

# 抗赤霉病小麦地方品种黄方柱和海盐种 EMS 突变体的变异分析

李 韬, 骆 孟, 钱 丹, 董晶晶, 顾世梁

(扬州大学江苏省作物遗传生理国家重点实验室培育点/粮食作物现代产业技术协同创新中心/  
教育部植物功能基因组学重点实验室/扬州大学小麦研究中心, 江苏扬州 225009)

**摘要:** 突变体对增加小麦资源的遗传多样性, 克隆和解析重要农艺、产量和抗性相关基因具有重要的意义。本研究以高抗赤霉病小麦品种黄方柱(HFZ)及其 11 个甲磺酸乙酯(EMS)诱导的纯合突变体(F2~F12, Mu4), 以及海盐种(HYZ)及其 12 个 EMS 纯合突变体(Y2~Y13, Mu4)为材料, 在扬花期利用单花滴注鉴定赤霉病扩展抗性, 灌浆期测定了分蘖数、株高、旗叶长、旗叶宽、叶绿素含量, 收获后测定千粒重、粒长、粒宽、每穗小穗数和每穗粒数共计 11 个性状。每一个突变体至少在一个性状上与野生型存在显著差异。黄方柱突变系 F6、F9 和 F12 以及海盐种突变系 Y6、Y7 和 Y9 病小穗率均显著高于相应野生型, 达中感或高感水平, 因此, 这 6 个突变体是研究赤霉病扩展抗性的理想材料。此外, 海盐种突变体株高、千粒重、每穗粒数和粒宽均低于或显著低于野生型。对野生型和突变体采用了基于最小组内平方和距离的动态聚类分析方法, 综合评价了野生型与突变体以及突变体相互之间的相似情况。株高等农艺性状显著优于野生型但赤霉病抗性与野生型类似的突变体(如 F2、F7、Y2、Y3、Y4、Y8、Y10 和 Y12)可为农艺性状的遗传研究和抗赤育种亲本选配提供重要的资源。

**关键词:** 小麦; EMS 突变体; 赤霉病抗性; 农艺和产量性状

## Evaluation of Phenotypic Variation of EMS-induced Mutants of Chinese Wheat Landraces Huangfangzhu and Haiyanzhong Resistant to Fusarium Head Blight

LI Tao, LUO Meng, QIAN Dan, DONG Jing-jing, GU Shi-liang

(Jiangsu Provincial Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology/Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops/Key Laboratory of Plant Functional Genomics of Ministry of Education; Yangzhou University, Yangzhou Jiangsu 225009)

**Abstract:** Mutants are valuable for expanding the genetic diversity of wheat resources, cloning of genes for economically important traits. In this paper, 11 traits of the Chinese wheat landrace Huangfangzhu (HFZ) and its 11 EMS-induced mutants (F2~F12, Mu4), and the Chinese wheat landrace Haiyanzhong (HYZ) and its 12 EMS-induced mutants (Y2~Y13, Mu4) were investigated, and these traits including type 2 resistance to FHB after single floret inoculation method at anthesis, number of tillers per plant, plant height, flag leaf length, flag leaf width and chlorophyll content (SPAD value) at filling stage, and 1000-grain weight, grain length, grain width, number of spikelets per spike and number of grains per spike after harvest. At least one of 11 traits showed significant differences between the mutants and the wildtypes. Both the wildtypes confer a moderate to high level of resistance to FHB. HFZ-derived mutants F6, F9 and F12 as well as HYZ-derived mutants Y6, Y7 and Y9 showed moderate to high susceptibility to FHB, thus were the ideal lines for understanding type 2 resistance to FHB. HYZ-derived mutants had lower values than the wildtype in plant height, 1000-grain weight, number of grains per spike and grain width. Dynamic clustering analysis classified the wildtypes and their mu-

收稿日期: 2015-12-21 修回日期: 2016-01-02 网络出版日期: 2016-10-12

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20161012.0917.018.html>

基金项目: 国家科技重大专项子课题(2012ZX08009003-004); 国家自然科学基金(31171537); 江苏高校优势学科建设工程资助项目(PAPD)

第一作者主要从事小麦遗传育种研究。E-mail: taoli@yzu.edu.cn; 骆孟、钱丹为同等贡献作者

tants into 3 distinct groups in both the two populations, which allowed for understanding the potential genetic relationships among the lines. Those mutants such as F2, F7, Y2, Y3, Y4, Y8, Y10 and Y12, which had remarkably improved agronomic traits but kept similar resistance to FHB to the wild types, could be useful in wheat genetics and breeding.

**Key words:** wheat; EMS-induced mutant; resistance to *Fusarium* head blight; agronomic and yield traits

植物突变体不仅对快速挖掘重要基因并解析其功能具有重要的价值,而且能够极大地丰富种质资源,对提高产量、增强抗性、改善品质和提高生产效率等均具有重要意义<sup>[1-2]</sup>。实践证明,应用小麦品种间杂交和诱变育种方法,是创新小麦种质资源的有效途径,也是品种选育的有效方法<sup>[3]</sup>。

小麦赤霉病是由禾谷镰刀菌 (*Fusarium graminearum*) 引起的一种毁灭性真菌病害,主要在温暖潮湿和半潮湿麦区广泛发生<sup>[4]</sup>。被感染的子粒中含有脱氧雪腐镰刀菌烯醇 (DON, deoxynivalenol) 毒素, DON 毒性强而且持久<sup>[5-7]</sup>, 进入食物链后对人类和动物健康都有严重的危害<sup>[7-9]</sup>。小麦品种对赤霉病的抗性主要表现在抗病害扩展,即扩展抗性 or type 2 抗性,主要通过阻止或延缓病害自侵染点向邻近小穗扩展,从而减少病小穗数<sup>[10]</sup>。我国小麦地方品种黄方柱和海盐种中抗-高抗赤霉病,前者主效抗性位点位于 3BS 和 7AL 上,同时还有几个微效位点<sup>[11]</sup>;后者主效抗性位点位于 7DL 上,微效 QTL 位于 5AS 和 6BS 上<sup>[12]</sup>。但这 2 个地方品种均表现为高秆易倒伏,农艺性状较差,育种利用价值低。因此本研究对黄方柱和海盐种及其 EMS 诱导的纯合突变体的主要农艺性状以及赤霉病抗性在田间进行鉴定,分析突变体与野生型在目标性状上的差异,筛选赤霉病抗性、农艺和产量性状方面有价值的突变体供基因定位、克隆和机制探讨,同时筛选出农艺性状较好但赤霉病抗性得以保持的突变体供育种利用。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料及其突变体创建

黄方柱 (HFZ) 和海盐种 (HYZ) 是中抗-高抗赤霉病的我国小麦地方品种,但是这 2 个品种农艺性状较差,不宜作亲本。因此本研究对这 2 个材料进行 EMS (0.5%, Sigma) 诱变,在突变当代 (Mu1 代) 不选单株, Mu1 代自交按单株收获种成株系 (Mu2), Mu2 代接种赤霉病并初选不同类型突变体,在 Mu3 代筛选目标性状较为稳定的突变体,淘汰野生类型和分离较大的株系。进一步从黄方柱的突变系中优

选 11 个目标性状稳定的突变体 (编号 F2 ~ F12), 从海盐种的突变系中优选 12 个突变体 (编号 Y2 ~ Y13), 对这些突变体在 Mu4 代进行表型性状的系统鉴定。

### 1.2 试验方法

**1.2.1 材料种植** 试验于 2013 年 10 月至 2014 年 5 月在扬州大学教学试验田种植,前茬作物为水稻,肥力中等。每个品系 2 个重复 (行),随机区组,每重复种植野生型作为对照,人工点播以保证苗间距,每行定苗 15 株。行距 30 cm,株距 5 cm。

**1.2.2 赤霉病接种和鉴定** 接种及其鉴定方法参照 T. Li 等<sup>[11]</sup>的方法,在小麦扬花期每品系中选取约 15 个穗子进行赤霉病接种。所用毒力菌株为 Fg65。将 20  $\mu$ L 菌液注射到倒数第 5 小穗小花中贴上防水胶带,注明接种日期。接种后 21 天开始进行鉴定,计算病小穗率 (RSS, rate of symptomatic spikelets),病小穗率 (RSS) = 病小穗数/总小穗数。

**1.2.3 农艺性状鉴定** 在 5 月初,小麦成熟初期,进行田间测定,野生型和突变体每重复随机挑选 5 株分别测量株高、旗叶长和宽,花后 15 天用 SPAD 仪测旗叶叶绿素含量。收获时记载有效分蘖数和小穗数,脱粒时测定穗粒数、千粒重、子粒长和宽等性状。

**1.2.4 数据处理** 采用 Excel 2013 进行数据初步处理,采用 SPSS21 进行材料间多重比较;采用 Matlab R2014a 进行聚类分析 (采用最小平方和距离法) 及组间多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 赤霉病扩展抗性

扩展抗性的病小穗率表示。黄方柱野生型病小穗率变幅为 0.26 ~ 0.29, 平均为 0.28; 突变体的病小穗率变幅为 0.07 ~ 0.84, 平均为 0.37。各品系在扩展抗性上有极显著差异 ( $P < 0.001$ )。其中 F6、F9 和 F12 这 3 个突变体的病小穗率均显著高于野生型,比野生型分别高 0.56、0.45 和 0.29, 即野生型中抗赤霉病,而突变体则中感-高感 (表 1)。

表 1 黄方柱和海盐种野生型及突变体赤霉病扩展抗性  
Table 1 Type 2 resistances to FHB of HFZ, HYZ and their mutants

黄方柱 HFZ	病小穗率 RSS	海盐种 HYZ	病小穗率 RSS
F1 (HFZ-WT)	0.28 ± 0.02abc	Y1 (HYZ-WT)	0.08 ± 0.02a
F2	0.11 ± 0.06a	Y2	0.07 ± 0.01a
F3	0.18 ± 0.01ab	Y3	0.12 ± 0.09a
F4	0.34 ± 0.08bc	Y4	0.18 ± 0.11ab
F5	0.45 ± 0.11cd	Y5	0.35 ± 0.24abc
F6	0.84 ± 0.10f	Y6	0.52 ± 0.001bc
F7	0.15 ± 0.12ab	Y7	0.61 ± 0.30c
F8	0.36 ± 0.02bc	Y8	0.12 ± 0.09a
F9	0.73 ± 0.14ef	Y9	0.67 ± 0.18c
F10	0.15 ± 0.12ab	Y10	0.09 ± 0.05a
F11	0.2 ± 0.09ab	Y11	0.45 ± 0.02abc
F12	0.57 ± 0.04de	Y12	0.16 ± 0.14ab
—	—	Y13	0.34 ± 0.27abc

表中数据是病小穗率平均值 ± 标准差。有相同字母的表示在 Tukey0.05 无显著差异,没有相同字母的表示有显著差异

The values represent RSS mean ± the standard deviation. Same letters after values indicate there were no significant differences among lines at Tukey0.05, otherwise significant. HFZ: Huangfangzhu; HYZ: Haiyanzhong; WT: wild type

海盐种野生型病小穗率变幅为 0.07 ~ 0.10, 平均为 0.08; 突变体的病小穗率变幅为 0.07 ~ 0.68, 平均为 0.31。各品系在扩展抗性上差异极显著 ( $P=0.013$ )。其中 Y6、Y7 和 Y9 这 3 个突变体的病小穗率均显著高于野生型, 比野生型分别高 0.44、0.53 和 0.59, 因而中感赤霉病(表 1)。

## 2.2 叶宽、叶长和叶绿素含量差异

黄方柱野生型叶宽变幅为 1.10 ~ 2.00 cm, 平均为 1.58 cm, 突变体变幅为 1.36 ~ 1.98 cm, 平均为 1.63 cm, 各品系在叶宽上有极显著差异 ( $P < 0.001$ ), 其中突变系 F6 和 F12 叶宽显著宽于野生型, 与野生型分别差 0.40 和 0.36 cm(表 2)。野生型叶长变幅为 18.00 ~ 31.00 cm, 平均为 24.20 cm, 突变体叶长变幅为 13.10 ~ 30.00 cm, 平均为 19.60 cm, 其中突变系 F5、F6、F7 和 F8 叶长显著低于野生型 ( $P < 0.001$ ), 分别相差 9.8 cm、9.4 cm、10.4 cm 和 9.7 cm。野生型扬花期旗叶 SPAD 值变幅为 29 ~ 38.9, 平均为 35.42, 突变体 SPAD 值变幅为 13.82 ~ 41.87, 平均为 25.82(表 2), 而 F8 突变系的 SPAD 值显著高于野生型 ( $P < 0.05$ ), 相差 6.44, 其中 F3、F4、F6、F7、F9、F10、F11 突变系 SPAD 值显著低于野生型 ( $P < 0.05$ ), 分别相差 13.54、11.26、21.6、8.34、12.22、20.88 和 14.20。

表 2 黄方柱和海盐种野生型及突变体叶宽、叶长和叶绿素含量

Table 2 Leaf width, leaf length and SPAD value of HFZ, HYZ and their mutants

编号	叶宽 (cm)	叶长 (cm)	SPAD 值
Accession	Leaf width	Leaf length	SPAD value
F1 (WT-HFZ)	1.58 ± 0.37abc	24.2 ± 4.96bc	35.42 ± 3.95e
F2	1.56 ± 0.19abc	19.8 ± 4.08b	34.08 ± 1.95e
F3	1.5 ± 0.12abc	23.4 ± 4.3bc	21.88 ± 5.30b
F4	1.64 ± 0.39abc	22 ± 6.04b	24.16 ± 3.38bc
F5	1.36 ± 0.13ab	14.4 ± 3.04a	33.18 ± 8.41de
F6	1.98 ± 0.04e	14.8 ± 2.28a	13.82 ± 5.87a
F7	1.34 ± 0.15a	13.8 ± 1.30a	27.08 ± 6.46bcd
F8	1.48 ± 0.16abc	13.1 ± 5.15a	41.86 ± 1.5f
F9	1.7 ± 0.2bcde	21 ± 2.64b	23.2 ± 3.61bc
F10	1.8 ± 0.07cde	23.8 ± 1.48bc	14.54 ± 7.12a
F11	1.62 ± 0.21abc	28 ± 2.54c	21.22 ± 4.35b
F12	1.94 ± 0.41de	21.4 ± 3.57b	29.14 ± 3.44cde
Y1 (WT-HYZ)	1.34 ± 0.11de	28.8 ± 4.91	19.06 ± 3.39a
Y2	1.12 ± 0.10acd	21.6 ± 2.70	25.1 ± 3.33bc
Y3	1.2 ± 0.1bcd	26.6 ± 3.20	29.32 ± 1.30bcde
Y4	1.18 ± 0.08bcd	26.8 ± 5.06	28.36 ± 2.77bcde
Y5	1.02 ± 0.04ac	26.4 ± 2.19	28.22 ± 3.80bcde
Y6	1.34 ± 0.05de	24.8 ± 2.38	32.72 ± 1.84de
Y7	1.08 ± 0.19ac	25.6 ± 5.07	26.76 ± 2.98bcd
Y8	1.12 ± 0.21acd	23.4 ± 5.31	26.08 ± 1.61bc
Y9	1.22 ± 0.16bcd	25.6 ± 5.12	38.0 ± 8.15f
Y10	1.48 ± 0.21e	22.8 ± 3.11	32.18 ± 1.76de
Y11	0.96 ± 0.05a	22.8 ± 4.26	27.86 ± 5.63bcde
Y12	1.3 ± 0.21cde	27 ± 4.63	30.02 ± 2.63cde
Y13	1.08 ± 0.14ac	22.8 ± 7.15	23.86 ± 3.50b

海盐种野生型及其突变体叶宽在品系间有极显著差异 ( $P < 0.001$ ), 野生型叶宽变幅为 1.20 ~ 1.50 cm, 平均为 1.34 cm, 突变体变幅为 1.02 ~ 1.48 cm, 平均为 1.18 cm。其中突变系 Y5、Y7、Y11、Y13 叶宽显著窄于野生型, 与野生型分别差 0.32 cm、0.26 cm、1.26 cm、0.26 cm(表 2)。野生型叶长变幅为 21.00 ~ 33.00 cm, 平均为 28.80 cm, 突变体叶长变幅为 21.60 ~ 27.00 cm, 平均为 24.68 cm, 但各突变体系叶长与野生型无显著差异 ( $P = 0.33$ )。野生型扬花期旗叶 SPAD 值变幅为 15.7 ~ 24.5, 平均为 19.06, 突变体 SPAD 值变幅为 25.1 ~ 30.02, 平均为 29.04, 突变体 SPAD 与野生型存在极显著差异 ( $P < 0.001$ ) 且所有突变系 SPAD 值都显著高于野生型(表 2)。

### 2.3 株高、分蘖数和每穗小穗数变异

黄方柱野生型株高变幅为 113.00 ~ 128.00 cm, 平均为 120.40 cm; 突变体株高变幅为 32.20 ~ 125.4 cm, 平均为 92.7 cm。株高在各品系间有极显著差异 ( $P < 0.001$ ), 其中 F2、F5、F6、F7 和 F8 突变系株高均显著低于野生型(表 3), 与野生型分别差 14.0 cm、58.2 cm、56.8 cm、52.4 cm、88.2 cm。野生型分蘖数变幅为 3.0 ~ 7.0 个, 平均为 5.6 个, 突变体的分蘖数变幅为 3.4 ~ 8.4 个, 平均为 6.4 个。F12 突变体品系与野生型间有显著差异 ( $P < 0.001$ )(表 3)。野生型每穗小穗数变幅不大, 平均为 20.0 个, 突变体每穗小穗数变幅为 12.0 ~ 20.0 个, 平均为 17.0 个。突变系 F4、F5、F6、F7、F8 和 F9 每穗小穗数显著低于野生型 ( $P < 0.05$ ), 其差值分别是 4、4、7、3、4 个(表 3)。

海盐种野生型株高变幅 135.00 ~ 137.00 cm, 平均为 136.00 cm, 突变体变幅为 91.00 ~ 113.00 cm, 平均为 102.00 cm。所有的突变系株高均显著低于野生型 ( $P < 0.001$ ), 与野生型相差 23.00 ~ 48.00 cm (表 3)。野生型分蘖数变幅为 5.0 ~ 7.0 个, 平均为 6.0 个, 突变体的分蘖数变幅为 7.0 ~ 17.5 个, 平均为 10 个, 其中 Y3、Y4、Y7、Y8 和 Y10 突变品系分蘖数显著多于野生型, 分别相差 9、5、5、12、6 个(表 3)。野生型每穗小穗数变幅不大, 平均为 17.5 个, 其突变体每穗小穗数变幅为 13.5 ~ 19.0 个, 平均为 18.0 个。每穗小穗数在品系间有显著差异 ( $P < 0.001$ ), 其中突变体 Y4 ~ Y11 每穗小穗数显著多于野生型, 而 Y12、Y13 突变体显著低于野生型 ( $P < 0.05$ )(表 3)。

### 2.4 穗粒数、千粒重、粒长和粒宽变异

黄方柱野生型千粒重变幅为 34.6 ~ 37.2 g, 平均为 35.9 g, 其突变体变幅为 27.7 ~ 37.7 g, 平均为 32.0 g。千粒重在品系间有极显著差异 ( $P < 0.001$ ), 其中突变系 F2、F3、F4、F5、F7、F8、F9、F10 均显著低于野生型, 其差值分别为 3.7 g、8.5 g、6.2 g、5.4 g、4.3 g、3.2 g、8.0 g、4.8 g(表 4)。野生型粒长变幅为 6.2 ~ 6.4 mm, 平均为 6.3 mm, 其突变体变幅为 6.05 ~ 7.15 mm, 平均为 6.6 mm。粒长在品系间有极显著差异 ( $P < 0.001$ )。其中 F5、F6、F7、F12 突变系粒长分别显著高于野生型, 相差 1.25 mm、1.25 mm、1.35 mm、0.35 mm(表 4)。野生型粒宽为 3.1 ~ 3.4 mm, 平均值为 3.25 mm, 其突变体粒宽变幅为 2.80 ~ 3.50 mm, 平均为 3.0 mm, F4 和 F7 突变系粒宽显著低于野生型, 分别相差 0.4 mm 和 0.45 mm。

表 3 黄方柱和海盐种野生型和突变体株高、分蘖数和每穗小穗数

Table 3 Plant height, number of tillers and number of spikelets per spike of HFZ, HYZ and their mutants

编号 Accession	株高 (cm) Plant height	分蘖数 (个) Number of tillers	每穗小穗数 (个) Number of spikelets per spike
F1 (WT-HFZ)	120.4 ± 5.59de	5.6 ± 1.67abc	20 ± 0d
F2	106.4 ± 8.44c	6.6 ± 2.30bcd	18.5 ± 0.70cd
F3	111.8 ± 5.89cd	6.4 ± 2.51abcd	18 ± 0bcd
F4	108 ± 8.71cd	6.2 ± 1.30abcd	16 ± 1.41b
F5	62.2 ± 16.99b	3.4 ± 1.51a	16.5 ± 0.70bc
F6	63.6 ± 11.56b	6.4 ± 1.81abcd	17.0 ± 1.41bc
F7	68 ± 5.70b	7 ± 1.58bcd	13.0 ± 1.41a
F8	32.2 ± 0.83a	6.2 ± 0.83abcd	17.0 ± 0bc
F9	112 ± 7.48cd	9 ± 3.74cd	17.0 ± 0bc
F10	125.4 ± 2.70e	8.4 ± 2.88ab	18.0 ± 0bcd
F11	110.4 ± 6.42cd	4.4 ± 0.54bcd	20.0 ± 0d
F12	119.8 ± 13.53de	6.8 ± 2.68d	18.0 ± 1.41cd
Y1 (WT-HYZ)	136 ± 1.41f	6.0 ± 1.41a	17.5 ± 0.70bc
Y2	91.0 ± 0ab	8.0 ± 1.41ab	16.0 ± 1.41ab
Y3	91.5 ± 3.53ab	14.5 ± 0.70cd	18.0 ± 0.0bc
Y4	112 ± 4.24de	11.0 ± 0bc	18.5 ± 0.70bc
Y5	109 ± 0de	10.0 ± 0ab	19.0 ± 1.41bc
Y6	102.5 ± 6.36cd	9.0 ± 1.41ab	19.0 ± 0bc
Y7	86.5 ± 0.70a	11.0 ± 1.41bc	18.5 ± 0.70bc
Y8	112.5 ± 2.12e	17.5 ± 3.53d	17.5 ± 0.70bc
Y9	112.5 ± 0.70e	9.0 ± 1.41ab	19.5 ± 0.70c
Y10	95.5 ± 0.70abc	11.5 ± 0.70bc	18.0 ± 1.41bc
Y11	107 ± 2.82de	8.5 ± 0.70ab	19.5 ± 3.53c
Y12	97.5 ± 0.70bc	6.5 ± 0.70a	13.5 ± 0.70a
Y13	110 ± 11.31de	8.5 ± 3.53ab	14.0 ± 1.41a

野生型每穗粒数变幅为 44.00 ~ 48.00 粒, 平均为 46.00 粒, 突变体每穗粒数变幅为 19.00 ~ 45.00 粒, 平均为 34.00 粒, 其中 F4、F5、F6、F7、F8、F9、F12 每穗粒数极显著低于野生型 ( $P < 0.001$ )(表 4), 与野生型分别差 10、22、19、27、12、14 和 20 粒。

海盐种野生型千粒重变幅为 41.0 ~ 45.0 g, 平均为 45.0 g, 其突变体变幅为 23.2 ~ 39.5 g, 平均为 31.0 g。除 Y2 突变体外, 其余 11 个品系均显著 ( $P < 0.05$ ) 低于野生型 8.00 ~ 19.42 g(表 4)。野生型粒长变幅为 6.7 ~ 7.0 mm, 平均为 6.9 mm, 其突变体粒长变幅为 6.1 ~ 7.1 mm, 平均为 6.7 mm。各品系在粒长上有极显著差异 ( $P < 0.001$ ), 其中 Y3、Y4、Y6、Y8、Y10、Y11 突变体粒长显著低于野生型, 其差

表 4 黄方柱和海盐种其野生型和突变体穗粒数、千粒重、粒长和粒宽

Table 4 Number of grains per spike, 1000-grain weight, grain length and grain width of HFZ, HYZ and their mutants

编号 Accession	千粒重(g) 1000-grain weight	粒长(mm) Grain length	粒宽(mm) Grain width	每穗粒数(个) Number of kernel per spike
F1 (WT-HFZ)	35.9 ± 1.83d	6.3 ± 0.14abc	3.25 ± 0.21bc	46.0 ± 2.82h
F2	32.2 ± 1.13bc	6.4 ± 0.14bcd	3.05 ± 0.21ab	42.5 ± 2.12gh
F3	27.4 ± 1.41a	6.1 ± 0.14ab	3 ± 0ab	40.0 ± 4.24fgh
F4	29.7 ± 0.42ab	6.3 ± 0.14abc	2.85 ± 0.07a	35.5 ± 4.94efg
F5	30.5 ± 0.70bc	7.05 ± 0.07e	3.05 ± 0.07ab	23.5 ± 0.70ab
F6	37.8 ± 0.28d	7.05 ± 0.07e	3.1 ± 0.14ab	27.5 ± 3.53bcd
F7	31.6 ± 0.84bc	7.15 ± 0.21e	2.8 ± 0.14a	19.0 ± 7.07a
F8	32.7 ± 0.42c	6.5 ± 0cd	3.1 ± 0.14ab	34.5 ± 0.70def
F9	27.9 ± 1.55b	6.15 ± 0.21ab	3.1 ± 0ab	32.0 ± 2.82cde
F10	31.1 ± 0.14bc	6.05 ± 0.07a	3.25 ± 0.21bc	43.5 ± 0.70h
F11	37.7 ± 1.83d	6.15 ± 0.07ab	3.1 ± 0.14ab	45 ± 2.82h
F12	37.7 ± 0.98d	6.65 ± 0.07d	3.5 ± 0.14c	26.5 ± 0.70abc
Y1 (WT-HYZ)	43 ± 2.82e	6.9 ± 0.02efg	3.3 ± 0f	44 ± 8.48f
Y2	39.5 ± 6.36de	6.7 ± 0cdef	2.8 ± 0a	28.5 ± 7.77bcd
Y3	28 ± 1.41b	6.6 ± 0.01bcd	2.8 ± 0a	38 ± 5.65def
Y4	29 ± 0b	6.6 ± 0.01bcd	2.8 ± 0a	34.5 ± 4.94cdef
Y5	29.5 ± 0.70b	6.9 ± 0.01fg	2.9 ± 0ab	23.5 ± 4.94ab
Y6	33 ± 0bc	6.4 ± 0.01b	3.1 ± 0.01cde	25 ± 1.41abc
Y7	28.5 ± 0.70b	6.7 ± 0cdef	2.8 ± 0a	28.5 ± 2.12bcd
Y8	23 ± 1.41a	6.5 ± 0.01bc	3.0 ± 0.01bc	35 ± 2.82cdef
Y9	35.5 ± 0.70cd	6.7 ± 0.01def	3.1 ± 0de	32.5 ± 0.70bcd
Y10	29.5 ± 0.70b	6.1 ± 0a	3.0 ± 0cd	39 ± 1.41ef
Y11	28 ± 1.41b	6.6 ± 0bcd	2.9 ± 0.01a	33.5 ± 2.12bcd
Y12	34.5 ± 0.70c	7.0 ± 0.01g	3.2 ± 0.01e	17.5 ± 0.70a
Y13	32 ± 0bc	7.0 ± 0.01g	3.1 ± 0.01cde	23.5 ± 0.70ab

值分别为 0.3 mm、0.3 mm、0.5 mm、0.4 mm、0.8 mm、0.3 mm(表 4)。野生型粒宽平均为 3.3 mm,而其突变体粒宽变幅为 2.8 ~ 3.2 mm,平均为 2.9 mm,突变体的粒宽均显著低于野生型 0.2 ~ 0.5 mm(表 4)。野生型每穗粒数变幅为 38.00 ~ 50.00 粒,平均为 44.00 粒;突变体每穗粒数变幅为 18.00 ~ 39.00 粒,平均为 30.00 粒。Y2、Y5、Y6、Y7、Y9、Y11、Y12、Y13 每穗粒数均显著低于野生型 ( $P < 0.01$ ),与野生型分别差 16、21、19、16、12、11、27 和 20 粒(表 4)。

## 2.5 聚类分析

为了分析黄方柱野生型及其突变体的相似性,首先对 11 个农艺性状进行主成分分析,再提取前 3 个主成分(累积贡献率 76.9%),然后基于前 3 个主成分和采用最小组内平方和计算距离的动态聚类方法,将野生型及其突变体共 11 个品系聚为 3 类(图 1a);第 I 类包括 6 个品系,包括野生型(F1)、F2、F3、F4、F9、F10

和 F11;第 II 类包括 3 个品系,包括 F5、F7 和 F8;第 III 类包括 F6 和 F12。计算了不同类中 11 个性状的平均值,并在类间运用 Tukey 法进行多重比较,叶长、叶宽、株高和粒长在类间有显著差异( $P < 0.05$ )。在叶长和每穗粒数上第 I 类品系表现显著优于其他两类。第 III 类病穗率显著高于其他两类( $P < 0.05$ )(表 5)。

海盐种野生型及其突变体 11 个性状前 3 个主成分累积贡献率为 69.1%,根据前 3 个主成分和动态聚类方法同样将野生型及其突变体聚为 3 类(图 1b),第 I 类包括野生型(Y1)、Y12 和 Y13;第 II 类包括 Y5、Y6、Y7、Y9 和 Y11;第 III 类包括 Y2、Y3、Y4、Y8 和 Y10。多重比较结果表明每穗小穗数、病小穗率、分蘖、粒长和粒宽在类间有显著差异( $P < 0.05$ )。第 I 类品系在分蘖数、每穗小穗数和粒宽方面表现优于其他两类;第 II 类病小穗率显著高于第 I 类和第 III 类,因此是研究赤霉病扩展抗性的理想材料(表 5)。

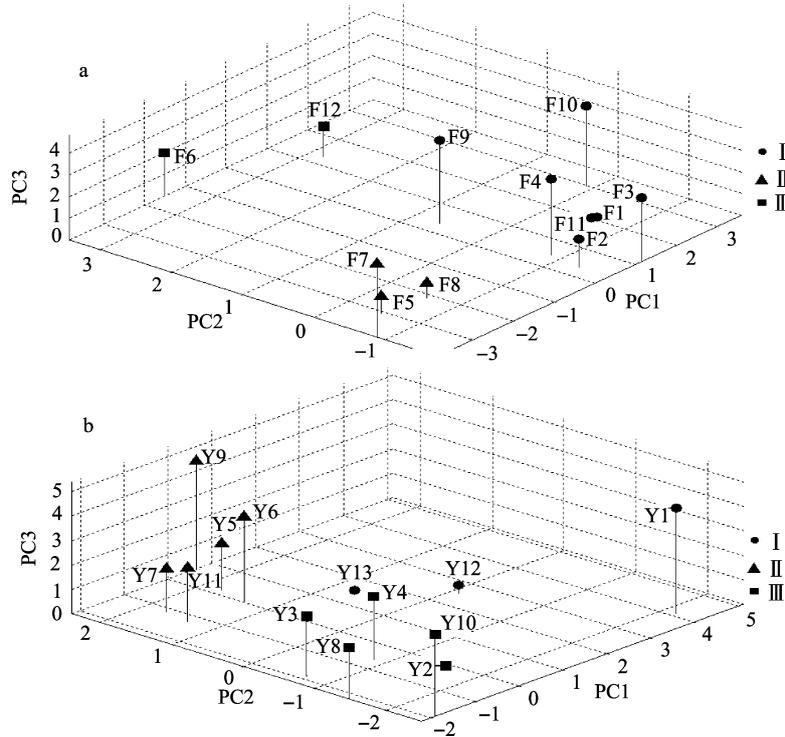


图 1 黄方柱 (a) 以及海盐种 (b) 野生型和突变体品系聚类图  
 Fig.1 The clusters of HFZ (a) and HYZ (b) with their mutants

表 5 目标性状在不同类间的差异

Table5 The comparisons of 11 traits among the three groups

性状 Trait	黄方柱及其突变体类别 HFZ and its mutants			海盐种及其突变体 HYZ and its mutants		
	I	II	III	I	II	III
叶长 LL	23.17c	13.77a	18.10ab	26.2	25.04	24.24
叶宽 LW	1.63b	1.39a	1.96c	1.24	1.124	1.22
叶绿素 SPAD	24.92	34.04	21.48	24.31	30.71	28.21
穗粒数 NGPS	40.65b	25.65a	26.91a	28.38	28.6	35
每穗小穗数 NSPS	18.0	15.36	17.25	14.88a	18.95b	17.6b
病小穗率 RSS	0.28a	0.32a	0.71b	0.20a	0.52b	0.12a
株高 PH	113.48c	54.13a	91.70ab	114.46	103.45	100.46
分蘖 NT	6.65	5.53	6.6	12.59b	9.48ab	7.0a
千粒重 TGW	31.7	31.6	37.75	36.36	30.87	29.95
粒长 GL	6.21a	6.90b	6.85b	0.69b	0.66ab	0.65a
粒宽 GW	3.09	2.99	3.30	0.31b	0.29a	0.28a

表中性状数值是组内性状平均值。有相同字母的表示在 Tukey 0.05 无显著差异

The values represent the mean data of the 11 traits within groups. Same letters superscribed the mean value indicate there are no significant differences among groups at Tukey 0.05, otherwise significant. LL; Leaf length, LW; Leaf width, NGPS; Number of kernel per spike, NSPS; Number of spikelets per spike, RSS; Rate of symptomatic spikelets, PH; Plant height, NT; Number of tillers, TGW; 1000-grain weight, GL; Grain length, GW; Grain width

### 3 结论与讨论

#### 3.1 突变体与野生型在赤霉病抗性方面的差异

由于赤霉病是小麦中最重要的病害,且野生型黄方柱和海盐种均中抗或高抗赤霉病,因此两类突变体在遗传或育种中有一定的研究价值。其一是感赤霉病突变体,这类突变体目前仅在小麦地方品种望水白中有所报道<sup>[13-15]</sup>。本研究中黄方柱的突变系 F6、F9

和 F12 的病小穗率与野生型有显著差异,其中 F9 和 F12 中感赤霉病(0.5 < RSS < 0.75),而 F6 为高感(RSS > 0.75)。同时海盐种 Y6、Y7 和 Y9 突变系与野生型在病小穗率上有显著差异,病小穗率均介于 0.50 ~ 0.75 之间,属于中感水平。因此,这 6 个突变体是研究赤霉病扩展抗性的理想材料。黄方柱主效赤霉病抗性 QTL 位于 3BS 和 7AL 上<sup>[11]</sup>,海盐种主效 QTL 位于 7DL 上<sup>[12]</sup>,因此后续将构建野生型与突变

体之间的遗传分离群体,结合表型鉴定和高通量基因型分析,鉴定突变位点,并探讨这些突变位点与上述主效 QTL 的遗传关系。第二类突变体是赤霉病抗性与野生型类似,但株高较野生型有显著降低,其他农艺和产量性状与野生型有所改善或无显著差异的突变体。这类突变体可作为抗赤育种的亲本,比如 F2 和 F7,赤霉病高抗,但株高较野生型显著降低,分蘖数和粒长较野生型有所提高,虽然大部分性状较野生型有所降低,但差异不显著(除了 F2 千粒重有显著降低)。海盐种突变体 Y2、Y3、Y4、Y8、Y10 和 Y12 抗性与野生型相似,但株高显著低于野生型,SPAD 值和分蘖数高于或显著高于野生型,虽然这些突变体子粒相关性状低于野生型,但由于株高比野生型明显降低且抗性保持,因此育种中可作为抗赤霉病供体亲本。

### 3.2 农艺和产量相关性状的变异

黄方柱突变体中,除了 F1 和 F11 外,其余突变体至少在 1 个性状上与野生型存在显著差异。其中 F4-F9 突变系在 3~7 个性状上与野生型存在显著差异,其中每穗小穗数和穗粒数均显著小于野生型。F5 和 F7 株高、叶长、千粒重显著小于野生型;F5、F6 和 F7 突变体虽然粒长较野生型有显著增加,但千粒重则有所降低,推测粒宽对粒重的影响大于粒长。相关分析也表明,叶长与穗粒数、叶宽与粒宽、株高与每穗小穗数呈显著或极显著正相关( $P < 0.05$ ),而粒长与叶长、穗粒数、每穗小穗数、株高则呈显著( $P < 0.05$ )或极显著负相关( $P < 0.01$ )。存在协同变化趋势的性状很可能因突变位点的一因多效作用所致,因为小麦基因组庞大,不同突变系在同一位点同时发生突变的概率很低。部分协同变化关系(即正相关关系)在其他文献中也有报道,比如姚盟等<sup>[16]</sup>对黄淮麦区小麦品系主要农艺性状的分析表明叶长与穗粒数呈显著正相关,杨子光等<sup>[17]</sup>认为株高增高有利于提高有效穗数。此外,F3 和 F10 突变系只在千粒重上显著低于野生型,在其他性状上与野生型无显著差异,可作为粒重研究的重点突变体。

海盐种及其突变体除了在叶长性状上无显著差异外,其余突变体与野生型至少在 1 个性状上存在差异。突变体株高、粒宽和千粒重均低于或显著低于野生型,相关分析也表明粒宽与株高和千粒重显著正相关( $P < 0.05$ ),推测突变位点可能在粒宽、株高、千粒重方面具有一因多效作用,而非连锁关系。Y4、Y7、Y8 和 Y10 在分蘖数和每穗小穗数上均显著多于野生型。海盐种突变体性状之间的显著相关关系没有在黄方柱突变体中重现,说明性状的相关性

与遗传背景有关,也暗示与农艺性状相关的突变位点在 2 个品种的突变体之间很可能不同。

上述突变体为研究重要性状的遗传以及不同性状间的遗传关系提供重要材料,同时部分农艺性状显著改良的突变体可为育种提供重要的资源。对野生型和突变体的动态聚类结果综合评价了野生型与突变体以及突变体之间的相似情况和差异,对后续目标性状的选择和突变体遗传群体构建具有一定的指导意义。

### 参考文献

- [1] Glaszmann J C, Kilian B, Upadhyaya H D, et al. Accessing genetic diversity for crop improvement [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, 13:167-173
- [2] 陆燕, 赵天祥, 刘国祥, 等. 小麦矮秆圆粒突变体的鉴定与分析 [J]. *植物遗传资源学报*, 2014, 15(1):160-164
- [3] 杨辉, 李金秀, 张明辉, 等. 小麦突变体的创造及育种利用研究 [J]. *农业科技通讯*, 2006, (3):18-19
- [4] Bai G, Shaner G. Management and resistance in wheat and barley to fusarium head blight [J]. *Annu Rev Phytopathol*, 2004, 42:135-161
- [5] Ben Amar A, Oueslati S, Chorbel A, et al. Prediction and early detection of mycotoxigenic *Fusarium culmorum* in wheat by direct PCR-based procedure [J]. *Food Control*, 2012, 23:506-510
- [6] Benson J, Brown-Guedira G, Murphy J P, et al. Population structure, linkage disequilibrium, and genetic diversity in soft winter wheat enriched for *Fusarium head blight* resistance [J]. *Plant Genome*, 2012, 5:71-80
- [7] Bernhoft A, Torp M, Clasen P E, et al. Influence of agronomic and climatic factors on *Fusarium* infestation and mycotoxin contamination of cereals in Norway [J]. *Food Addit Contam Ass*, 2012, 29:1129-1140.
- [8] Zhang X, Pan H, Bai G. Quantitative trait loci responsible for *Fusarium head blight* resistance in Chinese landrace Baishanyuehuang [J]. *Theor Appl Genet*, 2012, 125:495-502
- [9] Desjardins A E, Hohn T M. Mycotoxins in plant pathogenesis [J]. *Mol Plant Micro Inter*, 1997, 10:147-152
- [10] Buerstmayr H, Lemmens M, Hartl L, et al. Molecular mapping of QTLs for *Fusarium head blight* resistance in spring wheat. I. Resistance to fungal spread (Type II resistance) [J]. *Theor Appl Genet*, 2002, 104:84-91
- [11] Li T, Bai G, Wu S, et al. Quantitative trait loci for resistance to *Fusarium head blight* in the Chinese wheat landrace Huangfangzhu [J]. *Euphytica*, 2012, 185:93-102
- [12] Li T, Bai G, Wu S, et al. Quantitative trait loci for resistance to *Fusarium head blight* in a Chinese wheat landrace Haiyanzhong [J]. *Theor Appl Genet*, 2011, 122:1497-1502
- [13] Xiao J, Jia X, Wang H, et al. A fast-neutron induced chromosome fragment deletion of 3BS in wheat landrace Wangshuibai increased its susceptibility to *Fusarium head blight* [J]. *Chromosome Res*, 2011, 19:225-234
- [14] Xiao J, Jin X, Jia X, et al. Transcriptome-based discovery of pathways and genes related to resistance against *Fusarium head blight* in wheat landrace Wangshuibai [J]. *BMC Genomics*, 2013, 14:197
- [15] Ding L, Xu H, Yi H, et al. Resistance to hemi-biotrophic *F. graminearum* infection is associated with coordinated and ordered expression of diverse defense signaling pathways [J]. *PLoS ONE*, 2011, 6:e19008
- [16] 姚盟, 张玲丽, 冯毅, 等. 黄淮麦区小麦新品系主要农艺性状变异分析 [J]. *种子*, 2015, 34(9):66-70
- [17] 杨子光, 张灿军, 冀天会, 等. 典型相关分析在小麦遗传育种中的应用研究 [J]. *江苏农业科学*, 2010(5):108-110