

小麦抗穗发芽种质鉴评及其初步应用

潘丽媛^{1,2,3}, 王永军^{1,2,3}, 李海军^{1,2,3}, 侯富^{1,2,3}, 李菁^{1,2,3}, 李丽丽^{1,2,3}, 孙苏阳^{1,2,3}

(¹江苏徐淮地区淮阴农业科学研究所, 淮安 223001; ²江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 扬州 225009;

³生物育种钟山实验室, 南京 210014)

摘要: 小麦穗发芽会造成小麦产量和品质的显著降低, 近年来在黄淮地区逐渐加重, 威胁我国、特别是黄淮区域小麦生产安全, 抗性种质及功能分子标记的筛选和利用是减轻穗发芽危害的根本途径。本研究以多年田间自然鉴定的 77 份抗穗发芽种质及 128 份导入了 6 个抗穗发芽种质的轮回群体创制的高代品系为材料, 采用整穗发芽法和籽粒发芽法对穗发芽抗性进行鉴定和评价, 明确穗发芽功能标记 *Vp1B3*、*Dorm-B1* 和 *PM19* 在抗性种质中的分布并评估其育种效果。结果表明种质资源中 49.35% (38 份) 达到中抗水平, 其中仅 57.89% (22 份) 含有 *Vp1Ba* 或 (和) *Dorm-B1b* 抗性位点, 西农 172、Kalango、淮麦 40、豫农 186 同时含有 2 个抗性位点; 高代品系中 36.72% (47 份) 达到中抗以上, 其中 87.23% 含有抗性位点, 17.02% (8 份) 同时含有 2 个抗性位点。抗性位点的累加可提升抗性水平。种质资源中不含有抗性位点的穗发芽率和发芽指数分别为 36.65% 和 34.99%, 而含有 2 个抗性位点的分别为 18.17% 和 23.87%, 高代材料也呈现相同的趋势。高代材料中达到中抗及以上水平的材料与其他材料之间含有的抗性位点数目存在显著差异, 其中 17.02% 的中抗水平材料含有 2 个抗性位点, 而未达到中抗水平的其他材料中仅有 4.94% 含有 2 个抗性位点, 表明利用优异等位变异可显著改良抗性。本研究结合分子标记和表型鉴定进行抗穗发芽种质筛选, 通过轮回选择进行种质创新, 有望提升黄淮麦区的小麦穗发芽抗性水平。

关键词: 小麦; 穗发芽; 种质资源; 轮回选择

Evaluation of Wheat Pre-Harvest Sprouting Resistant Germplasm Resources and Their Preliminary Application

PAN Liyuan^{1,2,3}, WANG Yongjun^{1,2,3}, LI Haijun^{1,2,3}, HOU Fu^{1,2,3}, LI Jing^{1,2,3}, LI Lili^{1,2,3}, SUN Suyang^{1,2,3}

(¹Huaiyin Institute of Agricultural Sciences of Xuhuai Region in Jiangsu, Huai'an 223001;

²Jiangsu Provincial Collaborative Innovation Center of Modern Industrial Technology for Grain Crops, Yangzhou 225009;

³Zhongshan Laboratory of Biological Breeding, Nanjing 210014)

Abstract: Wheat pre-harvest sprouting significantly reduces yield production and flour quality. It has been gradually aggravated in recent years, and destabilize the safety of wheat production in China, particularly in the Huanghuai region. Identification of pre-harvest sprouting resistant germplasm and functional molecular markers are of importance to accelerate pre-harvest sprouting resistant breeding. In this study, 77 pre-harvest sprouting resistant germplasms observed from field experiments and 128 advanced breeding lines from a rotational population introduced with six resistant germplasms were used. These genotypes were tested for pre-harvest sprouting resistance using the whole-split germination and seed germination methods, as well as genotyped by functional markers *Vp1B3*, *Dorm-B1*, and *PM19*. 49.35% (38 of 77) of germplasm resources showed

收稿日期: 2023-11-06 网络出版日期: 2024-01-26

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20231106003>

第一作者研究方向为作物遗传育种, E-mail: panly89@126.com

通信作者: 孙苏阳, 研究方向为小麦高效育种, E-mail: ssy6688@163.com

基金项目: 江苏省农业科技自主创新资金项目 (CX(21)3104); 淮安市农业科学研究院发展基金 (HNY202007); 淮安市农业科学研究院高层次引进人才科研启动发展基金项目 (0052023016B); 江苏省种业振兴“揭榜挂帅”项目 (JBGS[2021]051)

Foundation projects: Jiangsu Province Agricultural Science and Technology Autonomous Innovation Fund Project (CX(21)3104); Development Fund of Huai'an Institute of Agricultural Science (HNY202007); Scientific Research Development of High-level Talents Introduced by Huai'an Institute of Agricultural Science (0052023016B); Jiangsu Province Seed Industry Revitalization "Unveiling the List of Commanding Officers" Project (JBGS[2021]051)

intermediate resistance, and 57.90% (22) of them contained functional resistance alleles of *Vp1Ba* or (and) *Dorm-B1b*. The germplasm resources Xinong 172, Kalango, Huaimai 40 and Yunong 186 were detected carrying both two functional alleles. 36.72% (47) of the advanced breeding lines showed intermediate resistance, of which 87.23% contained resistance alleles and 17.02% (8) contained two functional alleles. Stacking resistance loci can increase the level of pre-harvest sprouting resistance. In the germplasm resources, the whole-split germination and seed germination decreased from 36.65% and 34.99% in non-resistant individuals, respectively, to 18.17% and 23.87% in individuals with two resistance loci. The same pattern has been observed in advanced lines. There was a significant difference in the number of resistant loci between advanced materials and others. Among them, 17.02% of the materials with medium resistance level contained two resistance loci, while only 4.94% of the other materials without medium resistance level contained two resistance loci. This study deployed molecular markers and phenotypic characterization techniques to identify pre-harvest sprouting resistance germplasm, followed by germplasm innovation using dwarf failing rotation selection, which provided a basis for future improvement of wheat spike germination resistance in the Huanghuai region in China.

Key words: wheat; pre-harvest sprouting; germplasm resources; rotational selection

穗发芽(PHS, pre-harvest sprouting)是指收获前遇到阴雨或潮湿环境导致的穗上发芽现象^[1],常发生在我国西南部等潮湿温暖的地区,近年来由于气候变化等原因,穗发芽在我国黄淮及北方冬麦区有逐年加重的趋势。穗发芽可导致小麦产量和加工品质急剧下降。穗发芽导致籽粒中淀粉、蛋白质等储藏物质被消耗,造成千粒重下降,发生可见穗发芽的田间一般减产达到6%~10%,发生严重年份损失高达20%以上^[2]。穗发芽导致籽粒产生淀粉和蛋白质降解酶,对小麦加工品质产生负面影响,面筋含量、沉降值和面团流变学特性显著降低^[2]。由于小麦发芽过程中 α -淀粉酶活性增强,导致淀粉水解,使面包和面条发粘而缺乏弹性,口感变劣^[3-4]。因此,提高小麦的穗发芽抗性,选育抗穗发芽的新品种已成为小麦抗逆育种的重要方向之一。

抗穗发芽小麦种质资源是小麦穗发芽抗性育种的基础,为抗穗发芽功能基因挖掘提供了重要的遗传材料。自20世纪90年代起,我国多位学者先后进行了抗穗发芽小麦种质资源筛选,筛选出丰产3号、万县白麦子、秃头麦等优异种质资源^[5-7],然而这些种质主要是地方品种,农艺性状较差,在育种中较难广泛应用,因此,仍需要进一步挖掘新的具有育种应用价值的抗穗发芽小麦种质资源。

小麦穗发芽是一个复杂的数量性状,同时受到环境和遗传因素的影响,成熟后期的降雨和种子早期休眠丧失都会导致穗发芽。现有研究表明,小麦的21条染色体上均含有穗发芽抗性位点^[8-13],经多次验证的重要抗性位点主要集中在3B、4A和7B染色体上,其中一部分已开发功能标记并在种质资源

鉴定和育种中广泛应用^[7, 14-20]。*Vp1*基因促进胚成熟的同时能够加速胚休眠,抑制萌发,在种子的休眠过程中具有关键作用。Yang等^[21]发现*Vp1*基因的等位变异*Vp1B3*与穗发芽抗性相关,并开发了*Vp1B3*共显性标记用于鉴定*Vp1Ba*、*Vp1Bb*和*Vp1Bc*等位变异。*PM19-A1*基因位于4A染色体上,最初来源于澳大利亚白皮抗穗发芽品种Halberd、AUS1408、SW95-50213和CN10955^[22-23],最终Barrero等^[24]利用多亲本高代自交群体衍生的多重近等基因系,结合RNA测序克隆出该区域的候选基因*PM19-A1*,并开发功能标记*PM19*。张春利^[20]克隆出位于7B染色体长臂上的*Dorm-B1*基因,并设计共显性功能标记*Dorm-B1*鉴定*Dorm-B1a*和*Dorm-B1b*等位变异。上述功能标记*Vp1B3*、*Dorm-B1*和*PM19*已经在小麦抗穗发芽种质资源鉴定和育种中得到广泛的应用^[25]。

太谷核不育小麦携带显性核不育基因(*Ms2*),是小麦轮回选择育种的有力工具。矮败小麦是在太谷核不育小麦基础上创制的同时携带显性核不育基因(*Ms2*)和显性矮秆基因(*Rht10*)的新材料^[26]。利用太谷核不育小麦和矮败小麦构建轮回改良群体,选择优良可育株用于纯系品种培育,省去了人工去雄步骤。国内已有多家单位构建了太谷核不育小麦和矮败小麦轮回群体,并结合表型选择进行小麦新品种选育^[27-28]。随着分子标记技术的发展,可将太谷核不育小麦与分子标记技术相结合,通过快速育种手段(单倍体育种技术、异地加代技术)提高育种选择效率,加快育种进程^[29]。

由于穗发芽性状遗传基础复杂,其抗性资源有

待进一步的挖掘和利用。本研究通过整穗发芽和籽粒发芽共同鉴定 77 份经田间自然鉴定穗发芽抗性较好的种质资源和已导入 6 份抗穗发芽种质的矮败轮回群体衍生的 128 份高世代品系,筛选抗穗发芽种质资源。同时利用已知的功能标记 *Vp1B3*、*Dorm-B1* 和 *PM19* 进行鉴定,明确不同等位变异在该群体内的分布及其与穗发芽抗性之间的关系,探究抗穗发芽小麦种质资源的遗传多样性,并为穗发芽小麦种质资源在矮败轮回选择中的应用提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料由 77 份种质资源和 128 份高世代品

系组成,其中种质资源是本团队经多年积累的 3000 余份种质资源中经田间自然鉴定抗穗发芽表现较好的种质(表 1、图 1),高世代品系为导入了抗穗发芽种质的矮败轮回群体衍生的 $F_{2,6}$ 品系,导入的亲本抗性等级及其功能标记带型见表 2。本研究所用材料于 2020-2021 年种植于江苏徐淮地区淮阴农业科学研究所淮安科研创新基地。试验采用随机区组试验设计,2 个重复,其中 77 份种质资源两行区,行长 1.5 m,行间距 25 cm;128 份高世代品系 6 行区,行长 7 m,行间距 25 cm。供试材料进入成熟期(麦穗和旗叶脱水变黄时)后进行田间取样,每小区至少取 20 个主茎穗,室内悬挂风干 7 d 后存放于 -20°C 冰箱,待全部材料收获后,统一进行试验。

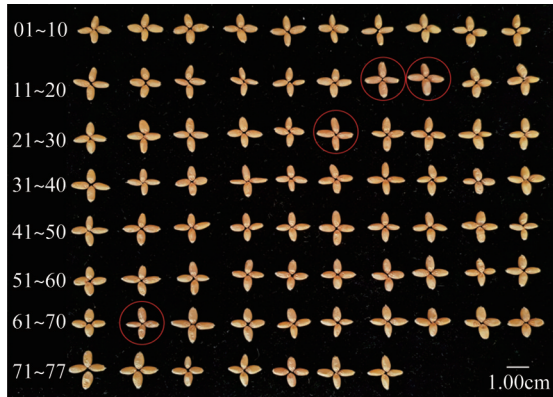
表 1 供试小麦种质资源名称及来源

Table 1 The name and origin of wheat germplasm resources

编号 Code	名称 Name	来源 Origin	编号 Code	名称 Name	来源 Origin	编号 Code	名称 Name	来源 Origin
1	泛麦 26	中国河南	27	徐麦 0020	中国江苏	53	渦麦 33	中国安徽
2	烟 1212	中国山东	28	隆平 9681	中国安徽	54	西农 172	中国陕西
3	郑麦 9134	中国河南	29	LBF11(8)-12-6	中国四川	55	洛麦 31	中国河南
4	丰德存麦 5 号	中国河南	30	同舟麦 88	中国河南	56	金麦 54	中国天津
5	光泰 88	中国河南	31	百农 5819	中国河南	57	丰大 1664	中国安徽
6	宁 S1364	中国江苏	32	渦麦 12	中国安徽	58	开麦 1604	中国河南
7	西纯 2 号	中国四川	33	天禾 9 号	中国河南	59	泛农 6 号	中国河南
8	内乐 283	中国河南	34	安农 91168	中国安徽	60	保丰 1707	中国江苏
9	石优 17	中国河北	35	西农 719	中国陕西	61	濮麦 9 号	中国河南
10	03 初 85	中国河北	36	小偃 6 号	中国陕西	62	Kalango*	国外
11	烟农 19	中国山东	37	濉麦 1209	中国安徽	63	天谷 2 号	中国河南
12	郑麦 1833	中国河南	38	中种麦 19	中国河南	64	圣育麦 1 号	中国山东
13	济麦 44	中国山东	39	藁优 9618	中国河北	65	徽研 77	中国安徽
14	淮麦 33	中国江苏	40	徽研 912	中国安徽	66	漯抗 181	中国河南
15	淮麦 40	中国江苏	41	华成 5157	中国安徽	67	中种麦 18	中国河南
16	许研 5 号	中国河南	42	西农 558	中国陕西	68	金麦 26	中国天津
17	宁麦资 126*	中国江苏	43	迁麦 1 号	中国江苏	69	豫保麦 6686	中国河南
18	宁麦资 119*	中国江苏	44	山农 F2032	中国山东	70	巨麦 1 号	中国山东
19	郑麦 366	中国河南	45	财源 6 号	中国河南	71	颖麦 3 号	中国河南
20	藁优 2018	中国河北	46	瑞华 519	中国江苏	72	PI8585	中国江苏
21	周麦 36	中国河南	47	宿 4128	中国安徽	73	PI07-160	中国江苏
22	中金 13	中国北京	48	淮麦 608	中国江苏	74	PI8044	中国江苏
23	豫农 186	中国河南	49	光明 03-2	中国江苏	75	PI977	中国江苏
24	赛德麦 601	中国河南	50	福穗 2 号	中国河南	76	PI985	中国江苏
25	锦绣 21	中国河南	51	苑丰 15	中国河南	77	PI8685	中国江苏
26	鄂麦 21*	中国湖北	52	鑫麦 36	中国山东			

*为红皮小麦

*indicates red-skinned wheat



每行种质编号与表1对应,红色圆圈表示该种质为红皮小麦
Each row of germplasm numbers corresponds to table 1, and red circles indicate that the germplasm is red-skinned wheat

图1 种质资源的籽粒

Fig.1 Seed of germplasm resources

1.2 试验方法

1.2.1 表型测定方法 为降低误差,本研究采用室内整穗发芽法和籽粒发芽法鉴定供试材料穗发芽

的抗性。

整穗发芽法:从小区田间取样的穗中随机选择5穗扎为一束,称重,记为 G_0 。将整束浸入1.0%次氯酸钠溶液消毒10 min,再用灭菌水浸泡8 h,并用吸水纸吸干多余水分并称量,记为 G_1 ,计算整穗吸水率,整穗吸水率= $(G_1-G_0)/G_0 \times 100\%$ 。随后将麦穗随机置于发芽架中,每天浇水2次保持穗部湿润,发芽架内湿度维持在90%以上。7 d后取出麦穗,并立即使用电热恒温干燥箱快速烘干,手工脱粒。以籽粒胚部种皮破裂为鉴定标准,记录每穗穗发芽率,并计算平均发芽率^[30-31]。穗发芽率(SGR, spike germination rate)=发芽粒数/总粒数 $\times 100\%$ 。参考小麦抗穗发芽检测方法标准(NY/T1739-2009)^[32]进行抗性分级,即 $SGR < 5\%$,为高抗(HR); $5\% \leq SGR < 20\%$,为抗(R); $20\% \leq SGR < 40\%$,为中抗(MR); $40\% \leq SGR < 60\%$,为中感(S); $SGR \geq 60\%$,为高感(HS)。

表2 导入轮回群体的6份抗穗发芽种质资源的功能标记带型

Table 2 Functional marker patterns of six germplasm resources introduced into rotating populations

序号 No.	材料名称 Name	<i>Vp1B3</i>	<i>Dorm-B1</i>	整穗发芽率(%) SGR	发芽指数 GI	抗性等级 Resistance level
1	西农172	a	b	20.65	26.84	MR
2	金麦54	a	a	25.27	28.03	MR
3	泛农6号	a	a	10.06	18.29	R
4	保丰1707	a	a	12.26	25.06	MR
5	藁优2018	a	a	5.39	12.49	R
6	豫农186	a	b	9.36	28.57	MR

*Vp1B3*扩增产生的569 bp和652 bp带型分别被标记为a型和b型,其中a型表现出抗性;*Dorm-B1*扩增得到的468 bp和606 bp带型分别被标记为a型和b型,其中b型表现出抗性;下同

The 569 bp and 652 bp bands amplified by *Vp1B3* were labeled as type a and type b, respectively, with type a showing resistance; The 468 bp and 606 bp bands amplified by *Dorm-B1* were labeled as type a and type b, respectively, with type b showing resistance; SGR: Spike germination rate; GI: Germination index; MR: Middle resistance; R: Resistance; The same as below

籽粒发芽法:从每小区田间取样的穗中随机选择5穗脱粒并取50粒完整种子,1.0%次氯酸钠溶液处理10 min,冲洗10 min,置于培养皿中,于培养箱20℃暗培养7 d。以籽粒胚部芽长达到种子长度一半为发芽标准,每天定时记录发芽种子数,连续统计7 d后,对不发芽的种子用赤霉素(0.1 mg/L)进行处理,3 d后仍不发芽的种子视为无活力种子。发芽7 d时籽粒发芽总数记为发芽籽粒数,赤霉素处理后发芽的籽粒数为最终萌发籽粒数,籽粒发芽率(GGR, grain germination rate)=发芽籽粒数/最终萌发籽粒数 $\times 100\%$ ^[33]。发芽指数(GI, germination index)= $(7 \times n_1 + 6 \times n_2 + 5 \times n_3 + 4 \times n_4 + 3 \times n_5 + 2 \times n_6 + 1 \times n_7) /$

$(7 \times \text{总籽粒数}) \times 100\%$,其中 n_1, n_2, \dots, n_7 为第1至7天每天发芽的籽粒数^[21]。以发芽指数为分级指标时,参照张维军等^[34]的分级方法,即高抗($GI < 5\%$)、抗($5\% \leq GI < 20\%$)、中抗($20\% \leq GI < 40\%$)、中感($40\% \leq GI < 60\%$)和高感($GI \geq 60\%$)。

1.2.2 DNA提取及分子标记检测 根据植物基因组DNA提取试剂盒(TIANGEN, DP321-03)说明书步骤提取205份供试材料的幼嫩叶片的DNA,于-20℃保存备用。供试材料进行*Vp1B3*、*Dorm-B1*和*PM19*位点的功能标记检测,分别利用*Vp1B3*、*Dorm-B1*和*PM19*标记进行(表3)。其中*Vp1B3*扩增的569 bp、652 bp和845 bp条带对应记为a、b和

c型,其中a和c型为抗;*Dorm-B1*扩增的468 bp和606 bp条带分别记为a和b型,其中b型为抗;*PM19*扩增的117 bp和99 bp条带分别记为a和b型,其中a型为抗。PCR反应体系为10 μ L:模板DNA(50 ng/ μ L) 1.0 μ L、正反向引物(10 nmol/ μ L)各0.4 μ L、2 \times Taq

MasterMix 5.0 μ L、ddH₂O 3.2 μ L。扩增程序为:94 $^{\circ}$ C预变性5 min;94 $^{\circ}$ C变性30 s,55~65 $^{\circ}$ C退火45 s,72 $^{\circ}$ C延伸45 s,循环35次;72 $^{\circ}$ C延伸10 min。PCR扩增产物用1.5%的琼脂糖电泳或聚丙烯酰胺凝胶电泳分离,染色后凝胶系统扫描成像。

表3 小麦穗发芽功能标记信息

Table 3 Information for functional markers of wheat pre-harvest sprouting trait

标记 Marker	正向引物序列(5'-3') Forward primer sequence (5'-3')	反向引物序列(5'-3') Reverse primer sequence (5'-3')	扩增片段(bp) Fragment size	等位变异 Allelic variation
<i>Vp1B3</i>	TGCTCCTTTCCCAATTGG	ACCCTCTGCAGCTCATTG	569/652/845	<i>Vp1Ba/Vp1Bb/Vp1Bc</i>
<i>Dorm-B1</i>	GTTCTCTCCACCAAATCTCA	GCCCGGTCTAAACGTACGA	468/606	<i>Dorm-B1a/Dorm-B1b</i>
<i>PM19</i>	CATGTACTAGTGACACGGATG	CTGCCGCTAGTTTCACTACAC	117/99	<i>PM19a/PM19b</i>

本研究77份种质资源进行小麦55K SNP芯片检测,由中金玉标记(北京)生物技术公司完成。

1.3 数据分析

描述统计分析采用SAS/STAT v9.4的PROC MEANS软件进行,方差分析和相关性分析分别采用SAS/STAT v9.4的PROC GLM和PROC CORR软件进行,平均数间的差异显著性采用Duncan新复极差测验。根据方差分析结果计算相对应的遗传率(h^2)。高代品系携带的抗性位点数在中抗及以上材料与其他材料间的分布差异显著性采用SAS/STAT v9.4的PROC NPARLWAY进行Kruskal Wallis检验。利用RTM-GWAS软件^[35]进行遗传相似系数计算,R语言进行聚类分析及绘图。

2 结果与分析

2.1 供试材料的穗发芽表型分析

表4为供试材料穗发芽相关指标的描述统计,遗传率反映由遗传所引起的变异占总变异的比,遗传率越高,育种选择的效率越高;平均值反映了群体抗性水平;变异系数和变幅反映了群体变异程度,变异系数及变幅越大表明群体多样性水平越高,同时表明该性状受人工选择强度越低。从遗传率的角度,本研究采用的穗发芽指标(穗发芽率和发芽指数)的遗传率均高于91%,表明本研究的试验误差控制较好,采用的指标适合遗传及育种研究。从平均值和变异系数的角度,供试群体的穗发芽率和发芽指数均值分别为36.40%和37.17%,达到中抗水平,穗发芽指标变异系数均超40%,表明本研究采用的种质资源及高代品系群体均有较强的穗发芽抗性较大的变异系数(表4、图2)。

田间自然鉴定种质资源群体中穗发芽率和发芽指数达到中抗及以上水平的种质分别占其群体的73.91%和63.01%,两个指标同时达到中抗及以上的种质比例为49.35%,远高于文献报道种质资源抗性比例^[36],表明自然鉴定结果具有一定的准确性,但同时也仍需精准鉴定的确认。而通过轮回选择,高代品系群体中穗发芽率和发芽指数指标达到中抗及以上水平的品系分别占群体的56.91%和52.76%,两个指标均达到中抗及以上的品系比例达到36.72%,表明通过矮败小麦群体结合抗性种质资源可提升小麦穗发芽抗性,展现了轮回选择对小麦抗性改良的高效及巨大潜力。比较种质资源群体和高代品系群体的穗发芽性状发现种质资源的抗性略优于高代品系群体(表4、图3)。种质资源群体的穗发芽相关性均低于高代品系群体,其中种质资源和高代品系间的整穗发芽率差异达到显著水平,分别是32.07%和38.82%(表4)。

以上结果表明通过多年自然鉴定的种质资源及导入抗穗发芽种质的育种群体的抗穗发芽能力有所提升,为进一步探究功能标记在育种群体中的利用提供了材料基础。

本研究中的种质资源群体与高代品系群体的整穗吸水率无显著差异,平均整穗吸水率65.24%(表4)。同时相关性分析表明穗发芽率与发芽指数呈极显著正相关,相关系数达到0.47~0.50;而整穗吸水率与穗发芽率或发芽指数间虽为正相关,但仅在部分群体间达到显著水平,且相关系数仅在-0.04~0.24间,可以认为整穗吸水率与穗发芽抗性无关,而穗发芽率与发芽指数间存在较高水平的正相关(表5)。

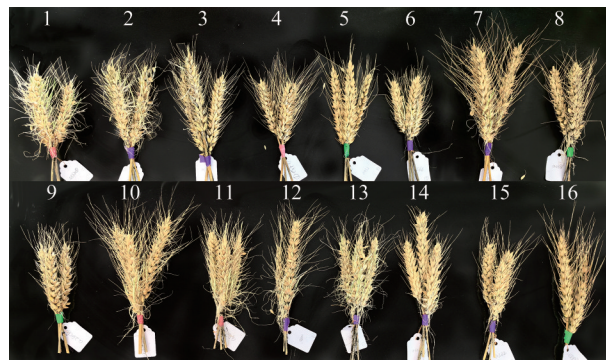
表 4 本研究供试材料的描述统计

Table 4 The descriptive statistics of three traits of the materials in this study

性状 Traits	群体 Population	组别 Groups					总数 Total	平均值 Mean	变异 系数 CV	变幅 Range	遗传率 h^2
		高抗 HR	抗 R	中抗 MR	中感 S	高感 HS					
整穗发芽率 (%) SGR	种质资源	7	10	34	8	10	69	32.07 b	66.97	0.02~100.00	92.64
	高代品系	2	19	49	34	19	123	38.82 a	50.61	1.41~90.59	91.14
	所有材料	9	29	83	42	29	192	36.40	56.40	0.02~100.00	91.75
发芽指数 (%) GI	种质资源	3	14	29	23	4	73	34.00 a	50.39	0.79~67.46	94.28
	高代品系	0	12	55	55	5	127	39.00 a	34.30	8.04~75.00	94.68
	所有材料	3	26	84	78	9	200	37.17	40.38	0.79~75.00	94.70
整穗吸水率 (%) SWA		[22%,46%)	[46%,64%)	[64%,82%)	[82%,100%)	≥100%					
种质资源	种质资源	2	36	28	6	1	73	65.71 a	19.27	28.35~108.31	75.80
	高代品系	2	65	49	6	3	125	64.97 a	22.69	22.44~153.37	80.81
	所有材料	4	101	77	12	4	198	65.24	21.43	22.44~153.37	79.08

均值后不同字母表示种质资源和高代品系在该性状上差异显著,显著水平为0.05;试验过程中各个性状均存在缺失值

Different letters after the means indicate that germplasm resources and advanced breeding lines differed significantly in this trait at 0.05 level; There was a small number of missing values in each trait during the experiment; SWA: Spike water absorption; HR: High resistance; S: Sensitivity; HS: High sensitivity; The same as below



1: 天禾 9 号(HS); 2: 济麦 44(S); 3: 洛麦 31(R); 4: 锦绣 21(HR); 5: 潍麦 1209(HR); 6: 苑丰 15(MR); 7: 保丰 1707(R); 8: 涡麦 12(R); 9: 郑麦 366(MR); 10: 财源 6 号(MR); 11: 丰德存麦 5 号(MR); 12: 徐麦 0020(R); 13: 鑫麦 36(HS); 14: PI8585(MR); 15: 淮麦 40(MR); 16: Kalango(HR)

1: Tianhe No. 9 (HS); 2: Jimai 44 (S); 3: Luomai 31 (R); 4: Jinxiu 21 (HR); 5: Suimai 1209 (HR); 6: Yuanfeng 15 (MR); 7: Baofeng 1707 (R); 8: Guomai 12 (R); 9: Zhengmai 366 (MR); 10: Caiyuan No. 6 (MR); 11: Fengdecunmai 5 (MR); 12: Xumai 0020 (R); 13: Xinmai 36 (HS); 15: Huaimai 40 (MR)

图 2 种质资源材料的整穗发芽表现

Fig.2 Spike germination performance of germplasm materials

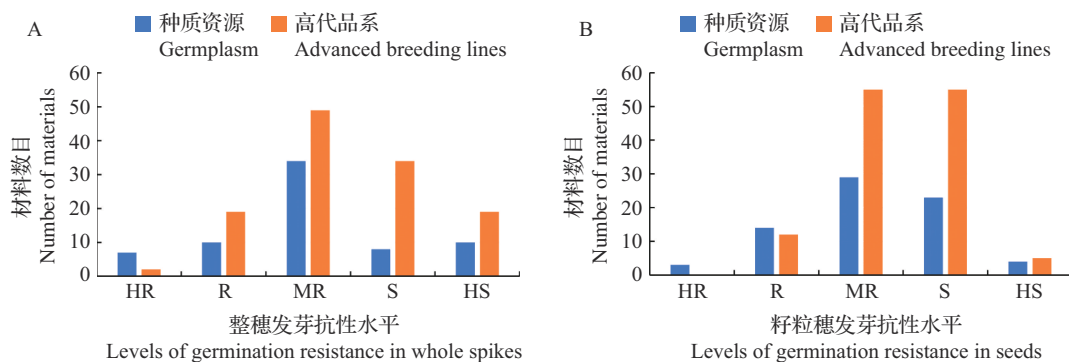


图 3 种质资源及高代品系的整穗发芽法和籽粒发芽法抗性频数分布

Fig.3 Frequency distribution of spike germination and seed germination resistance in germplasm and advanced breeding lines

表5 穗发芽相关性状之间的相关性分析

Table 5 The correlation analysis of three traits associated with pre-harvest sprouting

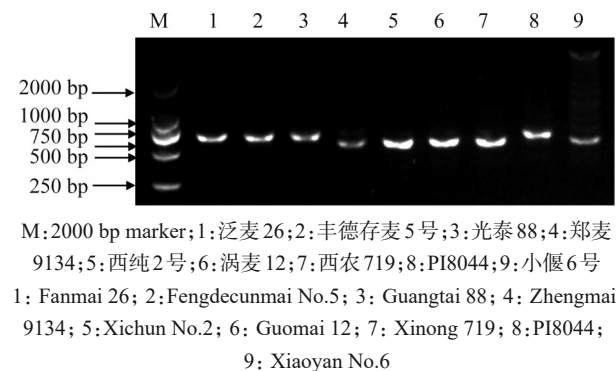
性状 Traits	所有材料 All Materials			种质资源 Germplasm			高代品系 Advanced breeding lines		
	整穗吸水率	整穗发芽率	发芽指数	整穗吸水率	整穗发芽率	发芽指数	整穗吸水率	整穗发芽率	发芽指数
	SWA	SGR	GI	SWA	SGR	GI	SWA	SGR	GI
整穗吸水率 SWA		ns	*		ns	ns		**	*
穗发芽率 SGR	0.14		***	-0.04		***	0.24		***
发芽指数 GI	0.14	0.49		0.04	0.50		0.21	0.47	

ns: 未达到显著水平; *, **, *** 分别表示在 0.05, 0.01, 0.001 水平上显著相关; 下同

ns: Unsignificant level; *, ** and *** indicate significant level at 0.05, 0.01 and 0.001, respectively; The same as below

2.2 种质资源中穗发芽功能标记等位变异类型分布及抗性种质资源的筛选

为探究穗发芽抗性相关基因在供试材料中的分布和抗性有效性, 利用常用的 3 个功能标记 *Vp1B3*、*Dorm-B1* 和 *PM19* 对所有供试材料进行基因分型。结果表明不同基因的抗性等位基因在种质资源群体内的分布差异较大, 其中仅 *Vp1B3* 标记的抗性等位基因(a型)分布较广(图 4), 达到 42 份(54.55%), 其中有 24 份材料达到中抗及以上水平, 其中 PI07-160 和 PI977 的整穗发芽率低于 5%, 达到抗水平。*Dorm-B1* 标记在种质资源中仅有 5 份



M: 2000 bp marker; 1: 泛麦 26; 2: 丰德存麦 5 号; 3: 光泰 88; 4: 郑麦 9134; 5: 西纯 2 号; 6: 涡麦 12; 7: 西农 719; 8: PI8044; 9: 小偃 6 号
1: Fanmai 26; 2: Fengdecunmai No.5; 3: Guangtai 88; 4: Zhengmai 9134; 5: Xichun No.2; 6: Guomai 12; 7: Xinong 719; 8: PI8044; 9: Xiaoyan No.6

图 4 部分供试材料 *Vp1B3* 标记的分型结果

Fig. 4 The fragments amplified with marker *Vp1B3* from the partial germplasm in this study

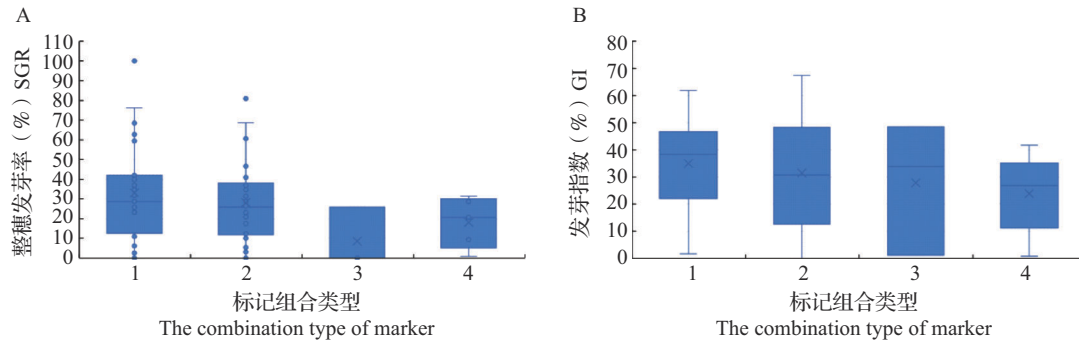
材料(6.50%)具有抗性等位基因(b型), 而 *PM19* 标记在种质资源中则不含抗性等位变异, 标记分型均为非抗性的 b 型。

在种质资源中进行抗性标记间不同等位变异组合类型的抗性水平差异分析表明, 随着抗性位点的累加, 种质抗性水平有所提升, 但现有的抗性位点仍不能满足抗性育种的需求, 有待进一步挖掘(表 6、图 5)。种质资源不含抗性位点与含有 1 个或 2 个抗性位点材料间的穗发芽率和发芽指数均值差异虽不显著, 但呈明显下降趋势, 其中不含有抗性位点的种质材料(*Vp1Bb+Dorm-B1a*)的穗发芽率、发芽指数平均值分别为 36.65% 和 34.99%, 含有 2 个抗性位点的种质资源(*Vp1Ba+Dorm-B1b*)穗发芽率、发芽指数平均值仅为 18.17% 和 23.87%, 含有 1 个抗性位点的种质资源穗发芽率、发芽指数分别在 12.93%~31.48%、27.82%~35.13% 之间。分子标记与穗发芽率和发芽指数之间的相关性分析结果显示, 这些功能标记与穗发芽率和发芽指数的相关性系数分别为 -0.25 和 -0.15, 而在整穗发芽率和发芽指数均达到中抗及以上的种质资源(38 份)中, 有 42.11%(16 份材料)不含有 *Vp1B3*、*Dorm-B1* 的抗性位点(表 7), 表明种质资源群体含有的穗发芽抗性位点有待进一步的挖掘。

表 6 种质资源中不同标记等位变异组合类型的穗发芽表型分析

Table 6 Phenotypic analysis of pre-harvest sprouting traits of different marker allelic combination types in the germplasm

等位变异组合类型 Allelic combination type	整穗发芽率(%) SGR					发芽指数(%) GI				
	数目 Number	平均值 Mean	最小值 Min.	最大值 Max.	变异系数 (%)CV	数目 Number	平均值 Mean	最小值 Min.	最大值 Max.	变异系数 (%)CV
<i>Vp1Bb+Dorm-B1a</i>	28	36.65a	1.14	100.00	63.92	31	34.99a	1.71	61.86	46.21
<i>Vp1Ba+Dorm-B1a</i>	34	31.48a	3.07	82.94	63.68	34	35.13a	7.91	67.46	50.84
<i>Vp1Bb+Dorm-B1b</i>	2	12.93a	0.02	25.84	141.26	3	27.82a	1.07	48.46	87.28
<i>Vp1Ba+Dorm-B1b</i>	5	18.17a	0.79	31.37	71.27	5	23.87a	0.79	41.68	62.36



1: *Vp1Bb+Dorm-B1a* 类型; 2: *Vp1Ba+Dorm-B1a* 类型; 3: *Vp1Bb+Dorm-B1b* 类型; 4: *Vp1Ba+Dorm-B1b* 类型

1: *Vp1Bb+Dorm-B1a* type; 2: *Vp1Ba+Dorm-B1a* type; 3: *Vp1Bb+Dorm-B1b* type; 4: *Vp1Ba+Dorm-B1b* type

图 5 不同等位变异组合类型在种质资源中整穗发芽率和发芽指数的表现分析

Fig. 5 The classification analysis of the spike germination rate and germination index in the germplasm with different allelic combination types

表 7 达到中抗及以上种质资源的功能标记带型

Table 7 Functional marker patterns of germplasm reaching medium resistance

序号 No.	材料名称 Name	<i>Vp1B3</i>	<i>Dorm-B1</i>	整穗发芽率(%) SGR	发芽指数(%) GI	抗性等级 Resistance level
1	泛麦 26	b	a	25.75	38.33	MR
2	丰德存麦 5 号	b	a	25.11	24.45	MR
3	宁 S1364	a	a	24.26	12.62	MR
4	西纯 2 号	a	a	26.41	35.25	MR
5	PI8585	b	a	39.88	31.28	MR
6	LBF11(8)-12-6	b	b	-	33.91	MR
7	涡麦 12	a	a	17.45	35.40	MR
8	安农 91168	b	a	25.83	38.50	MR
9	西农 719	a	a	24.18	11.12	MR
10	小偃 6 号	a	a	18.40	7.91	R
11	潍麦 1209	a	a	4.19	28.24	MR
12	PI07-160	a	a	3.07	12.31	R
13	颖麦 3 号	b	a	28.66	38.46	MR
14	PI977	a	a	3.96	16.71	R
15	山农 F2032	a	a	23.79	9.05	MR
16	PI985	a	a	31.41	25.50	MR
17	财源 6 号	b	a	36.59	21.47	MR
18	苑丰 15	a	a	34.72	38.98	MR
19	西农 172	a	b	20.65	26.84	MR
20	洛麦 31	b	a	10.97	38.28	MR
21	金麦 54	a	a	25.27	28.03	MR
22	丰大 1664	b	a	23.65	24.17	MR
23	泛农 6 号	a	a	10.06	18.29	R
24	保丰 1707	a	a	12.26	25.06	MR
25	Kalango	a	b	0.79	0.79	HR

表7(续)

序号 No.	材料名称 Name	<i>Vp1B3</i>	<i>Dorm-B1</i>	整穗发芽率(%) SGR	发芽指数(%) GI	抗性等级 Resistance level
26	圣育麦1号	b	a	23.18	38.04	MR
27	郑麦1833	b	a	28.64	30.96	MR
28	淮麦40	a	b	28.70	21.47	MR
29	宁麦资126	b	a	1.14	1.71	HR
30	宁麦资119	b	a	-	15.08	R
31	郑麦366	a	a	20.88	16.14	MR
32	藁优2018	a	a	5.39	12.49	R
33	周麦36	b	a	31.76	30.95	MR
34	豫农186	a	b	9.36	28.57	MR
35	锦绣21	b	a	2.53	23.81	MR
36	鄂麦21	b	b	0.02	1.07	HR
37	徐麦0020	b	a	6.18	10.75	R
38	隆平9681	b	a	12.61	22.06	MR

-为缺失值

- indicates missing value

2.3 种质资源材料的聚类分析

鉴于抗穗发芽功能标记在群体内多样性水平低,本研究进一步利用55K芯片对供试的77份种质资源进行全基因组测序,通过遗传相似性系数进行聚类分析,在阈值0.30处将77份种质资源材料分为59个类群(图6),其中39个种质材料单独成群,表明该种质资源群体材料的遗传多样性较为丰富。

进一步分析发现77份种质资源材料中共有38份材料穗发芽抗性水平达到中抗及以上水平,其中3份达到高抗的材料分布在3个类群上,7个达到抗的材料分布在7个类群上,剩余28个达到中抗的材料分布在26个类群上,其中颖麦3号、金麦54和锦绣21划分到一个类群,可以看出该种质资源群体中的穗发芽抗性材料之间的亲缘关系较远。

2.4 高代品系中穗发芽功能标记 *Vp1B3*、*Dorm-B1* 的等位变异类型分布

高代品系中穗发芽率和发芽指数不同标记组合类型的抗性变化与种质资源表现一致(图7),其中28份材料不含有抗性位点,穗发芽率和发芽指数的均值分别为41.41%和46.44%;87份材料仅含有*Vp1Ba*型,穗发芽率和发芽指数分别为38.49%和36.99%;1份材料仅含有*Dorm-B1b*型,穗发芽率为

15.09%,发芽指数为42.38%;12份材料同时含有2个抗性位点,穗发芽率为37.31%,发芽指数为35.72%。通过抗穗发芽材料的导入,*Vp1B3*抗性位点在群体内充分重组,其中99份含有*Vp1Ba*型,29份含有*Vp1Bb*型,而含有*Vp1Ba*型的高代品系穗发芽抗性得到显著提升,穗发芽率平均降低2.13%,发芽指数平均降低9.47%。以上分析表明抗性位点在育种材料中的累积会提高其抗性水平,其中*Vp1B3*抗性位点的育种利用价值更高。

根据中抗及以上高代品系的抗性位点分布情况(表8)可以看出,47份抗性达到中抗及以上的材料中有33份(70.21%)仅含有*Vp1Ba*型,8份(17.02%)同时含有*Vp1Ba*型和*Dorm-B1b*型,6份(12.77%)不含有*Vp1B3*、*Dorm-B1*的抗性位点变异,表明在高代品系中*Vp1B3*抗性位点得到充分的选择。Kruskal Wallis检验表明含有抗性位点数目在中抗及以上材料与其他材料间差异达到极显著水平(6.74, $P < 0.01$),其中中抗及以上材料中不含抗性位点变异的材料比例仅为12.77%,而其他材料中则高达21.16%;中抗及以上材料中含有2个抗性位点变异的材料比例高达17.02%,而其他材料中仅为4.94%。表明可通过已知功能标记有效选择中抗及以上品系。

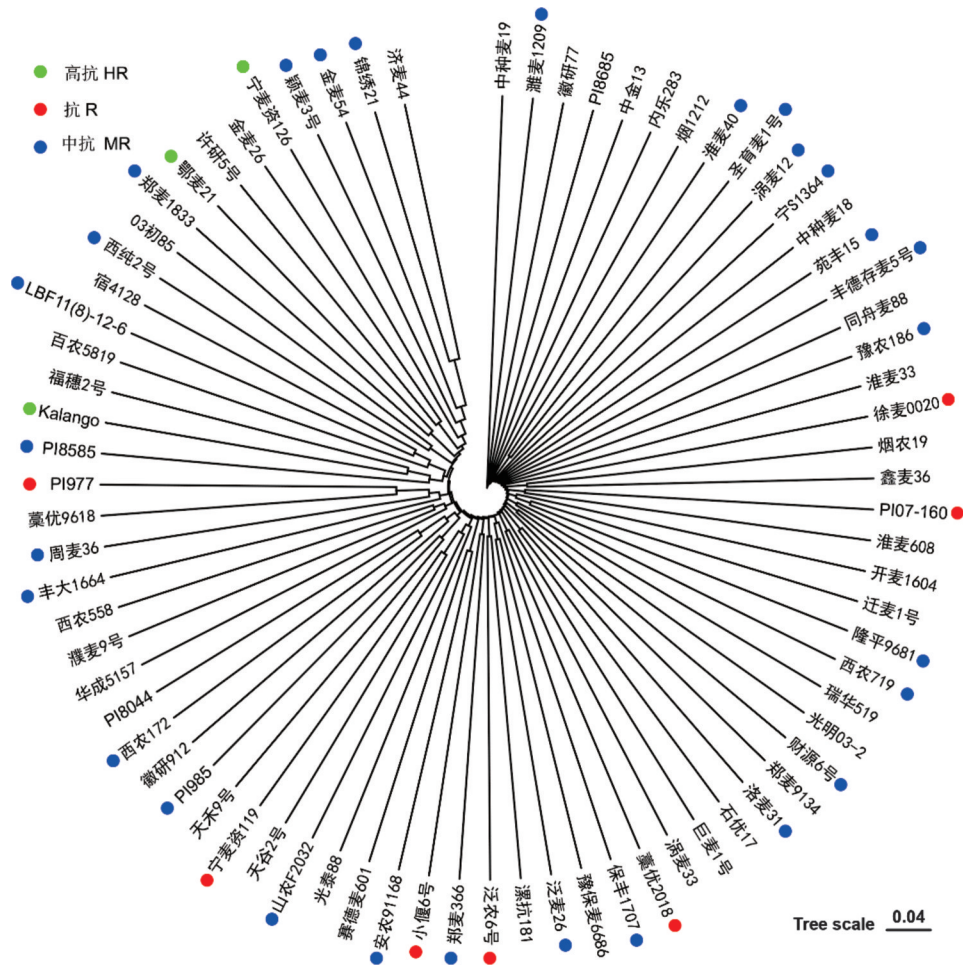


图6 种质资源材料的聚类分析

Fig. 6 The cluster analysis of the germplasm materials



21-223:高感;21-231:中感;21-034:中抗;21-264:抗
21-223:HS; H21-231: S; 21-034: MR;21-264: R

图7 高代品系中不同穗发芽抗性类型的代表材料

Fig.7 Representative materials of different spike germination resistance types from advanced breeding lines

表 8 中抗及以上高代品系的功能标记

Table 8 Functional marker patterns of advanced breeding lines reaching medium resistance

材料名称 Name	<i>Vp1B3</i>	<i>Dorm-B1</i>	整穗发芽率(%) SGR	发芽指数(%) GI	抗性等级 Resistance level
21-001	a	a	34.26	23.97	MR
21-007	b	a	17.16	36.65	MR
21-034	a	a	35.62	24.83	MR
21-035	a	a	8.83	25.39	MR
21-051	a	b	33.17	22.69	MR
21-056	a	b	27.06	30.42	MR
21-057	a	b	38.12	31.99	MR
21-058	a	b	16.54	15.23	R
21-093	a	a	28.35	28.75	MR
21-094	a	a	19.27	39.96	MR
21-118	a	a	21.63	19.62	MR
21-119	a	a	30.01	18.99	MR
21-120	a	a	37.56	32.60	MR
21-124	a	a	26.63	15.84	MR
21-125	a	a	29.93	38.36	MR
21-126	a	a	30.77	33.11	MR
21-128	a	a	37.40	28.05	MR
21-129	a	a	28.52	21.22	MR
21-130	a	a	10.55	33.69	MR
21-156	a	a	28.32	34.46	MR
21-157	a	a	6.22	19.12	R
21-174	a	a	28.92	31.38	MR
21-177	a	b	8.73	35.59	MR
21-186	b	a	10.49	36.07	MR
21-200	a	b	38.18	36.61	MR
21-203	a	a	19.27	29.94	MR
21-206	b	a	34.69	30.57	MR
21-233	a	a	34.02	32.45	MR
21-239	a	a	38.58	25.46	MR
21-241	a	a	34.40	24.16	MR
21-245	a	a	32.21	34.09	MR
21-246	a	a	33.22	30.10	MR
21-248	a	a	23.81	15.66	MR
21-249	a	b	30.29	30.76	MR
21-251	a	a	17.54	30.31	MR
21-252	a	a	37.35	33.92	MR
21-256	a	a	6.63	26.14	MR
21-264	a	a	1.41	15.92	R

表 8 (续)

材料名称 Name	<i>Vp1B3</i>	<i>Dorm-B1</i>	整穗发芽率(%) SGR	发芽指数(%) GI	抗性等级 Resistance level
21-272	a	a	4.57	13.14	R
21-283	a	a	18.16	33.04	MR
21-292	a	b	30.91	36.69	MR
21-295	a	a	17.23	32.82	MR
21-296	a	a	23.65	34.85	MR
21-297	b	a	16.97	30.38	MR
21-298	b	a	20.29	22.19	MR
21-318	b	a	37.45	27.33	MR
21-324	a	a	29.67	14.60	MR

3 讨论

3.1 优异抗穗发芽小麦种质资源的挖掘

小麦穗发芽抗性机制较为复杂,受到多种因素的影响,如休眠、穗部性状、 α -淀粉酶活性、种皮颜色等因素。前人利用不同方法进行穗发芽抗性水平鉴定,主要有整穗发芽法^[34]和籽粒发芽法^[37]。两种方法各有优点,整穗发芽法将穗部形态结构和外源抑制物质等对穗发芽的影响表现出来,更接近田间的自然环境选择^[38];籽粒发芽法通过统计发芽指数值对种子的休眠性进行评价,进一步反应其穗发芽抗性水平,这种方法较为简便快捷,结果准确性高,但是不能充分反应整体的穗发芽情况。本研究同时利用两种方法进行穗发芽抗性鉴定,相关性结果表明,整穗发芽法的穗发芽率和籽粒发芽法的发芽指数之间的相关性较高,在种质资源和高代品系中分别为0.50和0.47,均达到极显著水平。而整穗吸水率性状与这两个性状的相关性较低,且仅在部分群体内达到显著水平,表明在本研究中供试材料整穗吸水率对穗发芽抗性水平的影响较小。

小麦种质资源穗发芽抗性鉴定大多为籽粒发芽法,与田间的真实穗发芽场景略有不同。前人研究表明在黄淮麦区生产上的主要类型白皮小麦的穗发芽抗性以中感为主^[36],黄淮麦区小麦穗发芽的抗性水平提升迫在眉睫。本研究同时采用整穗发芽法和籽粒发芽法共同鉴定77份种质资源,以严格的标准筛选小麦穗发芽抗性材料,最终两个性状同时达到中抗及以上的材料共38份,其中10份达到抗及以上水平,进一步分析这38份材料中*Vp1B3*和*Dorm-B1*标记发现,其中共有16份材料(42.11%)仅含有*Vp1Ba*等位变异,2份材料仅含有*Dorm-B1b*等

位变异,4份材料同时含有*Vp1B3a*和*Dorm-B1b*等位变异。与前人鉴定的结果比较发现,保丰1707在陈杰等^[36]的研究中也被鉴定为穗发芽中抗材料。

分子标记辅助选择是加速植物抗病性改良的有利工具^[39],可作为抗穗发芽小麦新品种选育的有效手段,但穗发芽性状作为复杂的数量性状及不同穗发芽抗性功能标记之间的背景效应严重制约了功能标记的利用^[40]。张维军等^[34]利用5个穗发芽相关基因标记对种质资源群体进行基因分型和有效性评价,发现*Vp1B3*标记与穗发芽率显著相关,与发芽指数相关不显著,*TaMFT*和*TaDAR*与两个性状相关均不显著。分子标记辅助选择的效率取决于所用功能标记的有效性,本研究通过*Vp1B3*、*Dorm-B1*和*PM19*标记对供试材料进行有效性评价,发现在种质资源群体中*PM19*不具有多态性,不含有高休眠带型,*Dorm-B1*仅有5份材料含有休眠带型,而*Vp1B3*等位变异变化分布较为平均。但这些分子标记与穗发芽和发芽指数之间的相关系数仅为-0.25和-0.15。同时聚类分析结果可以看出种质资源中的抗性资源分布较为分散,10个达到抗及以上的种质资源分布在10个不同的类群上,这一结果表明本研究种质资源群体的穗发芽抗性遗传基础较为复杂,可作为穗发芽抗性研究基础材料,用遗传学手段进一步分析其穗发芽抗性遗传基础。

3.2 抗穗发芽小麦种质资源在矮败轮回选择育种中的利用策略

太谷核不育小麦作为我国宝贵的小麦遗传资源,已经成功选育了众多优良品种^[27]。孙苏阳等^[28]利用太谷核不育小麦和矮败小麦进行小麦冬春轮回选择育种,并针对不同目标性状构建多个轮回选择亚群体,充分发挥太谷核不育小麦高效育种的技

术优势,选育优质高产新品种。周阳等^[29]利用矮败小麦及分子标记技术对骨干亲本进行赤霉病抗性快速改良,成功将抗赤霉病基因 *Fhb1* 导入黄淮冬麦区小麦品种,并成功选育了小麦新品种轮选20。

经过多年穗发芽抗性材料的导入(包含6份抗穗发芽种质资源,分别为西农172、金麦54、泛农6号、保丰1707、藁优2018和豫农186),在轮回群体内进行充分重组和选择,本研究分析了128个高代稳定品系,发现47份品系(36.72%)在穗发芽率和发芽指数上同时达到中抗及以上水平。*Vp1B3*和 *Dorm-B1* 标记的分型结果显示这47份品系中41份(87.23%)含有 *Vp1Ba* 型,8份(17.02%)含有 *Dorm-B1b* 型,表明这些材料中 *Vp1Ba* 型受到了强烈选择。6份不含有 *Vp1Ba* 和 *Dorm-B1b* 型的高代材料还需要进一步的遗传解析。综上所述,利用优异抗穗发芽种质资源,结合太谷核不育小麦轮回选择,有效提高了小麦穗发芽的抗性。但是穗发芽抗性资源的抗性基因的单一性也会导致后代材料的抗性基因单一,因此扩大优异抗穗发芽种质资源的导入,结合有效的分子标记将会加速提升黄淮麦区小麦穗发芽的抗性水平。

参考文献

- [1] Groos C, Gay G, Perretant M R, Gervais L, Bernard M, Dedryver F, Charmet D. Study of the relationship between pre-harvest sprouting and grain color by quantitative trait loci analysis in a whitexred grain bread-wheat cross. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104(1): 39-47
- [2] 肖世和. 小麦穗发芽研究. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2004
Xiao S H. Wheat spike germination study. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2004
- [3] Battacharya M, Corke H. Selection of desirable starch pasting properties in wheat for use in white salted or yellow alkaline noodles. *Cereal Chemistry*, 1996, 73(6): 721-728
- [4] Buchanan A, Nicholas E. Sprouting, alpha-amylase, and breadmaking quality. *Cereal Research Communications*, 1980, 8(1): 23-28
- [5] Yang Y, Zhang C L, Liu S X, Sun Y Q, Meng J Y, Xia L Q. Characterization of the rich haplotypes of Viviparous-1A in Chinese wheats and development of a novel sequence-tagged site marker for pre-harvest sprouting resistance. *Molecular Breeding*, 2013, 33(1): 75-88
- [6] 张海萍, 冯继明, 常成, 马传喜, 张秀英, 闫长生, 游光霞, 肖世和. 中国小麦地方品种籽粒强休眠特性的主效基因鉴定(英文). *农业生物技术学报*, 2011, 19(2): 270-277
Zhang H P, Feng J M, Chang C, Ma C X, Zhang X Y, Yan C S, You G X, Xiao S H. Identification of primary genes for strong grain dormancy in local wheat varieties in China. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2011, 19(2): 270-277
- [7] Chen C X, Cai S B, Bai G H. A major QTL controlling seed dormancy and pre-harvest sprouting resistance on chromosome 4A in a Chinese wheat landrace. *Molecular Breeding*, 2007, 21(3): 351-358
- [8] Fakthongphan J, Bai G, St Amand P, St Amand P, Graybosch R A, Baenziger P S. Identification of markers linked to genes for sprouting tolerance (independent of grain color) in hard white winter wheat (HWWW). *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(2): 419-430
- [9] Cabral A L, Jordan M C, McCartney C A, You F M, Humphreys D G, MacLachlan R, Pozniak C J. Identification of candidate genes, regions and markers for pre-harvest sprouting resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Plant Biology*, 2014, 14: 1-12
- [10] Vetch J M, Stougaard R N, Martin J M, Giroux M J. Review: Revealing the genetic mechanisms of pre-harvest sprouting in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Science*, 2019, 281: 180-185
- [11] Mares D J, Mrva K. Wheat grain preharvest sprouting and late maturity alpha-amylase. *Planta*, 2014, 240(6): 1167-1178
- [12] Flintham J, Adlam R, Bassoi M, Holdsworth M, Gale M. Mapping genes for resistance to sprouting damage in wheat. *Euphytica*, 2002, 126(1): 39-45
- [13] Gao X, Hu C H, Li H Z, Yao Y J, Meng M, Dong J, Zhao W C, Chen Q J, Li X Y. Factors affecting pre-harvest sprouting resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.): A review. *Journal of Animal and Plant Sciences*, 2013, 23(2): 556-565
- [14] Osa M, Kato K, Mori M, Shindo C, Torada A, Miura H. Mapping QTLs for seed dormancy and the Vp1 homologue on chromosome 3A in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106(8): 1491-1496
- [15] Liu S, Bai G. Dissection and fine mapping of a major QTL for preharvest sprouting resistance in white wheat Rio Blanco. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121(8): 1395-404
- [16] Liu S, Sehgal S K, Li J, Lin M, Trick H N, Yu J, Gill B S, Bai G. Cloning and characterization of a critical regulator for preharvest sprouting in wheat. *Genetics*, 2013, 195(1): 263-273
- [17] Nakamura S, Toyama T. Isolation of a VP1 homologue from wheat and analysis of its expression in embryos of dormant and non-dormant cultivars. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52(357): 875-876
- [18] Mares D, Mrva K, Cheong J, Williams K, Watson B, Storlie E, Sutherland M, Zou Y. A QTL located on chromosome 4A associated with dormancy in white-and red-grained wheats of diverse origin. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111(7): 1357-1364
- [19] Zhang X Q, Li C, Tay A, Lance R, Mares D, Cheong J, Cakir M, Ma J H, Appels R. A new PCR-based marker on chromosome 4AL for resistance to pre-harvest sprouting in

- wheat (*Triticum aestivum* L.). *Molecular Breeding*, 2008, 22 (2): 227-236
- [20] 张春利. 小麦抗穗发芽分子标记的发掘与验证. 北京:中国农业科学院, 2008
Zhang C L. Discovery and validation of molecular markers for spike germination resistance in wheat. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2008
- [21] Yang Y, Zhao X L, Xia L Q, Chen X M, Xia X C, Yu Z, He Z H, Roder M. Development and validation of a Viviparous-1 STS marker for pre-harvest sprouting tolerance in Chinese wheats. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 115 (7): 971-980
- [22] Singh R, Hucl P, Baga M, Chibbar R N. Validation of molecular markers for pre-harvest sprouting resistance in bread wheat. *Cereal Research Communications*, 2012, 40 (2): 194-203
- [23] Hickey L T, Dieters M J, DeLacy I H, Christopher M J, Kravchuk O Y, Banks P M. Screening for grain dormancy in segregating generations of dormant \times non-dormant crosses in white-grained wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 2009, 172(2): 183-195
- [24] Barrero J M, Cavanagh C, Verbyla K L, Christopher M J, Kravchuk O Y, Banks P M. Transcriptomic analysis of wheat near-isogenic lines identifies PM19-A1 and A2 as candidates for a major dormancy QTL. *Genome Biology*, 2015, 16: 1-18
- [25] 黄义文, 代旭冉, 刘宏伟, 杨丽, 买春艳, 于立强, 刘朝辉, 李洪杰, 周阳, 张宏军. 小麦抗穗发芽基因挖掘及分子育种进展. *麦类作物学报*, 2021, 41(2): 147-156
Huang Y W, Dai X R, Liu H W, Yang L, Mai C Y, Yu L Q, Liu Z H, Li H J, Zhou Y, Zhang H J. Mining of spike germination resistance genes and molecular breeding progress in wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2021, 41(2): 147-156
- [26] 刘秉华, 杨丽, 王山茹. 矮败小麦的遗传研究. *作物学报*, 1994, 20(3): 306-309
Liu B H, Yang L, Wang S H. Genetic studies on dwarf wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 1994, 20(3): 306-309
- [27] 刘秉华, 杨丽, 王山茹, 孟凡华. 矮败小麦群体改良的方法与技术. *作物学报*, 2002, 28(1): 69-71
Liu B H, Yang L, Wang S H, Meng F H. Methods and techniques for the improvement of dwarf wheat populations. *Acta Agronomica Sinica*, 2002, 28(1): 69-71
- [28] 孙苏阳, 王永军, 李海军, 李丽丽. 小麦冬春轮回选择育种方法研究进展. *中国农学通报*, 2013, 29(36): 15-20
Sun S Y, Wang Y J, Li H J, Li L L. Progress of selection and breeding methods in winter-spring rotation of wheat. *Chinese Agronomy Bulletin*, 2013, 29(36): 15-20
- [29] 周阳, 张宏军, 王晨阳, 李洪杰, 买春艳, 杨丽, 刘宏伟, 于立强, 于广军, 刘秉华. 矮败小麦技术体系在黄淮冬麦区南片抗赤霉病育种中的应用. *作物学报*, 2022, 48(11): 2683-2690
Zhou Y, Zhang H J, Wang C Y, Li H J, Mai H Y, Yang L, Liu H W, Yu L Q, Yu G J, Liu B H. Application of dwarf wheat technology system in breeding for resistance to downy mildew in the southern part of Huanghuai winter wheat area. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(11): 2683-2690
- [30] 蒋国梁, 陈兆夏, 刘世家, 肖世和. 白皮小麦收获前穗发芽及品种抗性机制探讨. *作物学报*, 1998, 24(6): 793-798
Jiang G L, Chen Z X, Liu S J, Xiao S H. Pre-harvest sprouting in white wheats and its resistant characteristics of cultivars. *Acta Agronomica Sinica*, 1998, 24(6): 793-798
- [31] 周国雁, 陈丹, 隆文杰, 武晓阳, 蔡青, 伍少云. 云南铁壳麦的穗发芽抗性鉴定与分析. *麦类作物学报*, 2020, 40(3): 310-319
Zhou G Y, Chen D, Long W J, Wu X Y, Cai Q, Wu S Y. Identification and analysis of pre-harvest sprouting resistance in Yunnan hulled wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40 (3): 310-319
- [32] 中华人民共和国农业部. NY/T 1739-2009 小麦抗穗发芽检测方法. 北京:中国标准出版社, 2009
Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. NY/T 1739-2009 methods for detecting resistance to spike germination in wheat. Beijing: China Standard Publishing House, 2009
- [33] Walkersimmons M. Enhancement of ABA responsiveness in wheat embryos by high-temperature. *Plant Cell and Environment*, 1988, 11(8): 769-775
- [34] 张维军, 赵俊杰, 何进尚, 王小亮, 亢玲, 袁汉民, 陈东升. 宁夏小麦种质资源穗发芽抗性鉴定及相关分子标记的有效性评价. *麦类作物学报*, 2019, 39(5): 532-539
Zhang W J, Zhao J J, He J S, Wang X L, Kang L, Yuan H M, Chen D S. Identification of spike germination resistance in Ningxia wheat germplasm resources and evaluation of the effectiveness of related molecular markers. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39(5): 532-539
- [35] 贺建波, 刘方东, 王吴彬, 邢光南, 管荣展, 盖钧铨. 限制性两阶段多位点全基因组关联分析法在遗传育种中的应用. *中国农业科学*, 2020, 53(9): 1704-1716
He J B, Liu F D, Wang W B, Xing G N, Guan R Z, Gai J Y. Application of restriction two-stage multi-locus genome-wide association analysis in genetic breeding. *Chinese Agricultural Science*, 2020, 53(9): 1704-1716
- [36] 陈杰, 张星宇, 白冬, 宋佳静, 宋全昊, 赵立尚, 朱统泉, 朱保磊, 陈建辉, 张香粉. 黄淮麦区(南片)小麦穗发芽抗性评价及其等位基因检测. *分子植物育种*, 2023, 21(14): 4694-4701
Chen J, Zhang X Y, Bai D, Song J J, Song Q H, Zhao L S, Zhu T Q, Zhu B L, Chen J H, Zhang X F. Evaluation of wheat spike germination resistance and its allele detection in the southern part of Huanghuai wheat area. *Molecular Plant Breeding*, 2023, 21(14): 4694-4701
- [37] Kumar S, Knox R E, Clarke F R, Pozniak C J, DePauw R M, Cuthbert R D, Fox S. Maximizing the identification of QTL for pre-harvest sprouting resistance using seed dormancy measures in a white-grained hexaploid wheat population.

- Euphytica, 2015, 205(1): 287-309
- [38] Zhang C L, He X Y, He Z H, Wang L H, Xia X C. Cloning of *TaCYP707A1* gene that encodes ABA 8'-Hydroxylase in common wheat (*Triticum aestivum* L.). Agricultural Sciences in China, 2009, 8(8): 902-909
- [39] 刘方方, 张琪琪, 万映秀, 曹文昕, 李耀, 李炎, 张平治. 分子标记辅助选育抗赤霉病小麦新品系. 植物遗传资源学报, 2023, 24(6): 1805-1815
- Liu F F, Zhang Q Q, Wan Y X, Cao W X, Li Y, Li Y, Zhang P Z. Molecular marker-assisted selection of new wheat lines with resistance to blastomycosis. Journal of Plant Genetics and Resources, 2023, 24(6): 1805-1815
- [40] Mohan M, Nair S, Bhagwat A, Krishna T G, Yano M, Bhatia C R, Sasaki T. Genome mapping, molecular markers and marker-assisted selection in crop plants. Molecular Breeding, 1997, 3(2): 87-103