

云南香型软米水稻资源农艺性状遗传效应研究

罗 龙, 陶永宏, 韦永贵, 罗天刚, 卢光辉, 杨 芬, 李仕金, 赵大伟, 申世安, 李存龙

(云南省文山州农业科学院稻作研究所, 文山 663000)

摘要: 选择 5 份云南地方香型软米水稻种质资源和 6 份自育香型软米保持系按 5×6 不完全双列杂交设计 (NC II) 配制 30 个组合, 采用加性-显性-上位性遗传模型, 分析云南香型软米 11 个农艺性状的遗传效应。结果表明, 云南香型软米多数农艺性状的遗传主要受加 $\times$ 加上位性效应、加性 $\times$ 环境效应、显性 $\times$ 环境效应的影响, 还存在不同程度的加性效应和显性效应, 单株产量受基因加性效应、显性效应、加 $\times$ 加上位性效应、加性 $\times$ 环境效应、显性 $\times$ 环境效应的影响; 株高、有效穗的遗传率以普通狭义遗传率为主, 其他性状的普通狭义遗传率和互作狭义遗传率均达极显著水平; 产量构成性状之间存在不同类型和不同程度的遗传相关, 多数性状之间以加 $\times$ 加上位性、加性 $\times$ 环境和显性 $\times$ 环境互作效应显著。

关键词: 香型软米; 农艺性状; 遗传效应; 遗传率; 遗传相关

Genetic Effects of Agronomic Traits in Yunnan Aromatic Soft Rice Resources

LUO Long, TAO Yong-hong, WEI Yong-gui, LUO Tian-gang, LU Guang-hui, YANG Fen,

LI Shi-jin, ZHAO Da-wei, SHEN Shi-an, LI Cun-long

(Institute of rice science, Yunnan Wenshan Academy of Agricultural Sciences, Yunnan Wenshan 663000)

Abstract: The genetic effects of 11 agronomic traits were analyzed using an additive-dominance-epistasis model in incomplete diallel cross (NCII) design experiment. A total of 30 crosses were derived from 5 aromatic soft rice landraces in Yunnan as female parents and 6 own-breeding aromatic soft maintenance lines as male parents. The results showed that most agronomic traits of aromatic soft rice were affected by additive $\times$ additive epistasis, additive $\times$ environment interaction and dominance $\times$ environment interaction, and the additive effect and dominance effect were detected at different levels. Yield per plant was affected by gene additive effect, dominance effect, additive $\times$ additive epistasis, additive $\times$ environment interaction, dominance $\times$ environment interaction. The general narrow sense heritability of plant height and panicle number was predominant and the other traits of the general narrow sense heritability and interactive narrow sense heritability have significance at 0.01 level; The genetic correlation among yield components were detected at different types and levels, and the genetic correlation among most traits were mainly affected by additive $\times$ additive epistasis, additive $\times$ environment interaction, and dominance $\times$ environment interaction.

Key words: Aromatic soft rice; Agronomic traits; Genetic effects; Heritability; Genetic correlation

水稻大多数性状是典型的数量性状, 其性状的表达受基因的加性效应、显性效应、上位性效应及基因与环境互作效应的影响, 是基因与环境共同作用的产物, 环境条件的不同可能导致基因表达方式或程度的差异^[1]。为了深刻揭示基因与环

境互作的生物学本质及其在育种上的应用, 朱军^[2]提出包括基因型 $\times$ 环境互作的二倍体生物数量性状模型, 为分析基因型 $\times$ 环境互作效应提供了有效的分析方法。云南是世界公认的中国稻种最大的遗传和生态多样性中心, 是中国稻种优异

收稿日期: 2011-12-19 修回日期: 2012-02-14

基金项目: 云南省重点新产品开发计划项目 (2009BB09); 云南省科技创新人才计划项目 (2009CI086); 云南省文山州重大科技攻关项目

作者简介: 罗龙, 硕士, 农艺师, 主要从事水稻遗传育种研究。E-mail: dzhx77@163.com

通信作者: 李存龙, 研究员, 主要从事水稻遗传育种研究。E-mail: licunlong@sohu.com

种质的富集中心,是特优质香型软米水稻的原产地^[3-5]。很多水稻育种机构纷纷从云南引进香型软米水稻材料创建优质杂交稻亲本,推进了我国优质杂交水稻育种的发展^[6-7]。然而,这些资源尤其是地方香型软米水稻资源的农艺性状究竟有何遗传特点,如何有效利用其转育新的优质杂交水稻亲本,目前报道较少。为了提高优质高产香型软米杂交水稻育种效率,本研究在实施云南香型软米水稻杂种优势利用过程中,开展了香型软米水稻资源主要农艺性状遗传效应研究。为云南香型软米育种中亲本选配的准确性,为后代选择的预见性、有效性等提供理论参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以不同生态类型的云南地方香型软米水稻种质资源和香型软米保持系为材料,共计 11 份。其中地方香型软米水稻品种资源 5 份,即八宝谷、缅甸黄版所、豪木西、豪木吕、豪木允;保持系 6 份,即文 19B、文香 24B、文香 25B、文香 28B、文 264B、文香 281B,均为云南省文山州农业科学院自主选育的香型软米保持系。

1.2 试验方法

2008 年 7 月在云南省文山州农科所网室,以地方香型软米水稻品种资源为母本,以保持系为父本,

按 5×6 不完全双列杂交设计(NCⅡ)配制成 30 个组合。2009 年在文山州农科院试验基地种植 30 个杂交组合及其 11 个亲本,收获 F₂ 种子。2010 年在文山州农科院基地,亲本、F₁ 每小区种植 4 行,每行 12 株共 48 株,F₂ 每小区种植 10 行,每行 12 株共 120 株。随机区组排列,3 次重复,单本移栽,株行距 13.3cm×20cm。田间管理与一般大田相同。成熟时随机取中间行 10 株,考察其株高、穗长、总粒数、实粒数、结实率、千粒重、全生育期、有效穗、剑叶长、剑叶宽和单株产量。

1.3 分析方法

采用 ADAA 模型^[2]进行加性-显性-上位性效应分析,同时进行遗传相关分析。采用最小范数二阶无偏估算 MINQUE(1)法,利用亲本、F₁、F₂ 3 个世代平均数估算各方差分量及方差比率,用以基因型为抽样单位的 jackknife 抽样方法估算各项统计量的标准误,然后检验各遗传参数的显著性。试验数据用 QGA Station 1.0 软件进行分析计算。

2 结果与分析

2.1 性状的遗传方差分析

性状的遗传方差分量分析见表 1。由表 1 可以看出,各性状都存在显著的遗传变异。株高的显性方差、加×加上位性方差、显性×环境方差、上位性×环境方差达极显著水平;穗长的显性方差、加×加

表 1 主要农艺性状的遗传方差分量

Table 1 Estimation of genetic variance components of agronomic traits

性状 Traits	加性 V _A	显性 V _D	加×加上位性 V _{AA}	加性×环境 V _{AE}	显性×环境 V _{DE}	上位性×环境 V _{AAE}	机误 V _e
株高 Plant height	0.000	142.623 **	499.169 **	0.000	81.674 **	5.163 **	28.216 **
穗长 Panicle length	0.000	1.399 **	2.938 **	0.000	0.000	0.954 **	1.840 **
总粒数 Spikelets per panicle	0.000	0.000	806.295 **	536.467 **	1478.030 **	0.000	801.747 **
实粒数 Filled grains per panicle	0.000	0.000	215.912 **	181.712 **	688.474 **	0.000	664.263 **
结实率 Seed setting rate	0.000	0.000	56.645 **	67.400 **	365.662 **	0.000	62.233 **
千粒重 1000-grain weight	0.000	0.000	2.145 **	0.486 **	2.211 **	0.000	0.348 **
全生育期 Growth duration	0.000	0.000	168.738 **	65.866 **	332.221 **	0.000	4.393 **
有效穗 Panicle number	0.102 **	0.737 **	0.000	0.000	1.011 **	0.000	1.887 **
剑叶长 Flag leaf length	0.000	0.000	10.818 **	5.567 **	14.594 **	0.000	20.894 **
剑叶宽 Flag leaf width	0.005 **	0.011 **	0.002 **	0.002 **	0.000	0.004 **	0.012 **
单株产量 Yield per plant	8.914 **	1.398 **	12.561 **	6.958 **	74.983 **	0.000	8.741 **

* 和 ** 分别表示 0.05 和 0.01 水平显著。下同
* and ** indicate the significance at 0.05 and 0.01 level, respectively. The same as below. V_A = Additive effect; V_D = Dominant effect; V_{AA} = Additive × Additive interaction effect; V_{AE} = Additive × environmental interaction effect; V_{DE} = Dominant × environmental interaction effect; V_{AAE} = Additive × Additive with environmental interaction effect; V_e = Environmental effect

上位性方差、上位性×环境方差达极显著水平;总粒数的加×加上位性方差、加性×环境方差、显性×环境方差达极显著水平;实粒数、结实率、千粒重、全生育期的加×加上位性方差、加性×环境方差、显性×环境方差达极显著水平;有效穗的加性方差、显性方差、显性×环境方差达极显著水平;剑叶长的加×加上位性方差、加性×环境方差、显性×环境方差达极显著水平;剑叶宽的加性方差、显性方差、加×加上位性方差、加性×环境方差、上位性×环境方差达极显著水平;单株产量的加性方差、显性方差、加×加上位性方差、加性×环境方差、显性×环境方差达极显著水平。

进一步对性状遗传方差比率分析表明(表2),株高、穗长主要受加×加上位性效应的影响,方差分量比率分别达66.00%和41.2%;千粒重主要受加

×加上位性效应、显性×环境效应影响,方差分量比率分别达41.3%和42.6%;总粒数、实粒数、结实率、全生育期、有效穗、剑叶长、单株产量主要受显性×环境效应的影响,方差分量比率分别为40.8%、39.3%、66.2%、58.2%、27.1%、28.2%、66.1%;剑叶宽主要受显性效应影响,方差分量比率为30.0%。

综上分析表明,云南香型软米多数农艺性状的遗传主要受加×加上位性效应、加性×环境效应、显性×环境效应的影响,同时,还受加性效应和显现效应的影响,不同性状遗传效应的程度和作用方式有所差异,特别是单株产量同时受基因加性效应、显性效应、加×加上位性效应、加性×环境效应、显性×环境效应的影响,说明云南香型软米产量性状的表达异常复杂。

表2 主要农艺性状的遗传方差分量比率估计值

Table 2 Estimation of ratio of genetic variance components of agronomic traits

性状 Traits	加性 V_A/V_P	显性 V_D/V_P	加×加上位性 V_{AA}/V_P	加性×环境 V_{AE}/V_P	显性×环境 V_{DE}/V_P	上位性×环境 V_{AAE}/V_P	机误 V_e/V_P
株高 Plant height	0.000	0.188 **	0.660 **	0.000	0.108 **	0.007	0.037 **
穗长 Panicle length	0.000	0.196 **	0.412 **	0.000	0.000	0.134 **	0.258 **
总粒数 Spikelets per panicle	0.000	0.000	0.223 **	0.148 **	0.408 **	0.000	0.221 **
实粒数 Filled grains per panicle	0.000	0.000	0.123 **	0.104 **	0.393 **	0.000	0.379 **
结实率 Seed setting rate	0.000	0.000	0.103 **	0.122 **	0.662 **	0.000	0.113 **
千粒重 1000-grain weight	0.000	0.000	0.413 **	0.094 **	0.426 **	0.000	0.067 **
全生育期 Growth duration	0.000	0.000	0.295 **	0.115 **	0.582 **	0.000	0.008 **
有效穗 Panicle number	0.027 **	0.197 **	0.000	0.000	0.271 **	0.000	0.505 **
剑叶长 Flag leaf length	0.000	0.000	0.209 **	0.107 **	0.282 **	0.000	0.403 **
剑叶宽 Flag leaf width	0.125 **	0.300 **	0.065 **	0.056 **	0.000	0.119 **	0.335 **
单株产量 Yield per plant	0.078 **	0.011	0.111 **	0.061 **	0.661 **	0.000	0.077 **

V_P = Phenotypic effect

2.2 遗传率分析

植物性状的表型既决定于基因型,又受环境条件的影响,一般来说若表型值中遗传分量所占比例较大,则该性状传递给后代的效率就高,若所占比例小,传递给后代的效率就低。如果一个性状的表型变异主要决定于遗传效应,则应用遗传育种手段改良群体的遗传组成,可望取得预期的效果。在遗传变异中,如果加性效应是主要分量,在早期分离选择常能获得较好的效果。但是植物性状的遗传往往受基因与环境互作的影响,根据朱军^[2]提出的方法将狭义遗传率分为普通狭义遗传率和互作狭义遗传率,对于选择而言,两种遗传率都是有效的。根据普

通狭义遗传率预测选择效果,只能度量特定环境条件下的选择效率偏差,有较为广泛的应用价值。如果需要估计在某一环境条件下选择的总效应,应该采用总的狭义遗传率进行预测。

本研究中株高的普通狭义遗传率达极显著水平,互作狭义遗传率较小,说明在不同环境条件下对株高的选择都是有效的。有效穗的狭义遗传率也达极显著水平,但互作狭义遗传率为0。其他性状的遗传除显著存在普通狭义遗传率外还显著存在互作狭义遗传率,说明这些性状的遗传受环境条件的影响较大,在不同的环境条件下选择效果不同(表3)。

表 3 主要性状的遗传率估计值

Table 3 Estimating heritability of main agronomic traits

参数 parameter	株高 Plant height	穗长 Panicle length	总粒数 Spikelets per panicle	实粒数 Filled grains per panicle	结实率 Seed setting rate	千粒重 1000-grain weight	全生育期 Growth duration	有效穗 Panicle number	剑叶长 Flag leaf length	剑叶宽 Flag leaf width
普通狭义遗传率 h_G^2	65.96 **	41.21 **	22.26 **	12.34 **	10.28 **	41.33 **	29.54 **	2.73 **	20.86 **	18.96 **
互作狭义遗传率 h_{GE}^2	0.68	13.38 **	14.81 **	10.38 **	12.21 **	9.36 **	11.53 **	0.00	10.73 **	17.54 **
狭义遗传率 h_N^2	66.64 **	54.58 **	37.07 **	22.73 **	22.49 **	50.69 **	41.07 **	2.73 **	31.59 **	36.49 **

h_G^2 : General narrow sense heritability; h_{GE}^2 : Interactive narrow sense heritability; h_N^2 : Narrow sense heritability

2.3 几个产量性状的遗传相关分析

了解性状间的遗传相关关系对实施多个性状的同步改良或打断性状间的不利连锁有着重要的实际

意义。本研究中几个产量性状的遗传相关关系估计值见表 4。

表 4 主要产量性状的遗传相关系数估计值

Table 4 Estimates of genetic correlations among a few of main yield traits

项目 Item	相关类型 Correlation	总粒数 Spikelets per panicle	实粒数 Filled grains per panicle	千粒重 1000-grain weight	有效穗 Panicle number
单株产量 Yield per plant	加性	0.000	0.000	0.000	1.000 **
	显性	0.000	0.000	0.000	0.831 **
	加 × 加上位性	-0.303	-0.274	0.387 **	0.000
	加性 × 环境	-0.773 **	-0.094	1.000 **	0.000
	显性 × 环境	-0.546 **	-0.311	0.598 **	-0.342
总粒数 Spikelets per panicle	上位性 × 环境	0.000	0.000	0.000	0.000
	加性		0.000	0.000	0.000
	显性		0.000	0.000	0.000
	加 × 加上位性		-0.715 **	-0.707 **	0.000
	加性 × 环境		0.142 **	-0.926 **	0.000
实粒数 Filled grains per panicle	显性 × 环境		-0.216 **	-0.837 **	-0.696 **
	上位性 × 环境		0.000	0.000	0.000
	加性			0.000	0.000
	显性			0.000	0.000
	加 × 加上位性			-0.672 **	0.000
千粒重 1000-grain weight	加性 × 环境			-0.038	0.000
	显性 × 环境			-0.498 **	0.179
	上位性 × 环境			0.000	0.000
	加性				0.000
	显性				0.000
	加 × 加上位性				0.000
	加性 × 环境				0.000
	显性 × 环境				0.553 *
	上位性 × 环境				0.000

由表 4 可知,总粒数与单株产量的加性 × 环境、显性 × 环境间达极显著的负相关,千粒重与单株产量的加 × 加上位性、加性 × 环境、显性 × 环境间达极显著的正相关,有效穗与单株产量的加性间达极显著的正相关,说明千粒重和有效穗的增加能显著地提高单株产量,但在不同的环境条件下会因总粒数的增加而减弱其遗传效应。实粒数与总粒数的加 × 加上位性、显性 × 环境间呈极显著负相关,千粒重与总粒数的加 × 加上位性、加性 × 环境、显性 × 环境间

呈极显著负相关,有效穗与总粒数的显性 × 环境间呈极显著负相关,千粒重与实粒数的加 × 加上位性、显性 × 环境间呈极显著负相关,说明千粒重和有效穗的增加均会降低总粒数,千粒重的增加会显著影响实粒数,另外,有效穗与千粒重的显性 × 环境达极显著正相关。以上结果表明,穗数和粒重在云南香型软米水稻育种中显得尤为重要,在不同的环境条件下既可以通过选择加以固定,也可以通过杂种优势利用实现穗数与粒重之间的矛盾,从而实现产量

的突破,但都应兼顾环境条件的影响。

3 讨论

杂种优势利用的目的是将各性状的有利基因有效配置于同一品种。已有不少学者对水稻重要农艺性状的杂种优势进行了研究,对培育高产杂交稻做出了重大贡献。由于云南软米品质优良,因而利用具有优良米质的云南软米与产量性状优良基因的亲本配置,对于充分利用杂种优势具有很重要的意义。李存龙等^[8-9]把香型软米资源的香味、软米基因导入杂交水稻亲本,培育出多个品质优异的保持系、恢复系和不育系等优质杂交水稻亲本以及优质常规水稻品种。为尽快选育出品质优异的杂交水稻亲本,近年来许多国内外水稻育种家从云南引进香型软米资源作育种亲本材料,有些已经成功培育出优质杂交水稻亲本和常规稻新品种^[6]。显然,掌握云南香型软米种质资源主要农艺性状的遗传特点对优质杂交水稻育种来说,显得尤为重要。水稻大多数的农艺性状是典型的数量性状,受基因加性效应、显性效应、基因间上位性效应及基因与环境互作效应的共同影响,因而遗传相当复杂^[10]。研究表明,云南香型软米主要农艺性状存在极显著的遗传变异,多数性状的遗传主要受加 $\times$ 加上位性效应、加性 $\times$ 环境效应、显性 $\times$ 环境效应的影响,同时,还受加性效应和显性效应的影响,不同性状遗传效应的程度和作用方式有所差异,这与左清凡等^[11]的研究结果相似。特别是单株产量同时受基因加性效应、显性效应、加 $\times$ 加上位性效应、加性 $\times$ 环境效应、显性 $\times$ 环境效应的影响,说明既可以通过选择加以固定培育香型软米高产品种,也可以通过利用杂种优势发掘香型软米杂交水稻的产量潜力,但因显性 $\times$ 环境互作效应的存在,其杂种优势的表现会因为环境的不同呈现出一定的差异。本研究还发现,除有效穗外所研究的其他性状均存在极显著的加 $\times$ 加上位性效应。近年的研究表明,上位性效应是数量性状表达和杂种优势的重要遗传基础^[12],是可以通过选择而稳定遗传的,因此,充分利用云南香型软米资源,通过杂交后代的基因重组实现云南香型软米杂种优势利用是行之有效的。

关于水稻遗传率,徐兴伟等^[13]、游晴如等^[14]做过很多研究。可能由于都没有考虑各性状的加 $\times$ 加上位性效应及基因与环境互作的影响,相同

性状的遗传率大小及排序均有一定的差异,一些性状的狭义遗传率大小和排序在不同研究中波动较小,如粒长宽比、粒长、着粒密度,而一些性状则有较强的波动性,如结实率、有效穗和单株产量等。本研究根据朱军^[2]提出的方法将狭义遗传率分为普通狭义遗传率和互作狭义遗传率,结果表明,株高、有效穗均以普通狭义遗传率为主,其他性状都存在极显著的普通狭义遗传率和互作狭义遗传率,因此,对这些性状既可以通过对杂交后代的选择来加以固定,也可以通过杂种优势利用加以实现,但都应考虑基因与环境互作的影响,从而制定行之有效的选育计划。

水稻产量的形成相当复杂,是品种、生态环境和栽培技术有机的结合,受诸多性状联合制约和影响。彭俊华等^[15]认为,首先应考虑品种的分蘖力和成穗率,在一定穗数的基础上,尽量提高粒重,而片面强调大穗是不恰当的。刘建丰等^[16]研究表明超高产杂交稻产量的增加不是依赖单位面积上穗数的增加,而是必须在一定穗数的基础上大幅度增加每穗粒数以扩大库容,并保证源的有效供给以提高子粒充实系数。说明产量构成性状的改良需要注意产量性状之间的相关性。本研究通过对各产量构成性状的遗传相关分析表明,千粒重和有效穗的增加能显著地提高单株产量,但在不同的环境条件下会因总粒数的增加而减弱其遗传效应,千粒重和有效穗的增加均会影响总粒数和实粒数的表达。可见各性状间存在显著的交互关系,某一性状的加强伴随着其他性状的削弱。因此,要提高云南香型软米杂交稻产量,必须考虑在不同环境条件下根据育种目标协调好穗数、粒数和粒重的相互关系。

参考文献

- [1] 黄英姿,毛成盛. 基因型与环境互作研究进展[J]. 作物学报, 1992, 18(2): 116-125
- [2] 朱军. 遗传模型分析方法[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997: 66-87, 175-201
- [3] 刘旭,黎裕,曹永生,等. 中国禾谷类作物种质资源地理分布及富集中心研究[J]. 植物遗传资源学报, 2009, 10(1): 1-8
- [4] 曾亚文,王象坤,杨忠义,等. 云南稻种资源核心种质库构建及其利用前景[J]. 植物遗传资源科学, 2000, 1(3): 12-16
- [5] 曾亚文,李自超,申时全,等. 云南地方稻种的多样性及优异种质研究[J]. 中国水稻科学, 2001, 15(3): 169-174
- [6] 林纲,赵德明,李云武,等. 优质浓香型不育系宜香 I A 通过技术鉴定[J]. 杂交水稻, 2001, 16(1): 3
- [7] 李存龙,杨芬,罗龙,等. 香型软米恢复系文恢 206 选育及应用研究[J]. 西南农业学报, 2007, 20(4): 581-585
- [8] 李存龙,杨芬,罗龙,等. 云南香型软米水稻资源及在水稻育种中的研究利用[J]. 西南农业学报, 2008, 21(5): 1450-1455

(下转第 1004 页)