

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2018.00260

黄淮麦区小麦主栽品种粒重与籽粒灌浆特性的关系

苗永杰¹ 阎俊² 赵德辉¹ 田宇兵¹ 闫俊良² 夏先春¹
张勇^{1,*} 何中虎^{1,3}

¹ 中国农业科学院作物科学研究所 / 国家小麦改良中心, 北京 100081; ² 中国农业科学院棉花研究所, 河南安阳 455000; ³ 国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)中国办事处, 北京 100081

摘要: 研究粒重与籽粒灌浆特性的关系对提高小麦产量潜力和稳定性具有重要意义。采用 Logistic 方程, 对 2012—2015 连续 3 年度种植在河南安阳的 14 份黄淮麦区主栽品种和苗头品系的粒重及其籽粒灌浆特性研究表明, 粒重和灌浆速率参数主要受基因型控制, 灌浆持续时间主要受环境影响。不同粒重类型品种间平均灌浆速率、最大灌浆速率和各时期灌浆速率均存在显著差异, 表现为高粒重>中等粒重>低粒重, 灌浆持续时间则差异不显著。灌浆速率, 特别是快增期灌浆速率快慢是造成品种间粒重差异的主要原因。粒重与所有灌浆速率参数均呈显著正相关($P < 0.001$), 与快增期灌浆速率和平均灌浆速率的相关系数分别为 0.97 和 0.90, 与灌浆持续时间相关不显著。建议采用平均灌浆速率对相关性状进行基因定位, 以进一步改良黄淮麦区小麦品种的粒重。

关键词: 普通小麦; 粒重; 品种粒重类型; 平均灌浆速率

Relationship between Grain Filling Parameters and Grain Weight in Leading Wheat Cultivars in the Yellow and Huai Rivers Valley

MIAO Yong-Jie¹, YAN Jun², ZHAO De-Hui¹, TIAN Yu-Bing¹, YAN Jun-Liang¹, XIA Xian-Chun¹, ZHANG Yong^{1,*}, and HE Zhong-Hu^{1,3}

¹ Institute of Crop Science / National Wheat Improvement Center, Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS), Beijing 100081, China;

² Institute of Cotton Research, CAAS, Anyang 455000, Henan, China; ³ CIMMYT-China Office, c/o CAAS, Beijing 100081, China

Abstract: The knowledge on relationship between grain weight and grain-filling parameters is important for yield potential and stability improvement of common wheat. Logistic equation was used for fitting the grain-filling dataset from 14 leading cultivars and advanced lines, sown at Anyang, Henan province in three successive seasons from 2012 to 2015. The results showed that grain weight and all grain-filling rate (GFR) related parameters were mainly influenced by genotype, while grain-filling period related parameters were mainly influenced by environment. There was significant difference on all GFR parameters including the average and the highest GFR, and those in the three periods among cultivar groups based on grain weight, showing a trend of high-grain-weight cultivar > medium-grain-weight cultivar > low-grain-weight cultivar, whereas there was no significant difference for grain-filling period related parameters among the cultivar groups. GFR, especially in the fast increase period, was the major factor that made the significant difference of grain weight among cultivars. Positive correlations between grain weight and all GFR related parameters were observed ($P < 0.001$), with the coefficients of 0.97 for GFR in the fast increase period and 0.90 for average GFR, whereas no significant correlations were found between grain weight and grain-filling period related parameters. Therefore, average GFR was proposed to be used in quantitative trait loci mapping to improve grain weight of wheat in the Yellow and Huai Rivers Valley.

Keywords: common wheat; grain weight; cultivar group based on grain weight; average grain-filling rate

本研究由国家重点基础研究发展计划(973计划)项目(2014CB138105), 中国农业科学院作物科学研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(1610092016101), 国家重点研发计划专项(2016YFE0108600)和中国农业科学院创新工程项目资助。

This study was supported by the National Basic Research Program of China (2014CB138105), Core Research Budget of the Non-profit Governmental Research Institutions of the Institute of Crop Science of CAAS (1610092016101), National Key Research and Development Program of China (2016YFE0108600), and Agricultural Science and Technology Innovation Program of CAAS.

* 通信作者(Corresponding author): 张勇, E-mail: zhangyong05@caas.cn

第一作者联系方式: E-mail: yjmiao@genetics.ac.cn

Received(收稿日期): 2017-06-20; Accepted(接受日期): 2017-11-21; Published online(网络出版日期): 2017-12-11.

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20171211.0856.024.html>

黄淮麦区是我国最重要的小麦产区, 播种面积和总产分别约占全国的 55% 和 60%, 对保障粮食安全至关重要^[1]。过去 60 余年, 黄淮麦区小麦产量年遗传增益约为 0.48%~1.05%, 其构成因素中千粒重年遗传增益较大, 为 0.35%~0.51%^[2]。虽然近 15 年产量遗传增益放缓, 但粒重仍持续提高^[3], 表明粒重改良是该麦区产量显著提高的关键因素。粒重主要受基因型控制, 并受环境显著影响, 粒重在产量构成因素中的遗传力最高^[4-5]。已定位了大量粒重相关 QTL, 位于 2A、4D、5B、6B、7B 和 7D 染色体上的 QTL 效应较大, 单个位点可解释 4.8%~28.0% 的表型变异^[6-8]。其中, *TaCwi*^[9]、*TaGW2*^[10]、*TaSUS2*^[11]、*TaCKX6*^[12]、*TaSAP1*^[13]、*TaGS1a*^[14]、*TaGS-D1*^[15]、*TaGASR7-A1*^[16]、*TaGS5-3A*^[17]、*6-SFT-A2*^[18] 等多个相关基因已被克隆, 可解释 4.8%~14.6% 的表型变异。

粒重由籽粒灌浆速率和持续时间决定^[19-23]。灌浆速率主要受基因型控制, 灌浆持续时间主要由特定地区的气候和耕作栽培制度决定^[23-26]。有关灌浆速率和持续时间对粒重的贡献尚无定论, 多数研究认为, 在灌浆期偏短的地区, 灌浆速率对粒重的贡献大于持续时间^[26-30]。因此, 育种工作的重点是提高灌浆速率。

灌浆速率是决定我国北部冬麦区小麦品种粒重最重要的参数^[29]; 黄淮麦区水地和旱地品种籽粒灌浆特性存在显著差异, 旱地品种的灌浆速率高于水地品种, 但其籽粒灌浆时间较短^[30]。这些研究多集中于描述具体品种的灌浆特性, 对不同粒重类型品种间的籽粒灌浆特性可能因为工作量大而缺乏系统研究, 且很少涉及黄淮麦区水地主栽品种的粒重与籽粒灌浆特性之间的关系。本研究通过分析品种间籽粒灌浆特性的差异, 明确粒重与籽粒灌浆特征参数的关系, 揭示灌浆速率和持续时间对粒重的相对重要性, 旨在为黄淮麦区小麦品种的粒重改良提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 品种及田间设计

选用黄淮麦区 14 份水地主栽品种和苗头品系 (表 1), 于 2012—2015 年度种植在河南安阳。良星 99 和周麦 18 分别是黄淮北片和南片冬麦区国家水地组区域试验的对照品种。济麦 22 和矮抗 58 是黄淮麦区近 10 年累计推广面积最大的两个主栽品种。

郑麦 366、周麦 16、良星 66、周麦 27、存麦 1 号、中麦 895 和中麦 875 均为当前生产上的主推品种, 中麦 871 和中麦 140 是本课题组新育成的苗头品系。荔垦 4 号是中麦 895、中麦 875 和中麦 871 的父本。

采用随机区组设计, 2 次重复。小区面积 6 m², 6 行区, 4 m 行长, 行距 20 cm。试验地前茬玉米, 收获后秸秆还田, 播种前底施复合肥(N、P₂O₅、K₂O 比例 17 : 1 : 17) 750 kg hm⁻¹ 和尿素 75 kg hm⁻¹, 深翻。10 月 10 日前后播种, 每公顷基本苗 210 万株。分别于越冬期、返青期、孕穗期和灌浆期灌溉 4 次, 并结合越冬水和孕穗水分别追施尿素 112.5 kg hm⁻¹ 和 150 kg hm⁻¹。返青期化学除草一次, 抽穗扬花期“一喷三防”, 其他管理措施同当地大田生产。

1.2 田间调查指标及方法

开花至成熟期间的天数即为灌浆持续时间。于开花初期从每个小区选取同一天开花, 穗型、长势和大小基本一致, 无病虫害的单茎 200 个挂牌标记。从花后第 6 天开始, 每隔 6 d 取样一次, 直至成熟收获。每次各小区取 15 穗, 105°C 杀青 15 min, 65°C 烘干 24 h, 调查粒数, 并用千分之一天平称重, 计算千粒重。

以花后相对灌浆时间(x)为自变量, 粒重(y)为因变量, 采用 Logistic 方程 $y = k/(1+ae^{-bx})$ 对不同品种的籽粒灌浆进程进行拟合, 绘制籽粒灌浆速率曲线, 其中 a 和 b 为品种参数, k 为理论粒重。

采用一阶和二阶求导, 计算最大灌浆速率(R_{max} , mg grain⁻¹ d⁻¹)及其到达时间(T_{max} , d)、渐增期持续时间(T_1 , d)和灌浆速率(R_1 , mg grain⁻¹ d⁻¹)及其增重(W_1 , g)、快增期持续时间(T_2 , d)和灌浆速率(R_2 , mg grain⁻¹ d⁻¹)及其增重(W_2 , g)、缓增期持续时间(T_3 , d)和灌浆速率(R_3 , mg grain⁻¹ d⁻¹)及其增重(W_3 , g)、平均灌浆持续时间(T , d)和灌浆速率(R_a , mg grain⁻¹ d⁻¹)等参数。气压、温度、湿度、降水量、风速和日照等主要气象资料来自中国气象数据网(<http://cdc.cma.gov.cn/>)河南安阳站“中国地面气候资料日值数据集”。

1.3 统计分析

采用 Statistical Analysis System (SAS9.2) 软件, 调用 PROC NLIN 程序进行灌浆数据的 Logistic 方程拟合。调用 PROC CLUSTER 程序, 按 Ward 最小平方和法, 依据品种粒重进行聚类分析。调用 PROC GLM 模型, 粒重类型为固定效应, 类内品种、年份内重复及其相关互作为随机效应, 进行方差分析。调用 PROC CORR 程序进行相关分析。

表 1 14 份参试品种名称、系谱及其审定年份
Table 1 Names, pedigrees and released years of the 14 cultivars investigated

编号 Code	品种 Cultivar	系谱 Pedigree	审定年份 Year released
1	周麦 16 Zhoumai 16	豫麦 21/周 8425B Yumai 21/Zhou 8425B	2002
2	周麦 18 Zhoumai 18	内乡 185/豫麦 21 Neixiang 185/Yumai 21	2004
3	良星 99 Liangxing 99	稳千 1 号/鲁麦 14//PH 85-16 Wenqian 1/Lumai 14//PH 85-16	2004
4	矮抗 58 Aikang 58	周麦 11//豫麦 49/郑州 8960 Zhoumai 11//Yumai 49/Zhengzhou 8960	2005
5	郑麦 366 Zhengmai 366	豫麦 2/百泉 3199 Yumai 2/Baiquan 3199	2005
6	济麦 22 Jimai 22	935024/935106	2006
7	良星 66 Liangxing 66	济 911102/济麦 19 Ji 911102/Jimai 19	2008
8	周麦 27 Zhoumai 27	周麦 16/矮抗 58 Zhoumai 16/Aikang 58	2011
9	丰德存麦 1 号 Fengdecunmai 1	周 9811/矮抗 58 Zhou 9811/Aikang 58	2011
10	中麦 895 Zhongmai 895	周麦 16/荔垦 4 号 Zhoumai 16/Liken 4	2012
11	中麦 875 Zhongmai 875	周麦 16/荔垦 4 号 Zhoumai 16/Liken 4	2014
12	中麦 871 Zhongmai 871	周麦 16/荔垦 4 号 Zhoumai 16/Liken 4	/
13	中麦 140 Zhongmai 140	良星 99/矮抗 58 Liangxing 99/Aikang 58	/
14	荔垦 4 号 Liken 4	未知 Unknown	/

“/”表示未审定。“/” denotes that the lines has not been released yet.

2 结果与分析

2.1 籽粒灌浆特征参数基本统计量分析

千粒重及所有灌浆特征参数的变异范围均较大(表 2)。参试品种的千粒重介于 41.8~53.8 g 之间, 平均和最大灌浆速率分别为 1.15~1.50 mg grain⁻¹ d⁻¹ 和 1.94~2.63 mg grain⁻¹ d⁻¹, 渐增期、快增期和缓增期灌浆速率分别为 0.78~1.02、1.70~2.31 和 0.69~1.10 mg grain⁻¹ d⁻¹, 相应时期的籽粒增重量分别为 9.2~12.1、25.2~33.3 和 9.2~12.1 mg grain⁻¹, 上述参数的品种间变异范围均大于年份。品种间灌浆持续时间、最大灌浆速率到达时间和渐增期持续时间的变异范围分别为 36.3~40.3、18.0~19.8 和 11.3~12.4 d, 品种间变异范围均小于年份。品种间快增期和缓增期持续时间的变异范围分别为 12.7~15.5 d 和 11.1~13.9 d, 品种间变异范围与年份相当。

2.2 籽粒灌浆特征参数方差分析

千粒重、所有籽粒灌浆速率及各时期籽粒增重量参数均受基因型和年份效应的显著影响, 灌浆持续时间和缓增期持续时间的年份和基因型×年份效应、渐增期和快增期持续时间的基因型和年份效应显著(表 3)。千粒重、所有籽粒灌浆速率及各时期增重量的基因型效应较大, 其次为年份效应, 且基因型效应远大于基因型×年份效应, 表明粒重、灌浆速率和增重量各参数主要受基因型控制。所有灌浆持续时间的年份效应较大, 其次为基因型效应, 且基

因型效应均大于基因型×年份效应, 表明灌浆持续时间主要受环境影响。

按千粒重将 14 个品种聚为 3 类, 高粒重品种包括周麦 18、中麦 895 和中麦 875, 中等粒重品种包括周麦 16、良星 99、济麦 22、存麦 1 号和中麦 140, 低粒重品种包括矮抗 58、良星 66、郑麦 366、周麦 27、中麦 871 和荔垦 4 号。千粒重、最大灌浆速率到达时间、所有籽粒灌浆速率及其增重量参数均受粒重类型及类内基因型效应的显著影响, 渐增期和快增期持续时间的类内基因型效应显著, 灌浆持续时间、缓增期持续时间及其灌浆速率的类内基因型×年份效应显著。粒重的类型效应远大于类内基因型效应, 类型×年份及类内基因型×年份效应不显著。所有灌浆速率参数及各时期籽粒增重量的类型效应均大于类内基因型效应, 灌浆持续时间相关参数的类型效应不显著, 表明不同粒重类型品种间的灌浆速率及各时期籽粒增重量均存在显著差异, 灌浆持续时间则差异不显著。

2.3 粒重类型间籽粒灌浆特征参数分析

所有品种的籽粒饱满度均较好, 表明灌浆正常。Logistic 方程决定系数(R^2)均在 0.99 以上, 说明拟合方程可以有效描述籽粒灌浆进程。不同粒重类型品种灌浆进程均呈“S”型变化曲线, 灌浆速率变化趋势呈单峰曲线, 表现为慢—快—慢的特征(图 1), 不同粒重类型品种间平均和最大灌浆速率及渐增期、快增期和缓增期灌浆速率及其籽粒增重量均存

表 2 14 份参试品种千粒重和籽粒灌浆特征参数均值及其变异范围

Table 2 Mean and variation of thousand-grain weight (TGW) and grain-filling parameters of the 14 cultivars investigated

灌浆参数 Grain-filling parameter	均值 Mean	总变异区间 Range of total variation	品种间变异区间 Range of cultivar variation	年份间变异 Range of year variation
千粒重 TGW (g)	47.2	38.3–59.1	41.8–53.8	45.2–51.1
平均灌浆持续时间 T (d)	38.4	34.0–43.0	36.3–40.3	36.6–41.6
平均灌浆速率 R_a (mg grain ⁻¹ d ⁻¹)	1.28	1.07–1.57	1.15–1.50	1.25–1.31
最大灌浆速率到达时间 T_{max} (d)	19.0	14.9–22.2	18.0–19.8	16.8–21.0
最大灌浆速率 R_{max} (mg grain ⁻¹ d ⁻¹)	2.30	1.72–2.87	1.94–2.63	2.23–2.38
渐增期持续时间 T_1 (d)	11.9	9.2–14.2	11.3–12.4	10.4–13.2
渐增期灌浆速率 R_1 (mg grain ⁻¹ d ⁻¹)	0.88	0.72–1.09	0.78–1.02	0.84–0.93
渐增期增重量 W_1 (mg grain ⁻¹)	10.4	8.0–13.6	9.2–12.1	9.7–11.5
快增期持续时间 T_2 (d)	14.2	9.9–18.3	12.7–15.5	12.7–15.7
快增期灌浆速率 R_2 (mg grain ⁻¹ d ⁻¹)	2.02	1.51–2.52	1.70–2.31	1.96–2.08
快增期增重量 W_2 (mg grain ⁻¹)	28.5	21.9–37.2	25.2–33.3	26.4–31.4
缓增期持续时间 T_3 (d)	12.3	9.0–15.9	11.1–13.9	10.8–13.4
缓增期灌浆速率 R_3 (mg grain ⁻¹ d ⁻¹)	0.86	0.53–1.26	0.69–1.10	0.73–0.95
缓增期增重量 W_3 (mg grain ⁻¹)	10.4	8.0–13.6	9.2–12.1	9.7–11.5

T : average grain-filling period; R_a : average grain-filling rate; T_{max} : days reaching the maximum grain-filling rate; R_{max} : maximum grain-filling rate; T_1 : grain-filling pyramid period; R_1 : grain-filling rate in T_1 ; W_1 : grain weight accumulated in T_1 ; T_2 : grain-filling fast increase period; R_2 : grain-filling rate in T_2 ; W_2 : grain weight accumulated in T_2 ; T_3 : grain-filling slow increase period; R_3 : grain-filling rate in T_3 ; W_3 : grain weight accumulated in T_3 .

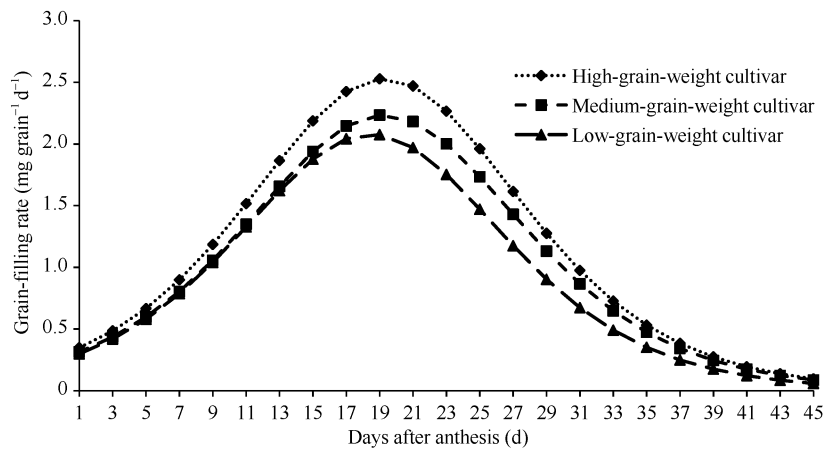


图 1 不同粒重类型小麦品种的籽粒灌浆速率曲线

Fig. 1 Grain-filling rate curve of different grain-weight wheat cultivars

在显著差异, 表现为高粒重>中等粒重>低粒重, 灌浆持续时间则差异不显著(表 4)。渐增期、快增期和缓增期持续时间分别约占整个灌浆期的 31.2%、36.9%和 31.9%, 其籽粒增重量则分别约占粒重的 21.1%、57.8%和 21.1%。与渐增期和缓增期相比, 快增期高、中、低粒重类型品种间灌浆速率和籽粒增重量差异较大。高粒重和中等粒重类型品种的最大灌浆速率到达时间显著晚于低粒重类型品种, 其他

灌浆持续时间相关参数类型间差异均不显著。

2.4 千粒重与籽粒灌浆特征参数的相关性

千粒重与各时期籽粒灌浆速率均呈显著正相关 ($P < 0.001$), 其中与快增期灌浆速率的相关程度最密切 ($r = 0.97$), 与平均灌浆速率的相关程度次之 ($r = 0.90$) (图 2 和表 5)。千粒重与各时期籽粒增重量均呈显著正相关 ($r = 0.97$, $P < 0.001$), 与灌浆持续时间参数相关均不显著(表 5)。

表 3 14 份参试品种千粒重和籽粒灌浆特征参数方差分析
Table 3 Analysis of variance for TGW and grain-filling parameters of the 14 cultivars

变异来源 Source of variance	自由度 df	千粒重 TGW	平均灌浆 Average grain-filling			最大灌浆 The maximum grain-filling			渐增期 Grain weight accumulated in T ₁			快增期 Grain weight accumulated in T ₂			缓增期 Grain weight accumulated in T ₃		
			T	R _a	T _{max}	R _{max}	T ₁	R ₁	W ₁	T ₂	R ₂	W ₂	T ₃	R ₃	W ₃		
			平均灌浆 Average grain-filling			最大灌浆 The maximum grain-filling			渐增期 Grain weight accumulated in T ₁			快增期 Grain weight accumulated in T ₂			缓增期 Grain weight accumulated in T ₃		
基因型 Genotype (G)	13	1225.4 ^{***}	1.13 ^{***}	30.1 ^{***}	2.95 ^{***}	9.62 [*]	0.42 ^{***}	73.8 ^{***}	49.5 ^{***}	2.27 ^{***}	551.0 ^{***}	49.4	1.13 ^{**}	73.8 ^{***}			
类型 Cluster (C)	2	1110.6 ^{***}	1.02 ^{***}	10.8 ^{***}	2.16 ^{***}	4.13	0.32 ^{***}	70.4 ^{***}	6.4	1.66 ^{**}	525.5 ^{***}	10.4	0.89 ^{**}	70.4 ^{***}			
类内基因型 (G _c)	11	114.9 [*]	0.11 ^{***}	19.3 ^{***}	0.79 ^{***}	5.49 [*]	0.10 ^{**}	3.4 [*]	43.1 ^{***}	0.61 ^{***}	25.4 ^{**}	39.0	0.24 [*]	3.4 [*]			
年份 Year (Y)	2	608.3 ^{***}	0.05 ^{**}	235.5 ^{***}	0.26 ^{**}	100.77 ^{**}	0.12 ^{***}	48.8 ^{***}	114.7 [*]	0.20 [*]	363.9 ^{***}	102.6 [*]	0.77 [*]	48.7 ^{***}			
基因型×年份 G×Y	26	98.0	0.06	7.0	0.36	3.94	0.04	2.8	14.9	0.28	21.3	48.2 ^{***}	0.25 [*]	2.8			
类型×年份 C×Y	4	3.3	0.01	1.2	0.11	0.39	0.01	0.1	4.5	0.08	0.5	3.8	0.04	0.1			
类内基因型×年份 G _c ×Y	22	94.7	0.05	5.8	0.25	3.55	0.03	2.8	10.3	0.20	20.8	44.5 ^{***}	0.21 [*]	2.8			
年份内重复 Rep (Y)	3	0.5	0.00	0.2	0.01	0.17	0.00	0.1	0.1	0.01	0.4	0.2	0.00	0.1			
误差 Error	39	98	0.1	7.4	0.37	5.20	0.03	4.1	14.5	0.29	30.8	17.0	0.16	4.1			
基因型/基因型×年份 G/G×Y		12.5	1.1	11.0	4.3	8.2	13.8	1.5	3.3	8.1	1.5	1.0	4.5	1.5			

T: 平均灌浆速率; R_a: 平均灌浆速率; T_{max}: 最大灌浆速率; T₁: 渐增期持续时间; R₁: 渐增期灌浆速率; W₁: 渐增期增重; T₂: 快增期增重; T₃: 快增期持续时间; R₂: 快增期灌浆速率; W₂: 快增期增重; T₃: 缓增期持续时间; R₃: 缓增期灌浆速率; W₃: 缓增期增重。*、**和***分别表示在 0.05、0.01 和 0.001 概率水平显著。

TGW: thousand-grain weight; T: average grain-filling period; R_a: average grain-filling rate; T_{max}: days reaching the maximum grain-filling rate; R_{max}: maximum grain-filling rate; T₁: grain-filling period; R₁: grain-filling rate in T₁; W₁: grain weight accumulated in T₁; T₂: grain-filling fast increase period; R₂: grain-filling rate in T₂; W₂: grain weight accumulated in T₂; T₃: grain-filling slow increase period; R₃: grain-filling rate in T₃; W₃: grain weight accumulated in T₃; *, **, and *** indicate significant at the 0.05, 0.01, and 0.001 probability levels, respectively.

表 4 不同粒重类型品种的籽粒灌浆特征参数
Table 4 Grain-filling parameters in different grain-weight cultivars

籽粒灌浆特征参数 Grain-filling parameter	高粒重品种 High grain weight cultivar	中等粒重品种 Medium grain weight cultivar	低粒重品种 Low grain weight cultivar
千粒重 TGW (g)	56.5 a	50.0 b	45.1 c
平均灌浆持续时间 T (d)	38.2 a	39.0 a	38.0 a
平均灌浆速率 R_a (mg grain ⁻¹ d ⁻¹)	1.48 a	1.28 b	1.19 c
最大灌浆速率 R_{max} (mg grain ⁻¹ d ⁻¹)	2.59 a	2.29 b	2.16 c
最大灌浆速率到达时间 T_{max} (d)	19.4 a	19.3 a	18.5 b
渐增期持续时间 T_1 (d)	12.1 a	12.0 a	11.6 a
渐增期灌浆速率 R_1 (mg grain ⁻¹ d ⁻¹)	0.99 a	0.88 b	0.82 c
渐增期增重量 W_1 (mg grain ⁻¹)	11.9 a	10.6 b	9.5 c
快增期持续时间 T_2 (d)	14.1 a	14.4 a	13.9 a
快增期灌浆速率 R_2 (mg grain ⁻¹ d ⁻¹)	2.27 a	2.00 b	1.89 c
快增期增重量 W_2 (mg grain ⁻¹)	32.6 a	28.9 b	26.1 c
缓增期持续时间 T_3 (d)	11.7 a	12.5 a	12.5 a
缓增期灌浆速率 R_3 (mg grain ⁻¹ d ⁻¹)	1.05 a	0.85 b	0.78 c
缓增期增重量 W_3 (mg grain ⁻¹)	11.9 a	10.6 b	9.5 c

TGW: thousand-grain weight; T : average grain-filling period; R_a : average grain-filling rate; T_{max} : days reaching the maximum grain-filling rate; R_{max} : maximum grain-filling rate; T_1 : grain-filling pyramid period; R_1 : grain-filling rate in T_1 ; W_1 : grain weight accumulated in T_1 ; T_2 : grain-filling fast increase period; R_2 : grain-filling rate in T_2 ; W_2 : grain weight accumulated in T_2 ; T_3 : grain-filling slow increase period; R_3 : grain-filling rate in T_3 ; W_3 : grain weight accumulated in T_3 . Different letters after each parameter measurements indicate significant difference among cultivar groups at $P < 0.05$.

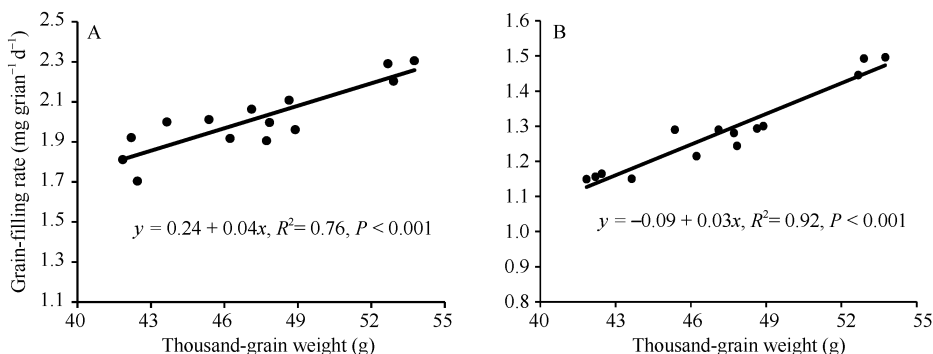


图 2 千粒重与灌浆速率的线性回归
Fig. 2 Linear regressions between thousand-grain weight and grain-filling rate
A: 快增期灌浆速率; B: 平均灌浆速率。
A: grain-filling rate in the fast increase period; B: average grain-filling rate.

3 讨论

黄淮冬麦区小麦灌浆期经常遇到高温、干旱和干热风的影响,使籽粒不饱满,粒重下降,造成产量损失。大量研究表明,粒重主要取决于灌浆速率,而灌浆持续时间对粒重的贡献相对较小^[6,8,12,20-21,27]。本试验结果与此一致,黄淮麦区小麦品种的千粒重与各时期籽粒灌浆速率均呈显著正相关,其中与快增期灌浆速率相关最密切,且千粒重与各时期增重量均呈显著正相关,与灌浆持续时间各参数相关不

显著。渐增期、快增期和缓增期的持续时间分别约占灌浆期 31.2%、36.9%和 31.9%,籽粒增重量则分别约占粒重的 21.1%、57.8%和 21.1%,进一步表明快增期籽粒增重量对粒重影响较大。由此可见,灌浆速率,特别是快增期灌浆速率,对粒重的形成具有重要贡献。

粒重与平均灌浆速率呈显著正相关($r = 0.90, P < 0.001$)。由于灌浆速率测定繁琐,利用分离群体对该性状进行基因定位难度很大。鉴于灌浆速率对粒重的重要性,可以根据粒重与灌浆持续时间计算平

表 5 千粒重与籽粒灌浆特征参数的相关系数
Table 5 Correlation coefficients between thousand-grain weight and grain-filling parameters

参数 Parameter	T	R_a	T_{max}	R_{max}	T_1	R_1	W_1	T_2	R_2	W_2	T_3	R_3	W_3
TGW	0.03	0.90***	0.42	0.87***	0.46	0.85***	0.97***	0.23	0.97***	0.97***	-0.40	0.86***	0.97***
T		-0.13	0.67**	-0.21	0.55*	-0.04	0.13	0.56*	-0.21	0.13	0.36	-0.08	0.13
R_a			0.40	0.87***	0.43	0.96***	0.97***	0.23	0.87***	0.97***	-0.57*	0.94***	0.97***
T_{max}				0.07	0.80***	0.38	0.57*	0.85***	0.07	0.57*	-0.42	0.57*	0.57*
R_{max}					0.37	0.81***	0.82***	-0.22	0.97***	0.82***	-0.19	0.67**	0.82***
T_1						0.30	0.57*	0.37	0.37	0.57*	-0.17	0.46	0.57*
R_1							0.95***	0.32	0.81**	0.95***	-0.51	0.91***	0.95***
W_1								0.38	0.82***	0.99***	-0.47	0.92***	0.99***
T_2									-0.22	0.38	-0.51	0.48	0.38
R_2										0.82***	-0.19	0.67**	0.82***
W_2											-0.48	0.92***	0.99***
T_3												-0.78**	-0.47
R_3													0.92***

TGW: 千粒重; T : 平均灌浆持续时间; R_a : 平均灌浆速率; T_{max} : 最大灌浆速率到达时间; R_{max} : 最大灌浆速率; T_1 : 渐增期持续时间; R_1 : 渐增期灌浆速率; W_1 : 渐增期增重; T_2 : 快增期持续时间; R_2 : 快增期灌浆速率; W_2 : 快增期增重; T_3 : 缓增期持续时间; R_3 : 缓增期灌浆速率; W_3 : 缓增期增重。*、**和***分别表示在 0.05、0.01 和 0.001 概率水平显著相关。

TGW: thousand-grain weight; T : average grain-filling period; R_a : average grain-filling rate; T_{max} : days reaching the maximum grain-filling rate; R_{max} : maximum grain-filling rate; T_1 : grain-filling pyramid period; R_1 : grain-filling rate in T_1 ; W_1 : grain weight accumulated in T_1 ; T_2 : grain-filling fast increase period; R_2 : grain-filling rate in T_2 ; W_2 : grain weight accumulated in T_2 ; T_3 : grain-filling slow increase period; R_3 : grain-filling rate in T_3 ; W_3 : grain weight accumulated in T_3 . *, **, and *** indicate significant correlation at the 0.05, 0.01, and 0.001 probability levels, respectively.

均灌浆速率, 仅需记录开花期、成熟期和粒重, 对相关性状进行基因定位, 以进一步解析粒重的遗传机制。王瑞霞等^[31]利用平均灌浆速率将粒重相关 QTL 定位于 1B、2A 和 3B 染色体, 可分别解释 5.8%~20.8% 的表型变异。因此, 进一步明确 *TaCwi*^[9]、*TaGW2*^[10] 等已克隆的粒重基因与籽粒灌浆速率的关系, 将有助于这些基因在育种中的有效利用, 进一步改良黄淮海区小麦品种的籽粒灌浆特性。

本研究还表明, 来自同一组合的 3 个品种中麦 895、中麦 875 和中麦 871 在粒重和籽粒灌浆速率方面存在显著差异, 中麦 895 和中麦 875 的粒重和各时期灌浆速率均显著高于其姊妹系中麦 871 及其双亲周麦 16 和荔垦 4 号。周麦 16 籽粒较大, 但灌浆速率偏慢, 常年饱满度一般, 粒重并不高, 约 46 g; 荔垦 4 号成熟落黄好, 籽粒饱满。我们当时组配周麦 16 和荔垦 4 号组合是期望通过提高周麦 16 的灌浆速率来改良其粒重, 以进一步提高产量。根据我们多年多点观察结果, 中麦 895 和中麦 875 的籽粒饱满度好, 灌浆速率快, 粒重高且稳定, 这说明在进行粒重改良时, 杂交组合亲本选配和后代选择至关重要, 后代选择应主要考察品种的田间落黄特性

及其收获后籽粒的大小和饱满度。我们正在对中麦 895 的快速灌浆和高粒重特性进行研究, 期望发掘相关基因和分子标记, 以辅助改良粒重。

4 结论

黄淮海区小麦粒重和灌浆速率各参数主要受基因型控制, 灌浆持续时间主要受环境影响。不同粒重类型品种间灌浆速率存在显著差异, 表现为高粒重>中等粒重>低粒重。灌浆速率, 特别是快增期灌浆速率的差异是导致品种间粒重高低的主要因素。

References

- [1] 茹振钢, 冯素伟, 李淦. 黄淮海区小麦品种的高产潜力与实现途径. 中国农业科学, 2015, 48: 3388-3393
Ru Z G, Feng S W, Li G. High yield potential and effective ways of wheat in Yellow and Huai River Valley Facultative Winter Wheat Region. *Sci Agric Sin*, 2015, 48: 3388-3393 (in Chinese with English abstract)
- [2] Zhou Y, He Z H, Sui X X, Xia X C, Zhang X K, Zhang G S. Genetic improvement of grain yield and associated traits in the Northern China Winter Wheat Region from 1960 to 2000. *Crop Sci*, 2007, 47: 245-253
- [3] Gao F M, Ma D Y, Yin G H, Rashied A, Dong Y, Xiao Y G, Xia X C, Wu X X, He Z H. Genetic progress in grain yield and physiological traits in Chinese wheat cultivars of southern Yellow

- and Huai Valley Winter Wheat Zone since 1950. *Crop Sci*, 2017, 57: 760–773
- [4] 肖世和, 何中虎. 小麦产量潜力和品质的改良. 见: 庄巧生. 中国小麦品种改良及系谱分析. 北京: 中国农业出版社, 2003. pp 497–542
Xiao S H, He Z H. Wheat yield and end use quality improvement in China. In: Zhuang Q S, ed. Chinese Wheat Improvement and Pedigree Analysis. Beijing: China Agriculture Press, 2003. pp 497–542 (in Chinese)
- [5] Wang Y Q, Hao C Y, Zheng J, Ge H M, Zhou Y, Ma Z Q, Zhang X Y. A haplotype block associated with thousand kernel weight on chromosome 5DS in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Integr Plant Biol*, 2015, 57: 662–672
- [6] Huang X Q, Coster H, M. Ganai W, Röder M S. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2003, 106: 1379–1389
- [7] Elouafi I, Nachit M M. A genetic linkage map of the Durum × *Triticum dicoccoides* backcross population based on SSRs and AFLP markers, and QTL analysis for milling traits. *Theor Appl Genet*, 2004, 108: 401–413
- [8] Quarrie S A, Steed A, Calestani C, Semikhodskii A, Lebreton C, Chinoy C, Steele N, Pljevljakusić D, Waterman E. A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring × SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 865–880
- [9] Ma D Y, Yan J, He Z H, Wu L, Xia X C. Characterization of a cell wall invertase gene *TaCwi-1* on common wheat chromosome 2A and development of functional markers. *Mol Breed*, 2010, 29: 43–52
- [10] Su Z Q, Hao C Y, Wang L F, Dong Y C, Zhang X Y. Identification and development of a functional marker of *TaGW2* associated with grain weight in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2011, 122: 211–223
- [11] Jiang Q Y, Hou J, Hao C Y, Wang L F, Ge H M, Dong Y S, Zhang X Y. The wheat (*T. aestivum*) sucrose synthase 2 gene (*TaSus2*) active in endosperm development is associated with yield traits. *Funct Integr Genomics*, 2011, 11: 49–61
- [12] Zhang L, Zhao Y L, Gao L F, Zhao G Y, Zhou R H, Zhang B S, Jia J Z. *TaCKX6-D1*, the ortholog of rice *OsCKX1*, is associated with grain weight in hexaploid wheat. *New Phytol*, 2012, 195: 574–584
- [13] Chang J Z, Zhang J N, Mao X G, Li A, Jia J Z, Jing R L. Polymorphism of *TaSAP1-A1* and its association with agronomic traits in wheat. *Planta*, 2013, 237: 1495–1508
- [14] Guo Y, Sun J, Zhang G, Wang Y, Kong F, Zhao Y, Li S. Haplotype, molecular marker and phenotype effects associated with mineral nutrient and grain size traits of *TaGS1a* in wheat. *Field Crops Res*, 2013, 154: 119–125
- [15] Zhang Y J, Liu J D, Xia X C, He Z H. *TaGS-D1*, an ortholog of rice *OsGS3*, is associated with grain weight and grain length in common wheat. *Mol Breed*, 2014, 34: 1097–1107
- [16] Dong L, Wang F, Liu T, Dong Z, Li A, Jing R, Mao L, Li Y, Liu X, Zhang K, Wang D. Natural variation of *TaGASR7-A1* affects grain length in common wheat under multiple cultivation conditions. *Mol Breed*, 2014, 34: 937–947
- [17] Ma L, Li T, Hao C, Wang Y, Chen X, Zhang X. *TaGS5-3A*, a grain size gene selected during wheat improvement for larger kernel and yield. *Plant Biotech J*, 2016, 14: 1269–1280
- [18] Yue A Q, Li A, Mao X G, Chang X P, Li R Z, Jing R L. Identification and development of a functional marker from *6-SFT-A2* associated with grain weight in wheat. *Mol Breed*, 2015, 35: 63
- [19] Dngid S D, Brule-Babel A L. Rate and duration of grain filling in five spring wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *Can J Plant Sci*, 1994, 74: 681–686
- [20] Saini H S, Westgate M E. Reproductive development in grain crops during drought. *Adv Agron*, 1999, 68: 59–96
- [21] Zahedi M, Jenner C F. Analysis of effects in wheat of high temperature on grain filling attributes estimated from mathematical models of grain filling. *J Agric Sci*, 2003, 141: 203–212
- [22] Yang J C, Zhang J H. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytol*, 2006, 169: 223–236
- [23] Kamaluddin, Singh R M, Abdin M Z, Khan M A, Alam T, Kham S, Prasad L C, Joshi A K. Inheritance of grain filling duration in spring wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell). *J Plant Biol*, 2007, 50: 504–507
- [24] Wong L S L, Baker R J. Selection for time to maturity in spring wheat. *Crop Sci*, 1986, 26: 1171–1175
- [25] Talbert L E, Lanning S P, Murphy R L, Martin J M. Grain fill duration in twelve hard red spring wheat crosses: genetic variation and association with other agronomic traits. *Crop Sci*, 2001, 41: 1390–1395
- [26] 吴晓丽, 汤永禄, 李朝苏, 吴春, 黄钢, 马蓉. 四川盆地小麦籽粒的灌浆特性. 作物学报, 2014, 40: 337–345
Wu X L, Tang Y L, Li C S, Wu C, Huang G, Ma R. Characteristics of grain filling in wheat growing in Sichuan basin. *Acta Agron Sin*, 2014, 40: 337–345 (in Chinese with English abstract)
- [27] Dias A S, Lidon F C. Evaluation of grain filling rate and duration in bread and durum wheat, under heat stress after anthesis. *J Agron Crop Sci*, 2009, 195: 137–147
- [28] Motzo R, Giunta F, Pruneddu G. The response of rate and duration of grain filling to long-term selection for yield in Italian durum wheats. *Crop Pasture Sci*, 2010, 61: 162–169
- [29] 曾浙荣, 庞家智, 周桂英, 赵双宁, 曹梅林. 我国北部冬麦区小麦品种籽粒灌浆特性的研究. 作物学报, 1996, 22: 720–728
Zeng Z R, Pang J Z, Zhou G Y, Zhao S N, Cao M L. Grain filling properties of winter wheat varieties in northern part of China. *Acta Agron Sin*, 1996, 22: 720–728 (in Chinese with English abstract)
- [30] 吴少辉, 段国辉, 高海涛, 张学品, 温红霞, 余四平, 马飞. 黄淮麦区水、旱生态型小麦籽粒灌浆进程研究. 麦类作物学报, 2009, 29: 1015–1021
Wu S H, Duan G H, Gao H T, Zhang X P, Wen H X, Yu S P, Ma F. Research on wheat grain filling process of water and dryland ecological types of wheat in Huang-Huai area. *J Triticeae Crops*, 2009, 29: 1015–1021 (in Chinese with English abstract)
- [31] 王瑞霞, 张秀英, 伍玲, 王瑞, 海林, 闫长生, 游光霞, 肖世和. 不同生态环境条件下小麦籽粒灌浆速率及千粒重 QTL 分析. 作物学报, 2008, 34: 1750–1756
Wang R X, Zhang X Y, Wu L, Wang R, Hai L, Yan C S, You G X, Xiao S H. QTL mapping for grain filling rate and thousand-grain weight in different ecological environments in wheat. *Acta Agron Sin*, 2008, 34: 1750–1756 (in Chinese with English abstract)