

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)¹

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 5 个抗性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 抗性标记, 西农 172、Kalango、淮麦 40、豫农 186 同时含有 2 个功能标记; 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, 8 份 (17.02%) 同时含有 2 个功能标记。抗性位点的累加可提升抗性水平。自然群体中穗发芽率和发芽指数从不含的 36.45% 和 34.99% 降至含有 2 个抗性位点的 18.17% 和 25.87%, 高代材料也呈现相同的趋势。高代材料中抗以上与其他材料在含有抗性位点数目间差异显著, 含有 2 个标记材料在前者达到 17.02% 而在后者仅 4.94%, 表明利用功能标记可显著改良抗性。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 Science in Xu-Huai Region of Jiangsu Province, 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 five 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 intermediate resistance, and 57.90% of them contained functional resistance alleles of Vp1Ba and/or Dorm-B1b. The germplasm resources Xinong 172, Kalango, Huaimai 40 and Yunong 186 were detected carrying both functional alleles. 36.72% (47) of the advanced breeding lines showed intermediate resistance, of which 87.23% contained resistance alleles and eight (17.02%) contained two functional alleles. Stacking resistance loci can increase the level of pre-harvest sprouting resistance. In natural populations, the whole-split germination and seed germination decreased from 36.45% and 34.99% in non-resistant individuals, respectively, to 18.17 % and 25.87 % 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, with a rate of 17.02 % for those with two markers compared to only 4.94 % for others.

收稿日期: 2023-11-06

修回日期: 网络出版日期:

URL:

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)

indicating that using functional markers can significantly improve resistance. 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 Yellow and Huaihai areas in China.

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

穗发芽（Pre-harvest sprouting, PHS）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在我国黄淮及北方冬麦区的穗发芽有逐年加重的趋势。

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，如面筋含量、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，在育种过程中较难广泛应用，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。目前为止，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 等染色体上，其中一部分已开发功能标记在种质资源鉴定和育种中广泛应用^[7, 14-20]。*Vp1* 基因能够促进胚成熟的同时加速胚休眠，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 *Vp1B* 与穗发芽抗性相关，并开发 *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 *Halber* 等品种^[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*。张春利等^[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-1* 鉴定 *Dorm-B1a* 和 *Dorm-B1b* 等位变异。这些功能标记 *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*)，其作为小麦轮回选择育种的有力工具。矮败小麦是在其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*)，两个基因均位于 4D 染色体上，并且紧密连锁^[26]。利用太谷核不育小麦和矮败小麦选择优良可育株用于纯系品种培育，构建轮回改良群体，省去人工去雄步骤，国内多家单位构建太谷核不育小麦和矮败小麦轮回群体，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, 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。本研究通过统计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 5 份抗穗发芽种质材料矮败轮回群体衍生的 128 份高世代材料, 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 *PMI9* 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奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

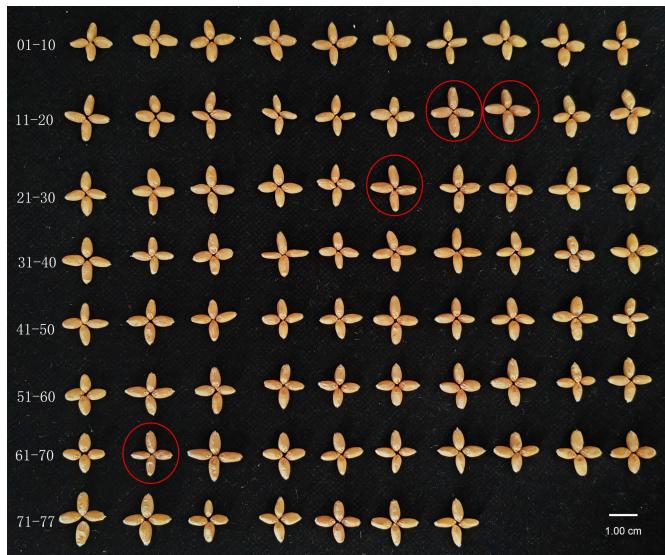
供试材料由 77 份种质资源和 128 份高世代品系组成, 其中种质资源是本团队经多年积累的 3000 余份种质资源中经田间自然鉴定抗穗发芽表现较好的种质(表 1、图 1), 高世代品系为导入了抗穗发芽种质的矮败轮回群体衍生的 F_{2:6} 代品系, 导入亲本的抗性等级及其功能标记带型见表 2。本试验所用材料于 2020-2021 年种植于江苏徐淮地区淮阴农业科学研究所淮安科研创新基地(33°53' N, 119°04' E)。试验采用随机区组试验设计, 2 个重复, 其中 77 份种质资源两行区, 行长 1.5 m, 行间距 25 cm; 128 份高世代品系 6 行区, 行长 7 米, 行间距 25 cm。待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 天后存放于-20°C 冰箱, 待全部材料收获后, 统一进行试验。

表 1 供试小麦种质名称及来源
Table 1 The name and origin of wheat germplasm population

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

*为红皮小麦

*indicates red 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 种质资源材料的籽粒概况
Fig.1 Seed profile of germplasm materials

表 2 导入轮回群体的 5 份抗穗发芽种质资源的功能标记带型

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

材料名称 Name	<i>Vp1B3</i>	Dorm-B1	整穗发芽率 SGR(%)	发芽指数 GI(%)	抗性等级 Resistance level
西农 172	a	b	20.65	26.84	MR
金麦 54	a	a	25.27	28.03	MR
泛农 6 号	a	a	10.06	18.29	R
保丰 1707	a	a	12.26	25.06	MR
藁优 2018	a	a	5.39	12.49	R
豫农 186	a	b	9.36	28.57	MR

Vp1B3 扩增产生的 569bp 和 652bp 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 468bp 和 606bp 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 569bp and 652bp bands amplified by *Vp1B3* were labeled as type a and type b, respectively, with type a showing resistance; the 468bp and 606bp bands amplified by Dorm-B1 were labeled as type a and type b, respectively, with type b showing resistance. The same as below

1.2 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 10min，然后用纯水浸泡 8h，并用吸水纸吸干多余水分并称重，记为 G_1 ，计算整穗吸水率，整穗吸水率 = $G_1 - G_0$ 。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 天后取出麦穗，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（spike germination rate, SGR）= 发芽粒数/总粒数 × 100%。参考小麦抗穗发芽检测方法标准 (NY/T1739-2009)^[32]，将 SGR < 5%，为高抗 (HR)；5% ≤ SGR < 20%，为抗 (R)；20% ≤ SGR < 40%，为中抗 (MR)；40% ≤ SGR < 60%，为中感 (S)；SGR ≥ 60%，为高感 (HS)。

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 °C 暗培养 7 天，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 天后，对不发芽的种子用赤霉素 (1/10000) 处理，三天后

仍不发芽的种子视为无活力种子，并记录发芽7天时籽粒发芽数为发芽籽粒数，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（grain germination rate, GGR）= 发芽籽粒数/最终萌发籽粒数×100%^[33]。发芽指数（germination index, GI）= $(7 \times n_1 + 6 \times n_2 + 5 \times n_3 + 4 \times n_4 + 3 \times n_5 + 2 \times n_6 + 1 \times n_7) / (7 \times \text{总籽粒数}) \times 100\%$ ，其中 n_1 、 n_2 、……、 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%≤GI<20%）、中抗（20%≤GI<40%）、中感（40%≤GI<60%）和高感（GI≥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）说明书步骤提取新鲜叶片的DNA，于-20℃保存备用。供试材料进行 *VpIB*、*Dorm-B1* 和 *PMI9* 位点的功能标记检测，分别利用 *VpIB3*、*Dorm-B1* 和 *PMI9* 标记进行（表3）。其中 *VpIB3* 扩增的 569bp、652bp 和 845bp 对应记为 a、b 和 c 型，其中 a 和 c 型为抗；*Dorm-B1* 扩增的 468bp 和 606bp 条带分别记为 a 和 b 型，其中 b 型为抗；*PMI9* 扩增的 117bp 和 99bp 分别记为 a 和 b 型，其中 a 型为抗。PCR 反应体系为 10 μL：模板 DNA（50ng/μL）1.0 μL、每条引物（10 nmol/μL）0.4 μL、2×Taq MasterMix 5.0 μL、ddH₂O 3.2 μL。扩增程序为：94℃预变性 5 min，94℃变性 30s，55-65℃退火 45s，72℃延伸 45s，循环 35 次；72℃终延伸 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	引物序列(5'-3') Primer sequence (5'-3')	扩增片段 (bp) Fragment size	等位变异 Allelic variation
<i>VpIB3</i>	F: TGCTCCTTCCCAATTGG R: ACCCTCTGCAGCTATTG	569/652/845	<i>VpIBa/VpIBb/VpIBc</i>
<i>Dorm-B1</i>	F: GTTCCTCCCACCAAATCTCA R: GCCCGGTCTAACGTACGA	468/606	<i>Dorm-B1a/Dorm-B1b</i>
<i>PMI9</i>	F: CATGTACTAGTGACACGGATG R: CTGCCGCTAGTTCACTACAC	117/99	<i>PMI9a/PMI9b</i>

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

1.2.3 数据分析

描述统计分析采用 SAS/STAT v9.4 的 PROC MEANS 软件进行。方差分析采用 SAS/STAT v9.4 的 PROC GLM。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)。高代材料含有抗性位点数目在中抗以上材料及其他材料间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相关绘图。

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例，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的遗传率均高于 91%，表明本研究试验误差控制较好，采用的指标适合于遗传及育种研究。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仅 36.40% 和 37.17%，达到中抗水平，抗穗发芽指标变异系数超 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及较大的变异程度（图 2）。

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 [0%,5%]		抗 R [5%, 20%]		中抗 MR [20%,40%]		中感 S [40%,60%]				
		高感 HS [60%,100%]										
穗发芽率 SGR (%)	种质资源 G	7	10	34	8	10	69	32.07 b	66.97	0.02~100.00	92.64	
	高代材料 HIL	2	19	49	34	19	123	38.82 a	50.61	1.41~90.59	91.14	
	所有材料 ALL	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 G	3	14	29	23	4	73	34.00 a	50.39	0.79~67.46	94.28	
	高代材料 HIL	0	12	55	55	5	127	39.00 a	34.30	8.04~75.00	94.68	
	所有材料 ALL	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 G	2	36	28	6	1	73	65.71 a	19.27	28.35~108.31	75.80	
	高代材料 HIL	2	65	49	6	3	125	64.97 a	22.69	22.44~153.37	80.81	
	所有材料 ALL	4	101	77	12	4	198	65.24	21.43	22.44~153.37	79.08	

均值后不同字母表明种质资源和高代材料在该性状上差异显著，显著水平为 0.05。

Different letters after the means indicate that germplasm resources and high generation materials differed significantly in this trait at 0.05 level of significance.

SGR: spike germination rate; GI: germination index; SWA: spike water absorption.



材料编号及穗部发芽抗性水平为 1: 天禾 9 号 (HS); 2: 济麦 44 (S); 3: 洛麦 31 (R); 4: 锦绣 21 (HR); 5: 滩麦 1209 (HR); 6: 菡丰 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)

Number of materials and spike germination resistance levels were 1: Tianhe No. 9 (HS); 2: Jiamai 44 (S); 3: Luomai 31 (R); 4: Jinxiu 21 (HR); 5: Suimai 1209 (HR); 6: Yuanfeng 15 (MR); 7: Bao Feng 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); 14: PI8585 (MR); 15: Huaimai 40 (MR); 16: Kalango (HR)

图 2 种质资源材料的穗部发芽表现

Fig.2 Spike germination performance of germplasm materials

具体的说，田间自然鉴定种质资源群体中穗发芽率和发芽指数中达到中抗及以上水平的种质占其群体

的 73.91% 和 63.01%，同时在两个指标均达到中抗以上的比例为 49.35%，远高于文献报道种质资源抗性比例^[38]，表明自然鉴定结果具有一定的准确性但同时也仍需更精准鉴定的确认。而通过轮回选择，高代群体中单个指标达到中抗以上占群体 56.91% 和 52.76%，同时在两个指标均达到中抗以上的比例达到 36.72%，表明通过矮败小麦群体改良可显著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品系群体在各指标的部分，种质资源的抗性略优于高代品系群体（表 4、图 3）。例如，种质资源群体的抗穗发芽指标值均低于高代育种群体，其中穗发芽率间差异达到显著水平（32.07% vs 38.82%）。

综上分析表明研究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具有极高的抗穗发芽能力，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。

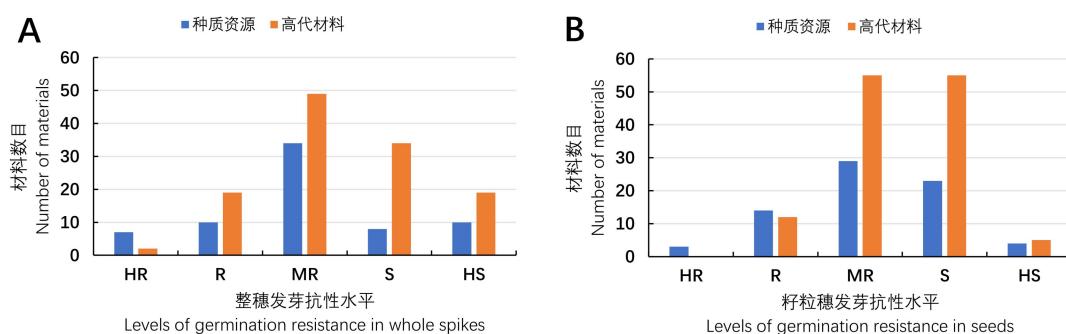


图 3 种质资源及高代材料的穗发芽法和籽粒发芽法的频数分布图

Fig.3 Frequency distribution of spike germination and seed germination trait in germplasms and high-generation lines

前人研究表明整穗吸水率性状影响了穗发芽水平，本研究中的种质资源群体与高代群体的整穗吸水率不存在差异，平均整穗吸水率约 65%（表 4）。同时相关性分析也表明穗发芽率与发芽指数存在显著正相关，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，再考虑到相关系数仅在 -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 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 Trait	所有材料 ALL			种质资源 G			高代材料 HL		
	整穗吸水率 SWA(%)	穗发芽率 SGR(%)	发芽指数 GI(%)	整穗吸水率 SWA(%)	穗发芽率 SGR(%)	发芽指数 GI(%)	整穗吸水率 SWA(%)	穗发芽率 SGR(%)	发芽指数 GI(%)
	n.s.	*		n.s.	n.s.		**	*	
整穗吸水率 SWA(%)	0.14	***	-0.04		***	0.24		***	
穗发芽率 SGR(%)	0.49		0.04	0.50		0.21	0.47		
发芽指数 GI(%)	0.14								

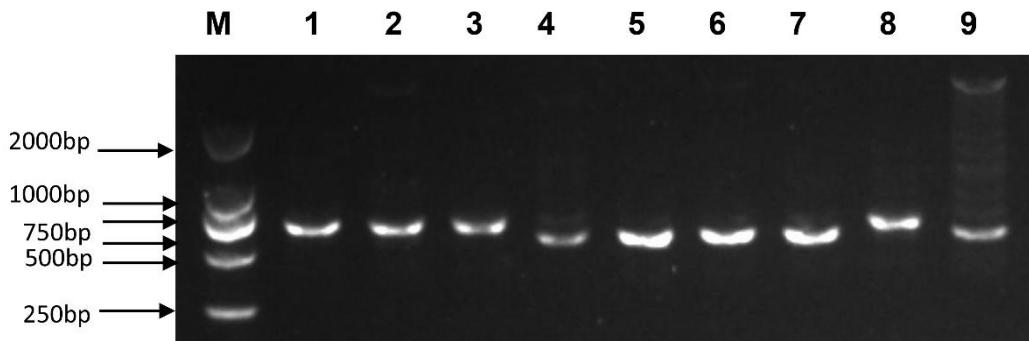
n.s.:未达到显著水平；*、**、***表示分别在 0.05、0.01、0.001 水平上显著相关；下同

n.s.: 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，利用常用的三个功能标记 *Vp1B3*、*Dorm-B1* 和 *PM19* 对所有供试材料进行基因分型（图 4）。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 *VpIB3* 标记的抗性等位基因分布较广（a 型），达到 54.55%（42 份），*Dorm-B1* 标记在种质资源中仅有 5 份材料（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。



M: 2000bp 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: Guantai 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 *VpIB3* 标记的分型结果图

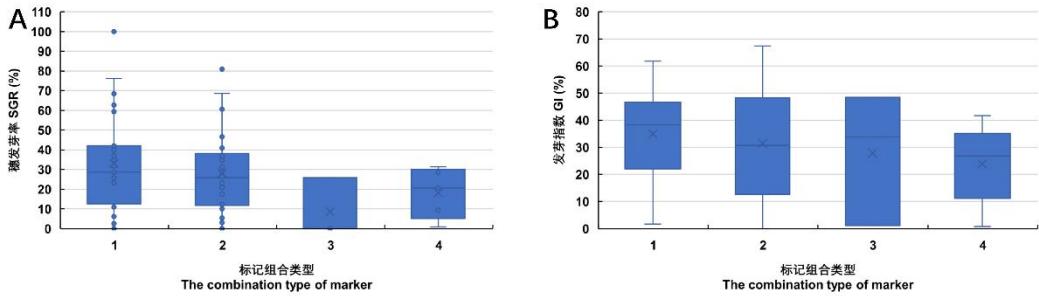
Fig. 4 The fragments amplified with marker *VpIB3* from the germplasm in this study

通过抗性标记间组合类型种质资源抗性的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 个抗性位点的穗发芽率和发芽指数均值间差异虽不显著，但呈明显下降趋势，其中不含有抗性位点的种质材料（*VpIBb+Dorm-B1a*）的穗发芽率、发芽指数平均值为 36.65% 和 34.99%，含有 2 个抗性位点的种质资源（*VpIBa+Dorm-B1b*）仅为 18.17% 和 23.87%，含有 1 个抗性位点的种质资源则分别分布在 12.93%~31.48%、27.82%~35.13%。通过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，而整穗发芽率和发芽指数中均达到中抗以上种质资源的功能标记分布情况（表 7），其中 42.10%（16/38）不含有 *VpIB3*、*Dorm-B1* 的抗性位点，表明本种质资源群体含有的穗发芽抗性位点有待进一步的挖掘。需要说明的是，虽然含有 *Dorm-B1* 抗性标记的种质资源数目过少，不同标记间组合均值的多重比较显著性结果仅供参考，然而不同标记组合间抗性趋势分析仍具有意义。

表 6 种质资源中不同标记组合类型的穗发芽表型分析

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

Marker Type	穗发芽率 SGR(%)					发芽指数 GI(%)				
	相关系数 $r=-0.25^*$					相关系数 $r=-0.15$				
	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>VpIBb+Dorm-B1a</i>	28	36.65a	1.14	100.00	63.92	31	34.99a	1.71	61.86	46.21
<i>VpIBa+Dorm-B1a</i>	34	31.48a	3.07	82.94	63.68	34	35.13a	7.91	67.46	50.84
<i>VpIBb+Dorm-B1b</i>	2	12.93a	0.02	25.84	141.26	3	27.82a	1.07	48.46	87.28
<i>VpIBa+Dorm-B1b</i>	5	18.17a	0.79	31.37	71.27	5	23.87a	0.79	41.68	62.36



标记组合类型中 1: Vp1Bb+Dorm-B1a 类型; 2: Vp1Ba+Dorm-B1a 类型; 3: Vp1Bb+Dorm-B1b 类型; 4: Vp1Ba+Dorm-B1b 类型。
In the combination type of marker column, 1: Vp1Bb+Dorm-B1a type; 2: Vp1Ba+Dorm-B1a type; 3: Vp1Bb+Dorm-B1b type; 4: Vp1Ba+Dorm-B1b type.

图 5 不同标记组合类型在种质资源 (A、B) 中的穗发芽相关性状表现分析

Fig. 5 The classification analysis of the pre-harvest sprouting traits in the germplasm (A, B) with different combination type of markers

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

材料名称 Name	Vp1B3	Dorm-B1	整穗发芽率 SGR(%)	发芽指数 GI(%)	抗性等级 Resistance level
泛麦 26	b	a	25.75	38.33	MR
丰德存麦 5 号	b	a	25.11	24.45	MR
宁 S1364	a	a	24.26	12.62	MR
西纯 2 号	a	a	26.41	35.25	MR
PI8585	b	a	39.88	31.28	MR
LBF11(8)-12-6	b	b	.	33.91	MR
涡麦 12	a	a	17.45	35.40	MR
安农 91168	b	a	25.83	38.50	MR
西农 719	a	a	24.18	11.12	MR
小偃 6 号	a	a	18.40	7.91	R
滩麦 1209	a	a	4.19	28.24	MR
PI07-160	a	a	3.07	12.31	R
颖麦 3 号	b	a	28.66	38.46	MR
PI977	a	a	3.96	16.71	R
山农 F2032	a	a	23.79	9.05	MR
PI985	a	a	31.41	25.50	MR
财源 6 号	b	a	36.59	21.47	MR
苑丰 15	a	a	34.72	38.98	MR
西农 172	a	b	20.65	26.84	MR
洛麦 31	b	a	10.97	38.28	MR
金麦 54	a	a	25.27	28.03	MR
丰大 1664	b	a	23.65	24.17	MR
泛农 6 号	a	a	10.06	18.29	R
保丰 1707	a	a	12.26	25.06	MR
Kalango	a	b	0.79	0.79	HR
圣育麦 1 号	b	a	23.18	38.04	MR
郑麦 1833	b	a	28.64	30.96	MR
淮麦 40	a	b	28.70	21.47	MR
宁麦资 126	b	a	1.14	1.71	HR
宁麦资 119	b	a	.	15.08	R
郑麦 366	a	a	20.88	16.14	MR
藁优 2018	a	a	5.39	12.49	R
周麦 36	b	a	31.76	30.95	MR
豫农 186	a	b	9.36	28.57	MR
锦绣 21	b	a	2.53	23.81	MR
鄂麦 21	b	b	0.02	1.07	HR
徐麦 0020	b	a	6.18	10.75	R
隆平 9681	b	a	12.61	22.06	MR
泛麦 26	b	a	25.75	38.33	MR
丰德存麦 5 号	b	a	25.11	24.45	MR
宁 S1364	a	a	24.26	12.62	MR
西纯 2 号	a	a	26.41	35.25	MR
PI8585	b	a	39.88	31.28	MR
LBF11(8)-12-6	b	b	.	33.91	MR
涡麦 12	a	a	17.45	35.40	MR
安农 91168	b	a	25.83	38.50	MR
西农 719	a	a	24.18	11.12	MR

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 芯片对这些种质资源进行测序并聚类分析（图 6），结果表明在遗传距离 0.30 处可将本研究的种质资源材料划分为 59 个类群，其中 39 个种质材料单独成群，该种质资源群体内材料遗传多样性丰富。

该种质资源材料中 38 份穗发芽抗性水平达到中抗的材料, 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。

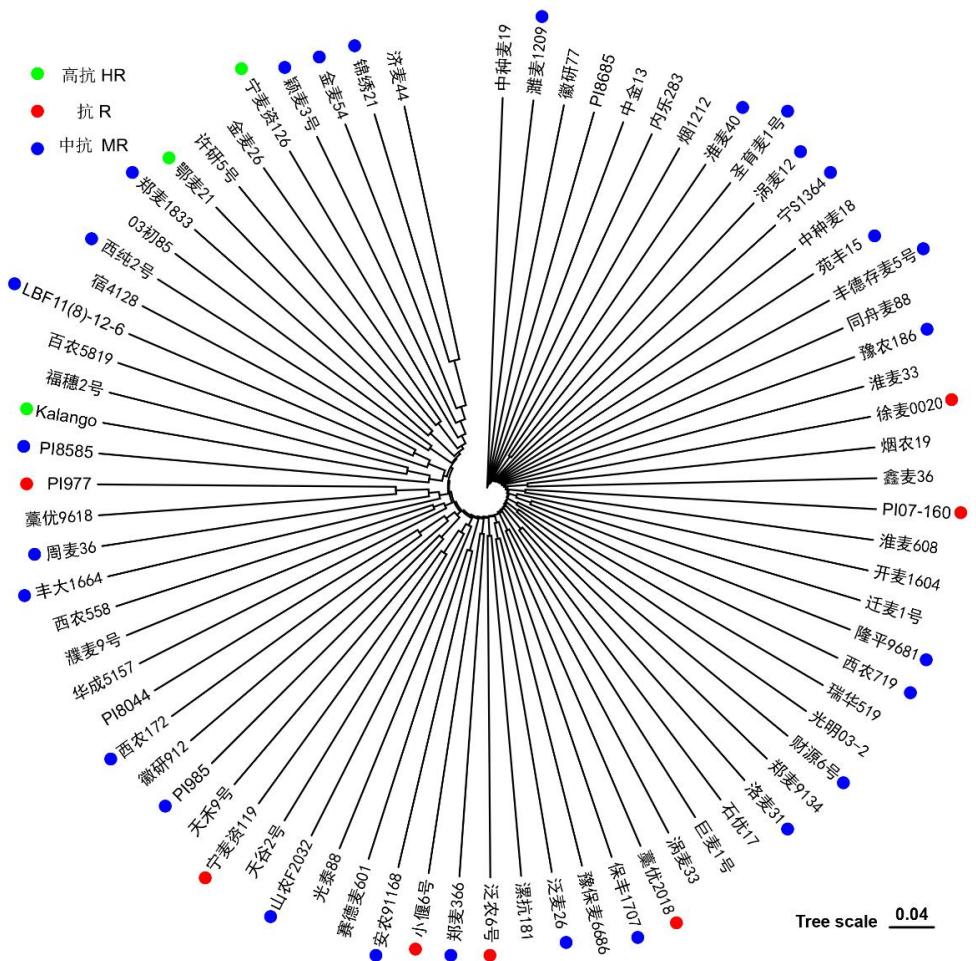


图 6 本研究种质资源材料的聚类分析图

Fig. 6 The cluster analysis of the germplasm materials in this study

2.4 高代材料中穗发芽功能标记 *Vp1B3*、*Dorm-B1* 的等位变异类型分布

高代材料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中表现一致（图 7），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 份材料同时含有两个抗性位点，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，*VpIB3* 抗性位点在群体内的充分重组，其中 99 份含有 *VpIBa* 型位点，29 份含有 *VpIBb* 型位点，而含有 *VpIBa* 型位点的材料穗发芽抗性得到显著提升，穗发芽率平均降低 2.13%，发芽指数平均降低了 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 *VpIB3* 抗性位点的育种利用价值更高。



21-113:高感；21-234：中感；21-034：中抗；21-264：抗。

21-113:S; 21-234: MS; 21-034: MR; 21-264: R.

图 7 高代材料的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 high generation lines

通过达到中抗以上高代材料的功能标记分布情况（表 8）可以看出 47 份抗性达到中抗的材料中有 33 份（70.21%）仅含有 *VpIBa* 型，8 份（17.02%）同时含有 *VpIBa* 型和 *Dorm-B1b* 型，6 份（12.77%）不含有 *VpIB3*、*Dorm-B1* 的抗性位点，表明在高代材料中 *VpIB3* 抗性位点得到充分的选择。而 Kruskal Wallis 检验表明含有抗性位点数目在中抗以上材料及其他材料间差异达到显著水平（6.74, $P<0.01$ ），其中中抗以上材料中不含抗性位点的比例仅 12.77% 而其他材料中则高达 21.16%，而中抗以上材料中含有 2 个抗性位点的比例高达 17.02% 而其他材料中仅 4.94%，表明可通过已知功能标记有效选择中抗及以上品系。

表 8 达到中抗高代材料的功能标记带型

Table 8 Functional marker patterns of high-generation lines reaching medium resistance

材料名称 Name	<i>VpIB3</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
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。为了对穗发芽性状进行有效鉴定，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^[36]。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^[37]。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，穗发芽法的穗发芽率性状（SGR）和籽粒发芽法的发芽指数性状（GI）之间的相关性较高，在种质资源和高代材料中分别为0.50和0.47，均达到极显著水平。而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，表明在本研究供试材料中整穗吸水率对穗发芽抗性水平的影响较小。

前人利用不同鉴定方法发现在黄淮麦区生产主要类型-白皮小麦-的穗发芽抗性以中感为主^[38]。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，本研究同时采用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的材料共38份，其中10份达到抗及以上水平（图5），进一步分析这些材料中VpIB3和Dorm-B1标记发现，这些材料中共有16份材料（42.11%）仅含有VpIBa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VpIB3a和Dorm-B1b等位变异。与前人鉴定的结果比较发现，其中保丰1707材料在陈杰等^[38]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 *VpIB3* 标记与 SGR 显著相关，与 GI 相关不显著，*TaMFT* 和 *TaDAR* 与两个性状相关均不显著^[34]。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 *VpIB3*、*Dorm-B1* 和 *PMI9* 标记对供试材料进行有效性评价，发现在种质资源群体中 *PMI9* 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 *VpIB3* 等位变异变化分布较为平均，表明该种质资源群体中 *VpIB3* 标记分布较为平均。但其与穗发芽和发芽指数之间的相关系数仅分别为 -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的种质资源群体中导致穗发芽抗性的遗传基础较为复杂，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，育种利器，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 5 份抗穗发芽种质资源，分别为西农 172、金麦 54、保丰 1707、藁优 2018 和豫农 186）（表 2），在轮回群体内进行充分重组和选择，本研究通过分析 128 个高代稳定材料发现 47 份材料（36.72%）在穗发芽率和发芽指数上同时达到中抗水平。通过 *VpIB3* 和 *Dorm-B1* 标记的分型结果显示这些材料中 41 份（87.23%）含有 *VpIBa* 型，8 份（17.02%）含有 *Dorm-B1b* 型，表明这些中抗材料中 *VpIBa* 型受到了强烈选择。6 份不含有 *VpIBa* 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工具，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，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进一步的加速黄淮麦区的小麦穗发芽抗性水平。

参考文献

- [1] Groos C, Gay G, Perretant M R, Gervais, L., Bernard, M., Dedryver, F., Charnet, 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] Bhattacharya 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, 198023-28.
- [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(02): 270-277.
- Zhang Haiping, Feng Jiming, Chang Cheng, Ma Chuanxi, Zhang Xiuying, Yan Changsheng, You Guangxia, Xiao Shihe. Identification of primary genes for strong grain dormancy in local wheat varieties in China. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2011, 19(02): 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). *Theor Appl Genet*, 2016, 129(2): 419-30.
- [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 Biol*, 2014, 14340.
- [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 Sci*, 2019, 281180-185.
- [11] Mares D J, Mrva K. Wheat grain preharvest sprouting and late maturity alpha-amylase. *Planta*, 2014, 240(6): 1167-78.
- [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. *Theor Appl Genet*, 2003, 106(8): 1491-6.
- [15] Liu S, Bai G. Dissection and fine mapping of a major QTL for preharvest sprouting resistance in white wheat Rio Blanco. *Theor Appl Genet*, 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): 263-73.
- [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. *J Exp Bot*, 2001, 52(357): 875-6.
- [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. *Theor Appl Genet*, 2005, 111(7): 1357-64.
- [19] Zhang X-Q, Li C, Tay A, Lance, Reg, Mares, Daryl, Cheong, Judy, Cakir, Mehmet, Ma, Junhong, Appels, Rudi. 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. 中国农业科学院, 2008.
- Zhang, Chunli. Discovery and validation of molecular markers for spike germination resistance in wheat. 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. *Theor Appl Genet*, 2007, 115(7): 971-80.
- [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, et.al. Screening for grain dormancy in segregating generations of dormant × 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 Biol*, 2015, 16(1): 93.
- [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(02): 147-156.
- Huang Yiwen, Dai Xuran, Liu Hongwei, Yang Li, Mai Chunyan, Yu Liqiang, Liu Zhaojun, Li Hongjie, Zhou yang, Zhang Hongjun. Mining of spike germination resistance genes and molecular breeding progress in wheat. *Journal of Wheat Crops*, 2021, 41(02): 147-156.
- [26] 刘秉华, 杨丽, 王山莊. 矮败小麦的遗传研究. *作物学报*, 1994(03): 306-309.

- Liu Binghua, Yang Li, Wang Shanhong. Genetic studies on dwarf wheat. *Journal of Crops*, 1994(03): 306-309.
- [27] 刘秉华, 杨丽, 王山荭, 孟凡华. 矮败小麦群体改良的方法与技术. *作物学报*, 2002(01): 69-71.
- Liu Binghua, Yang Li, Wang Shanhong, Meng Fanhua. Methods and techniques for the improvement of dwarf wheat populations. *Journal of Crops*, 2002(01): 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 Suyang, Wang Yongjun, Li Haijun, Li Lili. 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 Yang, Zhang Hongjun, Wang Chenyang, Li Hongjie, Mai Hongyan, Yang Li, Liu Hongwei, Yu Liqiang, Yu Guangjun, Liu Binghua. Application of dwarf wheat technology system in breeding for resistance to downy mildew in the southern part of Huanghuai winter wheat area. *Journal of Crops*, 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(06):793-798.
- Jiang Guoliang, Chen, Liu Shijia, Xiao Shihe. Pre-harvest Sprouting in White Wheats and Its Resistant Characteristics of Cultivars. *Journal of Crops*, 1998(06):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(03):310-319.
- Zhou Guoyan, Chen Dan, Long Wenjie, Wu Xiaoyang, Cai Qing, Wu Shaoyun. Indentification and Analysis of Pre-Harvest Sprouting Resistance in Yunnan Hulled Wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40(1):1-10.
- [32] 1739—2009 N T. 小麦抗穗发芽检测方法. 2009.
- 1739-2009 N T. Methods for detecting resistance to spike germination in wheat. 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, 兮玲, 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(05): 532-539.
- Zhang Weijun, Zhao Junjie, He Jinshang, Wang Xiaoliang, Hang Ling, Yuan Hanming, Chen Dongsheng. Identification of spike germination resistance in Ningxia wheat germplasm resources and evaluation of the effectiveness of related molecular markers. *Journal of Wheat Crops*, 2019, 39(05): 532-539.
- [35] 贺建波, 刘方东, 王吴彬, 邢光南, 管荣展, 盖钧镒. 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(09): 1704-1716.
- He Jianbo, Liu Fangdong, Wang Wubin, Xing Guangnan, Guan Rongzhan, Gai Junyi. Application of restriction two-stage multi-locus genome-wide association analysis in genetic breeding. *Chinese Agricultural Science*, 2020, 53(09): 1704-1716.
- [36] Kumar S, Knox R E, Clarke F R, Pozniak, Curtis J. DePauw, Ron M., Cuthbert, Richard D., Fox, Stephen.. 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.
- [37] 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.
- [38] 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 Jie, Zhang Xingyu, Bai Dong, Song Jiajing, Song Quanhao, Zhao Lishang, Zhu Tongquan, Zhu Baolei, Chen Jianhui, Zhang Xiangfen. 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.
- [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(06):1805-1815.
- Liu Fangfang, Zhang Qiqi, Wan Yingxiu, Cao Wenxin, Li Yao, Li Yan, Zhang Zhiping. Molecular marker-assisted selection of new wheat lines with resistance to blastomycosis. *Journal of Plant Genetics and Resources*, 2023, 24(06):1805-1815.
- [40] Mohan M, Nair S, Bhagwat A, TG Krishna, M Yano, CR Bhatia, T Sasaki. Genome mapping, molecular markers and marker-assisted selection in crop plants. *Molecular Breeding*, 1997, 3(2): 87-103.