

籼粳杂种主要性状的遗传及其与环境互作效应

沈圣泉 朱军

(浙江农业大学农学系, 杭州 310029)

摘要 将 5 份籼型材料和 6 份粳型广亲和系配制的不完全双列杂交 F_1 及其亲本进行两年试验, 应用基因型与环境互作模型分析籼粳交 8 个主要农艺性状的遗传特点, 结果表明, 多数性状的加性 \times 环境互作或显性 \times 环境互作方差已达显著或极显著水平, 显性 \times 环境互作方差还明显大于加性 \times 环境互作方差。抽穗天数、单株穗数、主穗总粒数和百粒重性状上, 亲本的加性效应随环境不同其变化相对较大; 而株高、剑叶长、单株穗数、主穗总粒数和结实率性状上, 其杂种的显性效应对环境表现更为敏感。试验还对参试亲本及其杂种的遗传主效应值进行了预测。

关键词 籼粳杂种; 农艺性状; 基因型 \times 环境互作模型; 遗传方差估算; 遗传效应预测
中图分类号 S 511. 2031

Shen Shengquan, Zhu Jun (Department of Agronomy, Zhejiang Agricultural University, Hangzhou 310029, China)

Analysis of genotype \times environment effects for some agronomic traits in F_1 inter-subspecific hybrids of rice (*Oryza sativa* L.) Journal of Zhejiang Agricultural University, 1997, 23(2): 217~ 222

Abstract Five indica varieties and six japonica widely compatible varieties were used in incomplete diallel crosses. The field experiments were carried out in two years. The genetic effects for eight traits were analysed by using genotype \times environment interaction model. Analysing results of genetic variance components indicated that the interaction of additive \times environment and dominance \times environment was more significant for most tested traits. The interaction values of dominance \times environment were higher than those of additive \times environment. The unstability of additive effects was stronger for days to heading, panicle number per plant, spikelet number of main panicle and 100-grain weight. But the dominance \times environment interaction were showed more commonly in plant height, flag leaf length, panicles per plant, spikelet number of main panicle and spikelet fertility. Additive effects of the parents and dominance effects of F_1 hybrids were also predicted.

Key words indica/japonica hybrids; agronomical trait; genotype \times environment model; estimation of genetic variance; predication of genetic effects

籼粳亚种间杂交的不亲和性一直困扰着育种工作者对水稻亚种间杂种优势的利用和籼粳杂交育种的深入。近年来随着广亲和种

质的发现和应用, 这种不亲和性在相当程度上被克服, 从而为该项工作的深入打开了通道^[1~3]。

有关对籼粳亚种间杂种优势及其遗传研究, 已有很多报道^[4~11]。但因均以单一环境

试验为依据,故其结论存在着明显的多样性。当基因型与环境存在互作效应时,用上述方法估算的遗传参数往往有偏。因此,应采用将参试材料在多个环境下试验,从而估算出包括基因型×环境互作效应在内的有关遗传参数^[12,13]。然而对籼粳交杂种的基因型×环境互作效应的研究,国内外至今还未见到报道。

为此,本试验采用 5 份早籼型材料和 6 份中粳或晚粳型广亲和材料配制成全双列杂交,并将亲本及 F₁ 在 1992 年和 1993 年同期种植,应用基因型与环境互作模型^[14-16],分析各性状遗传方差组成及基因效应值等,旨在深入了解籼粳交杂种主要农艺性状的遗传特点及其对不同环境的反应变异程度,为籼粳交杂种优势的应用和杂交选育广亲和三系材料提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料与试验方法

以早籼型材料珍汕 97B、V 20B、协青早 B、浙南 1 号 B 和红突 31B 为母本,以中粳或晚粳型广亲和材料 02428、秀水 117、热研 1 号、浙农大 40、加 23 和轮回 422 为父本,配制不全双列杂交。将供试亲本及 F₁ 分别于 1992 年和 1993 年的同期(6 月 10 日)播种于浙江农业大学实验农场,秧龄均为 30 d;试验采用随机排列设计,2 次重复,单本插,行株距为 20 cm × 20 cm;田间管理同大田。每份供试材料取中间的 5 株进行田间调查及室内考种,考察项目有株高、抽穗天数、单株穗数、剑叶长、主穗长、主穗总粒数、结实率及百粒重等指标。

1.2 统计分析方法

采用加性、显性×环境互作模型研究籼粳交杂种主要农艺性状的遗传特性。该模型认为亲本($i=j$)和 F₁ 在第 h 个环境下的平

均表现型值可有线性模型 $Y_{hijk} = \mu + E_h + A_i + A_j + D_{ij} + AE_{hi} + AE_{hj} + DE_{hij} + b_{hk} + e_{hijk}$ 表示,式中 μ 为群体平均数; E_h 是在第 h 环境下的环境效应; A_i 或 A_j 分别是母本或父本累加的加性效应; D_{ij} 是累加的显性效应; AE_{hi} 或 AE_{hj} 是该 h 环境下母本或父本累加的加性×环境互作效应; DE_{hij} 是该 h 环境下的累加的显性×环境互作效应; b_{hk} 是该 h 环境下的区组效应; e_{hijk} 是剩余效应。

上述模型的表现型方差可分解为: $\sigma_y^2 = 2\alpha^2 + \alpha_b^2 + 2\alpha_{AE}^2 + \alpha_{DE}^2 + \alpha_b^2 + \alpha_e^2$; 遗传方差分量可按下式分别直接估算, $V_A = 2\alpha^2$, $V_D = \alpha_b^2$, $V_{AE} = 2\alpha_{AE}^2$, $V_{DE} = \alpha_{DE}^2$ 。其中 V_A 、 V_D 、 V_{AE} 或 V_{DE} 分别为加性方差、显性方差、加性×环境方差或显性×环境方差^[14-16]。

以 M NQUE 法利用亲本和 F₁ 世代平均数无偏地估算农艺性状的上述各方差分量^[14,17],并计算各遗传方差分量占总表型方差的比率。用 AUP 法预测和分析亲本在参试性状上的加性效应值,并用父本与母本的加性效应值的线性对比来反映双亲的加性效应差异^[14,15]。采用 Jackknife 抽样方法^[18]估算上述各种遗传参数的标准误,并进行 t 测验。所有数据的运算均在 BM 微机上完成。

2 结果与分析

2.1 亲本及其杂种农艺性状的表现

由于两年试验环境的气候及其肥水供应的差异,参试材料在株高等 8 个考察性状上发生了一定的变化(表 1)。从总体上看,不论亲本或 F₁,1993 年表现的生长状况与 1992 年相比则相对较差,出现株高降低,抽穗提早,穗数减少和剑叶缩短等现象,这可能与该年移栽至抽穗期间的温度相对偏高和田间水分供应偏少有关。但具体观察参试双亲及其杂种对于上述环境差异的反应来看,可见籼型母本、粳型父本以及籼/粳杂种对不同环境的反应敏感程度也有明显的差异。

表 1 杂种 F₁ 和亲本在不同年份中的农艺性状表现

Table 1 Phenotypic value of parents and hybrids for traits in 1992 and 1993

年份 Year	类 型 Type	株 高 PH (cm)	抽穗天数 DH (day)	单株穗数 PNP (No.)	剑叶长 FLL (cm)	主穗长 PL (cm)	主穗总粒数 SNP (No.)	结实率 SF	百粒重 100 GW (g)
1992	母本 (Female)	73.50 (1.96)	79.70 (0.84)	13.38 (1.17)	25.24 (0.86)	20.01 (0.32)	97.55 (2.66)	0.80 (0.03)	2.42 (0.12)
	父本 (Male)	93.33 (1.14)	92.33 (1.55)	9.72 (0.63)	34.39 (2.80)	21.53 (1.12)	152.74 (12.37)	0.81 (0.03)	2.52 (0.10)
	杂种 F ₁ (Hybrid)	105.92 (0.79)	96.65 (0.78)	11.25 (0.45)	42.87 (0.89)	25.25 (0.39)	206.03 (4.02)	0.73 (0.03)	2.61 (0.07)
	1993	母本 (Female)	66.86 (1.95)	72.10 (1.26)	10.53 (1.64)	24.01 (1.30)	17.14 (0.76)	83.05 (8.46)	0.87 (0.02)
	父本 (Male)	84.82 (1.82)	88.08 (1.86)	8.03 (0.58)	32.24 (2.88)	20.53 (0.92)	180.09 (17.86)	0.85 (0.04)	2.44 (0.12)
	杂种 F ₁ (Hybrid)	104.23 (1.45)	90.46 (1.23)	9.82 (0.56)	35.10 (1.08)	23.61 (0.47)	215.91 (7.99)	0.55 (0.04)	2.60 (0.10)

括号内数据为标准误(SE)。PH= Plant height, DH= Days to heading, PNP= Panicle number per plant, FLL= Flag leaf length, PL= Panicle length, SNP= Spikelet number of main panicle, SF= Spikelet fertility, 100 GW= 100- grain weight

2.2 籼粳交杂种农艺性状的遗传方差组成

综合两年试验结果,估算了籼粳交参试性状的加性方差、显性方差、加性×环境互

作方差及显性×环境互作方差等4个遗传方差分量,并将其占表型方差的比率列于表2

表 2 农艺性状遗传方差分量占表型方差的比率

Table 2 Estimated proportions of genetic variance components to phenotypic variances for traits

类 型 Type	株 高 PH	抽穗天数 DH	单株穗数 PNP	剑叶长 FLL	主穗长 PL	主穗总粒数 SNP	结实率 SF	百粒重 100 GW
V _A /V _P (加性方差/表型方差)	0.22**	0.31**	0.30**	0.28**	0.23**	0.20**	0.30**	0.34**
V _D /V _P (显性方差/表型方差)	0.47**	0.42**	0.28**	0.41**	0.50**	0.43**	0.27**	0.26**
V _{AE} /V _P (加性×环境方差/表型方差)	0.06	0.10**	0.14**	0.03	0.06	0.10*	0.04	0.11**
V _{DE} /V _P (显性×环境方差/表型方差)	0.17*	0.13**	0.18**	0.21**	0.14**	0.20**	0.28**	0.15**

V_A/V_P= Additive variances/phenotypic variances, V_D/V_P= Dominant variances/phenotypic variances, V_{AE}/V_P= Additive × environment variances/phenotypic variances, V_{DE}/V_P= Dominant × environment variances/phenotypic variances * and ** were significant at the 5% and 1%, respectively.

从表 2 可见,籼粳交遗传群体的株高等 8 个性状不仅加性和显性方差比率极显著,并且在多数性状上加性×环境互作及显性×环境互作方差比率亦均达显著或极显著水平。可见该类遗传群体主要农艺性状的基因型×环境互作效应是普遍存在的。对这些性状遗传参数的估计,显然已不适合用简单的加性-显性模型,而必须用包括基因型×环境互作效应在内的遗传模型来分析各性状的遗传特点。

比较各性状加性或显性方差比率及相应

的加性×环境或显性×环境互作效应方差比率,后者明显小于前者。因此,在籼粳配组中,上述性状虽存在明显的基因型×环境的互作效应,但仍以加性效应和显性效应控制为主。

从遗传主效应的方差比率看,株高、抽穗天数、剑叶长、主穗长、主穗总粒数等性状主要由显性效应控制,其籼粳杂种优势程度明显较强;而单株穗数、结实率和百粒重性状则以加性效应控制为主,其杂种优势相对较弱,但由于狭义遗传力较大,在杂种后代加强对

这些性状的选择,其效果将较好。

从基因型 × 环境互作效应方差比率比较,可见参试性状的显性 × 环境互作方差均达极显著水平,且明显大于相应的加性 × 环境互作方差,表明籼粳交 F₁ 主要农艺性状的杂种优势及其表现随环境不同将有更为明显的变化,尤其在结实率、剑叶长和主穗总粒数等性状上更为明显。参试性状的加性 × 环境互作程度也有明显不同,抽穗天数、单株穗数、主穗总粒数和百粒重性状的加性 × 环境互作达显著水平,看来利用籼粳交途径选育品种或广亲和系时,应注意不同环境下对后代的选择效果不尽一致;株高、剑叶长、主穗长和结实率性状的加性 × 环境互作方差均不显著,表明这 4 个性状籼粳杂种后代的选择效果不易受环境不同而改变。

2.3 亲本及杂种对农艺性状的遗传主效应

2.3.1 亲本对农艺性状的加性效应

对参试亲本在农艺性状上的加性效应(A_i或A_j)作了预测(表3)。从表3看出,株高上籼型母本除珍汕97B外均有显著使后代植株降低的加性效应,且以浙南1号B最强;而粳型广亲和父本中晚粳型材料秀水117、浙农大40和加23则有使植株显著增高的效

应,且以感光性较强的浙农大40更为明显。在抽穗天数上早籼母本红突31B、浙南1号B和V20B有显著缩短生育期的负效应;父本除生育期较短的轮回422和热研1号外,其余均有延长该性状的正效应,其程度与父本的感光性强弱成正相关。单株穗数上协青早B和红突31B有显著增穗的加性效应;而父本02428、热研1号和轮回422则存在显著使穗数减少的负效应,且效应值同其本身穗数多少呈较为相同趋势。在剑叶长上,父本轮回422和02428存在显著的正效应,表明其杂交后代常可能出现叶披和荫闭现象。主穗长和主穗总粒数上,大穗型父本02428和轮回422具有良好的增粒加性效应,这预示用这些材料配组,杂种F₁在该性状上表现较好,通过对杂种后代选择也易获得大穗的效果。在结实率上,广亲和父本的加性效应明显好于籼型母本,可见广亲和材料参与对提高籼粳杂种后代的结实率效果良好。百粒重以粒型较大的材料如V20B、轮回422、热研1号或加23有正效应,而粒重较轻的红突31B和浙南1号B为负效应。

表3 亲本对农艺性状的加性效应预测值

Table 3 Prediction values of additive effects of parents for traits

	亲本 Parents	株高	抽穗天数	单株穗数	剑叶长	主穗长	主穗总粒数	结实率	百粒重
		PH (cm)	DH (day)	PNP (No.)	FLL (cm)	PL (cm)	SNP (No.)	SF (%)	100 GW (g)
母本 (Female)	珍汕97B (Zhenshan 97B)	- 2.05	- 1.98	- 0.46	- 0.59	0.30	5.12	- 4.93*	0.03
	V20B (V20B)	- 2.86*	- 3.00*	0.48	- 0.32	- 0.23	- 13.39	- 3.56*	0.10*
	协青早B (Xieqingzao B)	- 2.35*	- 1.95	1.52*	- 2.93	- 0.94	- 35.34*	- 4.38*	0.05
	浙南1号B (Zhenan 1B)	- 4.56*	- 4.91*	0.51	- 4.65*	- 1.23	- 34.13*	- 4.65*	- 0.08*
	红突31B (Hongtu 31B)	- 2.55*	- 5.76**	2.29**	- 1.46	0.24	- 27.07	- 4.21*	- 0.13*
父本 (Male)	02428 (02428)	1.35	2.82*	- 1.58**	3.93*	1.22**	67.14*	4.32*	- 0.06
	秀水117 (Xiusui 117)	2.45*	5.18**	0.41	- 1.48	- 1.17*	- 13.81	2.83*	- 0.03
	热研1号 (Reyan 1)	2.40	- 0.02	- 0.78*	0.18	1.26	11.44	4.50*	0.06*
	浙农大40 (Zhenongda 40)	3.60**	6.38**	0.08	- 0.54	- 0.98	4.43	2.91*	- 0.05
	加23 (Jia 23)	2.55*	3.97*	- 0.37	- 1.49	- 0.32	6.28	3.02*	0.06*
	轮回422 (Lunhui 422)	2.02	- 0.72	- 2.10**	9.35**	1.85**	29.35	4.15*	0.06*
	父/母线性对比 (L. C.)	15.35**	18.67**	- 13.95**	13.41**	8.22**	72.27*	20.88**	2.25

L. C. —liner contrasts for male/female parents of additive effects

由于粳型广亲和父本和籼型母本在众多性状上的加性效应相差较大,为了综合反映两类材料在加性效应上的特点,计算了粳型广亲和父本与籼型母本的加性效应值的线性对比(表 3)。可见在株高、抽穗天数、剑叶长、主穗长、主穗总粒数和结实率等性状父本均比母本有更强的正效应,而单株穗数则母本

比父本有更明显的增穗效应

2.3.2 杂种对农艺性状的显性效应 性状的显性效应是反映杂种优势程度的主体部分,对本试验的参试组合在株高等 8 个性状上的显性效应值(D_{ij})作了预测,并将其按显性效应方向汇总于表 4

表 4 杂种对农艺性状显性效应的方向

Table 4 Directions of dominant effects of F_1 hybrids for traits

类 型 Type	株高 PH	抽穗天数 DH	单株穗数 PNP	剑叶长 FLL	主穗长 PL	主穗总粒数 SNP	结实率 SF	百粒重 100 GW
正效应组合(%) Hybrids with positive effects(%)	32.14	50.00	39.29	14.29	25.00	39.29	0	25.00
负效应组合(%) Hybrids with minus effects(%)	0	0	46.43	0	0	0	21.43	25.00
无效效应组合(%) Hybrids with no significant effects(%)	67.86	50.00	14.29	85.71	75.00	60.71	78.57	50.00
Δ	6.80**	5.81**	4.99**	6.70**	6.52**	6.38**	-8.16**	2.55

无效效应组合:凡显性效应预测值(D_{ij})未达 5% 显著水平 Δ : 标准化的显性方向

由表 4 可见,株高、抽穗天数、剑叶长、主穗长和主穗总粒数等性状杂种 F_1 均无显著的负效应组合存在,表明籼粳交杂种在这些性状上出现负优势的可能性不大;而单株穗数和百粒重等性状杂种 F_1 均有相当数量的正效应或负效应组合的出现,可见其 F_1 杂种优势方向随组合而异;结实率性状籼粳交杂种 F_1 的多数组合均不表现显著的负效应,可见广亲和材料的参与,使较多的籼粳交 F_1 已基本克服了该性状负优势的现象

为综合反映籼粳杂种等位基因内显性效应程度和总的作用方向,还估计了标准化的显性方向(Δ) (表 4)。结果表明籼粳交 F_1 的株高、抽穗天数、单株穗数、剑叶长、主穗长和主穗总粒数等性状均有极显著的杂合显性效应的增值作用(正向杂种优势, > 0),且在显性程度上以株高最大,其后依次为剑叶长、主穗长、主穗总粒数、抽穗天数和单株穗数;结实率有极显著的杂合显性效应的减值作用(负向杂种优势, < 0);百粒重则无显著的

杂合显性效应作用

3 讨 论

3.1 本研究以不同年份所造成的环境差异,应用基因型与环境互作模型分析籼粳交主要农艺性状的遗传效应及其对环境的反应,结果表明,多数性状均存在显著的加性 \times 环境或显性 \times 环境的互作,可见籼粳交遗传群体有关农艺性状的基因型与环境互作是普遍存在的。从分析结果看,所有参试性状的显性 \times 环境互作均明显大于相应的加性 \times 环境互作,这表明籼粳交 F_1 有关农艺性状的杂种优势表现在不同环境中波动更大,因而在籼粳交强优组合的测配及其鉴定过程中,更应强调多年份或多地点的试验,只有综合多个环境下的试验结果,才能真正客观地反映其杂种组合的利用价值及其最适范围

3.2 由于前人对籼粳杂种的研究均是在单一环境进行,其结果仅反映了在该特定环境

下的状况, 它不能将主基因效应决定的基因型值与基因型 \times 环境互作效应值分离, 从而使其结果的普遍性受到了一定的限制 本研究应用基因型 \times 环境互作模型针对遗传主效应值进行了分析, 由于该值度量了亲本或杂种在不同环境中不受环境因素干扰的平均遗传效应, 因而更能客观地评价参试亲本在籼粳配组中的应用价值

参考文献

- 1 袁隆平. 杂交水稻的育种战略设想 杂交水稻, 1987, (1): 1~ 3
- 2 熊振民. 水稻籼粳杂种优势利用研究的现状与展望 水稻文摘, 1989, 8(5): 1- 4
- 3 Ikehashi H, A raki H. Varietal screening for compatibility types revealed in F_1 fertility of distant crosses in rice Japan. J. Bred, 1984, 34(3): 304~ 313
- 4 杨守仁. 籼粳杂交育种研究 作物学报, 1962, 1(2): 97~ 102
- 5 杨守仁. 籼粳杂交育种研究 遗传学通报, 1973, (2): 34~ 38
- 6 朱立宏, 周毓珍. 籼粳稻杂交育种研究 作物学报, 1964, 3(1): 69~ 84
- 7 曾世雄, 杨秀青, 卢庄文. 栽培稻籼粳亚种间杂种一代优势研究 作物学报, 1980, 6(4): 193~ 202
- 8 肖金华, 袁隆平. 水稻籼粳亚种间杂种一代优势及其与亲本关系的研究 杂交水稻, 1988, (1): 5- 9
- 9 袁龙江, 邢祖颐. 籼粳交主要性状配合力及遗传力 作物学报, 1989, 15(2): 182~ 188
- 10 赵继海, 申宗坦. 籼粳稻之间的亲和性及其杂种优势 中国水稻科学, 1988, 2(1): 23~ 28
- 11 王建军, 徐云碧, 申宗坦. 利用籼粳杂种一代若干问题的探讨. 中国农业科学, 1991(1): 27~ 33
- 12 高之仁. 数量遗传学 成都: 四川大学出版社, 1986, 79~ 125
- 13 Nishimura M. A study on Yield stability of rice varieties in Hokkaido. 1991, 155
- 14 朱 军. Mixed model approaches for estimating genetic variances and covariances 生物数学学报, 1992, 7(1): 1~ 11
- 15 朱 军, 季道藩, 许复华. 作物品种间杂种优势遗传分析的新方法 遗传学报, 1993, 20(3): 262~ 271
- 16 吴吉祥, 朱 军. 不同环境下作物基因型值和杂种优势的分析方法 浙江农业大学学报, 1994, 20(6): 287~ 292
- 17 Rao C R. Estimation of variance and covariance components - M NQUE theory. J. Multivar Anal, 1971, 1: 257~ 275
- 18 Miller R G. The Jackknife- a review. Biometrika 1974, 61: 1~ 15