

二棱大麦熟期性状的遗传研究

徐绍英 闫新甫 陈庆良 李碧秋 朱军

(浙江农业大学农学系, 杭州 310029)

摘要 以甘木二条等7个二棱大麦品种进行不完全双列杂交, 对其亲本、 F_1 和 F_2 的抽穗期, 灌浆期和成熟期三个性状以1992和1995年(播种年份)的两年资料, 采用加性-显性-上位性(ADAA)模型进行遗传分析. 遗传方差分量的比率估算表明, 三个性状都存在上位性作用. 除灌浆期外, 其余二性状还受显性和加性效应的作用, 并以加性为主. 显性效应和加性效应与环境的互作均达显著水平, 基因效应的预测值表明采用 P_3 (黔浙1号)和 P_4 (浙农大3号)较易获得早熟后代.

关键词 大麦 熟期性状 ADAA模型 遗传方差分量 遗传效应值

大麦不论在世界上还是中国均是第四大重要的谷类作物, 其生育期短, 适应性广, 在世界上有着广泛的分布. 大麦是饲料工业和啤酒工业的主要原料, 也是理想的遗传实验作物. 培育早熟性好的大麦有利于前后作茬口的安排, 提高复种指数和利于抗灾. 大小麦熟期农艺性状的基因效应分析已有一些报道, 但以往主要以加性-显性模型进行分析^[2,3,4]. 徐绍英等曾以加性-显性-上位性模型对熟期性状进行分析^[5], 但只利用一年的资料, 未考虑基因与年际的环境互作效应.

本试验利用二棱大麦 7×7 半双列杂交, 于1992年和1995年冬在田间种植亲本、 F_1 、 F_2 三个世代的两年试验资料, 采用朱军提出的ADAA模型, 分析熟期性状的加性效应、显性效应及上位性效应, 及这些遗传效应与环境的互作效应, 并估算遗传力和预测遗传效应值, 分析大麦熟期性状的遗传规律, 为小麦早熟育种提供信息.

1 材料与方法

1.1 供试材料与试验方法

选用7个熟期性状差异较大的二棱大麦品种: P_1 甘木二条; P_2 苏啤1号; P_3 黔浙1号, P_4 浙农大3号; P_5 紫皮大麦; P_6 S-096; P_7 Ris Φ 1508, 进行半双列杂交(无反交), 配制成21个杂交组合.

于1992年和1995年冬在校试验农场种植亲本、 F_1 、 F_2 , 两年种植的规格大致相同, 亲本二行区(92年为4行区), F_1 为一行区, F_2 为4行区, 行长135cm, 行距25cm, 横行粒点播, 粒距3cm, 随机排列, 三次重复, 土壤为小粉土, 肥力中等偏上, 田间管理同一般大田.

五叶期前后对竞争株主茎挂牌, 每区组亲本挂20株, F_1 挂15株, F_2 挂60株. 记载挂牌主茎的抽穗期(顶小穗露出旗叶), 成熟期(穗茎节间全部由绿转黄, 籽粒硬质, 并具有固有色泽), 计算灌浆期(抽穗至成熟期天数).

收稿日期: 1996-08-29

1.2 统计分析方法

(1)采用朱军提出的加性-显性-上位性(简称ADAA)遗传模型和方差估算及检验的统计分析方法^[7]分析大麦的熟期性状。

利用两年亲本 F_1 、 F_2 三个世代平均数资料,用最小范数二阶无偏估计(MINQUE)方法估算各遗传方差分量,及其与环境的互作效应.计算各项方差分量占表现型方差(V_p)的比率,利用 jackknife 方法进行方差显著性检验^[1]。

(2)采用朱军提出的 AUP^[8]法,预测各项遗传效应值,分析亲本和杂交组合的加性、显性和上位性效应,再用 jackknife 方法进行显著性检验。

(3)采用朱军提出的方法用下式估算基因显性效应 D_{ij} 总的作用方向($\hat{\Delta}_1$),以及上位性效应 AA_{ij} 总的作用主向($\hat{\Delta}_2$)。

$$\hat{\Delta}_1 = - \sum_{i=1}^n D_{ii} / \sqrt{nsD^2} \quad \hat{\Delta}_2 = - \sum_{i=1}^n AA / \sqrt{nsAA^2}$$

根据计算的结果,预测各熟期性状的杂种优势。

2 结果与分析

2.1 亲本、 F_1 和 F_2 各熟期性状表现型的平均值

现将亲本、 F_1 和 F_2 的三个熟期性状在 1993 和 1996 年表现型的平均值列于表 1。

表 1 二棱大麦 7 个亲本、 F_1 和 F_2 各熟期性状表现型的平均值

基因型	抽穗期		灌浆期		成熟期	
	(出苗→抽穗天数)		(抽穗→成熟天数)		(出苗→成熟天数)	
亲本(P)	1993	1996	1993	1996	1993	1996
甘本二条(P_1)	131.6	146.8	29.7	32.1	161.3	178.9
苏啤1号(P_2)	137.4	153.1	23.5	26.3	160.9	179.4
黔浙1号(P_3)	124.8	139.1	36.5	36.8	161.3	175.8
浙农大3号(P_4)	128.2	141.0	30.5	33.1	158.7	174.1
紫皮大麦(P_5)	146.7	158.1	41.2	26.7	187.9	184.8
S-096(P_6)	136.0	152.1	27.5	29.2	163.5	181.9
RisΦ1508(P_7)	145	159.5	22.4	27.1	167.4	186.6
杂种一代[$F_1(i)$]						
$F_1(1)$	133.9	150.8	33.3	29.2	167.3	180.0
$F_1(2)$	134.3	150.8	31.8	30.	166.1	180.8
$F_1(3)$	131.1	146.8	34.6	28.2	165.7	175.0
$F_1(4)$	133.1	149.0	31.3	30.7	164.4	179.7
$F_1(5)$	140.4	155.1	38.6	28.2	179	183.3
$F_1(6)$	137.1	153	32.5	28.3	169.6	181.3
$F_1(7)$	141.0	154.8	29.5	29.0	170.5	183.8
杂种二代[$F_2(i)$]						
$F_2(1)$	133.6	146.6	31.6	32.7	165.2	179.3
$F_2(2)$	135.7	149.0	28.7	30.5	164.4	179.5
$F_2(3)$	132.1	144.2	32.5	34.1	164.6	178.3

基因型	抽穗期		灌浆期		成熟期	
	(出苗→抽穗天数)		(抽穗→成熟天数)		(出苗→成熟天数)	
$F_2(4)$	133.6	146.4	30.7	33.3	164.3	179.7
$F_2(5)$	139.7	152.3	35.8	29.7	175.5	182
$F_2(6)$	137.3	149.8	30.1	30.5	167.4	180.3
$F_2(7)$	140.1	152.6	28.4	30.5	168.5	183.1

从 7 个亲本及其组合后代在不同年份各熟期性状的表型值来看, 1996 年的数值均比 1992 年的要大. 这与 1996 年早春到抽穗前后长期低温阴雨有关, 导致抽穗期和成熟期明显的推迟. 1996 年比 1993 年抽穗期推迟了 12.1 天至 16.9 天, 成熟期推迟了 9.3 天至 19.2 天, 但灌浆期相差不大. 从两年试验总的趋势来看 P_3 (黔浙 1 号) 和 P_4 (浙农大 3 号), 抽穗期和成熟期都较早, 而 P_5 (紫皮大麦) 和 P_7 (Ris Φ 1508) 抽穗和成熟均较迟. 灌浆期以 P_2 (苏啤 1 号) 最短. 从 F_1 和 F_2 的表型值来看, 各组合的熟期性状的趋势与相应亲本熟期性状的趋势一致.

2.2 遗传方差比率的分析

将各熟期性状计算的各遗传方差分量及其与环境互作方差分量占表现型方差的比率列于表 2:

表 2 遗传方差分量占表现型方差比率及其遗传率(1993、1996 年)

参数	抽穗期	灌浆期	成熟期
V_A/V_P	54.1**	0.0	27.4**
V_D/V_P	8.8**	0.0	8.5**
V_{AA}/V_P	5.5**	5.5**	7.4**
$V_{A \times E}/V_P$	0.0	41.8**	36.5**
$V_{D \times E}/V_P$	28.7**	48.3**	14.7**
$V_{AA \times E}/V_P$	0.0	0.0	0.0
V_E/V_P	2.9*	4.4	5.6**
遗传率			
$h^2(N)$	59.6**	5.5**	34.8**
$h^2(B)$	68.4**	5.5**	43.2**
$h^2(NE)$	0.0	41.8**	36.5**
$h^2(BE)$	28.7**	90.0**	51.2**

由表 2 可见, 抽穗期和成熟期的遗传主要受加性效应的影响, 该性状能稳定的遗传. 三个熟期性状均存在极显著的加 \times 加上位性效应, 表明熟期性状有不可忽视的加 \times 加上位性, 其遗传规律符合 ADAA 模型. 灌浆期的加性和显性效应不存在, 而且与环境互作值较大, 且极显著.

各遗传效应与环境的互作, 经估算表明, 除了三个熟期性状的加 \times 加上位性和抽穗期的加性与环境互作不存在外, 其余均达显著, 说明不同年份环境条件下, 各熟期性状的遗传与环境存在一定互作效应.

遗传率估算表明, 抽穗期具有较高的遗传率, 狭义遗传率和广义遗传率分别为 59.6% 和 68.4%. 并与环境互作效应较小, 所以抽穗期的选择宜在早代进行, 这与育种实践相符. 灌

浆期的遗传率与环境互作效应较大, 与环境互作的狭义遗传率和广义遗传率分别为 41.8% 和 90%, 这与灌浆期受温度和品种对肥水反应差异的影响较大有关.

2.3 亲本及杂交组合各熟期性状的基因效应值分析

有加性效应的性状, 杂交组合的表现将受亲本的加性效应的影响; 而有上位性效应的性状, 亲本的非等位基因互作也将遗传给杂交后代, 为此预测了各亲本的加性效应值(A_i)和加 \times 加上位性效应值(AA_i), 其结果列于表 3.

表 3 亲本 (P_i) 加性效应 (A_i) 和加 \times 加上位性效应 (AA_i) 预测值 (1993, 1996 年)

亲本	抽穗期		灌浆期		成熟期	
	A_i	AA_i	A_i	AA_i	A_i	AA_i
P_1	-3.378 **	1.461 +	—	-1.885 +	-1.558 **	-0.038
P_2	-0.389	0.650 +	—	0.570	-1.979 **	0.018
P_3	-5.232 **	-0.156	—	0.455	-2.552	-0.033
P_4	-2.679 **	-0.203	—	-1.544	-1.526 **	-1.899 **
P_5	4.725 **	1.230 +	—	-0.058	5.578 **	2.539 *
P_6	1.436 **	0.565	—	-1.163 +	0.620	-0.320
P_7	5.345 **	0.803	—	-0.568	1.257 +	0.731 *

注: +, * 和 ** 分别为达到 10%, 5%, 1% 显著水平

由表 3 达显著的预测值来看, (1) 抽穗期以 P_3 和 P_4 较早, 这两个亲本的加性效应值和加 \times 加上位性效应值为负, 表明这两效应均有使其后代早抽穗的趋势. P_5 和 P_7 因其加性和加 \times 加上位性均为正, 所以表现为迟抽穗. (2) 成熟期以 P_3, P_2, P_4, P_1 成熟较早, 以 P_5, P_6, P_7 成熟较迟. 其中 P_6 的加性效应值和加 \times 加上位性效应值方向相反, 其作用相互抵消. (3) 灌浆期由于受环境影响极大, 加性效应不存在, 上位性表现并非很显著. 综上所述, P_3 (黔浙 1 号) 和 P_4 (浙农大 3 号) 可作为早熟亲本加以利用.

杂交组合后代其杂合显性效应 DD_{ij} 和上位性效应 AA_{ij} 是亲本 P_i 和 P_j 的互作部分, 其中

表 4 杂交组合显性效应 D_{ij} 和加 \times 加上位性 AA_{ij} 预测值 (1993, 1996 年)

	P_1	P_2	P_3	P_4	P_5	P_6	P_7
P_1	H	-0.424	3508 +	4.297 +	3.243	3.643	-1.334
	F	—	—	—	—	—	—
	M	0.450	3.097	0.972	1.915	0.817	-2.967
P_2	H	-0.404	-0.998 +	-1.303	1.052	1.330	3.320
	F	0.964 +	—	—	—	—	—
	M	0.375	0.083	2.039 *	2.021	-0.114	0.165
P_3	H	-1.514	0.555	-2.655	0.590	0.973	1.126
	F	-0.246	-0.842	—	—	—	—
	M	2.509 **	-1.483 **	1.438	-1.196 *	0.567	1.948
P_4	H	-1.641 +	-0.121	-0.650	0.597	-1.043	4.222
	F	1.608	-1.078 +	0.544	—	—	—
	M	-0.877 **	-1.250 **	-0.540 *	-1.187	-4.562	0.627
P_5	H	-0.999 *	0.075	0.179	-0.048	1.798	0.800
	F	0.786	-0.245	1.239	0.964	—	—
	M	-0.336 +	0.012	1.537 *	0.810 +	4.053	-0.825
P_6	H	-1.230	-0.312	-0.128	1.096	-0.135	-0.396
	F	1.969	-0.185	-0.153	1.326 +	0.823	—
	M	0.355	-0.781	-0.176	2.253 *	0.441	2.861
P_7	H	0.509	-0.333	-0.277	0.142	1.552	0.353
	F	-0.097	0.634	-0.768	0.306	-0.528	1.719
	M	0.528	-0.066	-0.895 **	0.639	1.424 +	-0.561

注: (1) 上三角为 D_{ij} 预测值, 下三角为 AA_{ij} 预测值; (2) H 为抽穗期, F 为灌浆期, M 为成熟期;

(3) **, *, + 分别为达 0.01, 0.05, 0.10 显著水平.

D_{ij} 是等位基因内的显性互作, 是利用杂种优势的主要依据; AA_{ij} 是由于杂结合而产生的非等位基因间加性效应的互作部分, 不仅可作为利用杂种优势的依据, 而且可以遗传, 可作为杂种二、三代利用价值的依据, 也可通过选择在后代中稳定遗传. 为此, 预测了各杂交组合的显性效应值 D_{ij} 和加 \times 加上位性效应值 AA_{ij} (表 4).

从表中检验为显著的效应值来看: 抽穗期、灌浆期和成熟期亲本间互作主要来自加 \times 加上位性作用. 其中尤以对成熟期的影响更为明显, 成熟期表现负向(早熟)作用的组合有: $P_2 \times P_3$, $P_2 \times P_4$, $P_3 \times P_7$, $P_3 \times P_4$, $P_1 \times P_3$, $P_1 \times P_4$ 等, 这些组合都是与亲本 P_3 和 P_4 有关, 这说明 P_3 和 P_4 两亲本的早熟性能通过加 \times 加上位性作用稳定的遗传给后代. 但对于 $P_2 \times P_4$ 组合虽有 AA_{24} 的 -1.250 的早熟效应, 但由于相应的显性效应 D_{24} 为 2.039 为迟熟性, 两者作用相应抵消, 后代组合不一定表现为早熟性.

2.4 熟期性状的杂种优势的预测

由于各组合 AA_{ij} 和 D_{ij} 效应值方向不尽相同, 为了研究该性状杂种优势总的的作用方向, 估算了控制该性状的基因显性效应总的方向 Δ_1 和基因加 \times 加上位性 AA_{ij} 效应总的的作用方向 Δ_2 . 其中 Δ_1 是表示等位基因内的显性效应方向, 是利用杂种一代的依据, 随着世代的增加, 很快衰退; Δ_2 是由于杂结合而产生的非等位基因的加性互作的方向, 不仅可作为利用杂种优势的依据, 而且通过选择能在后代稳定的遗传, 现将 Δ_1 和 Δ_2 计算结果列于表 5.

表 5 熟期性状杂种优势预测(1993, 1996 年)

参 数	抽穗期	灌浆期	成熟期
D_{11}	-7.237	—	-1.035
D_{22}	-1.575	—	-2.101
D_{33}	-2.673+	—	-1.820
D_{44}	-2.816	—	-1.760+
D_{55}	-2.796	—	-1.780
D_{66}	-2.720	—	-0.923
D_{77}	-2.540	—	-0.873
Δ_1	3.723	—	1.160
Δ_2	-1.835	2.767+	-0.368

从表 5 可见, 抽穗期和成熟期的 Δ_1 和 Δ_2 均不显著, 表明这一性状不表现某一方向的杂种优势, 其杂种优势随各组合而异. 灌浆期的 Δ_2 为正向显著, 表明随着世代的增加, 其灌浆期有延长的趋势.

3 讨 论

1) 以往对大麦熟期性状的研究大多采用 AD 模型, 本文考虑到熟期性状存在上位性效应, 故采用了 ADAA 模型进行分析, 发现加 \times 加上位性普遍的存在抽穗期、灌浆期和和成熟期的表现型方差中, 其结果与事实相符. 所以对具有上位性效应的性状其遗传规律应采用 ADAA 模型进行分析, 比较真实可靠.

2) 本文研究采用了 1993 年和 1996 年两年的资料, 估算了各项基因效应与年际环境的互作方差, 克服了以往只用一年资料分析的局限性. 结果表明了与环境互作方差较大, 说明熟期性状的遗传受环境影响较大. 以后还应在不同地区, 不同的肥力条件下进行试验, 以便进一步分析各项遗传效应与环境的互作, 提供有效的育种方案.

3) 本文研究的结果表明, 对于大麦熟期性状的改良选用 P_3 (黔浙 1 号)和 P_4 (浙农大 3 号)较为理想. 因为这是两个早熟品种, 它们的早熟性能通过与其它品种基因之间的加 \times 加上位性稳定的遗传到下一代, 所以可作为早熟性改良的优良亲本.

参 考 文 献

- 1 朱 军. 作物品种间杂种优势预测的新方法. 遗传学报, 1993, 20(3): 262~271
- 2 于久江. 小麦早熟性遗传的双列杂交分析. 辽宁农业科学, 1985, 5: 17~21
- 3 杨 华. 几个春性大麦品种抽穗期遗传研究. 中国大麦文集 II. 西安: 陕西科学技术出版社, 1991
- 4 孙智开. 贵州地区冬小麦熟性遗传研究 1. 抽穗期的遗传. 贵州农业科学, 1985, (6): 16~21
- 5 徐绍英, 郭银燕, 韩娟英. 二棱大麦熟期性状的遗传分析. 生物数学学报, 1992, 7(4): 172~178
- 6 徐绍英, 郭银燕. 二棱大麦农艺性状 ADAA 遗传模型的分析. 生物数学学报 1995, 10(1): 25~32
- 7 朱 军. Mixed model approaches for estimating genetic variances and covariances. 生物数学学报, 1992, 7(1): 1~11
- 8 朱 军. 作物杂种后代基因型值和杂种优势预测方法. 生物数学学报, 1993, 8(1): 32~44
- 9 朱 军. 广义遗传模型与数量遗传分析新方法. 浙江农业大学学报, 1994, 20(6): 551~559
- 10 徐绍英, 陈文华等. 二棱大麦籽粒外观品质性状的遗传研究. 浙江农业大学学报 1994, 20(6): 593~598
- 11 Choo T M. F_{∞} diallel analysis for heading date in barley. *Genetica Agraria*, 1988, 42(2): 201~202
- 12 Choo T M. Comparison of F_{∞} and F_2 diallel analysis in barley. *Genome*, 1988, 30(6): 865~869

Genetic Studies of Maturity Traits in Two - Rowed Barley

Xu Shaoying Yan Xinfu Chen Qingliang Li Biqin Zhu Jun
(Agronomy Department, Zhejiang Agricultural University, Hangzhou 310029)

Abstract An incomplete diallel analysis of heading grain filling and maturing characters was carried out with F_1 , F_2 and parents of 7 two - rowed barley varieties in 1992 and 1995 (sowing years) by using additive - dominance - epistatic model. The estimation of the ratio between components of genetic variance and phenotypic variance indicated that there were additive by additive epistatic effect for these traits. Except for grain filling, heading and maturing, were also controlled by dominance effect as well as by additive effect, the latter being main parts in the heritance. There were significant interaction between dominant effect and environment and between additive effect and environment in these three characters. The prediction of gene effects showed that cross-varieties of Qinzhe No1 and zhenongda NO3, as parents were likely to segregate early - mature progenies.

Key words Barley (*Hordeum Distichum* L.) maturity trait ADAA model genetic variance component genetic effect value