

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2026.51065

利用小麦农家种孝感麦协同改良蜀麦 753 产量与抗病耐逆性的育种实践

马婷婷^{1,2,**} 郭晓江^{1,2,**} 李 豪¹ 邓 梅¹ 蒲至恩³ 李 伟³ 张亚洲¹
王凤涛⁴ 崔凤娟⁵ 魏育明^{1,2} 王际睿^{1,2} 蒋云峰^{1,2,*} 陈国跃^{1,2,*}

¹ 四川农业大学小麦研究所, 四川成都 611130; ² 西南作物基因资源发掘与利用国家重点实验室, 四川成都 611130; ³ 四川农业大学农学院, 四川成都 611130; ⁴ 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193; ⁵ 通辽市农牧业科学院, 内蒙古通辽 028015

摘 要: 四川麦区属于我国西南最重要的早熟冬麦区, 单位面积有效穗数(或穗容量或单株有效分蘖)成为该麦区产量进一步提升的关键。来自湖北当阳的小麦农家种“孝感麦”具有稳定的条锈病、穗发芽抗性及多有效分蘖、多花多实等突出特点, 已成为当前四川麦区小麦种质改良和创新的潜在重要基因源。在产量构成因子中, 单位面积有效穗数低成为当前限制小麦品系蜀麦 753 产量提升的关键因子。为实现蜀麦 753 的产量突破与结构模式优化及产量与抗病、耐逆协同改良, 本研究以多有效分蘖兼具强抗穗发芽特性且携带成株期条锈病抗性基因的小麦农家种“孝感麦”为供体、以携带全生育期条锈病抗性基因且综合性状良好的育成品种蜀麦 753 为受体, 通过杂交、回交及连续多代自交并结合育种目标性状“分段式”选育技术, 选育获得了 178 个蜀麦 753/孝感麦育种应用高代稳定品系, 旨在提升有效分蘖数量与穗容量的同时转育和聚合抗条锈病和穗发芽基因位点。表型鉴定结果表明, 受体亲本蜀麦 753 的有效分蘖、穗粒数和小穗数改良效果显著, 所有高世代品系有效分蘖均高于受体亲本, 仅有 4 个品系小穗数低于受体亲本, 平均穗粒数超过 70 粒。对产量相关性状进行相关性和通径分析发现, 供试品系群体中有效分蘖数量与产量呈极显著正相关, 表明利用“孝感麦”对蜀麦 753 的穗容量(或有效穗、单位面积穗数)进行遗传改良对提升产量性状具有显著效果。结合表型和基因型鉴定, 获得了 2 份产量潜力超过 8250 kg hm⁻² 的突破性新品系。结合条锈病和穗发芽基因型分析, 从供试品系中筛选出 1 份携带 *Yr18+Yr24/26+Yr15* 且对条锈病具有广谱抗性和 9 份携带 *TaMyb10* 抗穗发芽等位基因的优异新品系。本研究表明, 通过育种目标性状“分段式”选育技术为利用小麦农家种“孝感麦”改变四川麦区小麦新品系“蜀麦 753”的产量结构、实现产量与抗病耐逆协同改良提供了有效技术方案。

关键词: 小麦农家种; 条锈病; 穗发芽; 产量相关性状; 孝感麦; 分子检测

Breeding strategy for synergistic improvement of yield, disease resistance, and stress tolerance in Shumai 753 using the wheat landrace Xiaoganmai

Ma Ting-Ting^{1,2,**}, Guo Xiao-Jiang^{1,2,**}, Li Hao¹, Deng Mei¹, Pu Zhi-En³, Li Wei³, Zhang Ya-Zhou¹, Wang Feng-Tao⁴, Cui Feng-Juan⁵, Wei Yu-Ming^{1,2}, Wang Ji-Rui^{1,2}, Jiang Yun-Feng^{1,2,*}, and Chen Guo-Yue^{1,2,*}

¹ Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, Sichuan, China; ² State Key Laboratory of Crop Gene Exploitation and Utilization in Southwest China, Chengdu 611130, Sichuan, China; ³ College of Agronomy, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, Sichuan, China; ⁴ Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; ⁵ Tongliao Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Tongliao 028015, Inner Mongolia, China

本研究由国家重点研发计划项目(2024YFD1201200), 国家自然科学基金项目(32272059)和四川省自然科学基金面上项目(2024NSFSC1212, 2024NSFSC1341, 2024NSFSC0328)资助。

The study was supported by the National Key R&D Program of China (2024YFD1201200), the National Natural Science Foundation of China (32272059), and the Science and Technology Department of Sichuan Province (2024NSFSC1212, 2024NSFSC1341, 2024NSFSC0328).

* 通信作者(Corresponding authors): 蒋云峰, E-mail: jiangyunfeng@sicau.edu.cn; 陈国跃, E-mail: gychen@sicau.edu.cn

** 同等贡献(Contributed equally to this work)

第一作者联系方式: 马婷婷, E-mail: 2623455529@qq.com; 郭晓江, E-mail: xiaojiang9945@icloud.com

Received (收稿日期): 2025-06-30; Accepted (接受日期): 2025-09-10; Published online (网络出版日期): 2025-09-24.

URL: <https://link.cnki.net/urlid/11.1809.S.20250924.1401.010>

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Abstract: The Sichuan wheat region is the most important early-maturing winter wheat production area in Southwest China, where increasing the number of effective spikes per unit area (i.e., spike capacity or effective tillers per plant) is key to further enhancing yield potential. The wheat landrace ‘Xiaoganmai’ from Dangyang, Hubei, exhibits stable resistance to stripe rust and pre-harvest sprouting, along with desirable agronomic traits such as multiple effective tillers and fertile spikelets, making it a promising genetic resource for wheat improvement and innovation in the Sichuan wheat region. Among yield components, the number of effective spikes per unit area has become the primary limiting factor for the breeding line ‘Shumai 753’. To optimize the yield structure of ‘Shumai 753’ by improving spike capacity through enhanced tillering, and to simultaneously improve yield, disease resistance, and stress tolerance by pyramiding genes for stripe rust and pre-harvest sprouting resistance, this study used progenies of ‘Xiaoganmai’—characterized by prolific tillering, strong resistance to pre-harvest sprouting, and adult-plant resistance to stripe rust—as donors, and ‘Shumai 753’—which harbors all-stage stripe rust resistance genes and exhibits favorable agronomic traits—as the recipient. Through hybridization, backcrossing, continuous multi-generational selfing, and a “segmented” target-trait selection strategy, 178 stable advanced-generation lines from the Shumai 753 × Xiaoganmai cross were developed. Phenotypic evaluations showed significant improvements in effective tiller number, grains per spike, and spikelets per spike in the derived lines compared to ‘Shumai 753’. All advanced lines exhibited more effective tillers than the recipient parent, with only four lines showing fewer spikelets, and the average grain number per spike exceeded 70. Correlation and path analysis of yield-related traits revealed that effective tiller number had a direct and highly significant positive effect on yield, indicating that using ‘Xiaoganmai’ to improve spike capacity is an effective strategy for enhancing the yield potential of ‘Shumai 753’. By integrating phenotypic and genotypic data, two breakthrough lines with yield potential exceeding 8250 kg hm^{-2} were identified. Additionally, genotyping for resistance loci revealed one line carrying *Yr18+Yr24/26+Yr15*, conferring broad-spectrum stripe rust resistance, and nine lines harboring *TaMyb10* alleles associated with strong pre-harvest sprouting resistance. These findings demonstrate that utilizing the wheat landrace ‘Xiaoganmai’ in a segmented target-trait selection strategy provides a practical and effective approach for reconstructing the yield architecture of ‘Shumai 753’ and achieving synergistic improvements in yield, disease resistance, and stress tolerance in the Sichuan wheat region.

Keywords: wheat landrace; stripe rust; preharvest sprouting; yield-related traits; Xiaoganmai; molecular detection

农家种, 又称为地方品种, 指作物经过复杂地理气候环境适应和长期人工驯化后形成的各具特色且遗传多样性丰富的一类品种, 具有丰富的遗传多样性、与当地环境及传统农业实践高度的适应性等特征^[1-2]。我国幅员辽阔且生态条件复杂, 赋予了小麦及其野生近缘属种多样性的特点。近万年的农耕史形成了农艺性状、抗病虫性、耐逆性及品质相关性状表型与遗传特性丰富的农家种^[3-6]。与世界其他麦区农家种相比, 中国小麦农家种具有早熟性、多花多实性、远缘杂交高亲和性等特点^[7]。1949 年以来, 我国开展了 3 次(分别于 1956—1957 年开展了第 1 次、1979—1984 年开展了第 2 次、2015 年启动第 3 次)全国性农作物种质资源普查与收集行动, 截至 2024 年, 我国国家农作物种质资源库中, 收集保存的小麦种质资源约 5.5 万份。其中, 小麦农家种约 1.5 万份。这些小麦农家种资源的收集和保存为进一步将其高效利用, 保障国家粮食、生物和生态安全及农业可持续发展奠定了坚实的基础并提供了有力支撑^[8-9]。

在中国小麦育种历史上, 农家种曾直接作为生产推广应用的育种亲本培育出一大批小麦品种, 为我国小麦生产发挥了不可替代的作用。建国初期, 我国生产上种植的小麦品种大多数是农家种, 类型

繁多但产量低, 其共同特点是分蘖强、生长繁茂、植株高大、肥力水平稍有提高, 极易倒伏, 成为提高单产水平的主要限制因素。20 世纪 60 至 90 年代初期, 我国育种家在小麦农家种亲本利用的基础上, 通过导入新的矮源种质, 育成了一大批矮秆或半矮秆小麦品种, 其形态结构日趋合理, 丰产潜力大为增强, 为生产上大规模品种更新换代提供了条件。例如, 利用“蚂蚱麦”作为亲本培育出超过 80 个小麦品种, 其中选育出的碧蚂 1 号, 年种植面积超过 600 万公顷, 成为迄今我国小麦推广面积最大的品种^[10-11]; 以“江东门”为亲本, 在全国各麦区培育出 50 余个小麦品种; 而以“蚰子麦”为亲本育成的品种达到 17 个^[12]; 以“成都光头”为亲本育成的品种近 30 个。其中, 四川农业大学颜济教授等利用标准“聚敛杂交法”将包含“成都光头”在内的 7 个亲本 10 个目的基因聚敛育成了繁 6 (伊博 1828/印度 824/3/四川五一麦//成都光头/中农 483/4/中农 28B/伊博 1828//印度 824/3/阿夫)首次将四川麦区小麦品种株高降到 100 cm 以下, 增强了小麦的抗倒伏能力, 并将四川麦区小麦产量水平从 $1.50 \times 10^3 \text{ kg hm}^{-2}$ 提高到 $2.25 \times 10^3 \sim 3.01 \times 10^3 \text{ kg hm}^{-2}$; 能抗条中 28 号、29 号等多个条锈病生理小种且维持条锈病抗性 20 余年不衰; 同时, 更因为其高产性、广适性及抗锈性且优

异性状遗传传递力强,成为四川乃至全国小麦育种重要的骨干亲本,由此衍生选育绵阳系、川麦系、川育系等小麦品种近 40 个^[13-16]。这些农家种成为我国小麦育种历史上的原始骨干亲本,为我国小麦丰产稳产做出了巨大贡献^[7]。1949 年以来,我国主要麦区大致经历了抗病稳产(20 世纪 50 至 60 年代)、矮化高产(20 世纪 70 至 80 年代)、高产优质并进(20 世纪 90 年代至 21 世纪初)及高产优质抗病耐逆绿色小麦多元化发展(2010 年至今) 4 个小麦育种阶段,涉及 6~9 次大规模的品种更换,育种周期和品种更换周期均呈现缩短趋势^[17-18]。但随着现代小麦品种经过长期人工定向选择的偏好性、高产优质抗病耐逆等育种目标的高度一致性、对少数骨干亲本育种利用的广泛性及对少量基因/位点/区段的过度依赖性等原因,使得现代小麦品种中 67%以上的遗传多样性丢失。正是由于现代核心小麦资源遗传多样性缺乏和遗传背景狭窄、品种单一,选育品种同质化严重,使得现代小麦育种遗传增益的潜能极其有限,难以应对未来人口持续增长和极端气候不断变化的复杂形势^[19-20]。

从 1983 年金善宝^[21]院士主编的《中国小麦品种及其系谱》、1998 年余遥^[22]研究员主编的《四川小麦》到 2002 年庄巧生^[7]院士主编的《中国小麦品种改良及系谱分析》对四川麦区乃至全国育成小麦品种系谱组成、亲缘关系遗传传递脉络发现,自 20 世纪 90 年代以来,直接利用农家种进行育种改良几乎难觅踪迹。因此,如何在小麦农家种成功利用的基础上进一步发掘我国小麦农家种携带的重要育种目标关键基因、探索小麦农家种育种应用技术方案、创制多样化创新种质并同步应用到当前小麦育种程序中,从根本上改变我国小麦遗传多样性、丰富遗传背景,实现我国小麦品种选育多样化,既是一个重大科学问题,也是一个亟待解决的生产实际问题。2013 年,研究团队从国家作物种质资源库引入 1000 余份中国小麦农家种种质资源,并系统开展了产量、品质、抗病和耐逆等表型精准鉴定。结果发现,来自湖北当阳的白粒农家种“孝感麦”(ZM011362)具有早熟性、多有效分蘖、多花多实、灌浆快、籽粒饱满、落黄好等优异特性;尤为重要的是,通过穗发芽和条锈病抗性鉴定发现,“孝感麦”具有稳定的抗穗发芽特性(平均穗发芽率为 0.08)和成株期条锈病抗性(平均严重度 17.4、平均反应型为 4)^[23-24]。上述研究表明,农家种“孝感麦”是一份可用于当前小

麦遗传改良潜在的优异种质。蜀麦 753 是四川农业大学小麦研究所于 2016 年以育种中间材料 07G173 为母本、20828 为父本杂交并通过系谱法选育而成。该品系属春性,红粒、株高约 86 cm,抗倒力较强,对生产上条锈病流行生理小种表现为全生育期近免疫。分子检测发现,蜀麦 753 携带全生育条锈病抗性基因 *Yr24/26* 及 *Yr15*。2016 年该品系参加四川省小麦新品种区域试验,平均产量 5111.7 kg hm⁻²,比对照增产 0.34%,因产量不达标而未进入第 2 年区试被淘汰(《2016 年度四川省小麦新品种区试试验总结报告》)。鉴于此,本研究通过“孝感麦”与四川育成新种质蜀麦 753 杂交并回交、自交构建 BC₁F₈ 育种应用群体,结合分子标记辅助选择和育种目标性状“分段式”表型选择技术^[25],对获得的 178 个品系的条锈病、穗发芽抗性及其产量相关性状进行变异分析、相关分析、通径分析和主成分分析,以揭示各表型性状对产量构成的影响,对优异基因源发掘、利用及产量与抗病耐逆协同改良中更好利用小麦农家种和拓宽当前小麦遗传基础具有重要意义,以期小麦农家种的高效育种利用提供技术方案。

1 材料与方法

1.1 试验材料

植物材料:蜀麦 753,由四川农业大学小麦研究所培育并保存;来自湖北当阳的小麦农家种“孝感麦”,由国家农作物种质资源库提供并由四川农业大学小麦研究所保存;178 份以蜀麦 753 为母本、“孝感麦”为父本杂交并通过回交、自交结合育种目标性状“分段式”表型选择技术^[24]获得的 178 个蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 稳定高代品系由四川农业大学小麦研究所培育并保存。Avocet S 和 SY95-71 用于田间成株期条锈病感病对照和接种诱发行品种(或品系);周麦 18 和扬麦 20 用于小麦籽粒穗发芽表型鉴定抗感对照;3 份已知条锈病抗性基因载体材料 AvSYr15 NIL、AvSYr18 NIL 和 AvSYr24/26 NIL 作为抗条锈病基因分子检测的阳性对照,Avocet S 作为阴性对照。上述种质均由四川农业大学小麦研究所收集保存。

供试条锈菌混合生理小种:用于成株期条锈病抗性表型鉴定的混合菌种由 CYR32、CYR33、CYR34 和水源(Su11-4、Su11-5、Su11-7)及贵农系列(G22-9 及 G22-14)致病类群等量混合构成。由甘肃农业科学院植物保护研究所贾秋珍研究员提供、四

川农业大学小麦研究所保存。

1.2 孝感麦育种应用群体及高代稳定品系田间成株期条锈病抗性表型鉴定

2019—2024 年小麦生产季, 当年 10 月中下旬在四川农业大学现代农业研发基地(成都崇州, 30°33'46"N, 103°38'53"E)播种亲本(孝感麦和蜀麦 753)及蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₂~BC₁F₇ 育种世代群体或稳定株系进行田间成株期条锈病鉴定。对于蜀麦 753/孝感麦低世代育种群体(BC₁F₂~BC₁F₄), 采取单粒点播, 每个世代 50~80 行区, 行长 2 m, 行距 0.3 m, 每行种植 20 粒种子, 株距 0.1 m。对于蜀麦 753/孝感麦高世代育种株系(BC₁F₅~BC₁F₇), 采取单粒点播, 每个株系 5 行区, 行长 2 m, 行距 0.3 m, 每行种植 20 粒种子, 株距 0.1 m。2025 年小麦生产季, 对 216 个 BC₁F₇ 株系通过田间育种综合鉴定和选择获得的 178 个 BC₁F₈ 世代品系采取小麦品比试验田间设计以穴播方式进行田间播种, 10 行区, 行长 2 m, 行距 0.3 m, 每行种植 20 穴, 每穴 3~4 粒种子, 穴距 0.1 m。间隔 20 行区设置 1 行 Avocet S 感病对照; 行区四周播种 2 行感病材料 SY95-71 作条锈菌诱发行。次年 1 月中旬采用涂抹法在诱发材料 SY95-71 倒二叶接种混合生理小种, 待 3 月下旬至 4 月中上旬感病对照 Avocet S 充分发病后, 参照 Chen 等^[26]提出的病级分级标准分别对供试材料条锈病最终严重程度(final disease severity, FDS)和侵染型(infection type, IT)进行调查。侵染型抗感分级标准参照苗期表型鉴定。严重程度是指病原菌孢子堆占整个叶片面积的百分数, 按照 0、1%、5%、10%、20%、30%、40%、50%、60%、70%、80%、90%、100% 分级记录。其中, 高抗(0≤FDS≤5%)、中抗(5%<FDS≤40%)、中感(40%<FDS≤70%)和高感(70%<FDS≤100%)。上述条锈菌混合生理小种均由甘肃农业科学院植物保护研究所贾秋珍研究员提供、四川农业大学小麦研究所保存。

1.3 孝感麦育种应用高代稳定品系穗发芽抗性表型鉴定

2025 年小麦生产季, 参考《小麦抗穗发芽性检测方法》(NY/T 1739-2009)^[27]对 178 个稳定的孝感麦育种应用高代稳定品系及亲本(孝感麦和蜀麦 753)及对照扬麦 20 (高抗)和周麦 18 (高感)进行籽粒发芽鉴定。具体做法为在小麦生理成熟期(穗颈和颖壳转黄, 即黄熟期)收取 5~10 个小麦主穗, 从穗下颈 5~10 cm 处剪取, 于常温、通风、干燥和避免阳光直

射环境下风干 7 d, 手工脱粒后用于籽粒发芽率测定(或-20℃保存待测)。随机选取健康完整的小麦籽粒 150 粒(3 次重复, 每次重复 50 粒), 用 0.1%次氯酸钠溶液消毒 5 min, 置入已灭菌的铺有 2 层滤纸的培养皿(Φ90 mm)中, 并加入适量(9~10 mL)灭菌水, 在人工气候室(22±2)℃、100% RH)中培养 48 h, 记录每天的发芽籽粒数(以籽粒胚部表皮破裂为发芽检测标准)。发芽结束后按以下算法计算籽粒发芽指数和相对籽粒发芽指数:

籽粒发芽指数 SGI (seed germination index) = $(2 \times n_1 + 1 \times n_2) / (2 \times N) \times 100\%$

式中, n_1 、 n_2 分别指第 1 天、第 2 天的发芽籽粒数, N 表示用于发芽处理的总籽粒数(50)。3 组重复取平均值, 结果保留 2 位小数。

相对籽粒发芽指数 RSGI (relative seed germination index) = SGI1/SGI2

式中, SGI1 为待检样品平均籽粒发芽指数, 以百分数表示(%); SGI2 为对照样品平均籽粒发芽指数, 以百分数表示(%)。待检品种的相对籽粒发芽指数 RSGI 值计算结果保留 2 位小数。

穗发芽抗性鉴定评价按高抗(RSGI≤0.05)、抗(0.05<RSGI≤0.20)、中抗(0.20<RSGI≤0.40)、感(0.40<RSGI≤0.60)和高感(RSGI>0.60)标准划分。

1.4 孝感麦育种应用高代稳定品系农艺性状表型鉴定及数据处理

178 个蜀麦 753/孝感麦育种应用高代稳定品系及四川麦区小麦品种审定区试对照品种川农 32 产量相关性状表型鉴定于 2025 年小麦生产季在四川农业大学温江小麦育种基地进行。每个品系采取穴播, 每穴 3~4 粒, 行长 2 m, 行距 0.2 m, 每行种植 20 穴, 穴距 0.1 m, 每份材料播种 10 行区。落黄后调查生育期, 并在成熟后每份材料随机收获 5 个单株对株高(plant height, PH)、有效分蘖数(effective tiller number, ETN)、穗长(spike length, SL)、小穗数(number of spikelets, NS)、小穗粒数(number of grains spikelet, NGS)、穗粒数(grain number per spike, GNS)、千粒重(thousand-grain weight, TGW)和小区产量(plot yield, PY)等 8 个产量相关性状进行室内考种调查。小区产量折合为单位面积产量进行分析。表型性状调查方法参照李立会和李秀全^[28]制定的技术规范 and 标准进行。利用 Microsoft Excel 2013 和 SPSS 19.0 软件对表型数据进行描述性统计、方差分析和相关性分析。

1.5 条锈病和穗发芽抗性基因分子检测

前期研究发现,小麦农家种孝感麦携带成株期条锈病抗性基因 *Yr18* 和抗穗发芽基因 *TaMyb10*、蜀麦 753 携带全生育期条锈病抗性基因 *Yr15* 和 *Yr24/26*。因此,本研究利用上述 3 个已知条锈病和穗发芽抗性基因特异分子跟踪标记对 178 个蜀麦 753/孝感麦育种应用高代稳定品系进行分子检测;采用改良的 CTAB 法^[29]提取已知条锈病抗性基因单基因系材料、亲本及 178 个孝感麦育种应用高代稳定品系基因组 DNA,用琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 质量以及超微量分光光度计测定 DNA 浓度和纯度,用超纯水将 DNA 原液稀释至 50 ng μL^{-1} 。利用已知抗性基因 *Yr15*、*Yr18*、*Yr24/26* 和抗穗发芽基因 *TaMyb10* 的功能标记或紧密连锁分子标记进行检测^[30-33]。抗性基因特异跟踪分子标记引物由北京擎科生物科技有限公司成都分公司合成。所用引物均由擎科生物工程股份有限公司合成。扩增产物通过浓度为 2% (m/v) 的琼脂糖凝胶电泳或浓度为 6% (v/v) 的非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳后观察并照相。

2 结果与分析

2.1 小麦农家种孝感麦及蜀麦 753 的主要育种目标性状表现及其育种应用群体的创制

来自湖北当阳的“孝感麦”具有早熟性、多有效分蘖、多花多实、灌浆快、籽粒饱满,落黄好等优异特性,且具有稳定的抗穗发芽特性和成株期条锈病抗性。分子检测发现,“孝感麦”携带成株期条锈病基因 *Yr18*。但同时发现,该农家种植株高大(株高超过 180 cm)、茎秆细软极易倒伏。蜀麦 753 是四川农业大学小麦研究所育成的小麦品系,于 2016 年参加四川省小麦新品种区域试验,因产量不达标而未进入第 2 年区试被淘汰。分析该品系产量构成因子发现,该品系穗粒数和千粒重中等,但有效穗偏低。因此,该品系有效分蘖偏低可能是限制产量提升的关键限制因子。为此,研究团队拟利用小麦农家种“孝感麦”多有效分蘖及其成株期条锈病和穗发芽抗性等优异特性对蜀麦 753 进行遗传改良。2016 年小麦生产季,以四川育成小麦优异种质蜀麦 753 为母本、农家种“孝感麦”为父本,在四川农业大学现代农业研发基地(成都崇州, 30°33'46"N, 103°38'53"E)配置杂交组合并获得 F_1 杂交种子;2017 年小麦生产季,以蜀麦 753/孝感麦 F_1 为母本、蜀麦 753 为父本进行回交并获得蜀麦 753/孝感麦 BC_1F_1 杂交种。自 2018 年小麦生

产季开始,通过育种目标性状“分段式”表型选择技术^[25],对构建的孝感麦育种应用群体通过表型和分子标记扫描进行育种选择。具体为:针对当前四川麦区小麦育种和生产需求(早熟、大穗大粒、高千粒重、多有效分蘖、抗条锈病和耐穗发芽等)及农家种关键遗传累赘(植株高大、茎秆细软极易倒伏),根据育种应用群体不同分离世代将育种目标性状采取分段选择技术。简言之,在低世代育种应用群体(F_2 ~ F_4),单株选择的育种目标性状聚焦于早熟性、抗锈性和矮秆或半矮秆,每个低世代进行单株选择并混收形成下一世代育种应用群体;而在高世代育种应用群体(F_5 及以上),单株或株系选择的育种目标性状则聚焦于产量及综合农艺性状的协同性改良选择,高世代单株独立收获成系并形成下一高世代育种应用群体或稳定株系。通过构建上述育种应用群体并结合田间表型及抗条锈病和穗发芽目标基因型选择,最终于 2024 年形成了 178 个蜀麦 753/孝感麦 BC_1F_8 稳定的孝感麦育种应用高代稳定品系(图 1、附表 1)。

2.2 蜀麦 753/孝感麦 BC_1F_8 改良后代品系产量及条锈病与穗发芽抗性表型评价

通过对 178 份蜀麦 753/孝感麦 BC_1F_8 改良后代品系进行统计分析发现,得益于低世代对株高、生育期和条锈病抗性表型强选择压筛选,与供体农家种“孝感麦”株高偏高(平均株高 168.7 cm)、生育期偏晚(197 d)相比,改良后代品系株高极显著降低,株高范围为 85.40~115.10 cm,绝大多数株系符合四川麦区小麦生产适宜株高;而生育期变异范围为 182~189 d,与当前四川小麦品种审定对照川农 32 的生育期(185 d)相当(图 2)。条锈病作为四川麦区最重要的病害之一,在人工接种诱导环境下对蜀麦 753/孝感麦 BC_1F_{2-7} 育种应用群体不同世代进行连续高压选择后,获得的 178 份后代品系均对当前四川麦区条锈病流行生理小种表现为免疫或近免疫抗性水平(图 3)。在低世代育种群体表型选择的基础上,进一步针对大穗、多花多实、多有效分蘖及高千粒重等产量性状对蜀麦 753/孝感麦 BC_1F_{5-7} 高世代育种应用群体进行选择。结果发现,与受体亲本蜀麦 753 相比,其产量相关性状均得到了显著提升。其中,有效分蘖、穗粒数和小穗数改良效果显著。改良后代品系有效分蘖变异范围为 5.20~15.60 个,所有品系有效分蘖均高于受体亲本蜀麦 753 (平均有效分蘖为 4.30 个);小穗数变异范围为 18.20~27.40 个,平均 22.68 个,仅有 4 个品系小穗数低于受体亲本蜀麦 753;

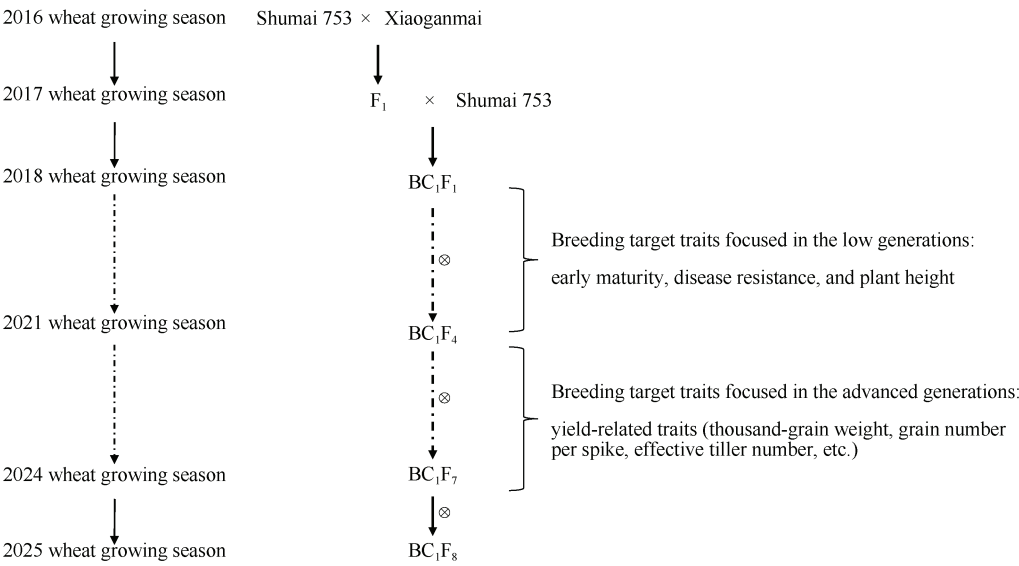


图 1 蜀麦 753/孝感麦育种应用群体的构建
Fig. 1 Construction of the breeding application population derived from Shumai 753 × Xiaoganmai



图 2 孝感麦、蜀麦 753 及其蜀麦 753/孝感麦改良后代品系农艺性状表型鉴定
Fig. 2 Phenotypic evaluation of agronomic traits in Xiaoganmai, Shumai 753, and their improved progeny lines derived from Shumai 753 × Xiaoganmai
标尺为 20 cm。Scale bar: 20 cm.

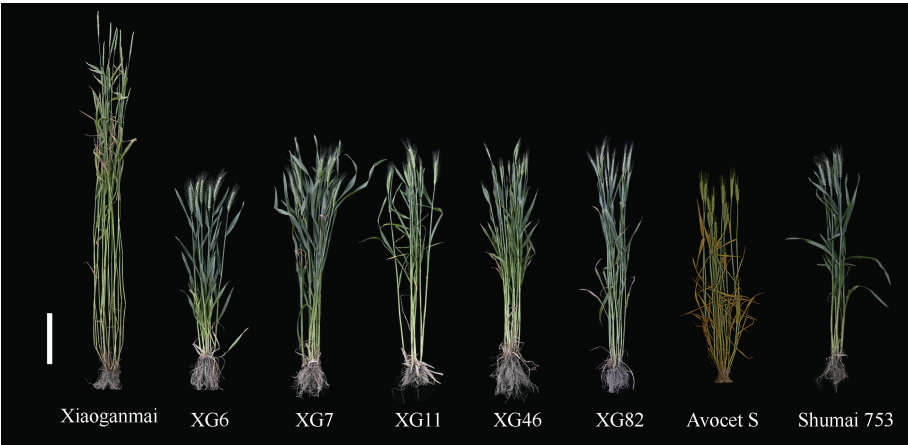


图 3 孝感麦、蜀麦 753 及其蜀麦 753/孝感麦改良后代品系成株期条锈病抗性表型鉴定
Fig. 3 Phenotypic evaluation of adult-plant stripe rust resistance in Xiaoganmai, Shumai 753, and their improved progeny lines derived from the Shumai 753 × Xiaoganmai cross
标尺为 20 cm。Scale bar: 20 cm.

另外, 穗粒数变异范围为54.26~116.20粒, 平均71.81粒。上述表型鉴定结果表明, 蜀麦753/孝感麦改良后代品系绝大多数表现为多花多实, 展现了农家种“孝感麦”多有效分蘖及多花多实等优异特性在

当前小麦产量育种中的利用潜力。同时, 对穗长和千粒重表型分析发现, 在蜀麦753/孝感麦改良后代品系中出现超亲改良现象, 表现出比供体和受体更突出的大穗和高千粒重优异品系(图4和附表1)。

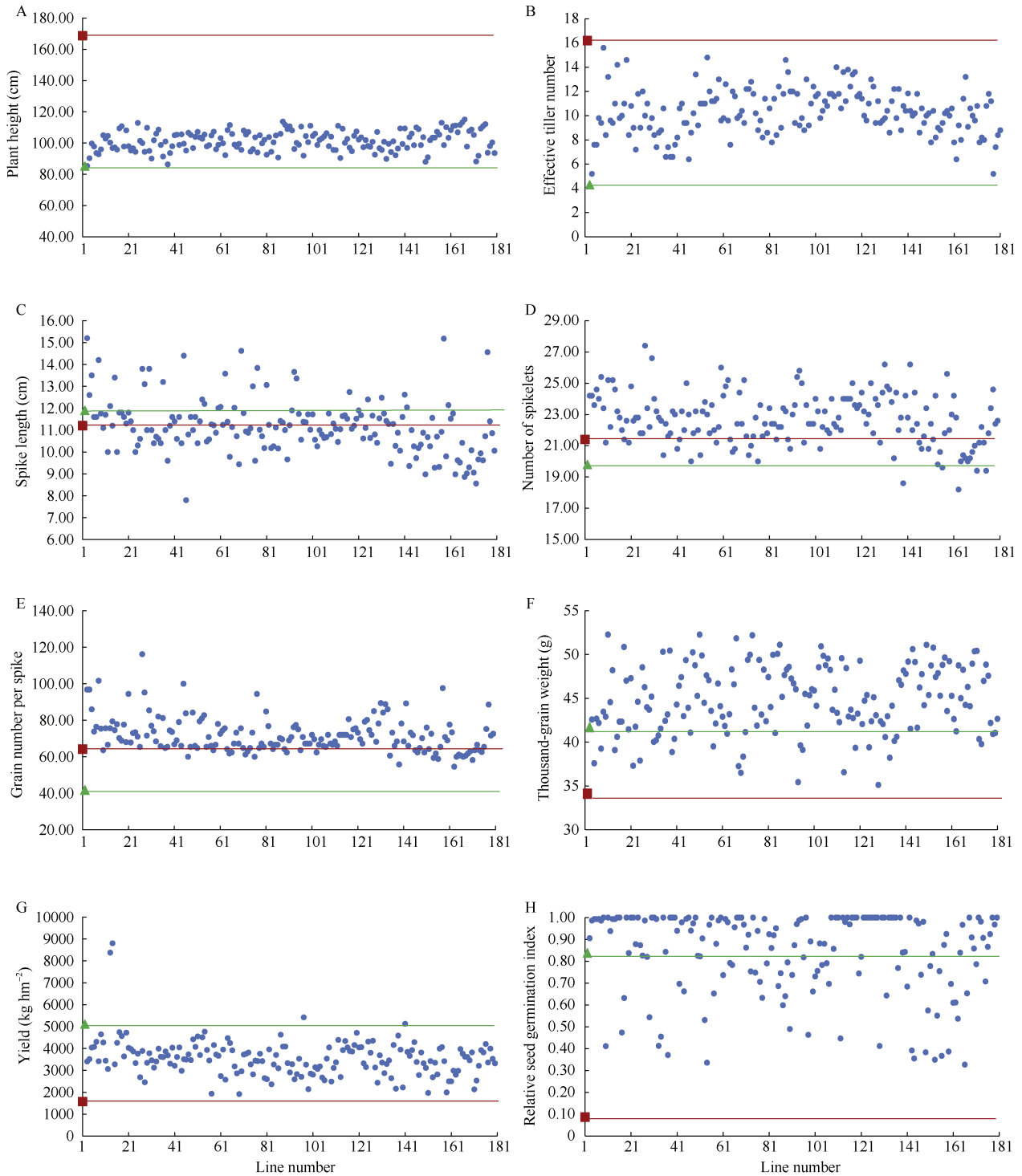


图 4 蜀麦 753/孝感麦 BC_1F_8 改良后代 178 个品系表型分析

Fig. 4 Phenotypic analysis of 178 BC_1F_8 progeny lines derived from the Shumai 753 $\times$ Xiaoganmai cross

红线表示孝感麦表型值; 绿线表示蜀麦 753 表型值。

The red line indicates the phenotypic value of Xiaoganmai; the green line indicates that of Shumai 753.

通过籽粒穗发芽抗性鉴定发现, 农家种“孝感麦”相对籽粒发芽指数(RSGI)仅为0.09, 证实该农家种是一份优异的穗发芽抗性基因源。通过对178份蜀麦753/孝感麦改良后代品系进行籽粒穗发芽抗性表型鉴定发现, 其籽粒穗发芽指数变异范围为0.33~1.00, 而受体亲本蜀麦753籽粒穗发芽指数为0.84, 高感穗发芽。通过遗传改良, 从蜀麦753/孝感麦改良后代品系中筛选出9份籽粒穗发芽指数 ≤ 0.40 的抗穗发芽新品系(图5)。

2.3 蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 改良后代品系产量相关性状的相关性及通径分析

对蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 改良后代品系产量相关性状进行相关分析表明, 产量与有效分蘖和小穗数呈显著或极显著正相关关系, 而株高、穗长、穗

粒数、千粒重与产量无显著相关性。可见利用农家种孝感麦对蜀麦 753 进行遗传改良过程中, 有效分蘖和小穗数对产量有重要影响。同时发现, 各产量相关性状间存在相互影响, 千粒重与株高呈极显著正相关, 说明小麦生物量的增加有利于千粒重的提升; 千粒重与小穗数及穗粒数均呈极显著负相关, 说明高千粒重与多花多实(小穗数和穗粒数)协同改良并非易事。另外, 相关性分析也揭示穗粒数与穗长、小穗数呈极显著正相关, 表明通过利用农家种孝感麦多花多实特性对四川大穗育成种质蜀麦 753 进行遗传改良, 能较好创制出大穗、多花多实优异新品系(表 1)。如品系 XG6, 穗长超过 14 cm、小穗数超过 25 个、平均穗粒数达到 101.60 粒, 实现了大穗与多花多实优异性状的协同改良。

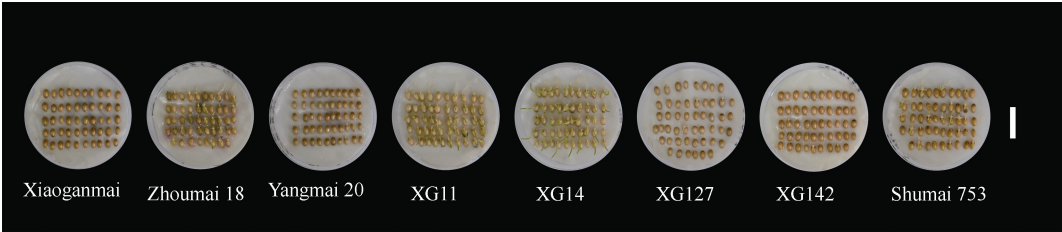


图 5 孝感麦、蜀麦 753 及其蜀麦 753/孝感麦改良后代品系籽粒穗发芽抗性表型鉴定
Fig. 5 Phenotypic evaluation of grain pre-harvest sprouting resistance in Xiaoganmai, Shumai 753, and their improved progeny lines derived from the Shumai 753 × Xiaoganmai cross.
标尺为 3 cm。Scale bar: 3 cm.

表 1 蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 改良后代品系产量与产量相关性状的相关性分析
Table 1 Correlation analysis of yield and yield-related traits in improved BC₁F₈ progeny lines derived from the Shumai 753 × Xiaoganmai cross

性状 Trait	株高 Plant height	有效分蘖数 Effective tiller number	穗长 Spike length	小穗数 Number of spikelets	穗粒数 Grain number per spike	千粒重 Thousand-grain weight	产量 Yield
株高 Plant height	1.000						
有效分蘖数 Effective tiller number	0.440**	1.000					
穗长 Spike length	-0.210**	-0.041	1.000				
小穗数 Number of spikelets	-0.377**	-0.026	0.688**	1.000			
穗粒数 Grain number per spike	-0.392**	-0.138*	0.681**	0.794**	1.000		
千粒重 Thousand-grain weight	0.357**	0.232**	-0.260**	-0.514**	-0.434**	1.000	
产量 Yield	-0.041	0.203**	0.101	0.142*	0.116	0.057	1.000

*和**分别表示在 0.05 和 0.01 水平相关性显著。* and ** indicate significant correlations at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

为揭示利用农家种孝感麦改良四川小麦育成种质蜀麦 753 过程中产量相关性状对产量直接和间接效应, 研究团队对蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 改良后代品系产量相关性状和产量进行了通径分析(表 2)。直接通径系数分析结果表明, 有效分蘖、小穗数、穗粒数和千粒重对产量均为正向效应, 其效应贡献为

有效分蘖(0.2370) > 千粒重(0.1380) > 小穗数(0.1300) > 穗粒数(0.0670); 而株高(-0.1230)和穗长(-0.0140)对产量的直接效应为负值。上述结果表明, 对产量影响最大的因素为有效分蘖、千粒重、穗粒数和株高, 这与产量相关分析结果一致。间接通径系数分析表明, 产量相关性状对产量的间接作用大小和效

应也不尽相同,各产量相关性状间相互影响,存在不同程度的遗传牵连效应。其中,株高通过有效分蘖对产量产生的正向间接效应最大(间接通径系数达到 0.1043)。

表 2 蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 改良后代品系产量与产量相关性状通径分析
Table 2 Path analysis of yield and yield-related traits in improved BC₁F₈ progeny lines derived from the Shumai 753 × Xiaoganmai cross

性状 Trait	直接通径系数 Direct path coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficient					
		X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆
X ₁	-0.1230	—	0.1043	0.0029	-0.0490	-0.0263	0.0493
X ₂	0.2370	-0.0541	—	0.0006	-0.0034	-0.0092	0.0320
X ₃	-0.0140	0.0258	-0.0097	—	0.0894	0.0456	-0.0359
X ₄	0.1300	0.0464	-0.0062	-0.0096	—	0.0532	-0.0709
X ₅	0.0670	0.0482	-0.0327	-0.0095	0.1032	—	-0.0599
X ₆	0.1380	-0.0439	0.0550	0.0036	-0.0668	-0.0291	—

X₁: 株高; X₂: 有效分蘖数; X₃: 穗长; X₄: 小穗数; X₅: 穗粒数; X₆: 千粒重。
X₁: plant height; X₂: effective tiller number; X₃: spike length; X₄: number of spikelets; X₅: grain number per spike; X₆: thousand-grain weight.

2.4 蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 改良后代品系成株期条锈病和穗发芽抗性基因/位点分子检测

在构建蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₂₋₇ 育种应用群体前,研究团队通过已知条锈病抗性基因紧密连锁标记或功能标记对蜀麦 753 和孝感麦进行分子检测,发现农家种“孝感麦”携带已知成株期条锈病抗性基因 *Yr18*,而蜀麦 753 携带全生育期条锈病抗性基因 *Yr24/26* 和 *Yr15*。本研究以 Avocet S 作阴性对照、以 Avocet S 为背景的 *Yr18*、*Yr24/26* 及 *Yr15* 近等基因系 AvSYr15 NIL、AvSYr18 NIL、AvSYr24/26 NIL 为阳性对照,对 178 份蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 改良后代品系进行分子检测。结果显示,所有品系均携带 *Yr15*,仅有 2 份品系(XG9 和 XG149)携带 *Yr24/26*,82 份携带 *Yr18*。同时发现,仅有 1 份品系同时携带 *Yr15*、*Yr18* 和 *Yr24/26* (XG9),81 份携带 *Yr18*+*Yr15* 基因组合,1 份携带 *Yr24/26*+*Yr15* 基因组合,95 份仅携带了 *Yr15* (附表 1、图 6)。结合成株期条锈病抗性表型分析发现,不管是单独携带 *Yr15* 亦或是 *Yr15* 与 *Yr18* 和 *Yr24/26* 聚合形成 2~3 个基因组合形式,在成株期对当前我国小麦生产上流行条锈菌生理小种或致病类群表现为免疫或近免疫反应,说明 *Yr15* 在当前小麦条锈病抗性育种中具有重要应用价值。人工接种诱导环境下进行成株期条锈病抗性表型结果显示,品系 XG9 表现为免疫反应;同时,条锈病抗性基因分子检测发现,该品系聚合了来自农家种“孝感麦”成株期条锈病抗性基因 *Yr18* 和来自蜀麦 753 全生育期条锈病抗性基因 *Yr15* 和 *Yr24/26*。为进一步明确该品系对条锈菌的抗谱,2024 年委托中国

农业科学院植物保护研究所利用 30 个小麦条锈菌生理小种或菌系对该品系进行了苗期表型鉴定。结果表明,XG9 对所有供试条锈菌生理小种或菌系均表现出不同程度的抗性反应,表明聚合了全生育期和成株期条锈病抗性基因的 XG9 是一份可供进一步育种利用、对小麦条锈病具有广谱抗性的优异新种质(图 7)。

团队前期研究发现,在参与小麦抗穗发芽中 *TaMyb10* 起着至关重要的作用,并通过其基因序列分析成功开发了 3 个可直接用于小麦穗发芽抗性分子鉴定的特异标记 *TaMyb10-A-III^{Dele}*、*TaMyb10-B-IV^{Dele}* 和 *TaMyb10-D-V^{Dele}* [30]。本研究利用上述抗穗发芽基因特异分子标记对蜀麦 753 和孝感麦及 178 份蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 改良后代品系进行分子检测。结果显示,仅有位于 A 染色体上的特异分子标记 *TaMyb10-A-III^{Dele}* 能够在供试群体中进行基因分型,表明小麦农家种穗发芽抗性 *TaMyb10* 等位基因位于 A 基因组上。鉴于此,利用 *TaMyb10-A-III^{Dele}* 特异标记进行分子检测发现,穗发芽抗性亲本“孝感麦”(RSGI = 0.09)及 73 份蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 改良后代品系携带该穗发芽抗性位点 *TaMyb10*,而易穗发芽亲本蜀麦 753 (RSGI = 0.84)及 105 份蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 改良后代品系缺失该抗性位点。结合穗发芽抗性表型鉴定发现,穗发芽抗性亲本“孝感麦”及 9 份抗穗发芽(RSGI ≤ 0.40)蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 改良后代品系均携带了 *TaMyb10* 基因。总体看,在本研究中利用 *TaMyb10* 在 A 染色体组上的等位基因特异分子标记 *TaMyb10-A-III^{Dele}* 对

蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 改良后代品系进行分子检测, 其检测效率约为 64.44% (图 6、附表 1)。

2.5 蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 改良后代优异品系筛选

通过产量分析, 共有 4 个高代品系(XG12、XG11、XG95 和 XG139)单位面积产量超过受体亲本蜀麦 753 (5111.70 kg hm⁻²)。其中, 3 个品系(XG12、XG11 和 XG95)单位面积产量超过四川省小麦品种审定对照川农 32 (5236.65 kg hm⁻²), 分别达到 8805.75 kg hm⁻²、8380.35 kg hm⁻² 和 5423.25 kg hm⁻²。进一步对比分析这 4 个高产优异品系与受体亲本蜀麦 753 和对照品种川农 32 的产量因子构成发

现, 所有高产优异品系有效分蘖(9.20~14.20 个)、小穗数(22.80~25.20 个)、穗粒数(68.40~79.40 粒)均明显高于蜀麦 753 (4.30 个、19.80 个、41.80 粒)和川农 32 (6.40 个、18.40 个、55.20 粒), 显示构成 XG12、XG11、XG95 和 XG139 高产的主要决定因子是多有效分蘖、多小穗和高穗粒数, 进一步表明携带多有效分蘖及多花多实优异特性的农家种“孝感麦”在小麦产量育种中具有潜在应用价值。同时, 通过表型和基因型鉴定发现, 1 个高世代品系(XG9)聚合了来自“孝感麦”成株期条锈病抗性基因 *Yr18* 和来自受体亲本蜀麦 753 全生育期条锈病抗性基因 *Yr15* 和 *Yr24/26*, 该品系对供试的 30 个小麦条锈菌生理

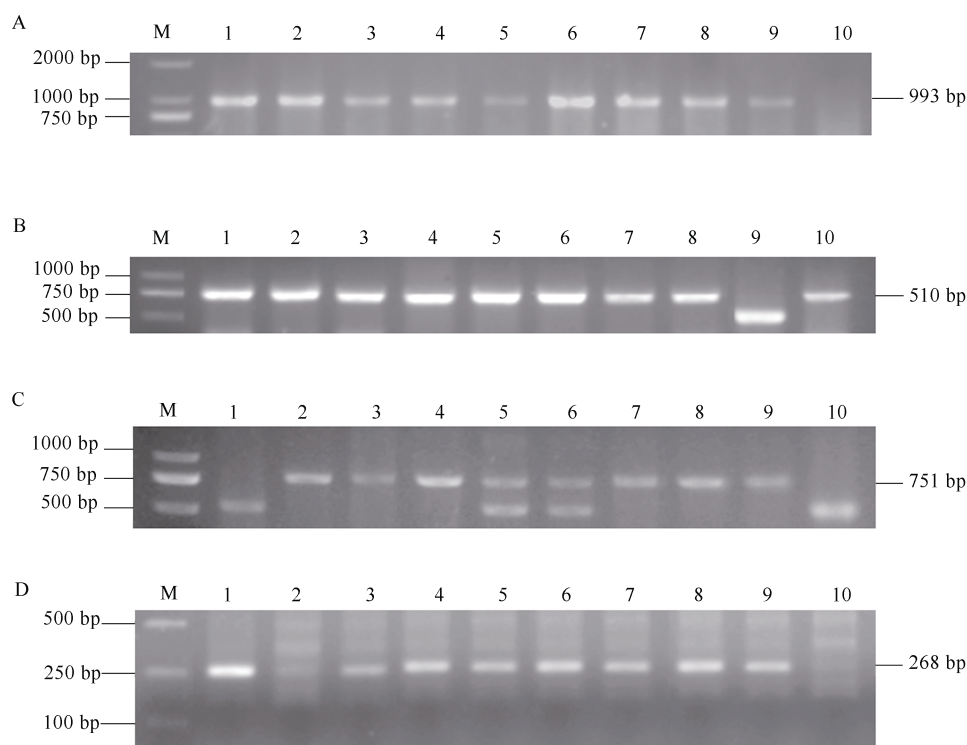


图 6 蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 改良后代部分品系 *Yr18*、*Yr15*、*Yr24/26* 及 *TaMyb10-A-III^{Dele}* 分子检测

Fig. 6 Molecular detection of *Yr18*, *Yr15*, *Yr24/26*, and *TaMyb10-A-III^{Dele}* in selected improved BC₁F₈ progeny lines derived from the Shumai 753 × Xiaoganmai cross

A: 蜀麦 753/孝感麦改良后代部分品系 *Yr15* 分子检测。M: Marker; 1: XG94; 2: XG95; 3: XG96; 4: XG97; 5: XG98; 6: XG99; 7: XG100; 8: XG101; 9: AvSYr15 NIL; 10: Avocet S; 右侧分子量表示特异目标条带。B: 蜀麦 753/孝感麦改良后代部分品系 *Yr24/26* 分子检测。M: Marker; 1: XG94; 2: XG95; 3: XG96; 4: XG97; 5: XG98; 6: XG99; 7: XG100; 8: XG101; 9: AvSYr24/26 NIL; 10: Avocet S; 右侧分子量表示特异目标条带。C: 蜀麦 753/孝感麦改良后代部分品系 *Yr18* 分子检测。M: Marker; 1: XG94; 2: XG95; 3: XG96; 4: XG97; 5: XG98; 6: XG99; 7: XG100; 8: XG101; 9: AvSYr18 NIL; 10: Avocet S; 右侧分子量表示特异目标条带。D: 蜀麦 753/孝感麦改良后代部分品系 *TaMyb10-A-III^{Dele}* 分子检测。M: Marker; 1: XG94; 2: XG95; 3: XG96; 4: XG97; 5: XG98; 6: XG99; 7: XG100; 8: XG101; 9: 孝感麦; 10: 蜀麦 753; 右侧分子量表示特异目标条带。

A: molecular detection of *Yr15* in partial improved progeny lines of Shumai 753/Xiaoganmai. M: Marker; 1: XG94; 2: XG95; 3: XG96; 4: XG97; 5: XG98; 6: XG99; 7: XG100; 8: XG101; 9: AvSYr15 NIL; 10: Avocet S; the molecular weight on the right indicates the specific target band of *Yr15*. B: molecular detection of *Yr24/26* in partial improved progeny lines of Shumai 753/Xiaoganmai. M: Marker; 1: XG94; 2: XG95; 3: XG96; 4: XG97; 5: XG98; 6: XG99; 7: XG100; 8: XG101; 9: AvSYr24/26 NIL; 10: Avocet S; the molecular weight on the right indicates the specific target band of *Yr24/26*. C: molecular detection of *Yr18* in partial improved progeny lines of Shumai 753/Xiaoganmai. M: Marker; 1: XG94; 2: XG95; 3: XG96; 4: XG97; 5: XG98; 6: XG99; 7: XG100; 8: XG101; 9: AvSYr18 NIL; 10: Avocet S; the molecular weight on the right indicates the specific target band of *Yr18*. D: molecular detection of *TaMyb10-A-III^{Dele}* in partial improved progeny lines of Shumai 753/Xiaoganmai. M: Marker; 1: XG94; 2: XG95; 3: XG96; 4: XG97; 5: XG98; 6: XG99; 7: XG100; 8: XG101; 9: Xiaoganmai; 10: Shumai 753; the molecular weight on the right indicates the specific target band of *TaMyb10-A-III^{Dele}*.

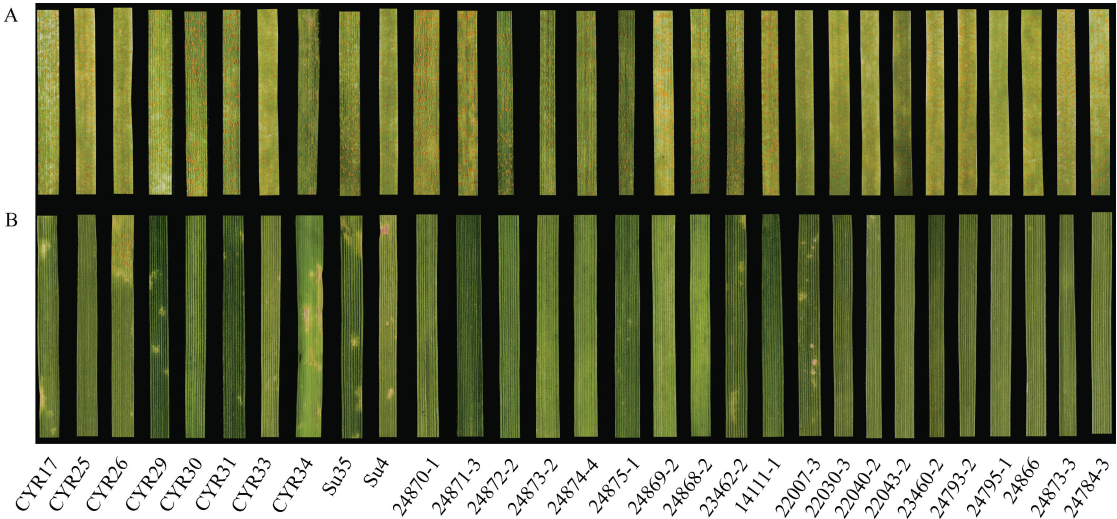


图 7 蜀麦 753/孝感麦改良后代品系 XG9 苗期条锈菌多小种抗性鉴定
Fig. 7 Seedling-stage resistance evaluation of line XG9, derived from the Shumai 753 × Xiaoganmai cross, against multiple races of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* (stripe rust).
A: 感病对照铭贤 169; B: 品系 XG9。 A: susceptible control Mingxian 169; B: line XG9.

表 3 蜀麦 753、孝感麦及蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 改良后代优异品系产量、条锈病与穗发芽抗性表型
Table 3 Phenotypic evaluation of yield, stripe rust resistance, and pre-harvest sprouting resistance in Shumai 753, Xiaoganmai, and elite improved BC₁F₈ progeny lines derived from the Shumai 753 × Xiaoganmai cross

品种(系) Variety (line)	生育期 GP (d)	籽粒颜色 GC	株高 PH (cm)	有效分蘖数 ETN	穗长 SL (cm)	小穗数 NS	穗粒数 GNS	千粒重 TGW (g)
孝感麦 Xiaoganmai	197b	白 White	168.70 a	16.20 a	11.20 ab	21.40 abc	64.20 abc	34.78 f
蜀麦 753 Shumai 753	186a	红 Red	85.30 i	4.30 d	11.90 ab	19.80 bc	41.80 d	41.66 e
川农 32 Chuannong 32	185a	白 White	90.50 hi	6.40 cd	9.60 b	18.40 c	55.20 cbd	45.58 cd
XG12 ^a	184a	白 White	96.80 fjh	14.20 ab	11.20 ab	24.60 ab	79.40 ab	40.64 e
XG11 ^a	184a	白 White	100.30 dfg	11.00 abc	12.10 ab	25.20 a	75.60 abc	40.14 e
XG95 ^a	186a	红 Red	91.94 ghi	9.20 bcd	11.38 ab	23.60 ab	70.80 abc	41.10 e
XG139 ^a	187a	红 Red	109.40 bcd	10.40 abc	12.62 a	22.80 abc	68.40 abc	49.58 ab
XG9 ^b	187a	白 White	102.80 abc	9.60 bcd	11.70 ab	25.20 a	75.60 abc	45.66 cd
XG164 ^c	188a	红 Red	113.30 b	9.08 bcd	10.42 ab	20.20 abc	60.60 bcd	45.39 d
XG52 ^c	184a	红 Red	105.46 bcde	12.00 abc	12.20 ab	23.00 abc	82.80 a	47.50 bcd
XG151 ^c	187a	红 Red	103.42 cdef	9.00 bcd	11.56 ab	24.20 ab	72.60 abc	47.61 bcd
XG142 ^c	185a	红 Red	106.06 bcde	11.80 abc	11.00 ab	24.40 ab	73.20 abc	50.15 ab
XG154 ^c	186a	红 Red	105.40 bcde	10.20 bc	9.32 b	19.60 ac	58.80 bcd	48.74 abc
XG35 ^c	184a	红 Red	101.00 def	6.60 cd	11.00 ab	21.60 abc	64.80 abc	50.89 a
XG147 ^c	188a	红 Red	103.74 cdef	10.20 bc	10.88 ab	23.40 abc	70.20 abc	50.51 ab
XG157 ^c	184a	红 Red	110.20 bc	10.60 abc	9.80 ab	22.00 abc	70.80 abc	49.64 ab
XG141 ^c	185a	红 Red	103.74 cdef	10.20 bc	9.36 b	22.00 abc	66.00 abc	51.52 a

品种(系) Variety (line)	产量 Yield (kg hm ⁻²)	成株期条锈 病抗性 APR	相对籽粒发芽 指数 RSGI	抗性基因 Resistance genes			
				Yr18	Yr24/26	Yr15	TaMyb10-A-III ^{Dele}
孝感麦 Xiaoganmai	1576.05	1	0.09 e	+	—	—	+
蜀麦 753 Shumai 753	5111.70	0	0.84 bc	—	+	+	—
川农 32 Chuannong 32	5236.65	2	0.96 ab	/	/	/	/

(续表 3)

品种(系) Variety (line)	产量 Yield (kg hm ⁻²)	成株期条锈 病抗性 APR	相对籽粒发芽 指数 RSGI	抗性基因 Resistance genes			
				<i>Yr18</i>	<i>Yr24/26</i>	<i>Yr15</i>	<i>TaMyb10-A-III</i> ^{Dele}
XG12 ^a	8805.75	0	0.99 a	+	—	+	—
XG11 ^a	8380.35	0	0.99 a	+	—	+	—
XG95 ^a	5423.25	0	1.00 a	+	—	+	—
XG139 ^a	5127.30	0	0.68 c	—	—	+	—
XG9 ^b	3444.00	0	1.00 a	+	+	+	—
XG164 ^c	3760.20	0	0.33 d	+	—	+	+
XG52 ^c	4770.90	0	0.34 d	—	—	+	+
XG151 ^c	2685.30	0	0.35 d	—	—	+	+
XG142 ^c	3925.65	0	0.35 d	—	—	+	+
XG154 ^c	3995.10	0	0.37 d	+	—	+	+
XG35 ^c	3865.80	0	0.37 d	—	—	+	+
XG147 ^c	3325.65	0	0.38 d	+	—	+	+
XG157 ^c	1995.75	0	0.39 d	—	—	+	+
XG141 ^c	3664.05	0	0.3 9d	—	—	+	+

^a: 高产优异品系; ^b: 抗条锈病优异品系; ^c: 抗穗发芽优异品系。“+”表示存在该基因, “—”表示不存在该基因。数据为 5 个单株的平均值。数据后不同字母表示品种或品系在 $P < 0.05$ 水平差异显著。
^a: high-yielding elite line; ^b: stripe rust resistant elite line; ^c: pre-harvest sprouting resistant elite line. GP: growth period; GC: grain color; PH: plant height; ETN: effective tiller number; SL: spike length; NS: number of spikelets; GNS: grain number per spike; TGW: thousand-grain weight. APR: adult-plant resistance; RSGI: relative seed germination index. “+” represents the existence of corresponded gene; “—” represents the absence of corresponded gene. Data are means of five plants. Different letters indicate significance at $P < 0.05$ among tested cultivars or elite lines.

小种或菌系均具有抗性(图 7), 表现为广谱抗性, 且综合农艺性状良好, 是一份可供进一步抗病育种利用的优异新种质。通过穗发芽抗性表型和基因型鉴定, 共获得 9 个相对籽粒发芽指数 < 0.40、携带 *TaMyb10* 的抗穗发芽新品系, 并且这些新品系携带 1~2 个条锈病抗性基因, 千粒重均在 50 g 左右, 有效分蘖、小穗数和穗粒数等产量相关性状也比较突出, 这些新品系的育成为四川麦区未来抗病耐逆育种提供了新的基因源(表 3)。

3 讨论

在小麦产区复杂的农业生态条件、悠久的种植历史和多样化的耕作制度影响下, 经过长期的自然和人工选择形成了许多适应性强、遗传多样性丰富、携带尚未开发的抗生物和非生物胁迫等重要经济性状的农家品种^[18,20]。中国小麦育种史和现代小麦分子生物学研究表明, 小麦农家种是寻回现代小麦丢失的遗传多样性、改良重要育种目标基因最重要的基因源之一。研究表明, 小麦农家种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^[19]。迄今为止, 已从不同国家的农家种中鉴定出多个国

际正式命名的 *Yr* 基因, 包括 ASR 抗性基因 *Yr45*、*Yr53*、*Yr64* 和 *Yr65* 等和 APR 抗性基因 *Yr52*、*Yr59*、*Yr62*、*Yr81* 和 *Yr82* 等^[34-35]。近年来, 众多国内学者也聚焦小麦农家种生物和非生物抗性遗传及新基因发掘研究, 通过构建遗传作图群体并结合分子标记技术, 分别从兰考 5 号、平原 50、大白麦、武都白茧、曲白春、白芒麦和红齐麦等小麦农家种中鉴定出包括 *YrLk*、*QYr.caas-1AS*、*QYr.caas-4BS*、*QYrwdbj.nwafu-5A*、*QYrwdbj.nwafu-2B.1*、*Yrqbc*、*YrBm* 和 *QYr.cau-2AL* 等在的一大批条锈病抗性基因和 QTL 位点^[36-42]。农家种“复壮 30”、“齿牙糙”、“红洋辣子”、“小红皮”、“Shangeda”对白粉病具有强的抗性, 从中鉴定出抗白粉病 *Pm* 相关基因包括 *Pm5e*、*Pm24*、*Pm47*、*PmX* 和 *PmSGD* 等^[43-47]。农家种“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^[2,48]。Zhou 等^[23]对 717 份中国小麦地方品种进行穗发芽抗性全基因组关联分析, 共检测到 3 个控制小麦穗发芽抗性主效 QTL。经过多年田间表型鉴定发现, 来自湖北当阳的白粒农家种“孝感麦”携带抗锈性基因 *Yr18* 和抗穗发芽关键基因 *TaMyb10*, 具有稳定的抗穗发芽特性和成株期条

锈病抗性^[23-24]；同时，该农家种具有早熟性、多有效分蘖和多花多实等优异特性，表明农家种“孝感麦”是一份可用于当前四川麦区小麦产量、抗病和耐逆遗传改良潜在的优异种质。但另一方面，“孝感麦”也表现出植株高大(平均株高达到 168.70 cm)、茎秆细软，在高水肥条件下极易倒伏，且千粒重偏低(平均千粒重为 34 g 左右)。因此，如何在育种中高效利用“孝感麦”的优异特性而屏蔽这些遗传累赘成为技术“卡点”。

四川麦区位于亚热带，热量丰富、雨量充沛，但日照不足。由于特殊的地理生态环境，在小麦育种和生产中四川麦区形成了独特的“两长一短”的生长和发育特征，即幼穗分化期长、分蘖期短、灌浆期长。这种小麦生长和发育特征使得四川小麦表现出多花多实、大粒、高千粒重，但有效分蘖有限。加之寡日照作为光合作用的限制因子，为协调库源结构，使得四川小麦通常表现出茎秆粗壮、叶色浓绿、大叶、叶片长且宽厚，株型松散、穗容量(或有效穗、单位面积穗数)有限^[20]。罗江陶等^[49]通过分析评估了近 20 年来四川小麦品种产量遗传改良的效果发现，小麦品种的穗粒数和千粒重几乎没有变化，其穗粒数和千粒重潜力与在 2000 年之前水平相当，表明近 20 年来四川小麦对穗粒数和千粒重改良进入瓶颈期，进一步遗传改良的难度很大。因此，改变现有品种的产量结构模式是当前四川麦区选育超高产小麦的重要方向^[15]。在保持当前四川品种穗粒数和千粒重水平上，增加单位面积穗数(亦或穗容量、有效穗或单位面积穗数)是四川麦区小麦产量取得进一步突破的关键。早在 20 世纪 90 年代，四川农业大学小麦研究所已前瞻性地开展了穗数型高产小麦品种育种与应用研究，利用黑麦外源基因进行多小穗重穗型超高产小麦新品种选育探索的同时，集中力量对创制的分蘖力强、成穗率特高的穗数型优异种质 87-429 进行遗传改良，成功选育出穗数型高产小麦品种川农 16，该品种于 2002 年通过四川省品种审定委员会审定、2003 年通过国家品种委员会审定^[16,50]。蜀麦 753 是四川农业大学小麦研究所于 2016 年育成的新品系。该品系在四川麦区株高适中(86 cm)，抗倒力较强，自育成到目前对生产上条锈病流行生理小种表现为全生育期近免疫。分子检测发现，蜀麦 753 携带全生育条锈病抗性基因 *Yr24/26* 及 *Yr15*。2016 年参加四川省小麦新品种区域试验因产量不达标而未能进一步参加品种审定区域试验。对该品系

产量构成进行分析发现，该品系穗粒数和千粒重与对照品种相比无显著差异，但有效穗偏低(区试第 1 年单株平均有效穗 3.8 个)。因此，有效分蘖偏低可能是导致蜀麦 753 产量无法显著高于对照品种的关键限制因子。

本研究团队经过近 20 年小麦农家种育种应用研究发现，农家种株高高且具有极强的遗传传递力，因此降低株高是利用农家种改良现代小麦过程中的前提，同时结合四川麦区对生育期和抗病性的育种和生产要求，在育种目标性状“分段式”选育技术中将低世代选择目标性状确定为矮秆或半矮秆、早熟性和抗锈性；而在高世代则聚焦于千粒重、穗粒数、穗长等遗传力较低的产量相关性状进行选择。通过对 178 份蜀麦 753/孝感麦 BC₁F₈ 改良后代品系生育期、产量相关性状、条锈病与穗发芽表型鉴定发现，与晚熟的供体亲本“孝感麦”相比，所有品系与当前四川小麦品种审定对照川农 32 (185 d) 的生育期相当；通过产量与产量相关性状的相关性和通径分析发现，产量与有效分蘖呈极显著正相关，而与穗粒数和千粒重尽管呈正相关，但并不显著；同时发现，供试品系群体中有效分蘖对产量具有直接效应，说明利用“孝感麦”对蜀麦 753 进行穗容量(或有效穗、单位面积穗数)遗传改良具有显著效果(表 1 和表 2)。尤为重要的是，在 178 份品系中筛选出 2 份(XG11 和 XG12)单位面积产量分别达到 8380.35 kg hm⁻² 和 8805.75 kg hm⁻² 高产品系，比四川麦区品种审定对照川农 32 (5236.65 kg hm⁻²) 极显著增产。进一步对新品系 XG11 和 XG12 产量构成分析发现，其有效分蘖比受体亲本蜀麦 753 和对照川农 32 显著增加(附表 1、图 4-G)。上述研究结果表明，在利用“孝感麦”对蜀麦 753 进行产量三因子(穗粒数、有效穗及千粒重)改良过程中，有效分蘖数(有效穗)的显著增加是提高“孝感麦”×蜀麦 753 改良后代品系产量的决定因子。这一研究结果与罗江陶等^[49]提出的四川麦区小麦高产理论模型“高穗粒数和千粒重是四川小麦高产的基本保障，单位有效穗数的提升是四川小麦产量进一步取得突破的关键”完全吻合。通过低世代对条锈病抗性表型强选择压筛选，所有获得的 178 份新品系均对当前四川麦区小麦生产上条锈病主要流行生理小种达到免疫或近免疫抗性水平；分子检测发现，所有品系均携带 *Yr15*，且部分品系携带 *Yr15*、*Yr24/26* 和 *Yr18* 条锈病抗性基因组合。另外，本研究发现对条锈病混合

生理小种表现为免疫反应的品系 XG9 聚合了来自农家种“孝感麦”成株期条锈病抗性基因 *Yr18* 和来自蜀麦 753 全生育期条锈病抗性基因 *Yr15* 和 *Yr24/26*。利用 30 个条锈菌生理小种或菌系对该品系进行抗性鉴定发现, XG9 对所有供试条锈菌生理小种或菌系均表现出不同程度的抗性反应, 表明聚合了全生育期和成株期条锈病抗性基因的 XG9 对条锈病具有广谱抗性, 是一份可供进一步抗病育种利用的优异亲本(附表 1、图 7)。本研究自 2016 年开始, 历经十年(2016—2025 年), 通过杂交、回交及连续多代自交并结合育种目标性状“分段式”选育技术, 系统开展了农家种“孝感麦”对小麦品系“蜀麦 753”产量与抗病耐逆性协同改良, 选育出 178 个高代稳定品系, 并对其进行了产量、抗病及耐逆性初步表型评价和育种效应解析。尽管研究数据仅建立在一个小麦生产季基础上, 但原始表型数据显示同一品系中同一性状的 5 个单株调查表型数据并无显著差异, 表明本研究供试材料在遗传上具有高度的稳定性和一致性, 所获得的表型数据是可靠的, 具有可重复性。下一步我们将在此基础上拟通过多环境表型系统评价并结合高通量分子标记技术揭示“孝感麦”×“蜀麦 753”高代稳定品系遗传构成及来自农家种优异位点/区段遗传效应, 为小麦农家种的高效育种利用提供理论依据和技术支撑。

4 结论

本研究以具有多有效分蘖、多花多实特性且携带条锈病和穗发芽抗性基因的小麦农家种“孝感麦”为供体、育成品系蜀麦 753 为受体, 通过杂交、回交及连续多代自交并结合育种目标性状“分段式”选育技术, 成功改变蜀麦 753 的产量结构并实现了产量与抗病耐逆协同改良, 选育出 2 份产量潜力超过 8250 kg hm^{-2} 的突破性新品系、1 份携带 *Yr18+Yr24/26+Yr15* 且对条锈病具有广谱抗性和 9 份携带 *TaMyb10* 基因抗穗发芽优异新品系。上述研究表明, 通过育种目标性状“分段式”选育技术为利用小麦农家种改变蜀麦 753 产量结构、实现产量与抗病耐逆协同改良提供了新思路。

附表 请见网络版: 1) 本刊网站 <http://zwxb.chinacrops.org/>; 2) 中国知网 <http://www.cnki.net/>; 3) 万方数据 <http://c.wanfangdata.com.cn/Periodical-zuowxb.aspx>。

References

- [1] Villa T, Maxted N, Scholten M, et al. Defining and identifying crop landraces. *Plant Genet Resour-C*, 2005, 3: 373–384.
- [2] 李春辉, 王天宇, 黎裕. 基于地方品种的种质创新: 现状及展望. *植物资源遗传学报*, 2019, 20: 1372–1379.
Li C H, Wang T Y, Li Y. Germplasm innovation of landraces: current status and future prospect. *J Plant Genet Resour*, 2019, 20: 1372–1379 (in Chinese with English abstract).
- [3] 中国农学会遗传资源学会. 中国作物遗传资源. 北京: 中国农业出版社, 1994. pp 27–46.
Society of Crop Genetic Resources, Chinese Association of Agricultural Sciences. *Crop genetic resources in China*. Beijing: China Agriculture Press, 1994. pp 27–46 (in Chinese).
- [4] 董玉琛, 郑殿升. 中国作物及其野生近缘植物: 粮食作物卷. 北京: 中国农业出版社, 2006. pp 1–29.
Dong Y C, Zheng D S. *Crops and their wild relatives in China: grain crops*. Beijing: China Agriculture Press, 2006. pp 1–29 (in Chinese).
- [5] 郑殿升, 杨庆文, 刘旭. 中国作物种质资源多样性. *植物遗传资源学报*, 2011, 12: 497–500.
Zheng D S, Yang Q W, Liu X. Diversity of crop germplasm resources in China. *J Plant Genet Resour*, 2011, 12: 497–500 (in Chinese with English abstract).
- [6] 刘旭. 中国作物栽培历史的阶段划分和传统农业形成与发展. *中国农史*, 2012, 31(2): 3–16.
Liu X. Stage division of Chinese crop cultivation history and formation of traditional agriculture. *Agric Hist China*, 2012, 31(2): 3–16 (in Chinese with English abstract).
- [7] 庄巧生. 中国小麦品种改良及系谱分析. 北京: 中国农业出版社, 2003.
Zhuang Q S. *Chinese Wheat Improvement and Pedigree Analysis*. Beijing: China Agriculture Press, 2003 (in Chinese).
- [8] 刘旭. 作物种质资源学. 北京: 高等教育出版社, 2024. pp 3–8.
Liu X. *Crop Germplasm Resources Science*. Beijing: Higher Education Press, 2024. pp 3–8 (in Chinese).
- [9] 刘旭, 郑殿升, 董玉琛, 等. 中国农作物及其野生近缘植物多样性研究进展. *植物遗传资源学报*, 2008, 9: 411–416.
Liu X, Zheng D S, Dong Y C, et al. Diversity assessment of crops and their wild relatives in China. *J Plant Genet Resour*, 2008, 9: 411–416 (in Chinese with English abstract).
- [10] 白彦明, 李龙, 王绘艳, 等. 蚂蚱麦和小白麦衍生系的遗传多样性分析. *作物学报*, 2019, 45: 1468–1477.
Bai Y M, Li L, Wang H Y, et al. Genetic diversity assessment in derivative offspring of Mazhamai and Xiaobaimai wheat. *Acta Agron Sin*, 2019, 45: 1468–1477 (in Chinese with English abstract).
- [11] 李小军. 小麦骨干亲本碧蚂 4 号的遗传效应分析. 中国农业科学院博士学位论文, 北京, 2009.
Li X J. *Analysis of Genetic Effects of Wheat (*Triticum aestivum* L.) Variety Bima 4 as a Founder Parent*. PhD Dissertation of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing, China, 2009 (in Chinese with English abstract).
- [12] 张玲丽. 中国小麦地方品种遗传多样性与遗传异质性研究. 西北农林科技大学博士学位论文, 陕西杨凌, 2006.
Zhang L L. *Genetic Diversity and Genetic Heterogeneity in*

- Chinese Wheat Landraces. PhD Dissertation of Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling, Shaanxi, China, 2006 (in Chinese with English abstract).
- [13] 陈国跃, 刘伟, 何员江, 等. 小麦骨干亲本繁 6 条锈病成株抗性特异位点及其在衍生品种中的遗传解析. 作物学报, 2013, 39: 827–836.
- Chen G Y, Liu W, He Y J, et al. Specific loci for adult-plant resistance to stripe rust in wheat founder parent fan 6 and their genetic dissection in its derivatives. *Acta Agron Sin*, 2013, 39: 827–836 (in Chinese with English abstract).
- [14] 李邦发. 四川小麦育种骨干亲本的应用与种质资源创新. 科技导报, 2015, 33(13): 66–70.
- Li B F. Application of wheat corner stone parents and innovation of germplasm resource in Sichuan province. *Sci Technol Rev*, 2015, 33(13): 66–70 (in Chinese with English abstract).
- [15] 颜济. 五十年四川小麦育种研究的回顾与前瞻. 四川农业大学学报, 1999, 17(1): 108–113.
- Yan J. History and prospect of study on wheat breeding of fifty years in Sichuan. *J Sichuan Agric Univ*, 1999, 17(1): 108–113 (in Chinese with English abstract).
- [16] 饶世达, 蒲宗君, 刘仲齐. 骨干亲本的育成和利用对四川小麦育种的启示. 西南农业学报, 1998, 11(增刊 2): 35–37.
- Rao S D, Pu Z J, Liu Z Q. Review of wheat breeding in Sichuan province based on the case of two best resources. *Southwest China J Agric Sci*, 1998, 11(S2): 35–37 (in Chinese with English abstract).
- [17] 何中虎, 夏先春, 陈新民, 等. 中国小麦育种进展与展望. 作物学报, 2011, 37: 202–215.
- He Z H, Xia X C, Chen X M, et al. Progress of wheat breeding in China and the future perspective. *Acta Agron Sin*, 2011, 37: 202–215 (in Chinese with English abstract).
- [18] 李振声. 我国小麦育种的回顾与展望. 中国农业科技导报, 2010, 12(2): 1–4.
- Li Z S. Retrospect and prospect of wheat breeding in China. *J Agric Sci Technol*, 2010, 12(2): 1–4 (in Chinese with English abstract).
- [19] 郑建敏, 罗江陶, 万洪深, 等. 四川省小麦育成品种系谱分析及发展进程. 遗传, 2019, 41: 599–610.
- Zheng J M, Luo J T, Wan H S, et al. Pedigree and development of wheat varieties in Sichuan province. *Hereditas (Beijing)*, 2019, 41: 599–610 (in Chinese with English abstract).
- [20] Cheng S F, Feng C, Wingen L U, et al. Harnessing landrace diversity empowers wheat breeding. *Nature*, 2024, 632: 823–831.
- [21] 金善宝. 中国小麦品种及其系谱. 北京: 农业出版社, 1983.
- Jin S B. Chinese Wheat and Its Pedigree. Beijing: Agriculture Press, 1983 (in Chinese).
- [22] 余遥. 四川小麦. 成都: 四川科学技术出版社, 1998.
- Yu Y. Sichuan Wheat. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press, 1998 (in Chinese).
- [23] Zhou Y, Tang H, Cheng M P, et al. Genome-wide association study for pre-harvest sprouting resistance in a large germplasm collection of Chinese wheat landraces. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 401.
- [24] 姚方杰. 小麦种质资源条锈病抗性表型鉴定及其全基因组关联分析. 四川农业大学博士学位论文, 四川雅安, 2022.
- Yao F J. Identification and Genome-wide Association Studies of Stripe Rust Resistance in Wheat Germplasm. PhD Dissertation of Sichuan: Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan, China, 2022 (in Chinese with English abstract).
- [25] 陈国跃, 蒋云峰, 李豪, 等. 一种利用小麦农家种进行条锈病抗性与产量协同改良创制新种质的育种方法. 中国专利: CN 202311276757.9, 2023-10-06.
- Chen G Y, Jiang Y F, Li H, et al. A breeding method for creating new germplasm with coordinated improvement of stripe rust resistance and yield using wheat landraces. Chinese Patent: CN 202311276757.9, 2023-10-06 (in Chinese).
- [26] Chen X M, Jones S S, Line R F. Chromosomal location of genes for resistance to *Puccinia striiformis* in seven wheat cultivars with resistance genes at the *Yr3* and *Yr4* loci. *Phytopathology*, 1995, 86: 1228–1233.
- [27] 中华人民共和国农业农村部. 中华人民共和国农业行业标准. 小麦抗穗发芽性检测方法: NY/T 1739–2009, 2009.
- Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China. Agricultural Industry Standard of the People's Republic of China. Determination of pre-harvest sprouting in wheat: NY/T 1739–2009, 2009 (in Chinese).
- [28] 李立会, 李秀全. 小麦种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社, 2006. pp 81–83.
- Li L H, Li X Q. Descriptors and Data Standard for Wheat (*Triticum aestivum* L.). Beijing: China Agriculture Press, 2006. pp 81–83 (in Chinese).
- [29] Hill-Ambroz K L, Brown-Guedira G L, Fellers J P. Modified rapid DNA extraction protocol for high throughput microsatellite analysis in wheat. *Crop Sci*, 2002, 42: 2088–2091.
- [30] Klymiuk V, Yaniv E, Huang L, et al. Cloning of the wheat *Yr15* resistance gene sheds light on the plant tandem kinase-pseudokinase family. *Nat Commun*, 2018, 9: 1–12.
- [31] Wang C M, Zhang Y P, Han D J, et al. SSR and STS markers for wheat stripe rust resistance gene *Yr26*. *Euphytica*, 2008, 159: 359–366.
- [32] Lagudah E S, Krattinger S G, Herrera-Foessel S, et al. Gene-specific markers for the wheat gene *Lr34/Yr18/Pm38* which confers resistance to multiple fungal pathogens. *Theor Appl Genet*, 2009, 119: 889–898.
- [33] Lang J, Jiang H Y, Cheng M P, et al. Variation of TaMyb10 and their function on grain color and pre-harvest sprouting resistance of wheat. *Plant J*, 2024, 118: 1388–1399.
- [34] Wang M Y, Xu M R, Wang F T, et al. Characterization and validation of QTLs for adult plant stripe rust resistance in Chinese wheat landrace Dabaimai. *Cereal Res Commun*, 2021, 49: 91–98.
- [35] Pakeerathan K, Bariana H, Qureshi N, et al. Identification of a new source of stripe rust resistance *Yr82* in wheat. *Theor Appl Genet*, 2019, 132: 3169–3176.
- [36] Yao Q, He M M, Hou L, et al. Genetic analysis and molecular mapping of stripe rust resistance genes in Chinese native wheat (*Triticum aestivum*) Lankao 5. *Australas Plant Path*, 2017, 46: 213–221.
- [37] Ma D F, Li Q, Tang M S, et al. Mapping of gene conferring adult-plant resistance to stripe rust in Chinese wheat landrace Baidatou. *Mol Breed*, 2015, 35: 157–165.
- [38] Lan C X, Liang S S, Zhou X C, et al. Identification of genomic regions controlling adult-plant stripe rust resistance in Chinese

- landrace Pingyuan 50 through bulked segregant analysis. *Phytopathology*, 2010, 100: 313–318.
- [39] Chao K X, Wu C J, Li J, et al. Genetic analysis of adult plant, quantitative resistance to stripe rust in wheat landrace Wudubai-jian in multi-environment trials. *J Integr Agric*, 2022, 21: 2305–2318.
- [40] Cao J, Xu Z B, Fan X L, et al. Genetic mapping and utilization analysis of stripe rust resistance genes in a Tibetan wheat (*Triticum aestivum* L.) landrace Qubaichun. *Genet Resour Crop Evol*, 2020, 6: 1765–1775.
- [41] Hu C Y, Wang F T, Feng J, et al. Identification and molecular mapping of *YrBm* for adult plant resistance to stripe rust in Chinese wheat landrace Baimangmai. *Theor Appl Genet*, 2022, 135: 2655–2664.
- [42] Wang Z, Ren J D, Du Z Y, et al. Identification of a major QTL on chromosome arm 2AL for reducing yellow rust severity from a Chinese wheat landrace with evidence for durable resistance. *Theor Appl Genet*, 2019, 132: 457–471.
- [43] Huang X Q, Wang L X, Xu M X, et al. Microsatellite mapping of the powdery mildew resistance gene *Pm5e* in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2003, 106: 858–865.
- [44] 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. *Genetic*, 2011, 139: 1179–1187.
- [45] Xiao M, Song F, Jiao J, et al. Identification of the gene *pm47*, on chromosome 7BS conferring resistance to powdery mildew in the Chinese wheat landrace Hongyanglazi. *Theor Appl Genet*, 2013, 126: 1397–1403.
- [46] Fu B, Chen Y, Li N, et al. *Pmx*: a recessive powdery mildew resistance gene at the *pm4* locus identified in wheat landrace Xiaohongpi. *Theor Appl Genet*, 2013, 126: 913–921.
- [47] Xu X D, Li Q, Ma Z H, et al. Molecular mapping of powdery mildew resistance gene *PmSGD* in Chinese wheat landrace Shangeda using RNA-seq with bulk segregant analysis. *Mol Breed*, 2018, 38: 23.
- [48] 侯明生, 黄俊斌. 农业植物病理学. 北京: 科学出版社, 2006. pp 60–65.
- Hou M S, Huang J B. *Agricultural Plant Pathology*. Beijing: Science Press, 2006. pp 60–65 (in Chinese).
- [49] 罗江陶, 郑建敏, 邓清燕, 等. 2000–2020 年四川小麦育成品种产量增益分析. *中国农业科学*, 2024, 57: 3945–3956.
- Luo J T, Zheng J M, Deng Q Y, et al. Yield gain analysis of wheat varieties in Sichuan from 2000 to 2020. *Sci Agric Sin*, 2024, 57: 3945–3956 (in Chinese with English abstract).
- [50] 李伟. 国审小麦品种川农 16 的选育与利用. 四川: 四川科学技术出版社, 2024. pp 1–2.
- Li W. *Breeding and Utilization of Nationally Approved Wheat Variety Chuannong 16*. Sichuan: Sichuan Science and Technology Press, 2024. pp 1–2 (in Chinese)