

水稻苗期耐盐性双列杂交分析^{*}

顾兴友¹ 严小龙² 郑少玲² 卢永根¹

(¹ 华南农业大学农学系, 广州 510642; ² 华南农业大学植物营养遗传研究室)

摘要 采用 6×6 完全双列杂交设计分析了水稻苗期耐盐性遗传及配合力特性. 2 套 4 周龄秧苗分别用常规(对照)和常规加 60 mol/m³ NaCl 营养液培养 3 周后分别考察 a. 死叶率等级、b. 相对生长量级别和 c. 地上部 Na⁺ 含量 3 项指标. 遗传分析表明: 各指标的遗传变异中均以基因加性效应为主, a 和 c 还存在一定份量的非加性效应; 环境效应皆显著且份量较大; 指标 a 的遗传力相对较高. 配合力分析表明: a 和 b 只有一般配合力(GCA)显著; c 的 GCA 和特殊配合力均显著, 但以前者为主; GCA 与亲本耐盐力存在正相关. 研究认为: 杂交聚合耐盐基因是改良水稻耐性的基本途径; 可根据亲本耐盐力初步估计其 GCA.

关键词 水稻; 耐盐性; 双列杂交; 遗传; 配合力

中图分类号 Q 321.2

水稻属中度感盐作物; 然而品种间耐盐力存在变异. 70 年代以来, 国内、外累计鉴定了 12 万多份水稻种质, 筛选出一批耐盐能力较强的材料. 但是, 由于非盐生植物耐盐机理的复杂性以及现有知识的局限性, 这些耐盐种质一直没有得到很好利用, 耐盐育种进展缓慢.

业已明确, 水稻耐盐性属数量性状(祁祖白等, 1991; Moeljopawiro et al, 1981; Akbar et al, 1986; Narayanan et al, 1991; Gregoria et al, 1993). 由于研究方法上的差异, 资料中对该性状遗传参数的估计结果常常出入很大. 本试验选择一组在国内外耐盐种质中均具一定代表性的品种, 采用完全双列杂交设计进一步分析水稻苗期耐盐性遗传与配合力特性, 为这类种质的深入研究与利用积累基础资料.

1 材料与方法

1.1 交配设计

亲本为籼稻耐盐品种 Pokkali 与 80—85、中等耐盐品种(系)咸潮与 IR29725—25—22—3—3—3(以下简称 IR29725)和盐敏感品种东莞白与 Peta. 80—85 引自原鉴定单位江苏省农业科学院, 它是国内在盐碱地生产上和耐盐生理研究中应用较多的改良品种之一(赵守仁等, 1985). 咸潮和东莞白为本校保存的广东地方品种; 另外 3 份材料来自菲律宾国际水稻研究所. 这 6 个亲本的耐盐水平或生理特性文献中已有报道(Yan et al, 1991; 严小龙等, 1992; 宴斌等, 1994). 1995 年春在海南岛将上述亲本按 6×6 完全双列交配设计配齐足量的 F₁ 种子.

1.2 鉴定技术

耐盐性鉴定于 1995 年 5 至 7 月在华南农业大学遗传研究室的玻璃网室内进行. 取亲本及其 F₁ 种子, 砂培育苗. 将大小一致的 1 周龄幼苗分成 2 组, 同时移入两相邻水池(135 cm × 50 cm × 12 cm)用常规营养液(西北农学院等, 1980)和循环培养法培养. 两池平行排列, 中间

相隔 5 cm, 分别作盐胁迫处理和对照使用. 秧苗用塑料泡沫板固定, 单本植, 每小区为 1 行, 每行 6 株, 株、行间距为 7 cm×10 cm. 处理和对照的小区均按随机区组设计排列, 3 次重复; 但在空间排布上保持一一对应, 以保证相同基因型材料除根际盐浓度以外的其它环境条件尽可能一致. 自苗龄第 5 周起向处理池加入 60 mol/m³ NaCl (电导率 $r \approx 6.4$ ds/m, 25℃). 处理前后, 逐日将培养液 pH 调至 5.5 左右; 培养液每 2 周更换一次.

盐处理持续 3 周后, 以株为单位观测死叶率级别、苗长和根长; 以小区为单位测定地上部鲜质量、干质量和 Na⁺ 含量. Na⁺ 含量采用火焰光度法 (吉田昌一等, 1975) 在 JB12—18 型火焰光度计上测定; 每样本重复测定 2 次, 取其平均值作进一步分析.

1.3 分析指标

1.3.1 死叶率级别 考虑到本试验的设计特点以及群体的连续性变异特征, 将国际水稻研究所制定的单株死叶率分级标准 (IRRI, 1974; IRRI Annual Report for 1974) 由原来的 10 (0~9) 级修改成 11 级 (0~10). 其中, 0 级植株耐盐力最强, 死叶率 < 5% (与相应的对照小区的材料相似); 10 级植株对盐胁迫最敏感, 死叶率 > 95%; 0~10 级之间, 死叶率每提高约 10%, 则盐害级别提高 1 个等级.

1.3.2 相对生长量级别 虽然生物量是植物耐盐研究中的常用指标, 但从本试验测得的苗长、根长和地上部鲜、干物质量数据中发现, 处理与对照之间存在极显著的线性相关 (r 变幅为 0.686^{**} ~ 0.863^{**}). 这表明盐处理组的变异中有相当一部分可以用植株营养体本身的发育 (本底) 差异 [相当于 Yeo 等 (1990) 定义的植株活力 (Plant vigor)] 解释. 为分析这部分变异以外的耐盐性遗传信息, 分别以这 4 种性状的处理/对照相对值为分量, 构建了一个称之为相对生长量级别的综合指标. 具体做法: 以各子性状的 108 个小区的平均值 (m) 为中心、以 0.5 个标准差 (s) 为间隔单位将整个变异区间分为 10 分; 每分对应于 1 个耐盐等级, 并设 $\geq m + 2s$ 的区间为 0 级 (耐盐力最强) 和 $< m - 2s$ 的区间为 9 级 (对盐胁迫最敏感); 4 个子性状的平均等级即为该小区的相对生长量级别.

1.3.3 地上部 Na⁺ 含量 地上部 Na⁺ 含量已被作为筛选水稻耐盐基因型的一项生理指标 (Yeo et al, 1990). 已知供试品种在这一性状上存在明显分化 (其中咸潮和东莞白为本组未发表资料) (严小龙等, 1992; 宴斌等, 1994). 从各小区的测定结果来看, 虽然处理与对照的地上部 Na⁺ 含量存在相关 ($r = 0.569^{**}$); 但前者的方差 (4 289.6) 是后者 (137.9) 的 13 倍之多. 说明水稻对 Na⁺ 的排斥能力兼有组成性和可诱导性双重特性, 而在表型上后者更易进行遗传分析. 因此本文仅对盐处理组资料进行分析.

遗传参数按 Hayman (1954) 模型估计, 配合力按 Griffing (1956) 模型方法 I 中的固定模型分析.

2 结果与分析

表 1 列出死叶率级别、相对生长量级别与地上部 Na⁺ 含量 3 项指标的组合平均值. 方差分析结果表明, 组合间差异显著, 正反交差异不显著 (表 3). 分析现有的几组资料可以看出, 显著的正反交差异也仅出现于部分组合的个别指标上 (Gregoria et al, 1993; Narayanan et al, 1991). 总体而言, 水稻苗期耐盐性变异主要来自核基因分化.

2.1 遗传分析

死叶率级别、相对生长量级别与地上部 Na⁺ 含量的 W_r 依 V_r 线性回归系数及其标准误

表 1 水稻苗期耐盐性 6×6 双列杂交试验 3 项指标的组合平均值

亲本 ¹⁾ 组合	死叶率 级别	相对生 长级别	地上部 Na ⁺ 含量	亲本 ¹⁾ 组合	死叶率 级别	相对生 长级别	地上部 Na ⁺ 含量
1× 1	1. 33	3. 50	173. 40	4× 1	2. 00	3. 25	201. 57
1× 2	2. 67	2. 67	199. 33	4× 2	3. 00	3. 17	243. 17
1× 3	4. 33	4. 83	227. 93	4× 3	5. 67	5. 67	362. 63
1× 4	3. 33	2. 75	164. 13	4× 4	5. 00	5. 08	304. 60
1× 5	4. 33	3. 75	241. 30	4× 5	6. 67	4. 67	376. 86
1× 6	4. 00	5. 17	259. 00	4× 6	5. 67	4. 83	203. 43
2× 1	2. 67	2. 50	162. 93	5× 1	4. 00	4. 67	206. 53
2× 2	1. 67	2. 92	276. 00	5× 2	4. 33	4. 00	253. 17
2× 3	3. 67	4. 75	290. 87	5× 3	6. 00	5. 83	323. 77
2× 4	1. 00	5. 38	192. 13	5× 4	6. 33	5. 42	359. 50
2× 5	3. 50	5. 13	229. 57	5× 5	8. 00	5. 33	511. 90
2× 6	3. 50	6. 38	250. 23	5× 6	6. 00	4. 25	316. 40
3× 1	4. 50	4. 75	157. 60	6× 1	4. 00	3. 50	200. 50
3× 2	4. 00	3. 50	242. 50	6× 2	3. 67	3. 25	227. 00
3× 3	4. 67	4. 67	330. 57	6× 3	6. 33	4. 92	235. 07
3× 4	6. 00	5. 92	297. 40	6× 4	4. 67	4. 67	171. 60
3× 5	6. 00	4. 92	371. 43	6× 5	6. 67	5. 33	248. 93
3× 6	5. 67	5. 00	225. 60	6× 6	7. 33	6. 67	369. 27

1): 1 示 Pokkali; 2 示 80-85; 3 示咸潮; 4 示 IR29725-55-22-3-3-3; 5 示东莞白; 6 示 Peta

($b \pm sb$)分别为 1. 094 ±0. 146、0. 811 ±0. 330 和 0. 808 ±0. 082. 统计检验表明: b 与 1 均无显著差异; b 与 0 的差异, 相对生长量级别接近显著水平($p \approx 0. 075$), 另两项指标都达到极显著水平. 说明上述指标的遗传基本满足 Hay man (1954)模型的理论假定. 方差分量与主要遗传参数的估算结果(表 2)显示; 1) 3 项指标的遗传变异均以基因加性分量(D)占优势; 死

表 2 3 项耐盐指标的方差分量及遗传参数估计

项 目 ¹⁾	死叶率级别	地上部钠离子含量	相对生长量级别
D	7. 212 4 ±0. 212 6 **	10 954. 4 ±747. 67 **	1. 339 2 ±0. 145 3 **
H_1	1. 062 3 ±0. 539 8 *	7 722. 2 ±1 898. 14 **	0. 291 0 ±0. 372 2
H_2	0. 718 4 ±0. 482 2	7 211. 7 ±1 695. 54 **	0. 221 3 ±0. 332 5
F	2. 112 7 ±0. 519 4 **	4 223. 6 ±1 826. 53 *	0. 272 5 ±0. 272 5
E	0. 473 4 ±0. 080 4 **	1 581. 6 ±282. 59 **	0. 467 1 ±0. 055 4 **
$H_2/(4H_1)$	0. 169 1	0. 23	0. 190 1
$(H_1/D)^{1/2}$	0. 383 8	0. 84	—
遗传率			
h^2_b (广义)	85. 97	77. 42	57. 17
h^2_n (狭义)	80. 65	51. 68	51. 89

1): D , 基因加性效应方差; H_1 , 基因显性效应方差; $H_2=H_1[1-(u-v)^2]$, u 和 v 分别为各亲本增效与减效等位基因频率; F , 各列加性效应与非加性效应协方差的平均值; E , 环境方差分量; $H_2/(4H_1)$, 所有亲本中增效基因与减效基因之比; $(H_1/D)^{1/2}$, 平均显性度; * 和 ** 分别表示 5% 和 1% 的显著水平.

叶率级别和 Na^+ 含量分别还有显著和极显著的显性分量(H_1), 或非加性分量(F), 低级别和低含 Na^+ 量为部分显性; 2) 环境分量(E)普遍较大; 死叶率级别的遗传率相对较高。

2.2 配合力分析

配合力方差分析结果(表 3)表明: 相对生长量级别和死片率等级只有一般配合力(GCA)效应显著; 地上部 Na^+ 含量的 GCA 和与特殊配合力(SCA)效应都显著, 但前者明显高于后者, 两者之比为 5.7:1。综合而言, GCA 效应对水稻苗期耐盐性的贡献远比 SCA 效应重要。

分析表 4 结果可以看出 GCA 变异具有以下趋势: 1) GCA 高低与亲本自身的耐盐水平存在正相关。根据表 1 和表 4 数据计算, 相对生长量级别、死叶率级别和地上部 Na^+ 含量的一般配合力估计值与亲本测定值之间的线性相关系数分别为 0.881^{*}、0.960^{**} 和 0.944^{**} (*和 **分别代表 5%和 1%的显著水平)。2) 采用不同的度量指标, 亲本 GCA 的相对高低不完全一致。这一现象主要存在于中等或中等以下耐盐能力的品种之间。这可能与不同指标所度量的侧重点不同有关。

Na^+ 含量的 SCA 方差估算结果(表 4)表明: 盐敏感品种的 SCA 变异度明显高于耐盐品种; 2 个半矮秆改良材料 80—85 和 IR29725 的 SCA 方差大于耐盐性相似的高秆地方品种 Pokkali 和咸潮。前者显然与该指标存在显著的显性效应(表 2)有关; 而后的普遍性还有待验证。

表 3 3 项耐盐指标的配合力方差分析

变异来源	自由度	均 方		
		相对生长级别	死叶级别	地上部 Na^+ 含量
一般配合力	5	3.95 ¹⁾	16.88 ¹⁾	23574.5 ¹⁾
特殊配合力	15	0.56	0.82	4109.0 ¹⁾
反交效应	15	0.80	0.59	1027.6
误 差	70	0.48	0.46	1618.3

1) 差异达极显著水平

表 4 亲本一般配合力效应(g_i)与特殊配合力方差(s_{ij}^2)估计

亲 本	死叶级别	相对生长级别	地上部钠离子含量	
	g_i	g_i	g_i	s_{ij}^2
Pokkali	— 1.297 5	— 0.791 1	— 64.03	237.9
80—85	— 1.559 2	— 0.646 9	— 24.42	980.0
IR29725	0.023 3	0.129 7	3.81	1 415.0
咸潮	0.620 8	0.424 7	21.66	180.5
Peta	0.898 3	0.525 6	— 4.97	4 944.1
东莞白	1.314 2	0.358 1	67.94	4 252.6
标准误 $S(g_i - g_j)$	0.276 9	0.282 8	16.42	

2.3 讨 论

迄今为止, 已对 30 余种能对盐胁迫起反应的植株形态性状或生理指标进行过遗传分析, 其遗传率估算值低的在 10%以下, 高的达 90%左右(祁祖白等, 1991; Moelipawiro et al., 1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net)

1981; Akber et al, 1986; Narayanan et al, 1991; Gregoria et al, 1993); 不同研究所得结果的可比性往往较差. 与已有的研究相比, 本试验在方法上有两点改进: 1) 根据有关指标选用了适中的盐处理浓度, 从而有可能对群体的耐盐性遗传变异进行较为准确的检测; 2) 设置了严格的对照, 为部分剔除有关指标的“本底”影响和建立合理的指标体系提供了可靠的参照系统. 从遗传分析结果来看, 本试验对基因加性分量的估计值高于类似试验 (Moeljopawiro et al, 1981; Akbar et al, 1986), 几项指标的遗传力估计值也没有出现高低相差十分悬殊的现象. 综合有关报道和本试验结果可以认为, 水稻苗期耐盐性遗传主要取决于基因加性效应. 这表明以基因重组或聚合为基础的杂交育种方法仍是改良水稻耐盐性的基本方法. 从耐盐种质中进一步鉴定优良耐盐基因, 并利用近几年发展起来的分子标记辅助选择技术以克服环境影响大及遗传力低的缺陷, 将有助于水稻耐盐育种效率的提高.

配合力是杂交亲本选择的重要依据. Moeljopawiro 等 (1981) 以干物重和 Gregoria 等 (1993) 以 Na/K 比为指标的研究结果与本试验 3 项指标的分析结果都表明, 就水稻苗期耐盐性而言, 一般配合力的选择比特殊配合力的选择更为重要. 本试验结果还显示, 一般配合力的高低与亲本的耐盐水平存在正相关. 说明可以参照品种的耐盐性鉴定结果对其配合力进行初步估计.

参 考 文 献

- 西北农学院. 华南农学院主编. 1980. 农业化学研究法. 北京: 农业出版社, 83
- 祁祖白, 李宝健, 扬文广. 1991. 水稻耐盐性遗传初步研究. 广东农业科学, (1): 18~21
- 严小龙, 郑少玲, 连兆煌. 1992. 水稻耐盐机理的研究: I. 不同基因型植株水平耐盐性初步比较. 华南农业大学学报, 13(4): 6~11
- 赵守仁, 秦忠彬, 张月平. 1985. 耐盐水稻 80—85 的选育及其栽培特点. 江苏农业科学, (3): 1~3
- 宴 斌, 汪宗立. 1994. 水稻苗期体内 Na^+ 的分配与品种耐盐性. 江苏农业学报, 10(1): 1~6
- 吉田昌一, 福尔诺 D A, 科克 J H, 等. 1975. 水稻生理学试验手册. 北京市农业科学院作物研究所资料情报组译. 北京: 科学出版社, 36~38
- Akbar M, Khush G S, Hillerislambers D. 1986. Genetics of salt tolerance in rice. In: IRRI ed. Rice genetics. Manila: IRRI, 399~409
- Gregorio G B, Senadhira D. 1993. Genetic analysis of salinity tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). Ther Appl Genet, 86: 333~338
- Griffing B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Aust J Biol Sci, 9: 463~493
- Hayman B J. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics, 39: 789~809
- Moeljopawiro S, Ikehashi H. 1981. Inheritance of salt tolerance in rice. Euphytica, 30: 291~300
- Narayanan K K, Ragasamy S R S. 1991. Genetic analysis for salt tolerance in rice. in: IRRI eds. Rice genetics: II. Manila: IRRI, 167~173
- Yan X L, Tan K Z. 1991. Screening rice varieties for salt tolerance in greenhouse. IRRN, 16(1): 16~17
- Yeo A R, Yeo M E, Flowers S A, et al. 1990. Screening of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes for physiological characters contributing to salinity resistance, and their relationship to overall performance. Ther Appl Genet, 79: 377~384

cosystem were calculated. The results showed that: ^{125}I could be absorbed by rice, and more than half of the absorbed ^{125}I could be transferred to the shoot. In mature stage, the accumulation of ^{125}I in rice grain was the lowest, taking up about 0.18% of the whole plant. Twenty seven days after vertical moving in soil column, the ^{125}I was distributed in every layer of the soil column, but most of it remained in the topsoil. The distribution of ^{125}I in the soil column decreased with the depth in the way of $y = Ae^{bx}$. The arrowhead (*Sagittaria pygmaea* Miq) was the fastest in absorbing ^{125}I among the four tested aquatic plants. Its concentration factor for ^{125}I was the biggest, being by the end of the test. The dynamic variation of ^{125}I in aquatic-ecosystem followed the formula of $y = Ae^{bt}$.

Key words ^{125}I ; agro-ecosystem; absorption and distribution; transference; mathematical models

(上接第35页)

DIALLEL CROSS ANALYSIS OF SALT TOLERANCE IN RICE SEEDLINGS

Gu Xingyou¹ Yan Xiaolong² Zheng Shaoling² Lu Yonggen¹

(1 Dept. of Agronomy South China Agric. Univ., Guangzhou, 510642

2 Lab. of Plant Nutritional Genetics, South China Agric. Univ.)

ABSTRACT

Two sets of 4-wk-old seedlings from a 6×6 diallel crosses developed from cv. Pokkali & 80-85 (tolerant), Xianchao & IR29725-25-22-3-3-3 (moderately tolerant) and Dongguanbai & Peta (susceptible), were grown in normal (CK) and $\text{CK} + 60\text{mol/m}^3\text{NaCl}$ culture solutions for 3 wk, respectively. Tolerance phenotypes were recorded by a. ranking of dead leaves b. ranking of relative growth and c. shoot Na^+ content, respectively. Genetic analysis showed predominant additive effect for a, b and c, significant dominant or non-additive effect for a & c, and larger environment effect for all indices. Combining ability analysis revealed significant general combining ability (GCA) effect for a and b, and both significant GCA and specific combining ability effect for c. Highly positive correlation between GCA and parental tolerance was observed. The results suggested that hybridization breeding based on favorable gene addition would be a basic method to enhance the resistance of rice to saline stress and that the parental GCA could roughly be estimated by the salt tolerance levels of varieties used.

Key words *Oryza sativa* L.; salt tolerance; diallel cross; inheritance; combining ability