

网络出版时间:2025-10-16

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20251015.1039.002

小麦春化基因VRN-D1 不同等位变异对抽穗期和抗寒性的影响

买春艳¹, 于立强², 薛新慧³, 郭杰⁴, 郭宪瑞³, 吴培培³,
刘宏伟³, 张致宁³, 李辉利², 周阳³, 张宏军³

(1. 中国农业科学院新乡试验基地管理委员会, 河南新乡 453731; 2. 石家庄市农林科学研究院赵县实验基地, 河北赵县 051530;
3. 中国农业科学院作物科学研究所/作物基因资源与育种全国重点实验室/作物分子育种工程实验室, 北京 100081;
4. 山西农业大学农学院, 山西太谷 030801)

摘要:春化基因VRN-D1 位点包括 3 个主要等位变异, 分别是与春性生长习性和半冬性生长习性相关的显性等位变异Vrn-D1a 和Vrn-D1b, 以及与冬性生长习性相关的隐性等位变异vrn-D1。为了阐明VRN-D1 位点不同等位变异对黄淮冬麦区小麦抽穗期以及抗寒性的影响, 利用在已知主要春化基因VRN-A1、VRN-B1 和VRN-B3 位点以及光周期基因Ppd-D1 位点携带相同等位变异、仅在VRN-D1 位点具有不同等位变异的 156 个小麦品种(系)进行抽穗期和抗寒性表型鉴定。结果表明, 156 份小麦品种(系)在抽穗期及越冬死苗率和死茎率上均存在广泛变异。经方差分析, 抽穗期主要受基因型、环境、基因型与环境互作共同影响, 而越冬死苗率和死茎率主要受基因型和环境的影响。VRN-D1 位点 3 个等位变异间抽穗期存在显著差异, 抽穗期从早到晚依次为Vrn-D1a、Vrn-D1b 和vrn-D1。在所有环境下, 隐性vrn-D1 的抗寒性显著优于显性Vrn-D1a 和Vrn-D1b, 平均越冬死苗率分别下降 19.20% 和 11.18%, 平均越冬死茎率分别下降 16.53% 和 8.03%。与Vrn-D1a 相比, Vrn-D1b 表现出较好的抗寒性, 平均越冬死苗率和死茎率分别下降 8.02% 和 8.52%。上述结果为利用VRN-D1 位点不同等位变异改良小麦抽穗期和抗寒性提供了重要信息。

关键词: 普通小麦; 春化基因VRN-D1; 抽穗期; 抗寒性; 黄淮冬麦区

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2025)11-1473-09

Effects of Different Alleles at the VRN-D1 Locus on Heading Date and Cold Resistance of Wheat

MAI Chunyan¹, YU Liqiang², XUE Xinhui³, GUO Jie⁴, GUO Xianrui³, WU Peipei³, LIU Hongwei³,
ZHANG Zhining³, LI Huili², ZHOU Yang³, ZHANG Hongjun³

(1. Management Committee of Xinxiang Experimental Station, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Xinxiang, Henan 453731, China; 2. Zhaoxian Experiment Station, Shijiazhuang Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Zhaoxian, Hebei 051530, China; 3. Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences/National Engineering Laboratory for Crop Molecular Breeding/State Key Laboratory of Crop Gene Resources and Breeding, Beijing 100081, China;
4. College of Agronomy, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China)

Abstract: The vernalization gene VRN-D1 locus includes three major allelic variations, namely the dominant allelic variations Vrn-D1a and Vrn-D1b related to spring growth habit and semi-winter growth habit, and the recessive allelic variation vrn-D1 related to winter growth habit. In order to clarify the effects of different allelic variations at the VRN-D1 locus on the heading date and cold resistance of wheat in the Huang-Huai winter wheat region, in this study, 156 wheat varieties (lines) were used to identify the phenotypic traits of heading date and cold resistance. The wheat materials

收稿日期: 2025-02-09

修回日期: 2025-05-01

基金项目: 国家自然科学基金项目(31771881); 中国农业科学院重大科技任务项目(CAAS-ZDRW202403)

第一作者 E-mail: 15937316872@163.com (买春艳); yuliqiang0813@163.com (于立强); 2286854070@qq.com (薛新慧)

通讯作者 E-mail: zhouyang@caas.cn (周阳); zhanghongjun01@caas.cn (张宏军)

carry the same allelic variations at the known major vernalization gene *VRN-A1*, *VRN-B1*, and *VRN-B3* loci as well as the photoperiod gene *Ppd-D1* locus, but have different allelic variations only at the *VRN-D1* locus. The results showed that there were extensive variations at the heading date, over-wintering seedling mortality rate, and dead stem rate among the 156 wheat varieties(lines). Analysis of variance indicated that the heading date was mainly affected by genotype, environment, and the interaction between genotype and environment, while the over-wintering seedling mortality rate and dead stem rate were mainly affected by genotype and environment. There were significant differences in the heading date among the three allelic variations at the *VRN-D1* locus, and the heading date from early to late ranked as *Vrn-D1a*, *Vrn-D1b*, and *vrn-D1*. Under all environmental conditions, the cold resistance of the recessive *vrn-D1* was significantly better than that of the dominant *Vrn-D1a* and *Vrn-D1b*, with the average over-wintering seedling mortality rate decreased by 19.20% and 11.18%, respectively, and the average over-wintering dead stem rate decreased by 16.53% and 8.03%, respectively. Compared with *Vrn-D1a*, *Vrn-D1b* exhibited better cold resistance, with the average over-wintering seedling mortality rate and dead stem rate decreased by 8.02% and 8.52%, respectively. The results in this study provide important information for the utilization of different allelic variations at the *VRN-D1* locus to improve the heading date and cold resistance.

Keywords: *Triticum aestivum* L.; Vernalization gene *VRN-D1*; Heading date; Cold resistance; The Huang-Huai winter wheat region

小麦是世界上种植最广泛的粮食作物之一,不同地域的品种以最佳的抽穗开花时间来适应当地的生态环境^[1]。抽穗期特性不仅影响小麦的生育期和适应性,还直接或者间接影响小麦的产量和抗寒性^[2-3]。抽穗期主要受春化基因(*Vrn*)、光周期基因(*Ppd*)以及早抽穗基因(*Eps*)控制^[4]。

已报道的小麦春化基因主要有 *VRN-1*、*VRN-2*、*VRN-3* 和 *VRN-4*^[5]。其中, *VRN-1* 基因与拟南芥分生组织基因 *APETALA1* (*API*)、*CAULIFLOWER* (*CAL*) 和 *FRUITFULL* 属于同源基因^[6], 是控制小麦冬春生长习性的主要春化基因。*VRN-1* 包括 3 个直系同源基因 *VRN-A1*、*VRN-B1* 和 *VRN-D1*, 分别定位于 5A、5B 和 5D 染色体上^[4]。2005 年, Fu 等^[7] 在 *VRN-D1* 位点发现两个等位变异即显性 *Vrn-D1* (后命名为 *Vrn-D1a*) 和隐性 *vrn-D1*, 分别影响春性和冬性生长习性。相比于隐性 *vrn-D1* 等位变异, 显性 *Vrn-D1* 等位变异在 *vrn-D1* 等位基因第一个内含子区发生 4 235 bp 的大片段缺失。生产上尽管有些品种携带显性 *Vrn-D1*, 但生长习性上却表现半冬性生长习性。Zhang 等^[8] 进一步研究发现这些半冬性品种携带的显性 *Vrn-D1* 等位变异除了在第一个内含子中发生大片段缺失外, 在启动子上游 -161 bp 位置存在一个单核苷酸的替换, 由春性品种的胞嘧啶(C)替换成半冬性品种的腺嘌呤

(A), 并将具有 A 碱基的新等位变异正式命名为 *Vrn-D1b*。这样在 *VRN-D1* 位点存在 3 个主要等位变异: *Vrn-D1a*、*Vrn-D1b* 和 *vrn-D1*, 分别与春性、半冬性和冬性生长习性密切相关。

由于冬小麦抗寒性锻炼(低温驯化)和春化阶段都需要经过一段相似的低温过程^[9], 所以品种抗寒性与春化特性之间可能存在一定关系^[2-3]。研究表明, 控制小麦抗寒性的主效 QTL *Fr-A1* (*Fr1*) 和 *Fr-A2*、*Fr-B1* 以及 *Fr-D1* (*Fr2*) 分别定位于第 5 部分同源染色体 5A、5B 和 5D 长臂上, 与同样位于第 5 部分同源群的主要春化基因 *VRN-1* 存在不同程度的连锁关系^[10-13]。至于 *Fr-A1* 究竟是一个独立的基因还是 *VRN-A1* 基因的一因多效一直存在争议^[14-15]。Dhillon 等^[15] 利用二倍体栽培一粒小麦 (*Triticum monococcum* L.) 突变体研究认为, *VRN-1* 基因不同等位变异足以解释抗寒性之间的差别, 说明春化基因与抗寒基因是同一个基因。春化基因 *VRN-1* 通过下调抗寒相关基因的表达影响抗寒性^[16]。在春化开始之前, 春化基因 *VRN-1* 在冬性品种中不表达或表达量低, 而与抗寒性有关的 *CBF* 基因表达量却很高; 与冬性品种相反, *VRN-1* 基因在春性品种中表达量一直很高, 而 *CBF* 基因表达量却很低; 但是一旦春化结束, 冬性品种就与春性品种一样, *VRN-1* 基因表达量都很高, 而 *CBF* 基因表达量

显著降低^[17], 这些研究都说明春化基因与小麦抗寒性密切相关。

本研究选择在春化基因 *VRN-A1*、*VRN-B1* 和 *VRN-B3* 以及光周期基因 *Ppd-D1* 位点具有 *vrn-A1/vrn-B1/vrn-B3/Ppd-D1a* 相同基因型、仅在 *VRN-D1* 位点存在不同等位变异的 156 个小麦品种(系), 进行抽穗期调查和抗寒性表型鉴定, 以期明确 *VRN-D1* 不同等位变异间抽穗期和抗寒性差异, 为小麦适应性和抗寒性改良提供技术支撑。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

收集来自黄淮冬麦区、长江中下游麦区和西南冬麦区小麦品种(系)共计 254 份, 用于春化基因和光周期基因不同等位变异检测。基于基因型检测结果, 156 份小麦品种(系)作为供试材料用于抽穗期和抗寒性表型评价, 其中来自黄淮冬麦区、西南冬麦区和长江中下游麦区的材料分别有 138、13 和 5 份(表 1)。

1.2 春化基因和光周期基因不同等位变异分子标记检测

将供试材料播种在培养皿中, 室温条件下正常生长 5 d, 然后混取叶片, 用 DNA 快速提取试剂盒(北京天根生化科技有限公司)提取基因组 DNA。春化基因 *VRN-A1*、*VRN-B1*、*VRN-D1* 和 *VRN-B3* 以及光周期基因 *Ppd-D1* 不同等位变异检测的分子标记信息见表 2。PCR 反应在 Biometra Tehermocycler(德国)上进行, 反应体系为 20 μ L, 包括 2 \times *Taq* PCR Master Mix 10 μ L, 正、反引物各 1 μ L, DNA 模版(50~100 ng)1 μ L 和 ddH₂O 7 μ L。PCR 扩增程序为 94 $^{\circ}$ C 预变性 5 min, 94 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 50~60 $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 1~2 min, 35 个循环, 72 $^{\circ}$ C 后延伸 10 min。PCR 扩增产物用 2% 琼脂糖凝胶电泳检测。

1.3 田间试验和表型调查

2017/2018、2018/2019 和 2019/2020 连续 3 个小麦生长季(分别记作 2018 新乡、2019 新乡和 2020 新乡 3 个环境), 在中国农业科学院作物科学研究所新乡实验基地(113 $^{\circ}$ 46'E, 35 $^{\circ}$ 31'N)对 156 份小麦品种(系)进行抽穗期表型数据调查。整个试验采用完全随机区组设计, 2 次重复。1 行区, 行长 2 m, 行距 20 cm, 每行播种 40 粒。按照 Meng 等方法^[18]调查抽穗期(d)。

2020/2021 小麦生长季, 在山西农业大学定

襄试验基地(112 $^{\circ}$ 39'E, 38 $^{\circ}$ 50'N, 简称定襄)和太谷试验站(112 $^{\circ}$ 53'E, 37 $^{\circ}$ 42'N, 简称太谷)以及中国农业科学院作物科学研究所北京顺义基地(116 $^{\circ}$ 56'E, 40 $^{\circ}$ 23'N, 简称顺义)分别进行小麦抗寒性表型评价。试验采取完全随机区组设计, 设置 2 次重复, 1 行区, 行长 2 m, 行距 0.3 m, 每行点播 40 粒。按照国家区域试验方法进行抗寒性表型评价, 在 3 叶期每区选取 1 m 出苗整齐一致的样段作为调查样段。当冬前日平均温度降低 3 $^{\circ}$ C 时, 调查样段内冬前苗数和冬前茎数。春季返青后, 挖出样段内所有麦苗调查冬季死苗数和死茎数。越冬死苗率/%=死苗数/冬前总苗数 \times 100%; 越冬死茎率/%=死茎数/冬前总茎数 \times 100%。

1.4 统计分析

利用 SPSS 20.0 软件对不同环境下表型数据进行描述性统计、相关性、方差和多重比较分析(Tukey's multiple comparison test)。广义遗传力的计算公式为 $h^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2 / e + \sigma_e^2 / re)$, 其中 σ_g^2 、 σ_{ge}^2 和 σ_e^2 分别代表基因型均方、基因与环境互作均方和误差均方; e 和 r 分别代表环境和重复数^[23]。

2 结果与分析

2.1 小麦春化基因和光周期基因的等位变异

利用已知主要春化基因以及光周期基因不同等位变异分子标记对收集的 254 份小麦品种(系)进行基因型检测。结果发现, 156 份小麦品种(系)在 *VRN-A1*、*VRN-B1* 和 *VRN-B3* 位点携带隐性等位变异 *vrn-A1*、*vrn-B1* 和 *vrn-B3*, 并在 *Ppd-D1* 位点携带光周期不敏感等位变异 *Ppd-D1a*, 仅在 *VRN-D1* 位点携带不同的等位变异(图 1), 其中, 47 份品种(系)携带显性 *Vrn-D1a* 等位变异, 54 份品种(系)携带显性 *Vrn-D1b* 等位变异, 55 份品种(系)携带隐性 *vrn-D1* 等位变异(表 1)。

2.2 抽穗期和抗寒性表型分析

对 156 份小麦品种(系)3 年抽穗期方差分析发现, 基因型、环境以及基因型与环境间互作效应均显著(表 3)。不同环境间抽穗期呈极显著正相关, 相关系数(r)为 0.78~0.83(图 2A~图 2C)。抽穗期的广义遗传力为 0.942(表 3)。由表 4 可知, 不同环境间抽穗期存在差异。2018 年平均抽穗期最大(192.8 d), 变化范围为 186.5~199.0 d, 变异系数为 1.5%; 2019 年平均抽穗期最小(187.0 d), 变化范围为 177.5~194.5 d, 变异系数为 1.9%。

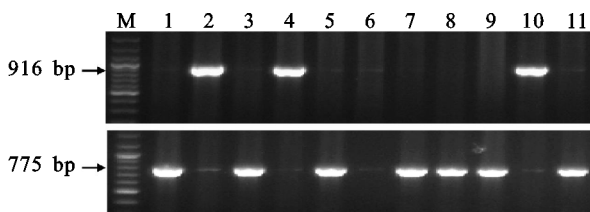
表 1 供试品种(系)信息及其春化基因VRN-D1位点不同等位变异
Table 1 Information of cultivars or lines and allelic variations at the VRN-D1 locus

麦区 Wheat region	品种(系) Variety(line)	VRN-D1 位点 VRN-D1 locus	麦区 Wheat region	品种(系) Variety(line)	VRN-D1 位点 VRN-D1 locus	麦区 Wheat region	品种(系) Variety(line)	VRN-D1 位点 VRN-D1 locus
黄淮 冬麦区 Huang- Huai winter wheat region	矮抗 58 Aikang 58	<i>vrn-D1</i>	黄淮 冬麦区 Huang- Huai winter wheat region	豫麦 70 Yumai 70	<i>vrn-D1</i>	黄淮 冬麦区 Huang- Huai winter wheat region	豫麦 18 Yumai 18	<i>Vrn-D1a</i>
	百农 160 Bainong 160	<i>vrn-D1</i>		豫麦 70-36 Yumai 70-36	<i>vrn-D1</i>		豫麦 18-99 Yumai 18-99	<i>Vrn-D1a</i>
	百农 64 Bainong 64	<i>vrn-D1</i>		豫麦 202 Yumai 202	<i>vrn-D1</i>		豫麦 47 Yumai 47	<i>Vrn-D1a</i>
	泛麦 8 号 Fanmai 8	<i>vrn-D1</i>		豫农 982 Yumai 982	<i>vrn-D1</i>		郑麦 9962 Zhengmai 9962	<i>Vrn-D1a</i>
	丰德存麦 1 号 Fengdecun 1	<i>vrn-D1</i>		中麦 895 Zhongmai 895	<i>vrn-D1</i>		中泛 4 Zhongfan 4	<i>Vrn-D1a</i>
	丰舞 981 Fengwu 981	<i>vrn-D1</i>		中育 9 号 Zhongyu 9	<i>vrn-D1</i>		周麦 11 Zhoumai 11	<i>Vrn-D1b</i>
	河农 6049 Henong 6049	<i>vrn-D1</i>		众麦 1 号 Zhongmai 1	<i>vrn-D1</i>		矮丰 3 号 Aifeng 3	<i>Vrn-D1b</i>
	衡 4399 Heng 4399	<i>vrn-D1</i>		众麦 2 号 Zhongmai 2	<i>vrn-D1</i>		百农 3217 Bainong 3217	<i>Vrn-D1b</i>
	济麦 19 Jimai 19	<i>vrn-D1</i>		周麦 22 Zhoumai 22	<i>vrn-D1</i>		百泉 3039 Baiquan 3039	<i>Vrn-D1b</i>
	济麦 20 Jimai 20	<i>vrn-D1</i>		周麦 24 Zhoumai 24	<i>vrn-D1</i>		泛麦 5 号 Fanmai 5	<i>Vrn-D1b</i>
	济麦 22 Jimai 22	<i>vrn-D1</i>		周麦 26 Zhoumai 26	<i>vrn-D1</i>		丰产 3 号 Fengchan 3	<i>Vrn-D1b</i>
	济南 13 Jinan 13	<i>vrn-D1</i>		周麦 27 Zhoumai 27	<i>vrn-D1</i>		富麦 2008 Fumai 2008	<i>Vrn-D1b</i>
	冀麦 38 Jimai 38	<i>vrn-D1</i>		周麦 32 Zhoumai 32	<i>vrn-D1</i>		藁城 8901 Gaocheng 8901	<i>Vrn-D1b</i>
	冀麦 585 Jimai 585	<i>vrn-D1</i>		周麦 9 号 Zhoumai 9	<i>vrn-D1</i>		河农 326 Henong 326	<i>Vrn-D1b</i>
	金丰 3 号 Jifeng 3	<i>vrn-D1</i>		洲元 9369 Zhouyuan 9369	<i>vrn-D1</i>		花塔 5 号 Huapei 5	<i>Vrn-D1b</i>
	开麦 18 Kaimai 18	<i>vrn-D1</i>		驻麦 4 号 Zhumai 4	<i>vrn-D1</i>		花塔 8 号 Huapei 8	<i>Vrn-D1b</i>
	开麦 21 Kaimai 21	<i>vrn-D1</i>		04 中 36 04zhong 36	<i>vrn-D1</i>		淮麦 22 Huaimai 22	<i>Vrn-D1b</i>
	良星 66 Liangxing 66	<i>vrn-D1</i>		保麦 2 号 Baomai 2	<i>vrn-D1a</i>		淮麦 28 Huaimai 28	<i>Vrn-D1b</i>
	良星 99 Liangxing 99	<i>vrn-D1</i>		博农 7023 Bonong 7023	<i>vrn-D1a</i>		冀 5265 Ji 5265	<i>Vrn-D1b</i>
	鲁麦 14 Lumai 14	<i>vrn-D1</i>		邯 4564 Han 4564	<i>vrn-D1a</i>		冀 87-5108 Ji 87-5108	<i>Vrn-D1b</i>
鲁麦 23 Lumai 23	<i>vrn-D1</i>	邯 4564 Han 4564	<i>vrn-D1a</i>	冀麦 26 Jimai 26	<i>Vrn-D1b</i>			
洛早 2 号 Luohan 2	<i>vrn-D1</i>	河农 822 Henong 822	<i>vrn-D1a</i>	金禾 9123 Jihe 9123	<i>Vrn-D1b</i>			
漯麦 4 号 Luomai 4	<i>vrn-D1</i>	衡 5229 Heng 5229	<i>vrn-D1a</i>	开麦 20 Kaimai 20	<i>Vrn-D1b</i>			
平安 8 号 Pingan 8	<i>vrn-D1</i>	衡观 35 Hengguan 35	<i>vrn-D1a</i>	科农 199 Kenong 199	<i>Vrn-D1b</i>			
平麦 998 Pingmai 998	<i>vrn-D1</i>	花塔 3 号 Huapei 3	<i>vrn-D1a</i>	连麦 2 号 Lianmai 2	<i>Vrn-D1b</i>			
山农 20 Shannong 20	<i>vrn-D1</i>	华成 3366 Huacheng 3366	<i>vrn-D1a</i>	鲁麦 7 号 Lumai 7	<i>Vrn-D1b</i>			
石家庄 8 号 Shijiazhuang 8	<i>vrn-D1</i>	兰考 198 Lankao 198	<i>vrn-D1a</i>	轮选 988 Lunxuan 988	<i>Vrn-D1b</i>			
皖麦 38 Wannai 38	<i>vrn-D1</i>	洛麦 23 Luomai 23	<i>vrn-D1a</i>	平安 6 号 Pingan 6	<i>Vrn-D1b</i>			
皖麦 50 Wannai 50	<i>vrn-D1</i>	洛麦 24 Luomai 24	<i>vrn-D1a</i>	石 4185 Shi 4185	<i>Vrn-D1b</i>			
皖麦 52 Wannai 52	<i>vrn-D1</i>	洛麦 26 Luomai 26	<i>vrn-D1a</i>	石麦 14 Shimai 14	<i>Vrn-D1b</i>			
西农 979 Xinong 979	<i>vrn-D1</i>	马场 2 号 Machang 2	<i>vrn-D1a</i>	石新 733 Shixin 733	<i>Vrn-D1b</i>			
新麦 9 号 Xinmai 9	<i>vrn-D1</i>	濮麦 9 Pumai 9	<i>vrn-D1a</i>	石新 828 Shixin 828	<i>Vrn-D1b</i>			
鼎麦 6 号 Dingmai 6	<i>vrn-D1</i>	石麦 12 Shimai 12	<i>vrn-D1a</i>	太学 7 号 Taixue 7	<i>Vrn-D1b</i>			
烟辐 188 Yanfu 188	<i>vrn-D1</i>	石麦 19 Shimai 19	<i>vrn-D1a</i>	泰山 23 Taishan 23	<i>Vrn-D1b</i>			
烟农 19 Yannong 19	<i>vrn-D1</i>	太空 6 号 Taikong 6	<i>vrn-D1a</i>	西安 8 号 Xi'an 8	<i>Vrn-D1b</i>			
烟农 21 Yannong 21	<i>vrn-D1</i>	新麦 26 Xinmai 26	<i>vrn-D1a</i>	新麦 11 Xinmai 11	<i>Vrn-D1b</i>			
烟农 836 Yannong 836	<i>vrn-D1</i>	郑麦 98 Tanmai 98	<i>vrn-D1a</i>	新麦 18 Xinmai 18	<i>Vrn-D1b</i>			
偃展 1 号 Yanzhan 1	<i>vrn-D1</i>	偃师 9 号 Yanshi 9	<i>vrn-D1a</i>	徐麦 856 Xumai 856	<i>Vrn-D1b</i>			
豫麦 52 Yumai 52	<i>vrn-D1</i>	偃展 4110 Yanzhan 4110	<i>vrn-D1a</i>	许科 1 号 Xuke 1	<i>Vrn-D1b</i>			
西南 冬麦区 South- western wheat region	许科 316 Xuke 316	<i>Vrn-D1b</i>	西南 冬麦区 South- western wheat region	繁 6 Fan 6	<i>Vrn-D1a</i>	西南 冬麦区 South- western wheat region	繁 6 Fan 6	<i>Vrn-D1a</i>
	许农 5 号 Xunong 5	<i>Vrn-D1b</i>		川麦 24 Chuanmai 24	<i>Vrn-D1a</i>		川麦 24 Chuanmai 24	<i>Vrn-D1a</i>
	小偃 22 Xiaoyan 22	<i>Vrn-D1b</i>		川麦 28 Chuanmai 28	<i>Vrn-D1a</i>		川麦 28 Chuanmai 28	<i>Vrn-D1a</i>
	烟农 999 Yannong 999	<i>Vrn-D1b</i>		川麦 42 Chuanmai 42	<i>Vrn-D1a</i>		川麦 42 Chuanmai 42	<i>Vrn-D1a</i>
	亿麦 6 号 Yimai 6	<i>Vrn-D1b</i>		川麦 46 Chuanmai 46	<i>Vrn-D1a</i>		川麦 46 Chuanmai 46	<i>Vrn-D1a</i>
	豫保 1 号 Yubao 1	<i>Vrn-D1b</i>		川麦 47 Chuanmai 47	<i>Vrn-D1a</i>		川麦 47 Chuanmai 47	<i>Vrn-D1a</i>
	豫麦 10 Yumai 10	<i>Vrn-D1b</i>		川农 16 Chuanmai 16	<i>Vrn-D1a</i>		川农 16 Chuanmai 16	<i>Vrn-D1a</i>
	豫麦 13 Yumai 13	<i>Vrn-D1b</i>		绵农 4 号 Mianong 4	<i>Vrn-D1a</i>		绵农 4 号 Mianong 4	<i>Vrn-D1a</i>
	豫麦 29 Yumai 29	<i>Vrn-D1b</i>		绵阳 11 Mianyang 11	<i>Vrn-D1a</i>		绵阳 11 Mianyang 11	<i>Vrn-D1a</i>
	豫农 949 Yunong 949	<i>Vrn-D1b</i>		绵阳 19 Mianyang 19	<i>Vrn-D1a</i>		绵阳 19 Mianyang 19	<i>Vrn-D1a</i>
	郑麦 004 Zhengmai 004	<i>Vrn-D1b</i>		绵阳 20 Mianyang 20	<i>Vrn-D1a</i>		绵阳 20 Mianyang 20	<i>Vrn-D1a</i>
	郑麦 17 Zhengmai 17	<i>Vrn-D1b</i>		绵阳 26 Mianyang 26	<i>Vrn-D1a</i>		绵阳 26 Mianyang 26	<i>Vrn-D1a</i>
	郑育麦 9987 Zhengyumai 9987	<i>Vrn-D1b</i>		南阳 756 Nanyang 756	<i>Vrn-D1a</i>		南阳 756 Nanyang 756	<i>Vrn-D1a</i>
	郑州 3 号 Zhengzhou 3	<i>Vrn-D1b</i>		下游麦区 Middle and Lower Yangtze Valleys wheat region	<i>Vrn-D1a</i>		下游麦区 Middle and Lower Yangtze Valleys wheat region	<i>Vrn-D1a</i>
	郑州 761 Zhengzhou 761	<i>Vrn-D1b</i>		长江中 下游麦区 Middle and Lower Yangtze Valleys wheat region	<i>Vrn-D1a</i>		长江中 下游麦区 Middle and Lower Yangtze Valleys wheat region	<i>Vrn-D1a</i>
中育 12 Zhongyu 12	<i>Vrn-D1b</i>	中游 12 Zhongyu 12	<i>Vrn-D1b</i>	中游 12 Zhongyu 12	<i>Vrn-D1b</i>			
周 8425B Zhou 8425B	<i>Vrn-D1b</i>	周 8425B Zhou 8425B	<i>Vrn-D1b</i>	周 8425B Zhou 8425B	<i>Vrn-D1b</i>			
周麦 19 Zhoumai 19	<i>Vrn-D1b</i>	周麦 19 Zhoumai 19	<i>Vrn-D1b</i>	周麦 19 Zhoumai 19	<i>Vrn-D1b</i>			
周麦 20 Zhoumai 20	<i>Vrn-D1b</i>	周麦 20 Zhoumai 20	<i>Vrn-D1b</i>	周麦 20 Zhoumai 20	<i>Vrn-D1b</i>			
周麦 23 Zhoumai 23	<i>Vrn-D1b</i>	周麦 23 Zhoumai 23	<i>Vrn-D1b</i>	周麦 23 Zhoumai 23	<i>Vrn-D1b</i>			
周麦 25 Zhoumai 25	<i>Vrn-D1b</i>	周麦 25 Zhoumai 25	<i>Vrn-D1b</i>	周麦 25 Zhoumai 25	<i>Vrn-D1b</i>			
川麦 22 Chuanmai 22	<i>Vrn-D1a</i>	川麦 22 Chuanmai 22	<i>Vrn-D1a</i>	川麦 22 Chuanmai 22	<i>Vrn-D1a</i>			

表 2 主要春化基因和光周期基因不同等位变异检测引物序列信息

Table 2 Information of primer sequences for different alleles at the main vernalization and photoperiod gene loci

基因位点 Gene locus	染色体 Chromosome	标记名称 Marker name	引物序列 Primer sequence(5'-3')	等位变异 Allele	片段大小 Fragment size/bp	退火温度 Annealing temperature/°C	参考文献 Reference
VRN-A1	5A	361S-F	AAGCCCGTTATATCACCTTA				
		VA1-R	GATGTGGCTCACCATCCACG	<i>Vrn-A1</i>	469	65	[19]
		361W-F	AAGCCCGTTATATCCCTTT				
		VA1-R	GATGTGGCTCACCATCCACG	<i>vrn-A1</i>	469	65	[19]
VRN-B1	5B	Intr1/B/F	CAAGTGAACGGTTAGGACA				
		Intr1/B/R3	CTCATGCCAAAAATTGAAGATGA	<i>Vrn-B1</i>	709/673	58	[7]
		Intr1/B/F	CAAGTGAACGGTTAGGACA				
		Intr1/B/R4	CAAATGAAAAGGAATGAGAGCA	<i>vrn-B1</i>	1149	56	[7]
VRN-D1	5D	NID/F	CTTAGAATCGATGGGGGAGTTA				
		NID/R1	TTCTTTGCCACCTTGTACGT	<i>Vrn-D1</i>	916	57	[20]
		NID/F	CTTAGAATCGATGGGGGAGTTA				
		NID/R2	TATGGAAGCAGGCAGAAATGGA	<i>vrn-D1</i>	775	57	[20]
		VRN1DF	CGACCCGGGCGGCACGAGTG				
		VRN1-SNP161CR	AGGATGGCCAGGCCAAAAACG	<i>Vrn-D1a</i>	612	65	[8]
VRN-B3	7B	VRN1DF	CGACCCGGGCGGCACGAGTG	<i>Vrn-D1b</i>	612	65	[8]
		VRN-SNP161AR	AGGATGGCCAGGCCAAAAACT				
		VRN4-B-INS-F	CATAATGCCAAGCCGGTGAGTAC	<i>Vrn-B3</i>	1200	57	[21]
		VRN4-B-INS-R	ATGTCTGCCAATTAGCTAGC				
Ppd-D1	2D	VRN4-BNOINS-F	ATGCTTTCGCTTGCCATCC	<i>vrn-B3</i>	1140	57	[21]
		VRN4-BNOINS-R	CTATCCCTACCGCCATTAG				
		Ppd-D1_F	ACGCCTCCCACTACACTG				
		Ppd-D1_R2	CACTGGTGGTAGCTGAGATT	<i>Ppd-D1a</i>	228	54	[22]
		Ppd-D1_R1	GTTGGTTCAAACAGAGAGC	<i>Ppd-D1b</i>	414	54	[22]



M: Ladder k; 1: 良星 66; 2: 石 4185; 3: 周麦 22; 4: 石麦 12; 5: 济麦 22; 6: 水(空白对照); 7: 烟农 19; 8: 石家庄 8 号; 9: 西农 979; 10: 周麦 25; 11: 矮抗 58。

M: Ladder k; 1: Liangxing 66; 2: Shi 4185; 3: Zhoumai 22; 4: Shimai 12; 5: Jimai 22; 6: ddH₂O (control); 7: Yan-nong 19; 8: Shijiazhuang 8; 9: Xinong 979; 10: Zhoumai 25; 11: Aikang 58.

图 1 VRN-D1 位点 *Vrn-D1* (916 bp) 和 *vrn-D1* (775 bp) 等位变异检测

Fig. 1 Identification of the alleles *Vrn-D1* (916 bp) and *vrn-D1* (775 bp) at the VRN-D1 locus

对越冬死苗率和越冬死茎率进行方差分析发现,基因型和环境效应均显著,而基因型与环境互作效应不显著(表 3)。不同环境间越冬死苗率或者越冬死茎率呈现极显著或显著正相关(图 2D~图 2I),越冬死苗率相关系数(r)为 0.28($P < 0.05$)~0.52($P < 0.01$);越冬死茎率相关系数为 0.32($P < 0.01$)~0.60($P < 0.01$)。越冬死苗率和越冬

死茎率的广义遗传力分别为 0.865 和 0.885(表 3)。在不同环境下,小麦品种(系)间越冬死苗率或者越冬死茎率均存在显著差异,越冬死苗率的变异系数为 34.6%(定襄)~78.7%(太谷),越冬死茎率的变异系数为 16.6%(定襄)~84.8%(太谷)。相比太谷,供试品种(系)在定襄和顺义平均越冬死苗率和越冬死茎率更高(表 4)。综合 3 个环境,平均越冬死苗率低于 20%的品种(系)有烟农 836(10.8%)、石家庄 8 号(12.0%)、皖麦 38(13.4%)、烟农 19(16.1%)和邯麦 13(17.5%)。

2.3 VRN-D1 位点不同等位变异抽穗期比较

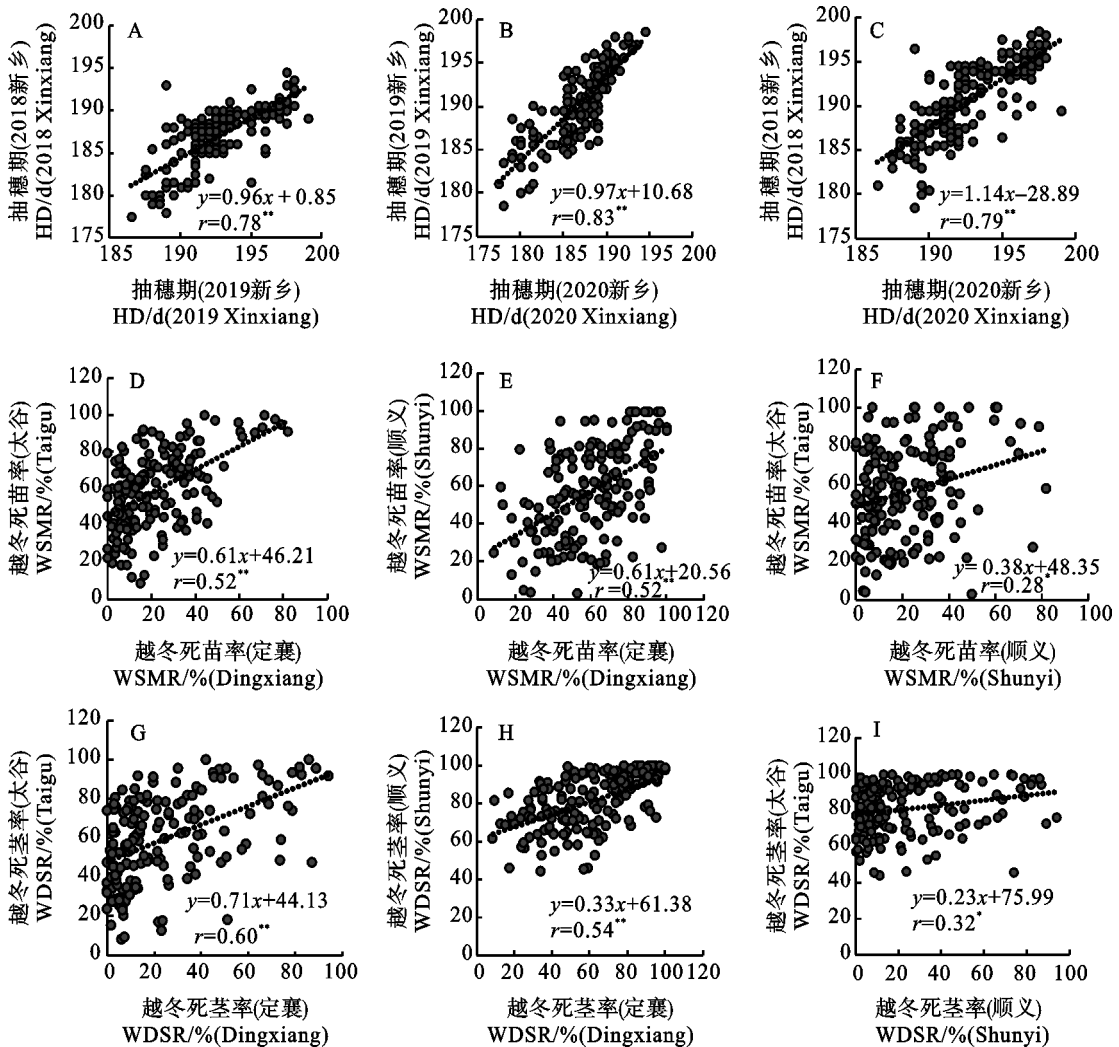
除了 2018 年显性等位变异 *Vrn-D1a* 与 *Vrn-D1b* 间抽穗期没有显著差异外,其他年份 VRN-D1 位点 3 个等位变异间抽穗期均存在显著差异。3 个环境呈现一致的趋势,抽穗期从早到晚依次为 *Vrn-D1a*、*Vrn-D1b* 和 *vrn-D1*(图 3)。在 2018 年、2019 年和 2020 年, *Vrn-D1a* 的抽穗期比 *Vrn-D1b* 分别早 1.1、3.4 和 2.4 d; *Vrn-D1b* 比 *vrn-D1* 抽穗期分别早 2.1、2.0 和 2.3 d; *Vrn-D1a* 与隐性 *vrn-D1* 间抽穗期差异最大,分别为 3.2、5.4 和 4.7 d。

表 3 抽穗期和抗寒性表型方差分析

Table 3 Analyses of variation of heading date and cold resistance

性状 Trait	来源 Source	自由度 <i>df</i>	均方 Mean square	F 值 <i>F</i> value	广义遗传力 Broad-sense heritability
抽穗期 Heading date	基因型 Genotype(G)	155	66.9	20.4**	0.942
	环境 Environment (E)	2	2 686.2	819.8**	
	基因型×环境 G×E	310	5.9	1.8**	
越冬死苗率 Over-wintering seedling mortality rate	基因型 Genotype (G)	155	1 661.1	3.1**	0.865
	环境 Environment (E)	2	135 062.1	247.8**	
	基因型×环境 G×E	310	504.2	0.9	
越冬死茎率 Over-wintering dead stem rate	基因型 Genotype (G)	155	1 346.2	3.9**	0.885
	环境 Environment (E)	2	277 158.8	820.9**	
	基因型×环境 G×E	310	353.7	1.0	

** : $P < 0.01$.



* : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$.

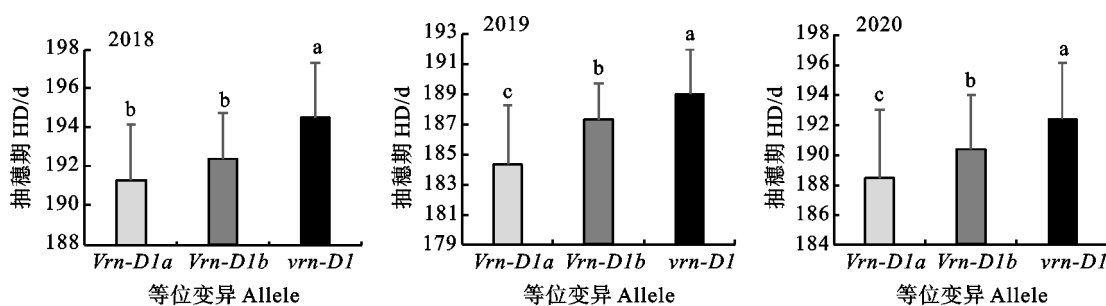
图 2 抽穗期、越冬死苗率和死茎率不同环境间相关分析

Fig. 2 Correlation analyses of heading date(HD), over-wintering seedling mortality rate(WSMR) and over-wintering dead stem rate(WDSR) among environments

表 4 供试材料抽穗期和抗寒性表型数据统计

Table 4 Statistical analysis of heading date and cold resistance in wheat cultivars

性状 Trait	环境 Environment	范围 Range	平均值±标准差 Mean±SD	变异系数 CV/%
抽穗期 Heading date/d	2018 新乡 2018 Xinxiang	186.5~199.0	192.8±2.9	1.5
	2019 新乡 2019 Xinxiang	177.5~194.5	187.0±3.6	1.9
	2020 新乡 2020 Xinxiang	178.5~198.5	190.5±4.2	2.2
死苗率 Over-wintering seedling mortality rate/%	定襄 Dingxiang	8.6~100.0	59.9±20.7	34.6
	太谷 Taigu	0.0~82.0	22.5±17.7	78.7
	顺义 Shunyi	3.3~100.0	56.9±24.1	42.4
死茎率 Over-wintering dead stem rate/%	定襄 Dingxiang	8.6~100.0	59.9±22.2	37.1
	太谷 Taigu	0.9~84.2	22.3±18.9	84.8
	顺义 Shunyi	44.3~100.0	81.1±13.5	16.6

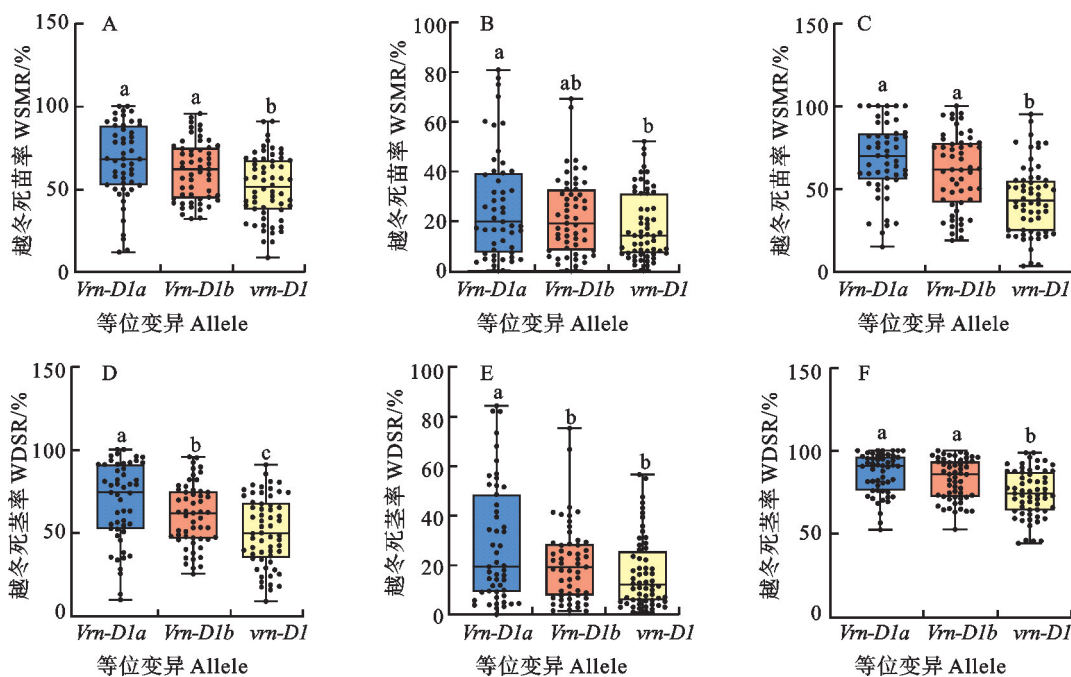


图柱上不同字母表示等位变异间在 0.05 水平差异显著。

Different letters on the columns indicate significance at 0.05 level among alleles.

图 3 *VRN-D1* 位点不同等位变异间抽穗期比较(新乡)

Fig. 3 Comparison of heading date(HD) among different alleles at the *VRN-D1* locus(Xinxiang)



A 和 D:定襄;B 和 E:太谷;C 和 F:顺义。图柱上不同字母表示不同等位差异在 0.05 水平差异显著。

A and D: Dingxiang; B and E: Taigu; C and F: Shunyi. Different letters on the columns indicate significance among alleles at 0.05 level.

图 4 *VRN-D1* 位点不同等位变异间越冬死苗率和越冬死茎率比较

Fig. 4 Comparison of over-wintering seedling mortality rate(WSMR) and over-wintering dead stem rate(WDSR) among different alleles at the *VRN-D1* locus

2.4 VRN-D1 位点等位变异间抗寒性差异分析

VRN-D1 位点 3 个等位变异抗寒性从强到弱依次为 *vrn-D1*、*Vrn-D1b* 和 *Vrn-D1a* (图 4)。在所有环境下,隐性 *vrn-D1* 的越冬死苗率和越冬死茎率显著低于显性 *Vrn-D1a* 和 *Vrn-D1b*; 而 *Vrn-D1b* 同样比 *Vrn-D1a* 表现出较好的抗寒性,特别是在越冬死苗率上多数环境下两种等位变异间呈现显著差异。在 3 个环境下,等位变异 *vrn-D1* 的越冬死苗率和死茎率比 *Vrn-D1a* 分别下降 19.76% 和 22.63%、10.52% 和 13.76% 以及 27.33% 和 13.2%, 平均分别下降 19.20% 和 16.53%; *vrn-D1* 的越冬死苗率和死茎率比 *Vrn-D1b* 分别下降 11.41% 和 11.70%、4.72% 和 4.23% 以及 17.42% 和 8.17%, 平均分别下降 11.18% 和 8.03%; *Vrn-D1b* 的越冬死苗率和死茎率比 *Vrn-D1a* 分别下降 8.35% 和 10.94%、5.80% 和 9.52% 以及 9.91% 和 5.10%, 平均下降 8.02% 和 8.52%。

3 讨论

不同于前人比较春化或者光周期位点不同等位变异组合对小麦抗寒性的影响^[24-25],本研究利用已知春化基因和光周期基因对收集的材料进行分子标记检测,选取在 *VRN-A1*、*VRN-B1* 和 *VRN-B3* 以及 *Ppd-D1* 位点携带隐性等位变异和光周期不敏感等位变异、仅在 *VRN-D1* 位点携带不同等位变异的材料进行分析,从材料选择上尽量避免其他春化和光周期位点不同等位变异对 *VRN-D1* 位点效应的影响。同时,选择的试验材料主要集中在黄淮冬麦区,但由于黄淮冬麦区 *Vrn-D1a* 基因型相对于 *Vrn-D1b* 和 *vrn-D1* 基因型频率较低,为了从试验设计上尽量避免因样本量的差异造成的试验误差,增加了部分来自长江中下游冬麦区和西南冬麦区的材料。

VRN-D1 位点 3 个等位变异具有显著的抗寒性差异,以适应不同麦区对品种(系)的抗寒性需求。3 个等位变异中,携带显性 *Vrn-D1a* 的春性品种(系)抗寒性最差。Guo 等^[20]证实 *Vrn-D1a* 主要分布在南方秋播春麦区和黄淮冬麦区南片。在南方秋播春麦区,由于冬季温度较高,携带 *Vrn-D1a* 的品种(系)可以安全越冬。黄淮冬麦区南片春性品种(系)绝大多数携带 *Vrn-D1a*, 这些品种(系)历史上多在晚茬地种植。但由于气候变化,年度间极端天气出现频率增加,春性品种频繁发生冻害,所以黄淮冬麦区目前生产上很少有春

性品种(系)种植,这也反映出携带 *Vrn-D1a* 品种(系)抗寒性较差的事实。北部冬麦区小麦品种(系)均携带 *vrn-D1* 等位变异,可能和该生态区对品种(系)抗寒性要求高有关。

Vrn-D1b 等位变异是目前发现唯一控制半冬性生长习性的等位变异^[8]。本研究首次明确了 *Vrn-D1b* 等位变异与冬季抗寒性的关系,并证实抗寒性上隐性 *vrn-D1* 要显著优于 *Vrn-D1b*。*Vrn-D1b* 主要分布在黄淮冬麦区南片,这一生态区位于南方秋播春麦区向北方冬麦区的过渡区域,冬季温度比黄淮冬麦区北片和北部冬麦区高,麦田“带绿”越冬,冬季麦苗仍然缓慢生长,对品种(系)抗寒性的要求没有后两个麦区的要求高^[26],这可能是携带 *Vrn-D1b* 品种(系)比例高的原因。黄淮冬麦区北片品种(系)绝大多数携带 *vrn-D1*,也发现少数品种(系)携带 *Vrn-D1b*^[8]。多年生产实践表明,黄淮北片易在冬前气温骤降时发生冻害的品种基本上都含有 *Vrn-D1b* 等位变异^[20],比如 2009、2015 和 2022 年发生严重冻害的品种多数含有 *Vrn-D1b*。因此黄淮北片育种中应用携带有 *Vrn-D1b* 的半冬性品种做亲本时,杂交后代应加强对抗寒性的鉴定和选择。

VRN-D1 位点 3 个等位变异抽穗期早晚与其冬季抗寒性呈现相反的关系,即抽穗期早的 *Vrn-D1a* 品种(系)抗寒性最差,抽穗期晚的 *vrn-D1* 品种(系)抗寒性最好,而 *Vrn-D1b* 抽穗期和抗寒性都居中。应该指出的是,这种关系是在不考虑其他春化基因和光周期基因影响的前提下,仅限于 *VRN-D1* 位点不同等位变异之间的比较,并不是所有早抽穗的品种(系)抗寒性都差,有些冬性品种(系)本身抽穗很早,但抗寒性很好^[27]。因此,在利用春化基因进行改良时,要注意亲本的春化基因组合。Zhang 等^[27]通过分析亲本石家庄 8 号和石麦 12 已知春化和光周期位点等位变异的基础上,发现两个亲本仅在 *VRN-D1* 位点存在等位变异差异,因此利用石家庄 8 号的隐性 *vrn-D1* 去替换石麦 12 的显性 *Vrn-D1a*,选育出抗寒小麦品种轮选 103,实现了通过改变品种生长发育节奏改良亲本石麦 12 抗寒性的目的。

小麦抽穗期除了受春化基因和光周期基因影响外,还受到材料自身早抽穗基因的影响^[4],这些基因间相互调控,共同决定抽穗期的早晚^[5]。本研究仅考虑了目前已报道的主要春化基因 *VRN-A1*、*VRN-B1*、*VRN-D1* 和 *VRN-B3* 以及光周期基

因*Ppd-D1*,而且*VRN-D1* 位点 3 种等位基因间的抽穗期差异是建立在品种(系)抽穗期平均值的比较,因此就会出现携带全部隐性等位基因却表现早抽穗的品种(系),比如烟农 21,这类品种(系)可能本身携带早抽穗基因或者春化基因新的早抽穗等位变异,因此后续要对这类品种(系)的早抽穗遗传基础进行解析,为品种(系)的合理布局提供信息。

参考文献:

- [1] SHI C N, ZHAO L, ZHANG X F, *et al.* Gene regulatory network and abundant genetic variation play critical roles in heading stage of polyploidy wheat [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1):6.
- [2] ARJONA J M, ROYO C, DREISIGACKER S, *et al.* Effect of *Ppd-A1* and *Ppd-B1* allelic variants on grain number and thousand kernel weight of durum wheat and their impact on final grain yield [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9:888.
- [3] SOLEIMANI B, LEHNERT H, BABBEN S, *et al.* Genome wide association study of frost tolerance in wheat [J]. *Scientific Reports*, 2022, 12(1):5275.
- [4] KAMRAN A, IQBAL M, SPANER D. Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): A key factor for global adaptability [J]. *Euphytica*, 2014, 197(1):1.
- [5] XU S J, CHONG K. Remembering winter through vernalization [J]. *Nature Plants*, 2018, 4(12):997.
- [6] YAN L, LOUKOIANOV A, TRANQUILLI G, *et al.* Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(10):6263.
- [7] FU D L, SZUCS P, YAN L L, *et al.* Large deletions within the first intron in *VRN-1* are associated with spring growth habit in barley and wheat [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2005, 273(1):54.
- [8] ZHANG J, WANG Y Y, WU S W, *et al.* A single nucleotide polymorphism at the *Vrn-D1* promoter region in common wheat is associated with vernalization response [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 125(8):1697.
- [9] DING Y L, SHI Y T, YANG S H. Molecular regulation of plant responses to environmental temperatures [J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(4):544.
- [10] GALIBA G, QUARRIE S A, SUTKA J, *et al.* RFLP mapping of the vernalization (*Vrn1*) and frost resistance (*Frl*) genes on chromosome 5A of wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1995, 90(7):1174.
- [11] TÓTH B, GALIBA G, FEHÉR E, *et al.* Mapping genes affecting flowering time and frost resistance on chromosome 5B of wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 107(3):509.
- [12] ZHANG J J, ISLAM M S, ZHAO Y, *et al.* Non-escaping frost tolerant QTL linked genetic loci at reproductive stage in six wheat DH populations [J]. *The Crop Journal*, 2022, 10(1):147.
- [13] CHEN Y, KAVIANI M, YOOSEFZADEH NAJAFABADI M, *et al.* Copy number variation at *Vrn-A1* and haplotype diversity at *Fr-A2* are major determinants of winter survival of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) in Eastern Canada [J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 2024, 104(4):336.
- [14] SUTKA J. Genes for frost resistance in wheat [J]. *Euphytica*, 2001, 119(1):169.
- [15] DHILLON T, PEARCE S P, STOCKINGER E J, *et al.* Regulation of freezing tolerance and flowering in temperate cereals: The *VRN-1* connection [J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(4):1846.
- [16] CACCIALUPI G, MILC J, CARADONIA F, *et al.* The *Triticum aestivum* *CBF* gene cluster-to frost resistance and beyond [J]. *Cells*, 2023, 12(22):2606.
- [17] GALIBA G, VÁGÚJFALVI A, LI C X, *et al.* Regulatory genes involved in the determination of frost tolerance in temperate cereals [J]. *Plant Science*, 2009, 176(1):12.
- [18] MENG L Z, LIU H W, YANG L, *et al.* Effects of the *Vrn-D1b* allele associated with facultative growth habit on agronomic traits in common wheat [J]. *Euphytica*, 2016, 211(1):113.
- [19] SHERMAN J D, YAN L, TALBERT L, *et al.* A PCR marker for growth habit in common wheat based on allelic variation at the *VRN-A1* gene [J]. *Crop Science*, 2004, 44(5):1832.
- [20] GUO X R, WANG Y Y, MENG L Z, *et al.* Distribution of the *Vrn-D1b* allele associated with facultative growth habit in Chinese wheat accessions [J]. *Euphytica*, 2015, 206(1):1.
- [21] YAN L, FU D, LI C, *et al.* The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(51):19581.
- [22] BEALES J, TURNER A, GRIFFITHS S, *et al.* A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 115(5):721.
- [23] LI T, LIU H W, MAI C Y, *et al.* Variation in allelic frequencies at loci associated with kernel weight and their effects on kernel weight-related traits in winter wheat [J]. *The Crop Journal*, 2019, 7(1):30.
- [24] 游光霞, 孙果忠, 张秀英, 等. 中国黄淮海地区小麦品种抗寒性及其与*VRN1* 基因型的关系 [J]. *作物学报*, 2015, 41(4):557.
- YOU G X, SUN G Z, ZHANG X Y, *et al.* Cold hardiness and its relationship with the *VRN1* genotypes in wheat varieties in the Yellow-Huai-Hai River Valley Region of China [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(4):557.
- [25] 杨芳萍, 郭莹, 田媛媛, 等. 甘肃省小麦地方品种春化光周期基因效应及抗寒性评价 [J]. *作物学报*, 2025, 51(2):370.
- YANG F, GUO Y, TIAN Y, *et al.* Effect of vernalization and photoperiod genes and evaluation of cold tolerance for wheat landraces from Gansu Province [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2025, 51(2):370.
- [26] 庄巧生. 中国小麦品种改良及系谱分析 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2003.
- ZHUANG Q S. Chinese wheat improvement and pedigree analysis [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2003.
- [27] ZHANG H J, XUE X H, GUO J, *et al.* Association of the recessive allele *vrn-D1* with winter frost tolerance in bread wheat [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:879768.