

水旱条件下小麦叶面积指数和叶绿素含量 QTL 定位

高雪¹, 贾中立², 林凯丽¹, 侯学通¹, 郑福兴¹, 耿洪伟¹

(¹新疆农业大学农学院/生物技术重点实验室, 乌鲁木齐 830052; ²山东省菏泽市农业科学院南疆试验站, 喀什 844500)

摘要: 利用春小麦 Worrakatta × Berkut 重组自交系 (RIL, recombinant inbred line) 的 309 份家系为材料, 在正常灌溉和干旱胁迫两个处理下, 分别对小麦开花期、灌浆期和成熟期的叶面积指数 (LAI, leaf area index), 抽穗期、开花期和灌浆期的旗叶绿素含量 (CC, chlorophyll content) 进行了表型鉴定, 并结合小麦 50K SNP 芯片进行 QTL (QTL, quantitative trait locus) 分析。结果表明: 与正常灌溉相比, 在干旱胁迫下 LAI 与 CC 均呈极显著降低趋势。两个处理下各生育时期双亲及 RIL 群体的 LAI、CC 均呈现较大差异, 存在明显的超亲分离现象。QTL 定位结果显示, 正常灌溉下在开花期和成熟期分别检测到 2 个和 1 个 LAI 相关 QTL, 分布于 5BS、2BL 和 1BL 染色体上, *QLAI.xjau-5BS*、*QLAI.xjau-2BL.1* 和 *QLAI.xjau-1BL* 可解释表型变异的 6.8%~8.2%; 在抽穗期和开花期同时检测到与 CC 相关 QTL 位点 *QCC.xjau-1DS*, 该位点分布于 1DS 染色体, 可解释表型变异的 5.3%~5.8%。干旱胁迫下在成熟期共检测到 1 个 LAI 相关 QTL 位点 *QLAI.xjau-2BL.2* LAI, 位于 2BL 染色体, 可解释表型变异的 13.8%。对上述所发现 QTL 位点进行基因挖掘, 共筛选到 7 个与 LAI 和 CC 相关的候选基因, 其中包括 2 个 F-box 家族蛋白和 MYB 相关基因、GATA 相关基因、编码脱落酸受体基因、BTB/POZ 相关基因及 WUS 相关基因各 1 个。这些基因参与调控作物的生长发育以及信号转导, 还参与响应干旱等胁迫反应。本研究为小麦叶面积指数和叶绿素含量的基因发掘及分子育种提供了参考信息。

关键词: 小麦; 叶面积指数; 叶绿素含量; QTL; 候选基因

QTL Mapping of Leaf Area Index and Chlorophyll Content in Wheat with Normal Irrigation and under Drought Stress

GAO Xue¹, JIA Zhong-li², LIN Kai-li¹, HOU Xue-tong¹, ZHENG Fu-xing¹, GENG Hong-wei¹

(¹College of Agronomy, Xinjiang Agricultural University/Key Laboratory of Biotechnology, Urumqi 830052; ²South Xinjiang Experimental Station, Shandong Heze Academy of Agricultural Sciences, Kashi 844500)

Abstract: Using a set of 309 recombinant inbred lines of the spring wheat Worrakatta × Berkut grown with normal irrigation and under drought stress, respectively, as materials, the phenotypes of leaf area index (LAI) at flowering, filling and ripening stages, and the flag leaf chlorophyll content (CC) at heading, flowering and filling stages were identified. QTL mapping was carried out with wheat 50K SNP chip. The results showed that LAI and CC decreased significantly under drought stress compared with normal irrigation treatment. It was found that LAI and CC of the parents and RIL lines were significantly different with an obvious phenomenon of transgressive segregation at different growth stages with the two treatments. Two and one LAI-related QTLs were detected at flowering stage and ripening stage, respectively, which were located on chromosomes 5BS, 2BL and 1BL with normal irrigation. *QLAI.xjau-5BS*, *QLAI.xjau-2BL.1* and *QLAI.xjau-1BL* explained 6.8%-8.2% of the phenotypic variation. CC-related QTL *QCC.xjau-1DS* was detected at both heading and flowering stages, which was located on 1DS chromosome, explaining 5.3%-5.8% of the phenotypic variation. One LAI-related

收稿日期: 2021-01-29 修回日期: 2021-02-19 网络出版日期: 2021-03-04

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210129002>

第一作者研究方向为小麦遗传育种, E-mail: 1836194446@qq.com

通信作者: 耿洪伟, 研究方向为小麦遗传育种, E-mail: hw-geng@163.com

基金项目: 新疆维吾尔自治区高校科研计划自然科学重点项目 (XJEDU2020I010); 国家自然科学基金项目 (31771786)

Foundation projects: The Foundation of Xinjiang Uygur Autonomous Regional Educational Committee (XJEDU2020I010), National Natural Science Foundation of China (31771786)

QTL, *QLAI. xjau-2BL. 2*, located on 2BL chromosome, was detected at ripening stage under drought stress, explaining 13.8% of the phenotypic variation. Seven candidate genes related to LAI and CC were screened from the QTLs found in the study, which included two genes related to F-box family proteins and one gene each related to MYB, GATA, abscisic acid receptor, BTB/POZ and WUS. These genes are involved in regulating crop growth and development and signal transduction, as well as in response to drought and other stresses. This study provides reference information for gene discovery and molecular breeding of leaf area index and chlorophyll content in wheat.

Key words: wheat; leaf area index; chlorophyll content; QTL; candidate genes

小麦是全球主要粮食作物之一,高产是其重要育种目标^[1]。近年来,随着全球气候变暖和极端气候频发,干旱胁迫已严重影响小麦产量的提升^[2]。据统计,全球每年因遭受不同程度的干旱胁迫而导致小麦减产约30%,我国小麦平均每年因干旱胁迫直接减产100亿kg以上^[3]。叶面积指数和叶绿素含量是评价小麦抗旱性及产量的重要指标^[4-6]。干旱胁迫阻碍小麦生长发育,形态结构发生变化,其叶面积指数减小,同时,加速叶片衰老和叶绿素含量降低^[7-8]。因此,研究小麦叶面积指数和叶绿素含量对干旱胁迫的响应及遗传调控机制,对培育抗旱小麦品种稳产增产具有重要意义。

小麦叶面积指数和叶绿素含量是受多基因调控的数量性状,是基因与环境共同作用的结果^[9-11]。近年来,连锁分析和关联分析已被广泛应用于小麦数量性状QTL的发掘。Wang等^[12]用105份优质小麦材料的叶面积指数结合90K SNP芯片进行全基因组关联分析,在2A染色体上检测到1个与叶面积指数显著关联位点,可解释表型变异的16.62%。安强^[9]通过RIL群体100份家系的叶面积指数和叶绿素含量结合470个SSR分子标记进行QTL定位,在2A、2B、3A、5B、7A染色体上共检测到7个与LAI相关的QTL位点,可解释表型变异的10.97%~21.60%;在2B、2D、4D染色体上共检测到3个与叶绿素含量相关的QTL位点,可解释表型变异的8.26%~16.61%。黄思思^[13]用150份硬粒小麦的旗叶叶绿素含量结合1366个SNP标记进行全基因组关联分析,在1A、2A、2B、3A、4A、4B、5A、5B、6A、6B、7A、7B染色体上共检测到38个与抽穗期旗叶叶绿素含量显著关联位点,可解释表型变异的8.95%~15.24%。Muhammad^[14]用双单倍体(DH, doubled haploid)271份家系的旗叶叶绿素含量结合90K SNP芯片进行QTL定位,在3A染色体上共检测到2个与旗叶叶绿素含量相关的QTL

位点,可解释表型变异的5.72%和5.42%。Pinto等^[15]用RIL群体167份家系的叶绿素含量结合587个分子标记进行QTL定位,在1B、1D、5A染色体上共检测到5个与干旱胁迫下灌浆期叶绿素含量相关的QTL位点,可解释表型变异的7.8%~11.8%。白海波等^[16]用RIL群体128份家系的旗叶叶绿素含量结合307对SSR标记进行QTL定位,在2A、3B、4B和7B染色体上共检测到5个与旗叶叶绿素含量相关的QTL位点,可解释表型变异的12.45%~21.46%。

许多研究者已在小麦叶面积指数和叶绿素含量相关性状的定位与发掘方面,进行了大量研究^[9, 17-18],为进一步定位小麦叶面积指数和叶绿素含量相关的优质新位点,挖掘与小麦叶面积指数和叶绿素含量相关的新基因,本研究以小麦Worrakatta × Berkut重组自交系(309份家系)为材料,在正常灌溉和干旱胁迫处理下,对小麦多个生育时期的叶面积指数和旗叶叶绿素含量进行表型测定,结合小麦50K SNP芯片进行QTL定位及候选基因的挖掘,以期小麦分子标记辅助选择及叶面积指数和叶绿素含量遗传机制研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以来自国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)的Worrakatta × Berkut构建重组自交系F₆群体309个家系为试验材料,于2020年度种植于新疆农业科学院玛纳斯实验站。试验设置正常灌溉和干旱胁迫2个处理,每处理2次重复,干旱胁迫为小麦抽穗期、开花期、灌浆期及成熟期不予浇水。田间种植采用随机区组设计,每份材料均单行种植,行长为2 m,行距为20 cm,施肥、滴灌、防虫及除草同当地田间管理。

1.2 表型测定

叶面积指数 (LAI) 的测定 用 LAI-2200C 植物冠层分析仪 (LI-COR, 美国) 分别在小麦开花期、灌浆期、成熟期测定 LAI 值。每家系测定 1 个天空值, 4 个目标值, 测定时, 探杆位于小麦根部, 并保持镜头水平不动, 同时尽量避免太阳光直射。

叶绿素含量 (CC) 值测定 采用叶绿素仪 (SPAD-502 Plus, Minolta, Japan) 测定 CC。每个家系选取 5 株长势一致的小麦主茎挂牌, 并对其旗叶进行测量, 测定时期为小麦抽穗期、开花期、灌浆期。以测量 5 株数值的平均值作为该家系的 CC 值。

数据统计分析 采用 Microsoft Excel 2019、SPSS 21.0 软件对小麦 LAI、CC 进行统计分析、相关性分析及差异显著性检验, 广义遗传力 (H^2) 通过以下公式进行计算:

$$H^2 = \frac{\sigma_G^2}{\left(\sigma_G^2 + \frac{\sigma_{GE}^2}{r} + \frac{\sigma_e^2}{re} \right)}$$

其中, σ_G^2 为基因型方差, σ_e^2 为误差方差, σ_{GE}^2 为基因与环境互作方差, r 为重复数, e 为环境数。

1.3 连锁图谱的构建及 QTL 定位

试验所用小麦 50K SNP 芯片由北京博奥晶典生物技术有限公司进行检测及基因型分型, 筛选多态性标记后, 将分离群体基因型数据导入 QTL IciMapping V4.1 软件, 利用 BIN 程序去除冗余标

记, 然后利用 MAP 程序构建该群体的遗传连锁图谱。整个图谱共构建了 28 个连锁群, 覆盖普通小麦 21 条染色体, 遗传图谱长为 2220.26 cM, 每个标记之间的平均距离为 1.38 cM。通过表型结合 50K SNP 芯片数据, 采用 IciMapping4.0 的完备区间作图法 (ICIM-ADD) 对小麦 RIL 群体 LAI 和 CC 进行 QTL 定位分析, QTL 检测步移速度为 1.0 cM, $LOD \geq 2.5$ 作为 QTL 存在的阈值检测 QTL^[19]。QTL 命名以“Q + 性状英文缩写 + 工作单位缩写 (xjau) + QTL 位点所在染色体”。

1.4 候选基因预测

利用国际小麦基因组测序联盟 (IWGSC, international wheat genome sequencing consortium) 释放的中国春参考基因组 (<https://wheat-urgi.versailles.inra.fr/Seq-Repository/Assemblies>), 对 LAI 和 CC 相关的 QTL 位点进行候选基因的挖掘, 根据其基因注释, 在候选区段内筛选出与 LAI 和 CC 相关基因。

2 结果与分析

2.1 亲本及 RIL 群体的表型分析

在正常灌溉和干旱胁迫下, 双亲及 RIL 群体在不同生育期内 LAI 和 CC 表现出一定的差异 (表 1、图 1)。与正常灌溉处理相比较, 在干旱胁迫下, 亲本 Worrakatta 的 LAI (除开花期) 和 CC (除抽穗

表 1 RIL 群体及亲本的表型统计分析

Table 1 Phenotypic analysis of RIL lines and their parents

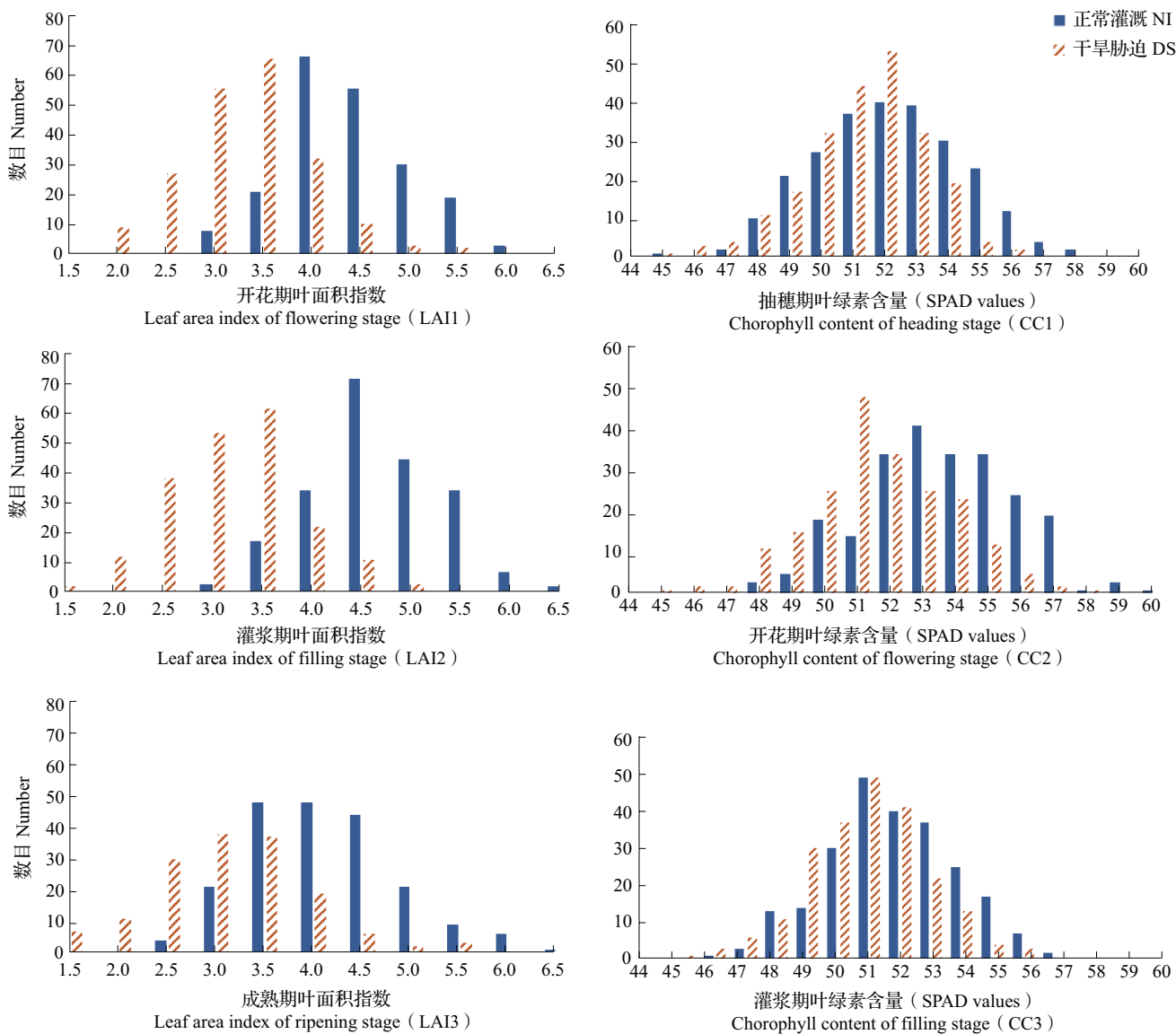
性状 Trait	生育期 Growth stage	处理 Treatment	亲本 Parents		RIL 群体 RIL lines				
			Worrakatta	Berkut	平均值 Mean	标准差 SD	范围 Range	变异系数 (%) CV	广义遗传力 (%) H^2
叶面积指数 LAI	开花期	正常灌溉	4.57	4.39	4.21	0.63	2.66~5.86	15.4	70
		干旱胁迫	4.60	3.58	3.07**	0.64	1.62~5.08	21.0	70
	灌浆期	正常灌溉	5.32	4.57	4.39	0.66	2.79~6.29	14.9	73
		干旱胁迫	4.42	3.80	2.94**	0.65	1.31~4.67	22.2	69
	成熟期	正常灌溉	4.57	3.95	3.85	0.77	2.24~6.05	19.9	73
		干旱胁迫	4.26	3.65	2.91**	0.82	1.01~5.00	28.2	75
叶绿素含量 (SPAD values) CC	抽穗期	正常灌溉	53.38	46.11	51.63	2.32	44.06~57.68	4.5	81
		干旱胁迫	53.41	48.90	50.76**	1.99	42.41~55.08	3.9	75
	开花期	正常灌溉	57.68	48.28	53.10	2.33	47.43~60.86	4.4	78
		干旱胁迫	55.54	47.68	51.19**	2.16	44.52~57.08	4.2	76
	灌浆期	正常灌溉	54.82	46.48	51.31	2.11	45.62~56.99	4.1	74
		干旱胁迫	54.08	47.06	50.34**	2.07	39.57~55.67	4.1	74

* 表示在 $P < 0.05$ 水平上显著相关; ** 表示在 $P < 0.01$ 水平上极显著相关; 下同

* indicates significance correlation at 0.05 level, ** indicates significance correlation at 0.01 level, the same as below

期)均表现出下降趋势;亲本 Berkut 的 LAI 在各生育时期也呈下降趋势,但其变幅较亲本 Worrakatta 小(除开花期),而 CC(除开花期)呈小幅上升的趋势,说明亲本 Berkut 更能够在干旱胁迫下保持较稳定的 LAI 以及良好的持绿性。且两亲本的 LAI 和 CC 在两个处理下均呈动态变化趋势,分别于不同生育时期达到最大值,正常灌溉下,两亲本的 LAI 和 CC 均在灌浆期和开花期达最大值;干旱胁迫下,两亲本的 LAI 和 CC 达到最大值所在生育时期不一致,说明两亲本对干旱胁迫做出的响应有所不

同。与正常灌溉处理相比较,在干旱胁迫下,RIL 群体的 LAI 和 CC 在不同生育期均呈极显著下降趋势,说明 LAI 和 CC 对干旱胁迫均敏感。两个处理下,RIL 群体的 LAI 和 CC 在不同生育时期内均呈连续分布且范围较广,并存在超亲分离现象,说明该群体适宜进行 QTL 定位分析。LAI 和 CC 广义遗传力均较高,分别为 69.0%~75.0%、74.0%~81.0%,说明这两个性状的表型差异受遗传因素影响较大。



NI: Normal irrigation, DS: Drought stress

图 1 RIL 群体 LAI 和 CC 性状的频率分布

Fig.1 Frequency distribution of LAI and CC traits in RIL lines

在正常灌溉下, LAI 平均值在灌浆期到达最大值(4.39); 在干旱胁迫下, LAI 平均值在开花期达最大值(3.07)。说明干旱胁迫在短时期内可以促进 LAI 的增加, 但若田间小麦长期处于干旱胁迫下, 小麦生长发育受阻, LAI 下降, 进而降低小麦产量。

两种水分处理下, CC 平均值均在开花期达到最大值(53.10 SPAD values, 51.19 SPAD values)。说明 CC 对干旱胁迫的响应较为迟缓, 且该 RIL 群体对 CC 能维持相对稳定的动态变化。

2.2 不同性状之间的相关性分析

在正常灌溉和干旱胁迫处理下, 各生育期两性状间相关性分析表明, 在正常灌溉下, 开花期、灌浆

期、成熟期的 LAI 和抽穗期、开花期、灌浆期的 CC 均呈极显著负相关, 相关系数介于 $-0.20\sim-0.37$ 之间; 在干旱胁迫下, 仅灌浆期的 LAI 和 CC 呈显著正相关($r=0.16$)。在正常灌溉和干旱胁迫处理下, 对同一性状不同生育期进行相关性分析表明, 在正常灌溉下, LAI 各时期下, 相关系数介于 $0.33\sim0.48$; 在干旱胁迫下, 相关系数介于 $0.22\sim0.47$, 说明在正常灌溉下, LAI 在生殖生长阶段相关性更高, 这为群体捕获光能及累积有机物质提供了有利的条件。在正常灌溉或干旱胁迫处理下, CC 在各生育期均呈极显著正相关, 相关系数均大于 0.5(表 2)。

表 2 不同处理下 RIL 群体各性状的相关性分析

Table 2 Correlation coefficients of traits of RIL lines with different treatments

性状 Trait	开花期叶面积 指数 LAI1	灌浆期叶面积 指数 LAI2	成熟期叶面积 指数 LAI3	抽穗期叶绿素 含量 CC1	开花期叶绿素 含量 CC2	灌浆期叶绿素 含量 CC3
开花期叶面积指数 LAI1		0.48**	0.39**	-0.33**	-0.34**	-0.30**
灌浆期叶面积指数 LAI2	0.47**		0.33**	-0.31**	-0.28**	-0.20**
成熟期叶面积指数 LAI3	0.22*	0.47**		-0.37**	-0.29**	-0.24**
抽穗期叶绿素含量 CC1	-0.08	-0.04	0.01		0.76**	0.65**
开花期叶绿素含量 CC2	0.04	-0.14	0.10	0.56**		0.62**
灌浆期叶绿素含量 CC3	0.12	0.16*	0.16	0.63**	0.57**	

左下三角区为干旱胁迫下的各性状相关系数, 右上三角区为正常灌溉下的各性状相关系数

The lower left triangle shows the correlation coefficients under drought stress, and the upper right triangle shows the correlation coefficients with normal irrigation

2.3 RIL 群体 LAI 和 CC 的 QTL 分析

将 RIL 群体 309 份家系的 LAI 和 CC 表型数据结合小麦 50K SNP 芯片, 采用完备区间作图法进行加性效应 QTL 定位分析, 共检测 5 个 QTL 位点(表 3、图 2)。其中 4 个是 LAI 相关的 QTL 位点, 分布于 5BS、2BL、1BL 染色体上, 可解释表型变异的 6.8%~13.8%; 另外 1 个是 CC 相关的 QTL 位点, 分布于 1DS 染色体上, 可解释表型变异的 5.3%~5.8%。除位点 *QLAI. xjau-1BL* 加性效应为负值, 表明该位点的增效等位基因来自亲本 Worrakatta, 其余 4 个位点的增效等位基因均来自亲本 Berkut。

对正常灌溉和干旱胁迫下 LAI 和 CC 进行 QTL 定位结果显示, 在正常灌溉下共检测到 4 个 QTL 位点。其中 3 个是 LAI 相关位点, 分布于 5BS、2BL 和 1BL 染色体上, *QLAI. xjau-5BS* 和

QLAI. xjau-2BL.1 是开花期 LAI 相关位点, 可解释表型变异的 8.2% 和 6.8%, *QLAI. xjau-1BL* 是成熟期 LAI 相关位点, 可解释表型变异的 7.6%。另外 1 个是 CC 相关位点, 分布于 1DS 染色体上, *QCC. xjau-1DS* 同时调控抽穗期 CC 和开花期 CC, 可解释表型变异的 5.8% 和 5.3%。

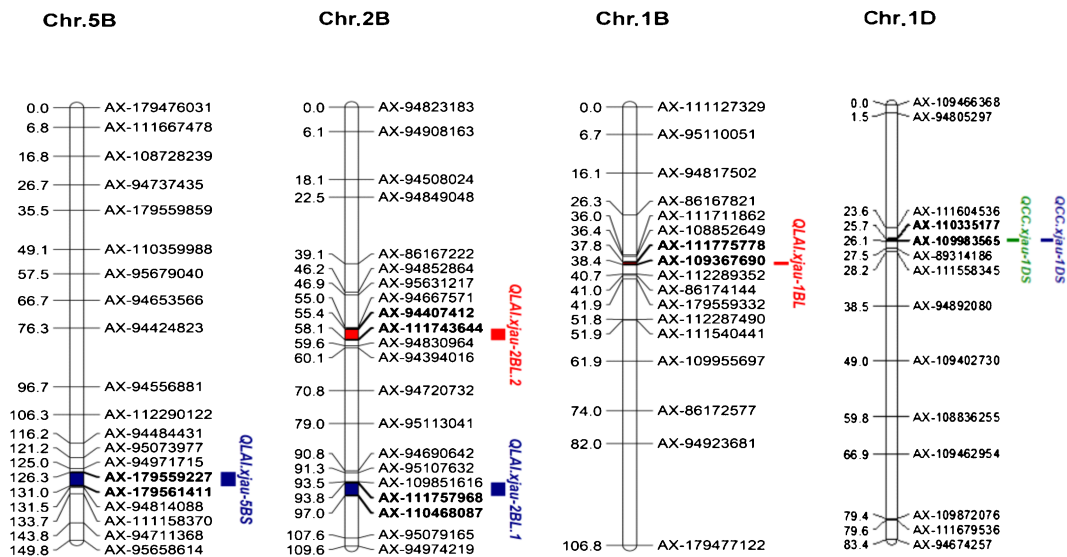
在干旱胁迫下, 共检测到 1 个 QTL 位点。该位点位于 2BL 染色体上, 是 LAI 主效位点 *QLAI. xjau-2BL.2*, 可解释表型变异的 13.8%。

在两种水分处理下, 没有发现 1 个 LAI 相关 QTL 位点能在 3 个生育时期都表达, 说明控制小麦 LAI 的基因表达受环境影响且具有时空性。在正常灌溉下, CC 在抽穗期和开花期同时检测到 1 个位于标记区间 AX-110335177-AX-109983565 内的位点 *QCC. xjau-1DS*, 可解释表型变异的 5.8% 和 5.3%, 该位点是与 CC 相关的稳定 QTL 位点。

表3 小麦 RIL 群体叶面积指数及叶绿素含量的 QTLs 位点信息

Table 3 QTLs information of leaf area index and chlorophyll content in RIL lines

性状	时期	处理	染色体	QTL 名称	标记区间	物理位置 (Mb)	位置 (cM)	LOD 值	贡献率 (%)	加性效应
Trait	Stage	Treatment	Chromosome	QTL name	Marker interval	Physical location	Position	LOD	R ²	Additive
叶面积指数 LAI	开花期	正常灌溉	5BS	<i>QLAI.xjau-5BS</i>	AX-179559227-AX-179561411	16.61~19.69	127	4.2	8.2	0.18
	开花期	正常灌溉	2BL	<i>QLAI.xjau-2BL.1</i>	AX-111757968-AX-110468087	791.98~795.83	96	3.4	6.8	0.17
	成熟期	干旱胁迫	2BL	<i>QLAI.xjau-2BL.2</i>	AX-94407412-AX-111743644	687.75~713.53	56	4.6	13.8	0.30
叶绿素含量 CC	成熟期	正常灌溉	1BL	<i>QLAI.xjau-1BL</i>	AX-111775778-AX-109367690	651.71~653.17	38	2.8	7.6	-0.19
	抽穗期	正常灌溉	1DS	<i>QCC.xjau-1DS</i>	AX-110335177-AX-109983565	379.39~395.18	26	2.5	5.8	0.52
	开花期	正常灌溉	1DS	<i>QCC.xjau-1DS</i>	AX-110335177-AX-109983565	379.39~395.18	26	3.2	5.3	0.57



每条染色体右侧为分子标记,左侧为分子标记的遗传位置;蓝色、红色和绿色分别代表在开花期、成熟期和抽穗期的 QTL 位点

The molecular markers are shown on the right of the chromosomes, and the genetic locations of the molecular markers are shown on the left, QTLs at flowering, ripening and heading stages are shown in blue, red and green, respectively

图2 LAI 和 CC 所在染色体位置

Fig.2 Locations of the chromosomes for LAI and CC

2.4 LAI 和 CC 相关候选基因的筛选

将所检测到的位点所对应的 QTL 序列在普通小麦中国春基因组数据库进行搜索,获得基因序列,在 NCBI 数据库中进行 BLASTx,依据基因注释功能,共筛选获得 7 个与 LAI 及 CC 相关的基因(表 4)。候选基因的功能主要与调控植物生长发育进程、植物激素的生物合成及信号转导相关。在这些候选基因中, *TraesCS5B01G019700*、*TraesCS2B01G517100* 均编码 F-box 家族蛋白。F-box 家族蛋白大多作为 SCF 复合体泛素连接酶

E3 的主要成分,以负责识别被降解的靶底物蛋白的方式调控植物抗旱反应,也有 F-box 蛋白影响植物激素脱落酸、乙烯等植物激素信号传导而调控植物抗旱^[20-21]; *TraesCS2B01G617700* 编码 MYB 相关转录因子,该转录因子对器官形态建成及防御反应具有重要的调节作用^[22],该类转录因子可通过依赖 ABA 的途径参与调控基因表达从而使得植物对干旱胁迫的应答^[23]; *TraesCS2B01G493800* 编码 BTB/POZ 结构域连接蛋白,该蛋白参与植物相关信号网络并响应逆境胁迫^[24]; *TraesCS1B01G427400*

编码 WUS 同源异型蛋白, 该类蛋白在植物侧生器官的发育及花器官的形成等方面担当重任^[25]; *TraesCS1D01G284100* 编码 GATA 转录因子, 该转

录因子具有多种生物学功能, 能够参与植物叶绿体的形成^[26]; *TraesCS1D01G293600* 编码脱落酸受体, 该受体接收 ABA 参与植物响应干旱胁迫^[27]。

表 4 筛选获得候选基因信息

Table 4 Screening for candidate gene information

QTL 名称 QTL name	标记区间 Marker interval	物理位置 (Mb) Physical location	基因 Gene	功能注释 Function description
<i>QLAI.xjau-5BS</i>	AX-179559227-AX-179561411	19.455584~19.456986	<i>TraesCS5B01G019700</i>	F-box 家族蛋白
<i>QLAI.xjau-2BL.1</i>	AX-111757968-AX-110468087	794.07325~794.082431	<i>TraesCS2B01G617700</i>	MYB 相关转录因子
<i>QLAI.xjau-2BL.2</i>	AX-94407412-AX-111743644	691.187478~691.1904	<i>TraesCS2B01G493800</i>	BTB/POZ 结构域蛋白
<i>QLAI.xjau-2BL.2</i>	AX-94407412-AX-111743644	712.002368~712.004414	<i>TraesCS2B01G517100</i>	F-box 家族蛋白
<i>QLAI.xjau-1BL</i>	AX-111775778-AX-109367690	652.781869~652.786461	<i>TraesCS1B01G427400</i>	WUS 同源异型蛋白
<i>QCC.xjau-1DS</i>	AX-110335177-AX-109983565	382.257141~382.258109	<i>TraesCS1D01G284100</i>	GATA 转录因子
<i>QCC.xjau-1DS</i>	AX-110335177-AX-109983565	392.69691~392.697515	<i>TraesCS1D01G293600</i>	脱落酸受体

3 讨论

3.1 干旱胁迫对小麦 LAI 和 CC 的影响

干旱胁迫对作物的群体结构及生理造成复杂、多方面的影响^[28-30]。参照小麦的生育阶段, 将全生育期分为初期阶段(播种-拔节)、发育阶段(拔节-抽穗)、中期阶段(抽穗-灌浆)和后期阶段(灌浆-收获)4 个阶段。前人通过干旱胁迫对小麦不同生育阶段影响的研究, 认为干旱胁迫会对小麦内部的生理生化表型产生不同程度影响, 而这些变化又会表现在叶面积指数和叶绿素含量等性状的变化上^[29-30], 表明叶面积指数和叶绿素含量等性状与小麦抗旱性及产量性状有着密切的关联。

本研究方差分析表明, 与正常灌溉条件相比干旱胁迫极显著降低了小麦开花期至成熟期的 LAI, 这是小麦对水分匮乏的自我适应机制, 即通过减少蒸腾蒸发表面积来尽可能减少体内水分的消耗^[31]。在干旱胁迫下不同时期的 LAI 大小依次为: 开花期 > 灌浆期 > 成熟期, 开花期是小麦生殖生长阶段, 该时期不同品种(系)间可形成密集闭合的冠层结构, 能够获得最佳的捕获光面积进行光和作用, 并维持较长时间, 进行干物质的累积^[9]。灌浆期至成熟期的叶片开始衰老, 主要表现为叶片黄化、枯萎等, 这些表现也通过小麦的 LAI 降低被反映出来。同时, 干旱胁迫加速小麦低位叶的黄化及死亡, 这也使得小麦 LAI 降低^[31]。另一方面, 干旱胁迫还影响作物体内的生理生化进程, 前人通过研究发现干旱胁迫导致植物体内的丙二醛(MDA)、过氧化物歧化酶(POD)累积增多^[28]。MDA 是一类高活性的脂过氧化物, 可交联聚合脂类核酸、蛋白质等, 影响

细胞质膜包括叶绿体片层膜的组成成分。POD 在较长时间的干旱胁迫下可产生活性氧并引发脂膜过氧化。以上两类物质均会导致膜结构改变造成叶肉细胞水分流失而影响水分代谢, 叶绿素合成速率也因此降低, 同时伴随着叶绿素的加速分解而导致 CC 下降。前人也认为干旱胁迫可导致小麦叶绿素含量降低, 加速叶片衰老, 绿叶面积减少, 进而导致小麦减产^[32]。

3.2 不同生育期小麦 LAI 和 CC 的动态变化

不同小麦品种(系)的形态建成和生理生化在整个生长发育过程中呈现为动态变化的趋势^[9]。本研究在正常灌溉下, 亲本 Worrakatta 和 Berkut 的 LAI 自开花期至成熟期均呈先增后减趋势, 在灌浆期达到最大值; CC 自抽穗期至灌浆期均呈先增后减趋势, 在开花期达到最大值。与之不同的是, 在干旱胁迫下, 亲本 Worrakatta 的 LAI 在开花期达到最大值, 而亲本 Berkut 在灌浆期达到最大值; 亲本 Worrakatta 的 CC 在开花期达到最大值, 而亲本 Berkut 在抽穗期达到最大值。可见干旱胁迫对两亲本不同生育时期的 LAI 和 CC 的影响不同。

在正常灌溉下, RIL 群体的 LAI 在不同时期的大小依次为: 灌浆期 > 开花期 > 成熟期。而在干旱胁迫下的大小依次为: 开花期 > 灌浆期 > 成熟期, 该现象也表明了干旱胁迫会加速小麦生长发育进程。在此过程中, 也使得各营养器官干物质向小麦籽粒的转运量受到抑制, 籽粒灌浆不充分, 最终导致小麦减产^[29]。正常灌溉和干旱胁迫下, RIL 群体的 CC 自抽穗期至灌浆期均呈先增后减趋势, 在开花期达到最大值。开花期小麦群体光合速率最大, 也是其吸收氮、磷等元素进行干物质累积效率最高的

时期^[33]。王瑞英等^[34]研究表明,小麦生殖生长阶段的叶绿素含量变化较为平缓。本研究相关性分析也表明在正常灌溉或干旱胁迫下,抽穗期至灌浆期的CC均呈极显著正相关,相关系数均高达0.5以上。可见促进并维持小麦抽穗至灌浆期的CC对小麦进行前期干物质累积至关重要。

3.3 小麦 LAI 及 CC 的连锁分析

随着育种工作的需要及分子生物学和生物信息学的迅速发展,连锁分析和关联分析成为研究数量性状的主要途径,推动了对小麦复杂性状相关位点的发掘。本研究通过连锁分析共检测到了4个LAI相关的QTL位点和1个CC相关的QTL位点。通过与前人定位结果进行比对,发现本研究所检测到的部分位点在前人研究中已有报道。Marco等^[35]用Svevo/Kofa构建的RIL群体(249份家系)结合SSR标记在1B(41 cM)染色体上发现株高相关QTL位点以及王芳^[36]利用342份小麦结合660K SNP芯片在1B(32.984 cM、43.301 cM)染色体上发现2个与旗叶宽相关的QTL位点,与本研究在1BL(38 cM)染色体上检测到的LAI位点 $QLAI.xjau-1BL$ 相距3~5 cM。李聪等^[37]用20828/川农16构建的RIL群体(197份家系)结合55K SNP芯片在2B(52 cM)染色体上发现株高相关QTL位点,与本研究在2B(56 cM)染色体上检测到的LAI位点相距4 cM。据研究报告,株高和叶片的形态是决定群体LAI的关键因素^[9],因此,本研究上述所发现的位点可能蕴含着调控株高和叶片形态的关键基因。另外位于2BL(96 cM)、5BS(127 cM)染色体上位点 $QLAI.xjau-2BL.1$ 、 $QLAI.xjau-5BS$ 还未见报道,可能为新位点,其中 $QLAI.xjau-2BL.2$ 的表型贡献率最大(13.78%),该位点是LAI主效位点。

前人利用不同的小麦群体对CC进行连锁分析和关联分析,发现调控CC的QTL位点广泛分布于小麦多条染色体上^[10-11,15,19]。在本研究中,于1DS染色体AX-110335177-AX-109983565区间内检测到CC相关QTL位点 $QCC.xjau-1DS$ (26 cM),可解释表型变异的5.3%~5.8%,该位点位于苏其红^[33]所报道1D染色体上的2个叶绿素含量相关位点(9 cM、44 cM)之间,可解释表型变异的0.15%~1.23%。说明在1D染色体上存在多个调控叶绿素含量的位点。参照Marco等^[35]同一染色体的标记距离小于或等于15 cM时看作同一位点,说明本研究发现的该位点可能是CC相关的QTL新位点。以上信息有助

于预测候选基因的功能,为基因克隆和分子机理研究提供理论指导。同时,今后我们将对表型贡献率大及较为稳定遗传的候选基因进行图位克隆、功能验证等,以期进一步推进小麦LAI和CC的遗传机制研究。

3.4 候选基因的功能分析

根据本研究LAI和CC的QTL序列在普通小麦中国春基因组数据库搜索,获得基因序列,在NCBI数据库中进行BLASTx,根据基因功能注释信息,共有7个基因与小麦LAI和CC相关。位于5BS、2BL染色体上的*TraesCS5B01G019700*、*TraesCS2B01G517100*均编码F-box家族蛋白,F-box家族蛋白调控植物生理生化反应,同时还参与植物多种抗逆反应^[38],Zhou等^[39]在小麦中鉴定出F-box家族蛋白的*TaFBA1*基因,将该基因在烟草中进行超表达,与野生型相比转基因烟草植株在干旱胁迫下的相对含水量和净光合速率等指标均提高,此外叶绿素损失减少、活性氧累积、MDA含量及细胞膜损伤程度等指标相比野生型大大降低,可见该基因在干旱胁迫下呈上调表达趋势参与植物对干旱胁迫的响应。位于2BL染色体上的*TraesCS2B01G617700*编码MYB转录因子,该类转录因子广泛参与植物生长发育及抗逆等多种生理反应^[21],R2R3-MYB转录因子是植物中数量最多的一类MYB蛋白,在模式植物拟南芥中发现该类转录因子可通过依赖ABA途径调控气孔孔径大小响应干旱胁迫^[40]。位于2BL染色体的*TraesCS2B01G493800*基因编码BTB/POZ结构域连接蛋白,BTB结构域可以形成蛋白二聚体、蛋白多聚体,可以与不同种类的蛋白相互作用形成异聚蛋白复合体,参与植物信号网络响应逆境胁迫^[41]。位于1BL染色体上的*TraesCS1B01G427400*编码WUS同源异型蛋白,属于植物特有的WUSCHEL(WUS)相关的同源异型盒转录因子家族,在拟南芥中含有WUS和WOX1~WOX14两类,共计15个成员,在茎和根顶端分生区干细胞的维持、侧生器官的发育、花器官的形成等方面担当重任^[25]。位于1DS染色体上的*TraesCS1D01G284100*编码GATA转录因子,GATA转录因子具有多种生物学功能,能够参与植物种子、根、花、叶绿体等的生长发育^[27];在拟南芥GATA转录因子中的成员GNC广泛参与叶绿素水平、叶绿素大小代谢的调节^[42];GAGT转录因子具有特异的锌指结构,结合相应的DNA序列启动与调控目的基因转录表达,达到对内、外界信

号做出调节反应的目的,其中第Ⅳ种类型的锌指结构在植物抗旱过程中扮演重要角色^[26]。位于 1DS 染色体上的 *TraesCS1D01G293600* 编码脱落酸受体,该受体经过内质网分选后定位于细胞质膜,在此结合 ABA 介导特定 ABA 信号传递,ABA 的增加可调节植物气孔关闭及根系对水和离子的透性,这可以减少蒸腾和提高保水能力,使植物具有更强的抗旱性^[27]。

4 结论

本试验利用 309 份 RIL 群体家系在正常灌溉和干旱胁迫条件下,检测小麦 LAI 和 CC 相关 QTL,共检测到 5 个 QTL 位点。4 个 LAI 相关 QTL 位点,分布于 5BS、2BL、1BL 染色体上,可解释表型变异的 6.8%~13.8%,其中 *QLAI.xjau-2BL.2* 是 LAI 相关主效位点,可解释表型变异的 13.8%。1 个 CC 相关 QTL 位点 *QCC.xjau-1DS*,分布于 1DS 染色体上,可解释表型变异的 5.3%~5.8%,该位点同时在抽穗期和开花期被检测到,是 CC 相关的稳定位点。对 5 个 QTL 进行候选基因的挖掘,共筛选到 7 个与小麦 LAI 和 CC 性状相关的候选基因。

参考文献

- [1] 何瑞. 小麦粒形相关性状 QTL 定位及其元分析. 兰州: 甘肃农业大学, 2020
He R. QTL mapping and meta-analysis of kernel morphology-related traits in wheat. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2020
- [2] Aberkane H, Amri A, Belkadi B, Filali-Maltouf A, Kehel Z, Tahir I S A, Meheesi S, Tsivelikas A. Evaluation of durum wheat lines derived from interspecific crosses under drought and heat stress. *Crop Science*, 2020, 61(1): 119-136
- [3] 陈晓杰. 中国冬小麦抗旱指标评价、种质筛选及重要性状与 SSR 标记的关联分析. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013
Chen X J. Evaluation of drought tolerance index, selection of drought tolerant varieties and association analysis of important traits with SSR markers in Chinese winter bread wheat. Yangling: Northwest Agriculture & Forestry University, 2013
- [4] 李永亮,王新宇,黄仕钰,陈琳,倪忠秋,王雅楠,于洪潇,齐照明,蒋洪蔚,陈庆山,武小霞. 大豆冠层参数的 QTL 定位及上位性互作分析. *分子植物育种*, 2016, 14(12): 3414-3429
Li Y L, Wang X Y, Huang S Y, Chen L, Ni Z Q, Wang Y N, Yu H X, Qi Z M, Jiang H W, Chen Q S, Wu X X. QTL mapping and epistatic interaction analysis of canopy parameters in soybean. *Molecular Plant Breeding*, 2016, 14(12): 3414-3429
- [5] Malone S, Herbert DA, Holshouser D L. Evaluation of the LAI-2000 plant canopy analyzer to estimate leaf area in manually defoliated soybean. *Agronomy Journal*, 2002, 94(5): 1012-1019
- [6] 叶景秀,柳海东. 叶绿素含量相关 QTL 定位研究进展. 青海大学学报, 2019, 37(4): 55-60
Ye J X, Liu H D. Research progress of QTL mapping of chlorophyll content. *Journal of Qinghai University*, 2019, 37(4): 55-60
- [7] 李小涵,武建军,吕爱锋,刘明. 不同 CO₂ 浓度变化下干旱对冬小麦叶面积指数的影响差异. *生态学报*, 2013, 33(9): 2936-2943
Li X H, Wu J J, Lv A F, Liu M. The difference of drought impacts on winter wheat leaf area index under different CO₂ concentration. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(9): 2936-2943
- [8] 张跃强. 春小麦耐旱资源鉴定与耐旱性状 QTL 定位. 北京: 中国农业大学, 2019
Zhang Y Q. Identification of drought-tolerant resources and QTL analysis for drought tolerance in spring wheat. Beijing: China Agricultural University, 2019
- [9] 安强. 小麦苗期整株净光合速率及大田冠层相关性状的 QTL. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011
An Q. Genetic analysis of whole plant photosynthetic rate of seedling stage and canopy related traits of field condition in wheat. Yangling: Northwest Agriculture & Forestry University, 2011
- [10] Zhang Z B, Xu P, Jia J Z, Zhou R H. Quantitative trait loci for leaf chlorophyll fluorescence traits in wheat. *Australian Journal of Crop Science*, 2010, 4(8): 571-579
- [11] Kumar S, Sehgal S K, Kumar U, Prasad P V V, Joshi A K, Gill B S. Genomic characterization of drought tolerance-related traits in spring wheat. *Euphytica*, 2012, 186(1): 265-276
- [12] Wang S X, Zhu Y L, Zhang D X, Hui S, Peng L, Hu J B, Heng Z, Zhang H P, Cheng C, Jie L, Xia X C, Sun G L, Ma C X. Genome-wide association study for grain yield and related traits in elite wheat varieties and advanced lines using SNP markers. *PLoS ONE*, 2017, 12(11): e0188662
- [13] 黄思思. 基于 SNP 的 150 份硬粒小麦 43 个性状的关联分析. 武汉: 华中农业大学, 2019
Huang S S. Association analysis of 43 traits with SNP markers in 150 durum wheat accessions. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2019
- [14] Muhammad R K. Mapping QTLs for heat tolerance related traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). Beijing: China Agricultural University, 2015
- [15] Pinto R S, Reynolds M P, Mathews K L, McIntyre C L, Olivares-Villegas J J, Chapman S C. Heat and drought adaptive QTL in a wheat population designed to minimize confounding agronomic effects. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121(6): 1001-1021
- [16] 白海波,吕学莲,惠建,马斯霜,李树华,董建力. 春小麦抗旱耐热性 QTL 分析. *麦类作物学报*, 2020, 40(3): 300-309
Bai H B, Lv X L, Hui J, Ma S S, Li S H, Dong J L. QTL analysis for drought and heat resistance of spring wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40(3): 300-309
- [17] 李春明,熊淑萍,赵巧梅,杨颖颖,马新明. 有机无机肥配施对小麦冠层结构、产量和蛋白质含量的影响. *中国农业科学*,

- 2008, 41 (12): 4287-4293
Li C M, Xiong S P, Zhao Q M, Yang Y Y, Ma X M. Effects of organic manure and urea mixture on canopy architecture, grain yield and protein content of wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41 (12): 4287-4293
- [18] 满君霞, 张国华, 徐加利, 吴盼盼, 韩旭, 赵岩, 李斯深. 小麦 RIL 群体苗期抗旱性状的 QTL 分析. *麦类作物学报*, 2019, 39 (8): 912-919
Man J X, Zhang G H, Xu J L, Wu P P, Han X, Zhao Y, Li S S. QTL mapping for drought resistance related traits in wheat using RIL population at seedling stage. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39 (8): 912-919
- [19] 赵朋, 徐凤, 蒋文慧, 齐鹏, 李春莲, 白海波, 吕学莲, 董建力, 王中华. 春小麦旗叶长度、宽度及叶绿素含量 QTL 分析. *麦类作物学报*, 2015, 35 (5): 603-608
Zhao P, Xu F, Jiang W H, Qi P, Li C L, Bai H B, Lv X L, Dong J L, Wang Z H. Quantitative trait loci analysis of flag leaf length, width and chlorophyll content of spring wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2015, 35 (5): 603-608
- [20] 贾琪, 孙松, 孙天昊, 林文雄. F-box 蛋白家族在植物抗逆响应中的作用机制. *中国生态农业学报*, 2018, 26 (8): 1125-1136
Jia Q, Sun S, Sun T H, Lin W X. Mechanism of F-box protein family in plant resistance response to environmental stress. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2018, 26 (8): 1125-1136
- [21] An J, Li Q X, Yang J J, Zhang G Q, Zhao Z X, Wu Y Z, Wang Y, Wang W. Wheat F-box protein TaFBA1 positively regulates plant drought tolerance but negatively regulates stomatal closure. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1242
- [22] Zhao Y, Cheng X Y, Liu X D, Wu H F, Bi H H, Xu H X. The wheat MYB transcription factor *TaMYB31* is involved in drought stress responses in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1426
- [23] Zhao Y, Tian X J, Wang F, Zhang L Y, Xin M M, Hu Z R, Yao Y Y, Ni Z F, Sun Q X, Peng H R. Characterization of wheat MYB genes responsive to high temperatures. *BMC Plant Biology*, 2017, 17 (1): 208
- [24] Kim H, Kim S H, Seo D H, Chung S, Kim S W, Lee J S, Kim W T, Lee J H. ABA-HYPERSENSITIVE BTB/POZ PROTEIN 1 functions as a negative regulator in ABA-mediated inhibition of germination in *Arabidopsis*. *Plant Molecular Biology*, 2016, 90 (3): 303-315
- [25] 林庆光, 崔百明, 彭明. 拟南芥 WUSCHEL 基因植物表达载体的构建及对烟草的转化. *热带农业科学*, 2007 (3): 15-19, 23
Lin Q G, Cui B M, Peng M. Plant expressing vector construction of *Arabidopsis* WUSCHEL gene and its transformation into tobacco. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2007 (3): 15-19, 23
- [26] 袁岐, 张春利, 赵婷婷, 许向阳. 植物中 GATA 转录因子的研究进展. *分子植物育种*, 2017, 15 (5): 1702-1707
Yuan Q, Zhang C L, Zhao T T, Xu X Y. Research advances of GATA transcription factor in plant. *Molecular Plant Breeding*, 2017, 15 (5): 1702-1707
- [27] Mega R, Abe F, Kim J S, Tsuboi Y, Tanaka K, Kobayashi H, Sakata Y, Hanada K, Tsujimoto H, Kikuchi J, Cutler S R, Okamoto M. Tuning water-use efficiency and drought tolerance in wheat using abscisic acid receptors. *Nature Plants*, 2019, 5 (2): 153-159
- [28] 张军, 李晓萍, 陈新宏, 孙树贵, 鲁敏, 王亮明, 赵继新, 武军, 杨群会. 长期土壤干旱下扬花期冬小麦部分生理生化反应及抗旱性分析. *麦类作物学报*, 2014, 34 (6): 765-773
Zhang J, Li X P, Chen X H, Sun S G, Lu M, Wang L M, Zhao J X, Wu J, Yang Q H. Biochemical response of winter wheat to long-term soil drought at flowering stage and drought resistance. *Journal of Triticeae Crops*, 2014, 34 (6): 765-773
- [29] 宋霄君, 张敏, 李秉昌, 赵城, 刘希伟, 贾晓沛, 王琨, 蔡瑞国. 干旱胁迫对小麦营养器官物质转运和籽粒灌浆特性的影响. *中国农学通报*, 2016, 32 (15): 25-31
Song X J, Zhang M, Li B C, Zhao C, Liu X W, Jia X P, Wang K, Cai R G. Effect of drought stress on material transport and grain-filling characteristics of wheat vegetative organs. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2016, 32 (15): 25-31
- [30] 岳俊芹, 李向东, 邵运辉, 方保停, 王汉芳, 张素瑜, 张德奇, 秦峰, 时艳华, 杨程, 杜思梦. 氮钾固定配施下施磷量对小麦光合、干物质转运及产量形成的影响. *麦类作物学报*, 2020, 40 (4): 473-481
Yue J Q, Li X D, Shao Y H, Fang B T, Wang H F, Zhang S Y, Zhang D Q, Qin F, Shi Y H, Yang C, Du S M. Effect of different phosphorus levels under same nitrogen-potassium ratios on photosynthetic, dry matter transportation and yield of winter wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40 (4): 473-481
- [31] 邓建明, 张晓艳, 王根轩, 魏小平, 赵长明. 不同水分条件下春小麦能量利用与密度的关系. *生态学报*, 2006, 26 (7): 2281-2287
Deng J M, Zhang X Y, Wang G X, Wei X P, Zhao C M. The relationship between the energy use and densities of spring wheat under the different moisture levels. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26 (7): 2281-2287
- [32] Verma V, Foulkes M J, Worland A J, Sylvester-Bradley R, Caligari P D S, Snape J W. Mapping quantitative trait loci for flag leaf senescence as a yield determinant in winter wheat under optimal and drought-stressed environments. *Euphytica*, 2004, 135 (3): 255-263
- [33] 苏其红. 干旱调控小麦花后旗叶绿素含量和产量相关性状的遗传剖析. 兰州: 甘肃农业大学, 2018
Su Q H. Genetic dissection of variations in chlorophyll content of flag leaf at post-anthesis and yield-related traits regulated by drought stress. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2018
- [34] 王瑞英, 于振文, 姜东. 冬小麦旗叶衰老过程中光合色素变化及调控. *莱阳农学院学报*, 1997 (3): 18-21
Wang R Y, Yu Z W, Jiang D. Changes and regulation of photosynthetic rate during senescence of flag leaf in winter wheat. *Journal of Laiyang Agricultural College*, 1997 (3): 18-21
- [35] Marco M, Corinna S M, Simona C, Araus O J L, Ben S M, Jordi B, Enzo D, Garcia del M L F, Andrea D, Ahmed E A, Fouad M, Hassan M, Vanessa M, Marc M, Jihan M, Miloudi N, Nasserlehaq N, Hassan O, Conxita R, Amor S, Roberto T.

- Quantitative trait loci for grain yield and adaptation of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) across a wide range of water availability. *Genetics*, 2008, 178(1): 489-511
- [36] 王芳. 控制我国小麦旗叶性状的遗传位点及候选基因的功能分析. 郑州: 河南农业大学, 2016
- Wang F. Genome-wide association mapping of flag leaf traits and functional analysis of leaf width related gene in Chinese common wheat. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2016
- [37] 李聪, 马建, 刘航, 丁浦洋, 杨聪聪, 张涵, 秦娜娜, 兰秀锦. 基于小麦 55K SNP 芯片检测小麦穗长和株高性状 QTL. 麦类作物学报, 2019, 39(11): 1284-1292
- Li C, Ma J, Liu H, Ding P Y, Yang C C, Zhang H, Qin N N, Lan X J. Detection of QTLs for spike length and plant height in wheat based on 55K SNP array. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39(11): 1284-1292
- [38] 许媛, 李铃仙, 于秀梅, 刘大群. F-box 蛋白在植物抗逆境胁迫中的功能. 植物生理学报, 2015, 51(7): 1003-1008
- Xu Y, Li L X, Yu X M, Liu D Q. The functions of F-box protein in plant resistance to stress. *Plant Physiology Journal*, 2015, 51(7): 1003-1008
- [39] Zhou S M, Sun X D, Yin S H, Kong X Z, Zhou S, Xu Y, Luo Y, Wang W. The role of the F-box gene *TaFBA1* from wheat (*Triticum aestivum* L.) in drought tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 84: 213-223
- [40] Butt H I, Yang Z E, Gong Q, Chen E Y, Wang X Q, Zhao G, Ge X Y, Zhang X Y, Li F G. GaMYB85, an R2R3 MYB gene, in transgenic *Arabidopsis* plays an important role in drought tolerance. *BMC Plant Biology*, 2017, 17(1): 142
- [41] 张淑珍, 闫晓飞, 张传忠, 韩丹, 徐鹏飞. 植物 BTB/POZ 蛋白及其抗病性研究进展. 大豆科学, 2019, 38(2): 311-316
- Zhang S Z, Yan X F, Zhang C Z, Han D, Xu P F. Progress in the studies of plant BTB/POZ protein and the disease resistance. *Soybean Science*, 2019, 38(2): 311-316
- [42] Naito T, Kiba T, Koizumi N, Yamashino T, Mizuno T. Characterization of a unique GATA family gene that responds to both light and cytokinin in *Arabidopsis thaliana*. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 2007, 71(6): 1557-1560