

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 野生资源的发掘、利用研究进展

张志明¹, 汤才国^{2,3}, 杨三维¹, 乔麟轶¹, 常建忠¹, 赵翠荣^{4,5*}, 郑军^{1*}

1. 山西省生物研究所, 太原 030001;
2. 中国科学院合肥物质科学研究院技术生物与农业工程研究所, 合肥 230031;
3. 中国科学技术大学生命科学学院, 合肥 230027;
4. 长江大学, 主要粮食作物产业化湖北省协同创新中心, 湖北 荆州 434023;
5. 襄阳市农业科学院, 湖北 襄阳 441057

摘要: 小麦是世界主要的粮食作物, 其生产面积居谷类作物之首。由于长期的定向选择, 小麦遗传多样性不断降低, 品种间杂交难以选育出抗性和综合性状优良的突破性品种。然而小麦近缘种如黑麦 (*Secale*)、簇毛麦 (*Haynaldia*) 和偃麦草 (*Elytrigia*) 等包含很多优异基因, 并且与小麦基因组间具有很好的互补性。可见远缘杂交在世界小麦育种实践中发挥了重要的作用。综述了小麦近缘野生资源的多样性、近缘野生种的利用方法和存在问题等的研究进展, 讨论了小麦野生资源在小麦遗传改良的重要性和发展方向, 以期小麦优良品种培育及其遗传研究提供参考。

关键词: 小麦; 远缘杂交; 遗传多样性; 遗传改良

DOI: 10.3969/j.issn.2095-2341.2016.05.01

Advances on Gene Discovery and Utilization of Wild Relatives of *Triticum aestivum* L.

ZHANG Zhi-ming¹, TANG Cai-guo^{2,3}, YANG San-wei¹, QIAO Lin-yi¹, CHANG Jian-zhong¹, ZHAO Cui-rong^{4,5*}, ZHENG Jun^{1*}

1. *Biology Institute of Shanxi, Taiyuan 030001, China;*
2. *Institute of Technical Biology & Agriculture Engineering, Hefei Institutes of Physical Science, Chinese Academy of Sciences, Hefei 230031, China;*
3. *School of Life Sciences, University of Science and Technology of China, Hefei 230027, China;*
4. *Hubei Collaborative Innovation Center for Grain Industry, Yangtze University, Hubei Jingzhou 434023, China;*
5. *Xiangyang Academy of Agricultural Sciences, Hubei Xiangyang 441057, China*

Abstract: Wheat is one of the most important crops in worldwide, and its production area is the largest in cereal crops. However, the genetic diversity is decreasing because of the long-term directional selection. Therefore, it is difficult to select excellent varieties through interspecific hybridization. Fortunately, many favorable genes exist in wheat related species, such as *Secale*, *Haynaldia*, *Elytrigia*, etc., which have good complementarity with wheat genome. Distant hybridization, therefore, plays an important role in wheat breeding and production in the world. Research progress about diversities, utilization, and problems of wild relatives of wheat were introduced in this paper. Furthermore, to provide some important information for wheat breeding and genetic research, we discussed the effect and development direction of wild relatives in common wheat improvement.

Key words: wheat; distant hybridization; genetic diversity; genetic improvement

小麦是我国主要的粮食作物, 种植面积和产量均占全国粮食种植总面积和总产量的四分之

一^[1]。当前小麦育种处在爬坡阶段, 如何快速、有效的提高小麦单产已成为世界性难题。此外,

收稿日期: 2016-04-06; 接受日期: 2016-05-11

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31601307); 湖北省农业科技创新中心项目 (2007-620-001-03); 主要粮食作物产业化湖北省协同创新中心资助项目资助。

作者简介: 张志明, 助理研究员, 主要从事农业技术推广研究。E-mail: 381683935@qq.com。* 通信作者: 赵翠荣, 高级农艺师, 主要从事小麦遗传育种研究。E-mail: nkyzhaocr.2007@163.com; 郑军, 助理研究员, 主要从事小麦遗传育种研究。E-mail: sxnkyzj@126.com

少数品种在生产上的大面积种植使得小麦群体的遗传基础日益狭窄,遗传脆弱性和突发性病害的隐患增加。育种实践表明,每次作物产量突破都有赖于特异种质资源的发现和利用。因此,挖掘和利用重要农艺性状相关基因资源对于小麦遗传改良有着重要的意义。小麦野生资源种类繁多、遗传基础丰富,蕴藏着很多优质、高产、抗病虫害、抗逆等优异基因,是小麦遗传改良的基因资源库。自20世纪以来,人们开始对小麦野生资源进行发掘和利用,并取得了巨大的成就^[2,3]。在遗传育种和生物技术飞速发展的今天,从小麦野生资源中发掘控制重要性状的基因并有效利用仍是提高小麦遗传改良进程的有效方法。本文综述了小麦近缘野生资源的多样性、近缘野生种的利用方法和存在问题等几方面的研究进展,讨论了小麦野生资源在小麦遗传改良的重要性和发展方向,以期小麦优良品种培育及其遗传研究提供参考。

1 小麦近缘野生资源概述

作物种质资源指植物个体、具有全能性的植物器官、组织或细胞甚至是染色体或者控制作物遗传性状的基因等种质载体。作物基因源包括种质资源及其包含的所有基因,即遗传关系较近且容易向作物转移基因的植物群体及其基因编码的遗传信息。小麦野生资源是指小麦族中除栽培小麦、栽培大麦和栽培黑麦以外其他物种的总称,包括小麦属的其他物种和小麦族各属,小麦族的全部属、种都被视为小麦的近缘植物。据统计,小麦野生资源全球包括种、亚种和变种等325个分类单元,主要分布于欧亚大陆的温带和寒温带^[2]。小麦是异源六倍体,基因源很宽,目前小麦族中约有14个属的数十个种与小麦杂交成功。

自从基因组符号委员会统一小麦属、种的基因组符号后,依据与小麦遗传关系的远近以及Harlan划分作物基因源的方式,将小麦基因源划分为一级基因源、二级基因源和三级基因源^[3]。一级基因源中属于小麦野生资源的是六倍体小麦原始种马卡小麦(*T. macha*)、拟斯卑尔脱小麦(*T. spelta*)和瓦维洛夫小麦(*T. vavilovi*)。二级基因源中的原始种和野生种均为野生资源,原始种包括栽培一粒小麦(*T. monococcum*, AA)和辛斯卡亚小麦(*T. sinskajae*, AA),野生种包括乌拉尔图小麦

(*T. urartu*, AA)和野生一粒小麦(*T. boeoticum*, AA)。四倍体小麦中原始种有栽培二粒小麦(*T. dicoccum*, AABB)、伊斯帕汗二粒小麦(*T. ispahanicum*, AABB)、科尔希二粒小麦(*T. paleocolchicum*, AABB)、提莫菲维小麦(*T. timopheevii*, AAGG)和密利提奈小麦(*T. militinae*, AAGG);野生种有野生二粒小麦(*T. dicocoides*, AABB)和阿拉拉特小麦(*T. araraticum*, AAGG)。另外,二级基因源还包括茹科夫斯基小麦(*T. zhukovskiy*, AAAAGG)、带D组的山羊草(*Aegilops*, DD)和带S组的山羊草(*Aegilops* sp., SS)^[3]。三级基因源是指不含小麦A、B和D基因组的小麦族物种,除了栽培大麦和栽培黑麦外均为野生种,包括山羊草属(*Aegilops*, CUM)、鹅观草属(*Roeogneria*, StHY)、偃麦草属(*Elytrigia*, E^bE^cSt)、冰草属(*Agropyron*, P)、簇毛麦属(*Haynaldia*, V)、黑麦属(*Secale*, R)、旱麦草属(*Eremopyrum*, F)、大麦属(*Hordeum*, H)、棱轴草属(*Taeniatherum*, Ta)、披碱草属(*Elymus*, StHYP)、异形花属(*Heterantherium*, Q)、赖草属(*Leymu*, NsXm)、新麦草属(*Psathyrostachys*, Ns)和无芒草属(*Henrardia*, O)等^[4,5]。我国的小麦野生资源主要分布在气候温凉的北方地区,物种类型丰富且特有物种较多。在基因组水平上小麦族植物的基因组共有23个,我国有19个。此外,小麦野生资源还具有广泛的遗传多样性,分布环境可导致同一物种在基因水平上的差异,对我国同种粗山羊草进行醇溶蛋白分析发现,新疆及中原收集的材料其多样性差异较为显著^[6]。

2 小麦野生资源的优良特性

小麦野生资源具有很多特异的优良性状,抗病性和抗逆性的利用工作开展最早;随着相关研究的不断深入,野生资源所具有的其他优异性状也不断被挖掘,如大穗、大粒、矮秆和高蛋白等优异性状的应用研究也取得了阶段性成果。正是基于野生资源丰富的遗传背景,使得小麦的遗传改良仍有巨大的潜力。小麦野生资源对重要病害如白粉病、赤霉病、条锈病以及黄矮病等具有较高的抗性,是抗病遗传研究和品种改良的重要材料。山羊草属与小麦属的遗传关系最近,其中的小伞山羊草(*Aegilops umbellata*)、顶芒山羊草(*Aegilops*

comosa)、拟斯卑尔脱山羊草(*Aegilops speltoides*)对锈病和白粉病抗性最强^[7]。黑麦属也是小麦白粉病和锈病的重要抗源,并且已在小麦品种改良中起到重要作用,小麦与黑麦杂交培育而成的新物种小黑麦(*Triticale hexaploid* Lart.)是麦类作物属间进行人工杂种选育最为成功的例子,对不同病害均表现出较强的抗性^[8]。簇毛麦属的导入系材料不仅对小麦白粉病、条锈病、秆锈病、叶锈病表现免疫或高抗,对赤霉病也具有较强的抗性^[9]。此外,偃麦草属的抗锈病基因和抗赤霉病基因在中国小麦不同育种实践中也发挥了巨大作用,目前生产上的不少品种仍含有偃麦草的遗传基因^[10]。小麦野生资源在长期的进化过程中也形成了对各种非生物胁迫的适应能力。粗山羊草在比较寒冷的环境中能正常生长,粘果山羊草(*A. kotschy*)则具有较好的抗旱、耐热和耐盐性,冰草属植物大都对于干旱、寒冷和盐碱环境表现出适度的忍耐能力^[11,12]。一些野生资源还具有优良的品质性状,如小黑麦的蛋白质含量可以超过20%;粗山羊草含有提高面包烘焙品质与胚乳硬度的相关蛋白,该蛋白吸收CO₂后使面粉更易发酵^[13,14]。此外,一些种属还具有较为特异的农艺性状,如大麦属的早熟性已广为认同;大赖草(*Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel.)的大穗性也引起遗传育种学家们的关注^[15]。可见,小麦野生资源中蕴藏着很多可供小麦遗传育种利用的优良特性,深入挖掘和利用可提高产量和抗性等重要农艺性状的基因资源对于小麦遗传改良有着重要的理论和实践意义。

3 小麦野生资源中有利基因的发掘

普通小麦在驯化过程中,发生了2次天然杂交,最终形成了异源六倍体,导致小麦的基因组具有一定的缓冲性。不断发掘新的优良基因是小麦遗传研究和品种改良的源泉,而鉴定野生资源中重要的基因,尤其是一些具有特殊经济或理论研究价值的基因尤为重要。小麦族内300多个物种大多数都能与普通小麦杂交,据不完全统计,已有5个属15个种向小麦转移了抗病基因^[8]。黑麦在小麦遗传改良中发挥了巨大的作用,1R染色体短臂上具有可增加生物量和对条锈病、叶锈病、秆锈病和白粉病具有抗性的基因簇,与小麦1B短

臂发生片段置换,形成小麦-黑麦1BL/1RS易位系。该易位系的丰产性和适应性较好,在全世界已得到了广泛的推广和应用。我国20世纪80年代后育成的小麦品种38%含有1BL/1RS易位系,其中北方冬麦区和黄淮冬麦区频率较高,分别为59%和42%;长江中下游冬麦区和西南冬麦区均为20%左右^[10]。条锈病是小麦生产中最重要、最严重的流行病害,严重地威胁着我国乃至世界小麦的安全生产。自20世纪开展中间偃麦草利用工作,我国育成了以小偃6号为代表的小偃系列品种,成功解决了当时陕西地区锈病爆发的危机^[3]。

关于抗白粉病基因,目前已有大量来自野生资源的抗性基因/QTL定位和克隆的报道,如来自乌拉尔图小麦的显性抗病基因*PmU*;栽培一粒小麦中发现了*Pm1b*、*Pm1c*、*PmNCA4*、*PmNCA6*、*Pm2026*和*Mlm2033*^[16],野生一粒小麦的*Pm25*和*Mlm80*^[17]。野生二粒小麦中相继鉴定到*Pm16*、*Pm26*、*Pm30*、*Pm31*、*MliW72*、*Pm36*、*Pm41*、*Pm42*和*PmG16*等抗病基因^[18,19]。粗山羊草中发现的抗病基因有*Pm19*、*Pm34*、*Pm35*、*PmY201*和*PmY212*^[20]; *Pm6*、*Pm27*和*Pm37*来自提莫菲维小麦^[21];小伞山羊草的2U染色体上也发现了1个抗病基因*PmY3*^[22]。2011年Cao等^[9]利用基因芯片筛选到来源于簇毛麦的白粉病抗性基因*Stpk-V*,进一步推动了*Pm21*在小麦抗白粉病育种中的应用。

除白粉病抗性基因外,也有其他优异基因转入小麦的报道。簇毛麦4V染色体向普通小麦扬麦5号转移过程中产生了簇毛麦4VS与小麦4DL互补易位的双单体植株T4VS-4DL,使小麦对条锈斑花叶病毒表现高抗^[23]。从长穗偃麦草附加系中鉴定到3个高分子量麦谷蛋白亚基基因*Ee2.1*、*Ee1.9*和*Ee1.8*可显著提高当前小麦品质^[24]。另外,冰草属的多粒特性、荆州黑麦的抗白粉性以及百萨偃麦草属的耐盐性等也取得了阶段性进展,有望在将来我国小麦生产中发挥重要的作用。在实际应用过程中来源于野生资源的优异基因往往与不良性状连锁,极大的束缚了相关优异基因的利用效率。传统育种周期长、效率低、育种技术仍需进一步改进,加速外源优异抗病基因的转育。

4 小麦野生资源在基因发掘方面的应用

小麦为异源六倍体,基因组庞大而复杂,基因

组研究进展滞后于其他农作物。近缘种基因组相对较小,通过比较基因组学方法结合近缘种突变体分析是小麦基因克隆和功能鉴定的有效方法。小麦春化基因 *Vrn1* 和 *Vrn2* 以及控制同源染色体配对的基因 *Ph1* 都是通过四倍体小麦获得^[25-27]。Faris^[28] 在野生二粒小麦 *Israe* 中发现了 2 个位于 1AL 和 2AL 上分别控制小穗数、穗长和紧凑穗形的基因,在此基础上根据大麦 *Cly1/Zeo* 信息证明该位点是控制产量性状的新基因,与赤霉病相关 QTL 感病位点部分重叠。Slade 等^[29] 利用 EMS 对四倍体小麦进行处理,构建了含 1 962 个单株的突变群体,并且筛选获得 246 个 *waxy* 基因的等位突变体。2013 年小麦 A 基因组供体乌拉尔图和 D 基因组供体粗山羊草的基因组草图绘制完成,为小麦基因组研究提供了一个良好的开端,数以万计的分子标记、高密度遗传图和基因功能注释与表达信息可以为小麦基因/QTL 的定位和克隆提供有用信息,这些成果大大加快了小麦遗传改良的研究进程^[30,31]。

人工合成小麦在小麦基因挖掘和种质创新的过程中也发挥了重要作用。模拟普通小麦起源,将小麦二倍体野生种和四倍体小麦进行组合或者将小麦二倍体、四倍体野生种和普通小麦组合可以创造人工合成小麦以及外源染色体的附加系、易位系和代换系等。人工合成小麦不仅可以直接用来鉴定控制质量性状的基因,同时也为小麦育种提供了一个巨大的基因库,作为桥梁亲本在小麦遗传改良中发挥作用。在育种工作中,四川省近 10 年的主推品种“川麦 42”为硬粒小麦和节节麦的合成种,在省区试中两年平均产量为 6 130.05 kg/hm²,是四川省第一个区试超 6 000 kg/hm² 的品种,至今仍保持省区试的高产记录^[32]。蜀麦 969 为四倍体兰麦 AS2255 和中东节节麦 AS60 创制的人工合成小麦选育出的新品种,是 2005 年之后四川省区试唯一超过 6 000 kg/hm² 的新品种,产量三要素协调且千粒重较高^[33]。在理论研究方面,人工合成小麦也具有特殊的价值:①人工合成小麦大部分染色体结构变化和同源基因拷贝数变化可能发生在异源四倍化过程中,是多倍化过程中的遗传、表观遗传以及基因选择性表达的良好模式材料。②通过人工合成六倍体这一“模式系统”进行表达谱或蛋白质组学分析可以为异源六倍体小麦杂种优势的研究提

供证据。如 Li 等^[34] 通过对人工合成六倍体及亲本材料进行转录组分析后,发现合成六倍体小麦 3 个发育阶段的非加性表达蛋白质编码基因数目非常有限,并表现为抽穗期非加性表达基因与细胞生长显著关联;与非加性表达基因不同,亲本表达显性基因在子代差异基因中占有相当的比例,并且四倍体亲本表达显性基因主要贡献于六倍体小麦发育,二倍体亲本表达显性基因主要贡献于六倍体小麦的适应性;抗逆、抗病、开花等重要生物学过程的 miRNA 均表现为非加性表达,并很可能参与了亲本表达显性基因的表达调控。③人工合成小麦具有丰富的表型,是挖掘重要性状相关基因的基础材料。由于人工合成小麦往往具有超亲特异性状,因此可以作为基因挖掘的载体。Sardesai 等^[35] 从感虫亲本四倍体小麦 *Altar* 与节节麦杂交构建的人工合成六倍体小麦中鉴定到一个来自节节麦的抗黑森瘿蚊基因 *H32*,并在六倍体中进行了转育验证。国内外关于人工合成小麦种质创新和理论研究已取得较大的进展,但目前人工合成小麦利用的亲本较少,尤其是利用三级基因源中的物种如中间偃麦草、大赖草、滨麦草等合成的新属或新种,在生产上直接推广应用还受到较多因素的限制。最主要的原因是细胞学上的不稳定性、遗传学上的不平衡性以及整体农艺性状的表现不理想。因此,挖掘和创制具有优良性状和利用潜力的新材料仍需受到重视。

5 小麦野生资源有利基因的利用方法

人们对大量的种质资源进行搜集并对其中的优良基因进行鉴定、分离及功能研究,最终目的是实现优异基因在品种改良和生产实践中发挥作用。将小麦野生资源中发掘的有益基因导入到普通小麦中,是扩大小麦遗传变异和促进品种改良的重要工作。从 20 世纪开始人们利用不同方法对小麦野生资源进行利用,随着生物技术的不断发展,利用野生资源优异基因的实验方法也在与时俱进。

5.1 同源重组

回交转育是利用优良基因进行作物育种的常用方法。六倍体小麦野生种是小麦的一级基因源,与普通小麦具有相同的基因组,杂交能正常结实容易进行基因的转移。二级基因源中具有比一

级基因源更丰富的野生遗传资源,比三级基因源更容易向六倍体小麦进行基因的转育。对于二倍体小麦及其他属种的基因转移,可以先借助于四倍体小麦作为桥梁亲本,再与六倍体小麦进行杂交和多代回交选择,实现基因向推广材料的导入^[36]。目前利用同源重组对抗病基因进行转导和聚合的报道较多,如张增艳等^[37]采用聚合育种方法将小麦抗白粉病基因 *Pm4*, *Pm13* 和 *Pm21* 累加,获得了多抗性基因聚合体。随着更多抗病基因的克隆以及对抗病相关机制研究的逐渐深入,抗病基因的聚合正在向分子水平发展,基于分子标记的前景和背景选择,大大提高了小麦外缘种质资源中优良基因的转移效率。

5.2 染色体组工程

三级基因源中的小麦野生资源由于不具有与小麦相同的基因组,染色体与小麦同源性较差,杂交代部分不育或完全不育,基因转移比较困难。染色体组工程可以诱导增加或减少生物体内整组染色体,通过人工诱导或自然加倍将不同种或属染色体组的 F_1 处理形成异源多倍体。目前已创制了八倍体小黑麦、八倍体小偃麦、小麦与滨麦草的七倍体、硬粒小麦与簇毛麦的双二倍体、提莫菲维小麦与节节麦的双二倍体、节节麦与乌拉尔图小麦的双二倍体、偏凸山羊草与波斯小麦的双二倍体、波斯小麦与节节麦的双二倍体等材料^[38]。这些材料的综合性状普遍较差,虽然实现了遗传背景的转移,但目前尚无法直接用于实际育种工作中。

5.3 整条染色体的遗传学操纵

将控制目标性状基因所在的染色体进行转移,培育异附加系或异代换系,可降低不利基因累赘。自 20 世纪 50 年代 Sears^[39] 首先利用四倍体小麦作为桥梁亲本选育得到小麦-簇毛麦异附加系以来,利用整条染色体转移一直是科学家们创造新种质的主要方法,2013 年 Mohammed 等^[40] 发现添加有大赖草 A 和 E 染色体的异附加系对铝的耐受力增强,其中 E 染色体附加系的耐受力最强。此外,在创造异附加系过程中还会产生整条染色体的转移形成异代换系,由于置换的部分在同源染色体间具有一定程度的效应补偿能力,细胞学稳定性较异附加系更好。

5.4 染色体片段的转移

基于染色体片段转移的种质创新在发掘外源

有益基因、促进小麦遗传改良以及保障国家粮食安全中一直发挥着重要作用,如 1BL/1RS 易位系已在世界范围广泛利用,大大提高了小麦品种的综合抗性和产量性状。但源于基因的外缘染色体臂或区段常导致易位系细胞学不稳定,且连锁的不良基因也大大降低了育种利用价值。此外,外缘染色体臂或区段内的染色体配对和重组常受到抑制而使目标基因的分子解析与克隆异常困难,如 1BL/1RS 易位系紧密连锁的黑麦碱基因大大降低了小麦品质。隐形异源渗入系是导入较小易位片段的材料,其细胞学稳定性强,连锁累赘少,且导入的优异基因能按照孟德尔遗传定律正常分离。这些特点使隐形异源渗入系成为外源优异基因资源利用的有效工具,在形态性状、产量性状和抗病特性等方面有着重要利用价值^[41]。近年来,含有长穗偃麦草抗条锈和优质基因的小偃 6 号已成为我国小麦骨干亲本,大量衍生系及后代材料在黄淮麦区广泛种植;小冰麦系列品种在穗粒数、小穗数和穗长等性状表现突出,引起了研究者的广泛关注,其主要产量及相关性状遗传分析和 QTL 定位以及相关产量性状在不同品种背景下的遗传效应研究也取得阶段性研究成果^[42]。李建波等^[43] 培育出 CH223 和 CH7086 等多份抗性和农艺性状优良的小麦-偃麦草隐形渗入系,这些品系具有良好产量和抗病性状,相关理论和应用研究已引起国内外同行的关注。可见,对这些优异资源进行深入研究和开发不但具有重要的理论价值,还能为小麦遗传改良提供新材料和新元件。

5.5 基因工程

利用基因工程技术可将小麦野生种中特定优良基因进行精细操作,克服了传统遗传育种中周期长、工作量大、效率低、随机性强的缺点。自转基因小麦植株问世,通过转基因方式对小麦遗传性状进行精确改良取得了一定进展,包括生物和非生物抗性、营养品质及产量性状等^[44,45]。以转基因为代表的 DNA 重组技术提供了重大的突破和进步,产生了以转基因抗虫棉为代表的具有重大经济效益的产品。虽然转基因产品对人类健康的影响尚未形成一致看法,但公众对安全性的关注始终存在,相关 DNA 重组技术产品的应用还有待时日。近年来发展的基因组编辑成为一种新的转基因技术, Ji 等^[46] 利用 TALE/TALENs 和 CRISPR/Cas9 对 *MLO* 基因进行精确编辑使小麦

获得了白粉病抗性,引起了人们的普遍关注。这种方法通过对目标基因的精准编辑,使基因组产生与自然突变或遗传诱变完全相同结果,具有遗传变异稳定和不携带任何外源片段的优点。

6 展望

小麦野生资源中已发现的优异基因很多,包括抗病、抗逆、高产、品质性状等,但在生产上广泛应用的并不多,只有偃麦草、簇毛麦和黑麦等少数资源发挥作用,这种现象多是育种实践中综合考虑农艺性状导致。与目标基因连锁的其他基因往往会产生不良性状,带来不同程度的负效应也称为连锁累赘。这种携带有优异基因的外缘染色体臂或区段,不仅导致其细胞学不稳定以及与其他不良基因连锁而大大降低了育种利用价值;而且也会因外缘染色体臂或区段内的染色体配对和重组受到抑制而使得目标基因的分子解析与克隆异常困难。例如 *Pm7* 的应用提高了小麦对白粉病的抗性,小麦产量却有所下降;1BL/1RS 的四倍体小麦 *Durum* 代换系在干旱胁迫条件下具有良好的农艺性状,但面筋强度却大幅降低^[47]。因此,应大力开展小麦与其近缘属小片段易位诱导,特别是基因渗入系选育和外缘染色体(臂)特异标记的开发,利用分子标记辅助选择从较大的后代群体中筛选含较小目标区域的重组体,从而解决连锁累赘现象。此外,利用先进的生物学技术,如 TALE/TALENs、CRISPR/Cas9 和 DNA-NgAgo 等技术,可对基因组进行切割和编辑实现目标基因片段的转移和修改,该技术为多倍体小麦的分子育种提供了一个新思路和技术框架,但目前小麦基因组定向编辑的工作量很大,优化技术和转化效率还有待进一步提高。

野生资源创制的人工合成小麦如中间偃麦草、大赖草和滨麦草等合成的新属或新种,由于细胞学不稳定性、农艺性状很差导致难以在生产上广泛推广。人工合成的小黑麦在生产上虽有推广,但多数局限在生产条件比较薄弱的地区,如澳大利亚的贫瘠干旱土壤和波兰的低涝酸性土地,八倍体小黑麦只在我国西北和西南高寒山区种植。虽然利用近缘种进行种质创新的工作早已开展,但挖掘和利用具有优异性状的新材料仍需倍受重视。育种材料创制及其新基因鉴定应重点从

分子水平上开展,以作物遗传改良为中心,通过整合分子标记和染色体工程等技术手段进行小麦新种质创制及其有重要育种价值的新基因发掘,从而形成具有创新能力的种质创制及其用于分子育种的技术体系。

作物育种的进展和突破都与遗传资源的发现、开拓及有效利用紧密相关,充分利用小麦遗传资源是拓宽小麦遗传基础的根本途径。不断发掘小麦野生资源中的优良基因,进而对这些基因的功能及分子作用机制进行系统深入的研究并将其应用于育种,将大大促进小麦的品种改良工作。

参 考 文 献

- [1] 魏益民,张波,关二旗,等. 中国冬小麦品质改良研究进展[J]. 中国农业科学, 2013, 46(20): 4189-4196.
- [2] 董玉琛,郑殿升. 中国小麦遗传资源[J]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [3] 董玉琛,郑殿升. 中国作物及其野生近缘植物. 粮食作物卷[J]. 北京: 中国农业出版社, 2006.
- [4] Wei J Z, Wang R R C. Genome-and species-specific makers and genome relationships of diploid perennial species in *Triticeae* based on RAPD analysis[J]. *Genome*, 1995, 38: 1230-1236.
- [5] Zhang H Q, Zhou Y H. Meiotic pairing behaviour reveals differences in genomic constitution between *Hystrix patula* and other species of genus *Hystrix* Moench (*Poaceae*; *Triticeae*) [J]. *Plant Syst. Evol.*, 2006, 258(3): 129-136.
- [6] 孔令让,董玉琛. 粗山羊草(*Aegilops tauschii*)遗传多样性的研究进展[J]. 山东农业大学学报: 自然科学版, 1999, 30(4): 464-470.
- [7] Zhang X L, Shen X R, Hao Y F, et al.. A genetic map of *Lophopyrum ponticum* chromosome 7E, harboring resistance genes to *Fusarium* head blight and leaf rust[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2011, 122(2): 263-270.
- [8] Tyrka M, Tyrka D, Wędzony M. Genetic map of triticale integrating microsatellite, DArT and SNP markers[J]. *PLoS ONE*, 2015, 10(12): e0145714.
- [9] Cao A Z, Xing L P, Wang X Y, et al.. Serine/threonine kinase gene *Stpk-V*, a key member of powdery mildew resistance gene *Pm21*, confers powdery mildew resistance in wheat[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2011, 108(19): 7727-7732.
- [10] 何中虎,兰彩霞,陈新民,等. 小麦条锈病和白粉病成株抗性研究进展与展望[J]. 中国农业科学, 2011, 44(11): 2193-2215.
- [11] Guo J, Zhang X L, Hou Y L, et al.. High-density mapping of the major FHB resistance gene *Fhb7* derived from *Thinopyrum ponticum* and its pyramiding with *Fhb1* by marker-assisted selection[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2015, 128(11): 2301-2316.
- [12] Verma S K, Kumar S, Sheikh I, et al.. Transfer of useful variability of high grain iron and zinc from *Aegilops kotschyi* into wheat through seed irradiation approach[J]. *Int. J. Radiat. Biol.*, 2016, 92(3): 132-139.
- [13] Ao T G, Lang M L, Li Y Q, et al.. Cloning and expression analysis of cysteine protease gene (*MuCP*) in *Agropyron*

- mongolicum* Keng[J]. Genet. Mol. Res., 2016, doi: 10.4238/gmr.15017424.
- [14] Khalil H B, Brunetti S C, Pham U M, et al.. Characterization of the calcosin gene family in the *Triticeae* [J]. BMC Genomics, 2014, 27(15): 239-246.
- [15] Qiu Y C, Zhou R H, Kong X Y, et al.. Microsatellite mapping of a *Triticum urartu* Turn. derived powdery mildew resistance gene transferred to common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Theor. Appl. Genet., 2005, 111(8): 1524-1531.
- [16] Miranda L M, Murphy J P, Marshall D, et al.. Chromosomal location of *Pm35*, a novel *Aegilops tauschii* derived powdery mildew resistance gene introgressed into common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Theor. Appl. Genet., 2007, 114(8): 1451-1456.
- [17] Shi A N, Leath S, Murphy J P. A major gene for powdery mildew resistance transferred to common wheat from wild einkorn wheat[J]. Phytopathology, 1998, 88: 144-147.
- [18] Xu H, Yao G, Xiong L, et al.. Identification and mapping of *pm2026*: a recessive powdery mildew resistance gene in an einkorn (*Triticum monococcum* L.) accession[J]. Theor. Appl. Genet., 2008, 117(4): 471-477.
- [19] Ben-David R, Xie W, Peleg Z, et al.. Identification and mapping of *PmG16*, a powdery mildew resistance gene derived from wild emmer wheat[J]. Theor. Appl. Genet., 2010, 121(3): 499-510.
- [20] Sun X L, Liu D, Zhang H Q, et al.. Identification and mapping of two new genes conferring resistance to powdery mildew from *Aegilops* (Coss.) schmal [J]. J. Integr. Plant Biol., 2006, 48: 1204-1209.
- [21] Perugini L D, Murphy J P, Marshall D, et al.. *Pm37*, a new broadly effective powdery mildew resistance gene from *Triticum timopheevii*[J]. Theor. Appl. Genet., 2008, 116(3): 417-425.
- [22] Zhu Z D, Zhou R H, Kong X Y, et al.. Microsatellite markers linked to 2 powdery mildew resistance genes introgressed from *Triticum carthlicum* accession *PS5* into common wheat [J]. Genome, 2005, 48: 585-590.
- [23] Zhang Q P, Li Q, Wang X E, et al.. Development and characterization of a *Triticum aestivum*-*Haynaldia villosa* translocation line T4VS-4DL conferring resistance to wheat spindle streak mosaic virus [J]. Euphytica, 2005, 145: 317-320.
- [24] Wang J R, Yan Z H, Wei Y M, et al.. Characterization of high molecular weight glutenin subunit genes from *Elytrigia elongata* [J]. Plant Breed., 2006, 125: 89-95.
- [25] Yan L, Fu D L, Li C, et al.. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2006, 103: 19581-19586.
- [26] Yan L, Loukoianov A, Blechl A, et al.. The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization [J]. Science, 2004, 303: 1640-1644.
- [27] Griffiths S, Sharp R, Foote T N, et al.. Molecular characterization of *Ph1* as a major chromosome pairing locus in polyploid wheat [J]. Nature, 2006, 439(7077): 749-752.
- [28] Faris J D, Zhang Z, Garvin D F, et al.. Molecular and comparative mapping of genes governing spike compactness from wild emmer wheat [J]. Mol. Genet. Genom., 2014, 289(4): 641-651.
- [29] Slade A J, Fuerstenberg S I, Loeffler D, et al.. A reverse genetic, nontransgenic approach to wheat crop improvement by TILLING [J]. Nat. Biotechnol., 2005, 23: 75-81.
- [30] Jia J Z, Zhao S C, Kong X Y, et al.. *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation [J]. Nature, 2013, 496: 91-95.
- [31] Ling H Q, Zhao S C, Liu D C, et al.. Draft genome of the wheat A-genome progenitor *Triticum urartu* [J]. Nature, 2013, 496: 87-90.
- [32] 李俊, 魏会廷, 胡晓蓉, 等. 川麦 42 中源于人工合成小麦的一个高产位点鉴定 [J]. 作物学报, 2011, 37(2): 255-262.
- [33] 全国农技中心. 2014-2015 年度国家小麦品种试验区试汇总 [R/OL]. <http://www.seedchina.com.cn/defaultInfoList.aspx?Id=97>, 2015.
- [34] Li A L, Liu D C, Wu J, et al.. RNA and small RNA transcriptomes reveal insights into dynamic homoeolog regulation of allopolyploid heterosis in nascent hexaploid wheat [J]. Plant Cell, 2014, 26: 1878-1900.
- [35] Sardesai N, Nemacheck J A, Subramanyam S, et al.. Identification and mapping of *H32*, a new wheat gene conferring resistance to hessian fly [J]. Theor. Appl. Genet., 2005, 111: 1167-1173.
- [36] Chhuneja P, Kaur S, Garg T, et al.. Mapping of adult plant stripe rust resistance genes in diploid a genome wheat species and their transfer to bread wheat [J]. Theor. Appl. Genet., 2008, 116: 313-324.
- [37] 张增艳, 陈孝, 张超, 等. 分子标记选择小麦抗白粉病基因 *Pm4b*, *Pm13* 和 *Pm21* 的聚合体 [J]. 中国农业科学, 2002, 35: 789-793.
- [38] Bento M, Gustafson J P, Viegas W, et al.. Size matters in *Triticeae* polyploids: larger genomes have higher remodeling [J]. Genome, 2011, 54(3): 175-183.
- [39] Sears E R. Addition of the Genome of *Haynaldia villosa* to *Triticum aestivum* [J]. Am. J. Bot., 1953, 40(3): 168-174.
- [40] Mohammed Y S A, Eltayeb A E, Tsujimoto H. Enhancement of aluminum tolerance in wheat by addition of chromosomes from the wild relative *Leymus racemosus* [J]. Breed. Sci., 2013, 63: 407-416.
- [41] Kuraparthy V, Chhuneja P, Dhaliwal H S, et al.. Characterization and mapping of cryptic alien introgression from *Aegilops geniculata* with new leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr57* and *Yr40* in wheat [J]. Theor. Appl. Genet., 2007, 114(8): 1379-1389.
- [42] 武玉国, 吴承来, 秦保平, 等. 黄淮冬麦区 175 个小麦品种的遗传多样性及 SSR 标记与株高和产量相关性状的关联分析 [J]. 作物学报, 2012, 38(6): 1018-1028.
- [43] 李建波, 乔麟轶, 李欣, 等. 小麦-中间偃麦草渗入系抗白粉病基因 *PmCH7124* 的分子定位 [J]. 作物学报, 2015, 41(1): 60-67.
- [44] Ji X, Zhang H W, Zhang Y, et al.. Establishing a CRISPR-Cas-like immune system conferring DNA virus resistance in plants [J]. Nat. Plants, 2015, 1(10): 144-148.
- [45] Shan Q, Wang Y, Li J, et al.. Genome editing in rice and wheat using the CRISPR/Cas system [J]. Nat. Prot., 2014, 9: 2395-2410.
- [46] Fichtner F, Castellanos R U, Bekir U. Precision genetic modifications; a new era in molecular biology and crop improvement [J]. Planta, 2014, 239: 921-939.
- [47] Zarco-Hernandez J A, Santiveri F, Michelena A, et al.. Durum wheat (*Triticum turgidum* L.) carrying the 1BL/1RS chromosomal translocation: agronomic performance and quality characteristics under Mediterranean conditions [J]. Eur. J. Agron., 2005, 22: 33-43.