

小麦抗倒性研究进展

姚金保, 马鸿翔, 姚国才, 杨学明, 周森平, 张平平, 张 鹏

(江苏省农业科学院/江苏省农业生物学重点实验室, 南京 210014)

摘要: 倒伏是严重影响小麦子粒产量和品质的一个重要因素。本文系统阐述了小麦茎秆形态和结构特性、茎秆化学成分与抗倒伏关系以及抗倒性的遗传和分子标记等方面的最新研究进展。株高、基部节间长度与抗倒性呈负相关; 而基部节间粗度、秆壁厚、单位长度干重与抗倒性呈正相关。茎秆机械组织细胞层数、厚度, 维管束数目、面积以及髓腔大小与抗倒性密切相关。茎秆化学成分中纤维素、木质素以及碳水化合物含量和硅、钾元素含量与抗倒性呈正相关。小麦抗倒性呈数量性状遗传特征, 除受多对主基因控制外, 可能还受微效修饰基因作用。采用分子标记技术已将抗倒性以及抗倒性相关的茎秆形态性状进行了 QTL 定位。

关键词: 小麦; 茎秆; 形态结构特性; 化学成分; 遗传; 抗倒性

Research Progress on Lodging Resistance in Wheat (*Triticum aestivum* L.)

YAO Jin-bao, MA Hong-xiang, YAO Guo-cai, YANG Xue-ming,

ZHOU Miao-ping, ZHANG Ping-ping, ZHANG Peng

(Key Laboratory of Jiangsu Province for Agrobiolgy/Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014)

Abstract: Lodging is one of the major factors affecting grain yield and quality in wheat production. The paper highlighted progresses made on association of culm morphological, anatomical characters and chemical components with lodging resistance, genetic analysis and molecular markers for lodging resistance. Plant height and length of basal internodes were negatively correlated with lodging resistance, while culm diameter, wall thickness, and dry weight per cm of basal internodes were positively associated with lodging resistance. Culm anatomical characters involving thickness and the cell layer of sclerenchyma (mechanical tissues), the number of vascular bundlers and the area of single vascular bundler, and pith diameter were closely associated with lodging resistance. Culm chemical components including cellulose and lignin content, the amount of carbohydrate stored in culm, and quantity of silicon and potassium were positively related with lodging resistance. Lodging resistance was a quantitative trait, and it was governed by several major genes and possibly minor modifying ones. QTLs associated with lodging resistance and related culm morphological traits were identified.

Key words: Wheat (*Triticum aestivum* L.); culm; morphological and anatomical characters; chemical components; inheritance; lodging resistance

倒伏是作物生产中普遍存在的问题, 小麦在风雨及病虫害等不良环境条件下, 易出现茎秆倒伏, 一般导致减产 7% ~ 35%^[1], 严重的田块达 40%^[2]。倒伏后的小麦, 不仅产量降低, 收割不便, 而且严重影响产品质量, 造成子粒瘪瘦, 容重降低, 磨粉品质变差, 小麦商品性和可制作性能下降, 直接影响到优

质麦的生产与加工。倒伏是小麦品种自身和外界环境条件综合作用的结果。当前, 在大面积生产上, 倒伏已成为小麦高产稳产的一个限制因素。因此, 通过品种遗传改良进一步提高品种的抗倒性, 对实现小麦的优质高产稳产具有十分重要的现实意义。本文对近年来国内外报道的小麦茎秆形态和结构特性、组织

收稿日期: 2012-04-10 修回日期: 2012-06-12 网络出版日期: 2013-01-30

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20130130.1617.010.html>

基金项目: 农业部小麦现代农业产业技术体系 (CARS-03); 江苏省农业科技自主创新资金 (CX122026); 江苏省科技支撑计划项目 (BE2011306)

作者简介: 姚金保, 硕士, 研究员, 研究方向为小麦遗传育种。E-mail: yaojb@jaas.ac.cn

化学成分等方面与抗倒伏关系,以及茎秆抗倒性遗传、分子标记进展进行综述,并探讨小麦抗倒伏育种的策略,旨在为小麦抗倒育种和栽培提供参考。

1 茎秆形态特性与抗倒伏关系

1.1 植株高度与倒伏

株高是影响小麦倒伏最重要的因素^[3]。一般认为,株高在一定范围内,与抗倒性呈负相关,植株矮化通过降低重心高度,从而提高植株的抗倒伏能力^[4-6],但并不是植株越矮抗倒性越强。S. C. Tripathi 等^[7]研究了 16 个不同株高(75 ~ 104 cm)小麦品种抗倒伏性,结果发现株高与抗倒性相关不显著,部分高秆品种的抗倒性超过了矮秆品种,反映出小麦倒伏既受到茎秆高度的影响,还受到茎秆自身特性的影响。闵东红等^[8]在不同播期和密度条件下研究了 9 个不同株高小麦品种的抗倒性,结果发现各参试品种倒伏指数(植株重心高度和地上部鲜重的乘积与茎秆的机械强度之比)总趋势是:矮秆 < 半矮秆 < 中高秆,但矮秆品种农林 10 号的倒伏指数高于半矮秆品种西农 2208 和中高秆品种陕 229。赵倩等^[9]利用 35 个不同株高的小麦品种研究了株高与倒伏指数关系,结果表明,株高在 90 cm 以上的品种,倒伏指数最大,抗倒伏能力最差,最易发生倒伏;而植株过矮的(40 ~ 50 cm)品种,虽然植株重心高度低,但由于基部节间较软,机械强度差,因此倒伏指数相对较高,抗倒伏能力并非最好。倒伏指数较低的株高范围应在 60 ~ 80 cm 之间。可见,矮秆并非抗倒的唯一决定因素,重要的还在于茎秆的质量。所以,评价小麦品种的抗倒性,不能单以株高而论,应结合茎秆特性综合评价。

1.2 节间长度与倒伏

小麦茎秆基部节间长度与抗倒性密切相关。多数研究表明,茎秆基部第 1、2 节间长度与抗倒指数或抗折断力呈极显著负相关^[10-13]。陈晓光等^[14]研究表明,小麦基部节间长度和基部(1+2)节间占株高的比例能较好地反映植株抗倒性的强弱,基部节间短,所占比例小的植株具有较强的抗倒性。李金才等^[15]研究认为,茎秆基部 3 个伸长节间的长度与茎秆抗倒指数(茎秆机械强度/茎秆重心高度)呈极显著或显著负相关,尤其是基部第 2 节间长度与抗倒性关系最密切。生产实践中通过合理的播种密度与喷施化学调控剂均能有效地缩短基部 3 个节间的长度,提高茎秆充实度,进而增强茎秆的抗倒伏能力^[14,16]。

1.3 茎粗和秆壁厚度与倒伏

有关小麦茎粗与抗倒伏的关系,不同研究者之

间存在分歧。多数研究者认为,植株抗倒伏能力与茎粗成正比,如肖世和等^[17]测定了 30 个不同类型小麦品种的基部节间粗度与茎秆强度发现两者呈极显著正相关。李金才等^[15]研究发现,小麦乳熟期基部 3 个节间的粗度均与茎秆抗倒指数呈极显著正相关。但也有人认为,茎秆基部节间直径与茎秆倒伏指数关系不密切^[12]。姚金保等^[18]利用 7 个抗倒性不同的小麦品种研究结果表明,茎秆基部第 1、2 节间粗度与茎秆抗倒指数相关性不显著。

基部茎秆的厚度是影响倒伏的另一重要因素。魏凤珍等^[10]和董琦等^[12]研究指出,小麦茎秆的抗倒伏能力与其基部节间壁厚呈极显著线性正相关。S. C. Tripathi 等^[19]的试验结果表明,抗倒品种 Bariacora 92 基部 3 个节间的秆壁厚度比易倒伏品种 Pavon 76 分别增加 31.7%、33.5% 和 35.4%。因此,有人建议选择抗倒伏小麦品种应强调基部节间粗度和秆壁厚度^[19-20]。此外,茎秆壁厚与直径之比与其抗压强度呈正相关,可作为选育抗倒品种的形态指标^[21]。

1.4 节间重量与倒伏

基部节间的干物质重量与小麦茎秆抗倒性密切相关。姚金保等^[18]研究认为,茎秆抗倒指数与基部第 1、2 节间单位长度干重即充实度呈显著遗传正相关。魏凤珍等^[10]认为基部第 2 节间充实度与茎秆机械强度呈极显著正相关。徐磊等^[22]研究认为,茎秆基部第 2 节间鲜、干密度(茎秆鲜、干重/茎秆体积)与茎秆机械强度呈极显著正相关,而与倒伏指数呈极显著负相关。因此,提高基部节间单位长度干物质积累量,能有效地增强茎秆的抗倒能力。黄金堂^[23]也证实茎秆的抗折力与茎秆贮藏的干物质质量呈显著正相关,增加茎秆的干物质积累量,有利于促进茎秆和机械组织的发育和充实,增强茎秆弹性。

1.5 茎秆结构特征与倒伏

小麦茎秆节间横切面的结构由内向外由髓腔、薄壁组织、维管束、厚壁组织和表皮组成,各自在抗倒性方面均发挥一定的作用。小麦茎的表皮是由一层细胞组成,由于表皮细胞壁的部分木质化或硅质化,可使表皮的强度进一步增加。机械组织位于表皮下面,由厚壁细胞组成,基部茎秆机械组织层数和壁厚与抗倒性关系密切^[13]。据范平等^[24]报道,茎秆机械组织发达的品种(系),其茎秆发育较为完善,结构物质丰富,具有较强的支持、输导能力,有利于小麦产量提高。王法宏等^[25]的研究表明,在小麦品种从低产-中产-高产的更替过程中,茎秆壁增厚,机械组织和输导组织渐趋发达;茎秆基部节间的横

向抗压能力提高,因而抗倒伏能力增强。基本组织位于机械组织内侧,基本薄壁组织细胞大多呈六边形或多边形,细胞排列疏松,薄壁细胞的木质化程度与抗倒伏密切相关^[26]。王健等^[21]研究表明,茎秆基部第2节间横切面上的薄壁组织比例与茎秆抗压强度呈负相关。维管束分大、小维管束两种。多数研究结果一致表明,小麦基部茎秆维管束特别是大维管束的大小和数目与抗倒性呈正相关^[13,21,26]。李寒冰等^[27]比较了2个抗倒性不同小麦品种基部第2节间解剖结构,发现抗倒品种兰考906-4的维管束和韧皮部面积分别是不抗倒品种京411的1.6倍和1.4倍,而导管直径小于京411。髓腔位于茎节间的中央,具有较小的髓腔是抗倒品种的重要特征。陈华华等^[28]研究表明,实心小麦86-741最突出的特点是茎内仅有极小的髓腔,其腔有髓,因此比空秆小麦的抗倒伏能力强。

2 茎秆化学成分与抗倒伏关系

2.1 纤维素和木质素与倒伏

纤维素是构成细胞壁的主要成分,对细胞壁的机械支撑特性具有重要的作用。王健等^[21]的试验结果表明,茎秆抗压强度大的小麦品种小偃81的纤维素含量显著高于其他2个抗压强度低的小麦品种小偃54和8602。王成雨等^[29]连续2年试验结果表明,小麦开花期茎秆基部节间纤维素含量与抗倒指数呈极显著正相关。郭维俊等^[30]的测定结果表明,小麦茎秆的拉伸强度随纤维素含量的增加而增大。

木质素作为细胞壁的主要组成成分,其含量的多少与茎秆机械强度和抗倒伏能力有关。陈晓光等^[31]测定了抗倒性不同的6个小麦品种茎秆基部第2节间的木质素含量,结果表明,木质素含量高的品种茎秆抗折断力大。相关分析表明,木质素含量与茎秆基部节间抗倒指数呈极显著正相关^[29],木质素含量增加,小麦的抗倒伏能力显著增强^[32]。陈晓光等^[33]研究表明,高氮处理降低了茎秆基部节间木质素含量以及与木质素合成相关的苯丙氨酸转氨酶(PAL, phenylalanine ammonia-lyase)、酪氨酸解氨酶(TAL, tyrosine ammonia-lyase)、肉桂醇脱氢酶(CAD, cinnamyl alcohol dehydrogenase)和4-香豆酸:CoA连接酶(4CL, 4-coumaric acid:CoA ligase)的活性,而施用多效唑显著提高茎秆木质素合成相关酶的活性和木质素含量,可见PAL、TAL、CAD和4CL活性变化对木质素合成起重要的调节作用。S. C. Tripathi等^[34]认为,在肥力水平较高和灌溉条件较好的地

区,应将茎秆基部节间纤维素和木质素含量高作为选育抗倒小麦品种的重要指标。

2.2 碳水化合物和矿质元素与倒伏

黄玉鸾等^[35]研究表明,在小麦主要生育阶段,随着施肥量的增大,全糖含量逐渐减少,抗倒指数也随之降低,茎秆全糖含量与抗倒性呈极显著正相关。魏凤珍等^[10]研究表明,乳熟至蜡熟期小麦基部节间C/N较高说明碳水化合物含量充足,有利于小麦茎秆抗倒,而C/N较低说明节间内氮素营养过剩,不利于小麦茎秆抗倒。因此可以通过合理的氮肥运筹方式实现小麦花后基部节间适宜的C/N比,达到提高小麦茎秆抗倒性的目的。

小麦品种基部节间干物质的输出率与抗倒性密切相关。谢家琦等^[36]测定了8个小麦品种开花至乳熟期茎秆基部节间输出率,发现抗倒性较强的烟农19基部第1、2节间的输出率分别为11.11%和3.38%,而抗倒性较差的皖麦19基部第1、2节间的输出率分别为25.55%和35.82%,这表明基部节间贮藏物质过多、过早向穗部转运是引起茎倒伏的原因之一。

此外,硅、钾等元素与抗倒伏能力也有密切关系。小麦增施硅肥后基部节间茎粗、秆壁厚度和抗折断力明显增加^[37-38]。据邵长泉等^[39]报道,施硅处理的小麦,其叶片叶绿体数目、基粒片层数和基粒厚度明显增加,小麦叶片细胞排列更加致密,基部第2节间的抗压强度明显提高。熊明彪等^[40]报道,施钾后茎秆表皮下厚角组织细胞层数增加,厚角组织及其细胞壁明显增厚,维管束数量增多、面积增大,说明钾素既能增加小麦茎秆的机械性能,进而提高小麦抗倒和抗病虫能力,又能促进小麦输导组织的发育,有利于营养物质的运输,提高小麦子粒产量。

3 茎秆抗倒性的遗传研究

抗倒性是受多基因控制的数量性状遗传,同时也受环境因素的影响,存在超亲分离^[41]。P. J. Cruz等^[42]利用4个不同抗倒性亲本的F₁、F₂以及回交后代研究发现基因型间抗倒性存在明显的遗传变异,倒伏亲本对非倒性亲本呈部分或完全显性。G. S. Mavi等^[43]利用10个不同抗倒性小麦品种完全双列杂交资料研究表明,抗倒性遗传特性主要受加性效应和非加性效应共同作用,未发现非等位基因间的互作效应。F. H. Mcneal^[44]利用实茎小麦和空茎小麦的F₁、F₂以及回交后代研究了茎秆强度的遗传特点,结果表明茎秆强度的遗传受1对主效基因控制,同时受2~4对微效修饰基因的影响。姚金保

等^[45]和 J. B. Yao 等^[46]研究表明小麦抗倒指数和茎秆强度的遗传均符合加性-显性模型,同时受加性和显性效应的作用,且显性效应更重要,可能涉及 2~4 对主效基因控制,狭义遗传力中等偏低。王勇等^[47]研究认为倒伏指数和茎秆抗折力的遗传除受加性、显性效应作用外,还受非等位基因间的上位性作用。

与小麦抗倒性相关的茎秆形态特性的遗传研究国内外已有报道。G. M. Halloran^[48]研究结果表明, F_1 株高的遗传表达接近于完全显性,并且不存在非等位基因间互作。高秆为显性,矮秆为隐性,株高至少由 2 组显性基因控制。李斯深等^[49]利用重组自交系群体进行质量-数量性状分析表明,株高是由 2 对连锁的主基因和微效基因共同控制,且存在主基因间的互作效应。双列杂交多数研究结果表明,株高的遗传符合加性-显性模型,基因作用方式以加性效应为主,显性程度为部分显性^[50-54],但也有以显性效应为主的报道^[55-56],甚至有研究认为存在较显著的上位性效应^[57-59]。有关小麦矮秆特性的遗传国内也有报道,但由于研究者所用的材料不同,得出的结果也不完全一致。张晓科等^[60]研究了 3 个矮秆小麦新品系的矮生性遗传特性,结果发现 0004 的矮生性受 1 对部分显性矮秆基因控制,而 5746 和 7539-2 各受 2 对部分显性矮秆基因控制。于东海等^[61]研究表明,山农 31504-1 的矮秆性状由部分显性单基因控制,矮秆基因位于山农 31504-1 的 2A 染色体上。付颖等^[62]认为小麦种质 N0381D 的矮秆性状由 1 对隐性主效基因控制,并将矮秆基因定位于 2DL 染色体上。关于茎秆基部节间形态特性方面的遗传研究报道较少。J. B. Yao 等^[63]研究表明,基部节间长度在 F_1 存在明显超亲现象,基部第 1 节间长的遗传主要以加性基因效应为主,可能受 1 对主效基因控制;而基部第 2 节间长的遗传受加性基因和非加性基因效应的共同作用,可能受 2 对主效基因控制。崔党群等^[64]认为基部节间长的遗传机制比较复杂,只有基部第 2 节间长为加性-显性模型遗传,基部第 1、3 节间长的遗传还受上位性效应的作用。基部茎粗为加性-显性模型遗传,显性程度分别为部分显性或部分到完全显性。J. B. Yao 等^[65]认为基部第 2 节间茎粗、充实度的遗传符合加性-显性模型,可能受多对基因控制,而茎壁厚度除了受加性和显性效应作用外,还受上位性效应的影响。王勇等^[47]研究表明,基部第 2 节间维管束数目、髓腔直径、茎壁厚度和机械组织厚度的遗传符合加性-显性模型,遗传力中等偏低。

4 茎秆抗倒性的 QTL 分析

近年来,国内外学者利用分子标记技术对小麦茎秆倒伏性进行了 QTL 定位,包括与抗倒性相关的多个性状如基部节间长度、茎粗、秆壁厚度以及茎秆强度等。F. Marza 等^[66]利用 132 个源于 Ning7840 × Clark 创制而成的 F_{12} 重组自交系,检测到 3 个与倒伏程度相关的 QTL,位于 1B、4AL 和 5A,贡献率分别为 16.7%、14.1% 和 23.0%,相关分析表明,倒伏程度与子粒产量呈极显著负相关。X. Q. Huang 等^[67]利用来源于加拿大 2 个栽培小麦品种的 DH 群体检测到 3 个与植株倒伏性相关的 QTL,分别是 *QLdg. crc-5A*, *QLdg. crc-6D* 和 *QLdg. crc-4D*,表型变异值为 6.4%~10.9%,倒伏与株高呈极显著正相关,其中 1 个 QTL 位于与控制株高相同的染色体 4DS 上。M. Keller 等^[68]利用 Forno × Oberkulmer 产生的 226 个重组自交系群体,检测到 9 个控制抗倒性的 QTL,分别位于 1BS、2AS、2D、3AS、4AS、5AL、5BL、6BL 和 7BL,其中位于 2AS 和 7BL 的 2 个 QTL 存在显性上位性效应;同时检测到 8 个与茎秆硬度相关的 QTL,其中 6 个 QTL 位于与控制抗倒性相同的染色体上。张坤普等^[69]利用花培 3 号和豫麦 57 杂交获得的 168 个家系的 DH 群体,检测到 5 个抗倒伏性的加性 QTL,贡献率为 2.1%~4.3%,其中 3 个加性效应位点与环境互作。V. Verma 等^[70]利用 Milan × Catbird 创建的 96 个株系的 DH 群体,连续 2 年检测到与抗倒性相关的 4 个 QTL,分别位于 4B、4D、6D 和 7D 染色体上,同时在 4B 和 2D 染色体上分别检测到与基部第 1 节间长和抗折断力相关的 QTL,贡献率分别为 11% 和 13%。L. Hai 等^[71]利用 CA9613 × H1488 产生的 113 个家系的 DH 群体,对茎秆强度、茎壁厚、髓腔直径、茎粗进行了定位,共得到 6 个 QTL 位点。其中茎秆强度的 2 个 QTL 位于 3A 和 3B 染色体上,分别解释 10.6% 和 16.6% 的表型变异;髓腔直径的 2 个 QTL 位于 1A 和 2D 染色体上,共同解释 30% 的表型变异;茎粗的 1 个 QTL 和茎壁厚的 1 个 QTL 分别位于 3B 和 2D 染色体上,分别解释 8.7% 和 9.6% 的表型变异。

R. L. Larson 等^[72]利用单个染色体代换系分析法对小麦品种 S-615 的茎秆硬度进行了染色体定位,结果表明控制茎秆硬度的基因位于染色体 3B、3D、5A、5B 和 5D 上。T. P. Cook 等^[73]利用 Rampart (实秆)与 Jerry (空秆)杂交获得的 96 个株系的 DH 群体,采用分群分析法 (BSA) 检测到 1 个茎秆硬度

的 QTL(*Qss. msub-3BL*), 与该位点紧密连锁的标记分别是 *xgwm247*、*xgwm340* 和 *xgwm547*, 单标记分析表明 *Qss. msub-3BL* 至少占茎秆硬度总变异的 76%。此外, *Qss. msub-3BL* 与其他农艺性状以及产量间不存在显著相关。S. P. Lanning 等^[74] 利用 94 个株系的重组自交系群体, 得到了 1 个新的茎秆硬度位点 *Qss. msub-3DL*, 该位点对增加茎秆硬度作用明显。陈华华等^[28] 的研究结果表明, 实心小麦 86-741 髓的有无是由双隐性基因控制, 而其壁厚性状由位于 3BL 染色体上的单显性基因控制, 与 3 个 SSR 标记连锁, 其中标记 *Xgwm-547* 与壁厚基因 *Cwt-1* 的遗传距离为 5.3 cM, 可应用于分子标记辅助选择。

5 讨论

20 世纪 60 年代以来, 以矮化育种^[75] 为标志的“绿色革命”使小麦产量有了前所未有的突破。其主要成就是通过降低株高, 使品种的耐肥抗倒性和收获指数大幅度提高。但植株过矮会造成叶层密集, 群体内通风透光不畅, 病虫害加重, 植株早衰、生物产量降低等一系列负面效应。一般认为株高在 75~85 cm 的品种不易发生倒伏且能发挥品种的增产潜力。因此, 在小麦超高产育种实践中, 应在茎秆一定程度矮化的基础上, 着重提高品种的茎秆综合抗倒性能。提高茎秆综合抗倒能力的途径很多, 一是缩短茎秆基部 2 个节间长度, 增加单位长度干重, 降低植株重心高度; 二是增加基部第 1、2 节间粗度、秆壁厚度, 通过增加茎秆的机械强度来提高茎秆质量; 三是增加茎秆厚壁组织(机械组织)细胞的层数、壁厚和木质化程度以及薄壁组织中的维管束数目; 四是提高茎秆单位体积中纤维素和木质素含量。

随着分子生物学的发展, 利用分子标记技术进行小麦抗倒性 QTL 定位和遗传效应分析, 对于探明其遗传机理和改良小麦品种的抗倒伏性具有重要意义。目前已定位了一些与小麦茎秆抗倒伏相关的 QTL, 但这些 QTL 对小麦抗倒伏性贡献率较小, 且这些标记还未完全应用到小麦抗倒伏育种中。因此, 今后的研究工作应加快定位与小麦抗倒伏性密切相关、有价值的 QTL 位点, 找到可用于育种选择的分子标记, 并应用到实际的育种工作中, 这对于培育高产抗倒小麦新品种具有重要的现实意义。

参考文献

[1] Tripathi S C, Sayre K D, Kaul J N, et al. Lodging behavior and yield potential of spring wheat (*Triticum aestivum* L.): effects of ethephon and genotypes [J]. *Field Crop Res*, 2004, 87: 207-220

- [2] Kelbert A J, Spaner D, Briggs K G, et al. Screening for lodging resistance in spring wheat breeding programmes [J]. *Plant Breed*, 2004, 123(4): 349-354
- [3] Kelbert A J, Spaner D, Briggs K G, et al. The association of culm anatomy with lodging susceptibility in modern spring wheat genotypes [J]. *Euphytica*, 2004, 136: 211-221
- [4] Crook M J, Ennos A R. Stem and root characteristics associated with lodging resistance in four winter wheat cultivars [J]. *J Agri Sci*, 1994, 123: 167-174
- [5] 朱新开, 王祥菊, 郭凯泉, 等. 小麦倒伏的茎秆特征及对产量与品质的影响 [J]. *麦类作物学报*, 2006, 26(1): 87-92
- [6] Navabi A, Iqbal M, Strenze K, et al. The relationship between lodging and plant height in a diverse wheat population [J]. *Can J Plant Sci*, 2006, 86: 723-726
- [7] Tripathi S C, Sayre K D, Kaul J N. Planting systems on lodging behavior, yield components, and yield of irrigated spring bread wheat [J]. *Crop Sci*, 2005, 45: 1-8
- [8] 闵东红, 王辉, 孟超敏, 等. 不同株高小麦品种抗倒伏性与其亚性状及产量相关性研究 [J]. *麦类作物学报*, 2001, 21(4): 76-79
- [9] 赵倩, 梁新明, 姜鸿明, 等. 小麦矮化对产量及抗倒性的影响 [J]. *莱阳农学院学报*, 1999, 16(3): 168-171
- [10] 魏凤珍, 李金才, 王成雨, 等. 氮肥运筹模式对小麦茎秆抗倒性能的影响 [J]. *作物学报*, 2008, 34(6): 1080-1085
- [11] 姚瑞亮, 朱文祥. 小麦形态性状与倒伏的相关分析 [J]. *广西农业大学学报*, 1998, 17(S1): 16-18, 23
- [12] 董琦, 王爱萍, 梁素明. 小麦基部茎节形态结构特征与抗倒性的研究 [J]. *山西农业大学学报*, 2003, 23(3): 188-191
- [13] 安呈峰, 王延训, 毕建杰, 等. 高产小麦生育后期影响茎秆生长的生理因素与抗倒性的关系 [J]. *山东农业科学*, 2008(7): 1-4, 8
- [14] 陈晓光, 王振林, 彭佃亮, 等. 种植密度与喷施多效唑对冬小麦抗倒伏能力和产量的影响 [J]. *应用生态学报*, 2011, 22(6): 1465-1470
- [15] 李金才, 尹钧, 魏凤珍. 播种密度对冬小麦茎秆形态特征和抗倒指数的影响 [J]. *作物学报*, 2005, 31(5): 662-666
- [16] 邵云, 张黛静, 冯荣成, 等. 3 种化学调控剂对西农 979 抗倒伏性的影响 [J]. *西北农业学报*, 2011, 20(4): 53-57
- [17] 肖世和, 张秀英, 闫长生, 等. 小麦茎秆强度的鉴定方法研究 [J]. *中国农业科学*, 2002, 35(1): 7-11
- [18] 姚金保, 任丽娟, 张平平, 等. 小麦品种茎秆抗倒特性分析 [J]. *江苏农业科学*, 2011, 39(2): 140-142
- [19] Tripathi S C, Sayre K D, Kaul J N, et al. Growth and morphology of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) culms and their association with lodging: effects of genotypes, N levels and ethephon [J]. *Field Crop Res*, 2003, 84: 271-290
- [20] Zuber U, Winzeler H, Messmer M M, et al. Morphological traits associated with lodging resistance of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *J Agron Crop Sci*, 1999, 182: 17-24
- [21] 王健, 朱锦懋, 林青青, 等. 小麦茎秆结构和细胞壁化学成分对抗压强度的影响 [J]. *科学通报*, 2006, 51(5): 1-7
- [22] 徐磊, 王大伟, 时荣盛, 等. 小麦基部节间茎秆密度与抗倒性关系的研究 [J]. *麦类作物学报*, 2009, 29(4): 673-679
- [23] 黄金堂. 二棱大麦茎秆性状与抗倒性关系的研究 [J]. *麦类作物学报*, 2004, 24(3): 49-52
- [24] 范平, 张娟, 李新平, 等. 不同小麦品种(系)茎秆组织结构与产量潜力关系研究 [J]. *河南农业大学学报*, 2000, 34(3): 216-219
- [25] 王法宏, 赵君实, 刘和平. 冬小麦不同产量潜力品种茎秆和旗叶表皮组织结构的比较研究 [J]. *作物学报*, 1995, 21(2): 204-206
- [26] 王勇, 李晴祺, 李朝恒, 等. 小麦品种茎秆的质量及解剖学研究 [J]. *作物学报*, 1998, 24(4): 452-458
- [27] 李寒冰, 白克智, 匡廷云, 等. 粗秆高产小麦茎秆结构特性分析 [J]. *植物学报*, 2000, 42(12): 1258-1262

- [28] 陈华华,李俊,万洪深,等. 实心小麦 86-741 茎秆的解剖分析及壁厚特性的 SSR 标记 [J]. 作物学报, 2008, 34 (8): 1381-1385
- [29] 王成雨,代兴龙,石玉华,等. 氮肥水平和种植密度对冬小麦茎秆抗倒性能的影响 [J]. 作物学报, 2012, 38 (1): 121-128
- [30] 郭维俊,王芬娥,黄高宝,等. 小麦茎秆力学性能与化学组分试验 [J]. 农业机械学报, 2009, 40 (2): 110-114
- [31] 陈晓光,史春余,尹燕桦,等. 小麦茎秆木质素代谢及其与抗倒性的关系 [J]. 作物学报, 2011, 37 (9): 1616-1622
- [32] Zhu L, Shi G X, Li Z S, et al. Anatomical and chemical features of high-yield wheat cultivar with reference to its parents [J]. Acta Bot Sini, 2004, 46 (5): 565-572
- [33] 陈晓光,石玉华,王成雨,等. 氮肥和多效唑对小麦茎秆木质素合成的影响及其与抗倒伏性的关系 [J]. 中国农业科学, 2011, 44 (17): 3529-3536
- [34] Tripathi S C, Sayre K D, Kaul J N. Fibre analysis of wheat genotypes and its association with lodging: Effects of nitrogen levels and ethephon [J]. Cereal Res Commun, 2003, 31: 429-436
- [35] 黄玉鸾,陈秀瑾,张继林,等. 小麦倒伏的形态生理因素及抗倒技术 [J]. 江苏农业科学, 1988 (10): 5-8
- [36] 谢家琦,李金才,魏凤珍,等. 江淮平原小麦主栽品种茎秆抗倒性能分析 [J]. 中国农业通报, 2009, 25 (3): 108-111
- [37] 周青,潘国庆,施作家. 硅肥对小麦群体质量和产量的影响 [J]. 江苏农业科学, 2001 (3): 47-52
- [38] 王志春. 不同施硅肥水平对小麦生产的效应探讨 [J]. 江苏农业科学, 2007 (6): 293-295
- [39] 邵长泉,张翠珍,邵长荣. 小麦施用硅肥的效果及适宜用量的研究 [J]. 中国土壤与肥料, 2006 (4): 51-53
- [40] 熊明彪,雷孝章,田应兵,等. 钾素对小麦茎、叶解剖结构的影响 [J]. 麦类作物学报, 2003, 23 (3): 53-57
- [41] Torrie J H. Inheritance studies of several qualitative and quantitative characters in spring wheat crosses between varieties relatively susceptible and resistance to drought [J]. Can J Res, 1936, 14: 368-385
- [42] Cruz P J, Silva J A G, da Carvalho F I F, et al. Genetics of lodging-resistance in wheat [J]. Crop Breed App Biot, 2005, 5: 111-116
- [43] Mavi G S, Nanda G S, Sohu V S, et al. Gene action and combining ability estimates for lodging resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Crop Improv, 2003, 30: 58-64
- [44] Meneal F H. Inheritance of stem solidness and spikelet number in a Thatcher × Rescue wheat cross [J]. USDA Tech Bull, 1956, 1125: 1-19
- [45] 姚金保,张平平,任丽娟,等. 小麦抗倒指数遗传及其与茎秆特性的相关分析 [J]. 作物学报, 2011, 37 (3): 452-458
- [46] Yao J B, Ma H X, Zhang P P, et al. Inheritance of stem strength and its correlations with culm morphological traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Can J Plant Sci, 2011, 91: 1065-1070
- [47] 王勇,李斯深,元增军,等. 小麦抗倒性状的基因效应及杂种优势分析 [J]. 西北植物学报, 1998, 18 (4): 514-520
- [48] Halloran G M. Genetic analysis of plant height in wheat [J]. Theor App Genet, 1975, 45: 368-375
- [49] 李斯深,陈茂学,王洪刚. 利用重组自交系 (RILs) 群体进行质量-数量性状的遗传分析: 遗传模型和小麦产量性状遗传 [J]. 作物学报, 2001, 27 (6): 896-904
- [50] Khan A S, Kashif M, Khan R, et al. Genetic analysis of plant height, grain yield and other traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Int J Agri Biol, 2000, 2: 129-132
- [51] Subhan G M, Chowdhry M A. Inheritance of yield and some other morpho-physiological plant attributes in bread wheat under irrigated and drought stress conditions [J]. Pakistan J Biol Sci, 2000, 3: 983-987
- [52] Chaudhry M A, Chowdhry M S, Ahsan M, et al. Gene system governing plant height and some drought related leaf characteristics in spring wheat [J]. Pakistan J Biol Sci, 2001, 4: 977-979
- [53] Khan A S, Habib I. Gene action in a five parent diallel cross of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Pakistan J Biol Sci, 2003, 6: 1945-1948
- [54] Riaz R, Chowdhry M A. Genetic analysis of some economic traits of wheat under drought condition [J]. Asian J Plant Sci, 2003, 2: 790-796
- [55] Nazeer A W, Safee-ul-Hassan M, Akram Z. Genetic architecture of some agronomic traits in diallel cross of bread wheat [J]. Pakistan J Biol Sci, 2004, 7: 1340-1342
- [56] Saleem M, Chowdhry M A, Kashif M, et al. Inheritance pattern of plant height, grain yield and some leaf characteristics of spring wheat [J]. Intl J Agr Biol, 2005, 7: 1015-1018
- [57] 白云凤,唐朝晖,李希陵,等. 小麦几个数量性状不同生长时期的基因效应分析 [J]. 华北农学报, 1997, 12 (3): 11-16
- [58] 范平,詹克慧,孙建英,等. 小麦主要性状的遗传模型分析 [J]. 河南农业大学学报, 1999, 33 (3): 231-234
- [59] Novoselovic D, Baric M, Drezner G, et al. Quantitative inheritance of some wheat plant traits [J]. Genet Mol Biol, 2004, 27: 92-98
- [60] 张晓科,杨天章. 三个矮秆小麦的矮生性遗传研究 [J]. 西北植物学报, 1996, 16 (4): 388-391
- [61] 于东海,李静,王洪刚,等. 小麦矮秆种质系山农 31504-1 矮秆基因的鉴定及其染色体定位 [J]. 中国农业科学, 2004, 37 (12): 1942-1945
- [62] 付颖,吴金华,王长有,等. 小麦新种质 N0381D 矮秆基因的遗传与 SSR 标记分析 [J]. 麦类作物学报, 2011, 31 (3): 411-415
- [63] Yao J B, Ma H X, Ren L J, et al. Genetic analysis of plant height and its components in diallel crosses of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Australian J Crop Sci, 2011, 5: 1408-1418
- [64] 崔党群,闻捷,聂利红,等. 小麦茎秆特性的遗传模型研究 [J]. 河南农业科学, 2002 (9): 4-7
- [65] Yao J B, Ma H X, Ren L J, et al. Inheritance of morphological traits of the second basal internode in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Australian J Crop Sci, 2012, 6: 899-903
- [66] Marza F, Bai G H, Carver B F, et al. Quantitative trait loci for yield and related traits in the wheat population Ning7840 × Clark [J]. Theor Appl Genet, 2006, 112: 688-698
- [67] Huang X Q, Cloutier S, Lycar L, et al. Molecular detection of QTLs for agronomic and quality traits in a doubled haploid population derived from two Canadian wheats (*Triticum aestivum* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2006, 113: 753-766
- [68] Keller M, Karutz C, Schmid J E, et al. Quantitative trait loci for lodging resistance in a segregating wheat × spelt population [J]. Theor Appl Genet, 1999, 98: 1171-1182
- [69] 张坤普,赵亮,海燕,等. 小麦白粉病成株抗性和抗倒伏性及穗下节长度的 QTL 定位 [J]. 作物学报, 2008, 34 (8): 1350-1357
- [70] Verma V, Worland A J, Sayers E J, et al. Identification and characterization of quantitative trait loci related to lodging resistance and associated traits in bread wheat [J]. Plant Breed, 2005, 124: 234-241
- [71] Hai L, Guo H J, Xiao S H, et al. Quantitative trait loci (QTL) of stem strength and related traits in a doubled-haploid population of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Euphytica, 2005, 141: 1-9
- [72] Larson R I, Macdonald M D. Cytogenetics of solid stem in common wheat: II. Stem solidness of monosomic lines of the variety S-615 [J]. Can J Bot, 1959, 37 (3): 365-378
- [73] Cook J P, Wichman D M, Martin J M, et al. Identification of microsatellite markers associated with a stem solidness locus in wheat [J]. Crop Sci, 2004, 44: 1397-1402
- [74] Lanning S P, Fox P, Elser J, et al. Microsatellite markers associated with a secondary stem solidness locus in wheat [J]. Crop sci, 2006, 46: 1701-1703
- [75] 于永红,斯华敏. 水稻矮化相关基因的研究进展 [J]. 植物遗传资源学报, 2005, 6 (3): 344-347