

# 小黑麦穗部性状的主基因十多基因混合遗传模型分析

常丹丹,金星娜,田新会,杜文华

(甘肃农业大学草业学院,草业生态系统教育部重点实验室,中-美草地畜牧业可持续发展研究中心,甘肃 兰州 730070)

**摘要:**以小黑麦品种石大1号为母本( $P_1$ )和小黑麦品系C18为父本( $P_2$ )构建的重组自交系群体为材料,采用数量性状的主基因十多基因遗传模型分析方法对小黑麦的芒长、穗长、小穗数、穗密度、穗粒数等性状进行遗传模型分析。结果表明:芒长的最优遗传模型是4MG-AI,受4对加性上位性主基因控制,其主基因遗传率为85.06%;穗长和小穗数的最优遗传模型相同,均为MX2-CE-A,受2对互补作用连锁主基因十加性多基因混合遗传控制,穗长、小穗数的主基因遗传率分别为20.35%、31.77%,多基因遗传率分别为62.93%、32.48%;穗密度和穗粒数的最佳遗传模型相同,均为PG-AI,由加性-上位性多基因控制,穗密度和穗粒数的多基因遗传率分别是35.34%、86.96%。芒长存在主基因遗传特性,主基因遗传率高(85.06%),受环境影响较小,育种时可在早期世代进行选择,实现单株定向选择,提高育种效率。

**关键词:**小黑麦;穗部性状;遗传模型;遗传效应

**中图分类号:**S512.4 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-5500(2021)04-0056-09

**DOI:** 10.13817/j.cnki.cyycp.2021.04.008



小黑麦( $\times$  *Triticosecale*)是由小麦属(*Triticum*)和黑麦属(*Secale*)物种经属间有性杂交和杂种染色体数加倍而人工合成的新物种<sup>[1]</sup>,具有适应性强、抗病、耐寒、耐旱,以及抗逆性强等特点<sup>[2]</sup>,同时还具备蛋白质和赖氨酸含量高于双亲的特性<sup>[3]</sup>,是粮饲兼用并具有很大发展前途的新作物<sup>[4]</sup>。饲用小黑麦的生物量高,适口性好,为畜禽所喜食,并且种植小黑麦成本低、收益大,在我国多地均有种植<sup>[5]</sup>。小黑麦按用途可分为粮用、饲用和粮饲兼用3种类型,小黑麦籽粒中富含脂肪、蛋白质、氨基酸和碳水化合物,适合作精饲料,可

为家畜动物提供较丰富营养<sup>[6-7]</sup>。目前国内外对小黑麦的研究主要集中在草产量和营养品质等方面<sup>[8]</sup>,对于小黑麦穗部性状的遗传研究报道较少。穗部性状是小黑麦重要的种子产量性状,改良穗部性状可提高小黑麦的种子产量,因此研究小黑麦穗部性状的遗传规律,可提高小黑麦的育种效率并为小黑麦的生产实践提供理论指导。

作物的产量和品质等重要农艺性状多数为数量性状,其变异呈连续性分布,易受环境因素的影响<sup>[9]</sup>。主基因十多基因混合遗传模型是研究植物数量性状的通用模型,是分析数量性状遗传规律的重要方法,可鉴别某性状的遗传是否受主基因或微效多基因控制,并估计其基因效应和相应的遗传参数,这些遗传信息可为育种和生产实践提供重要的理论指导,近年来该遗传分析方法在各种作物的数量性状遗传研究中得到了广泛的应用<sup>[10-12]</sup>。目前对于多个环境下小黑麦穗部数量性状的遗传分析研究报道较少。本研究以小黑麦品种石大1号为母本( $P_1$ )、小黑麦品系C18为父本( $P_2$ )

**收稿日期:**2020-09-13; **修回日期:**2020-12-21

**基金项目:**西藏饲草产业专项(XZ201801NA02);国家重点研发计划(2018YFD0502402-3);国家自然科学基金项目(31760702)

**作者简介:**常丹丹(1996-),女,甘肃定西人,在读硕士。

E-mail:2985221349@qq.com

杜文华为通讯作者。

E-mail:duwh@gsau.edu.cn

构建的  $F_{4,5}$ 、 $F_{5,6}$  重组自交系群体为材料,运用数量性状的主基因+多基因遗传模型分析方法对小黑麦芒长、穗长、小穗数、穗密度、穗粒数等性状进行分析,以期揭示小黑麦重组自交系群体穗部各性状的最佳遗传模型和基因作用方式,为下一步遗传图谱构建、QTL 定位奠定基础,同时为小黑麦穗部性状的遗传研究和优良品系的选择提供参考依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

试验以小黑麦品种石大 1 号为母本( $P_1$ )和小黑麦品系 C18 为父本( $P_2$ )配置杂交组合,杂交后  $F_1$  代起连续自交,通过单粒传法获得重组自交系(RIL)群体为材料。其中石大 1 号为新疆石河子大学选育而成的小黑麦品种,具有短芒、穗部较长等特点,C18 为甘肃农业大学选育而成的基因纯合且稳定性较好的品系,具有长芒、小穗数较多等特点,两亲本间穗部性状为代表的农艺性状差异较大。从 2013 年秋在临洮育种基地种植亲本石大 1 号和 C18,2014 年春对亲本采用常规有性杂交得到  $F_0$  代,2014 年秋种植  $F_0$  代次年收获  $F_1$  代, $F_1$  代起连续自交,2018 年夏得到  $F_4$  代种子,2018 年种植  $F_4$  代种子得到 331 份  $F_{4,5}$  RIL 群体材料,2019 年连续种植收获的  $F_5$  代种子得到 331 份  $F_{5,6}$  RIL 群体材料。

### 1.2 试验设计

2018 年 10 月,将亲本和 RIL 群体籽粒同期播种在校内试验基地(环境 Y1:2018LZ),2019 年 10 月将 7 月收获的籽粒再次播种在校内试验基地(环境 Y2:2019LZ)。试验地前茬为空闲地,肥力中等、地力均匀。采用单粒点播,行长 3 m,行距和株距均为 20 cm,每行 15 株,田间管理和普通大田管理相同。

### 1.3 性状测定及方法

穗部相关性状包括芒长、穗长、小穗数、穗密度、穗粒数等,小黑麦成熟后,各个株系和亲本分别调查 10 株,测定方法如下,芒长:取单株主穗,用游标卡尺测量两侧中部小穗最长芒的长度,取平均值<sup>[13]</sup>;穗长:用游标卡尺测量基部小穗节至穗顶端(不包括芒)的长度;小穗数:包括结实小穗数和不育小穗数;穗密度=小穗数/穗长<sup>[14]</sup>;穗粒数:收获籽粒后统计主穗的实际籽粒数<sup>[15]</sup>。

### 1.4 数据分析

利用 SPSS 20.0 软件进行亲本和 RIL 群体表型数据的描述性统计分析,利用 R 软件绘制频率分布直

方图,利用章元明教授团队最新开发的 R 软件包 SEA 进行主基因+多基因混合遗传分离分析<sup>[16-17]</sup>。根据植物数量性状“主基因+多基因混合遗传(Maximum Likelihood values,MLV)模型中  $P_1$ 、 $P_2$  和 RIL 群体的联合世代分析方法”<sup>[18-19]</sup>,计算出不同性状遗传模型<sup>[20]</sup>的极大似然函数值和 Akaike's 信息准则(Akaike's information criterion, AIC)值;然后选出 AIC 值最小或接近最小的备选遗传模型,进行均匀性检验( $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$ )、Smirnov 检验( $nW^2$ )和 Kolmogorov 检验(Dn),最后根据 AIC 值最小原则与检验显著性水平个数最少选出最优遗传模型<sup>[21]</sup>;利用 SEA 软件包计算最优遗传模型的遗传效应,包括一阶和二阶遗传参数、主基因和多基因遗传率等。

## 2 结果与分析

### 2.1 穗部性状的表型及次数分布

群体穗部各性状的平均值依次为:芒长 4.06 cm,穗长 10.76 cm,小穗数 25.84,穗密度 2.43,均介于双亲之间,高于低值亲本;但穗粒数为 43.61,低于低值亲本(表 1)。2 个环境下各性状平均变化极值范围分别为芒长 0.5~8.12、穗长 7.36~14.80、小穗数 17.42~34.67、穗密度 1.82~3.15、穗粒数 6.00~91.00,小黑麦 RIL 群体穗部表型有超亲变异现象,适合做遗传分析。此外,各性状平均变异系数分别为:芒长(33.80%)、穗粒数(32.15%)、穗长(12.07%)、小穗数(10.97%)、穗密度(9.34%),偏度系数介于-0.418~0.689,峰度系数介于-0.110~1.618。性状的偏度及峰度介于 0~1,表现近似正态分布的有:Y1 和 Y2 环境下的穗密度,Y1 环境下的穗长,Y2 环境下的小穗数,Y2 环境下的穗粒数,表明这些性状的遗传可能受主基因和多基因共同控制。Y1 和 Y2 环境下的穗长、小穗数、穗密度及 Y1 环境下的穗粒数,这些性状的偏度和峰度系数均大于 0,表明基因间存在互作效应。

2 种环境下穗部各性状的频率分布均为单峰分布,穗部各性状的平均值均呈连续性分布(图 1)。其中 D、E、L 呈右偏离正态分布,B、I 呈左偏离正态分布。

### 2.2 穗部性状主基因+多基因混合遗传模型分析

2.2.1 遗传模型的选择 利用 R 软件包 SEA 对 RIL 群体和两个亲本群体的穗部各性状进行模型分析。根据 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,穗部性状备选

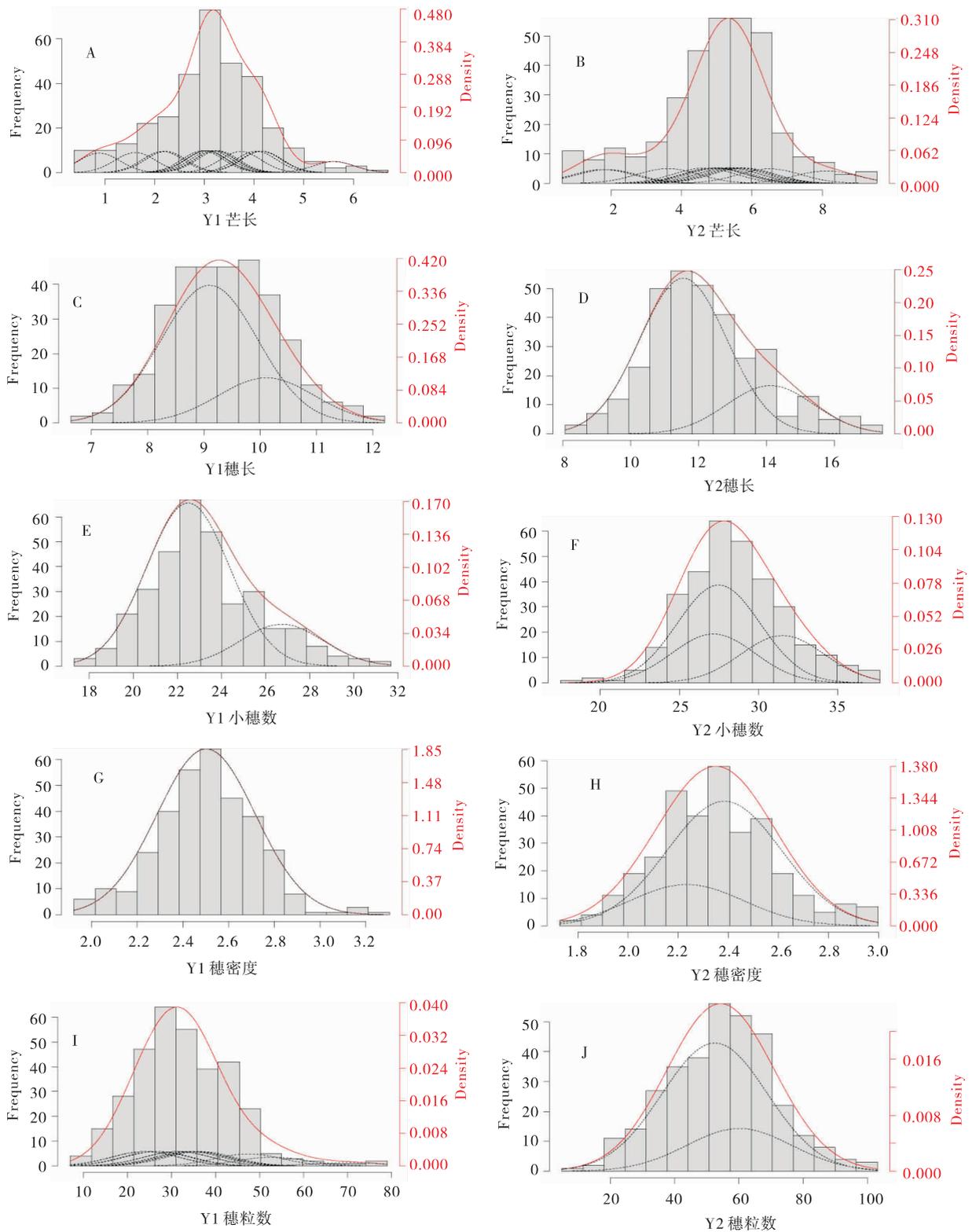


图 1 RIL 群体穗部性状的次数、理论与成分分布

Fig. 1 Frequency, mixed and component distributions for triticale panicle related traits in RILs

注:图 1 中柱形为次数分布、实线表示理论拟合分布,虚线为成分分布;A 为 Y1 环境下的芒长;B 为 Y2 环境下的芒长;C 为 Y1 环境下的穗长;D 为 Y2 环境下的穗长;E 为 Y1 环境下的的小穗数;F 为 Y2 环境下的的小穗数;G 为 Y1 环境下的的穗密度;H 为 Y2 环境下的的穗密度;I 为 Y1 环境下的的穗粒数;J 为 Y2 环境下的的穗粒数

表 1 RIL 群体及其亲本穗部性状统计分析

Table 1 Statistical analysis of panicle traits of the RIL populations and their parents

性状	环境	亲本		重组自交系群体						
		石大 1 号	C18	最小值	最大值	平均数	标准差	变异系数/%	偏度	峰度
芒长/cm	Y1	1.58	4.04	0.39	6.69	3.10	1.06	34.34	0.516	-0.110
	Y2	1.72	6.58	0.62	9.55	5.02	1.67	33.26	-0.418	0.520
	平均数	1.65	5.31	0.50	8.12	4.06	1.37	33.80	0.049	0.205
穗长/cm	Y1	9.76	9.48	6.64	12.21	9.34	0.96	10.27	0.097	0.024
	Y2	13.93	11.28	8.08	17.40	12.17	1.69	13.87	0.528	0.375
	平均数	11.85	10.38	7.36	14.80	10.76	1.324	12.07	0.313	0.199
小穗数	Y1	24.11	26.33	17.33	31.67	23.28	2.49	10.73	0.553	0.499
	Y2	25.76	28.86	17.50	37.67	28.39	3.18	11.22	0.174	0.400
	平均数	24.94	27.59	17.42	34.67	25.84	2.84	10.97	0.364	0.449
穗密度	Y1	2.47	2.78	1.92	3.30	2.50	0.22	8.61	0.045	0.839
	Y2	1.86	2.57	1.73	2.99	2.35	0.24	10.08	0.263	0.101
	平均数	2.17	2.68	1.82	3.15	2.43	0.23	9.34	0.154	0.470
穗粒数	Y1	49.35	54.00	7.00	79.00	32.85	11.05	33.63	0.689	1.618
	Y2	54.14	66.05	5.00	103.0	54.38	16.68	30.68	-0.017	-0.009
	平均数	51.74	60.03	6.00	91.00	43.61	13.86	32.15	0.336	0.804

表 2 RIL 群体穗部性状最佳遗传模型分离分析的极大似然函数值和 Akaike's 信息准则

Table 2 Akaike's information criterion and Maximum likelihood values of optimal genetic models for panicle traits in joint segregation analysis of the RIL populations

环境	模型	MLV 值					AIC 值				
		芒长	穗长	小穗数	穗密度	穗粒数	芒长	穗长	小穗数	穗密度	穗粒数
Y1	4MG-AI	-501.214	-475.412	-850.039	54.802 4	-1 404.15	1 024.428	972.823 9	1722.078	-87.605	2 830.301
Y2		-677.884	-704.511	-935.855	7.062 2	-1 535.49	1 377.767	1 431.023	1 893.710	7.8757	3 092.986
平均		-589.549	-589.962	-892.947	30.932	-1 469.82	1 201.098	1 201.923	1 807.894	-39.865	2 961.644
Y1	PG-AI	-512.135	-475.775	-859.412	53.0178	-1412	1 034.27	961.549	1 728.823	-96.035	2 833.998
Y2		-698.641	-713.926	-939.259	10.399 7	-1 535.73	1 407.283	1 437.852	1 888.518	-10.799	3 081.456
平均		-605.388	-594.851	-899.336	31.709	-1 473.87	1 220.777	1 199.701	1 808.671	-53.418	2 957.727
Y1	MX2-CE-A	-511.368	-475.631	-853.433	49.8055	-1 437.29	1 032.736	961.262	1 716.865	-89.611	2 884.588
Y2		-689.018	-707.606	-940.753	7.2764	-1 536.81	1 388.037	1 425.212	1 891.507	-4.552 7	3 083.623
平均		-600.193	-591.619	-897.093	28.541	-1 487.05	1 210.387	1 193.237	1 804.186	-47.082	2 984.106
Y1	2MG-DE	-530.404	-494.177	-876.91	37.603	-1 468.11	1 066.808	994.355	1 759.821	-69.206	2 942.214
Y2		-699.127	-707.617	-946.481	-12.097	-1 563.1	1 404.253	1 421.233	1 898.961	30.195	3 132.200
平均		-614.766	-600.897	-911.696	12.753	-1 515.61	1 235.531	1 207.794	1 829.391	-19.506	3 037.207
Y1	MX2-ED-A	-511.311	-475.631	-853.112	51.137	-1 435.78	1 034.622	961.263	1718.223	-90.275	2 883.567
Y2		-689.090	-707.440	-937.819	10.553	-1 535.63	1 390.18	1 426.879	1 887.639	-9.1067	3 083.258
平均		-600.201	-591.536	-895.466	30.845	-1 485.71	1 212.401	1 194.071	1 802.931	-49.691	2 983.413

注: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;E;相等;AI;加性上位性效应;EA;等加性;ED;显性上位;CE;互补作用;例如:MX2-AI-A 模型,表示 2 对加性上位性主基因+加性多基因混合遗传模型。粗体表示备选模型的 AIC 值(具有最低的 AIC 值),下同

模型的 MLV 值和 AIC 值见表 2。4MG-AI 模型在 Y1、Y2 环境下 AIC 值最低,分别为 1 024.428、1 377.769,与之 AIC 值相近的模型有 PG-AI 和 MX2-

ED-A,AIC 值分别为 1 034.27、1 390.18,4MG-AI、PG-AI、MX2-ED-A 可作为芒长遗传的备选模型;同理,穗长 MX2-CE-A、2MG-DE 模型的 AIC 值最低,分

别为 961.262、1 421.233, AIC 值相近的模型有 PG-AI (961.549) 和 MX2-CE-A (1 425.212), MX2-CE-A、2MG-DE、PG-AI 可作为穗长的备选模型;小穗数 MX2-CE-A、MX2-ED-A 模型的 AIC 值最低,分别为 1 716.865、1 887.639, AIC 值相近的模型有 MX2-ED-A (1718.223) 和 PG-AI (1 888.518), MX2-CE-A、MX2-ED-A、PG-AI 可作为小穗数的备选模型;穗密度 PG-AI 模型在 Y1、Y2 环境下 AIC 值均最低,分别为 -96.035、-10.799, AIC 值相近的模型有 MX2-ED-A (-90.275, -9.1067), PG-AI 和 MX2-ED-A 可作为穗密度的备选模型;穗粒数 4MG-AI、PG-AI 模型的 AIC 值最低,分别为 2830.301、3081.456, AIC 值相近的模

型有 PG-AI (2 833.998) 和 MX2-ED-A (3 083.258), 4MG-AI、PG-AI、MX2-ED-A 可以作为穗粒数的备选模型。

2.2.2 穗部性状备选模型的适合性检验 对备选模型进行适合性检验(表 3),各世代均有  $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$ 、 $nW^2$ 、Dn 5 个统计量,选择 AIC 值最小和统计显著性水平个数最少的模型作为最佳模型。芒长的 4MG-AI 模型 15 个统计量在 Y1、Y2 环境下达到显著水平的个数分别为 0、1 个,其中 Y1 环境下显著水平的个数最少且 AIC 值最小,应为最佳模型。芒长的最佳遗传模型为 4MG-AI 模型,说明控制芒长的 4 对主基因具有明显的加性上位性作用。穗长和小穗数适合性检验的 15 个统计量在 Y1、Y2 环境下均无显著偏离, AIC 值

表 3 RIL 群体穗部各性状的最佳遗传模型适合性检验

Table 3 The fitness test of the optimal genetic models for panicle related traits in the RIL populations

性状	环境	模型	世代	统计量				
				$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	$nW^2$	Dn
芒长	Y1	4MG-AI	P1	0.088(0.766 5)	0.075(0.783 1)	0.002(0.960 6)	0.072(0.743 4)	0.143(0.724 5)
			P2	0.162(0.686 6)	0.039(0.842 9)	0.593(0.441 3)	0.075(0.725 8)	0.163(0.575 7)
			RIL	0(0.996)	0.001(0.968 1)	0.019(0.888 2)	0.021(0.995 9)	0.024(0.985 6)
	Y2	4MG-AI	P1	0.039(0.8426)	0.785(0.375 4)	7.708(0.005 5)	0.158(0.367 2)	0.196(0.347 3)
			P2	0.266(0.605 6)	0.890(0.345 5)	3.146(0.076 1)	0.163(0.353 3)	0.209(0.277 5)
			RIL	0.000 5(0.98 2)	0.000(0.980 3)	0.034(0.852 3)	0.028(0.982 3)	0.026(0.965 7)
穗长	Y1	MX2-CE-A	P1	0.058(0.809 5)	0.0014(0.97)	0.613(0.433 5)	0.038(0.938 8)	0.113(0.923 7)
			P2	0.024(0.876 5)	0.131(0.716 8)	0.7205(0.396)	0.037(0.943 5)	0.091(0.988 4)
			RIL	0.016(0.899 3)	0.017(0.893 5)	0.002(0.963 8)	0.021(0.994 9)	0.021(0.9971)
	Y2	2MG-DE	P1	1.055(0.304 3)	1.327(0.2493)	0.396(0.528 7)	0.153(0.3792)	0.182(0.433 8)
			P2	0.739(0.389 9)	0.140(0.707 5)	3.346(0.067 4)	0.178(0.313 3)	0.1982(0.336)
			RIL	0.017(0.893 9)	0.020(0.886 3)	1.185(0.276 3)	0.078(0.713 5)	0.036(0.757 1)
小穗数	Y1	MX2-CE-A	P1	2.866(0.090 4)	2.763(0.096 5)	0.008(0.927 2)	0.370(0.090 7)	0.271(0.074 3)
			P2	1.592(0.207)	1.580(0.208 7)	0.0202(0.887)	0.231(0.218 1)	0.254(0.110 4)
			RIL	0.199(0.655 1)	0.504(0.477 4)	1.236(0.266 2)	0.1369(0.435)	0.051(0.334 1)
	Y2	MX2-ED-A	P1	0.049(0.824 1)	0.005(0.938 9)	1.3633(0.243)	0.091(0.640 9)	0.1516(0.665)
			P2	0.04(0.841 5)	0.145(0.702 7)	0.566(0.451 8)	0.090(0.643 6)	0.166(0.550 4)
			RIL	0.000(0.988 6)	0.057(0.810 4)	0.817(0.365 9)	0.077(0.7184)	0.040(0.642 2)
穗密度	Y1	PG-AI	P1	0.052(0.818 6)	0.148(0.700 1)	0.4259(0.514)	0.069(0.7629)	0.165(0.559 2)
			P2	0.006(0.937 3)	0.025(0.873 7)	0.109(0.740 6)	0.098(0.6051)	0.161(0.591 6)
			RIL	0.010(0.918 6)	0.0523(0.81 9)	1.718(0.189 9)	0.0727(0.743)	0.031(0.886 2)
	Y2	PG-AI	P1	0.006(0.937 1)	0.029(0.864 3)	0.978(0.322 5)	0.087(0.659 8)	0.144(0.720 2)
			P2	0.006(0.934 6)	0.109(0.741 2)	1.006(0.315 8)	0.071(0.747 7)	0.173(0.501 7)
			RIL	0.191(0.662 1)	0.305(0.580 5)	0.268(0.604 4)	0.086(0.668 2)	0.043(0.530 8)
穗粒数	Y1	4MG-AI	P1	2.808(0.093 8)	4.228(0.039 8)	3.008(0.082 8)	0.439(0.058 8)	0.320(0.020 5)
			P2	1.437(0.230 6)	1.659(0.197 7)	0.260(0.609 8)	0.155(0.374 1)	0.153(0.6521)
			RIL	0.037(0.847 6)	0.086(0.769 1)	0.184(0.667 4)	0.063(0.796 8)	0.040(0.646 4)
	Y2	PG-A	P1	0.089(0.765 2)	0.000(0.987 6)	1.197(0.273 8)	0.092 1(0.637)	0.141(0.744 7)
			P2	0.013(0.906 3)	0(0.999)	0.203 4(0.652)	0.036(0.949 1)	0.106(0.951 5)
			RIL	0.015(0.902 2)	0.007(0.930 1)	0.015(0.900 4)	0.056(0.836 4)	0.033(0.853 1)

注:  $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$  为均匀性检验统计量;  $nW^2$  为 Smirnov 检验统计量; Dn 为 Kolmogorov 检验统计量; 括号内为相应的概率 P; P1、P2: 亲本; RIL: 重组自交系

最小的最佳遗传模型均为 MX2-CE-A 模型,即 2 对连锁主基因+加性多基因混合遗传模型,说明穗长和小穗数的遗传受多基因控制,2 对主基因具有明显的互补作用,多基因具有加性效应。穗密度的 15 个统计量均无显著偏离,AIC 值最小的最佳遗传模型为 PG-AI 模型,即加性上位性多基因遗传模型。穗粒数备选模型 15 个统计量达到显著水平的个数分别为 2、0 个,显著性水平个数最少且 AIC 值最小的模型为 PG-AI 模型,说明控制穗粒数遗传的多基因具有明显的加性上位性作用。

### 2.3 遗传参数估计

芒长的主基因遗传率为 85.06%,其环境变异平

均值占表型变异的比例为 14.94%;控制芒长的第 1—4 对主基因加性效应值(da、db、dc 和 dd)分别为 0.6794、0.3757、0.1391、0.2111,均表现正向遗传效应,其中第 1 对主基因加性效应值最高;第 1 对主基因的加性×第 3 对主基因的加性上位性效应值(iac)是-0.618,表现为较高的负向遗传效应,第 2 对主基因的加性×第 3 对主基因的加性上位性效应值(abc)与第 3 对主基因的加性×第 4 对主基因的加性上位性效应值(icd)相近,分别为-0.166 4 和-0.148,总体而言控制芒长的 4 对主基因的加性上位性作用明显(表 4)。

穗长和小穗数的最佳遗传模型相同,均为 2 对互

表 4 RIL 群体穗部性状最佳遗传模型的遗传参数

Table 4 Estimates of genetic parameters of the optimal genetic model for panicle traits in the RIL populations

性状		芒长	穗长	小穗数	穗密度	穗粒数
环境		Y1	Y1	Y1	Y1	Y2
模型		4MG-AI	MX2-CE-A	MX2-CE-A	PG-AI	PG-AI
一阶遗传参数估计值/%	m(m <sup>1</sup> )	3.157 7	9.435 6	28.413 1	2.780 3	66.047 6
	m <sup>2</sup>	—	—	—	2.468 5	54.142 9
	m <sup>3</sup>	—	—	—	2.501 2	54.377 6
	d(da)	0.679 4	—	—	—	—
	db	0.375 7	—	—	—	—
	dc	0.139 1	—	—	—	—
	dd	0.211 1	—	—	—	—
	iab(i*)	0.064 2	0.336 4	1.415 9	—	—
	iac	-0.618	—	—	—	—
	iad	0.199 6	—	—	—	—
	ibc	-0.166 4	—	—	—	—
	ibd	-0.051 8	—	—	—	—
	icd	-0.148	—	—	—	—
	iabc	—	—	—	—	—
	[d]	—	-0.143 9	1.378 3	—	—
二阶遗传参数估计值 2 <sup>nd</sup> /%	$\sigma_e^2$	0.168 9	0.153 9	3.626	0.029 7	36.279
	$\sigma_p^2$	1.130 4	0.920 5	10.145	0.046	278.302
	$\sigma_{mg}^2$	0.961 5	0.187	3.223	—	—
	$h_{mg}^2$ /%	85.061	20.35	31.770	—	—
	$\sigma_{pg}^2$	—	0.579	3.295	0.016	242.023
	$h_{pg}^2$ /%	—	62.93	32.480	35.344	86.964

注:m:群体均方;d:主基因效应值;da:第一对主基因的加性效应;db:第二对主基因的加性效应值;dc:第三对主基因的加性效应值;dd:第四对主基因的加性效应值;iab(i\*):第 1 对主基因的加性×第 2 对主基因的加性上位性互作效应;iac:第 1 对主基因的加性×第 3 对主基因的加性效应;iad:第 1 对主基因的加性×第 4 对主基因的加性效应;ibc:第 2 对主基因的加性×第 3 对主基因的加性效应;ibd:第 2 对主基因的加性×第 4 对主基因的加性效应;icd:第 3 对主基因的加性×第 4 对主基因的加性效应;iabc:3 对主基因加性效应的互作值;[d]:多基因加性效应; $\sigma_p^2$ :表型方差; $\sigma_{pg}^2$ :多基因遗传方差; $\sigma_{mg}^2$ :主基因遗传方差; $\sigma_e^2$ :环境方差; $h_{mg}^2$ (%):主基因遗传率; $h_{pg}^2$ (%):多基因遗传率;—:表示空缺

补作用的连锁主基因和加性效应的多基因混合遗传模型。其中穗长的主基因遗传率为 20.35%，多基因遗传率为 62.93%，穗长的环境变异平均值占表型变异的 16.72%；控制穗长性状的加性×加性上位性互作效应值(iab)为 0.3364，表现为正向的遗传效应，多基因的加性效应值[d]为 -0.1439，表现为较低的负向遗传效应。小穗数的主基因遗传率是 31.77%，多基因遗传率是 32.48%，环境变异平均值占表型变异的 35.74%；控制小穗数性状的加性×加性上位性互作效应值(iab)为 1.4159，多基因的加性效应值[d]为 1.3783，均表现为正向的遗传效应。穗密度和穗粒数的最佳遗传模型相同，都是由加性-上位性多基因遗传模型控制，其中穗密度的多基因遗传率是 35.34%，环境变异平均值占表型变异的 64.65%；穗粒数的多基因遗传率是 86.96%，环境变异平均值占表型变异的 13.03%。

### 3 讨论

本研究以小黑麦品种石大 1 号为母本和小黑麦品系 C18 为父本通过有性杂交构建的 RIL 群体为材料，研究了穗部芒长、穗长、穗粒数、穗密度、穗粒数等性状在不同环境下的遗传力，这些性状大多数为多基因控制的数量性状。研究表明，芒长的最佳遗传模型为 4MG-AI，即 4 对加性上位性主基因遗传模型。杜斌等<sup>[22]</sup>利用近等基因系群体研究得出，小麦芒长的遗传为单基因控制，程洁等<sup>[23]</sup>利用小麦分离群体研究得出芒长为主基因控制，本研究结果与之相似，芒性状的遗传受到 4 对加性上位性主基因控制。本研究中穗长和小穗数的最佳遗传模型相同，均为 MX2-CE-A 模型，即 2 对互补作用连锁主基因+加性多基因混合遗传模型。李法计等<sup>[24]</sup>利用 RIL 群体研究发现，穗长和小穗数均为主基因+多基因混合遗传控制。杜希朋等<sup>[25]</sup>研究表明穗长和小穗数受微效多基因控制，无主效基因存在。本研究中穗长和小穗数的遗传与前人的研究结果既有相同之处，也存在一定差异，可能是因为研究选育的群体类型不同，亲本遗传背景的差异和环境的影响的不同导致研究结果不一致。

本研究中穗密度和小穗数的最佳遗传模型一致，均为 PG-AI 模型，即加性上位性多基因遗传模型，穗密度与程洁等<sup>[23]</sup>的 2 对主基因遗传模型不同，与魏艳丽等<sup>[26]</sup>、毕晓静等<sup>[27]</sup>的主基因+多基因遗传混合遗传

模型不同，而穗粒数与卢翔等<sup>[28]</sup>的多基因遗传模型相似，与温明星等<sup>[29]</sup>的主基因+加性多基因混合遗传模型不同。由于选用的试验材料、群体类型和环境因素差异均会对试验数据的调查结果造成一定的影响。本研究使用的材料为 RIL 群体，与 F<sub>2</sub> 等临时性群体不同，没有显性及其相互作用的影响，只有固定的可遗传的加性和加性与加性间相互作用效应值。重组自交系群体可作为永久性群体使用，比分离群体更能减少环境影响，从而获得较准确的参数估值<sup>[30]</sup>。

本研究通过对优良亲本石大 1 号和 C18 杂交构建的 RIL 群体穗部相关性状的遗传分析可知，除穗密度外，芒长、穗长、小穗数、穗粒数具有较强的遗传力，遗传率分别为 85.06%、83.28%、64.25%、86.96%，各性状的遗传率介于 35.34%~86.96%，其中穗粒数的遗传力最高。穗部各性状的遗传主要受到遗传因素影响，同时也受环境效应的影响，芒长存在主基因遗传特性，主基因遗传率高(85.06%)，受环境影响较小，育种时可在早期世代进行单株定向选择。在育种工作中也要考虑穗长和小穗数的主基因和微效多基因的影响，早期开展有效的单株选择，以提高育种效率。利用数量性状分离分析的方法对 RIL 群体进行分析<sup>[16,31]</sup>，通过表型数据来判断和预测性状的遗传模型以及主基因和多基因遗传率<sup>[32]</sup>，可对亲本组合有一个初步了解，为小黑麦杂交育种亲本选配和提高育种效率提供参考依据。

### 4 结论

小黑麦芒长的最佳遗传模型为 4 对加性上位性主基因遗传模型，穗长和小穗数的最佳遗传模型均为 2 对互补作用主基因+加性多基因混合遗传模型，穗密度和穗粒数的最佳遗传模型均为加性上位性多基因遗传模型。芒长存在主基因遗传特性，主基因遗传率高(85.06%)，受环境影响小，育种时可在早期世代进行选择，提高育种效率。

#### 参考文献：

- [1] 孙元枢. 中国小黑麦遗传育种研究与应用[M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 2002.
- [2] 李冬梅, 田新会, 杜文华. 小黑麦新品系的草产量及营养价值研究[J]. 草地学报, 2016, 24(6): 1164-1169.
- [3] 许庆方. 小黑麦的特性及应用研究进展[J]. 草原与草坪, 2008, 28(4): 80-86.

- [4] 朱铁霞,高凯,王国成. 小黑麦研究进展[J]. 内蒙古民族大学学报(自然科学版),2011,26(4):433-437.
- [5] 何江峰,赵萌莉,郑轶慧,等. 小黑麦的饲用特性及其在草地生态中的应用前景[J]. 中国草地学报,2012,34(1):101-107.
- [6] 孙敏,郭媛. 小黑麦生物学特性、营养价值及利用前景[J]. 山西农业大学学报,2003(3):200-203.
- [7] 吉彪. 氮素水平对小黑麦氮代谢及产质量的影响[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2010.
- [8] 赵方媛,杜文华,田新会. 饲料型小黑麦品系的秸秆产量及其营养品质研究[J]. 草地学报,2019,27(4):913-920.
- [9] 王瑞清,曹连蕾,闫志顺,等. 小黑麦数量性状遗传研究进展[J]. 种子,2006,25(9):34-37.
- [10] 张梦弟,朱香妹,张红艳,等. 苦瓜主要株型性状的遗传分析[J]. 湖南农业科学,2019(7):9-14.
- [11] 毕晓静,史秀秀,马守才,等. 小麦农艺性状的主基因+多基因遗传分析[J]. 麦类作物学报,2013,33(4):630-634.
- [12] 王利民,张建平,党照,等. 胡麻温敏雄性不育产量相关性状主基因+多基因混合遗传分析[J]. 中国油料作物学报,2016,38(2):186-194.
- [13] 郑建敏,蒲宗君,孙华,等. 顶芒×长芒小麦的两种遗传模式分析[J]. 分子植物育种,2014,12(5):891-894.
- [14] 孙中沛,刘天相,左希亚,等. 普通小麦穗部性状 QTL 分析[J]. 麦类作物学报,2017,37(4):452-457.
- [15] 解松峰,吉万全,王长有,等. 小麦穗部性状的主基因+多基因混合遗传模型分析[J]. 中国农业科学,2019,52(24):4437-4452.
- [16] 章元明,盖钧镒,王永军. 利用 P1、P2 和 DH 或 RIL 群体联合分离分析的拓展[J]. 遗传,2001,23(5):467-470.
- [17] 曹锡文,刘兵,章元明. 植物数量性状分离分析 windows 软件包 SEA 的研制[J]. 南京农业大学学报,2013,36(6):1-6.
- [18] 盖钧镒,章元明,王建康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京:科学出版社,2003:96-102.
- [19] ZHANG Y M, GAI J Y, YANG Y H. The EIM algorithm in the joint segregation analysis of quantitative traits[J]. Genetics Research,2003,81(2):157-163.
- [20] Maddala G S. The use of variance component models in pooling cross section and time series data[J]. Econometrica,1971,39(2):341-358.
- [21] CAI C C, TU J X, FU T D. The genetic basis of flowering time and photoperiod sensitivity in rapeseed(*Brassica napus* L.)[J]. Russian Journal of Genetics,2008,44(3):326-333.
- [22] 杜斌,崔法,王洪刚,等. 小麦芒长抑制基因 B1 近等基因系的鉴定及遗传分析[J]. 分子植物育种,2010,8(2):259-264.
- [23] 程洁,周荣全,吴玉川,等. 不同水分条件下小麦穗部性状的遗传分析[J]. 华北农学报,2015,30(S1):146-151.
- [24] 李法计,常鑫,王宇娟,等. 小麦重组自交系群体 9 个重要农艺性状的遗传分析[J]. 麦类作物学报,2013,33(1):23-28.
- [25] 杜希朋,闫媛媛,刘伟华,等. 蚂蚱麦×碧玉麦杂交 F2 代部分重要农艺性状的遗传分析[J]. 麦类作物学报,2011,31(4):624-629.
- [26] 魏艳丽,王彬龙,李瑞国,等. 大穗小麦穗部性状的遗传分析[J]. 麦类作物学报,2015,35(10):1366-1371.
- [27] 毕晓静. 小麦重要农艺性状的遗传分析与 QTL 定位[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2013.
- [28] 卢翔,张锦鹏,王化俊,等. 小麦-冰草衍生后代 3558-2 穗部相关性状的遗传分析和 QTL 定位[J]. 植物遗传资源学报,2011,12(1):86-91.
- [29] 温明星,李东升,胡芳芳,等. 宁麦 9 号×镇麦 168 小麦 F2 群体产量相关性状的遗传模型分析[J]. 麦类作物学报,2018,38(4):386-394.
- [30] 解松峰,吉万全,张耀元,等. 小麦重要产量性状的主基因+多基因混合遗传分析[J]. 作物学报,2020,46(3):365-384.
- [31] 王金社,李海旺,赵团结,等. 重组自交家系群体 4 对主基因加多基因混合遗传模型分离分析方法的建立[J]. 作物学报,2010,36(2):191-201.
- [32] 章元明. 植物数量遗传学的建立、发展与展望[J]. 南京农业大学学报,2012,35(5):19-24.