植物遗传资源学报 2022，23（1）：40-48
Journal of Plant Genetic Resources
DOI：10.13430/j.cnki.jpgr.20210518002

合成六倍体小麦的遗传育种

郝　明，张连全，黄　林，甯顺腙，袁中伟，姜　博，颜泽洪，伍碧华，郑有良，刘登才
（省部共建西南作物基因资源发掘与利用国家重点实验室 / 四川农业大学小麦研究所，成都 611130）

摘要：普通小麦是由四倍体小麦栽培类型与野生二倍体节节麦远缘杂交形成的异源六倍体。普通小麦保持了四倍体小麦的高产潜力，D 基因组的加入丰富了食品加工产品类型、增强了环境适应能力。与二倍体作物不同，普通小麦有 3 个亚基因组，存在大量重复基因，基因组缓冲性、可塑性强，单个基因拷贝可能对育种改良的效果有限。小麦 3 个亚基因组的遗传多样性是不对称的，其中 D 基因组遗传多样性最低。通过模拟普通小麦起源过程人工创制的六倍体小麦为桥梁，可以将节节麦和四倍体小麦的遗传变异同时导入普通小麦。与普通小麦相比，人工合成小麦存在大量的优良等位变异、在转录组水平具有新的表达特征，为育种提供了有利遗传基础，在小麦育种中被寄予厚望，但是目前的应用效果还很有限。细胞学不稳定性、综合农艺性状差影响其育种利用效率。优化杂交方法和选择方法将推动人工合成小麦在普通小麦育种中的应用。

关键词：小麦育种；人工合成小麦；节节麦；育种方法；外源渗入

Genetic Improvement of Synthesized Hexaploid Wheat in Breeding

HAO Ming，ZHANG Lian-quan，HUANG Lin，NING Shun-zong，YUAN Zhong-wei，
JIANG Bo，YAN Ze-hong，WU Bi-hua，ZHENG You-liang，LIU Deng-cai
（*State Key Laboratory of Crop Gene Exploration and Utilization in Southwest China/ Triticeae Research Institute of Sichuan Agricultural University*，*Chengdu 611130*）

Abstract：The common wheat（*Triticum aestivum* L.）is an allohexaploid crop species originating from the distant hybridization between the cultivated tetraploid wheat（*T. turgidum* L.）and the wild diploid grass *Aegilops tauschii* Coss. Common wheat inherits the high-yielding potential of tetraploid wheat，extends potential to make diverse food products and has broad adaptability to environments afforded by the incorporation of D genome. Different from diploid crops，common wheat hosts three sub-genomes harboring a large number of repetitive genes and shows a strong capacity of genomic buffering and plasticity. Thus，allelic variation at a single locus often results in an insubstantial effect during wheat improvement. The genetic diversity among three sub-genomes of common wheat was not symmetric，and D sub-genome diversity was the lowest. By simulating the origination process of common wheat，synthetic hexaploid wheat can be produced as a bridge to incorporate the genetic variations of *Ae. tauschii* Coss. and tetraploid wheat into common wheat. In contrast to common wheat，synthetic hexaploid wheat harbors abundant favorable variations and owns new expression characteristics at transcriptome level，which provide novel genetic basis for breeding. Although synthetic hexaploid wheat is to be placed with great expectation，the utility remains very limited in wheat breeding. Cytological instability and poor comprehensive agronomic performance are disadvantaging in breeding utilization. Optimization of the crossing and selecting strategies will promote the application of synthetic hexaploid wheat in common wheat breeding.

Key words：wheat breeding；synthetic hexaploid wheat；*Aegilops tauschii* Coss.；breeding method；alien introgression

收稿日期：2021-05-18　　**修回日期：**2021-08-01　　**网络出版日期：**2021-08-24
URL：http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210518002
第一作者研究方向为小麦种质资源与遗传育种，E-mail：haomingluo@foxmail.com
通信作者：刘登才，研究方向为小麦种质资源与遗传育种，E-mail：dcliu7@sicau.edu.cn
基金项目：国家自然科学基金项目（91935303）；四川省育种公关（2021YFYZ0002）；四川省麦类产业技术体系项目（wheat-10）
Foundation projects：National Natural Science Foundation of China（91935303），The Sichuan Province Science & Technology Department Crops Breeding Project（2021YFYZ0002），The Sichuan Province Agriculture and Affairs Department Innovative Research Team（wheat-10）

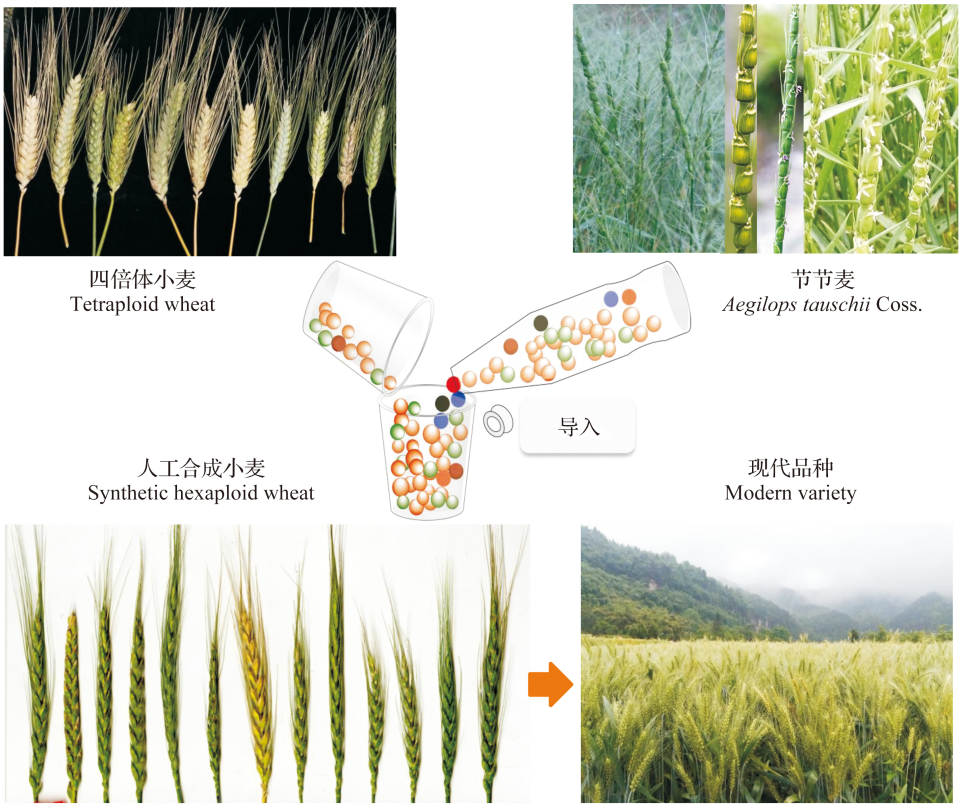
普通小麦（*Triticum aestivum* L.）是三大粮食作物之一。它是四倍体小麦（*T. turgidum* L.，AABB）与二倍体节节麦（*Aegilops tauschii* Coss.，DD）远缘杂交形成的异源六倍体物种[1-2]。四倍体小麦存在野生型和栽培型，其中栽培型是普通小麦的 AABB 基因组供体。节节麦没有栽培型，包含 *A. tauschii* Coss. subsp. *tauschii*（圆柱形穗）和 *A. tauschii* subsp. *strangulata*（Eig）Tzvelev（念珠状穗）2 个亚种，前者包含 var. *typica*、var. *anathera* 和 var. *meyeri* 3 个变种[3]。根据细胞学和分子聚类结果，最近有学者将 *A. tauschii* subsp. *tauschii* var. *meyeri*（Griseb.）Tzvelev 命名为 *A. tauschii* subsp. *strangulata* var. *meyeri*（Griseb.）Tzvelev，并认为该变种可能是普通小麦的 D 基因组供体[4-5]。小麦的六倍化源于染色体自动加倍，这是因为四倍体小麦与节节麦的三倍体杂种，能够通过“类似于有丝分裂的减数分裂”过程产生未减数配子，自交结实产生六倍体小麦[6-8]。通常认为，仅有少数基因型参与普通小麦的六倍化起源过程，之后仅有少数的原始六倍体个体参与驯化，因此供体物种四倍体小麦和节节麦的大量遗传变异被排斥在外[9-10]。由于进化瓶颈，原始普通小麦的遗传多样性低。但是，与四倍体小麦相比，目前普通小麦的栽培面积占据绝对优势。通常认为，这主要是由于普通小麦保持了四倍体小麦的高产潜力，节节麦 D 基因组的加入又丰富了可加工小麦食品的类型、增加了小麦的环境适应能力[11-12]。

普通小麦 3 个亚基因组的遗传基础是不对称的。一是不同亚基因组对表型的遗传影响是不对称的[13-15]。普通小麦的形态特性，更像其 A 基因组供体物种（乌拉尔图小麦，*T. urartu* Thumanjan ex Gandilyan，A^uA^u），这种现象称为 A 基因组显性。在普通小麦定位发掘的株型、穗型等产量相关 QTL 中，来自 A 基因组的位点更多[16]，控制穗数、穗粒数、千粒重的 QTL 位点优先分布在 A 基因组[17]。虽然其遗传机制不清楚，但是基因组显性可能是普通小麦产生遗传优势的原因之一[13]，例如普通小麦将 A 基因组赋予的高产潜力和 D 基因组赋予的优良加工品质聚集产生了集合优势。二是不同亚基因组的遗传多样性是不对称的。其中，小麦 D 基因组遗传多样性最低[18-19]，大约只有 A 和 B 基因组的 12% 和 8%[20]。对该现象的一个解释是，在普通小麦进化过程中，普通小麦与四倍体小麦不断发生天然杂交，四倍体小麦大量的遗传变异被重新渗入到普通小麦，增加了小麦 A 和 B 基因组的遗传多样性[21]。然而，在自然情况下，普通小麦与节节麦的天然杂交比较困难，节节麦的遗传变异渗入很少[5]。尽管节节麦分布广泛，西至土耳其，东至我国的新疆及黄河中游，有大量的遗传多样性不存在于现有普通小麦遗传群体中。将未参与小麦进化的节节麦遗传多样性，转移到普通小麦，可以迅速扩充普通小麦 D 基因组的遗传多样性。

世界上很多地区的小麦生产已处于一个瓶颈期[22]。同时，世界人口不断增加，生产资源约束加大、环境变化加剧等不利因素威胁小麦生产，这对小麦育种提出了巨大挑战。遗传基础狭窄已经成为小麦育种的重要限制因子[23]。产量是非常复杂的性状，从发芽至成熟的整个生长过程均可能影响最终的产量，受无数多的基因影响。最近，全基因组模型（Omnigenic model）被用于解释特别复杂性状的遗传调控[24]，这一模型也适用于小麦的产量性状[25]。与二倍体作物不同，普通小麦是异源六倍体，存在大量重复基因，基因组缓冲性和可塑性强，单个基因拷贝的变化，常常仅有较小的遗传效应[11]。单个基因可能对育种改良的效果有限，但是多个基因的同时导入，可能产生明显效果。因此，丰富的遗传变异对小麦产量育种变得尤为重要。拓展遗传基础已被认为是应对小麦育种挑战的普遍共识[26-29]。

1　人工合成六倍体小麦转移法

人工合成六倍体小麦转移法可以同时导入节节麦和四倍体小麦的遗传变异，已广泛用于拓展普通小麦的遗传多样性（图 1）。该方法主要包括 2 个主要步骤。一是通过模拟普通小麦起源过程，利用四倍体小麦与节节麦杂交，产生具有 ABD 基因组的杂种 F_1，然后通过染色体加倍，可获得具有 AABBDD 基因组的人工合成六倍体小麦[30]；二是利用创制的人工合成六倍体小麦为桥梁，用普通小麦回交或顶交，改良综合性状，将节节麦和四倍体小麦的遗传变异导入普通小麦品种。国际上不同国家的研究表明，人工合成六倍体小麦的应用潜力大，改良品种（系）在不同生态区能够大幅度提高产量[29-39]。正如 15 年前 Coghlan[31] 的评论“Synthetic wheat offers hope to the world”，国际上普遍对人工合成六倍体小麦的应用前景给予厚望。但是，根据最近发表在《Food Security》的调查资料[39]，从 2003 年第一个品种审定到 2019 年 1 月的 16 年间，利用人工合成小麦为亲本，仅选育出 76 个品种（不包括人工



该方法模拟普通小麦起源过程，创制人工合成六倍体小麦，以人工合成六倍体小麦为桥梁，可以将节节麦和四倍体小麦的遗传变异导入普通小麦品种

Synthetic hexaploid wheat was firstly created by mimicking the origination of common wheat, and then used as the bridge material to transfer genetic variations from tetraploid wheat and *Aegilops tauschii* Coss. into common wheat

图 1 人工合成六倍体小麦转移法

Fig. 1 Transferring method through synthetic hexaploid wheat as bridge material

合成小麦衍生品种的再次育种利用）。尽管它们分布在 21 个国家，但是品种总数不多，表明目前应用效果还很有限。总的来讲，人工合成小麦的高产育种潜力大，但育种效果有限。

普通小麦大约起源于 1 万年前，经历了长期进化和人工驯化，现代品种还经历了强烈的育种选择。人工合成小麦则是新产生的异源六倍体，综合农艺性状差，不能直接用于生产。为了将人工合成小麦的遗传潜力转化为育种成效，首要需要回答的问题是，合成小麦与普通小麦在遗传上有什么异同？这是育种设计需要考虑的重要问题。

2 人工合成六倍体小麦的遗传基础

合成小麦与普通小麦具有一些类似的遗传特性。一是亚基因组的遗传贡献存在非对称现象。普通小麦形态特性优先受 A 基因组的 QTL 控制，这种遗传非对称现象也存在于合成的六倍体小麦[28, 40]。利用人工合成小麦 SHW-L1 与川麦 32 构建的重组自交系发现，控制植株形态的 QTL 位点也主要来自 A 基因组，而耐逆胁迫相关 QTL 更多源于 B 和 D 基因组[28]。在转录组水平，四倍体亲本基因组的表达显性基因主要贡献于人工合成小麦的发育，节节麦亲本基因组表达显性基因主要贡献于合成小麦的适应性[41-42]。二是对非整倍体的容忍度高、基因组缓冲性强。人工合成小麦群体存在大量的非整倍体[43-45]，表明合成小麦对非整倍体的容忍度高。从合成小麦的转录组水平看，通常情况下，基因表达量与基因剂量呈正相关，但是某一部分同源群的单个等位位点的数量变化对该部分同源群基因的整体表达没有显著影响，这种现象被称为部分同源位点表达缓冲（Homoeolog expression buffering）[46]。通过这种机制，保持了部分同源基因整体表达的剂量平衡，这也被用于解释为什么六倍体小麦对非整倍体有很强的容忍性。根据研究结果推测，普通小麦六倍化起源后就具有这 2 个特征。

合成小麦具有必须淘汰的不良性状。一是人工合成小麦具有难脱粒性状。普通小麦源于四倍体小麦栽培种与节节麦的远缘杂交。节节麦是野生种，具有两个突出的野生性状，一是断穗轴、成熟时小穗自然脱落，二是颖壳坚硬、种子难脱粒。利用四倍体小麦栽培种与节节麦创制的人工合成小麦不具有断穗轴特性，但颖壳坚硬，表明节节麦的断穗轴特性在六倍体小麦被抑制，但颖壳坚硬性状在六倍体小麦正常表达。颖壳坚硬受位于 2D 染色体短臂上的显性基因 *Tg*（*Tenacious glume*）控制[47]。具有该基因的人工合成小麦及其杂交后代，无法正常脱粒，因此是育种中必须淘汰的基因。二是人工合成小麦的细胞学不稳定。细胞学不稳定导致不同植株间的染色体组成差异，可引起单株之间的表型差异，影响性状的一致性。因此，细胞学不稳定是需要淘汰的育种性状。细胞学不稳定是新形成异源多倍体植物的普遍特征[43]。现代小麦品种的细胞学稳定，非整倍体发生频率大约为 1%~3%[48]。但是，许多人工合成小麦的细胞学稳定性差[43-46]。即使选择整倍体植株不断自交，其后代仍然出现高频率的非整倍体，包括新的染色体数量与结构变异。例如，Zhang 等[45]对 16 个人工合成小麦材料进行的研究发现，非整倍体发生频率大约为 20%~100%。最近，Zhao 等[49]利用自交 14 代的人工合成小麦，从具有 21 对染色体的整倍体植株自交后代，发现近 50% 的植株具有染色体数目变异（染色体数为 39~45 条）、20% 的植株具有结构变异。在合成小麦与小麦品种的杂交后代，也出现大量的染色体变异植株。对减数分裂过程观察发现，染色体变异与大量的单价体相关联，单价体丢失导致数目变异，断裂、断裂 - 融合产生结构变异。控制染色体配对的 *Ph1* 基因突变时，也会产生大量的单价体。但是，利用合成小麦与小麦品种创制的 48 个重组自交系中，具有合成小麦 *Ph1* 位点的 27 个重组自交系的非整倍体率为 18%，而具有小麦品种 *Ph1* 位点的 21 个重组自交系的非整倍体率为 29%，不支持人工合成小麦非整倍体的发生源于 *Ph1* 基因功能不正常的假设。同时，合成小麦与小麦品种的正反杂交植株具有类似的非整倍体率，但是利用人工合成小麦细胞质选育的小麦新品种的非整倍体率低，表明细胞质不是细胞学不稳定的唯一作用因素，但不清楚是否存在核质互作问题[49]。

人工合成小麦的优良基因位点多。与现代优良小麦品种相比，人工合成小麦本身的综合农艺性状差、产量很低。这是否意味着合成小麦有更少的优良等位变异？利用人工合成小麦与优良品种（系）创制的遗传群体进行 QTL 研究发现，人工合成小麦的优良 QTL 分布频率与优良品种相比，并没有明显劣势。德国科学家分别利用合成小麦 W-7984 和 XX86 与现代品种构建的高世代回交群体发现，源于合成小麦的优良产量相关 QTL 分布频率与优良品种类似，甚至更高[50-51]。利用其他类型的遗传群体也发现类似的现象，例如利用人工合成小麦 SHW-L1 与川麦 32 构建的重组自交系，在四川 14 种环境下检测到的 86 个产量相关性状 QTL 位点中，有 40 个优良等位来自 SHW-L1[28]。SHW-L1 的四倍体亲本是我国的地方品种，节节麦亲本来自中东。因为现代品种是育种家不断聚集优良变异的结果，而人工合成小麦是原始育种材料，这样的结果出乎预期。如何解释人工合成小麦的优良等位基因频率高是一个需要深入研究的问题。一种可能的原因是人工合成小麦代表普通小麦的原始遗传状态，新多倍化过程产生了优势。例如，与普通小麦相比[52]，人工合成小麦在转录组水平具有新的表达特征[53]，人工合成小麦受反式调控（Trans-effect）的基因比例比普通小麦少[46]，表达调控差异赋予了新的遗传基础。进一步深入研究表达调控差异对 QTL 的影响，对阐释人工合成小麦育种的遗传基础具有重要意义。从遗传基础的角度，合成小麦具有丰富的遗传变异供育种利用，这对于产量育种具有重要价值。

3　人工合成六倍体小麦的育种利用

目前普遍采用的高产品种与高产品种杂交的传统育种方式，已经形成了成熟的育种选择体系[54]。但是，高产品种间的遗传多样性低，可聚集的优良基因位点少，限制了小麦产量潜力的进一步提高。人工合成小麦与现代品种的遗传差异大，运用人工合成小麦可以同时改良位于不同染色体区域的多个遗传位点，从而在产量育种中具有优势[25]。但是，人工合成小麦除了综合农艺性状差，还具有野生性状（颖壳坚硬难脱粒）、细胞学不稳定等不利性状。由于育种改良难度大、效率低，育种家仍不愿直接利用人工合成小麦进行育种。如何有针对性地改良人工合成小麦的综合农艺性状，是值得思考的问题。合成小麦与高产品种的杂交育种方法还处在优化阶段。

细胞学不稳定是影响人工合成小麦育种利用效率的重要因素。与常规育种相比，远缘杂交育种经常遇到杂交后代农学性状的长期分离（Long-term segregation），无法满足品种一致性要求的问题。最近

的一项研究以非整倍体率 3% 作为划分染色体稳定品系（CSL, chromosomally stabile line）和染色体不稳定品系（CuSL, chromosomally unstabile line）的阈值[49]，在人工合成小麦与小麦推广品种杂种自交 14 代获得的 48 个品系中，41 个品系（85%）的染色体仍然不稳定。即使选择具有 21 对染色体的植株自交，后代仍然重新产生非整倍体，这种现象被称为长期性染色体不稳定（PCI, persistent chromosome instability）。PCI 可导致同一株系不同植株间存在明显表型差异，表明 PCI 是性状长期分离的遗传原因[49]。这些品系来自单交（合成小麦和小麦推广品种各占 50% 的血缘），表明单交难以消除 PCI 问题。为了减少 PCI 的影响，需要进一步减少人工合成小麦的基因组占比，例如三交（A/B//C）或回交（A/B//B）可将合成小麦的血缘降至 25%，而后代仍可能有高频率的品系存在 PCI 问题。但是，进一步的杂交或回交可以降低 PCI 的影响。

综合农艺性状差是影响人工合成小麦育种利用效率的又一重要因素。采用什么样的杂交方法是需要考虑的首要问题。回交是导入外源优良位点、同时保留回交亲本优良遗传背景的常用方式。Tanksley 等[55]提出了高代回交 QTL 方法（Advanced backcross QTL approach），首先用于番茄和水稻等作物的外源基因发掘和导入[56]，后来成功用于人工合成小麦的优良 QTL 发掘[50-51, 57]。但是，2003-2017 年间 15 个国家利用人工合成小麦选育的 46 个品种中，仅有 4 个是通过回交方式获得[37]。绝大多数品种通过 2 个或更多的优良小麦品种顶交（如单顶交 A/B//C 或双顶交 A/B//C/3/D）获得。对此的一个可能解释是人工合成小麦综合农艺性状差，单个小麦品种的优良遗传基础很难同时改进人工合成小麦的诸多缺陷。但是，不同小麦品种具有不同的优良基因组合，顶交利用了不同的小麦品种，这有利于改良人工合成小麦的不利性状。如何选择是人工合成小麦育种需要考虑的另一个重要问题。根据目前人工合成小麦衍生品种的系谱分析，利用不同小麦品种作为亲本多次杂交，降低人工合成小麦的遗传背景，可以有效解决人工合成小麦的细胞学不稳定性和综合农艺性状差的问题。川麦 38、川麦 42、川麦 43、川麦 47 是我国利用人工合成小麦选育出的第一批小麦品种[35, 58]。这些成功的育种案例采用了大群体进行选择。其中，2003 年审定的川麦 42 表现尤为突出，该品种采用大群体 - 顶交法选育而成，其系谱为 SynCD768/SW3243// 川 6415。但是，如何处理育种群体以及提高育种效率等问题，还缺少文献报道。

根据多年的田间观察，即使经过多次杂交，合成小麦与高产品种的早世代育种群体，综合性状仍然普遍很差，在 F_2 和 F_3 很难发现综合性状好的单株。高产品种与高产品种的杂交分离世代处理办法，很难适用于合成小麦与高产品种杂交育种群体的选择。为了降低选择群体规模，本实验室使用了“双顶交 - 两段选择”育种方法[28]。通过两次顶交（A/B//C/3/D，A 为合成小麦，B、C、D 为 3 个小麦新品种或新品系亲本），构建保留合成小麦 1/8 血缘的 F_1 群体。双顶交将合成小麦血缘降至 1/8，有利于尽快消除染色体不稳定性、改良综合农艺性状差等问题。回交（如 A/B//B/3/B）也可以尽快消除染色体不稳定性问题，但单个回交亲本的优良基因难以克服人工合成小麦的众多农艺性状缺陷。双顶交利用了 3 个小麦新品种（系）亲本，每个亲本有不同的优良基因位点组成，有利于合成小麦与小麦品种（系）产生协调的遗传组合类型。两段选择包括：早代聚焦主基因性状选择，中高世代聚焦数量性状选择。即使双顶交将合成小麦血缘降至 1/8，但是早世代群体的综合农艺性状仍比较差。第 1 段选择在 F_2 和 F_3 世代，模仿驯化和绿色革命过程，采用混合选择法，仅聚合易脱粒、矮秆、熟期、抗病等少数受主基因控制的农艺性状，以减小育种群体规模，通常仅用 100~200 株就能选出目标植株。第 2 段选择在 F_4 及以后的单株选择世代，聚焦选择籽粒产量。该方法群体小、易选择，提高了人工合成小麦的育种利用效率。利用该方法，以人工合成小麦 SHW-L1 为材料，选育出蜀麦 969、蜀麦 830、蜀麦 580、蜀麦 114 等小麦新品种（图 2）。染色体区段分析发现，新品种保留了 12.4%~15.0% 的 SHW-L1 基因组。根据遗传分析，新品种渗入了 SHW-L1 控制籽粒大小（*TaSus2*、*TaCKX6*、*TaGS-D1*、*TaGW2*、*TaTEF-7A*、*TaSus1*）、品质（*GPC-2*、*Glu-Bx23*、*Glu-By18*、*Glu-Dx3.1t*、*Glu-Dy11*t*）、生长周期（*PPd-A1*、*Vrn-A1*、*Vrn-B1*）等性状的外源基因位点。SHW-L1 的节节麦亲本 AS60 属于亚种 *tauschii*，小麦的 D 基因组由亚种 *strangulata* 提供，而亚种 *tauschii* 未参与小麦进化。因此，利用 SHW-L1 重新渗入了小麦进化中排斥的 D 基因组变异，其中 *Glu-Dx3.1t*（1D）、*Glu-Dy11*t*（1D）、*GPC-2*（2D）、*TaCKX6*（3D）等基因来自节节麦 AS60[28]。“双顶交 - 两段选择”技术对其他小麦原始育种材料（如地方品种、染色体工程基础材料等）的遗传改良有重要参考，对其他异源多倍体物种的渗入育种工作也有借鉴作用。

图左的穗子分别来自四倍体、节节麦及其合成的六倍体小麦 SHW-L1。SHW-L1 连续用 3 个小麦品种（系）杂交，形成的双顶交组合 A/B//C/3/D，理论上合成小麦 SHW-L1 的 7/8 血缘被小麦品种（系）被替换，这有利于克服人工合成小麦的细胞学不稳定性和不利农艺性状，3 个小麦品种（系）的遗传基础有利于与 SHW-L1 形成协调的遗传组合类型

Left figure shows the spikes of tetraploid wheat, *Aegilops tauschii* Coss. and their synthetic hexaploid wheat SHW-L1, respectively. Three wheat varieties (lines) were used as parents to sequentially cross with SHW-L1, generating a double top-cross A/B//C/3/D. Thus, 87.5% genome of the synthetic wheat SHW-L1 in the resulted population was replaced by those from common wheat varieties (lines), which may be benefit to overcome the defects of cytological stability and agronomic traits. The double top-cross method may also benefit to generate offspring with coordinated genetic constitution by homologous recombination among the three varieties (lines) and SHW-L1

图 2　利用“双顶交 - 两段选择”育种法选育的新品种

Fig. 2　New varieties bred through “double top-cross and two phase selection” method

两段选择结合分子标记辅助选择，可提高目标基因的转移效率。以下以节节麦的抗条锈病基因 *YrAS2388* 导入小麦品种为例进行说明。节节麦显性抗条锈病基因 *YrAS2388* 位于 4D 染色体短臂，属于 NBS-LRR 抗病基因，该基因在人工合成六倍体小麦背景中仅部分表达，表现为成株抗性[59-62]。为了将该基因导入推广品种，利用图位克隆结果设计的抗性共分离分子标记，进行辅助选择，选育出新品种蜀麦 1675[62]。该基因的导入涉及几个关键步骤：（1）首先将抗病基因 *YrAS2388* 导入人工合成六倍体小麦。利用四倍体小麦 Langdon 与 AS313 的杂交植株作母本，与含 *YrAS2388* 的节节麦材料 AS2399 杂交，杂种经过染色体自动加倍，获得人工合成小麦（Langdon/AS313//AS2399）；（2）建立育种群体，杂交组合为人工合成小麦 / 川 07001// 蜀麦 969；（3）F_2 小群体进行混合选择。F_2 种植 10 行、约 200 株，聚焦主基因控制的关键农艺性状选择，仅保留易脱粒、植株矮、抗条锈病、成熟期正常的植株；（4）F_3 小群体进行分子标记选择，防止目标基因丢失（图 3）。F_3 种植 10 行、约 200 株，选择易脱粒、植株矮、抗条锈病、抽穗期正常的植株进行分子标记选择，获得含 *YrAS2388* 基因标记的植株 1 株。收获的 F_4 种子进行夏繁加代，分单株收获种子；（5）F_5 株系聚焦产量相关性状选择，同时分子标记选择抗病基因。从两段选择法选育蜀麦系列品种的育种进程看，尽管 F_2~F_3 聚焦关键性状选择，明显改良了综合农艺性状，但是与高产品种间杂交的传统育种方式相比，人工合成小麦改良群体的 F_2 和 F_3 单株产量仍很低。但是，在 F_5 及以后世代，明显观察到单株产量的爆发式提升。

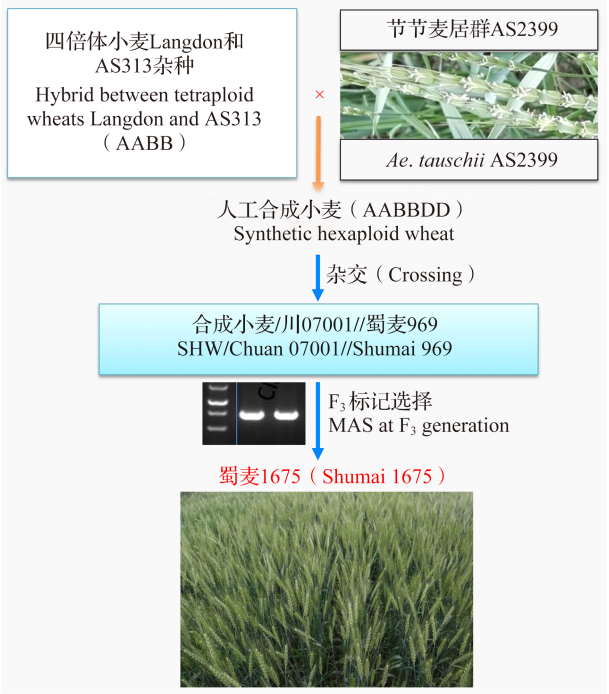


图 3 节节麦的抗条锈病基因导入小麦新品种蜀麦 1675 的育种流程

Fig. 3 Breeding process of transferring the stripe rust resistance gene *YrAS2388* from *Aegilops tauschii* Coss. into the new wheat variety Shumai 1675

参考文献

[1] Kihara H. Discovery of the DD-analyser, one of the ancestors of *Triticum vulgare*. Agriculture and Horticulture, 1944, 19: 889-890

[2] McFadden E S, Sears E R. The artifcial synthesis of *Triticum spelta*. Records of the Genetics Society of America, 1944, 13: 26-27

[3] van Slageren M W. Wild wheats: A monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub. & Spach) Eig (Poaceae). Aleppo: Agricultural University, Wageningen: International Center for Agricultural Research in Dry Areas, 1994

[4] Zhao L, Ning S, Yi Y, Zhang L, Yuan Z, Wang J, Zheng Y, Hao M, Liu D. Fluorescence *in situ* hybridization karyotyping reveals the presence of two distinct genomes in the taxon *Aegilops tauschii*. BMC Genomics, 2018, 19: 3

[5] Wang J R, Luo M C, Chen Z X, You F M, Wei Y M, Zheng Y L, Dvorak J. *Aegilops tauschii* single nucleotide polymorphisms shed light on the origins of wheat D-genome genetic diversity and pinpoint the geographic origin of hexaploid wheat. New Phytologist, 2013, 198: 925-937

[6] Matsuoka Y, Nasuda S, Ashida Y, Nitta M, Tsujimoto H, Takumi S, Kawahara T. Genetic basis for spontaneous hybrid genome doubling during allopolyploid speciation of common wheat shown by natural variation analyses of the paternal species. PLoS ONE, 2013, 8(8): e68310

[7] Matsuoka Y, Mori N. Reproductive and genetic roles of the maternal progenitor in the origin of common wheat (*Triticum aestivum* L.). Ecology and Evolution, 2020, 10: 13926-13937

[8] Hao M, Luo J T, Zeng D Y, Zhang L, Ning S Z, Yuan Z W, Yan Z H, Zhang H G, Zheng Y L, Feuillet C, Choulet F, Yen Y, Zhang L Q, Liu D C. *QTug. sau-3B* is a major quantitative trait locus for wheat hexaploidization. G3-Genes Genomes Genetics, 2014, 4(10): 1943-1953

[9] Pont C, Leroy T, Seidel M, Tondelli A, Duchemin W, Armisen D, Lang D, Bustos-Korts D, Goué N, Balfourier F, Molnár-Láng M, Lage J, Kilian B, Özkan H, Waite D, Dyer S, Letellier T, Alaux M. Wheat and Barley Legacy for Breeding Improvement (WHEALBI) consortium//Russell J, Keller B, van Eeuwijk F, Spannagl M, Mayer K F X, Waugh R, Stein N, Cattivelli L, Haberer G, Charmet G, Salse J. Tracing the ancestry of modern bread wheats. Nature Genetics, 2019, 51(5): 905-911

[10] Haudry A, Cenci A, Ravel C, Bataillon T, Brunel D, Poncet C, Hochu I, Poirier S, Santoni S, Glémin S, David J. Grinding up wheat: A massive loss of nucleotide diversity since domestication. Molecular Biology and Evolution, 2007, 24(7): 1506-1517

[11] Dubcovsky J, Dvorak J. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication. Science (New York), 2007, 316(5833): 1862-1866

[12] Feldman M, Levy A A. Genome evolution due to allopolyploidization in wheat. Genetics, 2012, 192: 763-774

[13] 刘登才，张连全，郝明，黄林，甯顺腙，袁中伟，姜博，颜泽洪，伍碧华，郑有良. 小麦族的基因组显性及其育种学意义. 作物学报, 2020, 46(10): 1465-1473
Liu D C, Zhang L Q, Hao M, Huang L, Ning S Z, Yuan Z W, Jiang B, Yan Z H, Wu B H, Zheng Y L. Genome dominance and the breeding significance in Triticeae. Acta Agrononica Sinca, 2020, 46(10): 1465-1473

[14] Feldman M, Levy A A, Fahima T, Korol A. Genomic asymmetry in allopolyploid plants: Wheat as a model. Journal of Experimental Botany, 2012, 63: 5045-5059

[15] Eckardt N A. Genome dominance and interaction at the gene expression level in allohexaploid wheat. Plant Cell, 2014, 26: 1834

[16] Zhang L Y, Liu D C, Guo X L, Yang W L, Sun J Z, Wang D, Zhang A. Distribution in genome of quantitative trait loci (QTL) for yield and yield-related traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.). Journal of Integrative Plant Biology, 2010, 52: 996-1007

[17] Cao S, Xu D, Hanif M, Xia X, He Z. Genetic architecture underpinning yield component traits in wheat. Theoretical and Applied Genetics, 2020, 133: 1811-1823

[18] Cheng H, Liu J, Wen J, Nie X, Xu L, Chen N, Li Z, Wang Q, Zheng Z, Li M, Cui L, Liu Z, Bian J, Wang Z, Xu S, Yang Q, Appels R, Han D, Song W, Sun Q, Jiang Y. Frequent intra- and inter-species introgression shapes the landscape of genetic variation in bread wheat. Genome Biology, 2019, 20(1): 136

[19] He F, Pasam R, Shi F, Kant S, Keeble-Gagnere G, Kay P, Forrest K, Fritz A, Hucl P, Wiebe K, Knox R, Cuthbert R, Pozniak C, Akhunova A, Morrell P L, Davies J P, Webb S R, Spangenberg G, Hayes B, Daetwyler H, Tibbits J, Hayden M, Akhunov E. Exome sequencing highlights the role of wild-relative introgression in shaping the adaptive landscape of the wheat genome. Nature Genetics, 2019, 51(5): 896-904

[20] Zhou Y, Zhao X, Li Y, Xu J, Bi A, Kang L, Xu D, Chen H, Wang Y, Wang Y G, Liu S, Jiao C, Lu H, Wang J, Yin C, Jiao Y, Lu F. *Triticum* population sequencing provides insights into wheat adaptation. Nature Genetics, 2020, 52(12): 1412-1422

[21] Dvorak J, Akhunov E D, Akhunov A R, Deal K R, Luo M C. Molecular characterization of a diagnostic DNA marker for domesticated tetraploid wheat provides evidence for gene flow from wild tetraploid wheat to hexaploid wheat. Molecular Biology and Evolution, 2006, 23: 1386-1396

[22] Hawkesford M J, Araus J L, Park R, Calderini D, Miralles D, Shen T, Zhang J, Parry M A J. Prospects of doubling global wheat yields. Food and Energy Security, 2013, 2: 34-48

[23] Tester M, Langridge P. Breeding technologies to increase crop production in a changing world. Science, 2010, 327: 818-822

[24] Boyle E A, Li Y I, Pritchard J K. An expanded view of complex traits: From polygenic to omnigenic. Cell, 2017, 169: 1177-1186

[25] Hao M, Zhang L, Ning S, Huang L, Yuan Z, Wu B, Yan Z, Dai S, Jiang B, Zheng Y, Liu D. The resurgence of introgression breeding, as exemplified in wheat improvement. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 252

[26] Feuillet C, Langridge P, Waugh R. Cereal breeding takes a walk on the wild side. Trends in Genetics, 2008, 24: 24-32

[27] Moore G. Strategic pre-breeding for wheat improvement. Nature Plants, 2015, 1: 15018

[28] Hao M, Zhang L, Zhao L, Dai S, Li A, Yang W, Xie D, Li Q, Ning S, Yan Z, Wu B, Lan X, Yuan Z, Huang L, Wang J, Zheng K, Chen W, Yu M, Chen X, Chen M, Wei Y, Zhang H, Kishii M, Hawkesford M J, Mao L, Zheng Y, Liu D. A breeding strategy targeting the secondary gene pool of bread wheat: Introgression from a synthetic hexaploid wheat. Theoretical and Applied Genetics, 2019, 132(8): 2285-2294

[29] Singh S, Vikram P, Sehgal D, Burgueño J, Sharma A, Singh S K, Sansaloni C P, Joynson R, Brabbs T, Ortiz C, Solis-Moya E, Govindan V, Gupta N, Sidhu H S, Basandrai A K, Basandrai D, Ledesma-Ramires L, Suaste-Franco M P, Fuentes-Dávila G, Moreno J I, Sonder K, Singh V K, Singh S, Shokat S, Arif M A R, Laghari K A, Srivastava P, Bhavani S, Kumar S, Pal D, Jaiswal J P, Kumar U, Chaudhary H K, Crossa J, Payne T S, Imtiaz M, Sohu V S, Singh G P, Bains N S, Hall A, Pixley K V. Harnessing genetic potential of wheat germplasm banks through impact-oriented-prebreeding for future food and nutritional security. Scientific Reports, 2018, 8(1): 12527

[30] Li A, Liu D, Yang W, Kishii M, Mao L. Synthetic hexaploid wheat: Yesterday, today, and tomorrow. Engineering, 2018, 4(4): 552-558

[31] Coghlan A. Synthetic wheat offers hope to the world. New Scientist Print Edition, February 11th, 2006

[32] Hoisington D, Khairallah M, Reeves T, Ribaut J M, Skovmand B, Taba S, Warburton M. Plant genetic resources: What can they contribute toward increased crop productivity? Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1999, 96: 5937-5943

[33] Warburton M L, Crossa J, Franco J, Kazi M, Trethowan R, Rajaram S, Pfeifer W, Zhang P, Dreisigacker S, Van Ginkel M. Bringing wild relatives back into the family: Recovering genetic diversity in CIMMYT improved wheat germplasm. Euphytica, 2006, 149: 289-301

[34] Cossani C M, Reynolds M. Heat stress adaptation in elite lines derived from synthetic hexaploid wheat. Crop Science, 2015, 55: 2719-2735

[35] Tang Y, Wu X, Li C, Yang W, Huang M, Ma X, Li S. Yield, growth, canopy traits and photosynthesis in high-yielding, synthetic hexaploid-derived wheats cultivars compared with non-synthetic wheats. Crop and Pasture Science, 2017, 68(2): 115-125

[36] Yang W, Liu D, Li J, Zhang L, Wei H, Hu X, Zheng Y, He Z, Zou Y. Synthetic hexaploid wheat and its utilization for wheat genetic improvement in China. Journal of Genetics and Genomics, 2009, 36: 539-546

[37] Rosyara U, Kishii M, Payne T, Sansaloni C P, Singh R P, Braun H J, Dreisigacker S. Genetic contribution of synthetic hexaploid wheat to CIMMYT's spring bread wheat breeding germplasm. Scientific Reports, 2019, 9(1): 12355

[38] Börner A, Ogbonnaya F C, Röder M S, Rasheed A, Periyannan S, Lagudah E S. *Aegilops tauschii* introgressions in wheat// Molnár-Láng M. Alien introgression in wheat. Cham: Springer International Publishing, 2015: 245-271

[39] Aberkane H, Payne T, Kishi M, Smale M, Amri A, Jamora N. Transferring diversity of goat grass to farmers' fields through the development of synthetic hexaploid wheat. Food Security, 2020, 12: 1017-1033

[40] Jighly A, Alagu M, Makdis F, Singh M, Singh S, Emebiri L C, Ogbonnaya F C. Genomic regions conferring resistance to multiple fungal pathogens in synthetic hexaploid wheat. Molecular Breeding, 2016, 36: 127

[41] Li A, Liu D, Wu J, Zhao X, Hao M, Geng S, Yan J, Jiang X, Zhang L, Wu J, Yin L, Zhang R, Wu L, Zheng Y, Mao L. mRNA and small RNA transcriptomes reveal insights into dynamic homoeolog regulation of allopolyploid heterosis in nascent hexaploid wheat. Plant Cell, 2014, 26: 1878-1900

[42] Li A, Geng S F, Zhang L Q, Liu D C, Mao L. Making the bread: Insights from newly synthesized allohexaploid wheat. Molecular Plant, 2015, 8: 847-859

[43] Mestiri I, Chagué V, Tanguy A M, Huneau C, Huteau V, Belcram H, Coriton O, Chalhoub B, Jahier J. Newly synthesized wheat allohexaploids display progenitor-dependent meiotic stability and aneuploidy but structural genomic additivity. New Phytologist, 2010, 186(1): 86-101

[44] Zhang L Q, Liu D C, Zheng Y L, Yan Z H, Dai S F, Li Y F, Jiang Q, Ye Y Q, Yen Y. Frequent occurrence of unreduced gametes in *Triticum turgidum-Aegilops tauschii* hybrids. Euphytica, 2010, 172: 282-294

[45] Zhang H, Bian Y, Gou X, Zhu B, Xu C, Qi B, Li N, Rustgi S, Zhou H, Han F, Jiang J, von Wettstein D, Liu B. Persistent whole-chromosome aneuploidy is generally associated with nascent allohexaploid wheat. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013, 110(9): 3447-3452

[46] Zeng D, Guan J, Luo J, Zhao L, Li Y, Chen W, Zhang L, Ning S, Yuan Z, Li A, Zheng Y, Mao L, Liu D, Hao M. A transcriptomic view of the ability of nascent hexaploid wheat to tolerate aneuploidy. BMC Plant Biology, 2020, 20(1): 97

[47] Nyine M, Adhikari E, Clinesmith M, Jordan K W, Fritz A K,

Akhunov E. Genomic patterns of introgression in interspecific populations created by crossing wheat with its wild relative. G3-Genes Genomes Genetics, 2020, 10(10): 3651-3661

[48] Riley R, Kimber G. Aneuploids and the cytogenetic structure of wheat varietal populations. Heredity, 1961, 16: 275-290

[49] Zhao L, Xie D, Fan C, Zhang S, Huang L, Ning S, Jiang B, Zhang L, Yuan Z, Liu D, Hao M. Chromosome stability of synthetic-natural wheat hybrids. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 654382

[50] Huang X Q, Coster H, Ganal M W, Roder M S. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.). Theoretical and Applied Genetics, 2003, 106: 1379-1389

[51] Huang X Q, Kempf H, Ganal M W, Roder M S. Advanced backcross QTL analysis in progenies derived from a cross between a German elite winter wheat variety and a synthetic wheat (*Triticum aestivum* L.). Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109: 933-943

[52] Zhang A, Li N, Gong L, Gou X, Wang B, Deng X, Li C, Dong Q, Zhang H, Liu B. Global analysis of gene expression in response to whole-chromosome aneuploidy in hexaploid wheat. Plant Physiology, 2017, 175(2): 828-847

[53] Ramírez-González R H, Borrill P, Lang D, Harrington S A, Brinton J, Venturini L, Davey M, Jacobs J, van Ex F, Pasha A, Khedikar Y, Robinson S J, Cory A T, Florio T, Concia L, Juery C, Schoonbeek H, Steuernagel B, Xiang D, Ridout C J, Chalhoub B, Mayer K F X, Benhamed M, Latrasse D, Bendahmane A. International wheat genome sequencing consortium//Wulff B B H, Appels R, Tiwari V, Datla R, Choulet F, Pozniak C J, Provart N J, Sharpe A G, Paux E, Spannagl M, Bräutigam A, Uauy C. The transcriptional landscape of polyploid wheat. Science, 2018, 361(6403): eaar6089

[54] 高艳, 唐建卫, 邹少奎, 胡润雨, 张根源, 孙玉霞, 王磊, 殷贵鸿. 小麦周麦 22 及其衍生品种的遗传多样性分析. 植物遗传资源学报, 2021, 22(1): 38-49

Gao Y, Tang J W, Zou S K, Hu R Y, Zhang G Y, Sun Y X, Wang L, Yin G H. Genetic diversity analysis of wheat cultivars/lines derived from wheat cultivar Zhoumai 22. Journal of Plant Genetic and Resources, 2021, 22(1): 38-49

[55] Tanksley S D, Nelson J C. Advanced backcross QTL analysis: A method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines. Theoretical and Applied Genetics, 1996, 92: 191-203

[56] Xiao J, Li J, Grandillo S, Ahn S N, Yuan L, Tanksley S D, McCouch S R. Identification of trait-improving quantitative trait loci alleles from a wild rice relative, *Oryza rufipogon*. Genetics, 1998, 150(2): 899-909

[57] Liu S, Zhou R, Dong Y, Li P, Jia J. Development, utilization of introgression lines using a synthetic wheat as donor. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112: 1360-1373

[58] Li J, Wan H S, Yang W Y. Synthetic hexaploid wheat enhances variation and adaptive evolution of bread wheat in breeding processes. Journal of Systematics and Evolution, 2014, 52: 735-742

[59] Liu D C, Zhang L Q, Yan Z H, Lan X J, Zheng Y L. Stripe rust resistance in *Aegilops tauschii* and its genetic analysis. Genetic Resources and Crop Evolution, 2010, 57: 325-328

[60] Huang L, Zhang L Q, Liu B L, Yan Z H, Zhang B, Zhang H G, Zheng Y L, Liu D C. Molecular tagging of a stripe rust resistance gene in *Aegilops tauschii*. Euphytica, 2011, 179: 313-318

[61] Liu M, Zhang C Z, Yuan C L, Zhang L Q, Huang L, Wu J J, Wang J R, Zheng Y L, Zhang H G, Liu D C, Fu D L. Stripe rust resistance in *Aegilops tauschii* germplasm. Crop Science, 2013, 53: 2014-2020

[62] Zhang C, Huang L, Zhang H, Hao Q, Lyu B, Wang M, Epstein L, Liu M, Kou C, Qi J, Chen F, Li M, Gao G, Ni F, Zhang L, Hao M, Wang J, Chen X, Luo M C, Zheng Y, Wu J, Liu D, Fu D. An ancestral NB-LRR with duplicated 3'UTRs confers stripe rust resistance in wheat and barley. Nature Communications, 2019, 10(1): 4023