

# 利用 $F_{2:3}$ 家系分析粳稻矮生性遗传

程海涛, 杨宏楠, 王建强, 吕文彦, 曹 萍, 高 燕, 王 玉, 呼 楠, 常海龙, 冯章丽

(沈阳农业大学 农学院 辽宁 沈阳 110866)

**摘要:** 为明确粳稻不同株高突变体的遗传机制, 以株高有明显差异的两份材料及其  $F_1$ 、 $F_{2:3}$  为试材, 利用主基因 + 多基因混合遗传模型, 分析了株高及相关性状的遗传性质。结果表明: 株高仅受两对加性-显性-上位性主基因控制, 各节间长度则表现为受主基因 + 多基因联合控制。其中倒 1、倒 2 和倒 4 节间受两对加性-显性-上位性主基因控制, 倒 3 节间受一对加性-显性主基因控制; 降低株高的效应以主基因显  $\times$  显上位性效应最大, 主基因加性效应和多基因效应使倒 1、倒 2 节间长度缩短, 所有的主基因效应都使倒 4 节间缩短。倒 3 节间仅有显著的多基因效应, 其效应值较小。株高及各节间的主基因遗传率均大于 90%, 表明水稻株高的遗传以主基因为主。根据系统来源, 分析其中的一对主基因是 *sd-1*, 另一对则是未知的。

**关键词:** 水稻; 株高; 主基因 + 多基因混合遗传模型;  $F_{2:3}$  家系

**中图分类号:** S511.03 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7091(2010)02-0064-05

## Inheritance Analysis of Dwarf Characteristics in $F_{2:3}$ of Rice(*Japonica*)

CHENG Hai-tao YANG Hong-nan WANG Jian-qiang LU Wen-yan CAO Ping GAO Yan,  
WANG Yu HU Nan CHANG Hai-long FENG Zhang-li

(College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China)

**Abstract** In order to check out the inheritance of rice plant height in mutants, two parents with different plant height, together with  $F_1$  and  $F_{2:3}$  were used as materials. Plant height and traits associated had been analyzed by major and polygene mixed genetic model. Genetic analyses showed that plant height had only been controlled by two additive, dominance and epistasis major genes, and each internode had been controlled by major and polygene genes. The first, second and fourth internodes from top were controlled by two additive, dominant and epistatic major genes. The third internode from top was controlled by an additive and dominant major gene. In addition, the largest effect to decrease the plant height was from dominance dominance epistasis. What is more, the additive and polygene major genes could shorten the first and second internodes from top, and all the major genes made the fourth internode from top shorter. There was polygene effect in the third internode from top only, which was quite low. The heritability of major genes for rice plant height and all traits associated were larger than 90%, which showed the inheritance of plant height in rice was mainly in the charge of major genes. According to the source system, the two major genes consisted of a pair of major genes named *sd-1* and another pair unknown.

**Key words** Rice(*Japonica*); Plant height; Major and polygene mixed inheritance;  $F_{2:3}$

在辽宁省, 1976年通过粳粳杂交的方法育成了直立穗型半矮秆品种辽粳 5号[(越路早生//矮脚南特/BaDa)/3藤本 5号/(矮脚南特/BaDa)/4/(藤本 5号/铁路稻)/balila/5/丰锦], 从系谱来源可知: 这一品种集中了矮脚南特的 *sd-1* 基因和意大

利品种 balila 的矮秆多基因。邵国军<sup>[1]</sup>分析了自该品种育成后 20年来的辽宁省水稻品种系谱, 认为辽宁省超高产品种大多与辽粳 5号有血缘关系。王伯伦等<sup>[2]</sup>曾分析了辽宁省中秆弯穗型品系 9030和半矮秆直立穗型品系沈农 8714的  $F_2$  株高遗传表现, 认为株高受 1个显性基因及其他微效基因控制。本

收稿日期: 2010-01-27

基金项目: 国家自然科学基金(30871468/c11201); 辽宁省教育厅项目(2009A637); 沈阳农业大学金色谷基金资助

作者简介: 程海涛(1976-), 男, 辽宁凌海人, 讲师, 硕士, 主要从事水稻遗传育种研究。

通讯作者: 吕文彦(1967-), 男, 内蒙古敖汉旗人, 副教授, 博士, 主要从事水稻遗传育种研究。

课题组在育种实践中获得一套矮生性突变体, 王建强等<sup>[3]</sup>利用这套材料的  $F_2$  资料分析了矮生性突变体的遗传性质, 认为株高可能受两对主基因 + 多基因控制的结论。这一结论有别于王伯伦的研究结果<sup>[2]</sup>, 与邵国军从系谱分析的矮生性基因来源也不同。为进一步加以确证这套材料的遗传性质, 本研究利用不同株高材料的  $F_{2.3}$  家系, 从统计遗传学的角度进一步加以分析。

1 材料和方法

1.1 供试材料

2003年, 在株高均为 100 cm 左右的沈农 9225 [川叶香 / (沈农 91+ 沈农 96)] 与珍珠粳 2号杂交的一个  $F_4$  株系中出现株高有高、矮明显差异的 2种表型植株, 2004年获得稳定株系。2006年、2007年从上述材料中选出生育期基本相同的矮秆和高秆亲本配置组合, 2008年相同条件同时种植亲本、 $F_1$ 、 $F_{2.3}$ 。

1.2 田间种植与管理

试验在沈阳农业大学水稻试验田进行。各世代和亲本均是单本种植, 行株距为 30 cm × 13.3 cm, 亲本各种植 20株,  $F_1$  种植 4株。种植 17个  $F_{2.3}$  家系, 每个家系 50株, 共 850株。4月 16日育苗, 5月 25日移栽, 田间管理与当地一般大田相同。

1.3 株高及株高组成性状的测定

各组合成熟后, 分单株收获, 在室内选取最高分

蘖测量各世代的植株高度、穗长及各伸长节间长度。本试验在调查中将穗颈节定义为倒 1节间, 穗顶到末节长度为株高, 穗顶至穗颈基节距离为穗长, 邻近两节之间的距离为节间长度。

1.4 分析方法

采用 Microsoft Excel应用程序, 对株高及其株高构成因素进行数据比较分析, 采用  $P_k$ 、 $F_k$ 、 $P_2$  和  $F_{2.3}$  世代数量性状联合分离分析方法<sup>[4]</sup>, 利用章元明的主基因 + 多基因  $P_k$ 、 $F_1$ 、 $P_2$  和  $F_2$  或  $F_{2.3}$  世代分离分析软件, 对株高及其相关性状中有显著差异的数据进行遗传分析。首先对混合分布中的有关成分分布做出估计, 然后通过 AIC 值判别和适合性测验, 选出最优遗传模型, 并估算其遗传参数。其中, 模型适合性检验共用到  $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$ 、 $nW^2$ 、 $D_n$  5个统计量, 这些统计量的实际值小于临界值的数目越多, 表明所选模型与实际的符合程度越好。

2 结果与分析

2.1 亲本株高及其相关性状的比较

对亲本的株高及其相关性状差异显著性比较结果表明(表 1), 亲本间的株高及 4个对应节间长度均达到极显著性差异, 矮秆亲本不存在倒 5节间。因此, 可以对杂交组合的株高及倒 1至倒 4节间长度进行遗传分析。

表 1 亲本株高及其相关性状的差异显著性比较

Tab 1 Different significance of height and the related characters of two parents

cm

性状 Traits	高秆材料 High-stem materials	矮秆材料 Dwarf-stem materials
株高 Plant height	98.82A	80.66B
穗长 Spike length	18.51A	17.97A
倒 1节间长 The length of first internode from top	32.95A	28.59B
倒 2节间长 The length of second internode from top	19.82A	13.84B
倒 3节间长 The length of third internode from top	15.30A	11.18B
倒 4节间长 The length of fourth internode from top	9.79A	7.78B
倒 5节间长 The length of fifth internode from top	4.46	-

注: A 和 B 表示高秆和矮秆间性状差异显著性比较。

Note A and B show significant differences between high-stem materials and dwarf-stem materials

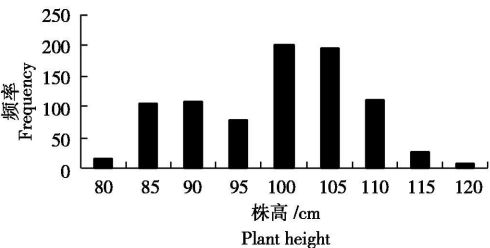


图 1  $F_{2.3}$  株高次数分布

Fig 1 Frequency distribution of plant height in the  $F_{2.3}$

2.2 株高的遗传分析

$F_{2.3}$  株高变幅为 70~120 cm, 呈现连续的双峰

分布(图 1), 属于典型的主-多基因遗传体系控制特征。利用主基因 + 多基因模型分析软件对  $F_{2.3}$  株高进行遗传分析, 并得到在不同遗传模型下的混合模型的极大对数似然函数值和 AIC 值(表 2)。

根据期望熵最大即 AIC 值最小为最优假设的原则<sup>[5]</sup>, B-1 的 AIC 值最小, E-2 模型相对于其他模型的 AIC 值也相对较低。因此, 这两模型是候选模型。对株高适合性遗传模型进行适合性检验, 表明: E-2 模型理论分布与实际分布有更多世代差异达显著水平(表 3)。因此,  $F_{2.3}$  株高性状的最优模型为

B-1 模型, 即该性状表现为 2 对主基因的加性 - 显性 - 上位性混合遗传。

表 2  $F_{2,3}$  世代株高在不同模型下的极大对数似然值和 AIC 值

Tab 2 Maximum likelihood and AIC values of different genetic models in $F_{2,3}$					
模型 Model	极大对数似然值 Maximum likelihood value	AIC 值 AIC value	模型 Model	极大对数似然值 Maximum likelihood value	AIC 值 AIC value
B-1	- 302 911 0	625 821 9	E-2	- 305. 091 3	628 182 7
E-1	- 306 235 6	638 471 1	E-4	- 317. 831 7	647 663 5

表 3 株高遗传模型的适合性测验结果

Tab 3 Test of adaption of plant height genetic model						
模型 Model	群体 Population	适合性参数 Fitness parameters				
		$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	$W_n^2$	$D_n$
B-1	$P_1$	0. 052 (0. 818 8)	0. 034 (0. 852 7)	2. 656 (0. 103 2)	0. 089 7	0. 147 7 (0. 320 6)
	$F_1$	0. 107 (0. 743 7)	0. 014 (0. 906 6)	3. 013 (0. 082 6)	0. 201 0	0. 315 3 (0. 480 8)
	$P_2$	0. 233 (0. 629 2)	0. 920 (0. 337 4)	3. 869 (0. 049 2)	0. 136 9	0. 163 5 (0. 320 6)
	$F_{2,3}$	0. 001 (0. 970 4)	0. 004 (0. 949 4)	0. 012 (0. 912 4)	0. 017 0	0. 061 3 (0. 196 3)
E-2	$P_1$	0. 678 (0. 410 3)	0. 180 (0. 671 6)	2. 229 (0. 135 4)	0. 154 7	0. 190 4 (0. 320 6)
	$F_1$	0. 479 (0. 489 1)	0. 083 (0. 773 2)	2. 330 (0. 126 9)	0. 245 5	0. 355 1 (0. 480 8)
	$P_2$	0. 259 (0. 611 1)	0. 957 (0. 328 1)	3. 774 (0. 052 1)	0. 137 9	0. 166 5 (0. 320 6)
	$F_{2,3}$	0. 039 (0. 842 8)	0. 070 (0. 790 9)	0. 085 (0. 770 1)	0. 039 2	0. 086 7 (0. 196 3)

2.3 倒 1、倒 2、倒 3、倒 4 节间的遗传分析

节间性状的  $F_{2,3}$  群体均呈非正态连续分布 (图 2), 符合主基因 + 多基因系统控制的性状分离世代

分布特征<sup>[6]</sup>。进一步进行主基因 + 多基因模型分析结果获得的各节间长度连同株高的最适遗传模型归纳于表 4。

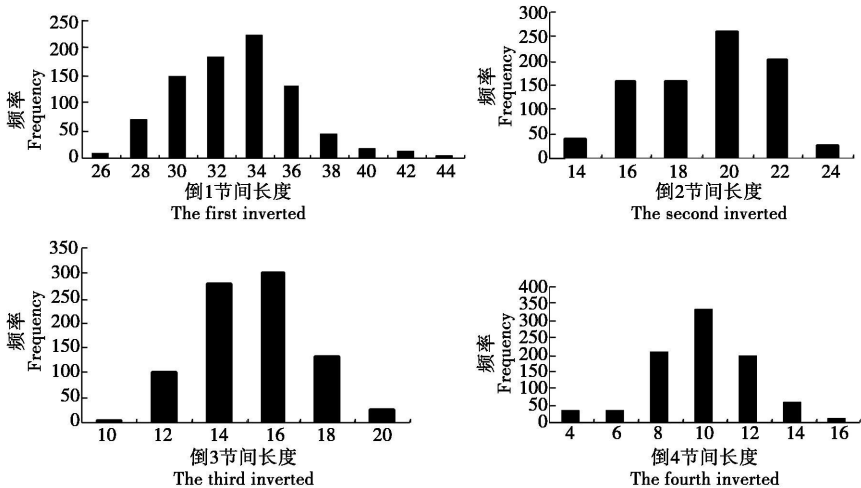


图 2  $F_{2,3}$  倒 1 至倒 4 节间长度的次数分布图

Fig 2 Frequency distribution of the plant height for the first to fourth internodes of the  $F_{2,3}$

表 4 株高及其相关性状的适合遗传模型

Tab 4 Fitness genetic models of plant height and the related characters			
性状 Traits	适合遗传模型代号 Fitness genetic models	主基因性质 Major gene character	多基因性质 Polygene character
株高 Plant height	B-1	2对, 加性 - 显性 - 上位性	-
倒 1、倒 2 节间 The first and second internodes from top	E-2	2对, 加性 - 显性 - 上位性	加性 - 显性
倒 3 节间 The third internode from top	D-0	1对, 加性 - 显性	加性 - 显性 - 上位性
倒 4 节间 The fourth internode from top	E-0	2对, 加性 - 显性 - 上位性	加性 - 显性 - 上位性

可见, 就主基因而言, 除倒 3 节间仅受 1 对基因控制外, 其他各性状都受 2 对基因控制, 而且基因作用性质相近。而多基因虽对倒 1 至倒 4 节间发生作用, 但株高遗传中未检出显著影响。

2.4 最适模型下的遗传参数估计

对株高 4 个构成性状的 1 阶遗传参数和 2 阶遗传参数估计结果见表 5。可见株高、倒 4 节间表型效应均以主基因作用为主, 多基因效应不显著, 降低

株高的效应以主基因显 × 显上位性效应最大, 其次是其他形式的主基因互作及主基因及加性效应, 所有的主基因效应都使倒 4 节间缩短。而倒 1 节间和

倒 2 节间则有显著的主基因与多基因效应。主基因加性效应和多基因效应使倒 1 倒 2 节间长度缩短。倒 3 节间仅有显著的多基因效应, 其效应值较小。

表 5 株高及其 4 个性状的 1 阶遗传参数估计

参数 Parameter	性状 Traits				
	株高 Plant height B-1	倒 1 节间 The first internode from top E-2	倒 2 节间 The second internode from top E-2	倒 3 节间 The third internode from top D-0	倒 4 节间 The fourth internode from top E-0
m (m <sub>1</sub> )	92.415 6	31.155 6	17.593 4	9.420 6	11.375 5
d <sub>a</sub>	-6.338 7	-0.915 7	-0.020 3	-	-3.082 4
d <sub>b</sub>	-3.021 7	-0.000 8	-0.002 2	-	-2.572 9
h <sub>a</sub>	11.786 9	8.897 5	7.616 0	-	-2.401 5
h <sub>b</sub>	7.041 0	-1.864 3	3.156 5	-	-2.108 0
i	-2.506 8	-	-	-	2.059 8
i <sub>ab</sub>	-7.074 8	-	-	-	1.865 9
i <sub>ba</sub>	-2.866 0	-	-	-	2.443 9
l	-18.415 5	-	-	-	4.682 1
[d]	-	-1.263 5	-2.965 0	1.759 4	-
[h]	-	-7.769 9	-11.183 3	-0.553 5	-
[i]	-	-	-	-	-

注: m, 中亲值; d, 主基因加性效应; h, 主基因显性效应; [d], 多基因加性效应; [h], 多基因显性效应; i, 加性效应 × 加性效应; i<sub>ab</sub>, 加性效应 × 显性效应; i<sub>ba</sub>, 显性效应 × 加性效应; l, 显性效应 × 显性效应。

Noted m, Mid parent values; d, Additive effective value of major gene; h, Dominant effective value of major gene; [d], Additive effective value of polygene; [h], Dominant effective value of polygene; i<sub>ab</sub>, Additive effective × Additive effective; i<sub>ba</sub>, Dominant effective × Additive effective; l, Dominant effective × Dominant effective

从遗传率的分析来看 (表 6), 所有性状的主基因遗传率较大 (均 > 90%), 说明这些性状的遗传均以主基因为主, 倒 3 节间多基因遗传率为 9.04%,

说明倒 3 节间遗传的多基因效应也十分明显。其中, 倒 1 节间环境方差最大, 表明其遗传受环境影响较大。

表 6 株高及其 4 个节间的二阶遗传参数估计

参数 Parameter	性状 Traits				
	株高 Plant height B-1	倒 1 节间 The first internode from top E-2	倒 2 节间 The second internode from top E-2	倒 3 节间 The third internode from top D-0	倒 4 节间 The fourth internode from top E-0
σ <sup>2</sup> <sub>mg</sub>	76.838 7	9.245 6	5.972 8	4.053 8	3.932 2
σ <sup>2</sup> <sub>pg</sub>	-	0.155 0	0.042 5	0.406 3	0.062 8
σ <sup>2</sup> <sub>e</sub>	14.992 0	28.453 7	1.094 2	1.611 0	1.617 0
h <sup>2</sup> <sub>mg</sub> /%	98.87	92.74	98.93	90.24	97.64
h <sup>2</sup> <sub>pg</sub> /%	-	1.55	0.70	9.04	1.56

注: σ<sup>2</sup><sub>mg</sub>, 主基因方差; σ<sup>2</sup><sub>pg</sub>, 多基因方差; σ<sup>2</sup><sub>e</sub>, 环境方差; h<sup>2</sup><sub>mg</sub>, 主基因遗传率; h<sup>2</sup><sub>pg</sub>, 多基因遗传率。  
Note: σ<sup>2</sup><sub>mg</sub>, Major gene variance; σ<sup>2</sup><sub>pg</sub>, Polygene variance; σ<sup>2</sup><sub>e</sub>, Environmental variance; h<sup>2</sup><sub>mg</sub>, Major gene heritability; h<sup>2</sup><sub>pg</sub>, Polygene heritability.

### 3 结论与讨论

株高是水稻遗传改良的重要目标性状, 了解其遗传特点有利于指导水稻育种实践。本研究调查发现高秆品种、矮秆品种分别有 5 个和 4 个伸长节间。赤霉素处理后矮秆品种会增加 1 个伸长节间, 所以认为两种类型材料前 4 个节间长度是对应的, 但矮秆品种缺少 1 个伸长节间。

本试验采用 F<sub>1</sub>、P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>2:3</sub> 4 世代联合分析法, 研究粳稻株高的遗传, 得出所用材料株高性状的最适遗传模型为 2 对主基因加性 - 显性 - 上位性混合遗传模型。倒 1 节间和倒 2 节间最适遗传模型均为 2 对加性 - 显性 - 上位性主基因 + 加性 - 显性多基

因的混合遗传模型, 倒 3 节间最适遗传模型为 1 对加性 - 显性主基因 + 加性 - 显性 - 上位性多基因混合遗传模型, 倒 4 节间最适遗传模型为 2 对加性 - 显性 - 上位性主基因 + 加性 - 显性 - 上位性多基因混合遗传模型。进一步对最适模型的遗传参数估计表明: 株高及各构成性状均以主基因变异为主。

前人研究认为, 粳稻品种的矮生性同时受主基因和多基因或仅受多基因控制<sup>[7-9]</sup>。但不同地区粳稻矮生性的遗传性质并不完全一致。刘传雪等<sup>[10]</sup>对寒地粳稻绝大多数品种株高进行分析, 表明株高为主基因 + 微效多基因的混合遗传。马良勇<sup>[11]</sup>认为云南地方矮秆品种黔农和特矮的矮生性均是由 2 对矮生基因控制的, 其中各有 1 对基因与 *sd-1* 互为

等位,而另一对矮生基因则不 *sd-1* 等位。童继平等<sup>[12]</sup>认为粳稻半矮秆突变体 Y98149 的矮生性受一对核基因控制。龙美西<sup>[13]</sup>用高黄矮材料与不同株高材料杂交后的遗传分析表明该高黄矮的矮生性状受一对隐性主基因控制;该基因与 *sd-1* 半矮秆基因等均不等位,且对半矮秆 *sd-1* 基因等具有隐性上位作用。李军等<sup>[14]</sup>以矮秆品种申香粳 4 号和高秆品种老来青等杂交,结果表明,株高遗传由单基因控制。而与 9117 寒丰等半矮秆品种杂交是株高遗传由微效基因控制。徐建龙、单军祥等<sup>[15 16]</sup>均发现与 *sd-1* 不等位的矮生基因。本研究认为株高与各节间长度主要受 2 对主基因控制,而且 2 个主基因共同控制株高、倒 1、倒 2、倒 4 节间,只有倒 3 节间受 1 对主基因控制,由于试材远亲沈农 91 和沈农 96 来源于辽粳 5 号<sup>[1]</sup>,所以推测,上述的 2 个主基因中一个应是 *sd-1*,而另一个则是未知位点的基因,并且这 2 对主基因可能同时作用于倒 1、倒 2、倒 4 节间,但只有 1 个对倒 3 节间的伸长有作用。这些推测应在进一步的基因定位中加以检测。

目前对于粳稻矮生性遗传普遍认同的观点是大多材料可能同时受到主基因与多基因的共同控制。本研究发现了主基因与多基因两套遗传体系,但这两套遗传体系并不总是协同作用的,如株高仅受主基因控制,节间性状是受主基因 + 多基因的协同控制的,而多基因均为存在加性-显性作用模式。刘学锋<sup>[17]</sup>对水稻矮秆基因效应进行遗传分析得出,主基因和微基因间存在互作,但以主基因为主。因此本研究所得出的这种基因作用模式是应该进一步加以深入研究。

# 参考文献:

- [1] 邵国军. 辽粳系列水稻品种优质高产的机理研究 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2007.
- [2] 王伯伦, 董玉慧, 王 术. 水稻半矮生与穗直立性状遗传规律研究 [J]. 沈阳农业大学学报, 1997, 28(2): 83

- 87.

- [3] 王建强, 吕文彦, 程海涛, 等. 水稻不同株高突变体株高性状 F<sub>2</sub> 世代分离分析 [J]. 华中农业大学学报, 2009, 28(4): 398- 403.
- [4] 章元明, 盖钧镒, 张孟臣. 利用 P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> 或 F<sub>2:3</sub> 世代联合的数量性状分离分析 [J]. 西南农业大学学报, 2000, 22(1): 6- 9.
- [5] 孔繁玲. 植物数量遗传学 [M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2006.
- [6] 盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系 [M]. 北京: 科学出版社, 2003.
- [7] 中国农业科学院. 中国稻作学 [M]. 北京: 农业出版社, 1986, 284- 286.
- [8] 程式华, 钱 前. 水稻遗传学与基因组学 [M]. 北京: 科学出版社, 2005, 46- 50.
- [9] 徐建龙, 林贻滋, 奚永安. 水稻雪河矮早的半矮生性遗传分析 [J]. 浙江农业学报, 1993, 5(1): 16- 19.
- [10] 刘传雪, 潘国君, 张云江, 等. 寒地旱粳品种矮生性遗传研究 [J]. 作物学报, 2001, 27(4): 522- 528.
- [11] 马良勇. 水稻株高相关基因的遗传分析和 QTL 定位 [D]. 杭州: 浙江大学, 2007.
- [10] 童继平, 吴跃进, 吴敬德, 等. 粳型水稻显性半矮秆突变体的发现与初步研究 [J]. 中国水稻科学, 2001, 15(4): 314- 316.
- [12] 童继平, 吴跃进, 吴敬德, 等. 粳稻半矮秆突变体 Y98149 的矮生性遗传研究 [J]. 作物学报, 2003, 29(3): 473- 477.
- [13] 龙美西. 一个水稻黄化矮秆突变体的遗传分析与基因定位 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2007.
- [14] 李 军, 顾德法, 朱旭东, 等. 申香粳 4 号矮秆基因遗传初步分析 [J]. 上海农业学报, 1998, 14(1): 25- 27.
- [15] 徐建龙, 林贻滋, 奚永安, 等. 空间条件诱发水稻突变体 [J]. 浙江农业学报, 1999, 11(2): 63- 66.
- [16] 单军祥. 水稻半矮秆和早衰突变体遗传分析与分子定位 [D]. 杭州: 中国水稻研究所, 2005.
- [17] 刘学锋. 水稻矮秆基因效应的遗传分析 [J]. 湖北农学院学报, 1999, 19(2): 100- 103.