

多粒小麦种质普冰 10696 的幼穗发育特性分析

郑永胜¹, 王丽媛¹, 王 晖¹, 张 晗¹, 王穆穆¹, 王东建¹, 刘伟华², 李汝玉¹, 李立会²
(¹山东省农业科学院作物研究所, 济南 250100; ²中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要: 小麦-冰草远缘杂交后代品系普冰 10696 具有多粒的遗传特性。为深入了解其多粒性状形成的发育进程, 本研究以多粒品系普冰 10696 和黄淮冬麦区主推品种为供试材料, 通过解剖学和统计学方法比较小花分化、退化和结实的动态进程差异, 进一步解析冰草多花多粒的特性, 为多粒基因型材料在育种中的应用提供理论参考。农艺性状比较结果显示, 普冰 10696 的多粒特性来自小穗粒数的提高, 并且未降低千粒重。幼穗发育特性分析表明, 普冰 10696 的幼穗分化具有启动早和持续时间长的发育特性; 普冰 10696 的小花发育具有分化速率快、退化慢的特性, 能够进入四分体期并最终结实的小花明显增多。普冰 10696 的幼穗和小花发育特性是决定普冰 10696 多粒的基础。

关键词: 普通小麦; 穗发育; 穗粒数; 小花分化

Analysis of Developmental Characteristics of Immature Spikes in Elite Multi-grain Wheat Germplasm Pubing10696

ZHENG Yong-sheng¹, WANG Li-yuan¹, WANG Hui¹, ZHANG Han¹, WANG Mu-mu¹,
WANG Dong-jian¹, LIU Wei-hua², LI Ru-yu¹, LI Li-hui²
(¹Crop Research Institute, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100;
²Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: The multi-grain wheat line Pubing 10696 is an offspring of common wheat cultivar that was originally crossing with a wild relative species *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn showing multi-grain characteristics. To disclose the theoretical principle for wheat breeding, this elite genetic germplasm resource together with several popular wheat varieties in the Huang-huai winter wheat region were used to decipher the developmental process of young spike/spikelet. The dynamics of floret differentiation, degeneration and seed formation were analyzed by anatomy and statistical methods. The analysis of variance (ANOVA) showed that the multi-grain characteristic of Pubing 10696 was contributed due to the increase of grain/spikelet number per spike. Interestingly, the increase of the grain number per spike did not underestimate the 1000-grain-weight. The observation of immature spike development revealed that, if compared with other wheat varieties, Pubing 10696 exhibited earlier initiation and lasting duration in the panicle differentiation. The faster differentiation and slower degeneration in the floret developmental process was further detected in Pubing10696, thus leading to the significantly increase of florets that succeeded in the tetrad stage. Altogether, the developmental characteristics of the immature spikes and florets is the factor resulting in the multi-floret and multi-grain in Pubing10696.

Key words: common wheat; spike development; grain/spike number; floret differentiation

收稿日期: 2021-08-19 修回日期: 2021-10-26 网络出版日期: 2021-12-08

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr. 20210819001>

第一作者研究方向为小麦种质资源的创制与冰草外源优异基因的挖掘, E-mail: zhengyongsheng123@163.com; 王丽媛、王晖为共同第一作者
通信作者: 李汝玉, 研究方向为植物新品种测试 (DUS 测试) 和品种鉴定技术研究, E-mail: li_ruyu@sina.com

李立会, 研究方向为小麦种质创新的理论与应用研究, E-mail: lilihui@caas.cn

基金项目: 国家自然科学基金 (31301311)

Foundation project: National Natural Science Foundation of China (31301311)

穗粒数是小麦产量进一步取得突破的关键性状^[1-4]。在当前产量水平下,要想进一步提高产量,应在保持穗数稳定基础上适当增加穗粒数^[5-7]。

小麦穗粒数的形成主要受品种遗传特性和生态环境条件的制约,经历幼穗分化的启动、小花分化、退化和结实等几个重要的生理过程,是整个幼穗发育进程的综合体现^[5]。小麦幼穗分化起始时期是营养生长向生殖生长转变的关键发育阶段,对于穗粒数的形成和最终产量的形成具有重要作用^[8]。幼穗分化启动早,器官建成阶段(生殖生长)时期长,有利于小花分化和穗粒数提高,易形成大穗型品种;幼穗分化启动晚,幼苗阶段(营养生长)时期长,有利于分蘖成穗率和穗数的提高,易形成多穗型品种。另一方面,冬小麦幼穗分化一旦启动,其抗寒性会急剧下降,难以适应黄淮冬麦区北部返青期的气温变化,容易遭遇倒春寒;而幼穗分化启动过晚易造成生育期推迟,导致晚熟难以适应后期的高温 and 干热风,进而影响产量。幼穗分化时期的长短是我国不同小麦生态区产量结构差异的重要原因^[8]。因此,调整幼穗分化启动时间对于普通小麦适应不同的生态区环境非常关键。调整营养生长和生殖生长的时间,进而协调穗数和穗粒数的关系是高产育种的一个重要方向。幼穗分化进程中小花的退化与结实率和穗粒数紧密相关,提高穗粒数的重要途径是在一定小穗数和小花数基础上,最大限度的提高小穗小花的结实率^[8]。因此解析穗粒数形成的生理发育进程,对高穗粒数种质在不同生态区的利用及穗粒数的提高具有重要的理论和现实意义。

冰草属(*Agropyron* Gaertn.)植物是小麦族中基因组为P的物种,具有二倍体($2n=2x=14$, PP)、四倍体($2n=4x=28$, PPPP)、六倍体($2n=6x=42$, PPPPPP)等不同倍性类型。四倍体冰草(*Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.)表现为多小穗、多小花、小花结实率高等特性,且具有茎秆坚韧、穗下茎长等丰产株型结构,是现代小麦品种改良的重要基因资源。中国农业科学院作物科学研究所李立会课题组在成功获得小麦/冰草远缘杂交可育后代的同时,创制了一批具有多粒特性的新种质,并育成了一批表现高穗粒数的小麦品系,是改良小麦穗粒数的重要遗传资源^[9-11]。然而到目前为止,小麦-冰草多粒新种质的小花发育进程和多粒特性仍需解析。本研究通过比较分析具有冰草多粒特性的小麦新种质普冰10696和目前黄淮冬麦区主推品种的

穗粒数形成过程中的差异,分析多粒种质的高穗粒数形成的生理特征,为该种质在育种上的应用提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

小麦-冰草衍生系普冰10696,来自普冰3558与周麦18的杂交后代,表现多粒特性,其平均穗粒数为50~70粒。以济麦22、烟农19、邯6172、矮抗58、偃展4110、周麦18、豫麦18等黄淮冬麦区主推小麦品种作为对照品种,其平均穗粒数为40~60粒。

1.2 试验方法

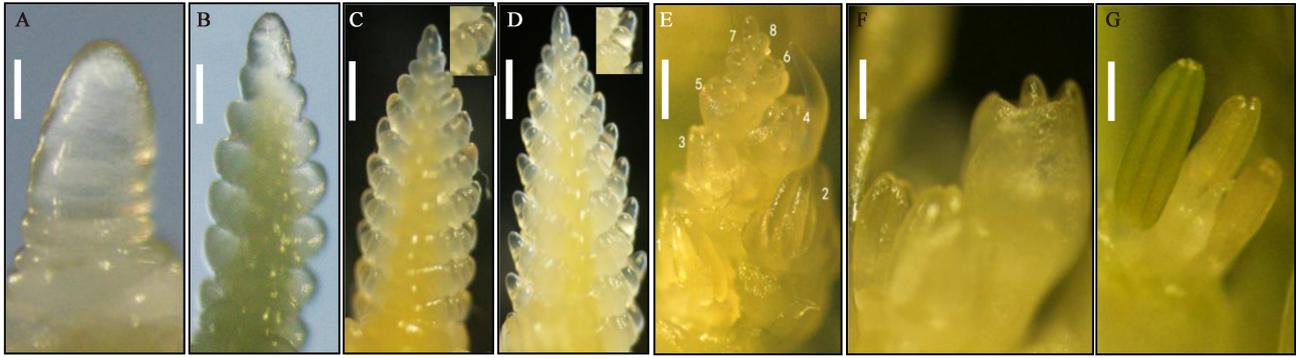
试验材料分别于2015-2016年度和2016-2017年度在山东省农业科学院作物研究所试验田进行田间种植。试验分为2组,一组用于农艺性状调查,一组用于解剖观察,进行随机区组试验设计。用于农艺性状调查的材料按小区种植,每个材料种植2个小区,小区行长6m,行距20cm,每小区6行,用小区点播机Wintersteiger Monoseed进行种植。试验小区行长2.5m,行距25cm,株距5cm,3次重复,每个重复种植3行。在10月上旬进行人工点播,按照当地的栽培技术进行试验管理。

解剖观察所有供试材料的主茎的幼穗发育时期,包括单棱期、二棱期、小花分化期、雌雄蕊原基分化期、药隔分化期、四分体时期和雌雄蕊退化期(图1)。返青期开始,每3d解剖观测1次,每个品种最少解剖5个单株以上,并且以单株的主穗幼穗发育动态为主;观察植株的幼穗分化进程,以主穗幼穗上中部第3或第4朵小穗原基发育到达的发育时期为准;幼穗原基上出现小穗原基为二棱期,观察主穗幼穗上的基部小穗、中部小穗和顶端小穗的小花的分化、发育和退化动态,记载小花数和退化小花的个数。基部小穗是指幼穗由下到上的第1排小穗,中部小穗是指第3或第4排小穗,顶端小穗是幼穗的最上部小穗;成熟期调查各品种(系)的农艺性状,包括有效穗数、主穗穗长、株高、主穗小穗数(中部第3或第4排小穗)、主穗小穗粒数、主穗穗粒数和千粒重,每个小区调查20个单株。

2 结果与分析

2.1 普冰10696与主推品种的农艺性状的差异比较

农艺性状调查结果(表1)显示,普冰10696的主穗穗粒数显著高于亲本周麦18和其他品种。普



A: 单棱期; B: 二棱期; C: 小花分化期; D: 雌雄蕊原基分化期; E: 药隔分化期; 1~8 表示小穗上分化出的小花; F: 四分体形成期;

G: 雌雄蕊退化期。A~E 的比例尺为 1 mm, F 和 G 的比例尺为 2 mm

A: Single ridge stage, B: Double ridge stage, C: Floret differentiation stage, D: Pistil and stamen differentiation stage,

E: Corpel extending round three stile of ovule, 1-8 indicate the florets of spikelet, F: Tetrad stage,

G: Pistil and stamen degeneration stage. Bar=1 mm in A-E and 2 mm in F and G

图 1 普通小麦幼穗分化进程图

Fig.1 Process of young spike differentiation in common wheat

表 1 普冰 10696 与其他推广品种的农艺性状的差异比较

Table 1 Comparison of agronomic characters between Pubing10696 and other varieties

名称 Name	株高 (cm) Plant height	有效穗数 Spike number	主穗穗长 (cm) Spike length	主穗小穗数 Spikelets number	主穗小穗粒数 Grain number per spikelets	主穗穗粒数 Grain number per spike	千粒重 (g) Thousand-grain weight
矮抗 58 Aikang 58	55 ± 2.5a	10 ± 1.5b	7.7 ± 0.6a	18.7 ± 1.1a	3.5 ± 0.3a	56.3 ± 3.2b	48.2 ± 1.5b
邯 6172 Han6172	74 ± 3.8d	20 ± 3.2c	10.0 ± 1.1d	21.7 ± 1.2b	3.7 ± 0.4a	55.7 ± 3.4b	45.9 ± 1.9a
济麦 22 Jimai22	68 ± 3.1c	15 ± 2.7c	7.8 ± 0.8a	22.2 ± 0.8b	3.7 ± 0.3a	49.0 ± 2.9a	48.5 ± 2.1b
烟农 19 Yannong19	74 ± 4.7d	11 ± 2.5b	9.8 ± 1.2d	21.9 ± 0.7b	3.7 ± 0.3a	49.3 ± 2.5a	50.5 ± 2.7b
豫麦 18 Yumai18	65 ± 3.9c	11 ± 2.1b	8.3 ± 0.7b	18.1 ± 1.3a	4.3 ± 0.4b	54.0 ± 3.4b	48.8 ± 2.5b
偃展 4110 Yanzhan4110	61 ± 3.4b	8 ± 3.1a	9.2 ± 0.8c	21.3 ± 1.1b	3.3 ± 0.4a	54.7 ± 3.2b	51.6 ± 1.9b
周麦 18 Zhoumai18	58 ± 3.2b	9 ± 1.5a	8.5 ± 0.7b	21.1 ± 0.9b	3.7 ± 0.3a	52.3 ± 3.5b	53.4 ± 2.9c
普冰 10696 Pubing10696	60 ± 3.7b	8 ± 1.9a	8.8 ± 0.7b	21.2 ± 1.1b	5.3 ± 0.6c	68.0 ± 5.1c	55.1 ± 3.1c

表中数据为平均值 ± 标准差; 同列不同小写字母表示在 0.05 水平上的差异显著性

The data in the table are the Mean ± SD, means within a column followed by the different letter are significantly different according to LSD test at 0.05 level of significance

冰 10696 的主穗小穗数与亲本周麦 18 差异不显著, 且略低于黄淮冬麦区北部的品种邯 6172、济麦 22 和烟农 19; 但是普冰 10696 的主穗小穗粒数为 5.3 粒, 显著高于周麦 18 和其他品种。在其他农艺性状上, 普冰 10696 的株高与亲本周麦 18 等黄淮冬麦区南部品种差异不大, 但是低于邯 6172、烟农 19 等北部地区的品种; 主穗穗长与亲本周麦 18 差异不显著, 显著低于邯 6172、偃展 4110 和烟农 19; 普冰 10696 的千粒重高于亲本周麦 18 和其他品种, 穗粒数的提高并没有降低千粒重。但普冰 10696 的有效穗数明显低于周麦 18 和其他推广品种。总之, 普冰 10696 的主穗穗粒数显著高于黄淮冬麦区的推广品种, 并且穗粒数的显著提高主要来自于小穗粒数的提高。

2.2 普冰 10696 与其他品种不同部位的小穗小花数和穗粒数比较

普冰 10696 的总小花数明显高于周麦 18、济麦 22 和豫麦 18 (表 2)。除顶端小穗外, 普冰 10696 的不同部位的小穗的小花数都要高于豫麦 18 和济麦 22; 与亲本周麦 18 相比, 仅有第 1、8 和 10 排小穗的小花数高于亲本周麦 18, 其他部位的小穗小花数与周麦 18 相同。比较不同部位的小穗穗粒数发现, 除第 9 排和顶端小穗外, 普冰 10696 的其他部位小穗的穗粒数都高于周麦 18、济麦 22 和豫麦 18, 尤其是中部小穗 (第 4 排小穗) 的粒数为 6 粒, 比其他品种多 2 粒, 结实率最高, 达到 66.7%。可见, 普冰 10696 的多粒特性, 小花数发育增多是基础, 小花结实率高即小穗粒数的增加是关键。

表 2 普冰 10696 和其他品种的主穗各部位小穗数、穗粒数和结实率
 Table 2 The number of floret, grain number and seeds rate of different spikelet in Pubing 10696 and other varieties

小穗部位 Spikelet position	普冰 10696				周麦 18				豫麦 18				济麦 22			
	小花数 Floret number	穗粒数 Grain number	结实率 (%) Seed rate													
第 1 排 Row 1	9	4	44.4	8	2	25.0	8	3	37.5	8	2	25.00	8	2	25.00	
第 2 排 Row 2	9	4	44.4	9	3	33.3	8	3	37.5	8	3	37.5	8	3	37.5	
第 3 排 Row 3	9	5	55.6	9	4	44.4	8	3	37.5	8	4	50.0	8	4	50.0	
第 4 排 Row 4	9	6	66.7	9	4	44.4	8	4	50.0	8	4	50.0	8	4	50.0	
第 5 排 Row 5	9	5	55.6	9	4	44.4	7	4	57.1	8	3	37.5	8	3	37.5	
第 6 排 Row 6	8	5	62.5	8	4	50.0	7	4	57.1	7	3	42.9	7	3	42.9	
第 7 排 Row 7	8	4	50.0	8	3	37.5	6	3	50.0	6	3	50.0	6	3	50.0	
第 8 排 Row 8	8	4	50.0	7	3	42.9	6	3	50.0	6	3	50.0	6	3	50.0	
第 9 排 Row 9	6	3	50.0	6	3	50.0	5	3	60.0	5	2	40.0	5	2	40.0	
第 10 排 Row 10	6	3	50.0	5	2	40.0	5	2	40.0	5	2	40.0	5	2	40.0	
顶端小穗 Top spikelet	5	2	40.0	5	2	40.0	5	2	40.0	5	2	40.0	5	2	40.0	
总计 Total	86	44	51.2	83	34	40.9	73	34	46.6	74	31	41.9	74	31	41.9	

结实率=小穗粒数/小花数的比值

Seed rate=floret number/grain number

2.3 普冰 10696 和黄淮冬麦区主推品种的阶段发育进程比较

为揭示普冰 10696 的多小穗粒数特性的发育基础,本研究分析了普冰 10696 和黄淮冬麦区主推品种的幼穗分化阶段发育特性。从幼穗分化启动至抽穗期,品种(系)间的阶段发育进程具有较大的差异(图 2)。首先小麦品系普冰 10696 的幼穗分化具有启动早和分化快的遗传特性,本试验参试品种(系)在穗分化启动前都处在单棱期,穗分化启动后幼穗从单棱期发育到二棱期明显快于其他品种,尤其是发育到二棱末期的时间比其他品种早 4~8d。其次普冰 10696 幼穗分化的持续时间最长,进入二棱期比其他品种早,但是到四分体时期仅相差 1~3d,幼穗分化持续时间比其他品种多 3~5d。可见,普冰 10696 的多花多粒特性可能与其幼穗分化启动早且持续时间长有关。

2.4 普冰 10696 不同小穗的小花分化、发育和退化特性

进一步分析普冰 10696 的小花分化和退化的动态过程发现,普冰 10696 的基部、中部和顶部小穗的小花分化速率都明显快于其他品种(图 3A、B、C)。尤其是普冰 10696 的基部和中部小穗,在进入小花分化期后,能够迅速的分化出 9 个小花。亲本周麦 18 的中部小穗虽然也能够分化出 9 个小花,但是分化出第 9 个小花的时期要比普冰 10696 晚 5~8 d。在小花退化过程中,普冰 10696 的小花退化速率要明显慢于周麦 18 和其他品种,例如普冰 10696 中部小穗的 9 个小花中的 3 个退化小花完全退化需要 9 d 的时间,而周麦 18 中部小穗的 4 个退化小花

完全退化仅需要 3 d 的时间。并且普冰 10696 的小花退化仅经历 1 次退化,而周麦 18 和其他品种的小花退化经历 2 次退化,第 1 次退化主要发生在没有进入四分体时期的上位小花,第 2 次退化的小花是能够发育到四分体期的小花。能够进入雌雄蕊分化期的小花一般都能够分化到四分体期。因此本研究统计了普冰 10696 及其他品种的中部小穗能够发育到雌雄蕊分化期的小花发育动态(图 3D)。结果表明,中部小穗能进入雌雄蕊期的小花的发育动态变化与中部小穗的总小花动态变化一致。

四分体期是小花能否结实的关键时期^[8]。本研究进一步分析了基部、中部和顶部小穗位的小花能够发育到四分体期的数目,结果表明,普冰 10696 和其他品种在不同部位的小穗的总小花数差异不大,中部和基部的小穗都能分化出 7~9 朵小花,顶部小穗分化出 5~6 朵小花(表 3)。普冰 10696 的基部、中部和顶部的小穗能够最终发育到四分体时期的小花数明显多于其他主推品种,且品种间的变异较大,尤其是中部小穗能够发育到四分体时期的小花与最终的结实粒数紧密相关。前人研究的结果已经表明,第 1 朵小花进入四分体后,1~2 d 内能发育到四分体期的小花才能结实^[8]。普冰 10696 的中部小花能快速的进入四分体期,退化仅发生在未进入四分体期的小花;而其他品种在退化阶段,未进入四分体期的小花先退化,由于小花分化速率慢,导致进入四分体期的部分小花也进行退化。可见普冰 10696 的小花分化速率快,能够进入四分体期小花明显增多。这一小花分化特性可能是普冰 10696 多粒特性的关键因素。

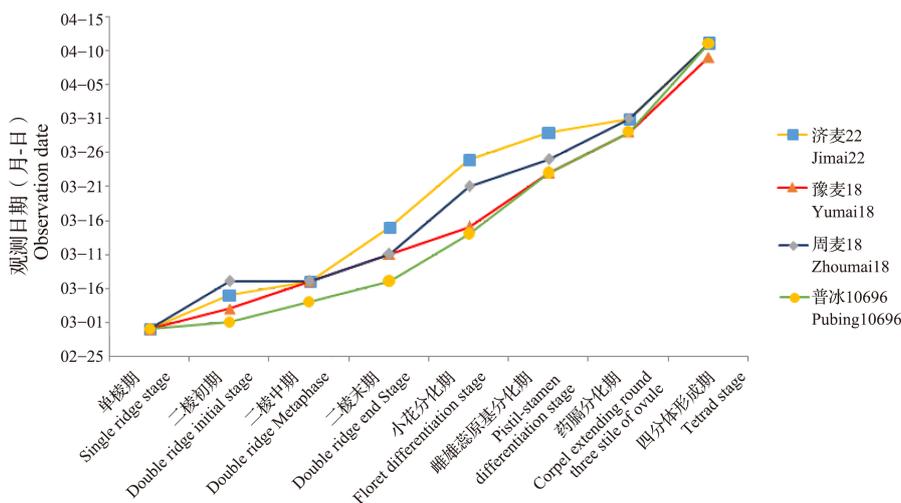
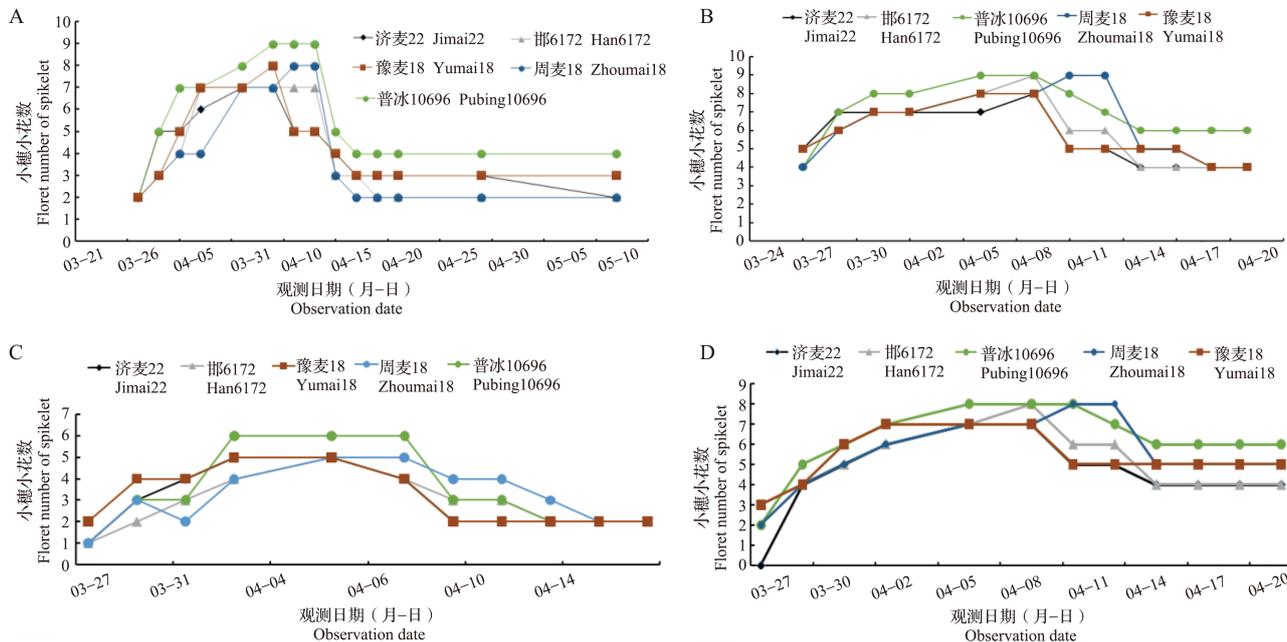


图 2 普冰 10696 和其他品种的幼穗分化发育进程图

Fig.2 Young spike differentiation and development stage diagram of Pubing10696 and other varieties



A: 基部小穗; B: 中部小穗; C: 顶端小穗; D: 能够进入雌雄蕊分化期的中部小穗

A: Basal spikelet, B: Middle Spikelet, C: Top spikelet, D: Middle spikelet capable of producing pistil and stamen

图3 普冰 10696 和其他品种的小花分化、发育和退化动态进程图

Fig.3 Dynamic process diagram of floret differentiation development and degeneration of Pubing10696 and others varieties

表3 普冰 10696 和其他品种主穗的各部位小穗的小花分化数

Table 3 The number of differentiation floret of spikelets of different parts of main spike in Pubing10696 and other varieties

名称 Name	基部小穗 Basal floret			中部小穗 Middle floret			顶端小穗 Top floret		
	总小花数	雌雄蕊期	四分体期	总小花数	雌雄蕊期	四分体期	总小花数	雌雄蕊期	四分体期
	Total florets	Pistil stage	Tetrad stage	Total florets	Pistil stage	Tetrad stage	Total florets	Pistil stage	Tetrad stage
普冰 10696 Pubing10696	9	8	6	9	8	7	6	5	4
周麦 18 Zhoumai18	8	7	5	9	8	6	6	4	3
济麦 22 Jimai22	8	7	5	8	7	6	5	4	3
烟农 19 Yannong19	7	6	4	8	7	5	5	3	2
邯 6172 Han6172	7	6	4	9	8	6	5	4	3
矮抗 58 Aikang58	8	7	5	8	7	6	5	4	3
偃展 4110 Yanzhan4110	8	7	4	8	6	4	6	4	3
豫麦 18 Yumai18	8	7	5	8	7	6	5	4	3

3 讨论

小麦的穗粒数与单位面积产量显著正相关,对产量的贡献大于亩穗数和千粒重,是影响产量的首要限制因素^[12-13]。高穗粒数基因型种质的挖掘和利用对我国目前的高产育种具有重要的意义。普冰 10696 品系携带冰草外缘的高穗粒数的优异基因型,综合性状良好,可以直接作为亲本培育适合不同生态区的小麦品种。因此本研究分析了普冰 10696 品系的多粒特性的幼穗发育,通过田间观测和解剖

分析阐明多粒特性形成的动态过程,为多粒优异基因型的利用提供理论参考。

通过分析比较普冰 10696 和主推品种间的农艺性状发现,普冰 10696 的多粒特性主要来自小穗粒数的提高。普冰 10696 的幼穗分化启动早、持续分化时间长能够分化足够多的小花。小花分化速率快和退化慢的特性能够显著提高小穗结实率。小花发育时间的延长,能够增加小穗弱势花位(上位小花)发育结实的概率,减少小花退化的数量,对穗粒数增加有积极作用^[12-13]。小麦阶段发育的遗传特性和

穗分化时期的长短是构成我国不同生态区小麦产量结构的主要差异。穗分化持续时间短,穗粒数则较少;穗分化持续时间长,穗粒数则较多。通过阶段发育进程和田间观测可以看出,普冰 10696 的幼穗具有的启动早、持续时间长的发育特性,能够很好地适应黄淮冬麦区中部和南部的生态区环境,是小麦遗传改良的优异种质。

小麦的穗粒数是由每穗结实小穗数和每小穗结实粒数构成。目前国内外对于小穗数还是小穗粒数哪一个亚性状对穗粒数的遗传效应更大并没有形成统一的观点。李丕珩^[14]的试验结果表明,小穗粒数对穗粒数的效应显著大于每穗结实小穗数。Fischer 等^[15]指出,小穗数和穗粒数都与平均穗粒数紧密相关。但是增加小穗粒数会导致籽粒大小不齐和千粒重的降低,所以有些学者认为增加每穗结实小穗数比增加每小穗粒数更为有利^[16-17]。小穗数是单棱期至小花分化期前形成,小穗数的形成需要较长的营养生长期,尽管伴随较多的分蘖和成穗数,但是往往会推迟抽穗期和成熟期,造成晚熟^[18]、影响千粒重^[19]等一系列遗传负效应。因此小麦穗粒数的改良应该在维持结实小穗数的基础上进一步提高小穗粒数^[5]。目前主推品种间的小穗数基本都在 20 个左右,主穗粒数基本都在 50 粒左右,可见目前主推品种间的穗粒数遗传变异不大,穗粒数的提高明显遇到瓶颈,缺乏高穗粒数的优异基因型。普冰 10696 品系的多粒遗传特性是来源于近缘种冰草的多粒基因型,其遗传效应是通过提高小穗粒数来显著提高穗粒数。通过分析品种间的千粒重发现,普冰 10696 的千粒重不仅没有下降,反而显著高于除周麦 18 外的其他品种。普冰 10696 中的多粒基因型在显著提高小穗粒数的同时对千粒重并没有显著的负效应。

许多研究已经表明,提高穗粒数是提高目前小麦产量的主要途径。于振文等^[20]认为,要想发挥小麦的生产潜力,主攻方向在于提高小麦穗的小花结实率。而小花结实率与小花发育速度的快慢和发育时间长短密切相关。通过对普冰 10696 品系的小花分化、发育和退化的动态进程持续观测和分析发现,普冰 10696 小穗能够分化出的小花在数目上与主推品种间差异不大,基部和中部都能够分化出 7~9 朵,顶部都能够分化出 5~6 朵。但最终能够结实的小花,普冰 10696 要明显的高于其他主推品种,尤其是中部的小花结实率。普冰 10696 的多粒特性主要是通过提高小花的结实率来增加穗粒数。Langer

等^[21]认为小穗上下位发育较慢的小花,如果落后于上位小花一个时期或几个时期时则不能结实。通过分析小花分化、发育和退化的动态进程,表明普冰 10696 的小花结实率高与小花分化速率快紧密相关。普冰 10696 小花分化速率快的特性导致较多的小花进入雌雄蕊原基分化期和四分体形成期,进而继续分化和成为有效结实小花,这可能是小花能否最终结实的关键原因。

本研究通过解剖和田间观察多粒基因型的普冰 10696 品系和主推品种的穗分化阶段发育进程和小花分化、发育和退化的动态进程,进一步揭示了普冰 10696 的多粒特性主要来自于小穗粒数的提高,由于小花分化早、速率快导致小花多且结实率高。本研究为来源于冰草的多粒基因型在小麦遗传改良的应用提供理论基础。

参考文献

- [1] 吴金城,鲁海泉,吴昱汀. 小麦产量构成因素. 河南科技, 1990(4): 25
Wu J C, Lu H Q, Wu X T. Yield components of wheat. Henan Science and Technology, 1990(4): 25
- [2] 周芳菊,陈桥生,张道荣,汤清益,姜齐斌,王艳,刘先斌,陆天泰. 小麦产量构成因素的相关性分析. 湖北农业科学, 2012(23): 56-58
Zhou F J, Chen Q S, Zhang D R, Tang Q Y, Jiang Q B, Wang Y, Liu X B, Lu T T. Correlation analysis on yield components of wheat. Hubei Agricultural Sciences, 2012(23): 56-58
- [3] 王岩. 小麦产量及其构成因素的育种分析. 小麦研究, 1996, 17(3): 17-19
Wang Y. Breeding analysis of wheat yield and its components. Wheat Study, 1996, 17(3): 17-19
- [4] Klepper B, Rickman R W, Waldman S, Chevalier P. The physiological life cycle of wheat: Its use in breeding and crop management. Euphytica, 1998, 100: 341-347
- [5] 王兆龙,曹卫星,戴廷波. 小麦穗粒数形成的基因型差异及增粒途径分析. 作物学报, 2001, 27(2): 236-242
Wang Z L, Cao W X, Dai T B. Genotypic differences in formation of kernel number per spike and analysis of improvement approaches in wheat. Acta Agronomica Sinica, 2001, 27(2): 236-242
- [6] 郑春风,任伟,朱慧杰,朱云集,郭天财,王晨阳. 不同年代小麦品种小花发育模式及结实特性的差异. 麦类作物学报, 2013, 33(4): 669-674
Zheng C F, Ren W, Zhu H J, Zhu Y J, Guo T C, Wang C Y. Models of floret development and characteristics of grain seedset in wheat cultivars of different years. Journal of Triticeae Crops, 2013, 33(4): 669-674
- [7] 张永江,孙东海,周有炎,姚存章,徐燕,袁宏峰. 小麦单株成穗力的表达及其与穗部性状的关系分析. 现代农业科技, 2008(23): 194-195
Zhang Y J, Sun D H, Zhou Y Y, Yao C Z, Xu Y, Yuan H F. Expression of spike forming ability per plant and its relationship with spike traits in wheat. Modern Agricultural Science and

- Technology, 2008 (23): 194-195
- [8] 金善宝. 中国小麦学. 北京: 中国农业出版社, 1996: 82-90
Jin S B. Chinese wheat. Beijing: China Agricultural Press, 1996: 82-90
- [9] 杜丽媛, 刘伟华, 杨欣明, 李秀全, 李立会. 小麦-冰草新种质普冰2011姊妹系的育种效应分析. 植物遗传资源学报, 2016, 17(3): 395-403
Du L Y, Liu W H, Yang X M, Li X Q, Li L H. Breeding achievement analysis of novel wheat-*Agropyron cristatum* germplasm sister lines Pubing2011. Journal of Plant Genetic Resources, 2016, 17(3): 395-403
- [10] 韩海明, 白丽, 刘伟华, 杨欣明, 高爱农, 李秀全, 李立会. 小麦-冰草多粒新种质的抗白粉病和高分子量麦谷蛋白亚基组成分析. 植物遗传资源学报, 2013, 14(1): 31-35
Han H M, Bai L, Liu W H, Yang X M, Gao A N, Li X Q, Li L H. Powdery mildew resistance and HMW-GS composition analysis of novel wheat-*Agropyron cristatum* germplasm possessing large kernel number. Journal of Plant Genetic Resources, 2013, 14(1): 31-35
- [11] 卢翔, 张锦鹏, 王化俊, 杨欣明, 李秀全, 李立会. 小麦-冰草衍生后代3558-2穗部相关性状的遗传分析和QTL定位. 植物遗传资源学报, 2011, 12(1): 86-91
Lu X, Zhang J P, Wang H J, Yang X M, Li X Q, Li L H. Genetic analysis and QTL mapping of wheat spike traits in a derivative line 3558-2 from wheat \times *Agropyron cristatum* off spring. Journal of Plant Genetic Resources, 2011, 12(1): 86-91
- [12] Fischer R A. The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson. Field Crops Research, 2008, 105(1): 15-21
- [13] Sinclair T R, Jamieson P D. Grain number, wheat yield, and bottling beer: An analysis. Field Crops Research, 2006, 98(1): 60-67
- [14] 李丕珩. 北方冬小麦高产育种中产量因子设计目标的研究. 作物学报, 1983, 9(3): 189-194
Li P H. Research on the objective for design of yield factors in breeding of high-yielding wheat. Acta Agronomica Sinica, 1983, 9(3): 189-194
- [15] Fischer R A, Hillerislambers D. Effect of environment and cultivar on source limitation to grain weight in wheat. Australian Journal of Agricultural Research, 1978, 29(1): 301-306
- [16] 罗洪溪, 张效良, 马万民. 小麦超大穗材料的选育. 国外农学: 麦类作物, 1993(4): 34-36
Luo H X, Zhang X L, Ma W M. Breeding of wheat super-big spike materials. Agronomy Abroad: Wheat Crops, 1993(4): 34-36
- [17] 李维平. 小麦多小穗新种质创新与选育方法研究. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 1993, 21(3): 37-40
Li W P. A new inherited resource creation of wheat with more spikelets and its breeding and selecting method. Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition, 1993, 21(3): 37-40
- [18] 张国泰. 小麦顶小穗的形成特点及其与大穗的关系. 作物学报, 1989, 15(4): 349-354
Zhang G T. Forming characteristic of apical spikelet of winter wheat and its relation to bigger spike. Acta Agronomica Sinica, 1989, 15(4): 349-354
- [19] 张小燕, 宋哲民. 陕西关中小麦品种更替中性状演变及其发展方向. 西北植物学报, 1994(4): 295-302
Zhang X Y, Song Z M. Evolutionary changes and futureprospects in characters of wheat cultivars in central Shaanxi plain. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 1994(4): 295-302
- [20] 于振文, 徐强. 小麦的穗花发育. 麦类作物学报, 1985(1): 19-22
Yu Z W, Xu Q. Development of spike and flower in wheat. Journal of Triticeae Crops, 1985(1): 19-22
- [21] Langer R H M, Hanif M. A study of floret development in wheat (*Triticumaestivum* L.). Annals of Botany, 1973, 37(152): 743-751