



二棱大麦茎秆特性的 ADAA 模型的遗传研究

陈文华 王仁杯 吴银良 朱军 徐绍英

(浙江大学 农学系, 浙江 杭州 310029)

摘要: 以二棱大麦 (*Hordeum, distichum* L.) 甘木二条等 7 个品种进行半双列杂交, 对 1992 年和 1997 年的亲本、 F_1 和 F_2 的株高和各株高构成因素, 采用加性-显性-上位性 (ADAA) 模型进行遗传分析. 结果表明, 1997 年的植株比 1992 年的较矮; 与苏啤 1 号或 Riso1508 杂交组合可选到较矮单株. 遗传分析表明, 株高和各节 (除第三节外) 长度以加性效应为主, 各性状都具有较高的狭义遗传力和广义遗传力. 基因效应预测值表明, 甘木二条、苏啤 1 号和 Riso1508 有使植株降矮的负效应. 加性互作效应表明, 植株高度在不同的环境中, 各品种表现不完全一样. 另外, 亲本 (除紫皮大麦外) 都存在加性 \times 加性互作效应. 甘木二条、苏啤 1 号和 Riso1508 之间杂交的组合, 苏啤 1 号与浙农大 3 号、紫皮大麦杂交的组合, 均可选到较矮植株.

关键词: 大麦; ADAA 模型; 遗传方差; 遗传效应预测值; 茎秆遗传特性

中图分类号: O212; S330 **文献标识码:** A

文章编号: 1001-9626(2000)04-0480-07

大麦植株太高, 容易倒伏, 直接影响大麦的产量和品质, 而随着农业生产的发展, 对单产水平要求越来越高, 因此, 选育矮秆抗倒品种成为当前育种家的主要目标之一.

茎秆遗传特性的研究, 有利于选育矮秆抗倒品种, 过去对株高的遗传已有过研究, 但大多是单纯地研究株高或某几节的遗传, 而且都用 Griffing 方法估算配合力, 再用 Hayman 方法估算遗传方差和遗传力^[1-4], 这两种方法对同一资料分析结果并不一定一致, 而且这两种方法都假定不存在非等位基因间上位性作用. 大麦上位性效应研究也曾有报道, 但国外大多利用多世代资料^[14, 15]. 徐绍英等利用双列杂交三个世代资料, 采用朱军的加性-显性-上位性 (ADAA) 模型, 对大麦的株高等各农艺性状进行了遗传研究^[5-9], 但过去只研究一年的表现, 无法分析年间的环境互作效应.

本文对二棱大麦株高及各株高构成因素, 利用 1992 年和 1997 年两年双列杂交的亲本、 F_1 和 F_2 三个世代的资料, 以加性-显性-上位性遗传模型估算各遗传方差、遗传力, 预测各项基因效应值和各杂交组合的加性 \times 环境互作效应值. 从而对亲本和组合的遗传表现进行综合评价, 为二棱大麦矮秆育种提供可靠的遗传参数和信息.

收稿日期: 1998-12-18

作者简介: 陈文华 (1968-), 女, 浙江杭州人, 中国水稻研究所助理研究员. 硕士.

1 材料与方法

1.1 材料

选二棱大麦植株高度差异明显的7个品种:(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,(6)S-096,(7)Risø1508进行半双列杂交,配成21个组合。

1.2 方法

1.2.1 田间试验方法

1992年和1997年两年在校实验农场收获以上7个亲本 F_1 和 F_2 。亲本和 F_2 为4行区, F_1 为1行区,行长为120cm,行距30cm,横行粒点播,粒距3cm,随机区组设计,重复3次,试验地四周设保护行。

五叶期前后对竞争株主茎挂牌并编号,每区组亲本和 F_1 各挂20株, F_2 每行15株,挂60株,成熟后考查挂牌主茎的高度、主茎第一节、第二节、第三节、倒二节、倒一节(穗颈节)的节间长度。

1.2.2 统计分析方法

利用亲本、 F_1 和 F_2 三个世代平均数,采用朱军提出的包括环境互作的加性-显性-上位性(ADAA)遗传模型及其相应的方差分量,估算和检验的统计分析方法^[1],分析大麦茎秆6个性状的加性、显性、上位性以及环境互作方差分量和机误方差分量。计算各方差分量占表现型方差(V_p)的比率。为检验各方差分量的显著性,用Jackknife方法估算各方差分量比率的估计值,进行 t 检验。

采用AUP方法,预测各项基因效应值,并进行 t 检验,分析亲本和杂交组合的加性、显性、上位性效应。

2 结果与分析

2.1 茎秆性状表现型值

现将1992年和1997年亲本、 F_1 和 F_2 茎秆各性状的表现型值列于表1。

由表1可见,1997年的株高比1992年的有丫明显的下降,这与年间气候和试验田的肥力水平有关。从各节间长度变化来看,基部第1、2节差异较小,而上部节间长度下降较多,这说明决定株高的主要是上部节间长度,而不是下部节间长度。从不同品种比较来看,植株最高为紫皮大麦,较矮的有苏啤1号及Risø1508两个品种。各品种株高表现,年间趋势一致。

2.2 遗传方差比率的分析

根据ADAA模型,茎秆各性状表型方差可分为加性(V_A)、显性(V_D)、上位性(V_{AA})与环境互作(V_{AE})方差,环境互作又可分解为加性×环境互作(V_{AE})、显性×环境互作(V_{DE})、上位性×环境互作(V_{AAE})以及机误(V_E)方差分量。各组成方差占表型方差的比率列于表2(其中**表示达到0.01极显著水平)。

由表2可见,根据ADAA模型分析,株高和各节均以加性效应为主,达极显著水平,并数值最大,无显性效应(除第三节外),加性×加性上位性效应均达到极显著水平,但数值较

小(第一节除外).

表1 二穗大麦7个亲本、 F_1 和 F_2 的茎秆各性状的表型值
Table 1 The Culm Traits Phenotypic Number of 7 Two-Rowed Barley Parents and Their F_1 and F_2

	株高		第一节		第二节		第三节		倒二节		倒一节	
	1992	1996	1992	1996	1992	1996	1992	1996	1992	1996	1992	1996
亲本												
甘木二条(P_1)	100.07	62.1	2.78	2.64	8.21	5.89	11.90	7.65	21.53	11.6	29.97	18.7
苏啤1号(P_2)	81.00	52.4	3.45	2.63	7.50	5.14	9.40	6.35	18.08	9.11	23.37	15.1
黔浙1号(P_3)	104.83	70.5	3.36	2.38	8.91	5.27	12.03	7.71	22.85	13.6	35.56	26.7
浙农大3号(P_4)	92.03	63.9	2.92	2.11	8.10	5.77	10.79	7.95	20.04	11.9	30.38	22.3
紫皮大麦(P_5)	134.90	95.6	4.65	4.47	12.57	8.27	16.94	9.69	29.12	18.8	40.67	34.1
S-096(P_6)	103.67	63.5	3.91	2.16	13.82	7.95	16.95	10.4	20.36	10.7	27.27	16.5
Ris1508(P_7)	85.13	52.1	3.67	2.83	8.84	4.93	12.55	6.13	20.34	10.7	21.96	15.6
杂种一代(F_1)												
$F_1(1)$	110.63	67.5	3.74	2.68	10.43	6.37	13.71	8.47	22.35	12.2	33.12	21.0
$F_1(2)$	100.98	68.5	3.73	2.85	9.86	6.56	12.90	8.32	21.37	12.4	30.20	20.3
$F_1(3)$	108.12	78.3	3.71	2.91	9.80	7.06	13.02	9.49	21.92	14.4	33.86	24.8
$F_1(4)$	99.77	68.3	3.19	2.71	9.06	6.55	12.17	8.53	20.78	12.4	31.21	21.5
$F_1(5)$	126.28	82.9	4.34	3.62	11.56	7.95	15.50	9.90	24.16	14.7	38.47	26.9
$F_1(6)$	110.09	71.8	4.25	2.83	12.05	7.09	14.89	9.13	20.17	12.3	32.41	21.1
$F_1(7)$	101.55	69.2	3.72	3.18	10.75	6.99	14.33	8.88	19.79	12.4	28.02	20.8
杂种二代(F_2)												
$F_2(1)$	105.28	70.6	3.78	2.82	10.44	6.84	13.73	7.41	21.68	13.3	31.74	21.6
$F_2(2)$	98.60	64.6	3.76	2.80	10.29	6.31	12.80	8.06	20.98	11.8	28.77	18.9
$F_2(3)$	112.05	74.0	4.02	2.81	10.59	6.76	13.26	9.00	22.50	13.8	32.76	23.7
$F_2(4)$	103.71	71.2	4.08	2.68	10.61	6.50	13.28	8.66	21.11	13.3	30.56	20.9
$F_2(5)$	121.81	82.6	4.47	3.78	11.97	8.07	15.33	9.88	23.75	14.7	35.75	25.3
$F_2(6)$	110.06	73.3	4.40	3.00	12.41	7.92	14.90	8.29	20.62	12.9	31.18	21.0
$F_2(7)$	102.34	68.1	4.03	3.22	10.63	7.15	13.69	8.51	20.50	12.7	27.85	20.6

表2 二穗大麦茎秆各性状的遗传方差占表型方差的比率(%)
Table 2 Ratios of Genetic Variance to Phenotypic Variance of Culm Traits in Two-Rowed Barley (%)

参数	株高	第一节	第二节	第三节	倒二节	倒一节
VA/VP	0.3369**	0.1556**	0.2302**	0.2164**	0.3060**	0.3647**
VD/VP	/	/	/	0.2061**	/	/
VAA/VP	0.1541**	0.1581**	0.1343**	0.1178**	0.0900**	0.1383**
VAE/VP	0.0723**	0.1070**	0.0485**	0.0639**	0.0855**	0.0466**
VDE/VP	0.3660**	0.4569**	0.5131**	0.3277**	0.4030**	0.2739**
VAAE/VP	/	/	/	/	/	/
VE/VP	0.0707**	0.1224**	0.0740**	0.0681**	0.1142**	0.1765**
VP	411.0240**	2.4961**	8.7909**	9.8561**	12.2997**	77.2995**

从与环境互作的效应值看来,株高和各节,起主要作用的是显性与合作的互作效应,无上位性与环境互作效应,加性与环境互作对茎秆各性状具有一定的影响,但不是主要的。机误差

应对茎秆各性状存在着不同程度的影响, 从数值看, 所占的比率均较小。

各节之间的比较, 倒一节、倒二节的加性效应比其它节要明显。显性 \times 环境互作效应中, 则以倒二节、第一节和第二节表现较大。由于倒一节、倒二节对株高的影响较大, 可见株高以加性效应和显性 \times 环境互作效应为主。

2.3 遗传力的分析

ADAA 模型的狭义遗传力 $h_n^2 = (V_A + V_{AA})/V_P$, 广义遗传力 $H_b^2 = (V_A + V_{AA} + V_D)/V_P$, 而与环境互作的狭义遗传力 $h_{ne}^2 = (V_{AE} + V_{AAE})/V_P$, 广义遗传力 $H_{be}^2 = (V_{AE} + V_{DE} + V_{AAE})/V_P$, 各性状的遗传力列于表 3(其中 ** 表示达到 0.01 显著水平)。

表 3 二棱大麦茎秆各性状的遗传力 (%)
Table 3 Hereditary of Culm Trait of Two-Rowed Barley (%)

参数	株高	第一节	第二节	第三节	倒二节	倒一节
$h_2(n)$	0.4910**	0.3137**	0.3644**	0.3343**	0.3961**	0.5030**
$H_2(b)$	0.4910**	0.3137**	0.3644**	0.5404**	0.3961**	0.5030**
$h_2(ne)$	0.0723**	0.1070**	0.0485**	0.0639**	0.0855**	0.0466**
$H_2(be)$	0.4382**	0.5639**	0.5616**	0.3916**	0.4897**	0.3205**

由表 3 可见, 各性状均有较高的狭义和广义遗传力。尤以倒一节具有 0.50 极显著的狭义和广义遗传力。与环境互作的遗传力中, 第一节和第二节具有更高的广义遗传力。表明这些性状在早代不同环境中选择均具有一定成效。

2.4 亲本茎秆性状的基因效应分析

根据 ADAA 模型, 亲本的基因型值可用基因效应值的线性函数表示:

$$\text{亲本: } G_{ii}(P) = u + 2A_i + D_{ii} + 4AA_{ii},$$

$$\text{杂种 } F_1: G_{ij}(F_1) = u + A_i + A_j + D_{ij} + AA_{ii} + AA_{jj} + 2AA_{ij},$$

$$\text{杂种 } F_2: G_{ij}(F_2) = u + A_i + A_j + 0.25D_{ii} + 0.25D_{jj} + 0.5D_{ij} + AA_{ii} + AA_{jj} + 2AA_{ij},$$

从上述模型可以看出, 有加性效应的性状, 杂交组合的表现将受亲本加性效应的影响。为此, 预测了亲本 P_i ($i = 1, 2, \dots, 7$)。茎秆各性状效应值 A_i 见表 4 (其中 +, *, ** 分别表示达到 0.1, 0.05 和 0.01 显著水平)。

表 4 二棱大麦茎秆各性状的亲本加性效应预测值
Table 4 Predicated Additive Effects of Culm Traits of Two-Rowed Barley

参数	株高	第一节	第二节	第三节	倒二节	倒一节
A_1	-2.5576*	-0.1696	-0.4076 ⁺	-0.1925	0.1799	-0.3525
A_2	-9.7231**	-0.2078 ⁺	-0.9286**	-1.1802**	-1.2854**	-4.0942**
A_3	4.1205**	-0.0898	-0.3742*	-0.0357	0.9208**	1.0034
A_4	-1.9665	-0.0133	-0.5333*	-0.5333*	-0.1171	-0.3972
A_5	12.1338**	0.3079	1.0660**	1.1996**	1.9520**	5.7636**
A_6	2.3274 ⁺	0.1119	1.2712**	1.1802**	-0.7608**	1.3415
A_7	-4.6817**	0.0518	-0.1228	-0.5261**	-0.9563**	-3.3701**

从表 4 看出, 对株高来说, P_1, P_2, P_7 有使后代植株变矮的负效应, 尤以 P_2 变矮最明显; P_3 和 P_5 有使植株增高的正效应, 其中 P_5 增高明显; P_4 和 P_6 由于受上位性作用, 株高的变

化不明显. 从各节看来, 各品种基部第一节受加性效应影响不大, 均未达到显著水平; 而第二节和第三节, 除甘木二条 (P_1) 外, 其它亲本不同程度地受加性效应影响. 在上部节中, P_2 , P_5 和 P_7 受极显著加性效应影响, 其中 P_2 和 P_7 与株高表现同向的负效应变化, 是两个可使后代植株降矮的好亲本. 这也说明株高主要是由上部节长决定.

2.5 杂交组合的加性 \times 环境互作效应值分析

茎秆各性状的加性 \times 环境互作效应预测值列于表 5 (其中 +, * 分别表示达到 0.1 和 0.05 显著水平).

由表 5 可见, 不同的杂交组合在同一环境中, 有不同的表现. 就株高来说, (2) 和 (7) 是负效应, (5) 和 (6) 呈正效应, 并 E_1 和 E_2 表现一致, 但均未达显著水平.

同一杂交组合在不同环境中表现也不完全一样, 对株高来说, (1), (3) 和 (4) E_1 和 E_2 其正负趋向恰好相反. 其它杂交组合正负趋向相同. 各节节间长度、各杂交组合有的表现不完全相同, 有的表现较一致, 没有一定规律.

表 5 二穗大麦茎秆各性状的加性 \times 环境互作效应预测值
Table 5 Predicated Effects of the Interaction of Additive and Environment of Culm Traits in Two-Rowed Barley

参数	株高	第一节	第二节	第三节	倒二节	倒一节
AE1inE1	-1.8378	-0.1345	0.1976	-0.1108	-0.3163	-0.0260
AE2inE1	-1.3043	-0.1972	0.8256 ⁺	0.0247	0.0615	0.4637
AE3inE1	1.7260	-0.0043	0.7111*	0.2498	0.1655	0.0440
AE4inE1	-0.2844	0.2274	1.0353*	0.2811	0.0778	0.1855
AE5inE1	1.6923	-0.0313	-0.8834*	-0.1602	-0.2933	-0.7692
AE6inE1	0.3572	0.2521	-2.1203*	-0.0806	0.0819	-0.4959
AE7inE1	-0.4095	-0.1140	0.2308	-0.2114	0.2123	0.5831
AE1inE2	1.0851	-0.0709	0.3853 ⁺	0.1530	0.3482	0.0548
AE2inE2	-1.5867	-0.0580	0.3542	-0.0643	-0.0897	-0.4604
AE3inE2	-0.5103	-0.1443	-0.2121	-0.2248	-0.2837	-0.4086
AE4inE2	0.2370	-0.2971 ⁺	-0.0037	-0.1415	0.0284	-0.0806
AE5inE2	0.9356	0.4638 ⁺	-0.7430 ⁺	0.0602	-0.0262	0.3838
AE6inE2	0.4032	-0.1125	0.3787*	0.1358	0.0756	0.9298
AE7inE2	-0.7244	0.2073	-0.1685	0.0617	-0.0771	-0.4536

2.6 加性 \times 加性上位性互作效应预测值

有上位效应的性状, 表明该性状有非等位基因间互作效应的影响. 为此预测了杂交组合茎秆各性状的加性 \times 加性上位性效应预测值 AA_{ij} ($i, j = 1, 2, \dots, 7, j > i$). 结果表明亲本各茎秆性状的加性 \times 加性互作效应值达显著的较多, 而各杂交组合较少, 表明来自亲本的非等位基因间上位性互作的遗传是主要的.

对茎秆各性状来说, 下三节 (1-3 节) 效应值达显著的较多, 表明这些性状由于基因重组而产生上位性互作效应不可忽视. 与 P_2 组合的 F_1 代, 其茎秆倒一节、倒二节或多或少地变短, 由于上部节长决定株高, 所以与 P_2 组合后代其株高有变矮的趋向, 这与育种实践相符. 由于基因重组而产生的非等位基因上位性效应 AA_{ij} , 不仅体现在杂种一代, 而且通过选择能稳定

遗传。所以在 AA_{ij} 有价值的组合中, 可期望选到遗传性能稳定的理想矮秆材料。

3 讨论

3.1 株高与各节间长度的改良问题

矮化育种是大麦育种的重要目标之一, 而在现有推广的二棱大麦品种中, 大多植株偏高, 易倒伏。本研究表明, 缩短各节长度均能降低株高, 尤以缩短倒一节, 降矮最为明显, 但理想的大麦茎秆要求倒一节较长, 以利于通风透光, 故改良株高宜考虑缩短基部三个节的节间长度。

栽培上通过促控措施或化学调控, 缩短第二、三节间长度, 对降低株高, 防止倒伏也有一定作用。

3.2 双列杂交应用中的问题

双列杂交法是目前测定亲本等配合力效应较好的方法, 但从我们试验结果看出, 不同亲本, 不同性状配合力的表现因环境而不同, 所以不论为利用杂种优势或常规育种判断组合优劣, 以及选择亲本, 都不能凭一年一地结果来下结论。

另外, 由于双列杂交法受试验规模限制, 参试品种有限, 且为了结果理想, 要选配一些育种上没有意义的组合。因此, 如果只是为了看一下亲本配合力优势的趋势, 用不完全双列杂交法进行丰产亲本 \times 矮秆 (或优质亲本 \times 矮秆) 之类组合的选配也有相当的参考价值。

3.3 ADAA 模型的应用问题

Hayman 或 Griffing 双列杂交分析方法都假定不存在基因上位性, 本文对有上位性的各性状再按 AD 模型进行分析, 发现各效应的方差分量、各效应的预测值都发生了显著的变化。这一结果表明, 对存在上位性的性状, 宜按 ADAA 模型进行分析, 否则所得的结论并不真实 [7]。

[参 考 文 献]

- [1] 黄志仁, 周美学, 黄友圣. 大麦突变体多节矮秆性状的遗传研究, 中国大麦文集 II [M]. 西安: 陕西科学技术出版社, 1991. 2:99-103.
- [2] D C 拉斯姆逊主编, 鄂信康译. 大麦 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1992. 264-286.
- [3] 赵理清, 陆美琴. 二棱大麦农艺性状的遗传分析 [J]. 上海农业学报, 1991. 7(3):93-96.
- [4] 赵理清, 陆美琴. 二棱大麦农艺性状配合力的研究 [J]. 浙江农业学报, 1991. 2(4):151-156.
- [5] 徐绍英, 郭银燕, 韩娟英. 大麦熟期性状的遗传分析 [J]. 生物数学学报, 1992. 7(4):172-179.
- [6] 徐绍英, 陈文华. 二棱大麦籽粒外观品质性状的遗传研究 [J]. 浙江农业大学学报, 1994. 20(4):593-598.
- [7] 徐绍英, 郭银燕. 二棱大麦农艺性状 ADAA 遗传模型的分析 [J]. 生物数学学报, 1995. 10(1):25-32.
- [8] 郭银燕, 徐绍英. 二棱大麦茎秆遗传特性的研究 [J]. 作物学报, 1995. 21(5):618-625.
- [9] 郭银燕, 徐绍英. 二棱大麦产量性状的遗传分析 [J]. 浙江农业学报, 1994. 6(3):156-160.
- [10] 林作楫, 章蜀贤, 袁志发. 小麦主要数量性状的遗传影响 [J]. 国外农学-麦类作物, 1982. 3(4.5):4-7.4-8.
- [11] 朱军. Mixed model approaches for estimating genetic variance and covariance[J]. 生物数学学报, 1993. 8(1):6-8.

- [12]朱军. Mixed model approaches for estimating genetic variance and covariance[J]. 生物数学学报, 1992, 7(1):1-11.
- [13]朱军. 遗传模型分析方法 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1996. 88-91.
- [14]Choo T M. F_{∞} diallel analyses for heading date in barley[J]. *Genetica Agraria*. 1988. 42(2):201.
- [15]Choo T M. Comparison of F_{∞} and F_2 diallel analyses in barley[J]. *Genome*. 1988. 30(6):865-869.

Genetic Study of ADAA Model on Culm Traits in Two-Rowed Barley

CHEN Wen-hua WANG Ren-bei WU Yin-liang ZHU Jun XU Shao-ying
(Zhejiang University, Zhejiang Hangzhou 310029 China)

Abstract: A half-diallel analysis of plant height and its components has been carried out for parents, F_1 and F_2 of 1992 and 1997 of 7 two-rowed barley varieties by using additive-dominance-epistatic model (ADAA). Result indicates that plant height of 1992 is higher than that of 1997. Shorter plant could be screened with in the crosses which is crossed with Risø1508 or Supi 1. Plant height and internodes length (except for the third) are mainly controlled by additive effects, and each trait has a high narrow-sense hereditary ability and brood-sense hereditary ability. Estimation of gene effects shows that in the progenies of crosses with risø1508, supi 1 and Ganmuertiao as parents, shorter plant was more likely selected. The analysis of interaction of additive effects indicates that plant height for each variety shows differences in different environments. Moreover there are additive-additive interaction effects for parents (except Zipidamai). The progenies of Ganmuertiao, Supi 1 and risø1508, and progenies of Supi 1 and Zhenongda 3, Zipidamai have shorter plants.

Key words: Barley (*Hordeum distichum L.*); ADAA model; Genetic variance; Estimation of genetic effects; Culm genetic traits