

二棱大麦籽粒外观品质性状的遗传研究^①

徐绍英¹ 陈文华¹ 张伟梅¹ 蔡仁祥² 朱 军¹

(1 浙江农业大学农学系, 杭州 310029; 2 浙江省农业厅, 杭州 310004)

摘 要 用甘木二条等 7 个二棱大麦品种(*Hordeum distichum* L.) 进行半双列杂交, 采用胚乳数量性状世代平均数的遗传模型对 1990 年 1992 年的亲本和 F₁ 所结的种子的粒形、粒重、皮壳率等性状进行遗传分析. 研究表明, 与 S-096 杂交的组合粒重最高, 与甘木二条杂交的组合皮壳率低, 与黔浙 1 号杂交的组合粒重较高、粒形较短圆. 遗传方差分量的分析结果, 粒形、粒重和皮壳率性状主要受基因主效应控制, 基因×环境互作效应较弱. 控制种子粒长的遗传效应主要是母体加性、显性效应以及种子直接加性效应. 粒宽、粒厚、粒重和皮壳率则主要受种子基因的直接显性效应控制, 其次是种子直接加性效应. 文中还分析了粒形性状与粒重和皮壳率的普通直接遗传率和普通母体遗传率及遗传相关性.

关键词 二棱大麦; 粒形; 粒重; 皮壳率; 种子遗传效应

中图分类号 S512.3032; Q141

Xu Shaoying¹; Chen Wenhua¹; Zhang Weimei¹; Cai Renxiang²; Zhu Jun¹ (Department of Agronomy, Zhejiang Agricultural University, Hangzhou 310029, China; 2 Agricultural Department of Zhejiang, Hangzhou 310004, China)

Genetic analysis of some kernel characters in two-rowed barley. Journal of Zhejiang Agricultural University, 1994, 20(6): 593—598

Abstract Half-dialled crosses with seven parents of two-rowed barley (*Hordeum distichum* L.) were conducted in 1990 and 1992 for analyzing seed kernel shape, grain weight and husk percent, by a genetic model based on generation means of endosperm quantitative characters for parents and their F₂ seeds. Kernel weight of crosses form S-096 was high, and kernel husk percent of crosses from Ganmu-er-tiao was low. Crosses of Qian-zhe-1 had higher grain weight and better kernel shape than others. According to the results of genetic variance components, kernel shape, grain weight and husk percent were predominantly controlled by genetic effects with weak genotype by environment interaction. Maternal additive and dominance effects and direct additive effects were the majou parts of genetic effects for kernel length. Kernel width, thickness, grain weight and husk percent were controlled mainly by direct dominance effects and then followed by direct additive effects. General direct and maternal heritabilities as well as genetic correlations for kernel shape, grain weight and husk percent were analyzed too.

Key words two-rowed barley; kernel shape; grain weight; husk percent; genetic effects

收稿日期: 1994-09-26

①国家教委《跨世纪优秀人才专项基金》资助项目

前人研究表明,千粒重较高、皮壳率低、粒形短圆是优质啤酒大麦的籽粒外观表现.这样的大麦品种制麦芽时溶解充分,麦芽浸出率高.因此对大麦粒形、粒重、皮壳率的遗传研究和育种已日益引起啤酒大麦育种工作者的重视.国外对大麦粒形和皮壳率的研究报道很少,而对粒重的遗传规律研究较多^[1-3].根据1964年以来的报道资料,粒重广义遗传力高(24%—99%,平均63%),狭义遗传力也高(13%—78%,平均43%),17篇论文中有15篇指出,粒重一般配合力比特殊配合力更重要^[1].国内陆美琴等^[4]曾用双列杂交法对大麦籽粒的粒重、皮壳率和粒形等性状应用Hayman^[5]的方法进行遗传分析.

以往对大麦籽粒多以二倍体遗传模型进行分析.谷类作物的种子胚乳是三倍体,提供其营养物质的母体植株是二倍体.有些胚乳性状的表现可能同时受到胚乳的三倍体基因和母体植株的二倍体基因的共同控制.本试验用二棱大麦的7×7双列杂交(方法2),曾对植株的农艺性状进行遗传分析^[6,7],现以1990年、1992年两年的亲本和F₁植株上结的P和F₂种子为材料,首次采用朱军提出的胚乳性状遗传模型^[8],分析了大麦粒形、粒重、皮壳率等性状的种子直接遗传效应(加性效应、显性效应)和母体植株遗传效应;计算了各性状的遗传方差分量和基因×环境互作效应,分别计算遗传率,并进行粒形、粒重和皮壳率的遗传相关分析,为啤酒大麦籽粒外观品质性状育种提供理论依据.

1 材料与方 法

1.1 供试材料与测定方法

选用7个粒形、粒重和皮壳率差异较大的二棱大麦(*Hordeum distichum* L.)品种①甘木二条、②苏啤1号、③黔浙1号、④浙农大3号、⑤紫皮大麦、⑥S-096、⑦RisΦ1508进行双列杂交(方法2),配制21个正交组合.1990年种植亲本和F₁植株,随机排列,不设重复.1992年再次种植亲本和F₁植株,亲本为4行区,F₁为1行区,随机排列,重复3次.两年试验均在浙江农业大学农场进行,行长120cm,行距30cm,横行粒点播,粒距3cm,收获后按区组混脱,种子供测定用.籽粒长、宽、厚每区组测定40粒.千粒重每区组测定500粒,重复2次,取平均值.皮壳率应用管敦仪提出的氨水测定法测定^[9].

1.2 统计分析方法

采用朱军提出的胚乳遗传模型^[8]及分析方法^[10,11],估算种子各性状的遗传方差分量及表现型方差,并进一步估算了各项遗传率.估算成对性状间的遗传协方差分量,以及基因型协方差和表现型协方差.然后进一步计算了各成对性状间的各项相关系数^[11].全部数据的运算均采用自编的统计分析软件在IBM PC机上分析.

2 结果与分析

2.1 亲本与F₂种子粒形以及粒重和皮壳率的表型值

啤酒大麦需粒大皮薄、粒形较短圆、大小均匀的品种.测定结果(表1)表明,在7个亲本中,以S-096的粒重最大,甘木二条的皮壳率最低,黔浙1号和浙农大3号的籽粒较短厚,粒形表现最好.从F₂种子性状平均值可看出,与S-096杂交的组合粒重较高,与甘木二条的杂交组

合皮壳率较低,与黔浙 1 号的杂交组合粒重较高,粒形较短圆.从亲本种子和 F_2 种子的平均值表现可预估大麦粒重呈正相优势,皮壳率呈负相优势.根据亲本及其组合 F_2 种子的综合表现,粒形、粒重和皮壳率两年的表型值有一定的差异,但变化的趋势比较一致.粒重不论各亲本和 F_2 ,1990 年均高于 1992 年,亲本高出 4.68 g, F_2 高出 4.64 g,这与年际气候条件有关,1990 年灌浆成熟阶段多晴朗天气,昼夜温差大,有利于干物质的积累,1992 年多阴雨天气,不利粒重的提高.粒形各表型值年际变化与千粒重年际变化相一致,各表型值 1990 年均大于 1992 年(表 1).皮壳率年际差异较小,1990 年稍低于 1992 年,与千粒重相反.

表 1 二棱大麦 7 个亲本及其 F_2 种子粒形、粒重和皮壳率的平均值

Table 1 Phenotype mean of kernel shape, weight and husk per cent of seven parents and their F_2 in two-rowed barley.

基因型 Genotype	粒长 Length (mm)		粒宽 Width (mm)		粒厚 Thickness (mm)		千粒重 Weight (g)		皮壳率 Husk(%)	
	1990	1992	1990	1992	1990	1992	1990	1992	1990	1992
亲本(P)										
甘木二条 (P_1)	8.74	8.53	3.53	3.36	2.76	2.57	41.67	36.80	7.45	7.78
苏啤 1 号 (P_2)	9.30	8.58	3.53	3.24	2.53	2.30	43.53	35.73	7.97	8.48
黔浙 1 号 (P_3)	9.21	8.85	3.68	3.59	2.89	2.81	45.73	43.94	9.17	8.88
浙农大 3 号 (P_4)	9.15	8.58	3.60	3.44	2.86	2.74	42.00	37.58	3.78	9.32
紫皮大麦 (P_5)	10.36	9.89	3.70	3.41	2.57	2.42	51.20	46.96	10.02	9.77
S-096 (P_6)	10.58	10.20	4.02	3.71	2.81	2.61	60.00	54.73	10.13	10.48
RisΦ1508 (P_7)	9.95	9.77	3.36	3.21	2.29	2.20	35.67	32.03	11.24	11.35
亲本平均	9.58	9.20	3.65	3.42	2.57	2.52	45.77	41.09	9.25	9.44
杂种二代($F_2(i)$)										
$F_2(1)$	9.26	9.03	3.73	3.53	2.87	2.70	46.67	42.21	8.52	8.84
$F_2(2)$	9.74	9.31	3.72	3.51	2.69	2.62	47.82	42.42	8.50	8.87
$F_2(3)$	9.43	9.06	3.86	3.61	2.93	2.76	47.34	45.13	8.68	8.94
$F_2(4)$	9.45	9.03	3.66	3.54	2.82	2.71	47.84	41.31	8.79	9.15
$F_2(5)$	10.05	9.90	3.70	3.55	2.68	2.59	52.00	48.36	9.14	9.37
$F_2(6)$	10.41	9.72	3.87	3.64	2.83	2.71	52.25	49.22	9.45	9.65
$F_2(7)$	10.02	9.49	3.70	3.48	2.66	2.63	48.03	40.82	9.58	9.55
F_2 平均	9.78	9.36	3.75	3.55	2.78	2.68	48.85	44.21	8.95	9.19

2.2 遗传方差分量的估算

种子粒形、粒重和皮壳率的各项方差和协方差分量估计值列于表 2.由表 2 可见,控制种子粒长的遗传效应主要是母体显性效应($V_{Dm}=0.184^{**}$)、母体加性效应($V_{Am}=0.041^{**}$)以及种子直接加性效应($V_A=0.209^{**}$),种子直接加性效应与母体加性效应还存在较强的正相关($C_{A,Am}=0.136^{**}$).种子的粒宽、粒厚、粒重和皮壳率则主要受种子基因的直接显性效应控制,其次是直接加性效应.以上这些基因效应是不受环境效应影响的基因主效应.在不同环境条件下基因效应的特殊表现称为基因×环境互作.本文所分析的种子性状表现较弱的基因×环境互作效应,因此这些性状主要受基因主效应控制.

2.3 遗传率的估算

大麦籽粒性状的各项遗传率估算结果列于表 3.当不存在细胞质效应时,普通遗传率包括普通直接遗传率($h_D^2=(V_A+C_{A,Am})/V_P$)以及普通母体遗传率($h_M^2=(V_{Am}+C_{A,Am})/V_P$)二项

表2 二棱大麦种子粒形与粒重和皮壳率的遗传方差和协方差分量估计值

Table 2 Estimated genetic variance and covariance components of kernel shape, weight and husk per cent in two-rowed barley

参数 Parameter	粒长 Length	粒宽 Width	粒厚 Thickness	粒重 Weight	皮壳率 Husk%
直接加性方差 V_A	0.209**	0.009**	0.012**	15.230**	0.178**
直接显性方差 V_D	0.000	0.030**	0.034**	40.362**	0.652**
母体加性方差 V_{Am}	0.041**	0.002**	0.002**	3.011**	0.035**
母体显性方差 V_{Dm}	0.184**	0.000	0.000	0.000	0.000
直接加性×环境互作方差 V_{AE}	0.080**	0.008**	0.080**	4.384**	0.049**
直接显性×环境互作方差 V_{DE}	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
母体加性×环境互作方差 V_{AmE}	0.016**	0.002**	0.002**	0.864**	0.010**
母体显性×环境互作方差 V_{DmE}	0.086**	0.008**	0.008**	6.453**	0.057**
加性协方差 $C_{A,Am}$	0.136**	0.001	0.002	4.298	0.031
显性协方差 $C_{D,Dm}$	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
加性×环境互作协方差 $C_{AE,AmE}$	0.038*	0.003	0.003	-0.868	0.002
显性×环境互作协方差 $C_{DE,DmE}$	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
机误方差 V_e	0.047*	0.004*	0.004	1.036	0.017

($h^2 = h_0^2 + h_M^2$)。根据分析结果,粒长、粒宽、粒厚、粒重和皮壳率的普通遗传率均以普通直接遗传率为主要分量,因此对这些性状的改良宜直接对籽粒进行选择,但粒长也有较高普通母体遗传率($h_M^2 = 0.175^{**}$)。

交互遗传率包括交互直接遗传率 [$h_{DE}^2 = (V_{AE} + C_{AE,AmE})/V_P$]和交互母体遗传率 [$h_{ME}^2 = (V_{AmE} + C_{AE,AmE})/V_P$]二项,总的交互遗传率为 $h_E^2 = h_{DE}^2 + h_{ME}^2$ 。粒形性状(籽粒长、宽、厚)均有较高的交互直接遗传率,这表明,环境条件对大麦籽粒粒形加性遗传效应的表达具有一定影响。籽粒发育一般是先长,后宽和厚,与环境条件关系密切,环境影响基因的表达,所以应强调在不同环境条件下对粒形性状进行选择 and 改良。粒重和皮壳率的交互遗传率极低,因此,改良大麦的粒重和皮壳率,在各种环境下的选择均可望获得良好的效果。

表3 二棱大麦种子粒形与粒重和皮壳率的遗传率

Table 3 Heritabilities of kernel shape, weight and husk per cent in two-rowed barley.

参数 Parameter	粒长 Length	粒宽 Width	粒厚 Thickness	粒重 Weight	皮壳率 husk %
普通直接遗传率(h_0^2)	0.341**	0.141**	0.179**	0.250**	0.197**
普通母体遗传率(h_M^2)	0.175**	0.037	0.056	0.093*	0.063
交互直接遗传率(h_{DE}^2)	0.116**	0.154**	0.135**	0.045**	0.047**
交互母体遗传率(h_{ME}^2)	0.053**	0.063**	0.058**	0.000	0.011

2.4 遗传相关分析

粒形与粒重和皮壳率的遗传相关分析结果见表4。从表4可看出,遗传相关和表型相关的趋势基本一致。粒长与粒重和皮壳率存在较强的正相关,粒宽与粒重的正相关、粒厚与皮壳率的负相关都达到了显著水平,但相关数值较小。

遗传相关是基因各种效应相关的综合。进一步分析各项基因效应的相关性,有利于揭示种子性状间的真实遗传关系。粒长与粒重和皮壳率的直接加性相关及母体加性相关都为极显著

表4 二棱大麦种子粒形与粒重和皮壳率的遗传相关

Table 4 Genetic correlations between kernel shape and weight or husk per cent in two-rowed barley.

相关系数 Correlation coefficient	粒长与粒重 Length & weight	粒长与皮壳率 Length & husk %	粒宽与粒重 Width & weight	粒宽与皮壳率 Width & husk %	粒厚与粒重 Thickness & weight	粒厚与皮壳率 Thickness & husk %
表型相关 r_P	0.276**	0.307**	0.170**	0.004	0.004	-0.146**
遗传相关 r_G	0.291**	0.294**	0.192**	-0.001	0.023	-0.130*
直接加性相关 r_A	0.572**	0.412**	0.018	0.056	-0.325**	0.079
直接显性相关 r_D	0.000	0.000	0.417**	0.070	0.461**	-0.320**
母体加性相关 r_{Am}	0.571**	0.412**	0.020	0.056	-0.324**	0.078
母体显性相关 r_{Dm}	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
直接加性×环境互作相关 r_{AE}	-0.141*	0.300**	-0.259**	0.061	-0.239**	-0.259**
直接显性×环境互作相关 r_{DE}	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
母体加性×环境互作相关 r_{AmE}	-0.139*	0.299**	-0.261**	0.061	-0.240**	-0.257**
母体显性×环境互作相关 r_{DmE}	-0.072	0.331**	-0.154*	-0.044	-0.199**	-0.275**
机误相关 r_e	-0.243**	0.816**	-0.529**	-0.110	-0.722**	-0.726**

的正值,优良的啤酒大麦要求籽粒重、皮壳率低,因此通过选择籽粒长度,很难同时改良粒重和皮壳率.粒宽与皮壳率的各项遗传相关性都不显著,因此间接选择粒宽不会影响皮壳率的表现.粒宽与粒重的直接显性相关高达0.417**,表明籽粒较宽的六麦一般表现千粒重较高,这与育种实践相符.

仔细分析基因效应×环境效应的互作相关系数可发现,粒长与粒重的直接加性及母体加性与环境互作相关系数均为显著的负值,而粒长与皮壳率的直接加性及母体加性与环境互作相关系数均为极显著的正值.这表明在某些特定的环境条件下,仍有可能通过选择短粒材料,获得粒重高、皮壳率低的选系.粒厚与皮壳率的显著负遗传相关和表型相关,在一定程度上归因于直接和母体加性效应×环境互作效应的负相关.因此,选择较厚的籽粒可导致皮壳率的降低.粒厚与粒重存在极显著的正向直接显性相关($r_D = 0.461**$),而粒厚与皮壳率间的负向直接显性相关($r_D = -0.320**$)也极显著.这表明,利用啤酒大麦的杂种优势,可望获得籽粒厚、千粒重高、皮壳率低的优良组合.

3 讨 论

以往对谷类作物粒重等种子性状多应用二倍体的遗传模型进行分析,自莫惠栋提出胚乳性状三倍体模型^[12]后,这观点普遍为大家所接受.谷类作物种子性状受种子直接遗传效应、母体植株遗传效应、细胞质遗传效应三套遗传体系所控制.种子直接遗传效应可进一步分解为直接加性和直接显性遗传分量;母体植株遗传效应可分解为母体加性和母体显性遗传分量.控制不同性状的遗传机制不同.本研究首次采用朱军提出的胚乳遗传模型^[8]及其分析方法^[10,11]分析大麦的粒形、粒重和皮壳率的籽粒外观品质性状的遗传规律,比以往研究方法更深入.

从数量遗传角度考虑,统计模型^[8]要求应用亲本、 F_2 种子以及当代杂交的 F_1 种子进行分析.但谷类作物 F_1 杂交种子的发育受杂交技术和环境条件影响很大,杂交种子往往瘦秕发育不良,且其差异较大,必然影响分析结果的正确性.如果有可靠的不育系材料进行授粉,获得

F₁ 杂交种子进行遗传分析,则可弥补其不足.本试验只利用亲本和 F₂ 种子进行了研究,分析了种子直接遗传效应和母体植株遗传效应两套遗传体系的基因效应.由于缺少 F₁ 杂交种子的资料,可能导致某些参数的估算偏差.

籽粒长、宽、厚与粒重的影响,根据相关分析结果,均为正相关,以粒长影响最大,其次是粒宽,均达到极显著水平;粒厚与粒重不论表型相关还是遗传相关,相关系数均很小,可能与本试验所选用的亲本材料有关.

酿造大麦千粒重高,浸出率高,有利提高酿造效益,我国啤酒大麦的千粒重国家标准二棱大麦(含水量 13%) ≥ 42 g 为优质,40 g 为一级,36 g 为二级;多棱大麦 ≥ 40 g 为优质,35 g 为一级,30 g 为二级.但千粒重不是越高越好,有些酿造专家认为千粒重太高,发芽缓慢,对麦芽工业有不利影响.S-096 千粒重高达 54.73—60.60 g,并不可取,而是一个饲用品种.

啤酒大麦皮壳率越低,不仅麦芽浸出率越高、效益越大,而且皮壳中含有较多的不利成分,使啤酒的色泽加深和影响风味.一般皮壳率 7%—9% 为薄皮品种,大于 11% 为厚皮品种,皮壳率主要受种子直接显性效应控制(0.652**),其次为种子直接加性效应(0.178**),受母体遗传影响较小.皮壳率的交互方差和协方差均较小,互作的遗传率极低,因此改良大麦的皮壳率在各种环境条件下的选择,均可望获得良好的效果.

本试验对不同品种穗子上、中、下不同取样部位的籽粒进行粒形测定,结果各品种不同取样部位的测定值均存在极显著的差异.穗子顶端和基部籽粒发育不良,缺乏该品种的典型性,因此以取穗子的中部籽粒进行测定为宜.另外,皮大麦外颖延伸成芒,为确保粒长测定的正确性,应在测定前充分捻搓籽粒,彻底去芒,以减少误差.

参考文献

- 1 DC 拉斯姆逊主编. 郭信康等译. 大麦. 北京: 农业出版社, 1992. 266—268
- 2 Lee DM, DC Rasmusson. Cytoplasmic effects on agronomic and malting quality traits in barley. *Crop Sci.* 1987, 27:669—673
- 3 Hockett EA, AF Cook, MA Kham, *et al.* Hybrid performance and combining ability for yield and malt quality in diallel cross of barley. *Crop Sci.* 1993, 33:1239—1244
- 4 陆美琴, 丁守仁. 二棱大麦粒重、皮壳率和粒形性状的遗传分析. *浙江农业学报*, 1991, 3(4):164—168
- 5 Hayman BI. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, 1954, 39:780—809
- 6 徐绍英, 郭银燕, 韩娟英. 大麦熟期性状的遗传分析. *生物数学学报*, 1992, 17(4):172—178
- 7 郭银燕, 徐绍英. 二棱大麦产量性状的遗传分析. *浙江农业学报*, 1994, 6(3):156—160
- 8 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
- 9 管敦仪主编. 啤酒工业手册(上、中). 北京: 轻工业出版社, 1985
- 10 朱 军. Mixed linear model approaches for estimating variances and covariances. *生物数学学报*, 1992, 7(1):1—11
- 11 朱 军, 许馥华. 胚乳性状的遗传模型及其分析方法. *作物学报*, 1994, 20(3):264—270
- 12 莫惠栋. 胚乳性状的遗传模型和世代平均数. *遗传学报*, 1983, 16:111—117