

姚金保,周森平,马鸿翔,等. 小麦籽粒硬度的遗传分析[J]. 江苏农业学报, 2018, 34(4): 721-725.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2018.04.001

## 小麦籽粒硬度的遗传分析

姚金保, 周森平, 马鸿翔, 张鹏, 张平平, 杨学明  
(江苏省农业科学院粮食作物研究所, 江苏 南京 210014)

**摘要:** 为提高黄淮麦区小麦品质育种中对籽粒硬度的选择效率,以7个籽粒硬度有差异的半冬性小麦品种及按7×7不完全双列杂交设计配制的21个F<sub>1</sub>杂交组合在2个环境条件下的试验资料,研究了籽粒硬度的遗传。结果表明,基因型、地点以及基因型与地点间互作均达极显著水平。籽粒硬度的一般配合力和特殊配合力均方也达到极显著水平。济麦22籽粒硬度的一般配合力在2个试验点均表现最高,可作为改良籽粒硬度的优异亲本。杂交组合徐麦25×淮麦33和淮麦33×济麦22在2个试验点的特殊配合力表现较好。籽粒硬度的遗传符合加性-显性模型,基因作用方式以加性效应为主,显性程度为部分显性。籽粒硬度可能受1对主效基因控制,狭义遗传力较高,早代(F<sub>2</sub>~F<sub>3</sub>)选择有效。

**关键词:** 小麦; 籽粒硬度; 双列杂交; 遗传分析

**中图分类号:** S512.103.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2018)04-0721-05

## Genetic analysis of grain hardness in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)

YAO Jin-bao, ZHOU Miao-ping, MA Hong-xiang, ZHANG Peng, ZHANG Ping-ping, YANG Xue-ming  
(Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

**Abstract:** To improve the selection efficiency for grain hardness in wheat quality breeding in the Huanghuai river wheat region, China, the inheritance of grain hardness was studied. Seven semi-winter wheat cultivars with diverse grain hardness were crossed by a 7×7 incomplete diallel design. Parents and their 21 crosses were grown at two environments during 2014–2015 growing seasons. There were significant genotype × location interactions as well as significant genotype and location effects for grain hardness. Both general combining ability (GCA) and specific combining ability (SCA) effects were significant for grain hardness. The grain hardness of Jimai 22 had the highest positive GCA at both locations, indicating its suitability for use in wheat breeding program to improve grain hardness. The crosses of Xumai 25 × Humai 33 and Humai 33×Jimai 22 had the highest positive SCA effects for grain hardness at both locations. The additive-dominance model was partially adequate for grain hardness. Additive genetic effects were predominant for grain hardness. Grain hardness is likely to be controlled by one group of gene, exhibiting high heritability ( $h_{m}^2 > 0.75$ ). These results suggest that selection for grain hardness in early generations (F<sub>2</sub>-F<sub>3</sub>) may be effective.

**Key words:** wheat; grain hardness; diallel cross; genetic analysis

收稿日期: 2017-11-27

基金项目: 农业部现代农业产业技术体系项目(CARS-03); 国家自然科学基金项目(31671690); 江苏省自然科学基金项目(BK20161375); 国家重点研发计划项目(2017YFD0100800)

作者简介: 姚金保(1962-), 男, 江苏常熟人, 硕士, 研究员, 主要从事小麦遗传育种研究。(E-mail) yaojb@jaas.ac.cn

籽粒硬度是决定小麦碾磨性能和终端品质的重要指标<sup>[1-2]</sup>。美国、加拿大和澳大利亚常常以籽粒硬度为标准,将小麦分成硬麦和软麦两大类<sup>[3]</sup>。多数研究结果表明,基因型间籽粒硬度存在很大差异,环境因素对籽粒硬度也有明显影响<sup>[4-6]</sup>。有关小麦籽粒硬度的遗传特性前人已有过报道。Symes<sup>[7]</sup>研究认为,硬质小麦

品种 Falcon 和软质小麦品种 Heron 之间存在 1 对主效基因差异。Labuschagne 等<sup>[8]</sup> 研究结果表明,籽粒硬度受 1 对显性基因控制。Baker 等<sup>[9-10]</sup> 的研究结果表明,籽粒硬度至少受 2 对主基因以及 1~2 对微效基因控制。李文福等<sup>[11]</sup> 利用双单位体(Doubled haploid, DH)和永久 F<sub>2</sub>(Immortalized F<sub>2</sub>, IF<sub>2</sub>) 两个群体研究发现,籽粒硬度主要受位于 5D 短臂上一个主效基因控制,同时受其他微效基因以及上位性影响。双列杂交研究结果表明,小麦籽粒硬度的遗传符合加性-显性模型,主要以加性基因效应为主<sup>[12-13]</sup>。有关籽粒硬度遗传力估算结果有较大差异。Ram 等<sup>[12]</sup>、Ekiz 等<sup>[14]</sup> 研究认为籽粒硬度的狭义遗传力较高,分别为 69.7%和 74.0%,但 Dagou 等<sup>[15]</sup> 研究认为籽粒硬度的遗传力较低,4 个杂交群体遗传力变幅在 21.0% 至 52.0% 之间。近年来,小麦籽粒硬度这一品质特性已越来越引起中国小麦育种工作者和面粉加工企业的重视,但有关小麦籽粒硬度遗传研究在中国的报道尚属罕见。因此,本研究利用中国黄淮麦区 7 个籽粒硬度有一定差异的推广品种为试验材料,按 7×7 不完全双列杂交法配制 21 个组合,在 2 种环境下研究籽粒硬度的遗传特性,旨在为中国小麦品质育种提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

2014 年春选取 7 个籽粒硬度有一定差异的黄淮麦区推广品种,它们分别是徐麦 25(软质)、矮抗 58(软质)、淮麦 20(硬质)、淮麦 33(半硬质)、烟 2801(硬质)、济麦 22(硬质)和徐麦 31(硬质),按 Griffing 双列杂交方法 II,配制成 21 个杂交组合,同年秋将 21 个 F<sub>1</sub> 和亲本,共 28 个基因型分别种植于南京和宿迁两个试验点。南京试验点位于北纬 32°35',东经 118°83',海拔 10 m,土壤类型为黏土,播种期为 2014 年 10 月 28 日;宿迁试验点位于北纬 33°96',东经 118°30',海拔 37 m,土壤类型为沙壤土,播种期为 2014 年 10 月 14 日。田间按随机区组排列,重复 3 次,2 行区,行长 2.0 m,行距 25 cm,株距 5 cm。田间管理措施同大田栽培。成熟时收获小区,脱粒后扬净、晒干备用。

### 1.2 品质测定和数据分析

利用 SKCS 4100 型单粒谷物测定仪测定籽粒的硬度。采用 Microsoft Excel 2010 进行数据整理,用 DPS 统计分析软件进行联合方差分析和显著性检

验。按 Griffing 方法 2 模型 1 分析 F<sub>1</sub> 籽粒硬度的一般配合力效应和特殊配合力效应,按莫惠栋<sup>[16]</sup> 介绍的双列杂交方法,估算亲本序列方差( $V_r$ )、协方差( $W_r$ ),同时进行  $W_r$  依  $V_r$  的线性回归分析和( $W_r+V_r$ )和( $W_r-V_r$ )方差分析,若性状的  $W_r$  依  $V_r$  的线性回归显著,回归系数( $b$ )与 1 差异不显著,性状为加性-显性模型遗传,否则,就意味着存在上位性效应。基因的显性程度根据  $W_r$  依  $V_r$  的线性回归截距的大小确定, $\alpha>0$  为部分显性, $\alpha=0$  为完全显性, $\alpha<0$  为超显性。遗传参数的估算参照 Hayman<sup>[17]</sup> 介绍的方法,遗传参数  $D$  为加性方差, $H_1$  为显性方差, $H_2$  为亲本中正负基因不对称引起的显性方差, $E$  为环境方差,  $(H_1/D)^{1/2}$  为平均显性度,  $[(4DH_1)^{1/2} + F]/[(4DH_1)^{1/2} - F]$  为亲本中显性和隐性基因的比例,  $H_2/4H_1$  为增减效等位基因比例,  $K$  为基因组数,  $h_N^2(\%)$  为狭义遗传力。

## 2 结果与分析

### 2.1 小麦籽粒硬度配合力分析

联合方差分析结果表明,小麦籽粒硬度在基因型间、地点间的差异均达极显著水平( $F=36.99^{**}>F_{0.01}=1.89$ ;  $F=508.50^{**}>F_{0.01}=6.90$ ),基因型与地点之间的互作效应也达极显著水平( $F=1.97^{**}>F_{0.01}=1.89$ )。配合力方差分析结果表明,籽粒硬度的一般配合力(GCA)和特殊配合力(SCA)均方在南京和宿迁两个试验点间差异均达极显著水平(表 1),表明该性状的遗传同时受基因加性效应和非加性效应的共同作用。由表 1 可见,籽粒硬度在南京和宿迁两试验点的 GCA/SCA 比值分别为 25.51 和 17.94,这说明籽粒硬度在杂种后代的表现主要由基因加性效应决定。

### 2.2 亲本表现和配合力效应

7 个亲本籽粒硬度在宿迁和南京两个试验点的测定值和一般配合力效应值列于表 2。宿迁试验点 7 个亲本的籽粒硬度变幅为 44.67~68.67,平均为 60.10,籽粒硬度以徐麦 31 最低,济麦 22 最高。济麦 22 和烟 2801 的籽粒硬度极显著地高于其他 5 个亲本。南京试验点 7 个亲本籽粒硬度的平均值为 69.29,比宿迁试验点高 9.19。南京试验点籽粒硬度同样以济麦 22 为最高,与其他 6 个亲本相比差异均达极显著水平;淮麦 20 的籽粒硬度居第 2 位,但与烟 2801、淮麦 33 和矮抗 58 之间的差异不显著。

表1 籽粒硬度的配合力方差分析

Table 1 Analysis of variance of the combining ability for grain hardness

变异来源	自由度	均方	
		宿迁	南京
区组	2	6.87	1.00
基因型	27	100.17**	161.21**
误差	54	4.46	9.10
一般配合力(GCA)	6	132.13**	202.33**
特殊配合力(SCA)	21	5.18**	11.28**
误差	54	1.49	3.03
GCA/SCA 比值		25.51	17.94

\*\*表示差异达0.01显著水平。

7个亲本籽粒硬度的一般配合力效应值在宿迁和南京试验点的变幅分别为-8.12~3.10和-9.58~5.94(表2),均以徐麦31最低,济麦22最高。一般配合力效应值在两个试验点表现均为正值的亲本有济麦22、烟2801、淮麦33和淮麦20,其中济麦22籽粒硬度的一般配合力最好,能极显著地增加杂种后代的籽粒硬度。徐麦25在宿迁试验点的一般配合力表现为正值,但在南京试验点表现为负值,表明该品种籽粒硬度的一般配合力效应值在地点间表现不稳定。徐麦31和矮抗58在两个试验点的一般配合力效应值均为负值,表明由其参与组配的杂种后代籽粒硬度也较低。

表2 7个小麦亲本在两个试验点的籽粒硬度和一般配合力效应值

Table 2 Mean grain hardness and general combining ability effect values of seven wheat parents at both locations

亲本	宿迁		南京	
	平均值	一般配合力	平均值	一般配合力
徐麦25	57.67dC	0.84cB	65.00cC	-0.06cC
矮抗58	59.00cdC	-0.97dC	70.67bBC	-0.39cC
淮麦20	63.00bB	0.73cB	75.00bB	0.57cBC
淮麦33	60.33cBC	1.69bcAB	70.00bcBC	2.53bB
烟2801	67.33aA	2.73abA	74.00bB	0.98cBC
济麦22	68.67aA	3.10aA	82.67aA	5.94aA
徐麦31	44.67eD	-8.12eD	47.67dD	-9.58dD

数值后不同大、小写字母分别表示0.01和0.05水平上差异显著。

各组合在2个试验点籽粒硬度的特殊配合力效应值列于表3。2个试验点特殊配合力均表现正向效应的组合为7个,负向效应的组合为10个,其中正值较大的组合有徐麦25×淮麦33、淮麦33×济麦22、烟2801×徐麦31,负值较大的组合有矮抗58×

麦22、淮麦20×烟2801、淮麦20×徐麦31、烟2801×济麦22。正值较大的3个组合之间差异不显著,但与负值较大的4个组合相比较,除宿迁试验点个别组合差异不显著外,其余组合间的差异达显著水平。在正向效应和负向效应较明显的7个组合中,济麦22和烟2801参与的组合各有3个,虽然济麦22和烟2801籽粒硬度的一般配合力较好,但在某些组合中特殊配合力负向效应又很明显,表明它们在某些组合中非加性效应可能起了主导作用。

表3 21个小麦杂交组合在两个试验点籽粒硬度的特殊配合力效应值

Table 3 Effect values of specific combining ability for grain hardness in 21 wheat crosses at two locations

组合	宿迁	南京
徐麦25×矮抗58	1.70	1.01
徐麦25×淮麦20	-0.33	0.05
徐麦25×淮麦33	1.70	3.75
徐麦25×烟2801	2.33	0.97
徐麦25×济麦22	0.96	-0.66
徐麦25×徐麦31	-0.15	0.86
矮抗58×淮麦20	-1.85	-1.62
矮抗58×淮麦33	-0.15	-1.25
矮抗58×烟2801	-0.52	-0.03
矮抗58×济麦22	-1.22	-3.66
矮抗58×徐麦31	-1.67	-1.14
淮麦20×淮麦33	1.15	1.45
淮麦20×烟2801	-2.56	-6.32
淮麦20×济麦22	-0.26	-1.29
淮麦20×徐麦31	-1.04	-3.77
淮麦33×烟2801	-1.19	-2.62
淮麦33×济麦22	1.11	3.42
淮麦33×徐麦31	1.67	1.60
烟2801×济麦22	-4.26	-4.03
烟2801×徐麦31	0.63	4.16
济麦22×徐麦31	-3.07	0.86

### 2.3 小麦籽粒硬度遗传模型测验

2.3.1 加性-显性模型测验 籽粒硬度系列协方差( $Wr$ )/方差( $Vr$ )回归分析结果(表4)表明,宿迁试验点的回归系数 $b$ (0.81)与0的差异( $t=4.12$ )极显著,与1的差异( $t=0.96$ )不显著,表明籽粒硬度的遗传符合加性-显性模型。南京试验点的回归系数 $b$ (1.02)与0的差异( $t=4.32$ )极显著,与1的差异( $t=0.09$ )不显著,同样表明籽粒硬度的遗传符合加性-显性模型。由回归截距 $\alpha$ 的测验结果可知,籽粒硬度的

回归截距  $\alpha > 0$ , 宿迁试验点与 0 差异显著, 而南京试验点与 0 差异不显著, 说明该性状属部分显性至完全显性遗传。

表 4 小麦籽粒硬度协方差 ( $W_r$ ) 对方差 ( $V_r$ ) 的回归分析

Table 4 Regression analysis of  $W_r$  on  $V_r$  for wheat grain hardness at two locations

项目	宿迁	南京
$a$	12.87	15.44
$b$	0.81	1.02
$t_{a0}$	3.32*	2.06
$t_{b0}$	4.12**	4.32**
$t_{b1}$	0.96	0.09

\* 和 \*\* 分别表示差异达显著 ( $P < 0.05$ ) 和极显著水平 ( $P < 0.01$ )。  $a$ 、 $b$  分别表示回归截距和回归系数;  $t_{a0}$  为检验  $a$  与 0 差异显著性,  $t_{b0}$  为检验  $b$  与 0 差异显著性,  $t_{b1}$  为检验  $b$  与 1 差异显著性。

2.3.2 显性和上位性效应测验 一般而言,  $W_r - V_r$  的异质性是由非等位基因的相互作用即基因的上位性效应引起的,  $W_r + V_r$  的多样性是由显性效应引起的。因此, 可以通过对  $W_r - V_r$  和  $W_r + V_r$  的同质性测验来判断上位性与显性效应是否存在。籽粒硬度在 2 个试验点的  $W_r + V_r$ 、 $W_r - V_r$  方差分析结果 (表 5) 表明, 在公共亲本间差异均不显著, 这一结果说明小麦籽粒硬度的遗传主要以加性效应为主, 不存在显著的显性效应和上位性效应。

表 5 小麦籽粒硬度  $W_r + V_r$  和  $W_r - V_r$  的方差分析

Table 5 ANOVA for  $W_r + V_r$  and  $W_r - V_r$  of wheat grain hardness at two locations

变异来源	自由度	宿迁		南京		
		均方	F 值	均方	F 值	
$W_r + V_r$	公共亲本间	6	363.29	1.80	1 741.70	1.04
	公共亲本内	14	202.06		1 670.23	
$W_r - V_r$	公共亲本间	6	34.29	1.12	135.81	0.77
	公共亲本内	14	30.50		176.02	

$W_r$ 、 $V_r$  分别表示亲本的协方差和方差。

## 2.4 小麦籽粒硬度遗传参数的估算

表 6 显示, 籽粒硬度的加性效应方差 ( $D$ ) 和显性效应方差 ( $H_1$ ) 均达极显著水平, 说明籽粒硬度的遗传受加性效应和显性效应共同作用; 由于  $D$  远大于  $H_1$  和  $H_2$ , 表明在籽粒硬度的遗传中, 基因的加性作用较显性作用更重要, 配合力方差分析结果也说明这一点。籽粒硬度的平均显性度分别为 0.48 (宿迁试验点) 和 0.54 (南京试验点), 显性程度均为部分显性。籽粒硬度的  $H_2/4H_1$  值均  $< 0.25$ , 表明亲本

中籽粒硬度的增、减效等位基因分布不对称, 由显性和隐性基因之比  $[(4DH_1)^{1/2} + F] / [(4DH_1)^{1/2} - F]$  均大于 1 可知, 控制亲本的显性基因频率大于隐性基因频率。环境方差 ( $E$ ) 在 2 个试验点均达极显著, 表明籽粒硬度易受环境条件影响。籽粒硬度的  $K$  值在宿迁和南京试验点分别为 0.49 和 0.17, 表明亲本间存在 1 对主效基因的差异。籽粒硬度在 2 个试验点的狭义遗传力分别为 82.83% 和 76.19%。

表 6 小麦籽粒硬度的遗传参数估算

Table 6 Components of genetic variation for wheat grain hardness

遗传参数	宿迁	南京
$D$	58.70** $\pm 2.33$	111.54** $\pm 4.27$
$F$	7.69 $\pm 5.58$	43.22** $\pm 10.24$
$H_1$	13.59** $\pm 5.60$	32.08** $\pm 10.27$
$H_2$	6.07 $\pm 4.93$	16.93 $\pm 9.05$
$E$	4.55** $\pm 0.82$	8.81** $\pm 1.51$
$H_2/4H_1$	0.11	0.13
$(H_1/D)^{1/2}$	0.48	0.54
$K$	0.49	0.17
$[(4DH_1)^{1/2} + F] / [(4DH_1)^{1/2} - F]$	1.32	2.13
$h_N^2$ (%)	82.83	76.19

$D$  为加性方差,  $H_1$  为显性方差,  $H_2$  为亲本中正负基因不对称引起的显性方差,  $E$  为环境方差,  $(H_1/D)^{1/2}$  为平均显性度,  $[(4DH_1)^{1/2} + F] / [(4DH_1)^{1/2} - F]$  指亲本中显性和隐性基因的比例,  $H_2/4H_1$  指增减效等位基因比例,  $K$  为基因组数,  $h_N^2$  (%) 为狭义遗传力。 \*\* 表示差异达 0.01 显著水平。

## 3 讨论

试验结果表明, 籽粒硬度在地点间差异达极显著水平, 这与刘丽等<sup>[18]</sup> 利用 8 个小麦品种种植于 11 个试验点所获得的试验结果基本一致。小麦籽粒硬度在地点间存在差异, 这可能与试验点间的气候、土壤类型等因素有关。李宗智等<sup>[4]</sup> 研究认为, 籽粒硬度与抽穗至成熟期间的日均温呈极显著正相关。在小麦抽穗至成熟期即 2015 年 4 月中下旬和 5 月份的平均气温南京试验点比宿迁试验点分别高 0.9 °C 和 0.7 °C; 此外, 宿迁试验点土质为沙壤土, 后期不利于保水保肥, 易引起根系早衰, 这 2 种因素可能导致宿迁试验点的籽粒硬度普遍低于南京试验点。试验中也发现基因型与地点之间的互作效应显著, 这表明小麦籽粒硬度的高低不仅取决于其遗传背景, 而且受生态环境条件的影响。籽粒硬度及有关品质性状的基因型与地点间互作效应已有报道<sup>[19-21]</sup>。

因此,有必要在多个环境条件下对基因型的籽粒硬度进行评价,以获得更准确的估计值。

根据7个亲本籽粒硬度的平均值和一般配合力效应值可以推断,亲本济麦22由于其籽粒硬度平均值和一般配合力效应值在2个试验点均最高,因此它具有改良籽粒硬度较优的遗传潜力。济麦22除了籽粒硬度这一品质特性优良以外,还具有高产、广适、抗倒、抗白粉病等优点<sup>[22]</sup>。因此,在小麦优质高产育种中应对这个品种加以重点利用。

试验结果表明小麦籽粒硬度的遗传符合加性-显性模型,这与Ram等<sup>[12]</sup>采用8个小麦品种双列杂交得到的结果基本一致。小麦籽粒硬度的遗传受基因的加性效应和显性效应共同作用,但加性方差分量 $D$ 值比显性方差分量 $H$ 值要大得多,说明该性状的遗传主要以加性效应为主。加性效应是可以真实遗传的,可通过世代的纯合而固定,因而在杂种早代通过单株定向选择可有效地改良籽粒硬度。在小麦育种工作中,育种家往往根据遗传力的大小进行性状的选择。本试验发现,籽粒硬度在宿迁和南京2个试验点的狭义遗传力均较高,分别为82.83%和76.19%,这与周艳华等<sup>[23]</sup>采用品种间单交和Ekiz等<sup>[14]</sup>采用双列杂交分析得到的结果基本一致,但与Dagou等<sup>[15]</sup>对4个杂交群体采用亲子回归法得到的结果不完全一致。这种差异可能与研究者选用的试验材料、试验环境以及分析方法不同有关。

#### 参考文献:

- [1] MORRIS C F. Puroindolines: the molecular genetic basis of wheat grain hardness[J]. *Plant Molecular Biology*, 2002, 48: 633-647.
- [2] CHEN F, HE Z H, CHEN D S, et al. Influence of puroindoline alleles on milling performance and qualities of Chinese noodles, steamed bread and pan bread in spring wheats [J]. *Journal of Cereal Science*, 2007, 45(1): 59-66.
- [3] MORRIS C F, ROSE S P. Wheat [M]//HENRY R J, KETTLEWELL P S. *Cereal Grain Quality*. Chapman and Hall: London, 1996: 3-54.
- [4] 李宗智, 卢少源, 张彩英, 等. 小麦遗传资源籽粒硬度和面粉沉降值的研究[J]. *中国农业科学*, 1993, 26(4): 15-20.
- [5] LYON D J, SHELTON D R. Fallow management and nitrogen fertilizer influence winter wheat kernel hardness[J]. *Crop Science*, 1999, 39: 448-452.
- [6] 郭世华. 我国部分冬小麦品种籽粒硬度及其单籽粒频率的分布[J]. *西北植物学报*, 2006, 26(1): 39-45.
- [7] SYMES K J. The inheritance of grain hardness in wheat as measured by the particle size index[J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1965, 16: 113-123.
- [8] LABUSCHAGNE M T, VUURE A V. The inheritance and expression of grain texture in wheat, as measured by a microtome procedure[J]. *Euphytica*, 2000, 112: 261-265.
- [9] BAKER R J. Inheritance of grain hardness in spring wheat [J]. *Crop Science*, 1977, 17: 960-962.
- [10] BAKER R J, SUTHERLAND K A. Inheritance of kernel hardness in five spring wheat crosses [J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 1991, 71: 179-181.
- [11] 李文福, 刘 宾, 彭 涛, 等. 利用DH和IF<sub>2</sub>两个群体进行小麦粒重、粒型和硬度的QTL分析[J]. *中国农业科学*, 2012, 45(17): 3453-3462.
- [12] RAM H H, SRIVASTAVE J P. Inheritance of grain hardness in wheat [J]. *Cereal Research Communications*, 1974, 2: 129-139.
- [13] SADEGHI F, DEHGHANI H, NAJAFIAN G, et al. Genetic analysis of bread-making quality attributes in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Annals of Biological Research*, 2012, 3: 3740-3749.
- [14] EKIZ H, KIRAL A S, AKCIN A, et al. Cytoplasmic effects on quality traits of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Euphytica*, 1998, 100: 189-196.
- [15] DAGOU S, RICHARD F C. Inheritance of kernel hardness in spring wheat as measured by near-infrared reflectance spectroscopy [J]. *Euphytica*, 2016, 209: 679-688.
- [16] 莫惠栋. 双列资料的遗传模型分析[J]. *江苏农学院学报*, 1987, 8(1): 59-64.
- [17] HAYMAN B I. The theory and analysis of diallel crosses [J]. *Genetics*, 1954, 39: 789-809.
- [18] 刘 丽, 于亚雄, 郭世华, 等. 云南低纬度高原生态环境对小麦籽粒硬度的影响研究 [J]. *西南农业学报*, 2006, 19(4): 548-551.
- [19] BHATT G M, DERERA N F. Genotype×environment interactions for heritabilities of, and correlations among quality traits in wheat [J]. *Euphytica*, 1975, 24: 597-604.
- [20] DAVIES J, BERZONSKY W A. Evaluation of spring wheat quality traits and genotypes for production of cantonese Asian noodles [J]. *Crop Science*, 2003, 43: 1313-1319.
- [21] HRISTOV N, MLADENOV N, DJURIC V, et al. Genotype by environment interactions in wheat quality breeding programs in south-east Europe [J]. *Euphytica*, 2010, 174: 315-324.
- [22] 宋健民, 李豪圣, 戴 双, 等. 超高产广适小麦新品种济麦22产量形成分析 [J]. *核农学报*, 2010, 24(6): 1280-1285.
- [23] 周艳华, 何中虎, 阎 俊, 等. 中国小麦硬度分布及遗传分析 [J]. *中国农业科学*, 2002, 35(10): 1177-1185.

(责任编辑:张震林)