DOI: 10.3724/SP.J.1006.2020.91044

小麦重要产量性状的主基因+多基因混合遗传分析

解松峰^{1,2,**} 吉万全^{1,*} 张耀元^{1,**} 张俊杰¹ 胡卫国³ 李俊⁴
王长有¹ 张宏¹ 陈春环¹

¹西北农林科技大学农学院 / 旱区作物逆境生物学国家重点实验室 / 国家小麦改良中心农学院杨凌分中心, 陕西杨凌 712100; ²农业部富硒产品开发与质量控制重点实验室 / 富硒食品开发国家地方联合工程实验室 / 中国富硒产业研究院/安康市富硒产品研发中心, 陕西安康 725000; ³河南省农业科学院小麦研究中心, 河南郑州 450002; ⁴四川省农业科学院作物研究所, 四川成都 610066

摘要:以单株产量等为代表的重要性状是选育小麦高产良种的主攻目标性状, 分析小麦重要产量性状的数量遗传特性, 为深入研究其遗传机制提供依据。本研究选用品冬 34 为母本(P₁)和 BARRAN 为父本(P₂)配置杂交组合, 在 2 年 4 个环境下应用主基因+多基因混合遗传模型方法对该组合单世代(P₁、P₂、RIL_{7,8}、RIL_{8,9})单株产量、千粒重、株高、穗下节间长、旗叶上节间长和分蘖数进行遗传及相关分析。结果表明, 除千粒重和分蘖数外, 其余性状间均显著或极显著相关, 穗下节间长与旗叶上节间长平均相关系数达 0.91 ($P < 0.001$)。最优遗传模型对于单株产量是 4 对加性上位性主基因+多基因遗传模型, 其主基因加性效应值分别为 3.78、2.89、-6.18 和 0.15, 多基因遗传率为 86.23%; 对于千粒重是 2 对互补作用主基因+加性效应多基因混合遗传模型, 多基因加性效应值是 22.37, 主基因遗传率为 66.96%, 多基因遗传率为 28.25%; 对于株高是 2 对累积作用主基因+加性作用多基因混合遗传模型, 控制株高的第 1 对主基因加性效应值是 5.15, 加性×加性上位性互作效应值为-9.66, 多基因加性效应值为-9.31, 主基因遗传率为 58.57%, 多基因遗传率为 39.71%; 对于穗下节间长和旗叶上节间长均是加性-上位性多基因遗传模型, 其主基因遗传率分别为 97.65%和 99.14%; 对于分蘖数是加性-上位性多基因混合遗传模型, 主基因遗传率为 78.89%, 多基因遗传率为 19.87%。这些性状在多个环境下主要受主基因+多基因混合遗传控制。在选育优良品系的过程中, 要兼顾适应生态环境条件的重要表现, 进一步为筛选与目标性状紧密连锁标记及推进分子标记辅助选择提供理论依据。

关键词: 小麦; 产量性状; 相关分析; 主基因+多基因; 遗传效应

Genetic effects of important yield traits analysed by mixture model of major gene plus polygene in wheat

XIE Song-Feng^{1,2,**}, JI Wan-Quan^{1,*}, ZHANG Yao-Yuan^{1,**}, ZHANG Jun-Jie¹, HU Wei-Guo³, LI Jun⁴, WANG Chang-You¹, ZHANG Hong¹, and CHEN Chun-Huan¹

¹ College of Agronomy, Northwest A&F University / State Key Laboratory of Crop Stress Biology in Arid Areas / Yangling Sub-centre, National Wheat Improvement Centre, Yangling 712100, Shaanxi, China; ² Key Laboratory of Se-enriched Products Development and Quality Control, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, National-Local Joint Engineering Laboratory of Se-enriched Food Development, Ankang R&D Center for Se-enriched Products, Ankang 725000, Shaanxi, China; ³ Wheat Research Centre, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002,

本研究由国家重点研发计划项目(2016YFD0102004), 农业部作物基因资源与种质创制陕西科学观测实验站, 农业部富硒产品开发与质量控制重点实验室(试运行), 陕西省农业科技创新转化项目(NYKJ-2015-037), 陕西省创新能力支撑计划项目(2018TD-021, 2018PT-31)和富硒食品开发国家地方联合工程实验室(陕西)项目资助。

The study was supported by the Key Research and Development Program of China (2016YFD0102004), the Shaanxi Research Station of Crop Gene Resources & Germplasm Enhancement, Ministry of Agriculture, Key Laboratory of Se-enriched Products Development and Quality Control, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shaanxi Provincial Agricultural Science and Technology Innovation and Transformation Project (NYKJ-2015-037), the Innovation Capability Support Program Project in Shaanxi Province (2018TD-021, 2018PT-31), and the National-Local Joint Engineering Laboratory of Se-enriched Food Development (Shaanxi).

* 通信作者(Corresponding author): 吉万全, E-mail: jiwanguan2003@126.com, Tel: 029-87081319

** 同等贡献(Contributed equally to this work)

第一作者联系方式: 解松峰, E-mail: xiesongfengboheng@163.com

Received (收稿日期): 2019-07-01; Accepted (接受日期): 2019-09-26; Published online (网络出版日期): 2019-10-11.

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20191010.1711.004.html>

Henan, China; ⁴ Crop Research Institute, Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Chengdu 610066, Sichuan, China

Abstract: The important traits represented by yield per plant are the main target traits in high-yield breeding of wheat, and analysing then the quantitative genetic characteristics will provide a basis for further study on the genetic mechanism. In this study, we selected the winter Pingdong 34 as the female parent (P_1) and the Barran as the male parent (P_2) to configure the hybrid combination, and applied the main gene + polygene mixed genetic model method to analyse the length and number of tillers in the single generation (P_1 , P_2) RIL_{7,8}, RIL_{8,9} at four environments in two years genetic model and correlation among yield per plant, 1000-grain weight, plant height, internode length, internode length and number of tillers. There were significant or extremely significant condation among all the traits, except for the 1000-grain weight and number of tillers. The average correlation coefficient between the internodes and the upper leaves of the flag was 0.91 ($P \leq 0.001$). The optimal genetic model for yield per plant was four pairs of additive epigenetic gene + polygenic genetic model with the main gene additive effect values of 3.78, 2.89, -6.18, and 0.15, respectively, and the multigene heritability of 86.23%. The optimal genetic model of 1000-grain weight of a mixed genetic model with two pairs of complementary main genes + additive effects. The multi-gene additive effect value was 22.37, the main gene heritability was 66.96%, and the multi-gene heritability was 28.25%. The optimal genetic model of plant height was a mixed genetic model of two pairs of cumulative main genes + additive multigenes. The additive value of the first pair of main genes controlling plant height was 5.15. Additive $\times$ additive epistatic interaction value was -9.66, the multigene additive effect value was -9.31, the major gene heritability was 58.57%, and the polygene heritability was 39.71%. The optimal genetic model of the internode length below spike above the flag leaf was the additive-superordinate multi-gene genetic model, and the main gene heritability was 97.65% and 99.14%, respectively. The optimal genetic model of the number of tillers was an additive-superordinate multi-gene mixed genetic model with a genetic rate of 78.89% for primary genes and 19.87% for multiple genes. These traits were mainly dominated by the combination of major gene + polygene in multiple environments. In the process of breeding excellent strains, it is necessary to take into account the important performances adapting to the ecological environment conditions, and further provide a theoretical basis for screening closely linked to target traits markers and promoting molecular marker-assisted selection.

Keywords: wheat; yied traits; conrelation analysis; major gene plus polygen; genetic effects

小麦是世界上最重要的三大主粮作物之一, 其 17% 的种植面积比例提供的粮食超过了 30% 的全球人口供给及 20% 的能量消耗(<http://faostat.fao.org/>)。在我国小麦不仅是人们最重要的碳水化合物来源之一, 而且在粮食安全中占有举足轻重的作用^[1]。随着全球人口数量增加, 小麦需求日益增长, 供需矛盾也越来越突出。同时, 作为小麦最复杂性状的产量因素的遗传也越来越成为限制小麦产量提升的主要瓶颈而未得到有效解决。因此, 通过提高小麦单产水平促进粮食生产稳定, 已经成为大家的共识^[2]。而增加小麦品种产量的遗传变异也是选育高产稳产优良品种的基础。

小麦单株产量、株高、千粒重、分蘖数等重要产量性状一直是小麦育种的重要目标性状。多年以来, 以重要产量性状为代表的复杂数量性状一直受到育种家的重视, 但这些性状又容易受到环境条件影响, 即使相同的遗传材料在多个环境下作遗传分析得出的结果也不尽相同。因此, 应用永久群体材料进行有重复的比较试验显得尤为关键, 尤其是以重组自交系群体(RIL)为代表, 比较适合对环境影响较大的复杂性状作遗传研究。数量遗传学与植物育种相结合, 对数量性状遗传体系的认识也提高到了

新的阶段。盖钧铭^[3]提出了泛主基因加多基因理论即控制数量性状的基因数目有多有少, 各对基因效应大小不同且容易受环境影响。

近年来, 数量性状主基因-多基因遗传分离分析体系^[3-7]在各类植物育种研究上得到了广泛的应用, 如在水稻稻曲病抗性^[8-9]、油菜农艺性状及耐湿性^[10-14]、甜芥株高和茎粗^[15]、黄瓜节间长和叶面积^[16-17]、辣椒花期及花节位^[18]、大白菜的产量性状^[19]等方面, 初步得到各类植物育种性状的遗传组成, 为粮油作物和园艺作物等植物提取了有意义的遗传信息。但迄今, 对多个环境下小麦重要产量性状的主基因加多基因遗传分析的研究较少。本课题组研究组在以品冬 34 为母本和 BARRAN 为父本构建重组自交系基础上, 利用 2 年 4 个环境下 P_1 、 P_2 、 $F_{7,8}$ 和 $F_{8,9}$ 重组自交系, 共 476 份衍生的家系, 初步分析了各性状的遗传相关性, 并通过运用主基因+多基因混合遗传模型的方法, 研究重要产量性状相关的 6 个性状的遗传方差和基因效应。以期揭示重要产量性状的遗传机制, 为下一步研究利用及制订相应的育种策略, 揭示重要产量性状遗传组成及遗传机制奠定基础并提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以品冬 34 为母本(P_1)和 BARRAN 为父本(P_2)配制杂交组合, 品冬 34 由中国农业科学院作物品种资源研究所选育, 主要特性为矮秆、千粒重高、籽粒大。BARRAN 是引进由国外的种质, 粒小、千粒重较低。课题组从 2007 年秋开始在西北农林科技大学小麦试验基地种植亲本, 2008 年春人工去雄授粉杂交得到 F_1 ($P_1 \times P_2$) 籽粒。同年, 将亲本种在基地内, 以此类推, 采用单籽粒传递方法, 于 2016 年和 2017 年构建了 476 份衍生的 $F_{7:8}$ 、 $F_{8:9}$ 重组自交系。

1.2 田间试验

2016 年 9 月, 将亲本和 RIL 群体籽粒同期播种在陕西杨凌西北农林科技大学农学试验基地(环境 E_1 : 2016SY), 2017 年 9 月, 再将亲本和 RIL 群体分别播种在陕西杨凌西北农林科技大学节水农业试验农场(环境 E_2 : 2017SY)、河南省农业科学院原阳现代农业示范基地(环境 E_3 : 2017HY)、四川省农业科学院广汉小麦育种基地(环境 E_4 : 2017SG), 行距 24 cm, 株距 10 cm, 每行 20 株, 试验地前茬为空闲地, 田间管理和普通大田生产基本相同。种植 P_1 、 P_2 各 6 行, RIL 衍生群体家系各 2 行。

1.3 重要产量性状调查

2017 年至 2018 年 5 月中旬避开行边株分单株收获群体考察表型, 参考李立会等^[20]的方法, 对每个家系调查 10 株, 株高(PH)为成熟收割前田间测量从地面至穗顶(不包括芒)的高度。主穗基部小穗节至穗下第一节间的长度为穗下节间长(SIL); 旗叶基部至主穗基部的长度为旗叶上节间长(FIL); 小麦成熟时单株成穗数为有效分蘖数(NTP); 单株总实粒(含标准含水量)的重量为单株产量(GYP); 千粒重(TGW)为随机取 2 份 1000 粒重量的平均值晒干(含水量不超过 13%)、去除杂质籽粒。

1.4 重要数据统计分析

利用 SPSS Statistics 17.0 软件(SPSS, Chicago, IL, USA)进行表型数据、偏度及峰度系数估计值基本统计。RIL 群体中各基因位点的遗传方差等于加性方差, 其广义遗传力等于狭义遗传力, 公式为 $h_B^2 = V_a/(V_a + V_e)$; V_a 为加性方差, V_e 为环境方差。根据 Choo 和 Reinbergs^[21]提出的基因间互作方式分析原理, 由各性状偏度系数(g_1)、峰度系数(g_2)的正负号及其相对大小可以估计基因的上位性互作及其互作方式; 利用 R 软件包绘制频率分布直方图、邦弗朗

尼(Bonferroni)相关性及其线性拟合线。邦弗朗尼校正(Bonferroni correction)的概念重点指的是给出一个在统计上可行的方法来避免在搜索数据时出现的大部分“臆造”正响应。使用邦弗朗尼事后检验法分析数据显著性时, 当纠正 P 值小于等于 0.05 时, 表示差异显著; P 值小于等于 0.01 表示差异极显著。

利用章元明教授团队最新开发的主基因+多基因混合遗传分析 R 软件包 SEA (<https://cran.r-project.org/web/packages/SEA/index.html>)分析 P_1 、 P_2 和 RIL 群体在每一环境下的数量性状表型观察值, 获得 7 类 38 个遗传模型^[2, 5]的极大似然函数值(maximum likelihood method, MLV)和 AI (Akaike's information criterion, AIC)值; 选出 AIC 值最小或接近最小的几个备选遗传模型, 进行群体次数分布与模型理论分布的均匀性检验(U_1^2 、 U_2^2 和 U_3^2)、Smirnov 检验(nW^2)和 Kolmogorov 检验(D_n), 根据这些检验结果与 AIC 值选出最优遗传模型; 通过 SEA 软件包计算出最优遗传模型的遗传效应等一阶遗传参数、遗传方差和遗传率等二阶遗传参数, 其中 $\sigma_{P_g}^2$ 、 σ_{mg}^2 和 σ_{Pg}^2 分别是群体表型方差、主基因和多基因遗传方差; h_{mg}^2 和 h_{Pg}^2 分别是主基因和多基因遗传率。

2 结果与分析

2.1 重要产量性状表型数据分析

由表 1 可知, 在 4 个环境下, 亲本(P_1 和 P_2)的单株产量分别是 28.04 g 和 13.01 g、千粒重分别是 60.63 g 和 35.74 g、株高分别是 88.73 cm 和 94.46 cm、分蘖数分别是 19.19 和 21.67、穗下节间长分别是 33.38 和 33.49、旗叶上节间长分别是 11.31 和 18.29。群体平均值依次是单株产量 22.54 g 株⁻¹, 介于双亲之间, 高于低值亲本; 千粒重 44.08 g, 介于双亲之间, 略高于低值亲本; 株高 103.10, 高于高值亲本; 分蘖 20.22, 介于双亲之间, 略高于低值亲本, 略低于高值亲本; 穗下节间长 38.82, 高于高值亲本; 旗叶上节间长 18.53, 略高于高值亲本。重要产量性状的变异系数(CV)揭示了群体的数量性状之间的很大分离(15.75%~59.26%)分别为: 4 个环境下各性状平均变化极值范围株高为 38.43~156.01、穗下节间长为 16.42~62.15、旗叶上节间长为 2.33~38.30、有效分蘖数为 5.46~53.25、单株产量为 1.79~68.48 和千粒重为 19.55~65.89, 表型变异幅度大, 适合遗传分析, 此外, 所有平均变异系数均大于 15%。单株

表 1 重组自交系及其亲本穗部性状最佳线性无偏预测描述性分析
Table 1 Descriptive analysis of optimal linear unbiased prediction of panicle traits in recombinant inbred lines and their parents

环境 Environ.	亲本 Parent		重组自交系群体 RIL							
	品东 34 Pindong 34	Warran MY11847	最小值 Min.	最大值 Max.	平均数 Average	标准差 SD	变异系数 CV (%)	遗传力 Heritability	偏度系数 Skew.	峰度系数 Kurt.
单株产量 GYP (g)										
E ₁	36.45	5.53	1.18	89.83	24.32	14.41	0.59	0.86	1.02**	1.55**
E ₂	18.66	6.24	2.03	65.55	23.31	9.93	0.43	0.47	0.66**	1.11**
E ₃	28.50	15.89	2.85	71.32	25.56	11.03	0.43	0.77	0.66**	0.82**
E ₄	28.56	24.38	1.10	47.20	16.97	8.00	0.47	0.75	0.48**	0.23**
Average	28.04	13.01	1.79	68.48	22.54	10.84	0.48	0.71	0.705**	0.9275**
千粒重 TGW (g)										
E ₁	55.85	26.00	23.25	66.50	45.12	7.43	0.16	0.33	0.09	-0.29
E ₂	58.40	24.65	24.18	66.17	45.01	7.09	0.16	0.37	-0.08	-0.26
E ₃	57.08	24.15	18.90	59.70	38.30	7.37	0.19	0.76	-0.10	-0.20
E ₄	71.20	68.15	11.88	71.20	47.89	8.27	0.17	0.63	-0.25	0.35**
Average	60.63	35.74	19.55	65.89	44.08	7.54	0.17	0.52	-0.08	-0.10
株高 PH (cm)										
E ₁	88.00	86.00	30.00	158.00	96.51	19.09	0.20	0.91	-0.21	-0.07
E ₂	86.50	90.50	50.80	161.80	108.26	22.05	0.20	0.92	-0.18	-0.39
E ₃	85.75	99.33	39.25	149.25	102.88	18.74	0.18	0.94	-0.43	0.02
E ₄	94.67	102.00	33.67	155.00	104.76	20.89	0.20	0.92	-0.35	-0.24
Average	88.73	94.46	38.43	156.01	103.10	20.19	0.20	0.92	-0.29	-0.17
分蘖数 NTP										
E ₁	28.00	16.00	3.00	79.00	20.48	7.33	0.36	0.57	1.94**	2.54**
E ₂	15.75	18.25	6.50	54.00	22.02	5.63	0.26	0.42	1.09**	3.30**
E ₃	23.00	35.50	9.00	59.00	28.60	7.43	0.26	0.90	0.58**	0.56**
E ₄	10.00	17.00	3.33	21.00	9.76	2.55	0.26	0.44	0.96**	2.10**
Average	19.19	21.69	5.46	53.25	20.22	5.74	0.28	0.60	1.14**	4.63**
穗下节间长 SIL (cm)										
E ₁	36.00	34.00	16.00	66.00	40.40	9.12	0.23	0.89	0.00	-0.17
E ₂	33.25	33.75	18.60	66.00	40.45	8.54	0.21	0.88	-0.11	-0.20
E ₃	31.45	32.70	14.23	54.10	35.31	6.42	0.18	0.86	-0.32	0.20*
E ₄	32.83	33.50	16.83	62.50	39.13	8.27	0.21	0.91	-0.23	-0.24
Average	33.38	33.49	16.42	62.15	38.82	8.09	0.21	0.88	-0.16	-0.10
旗叶上节间长 FIL (cm)										
E ₁	13.00	21.00	3.00	46.00	20.19	6.94	0.34	0.87	0.27**	0.18*
E ₂	11.75	20.00	3.80	42.20	20.16	6.35	0.32	0.89	0.15*	0.14**
E ₃	9.50	14.65	0.00	30.00	15.39	4.31	0.28	0.59	0.01	0.51**
E ₄	11.00	17.50	2.50	35.00	18.40	5.58	0.30	0.89	0.06	-0.02
Average	11.31	18.29	2.33	38.30	18.53	5.80	0.31	0.81	0.12*	0.21*

*表示差异达到显著水平($P<0.05$), **表示差异达到极显著水平($P<0.01$)。
GYP: grain yield per plant; TGW: thousand grain weight; PH: plant height; NTP: number of tillers per plant; SIL: spike intermode length; FIL: flag intermode length. *, ** indicate significant difference at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

产量的变异系数(48.11%)大于千粒重的变异系数 (48.11%)、旗叶上节间长(31.27%)、有效分蘖数 (28.37%)、千粒重(39.99%)、穗下节间长(20.83%)、株高(19.58%)和千粒重(17.10%)。这些结果表明, 单

株产量的变异在形态上比在农艺学表型中更为突出;同时,在2年4个生态环境条件下,小麦RIL群体重要产量性状偏度系数在0.43~1.94之间,峰度系数在-0.39~4.63之间。其中,偏度和峰度位于0~1间,表型近似正态分布的有 E_3 环境下的单株产量、 E_3 环境下的有效分蘖数、 E_1 和 E_2 环境下的旗叶上节间长。在4个环境下各性状的遗传力在0.33~0.94之间,各性状的平均遗传力较高,株高的遗传力最高,达0.92,其次是穗下节间长遗传力0.88,旗叶上节间长遗传力0.81,单株产量遗传力0.71,分蘖数遗传力是0.60,千粒重遗传力是0.52; E_1 、 E_2 和 E_3 环境下的千粒重, E_1 、 E_2 、 E_3 和 E_4 环境下的株高, E_1 、 E_2 和 E_4 环境下的穗下节间长, E_4 环境下的旗叶上节间长这些性状的偏度系数和峰度系数都无显著差异,表明基因间无互作; E_1 、 E_2 、 E_3 和 E_4 4个环境下的单株产量、有效分蘖数及 E_1 、 E_2 环境下的旗叶上节间长,这些性状的偏度和峰度都显著大于0,表明基因间存在互作。

图1显示了4个环境(2016SY、2017SY、2017HY和2017SG)下的重要产量性状的频率分布,表明分离群体呈现出多个不同的混合组成分布,图中的柱形表示频率分布,实线表示理论拟合分布,虚线表示成分分布。其中,具有单峰分布特征的有 E_1 环境下的穗下节间长及分蘖数, E_2 环境下的单株产量、千粒重和旗叶上节间长, E_3 环境下的单株产量, E_4 环境下的千粒重和分蘖数。单峰态表明可能为多基因控制;其余各生态环境下性状分布具有明显连续多峰分布特点,揭示可能存在主基因。该群体重要产量性状具有明显的以数量性状为主的遗传特性,多数表现连续性分布,具有较广泛的遗传变异。同时表明该群体重要产量性状可能受到主基因和多基因遗传效应的影响。

2.2 重要产量性状间的遗传相关性分析

对RILs群体进行邦弗朗尼(Bonferroni)相关性分析及线性拟合线的分析,建立了小麦重组自交系(RILs)的线性拟合散点图矩阵(图2-A, B, C, D)。分析了4个环境中群体重要产量性状的频率分布,每个变量的分布显示在对角线上。相关和拟合曲线分析表明,所研究的性状大多是相互关联的,部分性状之间存在较强的相关性。

图2中A显示,穗下节间长与旗叶上节间长相

关系系数最高($r = 0.90$, $P = 0.001$)。各性状中单株产量与穗下节间长相关系数最高($r = 0.30$, $P = 0.001$),千粒重与株高的相关系数最高($r = 0.36$, $P = 0.001$),株高与穗下节间长相关系数最高($r = 0.76$, $P = 0.001$),其次是旗叶上节间长($r = 0.73$, $P = 0.001$),分蘖数与株高相关系数最高($r = 0.25$, $P = 0.001$)。由图A左下角可知,相关性越强,正态分布越明显,拟合曲线越好;图2中B显示,穗下节间长与旗叶上节间长相关系数最高($r = 0.94$, $P = 0.001$),其次是株高与穗下节间长($r = 0.90$, $P = 0.001$),株高与旗叶上节间长($r = 0.85$, $P = 0.001$),单株产量与分蘖数($r = 0.55$, $P = 0.001$),单株产量与千粒重($r = 0.43$, $P = 0.001$),千粒重与穗下节间长($r = 0.34$, $P = 0.001$),单株产量与穗下节间长($r = 0.32$, $P = 0.001$)。由图B左下角可知,相关系数越高,相关性越强,两两性状对原始数据的拟合程度越高,拟合效果越好;图2中C显示,穗下节间长与旗叶上节间长相关系数最高($r = 0.87$, $P = 0.001$),其次是株高与穗下节间长($r = 0.84$, $P = 0.001$),株高与旗叶上节间长($r = 0.74$, $P = 0.001$),单株产量与千粒重($r = 0.55$, $P = 0.001$),单株产量与有效分蘖数($r = 0.52$, $P = 0.001$),千粒重与株高($r = 0.50$, $P = 0.001$),千粒重与穗下节间长($r = 0.45$, $P = 0.001$),单株产量与株高($r = 0.43$, $P = 0.001$)。由图B左下角可知,两性状相关系数越高,拟合优度越好;图2中D显示,穗下节间长与旗叶上节间长相关系数最高($r = 0.92$, $P = 0.001$),其次是株高与穗下节间长($r = 0.86$, $P = 0.001$),株高与旗叶上节间长($r = 0.73$, $P = 0.001$),单株产量与千粒重($r = 0.50$, $P = 0.001$),单株产量与有效分蘖数($r = 0.50$, $P = 0.001$),千粒重与株高($r = 0.49$, $P = 0.001$),千粒重与穗下节间长($r = 0.49$, $P = 0.001$),单株产量分别与株高和穗下节间长($r = 0.44$, $P = 0.001$)。由图B左下角可知,两性状相关系数越高,拟合优度越好。因此,这也进一步验证了,两性状间线性相关系数 $|r|$ 越大,各观测点在拟合直线周围聚集的紧密程度越高,两个变量的线性相关性越强,拟合的效果越好。田间重要产量性状的变异系数显著性越大,变异越强,尤其是穗下节间长和旗叶上节间长以及与其显著相关的性状,具有一定的生物学意义。同时也说明,穗下节间长与旗叶上节间长可以做为判断单株产量、千粒重及株高等的间接指标,和育种实践紧密结合,从而指导新品系的选育。

图 1 RIL 群体重要产量性状的次数分布(柱形)、拟混合分布(实线)与成分(虚线)分布
Fig. 1 Frequent (column), mixed (solid line), and component (dotted line) distributions for wheat panicle-related traits in RILs

2.3 重要产量性状主基因+多基因混合遗传分析

2.3.1 遗传模型的选择 利用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型的单世代(P_1 、 P_2 、RIL)分析。根据遗传模型选取的 AIC 值最小准则, 选取 AIC 值最小的一组 and 接近最小 AIC 的一组遗传模型作为备选模型(表 2)。结果表明 38 种遗传模型中, 不同生态环境下, 小麦单株产量的 B-2-1(PG-AI)、E-2-9(MX2-IE-A)和 H-1(4MG-AI)模型的 AIC 值较低, 分别为 3378.430、3857.293 和 3713.971, 可以作为备选模型。千粒重的 B-2-1(PG-AI)、B-2-1(PG-AI)、B-2-2(PG-A)、E-2-7(MX2-CE-A)和 E-2-8(MX2-DE-A)模型的 AIC 值较低, 分别为 3359.526、3453.097、3334.821、3282.456 和 3282.456, 可以作为备选模型。株高的 E-2-4(MX2-ED-A)、E-2-6(MX2-AE-A)、E-2-7(MX2-CE-A)、E-2-8(MX2-DE-A)和 G-0(MX3-AI-AI)模型的 AIC 值较低, 分别为 4392.348、4191.116、4321.722、4321.722 和 4325.307, 可以作为备选模型。有效分蘖数模型 E-2-5(MX2-ER-A)、F-1(3MG-AI)、G-0(MX3-AI-AI)和 G-1(MX3-AI-A)的 AIC 值较低, 分别为 3318.093、3074.965、3271.55 和 2285.020, 可以作为备选模型。穗下节间长 B-2-1(PG-AI)、E-2-0(MX2-AI-AI)、E-2-8(MX2-DE-A)和 E-2-9(MX2-IE-A)的遗传模型 AIC 值较低, 分别为 3490.122、

3439.562、3213.584 和 3486.552, 可以作为备选模型。旗叶上节间长 B-2-1(PG-AI)和 H-1(4MG-AI)的模型 AIC 值较低, 分别为 3219.065、3192.343、2854.608 和 3052.247, 可以作为备选模型。结果显示估算获得 38 个遗传模型并分为 7 种类型, 即 1 对主基因(模型 A), 2 对主基因(模型 B), 1 对主基因加多基因(模型 D), 2 对连锁主基因加多基因(模型 E), 3 对主基因(模型 F), 3 对主基因加多基因(模型 G), 和 4 对主基因加多基因(模型 H)。模型的极大似然函数值 AIC 值见表 2。

2.3.2 候选模型的适合性检测与最优遗传模型估算

表 3 显示了各个环境下的最适遗传模型, 同时对备选模型进行一组(U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 nW^2 和 D_n)适合性检验, 选择 AIC 值最小且统计量达到显著水平个数较少的模型作为最优模型。结果表明, 2 年 4 个环境下, 株高的 E-2-6 (E_1)模型有最少的统计量, 差异达到显著水平($P<0.05$)。穗下节间长的 B-2-1(PG-AI)(E_1)模型有最少的统计量, 差异达到显著水平($P<0.05$)。旗叶下节间长的 B-2-1(PG-AI)(E_1)模型有最少的统计量, 差异达到显著水平($P<0.05$)。有效分蘖数的 G-0 (MX3-AI-AI) (E_1)模型有最少的统计量, 差异达到显著水平($P<0.05$)。单株产量的 H-1(4MG-AI) (E_3)

(图 2)

图 2 A、B、C、D 分别表示小麦重组自交系群体在 2015–2016 年陕西杨凌(E₁: 2016SY)、2016–2017 年陕西杨凌(E₂: 2017SY)、2016–2017 河南南阳(E₃: 2017HY)、2016–2017 四川广元(E₄: 2017SG) 4 个环境下重要产量性状的频率分布、相关性和拟合曲线

Fig. 2 Bonferroni-corrected genetic correlations for field yield traits with model parameters and a scatter plot matrix of linear fit lines in wheat-recombinant inbred lines (RILs). A, B, C, and D indicate the frequency distribution, correlation and fit curve of yield traits of RILs group in the four environments of Shaanxi Yangling in 2015–2016, Yangling in Shaanxi in 2016–2017, Yuanyang in Henan in 2016–2017, and Guangyuan in 2016–2017, respectively

上三角形面板(对角线的右上方)显示了 2 个变量属性之间的相关系数以及显著性水平, 相关系数越大字号越大(星号越多表明越显著); 下三角形面板(对角线的左下方)为 2 个变量属性的散点图, 显示的是具有拟合线的双变量散点图。对角线是各个变量的直方图, 每个显著性水平由一个符号表示, 对应关系依次为: 无符号 $P < 0.1$, “*” $P < 0.05$, “**” $P < 0.01$, “***” $P < 0.001$, “****” $P < 0.0001$ 。

The distribution of each variable is shown on the diagonal. On the bottom of the diagonal, the bivariate scatter plots with a fitted line are displayed. On the top of the diagonal, the value of the correlation plus the significance level are shown as stars. Each significance level is associated with a symbol: no symbol $P < 0.1$, “*” $P < 0.05$, “**” $P < 0.01$, “***” $P < 0.001$, “****” $P < 0.0001$.

模型有最少的统计量, 差异达到显著水平($P < 0.05$)。千粒重的 E-2-7(MX2-CE-A) (E₁ 和 E₂) 模型有最少的统计量, 差异达到显著水平($P < 0.05$)。因此, 株高的最优遗传模型是 E-2-6(MX2-AE-A)(E₁)。说明该性状的遗传受 2 对连锁主基因, 累加作用多基因混合遗传模型控制, 2 对主基因加多基因连锁, 具有累积作用, 表示 2 对增效主基因在一起时, 株高有较大幅度的提高; 穗下节间长的最优遗传模型是 B-2-1(PG-AI)(E₁), 说明该性状受 2 对连锁主基因, 加性-上位性多基因遗传模型控制, 多基因遗传模型具有明显的加性上位性作用; 旗叶上节间长的最优遗传模型是 B-2-1(PG-AI)(E₂), 即 2 对连锁主基因, 加性-上位性多基因遗传模型; 分蘖数的最优遗传模型是 G-0(MX3-AI-AI)(E₁) 即加性-上位性多基因混合

遗传模型, 说明该性状的 3 对主基因具有明显的加性上位性作用, 多基因同样也有加性上位性作用; 单株产量的最优遗传模型是 H-1(4MG-AI)(E₁) 即主基因加性上位性模型, 说明控制该性状的 4 对主基因具有明显的加性上位性作用; 千粒重的最优遗传模型是 E-2-7(MX2-CE-A)(E₁) 即 2 对连锁主基因, 互补作用多基因混合遗传模型, 说明该性状受多基因控制, 2 对主基因具有明显的互补作用, 多基因具有加性效应。

2.3.3 遗传参数估计 根据 2 年 4 个环境下入选的最适遗传模型估算重要产量性状的一阶遗传参数和二阶遗传参数(表 4 和表 5), 控制株高的第 1 对主基因的加性效应值是 5.154(da), 为正向遗传效应, 加性和加性×加性上位性互作效应值为(iab) -9.656,

表 2 小麦 RIL 群体各遗传模型最低或接近最低的 AIC 值和极大似然函数 MLV 值

Table 2 Akaike information criterion (AIC) and Maximum likelihood values (MLV) of the genetic models from 'Pindong 34' and 'Barran'

模型代码 Model code ¹⁾	模型含义 Implication of model ²⁾	环境 Environment	AIC 值 AIC value (Akaike's Information Criterion)					极大似然函数值 MLV (Max_likelihoood_value)						
			单株产量 GYP (g)	千粒重 TGW (g)	株高 PH (cm)	穗下节间 长 SIL (cm)	旗叶上节 间长 FIL (cm)	分蘖数 NTP (cm)	单株产量 GYP (g)	千粒重 TGW (g)	株高 PH (cm)	穗下节 间长 SIL (cm)	旗叶上节间 长 FIL (cm)	分蘖数 NTP (cm)
B-2-1	PG-AI	16SY	3918.755	3285.064	4197.039	3490.122	3219.065	3272.772	-1954.378	-1637.532	-2093.519	-1740.061	-1604.532	-1631.386
		17SY	3681.839	3336.702	4406.338	3488.811	3192.343	3109.671	-1835.919	-1663.351	-2198.169	-1739.406	-1591.172	-1549.835
		17HY	3727.608	3359.526	4341.282	3223.401	2854.608	3332.933	-1858.804	-1674.763	-2165.641	-1606.700	-1422.304	-1661.466
		17SG	3389.337	3453.097	4341.010	3444.156	3054.932	2313.077	-1689.668	-1721.548	-2165.505	-1717.078	-1522.466	-1151.539
		平均 Mean	3679.385	3358.597	4321.417	3411.623	3080.237	3007.113	-1834.692	-1674.299	-2155.709	-1700.811	-1535.119	-1498.557
		16SY	3936.068	3289.099	4211.674	3517.365	3249.751	3294.620	-1964.034	-1640.549	-2101.837	-1754.682	-1620.876	-1643.310
B-2-2	PG-A	17SY	3683.038	3334.821	4440.425	3514.651	3211.119	3113.833	-1837.519	-1663.410	-2216.213	-1753.325	-1601.560	-1552.917
		17HY	3726.767	3400.585	4388.825	3242.421	2868.022	3332.098	-1859.384	-1696.293	-2190.413	-1617.210	-1430.011	-1662.049
		17SG	3393.398	3456.628	4352.356	3474.276	3069.589	2320.297	-1692.699	-1724.314	-2172.178	-1733.138	-1530.794	-1156.149
		平均 Mean	3684.818	3370.283	4348.320	3437.178	3099.620	3015.212	-1838.409	-1681.142	-2170.160	-1714.589	-1545.810	-1503.606
		16SY	3881.319	3286.943	4197.008	3496.112	3221.168	3277.333	-1932.660	-1635.471	-2090.504	-1740.056	-1602.584	-1630.666
		17SY	3685.180	3342.706	4406.610	3491.472	3197.210	3102.235	-1834.590	-1663.353	-2195.305	-1737.736	-1590.605	-1543.117
E-2-0	MX2-AI-AI	17HY	3717.926	3365.527	4331.980	3219.193	2860.623	3320.539	-1850.963	-1674.764	-2157.990	-1601.596	-1422.311	-1652.269
		17SG	3383.874	3459.098	4326.960	3439.562	3060.680	2297.575	-1683.937	-1721.549	-2155.480	-1711.781	-1522.340	-1140.787
		平均 Mean	3667.075	3363.569	4315.640	3411.585	3084.920	2999.421	-1825.538	-1673.784	-2149.820	-1697.792	-1534.460	-1491.710
		16SY	3880.006	3284.414	4193.251	3509.811	3243.314	3294.347	-1934.003	-1636.207	-2090.626	-1748.906	-1615.657	-1641.174
		17SY	3682.489	3338.878	4392.348	3490.807	3198.819	3102.128	-1835.244	-1663.439	-2190.174	-1739.403	-1593.409	-1545.064
		17HY	3714.110	3408.933	4328.337	3215.378	2862.981	3318.092	-1851.055	-1698.466	-2158.168	-1601.689	-1425.491	-1653.046
E-2-4	MX2-ED-A	17SG	3382.321	3461.146	4322.660	3459.637	3057.056	2296.014	-1685.161	-1724.573	-2155.330	-1723.819	-1522.528	-1142.007
		平均 Mean	3664.732	3373.343	4309.149	3418.908	3090.543	3002.645	-1826.366	-1680.671	-2148.575	-1703.454	-1539.271	-1495.323
		16SY	3880.006	3284.420	4193.251	3509.804	3243.314	3294.347	-1934.003	-1636.210	-2090.626	-1748.902	-1615.657	-1641.174
		17SY	3682.489	3338.878	4392.348	3490.807	3198.819	3102.128	-1835.244	-1663.439	-2190.174	-1739.403	-1593.409	-1545.064
		17HY	3714.110	3408.933	4328.337	3215.371	2862.981	3318.093	-1851.055	-1698.466	-2158.168	-1601.685	-1425.491	-1653.046
		17SG	3382.319	3461.146	4322.660	3459.637	3057.056	2296.014	-1685.160	-1724.573	-2155.330	-1723.819	-1522.528	-1142.007
E-2-5	MX2-ER-A	平均 Mean	3664.731	3373.344	4309.149	3418.905	3090.543	3002.646	-1826.366	-1680.672	-2148.575	-1703.452	-1539.271	-1495.323
		16SY	3923.558	3284.452	4193.116	3511.969	3244.440	3296.306	-1955.779	-1636.226	-2090.558	-1749.985	-1616.220	-1642.153
		17SY	3686.233	3338.840	4407.227	3491.672	3198.231	3115.659	-1837.117	-1663.420	-2197.614	-1739.836	-1593.116	-1551.830
		17HY	3729.721	3406.231	4328.198	3215.298	2861.645	3334.953	-1858.861	-1697.115	-2158.099	-1601.649	-1424.822	-1661.476
		17SG	3382.041	3460.727	4322.875	3456.202	3060.846	2295.880	-1685.020	-1724.363	-2155.437	-1722.101	-1524.423	-1141.940
		平均 Mean	3680.388	3372.563	4312.854	3418.785	3091.291	3010.700	-1834.194	-1680.281	-2150.427	-1703.393	-1539.645	-1499.350

(续表 2)

模型代码 Model code ¹⁾	模型含义 Implication of model ²⁾	环境 Environment	AIC 值 AIC value (Akaike's Information Criterion)					极大似然函数值 MLV (Max_likelihoood_value)						
			单株产量 GYP (g)	千粒重 TGW (g)	株高 PH (cm)	穗下节间 长 SIL (cm)	旗叶上节 间长 FIL (cm)	分蘖数 NTP (cm)	单株产量 GYP (g)	千粒重 TGW (g)	株高 PH (cm)	穗下节 间长 SIL (cm)	旗叶上节间 长 FIL (cm)	分蘖数 NTP (cm)
E-2-7	MX2-CE-A	16SY	3935.622	3282.456	4194.588	3515.419	3250.256	3296.076	-1962.811	-1636.228	-2092.294	-1752.709	-1620.128	-1643.038
		17SY	3685.075	3336.893	4424.064	3500.954	3206.468	3115.278	-1837.537	-1663.447	-2207.032	-1745.477	-1598.234	-1552.639
		17HY	3728.392	3407.772	4326.573	3213.597	2863.513	3333.463	-1859.196	-1698.886	-2158.287	-1601.799	-1426.757	-1661.732
		17SG	3380.409	3459.366	4321.722	3461.307	3066.278	2294.062	-1685.205	-1724.683	-2155.861	-1725.654	-1528.139	-1142.031
		平均 Mean	3682.375	3371.622	4316.737	3422.819	3096.629	3009.720	-1836.187	-1680.811	-2153.369	-1706.410	-1543.315	-1499.860
E-2-8	MX2-DE-A	16SY	3935.622	3282.456	4194.588	3515.419	3250.256	3296.076	-1962.811	-1636.228	-2092.294	-1752.709	-1620.128	-1643.038
		17SY	3685.075	3336.894	4424.064	3500.902	3206.468	3115.278	-1837.537	-1663.447	-2207.032	-1745.451	-1598.234	-1552.639
		17HY	3728.391	3407.772	4326.573	3213.584	2863.514	3333.463	-1859.196	-1698.886	-2158.287	-1601.792	-1426.757	-1661.732
		17SG	3380.407	3459.366	4321.722	3461.307	3066.278	2294.062	-1685.204	-1724.683	-2155.861	-1725.654	-1528.139	-1142.031
		平均 Mean	3682.374	3371.622	4316.737	3422.803	3096.629	3009.720	-1836.187	-1680.811	-2153.369	-1706.402	-1543.315	-1499.860
E-2-9	MX2-IE-A	16SY	3921.368	3284.932	4195.858	3495.912	3229.026	3290.188	-1955.684	-1637.466	-2092.929	-1742.956	-1609.513	-1640.094
		17SY	3683.709	3336.767	4402.014	3486.552	3194.041	3113.125	-1836.854	-1663.384	-2196.007	-1738.276	-1592.021	-1551.562
		17HY	3727.801	3393.087	4338.774	3221.921	2855.341	3332.994	-1858.901	-1691.543	-2164.387	-1605.960	-1422.671	-1661.497
		17SG	3378.430	3457.708	4338.797	3441.483	3056.053	2292.862	-1684.215	-1723.854	-2164.398	-1715.742	-1523.027	-1141.431
		平均 Mean	3677.827	3368.124	4318.861	3411.467	3083.615	3007.292	-1833.914	-1679.062	-2154.430	-1700.734	-1536.808	-1498.646
F-1	3MG-AI	16SY	3906.417	3333.788	4217.038	3497.958	3241.939	3300.617	-1944.208	-1657.894	-2099.519	-1739.979	-1611.970	-1641.309
		17SY	3693.232	3385.074	4415.010	3505.526	3203.955	3074.965	-1837.616	-1683.537	-2198.505	-1743.763	-1592.977	-1528.483
		17HY	3725.605	3402.253	4339.556	3247.754	2861.024	3329.914	-1853.803	-1692.127	-2160.778	-1614.877	-1421.512	-1655.957
		17SG	3385.266	3469.773	4329.562	3448.808	3054.881	2285.468	-1683.633	-1725.887	-2155.781	-1715.404	-1518.441	-1133.734
		平均 Mean	3677.630	3397.722	4325.292	3425.012	3090.450	2997.741	-1829.815	-1689.861	-2153.646	-1703.506	-1536.225	-1489.871
G-0	MX3-AI-AI	16SY	3878.896	3294.954	4205.012	3504.118	3227.276	3271.557	-1927.448	-1635.477	-2090.506	-1740.059	-1601.638	-1623.778
		17SY	3684.371	3350.706	4398.365	3496.213	3204.332	3076.998	-1830.186	-1663.353	-2187.183	-1736.106	-1590.166	-1526.499
		17HY	3719.583	3373.527	4325.307	3223.227	2868.618	3324.648	-1847.792	-1674.764	-2150.654	-1599.613	-1422.309	-1650.324
		17SG	3389.454	3467.098	4331.432	3447.287	3068.596	2286.873	-1682.727	-1721.549	-2153.716	-1711.643	-1522.298	-1131.436
		平均 Mean	3668.076	3371.571	4315.029	3417.711	3092.206	2990.019	-1822.038	-1673.786	-2145.515	-1696.855	-1534.103	-1483.009

(续表 2)

模型代码 Model code ¹⁾	模型含义 Implication of model ²⁾	环境 Environment	AIC 值 AIC value (Akaike's Information Criterion)					极大似然函数值 MLV (Max_likelihoood_value)						
			单株产量 GYP (g)	千粒重 TGW (g)	株高 PH (cm)	穗下节间 长 SIL (cm)	旗叶上节 间长 FIL (cm)	分蘖数 NTP (cm)	单株产量 GYP (g)	千粒重 TGW (g)	株高 PH (cm)	穗下节 间长 SIL (cm)	旗叶上节间 长 FIL (cm)	分蘖数 NTP (cm)
G-I	MX3-AI-A	16SY	3877.461	3292.934	4203.011	3493.441	3223.640	3287.297	-1927.731	-1635.467	-2090.506	-1735.721	-1600.820	-1632.649
		17SY	3683.833	3348.772	4396.376	3498.277	3200.840	3078.509	-1830.917	-1663.386	-2187.188	-1738.138	-1589.420	-1528.255
		17HY	3717.586	3405.087	4335.684	3221.729	2864.135	3322.645	-1847.793	-1691.543	-2156.842	-1599.864	-1421.067	-1650.322
		17SG	3387.501	3469.709	4329.041	3449.625	3055.892	2285.020	-1682.751	-1723.855	-2153.520	-1713.813	-1516.946	-1131.510
		平均 Mean	3666.595	3379.126	4316.028	3415.768	3086.127	2993.368	-1822.298	-1678.563	-2147.014	-1696.884	-1532.063	-1485.684
H-I	4MG-AI	16SY	3857.293	3327.588	4213.674	3492.464	3240.323	3289.835	-1917.646	-1652.794	-2095.837	-1735.232	-1609.161	-1633.918
		17SY	3688.194	3377.780	4396.698	3488.492	3195.564	3088.736	-1833.097	-1677.890	-2187.349	-1733.246	-1586.782	-1533.368
		17HY	3713.971	3413.042	4331.339	3222.860	2860.388	3325.205	-1845.985	-1695.521	-2154.669	-1600.430	-1419.194	-1651.602
		17SG	3383.527	3473.972	4331.904	3449.795	3052.247	2302.630	-1680.764	-1725.986	-2154.952	-1713.897	-1515.124	-1140.315
		平均 Mean	3660.746	3398.096	4318.404	3413.403	3087.131	3001.602	-1819.373	-1688.048	-2148.202	-1695.701	-1532.565	-1489.801

1) A 模型表示 1 对主基因,无多基因遗传模型; B 模型表示 2 对主基因,无多基因遗传模型; D 模型表示 1 对主基因+多基因混合遗传模型; E 模型表示 2 对主基因+多基因混合遗传模型; F 模型表示 3 对主基因,无多基因遗传模型; G 模型表示 3 对主基因+多基因混合遗传模型; H 模型表示 4 对主基因+多基因混合遗传模型。

2) MG: 主基因模型; PG: 多基因遗传模型; MX: 主基因+多基因混合模型; A: 加性效应; D: 显性效应; I: 互作; N: 负向; E: 相等; AI: 加性上位性效应; EA: 等加性; ED: 显性上位; ER: 隐性上位; AE: 累加作用; CE: 互补作用; DE: 重叠作用; IE: 抑制作用; CEA: 全等加性; PEA: 部分等加性; EEAA: 2 个主基因等加性; EEEA: 3 个主基因等加性。例如: E-1 模型 MX2-ADI-AD, 表示 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型。MX3-CEA-A 则表示对等加性主基因+加性多基因混合遗传模型; 粗体和下画线表示备选模型的 AIC 值(具有最低的 2 个 AIC 值)。

2016SY: E₁; 2017SY: E₂; 2017HY: E₃; 2017SG: E₄。

1) A: one major gene without polygene; B: two major genes without polygene; D: one major gene plus polygene mixed model; E: two major genes plus polygene mixed model; F: three major genes without polygene; G: three major genes plus polygene mixed model; H: four major genes plus polygene mixed model。

2) MG: major gene model; PG: mixed major gene and polygene model; MX: polygene model; A: additive effect; D: dominance effect; I: interaction; N: negative; E: equal; AI: additive + epistasis effect; EA: equal additive effect; ED: epistasis dominance; ER: epistasis recessively; AE: accumulative effect; CE: complementary effect; DE: duplicate effect; IE: inhibition effect; CEA congruent equal additive; PEA partial equal additive; EEA 2 major genes with equal additive effect; EEEA 3 major genes with equal additive effect. Model E-1 = MX2-ADI-AD, means mixed model with two major genes of additive-dominance-epistasis effects plus additive-dominance polygene. MX3-CEA-A: 3 major-genes with congruent equal additive effects + polygenes mixed model. Bold and underlined letters are AIC for the selected optimal models, respectively.

2016SY: E₁; 2017SY: E₂; 2017HY: E₃; 2017SG: E₄. GYP: grain yield per plant; TGW: thousand grain weight; PH: plant height; NTP: number of tillers per plant; SIL: spike intermode length; FIL: flag intermode length.

表 3 品东 34×Barran 群体最佳模型适合性检验
Table 3 Fitness tests of selected models in 'Pindong 34' and 'Barran'

性状 Trait	模型代码 Model code	模型含义 Implication of model	世代 Generation	统计 Statistic				
				U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
单株产量 GYP (g)	H-1	4MG-AI	P ₁	0.1543(0.6945)	0.5599(0.4543)	2.1658(0.1411)	0.1142(0.5268)	0.3927(0.6149)
			P ₂	2.2670(0.1322)	2.4839(0.1150)	0.2235(0.6364)	0.4322(0.0614)	0.7456(0.0329)
			RIL	4.00E-04(0.9848)	4.00E-04(0.9839)	1.00E-04(0.9943)	0.0138(0.9998)	0.0155(0.9998)
千粒重 TGW (g)	E-2-7	MX2-CE-A	P ₁	0.0101(0.9199)	0.1542(0.6946)	1.3945(0.2376)	0.0578(0.8294)	0.2878(0.9146)
			P ₂	0.0001(0.9926)	0.0708(0.7902)	1.2102(0.2713)	0.0482(0.8874)	0.2691(0.9484)
株高 PH (cm)	E-2-6	MX2-AE-A	RIL	0.0033(0.9544)	0.0448(0.8324)	0.3905(0.5321)	0.0503(0.8751)	0.0302(0.7647)
			P ₁	0.0400(0.8415)	0.0136(0.9070)	1.5422(0.2143)	0.0674(0.7734)	0.2884(0.9134)
			P ₂	0.0046(0.9459)	0.1199(0.7291)	1.2597(0.2617)	0.0552(0.8453)	0.3106(0.8567)
穗下节间长 SI (cm)	B-2-1	PG-AI	RIL	0.0011(0.9741)	0.0001(0.9927)	0.0262(0.8713)	0.0629(0.7994)	0.0410(0.3914)
			P ₁	0(1)	0.0039(0.9502)	0.0625(0.8026)	0.0218(0.9950)	0.1415(1.0000)
			P ₂	0.0523(0.8191)	0.2340(0.6285)	1.1013(0.2940)	0.0781(0.7131)	0.3500(0.7328)
旗叶上节 间长 FIL (cm)	B-2-1	PG-AI	RIL	0.0110(0.9164)	0.0060(0.9385)	0.0096(0.9220)	0.0987(0.6025)	0.0427(0.3413)
			P ₁	0(0.9976)	0.1574(0.6915)	2.4818(0.1152)	0.0944(0.6249)	0.3579(0.7111)
			P ₂	0.0522(0.8193)	0.3136(0.5755)	1.8363(0.1754)	0.0960(0.6166)	0.3790(0.5061)
分蘖数 NTP (cm)	G-0	MX3-AI-AI	RIL	0.1881(0.6645)	0.2987(0.5847)	0.2568(0.6123)	0.1626(0.3544)	0.0503(0.1731)
			P ₁	0(1)	0.0108(0.9172)	0.1729(0.6776)	0.0341(0.9607)	0.2230(0.9914)
			P ₂	0(1)	0.0108(0.9172)	0.1729(0.6776)	0.0341(0.9607)	0.2230(0.9914)
			RIL	0.2487(0.6180)	1.6111(0.2043)	9.8957(0.0017)	0.3822(0.0841)	0.0729(0.0120)

U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 为均匀性检验统计量; ${}_nW^2$ 为 Smirnov 检验统计量; D_n 为 Kolmogorov 检验统计量; U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 检测统计量中括号内为相应的概率 P; P₁、P₂ 代表亲本, RILs 代表重组自交系。
GYP: grain yield per plant; TGW: thousand grain weight; PH: plant height; NTP: number of tillers per plant; SI: spike intermode length; FIL: flag intermode length。
 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 are the statistic of Uniformity test, the numbers in brackets are the distribution values in theory; ${}_nW^2$ is the statistic of Smirnov test; D_n is the statistic of Kolmogorov test 1; P₁, P₂: parents; RILs: recombinant inbred lines.

表 4 品东 34×Barran 群体重要产量性状的部分最佳模型的一阶遗传参数

Table 4 Estimates of 1st order genetic parameters of important yield traits for population from Pindong 34 × Barran																	
性状 Trait	模型代码 Model code	模型含义 Implication of model	一阶遗传参数 1st order genetic parameter (%)														
			m(m ¹)	m ²	m ³	d(da)	db	dc	dd	iab(i*)	iac	iad	ibc	ibd	icd	iabc	[d]
单株产量 GYP (g)	H-1	4MG-AI	25.64	—	—	3.784	2.891	-6.189	0.15	6.077	-6.175	5.936	-5.198	5.219	-1.006	—	—
千粒重 TGW (g)	E-2-7	MX2-CE-A	45.862	—	—	—	—	—	—	2.996	—	—	—	—	—	—	22.367
株高 PH (cm)	E-2-6	MX2-AE-A	96.423	—	—	5.154	—	—	—	-9.656	—	—	—	—	—	—	-9.308
穗下节间长 SIL (cm)	B-2-1	PG-AI	26.500	32.333	40.417	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
旗叶上节间长 FIL (cm)	B-2-1	PG-AI	6.733	20.25	20.200	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
有效分蘖数 NTP (Pcs)	G-0	MX3-AI-AI	14.336	6.649	20.684	-1.336	-1.336	-1.336	—	1.336	1.336	—	1.336	—	—	-1.336	—

m: 群体均方; d: 主基因效应值; da: 第 1 对主基因的增加效应值; db: 第 2 对主基因的增加效应值; i: 加性 × 加性上位性交互效应值; i*: 加性和加性 × 加性上位性交互效应值; [d]: 多基因加性效应; 表格中“—”表示空缺。

m(m¹): mean value of P₁ generation; m₂: mean value of P₂ generation; d(da): additive effect of the first pair major gene; db: additive effect of the second pair major gene; dc: additive effect of the third pair major gene; dd: additive effect of the fourth pair major gene; iab(i*): additive effect plus additive effect of the 1st pair major gene; iac: additive effect plus additive effect of the 2nd pair major gene; iad: additive effect plus additive effect of the 3rd pair major gene; ibd: additive effect plus additive effect of the 4th pair major gene; ibc: additive effect plus additive effect of the 5th pair major gene; icd: additive effect plus additive effect of the 6th pair major gene; iabc: additive effect plus additive effect of the 7th pair major gene; [d]: additive effect plus additive effect of the 8th pair major gene. “—” in the cells mean the value is absent. Bold underline indicates the optimal genetic model. GYP: grain yield per plant; TGW: thousand grain weight; PH: plant height; NTP: number of tillers per plant; SIL: spike intermode length; FIL: flag intermode length.

表 5 品东 34×Barran 群体重要产量性状的部分最佳模型的二阶遗传参数

Table 5 Estimates of 2nd order genetic parameters of important yield traits for population from Pindong 34 × Barran								
性状	模型代码	模型含义	二阶遗传参数 2nd order parameter (%)					
Trait	Modelcode	Implication of model	σ^2_e	σ^2_p	σ^2_{mg}	$h^2_{mg}(\%)$	σ^2_{Pg}	$h^2_{Pg}(\%)$
单株产量 GYP (g)	H-1	4MG-AI	28.561	28.561	178.939	86.236	—	—
千粒重 TGW (g)	E-2-7	MX2-CE-A	2.602	39.046	15.376	28.254	36.444	66.965
株高 PH (cm)	E-2-6	MX2-AE-A	6.230	220.425	145.238	39.719	214.195	58.577
穗下节间长 SIL (cm)	B-2-1	PG-AI	1.953	83.240	—	—	81.463	97.659
旗叶上节间长 FIL (cm)	B-2-1	PG-AI	0.411	48.192	—	—	47.883	99.149
有效分蘖数 NTP (Pcs)	G-0	MX3-AI-AI	0.667	43.232	10.722	19.872	42.566	78.893

σ²_e: 表型方差(群体方差); σ²_{Pg}: 多基因遗传方差; σ²_p: 主基因遗传方差; σ²_{mg}: 环境方差(误差方差); h²_{mg}(%): 主基因遗传率; h²_{Pg}(%): 多基因遗传率; 表格中“—”表示空缺。
σ²_e: environmental variance; σ²_{Pg}: polygenic variance; σ²_p: phenotypic variance; σ²_{mg}: major gene variance; σ²_e: environmental variance; h²_{mg}(%): heritability of major gene; h²_{Pg}(%): heritability of polygene-Variation; “—” in the cells mean the value is absent. Bold underline indicates the optimal genetic model. Bold underline indicates the optimal genetic model. GYP: grain yield per plant; TGW: thousand grain weight; PH: plant height; NTP: number of tillers per plant; SIL: spike intermode length; FIL: flag intermode length. “—” in the cells mean the value is absent.

为负向遗传效应。多基因的加性效应值 $[d]$ 为 -9.308 , 主基因的遗传率为 58.57% , 多基因的遗传率为 39.71% , 说明该群体控制株高性状的多基因具有明显的累加负效应; 控制穗下节间长和旗叶上节间长的最佳遗传模型相同, 都是由2对连锁主基因, 加性-上位性多基因遗传模型控制, 多基因遗传模型具有明显的加性上位性作用, 其中穗下节间长主基因遗传率为 97.65% , 旗叶上节间长的主基因遗传率为 99.14% ; 控制分蘖数的第1对主基因的加性效应值 (da) 是 -1.336 , 具有负向效应。第2对主基因的加性效应值 (db) 和第3对主基因的加性效应值 (dc) 数值相等, 是 -1.33 , 且为负向效应, 说明控制该性状的3对主基因加多基因模型有明显的负向加性上位性作用, 加性和加性 $\times$ 加性上位性互作效应值 (iab) 、加性和第1对主基因加性 $\times$ 第3对主基因加性上位性互作效应值 (iac) 、加性和第2对主基因加性 $\times$ 第3对主基因加性上位性互作效应值 (ibc) 三者相同, 都是 1.336 , 表现正向效应。加性效应和第1对主基因 $\times$ 第2对主基因 $\times$ 第3对主基因的加性效应值 $(iabc)$ 是 -1.33 , 3个基因相关作用表现为负向效应。主基因遗传率为 78.89% , 多基因遗传率为 19.87% ; 控制单株产量的第1至4对主基因加性效应值 (da, db, dc, dd) 分别为 $3.784, 2.891, -6.180$ 和 0.150 , 第3对主基因加性效应值最高且为负向遗传效应。第2对主基因加性效应稍大于第2对, 表现为正向效应。第4对主基因加性效应值最小。加性和加性 $\times$ 加性上位性互作效应值 (iab) 是 6.007 , 表现为正向的遗传效应。加性和第1对主基因加性 $\times$ 第3对主基因加性上位性互作效应值 (iac) 是 -6.17 , 表现为负向的遗传效应, iab 和 iac 两者效应值相似, 单表现效应相反。加性和第1对主基因加性 $\times$ 第4对主基因加性上位性互作效应值 (iad) 是 5.93 , 表现正向效应。加性和第2对主基因加性 $\times$ 第3对主基因加性上位性互作效应值 (ibc) 是 -5.19 , 表现负向效应。加性和第2对主基因加性 $\times$ 第4对主基因加性上位性互作效应值 (ibd) 是 5.21 , ibd 和 iad 二者效应值相近, 同为正向效应, 这两者与 ibc 绝对值相近但效应相反, 加性和第3对主基因加性 $\times$ 第4对主基因加性上位性互作效应值 (icd) 是 -1 , 表现负向遗传效应。控制单株产量的多基因遗传率为 86.23% , 总的来看控制单株产量性状的4对主基因的加性上位性作用明显, 累加一起时主基因表现很弱, 结果表现多基因遗传, 多基因起着主导作用; 控制千粒重性状的加性和加性 $\times$ 加性上位性互作效应值 (iab)

是 2.996 , 表现为正向的遗传效应。多基因的加性效应值 $[d]$ 是 22.367 , 表现为很高的正向遗传效应。主基因遗传率为 66.96% , 多基因遗传率为 28.25% , 说明控制该性状的2对主基因加多基因具有明显的互补作用, 表现加性效应的多基因混合遗传。

3 讨论

3.1 小麦重要产量性状的最佳遗传模型分析

小麦各个性状对产量均产生直接或间接的影响, 这不仅是因为环境效应的影响, 更重要的是产量各性状的综合表现受遗传控制。本研究表明, 对4个环境遗传模型进行筛选后确定最优遗传模型是 E_1 环境下的 $H-1(4MG-AI)$ 模型即主基因加性上位性模型。说明控制该性状的4对主基因具有明显的加性上位性作用。王翠玲等^[47]利用25个 F_1 杂交组合研究发现单株产量的遗传受加性和非加性基因共同控制。本研究中单株产量的遗传也具有明显的加性效应, 这和王翠玲等的研究观点相似。只是本研究得到的遗传参数更为详细具体, 该性状受到4对具有加性上位性的主基因模型控制。本研究在不同环境下相关分析表明, 单株产量与株高、千粒重、分蘖数和穗下节间长等均极显著或显著相关, 这说明单株产量性状的复杂性, 是一个综合性状。这与丁安明等^[48]、Jamali等^[49]和Kato等^[50]的研究观点相似, 丁安明^[48]利用重组自交系群体研究认为单株产量与株高的相关性达到显著水平。当株高在80 cm以上时, 伴随植株增高的增产效果不显著; 本文对4个环境遗传模型筛选后千粒重的最优遗传模型是 $E-2-7(MX2-CE-A)(E_1)$ 即2对连锁主基因, 互补作用多基因混合遗传模型。说明该性状受多基因控制, 2对主基因具有明显的互补作用, 多基因具有加性效应。王培等^[30]利用 $F_{2:3}$ 家系群体发现千粒重由多基因控制符合无主基因模型(A-0模型)。杜希朋等^[31]利用 F_2 群体研究发现千粒重受微效多基因控制, 无主基因存在。朱欣果等^[32]利用小麦重组自交系研究发现千粒重最优模型是 $4MG-AI$ 即主基因加性上位性模型。本研究发现在4个环境下千粒重均符合多基因模型特征, 这与王培等^[30]、杜希朋等^[31]研究结果相似, 与朱欣果等^[32]研究结果不同, 不同的原因可能是因为人工合成小麦材料的特殊性, 具有祖先明显野生性的结果, 这种遗传背景的差异加上环境影响导致了结果不一致; 4个环境下株高的最优遗传模型是 $E-2-6(MX2-AE-A)(E_1)$ 。说明该性状的遗传受

2 对连锁主基因, 累加作用多基因混合遗传模型控制, 2 对主基因加多基因连锁, 具有累积作用。姚金保等^[23]通过对 7 个亲本双列杂交的 F_1 杂交组合研究认为小麦株高的遗传可能受 3~4 对主效基因控制, 表现为加性效应和显性效应的共同作用, 以加性效应为主, 显性程度表现为部分显性, 遗传力高。国外有研究^[33-34]表明株高的遗传模型以加性效应或以显性效应为主的加性-显性模型, 也有研究认为株高是以上位性效应为主的加性-显性-上位性模型^[36]。李斯深等^[35]利用 RIL 群体研究表明株高是由 2 对连锁的主基因加微效基因共同控制的。杜希朋等^[32]利用 F_2 群体研究认为株高是受多基因控制的数量性状, 无主基因影响。李法计等^[36]利用小麦重组自交系研究发现株高符合 2 对主基因+多基因遗传, 主基因遗传率为 82.32%。毕晓静等^[37]利用 F_2 , F_3 群体研究得出株高性状符合 D-2 模型即一对加显性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型。陈树林^[38]利用苏麦 3 号矮秆密穗材料研究发现小麦株高受一对不完全显性基因控制。朱欣果等^[32]利用人工合成小麦重组自交系得出小麦株高的最优模型是 MX3-AI-A 即加性-上位性多基因混合遗传模型。本研究中株高最优遗传模型是 E_1 环境下的多基因混合遗传模型即 E-2-6 (MX2-AE-A) 模型, 说明在该群体中 E_1 环境下控制株高的 2 对主基因具有明显的累加效应, 加多基因具有明显的加性效应。这与杜希朋等^[31]、朱欣果等^[32]、李斯深等^[35]和李法计等^[36]的研究结果相似, 与姚金保等^[22]、Khan 等^[33]、Dere 等^[34]、毕晓静等^[37]和陈树林等^[38]的研究结果不同, 可能是因为本研究使用的材料是高代重组自交系, 这与 F_2 等杂交群体不同, 没有显性及其相互作用的效应, 只有一些可以固定的效应值, 如加性与加性和加性间的相互作用效应值。与 F_2 等材料相比较, 重组自交系(RILs)群体可以作为永久性群体使用, 可以设置多年多点试验, 这 DH 群体一样。因此, 可能比分离世代更能减少环境影响, 进而获得较准确的参数估值。

对 4 个环境遗传模型筛选后穗下节间长最优遗传模型是 B-2-1(PG-AI)(E_1), 说明该性状受 2 对连锁主基因, 加性-上位性多基因遗传模型控制, 多基因遗传模型具有明显的加性上位性作用。姚金保等^[23]通过小麦双列杂交研究发现, 穗下节间长可能受 1-3 对主效基因控制。李法计等^[38]通过对小麦重组自交系研究认为穗下茎长性状符合 3 对主基因+多基因遗传。毕晓静等^[37]研究发现穗下节间长的遗传符

合 D-3 模型, 即一对完全显性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型。本研究中, 在多个环境下都符合多基因遗传模型, 最优模型是 B-2-1(PG-AI)(E_1)即加性上位性多基因遗传模型, 表明控制该性状的遗传模型有 2 对连锁主基因且多基因具有加性上位性效应。这与李法计研究结果近似, 与姚金保等^[23]和毕晓静等^[37]研究结果不同, 可能是因为使用不同的材料。本研究中穗下节间长度和株高、分蘖等具有显著或极显著的相关性, 在小麦育种过程中, 充分考虑穗下节间长对株高、单株产量等的影响会对选择理想株型起到积极作用; 本研究中旗叶上节间长最优遗传模型是 B-2-1(PG-AI)即 2 对连锁主基因, 加性-上位性多基因遗传模型。姚金保等^[23]利用 8 个小麦品种双列杂交的 F_1 及其亲本研究发现, 小麦穗颈长的遗传符合加性-显性模型, 基因作用以加性效应为主。范平等^[39]研究认为穗颈长的遗传受加性-显性-上位性模型控制。蒲定福等^[40]研究认为穗颈长不符合加性-显性模型。卫云宗等^[41]研究认为穗颈长受到加性基因效应影响。本研究中旗叶上节间长(穗颈长)的最适遗传模型与范平等^[39]、卫云宗等^[43]研究中的加性, 上位性效应影响观点相似, 所不同的是没有显性效应影响, 这可能是因为实验材料、实验环境等的不同。本研究中旗叶上节间长(穗颈长)与穗下节间长、单株产量、千粒重、有效分蘖数等性状显著或极显著相关。穗颈长对群体产量有着较大正向效应影响^[42], 说明小麦新品系选育中要充分考虑选择适宜长的穗颈长, 且与株高协同考虑, 才能取得较好效果; 本研究中在多环境下有效分蘖最适模型是 G-0 (MX3-AI-AI)(E_1)即加性-上位性多基因混合遗传模型, 说明该性状的 3 对主基因具有明显的加性上位性作用, 多基因同样也有加性上位性作用。张倩辉等^[43]利用普通小麦-冰草衍生 F_2 代群体研究发现有效分蘖数的最佳遗传模型是 B-2, 受 2 对主基因控制, 并且主基因表现为加性-显性效应。王培等^[30]利用 $F_{2:3}$ 家系为材料, 发现小麦单株穗数由一对加性和部分显性主基因(A-1 模型)。毕晓静等^[37]研究发现有效分蘖数符合 D-4 模型, 一对负向完全显性主基因+加性-显性多基因模型。闫林^[44]研究得出有效分蘖数符合 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因遗传模型。谢玥等^[45]利用杂交 $F_{2:3}$ 及 $BC_{1:2}$ 群体研究发现有效分蘖可能受 2 对主效核基因和一些微效基因的共同控制, 其中 1 对基因对另 1 对基因有抑制作用。杜希朋等^[31]研究认为有效分蘖受 1 对主基

因+多基因控制,主基因遗传率为55.7%,主基因表现为负完全显性。朱欣果等^[32]利用小麦重组自交系研究发现有效分蘖数的最优模型是4MG-AI即主基因加性上位性模型。本研究群体有效分蘖数的分离呈现连续的偏态分布,表明有效分蘖数具有数量性状的遗传特点,除了受到微效多基因控制外还可能有主效基因的影响,这与之前的研究结果不一样^[30-31,37,43-45],可能是因为选用试验材料类型不同,重组自交系较纯合,只能显示加性效应,同时生态环境条件的影响导致了结果不一致。这也进一步验证了单株分蘖数受数量性状位点控制的观点。有效分蘖数是小麦产量构成的重要农艺性状之一,不仅是复杂的发育性状,更容易受到生产条件、栽培及环境因素的影响。只有生产上保证适宜的有效穗数才有利于形成高产稳产^[46]。

3.2 研究最佳遗传模型对小麦育种起着重要推动作用

本研究通过邦弗朗尼(Bonferroni)相关性分析及线性拟合线的分析发现,各性状遗传相关性较显著。穗下节间与旗叶上节间平均相关系数更是达到0.91($P < 0.001$)。同时二者和株高、单株产量、分蘖数、千粒重均表现了较为明显且显著的相关性,说明穗下节间长与旗叶上节间长可以作为判断株高、单株产量、千粒重等的间接指标,可通过选择穗下节间长和旗叶上节间长进而控制植株高度,从而指导新品系的选育。因此,具有一定的生物学意义。姚金保等^[23]通过对小麦株高及其构成因素的相关性分析表明株高与穗下节间长等构成因素有显著的遗传正相关,这与本文相关分析结果相似。卢娟等^[24]利用小麦亚群为材料,研究发现分蘖数、千粒重等性状与产量表型显著或极显著水平相关。杨德龙等^[25]利用小麦RIL群体研究发现,在干旱胁迫条件下,不同发育时期株高与千粒质量之间显著正相关。王慧如等^[26]以小麦回交导入系(IL)群体为材料研发发现千粒质量、株高等性状与小区产量有着较高的相关性。Kato等^[27]研究发现,株高和产量的显著相关。Law等^[28]研究表明株高和产量呈显著正相关,Wu等^[29]研究表明穗长与粒重显著正相关。本研究的6个重要产量性状间存在显著或极显著正相关,这与之前的研究观点相似。所不同的是在多环境下进行,得出的结果更具有代表性。同时穗下节间长和旗叶上节间长作为株高的重要组成部分,可作为间接指标来选育优良单株,深入研究二者与株高和产量的关系,可

以获得高产潜力的株型,这对获得以高产为目标的株型育种具有重要意义。

本研究选取的单株产量、千粒重、株高和有效分蘖数等性状,是小麦育种中重要的目标经济性状,且多为数量性状。在小麦重要产量性状的遗传中,环境方差在表型方差中占据着较高的比例,表明在重要产量性状的遗传中环境和基因型间有着很强的互作效应。因此,在小麦重要产量性状的育种过程中,要重视生态环境条件对提高单产的限制,降低环境效应对小麦产量因素的影响,增加选育优良新品种的生态适应性及广适性。如何识别数量性状的主要基因一直是数量遗传学领域的主要研究热点。重组自交系(RILS)是由连续自交产生的一系列不杂直到纯合的品系,能够准确地识别每一品系的表型值,减少环境误差。因此,RILS群可以用于多年多点检验,比分离世代更准确地确定各品系的表型值,减少环境影响,获得更准确的参数估计。由于每个株系均为纯合子,不存在显性和显性互作,群体可用于精确估计主基因的加性效应值和加性互作效应值^[35]。与传统的遗传分析方法相比,植物数量性状主基因和多基因混合遗传模型可以从当前的研究中获得更客观的信息。通过标准曲线与频率分布的比较,检测主基因的存在,估计主基因和多基因的遗传力,包括遗传模型和遗传参数。主基因+多基因遗传体系的分离分析方法与分子标记的QTL定位方法的区别在于,前者只需要数量性状表型数据,后者需要分子数据才能定位到控制数量性状的基因位点^[3]。在实践中可以用前者校对后者,以便于育种工作者快速判断基于表型得出对育种性状遗传组成结果的准确性,也可以用后者校正前者,以便于进一步掌握QTL定位所反映性状遗传组成的结果。本研究的多个重要产量性状在多个环境下主要受主基因+多基因混合遗传控制。同时,该方法的大量应用提供了各性状的遗传组成、遗传规律特性及遗传参数,为科研工作提供了有意义的遗传信息,为下一步通过高通量测序开发SNP标记、QTL初步定位及精细定位、阐明各性状的多基因遗传调控网络及其间的互作调控关系,以及小麦分子设计育种提供重要理论依据。

4 结论

2年4个环境下最优遗传模型,对单株产量的是4对加性上位性主基因+多基因遗传模型。对千粒重

是2对互补作用主基因+加性效应多基因混合遗传模型。对株高是2对累积作用主基因+加性作用多基因混合遗传模型。对穗下节间长和旗叶上节间长是加性-上位性多基因遗传模型。对分蘖数是加性-上位性多基因混合遗传模型。穗下节间长与旗叶上节间长可以做为判断单株产量、千粒重及株高等的间接指标,这些性状在多个环境下主要受主基因+多基因混合遗传控制。在选育优良品系的过程中,和育种实践紧密结合,要兼顾适应生态环境条件的重要表现,进一步为筛选与目标性状紧密连锁标记及分子标记辅助选择提供理论依据。

References

- [1] Hawkesford M J, Araus J L, Park R, Calderini D, Miralles D, Shen T, Zhang J, Parry M A J. Prospects of doubling global wheat yields. *Food Energy Secur*, 2013, 2: 34–48.
- [2] Maddala G S. The use of variance component models in pooling cross section and time series data. *Econometrica*, 1971, 39: 341–358.
- [3] 盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系. 北京: 科学出版社, 2003. pp 96–102.
Gai J Y, Zhang Y M, Wang J K. Genetic System of Quantitative Traits in Plants. Beijing: Science Press, 2003. pp 96–102 (in Chinese).
- [4] 王建康, 盖钧镒. 利用杂种 F_2 世代鉴定数量性状主基因-多基因混合遗传模型并估计其遗传效应. *遗传学报*, 1997, 24: 432–4401.
Wang J K, Gai J Y. Identification of major gene and polygene mixed inheritance model and estimation of genetic parameters of a quantitative trait from F_2 progeny. *Acta Genet Sin*, 1997, 24: 4432–4401 (in Chinese with English abstract).
- [5] 章元明, 盖钧镒, 王永军. 利用 P_1 、 P_2 和 DH 或 RIL 群体联合分离分析的拓展. *遗传*, 2001, 23: 467–470.
Zhang Y M, Gai J Y, Wang Y J. An expansion of joint segregation analysis of quantitative trait for using P_1 , P_2 and DH or RIL populations. *Hereditas*, 2001, 23: 467–470 (in Chinese with English abstract).
- [6] Gai J Y, Wang J K. Identification and estimation of QTL model and effects. *Theor Appl Genet*, 1998, 97: 1162–1168.
- [7] Zhang Y M, Gai J Y, Yang Y H. The EIM algorithm in the joint segregation analysis of quantitative traits. *Genet Res Camb*, 2003, 81: 157–1631.
- [8] 李余生, 朱镇, 张亚东, 赵凌, 王才林. 水稻稻曲病抗性的主基因+多基因混合遗传模型分析. *作物学报*, 2008, 34: 1728–1733.
Li Y S, Zhu Z, Zhang Y D, Zhao L, Wang C L. Genetic analysis of rice false smut resistance using major gene plus polygene mixed genetic model. *Acta Agron Sin*, 2008, 34: 1728–1733 (in Chinese with English abstract).
- [9] 江建华, 张启武, 洪德林. 粳稻穗部性状遗传分析. *植物学报*, 2010, 45: 182–188.
Jiang J H, Zhang Q W, Hong D L. Genetic analysis of panicle traits in *Oryza sativa* ssp. *japonica*. *Chin Bull Bot*, 2010, 45: 182–188 (in Chinese with English abstract).
- [10] 汪文祥, 胡琼, 梅德圣, 李云昌, 周日金, 王会, 成洪涛, 付丽, 刘佳. 甘蓝型油菜分枝角度主基因+多基因混合遗传模型及遗传效应. *作物学报*, 2016, 42: 1103–1111.
Wang W X, Hu Q, Mei D S, Li Y C, Zhou R J, Wang H, Cheng H T, Fu Li, Liu J. *Acta Agron Sin*, 2016, 42: 1103–1111 (in Chinese with English abstract).
- [11] 周清元, 崔翠, 阴涛, 陈东亮, 张正圣, 李加纳. 甘蓝型油菜角果长度的主基因+多基因混合遗传模型. *作物学报*, 2014, 40: 1493–1500.
Zhou Q Y, Cui C, Yin T, Chen D L, Zhang Z S, Li J N. Genetic analysis of silique length using mixture model of major gene plus polygene in *Brassica napus* L. *Acta Agron Sin*, 2014, 40: 1493–1500 (in Chinese with English abstract).
- [12] 周清元, 李军庆, 崔翠, 卜海东, 阴涛, 颜银华, 李加纳, 张正圣. 油菜半矮秆新品系 10D130 株型性状的遗传分析. *作物学报*, 2013, 39: 207–215.
Zhou Q Y, Li J Q, Cui C, Bu H D, Ying T, Yan Y H, Li J N, Zhang Z S. Genetic analysis of plant type in semi-dwarf new line (10D130) of rapeseed. *Acta Agron Sin*, 2013, 39: 207–215 (in Chinese with English abstract).
- [13] 丛野, 程勇, 邹崇顺, 张学昆, 王汉中. 甘蓝型油菜发芽种子耐湿性的主基因+多基因遗传分析. *作物学报*, 2009, 35: 1462–1467.
Cong Y, Cheng Y, Zou C S, Zhang X K, Wang H Z. Genetic analysis of waterlogging tolerance for germinated seeds of rapeseed (*Brassica napus* L.) with mixed model of major gene plus polygene. *Acta Agron Sin*, 2009, 35: 1462–1467 (in Chinese with English abstract).
- [14] 蔡长春, 陈宝元, 傅廷栋, 涂金星. 甘蓝型油菜开花期和光周期敏感性的遗传分析. *作物学报*, 2007, 33: 345–348.
Cai C C, Chen B Y, Fu T D, Tu J X. Genetic analysis of flowering time and photoperiod sensitivity in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Acta Agron Sin*, 2007, 33: 345–348 (in Chinese with English abstract).
- [15] 李英双, 胡丹, 聂蛟, 黄科慧, 张玉珂, 张园莉, 余恒志, 方小梅, 阮仁武, 易泽林. 甜荞株高和茎粗的遗传分析. *作物学报*, 2018, 44: 1185–1195.
Li Y S, Hu D, Nie J, Huang K H, Zhang Y K, Zhang Y L, She H Z, Fang X M, Ruan R W, Yi Z L. Genetic analysis of plant height and stem diameter in common buckwheat. *Acta Agron Sin*, 2018, 44: 1185–1195 (in Chinese with English abstract).
- [16] 曹齐卫, 张允楠, 王永强, 杨桂兰, 孙小镭, 李利斌. 黄瓜节间长的主基因+多基因混合遗传模型分析. *农业生物技术学报*, 2018, 26: 205–212.
Cao Q W, Zhang Y N, Wang Y Q, Yang G L, Sun X L, Li L B. Genetic analysis of internode length using mixed major-gene plus polygene inheritance model in *Cucumis sativus*. *J Agric Biotechnol*, 2018, 26: 205–212 (in Chinese with English abstract).
- [17] 张允楠, 曹齐卫, 李利斌, 王秀峰, 王永强, 孙小镭. 黄瓜叶面积的主+多基因混合遗传模型分析. *园艺学报*, 2015, 42: 897–906.
Zhang Y N, Cao Q W, Li L B, Wang X F, Wang Y Q, Sun X L. Genetic analysis of leaf size using mixed major-gene plus polygene

- inheritance model in *Cucumis sativus*. *Acta Hort Sin*, 2015, 42: 897–906 (in Chinese with English abstract).
- [18] 徐小万, 曾莉, 李颖, 罗少波, 王恒明, 田永红. 辣椒开花期的主基因+多基因遗传分析. *生物数学学报*, 2012, 27: 755–775. Xu X W, Zeng L, Li Y, Luo S B, Wang H M, Tian Y H. Major gene plus poly-gene inheritance analysis of the flowing time in pepper (*Capsicum annuum* L.). *J Biomathem*, 2012, 27: 755–775 (in Chinese with English abstract).
- [19] Cao X W, Cui H M, Li J, Xiong A S, Hou X L, Li Y. Heritability and gene effects for tiller number and leaf number in non-heading Chinese cabbage using joint segregation analysis. *Sci Hort*, 2016, 203: 199–206.
- [20] 李立会, 李秀全. 小麦种质资源描述规程和数据标准. 北京: 中国农业出版社, 2006. Li L H, Li X Q. Descriptors and Data Standard for Wheat. Beijing: China Agriculture Press, 2006 (in Chinese).
- [21] Choo T M, Reinbergs E. Estimation of the number of genes in doubled haploid populations of barley (*Hordeum vulgare*). *Can J Genet Cytol*, 1982, 24: 337–341.
- [22] Gamble E E. Gene effects in corn (*Zea mays* L.): I. Separation and relative importance of gene effects for yield. *Plant Sci*, 1962, 42, 339–348.
- [23] 姚金保, 任丽娟, 张平平, 杨学明, 马鸿翔, 姚国才, 张鹏, 周森平. 小麦株高及其构成因素的遗传及相关性分析. *麦类作物学报*, 2011, 31: 604–610. Yao J B, Ren L J, Zhang P P, Yang X M, Ma H X, Yao G C, Zhang P, Zhou M P. Genetic and correlation analysis of plant height and its components in wheat. *J Triticeae Crops*, 2011, 31: 604–610 (in Chinese with English abstract).
- [24] 卢娟, 姚永定, 史华伟, 史雨刚, 王曙光, 孙黛珍. 小麦产量构成因素相关性状与群体产量的遗传相关分析. *山西农业科学*, 2018, 46: 501–503. Lu J, Yao Y D, Shi H W, Shi Y G, Wang S G, Sun D Z. Genetic correlation analysis between yield components related traits and population yield in wheat. *J Shanxi Agric Sci*, 2018, 46: 501–503 (in Chinese with English abstract).
- [25] 杨德龙, 张国宏, 李兴茂, 幸华, 程宏波, 倪胜利, 陈晓平. 小麦 RIL 群体株高和千粒重的抗旱遗传特性研究. *应用生态学报*, 2012, 23: 1569–1576. Yang D L, Zhang G H, Li X M, Xing H, Cheng H B, Ni S L, Chen X P. Genetic characteristics associated with drought tolerance of plant height and thousand-grain mass of recombinant inbred lines of wheat. *Chin J Appl Ecol*, 2012, 23: 1569–1576 (in Chinese with English abstract).
- [26] 王慧茹, 王光达, 吕小平, 杨德龙, 景蕊莲. 不同水分环境条件下小麦 IL 群体产量相关性状遗传和关联性分析. *华北农学报*, 2013, 28(4): 53–61. Wang H R, Wang G D, Chang X P, Yang D L, Jing R L. Association and genetic analysis of yield related traits in introgression lines of wheat in different water environments. *Acta Agric Boreali-Sin*, 2013, 28: 53–61 (in Chinese with English abstract).
- [27] Kato K, Miura H, Sawada S. Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat. *Theor Appl Genet*, 2000, 101: 1114–1121.
- [28] Law C N, Snape J W, Worland A J. The genetic relationship between height and yield in wheat. *Heredity*, 1978, 40: 133–151.
- [29] Wu X Y, Cheng R R, Xue S L, Kong Z X, Wan H S, Li G Q, Huang Y L, Jia H Y, Jia J Z, Zhang L X, Ma Z Q. Precise mapping of a quantitative trait locus interval for spike length and grain weight in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol Breed*, 2014, 33: 129–138.
- [30] 王培, 李晓林, 杨林, 吴青霞, 杨子博, 白志元, 李立群, 李学军. 小麦单株穗数的遗传分析及其 QTL 定位的最优基因型预测. *麦类作物学报*, 2012, 32: 820–827. Wang P, Li X L, Yang L, Wu Q X, Yang Z B, Bai Z Y, Li L Q, Li X J. Genetic analysis of spike number per plant in wheat and prediction of superior genotype based on QTL information. *J Triticeae Crops*, 2012, 32: 820–827 (in Chinese with English abstract).
- [31] 杜希朋, 闫媛媛, 刘伟华, 高爱农, 张锦鹏, 李秀全, 杨欣明, 车永和, 郭小敏. 蚂蚱麦×碧玉麦杂交 F₂ 代部分农艺性状的遗传分析. *麦类作物学报*, 2011, 31: 624–629. Du X P, Yan Y Y, Liu A H, Gao A N, Zhang J P, Li X Q, Yang X M, Che Y H, Guo X M. Genetic analysis on several important agronomic traits in F₂ generation of Mazhamai × Biyumai. *J Triticeae Crops*, 2011, 31: 624–629 (in Chinese with English abstract).
- [32] 朱耿果, 万洪深, 李俊, 郑建敏, 唐宗祥, 杨武云. 人工合成小麦育种优势的主基因+多基因混合遗传分析. *南京农业大学学报*, 2018, 41: 625–632. Zhu X G, Wan H S, Li J, Zheng J M, Tang Z X, Yang W Y. Mixed major-genes plus polygenes inheritance analysis for breeding superiority in synthetic hexaploid wheat. *J Nanjing Agric Univ*, 2018, 41: 625–632 (in Chinese with English abstract).
- [33] Khan A S, Khan M R, Khan T M. Genetic analysis of plant height, grain yield and other traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Internat J Agric Biol*, 2000, 2(1): 1–4.
- [34] Dere S, Yildirim M B. Inheritance of plant height, tiller number per plant, spike height and 1000-kernel weight in an 8×8 diallel cross population of bread wheat. *Cereal Res Commun*, 2006, 34: 965–972.
- [35] 李斯深, 陈茂学, 王洪刚. 利用重组自交系(RILs)群体进行质量-数量性状的遗传分析: 遗传模型和小麦产量性状遗传. *作物学报*, 2001, 27: 896–904. Li S S, Chen M X, Wang H G. Genetic analysis on qualitative-quantitative traits by using populations of recombinant inbred lines (RILs): genetic models and inheritance of yield traits in wheat. *Acta Agron Sin*, 2001, 27: 896–904 (in Chinese with English abstract).
- [36] 李法计, 常鑫, 王宇娟, 宋全昊, 田芳慧, 孙道杰. 小麦重组自交系群体 9 个重要农艺性状的遗传分析. *麦类作物学报*, 2013, 33: 23–28. Li F J, Chang X, Wang Y J, Song Q H, Tian F H, Sun D J. Genetics analysis of nine important agronomic traits in wheat population of recombinant inbred lines. *J Triticeae Crops*, 2013, 33: 23–28 (in Chinese with English abstract).
- [37] 毕晓静, 史秀秀, 马守才, 韩芳, 元佳佳, 李清峰, 王志军, 张改生, 牛娜. 小麦农艺性状的主基因+多基因遗传分析. *麦类作物学报*, 2013, 33: 630–634. Bi X J, Shi X X, Ma S C, Han F, Qi J J, Li Q F, Wang Z J, Zhang G S, Niu N. Genetic analysis of agronomic traits related to yield based on major gene plus polygene model in wheat. *J Triticeae*

- Crops*, 2013, 33: 630–634.
- [38] 陈树林. 苏麦 3 号矮秆密穗突变体 NAUH164 的遗传分析及突变座位的分子标记. 南京农业大学硕士学位论文, 江苏南京, 2011.
Chen S L. Genetic Analysis and Mapping of the Mutant Locus of A Dwarf and Compact Spike Mutant NAUH164 from Wheat Variety Sumai 3. MS Thesis of Nanjing Agricultural University, Nanjing, Jiangsu, China, 2011.
- [39] 范平, 詹克慧, 孙建英, 王淑凤, 赵国山. 小麦主要性状的遗传模型分析. 河南农业大学学报, 1999, 33: 231–234.
Fan P, Zhan K H, Sun J Y, Wang S F, Zhao G S. Analysis on the genetic models for main characters in wheat. *Acta Agric Univ Henanensis*, 1999, 33(3): 231–234 (in Chinese with English abstract).
- [40] 蒲定福, 袁代斌, 蒙大庆, 李之凡, 胥岚. 高产小麦主要性状的遗传模型分析. 西北农业学报, 2001, 10(4): 41–44.
Pu D F, Yuan D B, Meng D Q, Li Z F, Xu L. Genetic model analysis and parameter estimate on main characters of high-yield wheat. *Acta Agric Boreali-Occident Sin*, 2001, 10(4): 41–44 (in Chinese with English abstract).
- [41] 卫云宗, 乔蕊清, 谢福来, 刘玲玲, 宁东贤. 旱地冬小麦主要性状的配合力研究. 华北农学报, 1999, 14(3): 19–24.
Wei Y Z, Qiao R Q, Xie F L, Liu L L, Ning D X. A study on combining ability of major characters of winter wheat in dryland. *Acta Agric Boreali-Sin*, 1999, 14(3): 19–24 (in Chinese with English abstract).
- [42] 张铁山, 韩金梅, 韩杰. 春小麦穗颈遗传特性及其育种价值. 内蒙古农业科技, 2002, (2): 18–19.
Zhang T S, Han J M, Han J. Genetic characteristics of spring wheat ear and its breeding value. *Inner Mongolia Agric Sci Technol*, 2002, (2): 18–19 (in Chinese with English abstract).
- [43] 张倩辉, 张晓科, 刘伟华, 李立会, 张锦鹏, 武军, 高爱农, 李秀全, 杨欣明. 小麦有效分蘖数的遗传分析. 麦类作物学报, 2008, 28: 573–576.
Zhang Q H, Zhang X K, Liu H W, Li L H, Zhang J P, Wu J, Gao A N, Li X Q, Yang X M. The inheritance for effective tiller emergence in wheat. *J Triticeae Crops*, 2008, 28: 573–576 (in Chinese with English abstract).
- [44] 闫林. 大穗小麦西农 9814 主要性状遗传分析及性状改良研究. 西北农林科技大学博士学位论文, 陕西杨凌, 2009.
Yan L. Genetic Analysis of Main Traits and Research on Traits Improvement for Big Ears Wheat Xinong 9814. PhD Dissertation of Northwest A&F University, Yangling, Shanxi, China, 2009 (in Chinese with English abstract).
- [45] 谢玥, 龙海, 侯永翠, 郑有良. 小麦寡分蘖材料 H461 分蘖性状的遗传分析. 麦类作物学报, 2006, 26(6): 21–23.
Xie Y, Long H, Hou Y C, Zheng Y L. Inheritance analysis of correlative characters of aoligoculm wheat line H461. *J Triticeae Crops*, 2006, 26(6): 21–23 (in Chinese with English abstract).
- [46] 马铮, 霍二伟, 卢兆成, 徐士库. 杂交水稻主要性状对产量的影响. 山东农业科学, 2006, (3): 21–23.
Ma Z, Huo E W, Lu Z C, Xu S K. Effect of main characters on yield of hybrid rice. *Shandong Agric Sci*, 2006, (3): 21–23 (in Chinese).
- [47] 王翠玲, 高海涛, 王书子, 段国辉, 吴少辉, 张学品, 吕树作. 冬小麦品质与产量性状的遗传分析. 麦类作物学报, 2003, 23(3): 26–28.
Wang C L, Gao H T, Wang S Z, Duan G H, Wu S H, Zhang X P, Lyu S Z. Genetic analysis of quality and yield characters in winter wheat. *J Triticeae Crops*, 2003, 23(3): 26–28 (in Chinese with English abstract).
- [48] 丁安明, 崔法, 李君, 赵春华, 王秀芹, 王洪刚. 小麦单株产量与株高的 QTL 分析. 中国农业科学, 2011, 44: 2857–2867.
Ding A M, Cui F, Li J, Zhao C H, Wang X Q, Wang H G. QTL Analysis on grain yield per plant and plant height in wheat. *Sci Agric Sin*, 2011, 44: 2857–2867 (in Chinese with English abstract).
- [49] Jamali K D, Ali S A. Yield and yield components with relation to plant height in semi-dwarf wheat. *Pakistan J Bot*, 2008, 40: 1805–1808.
- [50] Kato K, Miura H, Sawada S. Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat. *Theor Appl Genet*, 2000, 101: 1114–1121.