

小麦籽粒灌浆参数的基因型差异及其稳定性分析

汤永禄¹ 吴晓丽¹ 吴元奇² 李朝苏¹ 吴春¹ 郭大明³

(1. 四川省农业科学院 作物研究所, 成都 610066;

2. 四川农业大学 玉米研究所, 四川 温江 611130;

3. 四川省江油市农业局, 四川 江油 621700)

摘要 四川盆地小麦的粒重优势明显,但其稳定性受生育后期不利环境的影响较大,研究籽粒灌浆参数的稳定性对于提高粒重和产量的稳定性十分重要。以10个粒重、熟期和株叶型差异明显的小麦品种为材料,设置5个试验环境(年份×地点),研究小麦籽粒灌浆参数的基因型差异及其稳定性。结果表明,参试品种的千粒重差异很大,环境均值变动在42.9~53.0 g之间。多数灌浆参数均存在显著的基因型差异和环境效应,且年份效应大于地点效应。相同年份,粒重(TKW)、最大灌浆速率(R_{\max})、平均灌浆速率(R_{mean})、渐增期(T_1)、缓增期(T_3)及快增期灌浆速率(R_2)主要受基因型的影响。CM104、CM42、CY23和NM836等品种的所有灌浆参数的稳定性都较好。相关分析表明,TKW与灌浆速率之间存在显著的正相关,而TKW的稳定性则主要与籽粒生长起始势(C_0)、渐增期灌浆速率(R_1)的稳定性关系密切, C_0 和 R_1 的稳定性是决定粒重稳定的主要因素。

关键词 小麦; 灌浆参数; 基因型差异; 稳定性

中图分类号 S 512.1⁺1

文章编号 1007-4333(2014)01-0009-12

文献标志码 A

Analysis of the genotypic variation and stability of grain filling parameters of wheat

TANG Yong-lu¹, WU Xiao-li¹, WU Yuan-qi², LI Chao-su¹, WU Chun¹, GUO Da-ming²

(1. Crop Research Institute, Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Chengdu 610066, China;

2. Maize Research Institute, Sichuan Agricultural University, Wenjiang 611130, China;

3. Jiangyou Bureau of Agricultural Technology, Jiangyou 621700, China)

Abstract Grain weight of wheat is influenced by terminal abiotic stresses such as drought or elevated temperature in the Sichuan Basin of China. To explore the difference in grain weight and grain filling parameters amongst genotypes and their stabilities, field experiments were carried out in 5 rain-fed environments (year × site) involving ten spring cultivars. A large variability in thousand kernel weight (TKW) among genotypes was recorded (42.9 to 53.0 g) over experimental environments. Most grain filling parameters were significantly affected by location, year and genotype with environmental effects being larger than genotypic effects. In any one year, TKW, maximum grain-filling rate (R_{\max}), mean grain-filling rate (R_{mean}), pyramid period (T_1), slow increase period (T_3), and grain-filling rate of the fast increase period (R_2) were highly dependent on genotype. All grain filling parameters and grain weight of genotype CM104, CM42, CY23 and NM836 were stable based on multi-statistical parameters. TKW correlated positively with grain filling rates including R_{mean} , R_{\max} , R_1 , R_2 and R_3 whereas the stability of TKW coincided with the stability of initial grain-filling potential (C_0) and R_1 . Therefore C_0 and R_1 were the main factors affecting the stability of grain weight. CM104 and CM42 are useful germplasm for improving yield and stability of grain weight.

Key words wheat; grain-filling parameters; genotypical difference; stability

收稿日期: 2013-07-05

基金项目: 国家小麦产业技术体系建设资金(CARS-3-1-23)

第一作者: 汤永禄, 研究员, 博士, 主要从事作物高产生理研究, E-mail: tyycc88@163.com

近 100 年来,世界小麦产量改良增益主要归功于单位面积粒数的增长,粒重保持稳定甚至呈下降趋势^[1-2]。而我国研究表明,各大麦区单产的增长源于单位面积粒数和粒重的共同提高^[3-4]。西南冬麦区粒重是产量构成因素中最具优势的因素,粒重对小麦高产至关重要。然而,该区域小麦生育后期往往面临高温、干旱、湿害、病虫害危害等诸多不利于籽粒稳定灌浆的环境因子,严重影响粒重和产量的稳定性。汤永禄等长期定位研究发现,灌浆期间持续高温或严重的赤霉病危害是造成稻茬小麦千粒重锐减、产量大幅降低的最重要原因^[5]。因此,明确小麦籽粒灌浆特性及其稳定性,对于促进区域小麦产量提升和育种改良具有重要意义。

普遍认为,小麦最终粒重是由灌浆速率和灌浆持续时间共同决定的^[6-7],也有许多研究结果显示,灌浆速率对粒重的贡献大于灌浆时间^[8-12]。粒重变异主要是遗传多样性及小麦对灌浆阶段环境的不同响应所致^[6,13-15],尤以温度效应最大^[16-17]。然而,关于粒重及灌浆参数的稳定性研究很少。国内外有关小麦稳定性研究大多集中在产量^[18-20]及品质上^[21-23]。环境因子对粒重的影响本质上是通过对灌浆活动实现的,即灌浆参数的稳定性决定了最终粒重的稳定。用于分析作物产量等性状稳定性的统计参数很多,多数参数之间存在较大的相似性或者说相关性,但并非完全一致。采用单一统计参数往往很难进行总体把握^[24],如线性模型一般仅能解释很少一部分基因型与环境互作的变化,具有很大的约束性。Mohammadi 等认为多参数判别方法更为科学合理^[19]。

本研究的主要目的:1)揭示在四川盆地生态条件下,小麦粒重及灌浆参数的基因型差异;2)分析粒重稳定性与灌浆参数稳定性之间的关系,以期为提高粒重稳定性和育种改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及设计

试验于 5 个环境中进行,即 2011 年在广汉和江油,2012 年在广汉、江油和简阳,依次简化为 2011GH,2011JY,2012GH,2012JY,2012JYG。广汉和江油试验地前茬为水稻,简阳试验地前茬为玉

米,3 个生态点的试验地均为黏壤,土壤有机质分别为 4.61%、2.21%和 1.36%,速效氮分别为 262.0、128.0 和 89.0 mg/kg,速效磷分别为 7.7、19.3 和 7.3 mg/kg,速效钾分别为 109.0、89.0 和 171.0 mg/kg。2011 年和 2012 年 3—5 月试验地区的气温及降水参数见图 1。图 1 显示,5 个试验环境在温度(最高温、最低温)和降水量方面差异很大,2011GH、2011JY 2 个环境的温度走势比较一致,二者在 3 月中旬至 4 月上旬(小麦灌浆前、中期)的温度显著低于另外 3 个环境的同期温度;2012GH、2012JY、2012JYG 3 个环境在 3 月中旬和 4 月上旬的降水量显著低于其他 2 个环境,而 2012GH 在 5 月上中旬降水显著少于其他环境。10 个参试品种为:川麦 42(CM42)、川麦 51(CM51)、川麦 55(CM55)、川麦 56(CM56)、内麦 836(NM836)、绵麦 37(MM37)、川育 23(CY23)、西科麦 5 号(XK-5)、绵麦 367(MM367)和川麦 104(CM104),这些品种在粒重、熟期和株叶型方面差异明显,代表了四川盆地当前小麦主要栽培品种类型。CM56、CY23、CM42、MM37、CM104 属中~大粒型,常年千粒重一般在 45~50 g,其余品种一般在 45 g 以下;

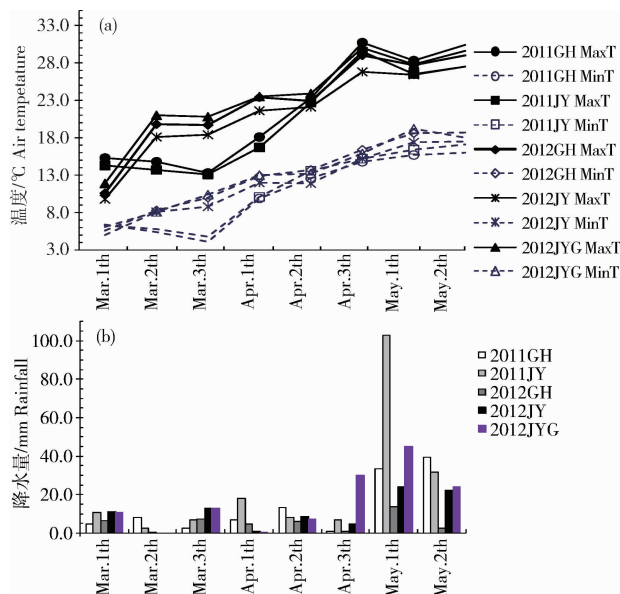


图 1 不同试验环境小麦抽穗~成熟气温(a)和降雨量(b)

Fig. 1 Air temperature (a) and rainfall (b) during the period from booting to maturity of wheat in different experimental environments

CM42、NM836、CM104 和 MM367 的株叶型相对紧凑,其余品种的叶片较大而披垂;参试品种均为春性,CM56 春性相对较强,生育期略短,而 CM55 春性相对较弱,生育期相对较长,其余品种的生育进程都比较接近。

每年于 10 月 29 日—11 月 2 日播种,随机区组设计,3 次重复,广汉小区面积 20 m²,江油和简阳小区面积 12 m²。播种方式为免耕撬窝点播,行距 20 cm,窝距 10 cm,每窝 7~12 粒种子,出苗后通过匀苗将基本苗控制在 240 株/m² 左右。全生育期施纯氮 165 kg/hm²、P₂O₅ 和 K₂O 各 75 kg/hm²,Zn 肥 25 kg/hm²;磷钾肥全部用作底肥,3 地氮肥的底肥和追肥的比例均为 60% : 40%,在苗期和拔节期各灌水 1 次。其他栽培管理措施同大田生产一致。

1.2 调查指标及方法

每个小区于初花期选择同天开花、长势长相、穗子大小基本一致且无病虫害的 120 个单茎挂牌标记,从开花后 7 d 开始取样,以后每隔 5 d 取样 1 次,直至完全成熟。每个小区每次取 10 穗带回室内,人工剥出所有籽粒,立即在 105 °C 烘箱内杀青 20 min,然后恒温 75 °C 烘至恒重,称重。

1.3 数据分析

试验品种均为春性,但开花期和全生育期存在差异,故在进行数据分析之前先对各处理(即每个重复的每个品种)的灌浆时间作归一化处理^[25]。根据灌浆持续天数计算相对灌浆时间。计算公式为:相对灌浆时间=(取样时间-开花时间)/灌浆持续期。

用 Logistic 方程拟合籽粒生长动态^[26],即 $Y = K / (1 + e^{A+Bx})$,其中 Y 为观测时的籽粒质量, x 为相对灌浆时间, A 和 B 为方程对不同品种所确定的参数, K 为拟合理论最高粒重。对方程求一阶导数 W' ,可得籽粒生长速率方程,并可得到以下积累特征参数:籽粒生长起始势 $C_0 = K / (1 + e^A)$,反映受精子房的生长潜能;籽粒最大灌浆速率出现的时间 $T_{max}(d) = -A/B$,及最大灌浆速率 $R_{max}(mg/(grain \cdot d)) = -KB/4$ 。 D 为活跃灌浆期(d),表示 Y 从 K 的 5% 至 95% 所经历的时间; T_{99} 为有效灌浆时间,表示 K 达到 99% 的时间;灌浆速率曲线的 2 个拐点: $t_{1,2} = (A \pm 1.317)/B$ 。灌浆持续天数 T

为实际灌浆持续期。籽粒平均灌浆速率 $R_{mean}(mg/(grain \cdot d)) = \text{籽粒增重}(g) / \text{灌浆持续天数}(d)$ 。灌浆过程划分为 3 个阶段:灌浆渐增期、灌浆快增期、灌浆缓增期。 T_1 、 T_2 、 T_3 和 R_1 、 R_2 、 R_3 分别表示 3 个阶段的灌浆持续时间(d)和阶段灌浆速率(mg/(grain · d)),贡献率(RGC)表示各期灌浆物质积累的净增量占总灌浆物质的百分率。

试验数据采用 Statistical Analysis System (SAS version 8.0) 软件进行 Logistic 方程拟合、方差分析、显著性检验(Bonferroni t (Dunn) Tests)和相关分析(Pearson Correlation Analysis),结果用平均值±标准误差(mean±SE, standard error)表示。选择 5 个统计参数对粒重和灌浆参数进行稳定性分析。所选统计参数包括线性回归系数 b_i (Linear regression coefficient), 离回归方差 S_{di}^2 (The variance of the regression deviations), 环境方差 S_{ei}^2 (Environmental variance), Wricke 生态价法 W_i^2 (Wricke's ecovalence), AMMI 稳定值 ASV (AMMI stability value), 计算方法参照 Mohammadi 和 Amri^[19]。对于参数 b_i , <0.7 表示对环境不敏感, 0.7~1.3 表示具有平均稳定性, >1.3 表示适宜于良好环境^[19];其余 4 个参数,若某个品种的参数值低于所有品种的平均值,则视该品种在该统计参数上是稳定的。就某一性状而言,如果 5 个稳定性参数中有 3 个达到稳定标准,则视该性状为稳定^[27-28]。

2 结果与分析

2.1 不同环境下的粒重表现

各参试品种在不同试验环境之间的粒重差异均较大,其中又以 MM37、MM367、XK-5 的变异程度最高,其变异系数分别达 9.8%、8.8% 和 7.4% (表 1)。相对而言,小粒品种 CM51、CM55 的粒重变异最小。

相同试验环境下,不同基因型之间也存在显著差异。2012 年简阳试验点(2012JYG)品种之间差异最小,变异系数仅 5.75%,而 2012 年广汉点(2012GH)差异最大,CV% 达到 10.52%。所有环境平均,CM56 千粒重最高,达 53.0 g,其次是 CY23 (51.4 g),而 CM51 最低,仅 42.9 g (表 1)。

表1 参试小麦品种在不同试验环境的千粒重

Table 1 Thousand kernel weight of varieties tested under different experimental environments

基因型 Variety	试验环境 Experimental environment					Mean	SE	C. V. /%
	2011GH	2011JY	2012GH	2012JY	2012JYG			
CM51	43.20 ab	44.92 a	41.18 b	42.72 b	42.33 b	42.9	1.37	3.2
CM55	43.29 ab	45.07 a	41.34 b	41.68 b	42.99 ab	42.9	1.48	3.5
XK-5	45.69 b	48.69 a	40.92 c	45.39 b	41.17 c	44.4	3.30	7.4
MM367	47.55 b	50.46 a	41.01 d	43.98 c	41.97 cd	45.0	3.95	8.8
NM836	48.21 a	48.02 a	44.03 bc	45.69 ab	42.36 c	45.7	2.53	5.5
CM104	50.98 a	50.25 a	45.32 b	45.16 b	44.13 b	47.2	3.19	6.8
MM37	51.49 a	53.03 a	42.85 c	47.25 b	43.24 c	47.6	4.65	9.8
CM42	50.89 a	50.65 a	47.89 b	49.23 ab	45.31 c	48.8	2.29	4.7
CY23	52.10 bc	55.30 a	49.91 c	53.03 ab	46.62 d	51.4	3.29	6.4
CM56	52.32 b	54.07 ab	55.14 a	54.02 ab	49.46 c	53.0	2.22	4.2
Mean	48.60 b	50.00 a	45.00 d	46.80 c	44.00 d	46.9	2.48	5.3
SE	3.53	3.50	4.73	4.13	2.53	3.41		
C. V. %	7.28	6.99	10.52	8.83	5.75	7.28		
LSD _{0.05}	1.26	2.27	2.62	2.84	1.79	1.02		

注：每行数字后标相同字母表示在 0.05 水平上无显著差异。下表同。

Note: Values followed by the same letters in each row indicate not significantly different at 0.05 level from each other according to Duncan Test. The same as follows.

2.2 籽粒灌浆参数的基因型差异及环境效应

2.2.1 籽粒灌浆参数的联合方差分析

参试小麦品种在不同试验环境下籽粒灌浆参数

的联合方差分析结果(表2)显示,灌浆参数 T_2 、 T_3 的基因型差异不显著,除 K 值外的所有灌浆参数的地点效应均达极显著水平,所有灌浆参数的年份效

表2 籽粒灌浆参数的联合方差分析(F值)

Table 2 Combined analysis of variance for grain filling parameters of wheat (F value)

SOV	K	C_0	R_{max}	T_{max}	R_{mean}	T_{99}	D	T_1	T_2	T_3	R_1	R_2	R_3
Genotype	32.5**	9.7**	7.4**	16.7**	30.8**	3.4**	16.7**	69.6**	1.7 ^{ns}	1.7 ^{ns}	170.2**	6.4**	7.0**
Location	0.9 ^{ns}	15.2**	7.1**	63.7**	10.3**	19.8**	63.7**	186.7**	7.6**	7.7**	15.6**	6.4**	6.3**
Year	61.3**	221.6**	60.1**	258.2**	310.6**	52.3**	258.2**	950.8**	9.4**	9.2**	1857.3**	59.1**	46.4**
G×L	3.0**	4.3**	1.2 ^{ns}	1.7*	0.8 ^{ns}	1.3 ^{ns}	1.7*	6.2**	1.5 ^{ns}	1.5 ^{ns}	8.5**	0.7 ^{ns}	1.6 ^{ns}
G×Y	11.6**	7.2**	2.4*	1.7 ^{ns}	7.4**	0.9 ^{ns}	1.7 ^{ns}	5.4**	0.9 ^{ns}	0.9 ^{ns}	33.3**	2.9*	1.4 ^{ns}
L×Y	10.3**	0.0 ^{ns}	0.0 ^{ns}	0.0 ^{ns}	0.0 ^{ns}	0.0 ^{ns}	0.0 ^{ns}	0.0 ^{ns}	0.0 ^{ns}	0.0 ^{ns}	0.0 ^{ns}	0.0 ^{ns}	0.0 ^{ns}
G×L×Y	4.6**	1.6 ^{ns}	1.9 ^{ns}	2.8**	2.9**	1.0 ^{ns}	2.8**	10.4**	0.9 ^{ns}	0.9 ^{ns}	0.3 ^{ns}	2.8 ^{ns}	0.8 ^{ns}

Note: ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, ns means no significant ($p > 0.05$). C_0 : initial grain-filling potential; R_{max} : maximum grain-filling rate; T_{max} : the time reaching the maximum grain-filling rate; R_{mean} : mean grain-filling rate; T_{99} : effective grain-filling time; D : active grain-filling period; T_1 : grain-filling pyramid period; T_2 : grain-filling fast increase period; T_3 : grain-filling slowly increase period; R_1 : grain-filling rate of pyramid period; R_2 : grain-filling rate of fast increase period; R_3 : grain-filling rate of slowly increase period.

应也达极显著水平。互作效应因灌浆参数的不同而不同。 K 值的各种互作效应均达极显著水平, 而 T_{99} 、 T_2 、 T_3 、 R_3 等灌浆参数的所有互作效应均不显著。从 F 值大小可以看出, 所有灌浆参数的年份效应均大于基因型效应、地点效应和互作效应(基因型 \times 地点、基因型 \times 年份、地点 \times 年份、基因型 \times 地点 \times 年份)。在相同年份, K 、 R_{mean} 、 R_1 等参数主要受基因型的影响, 而 C_0 、 T_{max} 、 T_{99} 、 D 、 T_1 等灌浆参数的地点效应更大, 各互作效应的大小因灌浆参数不同而异。

2.2.2 灌浆参数的基因型差异

所有灌浆参数在参试品种之间均存在显著差异(表 3)。其中, T_{99} 、 T_2 、 T_3 等灌浆参数的基因型差异相对较小, 而其余灌浆参数在基因型之间的差异较大。比如, 起始势(C_0) 在品种之间的变异系数高达 13.3%, MM367 的 C_0 高达 1.07, 比所有参试品种均值 0.86 高 24.4%, 千粒重较高品种的起始势较低(0.57~0.71)。CM56 除了 C_0 以外的大部分灌浆参数都很高, 其中 R_{max} 、 T_{max} 、 T_{99} 、 D 、 R_{mean} 、 T_1 、 R_2 和 R_3 等参数均列参试品种首位, 而 XK-5 的 T_{max} 、

表 3 基于环境平均的所有参试品种的籽粒灌浆参数(平均值 \pm 标准差)

Table 3 Grain filling parameters of varieties based on the means over environments (mean \pm SE)

GFP	CM51	CM55	XK-5	MM367	NM836
C_0	0.77 \pm 0.08 cd	0.90 \pm 0.11 bc	0.86 \pm 0.12 c	1.07 \pm 0.12 a	0.91 \pm 0.06 bc
R_{max}	2.26 \pm 0.06 cde	2.21 \pm 0.04 de	2.48 \pm 0.24 bc	2.15 \pm 0.07 e	2.30 \pm 0.05 cde
T_{max}	21.55 \pm 0.73 b	19.38 \pm 0.66 de	18.92 \pm 0.92 e	19.64 \pm 0.41 de	20.17 \pm 0.45 cd
T_{99}	45.43 \pm 1.44 ab	41.89 \pm 0.84 cd	39.71 \pm 2.62 d	43.52 \pm 0.89 abc	43.63 \pm 0.77 abc
D	43.09 \pm 1.46 b	38.76 \pm 1.32 de	37.84 \pm 1.84 e	39.29 \pm 0.82 de	40.35 \pm 0.89 cd
R_{mean}	1.02 \pm 0.03 b	1.03 \pm 0.02 b	1.06 \pm 0.07 b	1.01 \pm 0.03 b	1.07 \pm 0.12 b
T_1	14.70 \pm 0.58 bc	12.93 \pm 0.63 e	12.96 \pm 0.54 e	12.81 \pm 0.36 e	13.45 \pm 0.37 d
T_2	13.68 \pm 0.46 a	12.89 \pm 0.17 ab	11.91 \pm 1.02 b	13.68 \pm 0.35 a	13.44 \pm 0.22 a
T_3	17.03 \pm 0.58 a	16.05 \pm 0.21 ab	14.83 \pm 1.27 b	17.02 \pm 0.43 a	16.73 \pm 0.27 a
R_1	0.68 \pm 0.03 f	0.73 \pm 0.04 cd	0.72 \pm 0.05 bc	0.75 \pm 0.05 bc	0.75 \pm 0.02 bcd
R_2	1.98 \pm 0.05 cd	1.94 \pm 0.03 cd	2.11 \pm 0.24 bc	1.89 \pm 0.06 d	2.02 \pm 0.04 cd
R_3	0.56 \pm 0.02 de	0.55 \pm 0.00 de	0.64 \pm 0.06 ab	0.53 \pm 0.02 e	0.57 \pm 0.01 cde

GFP	CM104	MM37	CM42	CY23	CM56	Mean
C_0	0.92 \pm 0.06 bc	1.03 \pm 0.11 ab	0.81 \pm 0.05 cd	0.71 \pm 0.06 d	0.57 \pm 0.07 e	0.86
R_{max}	2.31 \pm 0.06 cde	2.42 \pm 0.06 bcd	2.56 \pm 0.07 ab	2.65 \pm 0.04 ab	2.79 \pm 0.07 a	2.41
T_{max}	20.69 \pm 0.54 bc	19.58 \pm 0.42 de	20.97 \pm 0.59 bc	21.68 \pm 0.53 bc	23.47 \pm 0.58 a	20.61
T_{99}	44.65 \pm 0.95 abc	42.60 \pm 0.74 bcd	44.16 \pm 1.19 abc	44.60 \pm 1.10 abc	46.64 \pm 0.99 a	43.68
D	41.38 \pm 1.09 bc	39.16 \pm 0.84 de	41.94 \pm 1.19 c	43.35 \pm 1.07 b	46.94 \pm 1.17 a	41.21
R_{mean}	1.07 \pm 0.03 b	1.13 \pm 0.03 a	1.16 \pm 0.03 a	1.17 \pm 0.02 a	1.18 \pm 0.02 a	1.09
T_1	13.82 \pm 0.43 d	12.98 \pm 0.39 e	14.37 \pm 0.44 c	15.10 \pm 0.41 b	16.83 \pm 0.54 a	14.00
T_2	13.73 \pm 0.25 a	13.19 \pm 0.27 a	13.35 \pm 0.36 a	13.14 \pm 0.37 ab	13.27 \pm 0.35 a	13.23
T_3	17.09 \pm 0.31 a	16.41 \pm 0.34 a	16.54 \pm 0.45 a	16.35 \pm 0.46 ab	16.52 \pm 0.43 a	16.46
R_1	0.74 \pm 0.03 bcd	0.81 \pm 0.05 a	0.77 \pm 0.03 b	0.74 \pm 0.02 bcd	0.70 \pm 0.02 ef	0.74
R_2	2.02 \pm 0.05 cd	2.13 \pm 0.05 bc	2.24 \pm 0.06 ab	2.33 \pm 0.10 ab	2.43 \pm 0.06 a	2.11
R_3	0.57 \pm 0.01 cde	0.60 \pm 0.01 bcd	0.63 \pm 0.02 abc	0.65 \pm 0.01 ab	0.69 \pm 0.02 a	0.60

T_{99} 、 D 、 T_2 、 T_3 等参数,以及 MM367 的 R_{\max} 、 R_{mean} 、 T_1 、 R_3 等参数,在所有参试品种中则是最底的,其余品种的绝大多数灌浆参数处于平均水平。

2.2.3 灌浆参数的环境效应

从灌浆参数的品种均值(表 4)看出,各灌浆参数的环境效应十分显著,尤其是 C_0 、 R_1 ,变异系数高

达 30.5%和 17.9%。 C_0 以 2011 年江油最高,2012 年江油最低(仅及 2011 年江油的 50%)。 T_{\max} 、 T_{99} 、 D 、 T_1 、 T_2 和 T_3 等 6 个与时间有关的灌浆参数都以 2012 年简阳最高,2011 年广汉最低。而涉及灌浆速率的几个参数,包括 R_{\max} 、 R_{mean} 、 R_1 、 R_2 和 R_3 ,均以 2011 年江油最高(仅 R_{mean} 处于次高水平),2012 年

表 4 灌浆参数的环境效应(均值±标准差)

Table 4 Filling parameters over varieties in different environments (mean±SE)

灌浆参数 FP	试验环境 Experimental environment					Mean	SE	C. V. /%
	2011GH	2011JY	2012GH	2012JY	2012JYG			
C_0	1.10±0.07a	1.17±0.01 a	0.73±0.02 b	0.59±0.02 c	0.69±0.03 bc	0.86	0.26	30.5
R_{\max}	2.58±0.11 a	2.71±0.02 a	2.21±0.02 b	2.35±0.01 b	2.23±0.04 b	2.42	0.22	9.1
T_{\max}	18.40±0.22 c	18.65±0.25 c	21.67±0.37 b	21.32±0.11 b	23.00±0.04 a	20.61	2.00	9.7
T_{99}	40.40±0.80 c	41.09±0.44 c	45.27±1.32 ab	43.81±0.19 b	47.84±0.30 a	43.68	3.05	7.0
D	36.79±0.43 c	37.31±0.50 c	43.34±0.74 b	42.65±0.22 b	45.99±0.08 a	41.22	4.01	9.7
R_{mean}	1.25±0.02 a	1.21±0.01 b	0.98±0.02 d	1.03±0.00 c	0.99±0.01 d	1.09	0.13	11.7
T_1	12.09±0.11 c	12.22±0.20 c	14.91±0.11 b	14.88±0.12 b	15.87±0.08 a	13.99	1.73	12.3
T_2	12.61±0.35 b	12.86±0.11 b	13.53±0.55 ab	12.92±0.07 b	14.24±0.16 a	13.23	0.66	5.0
T_3	15.70±0.43 b	16.01±0.13 b	16.84±0.68 ab	16.04±0.11 b	17.72±0.20 a	16.46	0.82	5.0
R_1	0.88±0.12 a	0.89±0.00 a	0.64±0.01 b	0.65±0.01 b	0.64±0.01 b	0.74	0.13	17.9
R_2	2.26±0.10 a	2.37±0.02 a	1.90±0.02 c	2.06±0.01 b	1.95±0.03 bc	2.11	0.20	9.6
R_3	0.63±0.03 a	0.67±0.00 a	0.55±0.02 b	0.58±0.00 b	0.55±0.01 b	0.60	0.05	8.8

广汉最低。

2.2.4 粒重与灌浆参数的相关性

相关分析表明(表 5),千粒重和理论粒重(K)

均与灌浆速率参数(R_{\max} 、 R_{mean} 、 R_1 、 R_2 、 R_3)呈极显著的正相关关系,而与灌浆起始势 C_0 和灌浆时间参数相关不显著。

表 5 千粒重与灌浆参数的相关分析

Table 5 Pearson phenotypic correlations thousand grain weight and grain filling parameters

灌浆参数 Filling parameters	千粒重 TKW	理论粒重 K	灌浆参数 Filling parameters	千粒重 TKW	理论粒重 K
C_0	0.185	0.199	T_1	0.020	0.206
T_{\max}	-0.009	0.242	T_2	-0.119	0.240
T_{99}	-0.069	0.276	T_3	-0.119	0.289
D	-0.009	0.243	R_1	0.511**	0.490**
R_{\max}	0.876**	0.797**	R_2	0.884**	0.801**
R_{mean}	0.818**	0.738**	R_3	0.849**	0.773**

注:**表示达到1%的显著水平。

Note:** indicates significant at the 0.01 probability level.

2.3 参试品种灌浆参数的稳定性

2.3.1 参试品种灌浆参数的稳定性

将千粒重及每个灌浆参数分品种进行稳定性分析(表 6,表 7)。从千粒重来看,品种 CM51、NM836 和 CM42 的每一个稳定参数都是稳定的,而 MM367、MM37 和 CM56 仅一个稳定性参数低于平均水平;理论粒重 K 与实际粒重的趋势相近。

根据对 C_0 的稳定性分析说明,CM55 和 MM367 没有一个稳定性参数达到稳定标准,MM37 仅 1 个、CM56 仅 2 个达到稳定性标准。对于 R_{mean} ,XK-5 没有一个达到稳定标准,CM56 仅一个参数达到稳定标准,其余品种达到稳定标准的统计参数都在 3~5 个,而 R_{max} 的表现趋势与 R_{mean} 相似。对于 D ,CM51、XK-5 和 CM56 仅 1 个参数达到稳定标准,而 T_{max} 的表现趋势与 D 相似。对于 T_{99} ,CM51 没有一个参数达到稳定标准,XK-5 仅一个达到稳定标准。

对阶段灌浆时间的稳定性分析表明, T_1 的品种类型差异明显,CM56、XK-5、CM55 和 CM51 仅 0~2 个参数达到稳定标准,而其余 6 个品种的各个稳定性参数都达到稳定标准; T_2 、 T_3 相对复杂一些,如前者仅 CM55、NM836、MM37 的所有参数均达到稳定标准,后者仅 CM55、NM836、CM104 所有参数达到稳定标准。对于阶段灌浆速率, R_2 有 8 个品

种、 R_3 有 7 个品种、 R_1 仅 4 个品种的全部参数达到稳定标准。

根据判别标准(即针对某一个灌浆参数,若 5 个统计参数中有 3 个达到稳定标准,则视该灌浆参数为稳定),将表 6、表 7 中各个品种的稳定性归纳成表 8。由表 8 可见,MM367、MM37 和 CM56 的千粒重不稳定,其余品种的千粒重都表现稳定。有 8 个品种超过半数的灌浆参数都是稳定的,其中 NM836、CM104、CM42 和 CY23 的所有灌浆参数都是稳定的。不过,尽管 XK-5 仅有 2 个灌浆参数表现稳定,但其千粒重仍然表现稳定。

2.3.2 粒重稳定性与灌浆参数稳定性的相关性

相关分析表明(表 9),粒重稳定性与 C_0 、 D 、 R_1 、 T_1 和 T_{max} 稳定性之间的相关性比较显著,而与 R_2 、 R_3 、 R_{max} 、 R_{mean} 、 T_2 、 T_3 、 T_{99} (b_i 除外)的稳定性之间的相关性很弱。从稳定性参数来看, S_{di}^2 、 W_i^2 和 ASV 的表现趋于一致,都表现为粒重稳定性与 C_0 、 D 、 R_1 、 T_1 和 T_{max} 呈显著或极显著的正相关关系。

对照表 8 和表 9 结果看,最终粒重的稳定性表现与 C_0 的稳定性表现趋势最为相似,除 CM55 之外, C_0 稳定的品种其粒重也稳定;其次是 R_1 ,除 CM55、XK-5 外, R_1 稳定的品种其千粒重也表现稳定。用 S_{di}^2 、 W_i^2 和 ASV 3 个统计参数或其中的 1 个,分析 C_0 即可判断一个品种的粒重是否稳定。

表 6 小麦千粒重及灌浆速率的稳定性参数

Table 6 Stability parameters for thousand kernel weight and grain-filling rate of wheat grown in 5 environments

品种	FP/V	Rank	b_i	S_{di}^2	S_{vi}^2	W_i^2	ASV	Rank	b_i	S_{di}^2	S_{vi}^2	W_i^2	ASV
TKW								K					
CM51		10	0.473	0.620	1.870	8.835	1.853	7	0.559	4.158	4.472	15.832	2.781
CM55		9	0.412	1.510	2.197	13.222	2.089	8	0.776	2.277	4.310	7.702	1.578
XK-5		8	1.267	1.091	10.897	5.062	1.216	10	1.406	2.734	10.605	11.059	2.040
MM367		7	1.520	1.468	15.614	11.203	2.772	9	2.658	17.366	43.588	99.675	7.553
NM836		6	0.978	0.536	6.405	1.622	0.192	6	0.957	1.434	5.034	4.336	0.846
CM104		5	1.145	2.589	10.177	8.295	1.133	5	1.621	13.222	21.277	46.332	2.313
MM37		4	1.818	1.103	21.577	20.108	3.901	4	2.068	19.591	33.195	78.518	6.162
CM42		3	0.848	0.968	5.246	3.480	1.054	3	0.625	1.333	2.688	6.436	1.578
CY23		2	1.204	2.328	10.856	8.034	1.166	2	1.123	13.274	15.410	40.083	3.000
CM56		1	0.335	5.649	4.940	28.070	4.421	1	-1.793	10.008	21.415	165.006	9.288

表6(续)

品种 FP/V	Rank	b_i	S_{di}^2	S_{xi}^2	W_i^2	ASV	Rank	b_i	S_{di}^2	S_{xi}^2	W_i^2	ASV
C_0							R_1					
CM51	8	<u>0.859</u>	0.04	<u>0.079</u>	<u>0.124</u>	<u>0.508</u>	10	<u>0.942</u>	<u>0.001</u>	<u>0.016</u>	<u>0.005</u>	<u>0.188</u>
CM55	5	1.589	0.061	0.215	0.276	1.542	7	<u>1.281</u>	0.004	0.031	0.017	1.233
XK-5	6	<u>1.278</u>	<u>0.021</u>	0.125	<u>0.083</u>	<u>0.633</u>	8	1.420	<u>0.001</u>	0.036	<u>0.016</u>	1.435
MM367	1	1.593	0.074	0.226	0.317	1.316	3	1.410	0.003	0.036	0.020	1.447
NM836	4	<u>0.897</u>	<u>0.004</u>	<u>0.057</u>	<u>0.014</u>	<u>0.106</u>	4	<u>0.891</u>	<u>0.000</u>	<u>0.014</u>	<u>0.001</u>	<u>0.319</u>
CM104	3	<u>0.865</u>	<u>0.017</u>	<u>0.063</u>	<u>0.055</u>	<u>0.57</u>	6	<u>0.985</u>	0.003	<u>0.019</u>	<u>0.008</u>	<u>0.492</u>
MM37	2	1.666	<u>0.028</u>	0.207	0.202	1.086	1	1.420	<u>0.001</u>	0.035	<u>0.015</u>	1.267
CM42	7	<u>0.534</u>	<u>0.015</u>	<u>0.031</u>	<u>0.104</u>	<u>0.788</u>	2	<u>0.883</u>	<u>0.000</u>	<u>0.014</u>	<u>0.002</u>	<u>0.391</u>
CY23	9	<u>0.787</u>	<u>0.018</u>	<u>0.055</u>	<u>0.068</u>	<u>0.682</u>	5	<u>0.729</u>	<u>0.001</u>	<u>0.010</u>	<u>0.009</u>	<u>0.896</u>
CM56	10	<u>-0.069</u>	0.084	<u>0.063</u>	0.559	2.208	9	0.040	0.005	<u>0.003</u>	0.078	3.227
R_{mean}							R_2					
CM51	9	<u>0.941</u>	<u>0.001</u>	<u>0.015</u>	<u>0.004</u>	<u>0.446</u>	8	<u>0.873</u>	<u>0.008</u>	<u>0.037</u>	<u>0.026</u>	<u>0.847</u>
CM55	8	<u>0.856</u>	<u>0.001</u>	<u>0.013</u>	<u>0.005</u>	<u>0.704</u>	9	0.513	<u>0.007</u>	<u>0.016</u>	<u>0.059</u>	<u>1.379</u>
XK-5	7	2.041	0.008	0.072	0.092	4.082	5	3.062	0.084	0.448	0.951	8.275
MM367	10	<u>1.294</u>	<u>0.000</u>	<u>0.027</u>	<u>0.006</u>	<u>0.921</u>	10	<u>1.130</u>	<u>0.003</u>	<u>0.055</u>	<u>0.012</u>	<u>0.242</u>
NM836	5	<u>0.891</u>	<u>0.001</u>	<u>0.013</u>	<u>0.003</u>	<u>0.095</u>	6	<u>0.868</u>	<u>0.005</u>	<u>0.034</u>	<u>0.017</u>	<u>0.177</u>
CM104	6	<u>1.011</u>	0.004	<u>0.019</u>	<u>0.011</u>	<u>0.39</u>	7	<u>0.945</u>	<u>0.012</u>	<u>0.046</u>	<u>0.038</u>	<u>0.402</u>
MM37	4	<u>1.223</u>	<u>0.000</u>	<u>0.024</u>	<u>0.004</u>	<u>0.656</u>	4	<u>1.009</u>	<u>0.002</u>	<u>0.044</u>	<u>0.007</u>	<u>0.144</u>
CM42	3	<u>1.094</u>	<u>0.000</u>	<u>0.019</u>	<u>0.002</u>	<u>0.188</u>	3	<u>1.182</u>	<u>0.003</u>	<u>0.059</u>	<u>0.014</u>	<u>0.389</u>
CY23	2	0.645	<u>0.001</u>	<u>0.007</u>	<u>0.010</u>	1.298	2	0.496	<u>0.003</u>	<u>0.012</u>	<u>0.050</u>	<u>1.822</u>
CM56	1	0.004	0.004	<u>0.003</u>	0.077	3.636	1	-0.078	0.074	<u>0.056</u>	0.414	5.121
R_{max}							R_3					
CM51	8	<u>0.892</u>	<u>0.012</u>	<u>0.048</u>	<u>0.039</u>	<u>0.816</u>	8	<u>0.906</u>	<u>0.001</u>	<u>0.003</u>	<u>0.003</u>	<u>0.342</u>
CM55	9	0.534	<u>0.009</u>	<u>0.020</u>	<u>0.069</u>	<u>1.031</u>	9	0.554	<u>0.001</u>	<u>0.001</u>	<u>0.004</u>	<u>0.290</u>
XK-5	4	2.762	0.115	0.461	0.955	6.221	3	2.455	0.010	0.024	0.053	1.901
MM367	10	<u>1.191</u>	<u>0.002</u>	<u>0.071</u>	<u>0.014</u>	<u>0.394</u>	10	<u>1.262</u>	<u>0.000</u>	<u>0.004</u>	<u>0.001</u>	<u>0.151</u>
NM836	6	<u>0.893</u>	<u>0.008</u>	<u>0.045</u>	<u>0.025</u>	<u>0.224</u>	6	<u>0.913</u>	<u>0.001</u>	<u>0.003</u>	<u>0.002</u>	<u>0.098</u>
CM104	7	<u>0.989</u>	<u>0.016</u>	<u>0.060</u>	<u>0.047</u>	<u>0.517</u>	7	<u>1.036</u>	<u>0.001</u>	<u>0.004</u>	<u>0.003</u>	<u>0.198</u>
MM37	5	<u>1.042</u>	<u>0.005</u>	<u>0.057</u>	<u>0.015</u>	<u>0.165</u>	5	<u>1.068</u>	<u>0.000</u>	<u>0.003</u>	<u>0.002</u>	<u>0.136</u>
CM42	3	<u>1.244</u>	<u>0.002</u>	<u>0.077</u>	<u>0.017</u>	<u>0.486</u>	4	1.314	<u>0.000</u>	0.005	<u>0.001</u>	<u>0.162</u>
CY23	2	0.511	<u>0.004</u>	<u>0.016</u>	<u>0.060</u>	1.503	2	0.524	<u>0.000</u>	<u>0.001</u>	<u>0.003</u>	<u>0.467</u>
CM56	1	-0.059	0.097	0.073	0.511	4.220	1	-0.032	0.006	<u>0.004</u>	0.029	1.212

注: $b_i < 0.7$, $0.7 \leq b_i < 1.3$, $b_i \geq 1.3$ 分别表示对环境不敏感、具有平均稳定性及适应良好环境。下画线表示数值低于所有品种的平均值, 具有低于平均值的品种视为稳定。

Note: $b_i < 0.7$, $0.7 \leq b_i < 1.3$, and $b_i \geq 1.3$ indicate insensibility to environment, average stability, and adaptability to good environment, respectively. Values lower than the means are underlined. Cultivars with lower values than the means are regarded as stable ones.

表 7 小麦灌浆持续时间的稳定性参数

Table 7 Stability parameters for grain-filling time of wheat grown in 5 environments

品种 FP/V	Rank	b_i	S_{di}^2	S_{si}^2	W_i^2	ASV	Rank	b_i	S_{di}^2	S_{si}^2	W_i^2	ASV
<i>D</i>							T_1					
CM51	3	1.401	<u>2.722</u>	33.544	18.484	1.583	3	1.352	<u>0.113</u>	5.530	<u>1.813</u>	1.806
CM55	9	1.356	<u>0.733</u>	30.056	<u>10.324</u>	<u>1.099</u>	9	1.467	<u>0.540</u>	6.817	4.217	2.716
XK-5	10	<u>1.023</u>	11.698	25.566	35.127	2.159	8	<u>1.049</u>	0.829	3.903	<u>2.517</u>	1.849
MM367	7	0.691	<u>1.883</u>	<u>9.083</u>	<u>11.769</u>	<u>1.224</u>	10	<u>0.794</u>	<u>0.216</u>	<u>2.042</u>	<u>1.154</u>	<u>0.650</u>
NM836	6	<u>0.874</u>	<u>0.284</u>	<u>12.464</u>	<u>1.877</u>	<u>0.311</u>	6	<u>0.879</u>	<u>0.034</u>	<u>2.330</u>	<u>0.274</u>	<u>0.313</u>
CM104	5	<u>1.09</u>	<u>0.737</u>	<u>19.625</u>	<u>2.73</u>	<u>0.607</u>	5	<u>1.034</u>	<u>0.090</u>	<u>3.254</u>	<u>0.283</u>	<u>0.737</u>
MM37	8	0.667	<u>1.72</u>	<u>8.435</u>	<u>12.274</u>	<u>1.075</u>	7	<u>0.875</u>	<u>0.175</u>	<u>2.411</u>	<u>0.714</u>	<u>0.670</u>
CM42	4	<u>1.181</u>	<u>1.013</u>	23.161	<u>5.151</u>	<u>0.629</u>	4	<u>1.034</u>	<u>0.202</u>	<u>3.336</u>	<u>0.619</u>	<u>0.474</u>
CY23	2	<u>0.97</u>	<u>2.526</u>	<u>17.007</u>	<u>7.635</u>	<u>0.664</u>	2	<u>0.954</u>	<u>0.093</u>	<u>2.782</u>	<u>0.303</u>	<u>0.325</u>
CM56	1	<u>0.747</u>	16.94	21.664	54.93	3.001	1	0.563	5.299	4.918	18.176	7.709
T_{max}							T_2					
CM51	3	1.401	<u>0.679</u>	8.386	4.618	1.118	2	1.733	1.926	2.517	6.545	3.891
CM55	9	1.356	<u>0.180</u>	7.510	<u>2.571</u>	<u>0.777</u>	9	0.311	<u>0.403</u>	<u>0.337</u>	<u>1.885</u>	<u>1.000</u>
XK-5	10	<u>1.023</u>	2.917	6.388	8.759	1.521	10	0.448	4.398	3.370	13.630	5.553
MM367	7	0.690	<u>0.470</u>	<u>2.264</u>	<u>2.954</u>	<u>0.863</u>	3	0.319	1.446	<u>1.120</u>	5.000	3.360
NM836	6	<u>0.874</u>	<u>0.071</u>	<u>3.116</u>	<u>0.469</u>	<u>0.220</u>	4	<u>0.751</u>	<u>0.293</u>	<u>0.421</u>	<u>0.967</u>	<u>0.916</u>
CM104	5	<u>1.089</u>	<u>0.183</u>	<u>4.900</u>	<u>0.678</u>	<u>0.428</u>	1	1.436	<u>0.080</u>	<u>0.796</u>	<u>0.511</u>	<u>0.487</u>
MM37	8	0.667	<u>0.434</u>	<u>2.109</u>	<u>3.088</u>	<u>0.758</u>	7	-0.615	<u>0.006</u>	<u>0.140</u>	<u>3.743</u>	<u>1.508</u>
CM42	4	<u>1.182</u>	<u>0.253</u>	5.799	<u>1.292</u>	<u>0.444</u>	5	2.066	<u>0.350</u>	1.787	<u>2.673</u>	<u>1.888</u>
CY23	2	<u>0.971</u>	<u>0.638</u>	<u>4.264</u>	<u>1.929</u>	<u>0.468</u>	8	1.770	<u>0.653</u>	1.609	<u>2.806</u>	<u>1.358</u>
CM56	1	<u>0.747</u>	4.249	5.428	13.771	2.116	6	1.780	<u>0.372</u>	1.411	<u>1.987</u>	<u>1.286</u>
T_{99}							T_3					
CM51	2	1.493	9.910	28.233	38.802	6.008	2	1.604	2.888	3.904	9.650	3.524
CM55	9	<u>1.058</u>	<u>1.078</u>	<u>11.261</u>	<u>3.361</u>	<u>1.240</u>	9	0.411	<u>0.548</u>	<u>0.525</u>	<u>2.581</u>	<u>0.752</u>
XK-5	10	<u>1.032</u>	25.207	28.836	75.659	7.828	10	<u>1.229</u>	5.908	5.451	17.865	4.569
MM367	7	0.498	6.842	<u>7.447</u>	29.926	5.063	3	0.265	2.245	<u>1.731</u>	8.195	3.193
NM836	6	<u>0.849</u>	<u>1.023</u>	<u>7.500</u>	<u>3.914</u>	<u>0.763</u>	4	<u>0.780</u>	<u>0.322</u>	<u>0.653</u>	<u>1.097</u>	<u>0.547</u>
CM104	3	<u>1.182</u>	<u>1.001</u>	<u>13.794</u>	<u>4.245</u>	<u>0.460</u>	1	<u>1.254</u>	<u>0.232</u>	<u>1.237</u>	<u>0.871</u>	<u>0.418</u>
MM37	8	0.213	<u>1.577</u>	<u>1.608</u>	27.828	<u>2.855</u>	7	-0.554	<u>0.008</u>	<u>0.213</u>	6.549	<u>1.505</u>
CM42	5	1.491	<u>1.086</u>	21.561	<u>12.261</u>	<u>2.561</u>	5	1.973	<u>0.283</u>	2.841	<u>3.405</u>	<u>1.514</u>
CY23	4	<u>1.089</u>	6.190	15.707	<u>18.864</u>	<u>2.482</u>	8	1.516	<u>1.249</u>	2.489	<u>4.465</u>	<u>1.450</u>
CM56	1	<u>1.094</u>	<u>2.046</u>	<u>12.693</u>	<u>6.465</u>	<u>1.951</u>	6	1.522	<u>0.832</u>	2.189	<u>3.233</u>	<u>1.261</u>

表8 参试品种粒重及灌浆参数的稳定性评价

Table 8 Evaluation on stability of grain weight and grain-filling parameters for varieties tested

V	TKW	C_0	R_{max}	T_{max}	T_{99}	D	R_{mean}	T_1	T_2	T_3	R_1	R_2	R_3
CM51	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+
CM55	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+
XK-5	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
MM367	-	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-	+	+
NM836	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
CM104	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
MM37	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
CM42	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
CY23	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
CM56	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-

注: +、- 表示某一灌浆参数稳定或不稳定。Note: +, - indicate stable or astable for a given grain filling parameter.

表9 粒重稳定性与灌浆参数稳定性之间的相关系数

Table 9 Correlation coefficients between stability of grain weight and the stability of grain filling parameters

参数 P	C_0	D	R_1	R_2	R_3	R_{max}	R_{mean}	T_1	T_2	T_3	T_{99}	T_{max}
b_i	0.572	-0.604	0.605	0.433	0.502	0.466	0.576	-0.323	-0.581	-0.564	-0.727*	-0.604
S_{di}^2	0.559	0.692*	0.751*	0.58	0.316	0.484	0.311	0.88**	-0.256	-0.197	-0.221	0.694*
S_{xi}^2	0.472	-0.798**	0.543	0.131	0.123	0.137	0.321	-0.726*	-0.245	-0.236	-0.514	-0.799**
W_i^2	0.871**	0.640*	0.846**	0.062	0.143	0.130	0.309	0.771**	-0.189	-0.119	-0.187	0.642*
ASV	0.838**	0.641*	0.776**	0.128	0.139	0.149	0.349	0.657*	-0.042	0.043	0.051	0.642*

注: *, ** 分别表示 5% 和 1% 显著性。

Note: *, ** indicate significant at the 0.05 and 0.01 levels of probability.

3 讨论

小麦粒重受多种因素影响。除了遗传控制外,环境因素尤其是抽穗前后至成熟期间的的环境条件决定着最终粒重的高低^[5-6,13-17]。本研究的环境条件差异较大,粒重的环境效应大于基因型效应。2011年江油平均粒重 50.0 g,2012年简阳仅 44.0 g。

环境因子对粒重的影响是通过影响灌浆过程而实现的,即粒重变异是各个灌浆参数变异的综合反映。本研究中各个灌浆参数的年份效应均大于基因型效应,部分灌浆参数(C_0 、 T_{max} 、 T_{99} 、 D 、 T_1 、 T_2)的地点效应也大于基因型效应。多数研究结果表明,粒重是由灌浆速率和灌浆持续期两个因子共同决定的^[6-7],但二者对粒重贡献的大小因研究材料、方法和地域的不同而存在差异。Motzo 等认为粒重主要由灌浆强度而非灌浆持续时间决定^[10],本研究也有

类似结果,即粒重与时间关联参数(T_{max} 、 T_{99} 、 D 、 T_1 、 T_2 、 T_3)的相关不显著,而与灌浆速率相关显著。宋希云等、Motzo 等研究表明,灌浆持续期存在显著的基因型差异,但灌浆持续期长短与开花期、成熟期之间的关系不大^[9-10]。本研究中,CM56 开花最早、全生育期最短,CM55 开花较迟、生育期最长,但二者的灌浆持续期却相反,CM56 达 46.62 d,而 CM55 仅 41.87 d。表明,在本研究涉及区域通过延长生育期以增加灌浆持续期可能比较困难。因为许多研究都表明,特定生态区域内小麦生育期往往同产量呈显著的负相关关系^[29],熟期较迟品种易遭遇后期恶劣环境因子的影响,使灌浆受阻,产量下降^[13-14,17]。

在灌浆速率诸参数中, R_{max} 、 R_2 、 R_3 的基因型差异较大,且 CM42、CY23、CM56 等大粒型品种具有更高的灌浆速率,这同 Motzo 等“高粒重可以通过高灌浆速率的基因型加以实现”的观点相一致^[12]。

但需要指出的是,2012 年小麦孕穗期间遭遇 2 次连续 5 d 左右的低温天气,CM56、CY23 等品种结实性受到显著影响,每穗粒数及相应的粒/m² 显著下降(数据略),造成“源足、库弱”局面,可能是其灌浆速率和粒重较高的原因之一。因为灌浆强弱和最终粒重高低往往与单位面积粒数呈显著的负相关关系,这与 Motzo 等研究结果一致^[12]。除基因型差异外,灌浆参数的环境效应也十分显著,且所有灌浆参数的年份效应都远大于基因型效应。表明灌浆参数稳定与否同环境条件密切相关,研究灌浆参数的稳定性极其重要。

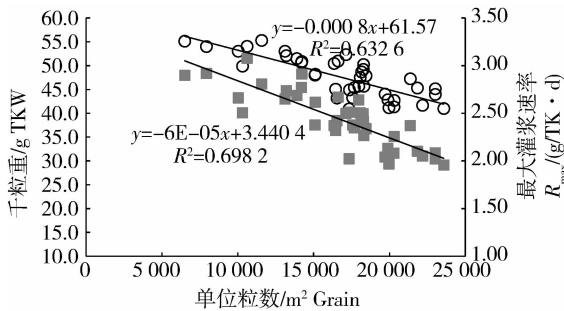


图 2 单位面积粒数与千粒重(○)和最大灌浆速率(■)之间的关系

Fig. 2 Relationships between grain number m⁻² and thousand kernel weight (○) and the maximum filling rate (■)

衡量某一性状的变异程度或稳定性时,有很多统计参数可以选择,但单一的统计参数往往会发生偏差,甚至错误^[24,19],本研究也有类似结果。比如,衡量平均灌浆速率 R_{mean} 时,CY23 的 b_i 值为 0.645,按统计标准被视为对环境不敏感,但其 ASV 却不稳定;同样,CM56 的 b_i 、 S_{di}^2 符合稳定标准,但 S_{di}^2 、 W_i^2 、ASV 均不稳定。参考 Mohammadi 等提出的多参数判别方法^[19],每个灌浆参数的稳定性在基因型之间均存在显著差异, R_1 仅 5 个品种稳定,而 R_{max} 、 R_{mean} 、 R_2 、 R_3 有 8 个品种稳定,表明多数品种灌浆速率的稳定性好于其他灌浆参数。

前人研究结果^[6-12]表明,粒重高低与多数灌浆参数相关显著,但就粒重的稳定性与灌浆参数稳定性之间的关系研究甚少。本研究表明,粒重的稳定性仅与 C_0 、 R_1 等少数灌浆参数的稳定性关系密切,表明灌浆起始势和渐增期的灌浆强度对最终粒重的稳定性起着决定性作用,也表明籽粒灌浆前期对环

境更加敏感。Calderini 等指出,孕穗至开花阶段的环境条件对粒重的影响比花后更大,此期平均温度的变化更能解释粒重变异^[29]。Wardlaw 也指出,品种对花后环境胁迫的反应受花前生长条件的调控^[30]。崔金梅等研究表明,早期粒重是影响最终粒重的关键,而生育中期的气象条件又是决定早期粒重的关键^[14]。本研究中试验环境之间的温度差异也主要体现在孕穗至开花阶段,而花后至成熟阶段非常接近。这也许正是起始势和渐增期灌浆强度稳定性与粒重稳定性密切相关的内在原因。粒重本身与环境因子之间的关系研究已有很多,至于灌浆参数稳定性高低与环境因子之间的关系还值得进一步深入研究。

按本研究所用标准衡量,CM104、CM42、NM836 和 CY23 等 4 个品种的所有灌浆参数和粒重都是稳定的。同时,CM104、CM42 还具备了较高的最大灌浆速率和适宜的灌浆时间(44.26~44.64 d),且产量高、抗逆性强^[31],二者可作为提高粒重稳定性和籽粒产量的优良亲本。四川盆地小麦在生育后期即灌浆成熟阶段极易遭遇高温干旱环境,选育布局灌浆速率高、灌浆时间适宜的品种至关重要,也是极为可能的,因为灌浆速率和灌浆时间并非连锁^[32]。同时,育种上应提高 C_0 、 R_1 的稳定性,以提高粒重的稳定性。

参 考 文 献

- [1] Slafer G A, Calderini D F, Miralles D J. Yield Components and Compensation in Wheat: Opportunities for Further Increasing Yield Potential[M] // Reynolds M P, Rajaram S, McNab A, eds. Increasing Yield Potential in Wheat: Breaking the Barriers. Mexico, D F: CIMMYT, 1996: 101-133
- [2] Fischer R A. The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson[J]. Field Crop Res, 2008, 105: 15-21
- [3] 周阳, 何中虎, 陈新民, 等. 30 余年来北部冬麦区小麦品种产量改良遗传进展[J]. 作物学报, 2007, 33(9): 1530-1535
- [4] Zhou Y, Zhu H Z, Cai S B, et al. Genetic improvement of grain yield and associated traits in the southern China winter wheat region: 1949 to 2000[J]. Euphytica, 2007(3): 465-473
- [5] 汤永禄, 吴晓丽, 李朝苏, 等. 成都平原周年耕作模式对稻茬小麦产量与品质性状的持续效应[J]. 中国农业科学, 2012, 45(18): 3721-3732
- [6] Duguid S D, Brule-Babel A L. Rate and duration of grain filling in five spring wheat (*Triticum aestivum* L) genotypes[J]. Can J Plant Sci, 1994, 74: 681-686

- [7] Kamaluddin, Singh R M, Abdin M Z, et al. Inheritance of grain filling duration in spring wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell)[J]. J Plant Bio, 2007, 50(4): 504-507
- [8] Wong L S L, Baker R J. Selection for time to maturity in spring wheat[J]. Crop Sci, 1986, 26: 1171-1175
- [9] 宋希元, 夏美翠, 李储学, 等. 不同类型小麦品种籽粒灌浆特性研究[J]. 莱阳农学院学报, 1996, 13(4): 241-245
- [10] Motzo R, Giunta F, Deidda M. Relationships between grain-filling parameters, fertility, earliness and grain protein of durum wheat in a Mediterranean environment[J]. Field Crops Res, 1996, 59: 129-142
- [11] 高翔, 董剑, 庞红喜. 小麦高产品种籽粒灌浆与粒重的关系[J]. 西北农业学报, 2002, 11(3): 33-35
- [12] 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[J]. Crop Pasture Sci, 2010, 61: 162-169
- [13] Voltas J, van Eeuwijk F A, Sombrero A, et al. Integrating statistical and ecophysiological analyses of genotype by environment interaction for grain filling of barley I. Individual grain weight[J]. Field Crops Res, 1999, 62: 63-74
- [14] 崔金梅, 朱云集, 郭天财, 等. 冬小麦粒重形成与中期气象条件关系的研究[J]. 麦类作物学报, 2000, 20(2): 28-34
- [15] Ali Y, Atta B M, Akhter J, et al. Genetic variability, association and diversity studies in wheat (*Triticum aestivum* L) germplasm[J]. Pakistan J Bot, 2008, 40(5): 2087-2097
- [16] Zhao H, Dai T B, Jing Q, et al. Leaf senescence and grain filling affected by post-anthesis high temperature in two different wheat cultivars[J]. Plant Growth Regul, 2007, 51: 149-158
- [17] Dias A S, Lidon F C. Evaluation of grain filling rate and duration in bread and durum wheat, under heat stress after anthesis[J]. J Agron Crop Sci, 2009, 195: 137-147
- [18] Ram C, Sharma G, Ortiz-Ferrera J, et al. Wheat grain yield and stability assessed through regional trials in the Eastern Gangetic Plains of South Asia[J]. Euphytica, 2007, 157: 457-464
- [19] Mohammadi R, Amri A. Comparison of parametric and non-parametric methods for selecting stable and adapted durum wheat genotypes in variable environments [J]. Euphytica, 2008, 159: 419-432
- [20] Ameen T E. Stability analysis of selected wheat genotypes under different environment conditions in Upper Egypt[J]. Afr J Agr Res, 2012, 7(34): 4838-4844
- [21] Daniela Mikulíková, Štefan Masár, Viera Horváthová, et al. Stability of quality traits in winter wheat cultivars[J]. Czech J Food Sci, 2009, 6: 403-417
- [22] Zeki M, Nevzat A H, Orhan Bayramoglu, et al. Stability of some quality traits in bread wheat (*Triticum aestivum*) genotypes[J]. J Environ Biol, 2010, 31: 489-495
- [23] 汤永禄, 吴元奇, 朱华忠, 等. 四川小麦主栽品种的品质性状表现及其稳定性[J]. 作物学报, 2010, 36(11): 1910-1920
- [24] Letta T, D'Egidio M G, Abinasa M. Stability analysis for quality traits in durum wheat (*Triticum durum* Desf) varieties under Southeastern Ethiopian conditions[J]. World J Agr Sci, 2008, 4: 53-57
- [25] 侯玉虹, 陈传永, 郭志强, 等. 作物高产群体干物质积累动态模型的构建及生长特性分析[J]. 玉米科学, 2008, 16(6): 90-95
- [26] 莫惠栋. 农业试验统计[M]. 2版. 上海: 上海科技出版社, 1992: 467-602
- [27] Hristov N, Mladenov N, Djuric V, et al. Genotype by environment interactions in wheat quality breeding programs in southeast Europe[J]. Euphytica, 2010, 174: 315-324
- [28] Robert N, Denis J B. Stability of baking quality in bread wheat using several statistical parameters [J]. Theor App Genet, 1996, 93: 172-178
- [29] Calderini D F, Savin R, Abeledo L G, et al. The importance of the period immediately preceding anthesis for grain weight determination in wheat[J]. Euphytica, 2001, 119: 199-204
- [30] Wardlaw I F. The effect of high temperature on kernel development in wheat; Variability related to pre-heading and post-anthesis conditions[J]. Aust J Plant Physiol, 1994, 21: 731-739
- [31] 汤永禄, 李朝苏, 吴春, 等. 四川盆地弱光照生态区小麦超高产技术途径分析[J]. 麦类作物学报, 2013, 33(1): 51-59
- [32] Przulj N, Mladenov N. Inheritance of grain filling rate in wheat [J]. Cereal Res Commun, 1999, 27(3): 259-266

责任编辑: 袁文业