

# 小麦种质资源穗发芽抗性鉴定和分子标记分析

龚承儒<sup>1</sup>, 袁雨豪<sup>1</sup>, 刘振<sup>1</sup>, 郑继周<sup>2</sup>, 田志成<sup>1</sup>, 刘胜利<sup>1</sup>, 沈庆花<sup>1</sup>, 黄振朴<sup>1</sup>,  
董纯豪<sup>1</sup>, 高艳<sup>1</sup>, 李巧云<sup>1</sup>, 唐建卫<sup>1</sup>, 焦竹青<sup>3</sup>, 殷贵鸿<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>河南农业大学农学院/省部共建小麦玉米作物学国家重点实验室/河南粮食作物协同创新中心/国家小麦工程技术研究中心, 郑州 450001; <sup>2</sup>河南丰德康种业股份有限公司, 郑州 450001; <sup>3</sup>河南省焦作市种子站, 焦作 454000)

**摘要:** 为了鉴定小麦种质资源的穗发芽抗性, 筛选出有效的抗穗发芽分子标记, 进而挖掘优异白粒小麦抗穗发芽种质资源, 本研究通过室内整穗发芽试验对 222 份小麦种质资源进行穗发芽抗性鉴定, 并利用 *myb10D*、*DFR-B*、*Vp1B3*、*PM19-A1*、*MFT-3A*、*MFT-A2*、*MKK3-A* 和 *QSD1* 等 8 个抗穗发芽基因的功能分子标记对供试材料进行基因型检测。表型鉴定结果表明, 222 份小麦种质资源材料的室内相对穗发芽率存在显著差异, 相对穗发芽率变化范围为 0~1.15, 平均相对穗发芽率为 0.73, 鉴定出抗穗发芽小麦材料 38 份, 其中白粒小麦 9 份、红粒小麦 27 份、黑粒小麦 2 份。等位基因类型与室内相对穗发芽率相关性分析表明, 功能标记 *myb10D*、*DFR-B*、*Vp1B3*、*MFT-3A* 和 *MFT-A2* 与相对穗发芽率呈极显著相关, 而 *PM19-A1*、*MKK3-A* 和 *QSD1* 与小麦穗发芽抗性相关性不显著, 说明 *myb10D*、*DFR-B*、*Vp1B3*、*MFT-3A* 和 *MFT-A2* 等分子标记可用作小麦抗穗发芽基因型检测和分子标记辅助育种。综合表现型和基因型结果, 筛选出豫农 914、豫农 946、丰德存麦 30、泛麦 5 号、徐麦 029、连麦 1901、保丰 1903、郑麦 829、13 网 27-8 等 9 份抗穗发芽白粒小麦种质资源, 可用于小麦抗穗发芽遗传育种和抗穗发芽品种布局。

**关键词:** 小麦; 种质资源; 穗发芽; 分子标记

## Preharvest Sprouting Resistance Test and Functional Markers Assisted Genotyping in Wheat Germplasm Resources

GONG Chengru<sup>1</sup>, YUAN Yuhao<sup>1</sup>, LIU Zhen<sup>1</sup>, ZHENG Jizhou<sup>2</sup>, TIAN Zhicheng<sup>1</sup>, LIU Shengli<sup>1</sup>, SHEN Qinghua<sup>1</sup>, HUANG Zhenpu<sup>1</sup>, DONG Chunhao<sup>1</sup>, GAO Yan<sup>1</sup>, LI Qiaoyun<sup>1</sup>, TANG Jianwei<sup>1</sup>, JIAO Zhuqing<sup>3</sup>, YIN Guihong<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>College of Agriculture of Henan Agricultural University / State Key Laboratory of Wheat and Maize Crop Science Co-built by Henan Province and the Ministry of Agriculture and Rural Affairs/ Henan Grain Crop Collaborative Innovation Center / National Wheat Engineering Technology Research Center, Zhengzhou 450001; <sup>2</sup>Henan Fengdekang Seed Industry Co., Ltd, Zhengzhou 450001; <sup>3</sup>Henan Jiaozuo Seed Station, Jiaozuo 454000.)

**Abstract:** This study aims to identify the pre-harvest sprouting resistance in wheat germplasm resources and molecular markers for marker-assisted selection, ultimately obtaining excellent white grain wheat germplasm resources applicable in wheat breeding. These spikes of 222 wheat germplasm resources were tested for pre-harvest sprouting resistance in laboratory, and the functional markers of eight anti-pre-harvest sprouting genes, including *myb10D*, *DFR-B*, *Vp1B3*, *PM19-A1*, *MFT-3A*, *MFT-A2*, *MKK3-A*, *QSD1*, were used for genotyping. There were significant differences on the relative pre-harvest sprouting rate of 222 wheat germplasm resources, ranged from 0 to 1.15, with an average value of 0.73. Thirty-eight genotypes were identified showing pre-harvest

收稿日期: 2023-11-13

第一作者研究方向为小麦种质资源穗发芽抗性鉴定, E-mail: 13033736612@163.com; 袁雨豪为共同第一作者

通讯作者: 殷贵鸿, 研究方向为小麦遗传育种, E-mail: yinguihong2008@163.com

焦竹青, 研究方向为小麦种业, E-mail: Jzszzglk@163.com

基金项目: 2022 年度河南省重大科技专项 (221100110700); 河南省农业良种联合攻关项目 (2022010102); 河南省现代农业产业技术体系建设 (HARS-22-01-G2); 河南省科技研发计划联合基金 (222103810002); 2022 年度河南省产业研发联合基金重大项目 (225101610048); 河南农业大学拔尖人才项目 (30500678)

**Foundation projects:** Major Science and Technology Project of Henan Province in 2022(221100110700); Henan Province Agricultural Improved Breeds Joint Research Project (2022010102); Modern Agricultural Industry Technology System Construction Project of Henan Province (HARS-22-01-G2); Henan Provincial Science and Technology R&D Plan Joint Fund (222103810002); Major Project of Henan Province Industrial Research and Development Joint Fund in 2022 (225101610048); Top Talent Project of Henan Agricultural University (30500678)

sprouting resistance, including 9 white grain wheat, 27 red grain wheat and two black grain wheat. Correlation analysis showed that functional markers *myb10D*, *DFR-B*, *Vp1B3*, *MFT-3A* and *MFT-A2* were significantly correlated with relative pre-harvest sprouting rate, while correlation was not detected at *PM19-A1*, *MKK3-A* and *QSD1*. The molecular markers *myb10D*, *DFR-B*, *Vp1B3*, *MFT-3A* and *MFT-A2* could be used for marker-assisted selection of pre-harvest sprouting resistance. Based on the results of phenotypic and genotype detection, nine white grain wheat germplasm resources with pre-harvest sprouting resistance were identified, including Yunong 914, Yunong 946, FengDecunmai 30, Fanmai 5, Xumai 029, Lianmai 1901, Baofeng 1903, Zhengmai 829 and 13wang27-8, which could be used for genetic breeding and variety layout of wheat pre-harvest sprouting resistance.

**Key words:** Wheat; Germplasm resources; Pre-harvest sprouting; Molecular marker

小麦穗发芽 (pre-harvest sprouting, PHS) 是指小麦在成熟期遇到连续阴雨天气或处在潮湿环境下, 籽粒在穗部发芽的现象<sup>[1]</sup>。小麦发生穗发芽后, 籽粒内贮藏物质分解转化, 影响其产量、加工品质和种用价值, 从而造成严重的经济损失<sup>[2-3]</sup>。与白皮小麦相比, 红皮小麦一般具有更高的穗发芽抗性, 其主要种植于我国西北春麦区、长江中下游麦区和西南麦区, 但存在磨粉品质一般等原因, 造成收购价格较低, 黄淮麦区红皮小麦品种选育和推广应用极少。近些年来随着全国降雨线北移, 黄淮麦区正越来越容易受到穗发芽的危害, 特别是 2023 年 5 月底黄淮南部麦区的河南省中南部、陕西关中、安徽北部部分地区在小麦收获期遭遇 5-6 天的持续低温降雨, 造成部分麦田发生了较为严重的穗发芽, 备受国内外关注。目前我国黄淮南部麦区对小麦育种的研究多集中于高产、优质、广适、抗病等方向, 而绝大部分白皮小麦都不抗穗发芽, 因此一旦在收获期遇到连续降雨, 收获后水分过高又无大量晒场或设备能够及时晾晒或烘干, 容易导致小麦发芽, 严重影响我国小麦粮食安全和品质。整穗发芽法、籽粒发芽法、大田穗发芽法是鉴定小麦穗发芽抗性的常用方法。李玉营通过对 65 份小麦材料进行穗发芽试验, 比较分析了上述三种小麦穗发芽抗性方法<sup>[4]</sup>, 其研究发现, 籽粒发芽法主要反映籽粒的休眠特性, 但不能反映品种穗发芽的综合抗性; 大田穗发芽法较易受自然条件的影响、变异程度较大, 试验结果不够准确稳定; 而整穗发芽法更能准确直观的反映出小麦品种的总体穗发芽抗性。

小麦穗发芽受多种因素的影响, 其抗性机制较为复杂, 是受多基因控制的数量性状<sup>[5-6]</sup>。分子标记辅助选择法能够从早代准确选择目标, 开发、验证并利用有效的分子标记是鉴定小麦穗发芽抗性的精准、有效方法之一<sup>[7]</sup>。目前, 已经克隆了 7 个与小麦穗发芽抗性相关的基因, 包括 *Tamyb10*、*TaDFR*、*TaVp-1*、*TaPM19-A*、*TaMFT* (*TaPHS1*)、*TaMKK3-A* (*TaPhs-A1*)、*TaQsd1*。*TaDFR* 和 *Tamyb10* 均为粒色相关基因, 且均为 MYB 转录因子<sup>[8-10]</sup>, 其中 *Tamyb10* 是 R 基因的候选基因<sup>[11-12]</sup>。R (Red grain color gene) 基因控制的红色种皮与种皮型休眠有关<sup>[13-14]</sup>。R 基因定位在小麦第 3 同源群长臂, 与 *Vp-1* 基因相距约 30 cM。*Tamyb10* 位于 3A、3B 和 3D 染色体长臂上<sup>[15]</sup>, 是类黄酮合成基因的转录活化剂<sup>[8]</sup>。DFR 是植物花色苷生

物合成途径中的关键酶，DFR 基因转录受 R 基因的调控，主要在红粒小麦未成熟种皮中表达<sup>[9]</sup>。*TaVp-1*、*TaPM19-A*、*TaMFT* (*TaPHS1*)、*TaMKK3-A* (*TaPhs-A1*)、*TaQsd1* 均与休眠相关，其中 *TaVp-1* 是参与 ABA 信号转导的与胚休眠有关的转录因子，定位在小麦第 3 同源群<sup>[16-17]</sup>。在我国和欧洲小麦中，对 *TaVp-1B* 基因检测到 6 种等位变异<sup>[12,18-20]</sup>；在不同小麦材料中，对 *TaVp-1A* 在第 3 内含子中检测到 6 种等位变异<sup>[21-22]</sup>，在第 3 内含子、第 5 内含子和第 6 外显子检测到 17 种等位变异<sup>[23]</sup>；但 *TaVp-1D* 中尚未发现等位变异<sup>[22-23]</sup>。在小麦近缘种中克隆了 11 种 *Vp-1* 单倍型<sup>[24]</sup>。*TaPM19-A1* 编码 ABA 诱导的膜蛋白 19 基因家族蛋白，是胚休眠正向调控因子基因，其启动子区的 18 bp 缺失导致其表达量降低，造成籽粒发芽指数升高<sup>[25]</sup>。*TaMFT* 抑制小麦籽粒萌发，是小麦 3AS 染色体臂上控制种子休眠主效 QTL *QPhs.ocs3A.1* 的候选基因<sup>[26]</sup>。位于 *TaMFT* 启动子区域的 2 处 SNP (Single nucleotide polymorphism, -222 bp 和 -194 bp) 以及位于编码区的 2 处 SNP (+646 bp 和 +666 bp) 与穗发芽抗性和籽粒休眠显著相关<sup>[27-29]</sup>。*MKK3* 基因编码丝裂原活化蛋白激酶，参与 ABA 信号转导，而 ABA 是高等植物种子休眠的重要因素<sup>[30]</sup>。在 *TaMKK3-A* 基因起始密码子下游 +665 bp 处存在一个 SNP (C/A) 与穗发芽抗性相关<sup>[30-31]</sup>。*TaQsd1* 基因可能在种子吸胀过程中，通过降低丙氨酸含量来调节丙酮酸水平，使种子呼吸速率升高促进种子萌发<sup>[32]</sup>。不同的 *TaQsd1* 基因型可能通过调节呼吸速率影响休眠。*TaQsd1* 基因的三个同源基因 *TaQsd1-5A*、*TaQsd1-5B*、*TaQsd1-5D* 中，发现只有 *TaQsd1-5B* 存在丰富的变异，且与籽粒休眠相关<sup>[32]</sup>。

小麦穗发芽抗性鉴定易受环境、表型等多种因素影响，已经开发的分子标记很多只在特定环境和遗传背景下有效，很难在小麦育种中被广泛应用，目前对小麦穗发芽抗性相关基因分子标记有效性进行验证的系统研究还不多，苏在兴<sup>[6]</sup>、曹雪连<sup>[33]</sup>、王瑜<sup>[34]</sup>等人，仅对个别主流标记进行了验证，标记验证的还不够全面。因此本研究将通过 8 对小麦穗发芽抗性相关基因分子标记进行有效性验证，以期筛选出能有效对穗发芽抗性进行评价的分子标记，为小麦抗穗发芽分子标记辅助育种提供参考。同时也期望能筛选出白粒抗穗发芽新种质，为小麦育种提供优异亲本材料。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

供试材料共 222 份小麦种质资源材料，包含小麦地方品种、审定品种和正在参试小麦新品系，其中河南 135 份、安徽 15 份、北京 8 份、广西 1 份、贵州 1 份、湖南 1 份、江苏 19 份、山东 5 份、陕西 21 份、四川 12 份、云南 3 份和浙江 1 份。其中白粒 191 份、红粒 29 份、黑粒 2 份。

### 1.2 试验材料种植

222 份种质资源材料 (附表 1) 于 2022~2023 年度种植于河南农业大学国家小麦工程技术研究中心平原示范区小麦试验基地 (北纬 35° 2' 26, 东经 113° 40' 53)，该地区地势平整，土质为壤土，灌溉方

便，前茬作物为玉米，肥力均匀。种植小区采用随机排列，每份种质材料种植 2 行，每行 10 粒，行长 1 m，窄行 20 cm，宽行 40 cm，株距 10 cm，设 3 次重复，田间管理措施同一般大田。

### 1.3 试验方法

参照《小麦品种穗发芽抗性鉴定标准》(T/GJXMLZ-CARS-2020) [35]，将参试材料的穗发芽抗性分为 5 个等级，即高抗穗发芽 (HR)、抗穗发芽 (R)、中抗穗发芽 (MR)、感穗发芽 (S) 和高感穗发芽 (HS)，对应的相对穗发芽率分别为 <0.05, 0.05~0.20, 0.21~0.40, 0.41~0.60, >0.60 (本文室内整穗发芽试验以淮麦 40 整穗发芽率 85.4% 作为对照，计算相对穗发芽率)。

#### 1.3.1 室内整穗发芽鉴定

参考 T/GJXMLZ-CARS-2020 小麦抗穗发芽性检测方法标准，在开花当天选择有代表性的 15~20 个单株，挂牌并注明开花日期。于开花后第 35 d 或小麦生理成熟期 (穗颈和颖壳转黄，即黄熟期) 选择挂牌的 10 个单株，从穗下颈 5 cm~10 cm 处剪取，备用。于灭菌水中浸泡 4 h，再用 0.1% 次氯酸钠溶液消毒 5 min，然后在人工智能气候室 (22±2°C、100%RH) 中培养 5 d，随即在 60°C 烘箱中烘干。手工剥粒，以籽粒胚部表皮破裂为发芽检测标准，分别统计每组整穗的总籽粒数和发芽籽粒数，计算穗发芽率 (SP) 和相对穗发芽率 (RSP)。

穗发芽率 = 10 个麦穗总发芽籽粒数 / 10 个麦穗总籽粒数 × 100%。

相对穗发芽率 = 待测品种穗发芽率 / 感穗发芽对照品种穗发芽率。

#### 1.3.2 分子标记检测

每个供试种质材料选取 2 粒标准籽粒，利用 CTAB 法 [36] 提取基因组 DNA。用于分析的功能标记有：*myb10D* [37]、*DFR-B* [10]、*Vp1B3* [12]、*PM19-A1* [25]、*MFT-3A* [27]、*MFT-A2* [27]、*MKK3-A* [31]、*QSD1* [32]，引物序列及其他相关信息见表 1，所有引物均在上海生工生物技术有限公司合成。PCR 反应体系 10 μL：PCR Mix 混合液 5 μL，模板 DNA 1 μL (50 ng·μL<sup>-1</sup>)，上、下游引物各 0.2 μL (20 mmol·μL<sup>-1</sup>)，ddH<sub>2</sub>O 3.6 μL。PCR 扩增程序及 PCR 产物酶切分别参照文献 [41, 15, 11, 25, 27, 31, 32] 进行。PCR 扩增产物和酶切产物采用 1.5%~2.0% 琼脂糖凝胶电泳后，利用凝胶成像系统拍照分析。

表 1 穗发芽抗性基因分子标记信息

Table 1 The primers information of pre-harvest sprouting resistance related genes

基因	标记	染色体	标记类	引物序列(5'-3')	等位变异	片段大小(bp)	退火	参考文献
Gene	Marker	Chrom	型	Primer sequence(5'-3')	Allele	Fragment size	温度	Reference
		-osome	Marker				(°C)	
			type				Tm	
<i>Tamyb10</i>	<i>myb10D</i>	3DL	STS	Forward:ATG GGGAGGAAGCCATGCTG	<i>Tamyb10-D1a</i>	1178 bp	64	[37]
				Reverse:ACTGCTGCTCGTGCCCTCC	<i>Tamyb10-D1b</i>	1629 bp		
<i>TaVp-1</i>	<i>Vp1B3</i>	3BL	STS	Forward:TGCTCCTTCCCAATTGG	<i>TaVp-1Ba</i>	652 bp	60	[12]
				Reverse:ACCCTCTGCAGCTCATTG	<i>TaVp-1Bb</i>	854 bp		

<i>TaPM19-A</i>	<i>PM19-A1</i>	4AL	STS	Forward:GAAACAGCTACCGTGTAAGC Reverse:TGGTGAAGTGGAGTGTAGTGG	<i>TaVp-1Bc</i> <i>TaPM19-A1a</i>	569 bp 117 bp	61	[25]
<i>TaDFR</i>	<i>DFR-B</i>	3BL	CAPS	Forward:TGCGGTCTGGCGGGTACGT Reverse:ACGTCGAGAGAGAGAGGGAGGGG	<i>TaPM19-A1b</i> <i>TaDFR-Ba</i> <i>TaDFR-Bb</i>	99 bp 526 bp 432 bp/102 bp	60	[10]
<i>TaMFT</i>	<i>MFT-A2</i>	3AS	STS	Forward:GGCTACGTGTCGCTTGAC Reverse:GCGGCGGATTATTAACGT	<i>TaMFT-A2a</i> <i>TaMFT-A2b</i>	148 bp 115 bp	56	[27]
	<i>MFT-3A</i>	3AS	CAPS	Forward:GTAGCGGGTAAAATCTGCAT Reverse:GGGACGTACGAGGGTGTAGA	<i>TaMFT-3Aa</i> <i>TaMFT-3Ab</i>	800 bp 400 bp	60	[27]
<i>TaMKK3-A</i>	<i>MKK3-A</i>	4AL	CAPS	Forward:CACCAAAGAATAGAAATGCTCTCT Reverse:AGGAGTAGTTCATTCGCGG	<i>TaMKK3-Aa</i> <i>TaMKK3-Ac</i>	887 bp 605 bp/282 bp	62	[31]
<i>TaQsd1</i>	<i>QSD1</i>	5BL	CAPS	Forward:GTTTGACCGTACAAGTTTCC Reverse:AGACAGCAATGCCTCCC	<i>TaQsd1-5Ba</i> <i>TaQsd1-5Bb</i>	250 bp/59 bp 309 bp	55	[32]

## 1.4 数据分析

利用 Microsoft Excel 2019 数据分析工具对表型数据进行统计分析, 采用 IBM SPSS Statistics 27 进行方差及相关性分析。

# 2 结果与分析

## 2.1 小麦种质资源穗发芽表型分析

222 份供试小麦种质材料 (附表 1) 的穗发芽率为 0.4%~98.4%, 平均穗发芽率为 62.3%, 变异系数为 43.8%; 相对穗发芽率为 0~1.15, 平均相对穗发芽率为 0.73, 变异系数为 43.8%。由表 2 可知, 各抗性等级间小麦平均相对穗发芽率 (RSP) 差异明显。其中高抗穗发芽材料有 10 份, 占比 4.5%, 平均 RSP 为 0.03; 抗穗发芽材料有 20 份, 占比 9.0%, 平均 RSP 为 0.08; 中抗穗发芽材料有 8 份, 占比 3.6%, 平均 RSP 为 0.30; 感穗发芽材料有 16 份, 占比 7.2%, 平均 RSP 为 0.55; 高感穗发芽材料有 168 份, 占比 75.7%, 平均 RSP 为 0.89。在 222 份供试小麦材料中有白粒小麦 191 份, 占比 86.0%, 平均 RSP 为 0.83; 红粒小麦 29 份, 占比 13.1%, 平均 RSP 为 0.10; 黑粒小麦 2 份, 占比 0.9%, 平均 RSP 为 0.06。本研究发现在 222 份小麦种质资源中, 白粒小麦达到中抗穗发芽以上水平材料仅有 9 份, 其中 13 网 27-8 达到抗穗发芽级别, 豫农 914、豫农 946、丰德存麦 30、泛麦 5 号、徐麦 029、连麦 1901、保丰 1903 和郑麦 829 达到中抗穗发芽级别。

表 2 供试材料室内整穗发芽分析

Table 2 Analysis of sprouting of the tested materials in laboratory

抗性等级 Resistance level	平均相对穗发芽率 Average RSP	材料数 Number of materials	所占比例 Proportio/%
高抗 HR	0.03±0.01	10	4.5
抗 R	0.08±0.05	20	9
中抗 MR	0.30±0.06	8	3.6

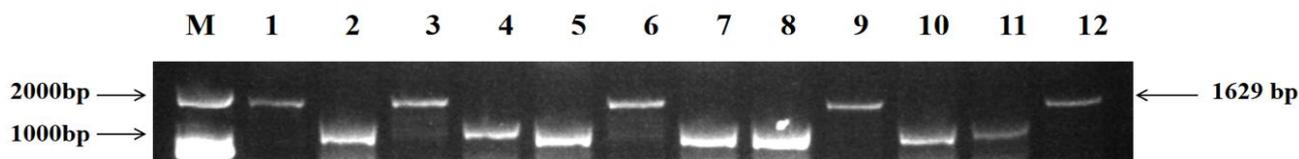
感 S	0.55±0.05	16	7.2
高感 HS	0.89±0.14	168	75.7

HR: High resistance; R: Resistance; MR: Medium resistance; S: Susceptibility; HS: High susceptibility.

## 2.2 穗发芽抗性相关分子标记的有效性检测

### 2.2.1 分子标记 *myb10D* 在小麦穗发芽抗性中的有效性分析

*Tamyb10* 是在发育的籽粒中调控黄酮类化合物生物合成的 R 基因, 位于 3A、3B 和 3D 染色体长臂上<sup>[15]</sup>, 是类黄酮合成基因的转录活化剂<sup>[8]</sup>。分子标记 *myb10D* 是根据 *Tamyb10-D1* 基因在白粒小麦中存在与穗发芽抗性相关的序列多态性而开发的 STS 标记<sup>[37]</sup>。标记 *myb10D* 可扩增出 2 种类型片段, 其中基因型 *Tamyb10-D1b* 可扩增出 1629 bp 片段, *Tamyb10-D1a* 可扩增出 1178 bp 片段(图 1)。通过对分子标记 *myb10D* 在小麦穗发芽抗性中的有效性分析发现, 在 222 份小麦种质材料中, 196 份小麦材料基因型为 *Tamyb10-D1a*, 占供试材料的 88.3%, 相对穗发芽率均值为 0.81; 26 份材料基因型为 *Tamyb10-D1b*, 占供试材料的 11.7%, 相对穗发芽率均值为 0.10 (表 3)。利用 Pearson 相关分析模型对相关等位基因与相对穗发芽率进行相关性分析后得知, 等位基因 *Tamyb10-D1a* 与相对穗发芽率呈极显著正相关 ( $P<0.001$ ), 相关系数为 0.718; 而等位基因 *Tamyb10-D1b* 与相对穗发芽率呈极显著负相关 ( $P<0.001$ ), 相关系数为-0.718。结果表明等位基因 *Tamyb10-D1a* 与感穗发芽相关, 等位基因 *Tamyb10-D1b* 与抗穗发芽相关。2 种等位变异类型的相对穗发芽率达到极显著差异 ( $P<0.001$ )。因此, STS 标记 *myb10D* 能够用于小麦抗穗发芽材料的筛选。



M: DNA 分子量标准; 1: syn792、2: 丰德存麦 30、3: 襄麦 46、4: 徐麦 029、5: 豫农 910、6: 蜈蚣鞭、7: 安科 1704、8: 百农 207、9: 13 网 27-24、10: 西农 5811、11: 山农 29、12: syn99

M: DNA marker; 1: syn792; 2: Fengde Cunmai 30; 3: Xiangmai 46; 4: Xumai 029; 5: Yunong 910; 6: Centipede whip; 7: Anke 1704; 8: Binong 207; 9: 13net 27-24; 10: Sinong 5811; 11: Shannong 29; 12: syn99

图 1 STS 标记 *myb10D* 在部分材料中的扩增结果

Fig.1 The results of PCR amplification with the STS marker *myb10D*

表 3 各基因等位变异间室内整穗发芽分析

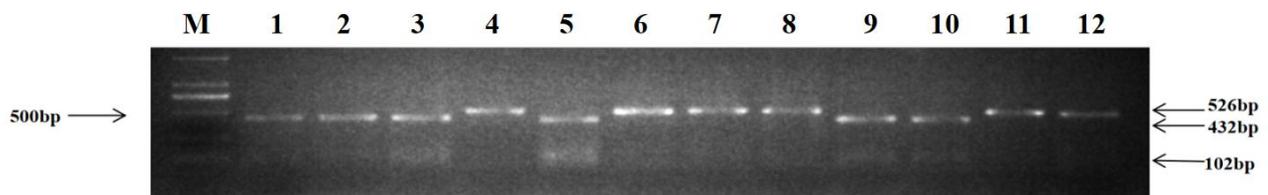
Table 3 Indoor pre-harvest sprouting analysis among allelic variation of each gene

标记 Marker	等位变异 Allele	平均相对穗发芽率 Average RSP	材料数 Number of materials	所占比例 Proportio/%
<i>myb10D</i>	<i>Tamyb10-D1a</i>	0.81	196	88.3
	<i>Tamyb10-D1b</i>	0.10	26	11.7
<i>DFR-B</i>	<i>TaDFR-Ba</i>	0.56	54	24.3
	<i>TaDFR-Bb</i>	0.78	168	75.7
<i>Vp1B3</i>	<i>TaVp-1Ba</i>	0.76	138	62.2
	<i>TaVp-1Bb</i>	0.16	4	1.8

	<i>TaVp-1Bc</i>	0.70	80	36.0
<i>PM19-A1</i>	<i>TaPM19-A1a</i>	0.67	20	9.0
	<i>TaPM19-A1b</i>	0.74	202	91.0
<i>MFT-3A</i>	<i>TaMFT-3Aa</i>	0.18	15	6.8
	<i>TaMFT-3Ab</i>	0.77	207	93.2
<i>MFT-A2</i>	<i>TaMFT-A2a</i>	0.70	186	83.8
	<i>TaMFT-A2b</i>	0.87	36	16.2
<i>MKK3-A</i>	<i>TaMKK3-Aa</i>	0.77	95	42.8
	<i>TaMKK3-Ac</i>	0.70	127	57.2
<i>QSD1</i>	<i>TaQsd1-5Ba</i>	0.72	75	33.8
	<i>TaQsd1-5Bb</i>	0.74	147	66.2

### 2.2.2 分子标记 *DFR-B* 在小麦穗发芽抗性中的有效性分析

*TaDFR-D* 无序列多态性, *TaDFR-A* 的等位变异与穗发芽抗性无关, 等位变异 *TaDFR-Bb* 在 *TaDFR-B* 启动子区有 8 bp 插入, 穗发芽抗性高于 *TaDFR-Ba*<sup>[10]</sup>。由此开发的 CAPS 标记 *DFR-B* 可扩增出 2 种类型片段, 其中基因型 *TaDFR-Bb* 可扩增出 534 bp 片段, *TaDFR-Ba* 可扩增出 526 bp 片段。534 bp 片段经限制性内切酶 *Hinf* I 酶切产生 432 bp 和 102 bp 片段 (图 2)。通过对分子标记 *DFR-B* 在小麦穗发芽抗性中的有效性分析发现, 在 222 份小麦种质材料中, 54 份小麦材料基因型为 *TaDFR-Ba*, 占供试材料的 24.3%, 相对穗发芽率均值为 0.56; 168 份材料基因型为 *TaDFR-Bb*, 占供试材料的 75.7%, 相对穗发芽率均值为 0.78 (表 3)。利用 Pearson 相关分析模型对相关等位基因与相对穗发芽率进行相关性分析后得知, 等位基因 *TaDFR-Ba* 与相对穗发芽率呈极显著负相关 ( $P<0.001$ ), 相关系数为-0.296; 而等位基因 *TaDFR-Bb* 与相对穗发芽率呈极显著负相关 ( $P<0.001$ ), 相关系数为 0.296。结果表明等位基因 *TaDFR-Ba* 与抗穗发芽相关, 等位基因 *TaDFR-Bb* 与感穗发芽相关。2 种等位变异类型的相对穗发芽率达到极显著差异 ( $P<0.001$ )。因此, CAPS 标记 *DFR-B* 能够用于小麦抗穗发芽材料的筛选。



M: DNA 分子量标准; 1: syn792、2: 豫农 914、3: 扬麦 15、4: 信麦 161、5: 13 网 27-8、6: 郑麦 829、7: 安科 1703、8: 百农 207、9: 郑麦 139、10: 中育 049、11 百农 4199、12: 新世纪 2 号

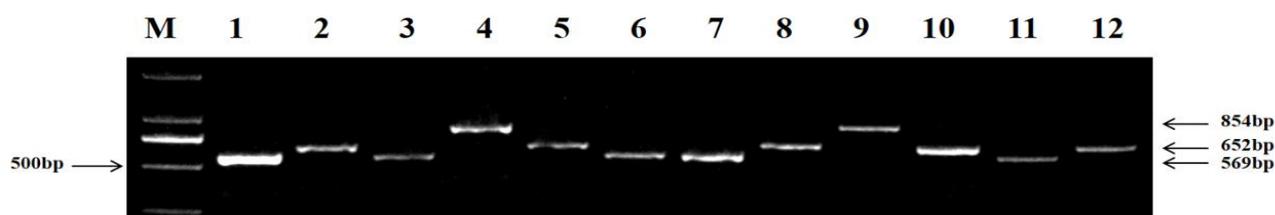
M: DNA marker; 1: syn792; 2: Yunong 914; 3: Yangmai 15; 4: Xinmai 161; 5: 13net 27-8; 6: Zhengmai 829; 7: Anke 1703; 8: Bainong 207; 9: Zhengmai 139; 10: Zhongyu 049; 11 Bainong 4199; 12: New Century 2

图 2 CAPS 标记 *DFR-B* 在部分材料中的扩增结果

Fig.2 The results of PCR amplification with the CAPS marker *DFR-B*

### 2.2.3 分子标记 *Vp1B3* 在小麦穗发芽抗性中的有效性分析

*Vp1B3* 是根据 *TaVp-1B* 第 3 个内含子开发的 STS 标记, 已发现 6 种等位变异, 常见的有 3 种, 在抗穗发芽材料中为 *TaVp-1Bb* (854 bp) 和 *TaVp-1Bc* (569 bp) 基因型, 而在感穗发芽材料中为 *TaVp-1Ba* (652 bp) 基因型<sup>[12]</sup> (图 3)。通过对分子标记 *Vp1B3* 在小麦穗发芽抗性中的有效性分析发现, 在 222 份小麦种质材料中, 138 份小麦材料基因型为 *TaVp-1Ba*, 占供试材料的 62.2%, 相对穗发芽率均值为 0.76; 4 份材料基因型为 *TaVp-1Bb*, 占供试材料的 1.8%, 相对穗发芽率均值为 0.16; 80 个材料基因型为 *TaVp-1Bc*, 占供试材料的 36.0%, 相对穗发芽率均值为 0.70 (表 3)。利用 Pearson 相关分析模型对相关等位基因与相对穗发芽率进行相关性分析后得知, 等位基因 *TaVp-1Ba* 与相对穗发芽率呈显著正相关 ( $P<0.05$ ), 相关系数为 0.135; 而等位基因 *TaVp-1Bb* 与相对穗发芽率呈极显著负相关 ( $P<0.001$ ), 相关系数为-0.240; 而等位基因 *TaVp-1Bc* 与相对穗发芽率呈负相关但相关性不显著 ( $P=0.298$ ), 相关系数为-0.070。结果表明等位基因 *TaVp-1Ba* 与感穗发芽相关, 等位基因 *TaVp-1Bb* 和 *TaVp-1Bc* 与抗穗发芽相关。*TaVp-1Ba* 和 *TaVp-1Bc* 基因型之间的相对穗发芽率无显著差异 ( $P>0.05$ ); *TaVp-1Ba* 和 *TaVp-1Bb* 基因型之间的相对穗发芽率达到极显著差异 ( $P<0.001$ )。因此, STS 标记 *Vp1B3* 能够用于小麦抗穗发芽材料的筛选。



M: DNA 分子量标准; 1: syn792; 2: 丰德存麦 30; 3: 泛麦 5 号; 4: 蜈蚣鞭; 5: 铁壳麦; 6: 豫农 926; 7: 安科 1704; 8: 周麦 27; 9: 13 网 27-25、10: 西农 1871; 11: 英强 1 号; 12: 济麦 22

M: DNA marker; 1: syn792; 2: Fengde Cunmai 30; 3: Pan Mai 5; 4: Centipede Whip; 5: Iron shell Mai; 6: Yunnong 926; 7: Anke 1704; 8: Zhoumai 27; 9: 13net 27-25; 10: Xinong 1871; 11: Yingqiang 1; 12: Ji Mai 22

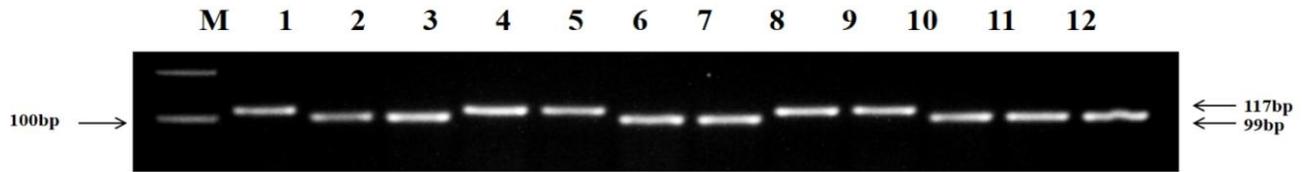
图 3 STS 标记 *Vp1B3* 在部分材料中的扩增结果

Fig.3 The results of PCR amplification with the STS marker *Vp1B3*

### 2.2.4 分子标记 *PM19-A1* 在小麦穗发芽抗性中的有效性分析

*TaPM19-A1* 是小麦胚休眠正向调控因子。*TaPM19-A1* 基因存在 2 种等位变异类型, 等位变异 *TaPM19-A1b* 启动子区 18 bp 缺失导致其穗发芽抗性降低<sup>[25]</sup>。由此开发的 STS 标记 *PM19-A1* 可扩增出 2 种类型片段, 其中基因型 *TaPM19-A1a* 可扩增出 117 bp 片段, *TaPM19-A1b* 可扩增出 99 bp 片段 (图 4)。通过对分子标记 *PM19-A1* 在小麦穗发芽抗性中的有效性分析发现, 在 222 份小麦种质材料中, 20 份小麦材料基因型为 *TaPM19-A1a*, 占供试材料的 9.0%, 相对穗发芽率均值为 0.67; 202 份材料基因型为 *TaPM19-A1b*, 占供试材料的 91.0%, 相对穗发芽率均值为 0.74 (表 3)。利用 Pearson 相关分析模型对相关等位基因与相对穗发芽率进行相关性分析后得知, 等位基因 *TaPM19-A1a* 与相对穗发芽率呈负相关但相关性不显著 ( $P=0.370$ ), 相关系数为-0.060; 而等位基因 *TaPM19-A1b* 与相对穗发芽率呈正相关但相关性不显著

( $P=0.370$ )，相关系数为 0.060。结果表明等位基因 *TaPM19-A1a* 与抗穗发芽相关，等位基因 *TaPM19-A1b* 与感穗发芽相关。2 种基因型的相对穗发芽率无显著差异 ( $P>0.05$ )。因此，STS 标记 *PM19-A1* 不能用于小麦抗穗发芽材料的筛选。



M: DNA 分子量标准; 1: syn792、2: 豫农黑 925、3: 豫农 910、4: 13 网 27-18、5: 洋麦子、6: 丰德存麦 30、7: 西农 612、8: 安科 1703、9: 轮选 148、10: 盛麦源 789、11: 驻麦 548、12: 柳麦 526

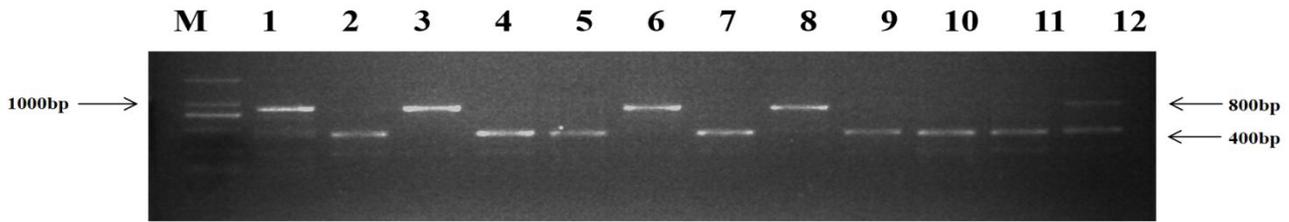
M: DNA marker; 1: syn792; 2: Xinmai 161; 3: Xumai 029; 4: Fengqing Wheat; 5: 13net 27-19; 6: Yunong 910; 7: Yangmai 158; 8: Binong 207; 9: Sinong 2562; 10: Zhengmai 918; 11: Anke 1907; 12: Ping An 11

图 4 STS 标记 *PM19-A1* 在部分材料中的扩增结果

Fig.4 The results of PCR amplification with the STS marker *PM19-A1*

### 2.2.5 分子标记 *MFT-3A* 和 *MFT-A2* 在小麦穗发芽抗性中的有效性分析

*TaMFT* 基因具有抑制小麦籽粒萌发的作用。*TaMFT* 基因的 CAPS 标记 *MFT-3A* 和 STS 标记 *MFT-A2* 分别根据其启动子区域的 2 处 SNP (-222 bp 和 -194 bp) 开发<sup>[27-28]</sup>。CAPS 标记 *MFT-3A* 可扩增出 800 bp 片段，经由限制性内切酶 *Cla* I 酶切产生 400 bp 片段的基因型为 *TaMFT-3Ab*，不能酶切的基因型为 *TaMFT-3Aa* (图 5)。STS 标记 *MFT-A2* 可扩增出 2 种类型片段，其中基因型 *TaMFT-A2a* 可扩增出 148 bp 片段，*TaMFT-A2b* 可扩增出 115 bp 片段 (图 6)。通过对分子标记 *MFT-3A* 在小麦穗发芽抗性中的有效性分析发现，在 222 份小麦种质材料中，15 份小麦材料基因型为 *TaMFT-3Aa*，占供试材料的 6.8%，相对穗发芽率均值为 0.18；207 份材料基因型为 *TaMFT-3Ab*，占供试材料的 93.2%，相对穗发芽率均值为 0.77。通过对分子标记 *MFT-A2* 在小麦穗发芽抗性中的有效性分析发现，在 222 份小麦种质材料中，186 份小麦材料基因型为 *TaMFT-A2a*，占供试材料的 83.8%，相对穗发芽率均值为 0.70；36 份材料基因型为 *TaMFT-A2b*，占供试材料的 16.2%，相对穗发芽率均值为 0.87 (表 3)。利用 Pearson 相关分析模型对相关等位基因与相对穗发芽率进行相关性分析后得知，等位基因 *TaMFT-3Aa* 与相对穗发芽率呈显著负相关 ( $P<0.001$ )，相关系数为 -0.463；而等位基因 *TaMFT-3Ab* 与相对穗发芽率呈极显著正相关 ( $P<0.001$ )，相关系数为 0.463。等位基因 *TaMFT-A2a* 与相对穗发芽率呈极显著负相关 ( $P=0.004$ )，相关系数为 -0.194；而等位基因 *TaMFT-A2b* 与相对穗发芽率呈极显著正相关 ( $P=0.004$ )，相关系数为 0.194。结果表明等位基因 *TaMFT-3Aa* 与抗穗发芽相关，等位基因 *TaMFT-3Ab* 与感穗发芽相关；等位基因 *TaMFT-A2a* 与抗穗发芽相关，等位基因 *TaMFT-A2b* 与感穗发芽相关。*TaMFT-3Aa* 和 *TaMFT-3Ab* 基因型之间的相对穗发芽率达到极显著差异 ( $P_{MFT-3A}<0.001$ )；*TaMFT-A2a* 和 *TaMFT-A2b* 基因型间的相对穗发芽率达到显著差异 ( $P_{MFT-A2}=0.004$ )。因此，标记 *MFT-3A* 和 *MFT-A2* 均适用于小麦抗穗发芽材料的筛选，*TaMFT* 基因可能在小麦抗穗发芽机制中发挥着重要作用。

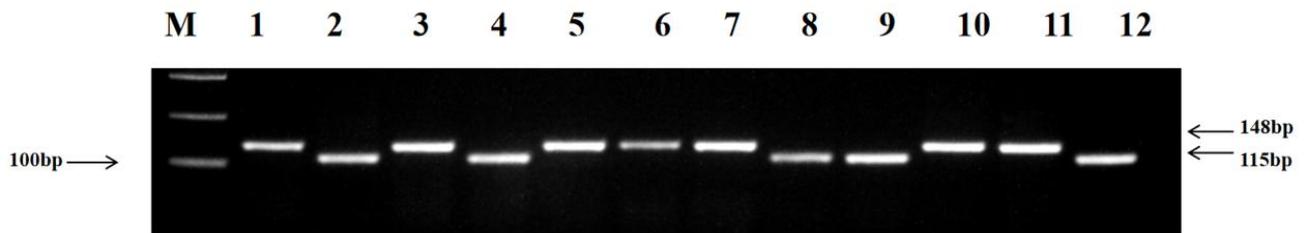


M: DNA 分子量标准; 1: 13 网 27-27、2: 花旗小麦、3: 泛麦 5 号、4: 扬麦 15、5: 丰德存麦 30、6: 徐麦 029、7: 淮麦 701、8: 平安 11 号、9: 西农 819、10: 中原 26、11: 商麦 198、12: 豫州 114

M: DNA marker; 1:13net 27-27; 2: Citi Wheat; 3: Pan Mai 5; 4: Yangmai 15; 5: Fengde Cunmai 30; 6: Xu Mai 029; 7: Huaimai 701; 8: Ping An 11; 9: Xinong 819; 10: Zhongyuan 26; 11: Shang Mai 198; 12: Yuzhou 114

图 5 CAPS 标记 *MFT-3A* 在部分材料中的扩增结果

Fig.5 The results of PCR amplification with the CAPS marker *MFT-3A*



M: DNA 分子量标准; 1: syn792、2: 豫农黑 925、3: 豫农 910、4: 13 网 27-18、5: 洋麦子、6: 丰德存麦 30、7: 西农 612、8: 安科 1703、9: 轮选 148、10: 盛麦源 789、11: 驻麦 548、12: 柳麦 526

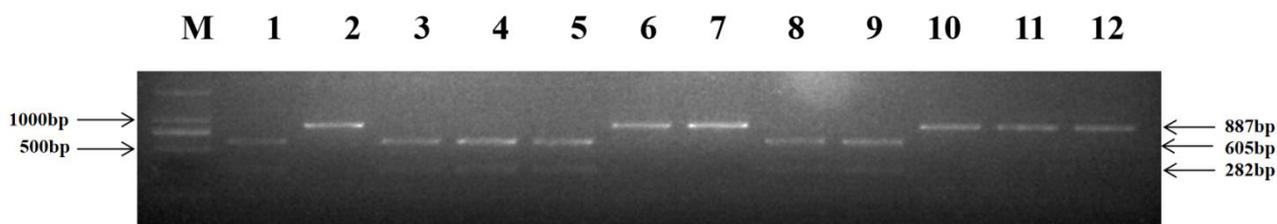
M: DNA marker; 1: syn792; 2: Yunnong Hei 925; 3: Yunnong 910; 4:13net 27-18; 5: Yangmaizi; 6: Fengde Cunmai 30; 7: Xinong 612; 8: Anke 1703; 9: Runxuan 148; 10: Shengmai yuan 789; 11: Jumai 548; 12: Liumai 526

图 6 STS 标记 *MFT-A2* 在部分材料中的扩增结果

Fig.6 The results of PCR amplification with the STS marker *MFT-A2*

### 2.2.6 分子标记 *MKK3-A* 在小麦穗发芽抗性中的有效性分析

在 *TaMKK3-A* 基因起始密码子下游+665 bp 处存在一个 SNP，根据这个 SNP 开发了 CAPS 功能标记 *MKK3-A*，可用于检测穗发芽抗性<sup>[30-31]</sup>。CAPS 标记 *MKK3-A* 可扩增出 887 bp 片段，经由限制性内切酶 Hpy166 II 酶切产生 605 bp 和 282 bp 的片段的为 *TaMKK3-Ac* 基因型，不能酶切的为 *TaMKK3-Aa* 基因型（图 7）。通过对分子标记 *MKK3-A* 在小麦穗发芽抗性中的有效性分析发现，在 222 份小麦种质材料中，95 份小麦材料基因型为 *TaMKK3-Aa*，占供试材料的 42.8%，相对穗发芽率均值为 0.77；127 份材料基因型为 *TaMKK3-Ac*，占供试材料的 57.2%，相对穗发芽率均值为 0.70（表 3）。利用 Pearson 相关分析模型对相关等位基因与相对穗发芽率进行相关性分析后得知，等位基因 *TaMKK3-Aa* 与相对穗发芽率呈正相关但相关性不显著（ $P=0.136$ ），相关系数为 0.100；而等位基因 *TaMKK3-Ac* 与相对穗发芽率呈负相关但相关性不显著（ $P=0.136$ ），相关系数为-0.100。结果表明等位基因 *TaMKK3-Aa* 与感穗发芽相关，等位基因 *TaMKK3-Ac* 与抗穗发芽相关。2 种基因型之间的相对穗发芽率无显著差异（ $P>0.05$ ）。因此，CAPS 标记 *MKK3-A* 不适用于小麦抗穗发芽材料的筛选。



M: DNA 分子量标准; 1: syn792、2: 13 网 27-10、3: 竹杆青、4: 豫农 946、5: 丰德存麦 30、6: 保丰 1903、7: 豫州 114、8: 安科 1605、9: 泛育麦 32、10: 漯麦 69、11: 郑麦 23、12: 平安 18

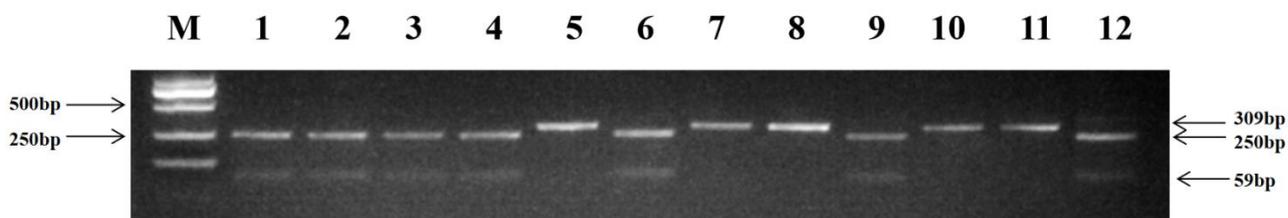
M: DNA marker; 1: syn792; 2:13net 27-10; 3: Bamboo rod Qing; 4: Yunnong 946; 5: Fengde Cunmai 30; 6: Baofeng 1903; 7: Yuzhou 114; 8: Anke 1605; 9: Fanyumai 32; 10: Luomai 69; 11: Zheng Mai 23; 12: Ping An 18

图 7 CAPS 标记 *MKK3-A* 在部分材料中的扩增结果

Fig.7 The results of PCR amplification with the CAPS marker *MKK3-A*

### 2.2.7 分子标记 *QSD1* 在小麦穗发芽抗性中的有效性分析

*TaQsd1-5B* 与 ABA 的代谢（生物合成和分解代谢）和信号转导有关，通过这些途径导致种子休眠<sup>[32]</sup>。根据 *TaQsd1-5B* 在外显子 3（+634）的 SNP 变异，开发了 1 个基因特异性 CAPS 标记，命名为 *QSD1*<sup>[32]</sup>。CAPS 标记 *QSD1* 可扩增出 309 bp 片段，经由限制性内切酶 *Hha* I 酶切产生 250 bp 和 59 bp 的片段的为 *TaQsd1-5Ba* 基因型，不能酶切的为 *TaQsd1-5Bb* 基因型（图 8）。通过对分子标记 *QSD1* 在小麦穗发芽抗性中的有效性分析发现，在 222 份小麦种质材料中，75 份小麦材料基因型为 *TaQsd1-5Ba*，占供试材料的 33.8%，相对穗发芽率均值为 0.72；147 份材料基因型为 *TaQsd1-5Bb*，占供试材料的 66.2%，相对穗发芽率均值为 0.74（表 3）。利用 Pearson 相关分析模型对相关等位基因与相对穗发芽率进行相关性分析后得知，等位基因 *TaQsd1-5Ba* 与相对穗发芽率呈负相关但相关性不显著（ $P=0.643$ ），相关系数为-0.031；而等位基因 *TaQsd1-5Bb* 与相对穗发芽率呈正相关但相关性不显著（ $P=0.643$ ），相关系数为 0.031。结果表明等位基因 *TaQsd1-5Ba* 与抗穗发芽相关，等位基因 *TaQsd1-5Bb* 与感穗发芽相关。2 种基因型之间的相对穗发芽率无显著差异（ $P>0.05$ ）。因此，CAPS 标记 *QSD1* 不适用于小麦抗穗发芽材料的筛选。



M: DNA 分子量标准; 1: syn792、2: 襄麦 46、3: 连麦 1901、4: 豫农 910、5: 蜈蚣鞭、6: 13 网 27-26、7: 富麦 701、8: 周麦 27、9: 安科 1704、10: 西农 156、11: 泛麦 8 号、12: 济麦 22

M: DNA marker; 1: syn792; 2: Xiangmai 46; 3: Lianmai 1901; 4: Yunong 910; 5: Centipede whip; 6:13net 27-26; 7: Fumai 701; 8: Zhoumai 27; 9: Anke 1704; 10: Xinong 156; 11: Pan Mai 8; 12: Ji Mai 22

图 8 CAPS 标记 *QSD1* 在部分材料中的扩增结果

Fig.8 The results of PCR amplification with the CAPS marker *QSD1*

### 2.3 小麦种质资源聚合抗穗发芽等位基因分析

经由有效抗穗发芽分子标记 *MFT-A2*、*MFT-3A*、*Vp1B3*、*DFR-B*、*myb10D* 在 222 份试验材料中检测结果（附表 1）可知，在 *TaMFT-A2*、*TaMFT-3A*、*TaVp-1B*、*TaDFR-B*、*Tamyb10-D* 等 5 个基因位点上，共检测到 21 种类型的等位变异组合（表 4）。其中携带 *TaMFT-A2a/TaMFT-3Ab/TaVp-1Ba/TaDFR-Bb/Tamyb10-D1a* 等位变异组合的材料最多，丰德存麦 30、豫农 914、13 网 27-8 等 89 份小麦种质材料携带该等位变异组合，占全部试验材料的 40.1%；携带 *TaMFT-A2a/TaMFT-3Aa/TaVp-1Ba/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1a*、*TaMFT-A2a/TaMFT-3Aa/TaVp-1Bb/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1b*、*TaMFT-A2a/TaMFT-3Aa/TaVp-1Bc/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1b*、*TaMFT-A2a/TaMFT-3Ab/TaVp-1Bb/TaDFR-Bb/Tamyb10-D1a*、*TaMFT-A2a/TaMFT-3Ab/TaVp-1Bc/TaDFR-Bb/Tamyb10-D1b*、*TaMFT-A2b/TaMFT-3Ab/TaVp-1Bc/TaDFR-Bb/Tamyb10-D1b* 等 6 组等位变异组合都仅检测到 1 份小麦种质材料（依次为平安 11 号、白壳和尚麦、江西早、13 网 27-25、syn792、13 网 27-18）携带上述等位变异组合，其均占全部试验材料的 0.5%。表明这批试验材料以 *TaMFT-A2a/TaMFT-3Ab/TaVp-1Ba/TaDFR-Bb/Tamyb10-D1a* 等位基因组合分布为主。

表 4 等位变异组合分布及其与平均相对穗发芽率的关系

Table 4 Distribution of allelic variation combinations and their relationship to Average RSP

等位变异组合 Allelic combination	平均相对穗发芽率 Average RSP	材料数 Number of materials	所占比例 Proportion/%	标准差 Standard deviation
<i>TaMFT-A2a/TaMFT-3Aa/TaVp-1Bb/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1b</i>	0.03	1	0.5%	.
<i>TaMFT-A2a/TaMFT-3Ab/TaVp-1Bb/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1b</i>	0.04	2	0.9%	0.019
<i>TaMFT-A2a/TaMFT-3Aa/TaVp-1Ba/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1b</i>	0.05	8	3.6%	0.049
<i>TaMFT-A2a/TaMFT-3Aa/TaVp-1Bc/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1b</i>	0.05	1	0.5%	.
<i>TaMFT-A2a/TaMFT-3Ab/TaVp-1Bc/TaDFR-Bb/Tamyb10-D1b</i>	0.05	1	0.5%	.
<i>TaMFT-A2a/TaMFT-3Ab/TaVp-1Bc/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1b</i>	0.06	5	2.3%	0.044
<i>TaMFT-A2b/TaMFT-3Ab/TaVp-1Bc/TaDFR-Bb/Tamyb10-D1b</i>	0.1	1	0.5%	.
<i>TaMFT-A2a/TaMFT-3Ab/TaVp-1Ba/TaDFR-Bb/Tamyb10-D1b</i>	0.17	4	1.8%	0.188
<i>TaMFT-A2a/TaMFT-3Ab/TaVp-1Ba/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1b</i>	0.3	3	1.4%	0.468
<i>TaMFT-A2a/TaMFT-3Aa/TaVp-1Bc/TaDFR-Bb/Tamyb10-D1a</i>	0.34	2	0.9%	0.064
<i>TaMFT-A2a/TaMFT-3Aa/TaVp-1Bc/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1a</i>	0.46	2	0.9%	0.226
<i>TaMFT-A2a/TaMFT-3Ab/TaVp-1Bb/TaDFR-Bb/Tamyb10-D1a</i>	0.54	1	0.5%	.
<i>TaMFT-A2a/TaMFT-3Aa/TaVp-1Ba/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1a</i>	0.63	1	0.5%	.
<i>TaMFT-A2a/TaMFT-3Ab/TaVp-1Bc/TaDFR-Bb/Tamyb10-D1a</i>	0.75	45	20.3%	0.244
<i>TaMFT-A2a/TaMFT-3Ab/TaVp-1Ba/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1a</i>	0.78	12	5.4%	0.285
<i>TaMFT-A2a/TaMFT-3Ab/TaVp-1Bc/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1a</i>	0.82	9	4.1%	0.178
<i>TaMFT-A2b/TaMFT-3Ab/TaVp-1Bc/TaDFR-Bb/Tamyb10-D1a</i>	0.83	10	4.5%	0.23
<i>TaMFT-A2a/TaMFT-3Ab/TaVp-1Ba/TaDFR-Bb/Tamyb10-D1a</i>	0.84	89	40.1%	0.191
<i>TaMFT-A2b/TaMFT-3Ab/TaVp-1Ba/TaDFR-Bb/Tamyb10-D1a</i>	0.84	15	6.8%	0.276
<i>TaMFT-A2b/TaMFT-3Ab/TaVp-1Ba/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1a</i>	0.99	6	2.7%	0.056
<i>TaMFT-A2b/TaMFT-3Ab/TaVp-1Bc/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1a</i>	1.09	4	1.8%	0.035

利用方差分析法, 进一步分析不同类型等位变异组合与平均相对穗发芽率的关系(表4)。结果表明, 携带 *TaMFT-A2b/TaMFT-3Ab/TaVp-1Bc/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1a* 等位变异组合材料的发芽指数最高, 其平均相对穗发芽率为 1.09, 共检测到安科 1703、西农 819、新世纪 2 号和郑麦 379 等 4 份材料, 占比为 1.8%。根据分子标记有效性分析结果得知, 该等位基因组合中仅携带 *TaVp-1Bc* 和 *TaDFR-Ba* 等 2 个抗穗发芽等位基因; 携带 *TaMFT-A2a/TaMFT-3Aa/TaVp-1Bb/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1b* 等位变异组合材料的发芽指数最低, 其平均相对穗发芽率为 0.03, 共检测到 1 份材料(白壳和尚麦), 占比为 0.5%。根据分子标记有效性分析结果得知, 该等位基因组合中携带 *TaMFT-A2a*、*TaMFT-3Aa*、*TaVp-1Bb*、*TaDFR-Ba*、*Tamyb10-D1b* 等 5 个抗穗发芽等位基因。这表明等位变异组合 *TaMFT-A2a/TaMFT-3Aa/TaVp-1Bb/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1b* 与抗穗发芽相关, 等位变异组合 *TaMFT-A2b/TaMFT-3Ab/TaVp-1Bc/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1a* 与感穗发芽相关。

在所有的等位变异组合中, 德宏福 199、中麦 895、豫农 901、豫农 908、豫农 911、豫农黑 925 等 15 份材料不携带抗穗发芽等位基因, 占全部材料的 6.8%, 平均相对穗发芽率 0.84。在只携带 1 个抗穗发芽等位基因的等位变异组合中, 只携带 *TaVp-1Bc* 抗穗发芽等位基因的等位变异组合平均相对穗发芽率最低, 其值为 0.83, 安科 1605、英强 1 号、豫农 927、豫农 946 等 10 份材料携带该等位变异组合, 占全部材料的 4.5%。在携带 2 个抗穗发芽等位基因的等位变异组合中, 携带 *TaVp-1Bc*、*Tamyb10-D1b* 抗穗发芽等位基因的等位变异组合平均相对穗发芽率最低, 其值为 0.1, 仅有 1 份材料(13 网 27-18) 携带该等位变异组合, 占全部材料的 0.5%。在携带 3 个抗穗发芽等位基因的等位变异组合中, 携带 *TaMFT-A2a*、*TaDFR-Ba*、*Tamyb10-D1b* 抗穗发芽等位基因的等位变异组合平均相对穗发芽率最低, 其值为 0.3, 信麦 161、花旗小麦、13 网 27-24 等 3 份材料携带该等位变异组合, 占全部材料的 1.4%。在携带 4 个抗穗发芽等位基因的等位变异组合中, 携带 *TaMFT-A2a*、*TaVp-1Bb*、*TaDFR-Ba*、*Tamyb10-D1b* 抗穗发芽等位基因的等位变异组合平均相对穗发芽率最低, 其值为 0.04, 蜈蚣鞭、洋麦子等 2 份材料携带该等位变异组合, 占全部材料的 0.9%。在携带全部 5 个抗穗发芽等位基因的等位变异组合中, 携带 *TaMFT-A2a*、*TaMFT-3Aa*、*TaVp-1Bb*、*TaDFR-Ba*、*Tamyb10-D1b* 抗穗发芽等位基因的等位变异组合平均相对穗发芽率最低, 其值为 0.03, 仅有 1 份材料(白壳和尚麦) 携带该等位变异组合, 占全部材料的 0.5%。综上所述, 抗穗发芽基因等位变异组合抗性效应由强到弱的顺序如表 4 所示, 其中 *TaMFT-A2a/TaMFT-3Aa/TaVp-1Bb/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1b* 等位变异组合的抗性效应最强, *TaMFT-A2b/TaMFT-3Ab/TaVp-1Bc/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1a* 等位变异组合的抗性效应最弱。

## 3 讨论

### 3.1 不同粒色与小麦种质资源抗穗发芽的关系

小麦的整穗发芽试验与籽粒发芽试验相比，整穗发芽试验更能反映出小麦在田间发生穗发芽现象时的真实情况和整体抗穗发芽水平，而籽粒发芽试验反映的是小麦籽粒的休眠水平，因此本文采用室内整穗发芽试验对供试小麦种质材料进行穗发芽表型鉴定。在本研究 222 份供试小麦材料中（白粒 191 份、红粒 29 份、黑粒 2 份），中抗及以上材料共 38 份，占全部试验材料的 17.1%；其中红粒小麦材料 27 份，占全部试验材料的 12.2%；白粒小麦材料 9 份，占全部试验材料的 4.0%；黑粒小麦材料仅 2 份，占全部试验材料的 0.9%。在 191 份白粒小麦材料中，泛麦 5 号、徐麦 029、连麦 1901、保丰 1903、郑麦 829、丰德存麦 30、豫农 914、豫农 946 等 8 份材料表现为中抗穗发芽，占白粒供试小麦材料的 4.2%，13 网 27-8 表现为抗穗发芽，占白粒供试小麦材料的 0.5%；在 29 份红粒小麦材料中，襄麦 46、豫农 910、豫农 926 等 17 份表现为抗穗发芽，占红粒供试小麦材料的 58.6%，凤庆小麦、洋麦子、竹杆青等 10 份材料表现为高抗穗发芽，占红粒供试小麦材料的 34.4%；豫农黑 924 和豫农黑 925 等 2 份黑粒小麦材料，全部表现为抗穗发芽材料。该研究结果表明，我国目前白粒抗穗发芽小麦种质材料稀缺，而红粒和黑粒小麦绝大部分都抗穗发芽。因此我国目前急需创制更多的白粒抗穗发芽小麦种质资源，以全面提高我国白粒小麦品种的抗穗发芽水平。

### 3.2 抗穗发芽白粒小麦种质资源

通过有效抗穗发芽分子标记 *MFT-A2*、*MFT-3A*、*Vp1B3*、*DFR-B*、*myb10D* 在 222 份试验材料中检测结果可知，抗穗发芽白粒小麦 13 网 27-8 含有效抗穗发芽等位基因 *TaMFT-A2a*；在中抗穗发芽白粒小麦中，豫农 914、丰德存麦 30、连麦 1901 和保丰 1903 均只含有效抗穗发芽等位基因 *TaMFT-A2a*；泛麦 5 号和徐麦 029 含有效抗穗发芽等位基因 *TaMFT-A2a* 和 *TaMFT-3Aa*；郑麦 829 含有效抗穗发芽等位基因 *TaMFT-A2a*、*TaMFT-3Aa* 和 *TaDFR-Ba*；豫农 946 不含有与相对穗发芽率相关性显著的有效抗穗发芽等位基因。结果表明除豫农 946 外，其他 8 份抗穗发芽白粒小麦种质资源均含有一个或多个有效抗穗发芽等位基因位点。

### 3.3 与种皮色泽相关的抗穗发芽基因

本研究中与小麦穗发芽抗性相关的基因 *Tamyb10*、*TaDFR* 均为种皮色泽相关基因。*Tamyb10* 基因与红粒小麦穗发芽抗性有关，其中 *Tamyb10-D1* 对穗发芽抗性影响最大<sup>[38]</sup>。本研究发现，在 222 个供试小麦材料中，有 26 份为 *Tamyb10-D1b* 基因型，全部为红粒小麦，其余小麦材料均为 *Tamyb10-D1a* 基因型，这 26 份红粒小麦材料中，13 网 27-24 表现为高感穗发芽，syn99 表现为感穗发芽，襄麦 46、信麦 161、江西早、蜈蚣鞭、铁壳麦等 14 份材料表现为抗穗发芽，凤庆小麦、洋麦子、竹杆青、顺水红、白芒子等 10 份材料表现高抗穗发芽，仅扬麦 15、豫农 910、豫农 926 等 3 份抗穗发芽红粒小麦材料不携带该基因。这表明 *Tamyb10* 基因与红粒小麦穗发芽抗性基因紧密连锁，且 *Tamyb10* 基因的 2 种等位变异类型的相对穗发芽率

差异达到极显著水平, 因此 *myb10D* 标记可用于红粒小麦的穗发芽抗性辅助育种, 这与前人<sup>[38-39]</sup>研究结果一致, 应在小麦抗穗发芽中重点利用。此外 BI 等<sup>[10]</sup>研究发现, *TaDFR* 在 120 个红粒小麦品种中, 基因型 *TaDFR-Bb* 与穗发芽抗性达到极显著相关, 等位变异 *TaDFR-Bb* 在 *TaDFR-B* 启动子区有 8bp 插入, 穗发芽抗性高于 *TaDFR-Ba*<sup>[10]</sup>。本研究的 222 份供试小麦材料中有红粒材料 29 份, 其中仅有 8 份为 *TaDFR-Bb* 基因型, 其平均相对穗发芽率为 0.13; 另外 21 份红粒材料为 *TaDFR-Ba* 基因型, 其平均相对穗发芽率为 0.09。分析表明在红粒材料中 *TaDFR-Ba* 和 *TaDFR-Bb* 这 2 种等位变异的相对穗发芽率无显著差异 ( $P>0.05$ )。而在不区分小麦材料籽粒颜色的情况下, 2 种等位变异的相对穗发芽率达到极显著差异 ( $P<0.001$ )。根据本研究发现, 无论是在不区分籽粒颜色还是在只关注红粒小麦材料的情况下, 携带 *TaDFR-Ba* 基因型小麦材料的平均相对穗发芽率均低于 *TaDFR-Bb* 基因型小麦材料, 说明 *TaDFR-Ba* 基因型才应为抗穗发芽等位基因变异, 该结果与 BI 等<sup>[10]</sup>不一致, 可能与本研究中红粒小麦材料选择遗传背景有关。

### 3.4 与籽粒休眠相关的抗穗发芽基因

本研究中与穗发芽抗性相关的基因 *TaVp-1*、*TaSdr*、*TaPM19-A1*、*TaMFT*、*TaMKK3-A*、*TaQsd1* 均为籽粒休眠相关的基因。*TaVp-1B* 基因是参与调控小麦种子休眠形成的重要转录因子, 存在多种等位变异类型, 其中 *TaVp-1Ba* 属于感穗发芽类型, *TaVp-1Bb* 和 *TaVp-1Bc* 属于抗穗发芽类型<sup>[18]</sup>, 本研究发现 *TaVp-1Ba* 和 *TaVp-1Bc* 基因型之间的相对穗发芽率无显著差异 ( $P>0.05$ ), 说明不能用基因型 *TaVp-1Bc* 来筛选小麦抗穗发芽材料, 这与李亚青<sup>[40]</sup>的研究结果一致。而 *TaVp-1Ba* 和 *TaVp-1Bb* 基因型之间的相对穗发芽率达到极显著差异 ( $P<0.001$ ), 说明可以用基因型 *TaVp-1Bb* 来筛选小麦抗穗发芽材料, 这与李亚青<sup>[40]</sup>研究结果不一致, 可能因为基因型 *TaVp-1Bb* 在小麦材料中分布频率很低, 李亚青<sup>[40]</sup>并未在其研究材料中检测出 *TaVp-1Bb* 等位基因变异类型。曹雪连等<sup>[33]</sup>采用对 STS 分子标记 *PM19-A1* 进行有效性验证, 发现标记 *PM19-A1* 与穗发芽抗性显著相关, 而李亚青<sup>[40]</sup>在使用相同分子标记对 42 个优质小麦品种进行检测后发现, 标记 *PM19-A1* 与穗发芽抗性无关, 与本研究结果与李亚青的研究结果相同。本研究采用 CAPS 标记 *MFT-3A* 和 STS 标记 *MFT-A2* 对 222 小麦种质材料进行检测, 发现在不区分小麦籽粒颜色的情况下, 相对穗发芽率与标记 *MFT-3A* 和 *MFT-A2* 均显著相关, 这与赵良侠<sup>[27]</sup>和 Nakamura<sup>[28]</sup>等前人的研究结果一致。CAPS 标记 *MKK3-A*, 可以扩增出一个基因组特异性的 887 bp 区域, 旨在区分 1 个 Hpy166II 位点 (GTNNAC) 的存在, 带有 C 等位基因的休眠系保持了 Hpy166II 位点, 导致 887 bp 的扩增片段被酶切为 605 bp 和 282 bp 的片段, 相反, 具有 A 等位基因的非休眠株系失去了 Hpy166II 位点, 因此在消化后保持完整 (887 bp), 非休眠发芽感亲本携带 *TaMKK3-Aa* 等位基因, 而所有休眠亲本携带 *TaMKK3-Ac* 等位基因<sup>[31]</sup>。本研究表明 *TaMKK3-Aa* 等位基因的平均相对穗发芽率高于 *TaMKK3-Ac* 等位基因的平均相对穗发芽率, 这与前人研究一致, 但分子标记 *MKK3-A* 与相对穗发芽率未呈现显著相关, 这可能是由于此标记更加适用于在其开发的群体内进行抗穗发芽种质筛选, 广适性不高。未文新<sup>[32]</sup>通过 RIL 群体进一步检验表明 QSD1 两个等位基因

的 PD 平均值之间呈极显著差异 ( $P < 0.01$ ), 携带 *TaQsd1-5Ba* 的家系休眠期较长, 反之携带 *TaQsd1-5Bb* 的家系休眠期较短<sup>[32]</sup>。本研究表明 *TaQsd1-5Bb* 等位基因的平均相对穗发芽率略高于 *TaQsd1-5Ba* 等位基因的平均相对穗发芽率, 说明 *TaQsd1-5Bb* 为感穗发芽等位基因, 而 *TaQsd1-5Ba* 抗穗发芽等位基因, 这与前人研究一致, 但分子标记 QSD1 与相对穗发芽率未呈现显著相关, 这可能是由于此标记更加适用于在其开发的群体内进行抗穗发芽种质筛选。

## 4 结论

综上所述, 本研究表明, STS 标记 *myb10D*、*Vp1B3*、*MFT-A2* 和 CAPS 标记 *DFR-B*、*MFT-3A* 等 5 个分子标记可用于小麦种质资源的穗发芽抗性基因型检测和分子标记辅助选择育种。聚合多个抗穗发芽基因可以有效提高品种的抗穗发芽水平, 其中最佳的抗穗发芽基因组合为 *TaMFT-A2a/TaMFT-3Aa/TaVp-1Bb/TaDFR-Ba/Tamyb10-D1b*。另外, 本研究通过基因型和表型筛选出来的豫农 914、豫农 946、丰德存麦 30、泛麦 5 号、徐麦 029、连麦 1901、保丰 1903、郑麦 829、13 网 27-8 等 9 份抗穗发芽白粒小麦种质资源材料, 其中除豫农 946 外, 其他 8 份抗穗发芽白粒小麦种质资源均含有一个或多个有效抗穗发芽等位基因位点。此外, 这 9 份抗穗发芽白粒小麦种质资源材料相对穗发芽率均较低, 可作为优异的白粒小麦抗穗发芽亲本材料进行抗穗发芽小麦新品种培育, 同时在穗发芽易发区也可作为抗性品种加以推广利用。

### 参考文献:

- [1]肖世和. 小麦穗发芽研究. 北京:中国农业科学技术出版社, 2004:2-41, 66-83.
- XIAO S H. Studies on pre-harvest sprouting of wheat. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2004:2-41, 66-83.
- [2]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 white  $\times$  red grain bread-wheat cross. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104(1):39-47.
- [3]GUBLER F, MILLAR A A, JACOBSEN J V. Dormancy Release, ABA and pre-harvest sprouting. *Current Opinion in Plant Biology*, 2005, 8(2):183-187.
- [4]李玉营, 马东方, 王晓玲, 方正武. 小麦穗发芽鉴定方法的比较与分析. *广西植物*, 2016, 36(3):261-266.
- LI Y Y, MA D F, WANG X L, FANG Z W. Comparison and analysis of wheat pre-harvest sprouting screening methods [J]. *Guihaia*, 2016, 36(3):261-266.
- [5]王志龙, 于亚雄, 王志伟, 程加省, 乔祥梅, 杨金华. 小麦穗发芽抗性鉴定及机制分析. *西南农业学报*, 2016, 29(11):2513.
- WANG Z L, YU Y X, WANG Z W, CHENG J S, QIAO X M, YANG J H. Resistance and Mechanism of Pre-harvest Sprouting in Wheat. *Southwest China Journal of Agricultural Science*, 2016, 29(11):2513.
- [6]苏在兴, 高闰飞, 易媛, 王波, 常勇, 黄忠勤, 周兴根. 小麦穗发芽抗性分析及相关分子标记检测. *麦类作物学报*, 2019, 39(10):5.
- SU Z X, GAO R F, YI Y, WANG B, CHANG Y, HUANG Z Q, ZHOU X G. Analysis of pre-harvest sprouting (PHS) resistance and detection on PHS associated molecular markers in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39(10):5.
- [7]刘光辉, 杨随庄, 黄可兵, 杨仕雷, 邢国凤. 四川小麦穗发芽抗性鉴定及 5 个分子标记的有效性检验. *麦类作物学报*, 2015, 35(2):167.
- LIU G H, YANG S Z, HUANG K B, YANG S L, XING G F. Identification and validation of five molecular markers for PHS tolerance in sichua wheat varieties(lines). *Journal of Triticeae Crops*, 2015, 35(2):167.

- [8]HIMI E, MAEKAWA M, MIURA H, NODA K. Development of PCR markers for *Tamyb10* related to R-1, red grain color gene in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 122(8):1561-1576.
- [9]HIMI E, NODA K. Isolation and location of three homologous dihydroflavonol-4-reductase (*DFR*) genes of wheat and their tissue-dependent expression. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(396):365-375.
- [10]BI H H, SUN Y W, XIAO Y G, XIA L Q. Characterization of *DFR* allelic variations and their associations with pre-harvest sprouting resistance in a set of red-grained Chinese wheat germplasm. *Euphytica*, 2014, 195(2):197-207.
- [11]HIMI E, NODA K. Red grain colour gene (*R*) of wheat is a Myb-type transcription factor. *Euphytica*, 2005, 143(3):239-242.
- [12]YANG Y, ZHAO X L, XIA L Q, CHEN X M, XIA X C, YU Z, HE Z H, ROEDER 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.
- [13]JONES S S, WARNER R L, KUDRNA D A, SPAETH S C. Dormancy in white-grain mutants of Chinese spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Seed Science Research*, 2000, 10(1):51-60.
- [14]HIMI E, MARES D J, YANAGISAWA A, NODA K. Effect of grain colour gene (*R*) on grain dormancy and sensitivity of the embryo to abscisic acid (ABA) in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(374):1569-1574.
- [15]HIMI E, NISAR A. Colour genes (*Rand Rc*) for grain and coleoptile upregulate flavonoid biosynthesis genes in wheat. *Genome*, 2005, 48(4):747-754.
- [16]NAKAMURA S, TOYAMA T. Isolation of a *VPI* 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.
- [17]MCKIBBIN R S, WILKINSON M D, BAILEY P C, FLINTHAM J E, ANDREW L M, LAZZERI P A, GALE M D, LENTON J R, HOLDSWORTH M J. Transcripts of *Vp-1* homeologues are misspliced in modern wheat and ancestral species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(15):10203-10208.
- [18]XIA L Q, GANAL M W, SHEWRY P R, HE Z H, YANG Y, ROEDER M S. Exploiting the diversity of *Viviparous-1* gene associated with pre-harvest sprouting tolerance in European wheat varieties. *Euphytica*, 2008, 159:411-417.
- [19]CHANG C, FENG J M, SI H Q, YIN B, ZHANG H P, MA C X. Validating a novel allele of *viviparous-1* (*Vp-1Bf*) associated with high seed dormancy of Chinese wheat landrace, Wanxianbaimaizi. *Molecular Breeding*, 2010, 25(3):517-525.
- [20]CHANG C, ZHANG H P, FENG J M, YIN B, SI H Q, MA C X. Identifying alleles of *Viviparous-1B* associated with pre-harvest sprouting in micro-core collections of Chinese wheat germplasm. *Molecular Breeding*, 2010, 25(3):481-490.
- [21]CHANG C, ZHANG H P, ZHAO Q X, FENG J M, SI H Q, LU J, MA C X. Rich allelic variations of *Viviparous-1A* and their associations with seed dormancy/pre-harvest sprouting of common wheat. *Euphytica*, 2011, 179(2):343-353.
- [22]SUN Y W, JONES H D, YANG Y, DREISIGACKER S, LI S M, CHEN X M, SHEWRY P R, XIA L Q. Haplotype analysis of *Viviparous-1* gene in CIMMYT elite bread wheat germplasm. *Euphytica*, 2012, 186(1):25-43.
- [23]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*, 2014, 33(1):75-88.
- [24]SUN Y W, YANG Y, SHEWRY P R, JONES H D, XIA L Q. Isolation and characterization of *Viviparous-1* haplotypes in wheat related species. *Euphytica*, 2012, 188(1):71-84.
- [25]BARRERO J M, CAVANAGH C, VERBYLA K L, TIBBIT J F G, VERBYLA A P, HUANG B E, ROSEWARNE G M, STEPHEN S, WANG P H, WHAN A, RIGAULT P, HAYDEN M J, GUBLER F. Transcriptomic analysis of wheat near-isogenic lines identifies *PM19-A1* and *A2* as candidates for a major dormancy QTL. *Genome Biology*, 2015, 16(1):93.

- [26]MORI M, UCHINO N, CHONO M, KATO K, MIURA H. Mapping QTLs for grain dormancy on wheat chromosome 3A and the group 4 chromosomes, and their combined effect. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 110(7):1315-1323.
- [27]赵良侠. 小麦抗穗发芽基因 *TaMFT-3A* 新功能标记开发和 *TaPTF1* 表达特性及分布规律分析. 合肥:安徽农业大学,2017.
- ZHAO L X. Development of a new functional marker for *TaMFT-3A* as well as analysis of expression and distribution of *TaPTF1* associated with pre-harvest sprouting resistance in common wheat. Hefei: Anhui Agricultural University, 2017.
- [28]NAKAMURA S, ABE F, KAWAHIGASHI H, NAKAZONO K, TAGIRI A, MATSUMOTO T, UTSUGI S, OGAWA T, HANDA H, ISHIDA H, MORI M, KAWAURA K, OGIHARA Y, MIURA H. A wheat homolog of MOTHER OF *FT* AND *TFL1* acts in the regulation of germination. *The Plant Cell*, 2011, 23(9):3215-3229.
- [29]LIU S B, SEHGAL S K, LI J R, LIN M, TRICK H N, YU J M, GILL B S, BAI G H. Cloning and characterization of a critical regulator for preharvest sprouting in wheat. *Genetics*, 2013, 195(1): 263-273.
- [30]TORADA A, KOIKE M, OGAWA T, TAKENOUCI Y, TADAMURA K, Wu J Z, MATSUMOTO T, KAWAURA K, OGIHARA Y. A causal gene for seed dormancy on wheat chromosome 4A encodes a MAP kinase kinase. *Current Biology*, 2016, 26(6):782.
- [31]SHORINOLA O, BALCRKOV B, HYLES J, TIBBIT J F G, HAYDEN M J, HOLUSOVA K, VALARIK M, DISTELFELD A, TORADA A, BARRERO J M, UAUY C. Haplotype analysis of the pre-harvest sprouting resistance locus *Phs-A1* reveals a causal role of *TaMKK3-A* in global germplasm. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:1555.
- [32]未文新. 小麦种子休眠位点鉴定及 *TaQsd1* 基因克隆和功能标记开发. 合肥:安徽农业大学, 2019.
- WEI W X. Identification of wheat seed dormancy site, cloning of *TaQsd1* gene and development of functional markers. Hefei: Anhui Agricultural University, 2019.
- [33]曹雪连, 张衡, 姜昊, 吴曾云, 曹佳佳, 朱玉磊, 王升星, 常成, 张海萍, 马传喜. 分子标记 *PM19-A1* 对 1015 份小麦抗穗发芽基因型的筛选及其有效性验证. *麦类作物学报*, 2016, 36(10):1283-1290.
- CAO X L, ZHANG H, JIANG H, WU Z Y, CAO J J, ZHU Y L, WANG S X, CHANG C, ZHANG H P, MA C X. Screening and validation of 1015 wheat panicle sprouting resistance genotypes with molecular marker *PM19-A1*. *Journal of Wheat Crops*, 2016, 36(10):1283-1290.
- [34]王瑜, 王晓丽, 孙晓燕, 刘进英, 杨燕. 分子标记 *Tamyb10D* 和 *TaDFR-B* 的有效性验证及对小麦抗穗发芽基因型的筛选. *华北农学报*, 2016, 31(1):63-70.
- WANG Y, WANG X L, SUN X Y, LIU J Y, YANG Y. Validation of molecular markers *Tamyb10D* and *TaDFR-B* and screening of pre-harvest sprouting resistance genotypes in wheat. *North China Journal of Agronomy*, 2016, 31(1):63-70.
- [35]国家小麦良种重大科研联合攻关组、国家小麦产业技术体系. 小麦品种穗发芽抗性鉴定标准(T/GJXMLZ-CARS-2020). 北京:中国标准出版社,2021.
- The national Major scientific research Joint Research Group for improved wheat varieties and the national wheat industry technology system. Identification standard for pre-harvest sprouting resistance of wheat(T/GJXMLZ-CARS-2020). Beijing: Standards Press of China, 2021.
- [36]SPRINGER N M. Isolation of plant DNA for PCR and genotyping using organic extraction and CTAB. *Cold Spring Harbor Protocols*, 2010(11):10.1101.
- [37]王晓丽. *Tamyb10* 基因在不同穗发芽抗性白粒小麦中等位变异的鉴定和分子标记研发. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2014.
- WANG X L. Identification and Development of a *Tamyb10* STS Marker for Pre-harvest Sprouting Tolerance in Chinese wheat. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2014.
- [38]王根平, 毕惠惠, 孙永伟, 王成社, 夏兰琴. 红粒小麦 *Tamyb10* 单倍型检测及其与穗发芽抗性的关系. *作物学报*, 2014, 40(6):984-993.
- WANG G P, BI H H, SUN Y W, WANG C D, XIA L Q. Characterization of *Tamyb10* haplotypes and their association with pre-harvest sprouting resistance in a set of Chinese red-grained wheats. *Acta Agronomica Sinica*, 2014, 40(6):984-993.

- [39]WANG Y, WANG X L, MENG J Y, ZHANG Y J, HE Z H, YANG Y. Characterization of *Tamyb10* allelic variants and development of STS marker for pre-harvest sprouting resistance in Chinese bread wheat. *Molecular Breeding*, 2016, 36(11):148.
- [40]李亚青, 张楠, 彭义峰, 张士昌, 李孟军. 穗发芽抗性相关分子标记在优质小麦中的有效性验证. *河南农业科学*, 2021, 50(10):18-26.
- LI Y Q, ZHANG N, PENG Y F, ZHANG S C, LI M J. Validation of molecular markers related to pre-harvest sprouting resistance in high-quality wheat varieties. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2021, 50(10):18-26.

附表1 222份小麦种质资源材料表现型与基因型检测结果

Table 1 shows the results of phenotype and genotype detection of 222 wheat germplasm resources

序号 Number	种质名称 Germplasm name	来源 Source	粒色 Grain color	穗发芽 率(%) SP	相对 穗发 芽率 RSP	抗性 Resistance	等			
							<i>Tamyb10-D</i>	<i>TaDFR-B</i>	<i>TaVp-1B</i>	<i>PM19-A1</i>
1	安科 1605	安徽省农业科学院作物研究所	白	90.28	1.06	HS	a	b	c	b
2	安科 1703	安徽省农业科学院作物研究所	白	90.78	1.06	HS	a	a	c	b
3	安科 1704	安徽省农业科学院作物研究所	白	83.57	0.98	HS	a	a	c	b
4	百农 219	河南科技学院	白	71.83	0.84	HS	a	b	a	b
5	百农 5819	河南科技学院	白	89.05	1.04	HS	a	b	c	b
6	保丰 1707	江苏保丰集团公司	白	67.38	0.79	HS	a	b	c	b
7	保麦 1633	江苏保丰集团公司	白	79.78	0.93	HS	a	b	c	b
8	泛麦 5 号	河南地神种业	白	33.00	0.39	MR	a	b	c	b
9	泛麦 23	河南地神种业	白	86.24	1.01	HS	a	b	a	b
10	富麦 701	河南富吉泰种业有限公司	白	92.47	1.08	HS	a	a	a	b
11	富麦 916	河南富吉泰种业有限公司	白	47.89	0.56	S	a	b	a	b
12	冠麦 10	河南华冠种业有限公司	白	56.08	0.66	HS	a	a	c	a
13	淮麦 701	江苏徐淮地区淮阴农业科学研究所	白	60.54	0.71	HS	a	b	c	b
14	襄麦 46	襄阳市农业科学院	红	11.72	0.14	R	b	a	c	b
15	徐麦 029	徐州农业科学研究所	白	25.26	0.30	MR	a	b	c	b
16	扬麦 158	江苏省里下河地区农科所	白	90.91	1.06	HS	a	a	c	b
17	百农 207	河南科技学院	白	56.42	0.66	HS	a	a	c	a
18	周麦 27	周口市农业科学院	白	58.97	0.69	HS	a	b	a	b
19	驻麦 586	驻马店市农业科学院	白	94.61	1.11	HS	a	b	a	b
20	新麦 65	河南省新乡市农业科学院	白	75.72	0.89	HS	a	b	a	b
21	德宏福 199	河南德宏种业	白	60.62	0.71	HS	a	b	a	b
22	西纯 258	西北农林科技大学	白	51.18	0.60	S	a	b	a	b
23	濮麦 126	濮阳市农业科学院	白	91.45	1.07	HS	a	b	a	b
24	丰工 41	河南省丰工种业有限公司	白	86.36	1.01	HS	a	b	a	a
25	中麦 255	中国农业科学院棉花研究所(安阳)	白	52.19	0.61	HS	a	b	c	b
26	郑麦 139	河南省农业科学院	白	74.07	0.87	HS	a	b	a	a
27	华成 916	宿州市天益青种业研究所	白	64.54	0.76	HS	a	b	c	b
28	瑞华麦 513	江苏瑞华农业科技有限公司	白	90.19	1.06	HS	a	b	a	b
29	郑麦 23	河南省农业科学院	白	86.25	1.01	HS	a	b	a	b
30	新科麦 186	河南九圣禾新科种业有限公司	白	70.51	0.83	HS	a	b	a	b
31	英强 1 号	豫粮集团延津小麦产业有限公司	白	87.65	1.03	HS	a	b	c	b
32	武农 159	杨凌职业技术学院	白	77.40	0.91	HS	a	b	c	b
33	科大 116	河南科技大学	白	74.73	0.88	HS	a	b	a	b
34	华成 9137	宿州市天益青种业研究所	白	72.65	0.85	HS	a	b	a	b
35	柳麦 526	安徽柳丰种业科技有限责任公司	白	80.62	0.94	HS	a	a	a	b
36	漯麦 69	漯河市农业科学院	白	85.11	1.00	HS	a	b	a	b
37	西农 5811	西北农林科技大学	白	85.89	1.01	HS	a	b	c	b

38	平安 18	河南平安种业有限公司	白	50.19	0.59	S	a	b	a	b
39	郑麦 917	河南省农业科学院	白	65.91	0.77	HS	a	b	a	b
40	西农 612	西北农林科技大学	白	67.76	0.79	HS	a	b	a	b
41	西农 819	西北农林科技大学	白	95.71	1.12	HS	a	a	c	b
42	驻麦 599	驻马店市农业科学院	白	83.91	0.98	HS	a	b	a	b
43	华麦 2003	江苏省大华种业集团有限公司	白	87.60	1.03	HS	a	b	c	b
44	西农 867	西北农林科技大学	白	85.80	1.00	HS	a	b	a	b
45	轮选 148	中国农业科学院作物科学研究所 (北京)	白	78.91	0.92	HS	a	a	a	b
46	19CA97	中国农业科学院棉花研究所(安阳)	白	79.53	0.93	HS	a	b	a	b
47	偃高 167	河南金高种业有限公司	白	50.15	0.59	S	a	b	a	b
48	新麦 72	河南省新乡市农业科学院	白	87.60	1.03	HS	a	b	a	a
49	漯麦 117	漯河市农业科学院	白	76.07	0.89	HS	a	b	c	a
50	农科 1132	陕西省种子工作总站	白	75.00	0.88	HS	a	b	c	b
51	冠麦 13	河南华冠种业有限公司	白	80.55	0.94	HS	a	b	c	b
52	中麦 6301	中国农业科学院棉花研究所(安阳)	白	83.08	0.97	HS	a	b	a	b
53	商麦 198	商丘市农林科学院	白	62.14	0.73	HS	a	b	a	b
54	安科 2006	安徽省农业科学院作物研究所	白	53.41	0.63	HS	a	b	c	b
55	西农 1668	西北农林科技大学	白	80.92	0.95	HS	a	b	c	b
56	周麦 52	周口市农业科学院	白	83.44	0.98	HS	a	b	a	b
57	郑大 201	郑州大学	白	82.25	0.96	HS	a	b	a	b
58	洛麦 56	洛阳农林科学院	白	98.39	1.15	HS	a	b	a	b
59	濮兴 26 号	河南省民兴种业有限公司	白	89.86	1.05	HS	a	b	c	b
60	淮麦 40	江苏徐淮地区淮阴农业科学研究所	白	85.36	1.00	HS	a	b	c	b
61	涡麦 44	安徽省亳州市农业科学研究院	白	77.37	0.91	HS	a	a	a	b
62	漯麦 109	漯河市农业科学院	白	49.73	0.58	S	a	a	c	a
63	连麦 1901	连云港市农业科学院	白	32.45	0.38	MR	a	b	c	b
64	中原 26	刘冬冬郑州市金水区农业路东 2 号	白	76.51	0.90	HS	a	b	a	b
65	郑麦 918	河南省农业科学院	白	79.61	0.93	HS	a	b	a	b
66	西农 963	西北农林科技大学	白	78.80	0.92	HS	a	b	a	b
67	郑麦 1926	河南省农业科学院	白	63.64	0.75	HS	a	b	a	b
68	西农 926	西北农林科技大学	白	71.25	0.83	HS	a	b	a	b
69	轮选 369	中国农业科学院作物科学研究所 (北京)	白	86.23	1.01	HS	a	b	a	b
70	西农 1155	西北农林科技大学	白	80.67	0.94	HS	a	b	a	b
71	安科 1907	安徽省农业科学院作物研究所	白	85.54	1.00	HS	a	a	a	b
72	盛麦源 789	河南省盛麦源种业有限公司	白	80.63	0.94	HS	a	b	a	a
73	西农 633	西北农林科技大学	白	73.79	0.86	HS	a	b	a	a
74	泛育麦 32	河南地神种业	白	54.06	0.63	HS	a	b	c	b
75	偃毫 369	河南省亳都种业有限公司	白	38.21	0.45	S	a	a	a	b
76	新麦 66	河南省新乡市农业科学院	白	68.14	0.80	HS	a	b	a	b
77	天益科麦 11	安徽华成种业股份有限公司	白	81.14	0.95	HS	a	b	a	b
78	天宁 138	河南省天宁种业有限公司	白	75.91	0.89	HS	a	b	a	b
79	西农 839	西北农林科技大学	白	85.66	1.00	HS	a	b	a	b
80	保丰 1903	江苏保丰集团公司	白	18.36	0.21	MR	a	b	a	b

81	新科麦 176	河南九圣禾新科种业有限公司	白	74.54	0.87	HS	a	a	a	b
82	西农 809	西北农林科技大学	白	49.01	0.57	S	a	b	c	b
83	新农 9866	河南新大农业发展有限公司	白	91.58	1.07	HS	a	b	a	b
84	西农 586	西北农林科技大学	白	87.76	1.03	HS	a	b	c	b
85	商麦 187	商丘市农林科学院	白	49.73	0.58	S	a	b	a	a
86	漯丰 1901	漯河市农业科学院	白	80.08	0.94	HS	a	b	a	b
87	淮麦 404	江苏徐淮地区淮阴农业科学研究所	白	60.00	0.70	HS	a	b	c	b
88	洛麦 49	洛阳农林科学院	白	92.07	1.08	HS	a	b	a	b
89	平安 16 号	河南平安种业有限公司	白	88.78	1.04	HS	a	b	a	b
90	漯丰 7011	漯河市农业科学院	白	89.10	1.04	HS	a	b	a	b
91	安农 1928	安徽农业大学	白	67.62	0.79	HS	a	b	a	b
92	普冰 30538	中国农业科学院作物科学研究所 (北京)	白	87.43	1.02	HS	a	b	c	b
93	中植麦 16	中国农业科学院植物保护研究所 (北京)	白	81.72	0.96	HS	a	b	a	b
94	濮麦 186	濮阳市农业科学院	白	59.32	0.69	HS	a	a	a	b
95	西农 156	西北农林科技大学	白	83.08	0.97	HS	a	b	a	b
96	稷麦 337	河南远航种业有限公司	白	67.12	0.79	HS	a	b	a	b
97	西农 1871	西北农林科技大学	白	72.07	0.84	HS	a	b	a	b
98	安科 1901	安徽省农业科学院作物研究所	白	77.95	0.91	HS	a	b	c	b
99	中育 978	中国农业科学院棉花研究所(安阳)	白	80.13	0.94	HS	a	a	c	b
100	许科 13	河南省许科种业有限公司	白	63.57	0.74	HS	a	b	c	b
101	驻麦 548	驻马店市农业科学院	白	83.04	0.97	HS	a	a	a	b
102	轮选 136	中国农业科学院作物科学研究所 (北京)	白	63.38	0.74	HS	a	b	c	b
103	良科 6 号	杨凌良科农业科技有限公司	白	73.56	0.86	HS	a	b	c	a
104	阜麦 16	阜阳市农业科学院	白	70.71	0.83	HS	a	b	c	b
105	郑麦 201	河南省农业科学院	白	68.24	0.80	HS	a	a	c	b
106	中育 049	中国农业科学院棉花研究所(安阳)	白	53.58	0.63	HS	a	b	a	b
107	涡育 16	安徽省亳州市农业科学研究院	白	73.83	0.86	HS	a	b	a	b
108	徐麦 17106	徐州农业科学研究所	白	61.22	0.72	HS	a	b	a	b
109	新世纪 2 号	安徽新世纪种业科技股份有限公司	白	90.15	1.06	HS	a	a	c	b
110	中偃 270	河南中颖农业科技有限公司	白	80.75	0.95	HS	a	b	c	b
111	徐麦 18197	徐州农业科学研究所	白	75.68	0.89	HS	a	b	c	b
112	西农 2562	西北农林科技大学	白	76.52	0.90	HS	a	b	c	a
113	西农 579	西北农林科技大学	白	74.53	0.87	HS	a	b	a	b
114	信麦 161	信阳市农业科学院	红	5.57	0.07	R	b	a	a	b
115	豫州 114	河南农业大学	白	55.82	0.65	HS	a	b	c	b
116	轮选 112	中国农业科学院作物科学研究所 (北京)	白	86.19	1.01	HS	a	a	a	b
117	郑麦 2166	河南省农业科学院	白	89.20	1.04	HS	a	b	a	b
118	周农 408	周口市农业科学院	白	77.06	0.90	HS	a	b	c	b
119	百农成安 221	河南科技学院	白	60.26	0.71	HS	a	a	c	b
120	轮选 20	中国农业科学院作物科学研究所 (北京)	白	84.86	0.99	HS	a	a	a	b

121	鼎研 161	河南鼎优农业科技有限公司	白	74.61	0.87	HS	a	b	a	b
122	周麦 47	周口市农业科学院	白	82.58	0.97	HS	a	b	a	b
123	豫州 602	河南农业大学	白	87.00	1.02	HS	a	b	c	b
124	郑麦 827	河南省农业科学院	白	61.65	0.72	HS	a	b	c	b
125	郑麦 828	河南省农业科学院	白	49.38	0.58	S	a	b	c	b
126	郑麦 825	河南省农业科学院	白	92.74	1.09	HS	a	a	a	a
127	豫州 121	河南农业大学	白	77.52	0.91	HS	a	b	c	b
128	郑麦 829	河南省农业科学院	白	25.47	0.30	MR	a	a	c	b
129	郑麦 830	河南省农业科学院	白	52.78	0.62	HS	a	a	c	b
130	郑麦 831	河南省农业科学院	白	63.74	0.75	HS	a	b	a	b
131	豫州 136	河南农业大学	白	58.00	0.68	HS	a	b	a	b
132	扬麦 15	江苏省里下河地区农科所	红	8.60	0.10	R	a	b	c	b
133	郑麦 113	河南省农业科学院	白	59.60	0.70	HS	a	b	a	b
134	郑麦 215	河南省农业科学院	白	55.36	0.65	HS	a	b	c	a
135	洛农 512	洛阳农林科学院	白	59.84	0.70	HS	a	b	a	b
136	郑麦 6183	河南省农业科学院	白	66.54	0.78	HS	a	b	a	b
137	滑农麦 1 号	滑县	白	82.51	0.97	HS	a	b	c	b
138	郑麦 210	河南省农业科学院	白	80.25	0.94	HS	a	a	a	b
139	中麦 173	中国农业科学院棉花研究所(安阳)	白	55.04	0.64	HS	a	b	c	b
140	农大 761	中国农业大学	白	54.13	0.63	HS	a	b	a	b
141	郑麦 901	河南省农业科学院	白	84.59	0.99	HS	a	a	a	b
142	济麦 22	山东省农业科学院作物研究所	白	67.95	0.80	HS	a	b	a	b
143	山农 28	山东农业大学	白	67.79	0.79	HS	a	b	c	b
144	山农 29	山东农业大学	白	53.33	0.62	HS	a	b	a	b
145	新麦 26	河南省新乡市农业科学院	白	81.06	0.95	HS	a	a	a	b
146	烟农 19	烟台市农业科学院	白	81.62	0.96	HS	a	b	c	b
147	烟农 999	烟台市农业科学院	白	65.18	0.76	HS	a	b	c	b
148	中麦 895	中国农业科学院棉花研究所(安阳)	白	88.44	1.04	HS	a	b	a	b
149	百农 4199	河南科技学院	白	85.62	1.00	HS	a	a	c	b
150	泛麦 8 号	河南地神种业	白	62.95	0.74	HS	a	b	a	b
151	平安 11 号	河南平安种业有限公司	白	54.14	0.63	HS	a	a	a	b
152	西农 511	西北农林科技大学	白	65.86	0.77	HS	a	b	a	b
153	郑麦 1860	河南省农业科学院	白	87.06	1.02	HS	a	b	a	b
154	郑麦 379	河南省农业科学院	白	95.65	1.12	HS	a	a	c	b
155	中麦 578	中国农业科学院棉花研究所(安阳)	白	45.13	0.53	S	a	b	c	b
156	周麦 36	周口市农业科学院	白	72.01	0.84	HS	a	b	a	b
157	丰德存麦 30	河南丰德康种业股份有限公司	白	23.47	0.27	MR	a	b	a	b
158	丰德存麦 30s	河南丰德康种业股份有限公司	白	54.51	0.64	HS	a	b	c	b
159	丰德存麦 37	河南丰德康种业股份有限公司	白	56.15	0.66	HS	a	b	c	b
160	豫农 901	河南农业大学	白	86.26	1.01	HS	a	b	a	b
161	豫农 902	河南农业大学	白	85.19	1.00	HS	a	b	a	b
162	豫农 903	河南农业大学	白	64.80	0.76	HS	a	b	a	b
163	豫农 904	河南农业大学	白	64.00	0.75	HS	a	b	a	b
164	豫农 905	河南农业大学	白	66.08	0.77	HS	a	b	a	b
165	豫农 906	河南农业大学	白	88.14	1.03	HS	a	b	a	b

166	豫农 907	河南农业大学	白	50.00	0.59	S	a	b	a	b
167	豫农 908	河南农业大学	白	70.59	0.83	HS	a	b	a	b
168	豫农 910	河南农业大学	红	7.12	0.08	R	a	a	a	b
169	豫农 911	河南农业大学	白	89.33	1.05	HS	a	b	a	a
170	豫农 912	河南农业大学	白	42.51	0.50	S	a	b	c	b
171	豫农 914	河南农业大学	白	23.10	0.27	MR	a	b	a	b
172	豫农 916	河南农业大学	白	67.38	0.79	HS	a	b	a	b
173	豫农 917	河南农业大学	白	67.95	0.80	HS	a	a	a	b
174	豫农 920	河南农业大学	白	71.48	0.84	HS	a	b	a	b
175	豫农 922	河南农业大学	白	50.35	0.59	S	a	a	a	b
176	豫农 923	河南农业大学	白	84.07	0.98	HS	a	b	a	b
177	豫农黑 924	河南农业大学	黑	4.35	0.05	R	a	b	c	b
178	豫农黑 925	河南农业大学	黑	6.19	0.07	R	a	b	a	b
179	豫农 926	河南农业大学	红	9.93	0.12	R	a	b	c	b
180	豫农 927	河南农业大学	白	69.51	0.81	HS	a	b	c	b
181	豫农 928	河南农业大学	白	90.34	1.06	HS	a	b	a	b
182	豫农 903S	河南农业大学	白	85.77	1.00	HS	a	b	a	b
183	豫农 931	河南农业大学	白	81.14	0.95	HS	a	b	a	b
184	豫农 932	河南农业大学	白	71.39	0.84	HS	a	b	c	b
185	豫农 933	河南农业大学	白	89.15	1.04	HS	a	b	a	b
186	豫农 937	河南农业大学	白	77.07	0.90	HS	a	b	a	b
187	豫农 938	河南农业大学	白	68.86	0.81	HS	a	b	a	b
188	豫农 939	河南农业大学	白	44.76	0.52	S	a	b	a	b
189	豫农 940	河南农业大学	白	66.86	0.78	HS	a	b	a	b
190	豫农 941	河南农业大学	白	86.36	1.01	HS	a	b	a	b
191	豫农 942	河南农业大学	白	82.03	0.96	HS	a	b	a	b
192	豫农 943	河南农业大学	白	87.87	1.03	HS	a	b	a	b
193	豫农 944	河南农业大学	白	69.12	0.81	HS	a	b	a	b
194	豫农 945	河南农业大学	白	61.88	0.72	HS	a	b	a	b
195	豫农 946	河南农业大学	白	25.12	0.29	MR	a	b	c	b
196	江西早	安徽望江	红	4.58	0.05	R	b	a	c	b
197	蜈蚣鞭	安徽太湖	红	4.74	0.06	R	b	a	b	b
198	铁壳麦	云南云县	红	4.76	0.06	R	b	b	a	a
199	草鞋偏	贵州务川	红	5.45	0.06	R	b	a	c	b
200	凤庆小麦	云南凤庆	红	3.41	0.04	HR	b	b	a	a
201	洋麦子	云南宜良	红	2.48	0.03	HR	b	a	b	b
202	竹杆青	河南禹州	红	3.59	0.04	HR	b	a	a	b
203	樟木小麦	广西贵港	红	3.97	0.05	R	b	a	a	b
204	顺水红	江苏淮安	红	2.18	0.03	HR	b	a	a	b
205	白芒子	江苏高邮	红	1.05	0.01	HR	b	a	a	b
206	花旗小麦	江苏邳江	红	0.40	0.00	HR	b	a	a	b
207	白火麦	河南泌阳	红	3.26	0.04	HR	b	a	a	b
208	白芒糙	河南确山	红	14.61	0.17	R	b	a	a	b
209	白壳和尚麦	湖南洞口	红	2.61	0.03	R	b	a	b	b
210	仙居麦	浙江三门	红	3.37	0.04	R	b	a	a	b

215	13 网 27-6	四川省农业科学院作物研究所	红	3.45	0.04	R	b	a	c	b
216	13 网 27-8	四川省农业科学院作物研究所	白	16.49	0.19	R	a	b	a	b
218	13 网 27-10	四川省农业科学院作物研究所	红	2.59	0.03	HR	b	a	c	b
221	13 网 27-14	四川省农业科学院作物研究所	白	56.28	0.66	HS	a	b	c	b
223	13 网 27-18	四川省农业科学院作物研究所	红	8.13	0.10	R	b	b	c	b
224	13 网 27-19	四川省农业科学院作物研究所	红	13.07	0.15	R	b	b	a	a
226	13 网 27-24	四川省农业科学院作物研究所	红	72.07	0.84	HS	b	a	a	b
227	13 网 27-25	四川省农业科学院作物研究所	白	46.21	0.54	S	a	b	b	b
228	13 网 27-26	四川省农业科学院作物研究所	红	3.51	0.04	HR	b	a	c	b
229	13 网 27-27	四川省农业科学院作物研究所	红	3.34	0.04	HR	b	a	a	b
230	syn99	四川省农业科学院作物研究所	红	38.05	0.45	S	b	b	a	a
231	syn792	四川省农业科学院作物研究所	红	3.85	0.05	R	b	b	c	a

在 *Tamyb10-D* 中 a 代表感穗发芽基因型, b 代表抗穗发芽基因型; 在 *TaDFR-D* 中 a 代表抗穗发芽基因型, b 代表感穗发芽基因型; 在 *Vp1B3* 中 a 代表感穗发芽基因型, b 和 c 代表抗穗发芽基因型; 在 *TaPM19-A1* 中 a 代表抗穗发芽基因型, b 代表感穗发芽基因型; 在 *TaMFT-3A* 中 a 代表抗穗发芽基因型, b 代表感穗发芽基因型; 在 *TaMFT-A2* 中 a 代表抗穗发芽基因型, b 代表感穗发芽基因型; 在 *TaMKK3-A* 中 a 代表感穗发芽基因型, c 代表抗穗发芽基因型; 在 *TaQsd1-5B* 中 a 代表抗穗发芽基因型, b 代表感穗发芽基因型

In *Tamyb10-D*, a represents pre-harvest sprouting genotype and b represents anti-pre-harvest sprouting genotype; In *TaDFR-D*, a represents the anti-pre-harvest sprouting genotype, and b represents the sensitive pre-harvest sprouting genotype; In *Vp1B3*, a represents pre-harvest sprouting genotype, b and c represent anti-pre-harvest sprouting genotype; In *TaPM19-A1*, a represents the anti-pre-harvest sprouting genotype, and b represents the sensitive pre-harvest sprouting genotype; In *TaMFT-3A*, a represents the anti-pre-harvest sprouting genotype, and b represents the sensitive pre-harvest sprouting genotype; In *TaMFT-A2*, a represents the anti-pre-harvest sprouting genotype and b represents the sensitive pre-harvest sprouting genotype; In *TaMKK3-A*, a represents the receptive pre-harvest sprouting genotype and c represents the anti-pre-harvest sprouting genotype; In *TaQsd1-5B*, a represents the anti-pre-harvest sprouting genotype and b represents the sensitive pre-harvest sprouting genotype.SP:Sprouting percentage; RSP:Relative sprouting percentage