

小麦阶段发育理论研究与应用

宋维富¹, 肖志敏²

(1. 哈尔滨师范大学, 黑龙江 哈尔滨 150025; 2. 黑龙江省农业科学院, 黑龙江 哈尔滨 150086)

摘要:为明确小麦阶段发育理论在小麦育种中的价值,提高小麦育种效率,对近年来春化阶段和光照阶段理论与育种关系研究进行了综述,并提出了感温阶段概念。总体来看,小麦品种春化阶段低温大小、光周期反应强弱和感温特性差异与冬春麦分类、小麦不同生态型区域分布和品种适应范围大小等关系十分密切。并利用此理论,可显著提高小麦育种中组合配制、杂种后代选择和稳定品系处理效率及增加育种的预见性,并对小麦栽培技术合理运用等提供依据。

关键词:小麦;阶段发育;春化阶段;光照阶段;感温阶段

中图分类号:S512

文献标识码:A

文章编号:1002-2767(2013)02-0001-04

植物生长和发育过程不仅由其本身遗传基础决定,而且与外界环境因子紧密协调^[1]。自20世纪20~30年代,俄罗斯李森科提出了小麦阶段发育理论以来,许多学者对春化阶段低温效应大小和光照阶段光周期反应强弱与冬春麦分类、小麦不同生态型区域分布和品种适应范围大小关系等方面进行了广泛研究^[2-6]。该文试图在前人研究基础上,总结和论述了在小麦育种过程中如何应用阶段发育理论来提高育种效率和增加育种的预见性,以为小麦育种提供科学依据。

1 春化阶段低温效应和光周期反应遗传基础

许多研究发现,小麦春化阶段低温效应大小与5个春化主效基因有关,分别定名为:*Vrn1*、*Vrn2*、*Vrn3*、*Vrn4*和*Vrn5*。其中,*Vrn1*对春化敏感性影响最大,并对其它春化基因具有上位性效应,*Vrn5*影响最小^[7]。*Vrn1*、*Vrn2*、*Vrn3*基因分别定位到小麦的5A、5B和5D染色体长臂上;*Vrn5*定位在7B染色体短臂上;目前对*Vrn4*基因的准确定位尚存争议^[8-13]。*Vrn1*、*Vrn2*、*Vrn3*这3个基因中的任何一个为显性时,小麦发育特性为春性;这3个基因全为隐性时,小麦发育特性为冬性^[14]。研究认为*Vrn1*和*Vrn3*能够促进开

花,*Vrn1*基因表达受低温诱导,而*Vrn3*受春化作用和长日条件诱导^[15]。目前对于*Vrn2*的作用尚存争议,有学者认为*Vrn2*是个开花抑制因子,通过抑制*Vrn1*基因的表达来抑制开花^[14],但是*Vrn2*的表达受到低温和短日的抑制。也有学者认为*Vrn2*是一个光周期基因^[12-13]。从目前研究结果来看,*Vrn2*是决定小麦前期发育特性的一个非常重要的基因。2000年Iwaki等进一步研究了生态地理差异对*Vrn*基因型的影响,发现在不同国家和地区分布存在明显差异^[3]。

Welsh等研究发现,控制光周期反应有3个主效基因。根据光周期敏感程度分别定名为*Ppd1*、*Ppd2*和*Ppd3*,其中前两者对光周期作用较强^[12,16],并把*Ppd1*定位在染色体2D上,把*Ppd2*定位在染色体2B上^[16]。后来Scarth等进一步把*Ppd1*定位在染色体2DL上,把*Ppd2*定位在染色体2BS上。不敏感性较弱的*Ppd3*被定位在染色体2A上^[13]。3个基因任何一个为显性时,小麦品种就表现为光钝型。当3个基因全为隐性时,小麦品种表现为光敏型^[17-18]。研究还发现与控制日长反应的基因有关的染色体有1A、3B、4A、6B、7D和4A、3D、6D^[19-20]。

2 春化阶段低温效应与小麦生态类型分布及育种关系

小麦在长期进化中,为适应环境条件变化,应对外界生存胁迫,在不同的气候条件和地理环境下形成了不同的生育特性。小麦春化阶段对低温的反应程度决定了小麦品种不同生态型的区域性分布^[4]。就其小麦本身发育特性而言,是小麦不同基因型与环境条件互作的结果,是一种生态适

收稿日期:2012-11-30

基金项目:国家现代农业技术体系小麦建设资助项目(CARS-3-1-6);黑龙江省科技攻关资助项目(GA09B101-4)

第一作者简介:宋维富(1982-),男,黑龙江省甘南县人,在读博士,从事小麦遗传育种研究。E-mail: songweifu1121@126.com。

通讯作者:肖志敏(1952-),男,黑龙江省望奎县人,硕士,研究员,从事春小麦光温生态育种研究。E-mail: xzme@163.com。

应性状;也是分蘖数和小穗数等性状表达程度的调控性状。小麦春化阶段低温效应的大小也是划分冬麦和春麦的主要依据。根据春化作用强弱,小麦可分成强冬性、冬性、半冬性和春性四种类型。每种类型春化所需的温度及时间有所不同。因春化敏感性受多等位基因作用^[21-22],以及其它微效基因或修饰因子的作用^[23],所以春化需求的剂量呈现明显的连续变异^[10]。因地域不同,研究材料差异,导致划分标准不一致^[24]。关于春化阶段通过的标志也有不同的看法,大多数学者将二棱期作为春化阶段通过的标志^[24-27]。米国华等把护颖分化期作为小麦通过春化作用阶段的标志^[28]。也有学者认为小麦品种对低温的要求没有质的界限,只是量的积累^[29]。

肖志敏等人研究结果发现,即便在同属春性的小麦品种中,春化阶段低温效应大小也存在差异。如东北春小麦品种新克早 9 号和克早 16 为春化阶段低温效应较大类型;龙麦 26、龙麦 30 和龙麦 33 为春化阶段低温效应较小类型。春化阶段低温效应大小既影响了冬小麦的种植范围,也决定了春小麦品种的适宜播期。春化阶段低温效应较大的东北春小麦品种(系)在非正常播种条件(如温室二季,云南冬繁和迟播)下,出苗至抽穗可延长 30 d 以上^[30],表现为苗期发育特慢,苗期呈匍匐状、分蘖和小穗数明显增多的特点。该类型品系均属不耐迟播类型。在东北春小麦育种中春化阶段低温效应大小的主要影响时期为从出苗至分蘖中期。该特性作为调控性状时,常影响小麦根冠比、分蘖数、株穗数和小穗数的表达程度及熟期早晚,并且在 N46°~53°东北春麦区小麦种植范围内,进行南种北移或北种南移变化相对较大。春化阶段低温效应大小是东北春麦区品种(系)在云南进行冬季南繁或在当地温室内第二季种植,是否需要春化处理 and 选择适宜耐迟播品种的重要依据。

3 光周期反应与品种适应性及育种关系

小麦属长日作物,春化阶段通过后,光照强度和光照时间是影响光照阶段的主导环境因子,光照时间(光强满足条件下)越长,发育进程越快。根据小麦对光周期的敏感性不同,可分为光敏型和光钝型。有学者研究了 *Ppd1*、*Ppd2* 光周期基因与小麦产量性状表达的关系,发现光周期不敏感基因在某些地域与每穗小穗数性状表达存在一定程度的负相关^[31-32]。在育种过程中,注意不同光周期基因与不同生态条件相匹配,对保证不同

生态类型小麦品种高产稳产非常重要^[30]。

该文根据多年育种实践及控光控温试验结果^[33],将东北春小麦品种在光周期反应上分为光敏和光钝 2 种类型。其中,光敏代表品种有:新克早 9 号、克丰 3 号、克早 16 和龙麦 33 等;光钝代表品种有:克丰 4 号、克早 19、龙麦 26 和龙麦 30 等。根据东北农业大学李文雄 20 世纪 80 年代提出的小麦生长发育图解和不同生态类型品种主要性状在光照阶段受光照条件变化的影响程度,将分蘖数、株穗数、小穗数和出苗至拔节天数等确定为感光性状^[34-35]。出苗至拔节天数仅在东北春麦区正常播种条件下,且在小麦拔节后光照时间和光照强度满足光周期反应需求的前提条件下,可作为光照阶段通过的标准;而在云南冬繁或温室二季中的小麦生育期间光照时间逐渐变短种植条件下,只能作为光照阶段通过的参考依据。根据各性状内在联系,可将出苗拔节天数作为其它感光性状的调控性状。

从发育角度而言,小麦在光照阶段光照时间(光强满足条件下)越长,发育进程越快,理论上讲应该光钝型品种(系)适应面最广。肖步阳根据多年生态育种实践总结得出,因拔节期为小麦产量临界敏感期,在东北春麦区“十年九春旱”特定生态条件下,为躲避“小麦卡脖子”的胁迫,选择光周期反应敏感类型品种,一可躲旱,二可增加根冠比;三可相对延长分蘖和幼穗分化时间^[36]。它是东北春麦区抗旱和旱肥型品种抗旱性和产量性状的重要的调控性状,但不是决定性状。

4 小麦感温特性与品种适应性及育种关系

Slafer 认为,当小麦春化阶段的低温效应和光照阶段的长日效应(包括光强和光长)都被完全满足后,小麦品种间的抽穗期差异与温度有关,是温度和基因型互作的结果^[37]。部分学者把这一阶段的差异归结为由早熟基因决定的小麦本身所固有的早熟性^[38],并发现小麦的早熟性基因位于 2B、3A、4A、4B、6B、6D、7B 染色体上^[38-43]。20 世纪 90 年代初以来,肖志敏通过控光控温试验,南种北移、北种南移及不同播期试验等研究,发现东北春小麦在光照阶段通过后的长日条件下,不同小麦品种在拔节至开花期存在明显的感温特性差异。这种差异与小麦品种生态类型划分、产量潜力表达、株高和秆强度变化及适应范围大小等存在着明显的内

在联系,并提出了感温阶段的概念^[44-45]。

根据不同小麦品种在拔节至开花期间一些性状对温度变化的反应程度,肖志敏等将拔节至开花天数、株高、穗下茎长度和无效小穗多少等确定为主要感温性状;并将东北春麦区小麦品种划分为温敏和温钝两种类型。其中温敏代表品种有:新克早 9 号、龙麦 26、垦九 10 号和龙麦 33 等。温钝代表品种有:克丰 4 号、克丰 6 号、克早 16 和龙麦 30 等。不同感温特性品系在感温阶段遇到不同温度条件时,生长发育进程明显不同。温敏类型品种(系)在感温阶段遇高温干旱条件时,表现为发育进程明显加快,拔节至开花天数减少,株高降低,穗下部无效小穗增多。遇低温多雨条件时,除上部无效小穗增多外,其它性状则反之,并常出现生态性株高和秆强度变化。温钝类型品种(系)在感温阶段遇高温干旱条件时,表现为发育进程相对较慢。遇低温多雨条件时,表现发育相对较快,但与温敏类型相比,无论在高温或低温条件下,各感温性状变化均相对较小。

在小麦育种中熟练掌握春化阶段的低温效应大小、光照阶段光周期反应和感温阶段感温特性等阶段发育理论与小麦在不同环境条件下各类型性状表达程度关系,可明确基因型、表现型、光温型和生态类型四者之间的内在联系;根据春性对冬性和光钝对光敏均存在显性遗传原理,在利用光周期敏感特性提高东北春小麦品种躲旱能力时,选择光敏型与光敏型,或光敏型与光钝型亲本进行组合配制可取得较好育种效果; F_1 可根据光周期反应特性淘汰伪杂种; F_2 中选择光敏型材料,可保证该目标性状在以下各分离世代尽早达到纯合;利用“1 冬 3 春”杂交模式可显著降低春麦的春性效应和冬麦光钝特性对冬春杂种后代株穗数、小穗数、株高和熟期等性状表达的负向影响,提高冬小麦基因库利用效率。对光周期反应迟钝,感温阶段温敏特性品种采用 2 次压青苗或喷矮壮素可调整光反应周期,推迟拔节期,起到壮秆和增产效果。在冬麦育种中利用春化阶段低温效应和光周期反应可提高冬小麦品种的躲避倒春寒危害的能力。

5 结论

综上所述,小麦阶段发育理论能够揭示不同生态类型小麦品种一生中对环境因子的响应程度。如果把小麦一生的生长过程看作一个系统,那么每一个发育阶段就是这个系统中的一部分。

任一部分发生变化,都会对整个系统产生影响。大量研究证明,春化阶段会影响光照阶段的持续时间长短,同样春化和光照阶段也会影响小麦品种感温特性的表达程度。在小麦育种中,只有熟悉不同小麦品种在不同发育阶段的特性以及由于不同发育阶段所处的环境条件变化,才能明确小麦阶段发育理论与育种关系,并培育出适合不同生态区中的小麦品种。为此,在东北春小麦光温生态育种中,采取系统→分解→再系统的途径进行不同生态类型小麦新品种选育,可显著提高育种效率。所谓系统是指将小麦生育期间(包括时间和空间)的主要气候因子、土壤因素和小麦生态条件变化视为一个系统。分解是将小麦整个生育期间划分为春化、光照和感温三大阶段进行分段选择。再系统是指根据气候、土壤和小麦生态变式三者之间的变化关系,将各阶段所需的目的基因或性状集聚在一个小麦新品种之中。

参考文献:

- [1] Franklin K A. Light and temperature signal crosstalk in plant development[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2009,12:63-68.
- [2] Kirby E J M. A field study of the number of main shoot leaves in wheat in relation to vernalization and photoperiod[J]. Journal of Agricultural Science,1992,118:271-278.
- [3] Iwaki K, Nakagawwa K, Kuno H, et al. Ecogeographical differentiation in East Asian wheat, related from the geographical variation of growth habit and Vrn genotype[J]. Euphytica,2000,111:137-143.
- [4] Distefeld A, Li C, Dubcovsky J. Regulation of flowering in temperate cereals[J]. Curr Opin Biol,2009,12:1-7.
- [5] Kirby E J M, Spink J H, Frost D L, et al. A study of wheat development in the field: analysis by phases[J]. European Journal of Agronomy,1999,11:63-82.
- [6] Colasanti J, Coneva V. Mechanisms of floral induction in grasses: something borrowed, something new [J]. Plant Physiol,2009,149:56-62.
- [7] Pugsley A T. A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat[J]. Australia of Journal Agricultural Research,1971,22:21-31.
- [8] Maystrenko O I. Identification of chromosomes carrying genes *Vrn1* and *Vrn3* inhibiting winter habit in wheat[J]. E W A C Newsletter,1974,4:49-52.
- [9] Zharkov N A. Genetic control of growth habit in spring bread wheat Milturum 553 [J]. Genetika, US SR, 1984, 20(11):1881-1886.
- [10] Gotoh T. Genetic studies on growth habit of some important spring wheat cultivars in Japan, with special reference to the identification of the spring genes involved[J]. Japan J Breeding,1979,25:221-228.

- [11] Iwdal K, Ngakawa K, Kato K. The possible candidate of the *VrnB1* in wheat, as revealed by monosomic analysis of *Vrn* gene carried by TriPle Dirk(B), the former *Vrn2*[J]. wheat Info Service, 2001, 92: 9-11.
- [12] Law C N, Sutka J, Worland A J. A genetic study of day-length response in wheat[J]. Heredity, 1978, 41: 185-191.
- [13] Scarth R, Law C N. The control of day-length response in wheat by the group 2 chromosome[J]. Z Pflanzenzuechtg, 1984, 92: 140-150.
- [14] McIntosh R A, Yamazaki Y, Devos K M, et al. Catalogue of gene symbols for wheat[C]//Pogna N E, Romano M, Pogna E, et al. Proceedings of the 10th International Wheat Genetics Symposium. Rome: Insititute Sperimentale Perla Cerealicoltura, 2003: 1-34.
- [15] Yan L, Fu D, Li C, et al. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*[J]. Proc Nat Acad Sci USA, 2006, 103: 958-9586.
- [16] Welsh J R, Keim D L, Pirasteh B, et al. Genetic control of photoperiod response in wheat[C]. Searš E R, Sears L M S. Proceedings of the 4th International Wheat Genetics Symposium. Columbia, Mo, USA: University of Missouri, 1973: 897-884.
- [17] Worland A J, Borner A, Korzun V, et al. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats[J]. Euphytica, 1998, 100: 385-394.
- [18] Hay R K M, Eillis R P. The control of flowering in wheat and barley: what recent advances in molecular genetics can reveal[J]. Annals of Botany, 1998, 82: 541-554.
- [19] Halloran G M, Boyde C W. Wheat chromosomes with genes for photoperiodic response[J]. Can J Genet Cytol, 1967, 9: 394-398.
- [20] Pirasteh B, Welsh J R. Monosomic analysis of photoperiod response in wheat[J]. Crop Science, 1975, 15: 503-505.
- [21] Law C N, Worland A J, Giorgi B. The genetic control of ear emergence time by chromosomes 5A and 5D of wheat[J]. Heredity, 1976, 36: 49-58.
- [22] Roberts D W A, MacDonald M D. Evidence for the multiplicity of alleles at *Vrn1*, the winter-spring habit locus in common wheat[J]. Can J Genet Cytol, 1984, 26: 191-193.
- [23] Klaimi Y Y, Qualset C O. Genetics of heading time in wheat (*Triticum aestivum* L.). II. The inheritance of vernalization response[J]. Genetics, 1974, 76: 119-133.
- [24] 王圆荣, 尹钧. 小麦温光生态研究进展[J]. 麦类作物, 1997, 17(3): 51-55.
- [25] 胡承霖, 罗春梅. 小麦通过春化的形态指标及温、光组合效应[J]. 北京农学院学报, 1988, 3(2): 1-7.
- [26] 黄敬芳, 周立伟, 陶维海, 等. 小麦的春化阶段与穗的发育[J]. 北京农学院学报, 1988, 3(2): 10-14.
- [27] 美子英, 周立伟. 关于小麦阶段发育及其与器官建成关系中有关问题的讨论[J]. 宁夏农学院学报, 1983(2): 19-24.
- [28] 米国华, 李文雄. 小麦幼穗分化的温光反应研究——春化对小麦幼穗分化的效应[J]. 东北农业大学学报, 1996, 27(2): 124-131.
- [29] 苗果园, 张云亭, 侯跃生, 等. 小麦品种温光效应与主茎叶数的关系[J]. 作物学报, 1992, 18(5): 321-330.
- [30] 肖志敏, 辛文利, 张春利, 等. 春小麦不同光温反应型生育特性与育种关系[J]. 黑龙江农业科学, 1998(6): 1-5.
- [31] Worland A J. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats[J]. Euphytica, 1996, 89: 49-57.
- [32] Brner A, Worland A J, Plaschke J, et al. Pleiotropic effects of genes for reduced height (*Rht*) and day-length intensity (*Ppd*) on yield and its components for wheat crown in middle Europe[J]. Plant Breeding, 1993, 111: 204-216.
- [33] 辛文利, 肖志敏, 祁适雨, 等. 不同光温反应特性的春小麦品种产量稳定性分析[J]. 黑龙江农业科学, 1994(1): 8-12.
- [34] 李文雄, 曾寒冰. 春小麦穗分化的特点及其与高产栽培的关系[J]. 中国农业科学, 1979(1): 1-9.
- [35] 李文雄, 曾寒冰. 小麦结实器官形成过程变化规律的研究——结实器官的形成期[J]. 东北农学院学报, 1964(1): 9-19.
- [36] 肖步阳. 春小麦生态育种[M]. 北京: 中国农业出版社, 1990: 48-54.
- [37] Slafer G A. Differences in phasic development rate amongst wheat cultivars independent of responses to photoperiod and vernalization. A viewpoint of the intrinsic earliness hypothesis[J]. Journal of Agricultural Science, 1996, 126(4): 403-419.
- [38] Martinic Z F. Life cycle of common wheat varieties in natural environments as related to their response to shortened photoperiod[J]. Z Pflanzenzuechtg, 1975, 75: 237-251.
- [39] Hoogendoorn J. A reciprocal F_1 monosomic analysis of the genetic control of time of ear emergences, number of leaves and number of spikelets in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Euphytica, 1985, 34: 545-558.
- [40] Flood R G, Halloran G M. The influence of certain chromosomes of the hexaploid wheat cultiva. Thatcher on time to ear emergence in Chinese Spring[J]. Euphytica, 1983, 32: 121-124.
- [41] Scarth R, Law C N. The location of the photoperiod gene, *Ppd2* and an additional genetic factor for ear-emergence time on chromosome 2B of wheat[J]. Heredity, 1983, 51: 607-619.
- [42] Zemetra R S, Morris R, Schmidt J W. Gene location for heading date using reciprocal chromosome substitutions in winter wheat[J]. Crop Science, 1986, 26: 531-533.
- [43] Law C N. The genetic control of day-length response in wheat. Manipulation of flowering[C]//Proc. 45th Nottingham Easter School in Agricultural Science. London, UK: Butterworths, 1987: 225-240.
- [44] 肖志敏, 辛文利, 陈薇薇, 等. 春小麦光反应基因及遗传行为[J]. 黑龙江农业科学, 1991(增刊): 80-84.
- [45] 肖志敏. 春小麦生态遗传变异规律与杂种后代及稳定品系处理关系的研究[J]. 麦类作物, 1998, 18(6): 4-8.