

水稻过氧化物酶活性变化值 遗传效应的组分分析

刘桂富 王润华

(华南农业大学农学系, 广州 510642)

摘要 以 6 个抗白叶枯病等级不同的品种作 6×6 双列杂交, 按 Hayman 模型对接种前后过氧化物酶活性变化值作遗传分析。结果表明, 在遗传方差中, 加性方差占 34.31%, 显性方差占 46.17%, 上位性方差占 19.50%; 广义遗传率 $H_B^2 = 94.16\%$, 狭义遗传率 $H_N^2 = 31.31\%$; 最少加性基因数 $K = 4$, 显性基因数 $K' = 1$; 具超显性遗传, 且不同亲本正负效基因分布亦有明显的差异。

关键词 水稻; 白叶枯病; 过氧化物酶活性; 遗传组分分析

中图分类号 Q348

过氧化物酶是植物体内重要的氧化酶, 植物体感病后过氧化物酶的活性往往升高 (Jenningo, 1969; 王国梁等, 1986)。水稻品种接种白叶枯病菌后, 过氧化物酶的活性亦有显著的变化, 变化量的大小与水稻品种的感病程度有显著的正相关 (吴功振等, 1981; 叶钟音等, 1984)。鉴于此, 有人建议用过氧化物酶活性的变化值作为植物抗病性的鉴定指标 (吴功振等, 1981; 王国梁等, 1986)。然而目前对过氧化物酶活性变化值遗传规律的研究甚少, 国内仅少数学者作过探讨。本研究以 6 个抗白叶枯病等级不同的品种为亲本作 6×6 双列杂交, 按 Hayman (1954) 模型分析接种白叶枯病菌前后过氧化物酶活性变化值的遗传组成成分, 包括加性基因数, 显性基因数, 群体中的正负效基因频率以及亲本群体中的基因分布等, 以期水稻抗白叶枯病育种提供一些理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试早籼品种 6 个, 包括抗病品种国眉占和 IR22, 感病品种窄叶青 8 号和 TN_1 (标准型感病品种) 以及抗病性介于两者之间的品种七加占 17 号和密阳 53 号, 抗病性由王润华等 (1988) 鉴定。华南农业大学农学系提供品种。

1.2 方法

1993 年秋季完成 6 个亲本的双列杂交, 配制了 15 个正交组合; 1994 年秋季种植这 6 个亲本和 15 个杂交组合材料, 按 3 次重复的随机区组设计, 每小区 15 个单株, 田间管理按常规。

于剑叶全出后一周, 参照王润华等 (1995) 的方法接种白叶枯病原菌。菌株编号为 R_{x-139} , 属 IV 群, 致病力强稳定性好 (王润华等, 1988), 由华南农业大学植保系提供。接种

后 3 d 测定过氧化物酶的活性,同时测定同一单株未接种剑叶的过氧化物酶活性作对照,以两者的差值作为接种后与接种前过氧化物酶活性的变化值。取样方法参照叶钟音等(1984);过氧化物酶活性的测定方法参照《植物生理学实验指导》(华东师范大学植物生理教研室主编,1980)。

以小区过氧化物酶活性变化值的平均数为基本统计单位,按 Hayman 模型估算各遗传参数及遗传组成成分,由公式 $K = (P_1 - P_2)^2 / (8 V_d)$ (式中 P_1 和 P_2 分别为高值亲本和低值亲本的平均数, V_d 为加性方差)估算加性基因数。

2 结果与分析

2.1 亲本间过氧化物酶活性变化值的差异

6 个亲本过氧化物酶活性的变化值列于表 1。

表 1 亲本材料过氧化物酶活性的变化值

亲 本	I	II	III	平均
国眉占	17. 06	— 30. 84	— 40. 33	— 18. 04
IR22	19. 48	— 4. 05	— 33. 05	— 5. 87
七加占 17 号	15. 73	13. 68	17. 93	15. 78
密阳 53 号	60. 88	16. 50	23. 68	33. 69
TN ₁	81. 13	51. 22	39. 86	57. 40
窄叶青 8 号	105. 66	60. 63	49. 16	71. 82

对表 1 作方差分析。结果表明,亲本间过氧化物酶活性变化值的差异达到极显著水平($F=22. 71^{**}$),并且抗病性等级相同的亲本间过氧化物酶活性变化值的差异不显著,而等级不同的亲本间则差异显著。这个结果与前人的结论是一致的(Jennigo, 1969; 王国梁等, 1986)。

2.2 Hayman 模型的适合性检验

将 6 个亲本及 15 个组合材料 3 次重复的过氧化物酶活性变化值的平均值列于表 2。

表 2 6×6 双列杂交组合材料过氧化物酶活性变化值的平均数

亲 本	国眉占	IR22	七加占 17 号	密阳 53 号	窄叶青 8 号	TN ₁
国眉占	— 18. 04	— 26. 74	31. 68	34. 34	30. 33	— 5. 47
IR22		— 5. 87	6. 77	— 19. 74	48. 85	26. 28
七加占 17 号			15. 78	— 9. 18	8. 94	13. 71
密阳 53 号				33. 69	38. 59	26. 34
窄叶青 8 号					71. 82	26. 34
TN ₁						57. 40

为检验该资料是否适合 Hayman 模型,先将 6 个亲本家系的方差 V_r 及各列与共同亲本的协方差 W_r 估算出,列于表 3。

表 3 亲本家系的方差 V_r 及各列与共同亲本的协方差 W_r

亲本	国眉占	IR22	七加占 17 号	密阳 53 号	窄叶青 8 号	TN ₁
V_r	763. 78	823. 28	177. 35	699. 87	459. 90	455. 47
W_r	635. 04	842. 65	— 197. 78	492. 44	295. 28	562. 47

对表 3 作线性回归分析, 结果表明, W_r 随 V_r 而回归的线性方程为 $W_r = -316.29 + 1.34 V_r$, 回归系数 $b = 1.34$ 与零有极显著差异 ($t = 4.38^{**}$), 而与 1 的差异不显著 ($t = 1.11$), 分析结果确认了本试验适合于 Hayman 模型。

2.3 遗传效应的组成与分析

2.3.1 群体的基本遗传参数 主要包括加性成分 D ; 显性成分 H_1 (正负效基因频率相等时, 即 $p = q$) 和 H_2 ($p \neq q$ 时); 上位性成分 F 以及显性效应总和的平方值 $[h]^2$ 。根据 Hayman 模型的有关公式对表 2 的资料就以上参数作出估算, 结果如下:

$D = 1187.20 \quad H_1 = 1597.59 \quad H_2 = 1530.72 \quad F = 674.63 \quad [h]^2 = 34.76$

根据这些参数, 可以算得群体的方差组成, 归于表 4。

表 4 遗传群体的方差组成

方 差	表型 V_p	遗传型 V_g	加性 V_d	显性 V_h	上位性 V_i	环境 V_e
方差估值	918.43	864.86	296.80	399.40	168.66	53.61
以 V_p 为 100	100	94.16	32.31	43.49	18.36	5.84

在表型方差中, 遗传型方差占 94.16%, 而环境方差仅占 5.84%; 在遗传型方差中, 加性方差占 34.31%, 显性方差占 46.19%, 上位性方差占 19.50%。这一结果表明, 水稻品种过氧化物酶活性变化值的广义遗传率较大 ($h_B^2 = 94.16\%$), 而狭义遗传率较小 ($h_N^2 = 32.31\%$), 按加性—显性—上位性模型遗传。

2.3.2 加性基因数, 显性基因数和基因频率 以供试亲本中的两个极端型窄叶青 8 号 (高值亲本, 过氧化物酶活性变化值为 71.82) 和国眉占 (低值亲本, 过氧化物酶活性变化值为 -18.04) 为标准, 估算得加性基因数 $K = 3.4 \div 4$ 。由于不能确定两亲本的基因型分布是否属于集中型以及有一定的上位性效应的存在 ($F = 674.63$) 等原因, 势必低估了加性基因数。因此所得 K 值是最少因子数, 即控制水稻品种过氧化物酶活性变化值遗传的加性基因数至少有 4 个。

显性座位数 $K' = [h]^2 / H_2 = 0.02 \div 1$, 表明至少有 1 个加性座位表现出显性效应。由于显性效应带有方向性 (正值或负值), 因而各个位点显性效应的代数和将有一部分会相互抵消, 这样按上述公式所估得的显性座位数亦是低估的, 而并非实际显性座位数。这里所估得的显性座位数 ($K' = 1$) 小于加性座位数 ($K = 4$), 表明每个加性座位都有显性效应存在, 但显性方向并非都是一致的。

正负效基因频率的比值 $p/q = (\sqrt{4DH+F}) / (\sqrt{4DH-F}) = 1.65$, 于是求得 $p = 0.62$, $q = 0.38$, 表明 6 个亲本群体中正效基因的频率明显高于负效基因的频率, 即使过氧化物酶活性升高的基因数多于使其降低的基因数。这与 6 个亲本过氧化物酶活性变化值的实际表现 (即使过氧化物酶活性升高的亲本有 4 个, 而使其降低的亲本仅 2 个) 是不矛盾的。

2.3.3 显性分析 仍以极端型亲本窄叶青 8 号和国眉占及其组合的过氧化物酶活性变化值为依据, 估算势能比值 $P \circ r = [F_1 - 1/2(P_1 + P_2)] / [1/2(P_1 - P_2)]$ (式中 P_1 , P_2 和 F_1 分别为两个亲本及其组合过氧化物酶活性变化值的平均数)。代入数字 (见表 2) 算得 $P \circ r = 0.08 > 0$, 表明大多数显性座位表现为正显性方向, 所有位点显性效应综合的结果是使过氧化物酶活性变化值升高。

平均显性度 $H_1/D = 1.11 > 1$, 表明所有显性座位的平均显性度为超显性, 即平均而

言,各显性座位由于等位基因的互作使过氧化物酶活性变化值要大于由于等位基因的累加所引起的变化值。这里的平均显性度(1.11)大于势能比值(0.08),表明各个显性座位的显性方向是不一致的,有些显性座位表现为正显性方向,使过氧化物酶活性升高,有些则相反。这与前面的分析结果一致。

2.4 过氧化物酶活性变化值的 V_r , W_r 图

为了更好地揭示出亲本的正负效基因分布,群体的显性程度和上位性效应等,以过氧化物酶活性变化值的 V_r , W_r 图予以说明。

在以 V_r 值为横座标, W_r 值为纵座标的直角坐标系中作出方程 $W_r = -316.29 + 1.34 V_r$ 的理论直线,6 个亲本家系的 (V_r , W_r) 散点(见表 3)以及方程 $W_r' = \sqrt{V_{o10} \cdot V_r}$ 的抛物线图(这里的 V_{o10} 为亲本间的方差,本试验为 1240.82; W_r' 为 W_r 的极大值)。图 1 所示。

2.4.1 各亲本的基因分布 理论上,具有最多正效基因数亲本的散点最接近原点;从原点起沿着回归线的走向,散点越远离原点的亲本携带的负效基因数越多。因此,如图中所示,亲本七加占 17 号,窄叶青 8 号和 TN₁ 最靠近原点,因而携带的正效基因数最多;亲本 IR22 和国眉占离原点最远,携带的负效基因数最多;亲本密阳 53 号则居中。除亲本七加占 17 号以外,这一分布状态与亲本的抗病等级表现出一定的关联,感病品种较靠近原点,抗病品种则远离原点。

2.4.2 显性分析 理论上,回归截距 a 的正负可以作为显性程度的识别标准。当 $a > 0$ 时为部分显性, $a = 0$ 时为完全显性;而 $a < 0$ 时则为超显性。图中线性方程 $a = -316.29 < 0$, 表明群体中过氧化物酶活性变化值的遗传为超显性,这与前面显性分析的结果亦是一致的。

2.4.3 各亲本的上位性效应 理论上,当上位性效应不存在时,各散点应落在回归直线上;反之,散点不落在直线上则表明有上位性效应的存在。因此各散点与回归直线的离回归值($W_r - \hat{W}_r$)可作为各亲本上位性效应值的度量。现将各亲本的回归值($\hat{W}_r$)和离回归值($W_r - \hat{W}_r$)列于表 5。

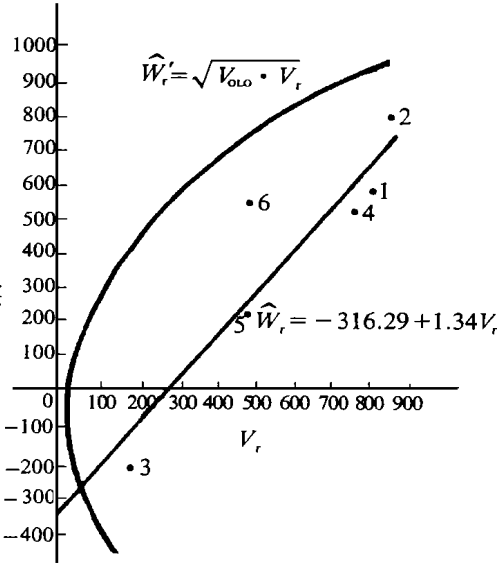


图 3 过氧化物酶活性的 V_r , W_r 图

1-国眉占 2-IR22 3-七加占 17 号
1-密阳 53 号 5-窄叶青 8 号 6-TN₁

表 5 各亲本的回归值(W_r)及离回归值($W_r - W_r$)

项目	国眉占	IR22	七加占 17 号	密阳 53 号	窄叶青 8 号	TN ₁
W_r	707. 18	786. 91	— 78. 64	621. 54	299. 98	294. 04
$W_r - W_r$	— 72. 14	55. 74	— 119. 14	— 129. 10	— 4. 70	268. 43

由表 5 离回归值的大小可以看出, 除亲本窄叶青 8 号有较小的绝对值外, 其余亲本的绝对值均较大, 且各亲本间有明显的差异。这表明除窄叶青 8 号外, 其余 5 个亲本均有上位性效应存在, 且大小和方向是有差异的, 这从另一角度印证了前面的分析结果(见表 4)。

3 讨论

水稻白叶枯病抗病性鉴别的常规方法, 是用人工接种病原菌后测定单株平均病斑长作为抗级指标。由于病斑的扩展常受各种环境因素的影响而使鉴定结果产生偏差, 因此, 寻找新的抗病性鉴定指标是必须的。水稻品种的过氧化物酶活性变化值与其白叶枯病抗性的高度相关(吴功振等, 1981; 叶钟音等, 1986), 使它有可能成为水稻品种抗白叶枯病新的鉴定指标(吴功振等, 1981; 王国梁等, 1986)。本研究的遗传分析表明, 水稻品种接种白叶枯病菌后的过氧化物酶活性变化值为多基因控制($K > 4$), 但受环境影响较小($V_e / V_p = 5.84\%$); 遗传效应当中, 加性成分比例较小(34.31%), 而非加性成分比例较大(65.69%), 并表现为超显性遗传。这个结果表明, 若以过氧化物酶活性变化值作为水稻品种白叶枯病抗性的鉴定指标, 也许只适用于纯合遗传型的群体, 而对于杂合型占较大比例的分离群体, 未必会获得理想的结果。

参 考 文 献

王国梁, 卢浩然. 1986. 水稻品种抗病性生化鉴定的研究. 福建农学院学报, 15(3): 195 ~ 230
王润华, 黎祖强, 卢永根. 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. 1995. 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. 华南农业大学学报, 16(1): 1 ~ 6
叶钟音, 刘经芬. 1984. 水稻对白叶枯病的抗性与过氧化物酶和过氧化物同工酶活性的关系. 南京农业大学学报, 2: 39 ~ 45
华东师范大学植物生理教研室主编. 1980. 植物生理学实验指导. 北京: 人民教育出版社: 143 ~ 144
吴功振, 陈素文. 1981. 对白叶枯病抗性不同的水稻品种同工酶凝胶电泳的观察. 植物学报, 23(3): 251 ~ 253
Hayman B I. 1954. The theory and analysis of diall crosses. Genetics, 39(6): 789 ~ 809
Jenningo P H. 1969. Peroxidase and polyphenol oxadise activity associated with helminthosporium spot of maize. Phytopathology, 59: 963 ~ 967

COMPONENT ANALYSIS OF GENETIC EFFECT
ON PEROXIDASE ACTIVITY IN RICE

Liu Guifu Wang Runhua

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

Abstract

A 6×6 diall cross of six rice cultivars with different resistance to bacterial blight (*Xanthomonas oryzae*) was made. Genetic analysis on the peroxidase activity was conducted by Hayman's Model. Within genetic variance, additive, dominance and epistasis variance are 34.31%, 46.19% and 19.50% respectively. Heritability in broad sense (h_B^2) is 94.16%, while heritability in narrow sense (h_N^2) is 32.31%. Least number of additive genes (K) is four, while number of dominant genes (K') is one. The inheritance of the peroxidase activity is transgressive dominant, and the action direction of different dominant loci is vary. In the genitic population, the frequency of position effect genes (p) equals to 0.62, while the frequency of negative effect genes (q) equals to 0.38, and the distribution of positive and negative effect genes derived from cultivars with different resistance is markedly different.

Key words rice; bacterial blight; peroxidase activity; component analysis

简 讯

华南农业大学通过“211 工程”部门预审

1996 年 11 月 18~20 日,农业部 and 广东省人民政府共同组织了对华南农业大学申请进入“211 工程”的部门预审。农业部副部长洪绂曾、广东省副省长卢钟鹤、中共广州市委副书记黎子流等有关领导出席了开幕式并作了重要讲话。国家教委、农业部及广东省“211 工程”办公室派代表参加了预审。以中国科学院院士、中国工程院院士石元春教授为组长的专家组经过 3 天认真细致的评审,一致认为华南农业大学具有鲜明的热带亚热带农业特色和地处我国改革开放前沿及毗邻港澳台的地域优势,学科门类齐全,部分学科居国内前列,教学科研的整体实力较强,办学基础扎实,历史悠久,在国际学术界有一定影响,进入“211 工程”重点建设的条件具备,专家组一致同意华南农业大学通过“211 工程”部门预审。

华南农业大学“211 工程”办公室 吕建秋供稿