

姚金保, 杨 丹, 周森平, 等. 小麦产量构成因素的基因效应和杂种优势分析[J]. 江苏农业学报, 2015, 31(3): 477-483.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2015.03.002

小麦产量构成因素的基因效应和杂种优势分析

姚金保, 杨 丹, 周森平, 马鸿翔, 杨学明
(江苏省农业科学院/江苏省农业生物学重点实验室, 江苏 南京 210014)

摘要: 为提高对小麦产量构成因素的选择效率, 以 7 个半冬性小麦品种及按 7×7 双列杂交设计的 21 个 F₁ 杂交组合在 2 个地点的试验资料, 研究了小麦 2 个产量构成因素—每穗粒数和千粒质量的基因效应和杂种优势。结果表明, 每穗粒数和千粒质量的遗传符合加性-显性模型, 基因显性效应的作用远大于其加性效应, 显性程度为超显性。增效基因为显性, 减效基因为隐性。每穗粒数和千粒质量在 2 个试点的平均狭义遗传力分别为 54.00% 和 63.17%。每穗粒数和千粒质量表现正向的平均杂种优势和超亲优势, 变异幅度较大, 并在基因型、地点及基因型与地点互作间存在极显著差异。

关键词: 小麦; 产量构成因素; 双列杂交; 基因效应; 杂种优势

中图分类号: S512.1.032 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2015)03-0477-07

Gene effects and heterosis of yield components in wheat (*Triticum aestivum* L.)

YAO Jin-bao, YANG Dan, ZHOU Miao-ping, MA Hong-xiang, YANG Xue-ming
(*Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Jiangsu Province for Agrobiotechnology, Nanjing 210014, China*)

Abstract: To improve the selection efficiency for yield components in wheat, the gene effects and heterosis of kernel number per spike (KNS) and thousand-grain weight (TGW) were studied. Seven winter wheat parents with diverse KNS and TGW were crossed by a 7×7 complete diallel crosses (Griffing's method II). Parents and their 21 crosses were grown in a randomized complete block design experiment at two sites during 2013–2014 growing seasons. The inheritance of KNS and TGW was in agreement with the additive-dominance model, and the dominant gene effects played a predominant role in the genetic variation of the two traits. The degree of dominance was superdominant. Alleles controlling more KNS and higher TGW were dominant. The average narrow sense heritabilities of KNS and TGW at two locations were 54.00% and 63.17%, respectively. Both KNS and TGW showed positive average heterosis and heterobeltiosis, with a great range of variation, and significant differences in magnitude of the heterosis were observed among genotype, location, and genotype × location interaction.

Key words: wheat; yield component; diallel cross; gene effect; heterosis

小麦籽粒产量由单位面积穗数、每穗粒数和千

粒质量 3 个因素构成^[1-3]。育种实践表明, 在保证足够穗数的基础上, 增加穗粒数和稳定提高千粒质量是今后小麦产量突破的重要途径^[4-5]。近年来, 许多学者采用不同方法对小麦每穗粒数和千粒质量的遗传特性和杂种优势进行了研究。一般认为小麦每穗粒数和千粒质量的遗传符合加性-显性模型, 基因作用方式以加性效应为主^[6-10], 也有以显性效应为主

收稿日期: 2014-11-20

基金项目: 农业部小麦现代农业产业技术体系项目(CARS-03); 江苏省农业科技自主创新基金项目(CX122026); 江苏省科技支撑项目(BE2013439)

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

的报道^[11-14]。也有研究者认为小麦每穗粒数或千粒质量的遗传机制复杂,可能存在上位性效应^[15-17]。数量遗传研究结果表明,小麦的每穗粒数和千粒质量是质量-数量性状,由主基因和微效基因共同控制^[18]。关于小麦每穗粒数和千粒质量杂种优势的研究结论也不完全一致。多数研究结果表明,小麦每穗粒数和千粒质量的平均杂种优势在 F_1 代普遍存在一定的正向优势^[19-22]。Inamullah 等^[23]、Al-Falahy^[24] 研究发现,每穗粒数和千粒质量的平均杂种优势变异幅度较大,其优势强弱因组合而异。许永财等^[25] 研究认为,千粒质量具有较高的正向超亲优势,但每穗粒数表现负向中亲优势。赵鹏等^[26]、史秀秀等^[27] 的研究结果也证实了每穗粒数表现为负向中亲优势。但 Abdullah 等^[28]、Ilker 等^[29] 认为,每穗粒数存在明显的正向超亲优势。由此可见,对于小麦产量构成因素的遗传特性和杂种优势还需进一步研究。本试验以 7 个产量构成因素差异较大的小麦品种为亲本,按 $n(n-1)/2$ 双列杂交法配制 21 个组合,在 2 种环境下研究每穗粒数和千粒质量 2 个小麦产量构成因素的基因效应和杂种优势,旨在为小麦高产育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

2012 年春选用综合农艺性状优良、每穗粒数和千粒质量有一定差异的 7 个冬小麦品种作为亲本,7 个品种为徐麦 25(P_1)、矮抗 58(P_2)、淮麦 20(P_3)、淮麦 33(P_4)、烟 2801(P_5)、济麦 22(P_6)、徐麦 31(P_7)。

1.2 试验设计

按 Griffing 双列杂交模型 II,配制成 21 个杂交组合,2013 年秋分别在宿迁和南京种植 F_1 及亲本,共 28 个基因型。田间按随机区组排列,重复 3 次,每小区 2 行区,行长 1.5 m,行距 25 cm,株距 4 cm,田间管理措施同大田栽培。

1.3 性状调查

2014 年在小麦成熟前,每小区随机取 30 穗,调查每穗粒数;成熟时按小区收获,脱粒后扬净、风干,分小区统计千粒质量。

1.4 数据统计分析

杂种优势测定:平均优势(%) = $[(F_1 - MP)/MP] \times 100\%$,超高亲优势(%) = $[(F_1 - HP)/HP] \times$

100%,超低亲优势(%) = $[(F_1 - LP)/LP] \times 100\%$,其中 F_1 为杂种一代性状平均值,MP、HP 和 LP 分别表示双亲均值、高值亲本值和低值亲本值。利用 Hayman 双列杂交方法,对 2 个产量构成因素分试点进行遗传模型分析并估算遗传参数^[30]。

2 结果与分析

2.1 每穗粒数和千粒质量的遗传模型分析

2.1.1 方差分析 7 个小麦品种及其双列杂交组合的 21 个杂交组合的 2 个产量构成因素在宿迁和南京 2 个试点上的测定值列于表 1。组合间穗粒数在宿迁和南京试点间的变化范围分别为 32.07 ~ 47.87 粒和 28.63 ~ 46.40 粒,变异系数分别为 11.38% 和 10.51%;组合间千粒质量在宿迁和南京试点间的变化范围分别为 38.03 ~ 50.33 g 和 38.07 ~ 48.03 g,变异系数分别为 6.87% 和 6.27%,表明所分析的性状具有较大差异。方差分析结果(表 2)表明,每穗粒数和千粒质量基因型间方差均达极显著水平,而重复间差异均不显著,说明基因型效应存在显著差异,即供试材料间的遗传基础存在显著差异,因此可以做进一步的遗传分析。

2.1.2 加性-显性模型测验 每穗粒数系列协方差(W_r)/方差(V_r)回归分析结果(表 3)表明,其直线回归系数 b 与 0 的差异达显著(宿迁)和极显著(南京),与 1 的差异均不显著,由此可见每穗粒数的遗传符合加性-显性模型。由回归截距 α 的测验结果可知,每穗粒数的回归截距 $\alpha < 0$,但与 0 差异不显著,说明该性状属超显性遗传。对南京点试验的千粒质量 W_r 、 V_r 进行回归分析,得 $\alpha = 0.048$, $b = 0.541$ 。由回归斜率 b 的检验结果(表 3)可以看出, b 与 0、1 间都存在显著差异,这表明控制千粒质量的基因不仅具有加性、显性作用,还可能存在基因位点间的互作(上位性效应)。应作 $W_r - V_r$ 和 $W_r + V_r$ 方差分析,以进一步确定是否存在上位性效应。由表 4 可知,千粒质量的 $W_r + V_r$ 、 $W_r - V_r$ 值在公共亲本间和公共亲本内差异均未达到显著水平,表明不存在上位性效应。宿迁点千粒质量的分析结果(表 3)则表明, b 与 0 存在显著差异,而与 1 差异不显著。千粒质量的基因作用方式为加性、显性作用。综合 2 个地点的分析结果,认为千粒质量的遗传符合加性-显性模型,不存在上位性效应。

表 1 不同组合每穗粒数和千粒质量在 2 个试点的平均值

Table 1 Averages for number of kernels per spike and thousand-grain weight in different crosses at two sites

组合	穗粒数		千粒质量	
	宿迁	南京	宿迁	南京
P ₁ ×P ₁	38.07±1.48	36.33±0.87	38.97±1.06	41.30±1.67
P ₂ ×P ₂	32.37±1.40	28.63±1.01	39.00±1.35	39.40±1.00
P ₃ ×P ₃	40.10±0.26	34.57±0.57	44.70±1.14	43.23±1.12
P ₄ ×P ₄	43.10±0.36	37.90±1.87	45.30±0.10	42.80±1.40
P ₅ ×P ₅	40.23±1.70	33.43±0.23	43.27±1.42	42.23±0.38
P ₆ ×P ₆	32.20±1.59	33.57±1.06	44.07±1.92	38.43±1.88
P ₇ ×P ₇	35.60±1.14	37.20±1.71	40.33±1.10	38.07±1.75
P ₁ ×P ₂	41.60±1.44	37.13±0.76	38.03±1.23	42.73±1.24
P ₁ ×P ₃	46.90±0.56	41.13±0.90	44.70±1.48	46.17±1.04
P ₁ ×P ₄	47.87±1.46	46.40±1.21	42.50±1.47	42.40±1.25
P ₁ ×P ₅	41.40±1.59	38.60±0.62	42.10±2.51	43.70±1.04
P ₁ ×P ₆	34.20±1.80	33.30±1.39	41.33±0.85	39.90±0.66
P ₁ ×P ₇	38.20±1.04	41.90±1.18	42.87±0.42	41.87±0.81
P ₂ ×P ₃	36.27±1.26	37.73±1.27	48.37±0.25	44.63±1.76
P ₂ ×P ₄	43.93±0.72	41.90±0.82	44.30±0.89	42.80±0.72
P ₂ ×P ₅	39.90±1.25	38.90±1.77	46.17±1.17	44.47±0.31
P ₂ ×P ₆	36.07±1.06	33.70±0.75	44.13±0.42	41.27±0.50
P ₂ ×P ₇	32.07±1.25	37.10±1.67	42.80±2.17	42.63±0.25
P ₃ ×P ₄	44.93±1.24	41.10±1.47	49.27±0.64	48.03±1.45
P ₃ ×P ₅	36.90±1.97	35.23±0.21	47.87±0.61	47.50±0.66
P ₃ ×P ₆	42.20±1.87	35.93±0.78	48.60±0.92	44.37±1.40
P ₃ ×P ₇	36.47±2.04	34.50±1.18	50.33±2.08	46.43±0.38
P ₄ ×P ₅	43.23±1.95	39.07±1.74	43.67±0.31	46.40±1.51
P ₄ ×P ₆	40.33±1.43	43.37±0.55	44.30±1.37	40.70±2.02
P ₄ ×P ₇	45.47±1.40	41.63±2.12	44.33±0.51	41.47±1.45
P ₅ ×P ₆	34.00±1.11	30.77±0.84	43.80±0.46	46.20±1.71
P ₅ ×P ₇	42.80±0.53	37.13±1.20	44.67±2.32	41.00±2.31
P ₆ ×P ₇	42.67±0.45	38.03±1.07	43.60±1.97	39.60±1.60
平均	39.61±4.51	37.36±3.93	44.05±3.02	42.85±2.69

P₁:徐麦 25;P₂:矮抗 58;P₃:淮麦 20;P₄:淮麦 33;P₅:烟 2801;P₆:济麦 22;P₇:徐麦 31。

表 2 2 个试点每穗粒数和千粒质量的方差分析

Table 2 ANOVA for kernel number per spike and thousand-grain weight at two sites

变异来源	自由度 (df)	穗粒数				千粒质量			
		宿迁		南京		宿迁		南京	
		MS	F	MS	F	MS	F	MS	F
区组	2	0.65	0.35	3.76	2.76	4.15	2.50	1.92	1.12
基因型	27	61.00	32.45 **	46.26	34.02 **	27.45	16.54 **	21.68	12.68 **
机误	54	1.88		1.36		1.66		1.71	

** 表示差异达极显著水平($P<0.01$)。

表 3 每穗粒数和千粒质量系列协方差 (W_r) 对方差 (V_r) 的回归分析
Table 3 Regression analyses of covariance (W_r) on variance (V_r)
for kernel number per spike and thousand-grain weight at
two sites

项目	每穗粒数		千粒质量	
	宿迁	南京	宿迁	南京
a	-1.136	-4.145	-0.642	0.048
b	0.581	0.719	0.674	0.541
t_{a0}	0.364	1.750	0.507	0.050
t_{b0}	3.413 *	4.040 **	3.950 *	3.208 *
t_{b1}	2.460	1.572	1.907	2.420 *

* 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。

2.1.3 亲本显隐性基因的分布及其作用方向分析 由图 1 可知,在每穗粒数的遗传上,各亲本具有不等的显隐性等位基因。其中淮麦 33、烟 2801 距原点最近,含有最多的显性基因;徐麦 25、矮抗 58 距原点最远,表明含隐性基因最多。由图 2 可

知,淮麦 20 具有较多控制千粒质量遗传的显性基因,而其他 6 个亲本在 2 个试点的试验中所含显隐性基因比例不完全一致。由表 5 可知,每穗粒数和千粒质量的亲本均值 (Y_r) 与 $W_r + V_r$ 的相关系数均呈负相关,表明每穗粒数和千粒质量的遗传表现为高值受显性基因控制,低值受隐性基因控制,显性等位基因对每穗粒数和千粒质量起增效作用,隐性基因则起减效作用。

表 4 千粒质量 $W_r + V_r$ 和 $W_r - V_r$ 的方差分析 (南京点)

Table 4 ANOVA for $W_r + V_r$ and $W_r - V_r$ of thousand-grain weight in Nanjing experiment

变异来源		自由度 (df)	均方 (MS)	F 值
$W_r + V_r$	公共亲本间	6	34.70	2.16
	公共亲本内	14	16.06	
$W_r - V_r$	公共亲本间	6	6.84	0.80
	公共亲本内	14	8.55	

W_r 和 V_r 分别表示亲本的系列协方差和方差。

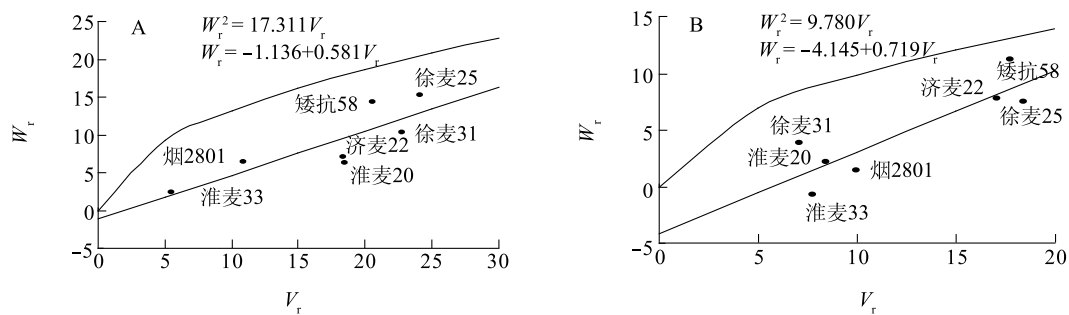


图 1 宿迁 (A)、南京 (B) 试点每穗粒数 W_r 依 V_r 的回归直线

Fig. 1 Regression of W_r on V_r for kernel number per spike in Suqian (A) and Nanjing (B)

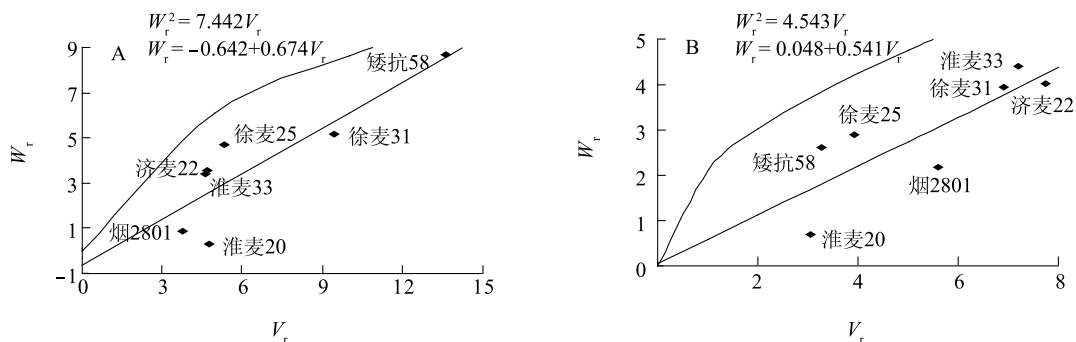


图 2 宿迁 (A)、南京 (B) 试点千粒质量 W_r 依 V_r 的回归直线

Fig. 2 Regression of W_r on V_r for thousand-grain weight in Suqian (A) and Nanjing (B)

2.1.4 遗传参数的估算 表5结果表明,每穗粒数和千粒质量的加性效应方差 D 和显性效应方差 H_1 、 H_2 均达极显著水平,说明每穗粒数和千粒质量的遗传受加性效应和显性效应共同作用;由于 H_1 远大于 D ,表明在每穗粒数和千粒质量的遗传中,基因的显性作用较加性作用更重要。每穗粒数的平均显性度分别为1.715(宿迁点)和2.047(南京点),千粒质量的平均显性度分别为1.576(宿迁点)和1.787

(南京点),显性程度均为超显性。每穗粒数和千粒质量的 $H_2/4H_1$ 值均 <0.25 ,表明亲本中每穗粒数和千粒质量的增、减效等位基因分布不对称;由显性和隐性基因之比 $[(4DH_1)^{1/2}+F]/[(4DH_1)^{1/2}-F]$ 均为 <1 可知,控制亲本的隐性基因频率大于显性基因频率。每穗粒数和千粒质量在2个试点的平均狭义遗传力分别为54.00%和63.17%。

表5 每穗粒数和千粒质量的遗传参数估算

Table 5 Estimate of genetic parameters for kernel number per spike and thousand-grain weight

参 数	每穗粒数		千粒质量	
	宿迁	南京	宿迁	南京
D	16.676±2.873 **	9.300±1.897 **	6.859±1.465 **	3.971±0.882 **
F	-1.794±6.893	-0.188±4.551	-1.220±3.514	-3.581±2.117
H_1	49.015±6.917 **	38.959±4.568 **	17.043±3.562 **	12.683±2.124 **
H_2	45.705±6.095 **	26.705±4.025 **	11.448±3.107 **	10.617±1.872 **
h^2	25.699±4.094 **	42.015±2.703 **	17.020±2.087 **	21.556±1.257 **
E	0.635±1.016	0.480±0.671	0.584±0.518	0.572±0.312
$(H_1/D)^{1/2}$	1.715	2.047	1.576	1.787
$H_2/4H_1$	0.233	0.171	0.168	0.209
$[(4DH_1)^{1/2}+F]/[(4DH_1)^{1/2}-F]$	0.939	0.990	0.893	0.597
$H_N^2(\%)$	47.448	60.555	66.491	59.850
$r[(Wr+Vr), Yr]$	-0.647	-0.274	-0.744	-0.446

D :加性方差; H_1 显性方差; H_2 亲本中正负基因不对称引起的显性方差; h^2 显性效应; E 环境方差; $(H_1/D)^{1/2}$:平均显性度; $[(4DH_1)^{1/2}+F]/[(4DH_1)^{1/2}-F]$:亲本中显性和隐性基因的比例; $H_2/4H_1$:增减效等位基因比例; H_N^2 :狭义遗传力; r :相关系数; $(Wr+Vr)$ 亲本的系列协方差与方差之和; Yr :亲本值。**表示差异达极显著水平($P<0.01$)。

2.2 每穗粒数和千粒质量的杂种优势

由表6可见,尽管每穗粒数和千粒质量在2试点间都出现了中亲、超高亲和超低亲优势为负值的一些组合,但两性状的超低亲优势、平均中亲优势和超高亲优势均为正值,这表明每穗粒数和千粒质量主要表现正向杂种优势,且表现为趋高亲遗传。每

穗粒数和千粒质量的3种杂种优势变异幅度都较大,并在组合间、地点间以及基因型与地点互动间均存在极显著差异(表7)。因此,每穗粒数和千粒质量的杂种优势表现受基因型、环境和基因型与环境互动等因素的共同影响。

表6 每穗粒数和千粒质量的杂种优势

Table 6 Heterosis of kernel number per spike and thousand-grain weight

性状	试点	中亲优势			超高亲优势			超低亲优势		
		平均值 (%)	变幅 (%)	负向优势 组合数	平均值 (%)	变幅 (%)	负向优势 组合数	平均值 (%)	变幅 (%)	负向优势 组合数
穗粒数	宿迁	7.97±9.77	-8.13~25.86	5	1.22±9.60	-15.49~19.85	8	16.10±12.22	-7.98~35.74	2
	南京	11.03±9.60	-8.16~25.95	3	5.37±8.19	-8.35~22.43	5	17.77±13.13	-7.79~46.33	3
千粒质量	宿迁	5.73±5.59	-2.45~18.38	4	1.83±5.53	-6.22~12.60	10	10.08±6.93	-2.41~24.80	1
	南京	6.75±4.35	0.13~14.64	0	3.53±4.75	-4.91~11.11	5	10.27±4.95	2.66~21.78	0

表 7 每穗粒数和千粒质量超高亲优势联合方差分析

Table 7 Pooled analysis of variance of super-parent heterosis for kernel number per spike and thousand-grain weight

变异来源	每穗粒数			千粒质量		
	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>
地点	1	525.99	26.62 **	1	73.20	14.64 **
基因型	20	332.25	16.81 **	20	117.55	23.51 **
基因型×地点	20	139.36	7.05 **	20	77.17	15.43 **
误差	80	19.76		80	5.00	

** 表示差异达极显著水平 ($P < 0.01$)。

3 讨论

3.1 关于小麦穗粒数和千粒质量的遗传特点

不少学者对小麦穗粒数和千粒质量的遗传规律、基因作用方式等进行了研究。姚金保等^[31]早期的研究结果表明,小麦每穗粒数和千粒质量遗传控制由加性和非加性效应共同起作用,但以加性为主。Inamullah 等^[8]的研究结果也得到相似的结论。本试验结果表明,小麦每穗粒数和千粒质量受加性效应和显性效应 2 种遗传效应的共同作用,显性作用相对较大,加性作用相对较小,这与张利华等^[11]、Hussain 等^[12]、Akram 等^[13]的研究结果相符。总之对小麦每穗粒数和千粒质量的遗传研究中,关于加性和显性共同起作用这一观点是基本一致的,但在加性与显性的相对重要性方面尚有分歧。这些分歧可能与试验环境、供试材料的不同有关。

3.2 关于环境对小麦穗粒数和千粒质量的影响

小麦产量性状是复杂的数量性状,除受控于基因型外,还在一定程度上受环境因子以及基因型与环境因子互作等的影响^[32-33]。本研究中,有关试验结果在 2 个地点间存在一定差异,宿迁点的每穗粒数和千粒质量分别比南京点高 2.25 粒和 1.20 g。这种差异主要是由于种植地点的气候条件(温度、光照、降水)、土壤以及栽培措施的不同所引起。Reynolds 等^[34]认为每穗粒数的减少与二棱期至开花的时间缩短有关。Ishag 等^[35]研究认为,千粒质量与灌浆期间的平均气温呈负相关,且温度每上升 1℃,千粒质量下降 4 mg。Borner 等^[36]检测到 2 个与每穗粒数相关的 QTL 以及 3 个与千粒质量相关的 QTL; Heidari 等^[37]检测到 2 个控制每穗粒数的主效 QTL 和 6 个控制千粒质量的主效 QTL,具有基因型-环境互作效应。因此,在小麦高产育种实践中,应在不同生态区对育种材料进行多点鉴定试验,筛

选在不同环境条件下表现均稳定的优良基因型。在推广高产小麦品种时,还需要采用配套栽培技术,按照品种的适应范围进行区域化种植和生产。

3.3 关于小麦穗粒数和千粒质量的遗传改良

对产量构成因素杂种优势的分析结果表明,每穗粒数和千粒质量均表现正向杂种优势,且表现为趋高亲遗传,而且优势变幅都较大,这与 Ilker 等^[29]对每穗粒数和 Inamullah 等^[23]对千粒质量的研究结果相似。因此,通过正确选择双亲,利用其正向优势来协调提高穗粒数和千粒质量进而筛选出产量潜力更高的小麦品种是可能的。本研究结果表明,小麦每穗粒数和千粒质量的遗传符合加性-显性模型,基因的显性作用较加性作用重要。高每穗粒数和千粒质量表现高值为显性,低值为隐性。有关研究结果对小麦产量构成因素的遗传改良可能有一定参考价值。在育种早代,由于高每穗粒数和千粒质量基因型含显性基因较多,且处于杂合分离状态,因此必须通过连续多代的定向选择才能获得理想的材料。在本研究中,淮麦 33 和烟 2801 是含高穗粒数显性基因较多的 2 个亲本,淮麦 20 是含高千粒质量显性基因较多的亲本,这 3 个亲本其他农艺性状和抗病性表现也较好,在小麦高产育种中,应进一步利用这 3 个优良亲本。

参考文献:

- [1] 吴宏亚,蒋正宁,王瑶玲,等. 小麦籽粒硬度及其对面粉加工品质影响的研究进展[J]. 江苏农业学报,2014,30(2):437-441.
- [2] 蒋小忠,封超年,郭文善. 磷肥种类对弱筋小麦籽粒产量和蛋白质含量的影响[J]. 江苏农业科学,2013,41(12):63-66.
- [3] 蔡金华,陈爱大,李东升. 不同施氮条件下镇麦 168 籽粒产量与构成因素的相关性研究[J]. 江苏农业科学,2014,42(10):73-75.
- [4] HE Z H, RAJARAM S, XIN Z Y, et al. A history of wheat breeding in China[M]. Mexico DF: CIMMYT, 2001.
- [5] 田纪春,王延训. 超级小麦的育种策略与实践[J]. 作物杂志,2005(4):67-68.
- [6] TAHIR M S, ALAM K, CHOWDHRY M A, et al. Genetic analy-

- sis of some important economic traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Pakistan Journal of Agricultural Sciences, 1995, 32:172-177.
- [7] KHAN A S, KHAN M K R, KHAN T M. Genetic analysis of plant height, grain yield and other traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. International Journal of Agriculture & Biology, 2000, 2:129-132.
- [8] INAMULLAH, AHMAD H, MOHAMMAD F, et al. Diallel analysis of the inheritance pattern of agronomic traits of bread wheat [J]. Pakistan Journal of Botany, 2006, 38(4):1169-1175.
- [9] NAZEER W, ALI Z, ALI A, et al. Genetic behavior for some polygenic yield contributing traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Journal of Agricultural Research, 2010, 48(3):267-276.
- [10] CHEN D, ZHANG J P, WANG J S, et al. Inheritance and availability of high grain number per spike in two wheat germplasm lines [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2012, 11(9):1409-1416.
- [11] 张利华, 许梅芬. 小麦收获指数和其它几个农艺性状的基因效应分析[J]. 核农学报, 1997, 11(3):135-140.
- [12] HUSSAIN F, SIAL R A, ASHRAF M. Genetic studies for yield and yield related traits in wheat under leaf rust attack [J]. International Journal of Agriculture & Biology, 2008, 10:531-535.
- [13] AKRAM Z, AJMAL S U, SHABBIR G, et al. Inheritance mechanism of some yield components in bread wheat [J]. Pakistan Journal of Agricultural Research, 2009, 22:1-8.
- [14] RABBANI G, MAHMOOD A, SHABBIR G, et al. Gene action in some yield attributes of bread wheat under two water regimes [J]. Pakistan Journal of Botany, 2011, 43(2):1141-1156.
- [15] RAHMAN M A, SIDDIQUIE N A, ALAM M R, et al. Genetic analysis of some yield contributing and quality characters in spring wheat (*Triticum aestivum*) [J]. Asian Journal of Plant Sciences, 2003, 2(3):277-282.
- [16] 姚金保, 任丽娟, 张平平, 等. 小麦产量构成因素的双列杂交分析[J]. 核农学报, 2011, 25(4):633-638.
- [17] AHMAD F, KHAN S, AHMAD S Q, et al. Genetic analysis of some quantitative traits in bread wheat across environments [J]. African Journal of Agricultural Research, 2011, 6(3):686-692.
- [18] 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[J]. 作物学报, 2001, 27(6):896-904.
- [19] RASUL I, KHAN A S, ALI Z. Estimation of heterosis for yield and some yield components in bread wheat [J]. International Journal of Agriculture & Biology, 2002, 4:214-216.
- [20] 冀天会, 张灿军, 杨子光, 等. 水旱生态型冬小麦品种杂种优势分析[J]. 麦类作物学, 2003, 23(4):19-22.
- [21] BAO Y G, WANG S, WANG X Q, et al. Heterosis and combining ability for major yield traits of a new germplasm Shannong 0095 derived from *Thinopyrum intermedium* [J]. Agricultural Sciences in China, 2009, 8(6):753-760.
- [22] 王玉斌, 逯腊虎, 武计萍, 等. 冬小麦主要农艺性状的杂种优势和配合力分析[J]. 山西农业科学, 2014, 42(7):653-656.
- [23] INAMULLAH, AHMAD H, MOHAMMAD F, et al. Evaluation of the heterotic and heterobeltiotic potential of wheat genotypes for improved yield [J]. Pakistan Journal of Botany, 2006, 38(4):1159-1167.
- [24] AL-FALAHY M A H. Estimate of genetic parameters of grain yield and some agronomic traits in durum wheat using diallel crosses [J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2013, 3:26-34.
- [25] 许永财, 相吉山. 春小麦主要农艺性状杂种优势与配合力研究[J]. 青海大学学报:自然科学版, 2007, 25(2):4-9.
- [26] 赵 鹏, 彭惠茹, 倪中福, 等. 穗分枝小麦与普通小麦杂交组合主要性状的杂种优势与配合力分析[J]. 麦类作物学报, 2009, 29(2):212-216.
- [27] 史秀秀, 毕晓静, 马守才, 等. 黄淮麦区杂交小麦亲本的杂种优势和配合力分析[J]. 麦类作物学报, 2013, 33(6):1111-1118.
- [28] ABDULLAH G M, KHAN A S, ALI Z. Heterosis study of certain important traits in wheat [J]. International Journal of Agriculture & Biology, 2002, 4(3):326-328.
- [29] ILKER E, TONK F A, TOSUN M. Heterosis for yield and its components in bread wheat crosses among powdery mildew resistant and susceptible genotypes [J]. Pakistan Journal of Botany, 2010, 42(1):513-522.
- [30] 刘来福, 毛盛贤, 黄远樟. 作物数量遗传[M]. 北京: 农业出版社, 1984:125-149.
- [31] 姚金保, 王书文, 姚国才, 等. 小麦产量构成因素的遗传分析[J]. 上海农业学报, 2004, 20(1):45-48.
- [32] 常 磊, 柴守玺, 杨德龙, 等. 我国旱地春小麦产量及主要农艺指标的变异分析[J]. 应用生态学报, 2010, 21(11):2821-2829.
- [33] SANCHEZ-GARCIA M, ALVARO F, MARTIN-SANCHEZ J A, et al. Breeding effects on the genotype \times environment interaction for yield of bread wheat grown in Spain during the 20th century [J]. Field Crops Research, 2012, 126:79-86.
- [34] REYNOLDS M P, CALDERINI D F, CONDON A G, et al. Physiological basis of yield gains in wheat associated with the *LR19* translocation from *Agropyron elongatum* [J]. Euphytica, 2001, 119:139-144.
- [35] ISHAG H M, MOHAMED B A. Phasic development of spring wheat and stability of yield and its components in hot environments [J]. Field Crops Research, 1996, 46:169-176.
- [36] BORNER A, SCHUMANN E, FURSTE A, et al. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2002, 105:921-936.
- [37] HEIDARI B, SAYED-TABATABAEI B E, SAEIDI G, et al. Mapping QTL for grain yield, yield components, and spike features in a doubled haploid population of bread wheat [J]. Genome, 2011, 54:517-527.

(责任编辑:张震林)