



农业重大科学研究成果专著

Wheat Thermo-photoperiod Development and
Its Molecular Basis

尹 钧 苗果园 尹 飞 著

Jun Yin Guoyuan Miao Fei Yin

小麦温光发育 与分子基础



科学出版社

国家科学技术学术著作出版基金资助出版

农业重大科学研究成果专著

小麦温光发育与分子基础

Wheat Thermo-photoperiod Development and
Its Molecular Basis

尹 钧 苗果园 尹 飞 著

Jun Yin Guoyuan Miao Fei Yin

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书系统总结了自 20 世纪 70 年代以来,作者及其团队围绕普通小麦温光发育开展的研究工作及所取得的系列成果,阐明了普通小麦的春化发育和光周期发育特性、发育类型,揭示了不同类型品种的基因组成、表达特性及表现型与基因型的对应关系,提出了适用不同生态条件下小麦壮苗丰产技术指标,在主产区小麦多年连续增产中发挥了重要作用。全书共 10 章,主要内容包括小麦温光发育研究进展,小麦的春化发育、光周期发育与温光互作效应,小麦器官建成的温光效应,中国小麦发育生态类型与种植区划,中国各麦区气候生态条件变异规律与小麦生产发展分析,小麦春化相关基因发掘与组成分析,小麦春化相关基因的克隆与表达分析,小麦春化响应转录组分析与候选基因发掘,小麦光周期相关基因与转录组分析等。

本书是一部小麦温光发育研究专著,涵盖了小麦春化和光周期发育及其从宏观表现特性到微观分子遗传学基础,可供农学类科技、教育、推广、管理人员及研究生等参考。

图书在版编目(CIP)数据

小麦温光发育与分子基础/尹钧,苗果园,尹飞著. —北京:科学出版社, 2017.3

(农业重大科学研究成果专著)

ISBN 978-7-03-051664-0

I. ①小… II. ①尹… ②苗… ③尹… III. ①小麦-生长发育-研究 IV. ①S512.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2017)第 021651 号

责任编辑:李秀伟 田明霞 / 责任校对:钟 洋

责任印制:肖 兴 / 封面设计:北京铭轩堂广告设计有限公司

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京通州皇家印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2017 年 3 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2017 年 3 月第一次印刷 印张:25 插页:10

字数:593 000

定价:180.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

作者简介

尹钧，博士、教授、博士生导师，1957年10月生，山西运城市人，1982年1月本科毕业，1984年获得硕士学位，1999年获得博士学位，1991~1994年留学英国 Wales 大学和澳大利亚 Adelaide 大学，1991年越级晋升为教授，1994年和1998年分别被聘为硕士生导师、博士生导师。现任国家小麦工程技术研究中心常务副主任，国家粮食丰产科技工程河南项目区首席专家，教育部科技创新团队带头人，小麦玉米作物学国家重点实验室副主任等；为国家自然科学基金委生命科学部会议评审专家，国家重点实验室评审专家，河南省科学技术协会委员，河南省农学会、作物学会常务理事，河南省小麦学会副理事长等。先后获得全国优秀科技工作者、国务院特殊津贴专家、中共中央组织部联系专家、中原学者、河南省特聘教授、河南省优秀专家、河南省劳动模范、河南省杰出人才、河南省科技领军人物、河南省十大科技英才等荣誉称号。

30多年来，一直从事小麦发育生态、作物高产栽培和作物生物技术领域的教学与研究工作。主持完成了“十五”、“十一五”和“十二五”国家科技支撑计划重大项目“粮食丰产科技工程”、国家863、国家948、国家自然科学基金、转基因植物研究与产业化专项等科研项目40余项。先后获得国家科技进步奖二等奖、国家自然科学基金三等奖和省部级科技进步奖一等奖、二等奖共11项，获国家发明专利2项。在 *Molecular Plant*、*PLoS ONE*、*Biochim Biophys Acta*、《作物学报》、《中国农业科学》等国内外学术期刊发表论文300余篇，其中小麦温光发育相关研究论文60余篇，编著《中国小麦产业化》、《小麦生态栽培》等学术著作15部。先后培养博士后、博士研究生和硕士研究生70余名，其中小麦温光发育相关研究生20名。主笔完成本书整理撰写工作。

苗果园，教授、博士生导师，1934年9月生，享受国务院特殊津贴专家。曾任国务院学位委员会学科评议组成员，农业部全国小麦专家顾问组成员，中国作物学会常务理事、小麦学组领导成员，山西省小麦专家顾问组首席顾问，《作物学报》编委、副主编，山西农业大学黄土高原作物所所长；曾获山西省模范教师、优秀科技工作者及国家教委、农业部、林业部支农扶贫先进工作者称号。

长期从事作物栽培、旱作农业、农业生态及作物生态的教学与研究工作。先后获国家自然科学基金三等奖，省科技进步奖一等奖、二等奖、三等奖共7项。应邀撰写《中国小麦学》、《中国农业百科全书（作物卷）》、《作物生理学导论》和《作物栽培学》；以副主编撰写《中国小麦生态》、《小麦生态理论与应用》和《小麦生态研究》；主笔撰写《小麦栽培》、《东官庄旱地小麦》等著作共11部。在《作物学报》等期刊发表论文70余篇，多篇论文被SCI、ISTP收录。培养博士研究生9名、硕士研究生14名。

尹飞，博士、特聘教授、硕士生导师，1983年6月生，2005年南京理工大学毕业，同年出国留学，2007年、2011年先后获得英国华威大学（University of Warwick, UK）和 Kingston University, UK 硕士学位和博士学位，2011~2012年在 Kingston University 从事博士后工作，2013年受聘河南农业大学特聘教授和硕士生导师。先后承担完成英国、比利时和中国的“小麦智能化群体苗情监控识别技术研究”等科研项目5项，在 *IET Computer Vision*、*Electronics Letters*、《核农学报》等国内外刊物发表“冬前积温对小麦光能利用率的调控效应”等学术论文10余篇，在科学出版社出版学术专著1部。培养硕士生7名。完成本书的英文翻译等工作。

序

小麦是我国的主要粮食作物，播种面积和总产量均占到全国粮食作物的 22% 左右。发展小麦生产对满足人民的食物需求、提高人民的生活水平、保证社会稳定和促进国民经济发展都具有十分重要的意义。

我国小麦种植遍及全国各地。小麦的一生要经历春化与光周期发育两个质变过程，小麦在长期适应各地不同的温光条件中，形成了多样化的发育生态类型。而且随着小麦品种资源的不断丰富、新品种的育成和广泛交流，小麦温光发育类型更加多样化。小麦的温光发育特性与类型，不仅影响小麦品种种植区域分布、引种范围与品种利用，而且决定小麦的生育进程，是小麦生育期遭受自然灾害而减产的重要原因。因此，小麦的温光发育特性一直是小麦研究中的重要科学问题之一。

早在 20 世纪 70 年代末，著名小麦专家李焕章先生、苗果园教授就带领研究室成员率先开展了小麦温光发育生态研究；20 世纪 90 年代以来，尹钧教授继续带领团队开展了国内外小麦品种发育特性的比较研究，以及小麦温光发育的遗传基础和分子机制的深化研究。三十多年来，该团队围绕小麦温光发育研究领域，紧密结合品种更新与生产实际，从宏观到微观，从表现型到基因型，连续不断、步步深入，在小麦品种温光发育规律、全国小麦品种区划、小麦春化与光周期发育相关基因等方面取得了一批重要研究成果，在小麦生产上发挥了重要作用，并在 *Biochemical and Biophysical Research Communications*、*Biochim Biophys Acta*、*Biologia Plantarum*、*Journal of Integrative Agriculture*、*Chinese Journal of Biotechnology*、《作物学报》等国内外刊物上发表相关学术论文 60 篇，完成博士、硕士研究生学位论文 20 篇。

尹钧教授主笔系统总结了团队三十多年来的研究成果，完成了《小麦温光发育与分子基础》一书。全书从小麦温光发育研究进展，小麦的春化、光周期发育与温光互作效应，小麦器官建成的温光效应，中国小麦发育生态类型与种植区划，全国各麦区温光等生态因子变异规律与小麦生产发展分析，小麦春化相关基因发掘、克隆与组成、表达分析，小麦春化响应转录组分析，小麦光周期相关基因与转录组分析等方面进行了系统论述，阐明了小麦发育特性与温光因子的生态关系、温光发育表现型到基因型调控机制，具有系统性、完整性、学术性、创新性和实践性，是一部高水平的学术专著，得到了 2015 年国家科学技术学术著作出版基金的资助，为全国小麦品种的合理布局和引种用种与小麦发育特性的遗传改良奠定了重要理论基础，对小麦科学研究、教学和技术推广都具有重要的应用价值。相信该书的出版将会对小麦发育特性的遗传改良、小麦栽培技术改进和小麦生产发展发挥重要作用。

中国工程院院士 于振文

2015 年 11 月

前 言

小麦是重要的粮食作物，全世界有 1/3 以上人口以小麦作为主食。中国是小麦生产和消费第一大国，小麦总产与消费量均占世界的 16% 左右。小麦是世界分布极广的作物，从 67°N（挪威、芬兰）到 45°S（阿根廷），从低地到高原，均有小麦种植。中国小麦种植遍及全国各地，北至黑龙江黑河地区（53°N）和新疆阿勒泰地区（48°N），南至海南（18°N），西至新疆喀什地区（75°E），东至黑龙江东部（134°E）；海拔高至西藏浪卡子（4460m），低至吐鲁番盆地（-150~-100m），南北纵跨 35 个纬度，东西横跨 59 个经度，海拔高低差异约达 4600m。小麦一生中要经历春化发育与光周期发育两个阶段的质变过程，并分别受温度和日长的影响，世界各地温光条件差异与小麦长期的生态适应，决定了小麦具有多样化的发育生态类型。小麦的阶段发育特性不仅影响小麦品种的种植区域、引种范围与品种利用，而且决定小麦的生育进程，是小麦生育期间遭受自然灾害包括霜冻害、干热风、穗发芽等而减产的重要原因。研究小麦温光发育特性及其分子遗传基础，对小麦种植区划、品种改良利用与栽培调控等都具有重要的指导意义。

小麦的春化发育与光周期发育是小麦一生中受温度和日长影响的两个重要发育阶段，也称为小麦的温光发育或阶段发育，这一直是小麦研究中的重要科学问题之一。早在 1918 年德国人 Gassner 就研究发现，春麦发育与温度无关，而冬麦正常抽穗需要一定的低温；1928 年苏联学者李森科（Т. Д. ЛЫСЕНКО）提出“冬播禾谷类作物必须在发芽时经受低温，才能抽穗、开花、结实”，1935 年他发表了“春化现象与阶段发育理论”；20 世纪 30 年代 Melchers 提出“春化素”假说，认为植物受到低温处理后，可产生某种特殊物质——春化素。20 世纪 50 年代我国学者就提出春性小麦品种的春化温度是 0~12℃，3~5d；冬性品种 0~7℃，30d 以上；强冬性品种 0~3℃，40~50d，而 8~12℃处理不能抽穗；半冬性品种 3~15℃，20~30d。

20 世纪 70 年代末，著名小麦专家李焕章先生首次提出小麦栽培生态研究方向，苗果园教授带领本研究团队率先开展了山西小麦温光发育生态研究，其研究成果对全国小麦生态研究工作的启动起到了重要的推动作用。20 世纪 80 年代初，由中国农业科学院金善宝先生主持的全国小麦生态试验开始实施，项目采用统一设计、全国 42 个单位分工协作的方法，研究了全国 62 个代表性小麦品种的温光发育特性。本研究团队承担了全国小麦温光发育室内模拟与田间试验研究任务，研究成果于 1992~1994 年在《作物学报》连续发表系列论文《小麦品种温光效应与主茎叶数的关系》[1992, 18 (5): 322-329]、《光温互作对不同生态型小麦品种发育效应的研究 I. 品种最长最短苗穗期及温光敏感性分析》[1993, 19 (6): 489-496] 和《光温互作对不同生态型小麦品种发育效应的研究 II. 温光对品种苗穗期作用力及回归分析》[1994, 20 (2): 136-143]，以及《中国小麦品种温光生态区划》等研究论文 10 篇（见附录 1 本团队发表论文 1~10）。

围绕小麦温光发育的研究虽然已近一个世纪，涉及发育进程、器官建成、遗传控制

等各个领域,但随着世界范围内小麦品种资源的不断丰富、小麦新品种的育成和广泛交流,以及作物遗传改良手段的进步,小麦温光发育类型更加多样化,小麦品种在温光反应特性上的差异,在分子水平上的机制还悬而未决。因此,更广泛深入地开展小麦发育研究对丰富小麦发育理论和解决生产实际问题都具有十分重要的价值。20世纪90年代中期,在前期小麦温光发育研究的基础上,为了更广泛地研究小麦温光发育特性,尹钧教授从英国、美国、澳大利亚等国家引进冬小麦、春小麦品种,开展了国内外小麦品种发育特性的比较研究。通过对山西小麦发育生态研究、全国小麦生态研究和国内外小麦品种的比较研究等3个阶段的系统研究,明确了小麦品种的温光反应特性、温光发育类型、区域生态特征、器官建成规律等,在全国小麦引种育种、生态区划、栽培调控等方面发挥了重要作用。

在宏观研究的基础上,为了揭示小麦温光发育的遗传基础和分子机制,实现小麦发育特性的分子操作和基因改良,进而打破小麦品种的区域种植隔离,扩大优良品种的利用范围,21世纪以来,尹钧教授带领本团队开展了春化相关蛋白质、同工酶变化规律及春化相关基因的分子标记研究,小麦春化与光周期发育相关基因的发掘、克隆与表达分析,确定了春化相关基因 *VRN1* 在不同小麦品种类型中显隐组成,揭示了小麦春化发育表现型与基因型的对应关系;克隆了 *VRN1*、*VRN2*、*VRN3* 春化基因,明确了3个春化基因在不同类型品种中、不同春化处理下的表达特性及它们之间的相互作用关系;克隆了光周期基因 *Ppd-1*,明确了 *Ppd-1* 及相关基因 *TaGI*、*TaCO* 和 *FT* 在不同类型品种中、不同光周期下的表达特性;“十二五”以来,又利用 Illumina 高通量测序技术,通过对春化和光周期响应的转录组分析,发掘了一批春化和光周期相关新基因,为揭示小麦温光发育分子机制奠定了重要基础。21世纪以来,团队成员先后在 *Biochemical and Biophysical Research Communications*、*Biochim Biophys Acta*、*Biologia Plantarum*、*Journal of Integrative Agriculture*、*Chinese Journal of Biotechnology*、《作物学报》、《麦类作物学报》等国内外学术刊物上发表论文50篇(见附录1本团队发表论文11~64)。尹钧教授先后指导培养小麦温光发育研究领域的博士后、博士研究生和硕士研究生20名,指导完成博士后出站报告2篇,博士学位论文5篇,硕士学位论文13篇(见附录1本团队发表论文65~84),他主持完成的“小麦春化发育特性与分子标记的研究”成果2003年获河南省科技进步奖二等奖,他领衔的“小麦生长发育分子调控研究团队”2011年被确定为教育部科技创新团队。

三十多年来,本研究团队围绕小麦温光发育研究领域,从3个方面开展了系统的研究:一是从小麦的春化发育、光周期发育到温光互作效应;二是从不同时期国内小麦主栽品种到国内外小麦品种的比较研究;三是从小麦温光发育相关蛋白质、同工酶到基因组、转录组。研究工作体现出4个明显特点:一是研究工作从宏观到微观,从表现型到基因型,连续不断、步步深入;二是研究内容紧密结合生产实际,明确了从20世纪70年代到21世纪以来不同时期生产上小麦主栽品种的温光发育特性与相关栽培技术,在小麦生产上发挥了重要作用;三是研究与科学技术进步紧密结合,率先将分子标记技术、基因工程技术和高通量测序技术等不同时期的前沿先进技术应用于小麦温光发育研究,引领本领域研究不断深入;四是研究团队建设与人才培养紧密结合,培养了一批以博士、硕士为骨干的人才队伍,为学科领域和小麦生产的不断发展提供了人才和技术支撑。

尹钧教授主笔全面总结本研究团队三十多年来在小麦温光发育领域的研究成果，完成了《小麦温光发育与分子基础》一书。全书以 20 世纪 70 年代到 21 世纪、国内品种到国外品种、宏观到微观研究进展为主线，分为小麦温光发育研究进展综述，小麦的春化发育、光周期发育与温光互作效应，小麦器官建成的温光效应，中国小麦发育生态类型与种植区划，中国各麦区气候生态条件变异规律与小麦生产发展分析，小麦春化相关基因发掘与组成分析，小麦春化相关基因的克隆与表达分析，小麦春化响应转录组分析，小麦光周期相关基因与转录组分析等 10 章进行论述，为避免各章引文重复，将本团队研究论文统一列为附录 1。为了便于广泛地进行国际学术交流，特邀留英博士尹飞翻译了全书的主要内容，包括目录、各章内容提要、全书图表等。

本书的出版是苗果园教授的意愿，也是对恩师李焕章先生 105 华诞的纪念。在本书出版之际，感谢团队成员张云亭教授、王士英博士、侯跃生博士、高志强教授和杨武德教授等在 20 世纪八九十年代对本领域研究所做的贡献，感谢近 20 年来对本领域研究成果作出贡献的团队成员及博士研究生、硕士研究生：任江萍研究员、李永春研究员、王翔副研究员、孟凡荣教授、卫丽研究员、牛洪斌副研究员、周苏玫副教授、李磊副研究员、李巧云副研究员、姜玉梅硕士、王圆荣硕士、董爱香博士、杨宗渠博士、袁秀云博士、赵永英博士、冯雅岚博士、曹云博士、谷冬艳硕士、周冉硕士、阎延涛硕士、马丽娟硕士、李如意硕士、年力硕士、郭总总硕士、曹玲珑硕士、白润英硕士、王静轩硕士等；感谢尹飞博士为本书英文翻译所付出的辛劳与作出的奉献。本书的出版得到了国家小麦工程技术研究中心、科学出版社和有关同志的大力支持与帮助，多年来的研究工作得到了国家自然科学基金、国家科技支撑计划、教育部创新团队发展计划等立项资助，在此表示衷心的感谢。特别欣慰的是本书得到了 2015 年国家科学技术学术著作出版基金委员会的批准与资助。评审专家意见认为“本书明显的创新之处，是全面系统地细化了以现代育成品种为研究材料的冬春小麦发育特性，并阐述了分子机制，是一部内容系统、学术性强、应用价值大的小麦发育研究专著。对目前小麦遗传育种、栽培技术措施，特别是高产优质都具有重要的应用价值。对小麦科研工作者、大专院校师生和小麦产业体系专家及工作人员都具有一定参考价值”。

本书可供农学类科技、教育、推广、管理人员及研究生等阅读参考。由于作者水平有限，不足之处在所难免，恳请广大读者、专家、学者热忱指正。

作者

2016 年 2 月

目 录

第一章 绪论	1
内容提要	1
第一节 小麦的生育期与生育时期	2
一、小麦的生育期	2
二、小麦的生育时期	2
三、小麦的生育阶段	5
四、生育期、生育阶段和生育时期的关系	5
第二节 小麦阶段发育研究进展	5
第三节 小麦品种发育类型与生态区划研究进展	6
第四节 小麦器官建成的温光效应研究进展	8
一、幼穗分化的温光效应	8
二、主茎叶龄的温光效应	10
三、小麦器官的同伸关系	10
第五节 小麦春化基因研究进展	12
第六节 小麦光周期反应基因研究进展	13
小结与讨论	15
参考文献	16
第二章 小麦的春化发育	20
内容提要	20
第一节 中国小麦品种春化发育类型	22
一、典型春性品种的春化发育特点	23
二、不同品种苗穗期的春化反应差异	23
三、不同春化特性品种的聚类分析	25
第二节 不同类型品种的春化反应特性	26
一、不同类型品种的苗穗期反应特性	27
二、不同类型品种的田间播期效应	29
三、全国不同麦区代表品种的春化反应特性	32
第三节 国内外小麦品种的春化效应	33
一、不同品种苗穗期的春化效应	33
二、不同品种穗分化的春化效应	34
第四节 黄淮区不同品种春化反应与分类	35
一、不同品种苗穗期的春化效应	37
二、不同品种幼穗分化的春化效应	37

三、品种类型的聚类分析.....	38
四、不同春化发育类型的幼穗分化进程.....	40
第五节 小麦的春化作用温度与春化效应时期.....	43
一、小麦春化作用的有效温度.....	43
二、苗穗期的积温与负积温效应.....	44
三、春化效应的主要作用时期界定.....	45
小结与讨论	46
参考文献	47
第三章 小麦光周期发育与温光互作效应.....	49
内容提要	49
第一节 小麦的光周期发育.....	50
一、中国小麦品种的光周期反应特性.....	50
二、国内外小麦品种的光周期效应比较.....	53
第二节 小麦对温光反应敏感性的分析.....	55
一、不同春化条件下品种对光周期反应的敏感性.....	56
二、不同光照条件下品种对春化反应的敏感性.....	59
第三节 不同品种苗穗期的温光组合效应.....	60
一、最短苗穗期的温光组合.....	60
二、最长苗穗期的温光组合.....	62
三、温光效应对苗穗期的作用力.....	63
四、苗穗期与温光效应的回归分析.....	64
第四节 小麦品种穗分化的温光互作效应.....	68
小结与讨论	69
参考文献	72
第四章 小麦器官建成的温光效应.....	73
内容提要	73
第一节 主茎叶龄的温光效应.....	74
一、主茎叶龄的春化效应.....	75
二、主茎叶龄的光周期效应.....	76
三、主茎叶龄的温光互作效应.....	77
四、温光对主茎叶龄的作用力与回归分析.....	80
第二节 小麦叶龄与幼穗分化的同步关系及叶龄诊断指标.....	84
一、主茎叶龄与幼穗分化的对应关系.....	84
二、小麦幼穗分化期的叶龄诊断指标.....	88
三、大田条件下主茎叶龄与幼穗分化的对应关系.....	92
第三节 其他农艺性状的温光效应.....	94
一、分蘖的温光效应.....	94
二、株高的温光效应.....	96

三、穗部性状的温光效应	97
小结与讨论	99
参考文献	102
第五章 中国小麦发育生态类型与种植区划	103
内容提要	103
第一节 中国小麦播期特性与区域划分	104
一、小麦的播期特性区域界定	104
二、小麦播期类型区划	107
第二节 中国小麦发育类型与区域特征	107
一、小麦品种温光发育类型	107
二、小麦生态分区的区域特征	108
第三节 中国小麦种植生态区划	109
一、春播春麦主区	110
二、冬(秋)播冬春麦主区	112
三、冬春麦兼播主区	116
参考文献	117
第六章 中国各麦区气候生态条件变异规律与小麦生产发展分析	118
内容提要	118
第一节 各麦区温度变异规律及其对小麦生育的影响	121
一、各麦区温度条件变异规律	121
二、温度变化对小麦生育期的影响	123
三、冬前积温对小麦叶龄和幼穗发育的影响	127
第二节 各麦区光照条件变异规律	133
一、各麦区日长变化规律	133
二、各麦区光照时间变异规律	134
第三节 各麦区自然降水变异规律	137
一、各麦区自然降水分布规律	137
二、各麦区降水量动态变化规律	139
第四节 各麦区太阳辐射能变化规律与小麦的生产潜力	140
一、太阳总辐射能变化规律	140
二、全国各地小麦生产潜力分析	142
第五节 中国小麦生产概况与发展分析	144
一、中国小麦的地位	144
二、中国小麦的消费与贸易	146
三、中国小麦生产发展历程	148
四、中国小麦生产发展特点	150
第六节 各麦区小麦生产发展分析	152
一、各麦区小麦在全国的地位	152

二、黄淮冬麦区小麦生产发展分析.....	154
三、冬（秋）播冬麦区小麦生产发展分析.....	161
四、春播春麦区和冬春麦兼播区小麦生产发展分析.....	172
参考文献	179
第七章 小麦春化相关基因发掘与组成分析.....	180
内容提要	180
第一节 春化作用相关蛋白质及基因的分子标记.....	182
一、可溶性蛋白质含量变化.....	182
二、可溶性蛋白质组成变化.....	183
三、小麦春化过程中同工酶的变化.....	185
四、小麦春化相关基因的分子标记.....	191
第二节 小麦春化基因 <i>VRN1</i> 的显隐性组成分析	192
一、 <i>VRN-A1</i> 基因启动子和第一内含子序列分析.....	193
二、 <i>VRN-B1</i> 基因第一内含子序列分析	194
三、 <i>VRN-D1</i> 基因第一内含子序列分析	195
四、 <i>Vrn1</i> 的显隐性组成与春化发育特性关系	198
五、黄淮麦区代表性小麦品种 <i>VRN1</i> 基因组成分析	199
第三节 全国代表性小麦品种春化基因类型分布.....	203
一、全国小麦春化基因类型	203
二、全国不同麦区小麦品种春化基因类型分布.....	207
三、小麦春化基因型与冬春性分类.....	216
参考文献	217
第八章 小麦春化相关基因的克隆与表达分析.....	219
内容提要	219
第一节 小麦春化基因 <i>VRN1</i> 的克隆和表达特性分析	222
一、 <i>VRN1</i> 基因的克隆与序列分析	222
二、不同春化处理下 <i>VRN1</i> 基因的表达特性分析	235
三、春化过程中 <i>VRN1</i> 基因的动态表达特性分析	241
四、基因型、表达特性及发育进程的关系	246
第二节 小麦春化基因 <i>VRN2</i> 的克隆及表达特性分析	247
一、 <i>VRN2</i> 基因的克隆与序列分析	247
二、 <i>VRN2</i> 基因的表达特性分析	259
三、 <i>VRN2</i> 基因的序列特征与表达特性	261
第三节 小麦春化基因 <i>VRN3</i> 的克隆与表达特性分析	263
一、 <i>VRN3</i> 基因的克隆与序列分析	264
二、 <i>VRN3</i> 基因的表达特性分析	268
三、 <i>VRN3</i> 基因与低温春化及 3 个基因的互作关系	275
第四节 小麦春化基因时空表达特性分析.....	279

一、春化基因在种子发育过程中的表达分析.....	279
二、春化基因在种子萌发过程中的表达分析.....	279
三、春化基因在小麦不同组织中的表达分析.....	280
四、春化基因时空表达特征分析.....	282
参考文献.....	282
第九章 小麦春化响应转录组分析与候选基因发掘.....	285
内容提要.....	285
第一节 春化响应的转录组测序及表达谱分析.....	287
一、转录组测序、组装、Unigene 注释及 GO 分类.....	287
二、数据基因表达 (DGE) 分析.....	290
三、数据基因表达谱的 qRT-PCR 验证.....	296
第二节 小麦春化相关候选基因的表达模式及序列分析.....	297
一、DGE 中春化相关基因的筛选.....	298
二、春化相关基因的表达模式分析.....	299
三、春化相关基因的 cDNA 克隆及序列和功能分析.....	303
四、春化相关基因的表达分析.....	310
第三节 基于基因沉默技术的候选基因功能验证.....	312
一、候选基因的克隆与转录.....	312
二、BSMV 重组载体接种后候选基因表达分析.....	313
三、春化候选基因对小麦发育进程的调控作用.....	319
第四节 春化基因 <i>VER2</i> 的克隆及表达特性分析.....	320
一、 <i>VER2</i> 基因在不同品种中的 cDNA 克隆及序列分析.....	320
二、春化过程中 <i>VER2</i> 基因在不同品种中的表达特性分析.....	322
三、不同春化条件下 <i>VER2</i> 基因的动态表达分析.....	326
参考文献.....	328
第十章 小麦光周期相关基因与转录组分析.....	330
内容提要.....	330
第一节 小麦品种光周期发育特性.....	332
一、不同光照条件下品种苗穗期差异.....	333
二、不同光周期条件下品种开花期差异.....	335
三、不同光周期条件下品种幼穗分化进程差异.....	337
第二节 小麦光周期基因 <i>Ppd-1</i> 的等位类型与序列特征.....	339
一、不同小麦品种 <i>Ppd-1</i> 基因等位类型分析.....	340
二、不同小麦品种 <i>Ppd-1</i> 基因 cDNA 序列特征分析.....	342
三、不同小麦品种 <i>Ppd-1</i> 基因组序列特征与系统进化分析.....	352
第三节 小麦光周期相关基因的表达特性.....	353
一、不同品种 <i>Ppd-D1</i> 节律表达特性分析.....	354
二、不同品种 <i>TaGI</i> 节律表达特性分析.....	355

三、不同品种 *TaCO* 节律表达特性分析356

四、不同品种 *TaFT* 节律表达特性分析357

第四节 小麦光周期响应转录组文库构建与基因表达谱差异分析358

一、转录组测序数据分析.....359

二、转录物功能注释与分类.....360

三、DGE 差异表达基因与功能分析.....363

参考文献368

附录 1 本团队发表论文目录.....369

附录 2 索引373

彩图

小麦温光发育研究图版

Contents

Chapter 1 Introduction	1
Abstract	1
1.1 The whole growth period, growth period of wheat	2
1.1.1 The whole growth period of wheat	2
1.1.2 The growth period of wheat	2
1.1.3 The growth stage of wheat	5
1.1.4 The relation among whole growth period, growth period, growth stage	5
1.2 The research advances in wheat phase development	5
1.3 The research advances in developing types and ecological regionalization of wheat varieties	6
1.4 The research advances in thermo-photoperiod response of wheat organ formations	8
1.4.1 The thermo-photoperiod response of spike differentiation	8
1.4.2 The thermo-photoperiod response of main stem leaf age	10
1.4.3 The relation of wheat organ formations	10
1.5 The research advances in the genes related to vernalization	12
1.6 The research advances in the genes related to photoperiod response	13
Summary and discussion	15
References	16
Chapter 2 The wheat vernalization development	20
Abstract	20
2.1 The vernalization types of different wheat varieties in China	22
2.1.1 The vernalization characteristic of typical spring variety	23
2.1.2 The vernalization response difference among different varieties in the period from seedling to heading period (SH period)	23
2.1.3 The cluster analysis of different varieties in vernalization	25
2.2 The vernalization characteristics of different wheat types	26
2.2.1 The effect of vernalization on the SH period of different varieties	27
2.2.2 The effect of sowing dates on wheat varieties	29
2.2.3 The vernalization characteristic of wheat varieties from different regions of China	32
2.3 The vernalization response of wheat varieties at home and abroad	33
2.3.1 The effect of vernalization on the SH period of different varieties	33
2.3.2 The effect of vernalization on spike differentiation of different varieties	34
2.4 The vernalization response of wheat varieties in the Huanghuai region	35
2.4.1 The effect of vernalization on the SH period of different varieties	37

2.4.2	The effect of vernalization on spike differentiation of different varieties.....	37
2.4.3	The cluster analysis of different varieties in vernalization.....	38
2.4.4	The spike differentiation difference of different variety types.....	40
2.5	The temperature and period of vernalization	43
2.5.1	The temperature of vernalization	43
2.5.2	The effect of cumulative temperature and negative cumulative temperature on the SH period.....	44
2.5.3	The definition of vernalization period of wheat.....	45
	Summary and discussion	46
	References.....	47
Chapter 3 The photoperiodic development of wheat and interaction of thermo-photoperiod effect.....		
	Abstract	49
3.1	The photoperiodic development of wheat	50
3.1.1	The photoperiod characteristics of wheat varieties in China	50
3.1.2	The photoperiod characteristics of wheat varieties at home and abroad.....	53
3.2	The thermo-photoperiod sensitiveness of wheat varieties.....	55
3.2.1	The photoperiod sensitiveness of wheat varieties under different vernalizations	56
3.2.2	The vernalization sensitiveness of wheat varieties under different photoperiods.....	59
3.3	The combined effects of thermo-photoperiod on the SH period of wheat varieties	60
3.3.1	The thermo-photoperiod condition of the shortest SH period.....	60
3.3.2	The thermo-photoperiod condition of the longest SH period	62
3.3.3	The analysis of thermo-photoperiod effects on the SH period.....	63
3.3.4	The regression analysis of thermo-photoperiod effects on the SH period.....	64
3.4	The effects of thermo-photoperiod on the ear differentiation of wheat varieties.....	68
	Summary and discussion	69
	References.....	72
Chapter 4 The thermo-photoperiod effects on the wheat organ formations		
	Abstract	73
4.1	The thermo-photoperiod response of main stem leaf age.....	74
4.1.1	The effect of vernalization on main stem leaf age	75
4.1.2	The effect of photoperiod on main stem leaf age.....	76
4.1.3	The combined effects of the thermo-photoperiod on main stem leaf age.....	77
4.1.4	The regression analysis of thermo-photoperiod effects on main stem leaf age	80
4.2	The corresponding relation between leaf age and ear differentiation and its diagnose	84
4.2.1	The corresponding relation between leaf age and ear differentiation	84