

网络出版时间:2026-04-10

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20260409.1100.004

普通小麦-野生二粒小麦远缘杂交代穗发芽 抗性鉴定和分子标记分析

李天宇,戴佳敏,庞玉辉,马指挥,李家创,李娇娇,王黎明,董普辉

(河南科技大学农学院,河南洛阳 471003)

摘要:野生二粒小麦是普通小麦的近缘种,具有很多优良性状和抗性基因,将其与普通小麦杂交有助于培育创新种质,扩展小麦的遗传基础,提高小麦抗逆性。采用整穗发芽法(SGR)对野生二粒小麦与普通小麦杂交并回交获得的28份远缘杂交代新品系进行了穗发芽抗性评价,并利用4个抗穗发芽功能性分子标记(*PM19-A1*、*myb10D*、*Vp1B3*和*Dorm-B1*)对试验材料进行基因型检测。结果表明,28份小麦后代品系相对穗发芽指数为0~1.09,平均相对穗发芽指数为0.38。其中,达到高抗的品系有6份,占比21.43%;抗穗发芽材料有3份,占比10.71%;中抗穗发芽材料有9份,占比32.14%;感穗发芽材料有2份,占比7.14%;高感穗发芽材料有8份,占比28.57%。通过对抗穗发芽等位基因分析,等位变异组合*PM19-A1a*/*Vp-1Bc*/*myb10-D1b*/*Dorm-B1a*的平均相对穗发芽指数最低,为0.13;*PM19-A1b*/*Vp-1Ba*/*myb10-D1b*/*Dorm-B1a*的平均相对穗发芽指数最高,为0.70。综合表型鉴定和分子标记检测结果,MM-3-1、MM-3-5、MM-3-7、MM-3-0、MM-4(12-20)-2和MM-4-8等6份材料可作为抗穗发芽种质资源加以重点利用。

关键词:小麦;二粒小麦;远缘杂交;穗发芽;分子标记

中图分类号:S512.1;S330

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2026)06-0707-08

Identification and Molecular Marker Analysis of Pre-Harvest Sprouting Resistance of Common Wheat-Wild Emmer Distant Hybrids

LI Tianyu, DAI Jiamin, PANG Yuhui, MA Zhihui, LI Jiachuang,

LI Jiaojiao, WANG Liming, DONG Puhui

(College of Agronomy, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China)

Abstract: Wild emmer wheat, a close relative of common wheat, has many excellent traits and resistance genes. Its hybridization with common wheat helps to cultivate innovative germplasm, expand the genetic base of wheat, and enhance its stress resilience. Using the whole spike germination method (SGR), 28 new wheat lines derived from distant hybridization and backcrossing between wild emmer wheat and common wheat were evaluated for spike germination resistance, and the experimental materials were genotyped using 4 functional molecular markers for pre-harvest sprouting resistance (*PM19-A1*, *myb10D*, *Vp1B3*, and *Dorm-B1*). The results showed that the relative spike germination index of the 28 wheat progeny lines ranged from 0 to 1.09, with an average relative spike germination index of 0.38. Among them, six lines were highly resistant resistance, accounting for 21.43%; three lines were resistant, accounting for 10.71%; nine lines showed moderate resistance, accounting for 32.14%; two lines were susceptible, accounting for 7.14%; and eight lines were highly susceptible, accounting for 28.57%. By analyzing the alleles for pre-harvest sprouting resistance, the allelic combination *PM19-*

收稿日期:2025-10-23

修回日期:2025-12-02

基金项目:国家自然科学基金项目(U1304320,U1904108);河南省科技攻关项目(202102110022)

第一作者 E-mail:tianyu16518@163.com(李天宇)

通讯作者 E-mail:dongpuhui@sina.com(董普辉)

A1a/Vp-1Bc/myb10-D1b/Dorm-B1a had the lowest average relative spike germination index of 0.13, while *PM19-A1b/Vp-1Ba/myb10-D1b/Dorm-B1a* had the highest average relative spike germination index of 0.70. Based on comprehensive phenotypic identification and molecular marker detection, six lines, namely MM-3-1, MM-3-5, MM-3-7, MM-3-0, MM-4(12-20)-2, and MM-4-8, were selected for prioritizing utilization as germplasm resources resistant to pre-harvest sprouting.

Keywords: Wheat; Emmer wheat; Distant hybridization; Pre-harvest sprouting; Molecular markers

穗发芽是指在收获期遇连阴雨天气或潮湿环境下,小麦籽粒在穗上发芽的现象^[1]。近年来随着极端天气频发,小麦穗发芽现象越发频繁。穗发芽籽粒中多种酶活性升高,内部淀粉等物质被分解,导致小麦千粒重、容重和品质下降,发芽过程中籽粒还易受霉菌和细菌感染,霉变和毒素累积风险增加,严重威胁粮食安全^[2-3]。提高小麦的穗发芽抗性,选育并推广抗穗发芽品种可以有效解决这个问题。

小麦穗发芽抗性属于数量性状,受内部因素(如种子休眠性、内源激素、结构成分)和外部环境因素(如温度、光照、湿度)共同影响^[4-5],其中遗传因素是影响抗性高低的主要原因。分子标记辅助选择能够解析个体遗传组成,筛选目标基因型。通过分子标记与抗性性状的关联分析,可快速筛选小麦穗发芽抗性材料,这是鉴定小麦穗发芽抗性的精准、有效方法^[6]。目前已挖掘出不少与小麦穗发芽有关的分子标记和 QTL。*TaPM19-A1* 基因位于小麦 4A 染色体上,是胚休眠正向调控因子,其 18 bp 核苷酸缺失导致穗发芽抗性升高^[7-9]; *Tamyb10* 基因位于 3D 染色体长臂上,通过参与调控 ABA 和类黄酮合成使籽粒颜色变红并影响籽粒的休眠性^[5,10]; *TaVp1* 基因位于 3B 染色体长臂上,能够促进胚成熟,并影响其休眠^[11-12],由野生型 *TaVp-1Ba* 在内含子区域发生了插入或缺失而产生 3 种等位变异^[13]。张春利^[14]克隆出位于 7B 染色体长臂上与休眠有关的基因 *Dorm-B1*,并通过设计共显性功能标记 *Dorm-B1* 鉴定 *Dorm-B1a* 和 *Dorm-B1b* 等位变异。

野生近缘植物是拓宽小麦遗传基础的重要基因库,通过远缘杂交可以将野生近缘种的优异基因转移给普通小麦,培育符合生产需要的新品种^[15]。野生二粒小麦(*Triticum dicoccoides*, $2n=4x=28$, AABB)是普通小麦的亲本之一,起源于中东“新月沃土”地区。研究表明,野生二粒小麦具有籽粒大、蛋白质含量高、抗病、抗旱、抗穗发芽等优良性状,且易与普通小麦杂交结实,是现代

小麦遗传改良的重要资源^[16-18]。野生二粒小麦与普通小麦远缘杂交能极大地拓展普通小麦的遗传基础,为培育突破性小麦品种提供新的遗传资源。

2016 年本课题组开始以野生二粒小麦与普通小麦品种配制杂交组合,按改良系谱法多年选育获得一批远缘杂交后代品系。2023 年河南省小麦成熟期遭遇了严重的连阴雨天气,穗发芽给部分地区小麦产量和品质带来严重损失^[19]。通过此次“烂场雨”对这批远缘杂交后代材料的穗发芽抗性有了初步了解。为了进一步明确这些材料的穗发芽抗性强弱,本试验采用整穗发芽法对其进行抗性鉴定,并结合穗发芽抗性相关分子标记检测,以期筛选出抗穗发芽小麦新品系,为后续基础研究及小麦品种改良提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料:野生二粒小麦 YS-108,由西北农林科技大学农学院胡银岗教授引进;小麦推广品种兰考 198、新麦 36、西农 20 及远缘杂交后代 28 份创新种质。后代杂交组合有 4 种 MM-86(亲本组合为新麦 36/YS-108//兰考 198/3/兰考 198) MM-1(亲本组合为新麦 36/YS-108//新麦 36/3/新麦 36),MM-2(亲本组合为西农 20/YS-108//西农 20/3/西农 20),MM-3 和 MM-4(亲本组合为西农 20/YS-108//西农 20)。试验在河南科技大学开元校区农场进行,供试材料于 2024 年 10 月播种,蜡熟期收获,并未受降雨和穗发芽影响。

1.2 整穗发芽抗性鉴定

小麦蜡熟后期,每份材料挑选成熟度一致的 10 个主茎穗,每 5 穗设为 1 组重复,在室内风干 1 d 后放于 -20°C 冰箱维持种子的休眠性,待收获全部材料后进行整穗发芽试验。将收获的完整主茎穗在 1% 的 NaClO 溶液中浸泡 15 min,之后用无菌水冲洗并浸泡 30 min;最后用透明塑料袋包裹,置于人工气候箱培养 7 d,温度设为 20°C ,期间及时用喷雾器向袋内均匀喷洒足够的无菌水以

保持内部湿润;在第 7 天取出穗子放于烘箱 80 ℃ 烘干 1 d;手工剥粒,以胚部出现破裂迹象为标准记录每个穗子穗发芽率,取 2 组重复的平均值。计算穗发芽率和相对穗发芽指数^[20-22]。穗发芽率=发芽籽粒/整穗粒数×100%;相对穗发芽指数=待测品种穗发芽率/感穗发芽对照品种穗发芽率。

参考《小麦品种穗发芽抗性鉴定标准》(T/GJXMLZ-CARS-2020)^[23],将试验材料的穗发芽抗性分为 5 级:高抗(HR),相对穗发芽指数为<0.05;抗(R),相对穗发芽指数为 0.05~0.20;中抗(MR),相对穗发芽指数为 0.21~0.40;感(S),相对穗发芽指数为 0.41~0.60;高感(HS),相对穗发芽指数为>0.60。本试验以新麦 36 整穗发芽率 74.34%作为对照,计算相对穗发芽指数。

1.3 分子标记检测

表 1 小麦穗发芽抗性基因分子标记信息

Table 1 Molecular marker information of wheat pre-harvest sprouting resistance genes							
基因 Gene	标记 Marker	染色体 Chromosome	引物序列(5'-3') Primer sequence (5'-3')	等位变异 Allele	片段大小 Fragment size/bp	退火温度 T _m /℃	参考文献 Reference
<i>TaPM19</i>	<i>PM19-A1</i>	4AL	F:GAAACAGCTACCGTGTAAGC R:TGGTGAAGTGGAGTGTAGTGG	<i>PM19-A1a</i>	117	58	[9]
				<i>PM19-A1b</i>	99		
<i>Tamyb10</i>	<i>myb10D</i>	3DL	F:ATGGGGAGGAAGCCATGCTG R:ACTGCTGCTCCGTGCCCTCC	<i>myb10-D1a</i>	1 178	64	[21]
				<i>myb10-D1b</i>	1 629		
<i>TaVp1</i>	<i>Vp1B3</i>	3BL	F:TGCTCCTTTCCCAATTGG R:ACCTCCTGCAGCTCATTG	<i>Vp-1Ba</i>	652	58	[13]
				<i>Vp-1Bb</i>	845		
				<i>Vp-1Bc</i>	569		
<i>TaDorm</i>	<i>Dorm-B1</i>	7BL	F:GTTTCCTCCCAACCAATCTCA R:GCCCCGTCTAAACGTACGA	<i>Dorm-B1a</i>	468	66	[14]
				<i>Dorm-B1b</i>	606		

1.4 数据统计与分析

用 Excel 进行数据统计,采用 SPSS 进行相关性分析和方差分析。

2 结果与分析

2.1 远缘杂交亲本及后代材料的穗发芽表型分析

4 个亲本中除 YS-108 为红粒外,其余均为白粒。统计分析结果(表 2)显示,YS-108 穗发芽抗性最高,为 HR,相对穗发芽指数为 0.02;新麦 36 为 HS,相对穗发芽指数为 1.00;兰考 198 为 S,相对穗发芽指数为 0.47;西农 20 为 MR,相对穗发芽指数为 0.30。

杂交后代 28 份小麦材料的穗发芽率为 0~81.28%,平均穗发芽率为 28.39%,变异系数为 0.88;相对穗发芽指数为 0~1.09,平均相对穗发芽指数为 0.38,变异系数为 0.88。试验材料中高抗穗发芽材料有 6 份(占 21.43%),平均相对穗发芽指

采用 CTAB 法提取小麦叶片基因组 DNA^[24]。检测穗发芽抗性基因的功能标记有 *PM19-A1*^[9]、*myb10D*^[21]、*Vp1B3*^[13] 和 *Dorm-B1*^[14]。引物及其相关信息见表 1,所有引物均由上海生工生物技术有限公司合成,序列扩增试剂采用康为世纪生物科技股份有限公司(<https://www.cwbio.com/home>)的 2×Es Taq Master Mix。

PCR 反应体系为 10 μL,包含 Mix 酶混合液 5 μL、上下游引物各 0.5 μL、ddH₂O 3 μL、稀释后的 DNA 原液 1 μL。PCR 扩增程序:94 ℃ 预变性 5 min(94 ℃ 变性 1 min,58~66 ℃ 退火 45~60 s,72 ℃ 延伸 45~90 s,共 35~40 个循环),72 ℃ 延伸 10 min,10 ℃ 保温。通过 1.5% 琼脂糖凝胶电泳对扩增产物进行检测,电压为 120 V,电泳时间 40~60 min,缓冲体系为 1×TBE 溶液。

数为 0.01;抗穗发芽材料有 3 份(占 10.71%),平均相对穗发芽指数为 0.12;中抗穗发芽材料有 9 份(占 32.14%),平均相对穗发芽指数为 0.29;感穗发芽材料有 2 份(占 7.14%),平均相对穗发芽指数为 0.47;高感穗发芽材料有 8 份(占 28.57%),平均相对穗发芽指数为 0.84。由此可见,不同后代材料间穗发芽抗性存在明显差异,其中 MM-3-1、MM-3-5、MM-3-7、MM-3-0、MM-4(12-20)-2、MM-4-8 达到了高抗水平,全为 YS-108 和西农 20 的杂交后代品系,其中 MM-3 组合后代品系均表现为高抗。

亲本与后代材料中白粒小麦有 21 份(占 65.62%),平均相对穗发芽指数为 0.52;红粒小麦有 9 份(占 28.13%),平均相对穗发芽指数为 0.14;红白粒混合小麦有 2 份(占 6.25%),平均相对穗发芽指数为 0.19;达到高抗穗发芽等级的试验材料均为红粒。

表 2 试验材料的穗发芽抗性评价及分子标记检测结果

Table 2 Spike germination resistance evaluation and molecular marker analysis of the materials

编号 No.	材料 Material	整穗发芽率 Spike germination rate/%	相对穗发芽指数 Relative spike germination index	抗性等级 Resistance level	粒色 Grain color	分子标记 Molecular marker			
						<i>PM19-A1</i>	<i>myb10D</i>	<i>Vp1B3</i>	<i>Dorm-B1</i>
1	YS-108	1.59	0.02	HR	红 Red	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
2	新麦 36 Xinmai 36	74.34	1.00	HS	白 White	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>
3	兰考 198 Lankao 198	34.78	0.47	S	白 White	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>
4	西农 20 Xinong 20	22.66	0.30	MR	白 White	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
5	MM86-1-3-1	39.21	0.53	S	白 White	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>
6	MM86-1-3-2	49.45	0.67	HS	白 White	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>
7	MM86-1-3-3	69.32	0.93	HS	白 White	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>
8	MM86-2-2-1	22.10	0.30	MR	白 White	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>
9	MM86-3-3-1	61.10	0.82	HS	白 White	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>
10	MM86-4-1-3	63.14	0.85	HS	白 White	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>
11	MM86-5-3-1	30.34	0.41	S	白 White	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>
12	MM86-5-3-5	25.08	0.34	MR	白 White	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a/c</i>	<i>a</i>
13	MM86-6-2-1	21.61	0.29	MR	白 White	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
14	MM86-8-1-2	24.13	0.32	MR	白 White	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
15	MM86-8-6-2	10.10	0.14	R	白 White	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
16	MM86-8-7-1	7.19	0.10	R	白+红 White & red	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
17	MM86-9-2-2	48.16	0.65	HS	白 White	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>
18	MM86-11-5-5	20.13	0.27	MR	白+红 White & red	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
19	MM86-11-6-3	81.28	1.09	HS	红 Red	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
20	MM-1-1-3	56.95	0.77	HS	白 White	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>
21	MM-1-3-2	72.88	0.98	HS	白 White	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>
22	MM-2-3-2	15.58	0.21	MR	白 White	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
23	MM-2-5-1	20.24	0.27	MR	白 White	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
24	MM-2-0	23.41	0.31	MR	白 White	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
25	MM-3-1	1.43	0.02	HR	红 Red	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
26	MM-3-5	0.82	0.01	HR	红 Red	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
27	MM-3-7	0.00	0.00	HR	红 Red	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
28	MM-3-0	0.00	0.00	HR	红 Red	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
29	MM-4(1-2)-2	21.79	0.29	MR	白 White	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
30	MM-4(3-11)-1	8.75	0.12	R	红 Red	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
31	MM-4(12-20)-2	0.61	0.01	HR	红 Red	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
32	MM-4-8	0.21	0.00	HR	红 Red	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>

分子标记中 *a*、*b* 和 *c* 分别代表不同的等位变异, *a/c* 表示该基因位点为杂合。其中, 等位基因 *PM19-A1a*、*myb10-D1b*、*Vp-1Bc*、*Dorm-B1b* 与抗穗发芽相关。

In the molecular markers, *a*, *b* and *c* represent different allelic variations, and *a/c* indicates heterozygosity at the gene locus. Among them, the alleles *PM19-A1a*, *myb10-D1b*, *Vp-1Bc*, and *Dorm-B1* are related to spike germination resistance.

对远缘杂交后代的穗发芽表型按杂交组合进一步分析表明, MM-3 和 MM-4 组合的穗发芽抗性最高, 平均相对穗发芽指数为 0.06; MM-2 组合平均相对穗发芽指数为 0.27; MM86 组合平均相对穗发芽指数为 0.51; MM-1 组合的穗发芽抗性最低, 平均相对穗发芽指数为 0.87(表 3)。其

中, MM-2、MM-3 和 MM-4 组合是 YS-108 与西农 20 的杂交, 其后代穗发芽抗性普遍较高。MM-1 组合是 YS-108 与新麦 36 的杂交, 其后代穗发芽抗性相比新麦 36 提升不显著。这说明穗发芽抗性优异的亲本之间杂交有利于优良性状聚合, 有助于选出穗发芽抗性更好的后代品系。

表 3 不同杂交组合的穗发芽表型分析

Table 3 Phenotypic analysis of spike germination in different hybrid combinations

杂交组合 Hybrid combination	整穗发芽率 Whole spike germination rate/%	相对穗发芽指数 Relative spike germination index	材料数 Number of materials
MM86	38.16	0.51±0.31	15
MM-1	64.92	0.87±0.15	2
MM-2	19.74	0.27±0.05	3
MM-3, MM-4	4.20	0.06±0.10	8

2.2 穗发芽相关分子标记检测结果

2.2.1 分子标记*PM19-A1* 分析

利用标记*PM19-A1* 可扩增出 117 和 99 bp 两种片段,分别为抗穗发芽基因*PM19-A1a* 和感穗发芽基因*PM19-A1b* (表 1)。试验材料中,*PM19-A1a* 和*PM19-A1b* 的频率分别为 43.75% 和 56.25%,平均相对穗发芽指数分别为 0.13 和 0.59(图 1A、表 2)。通过 Pearson 相关分析,这两个基因与相对穗发芽指数分别呈极显著负相关和正相关($P<0.01$),相关系数分别为-0.679 和 0.679。

2.2.2 分子标记*myb10D* 分析

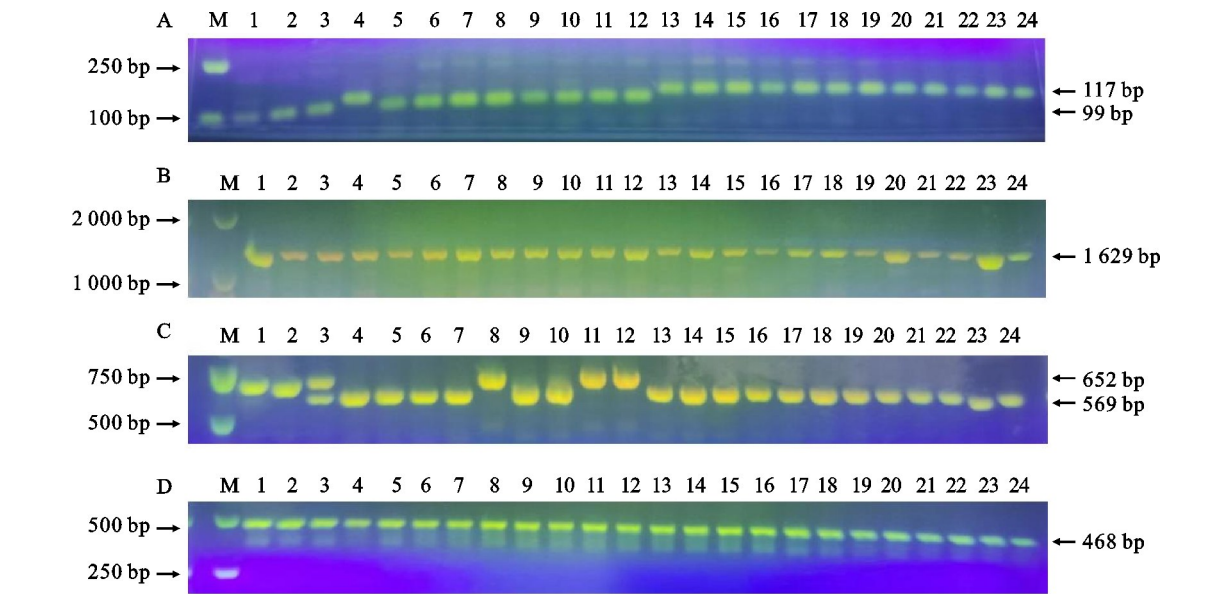
利用标记*myb10D* 可扩增出 1 178 和 1 629 bp 两种片段,分别为感穗发芽基因*myb10-D1a* 和抗穗发芽基因*myb10-D1b* (表 1)。试验材料基因均为*myb10-D1b* (图 1B、表 2)。

2.2.3 分子标记*Vp1B3* 分析

利用标记*Vp1B3* 可扩增出 845、569 和 652 bp 3 个片段,前两个片段分别为抗穗发芽基因*Vp-1Bb* 和*Vp-1Bc*,剩余为感穗发芽基因*Vp-1Ba* (表 1)。经检测,品系 MM86-5-3-5 同时存在*Vp-1Ba* 和*Vp-1Bc*,说明其品系的基因尚未纯合(图 1C、表 2)。对其余品系的*Vp-1Ba* /*Vp-1Bc* 和平均相对穗发芽进行 Pearson 相关分析,结果表明,相对穗发芽指数与*Vp-1Ba* 和*Vp-1Bc* 分别呈极显著正相关和负相关($P<0.01$),相关系数分别为 0.715 和-0.715。

2.2.4 分子标记*Dorm-B1* 分析

利用标记*Dorm-B1* 可扩增出 468 和 606 bp 两种片段,分别对应感穗发芽基因*Dorm-B1a* 和抗穗发芽基因*Dorm-B1b* (表 1)。试验材料基因均为*Dorm-B1a* (图 1D、表 2)。



M: DL2000; 1: MM86-4-1-3; 2: MM86-5-3-1; 3: MM86-5-3-5; 4: MM86-6-2-1; 5: MM86-8-1-2; 6: MM86-8-6-2; 7: MM86-8-7-1; 8: MM86-9-2-2; 9: MM86-11-5-5; 10: MM86-11-6-3; 11: MM-1-1-3; 12: MM-1-3-2; 13: 西农 20; 14: MM-3-7; 15: MM-4-8; 16: MM-2-3-2; 17: MM-2-5-1; 18: MM-3-1; 19: MM-3-5; 20: MM-4(1-2)-2; 21: MM-4(3-11)-1; 22: MM-4(12-20)-2; 23: MM-3-0; 24: MM-2-0。A~D: 分别是分子标记*PM19-A1*、*myb10D*、*Vp1B3* 和*Dorm-B1* 的扩增结果。

M: DL2000; 1: MM86-4-1-3; 2: MM86-5-3-1; 3: MM86-5-3-5; 4: MM86-6-2-1; 5: MM86-8-1-2; 6: MM86-8-6-2; 7: MM86-8-7-1; 8: MM86-9-2-2; 9: MM86-11-5-5; 10: MM86-11-6-3; 11: MM-1-1-3; 12: MM-1-3-2; 13: Xinong 20; 14: MM-3-7; 15: MM-4-8; 16: MM-2-3-2; 17: MM-2-5-1; 18: MM-3-1; 19: MM-3-5; 20: MM-4(1-2)-2; 21: MM-4(3-11)-1; 22: MM-4(12-20)-2; 23: MM-3-0; 24: MM-2-0。A~D: Amplification results of molecular markers *PM19-A1*, *myb10D*, *Vp1B3* and *Dorm-B1*, respectively.

图 1 部分试验材料的分子标记扩增结果

Fig. 1 Molecular marker amplification results of partial materials

2.3 聚合抗穗发芽等位基因分析

根据分子标记检测结果,除 MM86-5-3-5 为杂合基因型外,其余材料可划分为 3 种等位变异组合(表 4)。其中,*PM19-A1a/Vp-1Bc/myb10-D1b/Dorm-B1a* 的平均相对穗发芽指数最低,为 0.13,此组合共有 14 份材料(占 45.16%);*PM19-A1b/Vp-1Ba/myb10-D1b/Dorm-B1a* 的平均相对穗发芽指

数最高,为 0.70,此组合共有 12 份材料(占 38.71%);*PM19-A1b/Vp-1Bc/myb10-D1b/Dorm-B1a* 的平均相对穗发芽指数为 0.38,此组合共有 5 份材料(占 16.13%)。3 种等位变异组合间平均相对穗发芽指数差异显著,*PM19-A1a/Vp-1Bc/myb10-D1b/Dorm-B1a* 与抗穗发芽相关,*PM19-A1b/Vp-1Ba/myb10-D1b/Dorm-B1a* 与感穗发芽相关。

表 4 等位变异组合分布及其平均相对穗发芽指数

Table 4 Distribution of allelic variation combinations and their average relative spike germination index

等位变异组合 Allele combination	材料数 Number of materials	占比 Proportion/%	平均相对穗发芽指数 Average relative spike germination index	误差 Error
<i>PM19-A1a/Vp-1Bc/myb10-D1b/Dorm-B1a</i>	14	45.16	0.13±0.14c	0.04
<i>PM19-A1b/Vp-1Bc/myb10-D1b/Dorm-B1a</i>	5	16.13	0.38±0.41b	0.18
<i>PM19-A1b/Vp-1Ba/myb10-D1b/Dorm-B1a</i>	12	38.71	0.70±0.23a	0.07

不同小写字母表示差异达到 0.05 显著水平。
Different lowercase letters indicate significant differences at 0.05 level.

3 讨论

穗发芽会严重影响小麦的籽粒产量和品质,选择具有抗穗发芽能力的小麦品种可有效降低损失^[25]。目前鉴定穗发芽抗性的方法主要有 α-淀粉酶活性测定法、籽粒发芽法、整穗发芽法和大田发芽法。淀粉是小麦的主要储藏物质,穗发芽期间籽粒中会合成大量的 α-淀粉酶使淀粉糖化,其活性与穗发芽抗性呈极显著负相关^[26]。α-淀粉酶活性测定法存在操作复杂、成本高的缺点^[20]。籽粒发芽法操作简单方便,能够很好地反映小麦籽粒的休眠特性,但穗部性状等因素对穗发芽的影响却不能表现出来。大田发芽法完全处于自然环境下,能够实际反映小麦的穗发芽抗性,由于试验环境条件难以控制,不同成熟期的材料穗发芽抗性难以准确评定。整穗发芽法介于籽粒发芽法和大田发芽法之间,环境条件可控,既能综合性地鉴定小麦穗发芽抗性,又较为贴合自然环境^[20]。

本试验部分后代材料表现出比野生二粒小麦外的亲本更强的穗发芽抗性,如 MM86 组合后代材料中 MM86-8-6-2 和 MM86-8-7-1 相较于亲本兰考 198(感,S)和新麦 36(高感,HS),表现为抗穗发芽。MM-3 和 MM-4 组合后代材料的穗发芽抗性均高于亲本西农 20,且多数达到了高抗水平。这表明这些材料含有较多来自野生二粒的穗发芽抗性遗传物质,有助于培育抗穗发芽小麦新品种。除此之外,MM86 组合后代材料抗性高低不一,抗性最高的 MM86-8-7-1 相对穗发芽指数

为 0.10,而抗性最低的 MM86-11-6-3 相对穗发芽指数则达到了 1.09,可以看出三交组合相比于回交组合后代分离情况更为复杂。对比 MM-2 组合与 MM-3、MM-4 组合穗发芽表现,可以看到西农 20 回交 1 次的后代穗发芽抗性比回交两次更高,说明回交次数越多,越容易遗失来自野生二粒小麦的优良基因,想要保留更多野生二粒小麦的优良基因,应挑选配合力好的亲本并尽可能减少回交次数。

本研究利用的 4 个抗穗发芽功能性分子标记 *PM19-A1*、*Vp1B3* 和 *Dorm-B1* 与小麦籽粒的休眠性有关,*myb10D* 影响种皮色泽与休眠性^[27]。研究表明,32 份小麦材料中均含有基因型 *myb10-D1b* (抗穗发芽),但只有部分试验材料表现为红粒,可能是由于籽粒颜色遗传机制复杂,需 *Tamyb10D* 基因与其他基因共同调控影响。本试验材料中红粒小麦穗发芽抗性高于白粒小麦,与前人研究结果一致^[3,28]。目前选育的 28 份杂交后代材料虽经过高代穗行选择提纯,但仍有个别材料在 *TaVp1* 基因和其他性状上存在分离,应是受到远缘杂交分离世代长且稳定慢的影响,后续还需继续筛选纯化。

结合表型鉴定和分子标记分析,筛选出 6 份高抗穗发芽品系 MM-3-1、MM-3-5、MM-3-7、MM-3-0、MM-4(12-20)-2 和 MM-4-8,经检测均含有 3 种抗穗发芽基因,可作为抗穗发芽育种的亲本材料加以重点利用。除此之外,MM86-8-6-2、MM86-8-7-1 和 MM-4(3-11)-1 表现为抗穗发

芽。以上 9 份材料可作为进一步挖掘新型抗穗发芽基因或 QTL 的种质资源。

4 结论

普通小麦-野生二粒小麦杂交后代新品系多数都具有较高的穗发芽抗性,其中又以 MM-3 和 MM-4 组合的后代品系穗发芽抗性最高,经鉴定达到高抗水平的 6 份品系均来自这个杂交组合,占试验材料的 21.43%。经分子标记检测,*PM19-A1* 和 *Vp1B3* 的等位变异类型与穗发芽表型鉴定结果极显著相关,而标记 *Dorm-B1* 和 *myb10D* 在后代品系的基因型多态性表现单一。试验材料中,等位变异组合 *PM19-A1a/Vp-1Bc/myb10-D1b/Dorm-B1a* 的穗发芽抗性最高;等位变异组合 *PM19-A1b/Vp-1Ba/myb10-D1b/Dorm-B1a* 的穗发芽抗性最低。综合来看,新品系 MM-3-1、MM-3-5、MM-3-7、MM-3-0、MM-4 (12-20)-2 和 MM-4-8 可作为小麦抗穗发芽研究的新种质加以重点利用。

参考文献:

[1] 皇凡宇,赵艳,张慎举.河南省小麦穗发芽的发生、危害及防御技术[J]. 种业导刊,2024(4):21.
HUANG F Y,ZHAO Y,ZHANG S J. Occurrence, harm, and prevention techniques of wheat sprouting in Henan Province [J]. *Journal of Seed Industry Guide*, 2024(4):21.

[2] 董慧雪,王际睿.种子萌发与穗发芽[J]. 中国农业科学,2024, 57(7):1215.
DONG H X,WANG J R. Seed germination and pre-harvest sprouting [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2024, 57(7):1215.

[3] 高东尧,许纪发,李臻,等.小麦穗发芽研究进展[J]. 湖南农业科学,2024(11):107.
GAO D Y,XU J F,LI Z,et al. Research progress in pre-harvest sprouting of wheat [J]. *Hunan Agricultural Sciences*, 2024(11):107.

[4] 朱利广,张玉坤,马庆,等.安徽省冬小麦品种大田条件下穗发芽抗性研究[J]. 中国种业,2023(9):66.
ZHU L G,ZHANG Y K,MA Q,et al. Research of pre-harvest sprouting resistances of winter wheat varieties under field conditions in Anhui Province [J]. *China Seed Industry*, 2023 (9):66.

[5] 董慧雪,陈倩,郭晓江,等.小麦穗发芽抗性机制及抗性育种研究[J]. 中国农业科学,2024,57(7):1237.
DONG H X,CHEN Q,GUO X J,et al. Research on the mechanisms of pre-harvest sprouting and resistant breeding in wheat [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2024,57(7):1237.

[6] 孙果忠,游光霞,孙京燕,等.我国小麦主推品种穗发芽抗性鉴定及相关分子标记的评价[J]. 华北农学报,2010,25(4):6.
SUN G Z,YOU G X,SUN J Y,et al. Identification on pre-

harvest sprouting resistance and evaluation to related molecular markers in Chinese wheat cultivars [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2010,25(4):6.

[7] SINGH R,HUCL P,BÅGA M,et al. Validation of molecular markers for pre-harvest sprouting resistance in bread wheat [J]. *Cereal Research Communications*, 2012,40(2):194.

[8] 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.) [J]. *Euphytica*, 2010,172(2):183.

[9] BARRERO J M,CAVANAGH C,VERBYLA K L,et al. Transcriptomic analysis of wheat near-isogenic lines identifies *PM19-A1* and *A2* as candidates for a major dormancy QTL [J]. *Genome Biology*, 2015,16(1):93.

[10] WANG Y,WANG X L,MENG J Y,et al. Characterization of *Tamylb10* allelic variants and development of STS marker for pre-harvest sprouting resistance in Chinese bread wheat [J]. *Molecular Breeding*, 2016,36(11):148.

[11] 杨燕,王晓丽,刘世鑫,等.利用 STS 标记检测我国小麦推广品种的抗穗发芽基因型[J]. 华北农学报,2013,28(3):183.
YANG Y,WANG X L,LIU S X,et al. Determination of resistance genotypes with STS markers in current wheat cultivars [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2013, 28(3):183.

[12] 潘丽媛,王永军,李海军,等.小麦抗穗发芽种质鉴评及其初步应用[J]. 植物遗传资源学报,2024,25(8):1268.
PAN L Y,WANG Y J,LI H J,et al. Evaluation of wheat pre-harvest sprouting resistant germplasm resources and their preliminary application [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2024,25(8):1268.

[13] YANG Y,ZHAO X L,XIA L Q,et al. Development and validation of a *Viviparous-1* STS marker for pre-harvest sprouting tolerance in Chinese wheats [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007,115(7):971.

[14] 张春利.小麦抗穗发芽分子标记的发掘与验证[D].北京:中国农业科学院,2008.
ZHANG C L. Development and validation of functional marker for resistance to pre-harvest sprouting [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2008.

[15] 董玉琛.小麦的基因源[J]. 麦类作物学报,2000,20(3):78.
DONG Y C. Genepools of common wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2000,20(3):78.

[16] XIE W L,NEVO E. Wild emmer: Genetic resources, gene mapping and potential for wheat improvement [J]. *Euphytica*, 2008,164(3):603.

[17] ÖZKAN H,WILLCOX G,GRANER A,et al. Geographic distribution and domestication of wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*) [J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2011,58(1):11.

[18] 刘佳,龚方仪,刘亚西,等.野生二粒小麦主要农艺特性融入普通小麦的全基因组关联分析[J]. 作物学报,2023,49(5):1184.

- LIU J, GONG F Y, LIU Y X, *et al.* Genome-wide association study for agronomic traits in common wheat lines derived from wild emmer wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2023, 49(5): 1184.
- [19] 郭康军, 邹春辉, 余卫东, 等. 2023年河南冬小麦成熟期连阴雨强度综合评估[J]. *气象与环境科学*, 2024, 47(1): 97.
- GUO K J, ZOU C H, YU W D, *et al.* Comprehensive assessment of the intensity of continuous rain during the 2023 mature period of winter wheat in Henan Province [J]. *Meteorological and Environmental Sciences*, 2024, 47(1): 97.
- [20] 朱雪成, 马红勃, 张娜, 等. 江苏淮北地区小麦穗发芽抗性鉴定及其等位基因检测[J]. *麦类作物学报*, 2024, 44(6): 687.
- ZHU X C, MA H B, ZHANG N, *et al.* Evaluation of wheat pre-harvest sprouting resistance and allele detection in Huai-bei area of Jiangsu Province [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2024, 44(6): 687.
- [21] 龚承儒, 袁雨豪, 刘振, 等. 小麦种质资源穗发芽抗性鉴定和分子标记分析[J]. *植物遗传资源学报*, 2024, 25(9): 1493.
- GONG C R, YUAN Y H, LIU Z, *et al.* Preharvest sprouting resistance test and functional markers assisted genotyping in wheat germplasm resources [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2024, 25(9): 1493.
- [22] 谢磊, 任毅, 张新忠, 等. 小麦穗发芽性状的全基因组关联分析[J]. *作物学报*, 2021, 47(10): 1891.
- XIE L, REN Y, ZHANG X Z, *et al.* Genome-wide association study of pre-harvest sprouting traits in wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2021, 47(10): 1891.
- [23] 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)[S]. 北京: 中国标准出版社, 2021.
- The National Major Scientific Research Joint Research Group for Improved Wheat Varieties and China Agriculture Research System. Identification standard for pre-harvest sprouting resistance of wheat(T/GJXMLZ-CARS-2020) [S]. Beijing: Standards Press of China, 2021.
- [24] 田再民, 龚学臣, 张利增. 小麦DNA提取方法的比较[J]. *湖北农业科学*, 2009, 48(7): 1537.
- TIAN Z M, GONG X C, ZHANG L Z. Comparison of several kinds of wheat DNA extraction methods [J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2009, 48(7): 1537.
- [25] 张玉娥, 王岩, 胡卫国, 等. 黄淮南片育成小麦品种(系)的穗发芽抗性研究[J]. *干旱地区农业研究*, 2024, 42(6): 1.
- ZHANG Y E, WANG Y, HU W G, *et al.* Identification of pre-harvest sprouting resistance of wheat cultivars in the Huang-Huai southern region of winter wheat [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2024, 42(6): 1.
- [26] 吕勇. 苦荞穗萌发的生理和QTL定位研究[D]. 贵州: 贵州师范大学, 2024.
- LÜ Y. Study on physiology and QTL localization of Tartary buckwheat pre-harvest sprouting [D]. Guizhou: Guizhou Normal University, 2024.
- [27] 王根平, 毕惠惠, 孙永伟, 等. 红粒小麦Tamyb10单倍型检测及其与穗发芽抗性的关系[J]. *作物学报*, 2014, 40(6): 984.
- WANG G P, BI H H, SUN Y W, *et al.* Characterization of Tamyb10 haplotypes and their association with pre-harvest sprouting resistance in a set of Chinese red-grained wheats [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2014, 40(6): 984.
- [28] 陈玲, 高春保, 王翠, 等. 穗发芽抗性相关分子标记Tamyb10D和Vp1B3在红白粒小麦中的有效性验证[J]. *湖北农业科学*, 2018, 57(24): 66.
- CHEN L, GAO C B, WANG C, *et al.* Validation of Tamyb10D and Vp1B3 associated with pre-harvest sprouting tolerance in red-grained and white-grained wheat varieties [J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2018, 57(24): 66.