

干旱胁迫条件下小麦 RILs 群体花后旗叶持绿性遗传特性及其与千粒重的相关性

陈晓平¹, 杨德龙¹, 栗孟飞¹, 程宏波¹, 幸 华¹, 柴守玺², 李 唯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: 利用抗旱性强的冬小麦品种“陇鉴 19”(较低叶绿素含量(SPAD))与水地高产品种“Q9086”(较高 SPAD)杂交构建的 F8 重组近交系(RILs)群体 120 个株系及其亲本为供试材料, 研究雨养和正常灌溉条件下, 不同地点花后旗叶 SPAD 与千粒重(TGW)相关性及其数量遗传特点, 评价该群体目标性状遗传变异。结果表明: 在不同处理条件下, 小麦 RILs 群体旗叶 SPAD 和 TGW 表型变异广泛, 多样性指数高, 且有超亲分离, 存在显著的基因型和水分条件以及基因型 × 水分条件互作效应。小麦 RILs 群体花后不同发育时期旗叶 SPAD 和 TGW 之间均呈现显著的正相关, 其中灌浆期旗叶 SPAD(SPAD_g)与 TGW 相关性更高($r = 0.59^{**} \sim 0.69^{**}$)。SPAD_g 对 TGW 有极显著的正向直接作用, 而开花期 SPAD(SPAD_f)相反。干旱胁迫条件下旗叶 SPAD 对 TGW 总效应显著高于正常灌溉, SPAD_g 对 TGW 总效应显著高于 SPAD_f。不同处理旗叶 SPAD 和 TGW 遗传力普遍较低($h_B^2 = 0.15 \sim 0.44$); 在干旱胁迫和正常灌溉条件下, 控制 SPAD_f 的基因对数分别为 22 ~ 36 和 50 ~ 59, 控制 SPAD_g 的基因对数分别为 24 ~ 25 和 31 ~ 33, 控制 TGW 的平均基因对数分别为 10 ~ 11 和 13 ~ 14。该小麦群体花后旗叶 SPAD 和 TGW 表型, 及其对水分敏感程度变异丰富, 适合进行小麦抗旱性状数量遗传研究。

关键词: 小麦; RILs; 干旱胁迫; 叶绿素; 千粒重; 数量遗传

中图分类号: S512.103 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-7601(2014)06-0057-07

Genetical characteristic of stay-green of flag leaf after flowering in Recombinant Inbred Lines (RILs) of wheat and its correlation analysis with grain weight under drought stress

CHEN Xiao-ping¹, YANG De-long¹, LI Meng-fei¹, CHENG Hong-bo¹,
XING Hua¹, CHAI Shou-xi², LI Wei¹

(1. Gansu Provincial Key Lab of Aridland Crop Science/ College of Life Science and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China; 2. Agronomy College, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: To investigate the quantitative genetical characteristics of SPAD of flag leaf after flowering at different sites and its correlation analysis with thousand-grain weight (TGW), a 120 recombinant inbred lines (RILs) derived from two Chinese winter wheat cultivars were used. The recipient parent Longjian 19 had strong drought resistance with lower chlorophyll content (SPAD), while the donor Q9086 showed contrasting traits. The results indicated the interaction between water and genotype. There was significantly positive correlation between SPAD of flag leaf and TGW after flowering, while higher correlation ($r = 0.59^{**} \sim 0.69^{**}$) was detected between TGW and SPAD of flag leaf (SPAD_g) during filling stage. The SPAD_g showed significantly positive effect on TGW, while that of flag leaf (SPAD_f) during flowering stage was opposite. Gross effect of SPAD to TGW in drought stress was significantly higher than those in normal irrigation condition, and gross effect of SPAD_g to TGW was higher than SPAD_f. Heritability of SPAD of flag leaf and TGW were generally lower ($h_B^2 = 0.15 \sim 0.44$) under different treatments. The number of genes controlling SPAD_f were 22 ~ 36

收稿日期: 2014-05-15

基金项目: 甘肃省干旱生境作物学重点实验室开放基金项目(GSCS-2010-04); 陇原青年创新人才扶持计划项目; 国家自然科学基金项目(30960195, 31460348); 教育部科学技术研究重点项目(2111183); 甘肃省科技支撑计划项目(1104NKCA095)

作者简介: 陈晓平(1988—), 男, 甘肃天祝人, 硕士研究生, 研究方向为小麦遗传多样性。E-mail: cxp-6606@163.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@gsau.edu.cn。

李 唯(1955—), 男, 甘肃成县人, 教授, 主要从事作物抗旱逆境生理研究。E-mail: liwei@gsau.edu.cn。

and 50 ~ 59, and those controlling SPAD_g were 24 ~ 25 and 31 ~ 33, while those controlling TGW were 10 ~ 11 and 13 ~ 14 under drought stress and normal irrigation condition, respectively. The result indicates the feasibility of using this RILs population in genetical study of wheat drought resistance.

Keywords: wheat; RILs; drought stress; chlorophyll content; thousand-grain weight; quantitative genetics

作物叶片持绿性,即较高的叶绿素含量^[1],是作物在生育期内延缓衰老^[2]和作物产量潜力的决定因素^[3-4]。研究表明,叶绿素作为光合系统的重要组成部分因子其含量和绿叶面积与光合速率呈极显著的正相关^[5-7],而作物功能叶片光合作用强弱直接决定千粒重大小和产量的高低^[3-4,8]。因此,作物保持较高的叶绿素含量,将对最终产量形成具有重要作用^[4,9-10]。然而,在作物生育期内,由于生物胁迫或非生物胁迫导致植株叶片叶绿素含量提前降低和绿叶面积减少,将削弱光合器官同化能力,最终导致粒重和产量显著降低^[2,5,11]。在干旱胁迫条件下,保持较多的绿叶面积的作物品种具有较高的产量,表现出较强的抗旱性^[12],这种性状有利于作物在干旱条件下更有效改善自身辐射、蒸腾利用效率和延长光合作用时间^[13]。因此,叶片持绿性状已经作为作物的一个重要抗旱指标被应用在高粱^[2]、大麦^[14]、水稻^[15]、玉米^[16]、小麦^[17]、向日葵^[18]等作物抗旱研究中。

小麦开花期至灌浆期是其产量形成的关键时期,同时也是对干旱胁迫极为敏感的时期^[3]。维系该时期干旱胁迫条件下小麦旗叶的持绿性,保持其较高的光合效率,促进碳水化合物转运和籽粒灌浆,将可有效改善小麦千粒重和产量形成^[17]。因此,解析干旱胁迫条件下小麦花后旗叶持绿性与千粒重关系及其遗传基础对提高小麦抗旱遗传改良效率具有重要意义。通过对小麦遗传作群体研究发现,小麦叶绿素含量和千粒重是典型的微效多基因控制的数量性状^[3,5,19-23],易与水分条件发生显著互作^[21-22],遗传力较低^[5,22],其数量遗传基础主要由加性、上位性、加性与环境互作和上位性与环境互作组成^[21-22];且不同环境和不同的遗传背景数量遗传基础有显著差异^[3,5,19-23]。因此,加速开展不同水分条件下小麦不同遗传背景材料后代群体花后旗叶持绿性与千粒重的数量遗传研究,有利于发掘这些性状更为丰富的抗旱遗传信息。为此,本研究利用抗旱性和叶绿素有显著差异的两个冬小麦品种(陇鉴 19 × Q9086)杂交构建的 F₈ 重组近交系群体(Recombinant Inbred Lines, RILs)为供试材料,研究不同地点、水分条件(雨养和正常灌溉)和不同发育时期叶绿素含量与千粒重的相关性及其抗旱数量遗传

特性,评价该群体的遗传变异,为进一步基因定位奠定基础,同时也为小麦抗旱遗传改良提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 供试材料

利用抗旱性强的冬小麦品种“陇鉴 19”与水地高产品种“Q9086”杂交构建的 F₈ 重组近交系群体(RILs)120 个株系为供试材料,群体两个亲本在抗旱性上遗传差异较大。陇鉴 19 是以济南 2 号 × 秦麦 4 号有性杂交多年选育而成的新品种,是甘肃省第一个大面积应用的抗旱北移冬小麦新品种,抗旱性强,叶绿素含量(SPAD)相对较低,耐瘠薄,对水肥反应不敏感。Q9086 是从西北农林科技大学引进的品系,具有较高的 SPAD,对水肥反应敏感,尤其是灌浆期对水分反应敏感。

小麦 RILs 群体及其亲本分别于 2010 年 10 月种植于甘肃省农科院兰州试验点(E103°51', N36°04')(E1),2011 年 10 月种植于甘肃省永登县赖家坡试验点(E103°18', N36°42')(E2)。两试验点播种前 0 ~ 40 cm 土层土壤分别含有机质 15.2 g·kg⁻¹(E1)和 12.9 g·kg⁻¹(E2)、全氮 1.4 g·kg⁻¹(E1)和 0.9 g·kg⁻¹(E2)、全磷 1.2 g·kg⁻¹(E1)和 0.8 g·kg⁻¹(E2)、碱解氮 57.5 mg·kg⁻¹(E1)和 48.2 mg·kg⁻¹(E2)、速效磷 40.8 mg·kg⁻¹(E1)和 35.4 mg·kg⁻¹(E2)、速效钾 172.1 mg·kg⁻¹(E1)和 218.6 mg·kg⁻¹(E2)。小麦播前基肥施用量为 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。试验为随机区组设计,每处理 3 次重复,均为稀条播,行长 2 m,行距 0.2 m,每行点播 120 粒,6 行区。大田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、拔节期和开花期灌水,每次灌水量均为 750 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,两试验点小麦生育期内降水量分别为播种至拔节期 28 mm(E1)和 12 mm(E2)、拔节至开花期 33 mm(E1)和 30 mm(E2)、开花至成熟期 54 mm(E1)和 41 mm(E2)。

1.2 目标性状的测定与统计分析

分别于 2011 年和 2012 年,利用 SPAD-502 叶

绿素仪 (Minolta Camera Co., Japan) 测定不同处理条件下小麦 RILs 群体及其亲本开花期和灌浆期 (花后 14 d) 旗叶叶绿素含量 (SPAD), 分别记为 SPAD_f 和 SPAD_g。小麦成熟收获后, 测定各株系及其亲本的千粒重 (TGW)。以上表型测定均 15 次重复, 求平均值。采用 DPS Version 3.01 软件进行不同处理间的方差 (ANVOA) 分析、相关分析和通径分析。

1.3 性状遗传力和基因对数的估算

在小麦 RILs 群体中, 各基因位点的遗传方差等于加性方差, 其广义遗传力等于狭义遗传力。遗传力 $h_B^2 = V_a / (V_a + V_e)$, 式中 V_a 为加性方差; V_e 为环境方差, 采用小麦 RILs 群体 120 个株系内性状变异的平均方差来估算; $V_a + V_e$ 为总方差, 即 RILs 群体的表型方差。

假定某一数量性状在 k 个基因位点上有差异, 不同的基因有相同的加性效应 a , 无显性效应, RILs 群体中的最大值株系 L_{max} 集中了所有的增效基因, 最小值株系 L_{min} 集中了所有的减效基因, 则 L_{max} 与 L_{min} 相差 k 个等位基因, $L_{max} - L_{min} = 2ak$ 。同时, 由于在 RILs 群体中, 遗传方差 $V_a = a^2k$, 可得出: $k = (L_{max} - L_{min}) / 2a$ [24]。

1.4 多样性指数的估算

采用 Shannon - weaver 方法计算性状表型多样性指数和抗旱系数多样性指数。多样性指数划级方法如下: 先计算参试材料总体平均数 (X) 和标准差

(d), 然后划分为 10 级, 从第 1 级 [$X_i < (X - 2d)$] 到第 10 级 [$X_i > (X + 2d)$], 每 0.5 d 为一级, 每一级的相对频率用于计算多样性指数。多样性指数公式为: $H' = - \sum P_i \ln P_i$, 式中 P_i 为某性状第 i 级别内材料份数占总份数的百分比 [25]。

2 结果分析

2.1 小麦 RILs 群体及其亲本旗叶叶绿素含量和千粒重表型分析

从表 1 看出, 小麦 RILs 群体及其亲本不同生育期旗叶 SPAD 表型受基因型 ($F = 11.10^{**}$)、水分条件 ($F = 49.38^{**}$)、地点 ($F = 11.59^{**}$) 和发育阶段 ($F = 10.46^{**}$) 的极显著 ($P < 0.01$) 影响; TGW 受基因型 ($F = 5.23^*$) 和地点 ($F = 4.79^*$) 的显著影响 ($P < 0.05$), 受水分条件 ($F = 63.45^{**}$) 的极显著影响。其中, 水分对 SPAD 和 TGW 的影响显著高于其它因子, 并且基因型 \times 水分环境互作均对 SPAD ($F = 19.13^{**}$) 和 TGW ($F = 15.64^{**}$) 表型具有极显著影响, 而其它变异因子间的互作均未对目标性状产生显著影响。在不同环境条件下, 小麦 RILs 群体及其亲本旗叶 SPAD 和 TGW 表型值均表现出正常灌溉 (WW) 显著高于干旱胁迫 (DS) 条件下的, 亲本 Q9086 显著高于陇鉴 19, SPAD_f 显著高于 SPAD_g。但与正常灌溉条件相比, 干旱胁迫诱导的陇鉴 19 各性状表型降幅显著低于 Q9086, 表现出陇鉴 19 较强的抗旱性。

表 1 不同处理条件下小麦 RILs 群体及其亲本性状表型
Table 1 Phenotype of RILs of and its parents under different treatments

环境 Site	性状 Trait	水分 Water	亲本 Parent		RILs 群体 RILs population			
			陇鉴 19 Longjian19	Q9086	均值 Mean	变异系数 CV/%	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
E1	SPAD _f	DS	48.07	51.23	49.61	9.64	0.70	0.22
		WW	54.53	62.27	56.96	6.18	0.67	0.35
	SPAD _g	DS	45.91	48.60	46.89	11.92	-0.29	-0.51
		WW	50.87	55.93	52.25	6.74	0.15	0.49
	TGW	DS	29.62	33.74	31.19	12.98	0.82	-0.56
		WW	40.93	49.55	45.23	9.20	0.34	0.93
E2	SPAD _f	DS	44.96	48.89	47.30	10.63	-0.71	0.86
		WW	49.65	58.72	49.93	5.37	0.94	0.32
	SPAD _g	DS	43.22	44.38	43.05	14.19	0.86	-0.45
		WW	47.28	57.46	48.45	5.86	-0.41	0.66
	TGW	DS	27.79	32.43	30.36	17.49	-0.53	-0.80
		WW	38.58	48.11	43.90	13.30	0.75	0.19

注: E1 和 E2 分别指兰州和永登试验点; SPAD_f、SPAD_g 和 TGW 分别表示开花期和灌浆期 (花后 14 d) 旗叶叶绿素含量和千粒重; DS 和 WW 分别表示雨养和正常灌溉处理。下同。

Note: E1 and E2 represent the experimental location in Lanzhou and Yongdeng, respectively; SPAD_f, SPAD_g and TGW denote the chlorophyll content during flowering stage and grain-filling (i. e. 14 days after flowering), and thousand-grain weight, respectively; DS and WW denote treatments of the drought-stress and the well-watered conditions, respectively. The same as below.

在不同环境条件下,小麦 RILs 群体各目标性状的表型均值均介于双亲之间,且普遍接近于亲本陇鉴 19。该群体内株系表型变异较广泛,不同发育时期旗叶 SPAD 的变异系数在 9.64% ~ 14.19% (DS) 和 5.37% ~ 6.74% (WW) 之间, TGW 的变异系数为 12.98% ~ 17.49% (DS) 和 9.20% ~ 13.30% (WW), 且存在超亲分离现象。两性状的偏度和峰度普遍在 0 ~ 1 之间(表 1), 表明干旱胁迫导致该群体目标性状更为广泛的表型变异。并且, 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, 其增效和减效基因在两亲本中均有分布, 通过基因重组可产生正向和负向两个方向的超亲基因型。

2.2 小麦 RILs 群体旗叶叶绿素含量和千粒重的相关分析和通径分析

在不同环境条件下,小麦 RILs 群体不同发育时期旗叶 SPAD 和 TGW 之间均呈现显著的正相关(表 2)。不同发育时期旗叶 SPAD 之间相关性较低($r = 0.39^* \sim 0.54^{**}$), 但 SPAD 与 TGW 之间表现出较高的相关性($r = 0.51^{**} \sim 0.69^{**}$), 尤其是 SPAD_g 与 TGW 之间系数更高($r = 0.59^{**} \sim 0.69^{**}$)。说明, 灌浆期旗叶叶绿素含量可能对小麦千粒重具有重要贡献。在两种水分处理间, 干旱胁迫条件下小麦 RILs 群体不同发育时期旗叶 SPAD 间, 以及 SPAD 与 TGW 间的相关系数均低于正常灌溉。

从小麦 RILs 群体不同发育时期旗叶 SPAD 对 TGW 的通径分析结果(表 3)看出, 在两种水分条件下, SPAD_g 对 TGW 有极显著的正向直接作用($p_{0.i} = 0.53^{**} \sim 1.52^{**}$), SPAD_f 对 TGW 具有显著负向效应($p_{0.i} = 0.40^* \sim 1.47^{**}$)。不同环境条件下, SPAD_g 对 SPAD_f 的间接效应均为正向作用, 但 SPAD_f 对 SPAD_g 的间接效应在正常灌溉条件下为正向作用, 在干旱胁迫条件下为负向作用。并且, 干旱胁迫条件下旗叶 SPAD 对 TGW 总效应(直接作用和间接作用综合)在 -1.79 ~ 1.85, 而正常灌溉条件下在 -0.54 ~ 1.19。在所有环境中, SPAD_f 对 TGW 总效应均为负效应, 在 0.27 ~ 1.79, 但 SPAD_g 对 TGW 总效应均为正效应, 在 0.71 ~ 1.85。由此可见, 干旱胁迫条件下旗叶 SPAD 对 TGW 总效应显著高于正常灌溉, SPAD_g 对 TGW 总效应显著高于 SPAD_f。说明干旱胁迫条件下旗叶叶绿素含量对千粒重尤为重要, 且灌浆期旗叶叶绿素含量对千粒重有重要贡献。

表 2 不同环境条件下小麦 RILs 群体各性状相关系数

Table 2 Correlation coefficients among traits in RILs at different sites

环境 Site	水分 Water	性状 Trait	SPAD _f	SPAD _g	TGW
E1	DS	SPAD _f	1		
		SPAD _g	0.42*	1	
		TGW	0.53**	0.61**	1
	WW	SPAD _f	1		
		SPAD _g	0.54**	1	
		TGW	0.59**	0.69**	1
E2	DS	SPAD _f	1		
		SPAD _g	0.39*	1	
		TGW	0.51**	0.59**	1
	WW	SPAD _f	1		
		SPAD _g	0.42*	1	
		TGW	0.54**	0.62**	1

表 3 不同环境条件下小麦 RILs 群体旗叶叶绿素含量对千粒重的通径分析

Table 3 Path analysis of chlorophyll content to thousand-grain weight in RILs at different sites

环境 Site	处理 Treatments	自变量 (x _i) Argument	直接作用 (p _{0.i}) Direct effect	间接作用 Indirect effect	
				x ₁ SPAD _f	x ₂ SPAD _g
E1	DS	x ₁ (SPAD _f)	-0.40*		-0.14
		x ₂ (SPAD _g)	0.53**	0.18	
	WW	x ₁ (SPAD _f)	-0.94**		0.40
		x ₂ (SPAD _g)	0.76**	0.22	
E2	DS	x ₁ (SPAD _f)	-1.47**		-0.32
		x ₂ (SPAD _g)	1.52**	0.33	
	WW	x ₁ (SPAD _f)	-0.45*		0.18
		x ₂ (SPAD _g)	0.86**	0.33	

2.3 小麦 RILs 群体旗叶叶绿素含量和千粒重遗传参数估计

在不同环境条件下,小麦 RILs 群体不同发育时期的旗叶 SPAD 和 TGW 的遗传力普遍较低($h_B^2 = 0.15 \sim 0.44$), 表现出了低遗传力数量性状的特点。在干旱胁迫条件下, 大部分性状的遗传力普遍高于正常灌溉条件下的, 两种水分条件下遗传力差异在 0.06 ~ 0.28 之间(表 4)。从控制目标性状基因对数看出, 在不同环境条件下控制 SPAD_f 的基因对数相对较多, 分别达 22 ~ 36 对(DS)和 50 ~ 59 对(WW); SPAD_g 的次之, 分别为 24 ~ 25 对(DS)和 31 ~ 33 对(WW), 而千粒重的基因对数最少, 为 10 ~ 11 对(DS)和 13 ~ 14 对(WW), 且干旱条件下目标性状的基因对数普遍少于正常灌溉条件下的(表 4)。说明

干旱胁迫可能抑制一些在非胁迫条件下与小麦旗叶叶绿素含量和千粒重关系密切的基因表达,通过降

低旗叶叶绿素含量和千粒重以缓解小麦干旱胁迫造成的负荷。

表 4 不同环境条件下小麦 RILs 群体各性状的遗传力和基因对数
Table 4 Heritability and gene number among the traits in RILs at different sites

环境 Site	性状 Trait	水分 Water	加性方差 σ_a^2	总方差 $\sigma_a^2 + \sigma_e^2$	遗传力 h_B^2	最小值 L_{min}	最大值 L_{max}	基因对数 k
E1	SPAD _f	DS	8.45	19.02	0.44	47.58	63.26	22
		WW	2.54	15.54	0.16	51.20	63.00	59
	SPAD _g	DS	8.01	24.45	0.33	49.11	64.72	24
		WW	4.87	12.59	0.39	49.68	62.64	33
	TGW	DS	11.29	27.68	0.41	18.50	39.62	10
		WW	9.20	26.47	0.35	32.20	53.81	13
E2	SPAD _f	DS	6.53	26.97	0.24	47.26	66.93	36
		WW	4.29	28.62	0.15	47.46	65.73	50
	SPAD _g	DS	8.70	21.28	0.41	46.40	65.36	25
		WW	5.79	19.53	0.30	49.83	64.36	31
	TGW	DS	12.03	29.14	0.41	17.32	40.33	11
		WW	6.64	28.13	0.24	30.50	49.78	14

2.4 小麦 RILs 群体旗叶叶绿素含量和千粒重的多样性分析

在不同环境条件下,小麦 RILs 群体旗叶 SPAD 表型多样性指数在 0.57~0.87 之间,TGW 的在 0.64~0.88 之间(图 1)。干旱胁迫下的各目标性状的多样性指数显著高于正常灌溉的,E1 的显著高于 E2 ($P \leq 0.01$),灌浆期 SPAD 表型多样性指数高于开花

期的(E1 的差异不显著,但 E2 的差异显著($P \leq 0.05$))。由此说明,小麦 RILs 群体旗叶 SPAD 和 TGW 表型具有丰富的多样性,且其指数受环境影响较大,尤其是水分条件显著地影响多样性指数,均表现出干旱胁迫导致目标性状多样性指数提高。因此,该群体结构适合于小麦抗旱性状数量遗传研究。

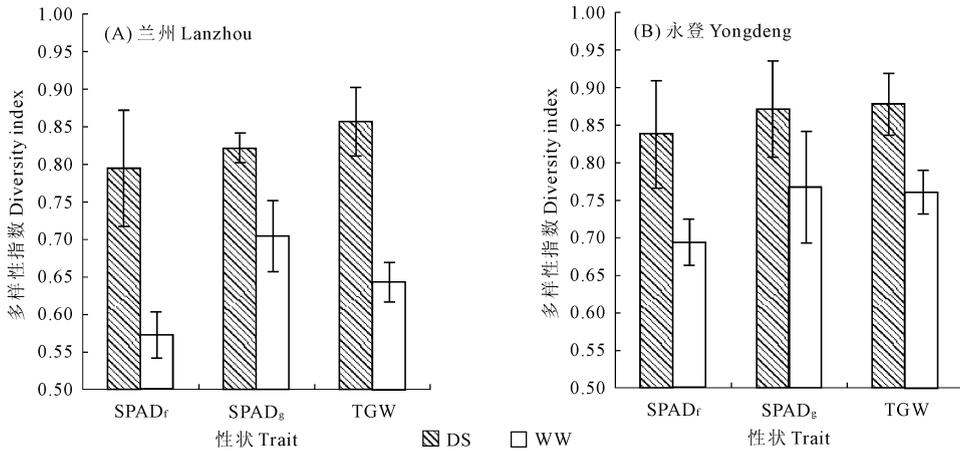


图 1 不同环境条件下小麦 RILs 群体旗叶叶绿素含量和千粒重表型多样性指数

Fig.1 Phenotypic diversity index of chlorophyll content and thousand-grain weight of wheat RILs at different sites

3 讨论

干旱是小麦生产持续稳定发展的最主要限制因子之一。为了降低干旱对小麦生产的影响,深入认识小麦抗旱的生物学本质成为该领域的研究焦点,利用农艺性状和生理性状相结合手段来解析小麦的

抗旱生物学机制成为小麦抗旱性研究的主要途径^[26]。叶绿素含量和千粒重是小麦重要的生理和农艺性状^[11,17,21-22]。小麦叶片叶绿素含量的高低直接影响着光合速率和光合强度,进而影响光合产物的形成,且与小麦千粒重、产量和品质密切相关^[8-9,27]。从小麦不同品种研究发现,小麦叶绿素

和千粒重对水分极为敏感,干旱胁迫可以加速叶片衰老和叶绿素降解,削弱光合器官同化能力,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与水分环境互作差异^[1,11-13]。在本研究中,在干旱胁迫条件下,小麦 RILs 群体及其亲本不同生育期旗叶叶绿素含量和千粒重较正常灌溉显著下降,受基因型、水分条件、地点和(或)发育时期等因子显著影响。其中,亲本 Q9086 的旗叶叶绿素含量和千粒重较陇鉴 19 对环境更为敏感,表现出比陇鉴 19 较强的抗旱性,群体介于二者之间;并且水分及其基因型 × 水分互作对小麦 RILs 群体及其亲本目标性状影响更为显著(表 1)。Yang 等^[20-21]发现,小麦 DH 群体(早选 10 号 × 鲁麦 14)及其亲本旗叶叶绿素含量和千粒重表型有显著差异,且在不同的水分条件和发育时期对其表型影响显著。因此,从小麦群体水平可以看出,小麦旗叶叶绿素含量和千粒重发育对水分反应具有复杂性,而且存在显著的基因型差异性,以及生育期水分响应的特异性和易与环境的互作性,从而证实其典型数量性状特点^[3,5,19-23]。同时也说明,控制小麦持绿性和千粒重的数量性状基因可能以一定的时空方式表达,在不同环境下具有不同的表达模式,从而导致其显著的表型差异^[21-22]。

研究表明,叶绿素作为光合系统的重要组成因子,其含量和绿叶面积与光合速率呈极显著的正相关^[5-7],而作物功能叶片光合作用强弱直接决定千粒重大小和产量的高低^[3-4,8]。在本研究中,在不同环境条件下,小麦 RILs 群体不同发育时期旗叶 SPAD 和 TGW 之间均呈现显著的正相关(表 2),尤其是 SPAD_g 与 TGW 之间系数更高($r = 0.59^{**} \sim 0.69^{**}$)。进一步通径分析结果表明(表 3),SPAD_g 对 TGW 有极显著的正向直接作用($p_{0,i} = 0.53^{**} \sim 1.52^{**}$),SPAD_f 对 TGW 具有显著负向效应($p_{0,i} = 0.40^* \sim 1.47^{**}$)。并且干旱胁迫条件下旗叶 SPAD 对 TGW 总效应显著高于正常灌溉,SPAD_g 对 TGW 总效应显著高于 SPAD_f。说明在干旱胁迫条件下,小麦的生育后期旗叶叶绿素含量对千粒重尤为重要,且灌浆期旗叶叶绿素含量对千粒重有重要贡献。这在小麦群体水平上进一步佐证了小麦不同基因型品种(系)间比较得出的:在干旱胁迫条件下保持小麦较多的叶绿素含量和绿叶面积有利于延长光合作用时间和碳水化合物产物的积累,进而增加千粒重和产量^[11,13,17]的观点,同时更为突出了灌浆期叶绿素含量对改善小麦千粒重的重要性。

小麦叶绿素含量和千粒重是典型的微效多基因

控制的数量性状^[3,5,19-23],遗传力较低^[5,22],易与水分条件发生显著互作^[21-22],且不同环境和不同的遗传背景数量遗传基础有显著差异^[3,5,19-23]。在本研究中,小麦 RILs 群体不同发育时期旗叶叶绿素含量和千粒重的遗传力较低($h_B^2 = 0.15 \sim 0.44$),在干旱胁迫条件下,大部分性状的遗传力普遍高于正常灌溉条件下的,其差异在 0.06 ~ 0.28 之间。从控制目标性状基因对数看出,在不同环境条件下控制 SPAD_f 的基因对数相对较多,SPAD_g 的次之,而千粒重的基因对数最少,且干旱条件下目标性状的基因对数普遍少于正常灌溉条件下的(表 4)。说明干旱胁迫能降低小麦旗叶叶绿素含量和千粒重由于水分作用造成的环境方差,从而使遗传力提高,同时干旱胁迫可能抑制一些在非胁迫条件下与小麦旗叶叶绿素含量和千粒重关系密切的基因表达,通过降低旗叶叶绿素含量和千粒重以缓解小麦干旱胁迫负荷。

小麦抗旱性是复杂的数量性状,最大限度地构建不同抗旱遗传背景基因型遗传群体和分子遗传连锁图谱,对抗旱相关性状基因进行遗传定位、功能标记发掘和基因图位克隆,将可加速小麦抗旱性的遗传改良和最终实现小麦抗旱节水分子育种^[28-29]。本研究以抗旱性有显著差异的亲本杂交后代小麦 RILs 群体为材料,通过对旗叶叶绿素含量和千粒重性状表型变异和遗传特性证明,该群体内株系目标性状表型变异十分广泛,且存在超亲分离现象;表型多样性指数较高,不同的发育时期或不同的水分条件下具有数量遗传特性。由此表明,该群体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,两亲本中均有其增效和减效数量基因,通过基因重组可产生正向和负向两个方向的超亲基因型。因此,该 RILs 群体结构适合小麦抗旱数量遗传研究,为进一步基因定位奠定基础,同时也为小麦抗旱遗传改良提供理论依据。

参 考 文 献:

- [1] Blum A. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization[J]. Euphytica, 1998, 100:77-83.
- [2] Subudhi P K, Rosenow D T, Nguyen H T. Quantitative trait loci for the stay green trait in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench): consistency across genetic backgrounds and environments[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2000, 101:733-741.
- [3] 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.
- [4] 王绍华,刘胜环,王强盛,等.水稻产量形成与叶片含氮量及叶

- 色的关系[J].南京农业大学学报,2002,25(4):1-5.
- [5] 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.
- [6] Thomas J A, Jeffrey A C, Atsuko K, et al. Regulating the proton budget of higher plant photosynthesis[J]. Proceedings of National Academy of Sciences, 2005,102:9709-9713.
- [7] 王义芹,杨兴洪,李 滨,等.小麦叶面积及光合速率与产量关系的研究[J].华北农学报,2008,23(增刊):10-15.
- [8] 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.
- [9] Wang Fanghua, Wang Guixue, Li Xianyong, et al. Heredity, physiology and mapping of a chlorophyll content gene of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Journal of Plant Physiology, 2008,165:324-330.
- [10] 武永胜,薛 晖,刘 洋,等.持绿型小麦叶片衰老和叶绿素荧光特征的研究[J].干旱地区农业研究,2010,28(4):117-120.
- [11] van Ginkel M, Calhoun D S, Gebeyehu G, et al. Plant traits related to yield of wheat in early, late, or continuous drought conditions[J]. Euphytica, 1998,100:109-121.
- [12] Borrell A K, Hammer G L. Nitrogen dynamics and the physiological basis of stay-green in sorghum[J]. Crop Science, 2000,40:1295-1307.
- [13] 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]. Ann Appl Biol, 2001,138:91-95.
- [14] Li Ronghua, Guo Peiguo, Baum M, et al. Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley[J]. Agricultural Science of China, 2006,5:751-757.
- [15] Cha K W, Lee Y J, Koh H J, et al. Isolation, characterization, and mapping of the stay green mutant in rice[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2002,104:526-532.
- [16] Kamaraa Y, Menkir A, Badu-Apraku B, et al. Reproductive and stay-green trait responses of maize hybrids, improved open-pollinated varieties and farmers' local varieties to terminal drought stress[J]. Maydica, 2003,48:29-37.
- [17] 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, 2005,191:292-299.
- [18] Hervé D, Françoise F, Berrios E F, et al. QTL analysis of photosynthesis and water status traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under greenhouse condition[J]. Journal of Experimental Botany, 2001,52:1857-1864.
- [19] Sun Xianyin, Wu Ke, Zhao Yan, et al. QTL analysis of kernel shape and weight using recombinant inbred lines in wheat[J]. Euphytica, 2009,165:615-624.
- [20] 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.
- [21] Yang Delong, Jing Ruilian, Chang Xiaoping, 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.
- [22] Yang Delong, Jing Ruilian, Chang Xiaoping, 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.
- [23] 梁 燕,张坤普,赵 亮,等.小麦苗期光合作用及其相关性状的 QTL 分析[J].作物学报,2010,36(2):267-275.
- [24] 翟虎渠,王建康.应用数量遗传[M].北京:中国农业科学技术出版社,2007.
- [25] Shannon C E, Weaver W. The mathematical theory of communication [M]. Urbana, Chicago, USA: The University of Illinois, 1949:3-24.
- [26] Xue Qingwu, Zhu Zixi, 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, 2006,163:154-164.
- [27] 王正航,武仙山,昌小平,等.小麦旗叶叶绿素含量及荧光动力学参数与产量的灰色关联度分析[J].作物学报,2010,36(2):217-227.
- [28] 景蕊莲.作物抗旱节水研究进展[J].中国农业科技导报,2007,9(1):1-5.
- [29] Fleury D, Jefferies S, Kuchel H, et al. Genetic and genomic tools to improve drought tolerance in wheat[J]. Journal Experimental Botany, 2010,61:3211-3222.