

我国小麦抗 BYDV遗传育种研究进展

曹亚萍

(山西省农科院小麦研究所,临汾 041000)

摘要: 本文论证了小麦抗 BYDV 育种的重要性,阐明了自 50 年代发现 BYDV 以后,科学家们首先将抗 BYDV 基因由小麦近缘种导入普通小麦,育成双二倍体,再作为中间材料培育成异附加系和异代换系,进而利用 Ph 突变体、组织培养、分子原位杂交等途径,育成易位系材料,最终应用于抗病育种的过程;明确了不同偃麦草与不同小麦杂交,导入的抗 BYDV 基因位点不同,从而扩大了抗源的多样性,同时也引起了遗传规律的差异;提出了现阶段抗病育种中存在的问题

关键词: 小麦; 大麦黄矮病毒; 遗传; 育种; 抗性

中图分类号: S435.121.4 9 文献标识码: A 文章编号: 1004-1389(2005)01-0111-04

Research Progress on the Heredity of BYDV-resistance in Wheat Breeding of China

CAO Ya-ping

(Wheat Research Institute, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Linfen 041000, China)

Abstract Angle that the original is developed through the scientific knowledge. Demonstrate the importance that the resisted BYDV of wheat breeding. Clarify to discover the BYDV since the 1950, over a long period of time unremitting after scientists effort, first of all transfer the BYDV - resistance gene from the close fringe variety of wheat to common wheat, and breed amphidiploid, and go on breeding to hetero-addition line and hetero-substisution line. Second to breed translocation line by Ph δ abrupt gene or tissue culture or in situ hybridization and so on. Finally use to the disease-resistant breeding. Cleared the variety of resisted source and the difference of genetic regularity because the crossing of different avena sativa and wheat caused the difference of BYDV -resistance-gene site. Pointed out the great accomplishment that resisted BYDV bred. Proposed the problem and direction in the disease-resistant breeding of wheat.

Key words Wheat; BYDV; Heredity; Breeding; Resistance

小麦黄矮病是我国北方麦区的主要病毒病,由大麦黄矮病毒 (Barley Yellow Dwarf Virus,简称 BYDV)引起,为目前流行最广的 4 大病害之一,一般年份减产 5% 左右,流行年份减产 30% 以上。我国西北、东北和华北部分地区的小麦常因黄矮病的危害而使产量锐减。近年来该病在我国有蔓延趋势,西北至新疆,西南至四川、云南,东南至江苏都有发生。世界上许多小麦主产国也常因该

病而招致巨大损失^[1],据美国和澳大利亚的统计,每年损失分别为 9 500 万美元和 3 000 万美元左右。

1987 年 7 月在意大利召开 BYDV 工作会议,证实了该病在全世界小麦产地所处的重要地位。经科学家的研究和论证,认为控制小麦黄矮病最有效的途径是利用 BYDV 抗源,创造抗 BYDV

收稿日期: 2003-04-20 修回日期: 2004-09-27

基金项目: 院攻关项目 (YGG0301); 国家 863 计划 (BH-02-05-01)

作者简介: 曹亚萍 (1965-),女,副研,主要从事小麦抗黄矮病遗传育种工作 E-mail: Cyping180@sohu.com

种质、选育和应用抗病品种。由于在普通小麦种质资源中一直没有发现 BYDV 抗源,科学家们采用远缘杂交、生物技术等方法,将外源抗 BYDV 基因导入普通小麦,在小麦中构成了几种不同类型的 BYDV 抗源,为选育抗黄矮病品种奠定了基础。但目前这些抗源材料对黄矮病所抗株系、强度尚不明确,而且还带有许多外源基因的不良性状,从而限制了它们在抗病育种中的有效利用。因此,研究抗病亲本的遗传背景、实现抗源多样化及与丰产亲本的有效重组是抗病育种的重要基础工作,这不仅对我国,而且对世界小麦生产都具有重要意义。

1 小麦抗 BYDV 种质资源的筛选和利用

不同国家的 BYDV 主流株系不同,我国的主流株系以 GPV 和 GAV 为主,西方国家以 PAV 为主,自 50 年代发现 BYDV 以来,国内外学者对 BYDV 抗源做了大量研究^[2-6]。在小麦族中至今报道过为数不多的 BYDV 抗源,其中有大麦 CI-3208 的 Yd2 基因和大麦 CI-3906 的 Yd3 基因等,但大麦的抗性基因引入小麦表现稳定性差、抗性较弱,难以应用于育种研究;小麦属内至今未发现良好抗源,而且利用属内遗传资源进行 BYDV 抗性育种,不仅有遗传基础狭窄、易引起遗传脆弱性,更重要的是难以奏效。而在多年生的小麦近缘属中,有偃麦草属、冰草属、披碱草属、赖草属、鹅冠草属等十种植物对 BYDV 具有免疫或高抗性^[7],所以研究目标是筛选抗 BYDV 的小麦近缘种属资源,将其抗性导入普通小麦,最终育成在生产上应用的抗黄矮病新品种。长期的研究发现,偃麦草具有作为良好抗源的条件,因而对其抗性研究与利用最多。

20 世纪 70 年代,法国和中国学者分别将中间偃麦草中携带有抗 BYDV 的染色体导入到小麦中,育成部分双二倍体 TAF46,以及中 3 中 4 和中 5^[8,9],它们均是在小麦背景中导入了 7 对中间偃麦草染色体 ($2n=56$),由于外来染色体组的上位性影响或者不利的互作效应,导致小麦遗传不协调,只能作为培育异附加系、异代换系的中间材料,不能在生产上直接利用;法国 Cauderon 博士以部分双二倍体 TAF46 作为抗源,与冬小麦 Vilmorin 杂交、回交,育成了异附加系 ($2n=44$),其中 L_1 具有较强的 BYDV 抗性,被广泛用做抗

源。研究表明, TAF46 L_1 和无芒中 4 的抗 BYDV 基因位于不同中间偃麦草染色体上, TAF46 和 L_1 抗 BYDV 基因位于中间偃麦草染色体 7X 长臂端部 St 基因组 DNA 片段上^[10],无芒中 4 的抗 BYDV 基因定位于 2Ai-2 染色体上^[11];它们抗 BYDV 的株系也不同,无芒中 4 对中国流行的 GPV 和 GAV 株系具有很好的抗性,是我国选育小麦抗黄矮病品种的重要抗源。马有志等^[11] (1999 年)以中间偃麦草基因组 DNA 为探针,用普通小麦基因组 DNA 为封闭 DNA 与无芒中 4 的体细胞中期染色体进行原位杂交,鉴定出无芒中 4 具有的全部中间偃麦草染色体,并发现有 2 对为小麦/中间偃麦草相互易位而形成的易位染色体和 1 对罗伯逊氏易位染色体。至此,鉴定出可充分利用的 BYDV 抗源有异附加系 L_1 和部分双二倍体无芒中 4。

在澳大利亚国际农业研究中心资助下,中国农科院作物所、植保所与澳大利亚联邦科工组织种植业研究所开展了抗黄矮病生物技术育种合作研究;从 1990 年起,在国家“863”计划资助下继续进行研究,取得了突破性进展。通过对中间偃麦草与小麦杂交育成的中间材料的鉴定,发现中间偃麦草的八倍体衍生物无芒中 4 以及由 TAF46 育成的小麦异附加系 L_1 均高抗黄矮病,至 1991 年,辛志勇等与澳大利亚学者合作,利用中国春 Ph 突变体和组织培养 2 条途径,诱导 L_1 中 7Ai-1 染色体与小麦染色体发生重组与重接,已成功地将 L_1 异附加系 7Ai-1 长臂上的抗 BYDV 基因导入普通小麦遗传背景中,在世界上首次育成一批抗黄矮病易位系材料 TC 系列 (Sunstar//Millewa/ L_1) 和 5395 (CSphX/2/ L_1 //CSN5BT5D) 等 ($2n=42=2III$),经染色体原位杂交检测,确证为端部小片段易位系;为扩大抗源多样性,辛志勇等 (1993) 和澳大利亚的 Larkin 等 (1995) 人又分别以无芒中 4 为抗源,与不同小麦品种杂交、回交,选育出抗 BYDV 的异附加系 Z_1 、 Z_3 、 Z_6 等,其抗性由附加的一对中间偃麦草 2Ai-2 上的 BYDV 抗性基因所控制;之后又以其为母本与普通小麦杂交,并对杂种进行组培和抗性选育,选育出 $2n=42$ 的抗 BYDV 小麦新种质,结合分子原位杂交已选育出易位系 T103-4 等 (1997);聂道泰 (1993) 以部分双二倍体中 5 为桥梁亲本,与普通小麦杂交,选育出抗 BYDV 的异代换系 ($2n=42$, 2X/2D);美国的 H. Sharma 等 (1995) 通过小麦与

中间偃麦草杂交及多次回交,选育出抗 BYDV 的异代换系 ($2n=42, 7A_i/7D$),称为 Purdue BYDV 抗性系,经 RFLP 鉴定,其 BYDV 抗性基因不同于 L1 的 $7A_i-1$ 基因,有可能成为一种新基因。

国内外学者利用彭梯卡偃麦草作为 BYDV 抗源,育成了一些抗 BYDV 中间材料^[12]。美国 Oklahoma 实验站,通过小麦×彭梯卡偃麦草杂交, F_1 加倍,获得了一个高抗 BYDV 的部分双二倍体 ($2n=56$); 我国的李振声 (1985) 将小麦×彭梯卡偃麦草杂种加倍,获得了部分双二倍体 784 和 40767-2,对 BYDV 的 PAV 株系免疫。

目前已发掘利用几个小麦近缘属的 BYDV 抗源,选育出多个抗 BYDV 的部分双二倍体、异附加系、异代换系、易位系以及一些高抗 BYDV 的小麦材料,为小麦抗 BYDV 育种提供了多样化的抗源,丰富了小麦属中抗 BYDV 的遗传资源,使小麦抗黄矮病育种研究取得了突破性进展;同时为利用多种抗源进行抗源轮换或基因累加育成多抗品种,以达到彻底控制小麦黄矮病的目的奠定了基础。

2 小麦抗 BYDV 基因的遗传研究

辛志勇等研究报导,曾利用中间偃麦草 (L_1) 作为抗源向普通小麦中导入黄矮病抗性基因,选出了一批高抗黄矮病的中间材料,其杂交组合自交后代的抗病株与感病株符合 $3:1$ 分离,回交后代符合 $1:1$ 分离,因此认为,从中间偃麦草 (L_1) 获得的抗黄矮病基因为显性单基因控制;但其后代减数分裂表现不同,4株抗病株中有1株为 $21II$,30株为 $20I+2I$ 。陈孝等用抗黄矮病易位系的衍生系 F94885-2 (中 860K 2//中 7902/5395) 与感病小麦品种中 8601 杂交,其 F_1 抗 BYDV, F_2 测定抗:感比符合 $3:1$,回交 BC₁ 测定抗:感比符合 $1:1$,证明 F94885-2 所携带的抗 BYDV 基因是显性单基因^[13]。成卓敏等 (1995) 对转基因小麦后代 (T_0 代、 T_1 代、 T_2 代和 T_3 代) 的分子水平检测证明,外源基因确已存在于转基因小麦中,并得到稳定遗传,应用 PCR 对 T_1 代 CP 基因检测结果,在 2 次试验中,CP 基因阳性率分别为 75% 和 77.7%,符合孟德尔 $3:1$ 分离规律,并经 Western 测定,证明 CP 基因在转基因小麦中已经得到表达。法国的 A. Comeau 等利用彭梯卡偃麦草与小麦杂交,有 2% F_1 系近免疫,证明其抗性性状非单基因控制 (1997),这恰与小麦×中间偃

麦草杂交中所观察到的结果相反。张相歧等 (1992) 认为,在中间偃麦草的三个染色体组上可能都分布有抗 BYDV 基因。鉴于此,可能由于不同的小麦近缘属及不同组合导入普通小麦的抗 BYDV 基因位点或连锁程度不同,导致了其杂交后代抗性基因表达的多样性,进而表现出具有一定差异的遗传规律。

我们于 1998~2002 年对转育后高抗 BYDV 的普通冬小麦材料进行了抗病性和丰产性^[14] 遗传研究,并对抗 BYDV 材料 R97473 (原名 Y960691-1,中国农科院作物所提供) 的杂交 $F_2 \sim F_4$ 代进行了跟踪调查,结果表明:群体抗病性在 F_1 代由于显性基因的作用,平均表现为抗病; F_2 抗性分离不尽相同,与中感品种杂交呈 $3:1$ 分离,与高感品种杂交则呈 $1:1$ 分离;在 $F_2 \sim F_4$ 代,显性基因作用逐代减弱,加性基因作用逐代增强,抗病性状的遗传力又较大 (狭义遗传力在 75% 以上,广义遗传力在 94% 以上),因此控制抗病性状的基因纯合较快,至 F_4 代基本趋于稳定,变异系数仅为 13% 左右。实验进一步证明:抗病性状和产量性状的遗传均符合加性-显性遗传模型,以加性基因效应占绝对优势;抗病与高产是两个负相关的性状,二者难以共存,应以选择耐病高产材料为目标;在抗病育种的组合选配中,抗病母本应具有较高的一般配合力和较低的特殊配合力方差,丰产父本则应具有较高的特殊配合力方差。

3 冬小麦抗 BYDV 遗传育种现状

为了充分利用转入普通小麦的 BYDV 抗源,并使其在后代中充分的表达,以抗 BYDV 的系列小麦新种质为母本,采用以回交和复交为主的杂交方式,对其后代进行抗性鉴定并加以目标性的选择利用,已初步筛选出一些既抗黄矮病、农艺性状又较好的中间材料和可应用于生产的小麦新品种,取得了阶段性的成就。

冬小麦新品种晋麦 73 号 (原名临抗 1 号,组合为宛 71072/中 4//2 丰抗 13) 为我国第一个抗 BYDV 品种,该品种以无芒中 4 为抗源,在中国农科院作物所与山西农科院小麦所进行穿梭育种,通过严格的抗病性和农艺性鉴定选育而成。

1999 年黄矮病大流行时,国家科技部、中国农科院作物所和植保所以及省市植保专家对该品种的抗病性和丰产性给予了充分肯定,并引起 CCTV-7 科技时报、山西科技报等有关媒体的关注。经中国农科院植保所鉴定,高抗 BYDV 的 GPV 株系,

中抗 GAV 株系

山西农科院小麦所在与中国农科院作物所合作开展的“小麦抗黄矮病穿梭育种”工作中,积累了丰富的抗 BYDV 种质资源,并进行了大量的鉴定和杂交选育工作,鉴定出一批对 GAV 和 GPV 株系同时具有较强抗性的材料;选出一些可在冬麦区种植的高抗 BYDV 的耐寒性材料;培育了几个抗病性和农艺性较好的中间材料,如 R97473 02R473 03R430等;育成了抗 BYDV 品种晋麦 73号。抗病基因工程也取得了重大进展。成卓敏等 (1995)对 BYDV-GPV 株系进行了基因序列分析,合成了 CP基因的全长 cDNA;建立了以花粉管通道法和国产基因枪法等简单、有效、可信的小麦遗传转化方法,在世界上首次获得抗病毒转基因小麦植株。

4 小麦抗 BYDV 育种存在问题及研究方向

4.1 高产基因不丰富

在普通小麦中导入抗 BYDV基因的同时,也包含了外源基因的一些不良性状,致使控制小麦产量的高产基因数量相对减少,造成抗病与高产的负相关。而小麦的产量性状是由多基因控制的数量性状,其遗传基础复杂,遗传稳定性差,将大量的控制高产表型变异的基因转入含抗 BYDV的小麦种质,进一步丰富高产基因,同时使抗黄矮病基因得到保留并表达,还需做进一步的研究。

4.2 抗病基因易丢失

因转入抗 BYDV 基因的小麦种质性状表现离生产要求相差很远,需作大量的回交、复交等工作,而在其杂交后代遗传中,由于染色体的重组和交换,可能引起外源抗 BYDV 基因片段丢失,因此需保留较大群体的抗源杂交后代并进行严格的人工接种鉴定工作,以最终选育出保持良好抗病性的品种。

4.3 黄矮病株系不稳定

在杂交后代的遗传选育中,如果只注重丰产性状的选择,则抗性基因丢失的机会会更大,因此应结合抗病性鉴定,同时要注意黄矮病株系的变化。在抗黄矮病鉴定中,由于不同毒蚜传播的 BYDV 主流株系不同,各种蚜虫的消长变化即意味着小麦黄矮病株系的变化,在当前条件下鉴定出的抗黄矮病小麦株系,到育成品种应用于生产时可能由于 BYDV 株系的变化而失去其抗性。因

此,应根据当地生产中流行或预测的小麦 BYDV 主流株系选育具有相应抗性的品种,而选育双抗品种应是最理想的冬小麦抗黄矮病育种策略。

4.4 储备技术待研究

抗 BYDV 育种工作经过近 20年的努力,取得了伟大的成就,但由于多次回交和复交,育成的高产品种也只能作为耐病品种看待,很难实现完全抗病又高产的目的。在高新技术发展的今天,应加强抗 BYDV 的遗传基础研究,确证不同株系的功能基因组,了解 DNA 阅读框架,合成相应的 DNA 序列,达到基因克隆的目的,作为抗 BYDV 转基因小麦育种的储备技术。

参考文献:

[1] Makkouk K M, Jealinski H, *et al.* The "yellow plague" of cereals, barley yellow dwarf virus [A]. In Burnett P A (eds) World perspectives on barley yellow dwarf [C]. CIMMYT MEXICO, D F, MEXICO, 1987, 1~ 6.

[2] Makkouk K M, Kumari S G, Kadirova Z. First record of Barley yellow dwarf virus-RPV infecting wheat in Uzbekistan[J]. Plant Disease, 2001, 85(10): 11~ 22.

[3] Banks P M, Larkin P J, Bariana H S, *et al.* The use of cellculture for subchromosomal introgressions of barley yellow dwarf virus resistance from Thinopyrum intermedium to wheat[J]. Genome, 1995, 38: 395~ 405.

[4] 贾旭,聂道泰,胡适全,等. 一个抗小麦黄矮病新种质的选育和鉴定[J]. 中国科学(B辑), 1995, 25(10): 1049~ 1053.

[5] 张增艳,辛志勇,马有志,等. 小麦外源抗黄矮病基因的 RFLP标记分析[J]. 中国农业科学, 1999(4): 45~ 48.

[6] 贾继增. 小麦抗黄矮病的基因及抗源[J]. 国外农学-麦类作物, 1991(3): 44~ 46.

[7] 辛志勇,徐惠君,陈孝,等. 应用生物技术向小麦导入黄矮病抗性的研究[J]. 中国科学(B辑), 1991(1): 36~ 42.

[8] 孙善澄. 小偃麦新品种与中间类型的选育途径、程序和方法[J]. 作物学报, 1981, 7(1): 51~ 58.

[9] 张秦凤,朱象三,金欣藻,等. 小麦品种抗耐黄矮病性鉴定初步研究[J]. 植物保护学报, 1989, 16(1): 38~ 41.

[10] 张增艳,辛志勇,陈孝,等. 源于 L1的小麦抗黄矮病基因的特异 PCR标记及辅助育种的研究[J]. 作物学报, 2002, 28(4): 486~ 491.

[11] 马有志,徐琼芳,辛志勇,等. 抗黄矮病小麦种质的分子标记[J]. 作物学报, 1999, 25(4): 433~ 436.

[12] 张增艳,辛志勇. 抗黄矮病小麦育种研究[J]. 作物杂志, 1998, 4: 6~ 7.

[13] 陈孝,辛志勇,肖世和,等. 抗 BYDV 小麦-中间偃麦草易位系 α -淀粉酶 2同工酶的研究[J]. 作物学报, 1998, 24(1): 16~ 19.

[14] 曹亚萍,张明义,范绍强,等. 抗黄矮病小麦品系粒重遗传特性研究[J]. 中国生态农业学报, 2004, 12(1): 33~ 35.