



小麦种质资源耐热性评价

王小波¹, 关攀峰¹, 辛明明¹, 汪永法¹, 陈希勇², 赵爱菊², 刘曼双³, 李红霞³, 张明义⁴, 逯腊虎⁴,
魏亦勤⁵, 刘旺清⁵, 张金波⁶, 倪中福¹, 姚颖垠¹, 胡兆荣¹, 彭惠茹¹, 孙其信¹

(¹ 中国农业大学农学院/农业生物技术国家重点实验室/杂种优势研究与利用教育部重点实验室/作物遗传改良北京市重点实验室, 北京 100193;

² 河北省农林科学院粮油作物研究所/河北省作物遗传育种实验室, 石家庄 050035; ³ 西北农林科技大学农学院, 陕西杨凌 712100;

⁴ 山西省农业科学院小麦研究所, 山西临汾 041000; ⁵ 宁夏农林科学院农作物研究所, 宁夏永宁 750105;

⁶ 新疆农业科学院农作物品种资源研究所, 乌鲁木齐 830091)

摘要: 【目的】利用热感指数作为耐热性鉴定指标, 分别对冬、春小麦种质资源进行高通量耐热性鉴定, 筛选耐热种质资源, 为小麦耐热性育种提供材料基础。【方法】冬小麦材料采用延期播种、春小麦材料种植在温度有显著差异的地理环境下, 人为致使小麦灌浆期遭遇高温胁迫。根据不同环境处理的千粒重值计算冬、春小麦各个材料的热感指数。依据热感指数, 对来自中国不同小麦生态区和国外不同地区和组织的 1 325 份小麦种质资源, 包括 688 份冬小麦和 637 份春小麦, 分别进行耐热性评价。热感指数小于 0.5 为极耐热材料、大于等于 0.5 小于 1 为中等耐热材料、大于等于 1 小于 1.5 为中等热敏感材料、大于等于 1.5 为极敏感材料。【结果】冬小麦和春小麦热胁迫处理组灌浆期平均最高温度分别高于对照组 1.91℃和 7.09℃, 且热胁迫处理组千粒重与对照组相比均有显著降低。根据热感指数分级评价结果, 极耐热冬、春小麦材料 31 和 48 份, 占供试材料的 4.51%和 7.54%; 极敏感冬、春小麦材料 19 和 58 份, 占供试材料的 2.76%和 9.11%; 其余大多数材料为中间类型(中等耐热材料和中等热敏感材料)。从中国小麦生态区域的地理分布来看, 来自南部麦区(西南冬麦区、青藏春冬麦区、长江中下游冬麦区)的冬小麦材料耐热性整体高于来自北部麦区(北部冬麦区、黄淮冬麦区)的冬小麦材料。对于春小麦, 来自新疆春冬麦区的材料耐热性最强, 平均热感指数为 0.70, 且其中 88.00%的材料属于耐热材料(极耐热材料或中等耐热材料); 此外, 来自国际干旱地区农业研究中心的春小麦平均热感指数为 0.88, 也表现出较强的耐热性。来自 CIMMYT 的人工合成六倍体材料耐热性最弱, 平均 HSI 为 1.18, 其中 69.58%的材料为热敏感材料(中等热敏感材料和极敏感材料)。【结论】采用延期播种或在高温的地理环境下种植能使小麦在灌浆期遭遇高温胁迫。以千粒重热感指数作为评价指标, 对 1 325 份小麦种质资源进行高通量耐热性鉴定, 综合考虑正常条件下的产量潜力和高温条件下的耐热性, 筛选出优异耐热资源 103 份, 可用于相应生态区小麦的耐热性遗传改良。

关键词: 小麦; 种质资源; 耐热性; 热感指数; 生态区

Evaluation of Heat Tolerance in Wheat Germplasm Resources

WANG XiaoBo¹, GUAN PanFeng¹, XIN MingMing¹, WANG YongFa¹, CHEN XiYong², ZHAO AiJu²,
LIU ManShuang³, LI HongXia³, ZHANG MingYi⁴, LU LaHu⁴, WEI YiQin⁵, LIU WangQing⁵,
ZHANG JinBo⁶, NI ZhongFu¹, YAO YingYin¹, HU ZhaoRong¹, PENG HuiRu¹, SUN QiXin¹

收稿日期: 2019-05-15; 接受日期: 2019-08-03

基金项目: 国家自然科学基金国际(地区)合作与交流项目(31561143013)、国家重点研发计划(2016YFD0100102)、宁夏农林科学院自主研发项目(NKYJ-17-15)

联系方式: 王小波, E-mail: xplayplus@hotmail.com. 通信作者孙其信, E-mail: qxsun@cau.edu.cn

¹College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University/State Key Laboratory for Agrobiotechnology/Key Laboratory of Crop Heterosis and Utilization (MOE)/Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Beijing 100193; ²Institute of Cereal and Oil Crops of Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences/Hebei Crop Genetic Breeding Laboratory, Shijiazhuang 050035; ³Agronomy College, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi; ⁴Institute of Wheat, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Linfen 041000, Shanxi; ⁵Crop Research Institute of Ningxia Agriculture and Forestry Sciences, Yongning 750105, Ningxia; ⁶Institute of Crop Germplasm Resource, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830091)

Abstract: 【Objective】 High-throughput evaluation of winter and spring wheat accessions for heat tolerance via heat susceptibility index (HSI) could provide the potentially superior accessions for heat-tolerant breeding programs. 【Method】 In order to expose plants to high temperatures during grain filling period, winter wheat accessions were sown in normal and late seasons, and spring wheat accessions were sown in different geographical environments with contrasting temperatures. The thousand grain weight (TGW) of winter and spring wheat accessions were measured under normal and heat stress environments, respectively. HSI was calculated from the TGW data of two different conditions. Using heat susceptibility index, 1 325 wheat germplasms from different wheat ecological zones of China, and international areas and organizations, including 688 winter wheat accessions and 637 spring wheat accessions, were evaluated for heat tolerance. Genotypes were classified into four tolerant grades, i.e. highly heat-tolerant ($HSI < 0.50$), medium heat-tolerant ($0.5 \leq HSI < 1$), medium heat-susceptible ($1 \leq HSI < 1.5$) and highly heat-susceptible ($HSI > 1.5$).

【Result】 The average maximum temperature at grain filling stage under heat stress condition was higher than that of the controls by 1.91℃ for winter wheat and 7.09℃ for spring wheat, respectively. TGW under heat stress condition was significantly lower than that of the corresponding control. According to the grading evaluation results of HSI, thirty-one and 48 highly heat-tolerant winter and spring wheat accessions accounted for 4.51% and 7.54% of the test materials, 19 and 58 highly heat-susceptible winter and spring wheat accessions accounted for 2.76% and 9.11% of the tested materials, and the rest were medium germplasms (medium heat-tolerant and medium heat-susceptible). According to the geographical distribution of wheat ecological regions, winter wheat from the southern wheat region (Southwestern Winter Wheat Zone, Qinghai Tibetan Plateau Spring and Winter Wheat Zone, and Middle and Lower Yangtze Valley Winter Wheat Zone) were more tolerant than that from northern wheat region (Northern Winter Wheat Zone, and Yellow and Huai River Winter Wheat Zone). For spring wheat, the average HSI of accessions from Xinjiang Spring and Winter Wheat Zone was 0.70, which was the most heat-tolerant, and 88.00% of the accessions belong to heat-tolerant (highly heat-tolerant or medium heat-tolerant) germplasms. In addition, the average HSI of spring wheat from the International Center for Agricultural Research in the Dry Areas (ICARDA) with 0.88 showed heat-tolerant. The synthetic hexaploid wheats from CIMMYT had the weakest heat tolerance, with an average HSI of 1.18, of which 69.58% were heat-susceptible germplasms (medium heat-susceptible and highly heat-susceptible). 【Conclusion】 Delayed sowing or planting in environment with high temperatures can make wheat encounter high temperature stress at grain filling stage. High-throughput method based on the HSI of TGW was performed to evaluate heat tolerance of 1 325 winter and spring wheat germplasms. Overall, one hundred and three heat-tolerant germplasms with high yield potential were identified, which could be used as parents developing heat-tolerant wheat varieties.

Key words: wheat; germplasm; heat-tolerance; heat susceptible index; ecological zone

0 引言

【研究意义】随着温室效应的加剧,全球气温不断升高^[1]。小麦属于喜凉作物,起源于温带,高温胁迫已成为小麦生产中的主要不利因素之一^[2-5]。据估算,在小麦灌浆期内,温度每高于最适温度(24℃)1℃,产量将下降3%—4%^[6]。在中国,黄淮及新疆等小麦主产区高温还常伴随干旱同时出现,形成干热风天气,其危害范围可达该区域小麦种植面积的三分之二左右,使小麦减产10%—20%^[7];北方和长江中下游麦区小麦生产中也时常发生“高温逼熟”灾

害,直接对小麦生产造成危害^[8]。对于稳定粮食产量,提高小麦品种的耐热性是十分有必要的^[9-11]。因此,鉴定和筛选耐热种质资源,培育耐热品种,以应对气候变化和保障小麦高产稳产具有十分重要的意义。

【前人研究进展】小麦耐热性是多基因控制的复杂数量性状^[12-13],受环境影响大,性状考察难度也较大。目前,小麦耐热性表型的选择多基于相关性状的间接选择^[13]。人工模拟高温胁迫的鉴定方法在小麦种质耐热性研究中应用最为广泛,常用的评价指标有热感指数(heat susceptibility index, HSI)^[14-15]、产量指数^[16]、细胞膜的热稳定性^[17]、冠层温度衰减^[18]、灌浆速率^[19]

等。李世平等^[20]利用分期播种的方法模拟大田生产条件下小麦籽粒灌浆后期的高温胁迫, 根据千粒重热感指数对 34 份小麦材料进行耐热性研究, 共鉴定出 12 份后期耐热性较好的材料。温辉芹等^[21]利用同样的方法对 26 份山西省小麦材料进行了耐热性评价, 共鉴定出 17 份耐热材料。李召锋等^[16]利用塑料大棚对 19 份新疆春小麦品种在灌浆中后期进行高温处理, 采用千粒重热感指数、产量指数及容重热感指数相结合的方法对供试材料的耐热性进行评价, 共鉴定出 6 份耐热材料。陈冬梅等^[22]利用大棚增温的方法对黄淮麦区的 100 份小麦品种进行耐热性鉴定, 根据千粒重热感指数和产量热感指数的综合评定, 筛选出 26 份耐热材料。此外, 耿晓丽等^[17]、傅晓艺等^[23]、仪小梅等^[24]还应用了细胞膜热稳定性、抗逆系数和抗逆指数等评价指标对小麦耐热性进行了研究。【本研究切入点】对小麦种质资源进行耐热性评价及筛选是耐热性育种的基础。虽然前人对小麦耐热性方面进行了大量的研究, 但研究多集中在耐热鉴定方法评价和小麦对高温的生理生化反应等方面。另外, 前人研究利用的材料数目通常较少, 且材料来源多为单一生态区, 对小麦耐热资源的分布情况也没有研究, 亟需对小麦遗传资源进行大规模耐热性评价。【拟解决的关键问题】本研究对搜集的具有广泛代表性的 1 325 份国内外小麦种质资源(中国小麦核心种质、骨干亲本、来自不同生态区的小麦推广品种和高代品系及国外引进资源)进行耐热性鉴定和分析, 基于千粒重热感指数, 评价种质资源耐热性, 并筛选优异耐热种质, 为种质资源的进一步精准评价和耐热性遗传改良提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验材料共 1 325 份, 包括冬麦材料 688 份, 春麦材料 637 份。其中, 国内材料 835 份, 包括了小麦核心种质和骨干亲本以及来自中国 8 大小麦生态区的推广品种和高代品系(北部冬麦区 218 份, 东北春麦区 7 份, 西北春麦区 11 份, 黄淮冬麦区 363 份, 新疆春冬麦区 25 份, 长江中下游冬麦区 88 份, 西南春麦区 16 份, 青藏春冬麦区 107 份)。另外, 还从美国、日本、法国、意大利、罗马尼亚等国家引进冬小麦品种 59 份, 从国际玉米小麦改良中心(International Maize and Wheat improvement Centre, CIMMYT)引进的人工合成六倍体等春小麦种质资源 194 份, 从国际干旱地区农业研究中心(International Center for

Agricultural Research in the Dry Areas, ICARDA)引进耐热抗旱春小麦资源 237 份。春、冬麦材料在各麦区的具体份数和类型见表 1。

1.2 试验方法

冬小麦材料 2014—2015 年度、2015—2016 年度和 2016—2017 年度分别种植在河北石家庄(114.83°E, 38.03°N)、陕西咸阳(108.93°E, 34.62°N)和山西临汾(111.52°E, 36.08°N), 试验设对照组与高温处理组。对照组于 10 月 1—8 日适期播种; 高温处理组推迟到 2 月 10—15 日左右播种, 播种前浸种 8 h, 在种子胚露白时播种, 使其顺利通过春化, 在生长后期遭遇高温胁迫, 均采用 3 次重复。春小麦材料试验于 2015 年、2016 年和 2017 年分别种植在新疆吐鲁番(89.19°E, 42.95°N)、银川(106.25°E, 38.28°N), 以银川作为对照组, 新疆吐鲁番为高温处理组, 通过不同地理环境温度的差异实现高温胁迫的目的。两试验点均于 3 月 10 日左右适期播种, 3 次重复。春小麦在当年成熟后随机选取 15 个主穗, 使用杭州万深检测科技有限公司开发的 SC-G 型自动种子考种分析及千粒重仪测定千粒重, 以其最优线性无偏估计值(best linear unbiased prediction, BLUP)作为多年多点千粒重的估计值^[25]。利用 R 的 lme4 包, 基于 REML 的混合线性模型进行计算。

1.3 耐热性评价方法

根据 FISCHER 与 MAURER^[26]的方法, 利用千粒重的 BLUP 值计算热感指数(heat susceptibility index, HSI)。 $HSI = [(1 - TGW_{heatstress} / TGW_{control}) / D]$, 其中 $TGW_{heatstress}$ 为某一小麦材料在热胁迫环境下的千粒重, $TGW_{control}$ 为对照环境下的千粒重。D 表示胁迫强度, $D = (1 - X_{heatstress} / X_{control})$, $X_{heatstress}$ 为所有参试材料在热胁迫环境下千粒重的平均值, $X_{control}$ 为所有参试材料在对照环境下千粒重的平均值。以 HSI 为耐热性评价指标, 评价标准如下: $HSI < 0.5$ 为极耐热材料, $0.5 \leq HSI < 1$ 为中等耐热材料, $1 \leq HSI < 1.5$ 为中等热敏感材料, $HSI \geq 1.5$ 为极敏感材料。

2 结果

2.1 千粒重联合方差分析

通过对千粒重进行方差分析(表 2), 结果表明, 冬、春小麦基因型与环境(地点、年份、热处理)以及基因型与环境的交互作用均达到极显著水平。对于冬小麦种质, 基因型的平方和占总变异的 31.76%; 环境中不同处理间的平方和占总变异的 42.60%, 是变异

表 1 来自不同地理环境的小麦种质资源耐热性比较

Table 1 Comparison of heat tolerance in wheat from different geographic environments

材料类型 Material type	材料来源 Material source	材料数 Number of genotype	热感系数 HSI		极耐热 所占比率 Percent of extreme heat resistant (%)	中等耐热 所占比率 Percent of medium heat resistant (%)	中等热敏感 所占比率 Percent of medium heat sensitive (%)	极热敏感 所占比率 Percent of extreme heat sensitive (%)
			平均 BLUP Mean BLUP	标准差 SD				
冬小麦 Winter wheat	北部冬麦区 NWWZ	218	1.05	0.26	1.38	44.95	49.54	4.13
	黄淮冬麦区 YHRVWWZ	363	0.95	0.25	4.13	51.79	43.80	0.28
	青藏春冬麦区 QTPSWWZ	4	0.56	0.37	25.00	75.00	0	0
	西南冬麦区 SCWWZ	16	0.59	0.27	31.25	68.75	0	0
	国外引进品种 GRA	59	1.18	0.33	1.69	25.42	57.63	15.25
	长江中下游冬麦区 MLYVWWZ	28	0.74	0.30	21.43	64.29	14.29	0
春小麦 Spring wheat	CIMMYT	194	1.18	0.42	5.15	25.26	48.45	21.13
	ICARDA	237	0.88	0.27	8.86	54.85	35.86	0.42
	长江中下游冬麦区 MLYVWWZ	60	1.07	0.39	5.00	25.00	51.67	18.33
	东北春麦区 NSWZ	7	0.83	0.50	28.57	28.57	42.86	0
	青藏春冬麦区 QTPSWWZ	103	1.00	0.29	4.85	41.75	49.51	3.88
	西北春麦区 NSEZ	11	1.16	0.27	0	36.36	54.55	9.09
	新疆春冬麦区 XSWWZ	25	0.70	0.26	28.00	60.00	12.00	0

CIMMYT: 国际玉米小麦改良中心 International Maize and Wheat Improvement Center; ICARDA: 国际干燥地区农业研究中心 International Centre for Agricultural Research in Dry Areas; NWWZ: 北部冬麦区 Northern Winter Wheat Zone; YHRVWWZ: 黄淮冬麦区 Yellow and Huai River Valley Winter Wheat Zone; MLYVWWZ: 长江中下游冬麦区 Middle and Lower Yangtze Valley Winter Wheat Zone; QTPSWWZ: 青藏春冬麦区 Qinghai Tibetan Plateau Spring and Winter Wheat Zone; SWWZ: 西南冬麦区 Southwestern Winter Wheat Zone; NSWZ: 东北春麦区 Northeast Spring Wheat Zone; NSEZ: 西北春麦区 Northwest Spring Wheat; XSWWZ: 新疆春冬麦区 Xinjiang Spring and Winter Wheat Zone; GRA: 国外引进品种 Germplasm Resources from Abroad

表 2 千粒重方差分析结果

Table 2 Variance analysis of thousand grain weight

材料类型 Material type	变异来源 Source of variation		自由度 Degree of freedom	平方和 SS Sum of squares	均方和 MS Mean squares	F 值 F value	变异所占百分数 Total variation (%)
冬小麦 Winter wheat	基因型 Genotype(G)	基因型 Genotype(G)	687	762885	1110	102.753***	31.76
	环境 Environment(E)	地点 Local(L)	2	137384	68692	6356.252***	5.72
		年份 Year(Y)	2	21980	10990	1016.95***	0.92
		处理 Treatment(T)	1	1023122	1023122	94672.04***	42.60
	交互作用 Interaction(G×E)	基因型×地点(G×L)	1374	47536	35	3.201***	1.98
		基因型×年份(G×Y)	1374	39622	29	2.668***	1.65
		基因型×处理(G×T)	687	118705	173	15.988***	4.94
		剩余方差 Residual	23188	250593	11		10.43
春小麦 Spring wheat	基因型 Genotype(G)	基因型 Genotype(G)	636	111558	175	19.58***	45.63
	环境 Environment(E)	地点 Local(L)	1	53702	53702	5994.457***	21.97
		年份 Year(Y)	2	294	147	16.433***	0.12
	交互作用 Interaction(G×E)	基因型×地点(G×L)	636	14966	24	2.627***	6.12
		基因型×年份(G×Y)	845	17975	21	2.375***	7.35
		剩余方差 Residual	5131	45966	9		18.80

***表示达到极显著差异 ($P<0.001$)

***Represents significant difference at $P<0.001$

的主要来源。说明高温胁迫处理对千粒重有较大的影响，这表明通过推迟播种的方法，对冬麦材料耐热性研究是有效的。对于春小麦种质，基因型的平方和是变异的主要来源，占总变异的 45.63%，环境中不同地点（即热胁迫处理）间的平方和占总变异的 21.97%。说明通过不同地理环境间温度差异对春小麦进行热胁迫处理及评价不同种质材料耐热性是可行的。

2.2 高温胁迫对千粒重的影响

由于后期高温胁迫主要影响籽粒灌浆，使千粒重下降，进而导致产量降低。为进一步评价高温胁迫的处理效果，比较了不同处理下灌浆期平均最高气温的差异（图 1），发现无论是冬小麦还是春小麦群体，处理组与对照组均存在明显差异。冬小麦热胁迫处理

组在灌浆期的平均最高气温为 29.71℃，比正常对照组平均高 1.91℃；春小麦新疆试验点平均最高气温为 37.14℃，比银川试验点高出 7.09℃。进一步分析了高温胁迫条件对小麦千粒重的影响，结果（图 2 和表 3）显示，热胁迫处理组千粒重与对照组相比均有显著降低，表明形成了热胁迫选择压力，即高温胁迫明显抑制了小麦籽粒干物质的积累，从而导致千粒重的降低。

2.3 千粒重热感指数分析及耐热性评价

根据热感指数公式分别计算冬小麦材料和春小麦材料在不同环境下的千粒重热感指数（表 4）。在 688 份冬小麦材料中，极耐热、中等耐热、中等热敏感、极热敏感的种质资源分别为 31、333、305 和 19 份，分别占 4.51%、48.40%、44.33%和 2.76%；在 637 份

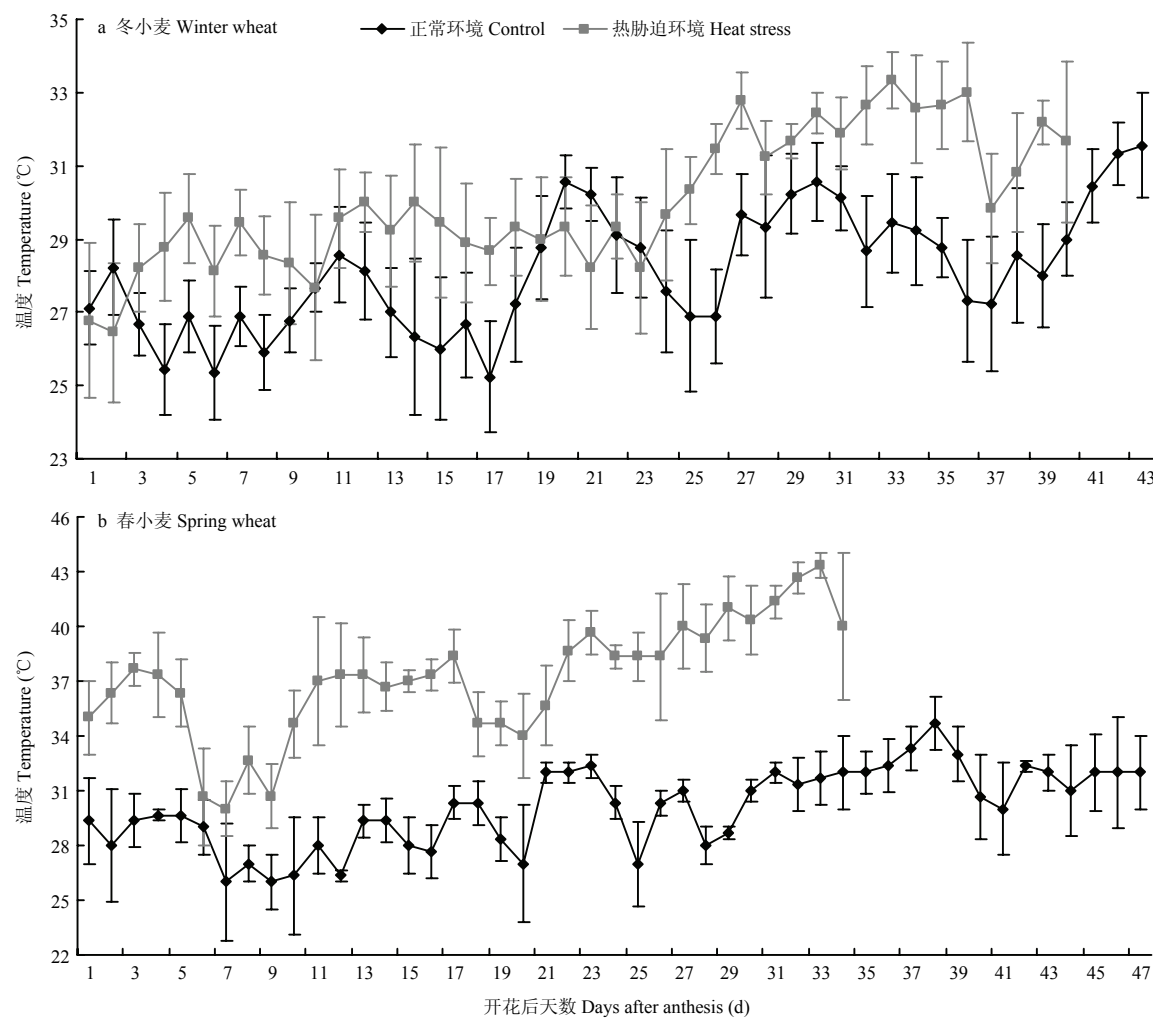


图 1 冬小麦（a）和春小麦（b）在灌浆期间正常环境与热胁迫环境的平均最高温度折线图

Fig. 1 Line chart of the average maximum temperature of winter (a) and spring (b) wheat under normal and heat stress during grain filling

表 3 灌浆期热胁迫对小麦千粒重的影响

Table 3 Effect of heat stress at grain filling stage on thousand grain weight of wheat

材料类型 Material type	试验处理 Test measures	千粒重 Thousand grain weight (g)		
		最高值 Maximum	最低值 Minimum	平均值 Mean
冬小麦 Winter wheat	对照 Control group	57.37	23.93	44.89
	热胁迫 Heat stress group	43.99	17.12	32.47
春小麦 Spring wheat	宁夏 Ningxia	55.65	31.61	44.88
	新疆 Xinjiang	48.47	28.41	38.95

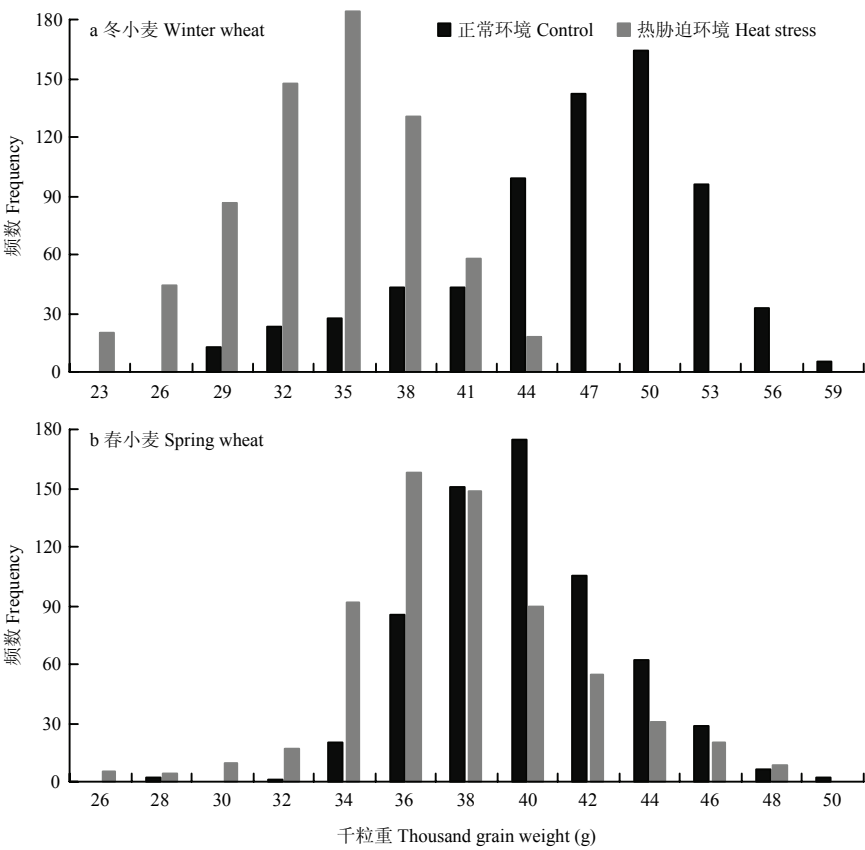


图 2 冬小麦（688 份）和春小麦（637 份）在正常环境与热胁迫环境条件下千粒重（BLUP）分布
Fig. 2 Distribution of thousand grain weight (BLUP) in winter wheat (688 accessions) and spring wheat (637 accessions) under normal and heat stress environmental conditions

表 4 供试冬小麦材料（688 份）和春小麦材料（637 份）耐热性分布

Table 4 Distribution of heat tolerance for winter (688 accessions) and spring (637 accessions) wheat

评价 Evaluation	热感指数 Heat susceptibility index	材料数 Number of genotype		比率 Percent (%)	
		冬小麦 Winter wheat	春小麦 Spring wheat	冬小麦 Winter wheat	春小麦 Spring wheat
极耐热 Extreme heat resistant	HSI<0.5	38	48	4.51	7.54
中等耐热 Medium heat resistant	0.5≤HSI<1	323	258	48.40	40.50
中等热敏感 Medium heat sensitive	1≤HSI<1.5	303	273	44.33	42.86
极敏感 Extreme heat sensitive	HSI≥1.5	24	58	2.76	9.11

春麦材料中, 极耐热、中等耐热、中等热敏感、极热敏感的种质资源分别为 48、258、273 和 58 份, 分别占 7.54%、40.50%、42.86%和 9.11%。参试材料的耐热性存在明显差异, 且多数属于中间型(中等耐热或中等热敏感)材料。

2.4 不同生态区小麦种质耐热性差异

将耐热性鉴定结果按照材料的不同生态区来源进行分析(表 1)。对于冬小麦材料, 来自南方生态区域的西藏春冬麦区的耐热性最强, 平均 HSI 值为 0.56, 且所有材料属于耐热(极耐热或中等耐热)材料; 其次是来自西南冬小麦区的材料, 平均 HSI 值为 0.59, 且所有材料属于耐热材料; 再次是长江中下游冬麦区的材料, 平均 HSI 值为 0.74, 且 85.72%的材料属于耐热材料。来自黄淮冬麦区和北部冬麦区的材料, 耐热性相对较差, HSI 的平均值分别为 0.95 和 1.05。来自美国、日本、法国、意大利等国外引进品种的耐热性最弱, 平均 HSI 值为 1.18, 且 72.88%属于热敏感(中等热敏感或极敏感)材料。从冬小麦生态区域的地理分布来看, 来自南部麦区的材料相较于北方麦区具有较强的耐热性。对于春小麦, 来自新疆春冬小麦区的材料耐热性最强, 平均 HSI 值为 0.70, 且 88.00%的材料属于耐热材料; 引进的 ICARDA 的种质资源, 平均 HSI 值为 0.88, 且 63.71%的材料属于耐热材料。来自 CIMMYT 的人工合成六倍体材料耐热性最弱, 平均 HSI 为 1.18, 其中 69.58%的材料为热敏感材料。

3 讨论

3.1 冬小麦与春小麦的耐热性

由于春小麦和冬小麦是截然不同的两种生态类型, 前人在研究小麦耐热性时, 通常对春小麦或冬小麦耐热性单独进行研究^[16,24]。本研究对春、冬小麦采用不同热胁迫处理方法进行评价, 所以无法根据千粒重热感指数比较两者的耐热性, 但由于不同基因型间千粒重下降幅度的差异一定程度反映了该基因型对高温胁迫的适应性差异, 可以根据对照条件下与热胁迫条件下千粒重的差值进行初步的比较。冬小麦在正常条件下与热胁迫条件下平均最高气温差值为 1.94℃; 而春小麦在正常条件下与热胁迫条件下平均最高气温差值为 7.09℃, 可以看出春小麦平均最高气温差值明显高于冬小麦, 表明春小麦可能受到了更严重的热胁迫。但冬小麦在正常条件下与热胁迫条件下最高千粒重差值为 13.38 g、最低千粒重差值为 6.81 g、平均千粒重的差值为 12.42 g; 而春小麦在正常条件下与热胁迫

条件下最高千粒重差值为 7.18 g、最低千粒重差值为 3.20 g、平均千粒重的差值为 5.93 g(表 3), 可以看出冬小麦最高、最低以及平均千粒重差值均明显高于春小麦, 表明春小麦的耐热性可能要高于冬小麦, 春小麦材料中可能存在较为丰富的耐热资源。另外, 在实际生产过程中, 春小麦的开花时间和成熟时间一般比冬小麦晚, 这使得春小麦在灌浆后期比冬小麦更易遭遇选择压力。但由于本研究对春小麦和冬小麦热胁迫处理的方法和试验地点都存在差异, 千粒重结果可能会受其他环境条件的影响, 所以更加有效地比较春、冬小麦耐热性的方法有待进一步研究。本研究分别筛选出极端耐热的冬小麦(藏冬 4 号, 洛麦 23, 恩麦 4 号, 郑引 4 号, 武农 6 等)和春小麦(皖麦 19, ICARDA-154, 鄂麦 23, 川麦 43, 新春 16 号等)材料, 以及极端热敏感的冬小麦(BOGATKA, 法国 51, 豫教 5 号, 泰山 4 号, 衡 4399 等)和春小麦(HC-131, HC-201, 川麦 47, 贵农 005, 资麦 1 号等)材料, 可作为小麦耐热性育种和遗传研究的亲本材料。

3.2 耐热性与地理环境的关系

由于不同地区自然条件和生态环境的差异, 在长期的自然进化和人工选择过程中, 不同生态区域的小麦在应对高温胁迫的热敏感性会有明显的差异^[27-28]。本研究结果也表明, 中国南部生态区域的西南冬麦区和青藏春冬麦区的冬小麦耐热性显著高于其他地区, 但青藏春冬麦区的冬小麦材料份数较少(4 份)还有待进一步验证; 长江中下游冬麦区等低纬度地区冬小麦的耐热性也强于黄淮冬麦区、北部冬麦区等高纬度地区的冬小麦材料。这表明, 低纬度地区冬小麦材料整体耐热性强于高纬度地区的冬小麦材料, 这可能是由于育种家在田间选种过程中, 为适应当地气候环境, 在选择高产品种的同时, 不自觉地选育了具有一定耐热性的品种。中国的春小麦材料中, 北部生态区域的新疆春冬麦区的材料具有很强的耐热性, 这可能是在新疆干热风频发的气候条件下的选择结果。同时我们也发现来自 ICARDA 的春小麦材料也具有较强的耐热性, 说明来自 ICARDA 的材料中挖掘耐热基因的潜力很大, 可以在中国未来的小麦耐热育种中加以利用。

3.3 耐热种质资源的利用

小麦在灌浆期间遭遇高温胁迫, 会造成籽粒灌浆速率减慢、灌浆期缩短, 使灌浆提前结束, 从而导致千粒重降低, 进而影响产量^[29-30]。千粒重作为产量三要素之一, 其高低会直接影响到品种的丰产性^[31-32]。

在品种选育和实际生产过程中，既要考虑品种的耐热性，同时也要求供试材料在未遭遇胁迫时具有较高的千粒重以保证品种的丰产性。因此，综合考虑正常条件下的产量潜力以及胁迫后产量的稳定性，结合本研究获得的千粒重及热感指数,对冬麦 688 份和春麦 637

份材料进行评价，从中筛选出适用于育种的耐热资源 103 份（表 5）。这些材料具有较强的耐热性，同时具备较高的千粒重和产量潜力，在相应的生态区可以作为耐热性品种推广或作为亲本材料加以利用进行耐热高产的协同改良。

表 5 筛选的具有高产潜力的耐热小麦种质资源
Table 5 Selected wheat germplasm with high yield potential and heat resistance

材料类型 Material type	材料来源 Material source	材料名称 Material name
冬小麦 Winter wheat	北部冬麦区 NCPWWZ	农大 189 Nongda 189, 农大 3634 Nongda 3634, 晋麦 47 Jinmai 47, 晋 50 Jin 50, 农大 413 Nongda 413, 京冬 8 号 Jingdong 8, 农大 212 Nongda 212, 农大 3659 Nongda 3659, 农大 3677 Nongda 3677, 京冬 6 号 Jingdong 6, 农大 3097 Nongda 3097
	黄淮冬麦区 YHRVWWZ	济南 8 号 Jinan 8, 04 洛 7671 04 luo 7671, 中原麦 Zhongyuanmai, 04 洛 7427 04 luo 7427, 武农 6 Wunong 6, 泰山 4606 Taishan 4606, 洛麦 23 Luomai 23, 新麦 208 Xinmai 208, 新麦 20 Xinmai 20, 项麦 969 Xiangmai 969, 跃进 5 号 Yuejin 5, 豫农 9901 Yunong 9901, 藁优 1533-1 Gaoyou 1533-1, 偃展 4110 Yanzhan 4110, 郑农 17 号 Zhengnong 17, 中育 8 号 Zhongyu 8, 新麦 19 Xinmai 19, 郑麦 9962 Zhengmai 9962, 新麦 21 Xinmai 21, 石麦 12 Shimai 12, 石麦 22 Shimai 22, 藁优 9618 Gaoyou 9618, 博农 6 号 Bonong 6, 新麦 2111 Xinmai 2111, 中育 5 号 Zhongyu 5, 04 中 36 04zhong 36, 山农矮 2 号 Shannongai 2, 新麦 11 Xinmai 11, 衡 6632 Heng 6632, 泰山 24 Taishan 24, 济麦 19 Jimai 19, 济麦 23 Jimai 23, 兰考 926 Lankao 926, 山农辐 63 Shannongfu 63, 新原 9558 Xinyuan 9558, 洛麦 24 Luomai 24, 烟农 19 Yannong 19, 衡观 216 Hengguan 216, 邯 6628 Han 6628
	西南冬麦区 SCWWZ	安麦 1 号 Anmai 1, 安麦 7 号 Anmai 7
	国外引进品种 ERA	Haruminori, VICTO, TAM107
春小麦 Spring wheat	CIMMYT	HC-18, HC-23, HC-100, HC-106, HC-107, HC-108, HC-114, HC-117, HC-126, HC-133, HC-136, HC-151, HC-176,
	ICARDA	ICARDA244, ICARDA251, ICARDA263, ICARDA277, ICARDA283, ICARDA301, ICARDA302, ICARDA320, ICARDA330, ICARDA340, ICARDA345, ICARDA350, ICARDA376, ICARDA419
	长江中下游冬麦区 MLYVWWZ	鄂恩 4 号 Een 4, 皖麦 54 Wanmai 54, 华麦 8 Huamai 8, 荆麦 66 Jingmai 66, 襄专 27 Xiangzhuan 27, 扬麦 15 Yangmai 15, 鄂麦 504060 Emai 504060
	青藏春冬麦区 QTPSWWZ	川麦 45 Chuanmai 45, 川育 19 Chuanyu 19, 西科麦 1 号 Xikemai 1, 良麦 2 号 Liangmai 2, 川麦 55 Chuanmai 55
	西北春麦区 NSEZ	宁春 53 号 Ningchun 53, 宁 2038 Ning 2038
	新疆春冬麦区 XSWWZ	新春 7 号 Xinchun 7, 新春 8 号 Xinchun 8, 新春 11 号 Xinchun 11, 新春 16 号 Xinchun 16, 新春 20 号 Xinchun 20, 新春 24 号 Xinchun 24, 新春 29 号 Xinchun 29

4 结论

采用延期播种或在具有高温的地理环境下种植能使小麦在灌浆期遭遇高温胁迫。以千粒重热感指数作为评价指标，对 1 325 份小麦种质资源进行高通量耐热性鉴定，综合考虑正常条件下的产量潜力和高温条件下的耐热性，筛选出优异耐热资源 103 份，可用于相应生态区小麦的耐热性遗传改良。

References

[1] HANSEN J, SATO M, RUEDY R. Perception of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*

of America, 2012, 109(37): E2415-E2423.
[2] MORIONDO M, GIANNAKOPOULOS C, BINDI M. Climate change impact assessment: The role of climate extremes in crop yield simulation. *Climatic Change*, 2011, 104(3/4): 679-701.
[3] SEMENOV M A, SHEWRY P R. Modelling predicts that heat stress, not drought, will increase vulnerability of wheat in Europe. *Scientific Reports*, 2011, 1: 66.
[4] GOUACHE D, LE BRIS X, BOGARD M, DEUDON O, PAGE C, GATE P. Evaluating agronomic adaptation options to increasing heat stress under climate change during wheat grain filling in France. *European Journal of Agronomy*, 2012, 39: 62-70.
[5] TEIXEIRA E I, FISCHER G, VAN VELTHUIZEN H, WALTER C,

- EWERT F. Global hot-spots of heat stress on agricultural crops due to climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 170(SI): 206-215.
- [6] WARDLAW I F, DAWSON I A, MUNIBI P. The tolerance of wheat to high-temperatures during reproductive growth: 2. Grain development. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1989, 40(1): 15-24.
- [7] 北方十三省市小麦干热风科研协作组. 小麦干热风伤害机理的研究. *作物学报*, 1984(2): 105-112.
- COLLABORATION GROUP OF WHEAT DRY-HOT WIND IN NORTHERN CHINA. Study on damage mechanism of wheat dry hot air. *Acta Agronomica Sinica*, 1984(2): 105-112. (in Chinese)
- [8] 赵娜, 刘赞. 我国小麦干热风危害及其防御措施研究. *农业灾害研究*, 2011, 1(2): 68-73.
- ZHAO N, LIU Y. Research of the damage and prevention measures of the wheat dry hot wind in china. *Journal of Agricultural Catastrophology*, 2011, 1(2): 68-73. (in Chinese)
- [9] 孙道杰, 宋仁刚, 王辉. 调整小麦生长发育对环境因子的敏感性培育可应对气候变化的新品种. *安徽农业科学*, 2007, 35(33): 10642-10644.
- SUN D J, SONG R G, WANG H. Breeding photosensitivity enhanced wheat varieties to deal with the losses caused by climate change. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2007, 35(33): 10642-10644. (in Chinese)
- [10] NI Z, LI H, ZHAO Y, PENG H, HU Z, XIN M, SUN Q. Genetic improvement of heat tolerance in wheat: recent progress in understanding the underlying molecular mechanisms. *Crop Journal*, 2018, 6(1): 32-41.
- [11] HAYS D, MASON E, DO JH, MENZ M, REYNOLDS M. Expression quantitative trait loci mapping heat tolerance during reproductive development in wheat (*Triticum aestivum*). *Developments in Plant Breeding*, 2007, 12: 373-382.
- [12] BOHNERT H J, GONG Q Q, LI P H, MA S S. Unraveling abiotic stress tolerance mechanisms-getting genomics going. *Current Opinion in Plant Biology*, 2006, 9(2): 180-188.
- [13] KUMAR S, KUMARI P, KUMAR U, GROVER M, SINGH A K, SINGH R, SENGAR R S. Molecular approaches for designing heat tolerant wheat. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, 2013, 22(4): 359-371.
- [14] 徐如强, 孙其信, 张树榛. 不同冬小麦品种对高温胁迫反应的研究. *中国农业大学学报*, 1998, 3(1): 99-104.
- XU R Q, SUN Q X, ZHANG S Z. Studies on the responses of winter wheat genotypes to high temperature stress. *Journal of China Agricultural University*, 1998, 3(1): 99-104. (in Chinese)
- [15] PALIWAL R, RÖDER M S, KUMAR U, SRIVASTAVA J P, JOSHI A K. QTL mapping of terminal heat tolerance in hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 125(3): 561-575.
- [16] 李召锋, 张东海, 王竹琼, 张锦宏, 杨茂深, 李卫华. 新疆春小麦品种耐热性评价. *麦类作物学报*, 2017, 37(11): 1497-1502.
- LI Z F, ZHANG D H, WANG Z Q, ZHANG J H, YANG M S, LI W H. Analysis and evaluation the heat resistance of spring wheat cultivars in Xinjiang. *Journal of Triticeae Crops*, 2017, 37(11): 1497-1502. (in Chinese)
- [17] 耿晓丽, 张月伶, 臧新山, 赵月, 张金波, 尤明山, 倪中福, 姚颖垠, 辛明明, 彭惠茹, 孙其信. 北方冬麦区与黄淮北片优良小麦品种(系)耐热性评价. *麦类作物学报*, 2016, 36(2): 172-181.
- GENG X L, ZHANG Y L, ZANG X S, ZHAO Y, ZHANG J B, YOU M S, NI Z F, YAO Y Y, XIN M M, PENG H R, SUN Q X. Evaluation the thermotolerance of the wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars and advanced lines collected from the northern China and north area of Huang-huai winter wheat regions. *Journal of Triticeae Crops*, 2016, 36(2): 172-181. (in Chinese)
- [18] AYENEH A, van GINKEL M, REYNOLDS M P, AMMAR K. Comparison of leaf, spike, peduncle and canopy temperature depression in wheat under heat stress. *Field Crops Research*, 2002, 79(2): 173-184.
- [19] BARAKAT M N, AL-DOSS A A, ELSHAFEI A A, MOUSTAFA K A. Identification of new microsatellite marker linked to the grain filling rate as indicator for heat tolerance genes in f-2 wheat population. *Australian Journal of Crop Science*, 2011, 5(2): 104-110.
- [20] 李世平, 靖金莲, 安晓东, 刘玲玲, 阎翠萍, 王全亮, 黄丽波, 单杰. 错期播种在小麦耐热性鉴定中的应用. *山西农业科学*, 2017, 45(4): 530-533.
- LI S P, JING J L, AN X D, LIU L L, YAN C P, WANG Q L, HUANG L B, SHAN J. Different sowing date used to evaluate the difference of the heat resistant in identification genotype materials of wheat. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2017, 45(4): 530-533. (in Chinese)
- [21] 温辉芹, 程天灵, 裴自友, 李雪, 张立生, 朱玫. 山西省冬小麦品种(系)耐热性评价. *中国种业*, 2018(6): 63-65.
- WEN H Q, CHENG T L, PEI Z Y, LI X, ZHANG L S, ZHU M. Evaluation of heat tolerance of winter wheat varieties (lines) in Shanxi province. *China Seed Industry*, 2018(6): 63-65. (in Chinese)
- [22] 陈冬梅, 马永安, 刘保华, 苏玉环, 王雪香. 小麦耐热种质资源的鉴定与筛选. *河北农业科学*, 2017, 21(4): 64-69.
- CHEN D M, MA Y A, LIU B H, SU Y H, WANG X X. Appraisal and screening of heat resistant wheat germplasm resources. *Journal of*

- Hebei Agricultural Sciences*, 2017, 21(4): 64-69. (in Chinese)
- [23] 傅晓艺, 何明琦, 史占良, 赵彦坤, 王秀堂, 郭进考. 灌浆期高温胁迫对小麦灌浆特性和品质的影响. 麦类作物学报, 2015, 35(6): 867-872.
- FU X Y, HE M Q, SHI Z L, ZHAO Y K, WANG X T, GUO J K. Effects of high temperature stress during grain-filling period on wheat grain-filling characteristics and quality. *Journal of Triticeae Crops*, 2015, 35(6): 867-872. (in Chinese)
- [24] 仪小梅, 孙爱清, 韩晓玉, 张杰道, 王振林, 王春微, 杨敏, 王琳琳, 尹燕舫. 黄淮麦区小麦主推品种(系)干热风抗性鉴定. 麦类作物学报, 2015, 35(2): 274-284.
- YI X M, SUN A Q, HAN X Y, ZHANG J D, WANG Z L, WANG C W, YANG M, WANG L L, YI Y P. Identification of dry-hot wind resistance of major wheat cultivars (strains) in Huanghuai wheat region. *Journal of Triticeae Crops*, 2015, 35(2): 274-284. (in Chinese)
- [25] WANG X L, WANG H W, LIU S X, FERJANI A, LI J S, YAN J B, YANG X H, QIN F. Genetic variation in ZmVPP1 contributes to drought tolerance in maize seedlings. *Nature Genetics*, 2016, 48(10): 1233-1241.
- [26] FISCHER R A, MAURER R. Drought resistance in spring wheat cultivars: 1. Grain-yield responses. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1978, 29(4): 897-912.
- [27] 高美玲, 张旭博, 孙志刚, 孙楠, 李仕冀, 高永华, 张崇玉. 中国不同气候区小麦产量及发育期持续时间对田间增温的响应. 中国农业科学, 2018, 51(2): 386-400.
- GAO M L, ZHANG X B, SUN Z G, SUN N, LI S Y, GAO Y H, ZHANG C Y. Wheat yield and growing period in response to field warming in different climatic zones in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 51(2): 386-400. (in Chinese)
- [28] LIZANA X C, CALDERINI D F. Yield and grain quality of wheat in response to increased temperatures at key periods for grain number and grain weight determination: Considerations for the climatic change scenarios of Chile. *Journal of Agricultural Science*, 2013, 151(2): 209-221.
- [29] 李世清, 邵明安, 李紫燕, 伍维模, 张兴昌. 小麦籽粒灌浆特征及影响因素的研究进展. 西北植物学报, 2003(11): 2030-2038.
- LI S Q, SHAO M A, LI Z Y, WU W M, ZHANG X C. Review of characteristics of wheat grain fill and factors to influence it. *Acta Botanica Boreali-Occidentia Sinica*, 2003(11): 2030-2038. (in Chinese)
- [30] WANG R X, HAI L, ZHANG X Y, YOU G X, YAN C S, XIAO S H. QTL mapping for grain filling rate and yield-related traits in Rils of the Chinese winter wheat population Heshangmai×Yu8679. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 118(2): 313-325.
- [31] WU X, CHANG X, JING R. Genetic insight into yield-associated traits of wheat grown in multiple rain-fed environments. *PLoS ONE*, 2012, 7(2): e312492.
- [32] GAO F, WEN W, LIU J, RASHEED A, YIN G, XIA X, WU X, HE Z. Genome-wide linkage mapping of QTL for yield components, plant height and yield-related physiological traits in the Chinese wheat cross Zhou 8425b/Chinese spring. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 1099.
- (责任编辑 李莉)