

不同水分环境条件下小麦 IL 群体产量相关性状遗传和关联性分析

王慧茹^{1,2}, 王光达², 昌小平², 杨德龙¹, 景蕊莲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. 国家基因资源与遗传改良重大科学工程, 农业部作物种质资源与生物技术重点实验室, 中国农业科学院 作物科学研究所, 北京 100081)

摘要: 干旱是限制小麦产量形成的重要非生物胁迫因子, 研究小麦产量相关性状的抗旱遗传特性对小麦抗旱遗传改良具有重要意义。以小麦回交导入系(IL) 群体((晋麦 47 × 西峰 20) × 晋麦 47) BC₃F₄ 的 160 个株系及其亲本为材料, 研究不同水分环境条件下株高(PH)、穗下节长(PL)、单株穗数(SPP)、穗长(SL)、单株小穗数(TSP)、单株总粒数(GNP)、主穗小穗数(SMS)、主穗粒数(GMS)、千粒质量(TGW) 和小区产量(GY) 的遗传特点及相互关系, 评价群体性状的遗传变异。结果表明: 在不同水分环境条件下, 小麦 IL 群体各目标性状表型偏向于轮回亲本晋麦 47, 变异广泛, 多样性指数达 0.74 ~ 0.97, 且存在超亲分离, 总体呈尖顶峰的负偏态分布。在 4 种水分环境条件下, 小麦 IL 群体的 PH、PL 和 TGW 表现出较高的遗传力($h_b^2 = 0.48 \sim 0.81$), 其他性状遗传力较低($h_b^2 = 0.27 \sim 0.73$)。性状之间普遍表现为不同程度的正相关, 在干旱胁迫条件下, TGW 和 PH 分别与小区产量有较高的相关性和关联度。该群体适合进行抗旱性状数量遗传研究。

关键词: 小麦; IL 群体; 干旱胁迫; 农艺性状; 关联性分析; 遗传分析

中图分类号: S512.03 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2013)04-0053-09

Association and Genetic Analysis of Yield Related Traits in Introgression Lines of Wheat in Different Water Environments

WANG Hui-ru^{1,2}, WANG Guang-da², CHANG Xiao-ping², YANG De-long¹, JING Rui-lian²

(1. Gansu Provincial Key Lab of Aridland Crop Science, College of Life Science and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2. National Key facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Key Laboratory of Crop Germplasm and Biotechnology, Ministry of Agriculture, Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: Drought is one of the most important abiotic stress factors for wheat yield. Thus it will play a significant role in wheat drought tolerance genetic improvement to study the inherited characteristic of drought resistance for wheat yield related traits. A total of 160 introgression lines(ILs) derived from a backcross((Jinmai 47 × Xifeng 20) × Jinmai 47) (BC₃F₄) and their two parents were used as the plant materials to study the quantitative genetic characteristics, correlations for the traits including plant height (PH), peduncle length (PL), spike per plant (SPP), spike length (SL), total spikelet per plant (TSP), grain number per plant (GNP), spikelet per main spike (SMS), grain number per main spike (GMS), thousand-grain weight (TGW) and the plot grain yield (GY) in different water environments and evaluate the characteristics and genetic variation in the ILs. In different water environments, the mean value of each trait tended to be closer to the recurrent parent Jinmai 47. The genetic diversity indices range from 0.74 to 0.97. Some traits presented substantial transgressive segregation in the ILs and the values showed a sharp peak negative skew distribution. The target traits, such as PH, PL and TGW showed higher heritability ($h_b^2 = 0.48 \sim 0.81$) than the other traits ($h_b^2 = 0.27 \sim 0.73$) under four different water environments. The

收稿日期: 2013-05-04

基金项目: 国家自然科学基金项目(30960195); 教育部科学技术研究重点项目(211183); 甘肃省科技支撑计划项目(1104NKCA095)

作者简介: 王慧茹(1988-), 女, 山西运城人, 在读硕士, 主要从事小麦抗旱相关数量性状位点研究。

通讯作者: 杨德龙(1975-), 男, 甘肃靖远人, 副教授, 博士, 主要从事作物抗旱生理与分子生物学研究。

景蕊莲(1958-), 女, 山西运城人, 研究员, 博士, 主要从事作物抗旱节水分子生物学研究。

significant positive correlations were detected between traits. The TGW and PH respectively had a higher correlation coefficient and relational grade with grain yield under drought stress condition. The ILs is a suitable population for studying drought tolerance quantitative traits.

Key words: Wheat; Introgression lines; Drought stress; Agronomic trait; Association analysis; Genetic analysis

小麦(*Triticum aestivum* L.) 是我国第三大粮食作物,随着淡水资源的日益匮乏,干旱已成为限制小麦产量形成的重要非生物胁迫因子。每年因干旱造成小麦产量大量损失^[1-2],其危害相当于其他自然灾害之和^[3]。解析小麦的抗旱节水生物学机制,改善其抗旱性和水分利用效率,对于促进小麦的高产稳产具有重要意义^[4]。

小麦产量主要由单位面积穗数、穗粒数和粒质量直接决定,也由株高、穗长和小穗数等性状间接决定^[5],且受环境的影响显著^[1,6]。在干旱胁迫条件下,小麦响应干旱胁迫的强度和持续时间,通过不同程度地降低产量和产量相关性性状表型来维系生存和繁殖后代,表现出对水分环境较强的弹性适应^[6-9]。数量遗传学研究表明,产量相关性性状遗传力较低^[10],属于多基因控制的复杂数量性状^[10-15]。前人利用遗传作图群体,如 $F_{2,3}$ 群体^[11-12]、加倍单倍体群体(Doubled haploid line, DH)^[10,14-15]和重组近交系群体(Recombinant inbred line, RIL)^[13,16]等对不同水分环境条件下小麦产量相关性性状进行数量性状位点(Quantitative trait locus, QTL)定位发现,控制产量相关性性状的 QTL 在小麦整个基因组上均有分布,其遗传因子组成有加性效应、上位性效应、加性×水分环境互作效应,以及上位性×水分环境互作效应;并且不同群体之间和不同水分环境条件下,控制产量相关性性状的 QTL 表达特点不同。因此,在不同的水分环境条件下,利用不同遗传背景小麦材料进行 QTL 定位,有利于挖掘新的产量相关基因位点。

小麦导入系(Introgression line, IL)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 IL 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^[17-21]。Liu 等^[19]利用普通小麦莱州 953 和人工合成的六倍体小麦 Am3 杂交、回交,建立了小麦 IL 群体,检测到一些农艺性状的 QTL 位点。陈稳良等^[20]利用旱地小麦品种晋麦 47 为轮回亲本、水地品种鲁麦 14 为供体亲本构建的 IL 群体,用 56 对多态性 SSR 标记分析了 IL 群体遗传背景,以及不同水分条件下产量

性状的相关性。施伟等^[21]利用以鲁麦 14 为轮回亲本、晋麦 47 为供体亲本建立的 IL 群体分析了不同水分条件下生理性状与产量的灰色关联度。近期, Ibrahim 等^[17-18]利用 2 个小麦 IL 群体($BC_2F_{4,6}$, Tri-so × Syn084 和 Devon × Syn084)对小麦抗旱相关性状(生育期和产量相关性状、幼苗根系性状)进行了基因精细定位。以上研究为利用 IL 群体进行小麦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。

本研究选用抗旱高产品种晋麦 47 为轮回亲本,强抗旱性的冬小麦品种西峰 20 为供体亲本,经杂交、回交和自交建立的 IL 群体(BC_3F_4)为材料,研究 4 种水分环境下小麦产量相关性性状的遗传及其相互关系,评价该群体性状的遗传变异,为进一步揭示小麦抗旱重要性状的连锁不平衡特点以及基因精细定位奠定基础,同时为小麦抗旱性研究和遗传改良提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料处理

以小麦回交导入系(Introgression line, IL)群体 160 个株系为材料,该群体是以强抗旱性的冬小麦品种西峰 20 为供体亲本,以抗旱高产品种晋麦 47 为轮回亲本,经杂交、连续 3 代回交及 4 代自交建立的导入系群体(BC_3F_4)。

田间试验包括 2 年 4 个试验点:2010 年 10 月至 2011 年 6 月在甘肃省兰州市安宁区小麦试验点($E103^{\circ}51'$, $N36^{\circ}04'$) (E1)和通渭县常河镇南河村试验点($E104^{\circ}57'$, $N34^{\circ}55'$) (E2) 2011 年 10 月至 2012 年 6 月在永登县中川镇赖家坡村试验点($E103^{\circ}18'$, $N36^{\circ}42'$) (E3)及通渭县常河镇南河村试验点(E4) E1、E2、E3 和 E4 试验点小麦全生育期降水量分别是 115、72、80、136 mm。田间试验分为雨养,即干旱胁迫(Drought stress, DS)和灌溉(Well-watered, WW) 2 种处理,其中 E1 及 E3 采用灌溉处理,即在越冬前、翌年拔节期和开花期补充灌水,每次灌水为 $600\text{ m}^3/\text{hm}^2$ 。而 E2 和 E4 均靠雨养,即小麦播种后全生育期依靠自然降水。以上各点试验均为随机区组设计,3 次重复,6 行区,行长 1 m,行距 0.2 m,每行点播 80 粒。

1.2 性状测定

小麦成熟期,每个株系及亲本在行中部随机取 30 株进行室内考种,测定其株高(Plant height, PH)、穗下节长(Peduncle length, PL)、单株穗数(Spike per plant, SPP)、穗长(Spike length, SL)、主穗小穗数(Spikelet per main spike, SMS)、主穗粒数(Gain number per main spike, GMS)和千粒质量(Thousand-grain weight, TGW)、单株小穗数(Total spikelet per plant, TSP)、单株总粒数(Gain number per plant, GNP),以其平均数作为每个株系的观测值;并测定小区产量(Grain yield, GY)。

1.3 数据统计分析

采用 SAS 9.2 软件(SAS Institute Inc, Cary, NC, USA)对不同水分环境条件下小麦 IL 群体及其亲本的各项目标性状进行方差分析和相关分析,并计算各性状的偏度和峰度。

1.4 性状遗传力估算

用单因素方差分析估计性状的广义遗传力(h_B^2) $h_B^2 = V_G / (V_G + V_E)$,式中 V_G 代表基因型方差, V_E 为环境方差,采用 IL 群体内性状变异的平均方差来估算。

1.5 表型多样性指数估算

采用 Shannon-weaver 方法计算 IL 群体各目标性状表型多样性指数。多样性指数划级方法如下,先计算参试材料总体平均数(\bar{X})和标准差(SD),然后划分为 11 级,从第 1 级 [$X_i < (\bar{X} - 2SD)$]到第 11 级 [$X_i > (\bar{X} + 2SD)$],每 0.5 SD 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, \ln 为自然对数^[22]。

1.6 性状灰色关联度分析

按灰色系统理论要求,将不同水分条件下小麦 IL 群体的各目标性状视为一个整体,构建一个灰色系统。采用 SPSS 统计软件将各性状表型值标准化,设置分辨系数为 0.1,以各数据序列各个时刻的绝对差值确定参数 Δ_{\min} ,计算与小区产量的灰色关联度。按关联度大小排出各个参数与小区产量的关联顺序,利用关联度值进行性状关联聚类。

2 结果与分析

2.1 不同水分环境条件下 IL 群体及亲本主要农艺性状的表型分析

在 4 种水分环境条件下,小麦 IL 群体两亲本之间除单株穗数(E1、E2、E3 和 E4)和穗长(E2、E3 和 E4)表型值的差异不显著外,其他各目标农艺性状

的表型值均呈显著或极显著差异(表 1)。除株高和穗下节长外,轮回亲本晋麦 47 的性状表型值普遍显著高于供体亲本西峰 20。在不同水分条件下,IL 群体各性状的表型均值均介于双亲之间,并偏向轮回亲本晋麦 47 的表型值;群体内株系变异广泛,其变异系数在 4.91% ~ 47.67% 之间变化,其中穗下节长、单株穗数、单株小穗数、单株总粒数和小区产量在不同水分环境条件下表现出较大的变异系数,平均在 22.43% ~ 30.94%;并且从表型变异范围看出,各性状均存在超亲分离现象。表明 IL 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 2 个方向的超亲基因型;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。

小麦 IL 群体及其双亲在灌溉条件下的表型值显著高于雨养条件下的表型值(E4 环境条件下的 IL 群体及其双亲因发生青枯,其株高、千粒质量和小区产量略有波动),说明各目标性状对水分反应敏感,这些性状易受水分环境的影响,从而佐证了其数量性状的特点。从不同水分环境条件下各目标性状的方差分析结果看出,亲本个体水平和 IL 群体水平各目标性状对不同水分环境的敏感反应程度既有共性又存在差异,其中 IL 群体及其双亲对不同水分环境反应最为敏感的性状均为穗下节长, F 值分别为 1 898.44^{**}, 1 077.18^{**}, 91.20^{**};而轮回亲本晋麦 47 的穗长和单株小穗数却表现出对水分环境不敏感,其 F 值较小,仅为 0.82 和 0.77,相似地,供体亲本西峰 20 是单株总粒数($F = 0.52$),IL 群体是主穗小穗数($F = 38.50$ ^{**})(表 1)。由此可看出,在个体和群体水平上小麦不同产量相关性状对水分环境敏感的复杂性。

2.2 不同水分环境条件下 IL 群体产量相关性状的关联性

小麦 IL 群体各产量相关性状间的相关系数(r)在不同水分环境条件有显著差异($r = -0.001 \sim 0.960$ ^{**}),但各性状间普遍表现为不同程度的正相关(表 2)。在 4 种水分环境条件下,株高与穗下节长均表现出极显著的正相关($r = 0.293$ ^{**} ~ 0.497^{**});并且在雨养(E2 和 E4)条件下株高与小区产量相关系数($r_{(E2)} = 0.309$ ^{**} 和 $r_{(E4)} = 0.310$ ^{**})显著高于灌溉(E1 和 E3)条件下的相关系数($r_{(E1)} = 0.087$ 和 $r_{(E3)} = 0.060$);千粒质量也表现出类似的结果,在雨养(E2 和 E4)条件下与小区产量的相关系数($r_{(E2)} = 0.231$ ^{**} 和 $r_{(E4)} = 0.608$ ^{**})显著高

表 1 不同水分环境条件下 IL 群体及亲本产量相关性状的表型值

Tab. 1 Phenotypic data of yield related traits in ILs and their parents under different water regimes

性状 Trait	环境 Environment	亲本 Parent			导入系 Introgression lines		
		晋麦 47 Jinmai 47	西峰 20 Xifeng 20	$F^{(1)}$	均值 \pm 标准差 Mean \pm SD	变异范围 Range	变异系数 / % CV
株高 / cm PH	E1	71.20ab \pm 1.6 4	106.20a \pm 2.77	1 238.82 **	78.13b \pm 5.37	57.80 ~ 95.80	6.87
	E2	55.60c \pm 3.29	85.80b \pm 2.39	934.08 **	53.94d \pm 9.34	25.20 ~ 71.40	17.31
	E3	64.57b \pm 3.75	91.46b \pm 3.16	755.14 **	70.45c \pm 6.46	28.36 ~ 87.20	9.17
	E4	77.03a \pm 5.70	101.78a \pm 4.35	681.07 **	89.89a \pm 4.41	79.07 ~ 101.51	4.91
	$F^{(2)}$	16.92 **	24.76 **		913.39 **		
穗下节长 / cm PL	E1	7.10d \pm 0.74	16.33d \pm 1.15	87.76 **	6.52c \pm 2.39	0.60 ~ 13.90	36.57
	E2	10.40c \pm 1.14	21.40c \pm 2.97	132.78 **	14.61b \pm 4.33	6.80 ~ 32.80	29.62
	E3	22.33a \pm 0.93	33.53 \pm 3.33	141.56 **	31.83a \pm 5.14	1.88 ~ 42.20	16.15
	E4	12.04b \pm 0.73	41.89a \pm 2.50	899.70 **	29.34a \pm 2.16	24.61 ~ 37.17	7.37
	$F^{(2)}$	1 077.18 **	91.20 **		1 898.44 **		
穗长 / cm SL	E1	8.10a \pm 0.42	4.89c \pm 0.06	10.54 *	7.02b \pm 0.84	4.20 ~ 9.20	11.96
	E2	7.57a \pm 0.40	5.20c \pm 0.45	6.08	6.55b \pm 1.47	1.00 ~ 10.25	22.47
	E3	8.16a \pm 0.64	7.91a \pm 0.30	1.37	8.05a \pm 0.80	5.91 ~ 10.80	9.92
	E4	7.78a \pm 0.50	6.91b \pm 0.36	1.26	7.50a \pm 0.63	6.04 ~ 9.14	8.41
	$F^{(2)}$	0.82	51.06 *		174.04 **		
单株穗数 SPP	E1	2.86a \pm 0.58	2.33a \pm 0.42	1.04	2.36a \pm 0.48	1.20 ~ 4.00	20.23
	E2	1.69c \pm 0.33	1.33bc \pm 0.29	2.58	1.49b \pm 0.45	1.00 ~ 2.67	30.26
	E3	2.40ab \pm 0.18	1.08c \pm 0.60	2.27	2.20a \pm 0.40	0.76 ~ 3.02	18.32
	E4	2.04bc \pm 0.73	1.40b \pm 0.35	1.28	1.69b \pm 0.47	1.00 ~ 3.70	27.66
	$F^{(2)}$	12.36 **	49.87 **		178.81 **		
单株小穗数 TSP	E1	28.72a \pm 2.95	22.25a \pm 7.15	121.51 **	28.53a \pm 7.43	16.19 ~ 54.80	26.03
	E2	24.20a \pm 2.28	14.80b \pm 1.10	96.90 **	17.93b \pm 7.24	4.20 ~ 53.40	40.35
	E3	23.67a \pm 4.94	17.92b \pm 4.46	92.15 **	21.44b \pm 3.23	13.20 ~ 30.00	15.09
	E4	25.16a \pm 8.54	18.36ab \pm 3.95	164.35 **	20.56b \pm 5.88	10.00 ~ 45.07	28.61
	$F^{(2)}$	0.77	6.38 *		81.37 **		
单株总粒数 GNP	E1	65.12a \pm 12.11	43.03a \pm 19.85	1 208.16 **	61.34a \pm 15.54	32.97 ~ 113.00	25.33
	E2	45.40b \pm 2.41	35.20a \pm 0.84	112.72 **	42.66d \pm 20.33	6.00 ~ 156.67	47.67
	E3	56.92ab \pm 7.24	43.48a \pm 3.66	268.31 **	55.59b \pm 9.42	35.60 ~ 83.60	16.95
	E4	49.82b \pm 3.71	42.87a \pm 4.80	97.46 **	46.75c \pm 11.63	27.00 ~ 99.88	24.88
	$F^{(2)}$	4.37 *	0.52		47.43 **		
主穗小穗数 SMS	E1	16.60ab \pm 2.07	12.56b \pm 1.46	24.90 **	13.88b \pm 1.94	8.20 ~ 2.60	13.95
	E2	14.80b \pm 1.10	12.00b \pm 1.22	11.44 **	13.27b \pm 3.30	4.20 ~ 8.40	24.89
	E3	19.67a \pm 1.76	16.92a \pm 3.08	24.38 **	14.80a \pm 1.19	11.40 ~ 17.40	8.04
	E4	15.36b \pm 1.33	13.20b \pm 0.53	7.41 *	12.14c \pm 0.93	9.55 ~ 14.75	7.66
	$F^{(2)}$	5.95 *	4.70 *		38.50 **		
主穗粒数 GMS	E1	47.07a \pm 5.63	31.75b \pm 0.48	277.35 **	33.16b \pm 6.19	15.80 ~ 61.80	18.67
	E2	45.40a \pm 2.41	25.80c \pm 1.30	394.16 **	31.84b \pm 7.21	6.00 ~ 49.50	22.66
	E3	44.92a \pm 1.19	40.48a \pm 0.88	22.61 **	41.15a \pm 4.62	28.60 ~ 55.40	11.24
	E4	39.13b \pm 1.33	26.69c \pm 5.02	190.73 **	30.46b \pm 3.35	23.33 ~ 39.20	11.01
	$F^{(2)}$	4.36 *	22.55 *		119.41 **		
千粒质量 / g TGW	E1	49.12a \pm 6.26	38.99a \pm 6.11	113.42 **	46.68a \pm 3.18	32.64 ~ 53.12	6.81
	E2	40.51a \pm 1.21	29.76b \pm 1.35	119.88 **	39.49b \pm 6.20	18.24 ~ 48.16	15.70
	E3	29.91b \pm 1.58	24.34b \pm 1.38	36.98 **	29.61c \pm 4.41	16.73 ~ 40.62	14.90
	E4	47.97a \pm 1.52	38.55a \pm 0.85	92.81 **	47.66a \pm 3.29	35.02 ~ 54.19	6.90
	$F^{(2)}$	13.43 **	20.41 **		266.90 **		
小区产量 / g GY	E1	653.6a \pm 29.71	413.5a \pm 18.80	713.84 **	438.99b \pm 126.25	216.78 ~ 875.40	28.76
	E2	361.82c \pm 16.45	312.55b \pm 14.21	94.71 **	353.28c \pm 91.78	131.40 ~ 696.75	25.98
	E3	515.00b \pm 23.41	350.00b \pm 15.91	129.79 **	272.28d \pm 113.89	35.00 ~ 640.00	41.83
	E4	667.72a \pm 34.09	450.42a \pm 46.28	119.43 **	461.96a \pm 125.58	130.75 ~ 809.85	27.19
	$F^{(2)}$	92.13 **	19.80 **		84.32 **		

注: $F^{(1)}$. 两亲本间的表型方差; $F^{(2)}$. 不同水分环境条件下的表型方差。* 和 ** . $P = 0.05$ 和 0.01 水平上的差异显著。表 2 3 同。Note: $F^{(1)}$. Means the one-way ANOVA analysis of target phenotypes between two parents; $F^{(2)}$. Means the one-way ANOVA analysis of target phenotypes between different water conditions. * and **. Represent significance at the $P = 0.05$ and 0.01 levels respectively. The same as Tab. 2 3.

于灌溉 (E1 和 E3) 条件 ($r_{(E1)} = 0.044$ 和 $r_{(E4)} = 0.054$)。说明在干旱胁迫条件下, 小麦维系较高的株高和保持一定的千粒质量对产量形成具有重要作用。此外, 在不同水分环境条件下, 单株穗数分别与穗长、单株小穗数 ($r = 0.506^{**} \sim 0.960^{**}$)、主穗粒数分别与单株总粒数、主穗小穗数 ($r = 0.217^{**} \sim$

0.764^{**})、以及主穗小穗数与单株总粒数 ($r = 0.289^{**} \sim 0.518^{**}$) 均呈极显著正相关, 具有较高的相关性; 但以上这些性状与小区产量之间的相关不显著。说明在群体水平上, 这些性状间可能存在某种密切的内在相关性, 受环境影响较小, 但单一性状似乎都不能显著影响最终的产量性状。

表 2 不同水分环境条件下 IL 群体产量相关性状的相关系数

Tab. 2 Correlation coefficient between yield related traits in ILs under different water regimes

环境 Envirement	性状 Trait	株高/cm PH	穗下节长/cm PL	单株穗数 SPP	穗长/cm SL	单株小穗数 TSP	单株总粒数 GNP	主穗小穗数 SMS	主穗粒数 GMS	千粒质量/g TGW
E1	PH									
	PL	0.497 ^{**}								
	SPP	-0.019	0.170 [*]							
	SL	-0.019	0.194 [*]	0.618 ^{**}						
	TSP	0.099	0.219 ^{**}	0.612 ^{**}	0.677 ^{**}					
	GNP	0.563 ^{**}	0.431 ^{**}	0.119	0.149	0.274 ^{**}				
	SMS	-0.021	0.214 ^{**}	0.054	0.482 ^{**}	0.214 ^{**}	0.289 ^{**}			
	GMS	0.348 ^{**}	0.265 ^{**}	0.077	0.213 ^{**}	0.479 ^{**}	0.343	0.217 ^{**}		
	TGW	0.002	-0.069	0.154	0.144	0.124	-0.039	0.010	0.006	
	GY	0.087	-0.045	-0.086	-0.082	-0.099	0.091	-0.050	-0.037	0.044
	GY									
E2	PH									
	PL	0.293 ^{**}								
	SPP	-0.058	0.075							
	SL	0.031	-0.055	0.728 ^{**}						
	TSP	0.102	-0.050	0.646 ^{**}	0.719 ^{**}					
	GNP	-0.001	-0.314 ^{**}	-0.004	0.298 ^{**}	0.227 ^{**}				
	SMS	0.031	-0.240 ^{**}	-0.246 ^{**}	0.029	0.108	0.518 ^{**}			
	GMS	-0.010	-0.293 ^{**}	-0.235 ^{**}	-0.041	0.242 ^{**}	0.501 ^{**}	0.627 ^{**}		
	TGW	0.195 [*]	0.028	0.076	0.166 [*]	0.189 [*]	0.116	0.008	-0.034	
	GY	0.309 ^{**}	0.001	-0.054	0.015	0.021	0.077	-0.017	0.041	0.231 ^{**}
	GY									
E3	PH									
	PL	0.440 ^{**}								
	SPP	0.183 [*]	0.257 ^{**}							
	SL	0.217 ^{**}	0.203 ^{**}	0.960 ^{**}						
	TSP	0.198 [*]	0.090	0.865 ^{**}	0.922 ^{**}					
	GNP	0.019	-0.002	0.079	0.203 [*]	0.277 ^{**}				
	SMS	0.162 [*]	-0.155	-0.067	0.197 [*]	0.254 ^{**}	0.505 ^{**}			
	GMS	0.143	-0.207	-0.113	0.065	0.330 ^{**}	0.484 ^{**}	0.692 ^{**}		
	TGW	0.077	0.055	0.003	-0.003	-0.014	0.145	-0.048	-0.055	
	GY	0.060	-0.104	-0.241 ^{**}	-0.278 ^{**}	-0.252 ^{**}	0.132	-0.137	-0.046	0.054
	GY									
E4	PH									
	PL	0.429 ^{**}								
	SPP	0.192 [*]	0.334 ^{**}							
	SL	0.244 ^{**}	-0.115	0.681 [*]						
	TSP	0.069	0.356 ^{**}	0.883 ^{**}	0.129					
	GNP	0.015	0.419 ^{**}	0.753	0.506 ^{**}	0.873 ^{**}				
	SMS	0.099	-0.031	0.411 ^{**}	0.565 ^{**}	0.435 ^{**}	0.412 ^{**}			
	GMS	0.067	0.066	0.347 ^{**}	0.438 ^{**}	0.340 ^{**}	0.489 ^{**}	0.764 ^{**}		
	TGW	0.105	0.029	-0.065	-0.082	-0.022	-0.055	-0.074	-0.126	
	GY	0.310 ^{**}	0.135	-0.129	-0.119	-0.076	-0.114	-0.130	-0.189 [*]	0.608 ^{**}
	GY									

2.3 不同水分环境条件下 IL 群体产量相关性状的遗传特性

在不同水分环境条件下, 小麦 IL 群体的株高、穗长、穗下节长和千粒质量表现出较高的遗传力

($h_B^2 = 0.48 \sim 0.81$), 而其他性状遗传力普遍较低 ($h_B^2 = 0.27 \sim 0.51$); 所有性状的遗传力在不同环境条件下均表现出较大的波动, 其中穗下节长遗传力在不同水分环境条件下变化最大 ($0.54 \sim 0.79$), 而

单株小穗数遗传力变化最小(0.32~0.40),其他性状遗传力变化介于二者之间(表3)。IL群体各性状的多样性指数(H')相对较高, H' 范围在0.74~0.97,不同水分环境条件下多样性指数变化相对较小。此外,IL群体各性状的偏度和峰度在不同水分环境条件下有较大的差异,E3和E4环境中各目标

性状的偏度和峰度普遍大于E1和E2环境,尤其株高(E3,E4)、穗下节长(E3,E4)、穗长(E4)、单株小穗数(E3)、主穗小穗数(E4)、主穗粒数(E4)和千粒质量(E4)均呈现出较大的偏度和峰度值,总体分布呈尖顶峰的负偏态分布,说明在这些特定环境中控制性状的数量基因可能存在主效基因的表达。

表3 不同水分环境条件下IL群体产量相关性状的遗传力和多样性

Tab.3 Heritability and diversity of yield related traits in ILs under different water regimes

性状 Trait	环境 Envirement	基因型方差 V_G	总方差 $V_G + V_E$	遗传力 h_B^2	多样性指数 Diversity indice	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
株高/cm	E1	25.51	42.21	0.60	0.93	-0.01	1.61**
PH	E2	66.91	89.08	0.75	0.92	-0.91**	1.73**
	E3	39.84	49.31	0.81	0.91	-1.49**	10.66**
	E4	16.39	25.27	0.65	0.95	-6.75**	53.73**
穗下节长/cm	E1	4.38	7.80	0.56	0.95	0.25	0.63
PL	E2	16.78	31.01	0.54	0.84	1.45**	3.47**
	E3	25.50	32.10	0.79	0.87	-1.37**	8.40**
	E4	4.03	5.91	0.68	0.95	-5.00**	36.58**
单株穗数	E1	0.18	0.43	0.42	0.77	0.85**	0.65
SPP	E2	0.12	0.41	0.29	0.74	0.61**	-0.47
	E3	0.18	0.47	0.38	0.90	-1.13**	2.40**
	E4	0.16	0.34	0.47	0.88	0.72**	3.05**
穗长	E1	0.84	1.35	0.62	0.94	-0.23	0.64
SL	E2	1.74	2.64	0.66	0.89	-0.85**	1.86**
	E3	0.54	1.04	0.52	0.91	0.20	0.18
	E4	0.35	0.48	0.73	0.85	-4.41**	30.37**
单株小穗数	E1	33.89	97.66	0.35	0.94	0.84**	0.88*
TSP	E2	18.61	46.12	0.40	0.84	1.19**	2.75**
	E3	33.12	65.14	0.51	0.89	-1.75**	8.50**
	E4	23.36	56.56	0.41	0.90	0.93**	3.81**
单株总粒数	E1	142.22	439.72	0.32	0.94	0.70**	0.29
GNP	E2	73.42	183.54	0.40	0.90	2.02**	6.84**
	E3	25.08	74.30	0.34	0.90	-1.07**	6.18**
	E4	86.08	228.75	0.38	0.96	0.59**	4.48**
主穗小穗数	E1	2.35	6.56	0.36	0.92	0.46*	3.46**
SMS	E2	9.49	19.74	0.48	0.84	1.57**	4.92**
	E3	0.97	2.32	0.42	0.93	-0.03	0.06
	E4	1.48	3.62	0.41	0.95	-4.92**	34.69**
主穗粒数	E1	20.22	74.51	0.27	0.93	0.88**	2.82**
GMS	E2	48.35	109.45	0.44	0.96	-0.19	0.24
	E3	13.53	37.08	0.36	0.95	0.24	0.81*
	E4	7.63	18.30	0.42	0.97	-3.09**	18.51**
千粒质量/g	E1	8.59	13.11	0.66	0.96	-0.79**	1.68**
TGW	E2	37.31	70.71	0.53	0.90	-1.26**	1.82**
	E3	18.87	30.65	0.62	0.96	0.08	-0.14
	E4	10.38	21.71	0.48	0.97	-4.36**	20.39**
小区产量/g	E1	33.06	97.01	0.34	0.96	0.45*	0.11
GY	E2	26.92	61.11	0.44	0.95	0.47*	1.28**
	E3	25.30	79.41	0.32	0.95	0.54**	0.62
	E4	39.65	110.62	0.36	0.95	-0.09	1.24**

2.4 不同水分条件下 IL 群体主要农艺性状与产量的关联度

小麦 IL 群体主要农艺性状与产量的关联度值 (γ)、排序和聚类因水分环境条件而异(图 1)。其中,从关联度相似系数看出,在 E4 中的关联度变异最大,E3 中的关联度变异最小,E1 和 E2 居中。在 E1 中,穗长与小区产量高度关联($\gamma=0.822\ 0$),单株穗数与小区产量关联度较低($\gamma=0.790\ 0$),其他性状与小区产量中度关联($\gamma=0.797\ 0\sim0.811\ 3$)。在 E2 中,千粒质量和株高与小区产量高度关联(γ 分别为 $0.745\ 4$ 和 $0.740\ 3$),单株穗数与小区产量关联度较低($\gamma=0.706\ 5$),其他性状与小区产量中度关联($\gamma=0.714\ 3\sim0.726\ 9$)。在 E3 中,单株小穗数、单株总粒数、穗长和单株穗数与小区产量高度

关联($\gamma=0.791\ 8\sim0.795\ 6$),千粒质量、主穗小穗数和穗下节长与小区产量中度关联($\gamma=0.787\ 0\sim0.789\ 3$),株高和主穗粒数与小区产量关联度较低, γ 分别为 $0.780\ 3$ 和 $0.775\ 1$ 。在 E4 中,千粒质量和株高与小区产量高度关联, γ 分别为 $0.854\ 5$ 和 $0.843\ 0$,穗下节长与小区产量中度关联($\gamma=0.817\ 1$),其他性状与小区产量关联度较低($\gamma=0.783\ 9\sim0.790\ 0$)。从以上分析看出,在 E1 和 E2 环境中,单株穗数与小区产量均表现出较低的关联度,在 E3 和 E4 环境中,主穗小穗数与小区产量均表现出较低的关联度。并且,在 E1 和 E3(灌溉)环境中,穗长与小区产量表现出较高的关联度;而在 E2 和 E4(雨养)环境中,千粒质量和株高均与小区产量表现出较高的关联度。

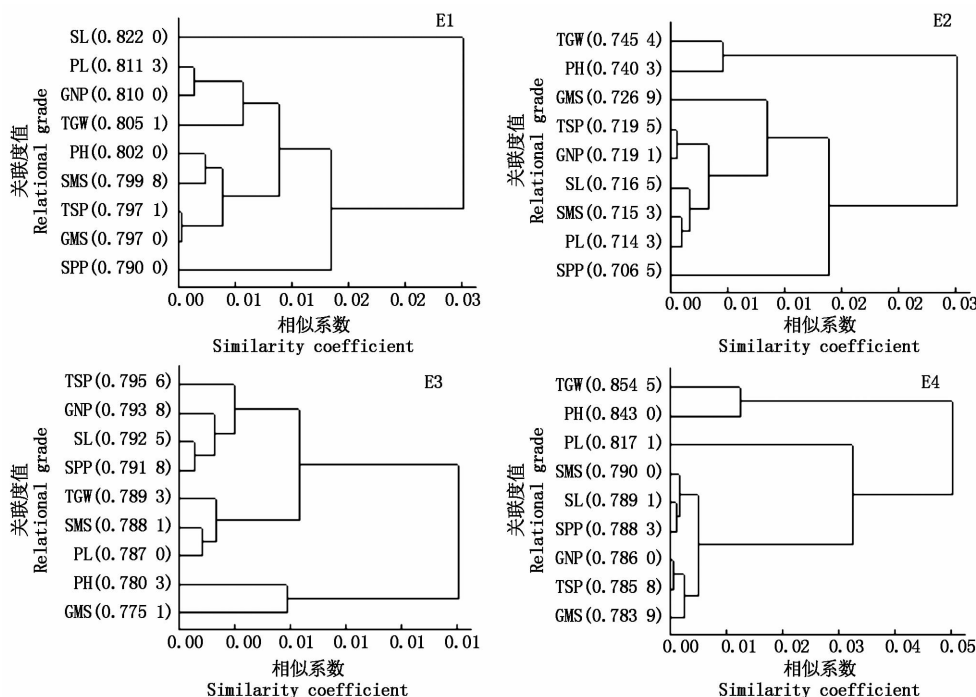


图 1 不同水分条件下小麦 IL 群体主要农艺性状与产量性状的关联聚类图

Fig. 1 Relational dendrogram of between yield and main agronomic traits in ILs under different water regimes

3 讨论

3.1 小麦产量相关性状对水分环境响应的差异性

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,解析直观形态特征和农艺性状对干旱胁迫的响应机制成为小麦抗旱性研究的重要突破口^[23]。大量的研究表明,小麦产量相关性状对水分环境极为敏感,在干旱胁迫条件下,植物通过降低产量相关的农艺性状及最终的产量来维系生存和繁殖后代,表现出对水分环境较强的弹性适应^[5-7],这种适应性表现出基因型及基因型 \times 水分环境互作的差异^[6-7,11,24-26],即抗旱基因型较水分敏感基因型^[24-26],老品种较现

代品种^[6-9]的产量相关性状表现出低的基因型 \times 水分环境互作效应。在本研究中,小麦 IL 群体及其双亲各目标性状普遍表现出灌溉条件下(E1 和 E3)的表型值显著高于雨养条件下(E2 和 E4)的表型值(E4 环境条件下的 IL 群体及其双亲因发生青枯,其株高、千粒质量和小区产量略有波动)。我们对不同水分环境条件下各目标性状的方差分析表明,亲本个体水平和 IL 群体水平各性状对不同水分环境的敏感反应程度既有共性又存在差异,其中 IL 群体及其双亲对不同水分环境反应最为敏感的性状均为穗下节长度;而轮回亲本晋麦 47 的穗长和单株总小穗数,供体亲本西峰 20 的单株穗粒数,以及 IL 群体的主穗小穗数却表现出对水分环境钝感。Dodig

等^[8]通过比较 8 种水分环境中 96 个不同抗旱基因型小麦产量相关性状发现,株高对水分环境最为敏感,而总分蘖数、有效分蘖数以及穗长对水分环境不敏感,但不同的品种略有差异。许海霞等^[26]比较了 8 个抗旱性不同的小麦品种发现,千粒质量和单株产量对水分环境最为敏感,而穗长对水分环境不敏感。由此说明,在个体和群体水平上小麦不同农艺性状对水分环境敏感的复杂性,即不同基因型、同一基因型不同性状与水分环境互作的表型有显著差异,说明控制这些性状的数量性状基因在应对不同水分环境中存在显著的弹性表达,以增强对干旱环境的适应性。

3.2 小麦产量性状间的相关关系

产量是一个复杂的农艺性状,可以分解成不同的构成因素,包括穗数、穗粒数、千粒质量等,株高和穗长也是常见的间接影响因素^[5]。前人分析了不同基因型小麦产量相关性状之间的相关性,结果表明,性状之间存在不同程度的正相关^[6,13,27-32],但相关系数普遍较低($r < 0.70$)。Dodig 等^[6]在正常灌溉、雨养和干旱胁迫条件下,比较了 100 个小麦育成品种和地方品种产量相关性状的相关性发现,所考察的 14 个产量相关性状与产量间的相关系数和方向在不同的水分条件下有较大的差异。本研究也发现,小麦 IL 群体各目标农艺性状间的相关系数和关联度在不同水分环境条件下有显著差异,各性状间普遍表现为不同程度的正相关;在灌溉(E1 和 E3)条件下,穗长与小区产量表现出较高的关联度,而在干旱胁迫条件下,千粒质量和株高与小区产量均有较高的相关系数和关联度值。此外,杨德龙等^[29]在小麦 RIL(陇鉴 19 × Q9086)发现,在干旱胁迫条件下,不同发育时期株高与千粒质量之间呈现显著正相关,其中拔节期株高较其他时期株高与千粒质量有较高相关系数,且拔节期和开花期的株高对千粒质量有极显著的正向直接作用。说明在干旱胁迫条件下,小麦株高可能促进千粒质量增加,最终改善小麦产量,小麦维系较高的株高和保持一定的千粒质量对产量形成具有重要作用。

3.3 小麦 IL 群体产量相关性状的遗传和变异

小麦产量相关性状是典型的微效多基因控制的数量性状,遗传力较低^[10],易与水分环境发生互作^[6,11-15]。研究表明,控制小麦产量相关性状的基因位点普遍存在与水分环境的互作效应,这种效应对表型变异的遗传贡献率远大于加性效应的^[10-15]。在本研究中,小麦 IL 群体大部分目标性状遗传力较低($h_B^2 = 0.27 \sim 0.51$),在不同环境条件下遗传力大

小均表现出较大的波动,其中穗下节长度遗传力变化最大,而单株总粒数遗传力变化最小,其他性状遗传力变化介于二者之间。说明,小麦 IL 群体不同产量相关性状在遗传上存在此消彼长的现象,表型受遗传因素控制程度较低。此外,小麦 IL 群体各性状表型变异广泛,多样性指数高,总体呈尖顶峰的负偏态分布,普遍偏向轮回亲本晋麦 47 表型值,这与陈稳良等^[20]利用旱地品种晋麦 47 为轮回亲本与水地品种鲁麦 14 为供体亲本构建的导入系遗传变异特点相吻合,该导入系中晋麦 47 遗传背景的回复率达 94.38%。由于高代回交导入系的遗传背景相似,能有效排除不同遗传背景对基因的干扰。因此,可以认为导入系和轮回亲本之间的表型差异是由导入片段引起的,许多研究者正在利用导入系的这一特点进行基因发掘和定位。

4 结论

小麦 IL 群体各性状表型变异广泛,多样性指数较高,且偏向于轮回亲本晋麦 47,具有导入系典型特点,是小麦抗旱重要性状精细定位和基因发掘的良好材料。各性状受水分环境影响较大,遗传力较低,但在干旱胁迫条件下千粒质量和株高与小区产量有较高的相关性和关联度。

参考文献:

- [1] Dodig D, Zorić 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: 6167–6188.
- [2] 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 & Environment* 2009, 7(3&4): 228–234.
- [3] 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.
- [4] 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.
- [5] Dholakia B B, Ammiraju J S S, Singh H *et al.* Molecular marker analysis of kernel size and shape in bread wheat [J]. *Plant Breeding* 2003, 122(5): 392–395.
- [6] Dodig D, Zorić M, Knezevic D *et al.* Genotype × environment interaction for wheat yield in different drought stress conditions and agronomic traits suitable for selection [J]. *Australian Journal of Agricultural Research* 2008, 59: 536–545.
- [7] Goyal A, Beres B L, Randhawa H S *et al.* Yield stability

- analysis of broadly adaptive triticale germplasm in southern and central Alberta, Canada, for industrial end-use suitability [J]. Canadian Journal Plant Science 2011, 91: 125 – 135.
- [8] Dodig D, Zorić M, Kandić V *et al.* Comparison of responses to drought stress of 100 wheat accessions and landraces to identify opportunities for improving wheat drought resistance [J]. Plant Breeding 2012, 131: 369 – 379.
- [9] Reynolds M, Dreccer F, Trethowan R. Drought-adaptive traits derived from wheat wild relatives and landraces [J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58: 177 – 186.
- [10] Quarrie S A, Steed A, Calestani C *et al.* A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring × SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments [J]. Theoretical and Applied Genetics 2005, 110: 865 – 880.
- [11] Nezhad K Z, Weber W E, Röder M S *et al.* QTL analysis for thousand-grain weight under terminal drought stress in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Euphytica 2012, 186: 127 – 138.
- [12] Golabadi M, Arzani A, Mirmohammadi-Maibody S A M, *et al.* Identification of microsatellite markers linked with yield components under drought stress at terminal growth stages in durum wheat [J]. Euphytica 2011, 177: 207 – 221.
- [13] Peleg Z, Fahima T, Krugman T *et al.* Genomic dissection of drought resistance in durum wheat wild emmer wheat recombinant inbred line population [J]. Plant Cell and Environment 2009, 32: 758 – 779.
- [14] Wu X, Wang Z, Chang X *et al.* Genetic dissection of the developmental behaviours of plant height in wheat under diverse water regimes [J]. Journal of Experimental Botany 2010, 61: 2923 – 2937.
- [15] Groos C, Robert N, Bervas E *et al.* Genetic analysis of grain protein-content, grain yield and thousand-kernel weight in bread wheat [J]. Theoretical and Applied Genetics 2003, 106: 1032 – 1040.
- [16] Cui F, Li J, Ding A *et al.* Conditional QTL mapping for plant height with respect to the length of the spike and internode in two mapping populations of wheat [J]. Theoretical and Applied Genetics 2011, 122: 1517 – 1536.
- [17] 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 2012a, 2: 216 – 227.
- [18] Ibrahim S E, Schubert A, Pillen K *et al.* QTL analysis of drought tolerance for seedling root morphological traits in an advanced backcross population of spring wheat [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2012b, 2: 619 – 629.
- [19] Liu S B, Zhou R Z, Dong Y C *et al.* Development, utilization of introgression lines using a synthetic wheat as donor [J]. Theoretical and Applied Genetics 2006, 112: 1360 – 1373.
- [20] 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.
- [21] 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.
- [22] Shannon C E, Weaver W. The mathematical theory of communication [M]. Urbana, Chicago, USA: The University of Illinois, 1949: 3 – 24.
- [23] Turner N C. Agronomic options for improving rainfall-use efficiency of crops in dryland farming systems [J]. Journal of Experimental Botany 2004, 55: 2413 – 2425.
- [24] 武仙山, 王正航, 吕小平, 等. 用株高早胁迫系数分析小麦发育中的抗旱性动态 [J]. 作物学报, 2008, 34 (11): 2010 – 2018.
- [25] 张文英, 柳斌辉, 彭海城, 等. 不同灌水处理小麦品种抗旱性鉴定指标遗传规律研究 [J]. 灌溉排水学报, 2009, 28 (2): 74 – 77.
- [26] 许海霞, 李伟, 程西永, 等. 干旱胁迫对小麦农艺性状的影响 [J]. 中国农学通报, 2008, 24 (3): 125 – 129.
- [27] Bhatta W M. Role of some agronomic traits for grain yield production in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under drought conditions [J]. Revista UDO Agrícola 2006, 6: 11 – 19.
- [28] 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.
- [29] 詹海仙, 杨志坚, 魏爱丽, 等. 干旱胁迫对小麦生理指标的影响 [J]. 山西农业科学, 2011, 39 (10): 1049 – 1051.
- [30] 张丽华, 姚艳荣, 裴翠娟, 等. 干旱年型播前土壤底墒、播种密度及灌水对冬小麦的产量效应 [J]. 华北农学报, 2011, 26 (增刊): 186 – 188.
- [31] 张文英, 柳斌辉, 彭海城, 等. 小麦品种抗旱性鉴定指标遗传规律研究 [J]. 华北农学报, 2008, 23 (增刊): 92 – 95.
- [32] 杨德龙, 张国宏, 李兴茂, 等. 小麦 RIL 群体株高和千粒重的抗旱遗传特性研究 [J]. 应用生态学报, 2012, 23 (6): 1569 – 1576.