

干旱胁迫条件下小麦各器官可溶性碳水化合物 积累转运相关性状遗传分析

张家乐¹, 栗孟飞¹, 杨德龙¹, 刘媛¹, 陈菁菁¹, 程宏波¹, 常磊², 柴守玺²

(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:以小麦自然群体 196 个品种(系)为研究材料,研究了干旱胁迫(DS)和正常灌溉(WW)条件下,小麦不同发育阶段各器官可溶性碳水化合物(WSC)含量、转运率及其对籽粒贡献率,以及主穗粒重的遗传特性及各目标性状之间的相关性。结果表明:在两种水分条件下,小麦自然群体各目标性状表型变异广泛,变异系数在 7.11%~68.55%(DS)和 9.50%~57.37%(WW),多样性指数在 0.61~0.93(DS)和 0.62~0.88(WW),遗传力在 0.24~0.53。各目标性状表型受发育阶段、器官和水分环境的显著影响($F=1.95^{**} \sim 32\,775.74^{**}$)。其中,WSC 含量受发育阶段和器官的影响显著($F=32\,775.74^{**}, 11\,223.18^{**}$),WSC 转运率受水分环境的影响显著($F=245.07^{**}, 274.61^{**}$),而 WSC 转运对籽粒的贡献率受器官显著影响($F=1\,482.96^{**}, 390.15^{**}$)。灌浆中期 WSC 含量与主茎穗粒重之间均表现出显著或极显著正相关($r=0.15^{**} \sim 0.36^{**}$),且干旱胁迫条件下相关系数更高($r=0.21^{**} \sim 0.36^{**}$)。倒二节 WSC 相关性状表型变异系数、多样性指数,以及与其他性状表型的相关系数均达到最高。通过对灌浆期倒二节 WSC 积累转运相关性状表型值聚类分析,得到 15 个灌浆期 WSC 含量、花前转运率及贡献率较高的品种(系)。

关键词:小麦;自然群体;干旱胁迫;可溶性碳水化合物;积累转运;遗传多样性

中图分类号:S512.1 **文献标志码:**A

Genetic analysis of WSC's accumulation and transport characteristics in different vegetative organs in wheat natural population under drought stress

ZHANG Jia-le¹, LI Meng-fei¹, YANG De-long¹, LIU Yuan¹, CHEN Jing-jing¹,
CHENG Hong-bo¹, CHANG Lei², CHAI Shou-xi²

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

Abstract: A natural population composed of 165 wheat cultivars/lines was used to study genetic characteristics of water soluble carbohydrates (WSC)'s accumulation, transport rate, its contribution to grain mass, and the grain weight of the main spike at the different growth stages, as well as the correlations between the target traits under drought stress (DS) and well-watered (WW) conditions. The results showed that under the two types of water conditions, the phenotypic variation of each trait in the natural population was extensive and the coefficients of variations ranged from 7.11% to 68.55% under DS and from 9.50% to 57.37% under WW. The diversity index varied from 0.61 to 0.93 under DS and from 0.62 to 0.88 under WW. The heritability varied from 0.24 to 0.53. The phenotypic value of each target trait was significantly affected by the developmental stage, the organ and the water environment ($F=1.95^{**} \sim 32\,775.74^{**}$). WSC content was significantly affected by developmental stage and organs ($F=32\,775.74^{**}, 11\,223.18^{**}$), WSC transport rate was significantly affected by water environments ($F=245.07^{**}, 274.61^{**}$), and WSC contribution rate to grain filling was significantly affected by organs ($F=1\,482.96^{**}, 390.15^{**}$). There was a significant or highly significant positive correlation between the WSC content and grain weight per main spike in the middle grain-filling stage ($r=0.15^{**} \sim 0.36^{**}$), with higher correlation coefficient un-

收稿日期:2017-02-12 修回日期:2017-03-23

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

作者简介:张家乐(1990-),男,回族,硕士研究生,主要从事小麦抗旱的分子育种研究。E-mail:296999149@qq.com

通信作者:杨德龙(1975-),男,教授,主要从事小麦抗旱的分子育种研究。E-mail: yangdl@gsau.edu.cn

der the DS ($r=0.21^{**} \sim 0.36^{**}$). The phenotypic variation coefficient, diversity index and correlation coefficient with other trait phenotype of WSC-related traits reached the highest in penultimate internodes. Based on the cluster analysis of WSC-accumulation-related traits in penultimate internodes, 15 accessions were selected with higher WSC content in grain-filling stage and higher WSC remobilization rate and contribution rate in pre-anthesis stage.

Key words: wheat; natural population; drought stress; WSC accumulation and remobilization; genetic diversity

干旱已成为限制小麦产量形成的重要非生物胁迫因子,每年世界各地因不同程度的干旱所导致的小麦减产约在 30%左右,其危害相当于其他自然灾害的总和^[1-3]。因此,只有提高小麦自身的水分利用效率才有可能取得小麦抗旱上的新突破^[4]。

小麦产量的形成是源、库、流互作的结果,要保证小麦的稳产高产,不仅要有较强的光合物质生产能力,又要求营养器官中的光合产物能更多地向籽粒库中转运^[5]。小麦营养器官中暂贮性可溶性碳水化合物(Water soluble carbohydrates, WSC)不仅是籽粒产量形成的重要碳源,还可以缓解逆境胁迫对小麦的伤害。尤其是在干旱胁迫条件下,小麦光合作用产物无法满足冠层呼吸消耗和保持籽粒正常灌浆需要时,花前贮存于茎秆中的 WSC 积累与转运对产量的形成具有重要作用^[6-9],且对籽粒干物质积累的贡献率可达 10%~70%^[10-13]。然而,小麦营养器官 WSC 积累与转运不仅受基因型的控制,而且与环境条件有密切关系^[14],进一步研究表明,小麦不同器官对小麦 WSC 转运及其对籽粒粒重的贡献也有显著影响^[7,15]。由此表明,干旱调控小麦营养器官 WSC 积累转运与产量形成的关系非常复杂。因此,开展不同水分环境下不同基因型小麦各营养器官 WSC 积累转运与籽粒灌浆和产量形成的遗传关系研究,可为小麦抗旱种质资源的筛选和抗旱遗传育种提供重要的理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

以不同生态区 196 份小麦抗旱种质组成的自然群体为供试材料(表 1)。

1.2 试验设计

试验于 2014 年 10 月至 2015 年 6 月在甘肃省兰州市榆中县金家营小麦试验点(35°51'N, 104°07'E, 平均海拔 1 900 m, 平均气温 6.7℃, 年降雨量 450 mm, 年蒸发量 1 450 mm, 无霜期 140 d)进行。小麦播前基施 K₂O 60 kg·hm⁻²、N 180 kg·hm⁻²、P₂O₅ 150 kg·hm⁻²,在整个生育期内均不再施肥。水分管理分为干旱胁迫(Drought stress, DS)和正常灌溉(Well-watered, WW)两种处理。播前试验地均统一灌底墒水 900 m³·hm⁻²。正常灌溉处理条件下,在小麦拔节

期、抽穗期和开花期补充灌水,每次灌水量为 750 m³·hm⁻²;干旱胁迫处理条件下,仅在小麦拔节期灌水 750 m³·hm⁻²,其后完全依靠自然降水(2014 年 10 月-2015 年 6 月小麦全生育期降水量为 130 mm)。在两种水分处理的试验区之间种植 18 m 宽的小麦隔离带,隔离带水分处理同干旱胁迫处理。整个试验随机区组设计,3 次重复,条播,行长 1 m,行距 0.2 m,每行点播 60 粒,12 行区,即每个小区 2.4 m²。

1.3 目标性状测定与统计分析

随机选择小麦自然群体内各品种开花期长势一致主茎做标记,每个处理分别在小麦开花初期、灌浆中期(花后 14 d)和成熟期剪取主茎 15 株,取旗叶(FL)、穗下节(包括茎鞘, Pedl)、倒二叶(SL)、倒二节(包括茎鞘 Penl)、倒三叶(TL)和倒三节(包括茎鞘, Thil),在 105℃ 杀青 30 min, 80℃ 烘干至恒重,并称取主穗粒重(SGW)。采用蒽酮比色法^[16]测定不同处理的 WSC 含量,各器官开花期、灌浆期和成熟期的 WSC 含量分别记为 WSC_f, WSC_g 和 WSC_m,所有测定均 3 次重复。

WSC 花前转运率(RR_{pr}) = (WSC_f 绝对含量 - WSC_m 绝对含量) / WSC_f 绝对含量 × 100%; WSC 花后转运率(RR_{ps}) = (WSC_g 绝对含量 - WSC_f 绝对含量) / WSC_g 绝对含量 × 100%; WSC 花前贡献率(CR_{pr}) = (WSC_f 绝对含量 - WSC_m 绝对含量) / (1000 × SGW) × 100%; WSC 花后贡献率(CR_{ps}) = (WSC_g 绝对含量 - WSC_f 绝对含量) / (1000 × SGW) × 100%; WSC 绝对含量 = WSC 浓度 × 干物质量。

1.4 数据处理

采用 DPS V7.0.5 统计软件进行不同处理间各目标性状方差分析(ANOVA)、多重比较、相关分析和聚类分析。聚类分析采用系统聚类中的类平均法(UPGMA),聚类距离为欧式距离。

性状表型多样性指数采用 Shannon 和 Weaver^[17]的方法计算。多样性指数划级方法:先计算参试材料总体平均数($\bar{X}$)和标准差(d),然后划分为 10 个等级,从第 1 级 [$X_i < (\bar{X} - 2d)$] 到第 10 级 [$X_i > (\bar{X} + 2d)$],每 0.5 d 为 1 个等级,每一级的相对频率用于计算多样性指数。多样性指数的计算公式为: $H = - \sum P_i \ln P_i$,式中, P_i 为某性状第 i 级别中材料份数占总份数的百分比。

表 1 供试小麦材料
Table 1 Wheat accessions

来源 Origin	材料 Accessions
北京 Beijing	北京 8686 Beijing 8686;旱选 10 号 Hanxuan 10;轮选 987 Lunxuan 987;京 411 Jing 411;京冬 8 号 Jingdong 8;京东 8 号 Jingdong 8;京东 17 号 Jingdong 17;京东 22 号 Jingdong 22;京双 2 号 Jingshuang 2;中麦 175 Zhongmai 175;中麦 553 Zhongmai 553;中优 9507 Zhongyou9507
甘肃 Gansu	21-30;1389-F-2;22-23;C78-3-6-1-3;C42-2-3-3;C49-1-1-1-2;A80-4-2-1-1-2-1;C53-3-2-1-1-1;0025-17-1;99384-2-1;H-4-2-2-1;B160-2-2-1-1;C42-2-1-1;E71-2-6;C47-1-1-2;B17-2-3-1-1-2;C42-2-3-2;C55-8-1-3-1;70410;C72-6-1-2-1;980-4-1-1-2;0052-1-1-4-1;988-4-2-4-1;0052-11-2-3;A23-4-3-4-1;E69-4-1;A8-4-4-2;C28-5-1-3;C72-1-3-2-2;C14-14-1;E72-2-2;9984-3-2-1;C55-3-1-1;B11-2-3-1-1-2;0052-13;B61-2-3-2-1;A80-3-2-2-1;1-4-8-1;C55-3-1-2-1;B61-2-1-2-2;C47-1-1-1;C130-5-1-1;A80-3-1-1-1;B17-2-3-2-1;0052-17-2-2;Dd52-17-3-2;1-1-2-7;0052-12-7-3;0052-1-4-2-1;A80-4-1-1-1;C42-2-3-1;0052-17-2;27-1;0052-12-1-2;00-71;A88-4-2-4;A80-3-1-1-3;29-2-2;0052-1-4-1;0052-1-6-1;9840-0-3-3;9840-0-3-2;0052-1-3;1R11;94164-1;9840-2-3-15;冬 03-07;白齐麦 Baiqimai;航选 01 Hangxuan 01;航选 121 Hangxuan 121;兰选 1 号 Lanxuan 1;兰天 4 号 Lantian 4;兰天 11 Lantian 11;兰天 13 Lantian 13;兰天 15 Lantian 15;兰天 36 Lantian 36;陇鉴 3 号 Longjian 3;陇鉴 4 号 Longjian 4;陇鉴 103 Longjian 103;陇鉴 104 Longjian 104;陇鉴 108 Longjian 108;陇鉴 110 Longjian 110;陇鉴 111 Longjian 111;陇鉴 127 Longjian 127;陇鉴 169 Longjian 169;陇鉴 196 Longjian 196;陇鉴 294 Longjian 294;陇鉴 301 Longjian 301;陇鉴 385 Longjian 385;陇鉴 386 Longjian 386;陇鉴 387 Longjian 387;陇麦 079 Longmai 079;陇麦 838 Longmai 838;陇麦 844 Longmai 844;陇育 5 号 Longyu 218;陇育 036 Longyu36;陇原 218 Longyuan218;陇原 937 Longyuan 937;陇原 961 Longyuan 961;陇中 1 号 Longzhong 1;陇中 2 号 Longzhong 2;陇紫麦 1 号 Longzimai 1;宁麦 5 号 Ningmai 5;普冰 151 Pubing 151;清农 3 Qingnong 3;清农 4 Qingnong 4;清山 782 Qingshan 782;天选 51 Tianxuan 51;新冬 18 Xindong 18;西峰 16 Xifeng 16;西峰 20 Xifeng20
河北 Hebei	晋麦 68 Jinmai 68;沧麦 601 Cangmai 601;邯 4589 Han 4589;衡 95 Heng 95;衡 7228 Heng 7228;衡优 18 Hengyou 18;冀麦 32 Jimai 32;石 4185 Shi 4185;石家庄 8 号 Shijiazhuang 8;石麦 12 号 Shimai 12;石麦 13 Shimai 13;西棱红葫芦头 Sileng-honghuluto
河南 Henan	豫麦 18 Yumai 18;
美国 America	1R8;1R14;1R20;1R19;1R6;1R5;1R1;1R39;1R38;11R27;1R25;1R26;1R2;1R17
山东 Shandong	山农 24 Shannong 24;昌乐 5 号 Changle 5;济麦 21 Jimai 21;鲁德 1 号 Lude 1;鲁麦 1 号 Lumai 1;鲁麦 14 Lumai 14;鲁麦 15 Lumai 15
山西 Shanxi	泽优 1 号 Zeyou 1;晋麦 47 Jinmai 47;晋麦 63 Jinmai 63;晋麦 72 Jinmai 72;晋麦 76 Jinmai 76;晋麦 79 Jinmai 79;晋麦 81 Jinmai 81;晋太 170 Jintai 170;晋农 207 Jinnong 207;晋 2148-7 Jin 2148-7;长 721 Chang 721;长 4640 Chang4640;长 4738 Chang 4738;长 6154 Chang 6154;长 6359 Chang 6359;长 6452 Chang 6452;长 6738 Chang 6738;长 6878 Chang 6878;长 8744 Chang 8744;临丰 3 号 Linfeng 3;临丰 4 号 Linfeng 4;临丰 615 Linfeng 615;临旱 6 号 Linhan 6;临旱 234 Linhan 234;临旱 538 Linhan 538;临旱 51241 Linhan 51241;运旱 21-30 Yunhan 21-30;运旱 22-33 Yunhan 22-33;运旱 23-35 Yunhan 23-35;运旱 2028 Yunhan 2028;运旱 2129 Yunhan 2129;运旱 20410 Yunhan 20410
陕西 Shaanxi	长武 521 Changwu 521;长旱 4738 Changhan 4738;西农 688 Xinong688;西农 797 Xinong797;西农 979 Xinong979
天津 Tianjin	科遗 29 Keyi 29;轮抗 7 号 Lunkang 7

2 结果与分析

2.1 小麦自然群体各性状表型多因素方差分析

小麦自然群体 WSC 含量受到水分、发育阶段、器官和基因型及其各因子之间互作效应的显著 ($P<0.05$)或极显著($P<0.01$)的影响(表 2)。从 F 值看出,发育阶段($F=32\ 775.74^{**}$)和器官($F=11\ 223.18^{**}$)是影响该群体 WSC 含量表型变异的主要因素;器官($F=390.15^{**}\sim1\ 482.96^{**}$)和水分($F=72.16^{**}\sim274.61^{**}$)是影响 WSC 花前、花后转运率及其对籽粒贡献率表型变异的主要因子;而其他因子及其互作对目标性状表型变异的相对贡献率较小。WSC 各目标性状遗传力较低,在 0.24~0.53。

2.2 不同水分条件下小麦自然群体不同器官相关性状表型分析

在两种水分条件下,小麦自然群体不同发育时期 WSC 含量,各器官花前、花后 WSC 转运率及其对

籽粒贡献率表型值均差异显著(图 1)。各器官 WSC 含量均呈现出先升高后降低的趋势,即 $WSC_m<WSC_r<WSC_g$,且表现为茎鞘的 WSC 含量高于叶片,尤其是倒二节和倒三节茎鞘中 WSC 含量在不同水分条件下均显著高于其他器官。WSC 花前和花后转运率干旱条件下均高于灌溉条件(倒二叶和倒二节茎鞘除外),同器官 WSC 花前转运率显著高于花后;茎鞘对籽粒贡献率均显著高于叶。干旱胁迫条件下 WSC 贡献率显著高于灌溉条件(倒三叶除外),且表现为花前高于花后,茎鞘显著高于叶片。在两种水分条件下,小麦自然群体内各品种变异广泛,干旱胁迫条件下各目标性状表型变异显著高于正常灌溉,变异系数为 7.11%~68.55%(DS)和 9.50%~57.37%(WW)。

2.3 小麦自然群体 WSC 相关性状表型遗传多样性分析

从图 2 可以看出,小麦自然群体 WSC 相关性状

表型多样性丰富,多样性指数为 0.61~0.93 (DS) 和 0.62~0.88 (WW)。其中,干旱胁迫条件下的 WSC_f、WSC_g、WSC_m、RR_{pr} 和 RR_{ps} 多样性指数显著高于正常灌溉,但 RR_{pr} 和 CR_{ps} 相反。WSC 含量、WSC 花前和

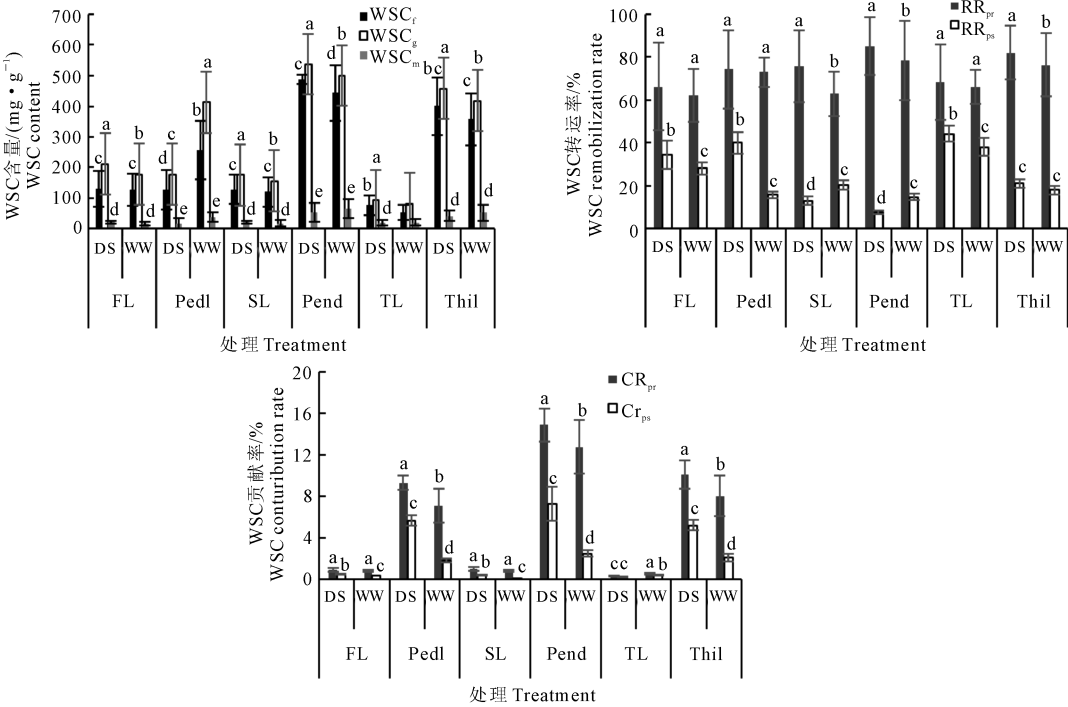
花后转运率及其对籽粒贡献率随着主茎节位的下降和生育期的延后呈降低趋势。表明干旱胁迫显著提高了各器官 WSC 含量多样性指数。

表 2 小麦自然群体各性状表型多因素方差分析 (F 值)

Table 2 Multi-factor variance analysis (F value) of target traits in the wheat natural population					
变异来源 Source of variation	WSC	RR _{pr}	RR _{ps}	CR _{pr}	CR _{ps}
水分 Water (W)	584.18 **	245.07 **	274.61 **	271.39 **	72.16 **
发育阶段 Stage (S)	32775.74 **				
器官 Organ (O)	11223.18 **	596.25 **	1312.01 **	1482.96 **	390.15 **
基因型 Genotype (G)	3.06 **	14.15	0.64	0.92	0.90
W×S	83.67 **				
W×O	231.27 **	87.51 **	242.18 **	183.18 **	20.71 **
W×G	2.36 **	14.36	0.70	0.93	0.98
S×O	2245.02 **				
S×G	2.48 **				
O×G	0.79	7.17	0.67	0.98	0.93
W×S×O	111.91 **				
W×S×G	1.95 **				
W×O×G	0.63	6.19	0.67	0.94	0.94
S×O×G	0.77				
W×S×O×G	0.67				
误差 Error					
遗传力 h _{B2}	0.24	0.50	0.27	0.53	0.38

注:WSC 表示 WSC 含量;RR_{pr} 和 RR_{ps} 分别表示花前 WSC 转运率和花后 WSC 转运率;CR_{pr} 和 CR_{ps} 分别表示花前 WSC 贡献率和花后 WSC 贡献率。* 和 ** 分别表示多因素方差分析中显著性水平为 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 。

Note: WSC mean WSC content; RR_{pr} and RR_{ps} mean WSC remobilization rate at the pre-anthesis and WSC remobilization rate at the post anthesis, respectively; CR_{pr} and CR_{ps} mean WSC contribution rate at the pre-anthesis and WSC contribution rate at the post anthesis, respectively. * and ** mean different significance levels at $P<0.05$ and $P<0.01$ by the multi-factor analysis of variation.



注:WSC_f:初花期 WSC 含量;WSC_g:花后 14d WSC 含量;WSC_m:成熟期 WSC 含量;FL:旗叶;Pedl:穗下节;SL:倒二叶;Penl:倒二节;TL:倒三叶;Thil:倒三节;DS:干旱胁迫;WW:正常灌溉。下同。不同小写字母表示同一器官不同处理间差异显著 ($P<0.05$)。

Note: WSC_f:WSC content at the early anthesis stage; WSC_g:WSC content 14 days after anthesis;WSC_m:WSC content at the mature stage; FL:flag leaf; Pedl:peduncle internode; SL: top second leaf; Penl:the second internode; TL:top third leaf; Thil:the third internode from top. DS:drought stress; WW:well-watered. The same below. Different small letters mean significant difference between different treatment in the same organ ($P<0.05$).

图 1 不同水分条件下小麦自然群体 WSC 积累转运表型

Fig.1 WSC accumulation and remobilization in wheat natural population under different water treatment

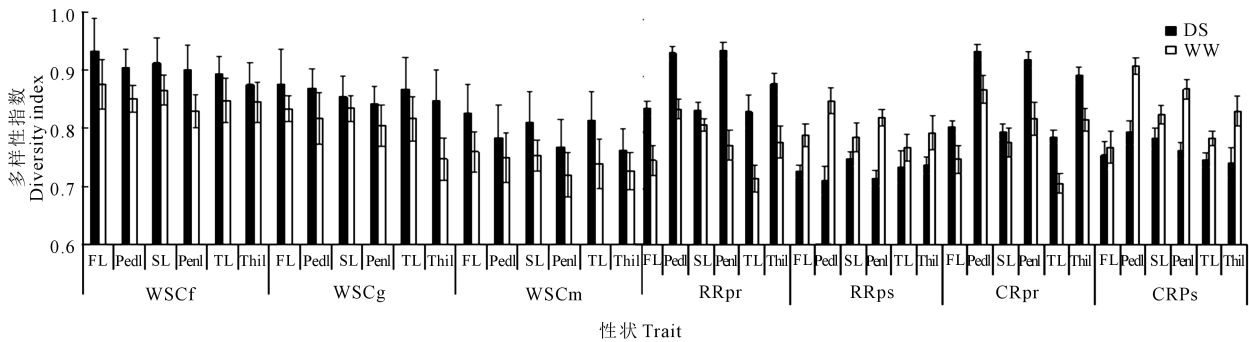


图 2 不同水分条件下小麦自然群体各器官 WSC 积累转运相关性状表型多样性指数

Fig.2 Phenotype diversity index of associated traits related to WSC accumulation and remobilization of different organ in wheat natural population under different water treatment

2.4 小麦自然群体各目标性状之间的相关性分析

从表 3 得出,两种水分条件下的 WSC_g 与 SGW 间均呈显著或极显著正相关,相关系数(*r*)0.21**~0.36** (DS) 和 0.15*~0.32** (WW), 倒二节的 WSC_g 与 SGW 间相关系数达到最高 0.36** (DS) 和 0.32** (WW)。在干旱胁迫条件下, WSC_f 和 RR_{pr} 呈极显著正相关(*r*=0.28**~0.48**), 但 WSC_m 相反(*r*=-0.28**~-0.68**); 且 WSC_g、RR_{pr}、CR_{pr} 与 SGW 均呈不同程度正相关, 相关系数(*r*) 为 0.11~0.36**。在正常灌溉条件下, RR_{ps}、CR_{ps} 和 SGW 呈不同程度正相关, 相关系数在 0.14~0.27**; 而 WSC_m 与 RR_{pr} 呈极显著的负相关, 相关系数为 -0.29**~-0.72**。在不同器官中, 各因子间呈显著或极显著关系, 茎鞘均高于叶片, 且在倒二节达到最大值。

2.5 小麦自然群体表型聚类分析

在干旱条件下对该自然群体灌浆期 196 份抗旱种质材料 WSC 倒二节相关性状表型值进行聚类分析(图略)发现, 该群体 WSC 倒二节含量被分为三类。第 I 类, 包括 76 个株系, 各株系倒二节 WSC 含量较高, 其中包括 43 份甘肃品种、14 份山西品种、7 份河北品种、3 份陕西品种、5 份山东品种、1 份天津品种和 3 份北京品种; 第 II 类, 包括 96 个株系, 其中 54 份甘肃品种、17 份山西品种、4 份河北品种、2 份山东品种、1 份天津品种、6 份北京品种和 12 份美国品种; 第 III 类, 各株系倒二节 WSC 含量较低, 包括 24 个株系, 其中 16 份甘肃品种、2 份山西品种、1 份河南品种、3 份北京品种和 2 份美国品种。该群体在干旱胁迫下 WSC 转运率表型值被分为三类。第 I 类, 包括 104 个株系, 各株系倒二节 WSC 转运率较高, 包含 61 份甘肃品种、19 份山西品种、3 份河北

品种、2 份陕西品种、1 份河南品种、2 份山东品种、6 份北京品种和 10 份美国品种; 第 II 类包括 82 个株系, 其中 46 份甘肃品种、11 份山西品种、7 份河北品种、3 份陕西品种、5 份山东品种、6 份北京品种和 4 份美国品种; 第 III 类, 包括 10 个株系, 各株系倒二节 WSC 转运率较低, 其中 4 份甘肃品种、2 份山西品种、2 份陕西品种和 2 份天津品种。在干旱条件下该群体倒二节 WSC 贡献率被分为三类。第 I 类, 倒二节 WSC 贡献率较高, 包括 71 个株系, 其中 36 份甘肃品种、13 份山西品种、6 份河北品种、1 份河南品种、2 份山东品种、1 份天津品种、5 份北京品种和 7 份美国品种; 第 II 类, 包括 77 个株系, 其中 44 份甘肃品种、12 份山西品种、4 份陕西品种、5 份山东品种、1 份天津品种、4 份北京品种和 3 份美国品种; 第 III 类, 包括 48 个株系, 各株系倒二节 WSC 贡献率较低, 其中包含 31 份甘肃品种、7 份山西品种、2 份河北品种、1 份陕西品种、3 份北京品种和 4 份美国品种。本研究中的 196 份不同地理来源的小麦种质, 因其遗传背景的复杂性和多样性, 以及各品种株系对于干旱胁迫环境适应能力的差异, 导致其在灌浆期可溶性碳水化合物在倒二节中的积累和转运具有显著差异, 而倒二节 WSC 的含量及其转运能力与产量在一定程度上呈正相关, 从而使小麦种质表现出不同的抗旱能力, 最终表现为产量的差异。此外, 通过对该自然群体灌浆期倒二节 WSC 含量、转运率及其贡献率的表型值聚类分析得到, 具有较高 WSC 含量、转运率和贡献率的品种株系 15 个, 分别为 21-30、运早 22-33、冬 03-07、鲁麦 15、石麦 13、B61-2-3-2-1、Dd52-17-3-2、临旱 51241、陇鉴 127、京双 2 号、B160-2-2-1-1、A80-3-2-2-1、清农 3、石家庄 8 号、临丰 3 号。

表 3 干旱胁迫和灌溉条件下小麦自然群体不同器官 WSC 积累转运与穗粒重的相关系数

Table 3 Correlation coefficients between WSC accumulation and remobilization of different organ and grain weight per spike in wheat natural population under drought stress and well-watered conditions

器官 Organ	性状 Trait	WSC _f	WSC _g	WSC _m	RR _{pr}	RR _{ps}	CR _{pr}	CR _{ps}	SGW
FL	WSC _f		0.11	-0.01	-0.14 *	0.06	-0.07	0.05	-0.03
	WSC _g	0.03		-0.02	-0.04	-0.04	0.05	0.06	0.15 *
	WSC _m	-0.09	-0.01		-0.39 * *	0.12	0.09	-0.02	-0.09
	RR _{pr}	0.38 * *	0.08	-0.28 * *		0.08	-0.05	0.01	0.02
	RR _{ps}	-0.09	0.04	-0.02	-0.07		0.13	-0.06	0.16 *
	CR _{pr}	0.09	0.01	-0.13	0.01	-0.04		-0.02	-0.05
	CR _{ps}	0.13	-0.09	0.11	0.07	0.01	-0.02		0.18 *
	SGW	-0.01	0.22 * *	-0.05	0.11	-0.04	0.14 *	0.12	
PedI	WSC _f		-0.05	-0.11	0.05	0.21 * *	-0.08	0.03	0.02
	WSC _g	0.03		0.26 * *	-0.03	-0.04	0.04	0.01	0.29 * *
	WSC _m	-0.08	0.19 * *		-0.48 * *	-0.13	-0.03	-0.01	-0.09
	RR _{pr}	0.39 * *	-0.1	-0.64 * *		-0.05	0.02	0.02	-0.03
	RR _{ps}	-0.01	0.11	0.06	-0.01		0.06	0.09	0.19 * *
	CR _{pr}	-0.11	0.04	-0.09	0.09	0.06		-0.06	-0.09
	CR _{ps}	-0.15 *	0.05	0.09	-0.05	-0.06	-0.04		0.23 * *
	SGW	0.05	0.30 * *	-0.12	0.25 * *	-0.05	0.19 * *	-0.14	
SL	WSC _f		0.25 * *	0.13	0.04	-0.03	0.07	0.15 *	-0.06
	WSC _g	-0.02		-0.02	-0.09	-0.02	0.1	0.04	0.22 * *
	WSC _m	-0.17 *	0.16 *		-0.32 * *	0.08	0.01	-0.02	-0.1
	RR _{pr}	0.38 * *	-0.15 *	-0.60 * *		-0.06	0.05	-0.12	0.02
	RR _{ps}	-0.02	-0.06	-0.03	0.03		0.04	-0.05	0.21 * *
	CR _{pr}	0.15	0.06	-0.02	0.07	0.09		0.03	-0.15 *
	CR _{ps}	0.17 *	0.04	-0.01	0.03	0.04	-0.02		0.14
	SGW	0.02	0.21 * *	-0.07	0.23 * *	0.05	0.17 *	0.04	
PenI	WSC _f		0.06	-0.1	0.43 * *	-0.07	-0.13	0.05	0.08
	WSC _g	-0.08		0.23 * *	-0.16 *	0.11	0.06	-0.01	0.32 * *
	WSC _m	0.11	0.21 * *		-0.72 * *	0.02	0.04	0.08	-0.1
	RR _{pr}	0.48 * *	-0.08	-0.68 * *		-0.14	-0.06	0.03	0.02
	RR _{ps}	0.02	0.05	0.04	-0.1		-0.05	0.06	0.27 * *
	CR _{pr}	0.06	0.08	0.02	0.07	0.04		0.1	0.02
	CR _{ps}	-0.03	0.05	-0.03	0.06	-0.05	0.08		0.17 *
	SGW	0.13	0.36 * *	-0.18 *	0.32 * *	-0.03	0.22 * *	-0.02	
TL	WSC _f		-0.06	0.14 *	-0.1	0.08	0.05	-0.12	-0.03
	WSC _g	0.05		-0.06	0.05	0.02	0.04	0.01	0.16 *
	WSC _m	-0.03	-0.06		-0.29 * *	0.17 *	-0.06	0.09	-0.07
	RR _{pr}	0.28 * *	0.12	-0.63 * *		-0.07	-0.06	-0.11	-0.09
	RR _{ps}	-0.07	-0.04	-0.05	0.01		0.05	-0.04	0.19 *
	CR _{pr}	0.09	0.07	0.09	-0.04	0.04		-0.07	-0.11
	CR _{ps}	-0.03	-0.07	0.01	0.03	0.03	0.06		0.21 * *
	SGW	0.06	0.22 *	-0.04	0.17 *	0.05	0.18 *	0.03	
ThII	WSC _f		0.05	-0.03	0.31 * *	-0.02	-0.06	-0.02	-0.03
	WSC _g	0.04		0.15 *	-0.08	0.01	0.08	0.08	0.24 * *
	WSC _m	0.07	0.19 * *		-0.70 * *	0.06	0.09	-0.02	-0.1
	RR _{pr}	0.39 * *	-0.03	-0.68 * *		-0.01	-0.03	0.04	0.14
	RR _{ps}	-0.07	-0.11	0.03	-0.01		0.08	0.02	0.21 * *
	CR _{pr}	-0.01	-0.01	0.12	0.02	0.08		-0.01	0.01
	CR _{ps}	-0.14	0.1	-0.06	0.09	0.04	0.19 * *		0.16 *
	SGW	0.06	0.28 * *	-0.05	0.21 *	0.02	0.17 *	0.13	

注:表中左和右两个三角区域分别表示干旱胁迫和灌溉条件下性状的相关系数。

Note: Figures at the lower left segment are the correlation coefficients under rain-fed conditions (DS); those in the upper right under well-watered conditions (WW).

3 讨 论

3.1 小麦自然群体 WSC 积累转运与抗旱性

小麦的抗旱性是复杂的生物学性状,往往通过一系列生理反应来应对不同程度的干旱胁迫^[18]。小麦叶片(尤其是旗叶)作为光合作用的主要器官,直接决定着植株 WSC 的积累量,在干旱胁迫条件下,小麦叶片卷曲,气孔关闭,在灌浆期小麦叶片光合产物无法满足冠层呼吸消耗时,小麦的籽粒灌浆和最终产量的形成更加依赖于茎秆 WSC 的积累和转运^[6,19]。研究表明,适度的干旱胁迫,可以促进小麦暂贮性 WSC 含量的增加,并且调控其向籽粒的转运,同时提高小麦水分利用效率,从而提高小麦御旱能力,保证小麦籽粒的产量^[20-24]。在本研究中,小麦自然群体灌浆期不同发育阶段 WSC 含量,花前、花后转运率及其对籽粒的贡献率普遍表现为干旱胁迫高于正常灌溉, WSC_g 高于 WSC_f 和 WSC_m, 倒二节和倒三节 WSC 含量显著高于其他器官并在倒二节中达到最大值,与赵万春等^[25]研究结果一致,并且小麦籽粒灌浆更多依赖于茎鞘中贮藏的 WSC。由此说明,小麦自然群体 WSC 积累转运具有明显的水分环境、器官和发育阶段效应,不同性状对以上诸因子响应不同。小麦各器官 WSC 含量受发育时期影响较大,且各器官 WSC 含量差异显著,小麦 WSC 转运率受水分和器官的共同作用,而 WSC 转运对籽粒的贡献具有显著的水分和器官的主导效应,表现出小麦 WSC 积累转运的复杂数量性状的特点及其在小麦抗旱种质研究中的重要作用。

3.2 小麦自然群体 WSC 积累转运与穗粒重的关系

小麦作为 C₃植物,要求具有较强的光合能力和有效的转运与再分配能力,贮存更多的光合产物,可促进 WSC 向籽粒的运输,为籽粒产量的形成提高充足的底物条件^[19]。前人利用小麦 DH 群体和 RIL 群体研究发现,小麦茎秆 WSC 含量和 WSC 积累转运量与产量和穗粒重呈显著或极显著正相关,且干旱胁迫条件下相关系数显著高于正常灌溉^[26-28]。在本研究中,两种水分条件下,小麦自然群体各器官 WSC_g 与 SGW 均呈显著或极显著正相关,且在倒二节中 WSC_g 与 SGW 的相关系数达到最大值。在干旱胁迫条件下, WSC_g、RR_{pr}、CR_{pr} 与 SGW 均呈不同程度正相关,而在正常灌溉条件下,RR_{ps}、CR_{ps} 和

SGW 呈不同程度正相关,并且相关程度干旱胁迫普遍高于正常灌溉,茎鞘显著高于叶片,倒二节相关系数最高。表明灌浆中期小麦暂贮性 WSC 对小麦 WSC 积累转运及其对籽粒灌浆的贡献具有重要作用,尤其是在干旱胁迫条件下,小麦可能通过自身的生理调节作用,动员茎鞘(尤其是倒二节)中暂贮性 WSC 向籽粒转运,从而补偿籽粒产量损失,缓解干旱胁迫引起的环境压力。

3.3 小麦自然群体 WSC 积累转运的遗传特性

本研究发现,小麦自然群体 WSC 含量,花前、花后转运率及其对籽粒的贡献率表型变异丰富,在不同水分处理下,不同发育阶段 WSC 含量以及不同器官中的 WSC 花前、花后转运率和贡献率多样性指数较高。杨德龙等^[28-29]利用 DH 群体和 RIL 群体对小麦灌浆期 WSC 积累转运相关性状进行遗传分析,发现群体内株系各性状表型变异广泛,介于双亲之间,且表现出超亲分离,遗传力较低,多样性指数高。说明小麦的遗传背景、水分、发育阶段和器官等差异,导致了小麦 WSC 积累转运丰富的表型多样性。因此,加速开展复杂遗传背景的小麦种质在不同水分环境下的 WSC 积累转运的数量遗传研究,将有利于发掘 WSC 积累转运丰富的抗旱遗传信息^[30]。在本研究中,干旱胁迫显著地提高了小麦自然群体 WSC 积累转运表型的变异,丰富了表型多样性。这可能是水分胁迫诱导的一些在非水分胁迫条件下沉默的基因表达,以应对干旱胁迫环境对植株的伤害,而这也可能是导致这些性状表型值在干旱胁迫条件下普遍增高的重要遗传基础。

参 考 文 献:

[1] Dodig D, Zorili M, Kobiljski B, et al. Genetic and association mapping study of wheat agronomic traits under contrasting water regimes[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2012, 13 (5): 6167-6188.

[2] 山仑, 黄占斌, 张岁岐. 节水农业[M]. 北京: 清华大学出版社, 2000: 12-13.

[3] Alireza N G, Gadir N G, Davoud H. Effects of drought stress condition on the yield and yield components of advanced wheat genotypes in Ardabil, Iran[J]. Journal of Food Agriculture and Environment, 2009, 7 (3&4): 228-234.

[4] 张正斌, 山仑, 徐旗. 控制小麦种、属旗叶水分利用效率的染色体背景分析[J]. 遗传学报, 2000, 27(3): 240-246.

[5] 张其德, 蒋高明, 朱新广, 等. 12 个不同基因型冬小麦的光合

- 能力[J].植物生态学报,2001,25(5):532-536.
- [6] 骆兰平,于振文,王东,等.土壤水分和种植密度对小麦旗叶光合性能和干物质积累与分配的影响[J].作物学报,2011,37(6):1049-1059.
- [7] 孟维伟,褚鹏飞,于振文,等.灌水对不同品种小麦茎和叶鞘糖含量及产量的影响[J].应用生态学报,2011,22(10):2487-2494.
- [8] Ehdaie B, Alloush GA, Madore MA, et al.Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat. I.Postanthesis changes in internode dry matter[J].Crop Science, 2006,46(3):735-746.
- [9] Zhang Y P, Zhang Y H, Wang Z M, et al.Characteristics of canopy structure and contributions of non-leaf organs to yield in winter wheat under different irrigated conditions [J]. Field Crops Research,2011,123(3):187-195.
- [10] Ehdaie B, Alloush G A, Madore M A, et al.Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat. II. Postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrates [J].Crop Science,2006,46(3):2093-2103.
- [11] Saeidi M, Moradi F, Jalali-Honarmand S.The effect of postanthesis source limitation treatments on wheat cultivars under water deficit [J].Australian Journal of Crop Science,2012,6(7):1179-1187.
- [12] Yang J, Zhang J, Wang Z, et al. Water deficit-induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling[J].Agronomy Journal,2001,93(1):196-206.
- [13] 王红光,于振文,张永丽,等.测墒补灌对小麦光合特性和干物质积累与分配的影响[J].应用生态学报,2011,22(10)2495-2503.
- [14] 吕金印,山仑.水分亏缺对小麦碳同化物的动员与再分配[J].核农学报,2002,16(4):228-231.
- [15] 鲁清林,柴守玺,张礼军,等.冬小麦叶片和非叶器官对粒重的贡献[J].草业学报,2013,22(5):165-174.
- [16] 张志良,瞿伟菁.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,2003:127.
- [17] Shannon C E, Weaver W. The Mathematical Theory of Communication [M]. Urbana, Chicago, USA: The University of Illinois Press,1949:3-24.
- [18] Fan T L, Balta M, Rudd J, et al.Canopy temperature depression as a potential selection criterion for drought resistance in wheat [J]. Agricultural Sciences in China,2005,4(10):793-800.
- [19] 苏李维,李胜,马绍英,等.小麦非结构性碳水化合物分配对水分胁迫的生理响应[J].应用生态学报,2015,26(6):1759-1764.
- [20] Plant Z, Butow B J, Blumenthal C S, et al.Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under postanthesis water deficit and elevated temperature [J]. Field Crops Research,2004,86(2):185-198.
- [21] 王征宏,邓西平,刘立生,等.土壤干旱对小麦茎秆贮藏物质积累与再转运的影响[J].灌溉排水学报,2009,28(4):48-51.
- [22] Bazargani M M, Sarhadi E, Bushehri A S, et al.A proteomics view on the role of drought-induced senescence and oxidative stress defense in enhanced stem reserves remobilization in wheat [J]. Journal of Proteomics,2011,74(10):1959-1973.
- [23] 韩占江,于振文,王东,等.测墒补灌对冬小麦干物质积累与分配及水分利用效率的影响[J].作物学报,2010,36(3):457-465.
- [24] 王维,张建华,杨建昌,等.适度土壤干旱对贪青小麦茎鞘贮藏性糖运转及籽粒充实的影响[J].作物学报,2004,30(10):1019-1025.
- [25] 赵万春,董剑,高翔,等.氮肥对杂交小麦果聚糖积累与转运及其杂种优势的影响[J].作物学报,2006,32(4):607-612.
- [26] 王书丽,郭天财,王晨阳,等.两种筋力型小麦叶、粒可溶性糖含量及与籽粒淀粉积累的关系[J].河南农业科学,2005,34(4):12-15.
- [27] Ruuska S A, Rebetzke G J, van Herwaarden A, et al.Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat [J]. Functional Plant Biology,2006,33(9):799-809.
- [28] 杨德龙,李唯,景蕊莲,等.小麦 DH 群体茎秆可溶性碳水化合物含量相关数量性状的遗传分析[J].作物学报,2007,33(9)1543-1547.
- [29] 杨德龙,栗孟飞,程宏波,等.干旱调控下小麦 RIL 群体灌浆期茎秆可溶性碳水化合物积累与转运的遗传分析[J].应用生态学报,2014,25(3):803-812.
- [30] Rebetzke G J, van Herwaarden A F, Jenkins C, et al.Quantitative trait loci for soluble stem carbohydrate production in wheat[J]. Australian Journal Agricultural Research,2008,59(10):891-905.