

水稻白叶枯病的抗性遗传及其在杂交后代选择效果的研究*

王润华 卢永根

(华南农业大学农学系, 广州, 510642)

摘要 研究了玻璃占、辐竹 2 选、矮澄辐 2 号及辐包矮 1 号等 4 个华南籼稻品种的白叶枯病抗性遗传。结果表明: 供试品种的抗性属多基因遗传, 控制单株平均病斑长的最少基因数 $k=5$; 广义遗传力的平均 $h_b^2=78.59\%$; 在入选率为 0.05 的条件下, 对单株平均病斑长作负向选择, 遗传进度的平均 $\Delta G=-5.376 \pm 0.903$ (cm); 4 个抗/感组合的 F_2 均出现抗性超亲的个体, 平均出现率为 4.24%; 以不同组合 F_2 的超亲个体相互杂交定向选择至 F_3 , 多数组合内抗性基本稳定, 选择效果比抗/感单交组合好。

关键词 水稻; 白叶枯病; 抗性遗传; 选择效果

中图分类号 Q384

自 50 年代以来, 国内外对水稻白叶枯病的抗性遗传开展系统的研究, 迄今已有 30 多年, 已鉴定, 命名并重新整理的抗病性主效基因共 14 个, 其中某些基因应用于抗病育种业已取得良好的效果(章琦, 1990)。对多基因遗传抗源的育种价值, 虽为不少学者所肯定, 但实际开展研究仍极少。蔡简熙等(1990)研究了籼稻辐竹 2 号及其系选品种辐竹 2 选的抗性遗传, 确认该两个品种属多基因遗传方式; 并在中抗/中抗组配的 F_2 群体中, 发现 7.99% 的抗性超亲个体, 但对这些抗性较高的个体未有对其后代进一步追踪。作者(1994)按 Hayman 模型分析了抗病性遗传效应的组分, 认为某些组合的显性和上位性效应较大, 可能成为对准确选择的重要干扰因素。本试验以 4 个华南籼稻抗源为母本, 以高感病对照种 TN1 为父本相组配, 以研究供试品种的抗性遗传方式; 并对 F_2 群体中出现的抗性超亲个体的遗传动态进行跟踪, 以研究定向选择的效果, 为抗病育种提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

供试亲本材料有玻璃占、辐竹 2 选、矮澄辐 2 号及辐包矮 1 号等 4 个具不同抗级的华南籼稻品种, 并加入标准感病籼稻品种 TN1 共 5 个品种。各供试品种材料经 2 代套袋自交。

1.2 试验地点、时间

试验于华南农业大学实习农场进行。田间试验于 1991 年早季至 1993 年晚季完成, 历时 3 年 6 造。

1.3 接种鉴定方法

鉴别菌株由华南农业大学植保系提供, 编号为 Rx-139。该菌株属第 IV 群, 经致病力

1994-06-08 收稿

* 广东省自然科学基金项目

鉴别,被确认具有稳定高致病力(王润华等,1988)。于剑叶全出后一周,以新鲜制备的、浓度为 3×10^{11} 个/L菌液剪叶接种,每个亲本及 F_1 各接种 60 株, F_2 接种 200 株以上, F_3 每个组合接种 60 个株系,每个株系接种 100 株。接种后 3 周调查病斑长,根据单株平均病斑长划分抗级(表 1)。

表 1	抗 级 分 级 标 准					
抗 级	R ^a	R	MR	MS	S	S ^b
单株平均病斑长/cm	0.1 ~ 1.0	1.1 ~ 2.0	2.1 ~ 4.0	4.1 ~ 8.0	8.1 ~ 12.0	>12.0

1.4 统计分析方法

1.4.1 广义遗传力 $h_b^2(\%)=(V_g/V_p)\times 100$ 。式中, V_g 为遗传方差, V_p 为表型方差,即 F_2 群体方差, $V_g=V_{F_2}-V_e$, V_e 为环境方差,等于两亲本及 F_1 方差的平均。

1.4.2 遗传进度 $\Delta G=k(V_g h_a^2)^{1/2}$ 。式中, k 为选择压力,取入选率 $q=0.05$ 时,选择压力 $k=2.06$ 。

1.4.3 基因数目的估算采用两种方法 Wright(1934)法, $K=(p_1-p_2)^2/8V_g$, 式中 P_1,P_2 分别为两亲本平均值;Panse(1940)法 $K=(V_{2F_3}-V_e)^2/(V_{VF_3}-2V_{2F_3}/m-1)$ 。式中, V_{2F_3} 为 F_3 株系方差的平均, V_{VF_3} 为 F_3 株系方差的方差, m 为每个 F_3 株系的单株数,本试验 $m=100$ 。

2 结果与分析

2.1 抗/感组配的 F₂ 分布

以高感标准种 TN1 为父本,分别与 4 个供试亲本相组配,4 个组合 F_2 单株平均病斑长(cm)分布见图 1。4 个组合 F_2 的分布均为单峰曲线,接近正态分布,表现出多基因遗传的共同特征。

2.2 双亲中值、F₁、F₂ 的比较

4 个组合单株平均病斑长的亲本平均值(P_1,P_2)、双亲中值(MP)及 F_1,F_2 群体平均值见表 2。

从单株平均病斑长看, $MP>F_2>F_1$,4 个组合表现相一致,表明存在负显性。个体之间,在正负效基因比率相等的条件下,杂合型的抗病性将强于纯合型。这意味着,任何一个杂种群体经自交提纯,株系平均抗病性将有所降低。

2.3 遗传力、遗传进度及基因数目的估算

表 3 列出 4 个组合的遗传力、遗传进度的理论估算值和实际测定值,以及用 Wright 法和 Panse 法估算的加性基因数目。

4 个组合广义遗传力的总平均为 78.59%,比王润华等(1994)以 8×8 完全双列杂交按 Hayman 模型估算结果稍低,即使如此,与一般农艺性状相比,抗白叶枯病的遗传力也是比

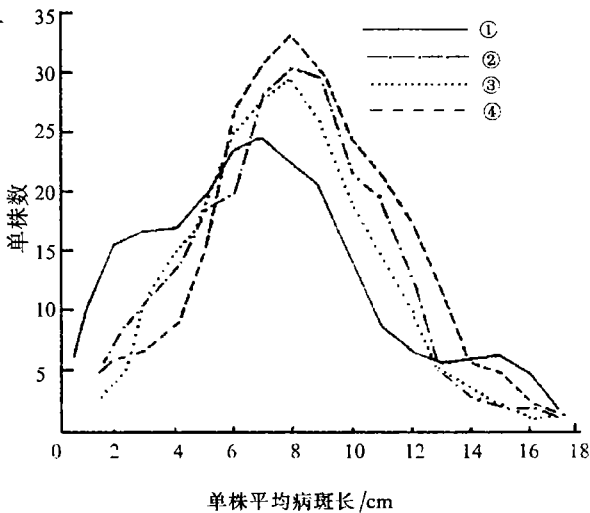


图 1 4 个组合 F_2 群体单株平均病斑长分布

① 玻璃占/TN₁(n=238); ② 矮澄辐 2 号/TN₁(n=209)
③ 辐竹 2 选/TN₁(n=236); ④ 辐包矮 1 号/TN₁(n=257)

较高的。由此可预见选择的有效性。

表 2 4 个组合的 P_1 , P_2 , MP, F_1 , F_2 单株平均病斑长

cm

组合名称	P_1	P_2	MP	F_1	F_2
玻璃占/TN1	1.63 ± 0.562	13.13 ± 1.281	7.38	6.24	7.14
辐竹 2 选/TN1	3.11 ± 0.673	13.13 ± 1.281	8.12	6.88	7.76
矮澄辐 2 号/TN1	3.88 ± 1.102	13.13 ± 1.281	8.50	6.74	7.62
辐包矮 1 号/TN1	4.42 ± 1.254	13.13 ± 1.281	8.78	7.64	8.45

表 3 4 个组合估算的遗传力、遗传进度和基因数目

组合名称	遗传力 (h_b^2)/%	遗传进度 (ΔG)		基因数目估算值 (K)	
		理论估值	实测值	Wright 法	Panse 法
玻璃占/TN1	81.76	-6.721	-5.387	1.270	4.938
辐竹 2 号/TN1	76.19	-4.967	-5.269	1.645	4.346
矮澄辐 2 号/TN1	78.36	-4.779	-2.958	1.557	4.790
辐包矮 1 号/TN1	78.05	-5.038	-4.178	1.238	4.190

表 3 列出了对单株平均病斑长作负向选择, 在入选率 $q=0.05$ 条件下, 4 个组合的遗传进度理论估值, 其变幅为 $-4.779 \sim -6.721$, 平均值为 -5.376 ± 0.903 , 这就是说, 如果在 F_2 群体中, 将抗性最强的 5% 个体作为入选对象, 可预见 F_3 群体的单株平均病斑长, 将比 F_2 群体平均值减少 5.376 cm。为验证遗传进度理论估值的可靠性, 按既定入选率 ($q=0.05$), 于 F_3 进行了实际测定, 结果也列于表 3, 并对理论估值与实际测定值作适合性测验, 得 $\chi^2 = 1.124$, 差异不显著。

用 Wright 法和 Panse 法分别估算加性基因数目, 考虑到多种遗传因素都会造成估值偏小, 对估算结果按“只进不舍”的原则取整。于是 Wright 法估算结果为 2 对基因; 而 Panse 法的估算结果为 5 对基因。从遗传机理看, Wright 法因受亲本基因分布状况的影响而使基因数的估值偏小, Panse 法则不受此影响, 当以 Panse 法的估算结果可信。而且, 这也正好表明供试亲本的基因分布属非集中分布类型, 预示着对杂交后代分离群体作定向选择有可能提高抗病性。

2.4 超亲遗传

当以单株为平均病长的低值亲本 (母本) 的 $\bar{X}_1 - 1.96S_1$ 为超低亲界限; 以高值亲本 (TN1) 的 $\bar{X}_2 - 1.96S_2$ 为超高亲界限; 计数 4 个组合 F_2 群体中的超亲个体数见表 4。不同组合超低亲 (抗) 率变幅为 2.94% ~ 5.93%, 平均为 4.24%。 F_2 群体中所出现的超低亲 (抗) 个体不可能都是纯合型, 对这些个体跟踪至 F_3 , F_3 株系的抗性反应见表 5。

表 4 4 个组合 F_2 群体中的超亲个体数

组合名称	F_2 群体 总数	超低亲 (抗)		超高亲 (感)	
		个体数	百分率/%	个体数	百分率/%
玻璃占/TN1	238	7	2.94	9	3.78
辐竹 2 选/TN1	236	14	5.93	5	2.12
矮澄辐 2 号/TN1	209	8	3.83	3	1.44
辐包矮 1 号/TN1	257	11	4.28	5	1.95
总 和	943	40		22	

表 5 F₂ 的超亲个体在 F₃ 不同抗性反应的株系数

组合名称	抗性反应				总和
	R	MR	MS	继续分离	
玻璃占/TN1	2	1	0	4	7
辐竹 2 选/TN1	2	4	0	8	14
矮澄辐 2 号/TN1	1	1	0	6	8
辐包矮 1 号/TN1	1	5	1	4	11
总 和	6	11	1	22	40

4 个组合中 F₂ 群体总共出现 40 个超低亲个体。其中 6 个个体达到 R^h 抗级,但到了 F₃ 都降为 R 抗级;F₂ 余下的 34 个超低亲个体均为 R 抗级,到了 F₃,MR 抗级的有 11 个株系、MS 抗级的有 1 个株系,此外尚有 22 个株系抗性继续分离。抗性分离的 F₃ 株系,占 F₂ 超低亲个体总数的 55%。但我们也注意到,在继续分离的株系中,仍出现一定数量的 R 及 MR 抗级的个体,并非完全失去其选择价值。

2.5 F₂ 超低亲个体相组配后代的定向选择效果

在 F₂ 群体的超低亲个体中,每个组合选择 R 抗级、农艺性状好的个体相组配,共得 6 个复交组合。每个复交组合的 F₁ 种植 30 株以上,在复交 F₁ 中,每组合 R^h、R 及 MR 3 个抗级各选 5 个单株作为 F₂ 株系,F₂ 的每个株系种植 100 个单株;在 F₂ 中继续按既定抗级定向选择,跟踪至 F₃。每个世代计算出同一抗级 5 个株系方差的平均见表 6。

表 6 F₂ 超亲个体相组配按既定抗级选择 3 个世代的株系方差的平均

组合名称	病级选择	F ₁	F ₂	F ₃
(玻璃占/TN1)F ₂	R ^h	11.376	3.663	2.384
// (辐竹 2 选/TN1)F ₂	R	9.364	3.032	0.835
	MR	8.293	4.871	1.216
(玻璃占/TN1)F ₂	R ^h	9.806	2.212	—
// (矮澄辐 2 号/TN1)F ₂	R	10.330	1.284	1.944
	MR	12.357	3.233	1.684
(玻璃占/TN1)F ₂	R ^h	10.372	—	—
// (辐包矮 1 号/TN1)F ₂	R	11.293	1.376	0.875
	MR	9.608	3.774	2.641
(辐竹 2 选/TN1)F ₂	R ^h	8.256	3.311	—
// (矮澄辐 2 号/TN1)F ₂	R	10.328	1.257	0.414
	MR	8.293	4.871	1.216
(辐竹 2 选 /TN1)F ₂	R ^h	8.273	3.684	—
// (辐包矮 1 号/TN1)F ₂	R	7.528	4.247	1.033
	MR	9.322	2.608	2.471
(矮澄辐 2 号/TN1)F ₂	R ^h	—	—	—
// (辐包矮 1 号/TN1)F ₂	R	10.363	3.252	2.664
	MR	9.375	2.426	1.230

从表 6 可见, 对相继世代进行定向选择, 随着世代数增大, 株系方差总的趋势是逐代减小。直至 F_3 , 株系方差的平均已较接近甚至小于原纯系亲本的方差, 表明入选株系已趋于纯合化。

在有选择的条件下, 所有复交组合 R 及 MR 抗级的株系都能延续至 F_3 ; R^h 抗级的株系只有 (玻璃占/TN1) F_2 /(辐竹 2 选/TN1) F_2 组合能延续到 F_3 , 大多数组合只在 F_1 、 F_2 世代出现过。由此可见, 由具有 R 及 MR 抗级的亲本所参与的复交组合, 虽不能认为绝对不可能出现 R^h 抗级的后代, 但出现概率极低; 即使有所出现, 于相继世代中大多数也不易保存。尽管如此, 从总体来看, F_2 超低亲个体的复交组合, 似乎比单交组合更有利于在后代中巩固入选株系的抗级。

3 讨论

3.1 杂交方式与选择效果

多基因遗传的抗源多为 MR 抗级。试验结果表明, 无论 R/MR、MR/MR 以及 MR/S 组配 F_2 群体均可能出现抗性超亲个体, 但这些超亲个体未必能在后代中保持其抗性水平。既可能出现抗性分离, 也可能降低抗级, 只有少数个体的抗性水平能延续到 F_3 株系。而从总的选择效果看, 抗/感单交组合 F_2 的抗性超亲个体在后续世代中能保持抗性水平的株系比率较小, 以不同组合 F_2 中的超亲个体再作复合杂交, 在定向选择的条件下, 似乎更有利于在后续世代中保持入选株系的抗性水平。

3.2 多基因遗传抗源的利用

早在 70 年代初, Nakai 等 (1974, 1975) 就曾经以辐照处理感病品种, 从 M_2 中鉴定出多基因遗传的抗病突变体。至今近 20 年, 虽然各国学者不断开展多方面的研究, 然而, 单独利用多基因遗传抗源作抗病育种, 确实没有见到成功地报导。一个重要的原因恐怕是对多基因的选择要比对主基因的选择困难得多。伍尚忠等 (1990) 报导, 源于玻璃占/六二占 (IR661 系选品种) 组合的品种玻璃矮, 被证明携带一个显性抗病基因及一组微效多基因。玻璃矮具稳定的高抗病性, 而且其衍生品种玻惠占、玻齐占等也能继承玻璃矮的抗病性。多基因遗传的抗源有利于扩大抗谱而提高抗性的稳定性和持久性, 以 R/MR 组配而选育出具稳定抗性的品种看来是可能的。而其中 MR 抗级的亲本多属于多基因遗传。以多基因遗传抗源与主基因遗传抗源相结合, 不失为抗病育种的一条值得探讨的途径。

参 考 文 献

- 王润华, 黎祖强, 王国昌, 等. 1988. 水稻白叶枯病抗原与病原间互作效应的研究. 华南农业大学学报, 9(2): 47~55
- 王润华, 卢永根, 周燕玲, 等. 1994. 水稻白叶枯病抗性遗传效应的组分分析. 华南农业大学学报, 15(1): 40~46
- 伍尚忠, 徐美明, 林壁润, 等. 1990. 华南籼稻抗白叶枯病遗传研究: II 水稻品种玻璃矮的抗病性遗传. 见: 朱立宏主编. 主要作物抗病性遗传进展. 南京: 江苏科学技术出版社, 38~41
- 章 琦. 1990. 水稻白叶枯病的抗性和遗传研究进展. 见: 朱立宏主编. 主要农作物抗病性遗传研究进展. 南京: 江苏科学技术出版社, 1~13
- 蔡简熙, 周燕玲, 王少毅, 等. 1990. 辐照诱导水稻抗白叶枯突变的遗传研究. 华南农业大学学报, 11(2): 1~8

- Nakai H, Goto M. 1974. An approach for breeding varieties of rice resistant to bacterial leaf blight with induced mutations. J Agric Sci Camb. (84):167~172
- Nakai H, Goto M. 1975. Studies on mutations breeding of rice for bacterial leaf blight resistance. I. Variation in bacterial leaf blight reactions found in M_2 generation. SABRAO I. 7: 159~170
- Panase V G. 1940. Application of genetics to plant breeding: II The inheritance of quantitative characters and plant breeding. J Genet. 40: 283~302
- Wright, Sewall. 1934. An analysis of variability in number of digits in an inbred strain of guinea pigs. Genetics. 19: 506~536

STUDIES ON INHERITANCE OF RESISTANCE TO BACTERIAL BLIGHT AND ITS SELECTION EFFECT WITHIN HYBRID PROGENIES IN RICE

Wang Runhua Lu Yonggen

(Dept. of Agronomy, South China Agr. Univ., Guangzhou .510642)

Abstract

The inheritance of resistance to bacterial blight (*Xanthomonas campestris* pv. *oryzae*) of four *hsien(indica)* rice cultivars, Bolizhan, Fuzhu No.2 selection, Aichengfu No.2 and Fubaoai No.1, originated from South China, has been studied. Results show that the resistance of all cultivars tested are controlled by polygene. The minimum numbers of genes which govern inheritance of mean leaf lesion length of single plant are $K=5$. Heritability in broad sense $h_b^2=78.59\%$ on an average. Under the condition of 0.05 selected rate, the negative directional selection of mean leaf lesion length/plant has been made and mean genetic advance $\Delta G_{0.05} = -5.376 \pm 0.903(\text{cm})$. All F_2 population of four R/S crosses appear transgressive individuals and the mean rate of occurrence is 4.24%. Reciprocal crosses among F_2 transgressive individuals of various crosses has been made and directional selection would be carried out till F_3 . The resistance of most families are stable. The selection effect is better than R/S single cross.

Key words rice; bacterial blight; inheritance of resistance; selection effect