

杨斌,郑军. 小麦持绿性状遗传的研究进展[J]. 山西农业科学, 2025, 53(2):26-34.

YANG B, ZHENG J. Research progress on genetics of stay-green traits in wheat[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2025, 53(2):26-34.

doi:10.3969/j.issn.1002-2481.2025.02.05

小麦持绿性状遗传的研究进展

杨斌, 郑军

(山西农业大学小麦研究所, 山西临汾 041000)

摘要:小麦(*Triticum aestivum* L.)作为全球重要的粮食作物,其产量和稳定性面临着干旱、高温等非生物胁迫带来的严峻挑战。持绿性状(Stay-Green, SG)是一种能够延缓叶片衰老、保持叶片光合能力、显著提高小麦抗逆性和产量稳定性的重要农艺性状,在逆境条件下表现出重要的应用价值。近年来,研究者通过遗传作图 QTL 定位和全基因组关联分析(GWAS),检测到超 300 个叶绿素相关 QTL,并鉴定了 *Stay-Green*(SGR)、*Pheophytinase*(PPH)和 *Non-Yellow Coloring 1*(NYC1)等关键基因,它们通过调控叶绿素代谢和光合作用效率发挥重要作用。同时,激素信号与转录因子网络通过协同调控延缓叶片衰老。在表型鉴定技术方面,基于无人机遥感和高光谱成像的快速、精准测定技术显著提升了持绿性状研究的效率,为挖掘持绿关键基因和解析调控网络提供了技术支持。在育种应用中,标记辅助选择(MAS)和基因编辑技术有助于加快持绿性状的改良进程,增强小麦在逆境条件下的光合效率和产量稳定性。为了应对极端天气频发的挑战并促进小麦抗逆高产育种,文章综述了小麦持绿性状的分类、功能特征及其在延缓叶片衰老、提高抗逆性和光合效率中的作用,重点总结了持绿性状的遗传基础、分子调控机制的研究进展,并提出未来研究方向。

关键词:小麦;持绿性状;遗传基础;分子调控;抗逆性;分子育种

中图分类号:S512.1 文献标识码:A 文章编号:1002-2481(2025)02-0026-09

Research Progress on Genetics of Stay-Green Traits in Wheat

YANG Bin, ZHENG Jun

(Institute of Wheat, Shanxi Agricultural University, Linfen 041000, China)

Abstract: Wheat(*Triticum aestivum* L.), as one of the world's most important staple crops, faces significant challenges in yield and stability due to abiotic stresses such as drought and heat stress. Stay-Green(SG) is a vital agronomic trait that delays leaf senescence, and sustains photosynthetic capacity of leaves, thereby significantly enhancing wheat's stress resistance and yield stability, it exhibits important applied value particularly under adverse environmental conditions. Through genetic mapping QTL and genome-wide association studies(GWAS), over 300 chlorophyll-related QTLs have been identified recently. Key genes, such as *Stay-Green*(SGR), *Pheophytinase*(PPH), and *Non-Yellow Coloring 1*(NYC1), have been identified to play critical roles in regulating chlorophyll metabolism and photosynthetic efficiency. Additionally, hormonal signaling pathways and transcription factor networks collaboratively regulate leaf senescence. In phenotype identification techniques, high-throughput and precise measurement technologies, such as UAV-based remote sensing and hyperspectral imaging, have substantially improved the efficiency of stay-green research, offering technical support for identifying key stay-green genes and unraveling regulatory networks. In breeding applications, marker-assisted selection(MAS) and advanced gene-editing technologies have accelerated the improvement of stay-green traits, enhancing photosynthetic efficiency and yield stability in wheat under stress conditions. In order to address the challenges posed by frequent extreme weather and promote wheat stress resistant and high-yield breeding, in this article, the classification and functional characteristics of stay-green traits in wheat were comprehensively overviewed, focusing on their roles in delaying leaf senescence and improving stress resistance, and photosynthetic efficiency. By highlighting research progress on the genetic basis, molecular regulatory mechanisms of stay-

收稿日期:2025-01-18

基金项目:山西省科技成果转化引导专项(202304021301052);山西省重点研发计划(202302140601001)

作者简介:杨斌,研究员,博士,主要从事小麦抗逆机理研究,E-mail:sxxmsyb83@126.com

通信作者:郑军,研究员,博士,主要从事小麦遗传育种研究,E-mail:sxnkyzj@126.com

green traits, future research directions were proposed.

Keywords: wheat; stay-green traits; genetic basis; molecular regulation; stress resistance; molecular breeding

小麦(*Triticum aestivum* L.)是种植面积最广、消费量最大的粮食作物之一,在保障世界粮食安全中发挥着重要作用^[1]。然而,全球气候变化导致的干旱、高温等非生物胁迫正日益威胁着小麦产量的稳定性,尤其在灌浆阶段,这些逆境条件往往造成光合作用受阻、灌浆不足,导致产量严重下降^[2-3]。因此,提高小麦的抗逆性和产量潜力已成为现代小麦育种工作的主要目标之一。

持绿性状(Stay-Green, SG)是一种重要的农艺性状,通常表现为延缓叶片衰老、保持叶绿素含量和光合作用能力^[4]。功能性持绿型小麦通过延长灌浆期,提高光合产物的积累,从而显著改善籽粒的灌浆效率和产量稳定性,尤其在干旱、高温、盐碱化及重金属胁迫等逆境条件下表现出明显优势^[5-11]。此外,持绿性状与水分利用效率(WUE)、抗氧化能力等重要性状显著相关^[12],为应对气候变化带来的农业挑战提供了潜在的解决方案。

近年来,小麦持绿性状的研究取得了显著进展。通过全基因组关联分析(GWAS)和QTL定位技术,研究者已在小麦的21条染色体上定位了超过300个与持绿性状相关的QTL。这些QTL调控了叶绿素含量、光合作用效率以及抗逆性等性状,为小麦抗逆遗传改良提供了新的思路。同时,激素信号通路和转录因子网络也在持绿性状的形成中发挥了重要作用,例如脱落酸(ABA)和细胞分裂素(CTK)通过相互作用精细调控叶片衰老;而SGR、PPH和WRKY等基因及转录因子直接参与叶绿素代谢与光合作用的维持。

尽管小麦持绿性状的研究取得了显著进展,但仍有许多方面需要进一步探索。笔者将系统回顾小麦持绿性状的分类、遗传基础、分子调控机制,以及未来研究方向,旨在为持绿性状的深入研究和实际应用提供理论支持。

1 持绿性状的分类及表型评价

1.1 持绿性状的分类

小麦持绿性状是指在生长后期叶片保持绿色的特性,根据光合作用能力及其表现形式,可分为功能性持绿(Functional Stay-Green)和非功能性持绿(Non-Functional Stay-Green)^[13]。功能性持

绿具体表现为叶片在保持绿色的同时,能够维持较高的光合作用能力和代谢活性。这种特性通常可以延缓叶绿素降解、增强光合作用相关基因的表达及维持光合蛋白的稳定性^[14-16]。功能性持绿型品种(如川农17)在灌浆期表现出较高的净光合速率和光合产物积累,能够有效提高千粒质量和单株产量,在干旱、高温等逆境条件下具有明显优势^[17]。而非功能性持绿是指叶片在外观上保持绿色,但光合作用能力显著下降,这种类型的持绿性状对光合效率和产量的直接贡献有限^[13]。

1.2 持绿性状的功能特征

小麦持绿性状的功能主要体现在延缓叶片衰老、提高灌浆期光合效率、增强抗逆性等方面。延缓叶片衰老是持绿性状最显著的表现之一,具体表现为抽穗后叶片衰老速度减缓,叶绿素含量下降趋势延迟^[18]。研究表明,非持绿品种在胁迫条件下光系统II反应中心易受损,导致光化学效率(Fv/Fm)、光化学淬灭系数(qL)和电子传递速率(ETR)大幅下降,而持绿品种的这些参数下降幅度显著较小,使其能在逆境条件下延长旗叶的光合作用活性,为灌浆期的产量形成提供重要保障^[14,19-20]。此外,持绿型品种在干旱胁迫下净光合速率和电子传递效率表现出更高的稳定性,显著提高光合产物的积累量,从而保障千粒质量和单株产量的形成^[20]。

持绿性状还与小麦抗逆性显著相关。研究表明,持绿型品种在干旱和高温等非生物胁迫条件下具有更高的抗氧化能力,其旗叶中的超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性显著增强,能够有效清除活性氧(ROS),减轻氧化损伤。同时,持绿品种的叶绿体结构在干旱条件下保持更高的完整性。滞绿突变体*tasg1*在干旱条件下表现出更高的类囊体膜多肽含量和LHCII蛋白表达水平,维持了类囊体膜的稳定性,从而显著提高了光合元件的抗逆能力^[15-16]。此外,持绿型品种在干旱胁迫条件下通过快速提高可溶性糖和脯氨酸等渗透调节物质的积累水平,增强渗透调节能力,维持细胞水分平衡,有效缓解组织失水带来的不利影响^[21]。

1.3 持绿性状的表型评价

持绿性状的表型评价是解析其遗传机制及推

动育种应用的基础,其精准性直接影响后续 QTL 定位和功能基因挖掘的可靠性。随着研究的不断深入,研究者采用了多种方法进行持绿表型鉴定,包括传统测定方法、衰老特征参数法以及现代高通量表型技术。然而,目前尚未形成统一的持绿评价标准,使得不同研究之间的比较存在一定的困难。传统方法包括比色法和 SPAD 仪测定法^[22-23]。比色法是通过化学提取叶绿素并利用分光光度计测定叶绿素 a 和 b 的含量,这种方法尽管精确,但由于操作复杂且需破坏样品,应用范围更多局限于实验室的小规模研究。SPAD 仪是一种非破坏性工具,通过检测叶片光吸收比例快速估算叶绿素含量,具有操作简便、结果即时等优势,因此成为目前田间持绿性状评价最常用的工具^[2]。研究表明,通过结合灌浆期不同时期的 SPAD 值动态变化,可有效反映持绿性状对产量形成的动态贡献^[24]。

在衰老特征参数法中,通过记录旗叶绿色面积随时间的动态变化,量化计算功能绿叶面积持续期(GLAD)^[25]。研究表明,GLAD 与千粒质量和单株产量等性状高度正相关,是评价持绿性状的重要指标^[26]。此外,基于 Gompertz 曲线模型的动态衰老分析可以计算叶片衰老的关键参数,包括最大衰老速率(MRS)、衰老起始时间(T1)和完全衰老时间(T2)^[7]。这些参数为解析持绿性状的动态变化规律及其与产量的关系提供了科学依据。

现代高通量表型技术显著提升了持绿性状的评估效率,为多环境条件下的大规模数据测定提供了技术保障。其中,无人机(UAV)遥感技术通过搭载多光谱和高光谱传感器,能够快速采集大范围农田的旗叶光谱反射数据,量化 NDVI、PRI 等光合参数^[27-29]。这些参数不仅能够动态监测叶绿素含量及降解过程,还能反映叶片光合作用能力和衰老速度,为持绿性状的功能型表型筛选提供了非破坏性手段。高光谱成像技术作为另一种高通量表型工具,通过获取叶片在多个连续波段的光谱数据,捕捉叶绿素降解动态和叶片光合作用效率的精细变化^[30-32]。相比传统的 SPAD 值测定和叶绿素提取技术,高光谱成像具有更高的分辨率和多维数据捕获能力,不仅大幅提高了数据采集效率,还通过多维度光谱数据提高了表型信息的准确性与全面性,在未来持绿表型评价中具有广阔的应用前景。

2 持绿性状的遗传基础和分子调控机制

持绿性状的遗传研究涉及多个层次的机制,尤其是植物衰老过程、基因网络的调控及其环境适应性等方面。图 1 概述了从植物衰老机制到作物抗逆育种的研究路径,展示了不同的影响因素(如光照、温度、养分等)如何调节植物衰老过程,并突出了与持绿性状研究相关的关键方法,如植物群体构建、关联分析及功能验证等^[33]。通过 QTL 定位、优异基因筛选和调控网络的构建,推动了小麦持绿性状的遗传改良。

2.1 持绿性状的 QTL 定位

小麦基因组庞大(约 17 Gb)且以高度重复序列为主(占 80%~90%),这为持绿性状的分子遗传机制研究带来了巨大挑战,也使得相关研究相较于水稻等模式作物滞后^[34]。尽管如此,已有研究通过全基因组关联分析(GWAS)及构建遗传群体进行 QTL 定位,在 21 条染色体上定位了超过 300 个持绿相关的 QTL^[2,24,35-39]。这些 QTL 既涵盖了苗期、抽穗期及灌浆期等关键生长阶段的遗传特征^[2,40-42],又包括了在干旱、高温、高光强及氮胁迫等逆境条件下的持绿性状^[8,43-46]。然而,早期研究多采用 SSR 等标记构建遗传连锁图谱,标记间的遗传距离较大(>10 cM),且研究通常集中在少数年份或环境条件下,缺乏多年多环境验证,导致所定位的 QTL 效应较低,稳定性差,多为受环境影响较大的微效 QTL,难以应用于分子标记辅助育种。

为克服早期研究的局限性,近年来研究者利用高密度 SNP 标记构建遗传连锁图谱,显著提升了 QTL 定位的精度和稳定性^[24,38]。SNP 标记以其高通量、高丰度和稳定性,广泛应用于 QTL 精细定位和功能标记开发等领域。基于 SNP 技术在小麦中已精细定位到几个持绿主效 QTL/基因,如在 2BS 的 WGGB303—WGGB305 标记区间定位到 *els1* 基因,其遗传距离为 1.5 cM^[47];在 2BL 上 2BIP09—2BIP14 的标记区间定位到 *els2* 基因,其遗传距离为 0.95 cM^[48];REN 等^[49]研究表明,在 2B 和 6A 染色体上定位到 2 个持绿主效 QTL,分别为 *QSg.sau-2B.1* 和 *QSg.sau-6A.2*。杨斌等^[39]在 5 个环境下定位到 20 个控制旗叶叶绿素的 QTL,表型贡献率为 4.10%~27.16%,其中,*Qchl.saw-2D.1*、*Qchl.*

sarw-4D.2 和 *Qchl.sarw-6A* 是在多环境条件下稳定表达的主效 QTL。这些 QTL 经过了多群体或多环境稳定性验证,为分子标记辅助选择(MAS)和持绿性状的分子机制研究提供了重要参考。未来

通过结合高密度 SNP 技术与高通量表型技术,可以在多环境、多年份验证的基础上,进一步挖掘稳定主效 QTL,有望为功能标记开发及分子育种提供可靠的遗传基础。

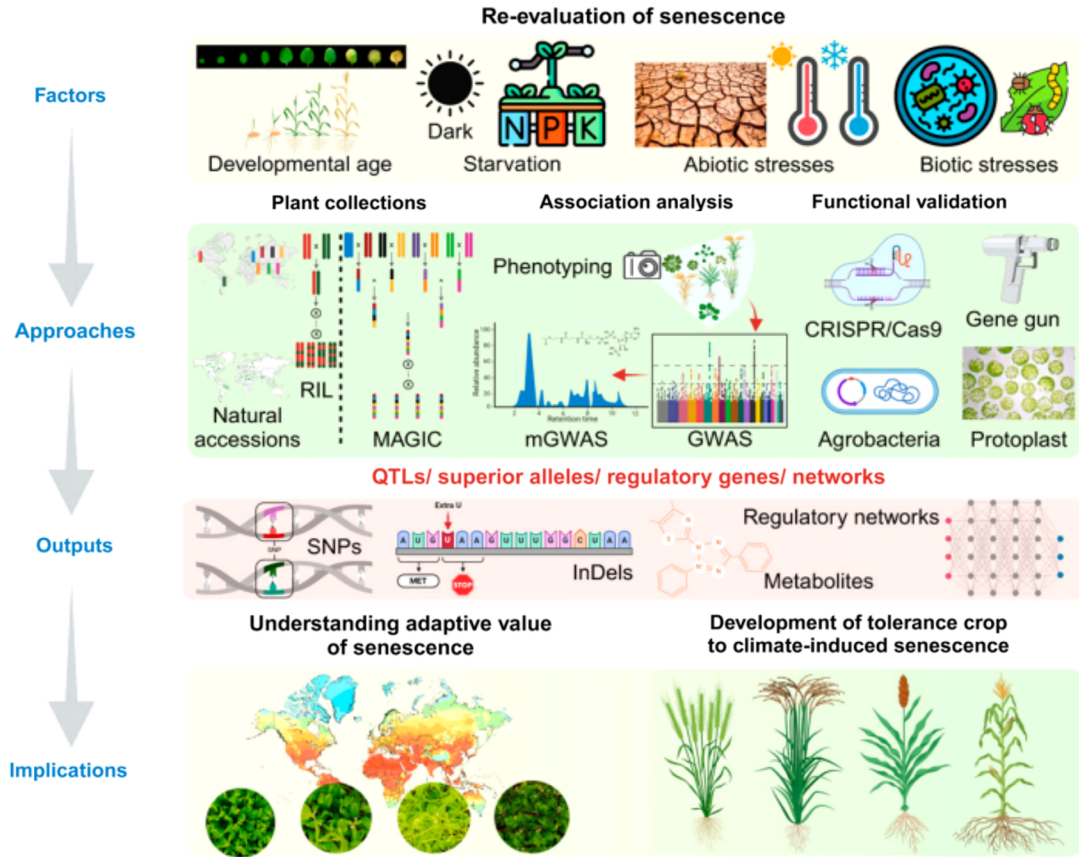


图 1 从植物衰老机制到作物耐逆性育种的研究途径

Fig.1 Research approaches from plant senescence mechanism to crop stress tolerance breeding

2.2 持绿代谢相关基因与调控机制

小麦持绿是一个复杂的生物学过程,涉及叶绿素代谢、激素信号传导以及转录调控等多层次调控网络,通过基因间的相互作用,调节叶绿素的代谢动态、延缓叶片衰老,并最终维持叶片光合作用能力。

2.2.1 叶绿素降解相关基因 叶绿素降解是植物叶片衰老的核心标志,其过程涉及多个关键基因协调参与调控。在叶绿素降解途径中,*SGR*是最核心的基因,编码的蛋白能够促进叶绿素结合蛋白的解体,并激活叶绿素分解的关键酶系^[50]。*SGR*基因的高表达通常加速叶片衰老,而其低表达则能够显著延缓叶绿素降解,延长旗叶的光合作用持续时间,提高光合效率和作物产量^[51]。此外,*PPH*是另一重要的叶绿素降解相关基因,主要

通过催化脱镁叶绿素的分解发挥作用^[52]。除 *SGR* 和 *PPH* 外,其他基因如 *Pheophorbide a oxygenase (PAO)* 和 *NYC1* 也参与叶绿素降解过程^[53]。*PAO* 基因催化脱镁叶绿酸的吡咯环开裂,是叶绿素分解代谢的后续步骤,而 *NYC1* 则通过催化叶绿素 b 还原为叶绿素 a,在叶绿素代谢平衡中发挥重要作用^[53]。进一步研究还揭示了小麦中 *TaPPH* 基因的多个优异等位变异(如 *TaPPH-7A-1* 和 *TaPPH-7D*),这些变异显著影响了千粒质量和叶绿素含量,为功能性持绿性状的改良提供了重要的分子基础和实践依据^[54]。通过精准调控 *SGR*、*PPH* 及相关基因的表达,能够实现旗叶光合作用的持续性,从而提升小麦在逆境条件下的产量稳定性和抗逆能力。

2.2.2 激素信号通路相关基因 植物激素在叶片

叶绿素降解的启动与调控中发挥着关键作用,脱落酸(ABA)、细胞分裂素(CTK)、乙烯(ETH)、油菜素内酯(BR)、茉莉酸(JA)和水杨酸(SA)等激素通过复杂的信号交互网络共同调控持绿性状。

脱落酸(ABA)是加速叶片衰老的主要激素,在干旱、高温等非生物胁迫条件下,其信号通路显著增强。9-顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶(9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase, *NCED*)是ABA的关键合成基因,参与信号传导的 *PYR/PYL* 受体及 *SnRK2* 激酶也在非持绿品种中高表达,从而引发叶绿素降解相关基因(如 *SGR* 和 *PPH*)的上调,促进叶绿素的快速降解^[55-57]。然而,在持绿型品种中,这些基因的表达受到显著抑制,延缓了叶片衰老和功能丧失。在干旱胁迫条件下,持绿型小麦 ABA 水平较低,叶绿素降解速率减缓,旗叶光合作用得以维持更长时间^[15]。此外,ABA 的作用还受到其他激素的调节,如细胞分裂素和乙烯共同参与对 ABA 信号的拮抗或协同调控。

细胞分裂素(CTK)通过延缓叶片衰老和维持光合作用活性,在持绿性状的形成中发挥重要作用。异戊烯基转移酶(IPT)是CTK合成途径中的关键酶,ARR(响应调节因子)则参与信号传导^[58]。它们在持绿型品种中表现为高表达,通过下调 *SGR* 和 *PPH* 等叶绿素降解基因的表达,维持叶绿体的结构完整性和光合作用效率^[59]。研究发现,CTK与ABA之间存在明显的拮抗关系,CTK信号通过抑制ABA通路的激活,从而延缓叶片衰老。在旗叶的功能维持过程中,CTK信号还能进一步加强抗氧化防御体系,如提高SOD和POD活性,增强抗逆性^[60-61]。

乙烯(ETH)是促进叶片衰老的重要激素,其信号通路通过1-氨基环丙烷-1-羧酸合成酶(ACS)和ERF(乙烯响应因子)调控^[62-63]。在非持绿型品种中,乙烯信号的增强显著促进了叶绿素降解基因的表达,导致叶片早衰。持绿型品种通过抑制乙烯信号的传递,显著降低ERF的表达水平,从而延缓旗叶的衰老进程。在水稻和小麦的研究中,持绿型品种在乙烯胁迫条件下依然能够维持较高的光系统II(PSII)活性和光合效率,表明其对乙烯信号具有独特的适应机制^[14,64]。

除ABA、CTK和ETH外,油菜素内酯(BR)、茉莉酸(JA)和水杨酸(SA)等激素在持绿性状的调控中也起到重要作用。BR能够增强光系统的

稳定性,促进叶绿体膜的完整性维持。在持绿型品种中,BR信号与CTK协同作用,通过上调光合作用相关基因进一步提升光合效率^[65]。JA信号则常与衰老促进相关,其通过激活 *WRKY* 和 *NAC* 等转录因子,直接上调 *SGR* 和 *PAO* 的表达,导致叶绿素加速降解^[66]。然而,在持绿型品种中,这些转录因子的活性受到显著抑制,从而减弱了JA信号对叶片衰老的影响。SA则主要通过增强抗氧化能力(如活性氧清除)间接维持叶片功能,特别是在逆境胁迫下表现突出^[67]。

激素信号之间的交互作用构建了复杂的调控网络。在持绿型品种中,ABA、CTK和ETH信号通路通过调节表达水平重新平衡,从而对叶片的衰老过程实现动态调控。同时,JA、SA和BR等其他激素通过与ABA和CTK的协同或拮抗作用,进一步精细化调控叶片的生理状态。这种多层次的调控机制确保了持绿性状在非生物胁迫条件下的作用稳定性^[33]。

2.2.3 持绿相关的转录因子

转录因子在小麦持绿性状的形成和调控中也起到了非常重要的作用。它们通过调节下游基因的表达,整合叶绿素代谢、激素信号传递及抗氧化途径,从多个维度共同调控叶片功能的持续性。其中,*NAC*、*WRKY*、*MYB*和*bZIP*是目前研究较多的转录因子家族。

*NAC*转录因子是叶片衰老调控的重要参与者之一,尤其在叶绿素降解和激素信号调控中扮演核心角色^[68]。研究表明,*TaNAC29*是*NAC*家族中的重要成员之一,通过直接调控叶绿素降解基因(如 *SGR* 和 *PAO*),加速叶片的功能衰退,促进营养物质向籽粒的转移^[69]。功能验证试验表明,抑制 *TaNAC29* 的表达可以显著提高旗叶的叶绿素含量,延长光合作用的持续时间,并在干旱和高温等胁迫条件下表现出显著的抗逆性^[70]。此外,*NAM* (*NAC-like*)家族成员与叶片氮素再分配紧密相关,其高表达可能对功能性持绿产生负面影响。

*WRKY*转录因子通过调控ROS积累和激素信号通路发挥重要作用。*WRKY53*被认为是促进叶片衰老的重要调控因子,其高表达会激活 *SAG12* 等衰老相关基因表达,同时伴随着ROS的快速积累和光合作用能力的下降^[71]。然而,在持绿品种中,*WRKY53*的表达受到显著抑制,减少了ROS的积累,从而延缓了叶片的衰老进程^[72]。此外,*WRKY40*也是一个重要的调控因子,通过激活

ABA 信号通路,进一步加速叶片的功能衰退。而 *WRKY57* 被证明是衰老的负调控因子,通过抑制 *SAG12* 和叶绿素降解基因的表达,延缓了叶片衰老^[73]。持绿型品种中 *WRKY57* 的高表达可能与其增强的抗逆性有关。

MYB 转录因子在叶绿素代谢和激素信号通路调控中起到了重要作用。研究表明,*MYB* 家族中的部分基因通过调控 ABA 信号通路和 ROS 平衡,延缓叶片衰老并增强植物的抗逆性。*MYB* 因子在干旱胁迫下的高表达显著提高了持绿性状的稳定性,这可能通过下调叶绿素降解相关基因(如 *SGR* 和 *PAO*)实现持绿效果^[74]。此外,*MYB* 因子还可能协同 *NAC* 和 *WRKY* 转录因子整合多条信号通路,从而维持叶片的功能性^[75]。

bZIP 转录因子在激素信号与叶绿素降解之间起到了桥梁作用。*bZIP* 家族成员(如 *ABF2* 和 *ABF4*)通过激活 ABA 信号通路的核心基因(如 *SnRK2*),加速了叶绿素的降解和叶片的衰老。在非持绿型品种中,这些基因的高表达与旗叶快速衰老密切相关^[76]。而在功能性持绿型品种中,*ABF2* 和 *ABF4* 的表达受到抑制,从而延缓了 ABA 诱导的衰老信号^[77]。此外,*bZIP* 转录因子还可能通过调控抗氧化酶(如 *SOD* 和 *CAT*)的基因表达,减少 ROS 的积累,增强抗逆性^[78]。

转录因子之间的协作调控是小麦持绿性状调控网络的关键组成部分。研究表明,*NAC* 和 *WRKY* 转录因子可以共同调控叶绿素降解基因的表达,而 *MYB* 转录因子通过整合激素信号,抑制这些基因的作用。*bZIP* 因子则通过其对 ABA 信号的直接作用,与 *NAC* 和 *WRKY* 因子形成互作关系。这些转录因子通过多层次的协作,共同实现了叶绿素代谢、激素信号和抗氧化途径的动态平衡^[34]。深入研究这些转录因子的具体功能及其互作关系,将为小麦抗逆育种和高产持绿品种开发提供重要的理论支持和分子靶点。

3 持绿性状的应用前景与展望

3.1 持绿性状在抗逆育种中的应用前景

持绿性状通过延缓叶片衰老、维持光合作用和提高抗逆性,为小麦在非生物胁迫条件下的产量稳定性提供了重要保障。在干旱、高温等不良环境条件下,功能性持绿型品种表现出较高的光合效率 and 水分利用效率,并能显著降低活性氧积

累,从而提高籽粒灌浆充实度与产量稳定性^[18]。在干旱条件下筛选出的持绿型小麦品种表现出显著的产量优势,其旗叶叶绿素含量和光化学活性均显著高于普通品种。这种优势尤其适用于水资源匮乏的干旱半干旱地区或高温频发的气候条件^[39]。

3.2 分子育种技术在持绿性状改良中的应用潜力

分子育种技术为持绿性状的遗传改良提供了有力工具。在标记辅助选择(MAS)方面,通过高密度 SNP 标记构建的遗传连锁图谱,研究者已经定位了大量与持绿性状相关的主效 QTL 及候选基因,为持绿性状的快速改良提供了明确的分子标记。而基因编辑技术(如 CRISPR/Cas9)为持绿性状相关基因的精准改良带来了新机遇。通过编辑 *SGR* 和 *PPH* 等关键基因,可以有效抑制叶绿素的快速降解,显著延长旗叶的光合作用活性。此外,利用 CRISPR 技术精确调控 *NAC* 和 *WRKY* 转录因子的表达水平,有望在不影响产量的前提下实现叶片功能持久性和抗逆性的平衡。

3.3 展望

尽管持绿性状的研究取得了显著进展,但仍面临诸多挑战。首先,持绿性状相关的 QTL 常表现出环境依赖性,其效应在不同生态条件和生长阶段中不够稳定,特别是主效 QTL 多年多环境的验证不足,限制了其在育种中的广泛应用。例如,在干旱、高温等逆境条件下,持绿性状表现较强,而在正常环境条件下 QTL 效应减弱,导致表现不稳定。因此,需要进行多年多环境试验和基因—环境交互作用分析,筛选出能够在多种环境条件下稳定表达的持绿主效 QTL。其次,尽管高通量表型技术(如无人机遥感和高光谱成像)显著提升了表型测定效率,但在复杂环境下的精准性和一致性仍需改进。现有表型技术仍可能受光照、天气等外部因素干扰,影响数据的准确性。此外,现有研究更多集中在叶绿素代谢和激素调控层面,对 *NAC*、*WRKY* 和 *MYB* 等关键转录因子及其网络互作的解析尚未深入,持绿性状在资源利用效率和非生物胁迫适应性方面的分子机制仍需探索。尽管分子育种技术如 MAS 和基因编辑在实验层面已展现出巨大潜力,但持绿性状在实际育种中的应用仍有限,优异单倍型的验证和功能标记的开发也有待加强。尽管 KASP 标记技术在某些领域取得初步成果,但需通过广泛的多环境验证确保其稳定性和适用性。

未来研究应重点聚焦以下方向:一是整合多组学技术,构建持绿性状的全面调控网络,挖掘关键基因和信号通路;二是开发更加精准、高效、动态的表型鉴定技术,用于实时监测持绿性状的动态变化;三是深入挖掘和验证优异单倍型,结合KASP标记的开发与应用,加速功能性分子标记向实际育种的转化;四是推动基因编辑技术和全基因组选择在分子育种中的规模化应用,为持绿性状的高效改良和抗逆型小麦品种的选育提供科学支撑。

参考文献:

- [1] DUBCOVSKY J, DVORAK J. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication[J]. *Science*, 2007, 316: 1862-1866.
- [2] YANG D L, LI M F, LIU Y, et al. Identification of quantitative trait loci and water environmental interactions for developmental behaviors of leaf greenness in wheat[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 273.
- [3] FAROOQ M, HUSSAIN M, SIDDIQUE K H M. Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2014, 33(4): 331-349.
- [4] LOPES M S, REYNOLDS M P. Stay-green in spring wheat can be determined by spectral reflectance measurements (normalized difference vegetation index) independently from phenology[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(10): 3789-3798.
- [5] KUMAR S, SEHGAL S K, KUMAR U, et al. Genomic characterization of drought tolerance-related traits in spring wheat[J]. *Euphytica*, 2012, 186(1): 265-276.
- [6] ILYAS M, ILYAS N, ARSHAD M, et al. QTL mapping of wheat doubled haploids for chlorophyll content and chlorophyll fluorescence kinetics under drought stress imposed at anthesis stage[J]. *Pakistan Journal of Botany*, 2014, 46(6): 1889-1897.
- [7] VIJAYALAKSHMI K, FRITZ A K, PAULSEN G M, et al. Modeling and mapping QTL for senescence-related traits in winter wheat under high temperature[J]. *Molecular Breeding*, 2010, 26(2): 163-175.
- [8] TALUKDER S K, BABAR M A, VIJAYALAKSHMI K, et al. Mapping QTL for the traits associated with heat tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *BMC Genetics*, 2014, 15: 97.
- [9] AWLACHEW Z T, SINGH R, KAUR S, et al. Transfer and mapping of the heat tolerance component traits of *Aegilops speltoides* in tetraploid wheat *Triticum durum*[J]. *Molecular Breeding*, 2016, 36(6): 78.
- [10] 陈耀宇, 王曙光, 闫雪, 等. 不同水分条件下小麦持绿相关性状与产量的关系[J]. *山西农业科学*, 2019, 47(6): 991-997.
- CHEN Y Y, WANG S G, YAN X, et al. Relationship between stay-green related traits and yield of wheat under different water conditions[J]. *Shanxi Agricultural Sciences*, 2019, 47(6): 991-997.
- [11] BHOITE R, SI P, SIDDIQUE K H M, et al. Comparative transcriptome analyses for metribuzin tolerance provide insights into key genes and mechanisms restoring photosynthetic efficiency in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Genomics*, 2021, 113(3): 910-918.
- [12] JOCKOVIĆ B, MIROSAVLJEVIĆ M, MOMČILOVIĆ V, et al. The contribution of stay green traits to the breeding progress of the pannonian wheat[J]. *Field Crops Research*, 2022, 287: 108649.
- [13] THOMAS H, OUGHAM H. The stay-green trait[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(14): 3889-3900.
- [14] TIAN F X, GONG J F, ZHANG J, et al. Enhanced stability of thylakoid membrane proteins and antioxidant competence contribute to drought stress resistance in the *tasg1* wheat stay-green mutant[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(6): 1509-1520.
- [15] LUO P G, DENG K J, HU X Y, et al. Chloroplast ultrastructure regeneration with protection of photosystem II is responsible for the functional 'Stay-green' trait in wheat[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2013, 36(3): 683-696.
- [16] DE SIMONE V, SOCCIO M, BORRELLI G M, et al. Stay-green trait-antioxidant status interrelationship in durum wheat (*Triticum durum*) flag leaf during post-flowering[J]. *Journal of Plant Research*, 2014, 127(1): 159-171.
- [17] WANG W Q, HAO Q Q, TIAN F X, et al. The stay-green phenotype of wheat mutant *tasg1* is associated with altered cytokinin metabolism[J]. *Plant Cell Reports*, 2016, 35(3): 585-599.
- [18] KAMAL N M, ALNOR GORAFI Y S, ABDELRAHMAN M, et al. Stay-green trait: a prospective approach for yield potential, and drought and heat stress adaptation in globally important cereals[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(23): 5837.
- [19] YANG D Q, LUO Y L, DONG W H, et al. Response of photosystem II performance and antioxidant enzyme activities in stay-green wheat to cytokinin[J]. *Photosynthetica*, 2018, 56(2): 567-577.
- [20] ALI A, ULLAH Z, SHER H, et al. Water stress effects on stay green and chlorophyll fluorescence with focus on yield characteristics of diverse bread wheats[J]. *Planta*, 2023, 257(6): 104.
- [21] AHMAD Z, AHMAD WARAICH E, AKHTAR S, et al. Physiological responses of wheat to drought stress and its mitigation approaches[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2018, 40(4): 80.
- [22] ZHANG K P, FANG Z J, LIANG Y, et al. Genetic dissection of chlorophyll content at different growth stages in common wheat[J]. *Journal of Genetics*, 2009, 88(2): 183-189.
- [23] 聂胜委, 张巧萍, 许纪东, 等. 不同耕作方式和施肥水平对小麦叶片光合特性的影响[J]. *山西农业科学*, 2023, 51(7): 728-734.
- NIE S W, ZHANG Q P, XU J D, et al. Effects of different tillage methods and fertilization levels on photosynthetic characteristics of wheat leaves[J]. *Shanxi Agricultural Sciences*, 2023, 51(7): 728-734.
- [24] YANG B, CHEN N, DANG Y F, et al. Identification and

- validation of quantitative trait loci for chlorophyll content of flag leaf in wheat under different phosphorus treatments[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:1019012.
- [25] 杨斌, 闫雪, 温宏伟, 等. 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[J]. *作物杂志*, 2020(4):45-52.
YANG B, YAN X, WEN H W, et al. Study on the evaluation of stay-green traits of wheat and its correlation with yield-related traits under different water conditions[J]. *Crops*, 2020(4):45-52.
- [26] YANG D Q, LI Y, SHI Y H, et al. Exogenous cytokinins increase grain yield of winter wheat cultivars by improving stay-green characteristics under heat stress[J]. *PLoS One*, 2016, 11(5):e0155437.
- [27] ZAHRA S, RUIZ H, JUNG J, et al. UAV-based phenotyping: a non-destructive approach to studying wheat growth patterns for crop improvement and breeding programs[J]. *Remote Sensing*, 2024, 16(19):3710.
- [28] YU R, CAO X F, LIU J, et al. Using UAV-based temporal spectral indices to dissect changes in the stay-green trait in wheat[J]. *Plant Phenomics*, 2024, 6:0171.
- [29] REDDY S S, SINGH G M, KUMAR U, et al. Spatio-temporal evaluation of drought adaptation in wheat revealed NDVI and MTSI as powerful tools for selecting tolerant genotypes[J]. *Field Crops Research*, 2024, 311:109367.
- [30] BARNHART I, DEMARCO P, PRASAD PVV, et al. High-resolution unmanned aircraft systems imagery for stay-green characterization in grain sorghum (*Sorghum bicolor* L.) [J]. *Journal of Applied Remote Sensing*, 2021, 15(4):1-15.
- [31] BHANDARI M, BAKER S, RUDD J C, et al. Assessing the effect of drought on winter wheat growth using unmanned aerial system (UAS)-based phenotyping[J]. *Remote Sensing*, 2021, 13(6):1144.
- [32] ARAUS J L, KEFAUVER S C, VERGARA-DÍAZ O, et al. Crop phenotyping in a context of global change: What to measure and how to do it[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(2):592-618.
- [33] DOAN P P T, VUONG H H, KIM J. Genetic foundation of leaf senescence: insights from natural and cultivated plant diversity[J]. *Plants*, 2024, 13(23):3405.
- [34] SULTANA N, ISLAM S, JUHASZ A, et al. Wheat leaf senescence and its regulatory gene network[J]. *The Crop Journal*, 2021, 9(4):703-717.
- [35] GUPTA P, BALYAN H, GAHLAUT V. QTL analysis for drought tolerance in wheat: present status and future possibilities[J]. *Agronomy*, 2017, 7(1):5.
- [36] YANG B, WEN X J, WEN H W, et al. Identification of genetic loci affecting flag leaf chlorophyll in wheat grown under different water regimes[J]. *Frontiers in Genetics*, 2022, 13:832898.
- [37] 郑福兴, 颜安, 高雪, 等. 水旱处理下小麦叶绿素相对含量全基因组关联分析[J]. *植物遗传资源学报*, 2021, 22(5):1334-1347.
ZHENG F X, YAN A, GAO X, et al. Genome-wide association scanning of chlorophyll SPAD in wheat under water and drought treatments[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(5):1334-1347.
- [38] 高雪, 贾中立, 林凯丽, 等. 水旱条件下小麦叶面积指数和叶绿素含量 QTL 定位[J]. *植物遗传资源学报*, 2021, 22(4):1109-1119.
GAO X, JIA Z L, LIN K L, et al. QTL mapping of leaf area index and chlorophyll content in wheat with normal irrigation and under drought stress[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(4):1109-1119.
- [39] 杨斌, 乔玲, 赵佳佳, 等. 小麦旗叶叶绿素含量的 QTL 定位及验证[J]. *作物学报*, 2023, 49(5):744-754.
YANG B, QIAO L, ZHAO J J, et al. QTL mapping and validation of chlorophyll content of flag leaves in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2023, 49(5):744-754.
- [40] ZHANG K, ZHANG Y, CHEN G, et al. Genetic analysis of grain yield and leaf chlorophyll content in common wheat[J]. *Cereal Research Communications*, 2009, 37(4):499-511.
- [41] YU M, MAO S L, CHEN G Y, et al. QTLs for waterlogging tolerance at germination and seedling stages in population of recombinant inbred lines derived from a cross between synthetic and cultivated wheat genotypes[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2014, 13(1):31-39.
- [42] YANG B, YAN X, WANG H, et al. Dynamic QTL analysis of chlorophyll content during grain filling stage in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Romanian Agricultural Research*, 2016, 33:77-85.
- [43] 曹卫东, 贾继增, 金继运. 不同供氮水平下小麦苗期叶绿素含量的 QTL 及互作研究[J]. *植物营养与肥料学报*, 2004, 10(5):473-478.
CAO W D, JIA J Z, JIN J Y. Identification and interaction analysis of QTL for chlorophyll content in wheat seedlings[J]. *Plant Nutrition and Fertilizing Science*, 2004, 10(5):473-478.
- [44] LI H W, TONG Y P, LI B, et al. Genetic analysis of tolerance to photo-oxidative stress induced by high light in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2010, 37(6):399-412.
- [45] SHI S K, AZAM F I, LI H H, et al. Mapping QTL for stay-green and agronomic traits in wheat under diverse water regimes[J]. *Euphytica*, 2017, 213(11):246.
- [46] CHRISTOPHER M, CHENU K, JENNINGS R, et al. QTL for stay-green traits in wheat in well-watered and water-limited environments[J]. *Field Crops Research*, 2018, 217:32-44.
- [47] LI M M, LI B B, GUO G H, et al. Mapping a leaf senescence gene *els1* by BSR-Seq in common wheat[J]. *The Crop Journal*, 2018, 6(3):236-243.
- [48] WANG N, XIE Y Z, LI Y Z, et al. Molecular mapping of a novel early leaf-senescence gene *Els2* in common wheat by SNP genotyping arrays[J]. *Crop and Pasture Science*, 2020, 71(4):356.
- [49] REN T H, FAN T, CHEN S L, et al. Identification and validation of quantitative trait loci for the functional stay green trait in common wheat (*Triticum aestivum* L.) via high-density SNP-based genotyping[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(4):1429-1441.
- [50] PARK S Y, YU J W, PARK J S, et al. The senescence-

- induced staygreen protein regulates chlorophyll degradation[J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(5): 1649-1664.
- [51] LEI L, WU D, CUI C, et al. Transcriptome analysis of early senescence in the post-anthesis flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Plants*, 2022, 11(19): 2593.
- [52] SMOLIKOVA G, DOLGIKH E, VIKHNINA M, et al. Genetic and hormonal regulation of chlorophyll degradation during maturation of seeds with green embryos[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18(9): 1993.
- [53] HU X Y, GU T Y, KHAN I, et al. Research progress in the interconversion, turnover and degradation of chlorophyll[J]. *Cells*, 2021, 10(11): 3134.
- [54] 王绘艳. 小麦脱镁叶绿素酶基因 *TaPPH* 功能分析及优异等位变异挖掘[D]. 太谷: 山西农业大学, 2018.
WANG H Y. Functional analysis of the pheophytinase gene *TaPPH* and mining superior allele in wheat (*Triticum aestivum* L.)[D]. Taigu: Shanxi Agricultural University, 2018.
- [55] FINKELSTEIN R R, GAMPALA S S L, ROCK C D. Abscisic acid signaling in seeds and seedlings[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(Suppl): S15-S45.
- [56] XIONG L M, SCHUMAKER K S, ZHU J K. Cell signaling during cold, drought, and salt stress[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(Suppl): S165-S183.
- [57] ASAD M A U, ZAKARI S A, ZHAO Q, et al. Abiotic stresses intervene with ABA signaling to induce destructive metabolic pathways leading to death: premature leaf senescence in plants[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(2): 256.
- [58] HWANG I, SHEEN J, MÜLLER B. Cytokinin signaling networks[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63: 353-380.
- [59] GAN S S, AMASINO R M. Cytokinins in plant senescence: From spray and pray to clone and play[J]. *BioEssays*, 1996, 18(7): 557-565.
- [60] RIVERO R M, KOJIMA M, GEPSTEIN A, et al. Delayed leaf senescence induces extreme drought tolerance in a flowering plant[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(49): 19631-19636.
- [61] O'BRIEN J A, BENKOVÁ E. Cytokinin cross-talking during biotic and abiotic stress responses[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 451.
- [62] IQBAL N, KHAN N A, FERRANTE A, et al. Ethylene role in plant growth, development and senescence: interaction with other phytohormones[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 475.
- [63] LIN Z F, ZHONG S L, GRIERSON D. Recent advances in ethylene research[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(12): 3311-3336.
- [64] GEDAM P A, KRISHNA G K, RAMAKRISHNAN R S, et al. Ethylene induced stay-green gene expression regulates drought stress in wheat[J]. *Indian Journal of Experimental Biology*, 2021, 59(11): 761-769.
- [65] AHAMMED G J, LI X, LIU A R, et al. Brassinosteroids in plant tolerance to abiotic stress[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2020, 39(4): 1451-1464.
- [66] ZHAO L, ZHANG W, SONG Q, et al. A WRKY transcription factor, TaWRKY40-D, promotes leaf senescence associated with jasmonic acid and abscisic acid pathways in wheat [J]. *Plant Biology*, 2020, 22(6): 1072-1085.
- [67] HORVÁTH E, SZALAI G, JANDA T. Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2007, 26(3): 290-300.
- [68] ZHOU L X, CHANG G W, SHEN C C, et al. Functional divergences of natural variations of TaNAM-A1 in controlling leaf senescence during wheat grain filling[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2024, 66(6): 1242-1260.
- [69] IQBAL A, BOCIAN J, HAMEED A, et al. *Cis*-regulation by NACs: a promising frontier in wheat crop improvement[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(23): 15431.
- [70] IQBAL A, BOCIAN J, PRZYBOROWSKI M, et al. Are TaNAC transcription factors involved in promoting wheat yield by *cis*-regulation of *TaCKX* gene family? [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(4): 2027.
- [71] HÄFFNER E, KONIETZKI S, DIEDERICHSEN E. Keeping control: the role of senescence and development in plant pathogenesis and defense[J]. *Plants*, 2015, 4(3): 449-488.
- [72] ZENTGRAF U, DOLL J. Arabidopsis WRKY53, a node of multi-layer regulation in the network of senescence[J]. *Plants*, 2019, 8(12): 578.
- [73] HUANG P X, LI Z H, GUO H W. New advances in the regulation of leaf senescence by classical and peptide hormones[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 923136.
- [74] LU J, SUN L L, JIN X J, et al. Analysis of physiological and transcriptomic differences between a premature senescence mutant (*GSm*) and its wild-type in common wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Biology*, 2022, 11(6): 904.
- [75] HAJIBARAT Z, SAIDI A. Senescence-associated proteins and nitrogen remobilization in grain filling under drought stress condition[J]. *Journal of Genetic Engineering & Biotechnology*, 2022, 20(1): 101.
- [76] GAO S, GAO J, ZHU X Y, et al. ABF2, ABF3, and ABF4 promote ABA-mediated chlorophyll degradation and leaf senescence by transcriptional activation of chlorophyll catabolic genes and senescence-associated genes in *Arabidopsis*[J]. *Molecular Plant*, 2016, 9(9): 1272-1285.
- [77] COLLIN A, DASZKOWSKA-GOLEC A, SZAREJKO I. Updates on the role of abscisic acid insensitive 5 (ABI5) and abscisic acid-responsive element binding FACTORS (ABFs) in aba signaling in different developmental stages in plants[J]. *Cells*, 2021, 10(8): 1996.
- [78] CHAKRABORTY A, VISWANATH A, MALIPATIL R, et al. Identification of candidate genes regulating drought tolerance in pearl millet[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(13): 6907.