

基于地方品种的种质创新: 现状及展望

李春辉, 王天宇, 黎裕

(中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要: 地方品种作为种质创新的重要资源, 对当前和今后育种具有十分重要的作用。本文从地方品种遗传多样性、育种应用价值、创新利用途径等方面进行了研究现状的评述, 并从发展趋势、存在问题、发展方向等方面对未来的地方品种研究与利用进行了展望。

关键词: 作物; 地方品种; 遗传多样性; 育种价值; 种质创新

Germplasm Innovation of Landraces: Current Status and Future Prospect

LI Chun-hui, WANG Tian-yu, LI Yu

(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: Landraces, which serve as important resources for germplasm innovation, are playing important roles in current and future breeding. In this review, the research achievements of landraces are summarized from the aspect of genetic diversity, application value of breeding, and methods of innovation and utilization. Prospects for future research and utilization of landraces have been made from the aspect of development trend, existing problem, and development directions.

Key words: crop; landrace; genetic diversity; breeding value; germplasm innovation

地方品种, 又称作农家种, 指作物经过复杂的地理环境气候适应和长期的人工驯化后形成的遗传丰富多样品种, 具有历史起源、可识别名称、无遗传改良、高遗传多样性、当地适应性、与传统农业实践活动密切相关等特性^[1]。随着农业生产的出现, 地方品种逐渐形成并在作物形成历史、作物改良、农业生产中发挥着重要作用。全球不断增长的人口对粮食的需求、气候变化产生的不利农业生产因素、现有育种种质遗传基础狭窄和适应性差等问题突显, 而地方品种具有的对当地生态环境适应性佳、抗逆性强等优点, 在一定地区的育种工作中是十分重要和必不可少的育种资源。因此, 分析总结地方品种的研究现状和进展, 将有助于加强地方品种的收集保护、

鉴定评价、创新利用。

1 地方品种具有高度遗传多样性

地方品种是经过复杂的地理环境适应和长期的人工选择后形成的丰富遗传多样性、各具特色的一类品种, 其遗传多样性表现在作物间和品种间表型、生理、分子等方面。围绕主要作物地方品种的遗传多样性, 国内外学者利用表型、基因型已开展了大量的研究。例如, 在水稻地方品种遗传多样性研究方面, Zhang 等^[2]系统地对 3024 份代表性的中国水稻核心地方品种进行了遗传结构研究与遗传多样性分析, 发现籼稻地方品种在早、中、晚稻生态型间存在明显差异, 而在水旱生态型间没有明显差异; 粳

收稿日期: 2019-05-16 修回日期: 2019-09-26 网络出版日期: 2019-06-11

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190516001>

第一作者研究方向为玉米种质资源, E-mail: lichunhui@caas.cn

通信作者: 黎裕, 研究方向为玉米种质资源, E-mail: liyu03@caas.cn

基金项目: 国家重点研发项目 (2016YFD0100103, 2017YFD0102003, 2016YFD0101201); 中国农业科学院创新工程

Fundation project: National Key R&D Program of China (2016YFD0100103, 2017YFD0102003, 2016YFD0101201), Innovation Program of CAAS

稻地方品种在早、中、晚稻生态型间没有明显差异,而在水旱生态型间存在明显差异。Huang 等^[3]基于 5 万余份资源的表型聚类结果和地理分布,挑选出 517 份具有广泛代表性的地方品种,利用全基因组重测序的方法鉴定其基因型,构建了地方品种的高密度单倍型图谱,结果表明这些地方品种遗传多样性至少代表了 80% 的全球水稻资源遗传变异,并发现籼稻地方品种的遗传多样性高于粳稻地方品种,且籼粳地方品种间的分化系数高达 0.55。邓宏中等^[4]比较了中国水稻地方品种和选育品种的遗传多样性,结果显示地方品种的遗传多样性显著高于选育品种。在小麦地方品种遗传多样性研究方面,Hao 等^[5]利用 512 对 SSR 标记研究了 157 份中国小麦地方品种和 93 份现代栽培种的遗传多样性,结果表明地方品种与现代栽培种是两个相对独立的亚群;地方品种的等位基因多样性、稀有等位基因均高于现代栽培种;地方品种的连锁不平衡衰减距离小于现代栽培种。Liu 等^[6]收集了中国 10 个生态区的 723 份小麦地方品种,在 6 个环境下鉴定了 23 个农艺性状,表型分析表明春小麦地方品种的多样性高于冬小麦地方品种。在玉米地方品种遗传多样性研究方面,刘志斋等^[7]选取了国家种质库中具有广泛代表性的 730 份中国玉米地方品种,基于 31 个农艺性状将中国玉米地方品种划分为 9 个种族,各种族均具有典型的表型特征,同时发现与南美或美国玉米种族相比,中国地方品种的遗传基础相对狭窄。刘志斋等^[8]利用 55 对 SSR 标记对 9 个玉米种族中的 224 份代表性地方品种进行了基因型鉴定,结果表明中国玉米地方品种中具有丰富的遗传多样性。其他作物地方品种的遗传多样性也开展了大量研究,并取得了一定进展。总而言之,作物地方品种表现出高度遗传多样性,为作物遗传改良提供了丰富的遗传资源。

2 地方品种具有重要育种应用价值

2.1 适应性

地方品种在应对气候变化、非生物胁迫等方面具有较高的适应性,为挖掘优异等位基因增强作物的适应性提供了重要的资源。例如,玉米地方品种在适应性上表现出了巨大的多样性,生长环境上表现出从干旱到湿润、从温带到热带的多样性,海拔高度变化从 0~2900 m、年降雨量变化从 426~4245 mm、生长季节的平均温度变化从 12~29 °C 的地区均可以生长玉米地方品种^[9]。玉米花期性状

是环境适应性的重要指标,由大量微效位点控制。Navarro 等^[10]对 4471 个玉米地方品种的花期、纬度、海拔高度进行了全基因组关联分析,结果表明控制海拔高度的 61% 显著位点也与花期相关,并且与海拔高度相关的一半以上位点为大的结构变异,该研究为挖掘地方品种多样性及适应性的优异等位基因提供了较好的思路与策略。

2.2 非生物胁迫抗性

非生物胁迫(干旱、高温、冷害、盐碱、淹涝、重金属等)是影响全球禾谷类作物产量的主要因素之一。地方品种在长期的栽培过程中,更好地适应了非生物胁迫影响,提高了对非生物胁迫的抵抗力。与现代栽培种相比,地方品种在极端的非生物胁迫环境下具有更强的生存力和更高的产量,主要表现在早期的生长活力、早熟性、灌浆持续期缩短等性状上。

雨养低地水稻和深水稻约占全球水稻面积的 30%,淹涝胁迫已成为影响雨养低地水稻和深水稻生产的主要非生物胁迫之一。水稻地方品种中有一些较好的耐淹涝性,1975 年菲律宾国际水稻研究所开始鉴定种质库中的耐淹涝种质,发现地方品种 FR13A 具有极强的耐淹能力,植株经过 10~14 d 没顶淹涝后仍能恢复正常生长^[11]。Xu 等^[12-13]利用地方品种 FR13A 构建的作图群体定位到一个控制耐淹性的主效 QTL,命名为 *SUBMERGENCE1* (*Sub1*);另外,鉴定出 *SUB1* 位点包含 *ERF* 亚家族蛋白的 3 个基因,分别为 *Sub1A*、*Sub1B* 和 *Sub1C*,其中 *Sub1B* 和 *Sub1C* 可以在几乎所有的籼稻和粳稻品种中检测到,*Sub1A* 仅仅存在于 *FR13A* 等少数的籼稻中,*Sub1A* 有 *Sub1A-1* 和 *Sub1A-2* 两个等位基因,耐淹品种中均包含 *Sub1A-1* 等位基因,而不耐淹品种中包含 *Sub1A-2* 或不包含 *Sub1* 位点,*Sub1A-1* 在不耐淹水稻品种中过表达可以显著提高耐淹性水平。通过分子标记辅助选择,不同研究者将 *Sub1* 位点导入到不同的水稻遗传背景 Swarna、IR64、TDK1、BR11 等中,发现其耐淹能力均得到了显著地提高,例如 Swarna-Sub1 和 Swarna 在正常生长环境下产量和品质没有显著差异,但在短时间的淹涝后,Swarna-Sub1 比 Swarna 增产约 45%^[14]。

此外,地方品种也提供了其他不同类型的非生物胁迫抗源,为利用地方品种改良现代栽培种的非生物胁迫提供了较好的资源。例如,旱稻地方品种 Aus257、AusBakTulsi、Azucena、Basmati370、N22

等具有极强的抗旱性,利用这些地方品种已培育出一系列的抗旱品种。水稻地方品种 Nona Bokra 和 Pokkai 具有较好的耐盐性,利用 Nona Bokra 作为亲本已定位到一个耐盐主效 QTL-*qSKC-1*^[15];利用 Pokkai 作为亲本,也定位到一个耐盐主效 QTL-*Saltol1*^[16]。大麦地方品种 TX9425 贡献了两个抗旱性的主效位点和一个耐盐主效位点^[17]。

2.3 生物胁迫抗性

生物胁迫(病虫害、杂草危害等)频发影响农作物生产,严重时导致绝产。地方品种经过长期的选择,其蕴藏着丰富的抵抗生物胁迫的抗源,特别是抗病虫基因资源。小麦、水稻、大豆等地方品种在抗病性等方面存在广泛的遗传多样性,我国及国外均注重发掘地方品种的抗病性,已筛选出一批优异抗病地方品种,并创制出抗病优异新种质和培育抗病新品种,解决病害对农业生产的危害。

小麦在我国具有悠久的栽培历史,地方品种资源丰富。目前,地方品种‘复壮30’、‘齿牙糙’、‘红洋辣子’、‘小红皮’、‘Shangeda’对白粉病具有较强的抗性,从中鉴定出抗白粉病 *Pm* 相关基因包括 *Pm5e*、*Pm24*、*Pm47*、*PmX*、*PmSGD* 等^[18-22];地方品种‘望水白’对赤霉病具有极强的抗性,是当前生产上较好的赤霉病抗源之一^[23]。国外也非常重视地方品种抗病资源的利用。俄罗斯小麦蚜虫(Russian wheat aphid)是中东和西亚的一种本土害虫,随着该害虫在南非和美国的传播,其严重影响全球小麦的生产,特别是美国西部冬麦区。伊朗小麦地方品种 PI 626580 对俄罗斯小麦蚜虫表现出了较高水平的抗性,育种家将其抗性基因导入到现代栽培种后显著提高现代栽培种对俄罗斯小麦蚜虫的抗性,Valdez 等^[24]利用该抗虫地方品种与感虫的栽培种构建了分离群体,连锁分析在 7D 染色体上鉴定出 3 个连锁标记,这些标记主要与基因 Dn626580 相关,该研究鉴定出连锁标记与抗蚜虫基因将有助于利用分子标记辅助选择方法加速抗俄罗斯小麦蚜虫材料的筛选。

2.4 优质性状

随着经济的发展和水平的提高,人们对粮食作物的品质提出了更高的要求,迫切需要拓宽育种的种质基础,利用地方品种的遗传多样性,培育优质、类型丰富的品种来满足消费者的需求。例如,玉米是一种全球广泛食用的谷物,含有丰富的人体健康所需的次生代谢物。Uarrotta 等^[25]综述了玉米地方品种作为次生代谢物来源的前景,许多研究表明

玉米地方品种可以合成大量的次生代谢物,是类胡萝卜素、酚类物质、花青素等次生代谢物重要的原料来源,在次生代谢物直接应用于食品、医疗和化妆品工业方面,玉米地方品种是改良或增加这些次生代谢物的前景性种质资源。Kuhnen 等^[26]报道了一些巴西地方品种花丝提取的次生代谢物被用于治疗肾结石、痛风、水肿、缓解高血压及风湿症状。我国杂粮作物地方品种类型丰富,包括荞麦、燕麦、小米、高粱、黑豆、蚕豆、黄豆、薯类等,杂粮中含有丰富的氨基酸、蛋白质、膳食纤维、维生素、矿物质、微量元素等成分,在平衡膳食和预防疾病中发挥着重要作用。

2.5 养分高效利用

养分(氮、磷、钾等)是植物生长发育的必需元素,对农作物产量的形成具有重要的贡献。地方品种长期生长在土壤瘠薄的地区,在养分胁迫条件下形成了丰富的养分高效利用种质,为新品种培育提供了种质基础。

氮肥是植物生长的必需元素。长期以来,非豆科植物,特别是禾本科作物玉米与固氮微生物的关系已成为一个热点话题。玉米作为氮肥消耗的主要作物,培育氮肥高效利用的品种是减少化肥用量的有效途径。Van Deynze 等^[27]报道了一种固氮玉米地方品种,来源于墨西哥瓦哈卡山脉田间氮贫瘠的地区,该地方品种在地上部形成大量分泌碳水化合物粘液的气生根,粘液微生物群落包含了许多已知的固氮菌、富集了编码固氮酶亚基的同源基因及活跃的固氮酶活性,大田试验表明该地方品种的大气固氮作用贡献了 29%~82% 的氮肥。该地方品种作为养分高效利用的重要种质,为解决贫瘠地区种植玉米氮肥不足及降低全球化肥用量提供了有效方法。

磷肥是植物生长必需元素,也是不可再生的元素。全球热带和亚热带的土壤一般缺乏磷元素。Spolaor 等^[28]比较了 13 个巴西玉米地方品种和 5 个改良品种的磷利用效率,结果表明产量与磷利用效率呈显著的正相关,其中两个地方品种‘Amarelao’和‘Caiano’在磷利用效率上表现较突出,作为磷利用效率育种的重要种质。水稻地方品种‘Kasalath’具有较强的耐低磷胁迫,Wissuwa 等^[29]利用该地方品种构建的作图群体定位到一个提高磷吸收效率的主效 QTL 位点 *Pup1*,Chin 等^[30]将 *pup1* 等位基因导入到不同的遗传背景后,发现包含 *pup1* 等位基因的导入系可以显著增加低磷条件下籽粒产量,为水稻磷高效利用提供了优异的等位基因。

2.6 产量性状

高产是育种的永恒目标。在已知增产基因基础上,挖掘新的增产基因将有助于进一步提高作物的产量。Fujita 等^[31]利用热带粳稻地方品种‘Daringan’和现代栽培种构建的近等基因系图位克隆了一个增产基因 *SPIKELET NUMBER (SPIKE)*, 该基因对产量和株型具有一因多效作用,与 IR64 遗传背景相比,含 *SPIKE* 等位基因的近等基因系增加了小穗数、叶片大小、根系和维管束数目,并可以提高 13%~36% 的籽粒产量且无产量负效应;将 *SPIKE* 等位基因导入到 IRRI146 遗传背景中,可以提高产量约 18%,在其他籼稻遗传背景下,*SPIKE* 等位基因可以增加小穗数。因此,利用地方品种挖掘高产基因具有重大的前景。

3 基于地方品种的种质创新

3.1 地方品种创新利用的途径

3.1.1 地方品种的群体改良 群体改良是通过对基础群体进行轮回选择,改变基因、基因型频率,增加优良基因的重组,提高有利基因和基因型的频率,从而创造新的种质资源。群体改良的基础是选择或合成基础群体,可选择的基础群体包括地方品种、外来品种、复合种、综合种等。群体改良的方法主要包括群体内改良和群体间改良,群体内改良包括混合选择法、自交后代选择、轮回选择等,群体间改良包括半同胞相互轮回选择、全同胞相互轮回选择和群体间测交选择法。不论哪一种群体改良方法,都从被改良的群体中选择优良单株自交,对自交后代进行选择鉴定,然后优良后代自由授粉,优良基因充分重组后形成新一轮群体的基本程序。群体改良是一项长期的工作,通过若干轮改良,有助于显著提高遗传增益,以便为育种选出优异种质。

玉米地方品种资源丰富、遗传变异广泛,其适应性强、抗逆性好、食味品质佳等,是玉米种质创新、群体改良的重要基础群体。在我国玉米育种的发展过程中,地方品种の利用对推动我国玉米育种的进步及产量的不断提高起到了重要的作用。自“六五”国家开展玉米育种科技攻关以来,一直较重视地方品种の利用与改良,直接利用地方品种选育出的优良自交系,如矮金 525、塘四平头、旅 28、获白和 E28 等,这些优良的自交系衍生出了大量的新自交系,育成了大量的杂交种,促进了我国单交种的更新换代。李学宏^[32]选择秦岭巴山山区栽培历史悠久的优良地方品种‘象牙白’为基础群体,利用群体轮回选择

与系谱法选择方法,历经 20 多世代选育出优良自交系象 117-47120,并育成一系列‘安玉’号品种,实现了优良基因的聚合,并验证了所用的育种方法的必要性、可行性,初步探索出了拓宽育种的途径,为利用地方品种进行群体改良提供了参考依据。美国是玉米育种水平较高的国家之一,一直重视地方品种的群体改良,例如对地方品种‘Burr’s White’进行含油量的双向改良,通过 100 多个世代改良,将含油量从 4.69% 提高到 20.37%^[33]。

3.1.2 地方品种与外来种质的人工合成种质群体 地方品种在长期的低水平栽培条件下种植,丰产性一般较差,直接从地方品种中选育出的自交系往往配合力低、株型差、自交衰退严重,因此筛选出优良自交系的几率偏低。把地方品种与外来的一个或多个地方品种、优异温带种质、热带亚热带种质进行杂交重组,然后在隔离条件下自由授粉,打破遗传连锁,达到基因充分重组。在分离后代中选择优良单株,同时进行配合力测定,可筛选出具有地方品种抗逆性及某些优良性状且配合力高、适应性强、株型较好的优异自交系。首先,地方品种可与外引的优良种质组建群体,既可以克服地方种质的一些缺陷,也可以改良外引种质的适应性、抗逆性、抗病性等,两者可以相互补充,筛选出优良的自交系。其次,地方品种与热带亚热带种质可以组建群体进行相互改良,热带亚热带种质具有抗病性好、抗逆性强、生物量高、产量潜力大、配合力高等优异的特点,但是其对光温比较敏感,可利用地方品种对当地生态条件的适应性进行改良,可以拓宽地方品种の利用,丰富种质资源的遗传基础。

3.1.3 DH 系创建 地方品种是拓宽优异种质的重要遗传资源,然而地方品种的遗传异质性和高比例的有害突变等限制因素阻碍了其广泛的利用。双单倍体 (DH, Double Haploid) 技术的应用可以很好地克服地方品种的这些限制因素,为地方品种の利用提供了几方面的优势:首先,地方品种中的隐性致死基因在 DH 系创建过程中已经表达,降低了形成的 DH 系中的有害突变比例^[34];其次,地方品种中以杂合形式存在的等位基因通过一步 DH 化,在 DH 纯系中固定下来, DH 系保留了地方品种中大部分的等位基因变异^[35];最后, DH 系可以被大量产生,并可以进行多年多点的表型精准评价,然而任意一代地方品种是具有丰富遗传多样性、唯一和不可复制的个体集合,这些 DH 系的优点促进了地方品种在育种上的利用。

3.1.4 导入系创建 地方品种含有许多优异抗逆等位基因,利用回交导入的方法将地方品种的优良等位基因导入到育种材料中创制导入系,是地方品种利用、种质创新的一条重要途径,尤其是改变优异育种材料的个别目标性状效果显著,国内外利用该方法创制新种质已取得了显著的成绩。例如, Meseka 等^[36]将 6 个抗旱玉米地方品种分别与优异自交系 AK9443-DMRSR 作轮回亲本进行杂交、回交构建 BC₁F₂ 群体,在干旱胁迫和正常灌溉条件下评价回交群体和轮回亲本的籽粒产量和农艺性状,结果表明干旱胁迫下轮回亲本的产量比回交群体降低更多,其中 3 个回交群体比对照商业杂交种和改良品种具有更高的产量,而只导入了约 25% 地方品种的基因组片段,以上也说明回交导入是将地方品种的抗旱优异等位基因导入到优异自交系中的有效方法。

3.2 生物技术加速地方品种的创新利用

生物技术是一门综合性科学技术,为种质资源创新与育种利用提供了新兴的手段,缩短了育种周期,目前作物上应用的主要生物技术手段包括分子标记辅助选择、全基因组选择、转基因、基因编辑、分子设计育种等,其中一些技术在种质创新和作物育种中已被广泛利用并取得了一些进展。将生物技术手段应用到地方品种的创新与利用中,必将加快地方品种的开发与利用效率,拓宽种质资源的遗传基础。

分子标记辅助选择可显著提高育种效率,特别是由单基因控制的质量性状。地方品种中蕴藏着丰富的优异等位基因,尤其是抗性基因资源,利用连锁分析、关联分析等方法,在不同作物地方品种中已鉴定出大量的主效位点或基因,在此基础上,利用 SNP 芯片或 KASP 技术开发功能标记,利用分子标记辅助选择技术将地方品种的优异等位基因导入到育种材料中,加速目标性状的改良和新种质的创制。例如, Fujita 等^[31]利用分子标记辅助选择将 SPIKE 基因的优异等位基因分别导入到 IR64 和 IRR146 遗传背景中,可以提高 13%~36% 和 18% 的籽粒产量且无产量负效应。

全基因组选择 (Genomic Selection) 是利用分布于全基因组的分子标记进行辅助选择来提高育种效率的一种方法。由于大部分育种目标性状由多基因控制,除了主效基因外,还包括了大量微效基因,因此少数标记只能解释目标性状的一部分遗传变异,而全基因组选择可以有效地提高目标性状的选

择效果。

基因编辑技术是作物遗传改良、种质创新的一条新途径,其优点包括可以实现定点编辑,可操作性简单、高效且成本低;通过自交可以移除外源片段,获得无转基因编辑痕迹但包含编辑位点的株系,降低了转基因风险。目前,利用基因编辑技术已成功创制出一些新材料。例如, Wang 等^[37]利用基因编辑技术将小麦中隐形抗病基因 *MLO* 敲除,获得了白粉病广谱抗性的小麦新材料。Tang 等^[38]将水稻中参与镉离子吸收的基因 *OsNramp5* 敲除后,获得了镉含量低但产量不减的水稻新材料。因此,基因编辑技术是地方品种种质创新利用的重要方向。

4 展望

4.1 发展趋势

地方品种作为种质资源的重要组成部分,是种质扩增、遗传改良和创新的重要源泉之一,其保护利用受到全球的高度重视。一是地方品种的鉴定评价越来越深入。世界各国通过政府立项支持,启动了各类地方品种鉴定评价的计划,广泛、精准鉴定评价地方品种的优异育种性状和优异等位基因,并评估在育种上的应用潜力。二是地方品种作为基础研究材料被越来越多利用。基于地方品种具备的较强抗逆性、适应性等性状,利用多组学方法、分子生物学手段挖掘地方品种的优异基因资源,为分子标记辅助选择或基因工程途径育种提供功能标记或新基因。此外,地方品种在作物驯化改良、系统演化、分子进化等研究方面被广泛应用。三是生物技术在地方的种质创新中应用越来越普遍。随着生物技术的发展,其成本越来越低,一些生物技术手段被应用到地方品种的创新过程中,例如 DH 技术、分子标记辅助选择技术等,加速了种质创新的进程。四是种子企业越来越重视地方品种的育种利用价值。随着种子企业的兼并重组,出现的一些大型种子企业具备科研投入能力,也高度重视种质创新工作,因此地方品种的育种利用价值被越来越青睐。

4.2 存在问题

4.2.1 地方品种的精准鉴定评价有待加强 地方品种的精准鉴定是地方品种高效利用的前提,通过不同生态区多年多点的表型精准鉴定,明确地方种质中的优异育种性状及育种潜力;通过基因型精准鉴定,划分地方品种类群并挖掘地方品种中的优异等位基因。我国以前的种质资源包括地方品种的表型鉴定评价多以单一环境和单一性状为主,结果重

复性和准确性差,育种家难以利用;地方品种的基因型鉴定多以 SSR 为主,难以系统挖掘优异等位基因,尽管芯片技术或重测序技术已应用到主要粮食作物的部分地方品种基因型鉴定上,但是与我国丰富的作物地方品种资源相比,研究的数量仍然是少之又少、研究的作物种类也较少。“十三五”以来,尽管种质资源方面立项开展表型和基因型的精准鉴定评价,但是涉及地方品种的鉴定评价内容较少,还没有系统地开展地方品种的表型和基因型精准鉴定评价。然而,国外针对地方品种的鉴定评价,已启动了一系列的计划或项目。例如,墨西哥依托国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)启动了‘Seeds of Discovery’项目(<http://seedsofdiscovery.org>),其目的是鉴定和利用地方品种中的有利等位基因,并培育含有 25% 或更少的地方品种基因组的前育种材料。目前,该计划已完成了 4000 多份玉米地方品种的简化基因组测序(GBS)的基因型鉴定和测交种的表型多点鉴定,为挖掘地方品种中的有利等位基因奠定基础。

4.2.2 利用地方品种创制新种质有待加强 适应性强、抗逆性好等优点决定了地方品种是重要的种质创新来源。以玉米地方品种的种质创新为例,我国玉米育种初期,许多育种单位利用地方品种选系,并逐渐形成了我国玉米育种的骨干亲本,如从地方品种旅大红骨中选育出优良种质旅 9、旅 28 及其衍生系,在我国 2000 年以前玉米生产上发挥着重要的作用;从地方品种塘四平头中选育出我国骨干亲本黄早 4,并衍生出昌 7-2、吉 853、Lx9801 等优良自交系,形成了我国独特的一类种质‘黄改系’,其主要特性为雄穗发达、花粉量大、生育期适中、灌浆速度快、结实性好、适应性好、配合力高等,直到现在仍是黄淮海地区一个不可或缺的核心种质。然而,近年来我国基于玉米地方品种创新种质没有取得突破新的进展,多以主推杂交种选二环系或其亲本改良为主,模仿多创新少,突破性骨干亲本少。然而,国外一直注重地方品种的种质创新,欧洲的优异玉米种质 F₇ 和 F₂ 选自于法国地方品种‘Lacaune’、EP1 选自于西班牙地方品种‘Lizargarote’;先锋公司引进阿根廷 Maize Amargo 种质后培育出一类重要母本材料包括 B96、PHG39 等,这些种质在其他公司的商业化育种中也被广泛利用。

4.2.3 现代生物技术在地方品种创新上的应用有待加强 随着现代分子生物学的发展,技术成本的降低,生物技术与传统育种技术相结合可加速育种

的进程,特别是 DH 技术、分子标记辅助选择技术在种质创新中发挥着重要的作用。我国在地方品种的种质创新上多以传统方法为主,育种团队多而分散,经费投入少,基本没有形成商业化育种模式,因此生物技术很难应用到种质创新上。然而,国外的育种力量主要集中在企业,商业化育种流程比较成熟,研发经费的大力支持,实现了 DH 技术和分子标记辅助选择等技术的高通量、规模化应用,特别是美国种子企业在大豆和玉米的种质创新与育种上的广泛应用。

4.2.4 种业公司在地方品种创新上的参与度有待加强 由于地方品种的创新利用研究周期长、见效慢、无法快速实现其商业价值,因此我国地方品种的研究大多集中在公益性科研教学单位,而研究成果商业化应用价值较低。据不完全统计,我国注册的种子企业数目多达 3000 多家,但大部分企业在前育种上的经费投入较少,以优异种质为基础直接改良利用为主,在地方品种的群体改良上投入人财物较少。然而,国外的种质创新和育种大多集中在企业,特别是杜邦先锋、孟山都、德国 KWS 等大型种子企业为主,在基础科研和种质创新上投入了大量的经费,创制出一批综合性状优良、育种目标性状突出的优异种质,在此基础上,培育了一批有竞争力的品种。

4.3 发展方向与重点

4.3.1 加强现有地方品种的鉴定评价与基础研究 我国国家种质库保存农作物种质资源 48 余万份^[39],而大部分为地方品种,针对数目庞大的地方品种,需系统梳理各作物的地方品种,去掉冗余的地方品种,利用低密度分子标记构建各个作物的核心地方品种,然后有针对性地对方品种进行多年多点多性状的系统表型精准鉴定,特别是抗逆性、育种潜力等性状的评价,结合全基因组高密分子标记进行基因型鉴定,挖掘与目标性状相关联的优异等位基因。同时,针对重点地方品种的优异性状,利用多组学、转基因、基因编辑、分子生物学等手段挖掘地方品种优异性状的关键基因,并开展基因的生物学功能和分子机理研究。

4.3.2 加强地方品种 DH 技术与基因组预测方法的结合 地方品种异质性、有害突变比例较高,利用 DH 技术可以快速纯化地方品种,每个地方品种需至少产生 100 个 DH 系来代表地方品种的遗传变异^[40],首先对部分 DH 系进行农艺性状鉴定,结合全部 DH 系的高密度分子标记,开展全基因组预测,筛选优异的 DH 系,然后利用 DH 系对立群的代表

性测验种进行测配,评估优异 DH 系的育种潜力,为育种家提供优异性状明确且具有育种利用价值的地方品种 DH 系。

4.3.3 加强地方品种的群体改良和导入系创建 群体改良是培育突破性种质的有效途径之一。地方品种中蕴藏的丰富遗传变异是群体改良中合成基础群体的重要材料,可以提供适应性、抗非生物胁迫和生物胁迫的许多优异等位基因,是构建群体改良的基础群体十分重要的育种材料。同时,导入系构建方法是把地方品种有利等位基因转移到推广品种中的有效方法,需在深入鉴定评价并筛选出携带期望性状的地方品种后,采取回交与分子标记及加倍单倍体 (DH) 等技术相结合的方法规模化构建导入系,在目标环境中进行高效选择,创制新种质。

4.3.4 加强地方品种的原位保存与农民种植 地方品种经过了复杂的地理环境气候适应,并在一定的传统农业实践活动中逐渐形成的。然而,随着各作物杂种优势的普遍利用,地方品种已逐渐退出了农业生产。目前,全球的气候变化和种胁迫环境较过去更加频繁、更加严峻,特别是近年来的极端天气普遍发生,而地方品种需要继续进化或发展来应对当前的非生物或生物胁迫,以及适应当前的环境变化^[41-42],因此需要加强地方品种的原位保存以及不同地区的小面积种植,以此更新地方品种的等位基因,为种质创新提供新型的等位基因资源。例如,墨西哥地区作为玉米起源中心,目前仍然种植一半以上的地方品种^[43]。

参考文献

- [1] Villa T, Maxted N, Scholten M, Ford-Lloyd B. Defining and identifying crop landraces. *Plant Genetic Resources*, 2006, 3: 373-384
- [2] Zhang D L, Zhang H L, Wang M X, Sun J L, Qi Y W, Wang F M, Wei X H, Han L Z, Wang X K, Li Z C. Genetic structure and differentiation of *Oryza sativa* L. in China revealed by microsatellites. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 119: 1105-1117
- [3] Huang X, Wei X, Sang T, Zhao Q, Feng Q, Zhao Y, Li C, Zhu C, Lu T, Zhang Z, Li M, Fan D, Guo Y, Wang A, Wang L, Deng L, Li W, Lu Y, Weng Q, Liu K, Huang T, Zhou T, Jing Y, Li W, Lin Z, Buckler E S, Qian Q, Zhang Q F, Li J, Han B. Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces. *Nature Genetics*, 2010, 42(11): 961-967
- [4] 邓宏中,王彩虹,徐群,袁筱萍,冯跃,余汉勇,王一平,魏兴华. 中国水稻地方品种与选育品种的遗传多样性比较分析. *植物遗传资源学报*, 2015, 16(3): 433-442
Deng H Z, Wang C H, Xu Q, Yuan X P, Feng Y, Yu H Y, Wang Y P, Wei X H. Comparative analysis of genetic diversity in landrace and improved rice varieties in China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2015, 16(3): 433-442
- [5] Hao C, Wang L, Ge H, Dong Y, Zhang X. Genetic diversity and linkage disequilibrium in Chinese bread wheat (*Triticum aestivum* L.) revealed by SSR markers. *PLoS One*, 2011, 6(2): e17279
- [6] Liu Y, Lin Y, Gao S, Li Z, Ma J, Deng M, Chen G, Wei Y, Zheng Y. A genome-wide association study of 23 agronomic traits in Chinese wheat landraces. *Plant Journal*, 2017, 91(5): 861-873
- [7] 刘志斋,宋燕春,石云素,蔡一林,程伟东,覃兰秋,黎裕,王天宇. 中国玉米地方品种的种族划分及其特点. *中国农业科学*, 2010, 43(5): 899-910
Liu Z Z, Song Y C, Shi Y S, Cai Y L, Cheng W D, Qin L Q, Li Y, Wang T Y. Racial classification and characterization of maize landraces in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(5): 899-910
- [8] 刘志斋,吴迅,李永祥,丁晓雨,王凤格,石云素,宋燕春,赵久然,黎裕,王天宇. 中国玉米地方品种种族的遗传变异评估. *中国农业科学*, 2015, 48(16): 3101-3111
Liu Z Z, Wu X, Li Y X, Ding X Y, Wang F G, Shi Y S, Song Y C, Zhao J R, Li Y, Wang T Y. Assessment of genetic variation in different races of maize landraces in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(16): 3101-3111
- [9] Ruiz Corral J A, Puga N D, Gonzalez J, Parra J R, Eguiarte D, Holland J B, Garcia G M. Climatic adaptation and ecological descriptors of 42 Mexican maize races. *Crop Science*, 2008, 48: 1502-1512
- [10] Navarro J A R, Wilcox M, Burgueño J, Romay C, Swarts K, Trachsel S, Preciado E, Terron A, Delgado H V, Vidal V, Ortega A, Banda A E, Montiel N O G, Ortiz-Monasterio I, Vicente F S, Espinoza A G, Atlin G, Wenzl P, Hearne S, Buckler E S. A study of allelic diversity underlying flowering-time adaptation in maize landraces. *Nature Genetics*, 2017, 49(3): 476-480
- [11] Setter T L, Ellis M, Laureles E V, Ella E S, Senadhira D, Mishra S B, Sarkarung S, Datta S. Physical and genetics of submergence tolerance in rice. *Annals of Botany*, 1996, 1(79): 66-77
- [12] Xu K N, Mackill D J. A major locus for submergence tolerance mapped on rice chromosome 9. *Molecular Breeding*, 1996, 2: 219-224
- [13] Xu K, Xu X, Fukao T, Canlas P, Maghirang-Rodriguez R, Heuer S, Ismail A M, Bailey-Serres J, Ronald P C, Mackill D J. *Sub1A* is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature*, 2006, 442(7103): 705-708
- [14] Dar M H, de Janvry A, Emerick K, Raitzer D, Sadoulet E. Flood-tolerant rice reduces yield variability and raises expected yield, differentially benefitting socially disadvantaged groups. *Scientific Reports*, 2013, 3: 3315
- [15] Ren Z H, Gao J P, Li L G, Cai X L, Huang W, Chao D Y, Zhu M Z, Wang Z Y, Luan S, Lin H X. A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nature Genetics*, 2005, 37(10): 1141-6
- [16] Bonilla P, Mackell D, Deal K, Gregorio G. RFLP and SSLP mapping of salinity tolerance genes in chromosome 1 of rice

- (*Oryza sativa* L.) using recombinant inbred lines. *Philippine Agricultural Scientist*, 2002, 85: 68-76
- [17] Fan Y, Shabala S, Ma Y L, Xu R G, Zhou M X. Using QTL mapping to investigate the relationships between abiotic stress tolerance (drought and salinity) and agronomic and physiological traits. *BMC Genomics*, 2015, 16: 43
- [18] Huang X Q, Wang L X, Xu M X, Röder M S. Microsatellite mapping of the powdery mildew resistance gene *Pm5e* in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106 (5): 858-865
- [19] Huang X Q, Röder M S. High-density genetic and physical bin mapping of wheat chromosome 1D reveals that the powdery mildew resistance gene *Pm24* is located in a highly recombinogenic region. *Genetica*, 2011, 139 (9): 1179-1187
- [20] Xiao M, Song F, Jiao J, Wang X, Xu H, Li H. Identification of the gene *pm47*, on chromosome 7BS conferring resistance to powdery mildew in the Chinese wheat landrace Hongyanglazi. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126 (5): 1397-1403
- [21] Fu B, Chen Y, Li N, Ma H, Kong Z, Zhang L, Jia H, Ma Z. *Pmx*: a recessive powdery mildew resistance gene at the *pm4* locus identified in wheat landrace Xiaohongpi. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126 (4): 913-21
- [22] Xu X D, Li Q, Ma Z H, Fan J, Zhou Y L. Molecular mapping of powdery mildew resistance gene *PmSGD* in Chinese wheat landrace Shangeda using RNA-seq with bulk segregant analysis. *Molecular Breeding*, 2018, 38: 23
- [23] 侯明生, 黄俊斌. 农业植物病理学. 北京: 科学出版社, 2006: 60-65
- [24] Valdez V A, Byrne P F, Lapitan N L, Peairs F B, Bernardo A, Bai G H, Haley S. Inheritance and genetic mapping of Russian wheat aphid resistance in Iranian wheat landrace accession PI 626580. *Crop Science*, 2012, 52: 676-682
- [25] Uarrotta V G, Severino R B, Maraschin M. Maize landraces: a new prospective source for secondary metabolite production. *International Journal of Agricultural Research*, 2011, 6: 218-226
- [26] Kuhnen S, BernardiOgliari J, Dias P F, da Silva Santos M, Ferreira A G, Bonham C C, Wood K V, Maraschin M. Metabolic fingerprint of Brazilian maize landraces silks (stigmata/styles) using NMR spectroscopy and chemometric methods. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2010, 58: 2194-2200
- [27] Van Deynze A, Zamora P, Delaux P M, Heitmann C, Jayaraman D, Rajasekar S, Graham D, Maeda J, Gibson D, Schwartz K D, Berry A M, Bhatnagar S, Jospin G, Darling A, Jeannotte R, Lopez J, Weimer B C, Eisen J A, Shapiro H Y, Ané J M, Bennett A B. Nitrogen fixation in a landrace of maize is supported by a mucilage-associated *Diazotrophic microbiota*. *PLoS Biology*, 2018, 16 (8): e2006352
- [28] Spolaor L T, Guirado G C, Scapim C A, Kuki M C, Bertagna F, Ferreira J M, Zucareli C, Goncalves L S A. Brazilian maize landraces variability under high and low phosphorus inputs. *Maydica*, 2018: 63
- [29] Wissuwa M, Wegner J, Ae N, Yano M. Substitution mapping of the *Pup1*: a major QTL increasing phosphorus uptake of rice from a phosphorus deficient soil. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 105: 890-897
- [30] Chin J H, Gamuyao R, Dalid C, Bustamam M, Prasetyono J, Moeljopawiro S, Wissuwa M, Heuer S. Developing rice with high yield under phosphorus deficiency: *Pup1* sequence to application. *Plant Physiology*, 2011, 156: 1202-1216
- [31] Fujita D, Trijatmiko K R, Tagle A G, Sapasap M V, Koide Y, Sasaki K, Tsakirpaloglou N, Gannaban R B, Nishimura T, Yanagihara S, Fukuta Y, Koshiha T, Slamet-Loedin I H, Ishimaru T, Kobayashi N. *NAL1* allele from a rice landrace greatly increases yield in modern *indica* cultivars. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110, 20431-20436
- [32] 李学宏. 秦巴山区玉米地方品种优良性状改良与利用. *陕西农业科学*, 2012 (3): 142
- Li X H. Improvement and utilization of maize landraces in the Qinba mountain area. *Shaanxi Journal of Agricultural Sciences*, 2012 (3): 142
- [33] Dudley J W, Lambert R J. 100 generations of selection for oil and protein in corn. *Plant Breeding Review*, 2004, 24: 79-110
- [34] Eder J, Chalyk S. *In vivo* haploid induction in maize. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104: 703-708
- [35] Gallais A. Quantitative genetics of doubled haploid populations and application to the theory of line development. *Genetics*, 1990, 4: 199-206
- [36] Meseka S, Fakorede M, Ajala S, Badu-Apraku B, Menkir A. Introgression of alleles from maize landraces to improve drought tolerance in an adapted germplasm. *Journal of Crop Improvement*, 2013, 27: 96-112
- [37] Wang Y, Cheng X, Shan Q, Zhang Y, Liu J, Gao C, Qiu J L. Simultaneous editing of three homoeoalleles in hexaploid bread wheat confers heritable resistance to powdery mildew. *Nature Biotechnology*, 2014, 32: 947-51
- [38] Tang L, Mao B, Li Y, Lv Q, Zhang L, Chen C, He H, Wang W, Zeng X, Shao Y, Pan Y, Hu Y, Peng Y, Fu X, Li H, Xia S, Zhao B. Knockout of *OsNramp5* using the CRISPR/Cas9 system produces low Cd-accumulating *indica* rice without compromising yield. *Scientific Reports*, 2017, 7: 14438
- [39] 刘旭, 李立会, 黎裕, 方涛. 作物种质资源研究回顾与发展趋势. *农学学报*, 2018, 8 (1): 1-6
- Liu X, Li L H, Li Y, Fang W. Crop Germplasm Resources: Advances and Trends. *Journal of Agriculture*, 2018, 8 (1): 1-6
- [40] Brauner P C, Muller D, Schopp P, Bonhm J, Bauer E, Schon C C, Melchinger A. Genomic prediction within and among doubled-haploid libraries from maize landrace. *Genetics*, 2018, 210: 1185-1196
- [41] Negri V, Tiranti B. Effectiveness of *in situ* and *ex situ* conservation of crop diversity. What a *Phaseolus vulgaris* L. landrace case study can tell us. *Genetica*, 2010, 138: 985-999
- [42] Vigouroux Y, Barnaud A, Scarcelli N, Thuillet A C. Biodiversity, evolution and adaptation of cultivated crops. *Comptes Rendus Biologies*, 2011, 334: 450-457
- [43] Eakin H, Perales H, Appendini K, Sweeney S. Selling maize in Mexico: the persistence of peasant farming in an era of global markets. *Development and Change*, 2014, 45: 133-155