

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2012.01155

## 春化、光周期和矮秆基因在不同国家小麦品种中的分布及其效应

杨芳萍<sup>1,2</sup> 夏先春<sup>1</sup> 张勇<sup>1</sup> 张晓科<sup>3</sup> 刘建军<sup>4</sup> 唐建卫<sup>5</sup> 杨学明<sup>6</sup>  
张俊儒<sup>2</sup> 刘茜<sup>7</sup> 李式昭<sup>8</sup> 何中虎<sup>1,9,\*</sup>

<sup>1</sup>中国农业科学院作物科学研究所 / 国家小麦改良中心, 北京 100081; <sup>2</sup>甘肃省农业科学院, 甘肃兰州 730070; <sup>3</sup>西北农林科技大学农学院, 陕西杨凌 712100; <sup>4</sup>山东省农业科学院, 山东济南 250100; <sup>5</sup>周口市农业科学院, 河南周口 466001; <sup>6</sup>江苏省农业科学院, 江苏南京 210014; <sup>7</sup>河北省农林科学院, 河北石家庄 050031; <sup>8</sup>四川省农业科学院, 四川成都 610066; <sup>9</sup>CIMMYT 中国办事处, 北京 100081

**摘要:**为促进国外种质资源在我国的有效利用, 将 14 个国家的 100 份代表性小麦品种在国内的 8 个代表性地点种植, 调查抽穗期、成熟期和株高, 并以 4 个春化基因(*Vrn-A1*、*Vrn-B1*、*Vrn-D1* 和 *Vrn-B3*)、1 个光周期基因(*Ppd-D1a*)及 2 个矮秆基因(*Rht-B1b* 和 *Rht-D1b*)的分子标记检测所有品种的基因型。春化基因 *Vrn-A1a*、*Vrn-B1*、*Vrn-D1* 和 *vrn-A1+vrn-B1+vrn-D1* 的分布频率分别为 8.0%、21.0%、21.0%和 64.0%; 显性等位变异 *Vrn-A1a*、*Vrn-B1* 和 *Vrn-D1* 主要存在于来自中国春麦区及意大利、印度、加拿大、墨西哥和澳大利亚的品种中, 这些品种一般为春性类型; 春化位点均为隐性等位变异或 *vrn-A1+vrn-D1+Vrn-B1* 的品种主要分布在中国冬麦区、美国冬麦区、俄罗斯冬麦区, 以及英国、法国、德国、罗马尼亚、土耳其和匈牙利, 这些地区的小麦均为冬性类型。秋播时, 供试品种均能正常抽穗, 且携带春化显性变异的材料较隐性类型抽穗早, 显性等位变异表现加性效应, 4 个春化位点均为隐性变异的一些欧美材料因抽穗太晚在杨凌和成都不能正常成熟; 而春播时, 显性等位变异基因型抽穗的频率高, 隐性等位变异基因型基本不能抽穗。光周期不敏感基因 *Ppd-D1a* 的分布频率为 68.0%, 主要分布在中国、法国、罗马尼亚、俄罗斯、墨西哥、澳大利亚和印度, 而光周期敏感等位变异 *Ppd-D1b* 主要分布在英国、德国、匈牙利和加拿大等中高纬度地区; 携带 *Ppd-D1a* 的品种较携带 *Ppd-D1b* 的品种抽穗早, 大多数 *Ppd-D1a* 品种在长日照和短日照条件下均能成熟, 大部分 *Ppd-D1b* 品种在短日照条件下不能成熟。*Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 基因的分布频率分别为 43.0%和 35.0%, 其中, *Rht-B1b* 主要分布于美国、罗马尼亚、土耳其、意大利、墨西哥和澳大利亚, *Rht-D1b* 主要分布于中国、德国、英国、意大利和印度。一般来说, 一个国家的品种携带 *Rht-B1b* 或 *Rht-D1b* 之一, 而这 2 个基因在高纬度地区分布频率较低。*Rht-B1b*、*Rht-D1b* 和 *Ppd-D1a* 的降秆作用均达显著水平, *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 的加性效应突出。

**关键词:** 普通小麦; 春化基因; *Ppd-D1a*; *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b*; 分子标记

## Distribution of Allelic Variation for Vernalization, Photoperiod, and Dwarfing Genes and Their Effects on Growth Period and Plant Height among Cultivars from Major Wheat Producing Countries

YANG Fang-Ping<sup>1,2</sup>, XIA Xian-Chun<sup>1</sup>, ZHANG Yong<sup>1</sup>, ZHANG Xiao-Ke<sup>3</sup>, LIU Jian-Jun<sup>4</sup>, TANG Jian-Wei<sup>5</sup>, YANG Xue-Ming<sup>6</sup>, ZHANG Jun-Ru<sup>2</sup>, LIU Qian<sup>7</sup>, LI Shi-Zhao<sup>8</sup>, and HE Zhong-Hu<sup>1,9,\*</sup>

<sup>1</sup>Institute of Crop Sciences / National Wheat Improvement Center, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; <sup>2</sup>Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China; <sup>3</sup>College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; <sup>4</sup>Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China; <sup>5</sup>Zhoukou Academy of Agricultural Sciences, Zhoukou 466001, China; <sup>6</sup>Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; <sup>7</sup>Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050031, China; <sup>8</sup>Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Chengdu 610066, China; <sup>9</sup>CIMMYT China Office, Beijing 100081, China

**Abstract:** To efficiently use exotic resources in Chinese wheat breeding programs, we investigated the heading date, maturity date,

本研究由引进国际先进农业科学技术计划(948 计划)项目(2011G-3)和国家自然科学基金项目(31161140346, 30960193)资助。

\* 通讯作者(Corresponding author): 何中虎, E-mail: zhhecaas@163.com, Tel: 010-82108547

第一作者联系方式: E-mail: yfp1023@163.com

Received(收稿日期): 2011-11-22; Accepted(接受日期): 2012-02-22; Published online(网络出版日期): 2012-03-29.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20120329.1119.008.html>

and plant height of 100 representative cultivars collected from 14 countries at eight locations in China, and detected the allelic variations of vernalization loci *VRN-1* and *VRN-B3*, photoperiod gene *Ppd-D1a*, and dwarfing genes *Rht-B1b* and *Rht-D1b* by means of molecular markers. The frequencies of vernalization loci were 8.0% for *Vrn-A1a*, 21.0% for *Vrn-B1*, 21.0% for *Vrn-D1* and 64.0% for *vrn-A1+vrn-B1+vrn-D1*, except for the absence of dominant allele *Vrn-B3* in all tested materials. Dominant vernalization alleles *Vrn-A1a*, *Vrn-B1*, and *Vrn-D1* were mainly observed in cultivars from Chinese spring wheat region, Italy, India, Canada, Mexico, and Australia; whereas, cultivars carrying all recessive alleles at the four vernalization loci and *vrn-A1+vrn-D1+Vrn-B1+vrn-B3* genotype were mostly found in cultivars from Chinese winter wheat region, United States (US) winter wheat region, Russia winter wheat region, United Kingdom (UK), France, Germany, Romania, Turkey, and Hungary. All cultivars headed normally when sown in autumn. Cultivars with dominant alleles showed earlier heading date than those with recessive alleles, and genotypes with two or more dominant alleles showed additive effects. Some European and US cultivars with recessive genes at the four vernalization loci could not mature in Yangling and Chengdu. Under spring-sown condition, the cultivars with dominant vernalization alleles showed high heading frequency; in contrast, most cultivars with recessive alleles failed to head. Gene *Ppd-D1a* was distributed mainly in cultivars from China, France, Romania, Russia, Mexico, Australia, and India with the total frequency of 68%. Most cultivars with *Ppd-D1b* were from high latitude regions, such as UK, Germany, Hungary, and Canada. The *Ppd-D1a* genotypes appeared to head earlier than the *Ppd-D1b* genotypes. Daylight condition had no effect on maturity of most *Ppd-D1a* genotypes, but short daylight condition resulted in failing mature in most *Ppd-D1b* genotypes. The frequencies of dwarfing genes *Rht-B1b* and *Rht-D1b* were 43.0% and 35.0% in the cultivars tested, respectively. *Rht-B1b* was mainly observed in cultivars from US, Romania, Turkey, Italy, Mexico, and Australia, while *Rht-D1b* had high frequency in varieties from China, Germany, UK, Italy, and India. Generally, cultivars from one country contain either *Rht-B1b* or *Rht-D1b*, and the frequencies of *Rht-B1b* and *Rht-D1b* were very low in cultivars from high latitude regions. The effect of *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Ppd-D1a* on reducing plant height was significant, of which *Rht-B1b* and *Rht-D1b* exhibited an additive effect.

**Keywords:** Common wheat; Vernalization genes; *Ppd-D1a*; *Rht-B1b* and *Rht-D1b*; Molecular markers

提高产量始终是我国小麦育种的重要目标。除产量潜力本身外,产量及其稳定性还受适应性、抗病性和抗倒性等的影响。小麦的适应性主要由春化、光周期和早熟性基因决定<sup>[1-3]</sup>。国内外在春化和光周期基因的效应、定位以及分子标记开发等领域已开展了大量研究,明确了春化和光周期基因的数目及其影响小麦抽穗和成熟的分子机制<sup>[4-16]</sup>,并将相关标记应用于品种检测和辅助选择<sup>[17-20]</sup>。与抗倒性有关的矮秆基因 *Rht-B1b*、*Rht-D1b* 和 *Rht8* 广泛分布于世界各地,目前已成功克隆了 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 基因,并开发出可用于分子检测的功能标记<sup>[21-23]</sup>。

我们已利用春化、光周期和矮秆基因的功能标记,分析了我国不同地区和其他国家小麦品种的生长习性及其春化、光周期基因组成差异<sup>[17,20,24]</sup>,检测了不同矮秆基因在一些品种中的分布及其来源<sup>[22-23,25-26]</sup>。在上述研究中,试验材料大部分来自一个国家或麦区,尽管有些研究试验材料涉及许多国家,但试验方法仅利用分子检测或分子检测结合某一个生态区域的表型数据,缺少多点同时种植的联合观测数据,难以全面反映世界范围内小麦品种的春化、光周期和矮秆基因类型在我国的效应。鉴于此,本研究以 14 个主产国家的 100 份代表性小麦品种(系)为材料,在国内 8 个代表性育种试验点种植,观察抽穗期、成熟期和株高,并利用 *VRN-1* 和 *VRN-B3* 位点春化基因、*Ppd-D1* 位点光周期基因、*Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 矮秆基因的分子标记进行检测,以研究这些材料在

我国不同地区的生育期和株高与春化、光周期和矮秆基因分布的关系,为提高引种利用效率提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

100 份代表性小麦品种(系)包括 10 个中国品种(7 份冬性,来自北部冬麦区和黄淮麦区;3 份春性和弱冬性,西北春麦区、西南和长江中下游冬麦区各 1 份)和 90 个引进品种。引进品种来自美国(11 份)、意大利(10 份)、英国(4 份)、法国(10 份)、德国(9 份)、罗马尼亚(9 份)、匈牙利(4 份)、俄罗斯(8 份)、土耳其(5 份)、墨西哥(5 份)、加拿大(5 份)、澳大利亚(5 份)和印度(5 份)。这 14 个国家的小麦产量占全球小麦总产量的 70%以上,而且所用的品种均为各国的主栽品种或最新育成品系,也包括个别国际知名的历史品种,基本上反映了各国小麦生产和育种的现状。美国和俄罗斯都是小麦生产大国,小麦品种很多,但考虑到这些国家品种生态区复杂,而我国主产区为冬性和弱冬性类型,因此只从美国和俄罗斯冬麦区选择代表性品种,其中美国品种有 6 份来自中部大平原堪萨斯州、1 份来自德克萨斯州、2 份来自南达科他州、2 份来自俄勒冈州,具有良好的冬小麦代表性。以 Thatcher (*Vrn-A1a*)、中国春(*Vrn-D1*)和辽春 10 号(*Vrn-B3*)作为春化基因的对照品种,由本课题组保存。

## 1.2 春化、光周期和矮秆基因的分子标记检测

从每份材料中随机取3粒种子,按Lagudah等<sup>[27]</sup>的方法提取单粒种子的基因组DNA,以3粒种子的检测结果确认材料基因型。春化、光周期和矮秆基因的功能标记<sup>[24-25]</sup>引物由北京奥科生物技术有限公司合成。

PCR反应体系均为20 μL,包括1×buffer(含1.5 mmol L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub>)、150 mmol L<sup>-1</sup> dNTPs、5 pmol (VRN1AF/VRN1-INT1R)或10 pmol(其他)引物、*Taq* DNA聚合酶1 U和模板DNA 60~100 ng。反应程序为:94℃预变性10 min;94℃变性45 s,50~65℃退火40~60 s,72℃延伸40~90 s,38个循环;最后72℃延伸10 min。扩增产物经2.5%琼脂糖凝胶电泳分离检测,缓冲液体系为1×TAE溶液,120 V电压电泳2~3 h,溴化乙锭染色后,用GelDoc XR System (Bio-Rad, 美国)扫描成像。

依据Zhang等<sup>[17]</sup>报道的方法确定春化基因位点*Vrn-A1*、*Vrn-B1*、*Vrn-D1*和*Vrn-B3*的不同等位变异类型,依据Beales等<sup>[13]</sup>的方法确定*Ppd-D1*位点等位变异类型*Ppd-D1a*和*Ppd-D1b*,按Ellis等<sup>[21]</sup>的方法确定*Rht-B1*和*Rht-D1*位点等位变异类型。

## 1.3 农艺性状调查及冬春性、光周期敏感型划分

2010—2011年度,在8个试点每份材料种1行,行长2 m,行距20 cm,2次重复。田间管理同当地大田生产。播种日期,河北石家庄点,春性品种为2011年3月25日,冬性品种为2010年10月9日;山东济南点,均为2010年10月10日;河南安阳点,春性品种为2010年10月28日,冬性品种为2010年10月9日;河南周口点,均为2010年10月18日;江苏南京点,均为2010年10月27日;四川成都点,均为2010年10月25日;陕西杨凌点,均为2010年10月23日;甘肃武威点,均为2011年3月27日。分别记载抽穗期和成熟期,并在成熟期测量株高。按我们先前报道的方法<sup>[24]</sup>记录冬春性和光周期敏感型。石家庄点仅有抽穗期数据,济南点未观测成熟期。

## 1.4 统计分析

用Microsoft Excel软件处理数据,以SAS8.0软件对矮秆基因*Rht-B1b*和*Rht-D1b*、光周期基因*Ppd-D1a*的降秆效应及不同国家品种株高差异进行显著性分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 春化、光周期和矮秆基因等位变异类型在不同国家品种中的分布

在*Vrn-A1*位点,8份材料扩增出与Thatcher相

同的965 bp和876 bp片段,基因型为*Vrn-A1a*;92份材料扩增出734 bp片段,用引物对Intr1/C/F和Intr1/AB/R能扩增到1 068 bp片段,而Intr1/A/F2和Intr1/A/R3未检测到产物,说明它们含有*vrn-A1*等位变异。在*Vrn-B1*位点,21份材料扩增出709 bp片段,表明这些材料携带*Vrn-B1*等位变异;78份材料用引物Intr1/B/F和Intr1/B/R4可扩增出1 149 bp片段,说明携带*vrn-B1*等位变异。在*Vrn-D1*位点,21份材料检测到1 671 bp片段,说明它们携带*Vrn-D1*显性等位变异;79份材料扩增到997 bp片段,表明携带*vrn-D1*隐性等位基因。用VRN4-B-INS-R/VRN4-B-INS-F和VRN4-B-NOINS-F/VRN4-B-NOINS-R引物对扩增,未发现1.2 kb带型,而全部扩增到1.14 kb片段,因而参试材料均含*vrn-B3*等位变异。

春化基因等位变异在不同国家品种中的分布频率差异较大(表1),64%的材料在4个春化位点均为隐性等位变异,即冬性类型,主要分布在美国冬麦区、法国、德国、罗马尼亚、俄罗斯冬麦区、英国、匈牙利、土耳其及我国的北部冬麦区和黄淮冬麦区,8.0%的材料携带*vrn-A1+Vrn-B1+vrn-D1*基因型,也为冬性;其余28%的材料至少包含1个显性等位变异,*Vrn-A1a*和*Vrn-D1*的分布频率分别为8.0%和21.0%。显性等位变异*Vrn-A1a*在澳大利亚(80.0%)、加拿大(40.0%)和我国春性品种中(33.3%)分布频率较高,在美国冬麦区、英国、法国、德国、罗马尼亚、匈牙利、俄罗斯冬麦区、土耳其及我国北部冬麦区和黄淮麦区的品种中不存在。*Vrn-D1*显性等位变异在墨西哥(80.0%)、印度(60.0%)、意大利(60.0%)及我国春性品种中(66.7%)较高,11份材料的基因型为*vrn-A1+Vrn-B1+Vrn-D1*,其中,意大利3份、墨西哥5份、印度3份;加拿大品种Bluesky的基因型为*Vrn-A1+Vrn-B1+vrn-D1*,澳大利亚品种Amery携带*Vrn-A1+Vrn-B1+Vrn-D1*等位变异,*Vrn-A1+vrn-B1+Vrn-D1*基因型在所有材料中均不存在。可见,春性显性等位变异主要分布在意大利、墨西哥、加拿大、澳大利亚、印度及我国春性麦区,这些地方的品种为春性,美国冬麦区、英国、法国、德国、罗马尼亚、俄罗斯冬麦区、土耳其、匈牙利和我国北部和黄淮麦区春性显性等位变异的分布频率极低,冬性品种占主导地位。

68份材料用引物对Ppd-D1F/Ppd-D1R2扩增到288 bp片段,说明这些材料携带光周期非敏感基因*Ppd-D1a*,32份材料用引物对Ppd-D1F/Ppd-D1R1扩增到414 bp片段,这些材料含光周期敏感基因

表 1 不同国家材料中被检基因的分布频率及其冬春性  
**Table 1** Frequencies of detected genes and growth habit of varieties from different countries

来源 Origin	品种数 No. of varieties	频率 Frequency (%)									冬春性 Growth habit
		<i>Vrn-A1a</i>	<i>Vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1</i>	<i>Vrn-B1+</i> <i>Vrn-D1</i>	<i>vrn-A1+vrn-B1</i> <i>+vrn-D1</i>	<i>Ppd-D1a</i>	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1b</i>	<i>Rht-B1b+</i> <i>Rht-D1b</i>	
中国冬麦 China, winter wheat	7	0	0	28.6	0	71.4	100	28.6	57.1	0	W-F
美国冬麦 US, winter wheat	11	0	0	0	0	100	54.5	81.8	0	0	W
英国 UK	4	0	25.0	0	0	75.0	25.0	0	75.0	0	W
法国 France	10	0	0	0	0	100	70.0	10.0	30.0	0	W
德国 Germany	9	0	11.1	0	0	88.9	11.1	0	66.7	0	SW
罗马尼亚 Romania	9	0	0	0	0	100	66.7	77.8	0	0	W
匈牙利 Hungary	4	0	0	25.0	0	75.0	50.0	50.0	25.0	0	W-F
俄罗斯冬麦 Russia, winter wheat	8	0	0	0	0	100	100	25.0	0	0	W
土耳其 Turkey	5	0	40.0	0	0	60.0	40.0	80.0	0	0	W
意大利 Italy	10	10.0	40.0	60.0	30.0	20.0	100	60.0	70.0	40.0	F-S
中国春性 China, spring wheat	3	33.3	0	66.7	0	0	100	33.3	66.7	0	F-S
墨西哥 Mexico	5	0	100	80.0	100	0	80.0	80.0	20.0	0	W-S
加拿大 Canada	5	40.0	40.0	0	0	40.0	40.0	0	40.0	0	S-W
澳大利亚 Australia	5	80.0	20.0	40.0	0	0	100	100	0	0	S
印度 India	5	0	100	60.0	60.0	0	100	0	100	0	F

W: 冬性; F: 弱冬性; SW: 强冬性; S: 春性。 W: winter; F: facultative; SW: strong winter; S: spring.

*Ppd-D1b*。光周期基因等位变异在不同国家品种中的分布频率差异较大(表 1)。光周期非敏感基因 *Ppd-D1a* 在澳大利亚、印度、墨西哥、意大利、俄罗斯(冬麦区)、罗马尼亚、法国及我国冬、春麦区等分布频率高; 光周期敏感基因 *Ppd-D1b* 在英国、德国、匈牙利、土耳其、加拿大和美国冬麦区等国家分布频率相对较高。

利用引物对 NH-BF.2 与 MR1 对所有参试材料进行等位变异检测, 42 份扩增出 400 bp 片段, 说明这些材料携带 *Rht-B1b*; 58 份材料用引物对 NH-BF.2 和 WR1.2 扩增出 400 bp 片段, 基因型为 *Rht-B1a*。引物对 DF 和 MR2 在 33 份材料中扩增出 254 bp 片段, 表明其基因型为 *Rht-D1b*。矮秆基因显性等位变异 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 在不同国家材料中的分布频率差异较大(表 1), 其中 *Rht-B1b* 在来自美国冬麦区、罗马尼亚、土耳其、匈牙利、意大利、墨西哥和澳大利亚的品种中频率较高, *Rht-D1b* 在来自英国、德国、意大利、印度和我国冬春麦区中的分布频率高, 4 个意大利品种中同时含 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b*, 另外, 还有 28 份材料不含 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b*, 主要分布于法国(60.0%)、俄罗斯冬麦区(75.0%)、加拿大(60.0%)、德国(33.3%)、美国冬麦区(18.2%)和罗马尼亚(22.2%), 可能与来源地纬度较高或为旱地有关。

## 2.2 不同国家品种在 8 个试点的抽穗期、成熟期和株高变化趋势

不同国家材料在各试点的抽穗期、成熟期及株高存在较大差异, 平均抽穗期介于 3 月 16~6 月 20 日之间(表 2)。在武威点(春麦区), 由于春播, 冬性材料中除我国黄淮麦区的衡观 33 (携带 *Vrn-D1*)、美国冬麦区的 NUWEST/4/D887-74/PEW/3/LNCR//CARSTEN/GIGANT/5/MRS/CI14482//YMH/HYS/3/RONDEZVOUS (春化位点均为隐性等位变异)和土耳其的 ARG/R16//BEZ\*2/3/AGRI/KSK/5/TRK13/6/HK89(*Vrn-B1*) 能抽穗外, 其余均不能抽穗; 而墨西哥、加拿大、澳大利亚、印度和意大利品种均为春性类型, 全部可以抽穗。在石家庄点, 仅英国品种 Goldentkop 不能抽穗。在杨凌、济南、安阳、周口、南京和成都点, 所有参试材料均能抽穗, 但抽穗期差异较大, 从南向北抽穗期推迟, 即在成都、南京和周口点抽穗较早(3 月 16 至 5 月 9 日), 在杨凌、安阳、济南和石家庄点抽穗相对晚(4 月 22 至 5 月 18 日), 这与当地春季温度变化相一致。美国冬麦区、英国、法国、德国、罗马尼亚、匈牙利和俄罗斯冬麦区的大部分品种较中国、意大利、墨西哥、加拿大、澳大利亚和

印度品种抽穗晚。

不同国家材料在 8 个试点的成熟期与抽穗期的变化趋势基本一致, 来自中国、意大利、印度和墨西哥的大部分品种成熟较早, 而来自英国、德国、法国和澳大利亚的大部分品种成熟较晚。在济南、周口和南京点, 所有材料全部能正常成熟。在安阳点, 除 4 份德国(Boomer、Campari、Ellivis 和 Maverick)和 1 份匈牙利(MV233-05)材料外, 其余 95 份均能正常成熟。在杨凌点, 44 份材料由于抽穗太晚不能成熟, 56 份材料能正常成熟。在成都点, 27 份材料不能成熟, 包括美国 4 份、英国 3 份、法国 4 份、德国 9 份、罗马尼亚 3 份、匈牙利 2 份、土耳其 2 份; 73 份材料能够正常成熟, 成熟期为 5 月 15 至 23 日。

不同国家材料在 8 个试点的株高差异较大(表 2), 在安阳和成都点的平均株高分别为 96.3 cm (69.7~125.5 cm)和 92.9 cm (83.2~109.1 cm), 而在杨凌和武威点的平均株高较低, 分别为 71.4 cm (54.7~93.4)和 72.8 cm (50.0~97.0 cm)。株高差异主要与试点的水分供应和光温条件等有关。加拿大、印度、法国、土耳其、罗马尼亚、美国冬麦区和俄罗斯冬麦区的品种, 其植株高度显著大于我国冬麦区品种, 而匈牙利、墨西哥、德国、澳大利亚和意大利的品种与我国冬、春麦区品种的株高相当(表 3)。加拿大品种植株显著高于除印度以外的其他国家材料, 这与加拿大属于高纬度的旱区有关, 而我国冬小麦植株显著低于其他国家材料, 进一步说明我国黄淮麦区水地品种在矮化育种方面取得的显著进展。不同国家材料不仅平均株高差异较大, 且标准差也有较大差异, 英国、法国和意大利品种的标准差较高, 而美国冬麦、加拿大、德国、罗马尼亚、俄罗斯冬麦、匈牙利和土耳其品种的标准差较低(表 3), 说明前者品种间株高变化幅度大, 后者变化幅度小。可见, 即使是同一国家的品种, 其株高也因生态区不同而有明显差异。

## 2.4 春化、光周期等位变异与抽穗期、成熟期的关系

不同春化、光周期等位变异及其组合材料的抽穗期和成熟期在各试验点差异较大(表 4)。仅携带显性春化等位变异 *Vrn-A1a* 的 6 份材料在武威均能抽穗, 携带 *Vrn-D1* 和 *Vrn-B1* 等位变异的材料抽穗的频率分别为 66.7%和 62.5%, 说明 *Vrn-D1* 和 *Vrn-B1* 有部分春化需求, 而含 *vrn-A1+vrn-B1+vrn-D1* 的材料仅 4.7%能在武威抽穗; 在石家庄仅 1 份携带

表2 不同国家材料在各试点的抽穗期和成熟期的平均值

Table 2 Means of heading date and maturity date of varieties from different countries in various locations

试点 Site	中国冬麦 China, WW (n = 7)	美国冬麦 US, WW (n = 11)	英国 UK (n = 4)	法国 France (n = 10)	德国 Germany (n = 9)	罗马尼亚 Romania (n = 9)	匈牙利 Hungary (n = 4)	俄罗斯冬麦 Russia, WW (n = 8)	土耳其 Turkey (n = 5)	意大利 Italy (n = 10)	中国春麦 China, SW (n = 3)	墨西哥 Mexico (n = 5)	加拿大 Canada (n = 5)	澳大利亚 Australia (n = 5)	印度 India (n = 5)
抽穗期 Head date (month/day)															
武威 Wuwei	6/19 <sup>-</sup>	6/17 <sup>-</sup>	—	—	—	—	—	—	6/19 <sup>-</sup>	6/16	6/19	6/19	6/18	6/20	6/19
石家庄 Shijiazhuang	5/5	5/9	5/12	5/13	5/17	5/9	5/13	5/10	5/9	5/7	5/15	5/15	5/17	5/18	5/15
济南 Jinan	4/23	5/3	5/12	5/7	5/15	5/3	5/8	5/4	5/4	4/30	4/22	4/26	4/24	4/28	4/29
安阳 Anyang	4/28	5/4	5/14	5/10	5/16	5/6	5/8	5/6	5/5	4/30	5/2	5/5	5/6	5/5	5/4
杨凌 Yangling	4/24	4/30	5/10	5/5	5/11	5/3	5/5	5/1	5/1	4/26	4/24	4/27	4/27	4/26	4/25
周口 Zhoukou	4/19	4/26	5/4	4/30	5/8	4/29	4/29	4/27	4/27	4/20	4/16	4/18	4/20	4/19	4/16
南京 Nanjing	4/19	4/28	5/7	5/2	5/9	4/30	5/1	4/28	4/29	4/23	4/16	4/22	4/25	4/22	4/19
成都 Chengdu	4/4	4/16	4/23	4/20	4/30	4/18	4/20	4/16	4/17	3/31	3/20	3/26	3/16	3/24	3/18
成熟期 Maturity date (month/day)															
武威 Wuwei	7/27 <sup>+</sup>	6/12	+	+	+	+	+	+	+	7/25	7/18	7/19	7/17	7/23	7/16
安阳 Anyang	6/5	6/9	6/12	6/11	6/17	6/11	6/13	6/9	6/11	6/6	6/7	6/9	6/8	6/12	6/9
杨凌 Yangling	6/5	6/9	—	6/10	+	6/12	+	6/9	6/12	6/8	6/5	6/7	6/8	6/10	6/7
周口 Zhoukou	5/28	6/2	6/9	6/5	6/10	6/4	6/6	6/2	6/5	5/30	5/29	5/30	5/30	5/31	5/29
南京 Nanjing	5/25	6/1	6/8	6/3	6/8	6/3	6/3	6/1	6/2	5/29	5/26	5/28	5/31	5/31	5/28
成都 Chengdu	5/16	5/17	5/23	5/20	+	5/18	5/19	5/18	5/18	5/16	5/16	5/18	5/17	5/17	5/16
株高 Plant height (cm)															
武威 Wuwei	50.0	—	—	—	—	—	—	—	—	55.4	64.0	70.2	97.0	68.0	86.0
济南 Jinan	76.3	85.1	86.0	85.9	76.4	78.9	78.3	80.9	83.6	60.8	66.0	72.0	92.6	70.2	70.4
安阳 Anyang	69.7	102.6	89.0	102.3	88.6	100.3	97.3	98.1	102.8	81.0	82.5	93.5	125.4	86.9	109.1
杨凌 Yangling	54.7	72.2	76.3	79.1	70.8	69.0	68.8	69.5	73.6	57.4	63.9	72.1	93.4	69.4	84.3
周口 Zhoukou	60.7	88.5	88.4	90.6	79.8	88.4	84.9	85.6	89.6	77.9	79.5	86.9	103.4	83.1	93.3
南京 Nanjing	66.9	79.5	73.6	78.9	69.3	81.4	76.0	79.4	81.6	68.7	80.3	85.6	104.7	82.5	101.6
成都 Chengdu	83.2	95.4	95.1	95.9	88.7	91.5	89.8	93.4	97.5	81.1	85.8	95.8	109.1	87.1	103.5

-和+分别表示不能抽穗和成熟; —表示数据缺失。

- and + indicate wheat varieties could not head and mature, respectively; — indicates data not available. WW: winter wheat; SW: spring wheat.

表 3 不同国家材料在我国的株高比较  
Table 3 Comparison of plant height of varieties from different countries

来源 Origin	品种数 No. of varieties	范围 Range (cm)	平均值±标准差 Mean ± SD (cm)
加拿大 Canada	5	93.0–108.7	103.7±6.6 a
印度 India	5	84.2–106.8	92.6±8.5 ab
法国 France	10	71.8–122.8	88.8±17.7 bc
土耳其 Turkey	5	75.0–93.9	88.1±7.6 bc
美国冬麦 US, winter wheat	11	78.5–97.8	87.2±6.0 bc
罗马尼亚 Romania	9	77.9–96.6	84.9±5.4 bc
英国 UK	4	65.6–125.3	84.7±27.7 bc
俄罗斯冬麦 Russia, winter wheat	8	71.7–97.5	84.5±8.1 bc
匈牙利 Hungary	4	78.6–88.0	82.5±4.0 bcd
墨西哥 Mexico	5	79.2–86.0	82.3±2.6 bcd
德国 Germany	9	70.5–91.7	78.9±6.9 bcd
澳大利亚 Australia	5	73.8–90.0	78.2±6.7 bcd
意大利 Italy	10	57.6–99.1	74.7±14.8 cd
中国春麦 China, spring wheat	3	71.4–78.6	74.6±3.7 cd
中国冬麦 China, winter wheat	7	55.5–80.3	68.2±7.2 d

标有相同字母的平均数间差异未达到 0.05 概率显著水平。

Values followed by the same letter are not significantly different at 0.05 probability level.

*vrn-A1+Vrn-B1+vrn-D1* 的英国材料(冬性)不能抽穗, 其余各点所有试验材料全部抽穗。尽管 *Vrn-A1a* 对 *Vrn-D1* 和 *Vrn-B1* 具有上位作用, 但在武威和石家庄没有表现出早抽穗的特点。携带 *Vrn-A1+Vrn-B1+vrn-D1*、*vrn-A1+Vrn-B1+Vrn-D1* 和 *Vrn-A1+Vrn-B1+Vrn-D1* 等位变异的材料在所有试点全部成熟。在秋播的济南、安阳、杨凌、周口、南京和成都试点, 带多个显性春化基因的材料较带单个显性春化基因的材料早抽穗, 携带春化显性等位变异的材料较 4 个位点均为隐性等位变异的材料(冬性)抽穗早, 且显性等位变异加性效应明显。68 份携带非敏感基因 *Ppd-D1a* 的材料在 8 个试验点的抽穗期和成熟期差异较大(表 4), 其中, 在武威能抽穗的频率达到 41.2%, 在其余各点均能抽穗, 但在杨凌和成都分别有 29.4% 和 5.9% 的材料不能成熟; 32 份携带 *Ppd-D1b* 的材料中, 15.6% 能在武威抽穗(大部分为春性), 在其他试点均能正常抽穗, 但在安阳、杨凌和成都不能成熟的频率分别达到 15.6%、75.0% 和 71.9%。参试材料在各试点中光周期非敏感型较敏感型平均早熟 1~12 d, 非敏感型较敏感型材料能成熟的频率明显高。无论是非敏感型或敏感型类型, 在安阳、杨凌和成都不能成熟的材料基本上为欧美的隐性春化等位变异(*vrn-A1*、*vrn-B1*、*vrn-D1* 和 *vrn-B3*)类型, 且大部分为光周期敏感型。说明春化显性等位变异可以促进

早抽穗, 春化隐性等位变异材料满足春化需求才能正常抽穗开花, 光周期不敏感型较敏感型材料提早成熟。

## 2.5 矮秆基因与光周期 *Ppd-D1* 位点不同等位变异的降秆效应

矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 及光周期 *Ppd-D1* 位点等位变异对株高有较大影响(表 5)。仅携带 *Rht-B1b* (平均株高 80.4 cm) 或 *Rht-D1b* 的材料(平均株高 80.4 cm) 显著高于携带 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 等位变异的材料(平均 65.5 cm), 且显著低于不含 *Rht-B1b+Rht-D1b* 的材料(平均株高 91.2 cm), 说明矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 降秆作用显著, 且两者间存在加性效应。在不含 *Rht-B1b+Rht-D1b*、含 *Rht-B1b+Rht-D1b* 及含其中之一材料中, 携带光周期不敏感型 *Ppd-D1a* 较敏感型 *Ppd-D1b* 材料的株高差异均达到显著水平, 说明 *Ppd-D1a* 的降秆效应明显。

不同国家品种中矮秆基因 *Rht-B1b* 或 *Rht-D1b* 的频率存在较大差异, 如 9 份美国材料携带 *Rht-B1b* (81.8%), 加拿大材料中 2 份携带 *Rht-D1b* (40.0%), 3 份英国材料携带 *Rht-D1b* (75.0%)。我国冬小麦材料中 2 份携带 *Rht-B1b* (28.6%), 4 份携带 *Rht-D1b* (57.1%); 春小麦中 2 份携带 *Rht-D1b* (66.7%)。不含 *Rht-B1b* 或 *Rht-D1b* 等位变异且株高很低的材料, 如川麦 107 和 KNIISH 46, 可能携带其他未知矮秆基

表4 不同春化、光周期等位变异材料在各试点的平均抽穗期和成熟期

Table 4 Mean of heading date and maturity in tested locations for genotypes with different alleles at vernalization and photoperiod loci

试点 Site	Only <i>Vrn-A1a</i> (n = 6)	Only <i>Vrn-B1</i> (n = 8)	Only <i>Vrn-D1</i> (n = 9)	<i>Vrn-A1a+Vrn-B1</i> (n = 1)	<i>Vrn-B1+Vrn-D1</i> (n = 11)	<i>Vrn-A1a+Vrn-B1+Vrn-D1</i> (n = 1)	<i>vrn-A1+vrn-B1+vrn-D1</i> (n = 64)	<i>Ppd-D1a</i> (n = 68)	<i>Ppd-D1b</i> (n = 32)
抽穗期 Heading date (month/day)									
武威 Wuwei	6/21	6/23	6/21	6/17	6/19	6/18	6/19	6/20	6/20
石家庄 Shijiazhuang	5/17	5/14	5/12	5/15	5/13	5/16	5/12	5/11	5/13
济南 Jinan	4/23	4/29	4/28	4/25	4/28	4/27	5/5	5/1	5/8
安阳 Anyang	5/4	5/8	5/4	5/3	5/3	5/5	5/7	5/4	5/10
杨凌 Yangling	4/26	5/3	4/27	4/25	4/26	4/27	5/3	4/29	5/6
周口 Zhoukou	4/19	4/25	4/20	4/17	4/18	4/17	4/30	4/23	5/1
南京 Nanjing	4/23	4/29	4/23	4/17	4/21	4/21	4/30	4/25	5/4
成都 Chengdu	3/22	4/8	4/1	3/15	3/24	3/19	4/18	4/6	4/20
成熟期 Maturity date (month/day)									
武威 Wuwei	7/23	7/19	7/17	7/17	7/21	7/18	7/18	7/21	7/18
安阳 Anyang	6/11	6/11	6/7	6/7	6/8	6/12	6/10	6/9	6/11
杨凌 Yangling	6/10	6/9	6/6	6/6	6/8	+	6/9	6/8	6/9
周口 Zhoukou	5/31	6/3	5/29	5/29	5/30	6/1	6/4	5/31	6/6
南京 Nanjing	5/31	6/2	5/28	5/28	5/29	5/31	6/2	5/30	6/5
成都 Chengdu	5/17	5/17	5/16	5/16	5/17	5/16	5/19	5/17	5/18

+表示不能成熟。+ indicates that the varieties could not completely mature.

因。本课题组和 CIMMYT 的育种实践表明, 我国小麦育种材料中含有其他矮秆基因。在本研究中, 我们还发现一些携带 *Rht-D1b* 的材料株高均在 100 cm 以上, 如 Goldentkop 和 Neepawa, 可能与其携带的光周期敏感基因有关。

表 5 不同矮秆基因及其与光周期 *Ppd-D1* 位点等位变异组合的降秆效应

Table 5 Impact of dwarfing genes, *Ppd-D1* and their combination on plant height

基因型 Genotype	品种数 No. of varieties	株高 Plant height (cm)
No ( <i>Rht-B1b+Rht-D1b</i> )+ <i>Ppd-D1b</i>	9	100.1 a
No ( <i>Rht-B1b+Rht-D1b</i> )	28	91.2 b
No ( <i>Rht-B1b+Rht-D1b</i> )+ <i>Ppd-D1a</i>	19	86.9 bc
<i>Rht-D1b +Ppd-D1b</i>	9	85.0 cd
<i>Rht-B1b +Ppd-D1b</i>	14	84.9 cd
<i>Rht-D1b</i>	30	80.4 ed
<i>Rht-B1b</i>	38	80.4 ed
<i>Rht-D1b+Ppd-D1a</i>	21	79.6 e
<i>Rht-B1b+Ppd-D1a</i>	24	78.2 e
<i>Rht-B1b+Rht-D1b</i>	4	65.5 f

标有相同字母的株高间未达到 0.05 概率显著水平。

Plant heights followed by the same letter are not significantly different at 0.05 probability level.

### 3 讨论

冬春性是决定小麦适应性的重要因素, 冬小麦的 4 个位点均为隐性或仅 *Vrn-B1* 位点为显性, 春小麦至少携带一个显性春化基因。春化显性等位变异 *Vrn-A1a*、*Vrn-B1*、*Vrn-D1* 及其组合在不同国家材料中分布频率差异较大, *Vrn-A1a* 主要分布于澳大利亚、加拿大<sup>[24,28-29]</sup>和我国西北部<sup>[17]</sup>; *Vrn-D1* 主要分布于意大利、印度<sup>[30]</sup>、墨西哥<sup>[26,31]</sup>及我国南方冬麦区和黄淮麦区等春性和弱冬性品种中<sup>[17]</sup>; 冬性隐性等位变异主要分布于英国、法国、德国、罗马尼亚、土耳其、匈牙利及美国冬麦区、俄罗斯冬麦区和我国北方冬麦区品种中。这种差异与生态环境(温度和纬度)有关, 是品种适应自然条件的基础<sup>[24]</sup>。春小麦携带 *Vrn-A1a* 表现早抽穗, 可避免后期干热胁迫<sup>[29]</sup>; 但携带 *Vrn-A1a* 的材料不适宜种植在冬季较为寒冷的区域(如我国北部冬麦区), 否则冬季或早春会出现冻害<sup>[16,32]</sup>。*Vrn-B1* 或 *Vrn-D1* 单独存在时有部分春化需求, 导致春播晚抽穗<sup>[15,33-34]</sup>。

小麦的适应性也受控于光周期基因, 低纬度地区的品种一般为光迟钝型, 而高纬度地区需要光敏

感型。澳大利亚、墨西哥、意大利、罗马尼亚、法国及我国冬春麦区 *Ppd-D1a* 的分布频率均很高, 而英国、德国和加拿大的品种 *Ppd-D1b* 分布频率相对较高, 光周期基因的这种分布与以上国家的纬度和耕作制度要求相符合<sup>[1,24]</sup>。携带光周期非敏感和敏感基因材料在长日照条件下(如安阳、济南、周口和南京)基本能正常抽穗成熟, 但在短日照条件下(成都)携带光周期敏感基因 *Ppd-D1b* 的材料抽穗期延迟或基本不能成熟<sup>[2,14]</sup>, 这也是欧美多数品种在我国表现晚熟的根本原因。携带光周期不敏感基因 *Ppd-D1a* 的部分欧美冬性材料在成都不能成熟, 主要是冬季温度高不能完成春化作用所致; 而部分欧美冬性材料在杨凌因当年晚播(较正常年份晚播 2 周以上)、又逢翌年 4 月上旬和 5 月上旬连续阴雨, 光照不足, 生育后期干热风使冬性材料青干, 最终不能正常成熟。需要说明的是, 在本研究中美国和俄罗斯品种的抽穗期接近, 但 *Ppd-D1a* 的分布频率差异很大, 主要原因是现有标记只能检测一个位点, 另外 2 个位点尚不能检测。

矮秆基因对小麦适应性也有重要作用。*Rht-B1b* 或 *Rht-D1b* 的主要作用是降低株高、提高小穗结实率和产量潜力, 在气候相对温和的灌溉区如我国黄淮麦区, 降低株高提高抗倒伏性是实现高产的重要途径, 矮秆基因有利于增强抗倒性、提高收获指数, 矮秆基因的频率很高; 在后期雨水多病害重的地区, 如我国长江流域, 抗病是最重要的育种目标, 植株过矮不仅易发病, 而且产量也受影响, 所以矮秆基因的频率偏低; 在高纬度的干旱地区(如加拿大), 对株高要求不严, 少带或不带矮秆基因可提高生物学产量及抗病性, 矮秆基因的分布频率较低。可见, 矮秆基因的分布主要与纬度高低、生产条件(水地和旱地)及生育后期的温度有关。

Worland 等<sup>[35]</sup>研究普通小麦 2D 染色体功能时发现, 与适应性有关的光周期基因、春化基因和矮秆基因之间存在互作, 但春化基因不限制秋播小麦适期开花, 而是限制春播小麦能否正常抽穗的重要因素<sup>[1]</sup>, 本研究在不同生态区域的观测结果进一步证实这一结论。部分欧美材料在成都秋播不能成熟, 与当地冬季温度高、不能完成春化有关, 但光周期不敏感型较敏感型成熟频率高, 说明光周期基因不同等位变异是影响其能否正常抽穗的关键因素。一般认为, 春化反应影响小麦幼穗分化, 随着品种冬性程度的增加, 小穗数呈增加趋势, 春化基因类型

(本身作用大小)和数量影响小穗数量<sup>[36-37]</sup>。矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 对高产的贡献主要是提高小穗育性, 穗粒数增加补偿了籽粒变小的不足<sup>[38]</sup>。由此看来, 显性春化基因与矮秆基因对小穗数存在相反效应, 即品种内显性春化基因会减弱矮秆基因增加小穗数的潜势。我国东北春麦区矮秆基因频率低, 春化反应最不敏感显性基因 *Vrn-A1* 频率高, 并与多个其他显性春化基因共存<sup>[24-25]</sup>, 这反映了在高纬度春麦区矮秆基因与春化基因组成分布。显性春化基因和矮秆基因对小穗数的这种效应值得育种工作者关注。本研究也表明, 含和不含矮秆基因的品种株高差异显著; 光周期不敏感型较敏感型材料株高降低, 差异也达显著水平, 说明矮秆基因和光周期不敏感基因 *Ppd-D1a* 降秆作用突出。但 Sip 等<sup>[39]</sup>认为 *Ppd-D1a* 对株高没有显著效应, 可能与其试验区域(中欧)的温度和降雨量有关。Addisu 等<sup>[40]</sup>认为携带 *Ppd-D1a* 的光周期不敏感型植株拔节早, 导致株高降低, 另外, *Ppd-D1a* 的降秆效应也可能与其紧密连锁于 *Rht8* 有关<sup>[2,41]</sup>。*Ppd-D1a* 和 *Rht8* 连锁的品种具有早熟性, 可避免夏季热压获得高产, 是携带 *Ppd-D1a* 和 *Rht8* 品种广泛分布于欧洲南部、东部及生态条件类似区域(如澳大利亚)的重要原因<sup>[42]</sup>。可见, 在植株高度、熟性的调控上, 光周期基因与矮秆基因之间可能存在一定的互作效应。

本研究采用来自 14 个国家的 100 个品种, 兼有春性和冬性材料, 对光周期既有敏感型, 也有非敏感型, 且不同国家材料矮秆基因的分布不完全一致, 因而其结果对小麦引种和利用有重要的参考价值。由于美国和俄罗斯冬麦区分布范围广, 本研究中涉及的主要基因的分布频率有一定差异, 这是正常的。来自法国、美国、罗马尼亚等携带矮秆和光周期不敏感基因 *Ppd-D1a* 的冬性材料在安阳、济南、周口和南京等区域绝大部分能正常抽穗成熟, 不需特别光温处理调节抽穗期, 容易与当地品种杂交; 携带 *Rht-B1b* 或 *Rht-D1b* 矮秆基因、光周期非敏感基因的春性材料(墨西哥、意大利和澳大利亚品种)可在我国高水肥春麦区或秋播春性或弱冬性麦区应用, 如河西灌区、南方冬麦区及黄淮南片等; 不含或少带矮秆基因且有光周期非敏感基因的半冬性材料(俄罗斯和印度品种)可应用于高海拔干旱、半干旱生态区域, 如西北春麦区的定西、固原、西吉等; 不含矮秆基因且光周期敏感型春性材料(加拿大品种)可在我国东北春麦区应用; 其他材料的应用区域可依

次类推。另外, 与成都等光周期短且冬季温度又偏高类似的生态区域, 需要冬性较弱或偏春性且光周期不敏感类型材料(意大利、墨西哥和澳大利亚品种)。在品种选择时, 因矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b*、光周期基因 *Ppd-D1a* 对植株的降秆效应较为显著, 高水肥区域应选择含以上基因的材料为主, 而高海拔干旱半干旱区域则不同<sup>[43]</sup>。

品种的适宜播种期是产量潜力正常发挥的关键因素之一, 春化基因不同等位变异对温度的响应时间存在较大差异, 故引入我国的国外材料应依据其携带的春化基因调整播种期。秋播携带显性春化基因 *Vrn-A1a* 的国外材料时, 播期可适当推迟, 春播携带 *Vrn-D1* 的材料时适当提前, 秋播时可适当晚播, 春播携带隐性春化基因材料之前进行春化处理。欧美材料在成都不能抽穗和成熟的频率很高, 故在成都等冬季温度较高的南方秋播区域, 可在播种前进行适时春化处理。

#### 4 结论

来自 14 个国家的 100 个代表性小麦品种在我国 8 个育种地点种植观察, 发现 *Vrn-A1a*、*Vrn-B1*、*Vrn-D1* 和 *vrn-A1+vrn-B1+vrn-D1* 的分布频率分别为 8.0%、21.0%、21.0%和 64.0%; 春性品种主要分布在中国春麦区、意大利、印度、加拿大、墨西哥和澳大利亚, 冬性品种主要分布在中国冬麦区、美国冬麦区、英国、法国、德国、俄罗斯冬麦区、罗马尼亚、土耳其和匈牙利。秋播时, 所有供试品种均能抽穗, 且携带显性春化基因的材料较隐性类型早抽穗, 显性基因表现出加性效应, 一些冬性欧美材料在杨凌和成都不能成熟; 春播时, 春性强的材料抽穗频率高, 冬性强的材料基本不能抽穗。光周期非敏感材料主要来自中国、法国、罗马尼亚、俄罗斯冬麦区、墨西哥、澳大利亚和印度; 光周期敏感材料主要来自英国、德国、匈牙利和加拿大等中高纬度地区。光周期不敏感材料较光周期敏感材料早抽穗, 大多数光周期不敏感材料在长日照和短日照条件下均能成熟, 而大部分敏感材料在短日照条件下不能成熟。矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 的分布频率分别为 43.0%和 35.0%, *Rht-B1b* 在美国冬麦区、罗马尼亚、土耳其、墨西哥和澳大利亚分布频率高, *Rht-D1b* 在中国、德国、英国、意大利和印度分布频率高, *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 在法国、俄罗斯冬麦区和加拿大分布频率低。*Rht-B1b*、*Rht-D1b* 和 *Ppd-D1a* 的

降秆作用显著, *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 的加性效应明显。

## References

- [1] Worland A J. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica*, 1996, 89: 49–57
- [2] Worland A J, Borner A, Korzun V, Li W M, Petrovic S, Sayers E J. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats. *Euphytica*, 1998, 100: 385–394
- [3] Snape J W, Butterworth K, Whitechurch E, Worland A J. Waiting for fine times: genetics of flowering time in wheat. *Euphytica*, 2001, 119: 185–190
- [4] Pugsley A T. A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat. *Aust J Agric Res*, 1971, 22: 21–23
- [5] Pugsley A T. Additional genes inhibiting winter habit in wheat. *Euphytica*, 1972, 21: 547–552
- [6] McIntosh R A, Hart G E, Devos K M, Gale M D, Rogers W J. Catalogue of gene symbols for wheat, In: Slinkard A E ed. Proc 9th Intl Wheat Genet Symp. Vol. 5. University of Saskatchewan, Saskatoon, SK, Canada: Univ. Extension Press, 1998. pp 1–235
- [7] Yan L, Fu D, Li C, Blechl A, Tranquilli G, Bonafede M, Sanchez A, Valarik M, Yasuda S, Dubcovsky J. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 19581–19586
- [8] Yan L, Loukoianov A, Tranquilli G, Helguera M, Fahima T, Dubcovsky J. Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 6263–6268
- [9] Yan L, Helguera M, Kato K, Fukuyama S, Sherman J, Dubcovsky J. Allelic variation at the *VRN-1* promoter region in polyploid wheat. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 1677–1686
- [10] Chen Y H, Brett F, Carver, Wang S W, Cao S H, Yan L L. Genetic regulation of developmental phases in winter wheat. *Mol Breed*, 2010, 26: 573–582
- [11] Yoshida T, Nishida H, Zhu J, Nitcher R, Distelfeld A, Akashi Y, Kato K, Dubcovsky J. *Vrn-D4* is a vernalization gene located on the centromeric region of chromosome 5D in hexaploid wheat. *Theor Appl Genet*, 2010, 120: 543–552
- [12] Welsh J R, Keim D L, Pirasteh B, Richards R D. Genetic control of photoperiod response in wheat. In: Proc 4th Intl Wheat Genet Symp. University of Missouri, Columbia, 1973. pp 897–884
- [13] Beales J, Turner A, Griffiths S, Snape J W, Laurie D A. A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2007, 115: 721–733
- [14] Law C N, Sutka J, Worland A J. A genetic study of day-length response in wheat. *Heredity*, 1978, 41: 185–191
- [15] Eagles H A, Cane K, Kuchel H, Hollamby G J, Vallance N, Eastwood R F, Gororo N N, Martin P J. Photoperiod and vernalization gene effects in southern Australian wheat. *Crop Pasture Sci*, 2010, 61: 721–730
- [16] Tanio M, Kato K. Development of near-isogenic lines for photoperiod-insensitive genes, *Ppd-B1* and *Ppd-D1*, carried by the Japanese wheat cultivars and their effect on apical development. *Breed Sci*, 2007, 57: 65–72
- [17] Zhang X K, Xia X C, Xiao Y G, Zhang Y, He Z H. Allelic variation at the vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* and *Vrn-B3* in Chinese common wheat cultivars and their association with growth habit. *Crop Sci*, 2008, 48: 458–470
- [18] Jiang Y(姜莹), Huang L-Z(黄林周), Hu Y-G(胡银岗). Distribution of vernalization genes in Chinese wheat landraces and their relationship with winter hardness. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2010, 43(13): 2619–2632 (in Chinese with English abstract)
- [19] Iqbal M, Shahzad A, Ahmed I. Allelic variation at the *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-B3* and *Ppd-D1a* loci of Pakistani spring wheat cultivars. *Electron J Biotechnol*, 2011, 14(1): DOI: 10.2225/vol14-issue1-fulltext-6
- [20] Yang F P, Zhang X K, Xia X C, Laurie D A, Yang W X, He Z H. Distribution of photoperiod insensitive gene *Ppd-D1a* (*Ppd1*) in Chinese common wheat. *Euphytica*, 2009, 165: 445–452
- [21] Ellis M H, Spielmeier W, Rebetzke G J, Richards R A. “Perfect” markers for the *Rht-B1b* and *Rht-D1b* dwarfing genes in wheat. *Theor Appl Genet*, 2002, 105: 1038–1042
- [22] Yang S-J(杨松杰), Zhang X-K(张晓科), He Z-H(何中虎), Xia X-C(夏先春), Zhou Y(周阳). Distribution of dwarfing genes *Rht-B1b* and *Rht-D1b* in Chinese bread wheats detected by STS marker. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2006, 39(8): 1680–1688 (in Chinese with English abstract)
- [23] Zhang X K, Yang S J, Zhou Y, He Z H, Xia X C. Distribution of the *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht8* reduced height genes in autumn-sown Chinese wheats detected by molecular markers. *Euphytica*, 2006, 152: 109–116
- [24] Yang F-P(杨芳萍), Han L-M(韩利明), Xia X-C(夏先春), Qu Y-Y(曲延英), Wang Z-W(王忠伟), He Z-H(何中虎). Distribution of allelic variation for genes of vernalization and photoperiod among wheat cultivars from 23 countries. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2011, 37(11): 1–10 (in Chinese with English abstract)
- [25] Han L-M(韩利明), Yang F-P(杨芳萍), Xia X-C(夏先春), Yan J(阎俊), Zhang Y(张勇), Qu Y-Y(曲延英), Wang Z-W(王忠伟), He Z-H(何中虎). Distribution of genes related to plant height, kernel weight and disease resistance among wheat cultivars from major countries. *J Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2011, 31(5): 1–8 (in Chinese with English abstract)
- [26] Liang D(梁丹), Yang F-P(杨芳萍), He Z-H(何中虎), Yao D-N(姚大年), Xia X-C(夏先春). Characterization of *Lr34/Yr18*, *Rht-B1b*, *Rht-D1b* genes in CIMMYT wheat cultivars and advanced lines using STS markers. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2009, 42(1): 17–27 (in Chinese with English abstract)
- [27] Lagudah E S, Appels R, McNeil D. The *Nor-D3* locus of *Triticum tauschii*: natural variation and genetic linkage to markers in chromosome 5. *Genome*, 1991, 34: 387–395
- [28] Iqbal M, Navabi A, Yang R C, Salmon D F, Spaner D. Molecular characterization of vernalization response genes in Canadian spring wheat. *Genome*, 2007, 50: 511–516
- [29] Iqbal M, Navabi A, Salmon D F, Yang R C, Murdoch B M, Moore S S, Spaner D. Genetic analysis of flowering and maturity

- time in high latitude spring wheat. *Euphytica*, 2007, 154: 207–218
- [30] Iwaki K, Haruna S, Niwa T, Kato K. Adaptation and ecological differentiation in wheat with special reference to geographical variation of growth habit and *Vrn* genotype. *Plant Breed*, 2001, 120: 107–114
- [31] Van Beem J, Mohler V, Lukman R, Van Ginkel M, William M, Crossa J, Worland Anthony J. Analysis of genetic factors influencing the developmental rate of globally important CIMMYT wheat cultivars. *Crop Sci*, 2005, 45: 2113–2119
- [32] Prasil I T, Prasilova P, Pankovak K. The relationship between vernalization requirement and frost tolerance in substitution lines of wheat. *Biol Plant*, 2005, 49: 195–200
- [33] Stelmakh A F. Genetic effects of *Vrn* genes on heading date and agronomic traits in bread wheat. *Euphytica*, 1993, 65: 53–60
- [34] Stelmakh A F. Genetic systems regulating flowering response in wheat. *Euphytica*, 1998, 100: 359–369
- [35] Worland A J, Petrovic S, Law C N. Genetic analysis of chromosome 2D of wheat: II. The importance of the chromosome to Yugoslavian varieties. *Plant Breed*, 1988, 100: 247–259
- [36] Halse N J, Weir R N. Effects of vernalization, photoperiod, and temperature on physiological development and spikelet number of Australian wheat. *Aust J Agric Res*, 1970, 21: 383–393
- [37] Flood R G, Halloran G M. The influence of genes for vernalization response on development and growth in wheat. *Ann Bot*, 1986, 58: 505–513
- [38] Allan R E. Agronomic comparisons between *Rht1* and *Rht2* semi-dwarf genes in winter wheat. *Crop Sci*, 1989, 29: 1103–1108
- [39] Sip V, Chrpova J, Zofajova A, Pankova K, Uzik M, Snape J W. Effects of specific *Rht* and *Ppd* alleles on agronomic traits in winter wheat cultivars grown in middle Europe. *Euphytica*, 2010, 172: 221–233
- [40] Addisu M, Snape J W, Simmonds J R, Gooding M J. Reduced height (*Rht*) and photoperiod insensitivity (*Ppd*) allele associations with establishment and early growth of wheat in contrasting production systems. *Euphytica*, 2010, 172: 169–181
- [41] Worland A J, Korzun V, Röder M S, Ganai M W, Law C N. Genetic analysis of the dwarfing gene *Rht8* in wheat: II. The distribution and adaptive significance of allelic variants at the *Rht8* locus of wheat as revealed by microsatellite screening. *Theor Appl Genet*, 1998, 96: 1110–1120
- [42] Knopf C, Becker H, Ebmeyer E, Korzun V. Occurrence of three dwarfing *Rht* genes in German winter wheat varieties. *Cereal Res Commun*, 2008, 36: 553–560
- [43] Tang N, Jiang Y, He B R, Hu Y G. The effects of dwarfing genes (*Rht-B1b*, *Rht-D1b*, and *Rht8*) with different sensitivity to GA<sub>3</sub> on the coleoptile length and plant height of wheat. *Agric Sci China*, 2009, 8: 1028–1038