

# 白粒小麦品种(系)穗发芽抗性机制分析

苗西磊<sup>1</sup>,王德森<sup>1</sup>,夏兰芹<sup>1</sup>,张运宏<sup>1</sup>,王忠伟<sup>1</sup>,何中虎<sup>1,2</sup>,陈新民<sup>1</sup>

(1. 中国农业科学院作物科学研究所,北京 100081; 2. CIMMYT 中国办事处,北京 100081)

**摘要:** 为了解小麦穗发芽抗性机制,应用与抗穗发芽有关的功能标记 *Vp1B3*、*Vp1-b2* 和 *Dorm-1* 并结合整穗发芽、籽粒发芽、籽粒+芒、籽粒+穗轴、籽粒+颖壳和籽粒+芒+穗轴+颖壳共 6 种发芽试验处理,分析了 11 个小麦品种(系)的穗发芽抗性机制。结果表明,红粒抗穗发芽对照京 9428 和京冬 8 号的抗性受粒色、*Vp-1Bc*、颖壳或颖壳抑制物控制;9 个白粒品种(系)穗发芽抗性均不同程度的受芒和颖壳或它们的抑制物控制;强抗穗发芽品系 CA0431 的抗性与 *Vp1B3*、*Dorm-1* 和粒色无关,而其他遗传因素有关;强抗穗发芽品系山东 046432 属于由 *Vp-1Bc* 和 *Dorm-1* 控制的基因型;中抗穗发芽品种矮抗 58 的抗性与穗轴有关;*Vp-1Bb* 基因对 CA9550-2 的穗发芽作用有待进一步证实;芒和颖壳或它们的抑制物对白粒中感穗发芽品系 CA9640、CA0459、CA0493 和白粒高感穗发芽品系山东 928802 和 CA0306 的穗发芽均有一定的抑制作用,但 *Vp-1Bb* 基因型与山东 928802 和 *Vp-1Bc* 基因型与 CA0306 的穗发芽并无相关。

**关键词:** 小麦;粒色;穗发芽;抗性机制;分子标记;*Vp1B3*、*Vp1-b2* 和 *Dorm-1*

中图分类号:S512.1;S311

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2011)04-0741-06

## Analysis on the Mechanism of Pre-harvest Sprouting Resistance in White-grain Wheat

MIAO Xi-lei<sup>1</sup>, WANG De-sen<sup>1</sup>, XIA Lan-qin<sup>1</sup>, ZHANG Yun-hong<sup>1</sup>,  
WANG Zhong-wei<sup>1</sup>, HE Zhong-hu<sup>1,2</sup>, CHEN Xin-min<sup>1</sup>

(1. Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Science (CAAS), Beijing 100081, China;  
2. CIMMYT-China Office, Beijing 100081, China)

**Abstract:** Understanding the mechanism of pre-harvest sprouting (PHS) is very important to breed wheat cultivars with PHS resistance. The functional molecular markers *Vp1B3*, *Vp1-b2* and *Dorm-1*, combining with the germination test of spike, seed, seed + awn, seed + spike-stalk, seed + glumes, and seed + awn + spike-stalk + glumes, were used in this study to find out the mechanism of PHS resistance of the 11 winter wheat cultivars (lines). The results showed that the resistance of PHS in two red-grain check cultivars Jing 9428 and Jingdong 8 was controlled by red-color and *Vp-1Bc* as well as glumes or their inhibitors. Nine white-grain cultivars (lines) had not only the common mechanisms of resistance called awn and glumes or their inhibitory substances, but also some different mechanisms. There were no relationships among PHS resistance of high tolerant line CA0431 with *Vp1B*, *Dorm-1* and grain color, while its resistance was controlled by other genetic factors. High resistance of Shandong 046432 was due to *Vp-1Bc* and *Dorm-1*. Spike-stalk provided the medium resistance to cultivar Aikang 58. The effect of *Vp-1Bb* gene on the resistance of CA9550-2 needed further investigation. Awn and glumes or their inhibitory substances offered some resistance to the three medium susceptible lines CA9640, CA0459 and CA0493, and two high susceptible lines Shandong 928802

\* 收稿日期:2011-02-16 修回日期:2011-03-22

基金项目:国家“973”计划项目(2009CB118301);农业科技支撑计划项目(2006BAD01A02)。

作者简介:苗西磊(1986-),男,硕士研究生,主要从事小麦遗传育种研究。

通讯作者:陈新民(1959-),男,研究员,主要从事小麦遗传育种研究。E-mail: chenxm@mail.caas.net.cn

and CA0306. However, the genotype *Vp-1Bb* of Shandong 928802 and genotype *Vp-1Bc* of CA0306 were not associated with the PHS resistance.

**Key words:** Wheat; Grain color; Pre-harvest sprouting (PHS); Mechanism of resistance; Molecular markers; *Vp1B3*, *Vp1-b2* and *Dorm-1*

小麦收获期遇阴雨天气发生穗发芽,不仅导致产量降低,而且影响其加工品质,甚至使其失去商品和种用价值。一般红粒小麦品种因休眠期较长比白粒品种具有较强的穗发芽抗性<sup>[1]</sup>。绝大部分白粒小麦品种对穗发芽高度敏感,收获期遇雨极易引起穗发芽,例如京、津、冀地区 1995、2001、2008 年穗发芽严重,造成巨大经济损失。因此,目前穗发芽特别是白粒小麦穗发芽问题是我国乃至世界小麦育种急待解决的关键问题之一。

穗发芽现象是基因与环境互作的结果,涉及众多的影响因素。种子自身休眠特性是穗发芽的主要影响因素之一。小麦种子有 3 种类型的休眠机制,分别是种皮休眠、胚休眠(包括子叶作用和内源抑制物作用)及二者的综合作用<sup>[2]</sup>。品种的休眠期与穗发芽率呈极显著负相关<sup>[3]</sup>。另外,研究表明,颖壳中的发芽抑制物(如酚类物质)和胚乳中的发芽抑制物(如  $\alpha$ -淀粉酶抑制蛋白)对抑制穗发芽也有重要作用<sup>[4]</sup>。

穗发芽的鉴定方法概括起来有 3 种,即种子发芽、整穗发芽和  $\alpha$ -淀粉酶活性测定。种子发芽只能反映小麦籽粒的休眠情况,不能反映穗发芽总体抗性;整穗发芽可以鉴定出品种的综合抗性; $\alpha$ -淀粉酶活性测定可以鉴定胚乳抑制物对穗发芽的影响。

发掘与穗发芽抗性相关的分子标记是近年来国内外的重点研究领域之一。目前在普通小麦的 21 条染色体上均发现与穗发芽抗性(或休眠)相关的 QTL 位点<sup>[5-7]</sup>,还有一些与穗发芽抗性相关的形态标记 QTL 被定位,如 5AL 上的 B1 及 6BL 上的 B2 位点所控制的芒的特性,2DL 上的 C 位点控制的棒状穗型,2B 和 2D 位点控制的角质层和蜡质等<sup>[5]</sup>。除了挖掘 QTL 外,功能标记的开发近年来倍受重视。Yang 等<sup>[8]</sup>利用普通小麦 *Vp-1* 基因的保守序列设计引物,开发出共显性 STS 功能标记 *Vp1B3*,在敏感品种中扩增出 652 bp 的片段,其基因型为 *Vp-1Ba*;在抗性品种中能扩增出 845 bp 和 569 bp 两种片段,其基因型分别是 *Vp-1Bb* 和 *Vp-1Bc*;品种的发芽指数 *GI* 与 PCR 扩增出的三种片段密切相关。Xia 等<sup>[9]</sup>在欧

洲小麦品种中发现了 *Vp-1Bd* 基因型;Chang 等<sup>[10]</sup>在中国地方小麦品种中发现了另外 2 个新的变异型 *Vp-1Be* 和 *Vp-1Bf*;与野生型相比,这 5 种变异类型均与低的 *GI* 值相关。张春利<sup>[11]</sup>在克隆小麦 ABA-8 羟化酶基因 TaCYP701A1 全长时发现一个与休眠有关的新基因,命名为 *Dorm-B1*,根据该基因在穗发芽抗感品种间的差异,开发出一个与抗穗发芽相关的共显性 STS 功能标记,位于 7BL 染色体上,命名为 *Dorm-1*。该标记在大多数抗穗发芽品种中扩增出 606 bp 片段,而在绝大多数感穗发芽品种中扩增出 468 bp 片段。

本文利用共显性标记 *Vp1B3*、*Vp1-b2* 和 *Dorm-1* 结合种子发芽法、整穗发芽法以及颖壳、芒和穗轴相结合的发芽方法,对本课题组近几年筛选出的具有不同穗发芽抗性的白粒小麦品系进行穗发芽抗性的基因型和表型鉴定,以明确其穗发芽抗性机理和类型,为培育白粒抗穗发芽品种提供理论依据和亲本材料。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

实验于 2008—2010 年在中国农业科学院作物科学研究所中圃场试验地进行。所用小麦品种(系)11 份,详见表 2。双行区,行长 2 m,行距 30 cm,每行 100 粒。田间管理为底肥每 667 m<sup>2</sup> 施二铵 25 kg,尿素 10 kg;拔节肥每 667 m<sup>2</sup> 施尿素 15 kg。全生育期灌溉 4 次:冬水,返青水,拔节水,灌浆水。防治蚜虫 2~3 次。

### 1.2 方法

#### 1.2.1 整穗发芽法

2008 年北京市小麦收获前遇到了 9 d 的连阴雨天气,穗发芽十分严重。本课题组中圃场试验地亲本圃中 80 份白粒材料以及 2 个红粒对照(京 9428 和京冬 8 号)均未收获,于田间自然降雨条件下进行整穗发芽鉴定,结合分子标记选出不同穗发芽抗性的材料共 11 份(表 2)。随后两年在中圃场试验地继续对这 11 份材料进行穗发芽鉴定。2009 年整穗发芽鉴定是在大部分小麦品种处于腊熟时,每品种选取 25~30 个成熟一致的主

茎穗带穗下节一起剪掉,在通风地方自然风干(约 2 d)。每个品种取 5 穗做整穗发芽试验,剩余的麦穗进行其他发芽处理。整穗发芽试验时将 5 个麦穗捆成一束,在水中浸泡 10~12 h 后插入盛有沙子的塑料盒内,浇足水,用塑料布覆盖,置于室温下保湿。每天喷水一次,以增加湿度,5 d 后取出,统计发芽率。用手剥出籽粒,凡萌发或萌动者为发芽,反之不为发芽。

整穗发芽率(%) = 5 穗的发芽粒数/总粒数 × 100%

2010 年整穗发芽鉴定是在大部分小麦品种黄熟后取穗鉴定,方法与 2009 年相同。

### 1.2.2 籽粒(种子)及其他发芽法

2009 和 2010 年籽粒及其他发芽方法所用材料是除去整穗发芽方法用掉的 5 穗后剩余的 20~25 个麦穗,手工脱粒,在培养皿中做发芽试验,分为 5 种处理,均在室温下进行。(1)籽粒发芽:每品种取 3~4 个穗,手工脱粒后取 100 粒,置于有吸水纸的培养皿中发芽。(2)籽粒+芒发芽:先将每个品种 3~4 个穗的麦芒剪掉,收集起来,再进行手工脱粒,将 100 个籽粒和麦芒一起放入培养皿中发芽。(3)籽粒+穗轴发芽:先将每个品种 3~4 个穗进行手工脱粒,将穗轴剪成小段和 100 个籽粒一起放入培养皿中发芽。(4)籽粒+颖壳发芽:先将每个品种 3~4 个穗剪掉麦芒,再进行手工脱粒,再去掉穗轴,收集颖壳和 100 个籽粒一起放入培养皿中发芽。(5)籽粒+全(包括麦芒、

穗轴和颖壳)发芽:对每个品种 3~4 个穗进行手工脱粒,收集芒、穗轴、颖壳和 100 个籽粒一起放入培养皿中发芽,7 d 后进行发芽率统计。发芽率(%) = 发芽粒数/100 × 100%

### 1.2.3 基因组 DNA 的提取

每品种(系)选取饱满、整齐的籽粒 3 粒,机械粉碎至粉末状,装入 2.0 mL 离心管中;加 0.9 mL 提取液(Tris-HCl 200 mmol · L<sup>-1</sup>, pH 8.0; EDTA 25 mmol · L<sup>-1</sup> pH 8.0; NaCl 288 mmol · L<sup>-1</sup>; 0.5% SDS),充分混匀,65℃水浴 30~60 min,并不时摇动;加入等体积的酚/氯仿(1:1),轻摇 5~10 min;4℃,12 000 r/min 离心 10 min;转移上清到另一无菌 1.5 mL 离心管中,加入等体积氯仿/异戊醇(24:1),轻轻颠倒离心管数次,静置几分钟后,于 4℃,12 000 r/min 离心 10 min;转移上清到另一无菌 1.5 mL 离心管中,加入 0.6 倍体积的异丙醇,轻摇混匀,-20℃沉淀 1 h 以上;4℃,12 000 r/min 离心 10 min;弃上清,将沉淀物用 70% 乙醇洗涤 2 次;4℃,12 000 r/min,离心 5 min;弃上清,自然干燥 1.5 h 以上,加入适量的 TE 溶解 DNA。

### 1.2.4 引物合成、PCR 扩增及电泳

按照 Yang 等<sup>[8]</sup>、Chang 等<sup>[10]</sup>和张春利<sup>[11]</sup>开发的 STS 标记 *Vp1B3*、*Vp1-b2* 和 *Dorm-1* 的引物序列合成引物,并参照他们的实验方法进行 PCR 扩增和电泳分离。其引物序列、退火温度、扩增片段大小和相应基因型见表 1。

表 1 本研究所用引物

Table 1 The primers used in this study

引物 Primer	正向 Forward	反向 Reverse	退火温度/℃ Annealing	片段大小/bp Fragment size	基因型 Genotype
<i>Vp1B3</i>	5'-TGCTCCTTTCCCAATT-GG-3'	5'-ACCCTCCTGCAGCTCATTG-3'	61	652,845 569,672	<i>Vp-1Ba</i> , <i>Vp-1Bb</i> <i>Vp-1Bc</i> , <i>Vp-1Bd</i>
<i>Vp1-b2</i>	5'-TGCTCCTTTCCCAATT-GG-3'	5'-TGCTTCTTCTCTCACCAGTG-3'	66*	532,725 449,507 453,616	<i>Vp-1Ba</i> , <i>Vp-1Bb</i> <i>Vp-1Bc</i> , <i>Vp-1Bd</i> <i>Vp-1Be</i> , <i>Vp-1Bf</i>
<i>Dorm-1</i>	5'-GTTCTCCACCAAA-TCTGA-3'	5'-GCCGGTCTAAACGTACGA-3'	66	486,606	

\* ,退火温度每轮降低 0.4℃。\* , Annealing temperature decreased 0.4℃ at every cycle.

## 2 结果与分析

用 *Vp1B3* 和 *Vp1-b2* 两种功能标记对 11 个参试品种进行检测,二者结果一致。仅检测出 *Vp-1Ba*、*Vp-1Bb* 和 *Vp-1Bc* 三种基因型,未发现 *Vp-1Bd*、*Vp-1Be* 和 *Vp-1Bf* 类型(表 2)。对照品

种京 9428 和京冬 8 号是与抗穗发芽相关的 *Vp-1Bc* 基因型,*Dorm-1* 标记为 486 bp,与感穗发芽相关。京 9428 具有很强的穗发芽抗性,三年整穗发芽率分别为 1.0%、1.5% 和 6.2%,平均为 2.9%;2009 年籽粒发芽率为 19.0%,而籽粒+芒、籽粒+穗轴、籽粒+颖壳和籽粒+全 4 个处理

的发芽率分别为 1.0%、5.0%、2.0% 和 1.0%，明显低于籽粒发芽率；2010 年仅有籽粒+颖壳和籽粒+全 2 个处理的发芽率明显低于籽粒发芽率。以上结果表明，京 9428 的穗发芽抗性不仅受粒色和 *Vp-1Bc* 基因控制，而且与颖壳抑制物有关。对照京冬 8 号具有中等穗发芽抗性，三年整穗发芽率分别为 24.3%、29.2% 和 30.1%，平均为 27.9%；2009 年籽粒发芽率为 36.0%，籽粒+芒和籽粒+穗轴发芽率分别为 32.0% 和 30.0%，与籽粒发芽率接近，而仅籽粒+颖壳和籽粒+全 2 个处理的发芽率为 3.0%，明显低于籽粒发芽率；2010 年得到类似结果。表明京冬 8 号的穗发芽抗性由粒色、*Vp-1Bc* 基因和颖壳抑制物共同控制。

为了便于分析，依据两个对照品种京 9428 和京冬 8 号以及白粒最高发芽率品种 CA0306 的平均整穗发芽率，我们将 9 个白粒品种穗发芽分为四类：凡平均整穗发芽率与京 9428 接近者为强抗穗发芽型；与京冬 8 号接近者为中抗穗发芽型；与

CA0306 接近者为高感穗发芽型；介于京冬 8 号和 CA0306 之间偏向京冬 8 号者为中感穗发芽型。第一类强抗穗发芽型，包括 CA0431 和山东 046432。平均整穗发芽率为 8.3% 和 8.0%，比强抗穗发芽对照京 9428 发芽率高约 5 个百分点。CA0431 为感穗发芽 *Vp-1Ba* 基因型，*Dorm-1* 分子标记检测结果 486 bp，为感穗发芽类型片段；山东 046432 是 *Vp-1Bc* 基因型和 *Dorm-1* 的 606 bp 片段，均与抗穗发芽相关。两个品系 2009 年各种处理发芽率差异不大，但 2010 年籽粒发芽率与其他 5 个处理发芽率存在较大差异，其中籽粒+芒、籽粒+颖壳、籽粒+全和整穗发芽率明显低于籽粒发芽率。表明 CA0431 和山东 046432 的穗发芽抗性与芒和颖壳或它们的分泌物有关。2009~2010 两年 CA0431 的籽粒发芽率为 1.0% 和 47.5%，第一年比两个红粒抗穗发芽对照低，第二年介于二者之间。因此，还有其他遗传因素控制其穗发芽，需要进一步研究。

表 2 不同处理的穗发芽率

Table 2 Frequency of seed germination under different treatments

品种 Cultivar	2008				2009						2010						整穗平均 Average of intact spike
	粒色 Grain color	<i>Vp1B</i>	<i>Dorm-1</i> /bp	整穗 Intact spike	籽粒 Seed	籽粒 +芒 Seed + awn	籽粒 +穗轴 Seed + stalk	籽粒 +颖壳 Seed + glume	籽粒 +全 Seed + all	整穗 Intact spike	籽粒 Seed	籽粒 +芒 Seed + awn	籽粒 +穗轴 Seed + stalk	籽粒 +颖壳 Seed + glume	籽粒 +全 Seed + all	整穗 Intact spike	
京 9428	红 Red	<i>Vp-1Bc</i>	486	1.0	19.0	1.0	5.0	2.0	1.0	1.5	27.0	24.0	32.5	12.5	6.0	6.2	2.9
山东 046432	白 White	<i>Vp-1Bc</i>	606	—	1.0	1.0	0.0	0.0	1.0	3.2	26.5	17.5	23.0	18.5	14.5	12.7	8.0
CA0431	白 White	<i>Vp-1Ba</i>	486	4.7	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	2.0	47.5	21.5	37.0	17.0	14.5	18.1	8.0
矮抗 58	白 White	<i>Vp-1Bc</i>	486	13.1	16.0	4.0	4.0	0.0	0.0	27.0	32.0	18.0	24.5	9.5	9.0	10.7	16.9
CA9550-2	白 White	<i>Vp-1Bc</i>	486	6.9	9.0	1.0	8.0	0.0	0.0	4.8	90.0	64.0	81.0	61.5	56.5	49.8	20.5
京冬 8	红 Red	<i>Vp-1Bc</i>	486	24.3	36.0	32.0	30.0	3.0	3.0	29.2	71.0	66.5	71.5	33.0	39.0	30.0	27.9
CA9640	白 White	<i>Vp-1Bc</i>	486	30.7	46.0	17.0	55.0	0.0	1.0	47.8	92.0	71.5	87.5	68.0	43.5	46.7	41.7
CA0459	白 White	<i>Vp-1Bc</i>	486	53.3	19.0	6.0	18.0	10.0	2.0	44.1	96.5	76.0	87.5	72.0	71.0	49.3	48.9
CA0493	白 White	<i>Vp-1Bc</i>	486	55.6	22.0	10.0	18.0	6.0	4.0	57.8	95.5	81.5	89.5	64.5	56.0	57.0	56.8
山东 928802	白 White	<i>Vp-1Bc</i>	486	—	93.0	65.0	75.0	17.0	16.0	71.4	80.0	68.0	80.0	58.0	59.0	54.5	63.0
CA0306	白 White	<i>Vp-1Bc</i>	486	82.7	94.9	82.0	72.0	45.0	42.0	83.7	96.0	87.0	97.0	76.5	73.0	93.4	86.6
平均 Average				30.0	32.4	20.0	25.9	7.5	6.4	33.9	67.6	54.1	64.6	44.6	40.2	39.0	34.7

“—”表示未鉴定穗发芽。“—” indicates the PHS was not tested.

第二类为中抗穗发芽型，包括矮抗 58 和 CA9550-2，三年平均整穗发芽率为 16.9% 和 20.5%，较红粒中抗对照京冬 8 号整穗发芽率

(27.9%) 低。矮抗 58 为 *Vp-1Ba* 基因型，*Dorm-1* 标记为 486 bp，均与感穗发芽相关。2009 年和 2010 年籽粒发芽率分别为 16.0% 和 32.0%，均

明显高于籽粒+芒、籽粒+穗轴、籽粒+颖壳和籽粒+全 4 个处理。表明矮抗 58 的穗发芽抗性与芒、穗轴和颖壳或它们的分泌物有关。CA9550-2 是与强抗穗发芽相关的 *Vp-1Bb* 基因型;*Dorm-1* 分子标记检测结果与感穗发芽相关;2009 年和 2010 年其籽粒发芽率均明显高于籽粒+芒、籽粒+颖壳和籽粒+全 3 个处理,与籽粒+穗轴处理发芽率接近。表明芒和颖壳或它们的分泌物对穗发芽有一定的抑制作用,但籽粒发芽率两年差异很大(分别为 9.0%和 80.0%),*Vp-1Bb* 基因是否抑制 CA9550-2 的穗发芽还需进一步研究证实。

第三类为中感穗发芽型,包括 CA9640、CA0459 和 CA0493 三个品系,其平均整穗发芽率分别为 41.7%、48.9%和 56.8%。这 3 个中感穗发芽材料经 *Vp1B3* 和 *Dorm-1* 标记检测均与感穗发芽相关。两年的籽粒发芽率均明显高于籽粒+芒、籽粒+颖壳和籽粒+全 3 个处理的发芽率,而与处理籽粒+穗轴的发芽率比较接近,表明芒和颖壳或它们的分泌物对 CA9640、CA0459 和 CA0493 的穗发芽有一定的抑制作用,穗轴作用较小或无作用。

第四类为高感穗发芽型,包括山东 928802 和 CA0306,平均整穗发芽率为 63.0%和 86.6%,分别属于 *Vp-1Bb*、*Vp-1Bc* 基因型,均与抗穗发芽相关。但它们两年的籽粒发芽率均很高,山东 928802 分别为 93.0%和 80.0%;CA0306 分别为 94.9%和 96.0%,均为高感穗发芽,*Vp-1Bb*、*Vp-1Bc* 基因并未对发芽起抑制作用。两年的籽粒发芽率明显高于处理籽粒+颖壳和籽粒+全,也高于处理籽粒+芒,与 2009 年处理籽粒+穗轴有差异,而与 2010 年处理籽粒+穗轴无差异。

## 3 讨论

### 3.1 成熟度对穗发芽的影响

张海峰等<sup>[14]</sup>研究表明,品种的成熟度对穗发芽率有显著影响,我们的试验结果也证实了这一点。2010 年 11 个品种的平均籽粒发芽率、处理籽粒+芒、籽粒+轴、籽粒+壳和籽粒+全的发芽率均高于 2009 年,是 2009 年相应值的 2~6 倍(表 2)。除山东 928802 籽粒发芽率外,2010 年每个品种的这 5 种处理发芽率均比 2009 年高。除两年灌浆后期的气候因素不同外,成熟度的不同很可能是两年差异的主要原因。2009 年是在大部分材料处于腊熟期取穗鉴定,而 2010 年是在绝

大部分材料完熟后取穗鉴定。如 CA9550-2、京冬 8 号、CA0459 和 CA04932 在 2009 年籽粒发芽率依次为 9.0%、36.0%、19.0%和 22.0%,属于抗穗发芽型;而 2010 年籽粒发芽率分别为 80.0%、71.0%、96.5%和 95.5%,则属于感穗发芽类型。但三年 11 个品种的平均整穗发芽率分别为 30.3%、33.9%和 39.0%,差异并不太大。除 CA9550-2 外,同一品种不同年份整穗发芽率差异明显比籽粒发芽率差异小。京冬 8 号三年整穗发芽率接近,均为中抗类型;CA0459 和 CA0493 三年整穗发芽率接近,均为中感类型。因此,在实际育种工作中,如果仅用籽粒发芽一个指标进行穗发芽筛选时有可能出现误判。

### 3.2 穗发芽抗性机制

整穗发芽试验能较好反映小麦穗发芽的综合抗性,其鉴定结果也符合生产实际。但影响穗发芽的因素较多,除种子休眠外,还有  $\alpha$ -淀粉酶、穗部结构及种皮颜色、颖壳抑制物等诸多因素影响<sup>[4]</sup>。如果仅依靠整穗发芽对小麦的穗发芽抗性进行鉴定,则不能全面了解抗穗发芽的机理。本研究利用与穗发芽相关的共显性 STS 标记 *Vp1B3*、*Vp1-b2* 和 *Dorm-1*,结合整穗、籽粒及籽粒+颖壳等不同发芽处理,研究了穗发芽抗性机理。Yang 等<sup>[8]</sup>研究表明,一般感穗发芽品种为 *Vp-1Ba* 基因型,抗穗发芽品种是 *Vp-1Bb* 和 *Vp-1Bc* 基因型。本试验中的京 9428、山东 046432 和京冬 8 号均是 *Vp-1Bc* 基因型,它们具有强或较强的穗发芽抗性;CA0306 为 *Vp-1Bc* 基因型,但严重感穗发芽。CA9550-2 和山东 92880 是 *Vp-1Bb* 基因型,前者是中抗穗发芽,后者为高感穗发芽。因此,并非所有 *Vp-1Bb* 和 *Vp-1Bc* 基因型的品种均抗穗发芽,其原因还需进一步研究。这也反映了小麦穗发芽是一个受多种因素控制的性状,其抗性机理比较复杂。张春利<sup>[11]</sup>开发了位于 7BL 染色体上与抗穗发芽相关的共显性 STS 功能标记 *Dorm-1*,在 104 份白粒小麦材料中可扩增出 468 bp 和 606 bp 两类带型,这两类条带与品种的穗发芽指数存在极显著,认为该标记可用于穗发芽分子标记辅助育种。本研究中仅山东 046432 可扩增出 606 bp 片段,而且具有很强的穗发芽抗性。与籽粒发芽相比,颖壳或颖壳抑制物对本试验的 11 个品种穗发芽均有抑制作用,只是不同品种作用大小有差异。麦芒或麦芒分泌物对 9 个白粒品种穗发芽有一定抑制作用。因此,在实际育

种中应将分子标记筛选和整穗发芽结合起来对穗发芽抗性进行鉴定,才能获得可靠的结果。

我国北方冬麦区生产上大部分为白粒品种。但是,一般情况下白粒小麦比红粒小麦更易穗发芽。这是由于控制籽粒颜色的 R 基因是一个转录调节因子,它通过调节控制类黄酮合成的几个基因的表达而影响籽粒的休眠性,从而影响穗发芽抗性<sup>[12]</sup>。然而,并非所有白粒小麦的穗发芽抗性就一定低于红粒小麦。如我国的一些白粒地方品种涪陵须须麦、万县白麦籽、永川白麦籽、阆中白麦子等对穗发芽具有极强的抗性。但这些地方品种农艺性状差,较难应用于育种。本研究中的 2 份白粒小麦品系 CA0431 和山东 046432 的整穗发芽率明显低于对照京冬 8 号(红粒),与强抗穗发芽对照京 9428(红粒)较为接近。CA0431 和山东 046432 农艺性状优良,是白粒小麦抗穗发芽育种中很好的亲本材料。CA0431 早熟、多穗、中矮秆;山东 046432 矮秆、多穗、中熟。另外,本研究中发现,白粒小麦品种 CA9550-2 穗发芽敏感性因年份而异。2008 和 2009 两年整穗发芽率为 6.9%和 4.8%,为高抗类型,而 2010 年整穗发芽率是 49.8%,为中抗到中感类型。这可能是由于不同年份籽粒灌浆到成熟期的环境条件(如温度和湿度)以及成熟度不同所致,蒋国良等<sup>[13]</sup>也发现类似情况。所以,对白粒小麦品种穗发芽抗性应进行多年重复鉴定,才能获得可靠的结果。

参考文献:

[1] 吴兆苏. 小麦育种学[M]. 北京: 农业出版社, 1990: 299-301.

[2] Khan A A. Control and manipulation of seed dormancy, In: G. A. Lang (Ed.). Plant dormancy physiology, Biochemistry and Molecular Biology[M]. UK Wallingford, CABI Press, 1996,

29-41.

[3] Derera N F, Bhatt G M, McMaster G J. On the problem of pre-harvest sprouting of wheat [J]. Euphytica, 1977, 26: 299-308.

[4] 肖世和, 闫长生, 张海萍, 等. 小麦穗发芽研究[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2002: 152-160.

[5] Flintham J, Adlam R, Bassoi M, et al. Mapping genes for resistance to sprouting damage in wheat [J]. Euphytica, 2002, 126: 39-45.

[6] Kulwal P L, Kumar N, Gaur A, et al. Mapping of a major QTL for pre-harvest sprouting tolerance on chromosome 3A in bread wheat [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 111: 1052-1059.

[7] Ogonnaya F C, Imtiaz M, Hearnden P, et al. Identification of novel gene for seed dormancy in wheat [C]//In proceedings of the 13th Australasian Plant Breeding conference. April, 2006, Christchurch, New Zealand.

[8] Yang Y, Zhao X L, Xia L Q, et al. Development and validation of a Viviparous-1 STS marker for pre-harvest sprouting in Chinese wheats [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2007, 115: 971-980.

[9] L Q Xia, Y Yan, Y Z Ma, et al. What can the Viviparous-1 gene tell us about wheat pre-harvest sprouting [J]. Euphytica, 2009, 168: 385-394.

[10] C Chang, H P Zhang, J M Feng, et al. Identifying alleles of Viviparous-1B associated with pre-harvest sprouting in micro-core collections of Chinese wheat germplasm [J]. Molecular Breeding. 2010, 25: 481-490.

[11] 张春利. 小麦抗穗发芽分籽标记的发掘与验证[D]. 北京: 中国农业科学院, 2008.

[12] Himi E, Noda K. Red grain color gene (R) of wheat is a Myb-type transcription factor [J]. Euphytica, 2005, 143: 239-242.

[13] 蒋国良, 陈兆夏, 刘世家, 等. 白皮小麦收获前穗发芽及品种抗性机制探讨[J]. 作物学报, 1998, 24(6): 793-798.

[14] 张海锋, 卢荣禾. 小麦穗发芽抗性机理与研究[J]. 作物学报, 1993, 19(6): 523-529.