

不同水分条件下小麦回交导入系群体旗叶持绿性与千粒重的遗传相关分析

辛筱筱¹, 栗孟飞¹, 刘媛¹, 程宏波¹, 常磊²,
陈菁菁¹, 柴守玺², 杨德龙¹

(1. 甘肃省干旱生境作物学重点实验室, 甘肃农业大学生命科学技术学院, 甘肃兰州 730070;

2. 甘肃农业大学农学院, 甘肃兰州 730070)

摘要: 以小麦回交导入系(ILs)群体(西峰20×晋麦47)160个株系及其亲本作为供试材料, 研究干旱胁迫(DS)和正常灌溉(WW)条件下小麦不同发育时期旗叶叶绿素含量(ChlC)和千粒重(TGW)遗传特点和相互关系, 并且评价该群体的遗传变异。结果表明, 在两种水分条件下, 小麦ILs群体及亲本的不同发育阶段旗叶ChlC和TGW表型值均呈显著差异, WW条件下的各性状表型值显著高于DS条件下的, 旱胁迫系数在0.79~0.91之间。在两种水分条件下, 小麦ILs群体各性状表型值介于双亲之间, 且偏向于轮回亲本晋麦47, 体现出回交导入系群体的遗传特性。群体内各性状表型变异广泛, 且存在超亲分离, 变异系数在8.39%~16.71%(DS)和8.61%~16.54%(WW), 多样性指数在0.74~0.83(DS)和0.71~0.82(WW), 遗传力较低, 在0.29~0.62(DS)和0.20~0.50(WW)之间。ChlC与TGW间呈现极显著正相关($r=0.500^{**} \sim 0.629^{**}$, DS; $0.488^{**} \sim 0.622^{**}$, WW), 其中灌浆期的旗叶ChlC与TGW表现出较高的相关性($r=0.629^{**}$, DS; 0.622^{**} , WW), DS条件下的相关系数普遍高于WW的; 同时ChlC对TGW具有显著的正向直接作用, 灌浆期ChlC正向直接作用较大(0.582^{**} , DS; 0.312^{**} , WW)。说明该群体适合进行小麦抗旱性状数量遗传研究, 其研究结果将为进一步解析干旱调控小麦持绿性和千粒重表型变异的遗传基础, 及其QTL精细定位奠定一定的理论基础。

关键词: 小麦; 回交导入系; 干旱胁迫; 持绿性; 千粒重; 数量遗传

中图分类号: S512.1 **文献标志码:** A

Genetic analysis of stay – green of flag leaf and thousand-grain weight in introgression lines of wheat under different water conditions

XIN Xiao-xiao¹, LI Meng-fei¹, LIU Yuan¹, CHENG Hong-bo¹, CHANG Lei²,
CHENG Jing-jing¹, CHAI Shou-xi², YANG De-long¹

(1. Gansu Provincial Key Lab of Aridland Crop Science, College of Life Science and Technology,

Gansu Agriculture University, Lanzhou, Gansu 730070, China;

2. Agronomy College, Gansu Agriculture University, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: A total of 160 introgression lines (ILs) and two parents, Xifeng 20 and Jinmai 47, were used to investigate quantitative genetic characteristics of chlorophyll content (ChlC) of flag leaf at different development stages and thousand-grain weight (TGW), and evaluate the correlations between the two traits and genetic variations of the ILs under drought stress (DS) and well-watered (WW) conditions. The results showed that there were significant differences in phenotypic values of ChlC at different growth stages and TGW in wheat ILs and two parents under two water conditions. All phenotypic values under the WW condition were significantly higher than those under the DS, associated with the drought-stress coefficients ranging from 0.79 to 0.91. Under two water conditions, the phenotypic means of all traits in the ILs were intermediated between those of two parents, but tended to be closer to the recurrent parent Jingmai 47.

收稿日期: 2016-10-20 修回日期: 2016-12-12

基金项目: 国家自然科学基金项目(31760385, 31460348, 30960195); 甘肃省农业生物技术研究与开发项目(GNSW-2015-18); 甘肃农业大学“伏羲人才”计划(FXRC20130102)

作者简介: 辛筱筱(1989—), 女, 甘肃天水人, 硕士研究生, 研究方向为小麦遗传多样性。E-mail: 1114316966@qq.com。

通信作者: 杨德龙(1975—), 男, 甘肃靖远人, 副教授, 主要从事作物抗旱生理与分子生物学研究。E-mail: yangdl@gansu.edu.cn。

The phenotypic values of all traits in the ILs varied widely, altogether with presenting substantial transgressive segregation. The coefficients of variations differed from 8.39% to 16.71% under the DS and from 8.61% to 16.54% under the WW, while the genetic diversity indices altered from 0.74 to 0.83 under the DS and from 0.71 to 0.82 under the WW. The heritability of all traits was lower, with a range of 0.29 to 0.62 under the DS and 0.20 to 0.50 under the WW. There were significantly positive correlations ($r = 0.500^{**} \sim 0.629^{**}$, DS; $0.488^{**} \sim 0.622^{**}$, WW) between ChlC and TGW, with ChlC having higher correlation coefficients at the grain-filling stage and under the DS condition. Furthermore, ChlC showed positive effects on TGW, and higher effects (0.582^{**} , DS; 0.312^{**} , WW) to TGW were associated with ChlC at the grain-filling stage. The result indicates the feasibility of using the ILs in quantitative genetic study in wheat drought tolerance, providing a theoretical basis for further dissecting the genetic basis and QTL fine mapping for green-stay trait and thousand-grain weight in wheat regulated by drought stress.

Keywords: wheat; introgression lines; drought stress; stay-green; thousand-grain weight; quantitative genetics

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是我国四大粮食作物之一, 常年播种面积约 2.67×10^7 hm^2 , 占粮食作物播种总面积的 27.0% 左右, 占粮食作物总产量的 22.0% 左右^[1]。随着农业用水资源的日益匮乏, 干旱已成为小麦减产的最主要的环境影响因子, 每年我国因不同程度干旱导致的小麦减产在 30% 以上, 其危害相当于其他自然灾害的总和^[2]。研究表明, 小麦产量形成是源-流-库协同互作的复杂生理生化过程, 主要取决于功能叶片的持绿性^[3]。尤其是, 小麦生育后期(抽穗期至灌浆期)是其产量形成的关键时期, 同时也是对水分响应极为敏感的时期, 该时期旗叶已成为小麦最为主要的光合器官^[3-4]。在此条件下, 小麦旗叶保持较高的叶绿素含量和一定的绿叶面积往往具有较高的产量潜势, 表现出较强的抗旱性^[4], 这种性状有利于植株延缓叶片衰老, 改善蒸腾效率和延长光合作用时间^[5], 从而有效地促进干物质积累、转运和籽粒灌浆, 提高粒重和产量^[6]。因此, 解析干旱胁迫条件下小麦生育后期旗叶持绿性与粒重关系及其遗传特征对提高小麦抗旱遗传改良效率具有重要意义。

小麦持绿性是一个复杂的生理代谢过程^[7]。现已证明, 叶绿素合成主要受谷氨酰 tRNA 还原酶、胆色素原合酶、尿叶琳原 III 合酶、NADPH 原叶绿素酸酯氧化还原酶、叶绿素合酶、叶绿素酸酯 a 氧化酶等关键酶及其基因表达调控^[8]; 且其表型易受基因型、环境、基因型 × 环境互作等因子的显著影响^[9-11]。借助分子数量遗传学手段发现, 小麦持绿性和千粒重属于多基因控制的复杂数量性状, 遗传力低, 易受水分环境影响^[9, 12-13]。前人利用初级作图群体, 如重组近交系群体 (recombinant inbred line, RIL)^[11-12]、加倍单倍体群体 (doubled haploid line, DH)^[13] 等, 对小麦持绿性和千粒重进行数量性状位点 (quantitative

trait locus, QTL) 定位发现, 控制这些性状的 QTL 在小麦整个基因组上均有分布, 其遗传受加性、上位性及其与水分环境互作效应控制, 且不同的环境和遗传背景数量遗传基础有显著差异。因此, 利用不同背景小麦材料, 设置不同的水分处理, 有利于挖掘更多控制这些性状的抗旱遗传信息。

小麦回交导入系 (introgression lines, ILs) 群体的建立为小麦基因从初级定位向精细定位发展奠定了良好的材料基础。通过多次回交建立的小麦 ILs 群体表现高比率的轮回亲本基因型, 同时保留少量供体亲本染色体片段 (基因), 有效排除了不同遗传背景对导入基因的干扰, 是检测目标性状 QTL/基因, 进行基因精细定位与克隆的理想遗传材料。施伟等^[14] 利用晋麦 47 和长 6878 分别作为供体亲本, 鲁麦 14 作为轮回亲本, 分别构建了两套 ILs 群体, 并对其进行了抗旱性相关性状 QTL 定位分析。陈稳良等^[15] 以晋麦 47 为轮回亲本, 鲁麦 14 为供体亲本, 构建 ILs 群体, 通过分子标记技术检测, 对不同水分条件下小麦抗旱相关性状和生理性状进行了 QTL 定位。Ibrahim 等^[16] 利用 2 套小麦 ILs 群体 (Triso × Syn084 和 Devon × Syn084) 对小麦抗旱相关性状进行了精细定位。以上研究为揭示小麦抗旱性相关复杂数量性状的遗传特性和抗旱相关性状精细定位奠定了良好的材料基础和理论依据。因此, 本研究以西峰 20 × 晋麦 47 杂交创建的 ILs 群体作为供试材料, 研究干旱胁迫和灌溉条件下不同发育时期小麦旗叶叶绿素含量和千粒重相关性及其数量遗传特性, 并对 ILs 群体的遗传变异进行评价, 旨在为小麦抗旱性研究和遗传改良提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料

以强抗旱性的冬小麦西峰 20 为供体亲本, 以抗

旱高产品种晋麦 47 为轮回亲本,创建的 ILs(BC3F4)群体 160 个株系为供试材料,群体两亲本在抗旱性和千粒重上遗传差异较大。其中,供体亲本西峰 20 是以西峰 18 作为母本,CA8055 作为父本,通过有性杂交、分离世代的单株选择,育成的具有抗旱、抗寒、抗病性强的新品种。轮回亲本晋麦 47 是以 12057 为母本,(522 × K37 - 20)为父本,经杂交,采用后裔育种选育而成,高产,抗寒耐冻性好,分蘖较强,灌浆速度快,现为国家黄淮旱地、山西省旱地、陕西省旱地区试的对照品种。

试验于 2013 年 10 月—2014 年 6 月在甘肃省兰州市榆中县小麦试验点(35°51'N,104°07'E,平均海拔 1 900 m,平均气温 6.6℃,年降雨量 450 mm,年蒸发量 1 450 mm,无霜期 140 d)进行。小麦播前基肥施用量为纯 N 180 kg·hm⁻²,P₂O₅ 120 kg·hm⁻²,K₂O 75 kg·hm⁻²,在整个生育期内均不再施肥。田间试验水分管理分为雨养,即干旱胁迫(drought stress, DS)和灌溉(well watered, WW)两种处理,播前均统一灌底墒水 900 m³·hm⁻²。灌溉处理按正常的田间水分管理进行,分别在越冬前、翌年拔节期和开花期补充灌水,每次灌水量均为 600 m³·hm⁻²。雨养的试验材料仅越冬前灌水 750 m³·hm⁻²,其余生育期依靠自然降水,全生育期(播种至收获)降水量为 103 mm。以上试验为随机区组设计,3 次重复,6 行区,均为稀条播,行长 1 m,行距 0.2 m,每行点播小麦 60 粒。

1.2 试验方法

1.2.1 目标性状的测定 在小麦的抽穗期、开花期和灌浆期,利用便携式叶绿素测定仪(SPAD - 502Plus,日本)测定不同水分条件下 ILs 群体亲本和各株系的旗叶叶绿素含量(ChlC),分别记为 ChlCh, ChlCf 和 ChlCg。在小麦收获脱粒后,风干种子,测定各株系及其亲本的千粒重(TGW)。以上表型测定均 5 次重复,求平均值,计算干旱胁迫系数(drought stress coefficient, DSC),即干旱胁迫下表型值与灌溉条件下表型值的比值(DS/WW),代表材料的抗旱性^[17]。

1.2.2 数据统计 采用 DPSv7.05 统计软件进行不同处理间小麦 ILs 群体表型性状基本统计量,并进行方差分析、相关分析和通径分析,并计算广义遗传力(h_B^2),即 $h_B^2 = V_a / (V_a + V_e)$ 。在小麦 ILs 群体中,各基因位点的遗传方差等于加性方差,广义遗传力等于狭义遗传力。其中: V_a 代表加性方差; V_e 代表

环境方差,利用 ILs 群体 160 个株系系内变异的平均方差进行估算。 $(V_a + V_e)$ 为小麦 ILs 群体的表型方差。性状表型多样性指数的计算采用 Shannon 和 Weaver 的方法^[18]。

2 结果与分析

2.1 小麦 ILs 群体与其亲本叶绿素含量和千粒重的表型分析

在两种水分条件下,小麦 ILs 群体两亲本不同发育阶段旗叶 ChlC 和 TGW 表型值均呈显著或极显著差异(表 1)。供体亲本西峰 20 不同发育时期旗叶 ChlC 表型值显著高于轮回亲本晋麦 47,而 TGW 表型值反之。ILs 群体各性状的表型值均介于两亲本之间,群体内各株系变异广泛,存在超亲分离现象,不同发育时期旗叶 ChlC 的变异系数在 9.89% ~ 16.71% (DS)和 11.4% ~ 16.54% (WW)之间;TGW 的变异系数分别为 8.39% (DS)和 8.61% (WW)。表明,小麦 ILs 群体双亲对所考察性状有贡献的等位基因在后代群体中得到广泛分离,呈现出多基因控制的数量性状特点,且目标性状表型多偏于轮回亲本晋麦 47,体现出导入系群体的遗传特性。同时,小麦 ILs 群体所有目标性状偏度和峰度系数的绝对值普遍小于 1,表型符合正态分布,表明这些性状系典型的多基因控制的复杂数量性状。

小麦 ILs 群体及其双亲 WW 条件下的目标性状表型值显著高于 DS 条件下(表 1),各目标性状的早胁迫系数在 0.79 ~ 0.91 之间(图 1)。其中,西峰 20 的旗叶 ChlC 早胁迫系数随着生育期的推移稳定增大,千粒重的早胁迫系数较高(0.90)。晋麦 47 的旗叶 ChlC 早胁迫系数随着生育期的推移而下降,千粒重的早胁迫系数较低(0.87)。小麦 ILs 群体的旗叶 ChlC 早胁迫系数在开花期最高(0.91),千粒重的早胁迫系数介于双亲之间(0.89)。由此看出,在个体和群体水平上反映出小麦旗叶 ChlC 和 TGW 的表型变异易受水分环境的影响。

2.2 小麦 ILs 群体叶绿素和千粒重的相关分析

从表 2 看出,在不同水分环境条件下,小麦 ILs 群体不同发育时期旗叶 ChlC 间呈不同程度的正相关($r = 0.256 \sim 0.505^{**}$, DS; $0.312^* \sim 0.429^{**}$, WW)。而 ChlC 与 TGW 间呈现极显著正相关($r = 0.500^{**} \sim 0.629^{**}$, DS; $0.488^{**} \sim 0.622^{**}$, WW),其中灌浆期的旗叶 ChlC 与 TGW 表现出较高的相关性($r = 0.629^{**}$, DS; 0.622^{**} , WW),且 DS 条件下的相关系数普遍高于 WW。说明在 DS 条件下,小麦灌浆期维持较高的叶绿素含量对千粒重具有重要作用。

表 1 不同水分条件下小麦 ILs 及其亲本的性状表型值

Table 1 Phenotypes of the ILs and its parents under different water conditions

| 性状 Trait | 水分处理 Water treatment | 亲本 Parent | | | ILs 群体 ILs population | | | |
|-----------------|----------------------------|---------------------|--------------------|----------|-----------------------|--------------|----------------|----------------|
| | | 晋麦 47 Jingmai 47 | 西峰 20 Xifeng 20 | <i>F</i> | 均值 Mean | 变异系数 CV/% | 偏度 Skewness | 峰度 Kurtosis |
| ChlCh (SPAD) | DS | 43.49 | 47.52 | 11.14** | 45.27 | 9.89 | 0.32 | 0.81 |
| | WW | 48.11 | 57.13 | 11.17** | 51.82 | 15.86 | -1.01 | -0.55 |
| | <i>F</i> | 2.1* | 23.81** | | 42.23** | | | |
| ChlCf (SPAD) | DS | 50.33 | 55.23 | 16.82** | 52.49 | 16.71 | 0.51 | 0.47 |
| | WW | 57.72 | 62.54 | 11.97** | 57.94 | 16.54 | -0.33 | 1.20 |
| | <i>F</i> | 22.9** | 9.5* | | 33.21** | | | |
| ChlCg (SPAD) | DS | 40.85 | 46.61 | 1.14** | 40.22 | 12.37 | -0.84 | 0.82 |
| | WW | 50.78 | 52.75 | 2.81** | 51.10 | 11.42 | 1.14 | 0.77 |
| | <i>F</i> | 79.76** | 60.45** | | 91.91** | | | |
| TGW/g | DS | 46.62 | 39.54 | 35.92** | 44.35 | 8.39 | -0.72 | 1.23 |
| | WW | 53.61 | 43.96 | 26.17** | 49.94 | 8.61 | -0.62 | -0.85 |
| | <i>F</i> | 29.61** | 10.20** | | 12.34** | | | |

注: ChlCh, ChlCf 和 ChlCg 分别表示抽穗期、开花期和灌浆期旗叶绿素含量; TGM 表示千粒重, DS 和 WW 分别表示干旱胁迫和灌溉处理。
* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. 下同

Note: ChlCh, ChlCf and ChlCg mean chlorophyll content of wheat flag leaves at heading, flowering, and grain-filling stages, respectively; TGW means thousand-grain weight; DS and WW mean drought-stress and well-watered treatment, respectively. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. The same below.

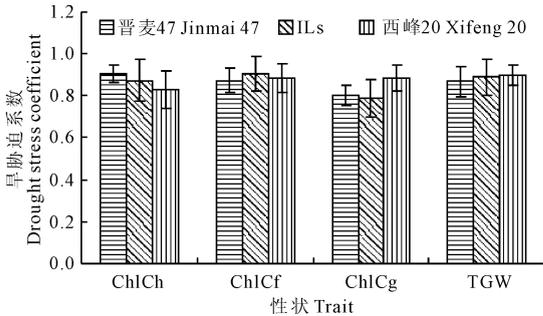


图 1 小麦 ILs 群体与其亲本叶绿素含量和千粒重的旱胁迫系数

Fig. 1 Drought stress coefficients of chlorophyll content of flag leaf and 1000-grain weight of wheat ILs and its parents

2.3 小麦 ILs 群体旗叶绿素和千粒重的通径分析

由表 3 看出,在不同水分条件下,小麦 ILs 群体的开花期和灌浆期旗叶 ChlC 对 TGW 均有极显著的正向直接作用,且灌浆期正向直接作用较大(0.582**, DS; 0.312**, WW),而拔节期的直接作用较小(-0.074, DS; 0.087, WW)。在 DS 条件下,开花期旗叶 ChlC 对 TGW 的间接总效应呈正向作用,而拔节期和灌浆期为负向间接作用;在 WW 条件下,灌浆期 ChlC 对 TGW 的间接总效应呈正向作用,而拔节期和开花期的为负向间接作用。由此可见,小麦不同发育时期旗叶绿素对千粒重的作用具有复杂性。对小麦 ILs 群体不同发育时期旗叶 ChlC 对 TGW 的总效应(直接作用与间接作用之和)

表 2 不同水分条件下小麦 ILs 群体各性状之间的相关系数
Table 2 Correlation coefficients among traits of wheat ILs under different water conditions

| 水分处理 Water treatment | 性状 Trait | ChlCh | ChlCf | ChlCg | TGM |
|----------------------------|-------------|---------|---------|---------|-----|
| DS | ChlCh | 1 | | | |
| | ChlCf | 0.396* | 1 | | |
| | ChlCg | 0.256 | 0.505** | 1 | |
| | TGM | 0.500** | 0.598** | 0.629** | 1 |
| WW | ChlCh | 1 | | | |
| | ChlCf | 0.358* | 1 | | |
| | ChlCg | 0.312* | 0.429* | 1 | |
| | TGM | 0.488** | 0.523** | 0.622** | 1 |

注: **, 相关性在 0.01 水平上显著; * 相关性在 0.05 水平上显著。

Note: **, correlation is significant at the 0.01 level; *, correlation is significant at the 0.05 level.

进行综合分析发现, DS 条件下总效应分别为 -0.231、0.464 和 0.429; WW 条件下分别为 -0.137、0.130 和 0.425。说明在不同水分条件下开花期和灌浆期旗叶绿素对千粒重有促进作用,且在干旱胁迫下的作用更为显著。

2.4 小麦 ILs 群体旗叶绿素和千粒重遗传力及表型多样性分析

由表 4 可以看出,在不同水分条件下,小麦 ILs 群体在不同发育时期 ChlC 遗传力在 0.29 ~ 0.62

(DS)和 0.20~0.43(WW)之间,表型多样性指数在 0.74~0.78(DS)和 0.71~0.76(WW)之间,相比较开花期的 ChlC 具有较高的遗传力和表型多样性指数。TGW 的遗传力为 0.52(DS)和 0.50(WW),表型多样性指数为 0.83(DS)和 0.82(WW)。各目标性状

整体表现出表型多样性指数较高,遗传力低的数量性状的特点,且 DS 条件下的各性状遗传力和表型多样性指数高于 WW 条件下的,表明干旱胁迫在一定程度上丰富了各目标性状表型多样性。

表 3 不同水分条件下小麦 II_s 群体不同发育时期叶绿素含量对千粒重的通径分析

Table 3 Path analysis of flag leaf chlorophyll contents at different growth stages to thousand-grain weight of wheat II_s under different water conditions

| 处理 Treatment | 自变量 X_i | 相关系数 $r_{i \cdot o}$ | 直接作用 $P_{o \cdot i}$ | 间接作用 Indirect effect | | | |
|-----------------|---------------|-------------------------|-------------------------|----------------------|---------------|---------------|---------------|
| | | | | 总和 Total | X_1 (ChlCh) | X_2 (ChlCf) | X_3 (ChlCg) |
| DS | X_1 (ChlCh) | 0.500 | -0.074 | -0.157 | | | -0.130 |
| | X_2 (ChlCf) | 0.598 | 0.283** | 0.181 | 0.014 | | 0.167 |
| | X_3 (ChlCg) | 0.629 | 0.582** | -0.153 | 0.003 | -0.156 | |
| WW | X_1 (ChlCh) | 0.488 | 0.087 | -0.224 | | -0.105 | -0.119 |
| | X_2 (ChlCf) | 0.523 | 0.235** | -0.105 | -0.004 | | -0.101 |
| | X_3 (ChlCg) | 0.622 | 0.312** | 0.113 | 0.010 | 0.103 | |

表 4 不同水分条件下小麦 II_s 群体各性状的遗传力和多样性指数

Table 4 Heritability and diversity index of traits in wheat II_s under different water conditions

| 性状 Traits | 处理 Treatment | 加性方差 V_a | 总方差 $V_a + V_e$ | 遗传力 $h^2 B$ | 多样性指数 Diversity index |
|--------------|-----------------|---------------|--------------------|----------------|--------------------------|
| ChlCh | DS | 3.95 | 13.83 | 0.29 | 0.78 |
| | WW | 5.29 | 18.75 | 0.28 | 0.71 |
| ChlCf | DS | 26.20 | 21.03 | 0.62 | 0.80 |
| | WW | 14.06 | 27.19 | 0.43 | 0.76 |
| ChlCg | DS | 7.16 | 14.72 | 0.29 | 0.74 |
| | WW | 5.19 | 11.18 | 0.20 | 0.71 |
| TGW | DS | 13.02 | 13.64 | 0.52 | 0.83 |
| | WW | 14.53 | 15.94 | 0.50 | 0.82 |

3 讨论

小麦持绿性和千粒重是小麦重要的生理和农艺性状,是产量形成的重要影响因子^[13,19-20]。小麦功能叶片持绿性,即较高的叶绿素含量与光合速率与强度,干物质的积累与转运,籽粒灌浆和产量的形成密切相关^[4-6,21-22]。然而,小麦持绿性和千粒重对水分环境响应极为敏感,干旱胁迫可以加速叶绿素降解,促进叶片衰老,削弱光合作用能力,影响籽粒灌浆,从而导致千粒重和产量显著降低,并且具有显著基因型差异和基因型×水分环境互作差异^[9-11]。本研究发现,在干旱胁迫条件下,小麦 II_s 群体及其亲本旗叶叶绿素含量和千粒重较正常灌溉显著下

降,但供体亲本西峰 20 不同发育阶段旗叶叶绿素含量显著高于轮回亲本晋麦 47;群体表型介于双亲之间,更偏向轮回亲本晋麦 47,且各目标性状表型早胁迫系数有显著差异,说明小麦 II_s 群体所考察的目标性状表型对水分环境敏感,存在显著的基因型和发育阶段差异。同时发现,小麦 II_s 群体不同发育时期旗叶叶绿素含量与千粒重间呈现极显著正相关,其中灌浆期旗叶叶绿素含量与千粒重表现出较高的相关性($r = 0.629^{**}$, DS; 0.622^{**} , WW),且干旱胁迫条件下的相关系数普遍高于灌溉的。通径分析进一步表明,小麦 II_s 群体旗叶叶绿素对千粒重均具有显著的正向直接作用,且灌浆期正向直接作用较大(0.582^{**} , DS; 0.312^{**} , WW),干旱胁迫条件下的总效应大于灌溉的。说明在干旱胁迫条件下,小麦灌浆期维持较高的叶绿素含量对千粒重贡献尤为重大。从而在小麦群体水平上进一步证实了小麦不同基因型品种间比较得出的,在干旱胁迫条件下保持小麦生育后期旗叶较高的叶绿素含量和较多绿叶面积有利于延长光合作用时间和干物质的积累转运,促进籽粒灌浆,增加粒重和产量^[6,10,23]的观点。

小麦持绿性和千粒重是典型的微效多基因控制的复杂数量性状^[9,12-13,20-21]。前人利用初级作图群体 DH 群体^[20]和 RIL 群体^[9,12,21]对小麦持绿性和千粒重遗传剖析发现,控制这些性状的 QTL 在小麦整个基因组上均有分布,其遗传受加性、上位性、加性与水分环境互作和上位性与水分环境互作效应控制,不同的水分环境和发育阶段所检测到的 QTL 的

数目、定位区间,以及各遗传因子的效应显著不同。说明控制这些数量性状的基因可能以一定的时空方式表达,在不同环境和不同的发育阶段下具有不同的表达模式^[9,12,24-25]。因此,加速开展不同水分环境、不同遗传背景小麦材料后代群体的持绿性和千粒重数量遗传研究,有利于发掘该性状更为丰富的抗旱遗传信息。本研究利用 1 套 ILs 群体对不同水分条件下该群体不同发育时期的持绿性和千粒重表型变异发现,各目标性状的表型值介于双亲之间,群体内株系表型变异广泛,存在超亲分离现象,多样性指数高,遗传力低,易受水分环境的影响。表明该群体双亲对所考察性状有贡献的等位基因在其后代群体中得到广泛分离,呈现出多基因控制的数量性状特点,且目标性状表型多偏向于轮回亲本晋麦 47,体现出导入系群体的遗传特性。这些研究结果将为进一步解析干旱调控小麦持绿性和千粒重表型变异的遗传基础,及其 QTL 精细定位奠定良好的材料和理论基础,对小麦抗旱遗传改良具有重要意义。

致谢:感谢中国农科院作物科学研究所景蕊莲研究员为本试验提供实验材料。

参 考 文 献:

- [1] 邢素丽,刘孟朝,彭青伟.我国小麦资源与综合生产能力研究[J].干旱地区农业研究,2006,24(2):169-172.
- [2] 张 娟,谢惠民,张正斌,等.小麦抗旱节水生理遗传育种研究进展[J].干旱地区农业研究,2005,23(3):231-238.
- [3] Biswal AK, Kohli A. Cereal flag leaf adaptations for grain yield under drought: knowledge status and gaps[J]. Molecular Breeding, 2013,31(4):749-766.
- [4] Zhang K, Zhang Y, Chen G, et al. Genetic analysis of grain yield and leaf chlorophyll content in common wheat[J]. Cereal Research Communication, 2009,37(4):499-511.
- [5] Borrell A K, Hammer G L, van Oosterom E. Stay - green: a consequence of balance between supply and demand for nitrogen during grain filling? [J]. Annals of Applied Biology, 2001,138:91-95.
- [6] 李永攀,罗培高,任正隆.小麦持绿性及其与产量关系研究[J].西南农业学报,2008,21(5):1221-1225.
- [7] Rampino P, Spano G, Pataleo S, et al. Molecular analysis of a durum wheat 'stay green' mutant: Expression pattern of photosynthesis-related genes[J]. Journal of Cereal Science, 2006,43(2):160-168.
- [8] Tanaka A, Tanaka R. Chlorophyll metabolism[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2006,9(3):248-255.
- [9] Yang D L, Li M F, Liu Y, et al. Identification of quantitative trait loci and water environmental interactions for developmental behaviors of leaf greenness in wheat[J]. Frontiers in Plant Science, 2016,7(7):273.
- [10] Hafsi M, Hadji A, Guendouz A, et al. Relationship between flag leaf senescence and grain yield in durum wheat grown under drought conditions[J]. Journal of Agronomy, 2013,12(2):67-77.
- [11] Naruoka Y, Sherman J D, Lanning S P, et al. Genetic analysis of green leaf duration in spring wheat[J]. Crop Science, 2012,52(1):99-109.
- [12] 胡亮亮,叶亚琼,吕婷婷,等.不同水分环境下小麦粒重 QTL 定位及遗传分析[J].草业学报,2015,24(8):118-129.
- [13] Yang D L, Jing R L, Chang X P, et al. Quantitative trait loci mapping for chlorophyll fluorescence and associated traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2007,49(5):646-654.
- [14] 施 伟,吕小平,景蕊莲.不同水分条件下小麦生理性状与产量的灰色关联度分析[J].麦类作物学报,2012,32(4):653-659.
- [15] 陈稳良,景蕊莲,刘惠民,等.晋麦 47 背景回交导入系的遗传选择与性状分析[J].麦类作物学报,2009,29(2):206-211.
- [16] Ibrahim S E, Schubert A, Pillen K, et al. Comparison of QTLs for drought tolerance traits between two advanced backcross populations of spring wheat[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2012,2(3):237-243.
- [17] Wu X S, Wang Z H, Jing R L, et al. Genetic dissection of the developmental behaviours of plant height in wheat under diverse water regimes[J]. Journal of Experimental Botany, 2010,61(11):2923-2937.
- [18] Shannon C E, Weaver W. The Mathematical Theory of Communication[M]. Urbana, Chicago, USA: The University of Illinois, 1949:3-24.
- [19] Xue Q, Zhu Z, Musick J T, et al. Physiological mechanisms contributing to the increased water-use efficiency in winter wheat under deficit irrigation[J]. Journal of Plant Physiology, 2006,163(2):154-164.
- [20] Yang D L, Jing R L, Chang X P, et al. Identification of quantitative trait loci and environmental interactions for accumulation and remobilization of water-soluble carbohydrates in wheat (*Triticum aestivum* L.) stems[J]. Genetics, 2007,176:571-584.
- [21] Verma V, Foulkes M J, Worland A J, et al. Mapping quantitative trait loci for leaf senescence as a yield determinant in winter wheat under optical and drought-stressed environments[J]. Euphytica, 2004,135:255-263.
- [22] 侯贤清,贾志宽,韩清芳,等.轮耕对宁南旱区冬小麦花后旗叶光合性能及产量的影响[J].中国农业科学,2011,44(15):3108-3117.
- [23] Gong Y H, Zhang J, Gao J F, et al. Slow export of photoassimilate from stay-green leaves during late grain - filling stage in hybrid winter wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Journal of Agronomy & Crop Science, 2005,191(4):292-299.
- [24] Sun X Y, Wu K, Zhao Y, et al. QTL analysis of kernel shape and weight using recombinant inbred lines in wheat [J]. Euphytica, 2009,165:615-624.
- [25] Wang R X, Hai L, Zhang X Y, et al. QTL mapping for grain-filling rate and yield-related traits in RILs of the Chinese winter wheat population Heshangmai × Yu8679[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009,118:313-325.