

小麦穗发芽研究

肖世和 等编著

中国农业科学技术出版社

小麦穗发芽研究

肖世和 等编著



中国农业科学技术出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

小麦穗发芽研究/肖世和等编著. —北京: 中国农业科学技术出版社, 2004.3

ISBN 7-80167-626-2

I. 小… II. 肖… III. 小麦 - 栽培 - 研究
IV. S512.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2004) 第 011268 号

责任编辑
责任校对
出版发行

李 芸
马丽萍 贾晓红

中国农业科学技术出版社 邮编: 100081

电话: (010) 68919711; 68975144; 传真: 68919698

新华书店北京发行所

北京雅艺彩印有限公司

880mm × 1230mm 1/32 印张: 10.5

1 ~ 1 000 册 字数: 334 千字

2004 年 3 月第一版, 2004 年 3 月第一次印刷

40.00 元

经 销
印 刷
开 本
印 数
版 次
定 价

编著者

肖世和 闫长生
张海萍 孙果忠

内容提要

穗发芽严重影响小麦产量和品质，是我国主产麦区的重要灾害。本书介绍了穗发芽危害及地理分布，分析了发生穗发芽的生理生化条件及其影响因素，总结了国内外小麦穗发芽抗性研究进展，讨论了该性状的鉴定方法、遗传基础、抗源开拓和育种进展，并附有本领域主要参考文献和 1950 年以来中国主产麦区推广的主要小麦品种穗发芽抗性鉴定结果。可供农业教学、科研和生产管理工作参考。

前 言

在我开始从事小麦育种工作的 1984 年，四川盆地麦收季节遭遇了强降雨，多数品种发生穗发芽，减产严重。在育种试验田内有些具有种子休眠性的红粒小麦，虽未发芽，但雨后半角质籽粒全部变为粉质、容重大降，当地人称此为“淋溶”。为保种而勉强收获的这类种子在晾晒时，居然连禽鸟都少有光顾。令人感到惊奇的是，小麦亲本圃内的一些地方品种和野生亲缘物种受损很轻。于是在颜济教授和蒋华仁等同志支持下，我在四川农业大学小麦研究所开始为育种工作筛选穗发芽抗源。1989 年我因到南京农业大学攻读博士学位离开该所后，兰秀锦等同志继续该项研究，并取得新的进展，使之成为该所目前的研究特色之一。

穗发芽严重影响产量和品质，历来受到农业科学家重视。早在 20 世纪 40 年代，蔡旭教授等就调查了四川省的小麦穗发芽损害。我的导师吴兆苏教授一贯重视小麦品质研究，50 年代初期与赵同芳教授等研究过小麦种子休眠性。从 60 年代初期，特别是在 80 年代，指导了多名研究生进行小麦品质和穗发芽抗性研究。令人痛心的是导师还未来得及对这些工作进行总结，就于 1994 年辞世。为告慰先生英灵，我们将国内外有关研究资料归纳汇总，写成本书，以此纪念吴兆苏教授。

本人承担的穗发芽研究工作先后得到 3 次国家自然科学基金和国家“九五”科技攻关项目的资助；本书的出版得到中国农业科学院出版基金资助，谨表谢忱。

肖世和

2002 年 12 月于北京

目 录

前言

第一章 小麦穗发芽危害及成因	(1)
第一节 小麦主产区的穗发芽危害	(2)
一、世界小麦生产概况	(2)
二、受穗发芽威胁的主要小麦产区	(4)
第二节 小麦穗发芽的后果	(10)
一、穗发芽对农民增收的影响	(11)
二、穗发芽对麦粒品质参数的影响	(12)
三、穗发芽对面粉加工业的影响	(14)
第二章 小麦穗发芽的发生及其影响因素	(18)
第一节 发生穗发芽的生态条件	(18)
一、小麦的成熟期	(18)
二、不同地区的适宜收获期	(21)
三、小麦成熟收获期内的降雨分布	(22)
第二节 小麦穗发芽生理学	(27)
一、小麦种子从发育到萌发的转变	(27)
二、小麦穗发芽的生理过程	(37)
第三节 穗发芽过程中的生物化学	(55)
一、小麦籽粒的化学组成和物质代谢	(55)
二、发芽籽粒中的主要酶类	(66)
第三章 小麦穗发芽的研究方法	(84)
第一节 穗发芽程度鉴定方法	(84)
一、小麦籽粒的生理成熟	(84)
二、穗发芽抗性鉴定材料的准备与处理	(87)
三、穗发芽程度的鉴定指标	(91)

第二节 穗发芽损害鉴定方法	(92)
一、 α -淀粉酶的测定方法	(92)
二、沉降值的方法	(100)
三、黏度参数的测定方法	(109)
四、其它鉴定方法	(117)
第四章 小麦穗发芽抗性机理分析	(121)
第一节 种子休眠性	(121)
一、休眠类型及成因	(123)
二、种子休眠性的机理	(136)
三、解除种子休眠的原理和方法	(141)
第二节 小麦种子发芽的抑制物质	(149)
一、种皮中的发芽抑制物质	(149)
二、颖壳中的发芽抑制物质	(152)
三、胚乳中的发芽抑制物质	(155)
四、人工合成的穗发芽抑制剂	(161)
第三节 生长调节物质的作用	(163)
一、ABA 的生理作用	(163)
二、GA 的生理作用	(176)
三、ABA 与 GA 在种子生理过程中的互作	(180)
四、其它生长调节物质的作用	(182)
第五章 穗发芽抗性遗传学	(185)
第一节 穗发芽抗性的细胞遗传学	(186)
一、母体效应与胚乳遗传学	(186)
二、穗发芽抗性的遗传基础	(188)
三、 α -淀粉酶及其抑制物质	(199)
第二节 穗发芽抗性的分子遗传学	(206)
一、穗发芽抗性的分子标记	(208)
二、比较基因组研究与穗发芽抗性	(211)
第六章 抗穗发芽小麦品种选育	(219)
第一节 中国小麦品种穗发芽抗性的现状	(219)

一、黄淮冬麦区	(221)
二、北部冬麦区	(222)
三、春麦区	(223)
四、西南冬麦区	(223)
五、长江中下游冬麦区	(224)
第二节 穗发芽抗源的开拓	(224)
一、野生小麦中的穗发芽抗源	(224)
二、小麦地方品种中的抗源	(235)
第三节 抗穗发芽育种	(249)
一、育种目标	(249)
二、育种途径与成果	(250)
三、分子标记辅助育种	(260)
附录：中国主要小麦品种的穗发芽抗性	(265)
主要参考文献	(293)

第一章 小麦穗发芽危害及成因

人类种植小麦的经济目的主要是为了获取其籽粒作为粮食原料。小麦的籽粒在植物学上被称为颖果。颖果的最外层是果皮和种皮，一般总称为种皮。厚约 $41 \sim 69\mu\text{m}$ 的种皮包围着胚乳和胚。胚乳最外层为厚约 $40 \sim 50\mu\text{m}$ 的糊粉层细胞。胚位于颖果基部一侧，占籽粒全重的 $2\% \sim 3.9\%$ 左右。胚由盾片、下胚轴、胚根和胚芽等部分组成。在胚轴的一端为一由胚芽鞘包围的胚芽，另一端为胚根鞘。在胚根鞘之下近基部有一条根，另外在两侧还有两对根。较上的一对较小，但都具有已分化完全的根冠。在胚轴与胚乳之间为盾片。与盾片相对的一侧，位在胚根鞘上方，有一片稍微突起的外胚叶。成熟小麦籽粒的主要组织所占的比例为，胚 2.5% 、胚乳 84.0% 、糊粉层 6.5% 、种皮 2.5% 和果皮 4.5% （Derera等，1989年）。

小麦籽粒内储存有各种营养物质，如淀粉、蛋白质、脂肪、水分、硫胺素、核黄素、矿物质及微量元素等。

小麦籽粒内的碳水化合物主要以淀粉形式储藏在胚乳内。胚内的淀粉粒较胚乳内的小且少。在糊粉层细胞内淀粉粒也很少，有的糊粉层细胞甚至完全不积累淀粉粒。

小麦籽粒内的蛋白质含量少于碳水化合物。但由于蛋白质在产生热量方面比碳水化合物高，所以营养价值高。不同小麦品种内的蛋白质含量差别很大，一般在 $6\% \sim 18\%$ 左右。胚乳内的蛋白质最多约占蛋白质总量的 72% 。胚乳内的蛋白质根据其溶解度及已知化学结构，主要可分为4类，即清蛋白、球蛋白、麦醇溶蛋白或麦胶蛋白以及麦谷蛋白。麦醇溶蛋白和麦谷蛋白约占籽粒总蛋白含量的 $75\% \sim 85\%$ 。在揉洗面团时它们与脂肪结合形成面筋。由于籽粒内的麦醇溶蛋白和麦谷蛋白的含量和质量因小麦品种而异，所以面筋的质量有硬、中硬和软之分。一般说来，面粉中筋力较强的适合制作面包，中硬的适合

制作面条、饺子等，而软面筋的面粉适合制作饼干和糕点等。

小麦籽粒内的脂肪主要以圆球体形式储存在细胞中。每一圆球体由一层含有蛋白质和二酰基磷脂（diacylphospholipid）的膜层包围着。它们一般紧密地分布在蛋白颗粒和内壁的周围。在圆球体内的脂肪种类繁多，但主要为甘油三脂。

第一节 小麦主产区的穗发芽危害

一、世界小麦生产概况

小麦分布很广，不同纬度从北欧（北纬 67°）至阿根廷南部（南纬 45°），不同海拔从吐鲁番盆地（低于海平面 150m）到西藏高原（海拔 4 450m）都有栽培。但主产区在北纬 30°~60°和南纬 25°~40°之间的温带地区。世界上种植的小麦品种繁多，按播种季节和生长习性可分为冬小麦和春小麦。冬小麦秋播夏收，生育期较长，分布广泛，麦区间品种差异较大。春小麦春季播种，生育期短，多分布在纬度较高地区。小麦按皮色主要可分为白粒（皮）和红粒两种。白粒小麦呈黄色或乳白色，皮薄，出粉率较高；红粒小麦呈深红色或红褐色，皮较厚，出粉率较低。小麦按籽粒胚乳结构呈角质或粉质的多少可分为硬质和软质两种。角质胚乳结构紧密，呈半透明状；粉质胚乳结构疏松，呈石膏状。含角质粒 50% 以上的小麦称硬质小麦，反之称软质小麦。

随着人口增长，不断膨胀的粮食需要量使 20 世纪 50 年代以来的小麦生产迅速发展，主要表现为单产和总产都在稳步提高（表 1-1），而种植面积保持基本在 2 亿多公顷。

表 1-1 世界小麦产量

年份	1961	1971	1981	1991	2001
收获面积 (M hm ²)	204.21	213.92	239.14	223.26	211.05
总产量 (Mt)	222.36	347.53	449.60	546.68	566.84
单产 (kg/hm ²)	1 089	1 624	1 880	2 449	2 686

资料来源：FAOSTAT

小麦主产国有中国、印度、美国、法国、俄罗斯、加拿大、澳大利亚、英国和德国等。上述 9 个国家生产的小麦占全世界总产量的 70% 左右。其中, 中国小麦总产量居全球第一; 占全世界总产量 10% 以上的国家还有印度和美国等(表 1-2)。但是, 中国和印度因人口

表 1-2 主要产麦国的小麦总产量 (单位: Mt)

年份	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	平均
世界	565.08	564.39	527.04	542.59	584.28	613.13	592.49	585.47	576.32	566.84	571.76
中国	101.59	106.39	99.30	102.21	110.57	123.29	109.73	113.88	99.37	93.92	106.02
印度	55.69	57.21	59.84	65.77	62.10	69.35	66.34	70.78	74.25	68.50	64.98
美国	67.14	65.22	63.17	59.40	61.98	67.54	69.33	62.57	60.51	53.72	63.06
俄罗斯	46.17	43.55	32.13	30.12	34.92	44.26	27.01	30.99	36.00	39.36	36.45
法国	32.55	29.21	30.50	30.88	35.95	33.85	39.81	37.05	37.56	32.06	33.94
加拿大	29.88	27.23	22.92	24.99	29.80	24.28	24.08	26.90	26.80	20.69	25.76
德国	15.54	15.77	16.54	17.76	18.92	19.83	20.19	19.62	21.63	22.83	18.86
澳大利亚	14.74	16.48	9.02	16.57	22.92	19.23	21.46	25.01	19.55	20.00	18.50
英国	14.10	12.89	13.31	14.31	16.10	15.02	15.47	14.87	16.70	12.06	14.48
意大利	8.94	8.17	8.25	7.95	7.99	6.76	8.34	7.74	7.46	6.50	7.81

资料来源: FAOSTAT

众多, 小麦生产主要是满足国内需求。近年来因科技进步推动小麦生产发展很快, 基本满足了国内粮食需求, 因而都开始寻求国际市场销售, 但目前为止还仅对周边的亚洲国家有少量出口。美、加、澳等国是传统小麦出口大国, 这些国家的小麦生产以进入国际市场为主要目标, 因此历来对产品品质极为重视。因人少地多, 小麦生产主要强调投入产出的经济效益, 而不单纯追求高产。而发展中国家历来是把产量放在小麦生产的第一位。1997 年, 中国小麦单产达到了 $4\ 102\text{kg}/\text{hm}^2$, 高于世界的平均水平, 也高于美国、加拿大、澳大利亚等小麦出口大国的水平, 但低于英国、德国、法国等欧洲国家(表 1-3)。世界上公认的小麦高产纪录仍是美国冬小麦品种 Gaines 于 1965 年在美国华盛顿州 10.5hm^2 的面积上创造出的 $14.1\text{t}/\text{hm}^2$ 。另据美国《Science》杂志 1998 年报道, CIMMYT 的奇迹麦(Wonder wheat)品系在智利产量达 $15\text{t}/\text{hm}^2$ 以上, 最高可达 $18\text{t}/\text{hm}^2$ 。在我国青海柴

达木盆地, 春小麦品种 76-338 于 1978 年也曾创造了 $15.2\text{t}/\text{hm}^2$ 的最高纪录。在华北平原麦区的产量记录是 1999 年莱州 137 创造的 $11.6\text{t}/\text{hm}^2$ 。据预测, 华北平原麦区的最大产量潜力是 $18\text{t}/\text{hm}^2$, 现有产量纪录离该麦区的理论最大产量还有一定距离, 因此目前产量潜力改良的空间还是很大的。据不完全统计, 近年来中国在 0.1hm^2 以上面积上取得单产 $10\text{t}/\text{hm}^2$ 以上记录的品种(系)有: 莱州 137、8017-2、鲁麦 7 号、鲁麦 21、鲁麦 22、豫麦 66、周麦 16、晋麦 48、中麦 16、新春 6 号等。

表 1-3 小麦主产国的单产水平 (单位: kg/hm^2)

年份	1993	1995	1997	1999	2001	平均
世界	2 532	2 508	2 711	2 758	2 686	2 616
英国	7 328	7 698	7 377	8 051	7 417	7 576
德国	6 584	6 888	7 268	7 517	7 777	7 056
法国	6 472	6 508	6 624	7 243	6 646	6 843
埃及	5 297	5 422	5 599	6 347	6 342	5 714
中国	3 519	3 542	4 102	3 947	3 849	3 686
韩国	2 711	4 439	4 044	3 717	3 279	3 624
日本	3 474	2 932	3 639	3 454	3 684	3 473
意大利	3 553	3 201	2 856	3 243	2 864	3 290
美国	2 570	2 406	2 657	2 873	2 691	2 653
印度	2 327	2 559	2 679	2 583	2 740	2 541
加拿大	2 200	2 247	2 128	2 595	1 886	2 247
澳大利亚	1 966	1 797	1 842	2 027	1 818	1 795
俄罗斯	1 766	1 395	1 843	1 569	1 882	1 652

资料来源: FAOSTAT

二、受穗发芽威胁的主要小麦产区

已经生理成熟但还没有收获的小麦常常会在田间遇到降雨天气, 这种降雨可导致籽粒萌动。有时并没有降雨记录, 但因籽粒湿度与大气湿度均很大, 籽粒发芽过程也能发生。这种收获前的发芽即籽粒在穗上的发芽, 简称为穗发芽(图 1-1)。穗发芽是一种世界性的气候灾

害，主要发生在收获季节易降雨的地区。据报道，北欧和西欧的沿海地区、智利大部、阿根廷、巴西、南非、津巴布韦、加拿大的萨斯坎切温和曼尼托巴地区、以及新西兰东部地区种植的小麦容易受穗发芽损害。美国的西太平洋州如华盛顿、沃勒冈、爱达荷以及东部的密西根和纽约，还有加拿大的安大略省和澳大利亚种植白粒小麦的东部小麦带，都是穗发芽威胁特别严重的地区。图 1-2 为干燥后的发芽麦粒。



图 1-1 发生收获前穗发芽的麦穗

过去一度认为美国的小麦穗发芽在西北部和爱达荷白粒小麦产区发生较多，1968 年日本还因此而停止了这种小麦的进口，但在美国传统小麦产区，即德克萨斯向北到北达科他州，收获前穗发芽不会构成威胁。然而，1977 年在北达科他和内布拉斯加州生产的硬红冬小麦有 12%，硬粒小麦有 19% 外观可见穗发芽。在堪萨斯中北部和内布拉斯加中南部，1979 年生产的硬红冬小麦也有明显的穗发芽损害。在巴西北部小麦产区也认为穗发芽是最严重的灾害。1969 年澳大利亚新南威尔士因穗发芽损失了 $180 \times 10^4 \text{ t}$ 小麦。Derera (1989 年) 曾报道，在加拿大的萨斯坎切温和曼尼托巴地区的某些农场，1978 年穗发芽损害达到 80%。在英国穗发芽严重为害的 1985 和 1987 两年，平均穗发芽达到 20%，结果能磨粉的小麦大大减少，农民损失现金共

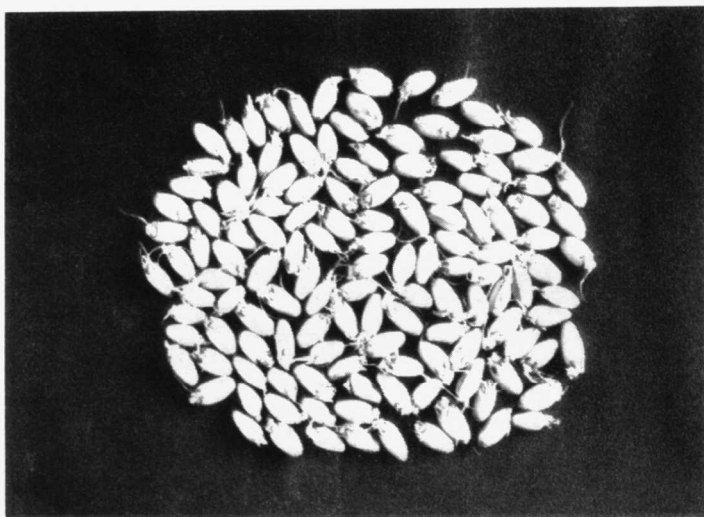


图 1-2 干燥后的发芽麦粒

计达5 000万~6 000万英镑。波兰仅1984~1988年间就有3年发生穗发芽,平均每年损失9 200万美元。瑞典南部号称北欧粮仓,20世纪60年代以前每年通常播种 $10 \times 10^4 \sim 12 \times 10^4 \text{ hm}^2$ 黑麦。由于连续几年恶劣的收获季节降雨,使籽粒不能用作磨粉和烘烤,到1965年面积下降到38 000 hm^2 。直到育成并发放了第一个抗收获前穗发芽品种 Otello,才逐渐恢复正常生产。世界上穗发芽危害的主要地区分布见图 1-3。

在中国,过去因为小麦品质没有得到足够重视,只有在穗发芽引起严重损失的年份和地区,才有一些粗略的记载。从这些零星资料来看,穗发芽损害仍然是十分严重的,分布地区也较广阔。根据金善宝主编《中国小麦学》(1996年)的划分,中国小麦可分为春(播)麦区、冬(播)麦区和冬、春兼播麦区等3个主区,进而可划为10个亚区和29个副区如表 1-4及图 1-4。这些麦区的自然气候条件大不相同,小麦种植面积差异很大。其中黄淮、北部、西南、长江中下游冬麦区和东北春麦区等5个亚区的小麦种植面积约占中国小麦总面积的83%,是重要的主产麦区。



图 1-3 穗发芽危害的主要地区

表 1-4 中国小麦种植区域的划分

主区	亚 区	副 区
春(播)麦区	I 东北春(播)麦区	1. 北部高寒区 2. 东部湿润区 3. 西部干旱区
	II 北部春(播)麦区	4. 北部高原干旱区 5. 南部丘陵平原干旱区
	III 西北春(播)麦区	6. 银宁灌溉区 7. 陇西丘陵区 8. 河西走廊区 9. 荒漠干旱区
冬(秋播)麦区	IV 北部冬(秋播)麦区	10. 燕太山麓平原区 11. 晋冀山地盆地 12. 黄土高原沟壑区
	V 黄淮冬(秋播)麦区	13. 黄淮平原区 14. 汾渭谷地区 15. 胶东丘陵区
	VI 长江中下游冬(秋播)麦区	16. 江淮平原区 17. 沿江滨湖区 18. 浙皖南部 山地区 19. 湘赣丘陵区
	VII 西南冬(秋播)麦区	20. 云贵高原区 21. 四川盆地 22. 陕南鄂西 山地丘陵区
	VIII 华南冬(晚秋播)麦区	23. 内陆山地丘陵区 24. 沿海平原区
冬、春兼(播)麦区	IX 新疆冬、春兼(播)麦区	25. 北疆区 26. 南疆区
	X 青藏冬、春兼(播)麦区	27. 环湖盆地 28. 青南藏北区 29. 川藏高原 区

引自金善宝, 1996 年

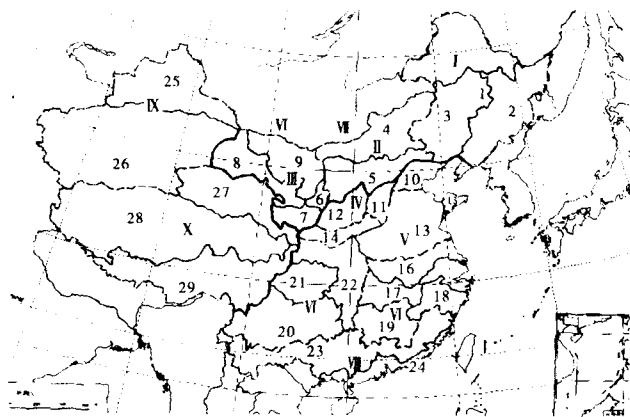


图 1-4 中国小麦种植区划

引自金善宝, 1996 年

东北春麦区的北部高寒副区和东部湿润副区穗发芽危害严重。据刘晓冰(1988年)报道,黑龙江省品种选育偏重于产量性状而不重视休眠期的问题,使克丰3号、垦大1号、垦北1号等小麦品种对穗发芽敏感,加之小麦生育后期又经常高温多雨,穗发芽日趋严重。1998年解放军总后勤部嫩江农场 $2 \times 10^4 \text{ hm}^2$ 小麦发生严重收获前穗发芽,受灾面积达100%,下年因断种而不得不从外地调运。

西北春麦区的银宁灌溉副区虽属较干旱少雨地区,但年降雨量却集中在小麦收获前后,每年都有程度不同的穗发芽。1976年和1995年大多数品种都出现穗发芽现象(李树华和诸庆芳,1997年)。尤其是1995年小麦收获季节的降雨造成宁夏主要推广品种和接班品种严重穗发芽,以至小麦脱粒和储藏期间仍在进行着发芽和霉变(刘生祥,宋晓华,1997年)。

黄淮冬麦区包括黄淮平原、汾渭谷地和胶东丘陵等3个副区,均有穗发芽危害的报道(薛香等,1999年)。陕西关中曾多次发生小麦成熟遇雨造成大面积穗发芽而断种和面粉不便食用的灾情,1942年在陕西武功一带田间调查发现小麦品种蚂蚱麦穗发芽重者达80%,1983、1987、1992年的阴雨又造成关中的主要推广品种和接班品种的