小麦抗穗发芽研究进展

刘 莉[1,2] 王海庆[1] 陈志国[1]

([1] 中国科学院西北高原生物研究所,810008,青海西宁;[2] 中国科学院大学,100049,北京)

摘 要 穗发芽对小麦的生产、加工和消费等方面带来诸多不利影响。小麦穗发芽受自身与环境因素的影响,其中子粒本身的休眠特性和α-淀粉酶活性与穗发芽联系紧密。近年来,利用分子标记和比较基因组学等方法研究小麦穗发芽发展迅速,已鉴定出大量与穗发芽抗性相关的分子标记,并定位到不同的染色体上。本文从穗发芽的危害、抗性机制、抗性遗传等方面阐述了小麦抗穗发芽的研究进展,并对今后重点研究方向进行了展望,以期为小麦抗穗发芽育种提供理论参考。

关键词 小麦;穗发芽;抗性机制;分子标记

已经成熟但还没有收获的小麦在田间遇到连阴雨或者潮湿天气,便会出现大面积的穗上发芽现象,使小麦的品质和产量严重下降[1]。这种收获前子粒在麦穗上的发芽称为小麦穗发芽(pre-harvest sprouting,简称 PHS)。小麦收获时未能及时干燥,放置在场院时由于阴雨水分过高未能及时晾晒,以及储藏时的管理不当,都有可能导致小麦发芽。穗发芽不仅降低产量,而且严重劣化加工品质和种用价值,对小麦生产造成较大经济损失[2]。小麦收获前穗发芽是一种世界性自然灾害,法国、美国、加拿大、澳大利亚等以小麦种植为主的国家均受穗发芽危害,加拿大和澳大利亚尤为严重,每年都有不同程度的发生[3]。为此,1973 年成立了国际谷物穗发芽组织委员会,定期组织研讨会交流穗发芽领域的研究成果,大大促进了有关研究工作的深入开展[4]。

在我国,长江中下游、西南冬麦区和东北春麦区是收获季节易降雨的地区,也是穗发芽危害频繁和严重的地区,黄淮和北部冬麦区也时有发生,据统计,受穗发芽危害的麦区约占全国小麦总面积的83%[5]。近年来,国内外学者对小麦穗发芽的影响因素、鉴定技术、分子遗传、育种等问题进行了广泛深入的研究,并取得一定进展。但通过育种手段获得的性状优良的抗穗发芽品种远不能满足生产需要,目前还不能有效解决小麦穗发芽问题。穗发芽已成为国内外小麦育种和生产中的一大难题,总结近年来小麦穗发芽领域的研究成果,对于促进抗穗发芽育种、解决穗发芽问题等具有一定借鉴意义。

1 小麦穗发芽的危害

小麦发芽时,随着α-淀粉酶的活化和其他降解酶的活性增加,子粒中储藏物质不断水解、消耗,导致容重和千粒重下降,严重影响小麦产量[6]。发芽过程中蛋白质等储藏物质的降解使小麦子粒蛋白质含量递减,从而导致小麦粉 SDS 沉降值和干、湿面筋含量逐渐降低,面筋明显劣化,影响小麦的营养品质和加工品质[7]。此外,穗发芽使小麦的制粉产量降低,面粉加工品质变差[8]。用发芽小麦粉加工成的馒头、面包等食物,外形和口感均较差,很难进入市场。众所周知,发芽种子不能够做种子使用,否则会严重影响农民和种子生产经营者的经济效益。

2 小麦穗发芽的抗性机制

小麦穗发芽是一个复杂的过程,影响的因素比较多,主要包括穗部和子粒性状、子粒休眠特性、α-淀粉酶活性、生长调节物质、环境因素等,而且往往多个因素交织在一起。

2.1 穗部和子粒性状

穗部和子粒的吸水特征对小麦子粒在穗上的发芽影响较大。穗子大小、密度、弯曲程度、蜡质状态、有无绒毛、小花开放状态、芒长、颖壳、子粒成熟度、子粒大小、吸水速率、种皮色泽与厚度等因素对小麦穗发芽均有不同程度的影响。

芒和颖壳结构影响穗子的吸水及水分向子粒的

作者简介:刘莉,在读硕士,从事小麦遗传育种研究
陈志国为通信作者,研究员,从事小麦遗传育种和栽培研究
基金项目:国家农业科技技术成果转化资金项目(2011GB24910002);国家水利部"948""植物节水体系研究技术引进"项目(201223);中国科学院科技支新项目(XBXJ-2011-030);青海省作物分子育种重点实验室资助
收稿日期:2013-05-23;修回日期:2013-06-02

转移,导致穗间的吸水差异,进而影响穗发芽。大量试验表明,颖壳中含有水溶性的抑制物,对小麦无论是穗上发芽还是脱离母体的子粒发芽都有一定的抑制作用[9]。苗西磊等用与抗穗发芽有关的功能标记并结合发芽试验,证实芒、颖壳以及他们的抑制物对穗发芽有一定的抑制作用[10]。付金锋等成功地从小麦颖壳中提取出了对小麦子粒发芽抑制效果显著、作用迅速持久的天然抑制物质,而且其抑制效果不存在与小麦品种间的互作[11]。颖壳内发芽抑制物质成分至今仍不十分清楚,有研究表明颖壳内的发芽抑制物质含有酚类化合物,此外颖壳的机械抑制作用也不可忽视。芒的有无不是影响穗发芽的主要因素,但无芒品种仍表现出了低的穗子含水量和子粒发芽率[2]。通常认为粒色与穗发芽抗性呈显著正相关,粒色越深,抗性越强[4]。一般红粒小麦比白粒小麦具有更强的穗发芽抗性,但白粒品种中也存在穗发芽抗性高的品种。

2.2 子粒休眠特性

休眠是小麦品种重要的生物学特征之一。成熟种子中休眠的存在可以抑制水解酶的产生,阻止种子萌发。休眠期长短与穗发芽率呈极显著负相关,子粒休眠期越长,穗发芽抗性越强[12]。休眠是一种遗传性状,同时也受环境因素的影响。近年来,国内外学者对休眠的研究已取得了一定的进展,但对休眠机制的认识仍然是不完全的。一般认为种子休眠分两种情况:一种是种(果)皮形成的休眠;另一种是与胚有关的休眠,后者一般较前者休眠程度深。

小麦种皮形成的休眠主要分为两个方面:一方面种皮作为一个机械障碍物阻止胚根伸出,限制水分的吸收,从而控制了萌发;另一方面小麦的种皮含有多种萌发抑制物。Miyamoto 等发现小麦成熟子粒种皮中存在儿茶素、生物碱以及单宁类似物等水溶性发芽抑制物,这类抑制物是种皮色素合成的前体物质,且在种子后熟过程中随着休眠的解除而降低[13]。种皮细胞含有较多色素以及大量的酚类物质和酚氧化酶限制氧气的供应,阻止内外气体交换,导致种子处于休眠状态[14]。位于小麦第 3 同源染色体组长臂上的 *R* 基因是一种粒色基因,控制色素合成,一般具有粒色基因的小麦休眠期长,不易穗发芽。

胚自身的休眠机制主要包括遗传控制、生长物质的调节、储藏物代谢与利用的活性。小麦品种间休眠的差异是通过基因表达体现的,一般认为休眠是显性遗传。小麦基因组本身比较复杂,休眠所涉及的遗传因子较多,如控制种皮颜色的 *R* 基因、促进胚成熟和休眠的重要转录因子 *Vp-1* 基因[15]。到目前为止,学者们利用不同的群体定位出了许多不同的休眠 QTL 位点,但在小麦中可成功应用的主效位点还有待发现。

生长调节物质在种子发育、萌发及成熟过程中起重要调节作用,脱落酸(ABA)和赤霉素(GA)是研究较多的调节种子休眠与萌发的主要生长调节物质。在种子发育过程中,ABA 的主要作用是保持胚的发育,抑制萌发,诱导和保持休眠。在发育早期,种子中 ABA 含量很低,但随着成熟过程中储藏物质的积累,ABA 含量增加,至成熟干燥后 ABA 开始降解[16]。试验表明,种子胚对 ABA 的敏感性及内源 ABA 水平与休眠紧密相关[17]。其中,胚对外源 ABA 的敏感性是诱导休眠的主要原因。孙果忠等研究发现,抗穗发芽品种的胚对 ABA 敏感性高于易穗发芽品种,且胚对 ABA 的敏感性随着萌发能力的升高而降低[18]。GA 的作用与 ABA 相反,GA 能够调节水解酶的产生,促进种子胚乳储藏物质代谢,解除休眠,诱发种子萌发。有研究表明,可通过增加对 GAs(赤霉酸类似物)的敏感性来降低 GA 缺陷突变体的休眠,表明 GA 直接参与了打破休眠的过程[19]。ABA 与 GA 在种子萌发过程中存在互作,ABA 可以阻止 GA 的合成并抑制 GA 的作用。GA 可以促发水解酶的分泌,而 ABA 则抑制 α-淀粉酶的转录和酶本身的活性,并合成一些特殊蛋白如 α-淀粉酶抑制蛋白,同时抑制 GA 控制的相关转录。

影响休眠的代谢主要包括呼吸代谢、蛋白质合成、酶活性变化及萌发抑制蛋白的变化。有研究认为,处于休眠状态的种子其碳水化合物和呼吸代谢存在缺陷,使胚不能利用储藏代谢物,导致种子休眠[20]。

2.3 α-淀粉酶活性

小麦穗发芽首先要分解子粒内部的储藏物质提供能量,在这一过程中起关键作用的是 α-淀粉酶。过去有学者认为 α-淀粉酶仅存在于发芽种子中,研究表明,在小麦子粒发育过程中,随着营养物质的积累,α-淀粉酶也随之合成[21]。小麦 α-淀粉酶分为两大类,一类是麦芽 α-淀粉酶(Malt-α-amylase, α-AMY1),另一类是绿 α-淀粉酶(Green-α-amylase, α-AMY2)[21-22]。α-AMY1 在子粒成熟后期或发芽期由 GA 诱导合成,分布于胚乳中,分解储藏物质,促

进子粒发芽;α-AMY2 分布于子粒形成初期的外果皮及种皮内,对储藏物质分解能力较弱。赵玉锦等对水稻萌发阶段淀粉酶同工酶的表达及酶活性变化进行了研究,结果表明高的 α-淀粉酶活性是导致种子快速萌发的主要原因[23]。任江萍通过不同小麦品种发育过程中 α-淀粉酶活性的比较,表明不同品种穗发芽率与 α-淀粉酶活性呈正相关关系[24]。α-淀粉酶活性低的品种抗穗发芽,反之易穗发芽。穗发芽与内源 α-淀粉酶活性的提高密切相关,因此抑制或降低 α-淀粉酶活性是解决小麦穗发芽问题的关键。种子中影响 α-淀粉酶活性最主要的因素有 ABA、GA 以及抑制蛋白。ABA 抑制 α-淀粉酶的合成,GA 却促进胚中 α-淀粉酶的产生。此外,在大麦、小麦、黑麦等作物中存在一种蛋白,可抑制 α-淀粉酶活性,称为 α-淀粉酶抑制蛋白(ASI)。ASI 通过抑制各种 α-淀粉酶的合成或活性来阻止子粒萌发,控制穗发芽[21]。

2.4 环境因素

小麦收获前穗发芽是种子发育生理过程与环境条件共同作用的结果,不仅被品种自身因素如穗部及子粒性状、休眠性及激素等控制,而且明显受环境因素如温度、降雨、光照和土壤等影响。

在众多环境影响因素中,温度和水分是影响穗发芽的主要因素。小麦休眠需要适当的温度,26℃以上的高温使子粒休眠程度降低或丧失,而 15℃以下的低温会使休眠程度加深[25-26]。小麦在 20℃时发芽率最高,温度继续升高,发芽率降低,至 40℃时已不能萌发。不同成熟度的子粒萌发所需的温度也不同,子粒萌发所需的温度通常随着成熟度的提高而升高[27]。通常情况下,温度对发芽的影响与细胞膜密切相关,细胞膜是最敏感的温度感受器,温度变化时,细胞膜及相关的膜蛋白也会随着发生变化,从而影响种子休眠与萌发[28]。

水分是导致小麦穗发芽的直接外因,子粒发芽首先从吸水开始。干燥种子中的含水量较低,原生质呈凝胶状态,代谢水平低。种子吸水后,一方面吸水膨胀使小麦种皮软化,增加了种皮的通透性,同时也使胚根易于突破种皮;另一方面水分还可以把细胞质从凝胶状态转化为溶胶状态,使代谢增强,提供小麦发芽所需的营养物质。种子含水量和吸水速率是决定穗发芽的重要因素。张海峰等研究证明子粒含水量与穗发芽率呈负相关但不显著,一般只有干燥的子粒才能吸水导致穗发芽;吸水速率与穗发芽呈极显著正相关,吸水速度快的穗发芽严重,反之则轻[29]。小麦成熟收获前降雨对穗发芽影响很大,且不同品种穗发芽危险期不同。因此可以采用提前或推迟播种的方法使品种在田间安全度过穗发芽危险期。

由于多种因素的制约,土壤和光照对穗发芽的影响机制尚不清楚。目前已知土壤通过其氮养分的不同影响小麦子粒的蛋白质如淀粉酶的合成影响发芽[30],而光照影响发芽主要与光周期变化影响种皮厚度、颜色、渗透性以及种子激素水平有关。

3 穗发芽的遗传学研究

小麦是异源六倍体作物,含有 A、B、D 三个基因组,普通小麦中除 1D 染色体外,其他的染色体上均鉴定出了与穗发芽抗性相关的基因[31]。穗发芽抗性是一个多基因控制的复杂数量性状,品种间差异大,易受基因与环境互作的影响[32]。目前已知研究较透彻的与小麦穗发芽抗性相关的基因主要有 *R* 基因、休眠基因及相关分子标记基因。

R 基因是一种控制种皮颜色的基因,位于第三部分同源群染色体的长臂端,A、B、D 染色体组中均含有 *R* 基因位点,属于母性遗传[33]。小麦 *R* 基因是一种 Myb 类型的转录调节子,主要促进类黄酮基因的转录,在白粒品种中,*R* 基因的表达被抑制,使类黄酮基因的表达降低[34],白粒品种中 *R* 基因的不表达可能是导致其比红粒品种易穗发芽的主要原因。Flintham 等在小麦胚中鉴定出一个与休眠密切相关的主效基因 *Phs*,定位于 4AL 上,主要影响休眠和种子后熟水平,这一发现也解释了不同来源的 *R* 基因对休眠和子粒颜色具有双重效应的现象[35]。*R* 基因位点与休眠基因紧密连锁,在红粒小麦中可以利用 *R* 基因控制的种皮颜色作为穗发芽抗性标记辅助育种,而在白粒小麦中则可以将白皮与休眠性结合起来育成白粒抗穗发芽品种[36]。

对小麦、玉米和水稻的基因组比较图谱分析表明它们具有非常高的保守性,因此可以根据小麦与模式作物在基因组上的共线性,利用比较分子遗传学,将模式作物中已发现的休眠基因作为小麦抗穗发芽的候选基因[37]。目前模式作物中已鉴定出与穗发芽抗性相关的休眠基因有 *ABI3*、*FUS3* 以及 *LEC1*、*LEC2* 等,这些基因既抑制萌发又促进胚成熟[38]。其中,*ABI3*、*LEC2* 和 *FUS3* 都编码一个含高度保守区段(B3 区段)的氨基酸序列,该保守域最

早在玉米的转录因子 VP-1 中被发现[39]。VP-1 蛋白在玉米中主要调节子粒成熟基因的活性,同时抑制种子发芽基因活性及 α-淀粉酶启动子的转录活性。*Vp-1* 的同源序列已经定位在小麦第 3 同源群染色体的长臂上。以成熟期的小麦胚为材料研究发现,每个同源基因都会产生一套大小不同的转录本,转录后前体 mRNA 发生了不正确的剪接,导致无法编码全长 VP-1 蛋白,普通六倍体小麦和四倍体小麦及其野生近缘种中均存在 *Vp-1* 转录后的错误剪接,说明普通小麦 *Vp-1* 在转录时的错误剪接是导致穗发芽的重要原因之一[40]。Yang 等在小麦 3B 染色体上发现了 2 个与穗发芽抗性相关的 *Vp1B* 的新型等位变异 *Vp1Bb* 和 *Vp1Bc*,研究表明,*Vp1B* 各等位基因正常转录本表达量与种子的 ABA 敏感性和穗发芽抗性呈正相关[31,41]。

穗发芽的分子标记开发是近年来国内外研究的重点领域之一。Anderson 等找到 8 个与穗发芽关联的基因组区域,鉴定出 10 个穗发芽抗性 RFLP 标记,并定位在不同的染色体上[42]。Roy 等利用 ST-MS 与 STS 标记在 6BS 和 7DL 染色体上各定位了 1 个控制穗发芽的主效基因,分别与 Cwmcl04 标记和 Xmstl01 标记紧密连锁[43]。Zanetti 等以 α-淀粉酶和降落值为指标,分别发现了 12 个和 13 个与穗发芽有关的 QTL 位点[44]。杨燕等根据玉米中控制种子休眠的转录因子 *Vp-1* 在中国小麦品种中开发出一个 STS 标记 *Vp1B3*,并定位到 3BL 上[30]。Flinsham 等、杨燕等对前人的穗发芽抗性的 QTL 及其定位结果进行了总结,到目前为止,在普通小麦中从第 1 到第 7 染色体组均有与穗发芽抗性相关的 QTL 报道,其中第 3 和第 4 染色体组为主效基因的频繁报道区域[15,35]。

分子标记辅助育种的目的是提高育种效率,但由于实用性标记很少且质量不高,真正可用于标记辅助育种的并不多。近年来,学者们对已鉴定出的穗发芽有关的 QTL 进行了大量验证。赵斌等对已发现的 4 个分子标记:*Vp1B3*、*Xgwm155*、*Xgwm269*、*Xbarc170* 进行有效性验证,结果表明 *Vp1B3* 与小麦穗发芽抗性相关,可以对不同小麦品种的穗发芽抗性进行有效筛选[45]。孙果忠等对 3 个分子标记 *Vp1B3*、*Xbarc310* 和 *Barc294* 进行验证,结果表明,*Xbarc310* 和 *Barc294* 可作为穗发芽抗性选择的重要参考[46]。李涛将反义 *Trxs* 基因导入小麦子粒中,结果转基因小麦子粒的抗穗发芽能力有明显提高[47]。

4 问题与展望

近年来,随着小麦商品化的逐步扩大,市场上对优质小麦的需求日益增加。一些优质小麦产区收获前阴雨潮湿的年份增多,导致穗发芽问题日益突出。由于穗发芽涉及的内外因素极其复杂,目前在育种上还没有普遍的规律可循。但小麦结构和功能基因组学的迅速发展,以及多种标记的高密度分子连锁图谱的构建,为分子标记辅助选择奠定了坚实的基础。小麦分子标记辅助育种在世界各主要国家都列入了遗传改良中的优先发展研究项目。

为了更好地解决穗发芽问题,可以从以下方面开展研究工作:(1)由于在小麦、大麦和黑麦中均存在 α-淀粉酶抑制剂,对小麦的 α-淀粉酶都有抑制作用,故可以从小麦的近缘属中筛选出 α-淀粉酶抑制基因,通过转基因获得表达 α-淀粉酶抑制剂和蛋白酶抑制剂的转基因植株,提高小麦穗发芽抗性。也可通过 RNA 干扰技术或者使用激素 ABA 抑制 α-淀粉酶的表达。(2)休眠可以提高穗发芽抗性,可以从小麦中筛选出具有休眠性或休眠期长的品种通过杂交获得休眠植株,也可通过喷洒生长调节物质等提高小麦休眠性,减轻穗发芽危害。(3)加强与穗发芽抗性相关的主效基因的鉴定,将分子标记与育种结合,提高抗穗发芽育种效率。

2013 年小麦 A、D 染色体组基因测序完成,为抗穗发芽优良基因的遗传转化带来了光明的前景。要解决小麦穗发芽问题,一方面要积极从理化角度筛选抑制穗发芽的药物,另一方面要继续从育种途径培育出抗穗发芽的品种,同时选育出的小麦新品种不仅要抗穗发芽,而且要优质、高产、抗病,综合农艺性状优良。

参考文献

[1] Groos C, Gay G, Perretant M R, et al. Study of the relationship between pre-harvest sprouting and grain color by quantitative trait loci analysis in a white × red grain bread-wheat cross. Theoretical and Applied Genetics, 2002, 104(1): 39 - 47.
[2] Derera N F. Pre-harvest field sprouting in cereals. CRC Press, Inc, 1989.
[3] Derera N F, Bhatt G M, McMaster G J. On the problem of pre-harvest sprouting of wheat. Euphytica, 1977, 26(2): 299 - 308.
[4] 肖世和,闫长生,张海萍,等. 小麦穗发芽研究. 北京:中国农业科学技术出版社,2004.
[5] Xiao S H, Zhang X Y, Yan C S, et al. Germplasm improvement for preharvest sprouting resistance in Chinese white-grained wheat: An overview of the current strategy. Euphytica, 2002, 126(1): 35 - 38.
[6] 于立河,刘德福,郭伟,等. 收获期降雨对春小麦品质的影响. 麦类作物学报,2007,27(4):658 - 660.
[7] 苏东民,魏雪芹. 发芽对小麦及面粉品质的影响. 粮食科技与经济,2005(6):39 - 41.
[8] 王丽娜,卞科. 发芽对小麦品质的影响. 粮食与饲料工业,2011

(8):3-6.
[9]Morris C F, Anderberg R J, Goldmark P J, et al. Molecular cloning and expression of abscisic acid-responsive genes in embryos of dormant wheat seeds. Plant Physiology, 1991, 95(3):814-821.
[10]苗西磊,王德森,夏兰芹,等. 白粒小麦品种(系)穗发芽抗性机制分析. 麦类作物学报,2011,31(4):741-746.
[11]付金锋,王凤宝,董立峰,等. 天然小麦穗发芽抑制剂-YSR的筛选. 中国农学通报,2003,19(3):35-38.
[12]Derera N F, Bhatt G M. Germination inhibition of the bracts in relation to pre-harvest sprouting tolerance in wheat. Cereal Research Communications, 1980, 8(1):199-201.
[13]Miyamoto T, Tolbert N E, Everson E H. Germination inhibitors related to dormancy in wheat seeds. Plant Physiology, 1961, 36(6):739.
[14]孙果忠,闫长生,肖世和. 小麦穗发芽机制研究进展. 中国农业科技导报,2003,5(6):13-18.
[15]杨燕,张春利,何中虎,等. 小麦抗穗发芽研究进展. 植物遗传资源学报,2007,8(4):503-509.
[16]Kermode A R, Fisher S A, Polishchuk E, et al. Accumulation and proteolytic processing of vicilin deletion-mutant proteins in the leaf and seed of transgenic tobacco. Planta, 1995, 197(3):501-513.
[17]Upadhyay M P, Morris C F, Paulsen G M. Characterization of preharvest sprouting resistance in Clark's Cream white winter wheat. Euphytica, 1988, 38(1):85-92.
[18]孙果忠,张秀英,肖世和. 母体对小麦胚的ABA敏感性和种子休眠性的影响. 麦类作物学报,2005,25(3):37-41.
[19]Lullien-Pellerin V, Popineau Y, Meersman F, et al. Reversible changes of the wheat γ46 gliadin conformation submitted to high pressures and temperatures. European Journal of Biochemistry, 2001, 268(22):5705-5712.
[20]汪加丽. 西藏半野生小麦Q1028种子强休眠特性研究[D]. 成都:四川农业大学,2008.
[21]Gale M D, Flintham J E, Arthur E D. Alpha-amylase production in the late stages of grain development-an early sprouting damage risk period. International Symposium Preharvest Sprouting in Cereals. 1983, 3:29-35.
[22]Nishikawa K, Nobuhara M. Genetic studies of α-amylase isozymes in wheat, location of genes and variation in tetra and hexaploid wheat. Japan J. Genet, 1971, 46(5):345-353.
[23]赵玉锦,王台. 水稻种子萌发过程中α-淀粉酶与萌发速率关系的分析. 植物学通报,2001,18(2):226-230.
[24]任江萍,陈焕丽,王振云,等. 小麦穗发芽与籽粒内可溶性糖和α-淀粉酶活性的品种差异. 西北农业学报,2007,16(1):22-25.
[25]Nielsen M T. Effects of weather variables during maturation on preharvest sprouting white winter wheat. Crop Science, 1984, 24(2):779-782.
[26]Osanai S I, Amano Y, Mares D. Development of highly sprouting tolerant wheat germplasm with reduced germination at low temperature. Euphytica, 2005, 143(3):301-307.
[27]Mares D J. Temperature dependence of germinability of wheat gram (*Triticum aestivum* L.) in relation to pre-harvest sprouting. Australia Journal of Agricultural Research, 1984, 35:115-128.
[28]Bewley J D. Seed germination and dormancy. The Plant Cell, 1997, 9(7):1055.
[29]张海峰,卢荣禾. 小麦穗发芽抗性机理与遗传研究. 作物学报,1993,19(6):523-530.
[30]杨燕,张春利,陈新民,等. 应用穗发芽和发芽指数及STS标记Vp1B3鉴定小麦抗穗发芽基因型. 麦类作物学报,2007,27(4):577-582.
[31]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. Theoretical and Applied Genetics, 2007, 115(7):971-980.
[32]Andersen J R, Lübberstedt T. Functional markers in plants. Trends in Plant Science, 2003, 8(11):554-560.
[33]Flintham J E. Different genetic components control coat-imposed and embryo-imposed dormancy in wheat. Seed Science Research, 2000, 10(1):43-56.
[34]Himi E, Noda K. Red grain color gene(R) of wheat is a Myb-type transcription factor. Euphytica, 2005, 143(3):239-242.
[35]Flintham J, Adlam R, Bassoi M, et al. Mapping genes for resistance to sprouting damage in wheat. Euphytica, 2002, 126(1):39-45.
[36]何震天,陈秀兰,韩月澎. 白皮小麦抗穗发芽研究概况. 种子,2000,108(2):36-38.
[37]杨泽峰,张峰,顾世梁,等. 利用比较分子遗传学鉴定小麦穗发芽基因的研究进展. 农业生物技术科学,2004,20(5):50-54.
[38]Li C, Ni P, Francki M, et al. Genes controlling seed dormancy and pre-harvest sprouting in a rice-wheat-barley comparison. Functional & Integrative Genomics, 2004, 4(2):84-93.
[39]Brenac P, Smith M E, Obendorf R L. Raffinose accumulation in maize embryos in the absence of a fully functional *Vp1* gene product. Planta, 1997, 203(2):222-228.
[40]Nakamura S, Toyama T. Isolation of a VP1 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.
[41]Yang Y, Ma Y Z, Xu Z S, et al. Isolation and characterization of *Vp-1* genes in wheat varieties with distinct pre-harvest sprouting tolerance and ABA sensitivity. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(11):2863-2871.
[42]Anderson J A, Sorrells M E, Tanksley S D. RFLP analysis of genomic regions associated with resistance to preharvest sprouting in wheat. Crop Science, 1993, 33(3):453-459.
[43]Roy J K, Prasad M, Varshney R K, et al. Identification of a microsatellite on chromosomes 6B and a STS on 7D of bread wheat showing an association with preharvest sprouting tolerance. Theoretical and Applied Genetics, 1999, 99(1-2):336-340.
[44]Zanetti S, Winzeler M, Keller M, et al. Genetic analysis of pre-harvest sprouting resistance in a wheat × spelt cross. Crop Science, 2000, 40(5):1406-1417.
[45]赵斌,陈晓东,万映秀. 小麦穗发芽抗性的4个分子标记有效性检验. 中国农学通报,2012,28(06):115-120.
[46]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. 华北农学报,2010,25(4):6-11.
[47]李涛. 转反义*Trxs*基因抑制小麦穗发芽研究. 安徽农学通报,2012,18(09):43-44.

Advances on Resistance to Pre-Harvest Sprouting in Wheat

Liu Li[1,2], Wang Haiqing[1], Chen Zhiguo[1]

([1]Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, Qinghai, China;
[2]University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract Pre-harvest sprouting (PHS) has serious effects on wheat production, processing, and consumption. PHS is affected by inheritance of wheat and environment factors, especially the dormant characteristics and α-amylase

作物叶片衰老研究进展

孙玉莹 毕京翠 赵志超 程治军 万建民

（农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程/中国农业科学院作物科学研究所，100081，北京）

摘 要 叶片衰老是叶片发育末期的一个自然发育过程。在叶片衰老过程中，叶绿素和其他大分子被降解，叶片光合能力降低，衰老组织中的营养物质被运输到幼嫩组织和生殖器官中。叶片衰老受生长发育时期和环境胁迫的诱导，如黑暗、干旱、营养缺乏、高盐、低温、臭氧和病原菌感染等。这些过程常伴随着活性氧（ROS）的积累，以及细胞中抗氧化酶（SOD、CAT 和 APX）活性的降低。对作物生长不利的因素能够引起早衰，衰老进程加速，衰老相关基因（SAG）表达量上调，最终引起整个植株的过早成熟。田间管理和栽培措施，如氮素的施用水平、种植密度和化学调节剂，都能影响作物的衰老进程，最终影响作物产量，但是涉及的分子生物学机制仍不清楚。就作物叶片衰老研究方面的有关进展进行了综述，以期为相关的研究提供借鉴。

关键词 叶片衰老；环境因子；植物激素；突变体

衰老是植物发育的最后阶段，它涉及植物代谢过程中一系列基因的复杂调控。在叶片衰老过程中，叶片气孔缩小，叶绿素和其他大分子如蛋白质、脂类和核酸被降解，导致叶片光合活性降低、叶色逐渐转黄[1]，涉及的光合合成的基因在衰老叶片中表达量下调，大分子分解和运输的基因表达量上调。因生物或非生物胁迫导致的作物叶片早衰，可使作物产量下降50%，是世界范围内粮食产量损失的首要原因[2]。因此，设法通过育种或栽培措施延迟叶片衰老，获得最大单位面积产出，是作物科研和生产领域的重要工作。综述了主要作物在叶片衰老研究方面的进展，以期为品种选育和栽培措施选择提供借鉴。

1 植物衰老的发生

1.1 发育诱导的衰老

叶片生长到一定阶段就会出现衰老，即使在满足营养条件且无明显环境胁迫时，叶片衰老仍会自然发生[3]。通常情况下，当受环境胁迫和其他器官的生理信号调控时，叶片生长可以发生可逆的衰老过程；在成熟阶段，当叶片发育到不可逆的衰老阶段时，叶片会逐渐死亡[4]。衰老的时间和速度会受到复杂的调控，涉及许多不同的代谢和转运过程。

1.2 胁迫诱导的衰老

在作物生长过程中，不利因素往往能够引起叶片早衰，导致作物早熟、减产[5]。许多环境胁迫能提前启动叶片的衰老，比如持续黑暗、干旱、高盐和极端温度等。这些过程常伴随着活性氧（ROS）的积累，以及超氧物歧化酶（SOD）、过氧化氢酶（CAT）和抗坏血酸过氧化物酶（APX）等抗氧化酶活性的降低[6]。叶片衰老可能与胁迫抗性相偶联，一些诱导衰老的转录因子也同时存在胁迫

作者简介：孙玉莹，在读硕士，研究方向为水稻分子生物学
程治军为通信作者，研究员，研究方向为作物育种
基金项目：国家重点基础研究发展计划（973 计划）项目（2010CB125904）
收稿日期：2013-05-03；修回日期：2013-05-06

activity. Recent years many biotechnologies, such as molecular marker technology and comparactive genomics were used in studies on wheat PHS. A large number of molecular markers associated with PHS had been identified and located on different chromosomes. The effects of PHS, resistance mechanism, and genetics of resistance were summerized in this paper, as well as the research progress of wheat PHS. In order to provide theoretical references for the PHS resistance breeding, we also pointed out the future direction of this research field.

Key words Wheat; Pre-harvest sprouting; Resistance mechanism; Molecular markers