



杨雪峰,宋维富,刘东军,等.小麦茎秆强度研究进展[J].黑龙江农业科学,2022(7):106-109.

小麦茎秆强度研究进展

杨雪峰^{1,2},宋维富¹,刘东军¹,赵丽娟¹,宋庆杰¹,张春利¹,辛文利¹,肖志敏¹

(1.黑龙江省农业科学院作物资源研究所,黑龙江哈尔滨150086;2.新疆生产建设兵团第十师农业科学研究所,新疆北屯836000)

摘要:倒伏是限制小麦产量增长和品质提升的主要因素之一,解决好倒伏与产量、品质之间的矛盾关系至关重要。本文对小麦茎秆强度的遗传特性、影响因素、鉴定方法及应用进行综述,分析得出茎秆强度是决定小麦抗倒伏能力的最重要因素。从生产实践和育种经验的角度应高度重视茎秆强度与茎秆弹性(回弹力)的同步选择,茎秆强且弹性好的小麦品种抗倒伏能力强,是小麦抗倒伏育种的理想选择。

关键词:小麦;茎秆强度;遗传特性

长久以来,倒伏一直都是造成小麦乃至其他作物减产和品质下降的重要原因之一,在小麦原粮生产中普遍存在倒伏现象。如何解决高产优质与倒伏之间的矛盾关系,成为小麦产量增长及品质提升的关键要素。育种实践表明,茎秆强度是决定品种抗倒性强弱的一个非常重要的性状,同时也受自然环境、田间管理措施、种植密度、施肥水平等众多因素影响。目前,通过不同育种手段进行品种茎秆强度改良,可大大减少倒伏的发生。因此,在抗倒伏育种中进行茎秆强弱选择成为小麦品种选育工作中不可或缺的关键环节。研究表明,根部倒伏与茎部倒伏是小麦的两种主要倒伏类型^[1],并且受多种因素共同作用,而茎秆强度则直接决定小麦的抗倒伏能力,对抗倒性影响最大^[2-3],是影响植株抗倒性的最关键性状^[4]。一般秆强且弹性好的小麦品种抗倒伏能力强。因此,本文对小麦茎秆强度的遗传特性、影响因素、鉴定方法及应用的研究进展进行总结,以期小麦抗倒伏育种提供理论依据。

1 小麦茎秆强度遗传特性研究

1.1 小麦茎秆强度遗传特性

小麦抗倒伏性受多种因素影响,而对茎秆强

度遗传特性的研究较少,部分学者对抗倒性状及抗倒指数的遗传规律进行了初步探讨。有研究认为,倒伏对非倒伏呈部分或完全显性^[5],抗倒性状的遗传以加性效应和显性效应为主,且以显性效应较为重要。茎秆抗倒指数与机械强度呈极显著正相关关系^[6],且可能受3~4对隐性主效基因控制,其遗传符合加性-显性模型^[7]。而杂交组合F₃代分离株系高机械强度类群均获得了正向遗传进度且相对效率较高,现实遗传率达到了50%以上^[8]。常规育种实践表明,秆强对秆弱具有明显的显性效应,在杂种分离世代中,茎秆强度较弱的株系或组合很难在下一个选种世代中分离出秆强的后代,但相关的遗传机制和特性还有待进一步明确。

1.2 小麦茎秆强度基因定位方法

1.2.1 利用重组自交系进行基因定位 Lanning等^[9]利用94个重组自交系在3DL染色体上检测出1个影响茎秆硬度的基因;刘靖^[10]以“宁麦9号×扬麦158”组合建立重组自交系群体,在2B、6B、7A染色体上检测到3个与小麦茎秆强度相关的QTL;Song等^[11]利用50K单核苷酸多态性(SNP)标记高密度遗传图谱对198个重组自交系进行QTL定位,12个与茎秆强度相关的主效QTL分布在2D、3A、4B、4D、5A、5B、5D和6B染色体上,可解释0.6%~34.6%的表型变异。

1.2.2 利用DH群体进行基因定位 Cook等^[12]利用冬小麦品种“Rampart(实心茎)×Jerry(空心茎)”杂交创造的DH群体开展分子标记研究,在3BL染色体上检测到影响茎秆硬度的基因;Piñera-Chavez等^[13]利用“Avalon×Cadenza”DH群体在1D和3B染色体上发现了2个影响茎秆强度的QTL。

收稿日期:2022-03-31

基金项目:黑龙江省省属科研院所科研业务费项目(CZKYF2021B005);黑龙江省自然科学基金优秀项目(YQ2020C039);黑龙江省博士后基金科研启动金项目(LBH-Q20176);财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系春麦岗位科学家项目(CARS-3-12);黑龙江省现代农业产业技术小麦协同创新推广体系项目。

第一作者:杨雪峰(1980-),男,硕士,副研究员,从事春小麦品质遗传育种研究。E-mail:yodghyxf@126.com。

通信作者:张春利(1970-),男,博士,研究员,从事春小麦品质遗传育种研究。E-mail:zclwheat@126.com。

1.2.3 利用杂交后代分离群体进行基因定位

王升星等^[14]利用“安农 0711×河农 825”构建 F₂ 代分离群体,共检测到 8 个与小麦乳熟期茎秆强度相关的 QTL,分布在 2B、5A、5B、5D、7A 和 7B 染色体上,其主效 QTL 位点在 5A 染色体上;张海萍等^[15]以“安农 0711×河农 825”F₆ 代分离群体家系为研究材料,利用 SSR (Simple Sequence Repeats) 标记和 SNP (Single Nucleotide Polymorphism) 技术将控制小麦茎秆强度的位点 (*Qss. ahaw-3B*) 定位于 3B 染色体上的 EX-6650-barc248 之间(物理距离为 150~162 Mb);潘婷等^[16]利用“宁麦 18×武云实秆”的 F₂ 群体和 F_{2:3} 家系进行了相关分析,将茎秆强度基因定位在 3B、4A、4B 和 5A 染色体上,而位于 3B 染色体上的 *QSS-3B-2* 可能是控制茎秆强度的主效 QTL。

1.2.4 利用品种资源进行基因定位 卢杰等^[17]

以 126 份不同茎秆强度的小麦品种(系)为研究对象,共检测到 37 个与茎秆强度显著相关的标记位点,其中,与茎秆强度显著关联的位点有 wmc83 (2B)、gwm539 (2D)、barc358 (5A)、barc59 (5B)、barc134 (6B),并鉴定出 9 份高茎秆强度的种质资源,可用于小麦茎秆强度遗传改良。

综上所述,众多研究者利用不同的方法在普通小麦多条染色体上发现了控制茎秆强度的 QTL 位点,为下一步精准定位做了大量基础工作。但由于选用的试材不同,分析结果不尽相同,但定位在 2B、3B、5A、5B 和 6B 等染色体上的位点居多,在今后的研究中可集中针对这些染色体进行深度挖掘。

2 影响小麦茎秆强度的因素

2.1 茎秆结构

茎秆强度与茎秆结构密不可分,其强度和弹性的承载能力取决于机械组织的厚度、维管束的数量以及各组织及其细胞之间的连接形式和强度^[18]。研究发现,茎秆强度与上部节间的髓腔大小(直径)呈极显著负相关^[16,19];与各节间长呈负相关,其中与茎秆基部第 1 至 5 节的各节间长达显著或极显著水平^[20];而与壁厚^[16]、下部节间的茎秆粗度^[19]、厚径比^[16,21]、厚壁组织比例^[21]、单位面积上大维管束平均数目^[21]、机械组织厚度^[22]、大维管束面积^[22]和节间壁厚^[23]等均呈显著或极显著正相关关系。

2.2 茎秆质量

茎秆强度与鲜重、干重呈正相关,茎基部第 2 节

间干物质对机械强度的贡献最大^[20];与单位长度基部节间干重呈极显著正相关^[3],可作为评价茎秆机械强度的可靠指标。另外,基部第 2 节间茎秆鲜、干密度与茎秆机械强度呈极显著正相关^[24],通过提高鲜、干密度可提高产量和抗倒性。

2.3 化学组成成分

小麦茎秆的强度和刚度与纤维素、半纤维素和木质素的含量和组成方式关系很大,而纤维素则是茎秆强度的主要贡献因子^[25]。研究表明,茎秆强度与木质素和纤维素含量呈显著正相关关系^[22-23],增加木质素和纤维素含量可显著提升茎秆强度。

2.4 木质素合成酶

苯丙氨酸转氨酶 (Phenylalanine Ammonia-Lyase, PAL) 和肉桂醇脱氢酶 (Cinnamyl Alcohol Dehydrogenase, CAD) 是木质素生物合成关键酶,其活性与木质素含量呈显著正相关关系,而茎秆基部第 2 节间的木质素合成受 PAL 和 CAD 活性的影响最大^[26]。Chen 等^[27]认为小麦 CAD 活性与茎秆强度呈显著正相关关系,利用特异性引物 5-f2r2 可在分子层面对茎秆强度进行鉴别。

2.5 栽培措施

种植密度、施肥水平、播期、化控措施及物理镇压等外部因素也对小麦茎秆强度产生影响。随着种植密度^[28-29]、施氮量^[30]的增加,小麦茎秆强度下降,倒伏指数增加。李宏等^[31]认为播种前施全部肥料的施肥条件下小麦茎秆强度最强,倒伏机率最小。适时晚播^[32]、调整春季追氮时期^[33]可提高小麦的茎秆机械强度。镇压及化控措施^[34]可使茎秆基部弯曲、变粗和变短,提高茎秆抗弯刚度和茎秆局部稳定性。多效唑和矮壮素复配化控处理^[35-36]可增加茎秆第二节间机械强度,进而提升抗倒伏能力。

3 小麦品种茎秆强度的鉴定

3.1 鉴定方法

茎秆强度是决定小麦抗倒性的关键因素之一,传统育种一般是靠育种者的经验及手感进行抗倒伏评价,通过花期茎秆的硬度和弹性综合判断茎秆强度,通常将茎秆硬度高、弹性好视为优良的抗倒伏表现性状,但其易受种植密度、施肥水平及气候条件等环境因素影响,不同条件下茎秆强度的表现会发生变化。一般以单手下压茎秆中上部阻力大且回弹迅速视为秆强的标准。随着科学

技术的发展,采用合适的检测设备^[19,37]可快速批量鉴定小麦茎秆强度。另外,亦可通过回弹力来评价小麦茎秆强度,朱艳姝等^[38]运用弹性梁弯曲理论,发现回弹力越大则小麦茎秆机械强度越强。育种实践表明,兼具较强的茎秆强度和较好的茎秆弹性(回弹力)是抗倒伏育种的关键。

参照农作物品种(小麦)区域试验技术规范^[39],还可以倾斜角度大小来衡量小麦群体抗倒伏性及茎秆强度。5级标准分别为:1级,不倒伏;2级,倒伏轻微,植株倾斜角度 $\leq 30^\circ$;3级,中等倒伏, $30^\circ < \text{倾斜角度} \leq 45^\circ$;4级,倒伏较严重, $45^\circ < \text{倾斜角度} \leq 60^\circ$;5级,倒伏严重,倾斜角度 $> 60^\circ$ 。

3.2 鉴定时期

不同学者对茎秆强度适宜检测时期的研究结论不一致。肖世和等^[19]认为乳熟至蜡熟期是鉴定的适宜时期。冯素伟等^[37]研究表明,单茎抗倒伏强度在开花期最强,群体抗倒伏强度在灌浆盛期达到高峰。王旭等^[40]选择在开花期和蜡熟期进行测量。黄玲等^[41]把灌浆期间强度作为评价茎秆抗倒伏指数的指标之一。苏亚蕊等^[4]通过对开花期、灌浆期和乳熟期的对比,认为相比开花期,茎秆强度在灌浆期开始显著降低。王丹等^[42]分析了普通小麦品种矮抗58、周麦18、豫麦49、百农418等不同生育期抗倒伏性状,认为茎秆强度在开花后20d处于较高水平,花后30d则出现明显下降。李嘉豪等^[43]以小麦开花期后3d的茎秆强度测量值对我国528份主推的小麦品种(系)进行抗倒伏评价。因此,结合抗倒伏育种实际,可将传统育种经验和仪器设备检测相结合,以花期秆强度为主兼顾灌浆期秆强度表现,来衡量小麦品种抗倒能力及抗倒伏情况。

4 小麦茎秆强度在抗倒伏育种中的应用

茎秆强度是小麦原粮生产获得高产稳产和优良品质的保证。东北春麦区特殊的前期干旱后期多雨的环境条件下,秆弱品种很难在生产上得到大面积推广和应用。东北春小麦育种实践表明,茎秆强度的选择贯穿整个品种的世代选育,由于秆强对秆弱的显性效应,在早世代茎秆强度的选择尤为重要,是抗倒伏性状选择的重中之重,早世代淘汰秆弱杂交组合、单株或株行可减轻高世代选择压力。

小麦杂种分离世代茎秆强度的鉴定应以小麦开花期鉴定为主,同时兼顾灌浆期的茎秆强度表现;适当降低株高可提高茎秆强度,但株高并不是

限制茎秆强度的必要条件,有的矮秆品种不抗倒伏,有的高秆品种抗倒伏能力极强^[3]。因此,在抗倒伏育种中,要高度重视茎秆强度与茎秆弹性(回弹力)的同步选择。从生产实践和育种经验角度来讲,茎秆过强且弹性差的材料易造成根倒伏,且倒伏发生后茎秆恢复较差;而茎秆弹性好又具有一定强度的材料,不但抗倒伏能力强,且受灾后容易快速恢复直立,是小麦抗倒伏育种的理想选择。

参考文献:

- [1] 孟令志,郭宪瑞,刘宏伟,等.小麦抗倒性研究进展[J].麦类作物学报,2014,34(12):1720-1727.
- [2] 蒲定福,周俊儒,李邦发,等.根倒伏小麦抗倒性评价方法研究[J].西北农业学报,2000(1):58-61.
- [3] 王勇,李斯深,李安飞,等.小麦种质抗倒性的评价和抗倒性状的相关与通径分析[J].西北植物学报,2000,20(1):79-85.
- [4] 苏亚蕊,孙少光,刘浩婷,等.不同小麦品种(系)抗倒伏性状多样性分析[J].麦类作物学报,2021,41(10):1238-1246.
- [5] CRUZ P J, SILVA J A G, Da CARVALHO F I F, et al. Genetics of lodging-resistance in wheat[J]. Crop Breeding and Applied Biotechnology, 2005, 5(5): 111-117.
- [6] 魏凤珍,李金才,王成雨,等.氮肥运筹模式对小麦茎秆抗倒性能的影响[J].作物学报,2008,34(6):1080-1085.
- [7] 姚金保,张平平,任丽娟,等.小麦抗倒指数遗传及其与茎秆特性的相关分析[J].作物学报,2011,37(3):452-458.
- [8] 孙允超,尹会会,王光禄,等.小麦杂种F₃代茎秆机械强度的选择效应分析[J].山东农业科学,2012,44(6):24-26,52.
- [9] LANNING S P, FOX P, ELSER J, et al. Microsatellite markers associated with a secondary stem solidness locus in wheat[J]. Crop Science, 2006, 46(4): 1701-1703.
- [10] 刘靖.小麦抗倒伏相关茎秆性状的QTL定位[D].南京:南京农业大学,2012.
- [11] SONG P B, WANG X, WANG X X, et al. Application of 50K chip-based genetic map to QTL mapping of stem-related traits in wheat[J]. Crop and Pasture Science, 2021, 72(2): 105-112.
- [12] COOK J P, WICHMAN D M, MARTIN J M, et al. Identification of microsatellite markers associated with a stem solidness locus in wheat[J]. Crop Science, 2004, 44(4): 1397-1402.
- [13] PIÑERA-CHAVEZ F J, BERRY P M, FOULKES M J, et al. Identifying quantitative trait loci for lodging-associated traits in the wheat doubled haploid population Avalon × Cadenza[J]. Crop Science, 2021, 61(4): 2371-2386.
- [14] 王升星,朱玉磊,范雨晨,等.小麦乳熟期茎秆强度的QTL定位分析[C]//第六届全国小麦基因组学及分子育种大会论文集,2015.
- [15] 张海萍,张钰岭,卢杰,等.安农0711小麦品种3B染色体茎秆强度位点鉴定[J].安徽农业大学学报,2020,47(5): 805-811.

- [16] 潘婷,胡文静,李东升,等.小麦茎秆实心底对茎秆强度的影响及相关性状 QTL 分析[J].作物学报,2017,43(1):9-18.
- [17] 卢杰,田胜明,王胜,等.小麦茎秆强度关联位点及优异等位变异分析[J].麦类作物学报,2021,41(11):1347-1355.
- [18] 王芬娥,黄高宝,郭维俊,等.小麦茎秆力学性能与微观结构研究[J].农业机械学报,2009,40(5):92-95.
- [19] 肖世和,张秀英,闫长生,等.小麦茎秆强度的鉴定方法研究[J].中国农业科学,2002,35(1):7-11.
- [20] 余泽高,李志新,严波.小麦茎秆机械强度与若干性状的相关性研究[J].湖北农业科学,2003(4):11-14.
- [21] 王健,朱锦懋,林青青,等.小麦茎秆结构和细胞壁化学成分对抗压强度的影响[J].科学通报,2006,51(6):679-685.
- [22] 贺洁,孙少光,葛昌斌,等.不同小麦品种(系)茎秆显微结构、生化组分与茎秆强度的关系[J].华北农学报,2022,37(1):68-76.
- [23] 柴亚茹,李召锋,刘新玲,等.新疆春小麦品种资源抗倒性评价[J].麦类作物学报,2017,37(1):73-79.
- [24] 徐磊,王大伟,时荣盛,等.小麦基部节间茎秆密度与抗倒性关系的研究[J].麦类作物学报,2009,29(4):673-679.
- [25] 郭维俊,王芬娥,黄高宝,等.小麦茎秆力学性能与化学组分试验[J].农业机械学报,2009,40(2):110-114.
- [26] 陈晓光,史春余,尹燕桦,等.小麦茎秆木质素代谢及其与抗倒性的关系[J].作物学报,2011,37(9):1616-1622.
- [27] CHEN C, CHANG J M, WANG S, et al. Cloning, expression analysis and molecular marker development of cinamyl alcohol dehydrogenase gene in common wheat[J]. Protoplasma, 2021, 258(4): 881-889.
- [28] 卢杰,董连生,常成,等.种植密度对不同小麦品种产量构成及抗倒伏性的影响[J].麦类作物学报,2021,41(1):81-87.
- [29] 邵庆勤,周琴,王笑,等.种植密度对不同小麦品种茎秆形态特征、化学成分及抗倒性能的影响[J].南京农业大学学报,2018,41(5):808-816.
- [30] 梁玉超,张永强,石书兵,等.施氮量对滴灌冬小麦茎部特征及其抗倒伏性的影响[J].麦类作物学报,2017,37(11):1467-1472.
- [31] 李宏,陈卫国,杨进文,等.不同施肥方式对小麦倒伏性状的影响[J].山西农业大学学报(自然科学版),2021,41(5):35-42.
- [32] 李华英,代兴龙,张宇,等.播期对冬小麦产量和抗倒性能的影响[J].麦类作物学报,2015,35(3):357-363.
- [33] 吕添,王红光,李东晓,等.不同春生叶龄期追氮对冬小麦产量形成和抗倒性能的影响[J].麦类作物学报,2018,38(7):825-833.
- [34] 张雪才,王正中,李宝辉,等.小麦抗倒伏免疫反应的力学仿真及机理探究[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2020,48(6):145-154.
- [35] 张一.栽培技术措施对冬小麦茎秆抗倒性能及产量的影响[D].合肥:安徽农业大学,2010.
- [36] 王成雨,李静,张一,等.化控剂对冬小麦茎秆抗倒性能、植株整齐度及产量的影响[J].中国农业气象,2015,36(2):170-177.
- [37] 冯素伟,李小军,丁位华,等.不同小麦品种开花后植株抗倒性变化规律[J].麦类作物学报,2015,35(3):334-338.
- [38] 朱艳姝,朱大洲,朱石沙,等.小麦茎秆机械强度的力学评价研究[J].农机化研究,2012,34(9):17-23.
- [39] 国家农业部.农作物品种(小麦)区域试验技术规程:A2部分 抗倒伏性:NY/T 1301-2007[S].北京:中国标准出版社,2007.
- [40] 王旭,周洁,朱玉磊,等.氮肥运筹对冬小麦第三节间抗倒性能的影响[J].安徽农业大学学报,2021,48(2):173-178.
- [41] 黄玲,杨文平,梅沛沛,等.砂质脱潮土区不同冬小麦品种(系)抗倒伏特性研究[J].灌溉排水学报,2021,40(3):31-39.
- [42] 王丹,丁位华,冯素伟,等.不同小麦品种茎秆特性及其与抗倒性的关系[J].应用生态学报,2016,27(5):1496-1502.
- [43] 李嘉豪,刘昊东,王伟伟,等.中国小麦主推品种和育成品种的抗倒伏性评价[J].植物遗传资源学报,2021,22(1):50-56.

Research Progress on Stem Strength in Wheat

YANG Xue-feng^{1,2}, SONG Wei-fu¹, LIU Dong-jun¹, ZHAO Li-juan¹, SONG Qing-jie¹, ZHANG Chun-li¹, XIN Wen-li¹, XIAO Zhi-min¹

(1. Institute of Crop Resources, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China; 2. Agricultural Science Research Institute of the 10th Division of Xinjiang Production and Construction Corps, Beitun 836000, China)

Abstract: Lodging is one of the main limiting factors for yield increased and quality improvement of wheat. It is very important to solve the contradiction between lodging and yield and quality. In this paper, the genetic characteristics, influencing factors, identification methods and application of wheat stem strength were discussed. It can be concluded that stem strength is the most important determinants on wheat lodging resistance. From the angle of production practice and breeding experience, we should attach great importance to the synchronous selection of stem strength and stem elasticity (reaction force). Wheat varieties with strong stem and good elasticity have strong lodging resistance, so they are the ideal choices of lodging resistance breeding.

Keywords: wheat; stem strength; genetic characteristics