

不同水分条件下小麦持绿表型性状评价及其与产量相关性研究

杨斌^{1,2} 闫雪¹ 温宏伟^{2,3} 王曙光¹ 逯腊虎² 范华¹ 景蕊莲⁴ 孙黛珍¹(¹ 山西农业大学农学院, 030801, 山西太谷; ² 山西农业大学小麦研究所, 041000, 山西临汾;³ 有机旱作山西省重点实验室, 030000, 山西太原; ⁴ 中国农业科学院作物科学研究所, 100081, 北京)

摘要 找出适宜在多个环境条件下评价小麦持绿性状的表型指标, 为快速筛选小麦持绿品系, 加速抗旱、高光效育种进程提供数据支撑。以包含 306 个家系的 RIL 群体 (早选 10 号×鲁麦 14) 为材料, 分析了不同水分条件下灌浆不同时期旗叶绿素 SPAD 值、功能绿叶面积持续期 (GLAD) 以及衰老参数变化特征, 并对其与产量性状的相关性进行了研究。结果表明: RIL 群体 SPAD 值、GLAD 在整个灌浆期的变化动态复杂, 衰老相关参数无法反映其动态变化过程。2 种水分条件下, 在灌浆后期 (花后 20、25 和 30d) SPAD 值与粒宽、粒厚、千粒重以及单株产量呈显著或极显著正相关。在灌溉条件下花后 10、13、16、19 和 22d 的 GLAD 与单株产量呈极显著正相关; 而在干旱胁迫条件下 GLAD 与单株产量相关性则未达到显著水平。不同环境条件下, 旗叶 SPAD 值在灌浆后期 (花后 20、25 和 30d) 相比于 GLAD 和衰老特征参数与产量性状具有更好的相关性, 且测定相对简单, 更适宜于持绿品系的快速筛选。

关键词 小麦; 持绿性状; 产量; 相关性分析

开放科学 (资源服务) 标识码 (OSID):



叶片是小麦进行光合作用的重要场所, 其光合同化产物对小麦生长发育与产量形成具有非常重要的作用。灌浆期是小麦产量形成的重要时期, 在灌浆期间如遭受干旱胁迫, 叶片会发生失绿早衰, 提前结束光合作用, 最终造成大幅减产, 而这一现象在我国干旱与半干旱地区尤为突出^[1]。已有研究表明, 作物持绿能够延迟绿色光合器官的衰老^[2], 延长有效光合时间并维持较大的光合面积, 提高作物光合效率^[3-5], 对于干旱胁迫具有较强的耐受性, 进而促进产量的形成^[6-7]。此外, 作物持绿可以提高其自身对高温^[8-9]、盐碱化^[10]和斑枯病^[11]等非生物胁迫与生物胁迫的抗逆性。因此, 快速有效地对持绿性状进行评价, 提高筛选小麦持绿突变体的效率, 缩短抗逆新品种选育年限, 对缓解我国华北、西北等地区小麦遭受干旱胁迫减产的问题具有重要意义。

目前, 对各种作物仍无统一的持绿评价标准, 小麦持绿研究以叶绿素含量、功能绿叶面积持续期

(green leaf area duration, GLAD) 以及衰老相关参数等指标为主^[1,12-13]。Zhang 等^[7]研究了灌浆中期小麦旗叶绿素 a、叶绿素 b 含量与产量之间的关系, 结果表明, 灌浆中期叶绿素 a、叶绿素 b 含量与单株产量呈极显著正相关, 认为灌浆中期小麦叶绿素含量可用于持绿评价。Vijayalakshmi 等^[8]利用 Ventnor 与 Karl 92 构建的小麦 RIL 群体对小麦灌浆期 GLAD 进行了测定, 认为该指标可进行持绿评价。Wang 等^[14]和梁增浩^[15]利用早选 10 与鲁麦 14 构建的 DH 群体对小麦灌浆期衰老相关参数进行了研究, 结果表明, 单株产量与衰老起始时间等衰老参数呈极显著正相关, 并以衰老参数对小麦 DH 群体进行聚类分析, 将 DH 群体的持绿性划分为 3 类。然而持绿表型数据评价标准不同, 必然使得小麦持绿分子标记定位结果缺乏一致性^[2,7,15-16], 对后续的精确定位与图位克隆造成一定的影响, 制约小麦分子育种进程。上述研究均仅从同一个环境条件下进行了分析研究, 无法预测其研究结果是否

作者简介: 杨斌, 主要从事小麦抗旱分子育种研究, E-mail: sxxmsyb83@126.com; 闫雪为共同第一作者, 主要从事小麦分子育种研究, E-mail: yanxue092@163.com

孙黛珍为通信作者, 主要从事小麦遗传育种研究, E-mail: sdz64@126.com

基金项目: 山西省农业科学院博士基金 (YBSJJ1811); 有机旱作山西省重点实验室开放基金 (201805D111015-6); 山西省面上青年基金 (201801D221314); 山西省重点研发计划 (201803D221018-1, 201703D211007-9)

收稿日期: 2019-11-20; 修回日期: 2019-12-03; 网络出版日期: 2020-07-24

适用于多环境条件下的持绿性评价分析。鉴于此,本研究以早选10号×鲁麦14构建的包含306个家系的RIL群体为材料,对比分析了2种水分条件下不同灌浆时期的旗叶叶绿素含量(SPAD值)、GLAD、衰老相关参数等持绿表型性状及其与产量性状的相关性,以期寻求简单易行、能在多个环境条件下适用的小麦持绿评价指标,为快速筛选小麦持绿突变体,加速抗旱、高光效育种进程提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

由中国农业科学院利用早选10号和鲁麦14构建的包含306个家系的RIL群体为材料。其中母本早选10号是山西省农业科学院从大量小麦种质资源中筛选育成的抗旱品种,父本鲁麦14是山东省烟台市农科所育成的水地高产品种,该群体双亲在抗旱性上具有较大的遗传差异。

1.2 试验设计

2017年9月27日将RIL群体亲本与各家系种植于山西农业大学农作站(112°25'E, 37°25'N)。水分处理分为正常灌溉(well-watered, WW)和干旱胁迫(drought-stress, DS)。随机区组设计,共设3次重复。每个重复材料按照行长2m,行距0.25m,每行40粒的标准进行种植,双行区点播。

播种前统一浇足底墒水,播种后干旱胁迫处理全生育期只依靠自然降水,小麦整个生育期内降水量约为206mm;正常灌溉处理分别在越冬前、拔节期和开花期,每次灌水量600m³/hm²。

1.3 表型数据的测定

1.3.1 旗叶SPAD值的测定 于开花期(小区50%穗部开花的时期),在亲本与每个家系中选取开花一致、发育正常、长势一致的5株小麦进行挂牌标记。从开花期当日起(亲本与各家系花期时间不同)使用SPAD-502(Konica-Minolta,日本)叶绿素仪测定双亲与各家系标记的5株小麦的旗叶SPAD值。每片旗叶均在叶基部、中部和尖部测定3次,取平均值;测定时间为上午7:00-10:00。每隔5d测定1次,直至成熟,期间共测定7次。7个时期分别记为S1(花后0d)、S2(花后5d)、S3(花后10d)、S4(花后15d)、S5(花后20d)、S6(花后25d)和S7(花后30d)。

1.3.2 旗叶GLAD的测定 于开花期,在亲本与每个家系中选取开花一致、发育正常、长势一致的

10株小麦进行挂牌标记。参照Wang等^[14]的方法,根据小麦旗叶的绿叶面积,目测将其划分为0~9共计10个等级,0为旗叶完全衰老,9为旗叶完全保持绿色。从开花后10d(亲本与各家系时间不同)开始测定,之后每隔3d测定1次GLAD,直至收获,期间共测定7次。7个时期分别记为D1(花后10d)、D2(花后13d)、D3(花后16d)、D4(花后19d)、D5(花后22d)、D6(花后25d)和D7(花后28d)。

1.3.3 产量性状的测定 小麦成熟后,每个家系随机选取10株,连根拔除,晾干,以10株的平均值作为每个家系的测定值。10株小麦混合脱粒后,计算其平均值即为单株产量;小麦脱粒后使用数粒仪数取1000粒籽粒,称重,即为千粒重;10株小麦结实总穗数的平均值即为单株穗数;10株小麦总粒数除以总穗数的平均值即为穗粒数。

1.3.4 籽粒性状的测定 每个家系选取10粒大小较为均一的籽粒,使用游标卡尺测量粒长、粒宽和粒厚并计算其平均值。

1.4 数据统计分析与计算

1.4.1 持绿性状与产量性状的统计分析 采用Excel和SPSS 19.0统计分析软件对小麦RIL群体以及双亲各时期的GLAD、SPAD值、单株产量、千粒重、单株穗数、穗粒数、粒长、粒宽和粒厚进行基本统计分析,包括均值、标准差、变异范围、变异系数、偏度、峰度以及方差分析和相关性分析。

1.4.2 衰老特征参数的计算 由于小麦旗叶GLAD变化符合Gompertz方程的特征,故用Gompertz方程进行拟合^[15],即 $GLAD = ke^{-be^{-at}}$ 。对Gompertz曲线求一阶导数和二阶导数,得到相关初级参数和次级参数:最大衰老速率(MRS)、达到最大衰老速率的时间(TMRS)、最大衰老速率时GLAD的百分比(PGMS)、衰老起始时间(Ts)、完全衰老时间(To)、从开花当天到75%GLAD的时间(75%G)、75%G与25%G之间的时间(50%G)、从开花当天到25%G的时间(25%G)^[15]。

2 结果与分析

2.1 不同水分条件下灌浆不同时期持绿相关性状表型变异分布

2.1.1 RIL群体与亲本SPAD值变异分布 2种水分条件下,小麦开花期至成熟期,RIL群体与亲本的SPAD值均呈下降趋势(表1)。正常灌溉条件

下，RIL 群体与亲本的旗叶快速衰老主要集中在花后 15、20 和 25d；干旱胁迫条件下，母本旱选 10 号与 RIL 群体的旗叶在花后 15、20 和 25d 迅速衰老，而父本鲁麦 14 的旗叶快速衰老主要集中在花

表 1 2 种水分条件下灌浆不同时期 SPAD 值、GLAD 与衰老相关参数的分布特征
Table 1 SPAD value, green leaf area duration and senescence related parameters
of flag leaves during different grain filling stages under two water conditions

性状 Trait	亲本 Parent		t 值 t value	RIL 群体 RIL population							变异系数 Coefficient of variation (%)
	旱选 10 号 Hanxuan 10	鲁麦 14 Lumai 14		平均值 Mean	标准差 Standard deviation	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	最小值 Minimum	最大值 Maximum		
SPAD-S1	56.97/56.37	61.51/59.67	4.39*/5.99*	57.26/56.39	2.44/2.33	-0.12/-0.05	-0.08/-0.26	49.42/50.16	64.34/62.66	4.27/4.13	
SPAD-S2	55.38/54.18	59.93/56.87	5.75*/3.23ns	56.24/55.44	2.53/2.56	0.02/-0.22	-0.12/0.16	48.82/45.97	64.12/61.16	4.42/4.62	
SPAD-S3	53.88/51.97	59.34/52.06	9.09*/0.12ns	55.10/52.71	3.22/3.27	-0.78/-0.52	2.11/0.68	35.90/39.58	61.84/59.92	5.85/6.21	
SPAD-S4	52.74/49.34	55.79/42.46	5.73*/20.05**	50.97/46.88	6.44/8.44	-1.19/-1.61	2.71/2.97	1.48/3.58	60.55/57.92	12.64/18.01	
SPAD-S5	42.98/25.95	41.43/10.12	0.35ns/7.56*	34.61/18.94	9.30/12.30	-0.65/0.35	-0.03/-0.65	0.00/0.00	55.82/49.32	35.53/64.95	
SPAD-S6	15.97/3.25	12.34/1.74	1.72ns/8.13*	12.96/3.97	2.12/2.87	0.85/0.70	1.81/1.20	0.00/0.00	42.55/20.38	43.58/76.82	
SPAD-S7	3.71/0.00	2.11/0.00	4.82*/-	2.04/-	0.12/-	1.20/-	1.75/-	0.00/0.00	6.22/0.00	95.95/-	
GLAD-D1	8.15/8.13	8.73/7.75	5.00*/3.99ns	8.53/8.32	0.34/0.43	-0.79/-0.93	0.88/1.40	7.00/6.67	9.00/9.00	3.98/5.17	
GLAD-D2	8.00/7.92	8.60/6.58	5.20*/6.70*	8.30/8.03	0.49/0.59	-1.10/-1.83	1.13/1.90	4.25/4.10	9.00/9.00	5.87/7.33	
GLAD-D3	7.93/6.65	7.93/5.14	1.43ns/5.60*	7.86/7.12	0.84/1.35	-0.65/-0.81	0.55/0.59	2.37/2.40	9.00/8.67	10.68/18.88	
GLAD-D4	7.40/5.00	6.53/2.40	6.21*/9.37*	6.93/5.29	1.29/1.89	-1.63/-0.93	1.72/1.37	1.05/0.22	8.80/8.00	18.67/35.75	
GLAD-D5	4.50/0.62	3.53/0.00	3.35ns/-	3.93/1.55	1.03/1.60	-0.15/1.19	-0.84/1.12	0.00/0.00	8.00/7.40	51.57/43.09	
GLAD-D6	1.32/0.00	0.40/0.00	6.72*/-	1.02/0.22	1.35/0.64	1.73/1.80	2.85/1.88	0.00/0.00	6.25/4.20	62.52/85.77	
GLAD-D7	0.30/0.00	0.00/0.00	-/-	0.10/0.03	0.35/0.19	4.34/1.47	2.01/1.62	0.00/0.00	2.75/2.40	77.30/87.16	
MRS (%/d)	15.13/13.97	13.21/15.86	5.39*/9.97**	16.15/16.34	4.60/5.22	-0.26/-0.30	-0.40/-0.35	6.30/5.57	37.10/33.63	28.70/31.94	
TMRS (d)	22.86/20.12	22.20/18.86	0.53ns/5.32*	22.69/20.65	1.67/1.67	-0.25/-0.63	1.10/2.94	16.14/13.26	26.73/25.85	7.37/8.10	
PGMS (%)	29.80/29.61	32.91/30.19	5.15*/0.93ns	31.33/31.08	1.63/2.30	2.41/1.64	1.95/0.87	26.87/25.50	45.52/42.53	5.21/7.41	
75%G	20.88/17.75	19.45/16.20	1.63ns/2.45ns	20.04/17.96	1.81/2.08	-1.13/-1.68	0.89/0.92	8.85/5.80	24.67/23.21	9.04/11.60	
50%G	22.28/19.52	21.91/17.84	0.84ns/5.17*	21.91/19.85	1.66/1.72	-0.43/-1.04	0.91/1.07	15.19/11.06	26.70/25.07	7.56/8.68	
25%G	23.60/20.92	23.48/19.14	0.33ns/4.76*	23.39/21.35	1.73/1.69	-0.13/-0.24	0.68/1.26	16.92/14.68	28.46/27.05	7.38/7.90	
Ts (d)	18.15/14.95	12.71/12.97	4.96*/6.25*	16.37/14.23	2.65/3.31	-2.10/-1.98	1.08/1.78	8.26/2.03	22.11/19.86	16.23/19.86	
To (d)	29.60/24.47	25.22/20.91	4.80*/9.65*	25.03/23.02	1.98/1.92	0.05/0.53	0.19/2.43	18.75/16.17	30.80/29.38	7.92/9.35	

注：“*”和“**”分别为 0.05 和 0.01 显著水平；“ns”为不显著；“-”为数据缺失；“-”左边的数字为正常灌溉条件下的表型值，右边为干旱胁迫条件下的表型值。下同
Note: "*" and "**" indicate significance at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively; "ns" means not significant; "-" means no date; The number on the left of "/" is the phenotypic value under well-watered condition, and the number on the right is phenotypic value under drought stress condition. The same below

后 10、15 和 20d。
正常灌溉条件下，父本鲁麦 14 旗叶 SPAD 值在花后 0、5、10、15 和 20d 均高于母本旱选 10 号，但在花后 20、25 和 30d 低于母本（花后 30d 时差异达到显著水平）；干旱胁迫条件下，父本鲁麦 14 旗叶 SPAD 值在花后 0、5 和 10d 高于母本旱选 10 号（其中花后 0d 时差异达到显著水平），而在花后 15、20 和 25d 显著或极显著低于母本旱选 10 号（表 1）。
从表 1 还可发现 RIL 群体 SPAD 值在花后 5、10、15、20 和 25d 的变异系数均呈现出干旱胁迫条件下高于正常灌溉条件下，即干旱胁迫可能导致 SPAD 值变异更为广泛，表明各家系对干旱胁迫的敏感程度不同。
2.1.2 RIL 群体与亲本 GLAD 的变异分布 2 种水分条件下，灌浆期 RIL 群体与亲本 GLAD 的变化与 SPAD 值具有类似的趋势，即随着灌浆时间的延长，GLAD 呈下降趋势（表 1）。在正常灌溉条件下，RIL 群体与亲本的旗叶快速衰老主要集中在花后 15、20 和 25d；在干旱胁迫条件下，母本旱选 10 号与 RIL 群体的旗叶在花后 15、20 和 25d 迅速衰老，而父本鲁麦 14 的旗叶快速衰老主要集中在

花后 10、13、16、19 和 22d，该结果与 SPAD 值变化趋势一致。

正常灌溉条件下，父本鲁麦 14 旗叶 GLAD 在花后 10 和 13d 显著高于母本旱选 10 号，但在花后 19、22、25 和 28d 低于母本（花后 19d 时差异达到显著水平）；干旱胁迫条件下，母本旱选 10 号旗叶 GLAD 在花后 10、13、16、19 和 22d 高于父本鲁麦 14（花后 13、16 和 19d 时差异均达到显著水平）（表 1）。

2.1.3 RIL 群体与亲本衰老特征变异分布 正常灌溉条件下，母本旱选 10 号的 MRS、PGMS、Ts 和 To 较父本鲁麦 14 具有显著性差异 ($P<0.05$)；而在干旱胁迫条件下，除 PGMS 与 75%G 外，双亲其余各衰老参数差异均达显著 ($P<0.05$) 或极显

著水平 ($P<0.01$)（表 1）。

正常灌溉条件下，RIL 群体除 MRS、25%G 与 To 外，其余各衰老参数均介于双亲之间，呈现连续性分离；干旱胁迫条件下，RIL 群体仅有 Ts 和 To 介于双亲之间，其余各参数均高于或低于双亲，表现出明显的双向超亲分离现象（表 1）。

2.2 不同水分条件下 RIL 群体与亲本产量性状的变异分布

正常灌溉条件下母本旱选 10 号与父本鲁麦 14 的千粒重、单株产量与单株穗数差异均不显著。而在干旱胁迫条件下，母本旱选 10 号的千粒重、单株产量、单株穗数与穗粒数均显著高于父本鲁麦 14（表 2），说明母本旱选 10 号在干旱胁迫条件下具有较好的产量表现。

表 2 2 种水分条件下产量性状的分布特征
Table 2 Distribution characteristics of yield-related traits under different two water conditions

性状 Trait	亲本 Parent		t 值 t value	RIL 群体 RIL population							
	旱选 10 号 Hanxuan 10	鲁麦 14 Lumai 14		平均值 Mean	标准差 Standard deviation	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	最小值 Minimum	最大值 Maximum	变异系数 Coefficient of variation (%)	
千粒重 1000-grain weight (g)	38.54/37.52	39.12/34.02	2.83ns/5.39*	39.33/37.36	4.51/4.13	-0.49/0.17	1.31/0.03	26.28/25.22	48.80/50.40	11.47/11.57	
单株产量 Yield per plant (g)	5.20/3.99	4.93/1.92	3.59ns/6.45*	4.31/2.94	1.58/0.97	0.49/0.54	0.01/0.02	1.24/0.72	9.11/5.59	36.78/33.13	
单株穗数 Spike number per plant	4.16/3.13	3.24/1.94	2.60ns/4.78*	3.36/2.63	0.96/0.77	0.60/1.23	0.91/0.46	1.50/1.35	7.25/6.98	40.62/47.23	
穗粒数 Grain number per spike	43.40/41.24	33.02/32.99	5.75*/5.10*	40.33/36.35	6.22/6.08	0.17/-0.06	0.32/0.29	24.39/16.67	56.60/51.47	15.43/16.71	
粒长 Grain length (mm)	6.55/6.29	6.68/6.26	0.52ns/1.88ns	6.74/6.59	0.32/0.32	0.00/-0.03	0.00/0.13	5.89/5.59	7.73/7.70	4.76/4.89	
粒宽 Grain width (mm)	3.48/3.35	3.07/3.03	7.35*/6.36*	3.30/3.19	0.18/0.18	0.50/-0.54	0.97/2.22	2.76/2.24	4.01/3.74	5.53/5.61	
粒厚 Grain thickness (mm)	3.14/2.95	3.03/2.91	4.35*/4.84*	3.11/2.99	0.19/0.20	0.34/0.03	0.00/0.00	2.65/2.48	3.69/3.57	5.99/6.58	

RIL 群体产量相关性状均呈现出正常灌溉条件高于干旱胁迫条件的趋势。正常灌溉条件下 RIL 群体千粒重、单株产量平均值发生双向超亲分离，而 2 种水分条件下 RIL 群体其余各产量相关性状平均值介于双亲之间，呈现连续正态分布。

2.3 持绿性状与产量性状的相关性

2.3.1 SPAD 值与产量性状的相关性 正常灌溉条件下，花后 15、20、25 和 30d 的 SPAD 值与千粒重呈显著或极显著正相关；花后 10、15、20、25 和 30d 的 SPAD 值与单株产量呈显著或极显著正相关；花后 10、15 和 20d 的 SPAD 值与单株穗数呈显著或极显著正相关；花后 0、5、10、15 和 20d 的 SPAD 值与穗粒数呈显著或极显著正相关。干旱胁迫条件下，花后 20、25 和 30d 的 SPAD 值与千

粒重均呈极显著正相关，除花后 0d 之外，其余各时期 SPAD 值均与单株产量呈显著或极显著正相关；花后 5 和 10d 的 SPAD 值与单株穗数呈显著正相关，花后 0、5、10、15 和 20d 的 SPAD 值与穗粒数均呈极显著正相关（表 3）。

2 种水分条件下，灌浆各时期 SPAD 值与粒长均无显著相关性。花后 20、25 和 30d 的 SPAD 值均与粒宽呈显著或极显著正相关，其相关系数为 0.13~0.26。干旱胁迫条件下，花后 20、25 和 30d 的 SPAD 值与粒厚均呈极显著正相关，相关系数为 0.18~0.21；而正常灌溉条件下仅有花后 25d 的 SPAD 值与粒厚呈极显著正相关 ($r=0.24$)，其余时期 SPAD 值与粒厚无显著相关性（表 3）。

2.3.2 GLAD 与产量性状的相关性 2 种水分条

表 3 2 种水分条件下 SPAD 值与产量性状的相关性
Table 3 Correlation coefficients of the SPAD value and yield related traits under two water conditions

性状 Trait	SPAD-S1	SPAD-S2	SPAD-S3	SPAD-S4	SPAD-S5	SPAD-S6	SPAD-S7
粒长 Grain length	-0.06/0.01	-0.07/0.03	0.01/0.04	0.07/0.07	0.09/0.04	0.02/-0.02	-0.06/0.04
粒宽 Grain width	-0.04/0.09	-0.03/0.07	0.03/0.07	0.09/0.05	0.21**/0.20**	0.26**/0.13*	0.13*/0.22**
粒厚 Grain thickness	-0.02/0.04	-0.05/0.02	-0.03/0.02	-0.04/-0.05	0.06/0.19**	0.24**/0.18**	0.10/0.21**
千粒重 1000-grain weight	-0.04/-0.07	-0.03/-0.05	0.05/0.09	0.12*/0.07	0.15**/0.22**	0.12*/0.18**	0.17**/0.19**
单株产量 Yield per plant	0.05/0.11	0.08/0.15*	0.17**/0.15*	0.27**/0.15**	0.27**/0.17**	0.23**/0.13*	0.20**/0.15**
单株穗数 Spike number per plant	0.04/0.11	0.06/0.12*	0.13*/0.12*	0.19**/0.08	0.18**/0.01	-0.07/-0.10	-0.02/-0.06
穗粒数 Grain number per spike	0.14*/0.19**	0.16**/0.23**	0.22**/0.20**	0.27**/0.21**	0.26**/0.17**	0.04/0.10	0.03/0.07

件下，灌浆不同时期旗叶 GLAD 与产量性状的相关性分析结果见表 4。在正常灌溉条件下，花后 10、13、16 和 19d 的 GLAD 与粒长呈显著或极显著正相关；花后 19、22、25 和 28d 的 GLAD 与粒宽呈显著或极显著正相关，花后 22、25 和 28d 的 GLAD 与粒厚呈显著或极显著正相关。在干旱胁迫条件下，花后 10 和 13d 的 GLAD 与粒长呈显著或极显著正相关；花后 19、22 和 25d 的 GLAD 与粒宽呈显著或极显著正相关；花后 22 和 25d 的 GLAD 与粒厚呈显著或极显著正相关。

表 4 2 种水分条件下 GLAD 与产量性状的相关性
Table 4 Correlation coefficients of the green leaf area duration and yield traits under two water conditions

性状 Trait	GLAD-D1	GLAD-D2	GLAD-D3	GLAD-D4	GLAD-D5	GLAD-D6	GLAD-D7
粒长 Grain length	0.16**/0.17**	0.14*/0.12*	0.12*/0.07	0.11*/0.03	0.05/0.03	0.01/0.03	0.09/0.02
粒宽 Grain width	-0.03/0.05	0.05/-0.01	0.05/0.03	0.12*/0.13*	0.30**/0.18**	0.29**/0.14*	0.16**/0.04
粒厚 Grain thickness	0.05/0.07	0.01/-0.01	0.03/0.06	0.05/0.04	0.12*/0.15*	0.23**/0.19**	0.16**/0.08
千粒重 1000-grain weight	0.07/0.21**	0.07/0.16**	0.16**/0.15**	0.17**/0.13*	0.20**/0.14*	0.11/0.08	0.05/0.05
单株产量 Yield per plant	0.15**/0.11	0.16**/0.09	0.22**/0.04	0.20**/0.06	0.19**/0.07	0.09/0.07	0.04/0.10
单株穗数 Spike number per plant	0.11*/0.04	0.10/0.02	0.15*/-0.02	0.12*/-0.02	0.09/-0.06	-0.08/-0.12*	-0.08/-0.14*
穗粒数 Grain number per spike	0.18**/0.08	0.23**/0.10	0.23**/0.04	0.19**/0.07	0.16**/0.10	0.02/0.14*	0.06/0.02

在正常灌溉条件下，花后 16、19 和 22d 的 GLAD 与千粒重呈极显著正相关；花后 10、13、16、19 和 22d 的 GLAD 与单株产量和穗粒数均呈极显著正相关。在干旱胁迫条件下，花后 10、13、16、19 和 22d 的 GLAD 与千粒重呈显著或极显著正相关，花后 25d 的 GLAD 与穗粒数呈显著正相关。

2.3.3 衰老参数与产量性状的相关性 2 种水分条件下，旗叶衰老参数与产量性状的相关性分析结果见表 5。在正常灌溉条件下，MRS 与单株产量、单株穗数以及穗粒数均呈极显著负相关；TMRS 与千粒重、单株产量和穗粒数呈显著或极显著正相关；Ts 与千粒重、单株产量、单株穗数及穗粒数均

呈极显著正相关性；To 与千粒重呈显著正相关性。在干旱胁迫条件下，MRS 与单株产量及穗粒数呈显著或极显著负相关性；Ts 与千粒重及穗粒数呈显著正相关性；To 与千粒重及单株产量分别呈显著正相关与显著负相关。

3 讨论

3.1 灌浆期小麦持绿性状呈现复杂的动态过程

小麦产量形成的关键时期是灌浆期，这一时期的光合产物对籽粒干重的贡献为 50%~67%^[17]。此时期普通小麦旗叶对水分亏缺最为敏感，容易失绿早衰，降低光合效率导致减产。而持绿品种则表现为具有较高的叶绿素含量、较大的光合面积以

表 5 2 种水分条件下衰老相关参数与产量性状的相关系数
Table 5 Correlation coefficients of the senescence related parameters and yield traits under two water conditions

性状 Trait	MRS	TMRS	PGMS	Ts	To	75%G	25%G	50%G
粒长 Grain length	-0.09/-0.09	0.05/0.02	0.05/0.08	0.11/0.06	0.00/-0.06	0.09/0.03	0.03/-0.03	0.06/0.00
粒宽 Grain width	0.12*/0.12*	0.28**/0.15**	0.08/0.06	0.03/-0.03	0.30**/0.20**	0.17**/0.05	0.29**/0.17**	0.25**/0.12*
粒厚 Grain thickness	0.08/0.10	0.14*/0.08	0.13*/0.13*	-0.06/-0.10	0.19**/0.16**	0.04/-0.03	0.16**/0.11	0.11/0.04
千粒重 1000-grain weight	-0.04/-0.07	0.19**/0.11	-0.04/0.18**	0.16**/0.01	0.15*/0.13*	0.20**/0.06	0.18**/0.12*	0.20**/0.10
单株产量 Yield per plant	-0.21**/-0.20**	0.15**/-0.04	-0.07/-0.02	0.29**/0.13*	0.03/-0.13*	0.26**/0.07	0.11/-0.07	0.19**/0.00
单株穗数 Spike number per plant	-0.19**/-0.09	0.06/-0.07	-0.08/0.01	0.21**/0.05	-0.04/-0.11	0.16**/0.07	0.02/-0.09	0.09/-0.05
穗粒数 Grain number per spike	-0.16**/-0.15*	0.12*/-0.01	0.02/-0.08	0.21**/0.13*	0.03/-0.10	0.19**/0.08	0.09/-0.04	0.14*/0.02

及较长的光合持续时间，最终得以保证产量的正常形成^[8,14,18-19]。作为评价小麦持绿性状的主要指标，叶绿素含量的高低直接影响着小麦的光合速率与光合产物^[20-21]；功能绿叶面积及其持续期则决定了叶片的光合面积与光合时间；衰老相关参数则影响光合时间的长短，均是小麦产量形成的重要影响因素^[22]。本研究中发现旗叶 SPAD 值与 GLAD 在整个灌浆期的变化呈现出动态复杂的过程，2 种水分条件下，RIL 群体在灌浆前期缓慢下降、灌浆中后期迅速下降、灌浆末期缓慢下降的趋势，整个动态发育过程呈现出“慢－快－慢”的变化特点。这个变化趋势与同时期小麦的灌浆曲线^[1]以及籽粒淀粉含量变化趋势相吻合^[23]，说明叶片衰老与产量的形成是同步进行的，二者均表现出动态变化的特点，但衰老相关参数则无法直接反映出小麦产量形成的复杂变化过程。

3.2 灌浆中后期旗叶 SPAD 值可用于多个环境下持绿性的评价

研究小麦叶片持绿的目的是为了提高产量，通过对比分析不同水分条件下 SPAD 值与 GLAD 动态变化特征及其与产量之间相关性，对于叶片持绿的评价具有重要的指导意义。Spano 等^[24]研究表明，旗叶叶绿素含量与净光合速率呈显著正相关性，叶片持绿提高了千粒重与单株产量。Zhang 等^[7]研究结果证实灌浆中后期旗叶叶绿素含量对产量形成具有重要的作用。本研究也有类似的发现，即在灌浆早期与中期，SPAD 值与籽粒性状及单株产量无明显相关性；而在灌浆后期（花后 20、25 和 30d）SPAD 值与粒宽、粒厚、千粒重以及单株产量呈显著或极显著正相关，这是由于灌浆初期光合同化产物主要用于完善茎秆、叶片等器官形态

构建，而在灌浆中后期维持较高的叶绿素含量能使得更多的光合同化产物被运输至籽粒，促进千粒重增加，最终促进产量的形成。Reynolds 等^[25]认为小麦持绿对千粒重的形成具有重要的作用，尤其是在干旱胁迫条件下。本研究发现在灌浆后期干旱胁迫条件下 SPAD 值与千粒重的相关系数高于正常灌溉。Gorny 等^[26]发现 GLAD 与收获指数呈显著正相关；梁增浩^[15]发现 GLAD 与产量之间具有很强的相关性；贾丽^[1]研究结果表明，GLAD 与穗粒数与穗粒重呈显著正相关性。本研究也发现花后 16、19 和 22d 的 GLAD 与千粒重呈显著或极显著正相关，但 GLAD 与单株产量的相关性则因水分条件的不同具有较大的差异。即正常灌溉条件下花后 10、13、16、19 和 22d 的 GLAD 与单株产量呈极显著正相关，而干旱胁迫条件下 GLAD 与单株产量相关性未达到显著水平，表明 GLAD 与产量性状的相关性因水分条件的不同而具有较大差异，换句话说，如果将 GLAD 应用于多环境下进行持绿评价，其评价结果必然具有一定的局限性。综上所述，旗叶 SPAD 值在灌浆中后期（花后 20、25 和 30d）相比于 GLAD 和衰老特征参数与产量性状具有更好的相关性，且测定相对简单，可能更适宜用于多个环境下持绿性状的评价。本研究结果可为在不同水分条件下进行小麦功能性持绿材料的筛选提供参考，这对于提高抗旱育种效率、推进抗旱育种进程具有一定的意义。

4 结论

旗叶 SPAD 值与 GLAD 在小麦整个灌浆期的变化呈现出“慢－快－慢”的变化特点，体现出灌浆期持绿相关性状动态复杂的变化过程，但衰老

相关参数则无法直接反映小麦产量形成的动态变化。旗叶 SPAD 值在灌浆中后期(花后 20、25 和 30d)相比于 GLAD 和衰老特征参数与产量性状具有更好的相关性,且测定相对简单,更适宜用于多个环境下持绿性状的评价。

参考文献

- [1]贾丽. 持绿小麦的筛选及同化物的积累与转运. 杨凌:西北农林科技大学,2008.
- [2]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*). *Journal of Integrative Plant Biology*, 2007, 49(5): 646-654.
- [3]陈晓平, 杨德龙, 栗孟飞, 等. 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粒重的相关性. *干旱地区农业研究*, 2014, 32(6): 57-63.
- [4]解芳, 翟国伟, 邹桂花, 等. 干旱胁迫对高粱苗期抗旱生理特性的影响. *浙江农业学报*, 2012, 24(5): 753-757.
- [5]黄瑞冬, 孙璐, 肖木辑, 等. 持绿型高粱B35灌浆期对干旱的生理生化响应. *作物学报*, 2009, 35(3): 560-565.
- [6]You S C, Cho S H, Zhang H, et al. Quantitative trait loci associated with functional stay-green SNU-SG1 in rice. *Molecules and Cells*, 2007, 24(1): 83-94.
- [7]Zhang K, Zhang Y, Chen G, et al. Genetic analysis of grain yield and leaf chlorophyll content in common wheat. *Cereal Research Communications*, 2009, 37(4): 499-511.
- [8]Vijayalakshmi K, Fritz A K, Paulsen G M, et al. Modeling and mapping QTL for senescence-related traits in winter wheat under high temperature. *Molecular Breeding*, 2010, 26(2): 163-175.
- [9]石慧清. 持绿型小麦对花后高温的耐性研究. 杨凌:西北农林科技大学, 2011.
- [10]王鑫. 小麦滞绿突变体*tasg1*的抗盐生理机制研究. 泰安:山东农业大学, 2014.
- [11]Joshi A K, Kumari M, Singh V P, et al. Stay green trait: variation, inheritance and its association with spot blotch resistance in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 2007, 153(1): 59-71.
- [12]王建国, 杜桂娟. 玉米持绿性评价方法的探讨. *辽宁农业科学*, 2003(5): 1-4.
- [13]刘志红. 玉米持绿性评价及遗传分析. 雅安:四川农业大学, 2012.
- [14]Wang S, Liang Z, Sun D, et al. Quantitative trait loci mapping for traits related to the progression of wheat flag leaf senescence. *The Journal of Agricultural Science*, 2015, 153(7): 1234-1245.
- [15]梁增浩. 不同水分条件下小麦持绿相关性状的QTL定位. 晋中:山西农业大学, 2013.
- [16]钱雪娅. 不同水分条件下小麦重要农艺性状的遗传分析及QTL定位. 杨凌:西北农林科技大学, 2009.
- [17]Blacklow W M, Incoll L D. Nitrogen stress of winter wheat changed the determinants of yield and the distribution of nitrogen and total dry matter during grain filling. *Functional Plant Biology*, 1981, 8(2): 191-200.
- [18]Saleh M S, Al-Doss A A, Elshafei A A, et al. Identification of new TRAP markers linked to chlorophyll content, leaf senescence, and cell membrane stability in water-stressed wheat. *Biologia Plantarum*, 2014, 58(1): 64-70.
- [19]Bogard M, Jourdan M, Allard V, et al. Anthesis date mainly explained correlations between post-anthesis leaf senescence, grain yield, and grain protein concentration in a winter wheat population segregating for flowering time QTLs. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(10): 3621-3636.
- [20]Guo P, Baum M, Varshney R K, et al. QTLs for chlorophyll and chlorophyll fluorescence parameters in barley under post-flowering drought. *Euphytica*, 2008, 163(2): 203-214.
- [21]Thomas H, Howarth C J. Five ways to stay green. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(SI): 329-337.
- [22]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. *干旱地区农业研究*, 2010, 28(4): 117-122, 127.
- [23]Gong Y H, Zhang J, Gao J Y, et al. Slow export of photoassimilate from stay-green leaves during late grain-filling stage in hybrid winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2005, 191(4): 292-299.
- [24]Spano G, Perrotta C, Platani C, et al. Physiological characterization of 'stay green' mutants in durum wheat. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(386): 1415-1420.
- [25]Reynolds M P, Rajaram S, Sayre K D. Physiological and genetic changes of irrigated wheat in the post-green revolution period and approaches for meeting projected global demand. *Crop Science*, 1999, 39(6): 1611-1621.
- [26]Gorny A G, Garczynski S. Genotypic and nutrition-dependent variation in water use efficiency and photosynthetic activity of leaves in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Applied Genetics*, 2002, 43(2): 145-160.

Study on the Evaluation of Stay-Green Traits of Wheat and Its Correlation with Yield-Related Traits under Different Water Conditions

Yang Bin^{1,2}, Yan Xue¹, Wen Hongwei^{2,3}, Wang Shuguang¹,
Lu Lahu², Fan Hua¹, Jing Ruilian⁴, Sun Daizhen¹

(¹College of Agronomy, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi, China; ²Institute of Wheat, Shanxi Agricultural University, Linfen 041000, Shanxi, China; ³Shanxi Province Key Laboratory of Organic Dry Farming, Taiyuan 030000, Shanxi, China; ⁴Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract To provide support for rapidly selecting stay-green lines and for accelerating drought-resistant and high

photosynthetic efficiency breeding processes, phenotypic indicators suitable for evaluating stay-green traits should be found out under multiple environmental conditions. In this study, the SPAD value, green leaf area duration (GLAD) and the change of senescence parameters under different water conditions of flag leaves in different periods of grain-filling were analyzed using recombinant inbred lines (RIL) population of 306 lines (Hanxuan 10×Lumai 14), and the correlations between them and yield-related traits were studied. The results showed that the changes of SPAD value and GLAD in RIL population were dynamic and complex processes during the whole grain-filling period, while the senescence-related parameters could not reflect the dynamic process. Under the two water conditions, SPAD value at the late filling-grain stage (20, 25 and 30 days after anthesis) was significant or highly significant correlation with grain width, grain thickness, 1000-grain weight and yield per plant. Under irrigation conditions, the GLAD 10, 13, 16, 19 and 22 days after anthesis was highly significantly correlated with the yield per plant. However, the GLAD was not significantly correlated with yield per plant under drought stress. Under different environmental conditions, compared with GLAD, the SPAD value of flag leaf has a better correlation with senescence parameters and yield-related traits in the late grain-filling stage, and the measurement of the SPAD value is relatively simple, which is more suitable for selecting stay-green lines.

Key words Wheat; Stay-green trait; Yield; Correlation analysis