



古麦今用: 小麦种质资源的育种应用与展望

王永红^{1,2*}, 桂松涛¹, 李家洋^{2,3*}

1. 山东农业大学, 小麦育种全国重点实验室, 生命科学学院, 泰安 271018;

2. 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 北京 100101;

3. 崖州湾国家实验室, 三亚 572024

* 联系人, E-mail: jyli@genetics.ac.cn; yhwang@genetics.ac.cn

收稿日期: 2024-06-22; 接受日期: 2024-06-24; 网络版发表日期: 2024-06-27

山东省泰山学者青年专家计划项目(批准号: tsqn202306148)资助

小麦是最主要的粮食作物之一, 其起源和演化过程非常复杂, 与小麦相关最早的记录可追溯到23000年前^[1]. 普通小麦是一个比较年轻的异源六倍体, 由四倍体小麦(AABB)和节节麦(DD)于约公元前9000年杂交形成. 也正是由于小麦异源多倍体的特性, 由于长期进化、驯化及历史或地理原因而形成的小麦遗传和表型多样性尤其丰富. 依据基因组的组成成分, 小麦的遗传多样性可以分成初级、次级和三级基因库. 其中, 初级基因库指来源于普通六倍体小麦各种不同适应性品系的基因资源, 如地方种; 次级基因库来自于普通小麦亚基因组祖先供体的基因资源, 如二粒小麦、节节麦等; 三级基因库来自于不具有相同基因组的小麦族其他近缘或野生物种. 在育种实践中, 除了小麦初级基因库外, 次级和三级种质资源的利用也极大促进了小麦性状的改良^[2].

人类对小麦的驯化及选择主要分为6个阶段^[3]: (1) 觅食期, 人类从野生植株上采集小麦作为食物来源. (2) 驯化前的栽培期, 人类开始小规模种植野生小麦. (3) 野生二粒小麦驯化期, 这个时期一些影响了小麦落粒的基因突变出现并被固定下来, 使得小麦更适于人类种植, 并依靠人类活动来传播. (4) 面包小麦的形成, 小麦AABB基因组供体和DD基因组供体发生杂交,

形成了六倍体面包小麦. (5) 小麦的传播和地方种的积累, 六倍体小麦在西亚的新月沃土形成以后, 开始了同时向西和向东传播, 迅速随着人类的活动扩大到世界范围. (6) 绿色革命和现代育种, 开始于20世纪60~70年代的农业绿色革命, 通过培育和推广半矮秆稻麦品种来提高作物适应化肥施用量的增加、减少倒伏的能力, 通过提高收获指数从而显著提高产量. 其中, 异源六倍体小麦的驯化和选择, 是人类农业文明的重要事件.

从历史上看, 养活当地人民数千年的全球各个地方小麦驯化品种, 已经能够很好地适应当地环境. 同时, 由于较少受到历史和地理瓶颈效应的影响, 这些地方品种具有丰富的遗传多样性. 然而, 地方品种中的优异变异多以稀有或低频的方式分散在少数品种中, 一些复杂数量性状的导入更是面临技术和经济等方面的多重挑战, 使得地方品种遗传资源尚未在现代育种中得到充分利用. 因此, 鉴定、发掘和利用地方品种中具有重要作物育种价值的优异遗传多样性资源, 需要克服一系列的育种障碍, 包括开发地方品种的基因组资源, 构建其遗传多样性和表型多样性信息池, 并进行一系列目标基因的功能验证和育种价值的评估.

引用格式: 王永红, 桂松涛, 李家洋. 古麦今用: 小麦种质资源的育种应用与展望. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 1310–1314

Wang Y H, Gui S T, Li J Y. Historic wheat for modern breeding: the breeding application and prospect of wheat germplasm resources (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2024, 54: 1310–1314, doi: 10.1360/SSV-2024-0206

小麦独特的演化和驯化过程使其具有丰富的遗传多样性和广泛的全球适应性。上世纪的农业绿色革命大幅提高了小麦的产量,缓解了全球粮食安全问题。然而,这一革命也导致了后续的人工选择方向过于单一,造成许多宝贵的基因变异丢失,导致现代小麦品种遗传多样性显著下降,难以应对气候变化和极端环境带来的挑战,严重制约了农业生产的可持续发展。因此,寻找并利用绿色革命过程中遗失的有利基因资源,对培育适应极端气候的小麦新品种,增强全球农业生产系统抵御自然风险的能力,具有非常重要的意义。近日, *Nature* 发表了程时锋团队领衔的研究论文“Harnessing Landrace Diversity Empowers Wheat Breeding”^[4],对绿色革命前全球小麦种质资源多样性进行了系统研究,为中国和全球小麦种质资源的研究和利用奠定了坚实的基础。

1 跨越世纪的种质收集与现代育种应用

过去一个多世纪以来,全球很多科学家致力于小麦多样性种质资源的收集。其中,20世纪初来自英国雷丁大学的约翰·潘希维尔(John Percival)以及来自英国剑桥大学阿瑟·欧内斯特·沃特金斯(Arthur Ernest Watkins)^[5]两位科学家都收集了数千份来自世界各地的小麦地方品种资源。潘希维尔收集的来自世界40多个国家约1700份小麦品种材料,被称为潘氏小麦(Percival Collection)。由沃特金斯收集的小麦品种,主要来源于欧洲、亚洲和非洲的32个国家,被称为沃氏小麦(Watkins Collection)。

潘氏小麦和沃氏小麦在中国小麦杂交育种和改良过程中起到了重要的作用。早在1932年,中国著名的农业学家沈宗瀚先生就组织从英国引进了潘氏小麦。沃氏小麦中的118份中国地方品种,也是由沈宗瀚先生协调崇德、北京、重庆、上海、汉口、济南、洞庭湖等全国各方收集而来。遗憾的是,由于战乱和储存条件等原因,原始的潘氏小麦种质资源在英国和中国均已全部遗失:在英国仅剩下一套原始标本,但种子失去活力已无法再使用;在中国除了可以部分追溯的杂交育成品种谱系关系,已无处考证原始种质资源身在何处。幸运的是,沃氏小麦被较好地保存了下来,经过多年的种植繁育,最后约有1300个沃氏小麦品种由英国约翰·英纳斯中心保管,并经过多年的调查

鉴定,确定了其中827份为核心种质。这827份核心小麦种质被广泛用于研究,成为了当今世界上最珍贵的一份小麦种质资源。沃氏小麦地方品种收集时间为绿色革命之前,这一时间点对现代小麦育种具有特别重要的意义。一个世纪后的2018~2019年间,程时锋团队全套引进沃氏小麦到中国,构建了沃氏小麦群体的全基因组变异图谱,并持续推进沃氏小麦地方品种在中国本地化的基础科研和育种实践,先后在广东、湖北、江苏、河北、山东和黑龙江等地进行了多年多点的表型鉴定,对沃氏小麦地方品种在中国不同生态区的适应性进行了系统研究。该团队研究发现,沃氏小麦共分为7个祖先群(ancestral groups, AG1-7),其中AG1主要来自于中国,AG2为欧洲地方种,AG3主要来自于南亚和中亚国家,AG4主要来自巴尔干地区和伊朗,AG5主要来自于巴尔干半岛,AG6来自于地中海沿岸,AG7来自于南欧和亚洲。现代小麦品种主要来自于其中两个祖先群AG2和AG5。同时,该团队发现约67%的变异位点(SNP、Indel和SV)为沃氏小麦地方种所特有。该研究结果表明大部分沃氏小麦遗传资源并没有在现代小麦品种中得到有效利用,应用前景广阔。

2 小麦全基因组精准设计育种之路

在获得了国际小麦种质和数据资源的基础上,研究团队联合大规模的表型鉴定和遗传作图群体的构建,挖掘了137个农艺性状的潜在候选基因和单倍型,鉴定到数千个控制重要农艺性状的遗传位点,并通过分析沃氏小麦携带的有利遗传变异,开发高密度基因芯片和特定目标性状的遗传分析工具,搭建了小麦基因型数据、单倍型数据、表型组数据和各种育种工具的整合在线平台(<https://www.g2b.com>)。最终,该团队通过构建单片段替换系,将有利等位基因片段导入现代品种,验证了沃氏小麦在产量、抗病和营养等性状上的应用价值。程时锋团队在该项研究中提出了小麦全基因组设计育种4D策略(Decoding解码, Discovering发现, Designing设计, Delivering实现,如图1),是对小麦从基因组到育种(G2B, Genome to breeding)方案的有力探索^[6]。

该研究追溯了现代小麦品种中丢失的遗传多样性宝库,综合运用基因组学、遗传学、生物信息学和分



图 1 小麦全基因组精准设计育种资源和工具示意图

Figure 1 Schematic diagram of the wheat precision breeding resources and tools

子生物学方法, 挖掘了大量现代小麦育种中未被利用的遗传变异位点, 给未来小麦设计育种提供了丰富的数据资源. 基于大量性状的田间调查和数据采集, 程时锋团队全面分析了性状间的遗传互作关系, 比如性状之间生理上的拮抗关系, 为深入理解关键农艺性状的关系, 提高优良性状的聚合效率, 实现小麦全基因组设计育种提供了线索. 此外, 该团队通过将沃氏小麦与各麦区主栽品种进行杂交和回交, 构建了以中国

小麦主栽品种为底盘的遗传群体和育种群体, 为沃氏小麦在中国的引入和推广作出了贡献.

3 展望

程时锋团队领衔的小麦从基因组到育种的研究工作, 将理论与实践相结合, 树立了“技术走出去”和“资源引进来”的国际合作成功典范, 将为未来小麦在基础

科研和育种应用中开展高效的“有组织的科研”提供了范式。

3.1 推进沃氏小麦在中国小麦育种中的应用

现代小麦育种过程中遗传多样性的丧失使作物系统变得更加脆弱, 沃氏小麦地方品种的引入, 为恢复和保护中国小麦遗传多样性提供了宝贵的资源, 对于中国小麦遗传改良具有深远的影响。在未来, 沃氏小麦在中国的落地生根、发扬光大, 表型组学是瓶颈, 沃氏小麦与现代小麦品种在中国更为广阔的生态区开展系统和深入的表型鉴定是重要工作之一。通过系统设计将核心沃氏小麦与中国各生态区的底盘品种的杂交、回交, 进一步构建遗传群体(包括多亲本的巢式或网状关联作图群体构建、更为系统的目标QTL位点单片段替换系), 将基因组和表型组研究与基因组设计育种技术相结合, 科学家们可以将沃氏小麦的优异遗传变异导入现代小麦品种, 结合合理的遗传资源管理和育种策略, 有望全面提升小麦的产量、抗病性、耐逆性和营养品质, 提高现代小麦品种的稳定性和适应性, 实现小麦综合性状的系统改良。

3.2 发掘小麦进化和驯化遗传多样性宝库

如前文所述, 人类对小麦的选择总体分为6个阶

段^[3]。这6个阶段既是小麦产量水平不断提高、不断适应人类种植条件的过程, 也是小麦遗传多样性逐渐降低的过程。程时锋团队的研究主要回溯了与现代小麦育种关系最密切的第5阶段(小麦的传播和地方种的积累), 挖掘了小麦农家种中的可利用资源。在未来的研究中, 应继续上溯, 通过进一步探索小麦近缘野生种的遗传特征, 不断挖掘开发小麦进化、驯化和选择各个阶段中的一级、二级和三级种质资源, 从而进一步丰富中国乃至全球小麦种质资源多样性, 为小麦品种改良提供宝贵的基因资源。

3.3 打造智能化、多组学、多学科的智能育种平台

程时锋团队的研究整合了基因组、转录组、表型组等多维度组学数据, 为实现从基因组研究到小麦育种的贯通迈出了坚实的步伐。随着多组学技术的进步和基因组设计育种方法的发展, 通过将基因组选择、基因编辑和全基因组设计育种等技术相结合, 有望加速育种进程, 提高育种效率。此外, 随着人工智能模型的进一步完善, 未来的育种将更加依赖于大数据和人工智能。结合人工智能模型、多维度组学大数据和高效的分子设计育种技术, 构建多组学数据平台和智能育种平台, 将成为未来小麦智能育种的发展趋势, 并对其他作物的智能育种具有重要的借鉴与促进作用。

参考文献

- 1 Snir A, Nadel D, Groman-Yaroslavski I, et al. The origin of cultivation and proto-weeds, long before neolithic farming. *PLoS ONE*, 2015, 10: e0131422
- 2 Jia Z M, Qiu Y L, Lin Z S, et al. Research progress on wheat improvement by using desirable genes from its relative species (in Chinese). *Crops*, 2021, 37: 1–14 [贾子苗, 邱玉亮, 林志珊, 等. 利用近缘种属优良基因改良小麦研究进展. *作物杂志*, 2021, 37: 1–14]
- 3 Levy A A, Feldman M. Evolution and origin of bread wheat. *Plant Cell*, 2022, 34: 2549–2567
- 4 Cheng S, Feng C, Wingen L, et al. Harnessing landrace diversity empowers wheat breeding. *Nature*, 2024, doi: 10.1038/s41586-024-07682-9
- 5 Koebner R. Arthur Ernest Watkins: Geneticist and Collector. *Genetics Society Magazine*, 2023, 89: 24–25
- 6 Feng C, Wang X, Wu S, et al. HAPPE: a tool for population haplotype analysis and visualization in editable excel tables. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 927407

Historic wheat for modern breeding: the breeding application and prospect of wheat germplasm resources

WANG Yonghong^{1,2}, GUI Songtao¹ & LI Jiayang^{2,3}

1 College of Life Sciences, National Key Laboratory of Wheat Improvement, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China;

2 Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

3 Yazhouwan National Laboratory, Sanya 572024, China

doi: [10.1360/SSV-2024-0206](https://doi.org/10.1360/SSV-2024-0206)