

大豆有性杂交后代叶片光合作用 遗传控制的研究

杜维广 王育民 王彬如 张成嘉

(黑龙江省农业科学院大豆研究所)

摘 要

本试验用红外线二氧化碳分析仪研究了大豆不同类型亲本有性杂交后代叶片光合作用的遗传控制,以及叶片光合作用与某些植物学特征和性状之间的相关性。其主要结果如下:1、 F_1 表观光合速率(APR)表现明显差异,低光合作用在不同组合中存在不同程度显、隐现象。2、 F_2 APR 分散度很广,基本呈连续单峰曲线,APR 遗传为数量遗传。3、 F_2 APR 广义遗传力为43—61%,故在 F_2 对 APR 选择是困难的。4、APR 和比叶重、叶面积氮素、净光合生产率及结荚期叶绿素含量有密切正相关,可将其做为高光效育种选择 APR 的简易指标;试验还指出能够有意识通过选择提高 APR;同时要把表观经济系数纳入高光效育种的选择指标。

研究杂种后代叶片光合作用遗传控制,对掌握光合作用遗传和变异规律;对提高高光效育种的效率将是十分有益的。但是迄今为止,关于大豆叶片光合作用遗传控制的资料很少,国内尚无报导。我们在1977年到1980年进行了这方面研究,其目的是研究大豆叶片光合作用的遗传控制,调查叶片光合作用和性状之间的关系,为高光效育种提供理论依据和某些具体指标。

材 料 和 方 法

试验于1977年至1980年在黑龙江省农科院大豆所进行。供试验材料见表1、2。1978年配制10个组合,当年冬季将每一组合 F_0 半数种子拿到海南岛繁育 F_1 ,即1979年在所内种 F_1 、 F_2 。而1980年 F_2 系从1979年 F_1 中选择近于双亲中值的5株材料种成5个 F_2 品系, F_2 遗传仅研究每种类型中一个组合。表观光合速率 (APR) 与植物学特征及

本文承东北农学院孟庆喜副教授修改,谨致谢意。

各性状相关性是用 9 个亲本的材料, 每一亲本种三行, 两次重复。采用一般栽培管理。

APR 是在盛花期和结荚鼓粒期用 QGD—07 型和岛律 ASSA—1610 型红外线二氧化碳分析仪测定。将叶片单位面积干重称为比叶重, 用毫克/分米² 表示, 叶片单位面积含氮量称为叶面积氮素, 用毫克氮素/分米² 表示。叶绿素含量用丙酮提取法测定, 用毫克叶绿素/分米² 表示; 表观经济系数是成熟时子叶痕以上的单株经济产量和生物产量之比。

将试验所得结果进行下述分析:

一、F₁ 杂种优势的估计

1. 与亲本平均对比优势指数: $\frac{\bar{F}}{\overline{MP}} \times 100$ \bar{F} : 杂种第一代平均值, \overline{MP} :

两亲本平均值

2. 优势率: $\frac{\bar{F}}{\overline{ph}} \times 100$ \overline{ph} : 较高亲本的平均值

3. 真正杂种优势: $\frac{F_1 - \overline{ph}}{\overline{ph}} \times 100$

4. 显性程度: $hp = \frac{2(F_1 - \overline{MP})}{|P_1 - P_2|}$ P_1 : 第一亲本平均值, P_2 : 第二亲本平均值,

当 $hp = 0$ 时无显性作用, hp 于 0 及 1 之间表示部分显性, $hp = 1$ 时, 表示完全显性, $hp > 1$ 时, 表示有杂种优势。

二、F₂ 的遗传

1. 用 F₂ APR 在群体分布及分配率看其遗传方式, 用互交组合 F₁ APR 值分析遗传控制。

2. 广义遗传力: $h^2_{\text{总}} = \frac{VF_2 - (\frac{1}{4}P_1 + \frac{2}{4}F_1 + \frac{1}{4}P_2)}{VF_2} \times 100$

三、分析 APR 与各性状之间表现相关性

$$r = \frac{N \sum(xy) - (\sum x)(\sum y)}{\sqrt{[N \sum(x^2) - (\sum x)^2][N \sum(y^2) - (\sum y)^2]}}$$

试 验 结 果

一、F₁ 世代表观光合速率优势状况

表 1、2 指出两年各组合 F₁ APR 值。总的来看 F₁ APR 与亲本平均对比优势指数是 101.7—106.8%, 表明 F₁ APR 比双亲中值略高。仅就与亲本平均对比优势指数

平均值来看, F_1 APR 似乎无杂种优势。如果把亲本平均对比优势指数的值在 110% 以上的组合, 作为有“正向优势⁺⁺”, 100—110% 的组合作为有“正向部份显性⁺”, 90—100% 的组合作为有“负向部份显性⁻”, 90% 以下的组合作为有“负向优势⁻⁻” [2], 将表 1、2 结果整理如表 3。可见低 APR 仅有 30—40% 的组合具有部分显性。表 1、2、3 表明各组合间 F_1 APR 存在明显差异。例如, 与亲本平均对比优势指数为 75.2—121.7%。

表 1(1)

各组合第一代表观光合速率优势表现

1977 年哈尔滨

生育期 组合 指数	盛 花 期				结 实 期										平均
	哈原 7614	哈原 7612	哈原 7610	平均	哈 7623	哈 7639	哈 7635	哈原 7601	哈 7601	哈 7609	哈原 7614	哈原 7612	哈原 7610	哈原 7605	
与亲本平均对比优势指数	113.7	109.5	97.1	106.8	113	103.2	107.0	116.2	102.1	91.9	97.5	118.7	96.1	91.7	103.7
优势率	13.7	9.5	-3.0	6.7	13	3.2	7.0	16.2	2.1	-8.1	-2.5	18.7	-3.9	-8.3	3.7
真正杂种优势	-1.3	2.5	-15.2	-4.7	6	-2.8	0.76	15.2	1.6	-8.8	-5.0	10.3	-6.6	-9.1	-1.4
显性程度	0.9	1.39	-0.2	1.53	2	0.5	1.1	18.6	4.4	-10.1	-0.97	2.5	-0.61	-9.3	0.8

表 2

各组合第一代表观光合速率优势表现 (结荚期)

1979 年哈尔滨

类 组 合 指 数	型 H×H H×H H×M H×M M×H H×L H×L L×H L×H L×L										平 均
	P7811	P7812	P7813	P7814	P7815	P7816	P7817	P7818	P7819	P7820	
与亲本平均对比优势指数	91.4	97.3	104.3	95.2	89.8	111.8	75.2	117.4	121.7	112.4	101.7
优势率	-8.6	-2.7	4.3	-4.8	-10.2	11.8	-24.8	17.4	21.7	12.4	1.7
真正杂种优势	-13	-5.9	-6.7	-17.7	-22.4	-1.1	-34.3	5.9	2.4	11.6	-8.1
显性程度	-1.7	-0.77	0.36	-0.31	-0.65	0.91	-1.7	1.6	1.1	1.8	1.7

注: H、M、L 分别为高、中、低的 APR

表 3

第一代表现不同程度优势组合比率

哈尔滨

	1977 年				1979 年	
	盛 花 期		结 实 期		结 实 期	
	次 数	%	次 数	%	次 数	%
正向优势 ⁺⁺	1	33.3	3	30	4	40
正向部份显性 ⁺	1	33.3	3	30	1	10
负向部份显性 ⁻	1	33.3	4	40	3	30
负向优势 ⁻⁻					2	20
总 和	3	100	10	100	10	100

二、 F_2 APR 在群体中分布和广义遗传力

各组合 F_2 APR 在群体中分布如图 1、2。图 1、2 中 P7816 组合是双亲本差异较大、测定株数较多的组合。其 F_2 APR 分布两年结果基本一致。 F_2 APR 分散度很广, 从高于较高亲本一直到低于较低亲本。呈基本规则的连续单峰分布, 似乎近似常态分布。分布的曲线主要向低 APR 亲本方向倾斜, 看出有超亲变异现象存在, 这一事实说明 APR 本质上是受微效多基因控制的数量遗传。图象的倾向说明低 APR 不同程度显性作用。图 1 中 P7811 和 P7814 组合 F_2 APR 分布虽也呈连续的, 但是很不规则。分布曲线出现明显双峰, 但具有超亲变异, 有一高峰出现在低于较低亲本方向。至于这种不规则原因, 就这个组合来说主要是株数偏少, 1980 年的结果回答这一问题。图 2 中 P7811 和 P7814 组合测定株数系图 1 中 P7811 和 P7814 组合的 2.5 倍到 2.2 倍。其表现与 P7816 组合类似结果。

为了进一步说明 F_2 APR 分布性质, 我们又研究了上述组合 F_2 APR 分配及广义遗传力 (表 4)。表 4 中各组合 F_2 APR 分配恰与图 1、2 相同。P7816 组合 F_2 APR 有 66% APR 分布平均数 ± 1 标准差之间, 说明了 F_2 APR 近似常态分布。P7811 和 P7814 组合, 1979 年测定结果表现不完全对称分配, 但 1980 年测定结果指出该两个组合也是近似常态分布。三个组合广义遗传力变异范围 1979 年测定是 43—60%。

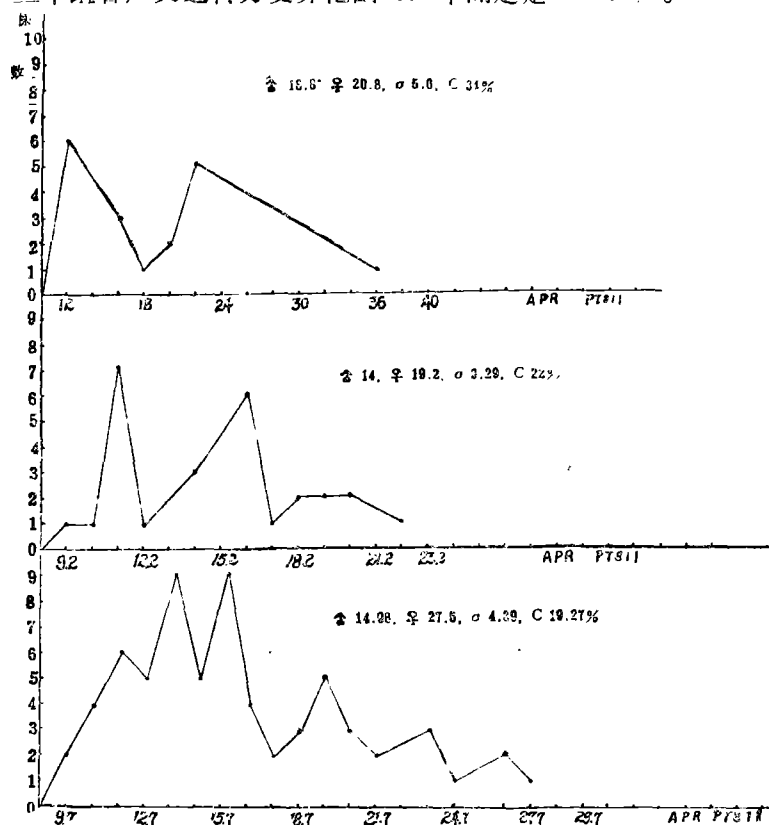


图1 1979年P7811、P7814和P7816组合鼓粒期 F_2 APR的分布

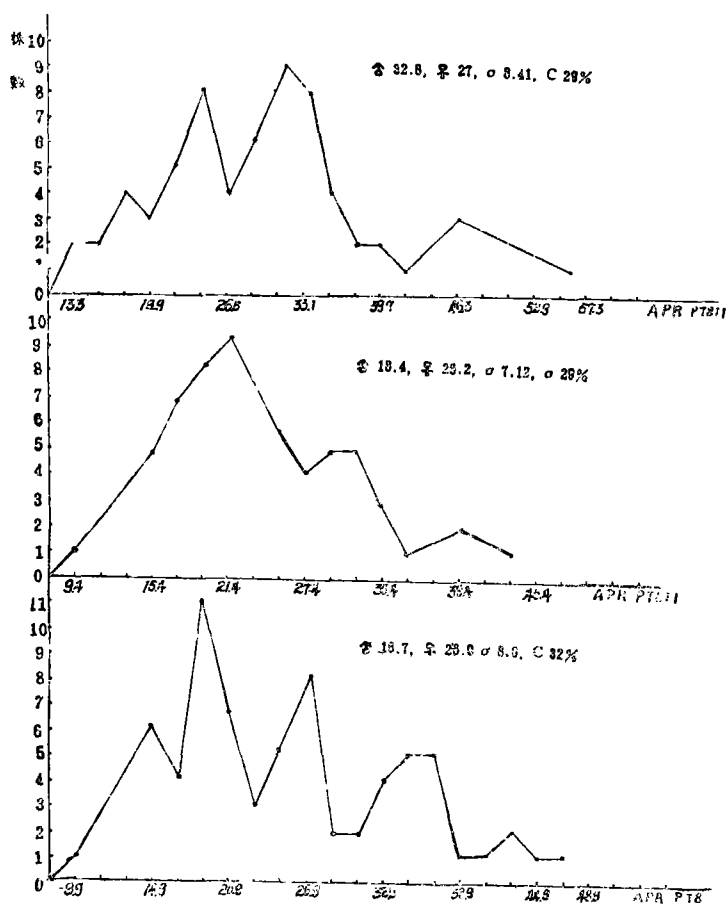
图2 1980年P7811、P7814和P7816组合鼓粒期 F_2 APR 分布

表 4

各组合 F_2 世代表观光合速率分配及广义遗传力

组 合	$\bar{X} \pm 1.3$	单 株 数	占总株数%	广义遗传力	备 注
P7811(H x H)	10.81—22.15	21	81	53	1979年鼓粒期
	20.22—37.14	45	70		1980年鼓粒期
P7814(H x M)	11.63—18.21	20	61	61	1979年鼓粒期
	16.93—31.2	38	65		1980年鼓粒期
P7816(H x L)	11.86—20.64	44	67	43	1979年鼓粒期
	17.51—34.71	46	66		1980年鼓粒期

三、互交组合表现光合速率的表现

表 5 互交组合表现光合速率比较

1979年

组 合	亲本和F ₁	APR	与亲本平均对比优势指数
F7314	黑农16♀	19.2	95.2
	特拉维斯♂	14.0	
	F ₁	15.8	
P7815	特拉维斯♀	14	89.8
	黑农16♂	19.2	
	F ₁	14.9	
P7816	哈76—6296♀	18.2	111.8
	哈74—4031♂	14	
	F ₁	18	
P7818	哈74—4031♀	14.9	117.4
	哈76—6296♂	18.5	
	F ₁	19.6	
P7817	东农72—806♀	23.6	75.2
	哈74—4031♂	17.6	
	F ₁	15.5	
P7819	哈74—4031♀	14.1	121.7
	东农72—806♂	20.8	
	F ₁	21.3	

表5列出三对互交组合 APR 表现。P7814 和 P7815 组合, P7816和P7818组合二对F₁ APR 与亲本对比优势指数相近。但 P7815和 P7816 组合 F₁ APR 趋向母本, 而P7817和 P7819 组合 F₁ APR 与亲本平均对比优势指数相差很大, 而F₁ APR 确趋向父本。

四、供试品种和F₂APR各性状之间相关性

试验研究品种的 APR 和某些植物学特征、性状及影响产量因子的相关性。其结果是结荚期 APR 与株高、叶面积系数(除分枝期、鼓粒期)、干物重增加值(除分枝到盛花)、生物产量、经济产量、生育期及平均节间长度呈负相关, 与其它性状均呈正相关。而仅有结荚期 APR 与盛花期叶面积系数和经济产量相关性达到显著(r 分别为-0.62和

-0.73); 结荚期 APR 与比叶重、结荚期叶绿素含量相关达到极显著(r 分别为0.97和0.8); 结荚期 APR 与分枝到盛花期净光合生产率相关达到显著(r 为0.62); 结荚期 APR 与经济系数和全期净光合生产率总和相关接近显著(r 分别为0.5和0.58)。为了说明上述负相关原因列表6。

表7列出F₂世代包括APR的七个性状之间相关性。结荚期APR与比叶重、叶面积氮素、生物产量、经济产量; 比叶重和生物产量、经济产量; 叶面积氮素与生物产量、经济产量; 生物产量和经济产量之间存在极显著正相关。其次经济产量和经济系数存在显著正相关; APR与经济系数和比叶重与经济系数近似显著正相关。其它性状之间无任何显著相关。

表 6

各品种部份性状表现

1979年

	APR	生物产	经济产	叶面积系数					生育期	干物量增加值 克/米 ²				
	(离体)	量	量	分枝	盛花	结荚	鼓粒	4期相加		分枝	盛花	结荚	鼓粒	分枝
东农72—806	20.8	31.5	17.5	0.32	3.8	4.2	3.7	12.02	105	252.9	151.5	42	401.6	
哈罗索伊	18.8	52.5	20.1	0.29	4.3	4	3.8	12.39	124	254.9	293.4	150.4	698.7	
维尔金	17.5	43.4	19.6	0.25	3.2	3.7	2.8	9.95	104	244.7	136.7	136	517.4	
哈76—6296	18.8	37.9	18.0	0.26	3.4	2.4	2.3	8.36	122	266.4	90.0	118.2	474.6	
哈76—6043	17.0	37.7	19.6	0.36	4.5	3.6	4.7	13.06	114	309.3	96.5	367.1	772.9	
黑农16	19.4	38.2	19.0	0.27	4	4.6	5.4	14.27	117	275.9	244.5	62.8	583.2	
特拉维斯	15.0	36.3	19.0	0.29	3.7	4.6	4.9	13.79	117	212.3	313.1	58.6	614	
哈74—4031	11.8	/	/	0.29	7.3	5.5	2.6	15.69	/	222.3	297	12.4	566.7	
黑农5	13.7	48.6	21.5	0.28	3.7	3.6	4.9	12.48	117	259.6	178.2	217	654.8	

表 7

F₂ 世代中包括 APR 的七个性状之间的相关性

1979年

性 状	APR	比 叶 里	叶面积氮素	生物产量	经济产量	经济系数	平均节间长度
比叶重	0.7**						
叶面积氮素	0.71**	0.4					
生物产量	0.83**	0.65**	0.7**				
经济产量	0.82**	0.7**	0.7**	0.96**			
经济系数	0.4	0.51	0.34	0.4	0.63*		
平均节间长度	0.04	0.21	0.1	0.1	0.66	0.4	
百粒重	-0.2	0.1	-0.01	0.03	0.01	-0.04	0.33

注: 相关性计算是 P 7811 组合 F₂ APR 中任取 H. M. L. 部份的 $\frac{1}{2}$ 植株。

讨 论

关于单位光合作用能力遗传国外曾有着不同的报导。小島睦男(1968年到1970年)^[3]认为大豆 F₁ 光合作用能力比双亲的中值低, 没有杂种优势, 低的光合能力是显性性状。以后林健一等(1977年)^[4]在水稻上也得到类似结果。但他们研究的组合数目都很少。在大豆后代单位光合作用能力分布上, 小島睦男(1968年到1970年)^[3]认为类似常态分布, 光合作用能力是数量遗传, 其遗传与细胞质无关, 受少数基因控制。以后林健一等(1977年)^[4]在水稻研究认为造成这种原因是因为测定组合亲本差异小,

F_2 数日少。他认为 F_2 呈一种双模式分布, 其表观光合作用受单一主基因控制。

本试验扩大了组合数目, 采用不同类型 20 个组合进行研究。试验结果表明各组合之间 F_1 APR 存在明显差异, 但就与亲本平均对比优势指数平均值来看, F_1 APR 似乎无杂种优势, 低的光合作用是否显性随组合而异, 要想知道不同组合 F_1 APR 潜力必须进行实际测定, 可以推断 APR 并非是典型数量性状。

在研究 F_2 APR 分布时, 我们分析了组合亲本之间 APR 差异, 并尽量增加测定株数。1979 年测定的 P7811 和 P7814 组合, F_2 APR 分布虽出现明显双峰, 但仍具有不规则连续分布及超亲变异现象存在的数量遗传特点, 1980 年增加测定株数, 其 F_2 APR 分布率近似常态分布; 而 P7816 组合两年都得到相类似常态分布。我们以双亲中值为界, 则 F_2 高 APR 和低 APR 比例, 三个组合都不是 1 比 3。这说明 APR 遗传本质上是数量遗传, 受微效多基因控制, 这与小岛睦男研究结果类似。

在三对互交组合中, 有二对组合 F_1 APR 与亲本平均对比优势指数相近。可以推断 APR 遗传受细胞核控制与细胞质无关。但是, 另一对组合中却表现 F_1 APR 与亲本平均对比优势指数相差很大, 而趋向父本, 而前两对中又有 P7815 和 P7816 组合 F_1 APR 趋向母本。这一矛盾现象说明 APR 遗传, 不仅受核基因组的控制, 同时也受叶绿体基因组的控制。这与光合作用中某些光合生理生化性状 (如二磷酸核酮糖羧化酶) 因受叶绿体基因组和核基因组合联合控制^[5], 而表现为母体遗传可能有关。就三个组合极端类型出现的频率较大来看, 估计控制 APR 遗传基因数目较少。

关于光合能力遗传力, Buttery 等根据方差分析估计大豆遗传力为 55%。小岛等认为低世代进行 APR 的选择是困难的, Wallace 主张 F_3 以前不应该进行 APR 选择。本试验 F_2 APR 遗传力为 43% 到 61%。表现控制各组合亲本基因数目各异, 也认为在 F_2 世代选择 APR 是困难的。在低世代应着重选择与 APR 相关性强的遗传力大的性状。

APR 与比叶重、叶面积氮素有极显著正相关, 与净光合生产率有显著正相关, 表明与早先报导的种种结果相吻合 (村田等 1959, 角田等 1967, 高野等 1971, 大野义 1976, 林健一等 1977)。结荚期叶绿素含量也和 APR 有密切正相关。可将这些指标做为高光效育种选择 APR 简易指标。

APR 与表观经济系数和比叶重与表观经济系数有近似显著正相关, 经济产量与表观经济系数呈显著正相关。从群体光能利用角度出发, 高光效育种应纳入表观经济系数的指标; 调节源与库的协调平衡, 将有助于高光效育种的实践。关于比叶重、叶面积氮素及表观经济系数指标在高光效育种中的利用, 已被我们另外一项研究所证实。

本试验在研究品种 APR 与叶面积系数、生物产量、经济产量及干物重增加值相关性时出现负相关。分析原因主要是供试品种生育期、叶面积系数差异造成。而这负相关的结果应该引起高光效育种极大注意, 在着重选择叶片高 APR 的同时, 要注意株型及叶面积大小选择。在栽培上要采取相应措施保证有高光效群体结构, 才有助于高光效品种表现。

结 论

根据本试验研究可得出如下看法：1、大豆叶片 F_1 APR 值因组合而异，低 APR 存在部份显隐现象，APR 是不典型的数量性状，本质上属于数量遗传，主要受细胞核控制，同时也受叶绿体基因组的控制，由于 F_2 APR 遗传力较低，故在低世代对 APR 选择是困难的。2、APR 叶片遗传与其它性状相比仍是较简单的遗传，我们可以有意识地通过选择提高叶片的 APR。3、比叶重、叶面积氮素、净光合生产率和结荚期叶绿素含量可做为高光效育种选择 APR 简易指标。4、高光效育种应将表观经济系数纳入育种目标，在选择叶片高光效指标同时注意株型、叶面积等生态类型选择。同时高光效品种必须建立在高光效群体结构基础上，才能发挥其作用。

参 考 文 献

- (1) 中国科学院植物所，黑龙江省农科院大豆所：1977年，大豆杂交种第一代光合速率优势的研究初报，农业科技情报，1977年第3期（全国作物高光效育种座谈会论文专辑）。
- (2) 东北农学院农学教研室：1975，大豆杂交种第一代优势的研究，黑龙江省大豆科技资料选编，黑龙江省农科院大豆所编
- (3) 小島睦男：1972年，关于提高大豆品种光合作用能力的研究，农业技术研究报告，1972年D第23号，97—145，东北师范大学苗以农等译。
- (4) 林健一等：1977，水稻叶片光合作用的遗传控制，育种学杂志，1977年第3期，49—56，上海市农业科学院作物所方光华译。
- (5) S. D. Kung and D. K. Puodes : 1978, Brookhazen Symposium in Biology, No. 30

STUDY ON GENETIC CONTROL OF PHOTOSYNTHESIS OF SOYBEAN LEAVES OF THE PROGENIES OF GENERATIVE CROSSES

Du Weguang Wang Yumin Wang Binru Zhang Chengjia

(Soybean Institute, Heilongjiang, Academy of Agricultural Sciences)

Abstract

We have studied genetic control of soybean photosynthesis of the progenies of the generative crosses and the relationship between soybean photosynthesis and some botanical characters in the experiments of generative crosses of different type of parents by using infrared CO₂ analyzers. We obtained following main results: 1. Apparent photosynthetic rate (Pa) of F₁ presented significant differences. Low photosynthesis in the different combines presented dominant and recessive phenomena. 2. F₂ Pa widely distributed and basically presented continuous single-peak curves. Pa is quantitative inheritance. 3. The range of variations of the generalized inheritability of F₂ Pa is from 43% to 61%. This shows that it is difficult to select Pa in F₂ progenies. 4. Pa has a close positive relation with specific leaf weight, area nitrogen, net photosynthetic productive rate and chlorophyll content during period of pod setting. So that we can use these as simple indicators for selecting Pa in breeding to improve photosynthetic ability of soybean. This experiment shows that we can raise apparent photosynthetic rate by using conscious select. And the apparent economic index may brought into select indicators of breeding to improve ability of photosynthesis of soybean.