同源四倍体水稻结实率定向选择的遗传效应

李亚娟,房三虎,卢永根,李金泉,刘向东 (华南农业大学广东省植物分子育种重点实验室,广东广州 510642)

摘要:以结实率正常的同源四倍体水稻杂交组合广陆矮 4 号 - 4x × I202 - 4x 为材料,连续 5 代进行定向选择,调查结实率和几个主要农艺性状,分析定向选择对同源四倍体水稻结实率的遗传效应及结实率与农艺性状间的相关关系.在人工选择压力下,结实率的群体平均值逐代增大,高结实率单株的频率逐代增加,且上下代结实率呈显著水平的正相关关系.在定向选择过程中,随着结实率的提高,穗数、剑叶长、剑叶宽和穗颈抽出长有较小幅度的增加,但每穗粒数显著降低.

关键词:同源四倍体水稻; 定向选择; 结实率; 农艺性状中图分类号: \$511.6; \$333.6 文献标识码: A

文章编号:1001-411X(2007)04-0030-04

Genetic Effects of Directional Selection on Seed Setting Rate in Hybrids Offspring of Autotetraploid Rice

LI Ya-juan, FANG San-hu, LU Yong-gen, LI Jin-quan, LIU Xiang-dong (Guangdong Provincial Key Lab of Plant Molecular Breeding, South China Agric. Univ., Guangzhou 510642, China)

Abstract: The offsprings for 5 generations from autotetraploid hybrids with high seed setting rate Guanglu'ai 4-4x × L202-4x were used to analysis genetic effects of directional selection on seed setting rate and correlation between seed setting rate and some main agronomic traits. Under artificial selection, the population mean of seed setting rate and frequency of plants with high seed setting rate increased generation by generation and the correlations of the seed setting rate between generations were significant. Number of panicle, length of flag leave, width of flag leave and elongastion of panicle neck increased slightly during directional selection of high seed setting rate, while number of grain per panicle decreased.

Key words: autotetraploid rice; directional selection; seed setting rate; agronomic traits

同源四倍体水稻(以下简称"四倍体水稻")是由二倍体水稻通过染色体加倍而来的新种质。由于染色体增加了 1 倍,四倍体水稻基因剂量也相应增加,致使后代遗传变异范围更广,对不良环境的耐受力提高,可能隐含更高的增产潜力[1]。已有研究也证明,四倍体水稻具有强大的生物学优势^[23],因此,育种家们越来越重视四倍体水稻的选育和利用。四倍体水稻育种的主要障碍是结实率偏低,所以其结实率是首先需要解决的问题。对于四倍体水稻结实率偏低的原因,一些学者从不同角度进行大量的研

究,并得出不同的结论^[2,4-11]. 但鲜见有关四倍体水稻结实率的遗传规律的报道. 其原因是:四倍体水稻的减数分裂过程非常复杂,染色体配对方式多样,四倍体中4个等位基因同时存在,基因效应和基因间的互作效应非常复杂,难以利用二倍体的遗传分析方法研究四倍体水稻的遗传规律. 为了探索四倍体水稻杂种后代的变异规律,弄清四倍体水稻结实率的遗传本质,本研究借鉴棉花、大豆和水稻育种中有效的定向选择方法^[12-14],以结实率正常的四倍体水稻杂交组合广陆矮4号-4x×L202-4x为材料,连

续5代进行结实率的定向选择,并调查几个主要农艺性状,分析定向选择对四倍体水稻结实率的遗传效应及结实率与主要农艺性状间的相关关系,以期为四倍体水稻育种提供可靠的理论依据.

1 材料与方法

选择结实率正常(80%左右)的四倍体水稻杂种 广陆矮 4号-4x×L202-4x,采用系谱法与优先选择相结合的方法,于2003年晚季—2005年晚季对四倍体水稻杂种 $F_2 \sim F_6$ 5个世代的结实率进行定向选择. 具体操作方法是:每一世代单株收获稻穗,分别调查结实率,从中选择结实率高(\geq 80%)和结实率低(\leq 20%)的若干单株,于翌季以株系为单位,分别

播种并移栽,形成下一代选择群体,成熟后全部收获单株稻穗,分别考查结实率,再确定下一季节的播种材料.各世代均于成熟期调查每穗粒数、有效穗数、株高、穗长、剑叶长、剑叶宽和穗颈抽出长等农艺性状.利用 SAS 9.0 统计分析软件分析各世代结实率之间及结实率与主要农艺性状之间的相关关系.本研究所有材料均在华南农业大学教学实验农场种植.

2 结果与分析

2.1 各世代群体结实率的表现

 $F_2 \sim F_6 5$ 个世代中所有高结实率株系和低结实率株系的群体平均结实率及结实率分布频率如表 1 和表 2.

表 1 同源四倍体水稻杂种各世代高结实率株系平均结实率及单株结实率分布频率

Tab. 1 Population mean of seed setting rate and frequency of different seed setting rate within lines derived from progenitor lines with high seed setting rate in autotetraploid rice

世代 generations	平均结实率 population mean of seed setting rate/%	群体大小 size of population/株	各结实率范围的单株频率 frequency of plants with different seed setting rate/%							
			< 20%	20% ~ 30%	30% ~ 40%	40% ~ 50%	50% ~ 60%	60% ~ 70%	70% ~ 80%	> 80%
F ₂	63.74	591	3.53	3.87	5.04	8.74	14.62	19.50	24.70	20.00
F_3	64-62	1 397	2.51	3.37	5.38	9.18	12.20	20.01	27.12	20.23
$\mathbf{F_4}$	62.14	2 403	6.12	4.12	5.29	8.65	12,02	19.62	23.73	20.45
\mathbf{F}_{5}	61.31	1 890	6.45	4.47	5.41	7.94	13.18	20.52	24.71	17.32
F_5	68.65	3 742	2.72	2.55	3.50	5.33	8.80	18.45	30.42	28.23

由表 1 可知,每一世代均以结实率在 70% ~ 80% 的单株的比例最高,结实率高于 80% 的单株比例也较高,且随着世代的递增其频率也呈递增趋势. F_6 群体中结实率高于 80% 单株所占比例(28.23%)明显高于其他世代,依次为 F_6 > F_4 > F_3 > F_2 > F_5 ,结实率在 70% ~ 80% 单株占群体的比例也以 F_6 群体最高(30.42%),依次为 F_6 > F_3 > F_5 > F_2 > F_4 ,表明对结实率进行定向选择是有效的.由于 2005 年早季 F_5 代材料扬花时遇到高温多雨天气,影响花粉育性和正常的授粉受精过程,结实率略有降低,但 F_5 群

体中仍有 42.1% 的单株结实率达到 70% 以上,其中 17.2% 的单株结实率高于 80%. 各世代高结实率株 系群体平均结实率相对较高,呈逐代递增的基本趋势,其中源于 F₅ 代高结实率单株的 F₆ 群体平均结实率高达 68.65%,高于 F₅ 群体的 61.31%,遗传进度达 11.90%,说明逐代对结实率进行定向选择的效果明显. 对各世代单株结实率数据进行统计分析发现, F₆ 群体的标准误与变异系数在各世代中最小,表明随着世代的递增,四倍体水稻杂种的遗传变异幅度降低,群体逐渐趋于稳定纯合.

表 2 同源四倍体水稻杂种各世代低结实率株系平均结实率及单株结实率分布频率

Tab. 2 Population mean of seed setting rate and frequency of different seed setting rate within lines derived from progenitor lines with low seed setting rate in autotetraploid rice

世代 generations	平均结实率 population mean of seed setting rate/%	群体大小 size of population/株	各结实率范围的单株频率 frequency of plants with different seed setting rate/%								
			< 20%	20% ~ 30%	30% ~ 40%	40% ~ 50%	50% ~ 60%	60% ~ 70%	70% ~ 80%	> 80%	
F	Setting Times 75			30,0	1070						
F ₃	41.09	211	26.07	13.27	10.43	9.48	9.48	16. 10	10.43	4.74	
\mathbf{F}_{4}	49.33	144	15.28	13.89	9.72	9.72	12,50	13.89	11.11	13.89	
F_5	41.36	28	14.29	35.71	7, 14	10.71	3.58	7.14	14.29	7.14	
$\mathbf{F_6}$	44.47	188	17.54	12.77	12.77	10.64	16.49	15.43	7.45	6.91	

由表 2 可以看出,四倍体水稻杂种定向选择各世代低结实率株系群体平均结实率相对较低(<50%),各个结实率范围的单株频率比较平均,并且各个世代的分布趋势基本一致,没有明显的峰和谷,表明在低结实率后代群体中仍存在严重的分离,在这些群体中对低结实率进行选择,效果不佳.

2.2 四倍体水稻上下世代间结实率的相关关系

分析各世代株系平均结实率与亲代单株的结实率的相关关系可以发现,各世代株系平均结实率与亲代单株的结实率均表现显著水平的正向相关关系,且相关系数值较大,分别为 0.941 **、0.637 **、0.900 **和 0.815 **,进一步说明在人工压力下,定向选择高结实率的单株,最后能够得到结实率正常并且可以稳定遗传的四倍体水稻新品种.

2.3 各世代主要农艺性状与结实率的相关关系

各世代主要农艺性状与结实率的相关系数列于表3. 从表3可以看出,结实率与每穗粒数在5个世代中均表现极显著的负相关关系,相关系数较大且世代间的波动较小,表明在各世代中选择结实率高的单株,均会导致穗粒数的显著降低,这种相关关系

受环境的影响较小. 结实率与有效穗数从 F₄ 开始表 现极显著的正相关关系,但相关系数较小,且在以后 的世代中逐渐减小,因此对结实率与有效穗数的共 同选择要放在中世代进行,在早世代和较高世代的 选择效果很差. 结实率与株高在 F2 和 F3 表现极显 著的正相关关系,但相关系数较小,在以后的世代中 的相关系数均未达到显著水平,表明在早世代增加 株高将会提高结实率,但结实率随之提高的幅度较 小,而在以后的世代中增加株高将不会引起结实率 的提高. 结实率与穗长在 F, 和 F, 2 个世代中表现不 显著的正相关关系,在 F_2 、 F_4 和 F_5 3个世代中表现 极显著的正相关关系,表明在后代群体中选择高结 实率将可能同时选择到大穗材料. 结实率与剑叶长 在 F₂、F₄2 个世代中表现不显著的负相关关系,在 F₄、F₅和 F₆3个世代中均表现显著水平的正相关关 系,相关系数较小,且变幅较大,表明在后代中选择 高结实率将会在一定程度上增加剑叶长,但增大的 幅度因环境而异. 结实率与穗颈抽出长在各世代相 关性的方向不同,且相关系数值均较小,表明结实率 与穗颈抽出长的相关性较小,且易受环境影响.

表 3 各世代结实率与主要农艺性状间的相关系数1)

Tab. 3 Correlation coefficient between seed setting rate and main agronomic traits in different generations

MAIN	结实率 seed setting rate							
性状 traits	F_2	F ₃	\mathbf{F}_{4}	F ₅	F ₆			
每穗粒数 number of grain per panicle	-0.786 **	-0.807**	-0.773**	-0.828**	-0.868**			
有效穗数 number of effective panicle per plant		0.037	0. 176 **	0.101**	0.052*			
株高 plant height	0. 209 **	0. 245 **	0.036	-0.021	0.030			
穗长 panicle length	0.093*	0.034	0.247 **	0.148**	0.025			
剑叶长 length of flag leaf	-0.035	-0.026	0.092**	0.056*	0. 161 **			
剑叶宽 width of flag leaf	0.102*	0.068**	0.039*	0. 179 **	0.038			
穗颈抽出长 elongation of panicle neck	0. 138 **	0.117**	-0.188**	0. 146 **	-0.009			

1)*和**分别表示显著性达 0.05 和 0.01 水平(Duncan's 法)

3 讨论

严育瑞等^[15]用同源四倍体水稻品种间杂种的 2 个籼粳交组合繁殖到 F₆代,发现在四倍体籼粳杂种的后代中会分离出结实率接近正常或完全正常(结实率达 90% 左右)的个体,且个体间结实率差异较大,经人工选择后,结实率接近正常的植株在群体中的比例迅速增长,表明人工选择的效果是显著的. 陈志勇等^[16]研究结果表明四倍体水稻上下代结实率一般都呈显著正相关,认为遗传因素是影响结实率的主要原因,肯定了株选和系选的效果. 一些育种家也认同这一观点^[17-18]. 但罗小金等^[19]指出,同源四倍

体水稻高代株系后代的结实率有下降趋势,且株系 内单株间结实率差异明显,平均结实率很难再通过 株选的办法提高.

本研究结果表明,对四倍体水稻向高结实率方向定向选择的效果较好,来源于高结实率单株的后代平均结实率较高,在人工选择的压力下,随着世代的递增,结实率的群体平均值逐渐增大,高结实率单株的频率逐渐增加,且上下代结实率呈显著水平的正相关关系,与严育瑞等[15]和陈志勇等[16]的研究结果相一致,但对结实率定向选择的遗传进度较小,表明四倍体水稻结实率性状主要是由遗传因素决定的,随着世代的增加,纯合的基因型频率不断增加,

显示了四倍体水稻杂种应用于育种中的潜力.由于四倍体水稻的每个基因座位上有4个等位基因,基因型的纯合需要的世代较多,再加上结实率是由多个基因控制的数量性状,多个基因的纯合进度较慢,因此,对于四倍体水稻要增大选择压力,需要经过较多世代的定向选择才能实现高结实率的稳定遗传.在定向选择过程中,随着结实率的提高,穗粒数将显著降低,穗数、剑叶长、剑叶宽和穗颈抽出长有较小幅度的增加,表明在选择高结实率的同时,注重穗数、穗粒数和穗颈抽出长的选择,将有利于性状间的同步改良,有可能促进四倍体水稻在生产上的应用.

致谢:本实验室陈志雄博士、赵杏娟老师、俞淑红女士、本 科生张洪胜和沈俊程等协助部分田间工作,在此表示衷心感 谢!

参考文献:

- [1] 蔡得田,袁隆平,卢兴桂.二十一世纪水稻育种新战略: II.利用远缘杂交和多倍体双重优势进行超级稻育种[J].作物学报,2001,27(1):110-116.
- [2] 宋文昌, 张玉华. 水稻四倍体及其对农艺性状和营养成分的影响[J]. 作物学报, 1992, 18(2):137-144.
- [3] 刘幼琪,刘信民,陈建国,等.水稻籼粳杂种多倍体的研究[J]. 湖北大学学报:自然科学版,2002,24(1):72-76.
- [4] 鲍文奎, 严育瑞. 禾谷类作物的同源多倍体和双二倍体[M]. 北京: 科学出版社, 1956.
- [5] 张华华, 冯九焕, 卢永根, 等. 同源四倍体水稻受精与胚胎形成过程的观察[J]. 电子显微学报, 2003, 22 (5);380-384.
- [6] 郭海滨, 刘向东, 卢永根, 等. 同源四倍体水稻成熟胚 囊的结构及异常现象[J]. 中国水稻科学, 2006, 20 (3):283-289.
- [7] 郭海滨, 卢永根, 冯九焕, 等. 利用激光扫描共聚焦显

- 微术对同源四倍体水稻胚囊形成与发育的进一步观察 [J]. 激光生物学报,2006,15(2):111-117.
- [8] 肖波, 刘向东, 卢永根, 等. 同源四倍体水稻亚种间杂种胚囊的结构及受精特点[J]. 作物学报, 2005, 31 (9):1150-1156.
- [9] 邢少辰,周开达,庄炳昌.特异多倍体水稻的遗传特性[J].西南农业学报,2001,14(3):17-20.
- [10] 刘宗贤,秦瑞珍. 四倍体水稻花药培养筛选初级三体的细胞依据[J]. 中国农业科学, 1995, 28(6):1-8.
- [11] 赵明辉, 刘向东, 卢永根, 等. 花粉不育基因互作的同源四倍体水稻杂种染色体行为和生殖特性[J]. 作物学报, 2006, 32(10): 1472-1478.
- [12] 汪若海,郭香墨,李根源,等.兼抗两虫两病的棉花种质系中99的选育研究[J].中国农业科学,1993,26(5):25-29.
- [13] 孙国昌, 柴荣耀, 杜新法, 等. 水稻品种与稻瘟病菌群体互作的选择作用研究[J]. 植物病理学报, 1999, 29 (1):45-49.
- [14] 郭泰, 刘忠堂, 胡喜平. 辐射诱变培育高油大豆新品种及其应用[J]. 核农学报, 2005, 19(3):163-167.
- [15] 严育瑞,鲍文奎. 禾谷类作物的多倍体育种方法的研究: [1] 四倍体水稻[J]. 农业学报,1960,11(1):11-17.
- [16] 陈志勇, 吴德瑜, 宋文昌, 等. 同源四倍体水稻育种研究的近期进展[J]. 中国农业科学, 1987, 20(1):15-21.
- [17] 鲍文奎,秦瑞珍,吴德瑜,等. 高产四倍体水稻无性系 [J]. 中国农业科学,1985,18(6):64-66.
- [18] 秦瑞珍, 童庆娟, 徐铮, 等. 长时期保持高频率再生能力的同源四倍体水稻花粉无性系的建立[J]. 植物学报, 1989, 31(11);830-834.
- [19] 罗小金, 贺浩华. 水稻多倍性育种研究进展[J]. 中国农学通报, 2001, 17(6):53-56.

【责任编辑 周志红】