

小麦育种行业创新现状与发展趋势

刘志勇¹, 王道文¹, 张爱民¹, 梁翰文¹, 吕慧颖¹, 邓向东¹, 葛毅强², 魏 珣², 杨维才¹

(¹中国科学院遗传与发育生物学研究所/种子创新研究院, 北京 100101; ²中国农村技术开发中心, 北京 100045)

摘要:小麦是重要的粮食作物,我国是世界最大的小麦生产国和消费国,发展小麦生产对保障我国粮食安全和市场需求具有重要作用。本文分析和阐述了我国小麦生产现状、存在的主要问题和未来发展趋势,对2017年小麦重要研究成果进行了总结。

关键词:小麦;小麦生产;抗病高产;优质高效

Current Status and Perspective of Wheat Genomics, Genetics and Breeding

LIU Zhi-yong¹, WANG Dao-wen¹, ZHANG Ai-min¹, LIANG Han-wen¹, LV Hui-ying¹,
DENG Xiang-dong¹, GE Yi-qiang², WEI Xun², YANG Wei-cai¹

(¹Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences/Innovative Academy of Seed Design, Beijing 100101;

²China Rural Technology Development Center, Beijing 100045)

Abstract: Wheat is one of the most important food crops worldwide. China is the biggest wheat producer and consumer in the world. Production enough amount of wheat is crucial for national food security and market requirement. The current situation of wheat production and breeding in China was reviewed and the perspective was analyzed. In addition, the most important research advances of wheat genomics, genetics and breeding in 2017 were summarized.

Key words: wheat; wheat production; disease resistance and high yield; best quality and high-efficiency

1 我国小麦生产现状

小麦是世界上广泛种植的禾本科植物,是世界上总产量仅次于玉米的第二大粮食作物,世界上约40%的人口以小麦为主要食粮。我国是世界最大的小麦生产国和消费国,小麦是我国第三大粮食作物,占当年世界小麦生产总量的17%和消费总量的16%,其生产对保障国家粮食安全具有重要意义。近十年,我国小麦生产连续丰收,种植面积稳定在2390万hm²,总产量逐年提高,2017年小麦总产量1.29亿t,比2006年增长17.4%,其中单产提高是小麦总产量增加的主要因素。过去40年间,小麦单产从1978年的1840kg/hm²提高到了2017年的

5410kg/hm²,在全球范围内已处在较高水平。近十几年来,春麦区、西南冬麦区和北部冬麦区面积不断下降,小麦主产区集中到黄淮麦区(约占总产70%)和长江中下游麦区。对我国小麦生产贡献最大的省份依次是河南、山东、河北、安徽和江苏,这5个省份小麦产量占全国小麦总产量的75%。适应机械化收获的高产、矮秆、抗逆、优质的品种得到大面积普及,优质麦产业有较快发展,但品质类型仍不能完全满足市场需求,2017年进口优质强筋小麦和弱筋小麦400万t左右,在小麦总量中所占的比例较低。同时劳动力和生产资料成本的提高越来越限制了小麦产业的竞争力,今后需要在供给侧结构性改革方面重点发展绿色、高效、营养、健康的小麦产业,建立

收稿日期:2018-03-06 修回日期:2018-04-09 网络出版日期:2018-04-17

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20180417.1037.014.html>

基金项目:中国农村技术开发中心“农作物育种行业动态专题研究”项目

第一作者研究方向为小麦遗传育种研究。E-mail: zylu@genetics.ac.cn

种植—收贮—加工—产品的产业链条。

2 我国小麦育种未来发展趋势与对策

中国小麦生产在过去的 30 年间取得了巨大的成绩,保证了国家口粮安全。但随着人民生活水平提高、劳动力和生产资料成本不断增加,小麦生产面临着提升质量、降低成本和保护环境的挑战。广大消费者在目前吃饱吃好的基础上对市场上优质、营养、健康的小麦产品有越来越高的要求,优质专用小麦尚不能完全满足市场需求。考虑我国人民大众饮食习惯和不断提高的生活水平,应培育适合加工馒头、面条、面包、糕点等多样化食品类型的优质专用小麦品种,在保证产量的基础上,不断提高小麦产品的营养成分和风味品质。

积极应对极端气候条件变化和不正常天气条件导致的高频率小麦病、虫、高温、低温、干旱、倒伏、涝等危害,培育抗病、抗倒、节水、抗逆、广适、养分高效的小麦品种,逐渐降低生产中化肥和农药使用量,降低生产成本,保护环境。尤其是近年来小麦冬季冻害、拔节抽穗期低温冷害、生长后期干热风危害、生长期干旱胁迫、赤霉病频发、重发和发病范围北移、主推品种白粉病抗源狭窄、条锈病菌毒性变异(V26/CYR34)与流行导致的 *Yr24/Yr26/YrCH42* 抗性丧失、叶锈病近年重发、常发,纹枯病、蚜虫、吸浆虫、孢囊线虫等多种病虫害多发、频发,以及生长后期风雨影响对抗倒伏性和抗穗发芽能力要求越来越高。

小麦是需要农业灌溉用水的主要作物,在华北平原和黄淮小麦主产区地下水水位不断降低的情况下,充分利用小麦品种间对水分利用效率的差异,筛选、创制和选育雨养条件或节水耐旱小麦资源和品种,结合节水、高产栽培技术措施,减少小麦生长期间灌溉用水量,既可降低成本,保护环境,又能保证小麦产量。

在未来较长一段时期内,科研院所和高等院校依然是小麦种质创新和新品种培育的主体,企业在育种与新品种示范推广中的作用将不断增强,但由于其研发基础和力量薄弱以及经费投入不足,尚未形成完整的资源创新—品种选育—示范推广—产品产业化链条,院企、科企合作将越来越广泛。此外,品种试验和审定渠道增加,但新增的这些渠道在品种比较试验流程、管理和水平上还存在一定的规范化问题,预期未来几年品种审定数量较多,但存在品种比较鉴定时间较短、范围较小、缺乏对多种病虫害

和环境适应性的评价等问题,对小麦生产可能带来一定的不利影响。

2017 年通过国审小麦新品种有 26 个,河南、河北、山东、安徽、江苏、陕西小麦主产区省份审定小麦新品种数分别为 27、19、12、27、10 和 13 个。从审定品种的主要特性来看,高产、抗病、优质、广适仍然是未来小麦育种最重要的目标性状。一些专用型小麦品种(如黑小麦、糯小麦等)由于尚未建立起通畅的产业化和市场渠道,市场总体的需求量较小。此外,山东农业大学田纪春教授主持完成的“多抗广适高产稳产小麦新品种山农 20 及其选育技术”成果荣获 2017 年度国家科技进步二等奖。

在育种技术方面,很长一段时间内依然需要依靠品种间杂交常规育种技术。由于商业化育种对出品种的急迫需要,越来越多的杂交组合选配和选育将围绕部分大面积高产品种间的杂交,导致新培育的品种(系)间遗传相似性不断提高,原创型突破性种质和品种越来越少。今后需要重视和大力加强种质资源的原始创新,以保持小麦新品种培育和生产的可持续发展。

由于小麦中克隆到的功能基因偏少,育种家可用的基因及其标记十分有限,目前可用的标记多局限于品质性状和抗病性等,需要不断加强小麦重要性状功能基因克隆、优异等位变异发掘和功能标记开发,使小麦全基因组选择和分子标记辅助育种技术与常规育种技术有机结合,加快小麦遗传改良进程,缩短育种年限,提高育种效率。继续创新小麦转基因和基因编辑技术,突破我国小麦主栽品种转基因基因型和效率限制,为小麦基因组编辑育种奠定基础。

3 国内外小麦主要研究进展

3.1 小麦基因组研究

在小麦基因组解析上,完成了二倍体、四倍体和六倍体小麦基因组序列的精细参考基因组序列图谱绘制。首先,小麦 D 基因组供体祖先种粗山羊草(*Aegilops tauschii*)品系 AL8/78 的参考基因组精细图谱分别由美国加州大学戴维斯分校 Dvorak 教授领导的国际研究团队利用经典的 BAC-by-BAC 测序结合 Bionano 和三代测序技术和中国农业科学院作物科学研究所贾继增研究员领导的研究团队采用二代结合三代测序技术和 NRgene 组装技术绘制完成,研究结果分别发表在 *Nature*^[1] 和 *Nature Plants*^[2] 杂志上。其次,以色列科学家研究团队利用二代测序和

NRgene 组装技术解析了小麦四倍体祖先种野生二粒小麦 (*Triticum dicoccoides*) 的基因组序列, 研究结果发表在 *Science*^[3] 杂志上。再次, 国际小麦基因组测序组织 (IWGSC, International Wheat Genome Sequencing Consortium) 通过分染色体物理图谱构建, 结合二代测序和 NRgene 组装技术完成了六倍体普通小麦品种中国春 (Chinese Spring) 的参考基因组序列解析并公开释放 (RefSeq-v1.0), 极大地推动了普通小麦的功能基因组研究, 研究结果即将在 *Science* 发表。此外, 中国科学院遗传与发育生物学研究所团队也完成了小麦 A 基因组供体祖先种乌拉尔图小麦 (*Triticum urartu*) 的精细基因组图谱绘制, 研究结果即将在 *Nature* 杂志发表。这些小麦及其亲缘种 AA、DD、AABB 和 AABBDD 精细基因组序列图谱的绘制, 为小麦的遗传进化、基因组结构和变异分析、全基因组关联分析、功能基因克隆、分子标记开发和基因组育种奠定了基础, 预期未来几年内小麦全基因组重测序和关联分析研究会成为重要的发展方向。

3.2 小麦抗病基因克隆

在小麦基因组序列解析的同时, 国内外的小麦研究团队经过长期不懈的努力, 在小麦功能基因图位克隆上取得了显著的进展, 2017 年是小麦基因图位克隆最多的一年。在抗病基因克隆上, 瑞士苏黎世大学的科学家通过单染色体分离技术和长的测序片段组装并结合突变体分析克隆了小麦抗叶锈病基因 *Lr22a*, 发现其编码一个 NLR 蛋白^[4]; 美国加州大学戴维斯分校 Dubcovsky 教授实验室图位克隆了抗秆锈病基因 *Sr13*, 发现其编码一个 NLR 蛋白^[5]。应用乌拉尔图小麦 A 基因组测序成果, 唐定中课题组从乌拉尔图小麦中克隆了抗白粉病基因 *Pm60*^[6]。

3.3 小麦抗病基因与病原菌互作研究

在小麦与病原菌互作的研究上, 日本神户大学 Yukio Tosa 实验室与美国科学家合作, 克隆了稻瘟病菌燕麦致病型中的无毒基因 *PWT3* 和 *PWT4*, 发现它们可以特异性识别小麦抗麦瘟病基因 *Rwt3* 和 *Rwt4*, 无毒基因 *PWT3* 和 *PWT4* 的突变或功能缺失可产生毒性基因 *pwt3* 和 *pwt4*, 克服小麦抗病基因 *Rwt3* 和 *Rwt4* 的抗性, 导致麦瘟病的发生。他们还收集到的麦瘟病菌进行了重测序, 发现 20 世纪 90 年代还仅是巴西南部的小种群菌系在 2010 年成为了南美洲的优势菌系, 并传播到亚洲导致了麦瘟病在南美洲和孟加拉国的爆发。研究还发现, 在小麦地方品种中抗麦瘟病基因 *Rwt3* 和 *Rwt4* 的频

率分别为 77% 和 87%, 只有 6.6% 的品系缺失这两个基因。对美洲的小麦改良品种检测发现, 20 世纪 70 年代后期至 80 年代初期, 巴西种植面积最大的品种 IAC-5 只含有一个 *Rwt3* 基因; 在 20 世纪 80 年代之后, 不含有抗麦瘟病基因的半矮秆高产小麦品种 Anahuac 在巴西大面积推广, 但 1985 年麦瘟病在巴西爆发。

含有 *PWT3* 无毒基因的稻瘟病菌燕麦致病型在不含抗病基因 *Rwt3* 的小麦品种上繁殖出大量菌源, 而周边种植的含有 *Rwt3* 基因小麦品种的选择压力会导致无毒基因 *PWT3* 的突变或功能丧失产生毒性基因 *pwt3*, 从而克服 *Rwt3* 的抗性导致小麦群体的抗性丧失。在麦瘟病菌的进化过程中, 不含抗病基因的小麦品种为稻瘟病菌致病型的寄主跃迁起了跳板作用, 种植携带抗病基因的品种可预防寄主跃迁的发生^[7]。

而 2017 年度与小麦抗秆锈病基因 *Sr35* 和 *Sr50* 互作的秆锈病菌无毒基因 *AvrSr35* 和 *AvrSr50* 的发现是小麦与病原菌互作研究突破性进展。美国堪萨斯州立大学的 Eduard Akhunov 实验室利用 EMS 诱变小麦秆锈病菌筛选抗秆锈病基因 *Sr35* 致病型, 通过对秆锈病菌野生型与 EMS 诱变突变体全基因组测序和比较基因组分析, 鉴别出了 *Sr35* 基因的致病基因 *AvrSr35*, 发现 *AvrSr35* 基因编码的效应蛋白可以与 *Sr35* 抗病蛋白互作诱发免疫反应^[8]。澳大利亚悉尼大学的 Robert Park 实验室和联邦科工组织 (CSIRO) 的 Peter Dodds 实验室合作对能够克服小麦抗秆锈病基因 *Sr50* 抗性的自然突变秆锈病菌进行全基因组测序, 并与无毒野生型菌系和秆锈病菌参考基因组序列进行比较分析, 分离出了 *AvrSr50* 基因, 并证实了抗病蛋白与无毒蛋白之间的互作关系^[9]。小麦抗秆锈病基因对应的秆锈病菌无毒基因克隆对解析小麦抗秆锈病基因与秆锈病菌的识别与互作机理和持久抗性小麦品种的培育具有重要的意义。

3.4 小麦杂种优势机理和雄性不育基因克隆

德国 IPK 研究所 Jochen Reif 课题组利用 11 个不同的环境条件评价了利用 135 个亲本组配的 1604 个小麦杂交种的产量, 利用全基因组的 SNP 标记进行产量的全基因组关联分析, 明确了小麦杂交种可以比其亲本品种具有 10% 中亲优势, 发现了 29 个杂种优势 QTL 位点, 指出上位性是小麦杂种优势的遗传基础^[10]。但在生产应用上, 还存在小麦生产用种量大和杂交种子生产成本高等一系列实际问

题,杂交小麦的产业化任重道远。

在小麦雄性不育基因克隆上,首都师范大学马力耕团队、北京大学邓兴旺团队和澳大利亚阿德莱德大学(University of Adelaide)的 Ryan Whitford 课题组分别利用突变体和图位克隆技术克隆了小麦隐性细胞核雄性不育基因 *Ms1*,发现其是编码脂转运蛋白的功能基因,仅在小孢子中表达,在新型智能杂交小麦创制中有重要的应用潜力,研究结果分别发表在 *Proceedings of the National Academy of Science USA*^[11] 和 *Nature Communication*^[12] 上;山东农业大学付道林团队、中国农业科学院作物科学研究所贾继增团队分别在 *Nature Communication* 上报道了其克隆显性细胞核雄性不育基因 *Ms2* 的研究结果,证明太谷核不育 *Ms2* 基因启动子区的转座子序列插入激活了一个原来不表达的“孤儿”基因,在花药中特异表达引起雄蕊的败育^[13-14]。这些小麦雄性不育基因的克隆对于利用新型的杂交小麦技术培育小麦杂交种提高小麦产量具有重要的应用潜力。

3.5 调控小麦终用途品质的醇溶蛋白基因的研究

醇溶蛋白是小麦子粒中积累的一类重要贮藏蛋白,表达量高、种类繁多,是影响籽粒加工品质以及营养与健康品质的重要因素,但国内外对普通小麦醇溶蛋白的研究很不深入,主要原因是六倍体普通小麦中含有醇溶蛋白编码基因的位点较多(6个),而且每个位点的组成都非常复杂。中国科学院遗传与发育生物学研究所和美国农业部西部区域研究中心等单位合作,利用普通小麦 D 基因组的供体粗山羊草(*Ae. tauschii*)为材料,深入解析了一个醇溶蛋白基因染色体座位(*Gli-D2*)的结构与表达,发现在 550 kb 的染色体片段中存在 12 个 α -醇溶蛋白编码基因,其中 5 个为假基因。进一步的研究揭示了这些重复基因的结构与进化特征,如每个成员的序列组成、表达水平、跳跃子插入等^[15]。

中国科学院遗传与发育生物学研究所王道文课题组在全基因组水平上,揭示了普通小麦品种小偃 81 籽粒中表达和积累的醇溶蛋白种类。基于二、三代转录组测序数据,发现在籽粒中转录的醇溶蛋白基因为 52 个,其中 42 个含有完整的编码框。利用蛋白组学技术获得了成熟籽粒中积累的醇溶蛋白肽谱信息,结合全长转录本比较分析,发现成熟籽粒中积累了 21 种 α -醇溶蛋白、11 种 γ -醇溶蛋白、1 种 δ -醇溶蛋白和 5 种 ω -醇溶蛋白。首次发现醇溶蛋白可以区分为两类:CT 类含有较多的乳糜泻病诱发因子,而 CSTT 类一般不含或仅含有极少的乳糜泻病诱

发因子。首次在中国主栽小麦品种中发现 δ -醇溶蛋白(*Gli- δ 1*)并获得其全长 cDNA 序列,同时发现 δ -醇溶蛋白不含乳糜泻病诱发因子^[16]。研究过程中制备的 DL*GliD2* 突变体表现出显著改良的籽粒加工品质,并在籽粒中积累较多的赖氨酸和含有显著降低的乳糜泻病诱发因子,可作为优质新材料用于小麦籽粒加工品质以及营养与健康品质的协同改良。DL*GliD2* 已申请专利保护,申请号为 201610529385. X。

3.6 小麦转基因技术与基因组编辑

在引进日本烟草公司(Japan Tobacco INC)农杆菌介导的小麦遗传转化新技术后,经消化吸收和再创新,中国农业科学院作物科学研究所叶兴国课题组和山东省农业科学院作物科学研究所李根英课题组在小麦农杆菌介导的遗传转化上取得了突破性的进展,受体品种 Fielder 转化效率可达 40%~60% 以上,部分我国主栽小麦品种转化效率也可达到 20%~40%。国内多家单位,如中国农业大学、西北农林科技大学、山东农业大学和河南农业大学均先后或正在引进该项技术,对小麦的功能基因组研究和基因组编辑育种具有重要的推动作用。

在小麦基因组编辑方法方面,中国科学院遗传与发育生物学研究所高彩霞课题组继续取得新的进展,已经可以成功在小麦中实现 C-T 的单碱基基因组编辑^[17]和 DNA-free 的编辑方法^[18],为小麦基因组编辑育种奠定了技术基础。

3.7 小麦育种芯片开发与基因定位技术

2017 年小麦 SNP 芯片的开发和应用进一步普及。在原有 Illumina 9 K 和 90 K 芯片以及 Affimetrix 660 K 芯片的基础上,中国农业科学院作物科学研究所贾继增课题组又优化开发了 55 K SNP 芯片,中玉金标记和中国农业科学院作物科学研究所等单位合作开发了 15 K 的 SNP 育种芯片,中国农业科学院作物科学研究所何中虎课题组与企业合作开发了 55 K SNP 和功能标记芯片,北京市农林科学院北京杂交小麦工程技术研究中心联合康普森生物定制的康普森小麦 90 K 芯片等。这些 SNP 检测技术为小麦遗传连锁图谱构建、全基因组关联分析、重要基因/QTL 的定位和育种亲本及后代材料检测提供了重要的技术支撑。

结合集群分离分析(BSA, bulked segregant analysis)和 RNA-Seq 技术的 BSR-Seq 技术在小麦重要基因/QTL 定位、目标基因区域多态性分子标记开发、功能基因精细定位和克隆中的应用日益广泛。随着小麦参考基因组序列的释放和测序成本的进一

步降低,BSR-Seq 技术将成为小麦基因快速定位的常规方法。

小麦突变体的创制在重要性状功能基因克隆和功能验证上应用日益广泛。在模式物种拟南芥和水稻的功能基因组研究中,对突变体进行测序和利用突变体与野生型构建分离群体,应用下一代测序技术快速定位和克隆功能基因已经是常规技术。长期以来,受参考基因组序列和测序成本的制约,小麦的突变体测序还比较难以实现。随着测序成本的不断降低和小麦参考基因组序列的具备,利用转录组测序、捕获测序(Capture-sequencing)和重测序对突变体和野生型进行序列变异的富集,或者对突变体与野生型构建的 F₂ 及其 F₃ 家系目标性状混合池进行序列变异的富集,可以快速锁定小麦目标性状候选功能基因。

参考文献

- [1] Luo M C, Gu Y Q, Puiu D, et al. Genome sequence of the progenitor of the wheat D genome *Aegilops tauschii* [J]. *Nature*, 2017, 551:498-502
- [2] Zhao G, Zou C, Li K, et al. The *Aegilops tauschii* genome reveals multiple impacts of transposons [J]. *Nature Plants*, 2017, 3: 946-955
- [3] Avni R, Nave M, Barad O, et al. Wild emmer genome architecture and diversity elucidate wheat evolution and domestication [J]. *Science*, 2017, 357:93-97
- [4] Thind A K, Wicker T, Simkova H, et al. Rapid cloning of genes in hexaploid wheat using cultivar-specific long-range chromosome assembly [J]. *Nature Biotechnology*, 2017 35:793-796
- [5] Zhang W, Chen S, Abate Z, et al. Identification and characterization of *Sr13*, a tetraploid wheat gene that confers resistance to the Ug99 stem rust race group [J]. *PNAS*, 2017, 114:9483-9492
- [6] Zou S, Wang H, Li Y, et al. The NB-LRR gene *Pm60* confers powdery mildew resistance in wheat [J]. *New Phytologist*, 2017, doi:10.1111/nph.14964
- [7] Inoue Y, Vy TTP, Yoshida K, et al. Evolution of the wheat blast fungus through functional losses in a host specificity determinant [J]. *Science*, 2017, 357:80-83
- [8] Salcedo A, Rutter W, Wang S, et al. Variation in the *AvrSr35* gene determines *Sr35* resistance against wheat stem rust race Ug99 [J]. *Science*, 2017, 358:1604-1606
- [9] Chen J, Upadhyaya N M, Ortiz D, et al. Loss of *AvrSr50* by somatic exchange in stem rust leads to virulence for *Sr50* resistance in wheat [J]. *Science*, 2017, 358:1607-1610
- [10] Jiang Y, Schmidt R H, Zhao Y, et al. A quantitative genetic framework highlights the role of epistatic effects for grain-yield heterosis in bread wheat [J]. *Nature Genetics*, 2017, 49:1741-1746
- [11] Wang Z, Li J, Chen S, et al. Poaceae-specific *Msl* encodes a phospholipid-binding protein for male fertility in bread wheat [J]. *PNAS*, 2017, 114:12614-12619
- [12] Tucker E J, Baumanu U, Kouidri A, et al. Molecular identification of the wheat male fertility gene *Msl* and its prospects for hybrid breeding [J]. *Nature Communication*, 2017, 8:869
- [13] Ni F, Qi J, Hao Q, et al. Wheat *Ms2* encodes for an orphan protein that confers male sterility in grass species [J]. *Nature Communication*, 2017, 8:15121
- [14] Xia C, Zhang L, Zou C, et al. A TRIM insertion in the promoter of *Ms2* causes male sterility in wheat [J]. *Nature Communication*, 2017, 8:15407
- [15] Huo N, Dong L, Zhang S, et al. New insights into structural organization and gene duplication in a 1.75-Mb genomic region harboring the α -gliadin gene family in *Aegilops tauschii*, the source of wheat D genome [J]. *Plant J*, 2017, 92:571-583
- [16] Wang D W, Li D, Wang J, et al. Genome-wide analysis of complex wheat gliadins, the dominant carriers of celiac disease epitopes [J]. *Sci Rep*. 2017, 7:44609
- [17] Zhong Y, Wang Y, Li C, et al. Precise base editing in rice, wheat and maize with a Cas9-cytidine deaminase fusion [J]. *Nature Biotechnology*, 2017, 35:438-440
- [18] Liang Z, Chen K, Li T, et al. Efficient DNA-free genome editing of bread wheat using CRISPR/Cas9 ribonucleoprotein complexes [J]. *Nature Communications*, 2017, 8:14261