
- [3] 商鸿生, 王树权, 井金学. 关中灌区小麦赤霉病流行因素分析. *中国农业科学*, 1987, 20(5): 71–75.
Shang H S, Wang S Q, Jing J X. Analysis of factors in epidemic of Fusarium head blight in Guanzhong irrigated area. *Sci Agric Sin*, 1987, 20(5): 71–75 (in Chinese).
- [4] 赵圣菊, 姚彩文, 霍治国. 我国赤霉病地域分布的气候分区. *中国农业科学*, 1991, 24(1): 60–66.
Zhao S J, Yao C W, Huo Z G. Climatic classification of Fusarium head blight epidemic region in China. *Sci Agric Sin*, 1991, 24(1): 60–66 (in Chinese).
- [5] Lu W Z, Chen P D. Research Progress of Wheat Scab in China. In: Proceedings of the 4th International Symposium on Fusarium head blight (C), Nanjing, China, 2012.
- [6] 张宏军, 宿振起, 柏贵华, 张旭, 马鸿翔, 李腾, 邓云, 买春艳, 于立强, 刘宏伟, 杨丽, 李洪杰, 周阳. 利用 *Fhb1* 基因功能标记选择提高黄淮冬麦区小麦品种对赤霉病的抗性. *作物学报*, 2018, 44: 505–511.
Zhang H J, Su Z Q, Bai G H, Zhang X, Ma H X, Li T, Deng Y, Mai C Y, Yu L Q, Liu H W, Yang L, Li H J, Zhou Y. Improvement of resistance of wheat cultivars to Fusarium head blight in the Yellow-Huai Rivers Valley Winter Wheat Zone with functional marker selection of *Fhb1* gene. *Acta Agron Sin*, 2018, 44: 505–511 (in Chinese with English abstract).
- [7] 程顺和, 张勇, 别同德, 高德荣, 张伯桥. 中国小麦赤霉病的危害及抗性遗传改良. *江苏农业学报*, 2012, 28: 938–942.
Cheng S H, Zhang Y, Bie T D, Gao D R, Zhang B Q. Damage of wheat Fusarium head blight epidemics and genetic improvement of wheat for scab resistance in China. *J Jiangsu Agric Sci*, 2012, 28: 938–942 (in Chinese with English abstract).
- [8] Li T, Zhang H J, Huang Y W, Su Z Q, Deng Y, Liu H W, Mai C Y, Yu G J, Li H L, Yu L Q, Zhu T Q, Yang L, Li H J, Zhou Y. Effects of the *Fhb1* gene on Fusarium head blight resistance and agronomic traits of winter wheat. *Crop J*, 2019, 7: 799–808.
- [9] 刘宗镇, 汪志远, 赵文俊, 黄德崇, 黄晓敏, 孙锡娟. 我国改良小麦品种抗赤霉病的来源与抗赤霉病性改良中的问题. *中国农业科学*, 1992, 25(4): 47–52.
Liu Z Z, Wang Z Y, Zhao W J, Huang D C, Huang X M, Sun X J. Sources of scab resistance in improved wheat varieties and problems in breeding for scab resistance in China. *Sci Agric Sin*, 1992, 25(4): 47–52 (in Chinese).
- [10] 刘思衡, 巫升鑫, 李始明, 方毅敏, 许文真. 小麦抗赤霉病性超亲选育研究. *中国农业科学*, 1998, 31(1): 40–45.
Liu S H, Wu S X, Li S M, Fang Y M, Xu W Z. Research on the breeding for transgressive inheritance of resistance to Fusarium head blight. *Sci Agric Sin*, 1998, 31(1): 40–45 (in Chinese).
- [11] Cuthbert P A, Somers D J, Thomas J, Cloutier S, Brulé-Babel A. Fine mapping *Fhb1*, a major gene controlling Fusarium head blight resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 1465–1472.
- [12] Cuthbert P A, Somers D J, Brulé-Babel A. Mapping of *Fhb2* on chromosome 6BS: a gene controlling Fusarium head blight field resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2007, 114: 429–437.
- [13] Xue S L, Li G Q, Jia H Y, Xu F, Lin F, Tang M Z, Wang Y, An X, Xu H B, Zhang L X, Kong Z X, Ma Z Q. Fine mapping *Fhb4*, a major QTL conditioning resistance to Fusarium infection in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2010, 121: 147–156.
- [14] Xue S L, Xu F, Tang M Z, Zhou Y, Li G Q, An X, Lin F, Xu H B, Jia H Y, Zhang L X, Kong Z X, Ma Z Q. Precise mapping *Fhb5*, a major QTL conditioning resistance to Fusarium infection in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2011, 123: 1055–1063.
- [15] Buerstmayr M, Steiner B, Buerstmayr H. Breeding for Fusarium head blight resistance in wheat—progress and challenges. *Plant Breed*, 2020, 139: 429–454.
- [16] 马鸿翔, 王永刚, 高玉娇, 何漪, 姜朋, 吴磊, 张旭. 小麦抗赤霉病育种回顾与展望. *中国农业科学*, 2022, 55: 837–855.
Ma H X, Wang Y G, Gao Y J, He Y, Jiang P, Wu L, Zhang X. Review and prospect on the breeding for the resistance to Fusarium. *Sci Agric Sin*, 2022, 55: 837–855 (in Chinese with English abstract).
- [17] Zhu Z W, Hao Y F, Mergoum M, Bai G H, Humphreys G, Cloutier S, Xia X C, He Z H. Wheat breeding for resistance to Fusarium head blight in the global north: China, USA and Canada. *Crop J*, 2019, 7: 730–738.
- [18] 吕国锋, 别同德, 王慧, 赵仁慧, 范金平, 张伯桥, 吴素兰, 王玲, 汪尊杰, 高德荣. 长江下游麦区新育成品种(系) 3 种主要病害的抗性鉴定及抗病基因/QTL 的分子检测. *作物学报*, 2021, 47: 2335–2347.
Lyu G F, Bie T D, Wang H, Zhao R H, Fan J P, Zhang B Q, Wu S L, Wang L, Wang Z J, Gao D R. Evaluation and molecular detection of three major diseases resistance of new bread wheat varieties (lines) from the lower reaches of the Yangtze River. *Acta Agron Sin*, 2021, 47: 2335–2347 (in Chinese with English abstract).
- [19] 朱展望, 徐登安, 程顺和, 高春保, 夏先春, 郝元峰, 何中虎. 中国小麦品种抗赤霉病基因 *Fhb1* 的鉴定与溯源. *作物学报*, 2018, 44: 473–482.
Zhu Z W, Xu D A, Cheng S H, Gao C B, Xia X C, Hao Y F, He Z H. Characterization of fusarium head blight resistance gene *Fhb1* and its putative ancestor in Chinese wheat germplasm. *Acta Agron Sin*, 2018, 44: 473–482 (in Chinese with English abstract).
- [20] 姜朋, 陈小霖, 张平平, 张鹏, 姚金保, 马鸿翔. 宁麦 9 号对其衍生品种的遗传贡献. *作物学报*, 2014, 40: 830–837.
Jiang P, Chen X L, Zhang P P, Zhang P, Yao J B, Ma H X. Genetic contribution of wheat variety Ningmai 9 to its derivatives. *Acta Agron Sin*, 2014, 40: 830–837 (in Chinese with English abstract).

- [21] 胡文静, 张春梅, 吴迪, 陆成彬, 董亚超, 程晓明, 张勇, 高德荣. 长江中下游小麦抗赤霉病品种的筛选与部分农艺性状分析. *中国农业科学*, 2020, 53: 4313–4321.
Hu W J, Zhang C M, Wu D, Lu C B, Dong Y C, Cheng X M, Zhang Y, Gao D R. Screening for resistance to fusarium head blight and agronomic traits of wheat germplasms from Yangtze River region. *Sci Agric Sin*, 2020, 53: 4313–4321 (in Chinese with English abstract).
- [22] Su Z Q, Bernardo A, Tian B, Chen H, Wang S, Ma H X, Cai S B, Liu D T, Zhang D D, Tao L, Trick H, Amand P S, Yu J M, Zhang Z Y, Bai G H. A deletion mutation in *TaHRC* confers *Fhb1* resistance to Fusarium head blight in wheat. *Nat Genet*, 2019, 51: 1099–1105.
- [23] Su Z Q, Jin S J, Zhang D D, Bai G H. Development and validation of diagnostic markers for *Fhb1* region, a major QTL for Fusarium head blight resistance in wheat. *Theor Appl Genet*, 2018, 131: 2371–2380.
- [24] Li G Q, Zhou J Y, Jia H Y, Gao Z X, Fan M, Luo Y J, Zhao P T, Xue S L, Li N, Yuan Y, Ma S W, Kong Z X, Jia L, An X, Jiang G, Liu W X, Cao W J, Zhang R R, Fan J C, Xu X W, Liu Y F, Kong Q Q, Zheng S H, Wang Y, Qin B, Cao S Y, Ding Y X, Shi J X, Yan H S, Wang X, Ran C F, Ma Z Q. Mutation of a histidine-rich calcium-binding protein gene in wheat confers resistance to Fusarium head blight. *Nat Genet*, 2019, 51: 1106–1112.
- [25] 刘秉华, 杨丽, 王山荭. 矮败小麦的遗传研究. *作物学报*, 1994, 20: 307–309.
Liu B H, Yang L, Wang S H. Study on genetics of dwarf-male-sterile wheat. *Acta Agron Sin*, 1994, 20: 306–309 (in Chinese).
- [26] 刘秉华, 杨丽, 王山荭, 孟凡华. 矮败小麦群体改良的方法与技术. *作物学报*, 2002, 28: 69–71.
Liu B H, Yang L, Wang S H, Meng F H. The method and technique of population improvement using dwarf-male-sterile wheat. *Acta Agron Sin*, 2002, 28: 69–71 (in Chinese with English abstract).
- [27] 刘秉华, 杨丽. 矮败小麦及其在矮化育种中的应用. *中国农业科学*, 1994, 27(5): 17–21.
Liu B H, Yang L. Dwarf-male-sterile wheat and its application in breeding for reduced plant height. *Sci Agric Sin*, 1994, 27(5): 17–21 (in Chinese).
- [28] 刘秉华, 王山荭, 杨丽, 鲍海滢, 孟凡华, 夏兰芹, 薛国典. 不同遗传背景矮败小麦的性状表现. *作物学报*, 2001, 27: 207–211.
Liu B H, Wang S H, Yang L, Bao H Y, Meng F H, Xia L Q, Xue G D. Studies on dwarf-male-sterile wheat with different genetic background. *Acta Agron Sin*, 2001, 27(2): 207–211 (in Chinese with English abstract).
- [29] 刘秉华, 翟虎渠, 杨丽, 王山荭, 刘宏伟, 周阳, 孟凡华, 杨建平, 朱光, 崔淑兰, 张清海, 位运粮. 矮败小麦与矮败小麦育种技术. *中国农业科学*, 2007, 40(S1): 73–77.
Liu B H, Zhai H Q, Yang L, Wang S H, Liu H W, Zhou Y, Meng F H, Yang J P, Zhu G, Cui S L, Zhang Q H, Wei Y L Dwarf-male-sterile wheat and its breeding technology system. *Sci Agric Sin*, 2007, 40(S1): 73–77 (in Chinese with English abstract).
- [30] 翟虎渠, 刘秉华. 矮败小麦创制与应用. *中国农业科学*, 2009, 42: 4127–4131.
Zhai H Q, Liu B H. The innovation of dwarf-male-sterile wheat and its application in wheat breeding. *Sci Agric Sin*, 2009, 42: 4127–4131 (in Chinese with English abstract).
- [31] 唐建卫, 殷贵鸿, 韩玉林, 黄峰, 王丽娜, 于海飞, 杨光宇, 李新平. 周麦 16 号主要农艺性状配合力及遗传效应分析. *河南农业科学*, 2010, (11): 14–18.
Dang J W, Yin G H, Han Y L, Huang F, Wang L N, Yu H F, Yang G Y, Li X P. Analysis of combining ability and genetic effects of main agronomic traits of Zhoumai 16. *J Henan Agric Sci*, 2010, (11): 14–18 (in Chinese).
- [32] 韩凤龙, 李正玲, 胡琳, 许为钢. 用于河南省小麦品种特异性和一致性鉴定的 SSR 分子标记研究. *中国农业科学*, 2010, 43: 3968–3740.
Han F L, Li Z L, Hu L, Xu W G. Distinctness and uniformity evaluation of wheat (*Triticum aestivum*) varieties in Henan by SSR molecular analysis. *Sci Agric Sin*, 2010, 43: 3698–3704 (in Chinese with English abstract).
- [33] 董冬. 小麦 SSR 标记辅助遗传背景选择技术研究. 中国农业科学院硕士学位论文, 北京, 2011.
Dong D. Studies on SSR Marker Assisted Selection for Genetic Background in Wheat. MS Thesis of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing, China, 2011 (in Chinese with English abstract).
- [34] 代旭冉, 黄义文, 李腾, 邓云, 苏研, 买春艳, 于立强, 于广军, 李辉利, 刘宏伟, 杨丽, 周阳, 张宏军, 李洪杰. 利用 *Fhb1* 基因分子标记辅助回交育种改良黄淮冬小麦赤霉病抗性. *麦类作物学报*, 2021, 41: 1081–1089.
Dai X R, Huang Y W, Li T, Deng Y, Su Y, Mai C Y, Yu L Q, Yu G J, Li H L, Liu H W, Yang L, Zhou Y, Zhang H J, Li H J. Improvement of resistance to Fusarium head blight by *Fhb1* molecular marker assisted backcrossing in the Yellow-Huai River Valley winter wheat region. *J Triticeae Crops*, 2021, 41: 1081–1089 (in Chinese with English abstract).
- [35] 代旭冉. *Fhb1*、*Fhb2* 和 *Fhb5* 基因对黄淮冬麦区小麦赤霉病抗性的影响. 河北科技师范学院硕士学位论文, 河北秦皇岛, 2011.
Dai X R. Effects of *Fhb1*, *Fhb2*, and *Fhb5* on Fusarium Head Blight Resistance in the Yellow-Huai River Valley Winter Wheat Zone. MS Thesis of Hebei Normal University of Science & Technology, Qinhuangdao, Hebei, China, 2021 (in Chinese with English abstract).
- [36] 李腾. *Fhb1* 基因对黄淮冬麦区小麦品种赤霉病抗性和主要农艺性状的影响. 中国农业科学院硕士学位论文, 北京, 2019.
Li T. Effects of *Fhb1* Gene on Fusarium Head Blight Resistance and Agronomic Performances in the Wheat Cultivars Adapted to the Yellow-Huai River Valley Winter Wheat Zone. MS Thesis of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing, China, 2019 (in Chinese with English abstract).