

## 春小麦六个光合性状的遗传分析\*

高国强 陈集贤

(中国科学院西北高原生物研究所)

### 一、引言

现代小麦品种的产量水平比起老品种来已有很大提高 (Evans 等, 1981; 祁适雨, 1984)。有的分析表明, 自本世纪初以来, 小麦品种产量的增加, 不是由于总干物生产量的增加, 即光合能力的提高而增加, 而是由于向收获部分分配率的提高而增加 (鸟山国土, 1980; Fischer, 1977; Evans 等, 1981), 这显然是通过株型育种取得的成就。目前小麦品种收获指数最高的已达到或接近 0.5 (Austin 等, 1980; Fischer, 1977), 如进一步提高收获指数则将越来越困难。那么, 提高小麦对太阳光能的利用率, 将是提高小麦产量的重要途径之一, 而靠增大叶面积来提高光能利用率, 已不再可能起到关键的作用, 而在进一步改善株型的同时, 提高叶片光合能力的高光效育种可能是一个突破口。

20 多年来先后在多种作物中发现净光合速率在品种间存在着明显的差异 (Izhar 等, 1967; Duncan 等, 1968; 刘祚昌等, 1980; 大野义一, 1981)。然而对净光合速率与经济产量关系, 就目前研究结果来说仍不十分明了 (Evans 等, 1970; 刘祚昌等, 1980a; 大野义一, 1981)。但是高光合速率是高产的重要生理基础 (张荣铨, 1979); 而且以净光合速率为指标选育出的小麦后代表现了净光合速率与千粒重间的高度相关 (刘祚昌等, 1980a); 一些减弱光照强度可使产量降低, 增加  $CO_2$  浓度可明显提高产量的试验也间接证明了光合速率与小麦等作物产量的关系 (Burriss 等, 1976; Krenzer 等, 1975)。因此, 在株型育种的基础上进行高净光合速率的选择, 才有可能培育出产量潜力更大的品种类型。因而近年来国内外不少研究者对各种作物的净光合速率遗传规律进行了探讨, 在水稻 (屠曾平等, 1980; 刘振业等, 1984)、大豆 (小岛睦男, 1975)、菜豆 (Izhar 等, 1967) 的分析中得出此性状属微效多基因控制的数量性状的结果, 当然也有不同看法 (Hayashi 等, 1977)。在小麦方面, 刘祚昌等 (1980) 发现小麦光合速率在  $F_2$  代出现正态分布, 陈集贤等 (1984) 对 5 个春小麦品种进行了全互交分析, 认为光合速率受加性-显性-非等位基因互作遗传系统控制, 遗传效应比较复杂。任正隆等 (1984) 对小麦开花后净同化率不完全双列杂交分析, 得出加

\* 本文得到刘振业教授、刘贞琦副教授、黄华轩副研究员、段采华等同志的帮助, 特此感谢。  
本文 1985 年 3 月 23 日收到。

性效应起主要作用的结论。有关小麦的此类研究的报道很少,结果也不尽相同。本文通过对  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $F_2$ 、 $B_1$ 、 $B_2$  6 个世代平均数的剖析,寻找可能适合净光合速率的遗传控制模式,并估算各种遗传参数,对控制春小麦净光合速率的基因效应定量分析。此外,一般认为高光合速率植株的比叶重较高,小麦开花期两者间相关系数达 0.7557 (朱德群等, 1982),并且比叶重的测定较为简便,可作为对高光合速率选择的间接指标之一。顶部 3 片叶为春小麦生长后期重要的光合器官,其中旗叶面积与籽粒产量正相关 (Joshi 等, 1982; 陈集贤等, 1984)。小麦穗下节间面积与穗粒重间遗传相关系数也达 0.4574 (陈集贤等, 1984)。因此,本文对比叶重、旗叶面积、倒 2 叶面积、倒 3 叶面积和穗下节间面积的世代平均数也进行了遗传分析。

## 二、材料与方 法

选用具有较高净光合速率的品种向阳 4 号为母本同辽春 1 号、高原 506、M 491 分别配成 3 个组合。1984 年春将各组合的  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $F_2$ 、 $B_1$ 、 $B_2$  6 个世代种于青海西宁中国科学院西北高原生物所试验田,行长 2 米,行距 20 厘米,株距 10 厘米,不分离世代每小区 2 行,分离世代每小区依种子量种 4—8 行。各组合分别独立进行世代间随机排列,重复 3 次。抽穗前避开边株随机定样株挂牌,不分离世代每小区 20 株,回交代 80 株,  $F_2$  代 60—130 株。以株为单位在抽穗期摘取旗叶用 ASSA-1610 型植物同化分析仪离体测定净光合速率,人工光源选用光谱成分与自然光接近的 1000W 金属卤素灯,光照强度 9 万勒克斯,叶室温度 18—22℃,通过叶室的样气流量 180 升/小时。旗叶面积测定与测净光合速率同时进行,倒 2 叶、倒 3 叶面积在田间测定。各叶面积按长  $\times \frac{1}{2}$  处宽  $\times \frac{5}{6}$  公式计算。测过净光合速率的叶片置于 80℃ 下烘至恒重,称取不带叶鞘的单叶干重,以单叶干重除以单叶面积求得比叶重。于穗下节间定长后在田间量取其长度和一半处直径,用长  $\times \frac{1}{2}$  处直径  $\times \pi$  公式计算穗下节间面积。除净光合速率和穗下节间面积外,其余性状只测定了前两个组合。

统计分析采用 Mather 和 Jinks(1982) 介绍的方法,主要步骤如下: 首先进行 A、B、C 尺度测验:

$$A = 2\bar{B}_1 - \bar{P}_1 - \bar{F}_1$$

$$B = 2\bar{B}_2 - \bar{P}_2 - \bar{F}_1$$

$$C = 4\bar{F}_2 - 2\bar{F}_1 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2$$

式中:  $\bar{P}_1$ - $P_1$  代平均数

$\bar{P}_2$ - $P_2$  代平均数

$\bar{F}_1$ - $F_1$  代平均数

如符合加性-显性模式,以上 3 式应等于零或与零无显著差异,然后通过联合尺度测验并估算出  $m$  (群体平均数)、 $[d]$  (加性效应)、 $[h]$  (显性效应) 3 种基因效应值。当出现非等位基因互作效应时则用 6 参数模式的关系式:

$$m = \frac{1}{2} \bar{P}_1 + \frac{1}{2} \bar{P}_2 + 4\bar{F}_2 - 2\bar{B}_1 - 2\bar{B}_2$$

$$[d] = \frac{1}{2} \bar{P}_1 - \frac{1}{2} \bar{P}_2$$

$$[h] = 6\bar{B}_1 + 6\bar{B}_2 - 8\bar{F}_2 - \bar{F}_1 - 1 \frac{1}{2} \bar{P}_1 - 1 \frac{1}{2} \bar{P}_2$$

$$[i] = 2\bar{B}_1 + 2\bar{B}_2 - 4\bar{F}_2$$

$$[j] = 2\bar{B}_1 - \bar{P}_1 - 2\bar{B}_2 + \bar{P}_2$$

$$[l] = \bar{P}_1 + \bar{P}_2 + 2\bar{F}_1 + 4\bar{F}_2 - 4\bar{B}_1 - 4\bar{B}_2$$

估算  $m$ 、 $[d]$ 、 $[h]$ 、 $[i]$  (加性×加性互作)、 $[j]$  (加性×显性互作)、 $[l]$  (显性×显性互作) 6 种基因效应值。其中若有至少一个基因效应估算值与零无显著差异,可删除显著性最小一值,按下列关系式消去相应部分以世代平均数的方差倒数为权用加权最小 2 乘法进行 5 参数估计,

$$\bar{P}_1 = m + [d] + [i]$$

$$\bar{P}_2 = m - [d] + [i]$$

$$\bar{F}_1 = m + [h] + [l]$$

$$\bar{F}_2 = m + \frac{1}{2}[h] + \frac{1}{4}[l]$$

$$\bar{B}_1 = m + \frac{1}{2}[d] + \frac{1}{2}[h] + \frac{1}{4}[i] + \frac{1}{4}[j] + \frac{1}{4}[l]$$

$$\bar{B}_2 = m - \frac{1}{2}[d] + \frac{1}{2}[h] + \frac{1}{4}[i] - \frac{1}{4}[j] + \frac{1}{4}[l]$$

以 1 为自由度作符合性卡方测验。

另外,  $F_1$  代平均数与中亲值离差的公式为:

$$\bar{F}_1 - MP = \bar{F}_1 - \frac{(\bar{P}_1 + \bar{P}_2)}{2}$$

对大值亲本的杂种优势:

$$\text{杂种优势}(\%) = \frac{\bar{F}_1 - \bar{P}_{\text{大值}}}{\bar{P}_{\text{大值}}} \times 100$$

### 三、结果与分析

#### 1. 世代平均数

3 个组合的 6 个性状各世代平均数及  $F_1$  代平均数与中亲值离差 ( $\bar{F}_1 - MP$ )、相对大值亲本的  $F_1$  代杂种优势列入表 1。

净光合速率在 3 个组合中均以母本向阳 4 号为大值亲本,  $F_1$  代平均数位于双亲平均数之间(图 1—3),  $F_1$  代平均数与中亲值离差在组合 I 未达显著水平, 其余两组合为负值, 同时, 双亲均数之差在组合间由小向大变动时, 相应的  $\bar{F}_1 - MP$  值却随之由大向小变动, 均无杂种优势出现。  $F_2$  代平均数靠近低值亲本, 其频率分布在 3 个组合中一致呈现出单峰, 趋近正态分布, 分离范围较大, 表明春小麦净光合速率为微效多基因控制。  $F_2$  代中超过高值亲本平均数的植株百分率为 19.57—24.23%, 其中超过高值亲本最高值的植株占  $F_2$  代群体的 1.15—2.17%。

全部组合中, 穗下节间面积  $F_1$  代平均数均偏向于大值亲本,  $\bar{F}_1 - MP$  值都为正, 大的穗下节间面积对小的穗下节间面积部分显性, 其中组合 II  $F_1$  代平均数大于大值亲本高原 506 的平均数, 表现出杂种优势。 穗下节间面积  $F_2$  代平均数位于双亲之间, 近于中亲值, 表明了加性效应的重要作用。

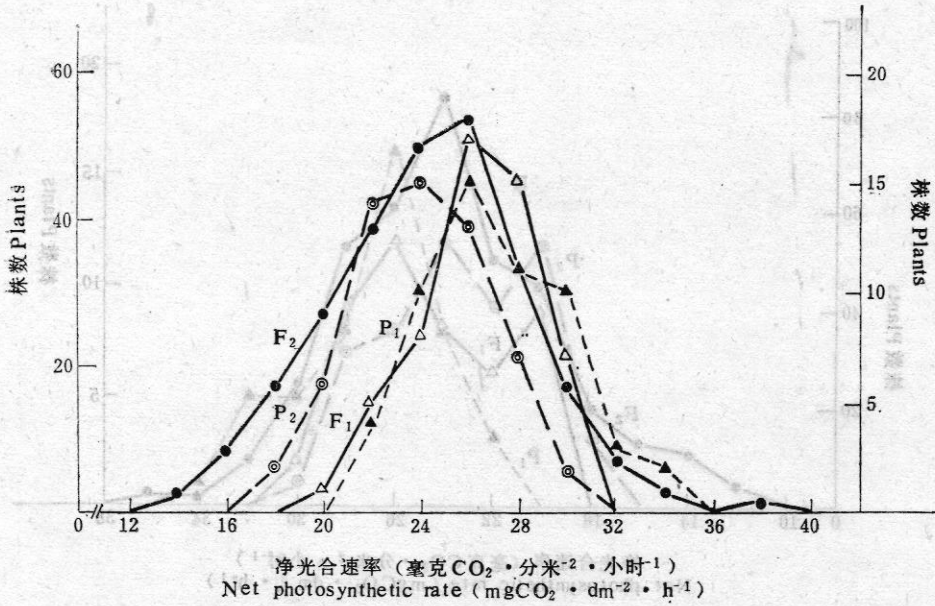
顶部 3 片叶的面积在  $F_1$  代除组合 II 的旗叶面积表现为大叶面积对小叶面积的显性, 并具有 3.534% 的杂种优势外, 倒 2 叶面积、倒 3 叶面积及旗叶面积在组合 I 的  $F_1$

表1 春小麦光合性状的6个世代平均数、F<sub>1</sub>代平均数与中亲值离差及杂种优势Table 1 Six generation averages and the deviations of F<sub>1</sub> generation average from mid-parent and heterosis of photosynthetic characteristics in spring wheat

组 合 Cross	性 状 Characteristics	世代平均数 Generation average						F <sub>1</sub> -MP	杂种优势 Heterosis (%)
		P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>		
向阳4号 Xiangyang 4 × 辽春1号 Liaochun 1 (I)	净光合速率 (mgCO <sub>2</sub> ·dm <sup>-2</sup> ·h <sup>-1</sup> ) Net photosynthetic rate	27.018	24.330	26.278	24.400	27.681	24.556	0.604	—
	穗下节间面积 (cm <sup>2</sup> ) Peduncle area	43.485	70.757	60.512	53.845	49.748	59.845	3.391**	—
	旗叶面积 (cm <sup>2</sup> ) Flag leaf area	41.156	54.665	47.057	44.283	44.174	47.837	-0.854	—
	倒二叶面积 (cm <sup>2</sup> ) 2nd leaf area below ear	34.780	38.388	36.199	34.338	34.526	37.570	-0.385	—
	倒三叶面积 (cm <sup>2</sup> ) 3rd leaf area below ear	22.903	25.022	23.103	22.827	23.794	24.985	-0.860	—
	比叶重 (mg·cm <sup>-2</sup> ) Specific leaf weight	4.791	4.577	4.984	4.822	5.068	4.834	0.300**	4.028
向阳4号 Xiangyang 4 × 高原506 Plateau 506 (II)	净光合速率 (mgCO <sub>2</sub> ·dm <sup>-2</sup> ·h <sup>-1</sup> ) Net photosynthetic rate	25.904	21.407	22.220	22.475	22.968	21.189	-1.436**	—
	穗下节间面积 (cm <sup>2</sup> ) Peduncle area	45.980	56.390	60.017	54.716	52.982	59.283	8.832**	6.432
	旗叶面积 (cm <sup>2</sup> ) Flag leaf area	39.798	51.979	53.816	46.835	45.295	52.109	7.927**	3.534
	倒二叶面积 (cm <sup>2</sup> ) 2nd leaf area below ear	34.317	43.424	39.044	40.496	38.004	41.839	0.173	—
	倒三叶面积 (cm <sup>2</sup> ) 3rd leaf area below ear	21.813	26.737	24.197	26.569	25.639	26.866	-0.078	—
	比叶重 (mg·cm <sup>-2</sup> ) Specific leaf weight	4.962	5.167	4.913	4.935	5.046	4.956	-0.151**	—
向阳4号 Xiangyang 4 × M 491 (III)	净光合速率 (mgCO <sub>2</sub> ·dm <sup>-2</sup> ·h <sup>-1</sup> ) Net photosynthetic rate	27.287	23.757	24.562	23.937	25.934	25.421	-0.960*	—
	穗下节间面积 (cm <sup>2</sup> ) Peduncle area	44.036	56.478	54.650	49.068	47.882	52.217	4.394**	—

\*, \*\* 分别为在0.05和0.01概率水平上显著。

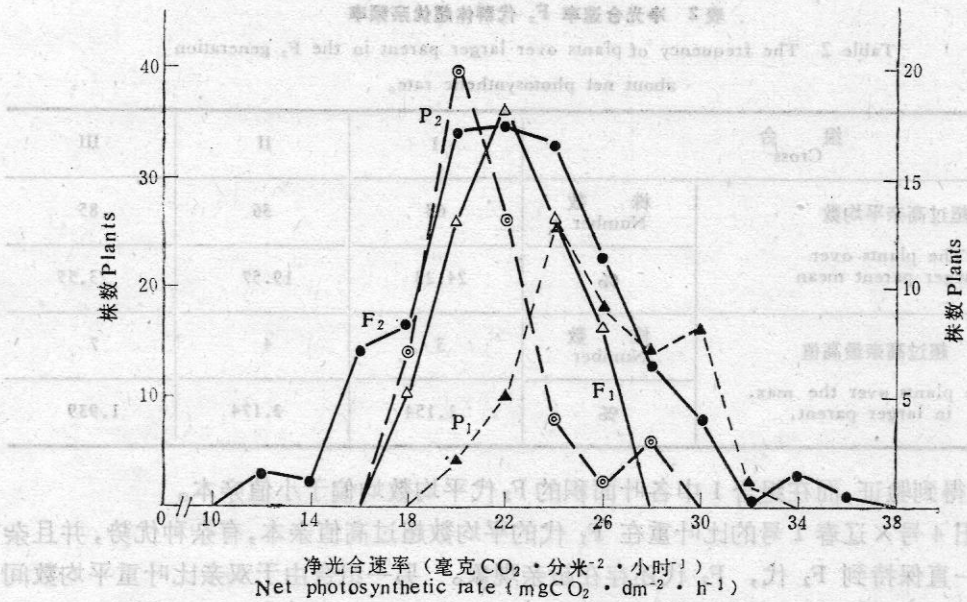
\*, \*\* Significant at 0.05 and 0.01 probability level, respectively.



$P_1$  N = 54 S = 2.9534  $P_2$  N = 55 S = 2.5732  $E_1$  N = 53 S = 2.4438  $F_2$  N = 260 S = 4.3034

图1 向阳4号×辽春1号净光合速率频率分布

Fig. 1 The frequency distribution of the net photosynthetic rate of Xiangyang 4 × Liaochun 1.

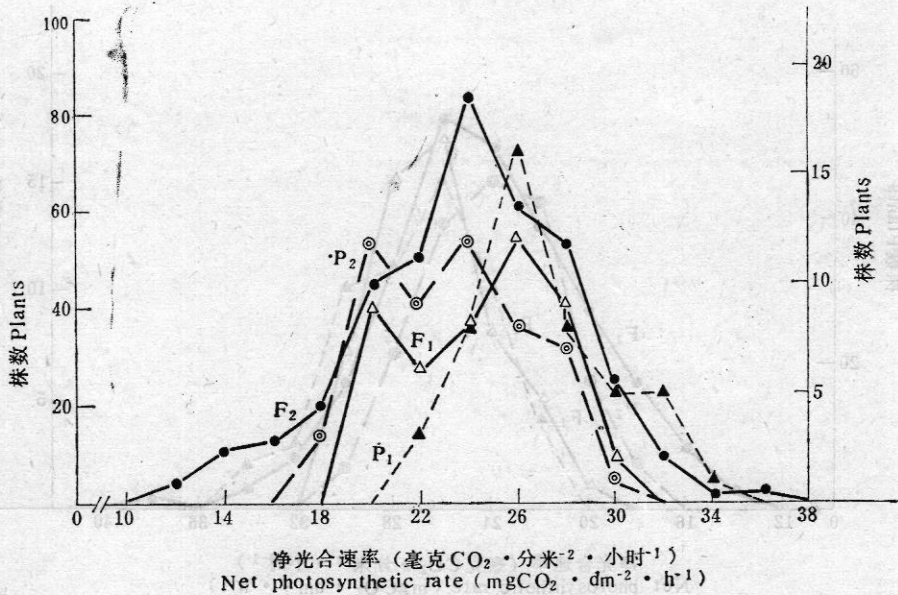


$P_1$  N = 44 S = 2.7995  $P_2$  N = 49 S = 2.5287  $F_1$  N = 55 S = 2.1875  $F_2$  N = 184 S = 4.2686

图2 向阳4号×高原506净光合速率频率分布

Fig. 2 The frequency distribution of the net photosynthetic rate of Xiangyang 4 × plateau 506.

代平均数基本介于双亲平均数之间,与中亲值离差较小。据报道,小麦旗叶面积  $F_2$  代分布高峰介于双亲之间,倒2叶和倒3叶面积的分布则偏向大叶亲本(任正隆, 1979),这在



$P_1 N = 43 S = 2.7401$   $P_2 N = 44 S = 2.8509$   $F_1 N = 43 S = 2.6339$   $F_2 N = 361 S = 4.7604$

图3 向阳4号×M491 净光合速率频率分布

Fig. 3 The frequency distribution of the net photosynthetic rate of Xiangyang 4 × M491.

表2 净光合速率  $F_2$  代群体超亲频率

Table 2 The frequency of plants over larger parent in the  $F_2$  generation about net photosynthetic rate.

组 合 Cross		I	II	III
超过高亲平均数 The plants over larger parent mean	株 数 Number	63	36	85
	%	24.23	19.57	23.55
超过高亲最高值 The plants over the max. in larger parent	株 数 Number	3	4	7
	%	1.154	2.174	1.939

组合 II 得到验证,而在组合 I 中各叶面积的  $F_2$  代平均数均偏于小值亲本。

向阳4号×辽春1号的比叶重在  $F_1$  代的平均数超过高值亲本,有杂种优势,并且杂种优势一直保持到  $F_2$  代,  $F_2$  代还存在超亲现象。另一组合由于双亲比叶重平均数间相差甚微,以至各世代平均数难以准确分析。

## 2. A、B、C 尺度测验

A、B、C 尺度是在非等位基因交互作用不存在或其作用不显著假设下,只考虑加性效应和显性效应设计的,如实际资料符合以上假设,则3尺度的值均应与零无显著差异,否则就说明有交互作用。计算结果中(表3),只有组合 II 穗下节间面积符合加性-显性

表3 春小麦光合性状三尺度测验

Table 3 Scaling test on photosynthetic characteristics in spring wheat

组 合 Cross	性 状 Characteristics	尺 度 Scale		
		A	B	C
I	净光合速率 Net photosynthetic rate	2.0669±0.7810**	-1.4945±0.7456*	-6.3034±1.3683**
	穗下节间面积 Peduncle area	-4.5013±1.8826*	-11.5790±2.0888**	-19.8855±3.6394**
	旗叶面积 Flag leaf area	0.1342±1.4089	-6.0469±1.4947**	-12.8029±2.6414**
	倒二叶面积 2nd leaf area below ear	-1.9255±0.9524*	0.5609±1.0144	-8.2137±2.0216**
	倒三叶面积 3rd leaf area below ear	1.5828±0.8295	1.8455±0.8866*	-2.8242±1.7146
	比叶重 Specific leaf weight	0.3613±0.0841**	0.1076±0.0937	-0.0502±0.1720
II	净光合速率 Net photosynthetic rate	-2.1870±0.7553**	-1.2492±0.7054	-1.8497±1.4970
	穗下节间面积 Peduncle area	-0.0318±2.1865	2.1603±1.9751	-3.5402±4.5955
	旗叶面积 Flag leaf area	-3.0233±1.6227	-1.5772±1.6544	-12.0673±3.4709**
	倒二叶面积 2nd leaf area below ear	2.6483±1.0658*	1.2111±1.0986	6.1565±2.3195**
	倒三叶面积 3rd leaf area below ear	5.2674±0.8515**	2.7989±0.7259**	9.3327±1.7204**
III	比叶重 Specific leaf weight	0.2166±0.0875*	-0.1672±0.0868	-0.2152±0.1780
	净光合速率 Net photosynthetic rate	0.0189±0.8500	2.5236±0.7790**	-4.4192±1.4174**
	穗下节间面积 Peduncle area	-2.9218±2.1538	-6.6932±1.9115**	-13.5413±3.5391**

\*,\*\* 分别为在 0.05 和 0.01 概率水平上显著。

\*,\*\* Significant at 0.05 and 0.01 probability level, respectively.

模式, 其余性状至少有 1 个尺度值在 5% 或 1% 水平达到显著。对原始数据分别进行对数和平方根转换, 重新计算 A、B、C 尺度, 仍不能改变以上局面。因此, 除组合 II 的穗下节间面积外, 其余性状的遗传控制系统不能用加性-显性模式作合理的解释, 应引入两对非等位基因间的交互作用效应。

### 3. 各基因效应值的估算

6 参数模式估算的 3 个组合 6 个性状的 m、[d]、[h]、[i]、[j]、[l] 6 个基因效应值中 (表 4), 组合 II 的穗下节间面积的 [i]、[j]、[l] 3 个交互作用值均未达到显著水平, 与 A、B、C 尺度测验结果相符合, 而在联合尺度测验中卡方值远不到显著水平 (表 5), 说明

表 4 春小麦光合性状六个基因效应估算值

Table 4 The expectations of six gene-effects on photosynthetic characteristics in spring wheat.

组合 Cross	性状 Characteristics	m	[d]	[h]	[i]	[j]	[l]
I	净光合速率 Net photosynthetic rate	18.798±1.367**	1.344±0.265**	14.928±3.352**	6.876±1.341**	3.561±0.970**	-7.448±2.123**
	穗下节间面积 Peduncle area	53.316±3.399**	-13.636±0.742**	-5.079±8.300	3.805±3.317	7.078±2.450**	12.275±5.325*
	旗叶面积 Flag leaf area	41.020±2.451**	-6.754±0.534**	7.014±6.015	6.890±2.392**	6.181±1.783**	-0.978±3.886
	倒二叶面积 2nd leaf area below ear	29.741±1.830**	-1.804±0.394**	11.929±4.286**	6.842±1.787**	-2.480±1.188*	-5.471±2.681*
	倒三叶面积 3rd leaf area below ear	17.710±1.436**	-1.060±0.320**	15.073±3.409**	6.253±1.400**	-0.263±0.964	-9.681±2.229**
	比叶重 Specific leaf weight	4.165±0.162**	0.107±0.034**	1.807±0.388**	0.519±0.158**	0.254±0.110*	-0.988±0.244**
II	净光合速率 Net photosynthetic rate	25.242±1.499**	2.249±0.278**	-8.045±3.520*	-1.586±1.473	-0.938±0.946	5.023±2.141*
	穗下节间面积 Peduncle area	45.516±4.528**	-5.205±0.648**	22.298±10.467*	5.669±4.481	-2.192±2.561	-7.797±6.375
	旗叶面积 Flag leaf area	38.422±3.363**	-6.091±0.559**	18.261±7.853*	7.467±3.317*	-1.446±2.022	-2.866±4.834
	倒二叶面积 2nd leaf area below ear	41.168±2.291**	-4.554±0.357**	-0.562±5.320	-2.297±2.263	1.437±1.338	-1.562±3.248
	倒三叶面积 3rd leaf area below ear	25.541±1.675**	-2.462±0.292**	5.456±3.869	-1.266±1.649	2.469±0.990*	-6.800±2.337**
	比叶重 Specific leaf weight	4.800±0.167**	-0.103±0.034**	0.428±0.393	0.265±0.164	0.384±0.108**	-0.314±0.244
III	净光合速率 Net photosynthetic rate	18.560±1.320**	1.765±0.300**	15.506±3.288**	6.962±1.285**	-2.505±1.003*	-9.504±2.144**
	穗下节间面积 Peduncle area	46.330±2.995**	-6.221±0.702**	2.631±7.573	3.926±2.912	3.771±2.343	5.689±5.155

\*,\*\* 分别为在 0.05 和 0.01 概率水平上显著。

\*,\*\* Significant at 0.05 and 0.01 probability level, respectively.



表5 春小麦光合性状数目不等基因效应估算值

Table 5 The expectations of different numbers of gene-effects on photosynthetic characteristics in spring wheat.

组合 Cross	性状 Characteristics	m	[d]	[h]	[i]	[j]	[l]	X <sup>2</sup>
I	净光合速率 Net photosynthetic rate	18.798±1.367**	1.344±0.265**	14.928±3.352**	6.876±1.341**	3.561±0.970**	-7.448±2.123**	—
	穗下节间面积 Peduncle area	51.273±0.785**	-13.614±0.740**	—	5.721±1.159**	6.982±2.447**	9.223±1.516**	0.375
	旗叶面积 Flag leaf area	41.234±1.191**	-6.617±0.531**	5.141±1.743**	6.129±1.319**	6.178±1.777**	—	6.473*
	倒二叶面积 2nd leaf area below ear	29.741±1.830**	-1.804±0.394**	11.929±4.286**	6.842±1.787**	-2.480±1.188*	-5.471±2.681*	—
	倒三叶面积 3rd leaf area below ear	17.769±1.451**	-1.119±0.241**	15.047±3.442**	6.397±1.416**	—	-9.693±2.249**	0.665
	比叶重 Specific leaf weight	4.165±0.162**	0.107±0.034**	1.807±0.388**	0.519±0.158**	0.254±0.110*	-0.988±0.244**	—
II	净光合速率 Net photosynthetic rate	25.190±1.498**	2.087±0.225**	-7.890±3.516*	-1.560±1.473	—	4.919±2.138*	0.984
	穗下节间面积 Peduncle area	51.455±0.589**	-5.576±0.559**	8.956±1.143**	—	—	—	2.895
	旗叶面积 Flag leaf area	40.047±1.539**	-6.095±0.559**	13.656±2.138**	5.594±1.677**	-1.44±2.015	—	1.266
	倒二叶面积 2nd leaf area below ear	41.006±0.491**	-4.524±0.355**	—	-2.000±0.655**	1.460±1.346	-1.896±0.853*	0.359
	倒三叶面积 3rd leaf area below ear	24.246±0.290**	-2.464±0.290**	8.264±1.179**	—	2.559±0.999*	-8.457±1.157**	0.886
	比叶重 Specific leaf weight	4.976±0.037**	-0.104±0.034**	—	0.097±0.055	0.381±0.108**	-0.060±0.068	1.197
III	净光合速率 Net photosynthetic rate	18.560±1.320**	1.765±0.300**	15.506±3.288**	6.962±1.285**	-2.505±1.003*	-9.504±2.144**	—
	穗下节间面积 Peduncle area	47.346±0.753**	-6.206±0.700**	—	2.944±1.080**	3.679±2.324	7.372±1.729**	0.123

\*,\*\* 分别为在 0.05 和 0.01 概率水平上显著。

\*,\*\* Significant at 0.05 and 0.01 probability level, respectively.

用  $m$ 、 $[d]$ 、 $[h]$  3 种基因效应已足够解释其遗传控制系统的性质。其余性状除组合 II 的倒 2 叶面积及组合 III 的穗下节间面积外,都出现了显著的交互作用估算值,也同 A、B、C 尺度测验结果一致。以上 6 个世代平均数对 6 个基因效应值进行估算,各基因效应估算值为完全配合的求解值,无自由度对 6 个参数的非等位基因交互作用模式的符合程度进行测验。根据 Mather 和 Jinks(1982) 的推荐,若消去其中一个与零无显著差异的参数仍不影响对非等位基因交互作用模式的符合,因此当有与零差异不显著的参数出现时,将显著性最小一值舍去,用加权最小 2 乘法按 5 参数模式估算其余 5 个基因效应值(表 5),并以 1 为自由度对 5 参数模式的符合性作卡方测验。

9 组 5 参数测验结果中,卡方值除组合 I 的旗叶面积为  $6.473(0.05 < p < 0.01)$  达显著水平外,其余性状均未达显著水平,表明符合非等位基因交互作用模式,为加性、显性和非等位基因交互作用联合系统控制。对照表 4 和表 5 可见 5 参数模式估算结果比 6 参数模式估算结果的标准误差不同程度的减小,尤其以组合 II 的倒 2 叶面积和组合 III 的穗下节间面积为明显,从而在 5 参数估算值中均有交互作用效应值达显著水平,以解除按 6 参数模式估算时与 A、B、C 尺度测验结果不符的困境。但是组合 I 的旗叶面积用加性、显性和两对非等位基因间交互作用这种简单交互作用模式已不足以概括其遗传控制方式,某种潜在的基因效应起着明显的作用,按 Mather 和 Jinks (1982) 的推断,这种基因效应可能是 3 对或多对非等位基因间的交互作用或是产生交互作用效应的基因间存在着连锁关系或两者具备,这使遗传控制系统进一步复杂化,究竟是那种效应使其偏离简单交互作用模式,需要更多的世代来研究,为本文所不及。

净光合速率的参数估算值中,  $[d]$  值 3 个组合都在 1% 水平上极显著,说明累加性效应对净光合速率的遗传起着重要作用,  $[h]$  值在两个组合中达极显著,另一组合达显著水平,显然显性作用也对净光合速率起着不可忽视的作用。  $[d]$  值为所有与某性状遗传有关的一系列基因的加性效应值  $d_i$  的代数和,  $[d]$  值的大小受基因分布的影响,如同一亲本中基因为离散型分布时,各单个基因的加性效应  $d_i$  间会产生正负抵消作用而降低  $[d]$  值。因此,表 5 中 3 个组合的净光合速率  $[d]$  值的绝对值远远小于  $[h]$  值并不意味着加性效应对净光合速率的重要性不如显性效应,因加性效应值的标准误差也很小。非等位基因交互作用效应对净光合速率也有很大作用,交互作用中以显性  $\times$  显性交互作用最为重要,  $[l]$  值在 3 个组合中均达显著水平,加性  $\times$  加性交互作用效应其次,而加性  $\times$  显性交互作用更次。  $[i]$  值和  $[j]$  值在组合 II 中未达显著水平,说明这两种交互作用效应不同组合表现不同。

由于  $P_1$  为小值亲本,  $P_2$  为大值亲本,所以在穗下节间面积及各叶面积的基因效应估算值中  $[d]$  值为负。组合不同穗下节间面积的遗传控制方式不一样,在组合 I、II 中舍去不显著的  $[h]$  值仍然符合只有 5 个参数的非等位基因交互作用模式,而另一组合中却表现为无交互作用的加性-显性系统所控制。同  $[d]$  值一样,  $[h]$  值也为多个  $h_i$  值的代数和,总的显性效应  $[h]$  值不显著时不一定就表示无显性作用,所以在舍去  $[h]$  值的组合中仍能表现出极显著的加性  $\times$  显性和显性  $\times$  显性交互作用效应。只有  $[d]$  值在 3 个组合中均达到极显著水平,因而累加性效应在穗下节间面积的遗传控制中的重要性是很明显的。

就各基因效应估算值来说,旗叶面积在两个组合中较为一致,  $[d]$  值和  $[h]$  值均达

极显著水平, [i] 值在两个组合中也都极显著, [j] 仅在组合 I 显著, [l] 值在两组合中均未达到显著水平, 可以认为交互作用效应中以加性 × 加性交互作用为主, 显性 × 显性交互作用对旗叶面积遗传的作用不大。但在组合 I 中旗叶面积的 5 参数测验卡方值达显著水平, 因此, 在组合 I 中旗叶面积的基因效应值的估算是偏的。

例 2 叶面积的 [d] 值在两个组合中均达到极显著水平, 表明了较重要的加性效应。而显性效应在组合间表现不同, 组合 I 的 [h] 值达到显著水平, 组合 II [h] 值不显著, 舍去后仍能很好的符合非等位基因交互作用模式。交互作用效应对倒 2 叶面积遗传较为重要, 其中又以加性 × 加性交互作用最为重要, 显性 × 显性交互作用其次, 加性 × 显性交互作用只在组合 I 有显著作用。

两个组合中倒 3 叶面积的 [d] 值和 [h] 值的显著性表明, 加性效应与显性效应同时都占有重要的位置。非等位基因交互作用效应在其遗传中也有明显的作用, 其中加性 × 加性交互作用和加性 × 显性交互作用在组合间表现不同, 唯有 [l] 值在两个组合中均达到显著水平, 证明显性 × 显性交互作用效应更为重要。

在组合 I 中, 比叶重的 [d]、[h]、[i]、[j] 和 [l] 估算值都达到了极显著或显著水平, 表明在比叶重的遗传中加性效应、显性效应和各种交互作用效应均起着重要的作用。在此, [d] 值远小于 [h] 值, [d] 值的标准误也小, 可能是由于有关基因的离散型分布造成。而在组合 II 中 [h] 值与 [i]、[l] 两个交互作用值均未达到显著水平, 加性效应和加性 × 显性作用起着主要作用。

表 6 春小麦光合性状杂种优势(绝对值)的期望值与观察值对比\*

Table 6 The comparison between expected and observed heterosis (absolute) of photosynthetic characteristics in spring wheat\*

组合 Cross	杂种优势 Heterosis ( $\bar{F}_1 - \bar{P}_k$ 值) Larger	性 状 Characteristics					比叶重 Specific leaf weight
		净光合速率 Net photosyn- thetic rate	穗下节 间面积 Peduncle area	旗叶面积 Flag leaf area	倒二叶面积 2nd leaf area below ear	倒三叶面积 3rd leaf area below ear	
I	期望值 Expected	-0.740	-10.112	-7.605	-2.188	-2.162	0.193
	观察值 Observed	0	0	0	0	0	0.407
II	期望值 Expected	-3.498	3.38	1.967	-0.628	-2.657	-0.201
	观察值 Observed	0	3.627	1.837	0	0	0
III	期望值 Expected	-2.725	-1.778	—	—	—	—
	观察值 Observed	0	0	—	—	—	—

\* 当观察值无杂种优势时, 记为 0。

\* Where observed heterosis is absence, 0 is written.

关于非等位基因间交互作用的类型, Mather 和 Jinks (1982) 介绍了依据参数估算结果中 [h] 值和 [l] 值符号间相互关系来推断占主导地位的交互作用方式的方法, 即

如 [h] 值与 [l] 值的符号相同, 互补作用类型的交互作用方式占有主导优势, 反之如 [h] 值与 [l] 值的符号相反, 重复作用类型的交互作用方式占有主导优势。按此原则, 本文所讨论的各性状中绝大多数呈现了以重复作用类型的交互作用方式起主导作用的趋势, 其余如穗下节间面积、旗叶面积等因 [h] 值不显著或 [l] 值不显著而无从判断, 无迹象表明以互补作用类型的交互作用方式为主。Mather 和 Jinks, (1982) 所谓的重复作用类型的交互作用方式共包括重复作用、显性上位性和隐性抑制子 3 种交互作用方式, 但尚无良法加以细分。

各性状  $F_1$  代杂种优势的期望值, 按无交互作用时  $\bar{F}_1 - \bar{P}_{\text{大值}} = [h] - [d]$ , 有交互作用时  $\bar{F}_1 - \bar{P}_{\text{大值}} = ([h] + [l]) - ([d] + [i])$  两公式分别计算 (Mather 和 Jinks, 1982), 求得的杂种优势期望值只有组合 I 的比叶重和组合 II 的穗下节间面积、旗叶面积为正值(表 6), 其余全为负值。此结果同实际表现出的杂种优势非常吻合, 只有当杂种优势期望值为正值时, 相应的实际观察值才表现出杂种优势, 而且数值也很接近。本文所讨论的多数性状在各组合  $F_1$  代未表现出杂种优势, 经过对表 5 各种基因效应参数估算值的分析, 可能与两个原因有关, 首先为在部分性状中显性效应不显著, 除此, 因重复作用类型的交互作用方式普遍地占有主导地位, [h] 值与 [l] 值符号相反时不利于产生杂种优势, 而后者为主要原因。

#### 四、讨 论

刘祚昌等(1980)和陈集贤等(1984)认为净光合速率是数量性状, 本试验  $F_2$  代的净光合速率分离范围广, 趋近于正态分布, 具有受微效多基因控制的典型特征。这也符合在多种作物中发现净光合速率为数量性状的结论。光合作用是一系列生理生化过程共同作用的结果, 净光合速率的高低不仅与植株生长发育状况和气孔密度、叶肉厚度等形态特征相联系(吉田智彦, 1980; 朱德群等, 1982), 还对光照强度、温度、湿度及大气  $CO_2$  浓度等外界条件的变化敏感(户苺义次, 1981), 因而它是微效基因控制的数量性状。当然也有例外, Hayashi 等(1977)研究水稻时发现光合速率受单一基因控制, 不过刘振业等(1984)认为此现象是由于杂交组合中亲本间亲缘关系太远所造成, 他自己也曾在水稻的地理远缘杂交中发现过此现象, 并认为在这种情况下净光合速率属主基因控制也是有可能的。本试验通过对各世代平均数分析得出的 [d] 值在各组合均达极显著水平, 表明加性效应对春小麦净光合速率遗传贡献较大, 同样结果也在全互交分析中得出过(陈集贤等, 1984)。可见高的净光合速率能较稳定地传递给后代, 在育种中应该重视对亲本净光合速率的选择, 以产量和株型性状皆佳的材料与高净光合速率的材料杂交, 有可能选育出形态性状和生理特性均好的高产类型。因为控制高净光合速率的有关基因在各亲本中很可能为离散型分布, 所以在  $F_2$  代经过自由组合有可能分离出超亲植株, 在  $F_2$  代中发现有 1.154—2.174% 的植株净光合速率超过了高值亲本中的最高值 这就有希望在品种间杂交后代中选出高净光合速率的类型或获得高光效育种的新材料, 但加大  $F_2$  代群体才有更多机会得到净光合速率高的植株。关于净光合速率在  $F_1$  代表现, 刘祚昌等(1980)所测定的 12 个小麦组合中大部分表现有杂种优势, 而又有高光合速率为隐性的报道(陈集贤等, 1984)。本试验 3 个组合的净光合速率在  $F_1$  代均无优势表现, 其中两个组合  $F_1$  代平均

数较偏向于低值亲本,高净光合速率为部分隐性,但在组合 I F<sub>1</sub> 代平均数基本靠近中亲值。从 [h] 值看,显性效应在净光合速率遗传中也很重要,常规育种中早代选择应适当加大中选的植株数量。经过对世代平均数分析,认为净光合速率的遗传在春小麦中受加性、显性和非等位基因交互作用效应联合控制,与陈集贤等(1984)用完全互交的分析一致,而任正隆等(1984)对小麦净同化率的双列杂交分析得出加性方差占了遗传方差的绝大部分,显性方差所占比例很小的结果。本文结果表明净光合速率的交互作用方式中以重复作用类型为主,成为抑制 F<sub>1</sub> 代显性效应表现的主要原因,由于非等位基因交互作用的效应,使净光合速率的遗传更加复杂。以上不同作者所得结果上的分歧,除材料、环境不同外,可能也和不同指标有关,开花后平均净同化率代表着开花后一段时期内的自然条件下,全株通过干物重变化表现的光合能力,而净光合速率为短时期内测定的叶片 CO<sub>2</sub> 吸收量,似乎净同化率更能反映个体的光合能力,但因测定困难,很难用于分离群体的分析。

一般认为叶片越厚单位叶面积内含氮量和叶绿素含量也越多(朱德群等,1982;刘振业等,1984),越有利于提高光能吸收率,据研究比叶重与叶片厚度为正相关(朱德群等,1982)。比叶重在水稻 F<sub>2</sub> 代呈正态分布,有超亲现象和似乎比叶重小对比叶重大有部分显性作用(刘振业等,1984)。本文中向阳 4 号×辽春 1 号的比叶重为加性、显性和非等位基因交互作用共同控制的数量性状, F<sub>1</sub> 代有杂种优势, F<sub>2</sub> 代对大比叶重亲本的超亲现象明显。因累加性效应显著,说明比叶重的遗传较稳定,杂种后代的选择中也应注意显性效应和交互作用的影响。本试验的另一组合由于双亲间的差异极小而表现出比叶重在世代间差异不明显,在育种中选择差异大的双亲杂交才有可能在后代中出现高比叶重的类型。

提高净光合同化率还须保持足够的光合面积,叶片为最重要的光合器官,占整个小麦株高 40—50% 的穗下节间也具有光合同化能力,尤其后期很多叶片干枯以后它与穗一起仍保持绿色,在温带的谷类作物灌浆后期被认为是主要的同化“源”(Evans 等,1976),这在春小麦中较明显。对小麦叶面积遗传已有一些报道(Kraljevic-Balalic, 1973;任正隆,1979,1983;陈集贤等,1984),有关小麦穗下节间面积遗传的报道不多。本试验中顶部 3 片叶面积的遗传基本为加性、显性和交互作用效应共同决定,和任正隆(1983)的 7 个世代均数分析结果相同,而在向阳 4 号×辽春 1 号组合中旗叶面积的遗传表现不能十分满意的用以上诸效应所解释,与现有报道不同。一般认为小麦叶面积的遗传中加性效应起较大作用(任正隆,1983;陈集贤等,1984),在本文得到证实,叶面积改良时也需按育种目标要求注意亲本的选择。显性效应对叶面积遗传作用明显,但它的表现受各种交互作用的影响。穗下节间面积为数量性状, F<sub>1</sub> 代大穗下节间面积为显性,其中有的组合有杂种优势, F<sub>2</sub> 代平均数近于中亲值。关于穗下节间面积的遗传控制方式,已有加性效应起主要作用,而显性效应不重要的报道(陈集贤等,1984),本文肯定了加性效应的重要作用,杂交亲本的选配应注意穗下节间面积的表现。而显性与交互作用效应的表现因组合不同而异,有的组合符合加性-显性模式,有的组合表现为加性效应和交互作用起重要作用,显性效应不显著的遗传方式。

## 参 考 文 献

大野义一(屠曾平译),1981,籼稻光合效率的品种间差异和干物质生产,农业出版社。

- 户茈义次(薛德榕译),1981,作物的光合作用与物质生产,49—82,科学出版社。
- 鸟山国土(顾德发译),1980,高产品种与产量上限(综述),国外农业科技(5): 1—6。
- 吉田智彦(金人一译),1980,大麦叶片的气孔密度和光合速度的关系及其在育种上的应用(摘要),国外农业科技(6): 39—40。
- 任正隆,1979,小麦叶型的初步研究,遗传1(5): 20—24。
- 任正隆,1983,小麦的叶面积、穗粒重和谷叶比的基因效应,作物学报9(3): 195—198。
- 任正隆、李尧权,1984,小麦的收获指数和几个生理特性的遗传,中国农业科学(2): 29—33。
- 祁适雨,1984,春小麦育种与其品种演变,中国农业科学(2): 34—39。
- 刘祚昌、赖世登、余彦波、安庆坤,1980,小麦光合性状遗传的初步研究,遗传 2(1): 29—32。
- 刘祚昌、赖世登、余彦波、安庆坤,1980 a, 小麦光合速率和光呼吸与产量性状的关系,中国农业科学(3): 11—15。
- 刘振业、刘贞琦,1984,光合作用的遗传与育种,贵州人民出版社。
- 朱德群、朱退令、詹志祁、祁葆滋,1982,冬小麦主茎旗叶光合性状的相关性,作物学报 8(3): 199—204。
- 张荣铨,1979,关于高光效育种的两个问题,江苏农业科学(5): 5—12。
- 陈集贤、黄相国,1984,春小麦光合速率遗传研究初报。高原生物学集刊(2): 157—163。
- 屠曾平、陈冠华、郭培森、黄秋妹、冯红鹰、余昭楹,1980,水稻高光效育种研究 I. 水稻单叶净光合率的遗传,广东农业科学(4): 8—13。
- 小島陸男,1975,大豆における光合成能力の遺伝,農業技術,30(10): 443—447。
- Austin, R. B. and J. Bingham, R. D. Blackwell, L. T. Evans, M. A. Ford, C. L. Morgan, M. Taylor, 1980, Genetic Improvements in Winter Wheat Yields since 1900 and Associated Physiological Changes. *J. Agric. Sci.* 94: 675—689。
- Burris, R. H. and C. C. Black, 1976, CO<sub>2</sub> Metabolism and Productivity. University Park Press. pp. 31—41。
- Duncan, W. G. and J. D. Hesketh, 1968, Net Photosynthetic Rates, Relative Leaf Growth Rates, and Leaf Numbers of 22 Races of *Maize* Grown at Eight Temperature. *Crop Sci.* 8: 670—764。
- Evans, L. T. and R. L. Dunstone, 1970, Some Physiological Aspects of Evolution in Wheat. *Aust. J. Biol. Sci.* 23: 725—741。
- Evans, L. T. and I. F. Wardlaw, 1976, Aspects of Comparative Physiology of Grain Yield in Cereals. *Advances in Agronomy, Volume 28*: 301—350。
- Evans, L. T. and W. J. Peacock, 1981, *Wheat Science—Today and Tomorrow*. Cambridge University Press, pp. 203—219。
- Fischer, R. A., 1977, The Physiology of Yield Improvement—Past and Future. Plant Breeding Paper., 3rd International Congress of the Society for the Advancement of Breeding Researches in Asia and Oceania, 3(a): 1—13。
- Hayashi, K. and T. Yamamoto, M. Nakagahra, 1977, Genetic Control for Leaf Photosyntheses in Rice, *Oryza sativa* L. *Japan. J. Breed.* 27(1): 49—56。
- Izhar, S. and H. Wallace, 1967, Studies of the Physiological Basis for Yield Differences III. Genetic Variation in Photosynthetic Efficiency of *Phaseolus vulgaris* L. *Crop Sci.* 7: 457—460。
- Joshi, A. K. and G. S. Sharma, R. Dhari, 1982, Variability and Associations of Flag-leaf Area and Other Traits in Wheat. *Indian J. Agric. Sci.* 52(6): 351—355。
- Kraljevic-Balalic, M., 1973, Inheritance of Leaf Area in *Vulgare* Wheat. Proceedings of the Fourth International Wheat Genetics Symposium, pp. 821—825。
- Krenzer, Jr. E. G. and D. N. Moss, 1975, Carbon Dioxide Enrichment Effects upon Yield and Yield Components in Wheat. *Crop Sci.* 15: 71—74。
- Mather, K. and J. L. Jinks, 1982, *Biometrical Genetics*, 3rd Edition. Chapman and Hall, London, New York。

## A GENETIC ANALYSIS OF SIX PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS IN SPRING WHEAT

Gao Guoqiang    Chen Jixian

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

Net photosynthetic rates, peduncle areas in three crosses and specific leaf weights, areas of flag leaf, second and third leaf areas below ear in two crosses in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) were observed. Gene effects were estimated from generation averages of six populations— $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $B_1$ ,  $B_2$ .

The results indicated that the photosynthetic characteristics were all quantitative ones controlled by polygene. The additive genetic effect played a very important role in the inheritance of all the above-mentioned characteristics. The dominant genetic effect was of significance as well, but varied in different crosses as to the peduncle area, specific leaf weight and second leaf area below ear. In all the above-mentioned characteristics highly significant non-allelic interactions were estimated, except the peduncle area of cross II, for which the additive-dominance model was perfectly adequate. However, the inheritance of flag leaf area of cross I couldn't be adequately explained with the digenic interaction model. It was found that the duplicate types were ones of predominant interaction on the net photosynthetic rate, areas of second and third leaf below ear and specific leaf weight.