

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2014.01964

甘蓝型油菜苗期耐淹性状主基因+多基因遗传分析

金 岩^{1,2} 吕艳艳² 付三雄² 戚存扣^{2,*}

¹ 南京农业大学农学院, 江苏南京 210095; ² 江苏省农业科学院经济作物研究所, 江苏南京 210014

摘 要: 长江中下游是中国油菜主产区, 该地区油菜播栽期间雨水多, 易产生湿害, 造成产量下降。研究甘蓝型油菜苗期耐淹性的遗传规律, 对选育耐淹性强油菜新品种, 提高油菜产量意义重大。应用甘蓝型油菜品种 WR-4 (耐淹) 和 WR-5 (不耐淹) 杂交后代衍生的 6 个世代(P_1 、 F_1 、 P_2 、 $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 、 $F_{2:3}$) 群体为材料, 全淹 6 d 后去水恢复生长, 去水后第 7 天调查死苗率, 以此为耐淹性指标, 于 2012 和 2013 年对 6 个世代群体家系进行耐淹性鉴定。应用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型多世代联合分析方法对耐淹性进行遗传分析。结果表明, 2 个年度该家系群体苗期耐淹性的最适遗传模型分别是 E-0 和 B-3, 即 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因和 2 对加性主基因模型。由此可见, 该家系群体甘蓝型油菜苗期耐淹性主要受 2 对主基因控制, 主基因存在加性、显性和上位性效应。当有显性效应存在时(2012 年), 主基因显性效应值 $|h_a|=0.3475$, $|h_b|=0.0069$, 大于主基因加性效应值 $|d_a|=|d_b|=0.0036$ 。 $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 群体的主基因遗传率(h^2_{mg}), 2012 年分别为 36.25%、61.40% 和 61.84%, 平均为 53.16%; 2013 年分别为 8.30%、30.48% 和 43.13%, 平均为 27.30%。2 年平均环境变异占表型变异的 59.77%。上述结果表明, 甘蓝型油菜苗期耐淹性受 2 对主基因型控制, 但环境对耐淹性状的表型影响较大。 $F_{2:3}$ 家系群体苗期耐淹性遗传率较高, 因此育种上可在早期世代对耐淹性状进行选择。

关键词: 甘蓝型油菜; 耐淹性; 主基因+多基因; 遗传分析

Inheritance of Major Gene Plus Polygene of Water-Logging Tolerance in *Brassica napus* L.

JIN Yan^{1,2}, LÜ Yan-Yan², FU San-Xiong², and QI Cun-Kou^{2,*}

¹ College of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ² Institute of Industrial Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China

Abstract: The middle and lower reaches of Yangtze River is a main producing region of canola (*Brassica napus* L.) in China. However, canola in this region is subjected to water-logging during planting period to reduce yield. It is of importance to study the inheritance of water-logging tolerance for canola. In this paper a family lines population of six generations of P_1 , F_1 , P_2 , $B_{1:2}$, $B_{2:2}$, $F_{2:3}$ derived from the cross of WR-4 (resistant)×WR-5 (non-resistant) was used to analyse genetic segregation by applying major gene plus polygene mixed inheritance model. The seedling mortality was recorded on the 7th day after logging-removing for plant recovery following six days full-submergence treatment of the seedlings in 2012 and 2013. The results showed that the seedling mortality was respectively fitted the genetic model of E-0 and B-3, i.e., two pairs of additive- dominant-epistatic major gene plus additive-dominant-epistatic polygene model and two pairs of additive major genes model. This result confirms that water-logging tolerance of seedling in this cross is controlled mainly by two major genes which expressed in the mode of additive-dominant-epistatic effects. While dominant effects expressed (2012) it gave a higher value of $|h_a|=0.3475$, $|h_b|=0.0069$ than the additive effect of the major genes which was $|d_a|=|d_b|=0.0036$. In the populations of $B_{1:2}$, $B_{2:2}$, and $F_{2:3}$, h^2_{mg} was 36.25%, 61.40%, and 61.84%, respectively, with an average of 53.16% in 2012, and 8.30%, 30.48%, and 43.13%, respectively, with an average of 27.30% in 2013. Variance from environment effects was 59.77% of the total phenotypic variance on an average in two years. A conclusion could be made that water-logging tolerance of seedling in *B. napus* is controlled by two major genes but heavily af-

本研究由农业部引进国际先进农业科学技术计划(948 计划)项目(2011-G23), 国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-13)和江苏省农业科技自主创新资金[CX(11)4009]资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 戚存扣, E-mail: qck9898@sina.com, Tel: 025-84390372, 025-84390367

第一作者联系方式: E-mail: 391450649@qq.com, Tel: 15261883733

Received(收稿日期): 2014-02-10; Accepted(接受日期): 2014-07-06; Published online(网络出版日期): 2014-07-25.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20140725.1049.009.html>

ected by environment. Since a higher value of h^2_{mg} was detected in $F_{2,3}$ populations, selection in early generations might be an effective way for waterlogging tolerance breeding in *B. napus*.

Keywords: *Brassica napus* L.; Water-logging tolerance; Major gene plus polygene; Genetic model

我国油菜常年播种面积700万公顷左右, 约占油料作物播种面积的 1/3。油菜籽总产约 1000 万吨^[1]。长江流域是我国油菜主产区, 种植面积和产量均占全国的 75%以上^[2]。但该区域油菜生长期雨水偏多, 常超过油菜正常需水量; 油菜的主要茬口为水稻茬, 多采用稻茬免耕种植模式, 土壤黏重, 透气性差, 排水困难, 苗期极易产生湿害。湿害可造成油菜根际缺氧, 生长受阻, 导致产量下降^[3-4], 影响油菜株高、茎粗、根粗、根长、绿叶数、叶面积、干重, 造成有效分枝数、单株角果数和每角粒数大幅下降, 籽粒产量可减少 17.0%~42.4%^[5-6], 另外, 土壤渍水还会导致田间湿度增大, 病原物快速繁殖, 降低油菜抵抗力, 从而诱发病害^[7]。可见, 提高油菜品种的耐湿能力已成为长江中下游地区油菜的育种目标之一^[8-9]。

油菜耐湿性研究, 目前主要集中于湿害对不同油菜品种生理特性、产量品质的影响^[10-11], 以及耐湿材料鉴定筛选等方面, 关于油菜耐湿性状遗传分析的研究在国内外报道较少。陈洁等^[12]和张学昆等^[13]以发芽种子水淹缺氧处理后的发芽性状差异评价油菜耐湿性。但是种子生理差异问题不易解决, 并且评价指标繁多, 操作复杂。李云等^[14]建立了一种快速准确的油菜苗期耐淹性鉴定方法, 发现全淹(没顶淹水) 6 d, 排水后 7 d 的相对死苗率可评价油菜苗期耐淹性。丛野等^[15]利用中双 9 号×GH01 组合的 6 个世代(P_1 、 F_1 、 P_2 、 B_1 、 B_2 、 F_2)家系群体种子水浸处理后萌发期的耐湿性进行主基因+多基因联合分析, 结果表明, 中双 9 号×GH01 组合的耐湿性的遗传可能受 2 对完全显性主基因+加性-显性多基因控制, 表现为耐湿对不耐湿完全显性。 F_2 家系的主基因遗传力为 73.57%, 表现出较高的遗传力。

本研究应用植物数量性状主基因+多基因的 6 个家系世代遗传模型^[16], 分析甘蓝型油菜家系群体幼苗期耐淹性遗传及基因效应, 以期对油菜耐湿性育种提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

甘蓝型油菜品种 WR-4 (耐淹)和 WR-5 (不耐淹)是李云 2009 年从 50 份资源中鉴定获得, 其自交种子

由国家油料作物改良中心南京分中心提供。2009 年秋在江苏省农业科学院溧水植物科学基地直播种植该材料, 按常规进行田间管理。2010 年春, 于油菜花期套袋自交, 并人工配制 $WR-4(P_1) \times WR-5(P_2)$ 组合, 得到 F_1 种子。于 2010 年秋种植 P_1 、 P_2 、 F_1 材料。次年春, 油菜开花期配制 $P_1 \times P_2$ 、 $F_1 \times P_1(B_1)$ 和 $F_1 \times P_2(B_2)$ 等组合。2011 年夏收获得 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 、 B_2 。自然风干脱粒、晒干后的种子保存于低温库中。

1.2 耐淹性鉴定方法

于 2012 年 8 月至 9 月和 2013 年 4 月至 5 月, 在室内对 $WR-4 \times WR-5$ 组合的 6 个世代(P_1 、 F_1 、 P_2 、 $B_{1,2}$ 、 $B_{2,2}$ 、 $F_{2,3}$)家系进行耐淹性鉴定。2012 年鉴定 6 个群体共 433 个家系。其中, 亲本(P_1 、 P_2)各 21 个; F_1 代 9 个; $B_{1,2}$ 群体 84 个; $B_{2,2}$ 群体 96 个; $F_{2,3}$ 群体 202 个。2013 年鉴定 363 个家系。其中, 亲本(P_1 、 P_2 、 F_1)各 9 个; $B_{1,2}$ 群体 73 个; $B_{2,2}$ 群体 91 个; $F_{2,3}$ 群体 172 个。

参照李云等^[14]的鉴定方法改良, 从每份材料中选取饱满种子 100 粒, 置铺有 1~2 层湿润滤纸的培养皿中萌发。然后将培养皿置光照培养箱中培养(光照 10 h/黑暗 14 h, 白天 25℃/夜间 20℃)。培养 36 h 后种子萌发(露白), 取出培养皿。然后从每份材料中选取 75 粒萌发正常的种子芽栽到 3(穴)×7(排)的穴盘里, 穴径和穴深均为 6.5 cm。穴盘装满黑炭土蛭石 珍珠岩(w/w)=1 1 1 混匀的营养土, 浇水湿润土壤。每穴均匀移栽 25 粒(5×5)发芽的种子。每份材料 3 次重复(3 穴)。每个穴盘安排处理 7 份材料。每天移栽 8 个穴盘, 可处理 56 份材料。全部待鉴定材料分 7 批完成。将移栽好的穴盘置温室中正常生长, 至子叶平展时定苗, 去除弱苗, 每穴留苗 20 株。定苗后将穴盘置 58 cm×39 cm×18 cm 食品周转箱中并注水, 直至水面没过幼苗顶部(全淹)。自然光照下生长 6 d 后, 将穴盘从食品周转箱中取出, 继续在自然光照下生长, 并进行正常浇水管理。7 d 后调查每穴死苗株数, 并统计家系死苗率。

死苗率(%)=(死亡苗数/淹水前苗数)/穴位数×100%

1.3 数据分析方法

采用 Microsoft Excel 2007 软件统计分析, 用 DPS V8.01 软件分析方差, 并参考《试验统计方法》检验家系间差异显著性。采用植物数量性状主基因+

多基因混合遗传模型多世代联合分析方法, 对 6 个世代的平均死苗率数据进行各种可能遗传模型的极大似然分析, 采用 AIC (Akaike's Information Criterion) 准则、似然比检验以及一组适合性测验(均匀性检验、Smimov 检验和 Kolinogorov 检验的 5 个统计量 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 ${}_nW^2$ 、 D_n), 从中选出最佳最适模型及相应的一组成分分布参数, 用最小二乘法估计相应的遗传参数, 包括各个主基因的加性、显性、上位性效应、多基因的加性、显性、上位性效应、主基因遗传率、多基因遗传率等。

2 结果与分析

2.1 各世代群体死苗率的次数分布

由表 1 可知, 2012 年 WR-4 平均死苗率为 39.7%,

WR-5 为 77.2%, 差异极显著($P<0.01$)。F₁ 家系平均死苗率为 47.8%, 小于中亲值(58.5%)。B_{1:2}、B_{2:2} 和 F_{2:3} 家系群体的死苗率呈偏正态分布, 家系间死苗率变异幅度分别是 19.2%~100.0%、7.8%~100.0%和 2.5%~100.0%。2013 年 WR-4 和 WR-5 的平均死苗率分别为 22.3%和 67.0%, 差异极显著($P<0.01$)。F₁ 家系群体的平均死苗率为 54.1%, 大于中亲值(44.6%)。B_{1:2}、B_{2:2} 和 F_{2:3} 家系群体死苗率呈偏正态分布, 家系间死苗率变异幅度分别为 0~100%、9%~100%和 2%~100%。B_{1:2} 和 B_{2:2} 家系群体死苗率平均值分别偏向于耐淹亲本(P₁)和不耐淹亲本(P₂), 分别为 46.0%和 64.7%。2 年 6 个世代群体内家系间死苗率呈偏正态分布, 表现为典型的数量性状特征, 适合进行遗传分析。

表 1 WR-4×WR-5 组合 6 个世代家系群体死苗率次数分布
Table 1 Distributions of seedling mortality in the six family lines of WR-4×WR-5

年份 Year	世代 Generation	死苗率的次数分布 Distribution of seedling mortality (%)							$\bar{x} \pm SD$ (%)
		0	0-20.9	21.0-40.9	41.0-60.9	61.0-80.9	81.0-99.9	100.0	
2012	P ₁	5	1	4	6	5	0	0	39.7±28.4
	F ₁	0	3	3	0	0	0	3	47.8±39.9
	P ₂	0	0	0	5	8	4	4	77.2±17.6
	B _{1:2}	0	1	4	13	13	35	18	80.7±21.8
	B _{2:2}	0	9	7	16	25	30	9	68.7±26.6
	F _{2:3}	0	17	21	23	45	54	42	71.2±28.2
2013	P ₁	5	1	0	2	1	0	0	22.3±32.3
	F ₁	0	1	2	3	1	2	0	54.1±25.6
	P ₂	0	0	0	5	3	0	1	67.0±18.2
	B _{1:2}	1	8	23	21	15	5	0	46.0±21.0
	B _{2:2}	0	5	10	23	24	25	4	64.7±24.2
	F _{2:3}	0	16	42	39	35	32	8	56.3±26.8

2.2 苗期耐淹性状主基因+多基因遗传分析

用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型的多世代联合分析方法对 2 年 WR-4×WR-5 组合 6 个世代群体的家系死苗率进行适配, 获得 1 对主基因(A)、2 对主基因(B)、多基因(C)、1 对主基因+多基因(D)和 2 对主基因+多基因(E)共 5 类 24 种遗传模型(表 2)的极大对数似然函数值和 AIC 值(表 3)。

根据 AIC 准则, 即 AIC 值最小的模型为备选模型, 模型间 AIC 值差异不大时可能有几个供选的备选模型, 选择油菜苗期耐淹性的遗传备选模型。然后对备选模型进行一组适合性检验, 选择统计量达到显著水平最少的模型为最适遗传模型。2012 年 B-1 和 E-0 模型的 AIC 值较小, 分别为 104.3353 和

82.2993, 初选为苗期耐淹性的遗传备选模型。2013 年 A-2 和 B-3 模型的 AIC 值较小, 分别为 26.9379 和 26.5709, 初选为苗期耐淹性的遗传备选模型。

对 B-1、E-0、A-2 和 B-3 备选模型进行一组适合性测验(均匀性检验、Smirnov 检验和 Kolmogorov 检验的 5 个统计量 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 ${}_nW^2$ 和 D_n), 选择统计量达到显著水平个数最少的模型为最适模型(表 4)。2012 年中 B-1 模型有 15 个统计量达到显著水平, E-0 模型仅有 11 个统计量达到显著水平, 因此选择 E-0 模型为该组合苗期耐淹性遗传的最佳模型, 即 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因模型。而 2013 年 6 个世代 30 个统计量中, A-2 与 B-3 模型均有 6 个统计量达到显著水平, 表明 A-2

表 2 数量性状主基因+多基因的混合遗传模型
Table 2 Mixed inheritance model of major gene plus polygene in quantitative traits

模型 Model	描述 Description
A-1	1 对加性-显性主基因模型 One pair of additive-dominant major gene model
A-2	1 对加性主基因模型 One pair of additive major gene model
A-3	1 对完全显性主基因模型 One pair of complete dominant major gene model
A-4	1 对负向完全显性主基因模型 One pair of negative complete dominant major genes model
B-1	2 对加性-显性-上位性主基因模型 Two pairs of additive-dominant-epistatic major gene model
B-2	2 对加性-显性主基因模型 Two pairs of additive-dominant major gene model
B-3	2 对加性主基因模型 Two pairs of additive major gene model
B-4	2 对等加性主基因模型 Two pairs of equal additive major gene model
B-5	2 对完全显性主基因模型 Two pairs of complete dominant major gene model
B-6	2 对等显性主基因模型 Two pairs of equal dominant major gene model
C-0	加性-显性-上位性多基因模型 Additive-dominant-epistatic polygene model
C-1	加性-显性多基因模型 Additive-dominant polygene model
D-0	1 对加性-显性主基因+加性-显性-上位性多基因模型 One pair of additive-dominant major gene plus additive-dominant-epistatic polygene model
D-1	1 对加性-显性主基因+加性-显性多基因模型 One pair of additive-dominant major gene plus additive-dominant polygene model
D-2	1 对加性主基因+加性-显性多基因模型 One pair of additive major gene plus additive-dominant polygene model
D-3	1 对完全显性主基因+加性-显性多基因模型 One pair of complete dominant major gene plus additive-dominant polygene model
D-4	1 对负向完全显性主基因+加性-显性多基因模型 One pair of negative complete dominant major genes plus additive-dominant polygene model
E-0	2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因模型 Two pairs of additive-dominant-epistatic major gene plus additive-dominant-epistatic polygene model
E-1	2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因模型 Two pairs of additive-dominant-epistatic major gene plus additive-dominant polygene model
E-2	2 对加性-显性主基因+加性-显性多基因模型 Two pairs of additive-dominant major gene plus additive-dominant polygene model
E-3	2 对加性主基因+加性-显性多基因模型 Two pairs of additive major gene plus additive-dominant polygene model
E-4	2 对等加性主基因+加性-显性多基因模型 Two pairs of equal additive major gene plus additive-dominant polygene model
E-5	2 对完全显性主基因+加性-显性多基因模型 Two pairs of complete dominant major gene plus additive-dominant polygene model
E-6	2 对等显性主基因+加性-显性多基因模型 Two pairs of equal dominant major gene plus additive-dominant polygene model

与 B-3 模型均适合该组合油菜苗期耐淹性的遗传解释。根据已有研究结果,油菜发芽期耐淹性存在 2 对主基因的效应,结合本研究 2012 年分析结果,选择 B-3 模型作为 2013 年的最适模型,即 2 对加性主基因模型。2012 年和 2013 年选择了 2 个不同的最适遗传模型,但均存在 2 对加性主基因的效应,表明 WR-4×WR-5 组合的油菜苗期耐淹性遗传可能主要受 2 对加性主基因控制。

2.3 遗传参数估计

在 2 年入选的最适模型中,6 个世代群体的耐淹性状分布分别由单个(P_1 、 P_2 、 F_1),4 个($B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$)和 9 个($F_{2:3}$)共 20 个成分组成,由此获得各个分布参数

的极大似然估计值(表 5),并估计出 2012 年和 2013 年 WR-4×WR-5 组合油菜苗期耐淹性的一阶遗传参数和二阶遗传参数(表 6)。

结果显示(表 6),2012 年的 2 对主基因加性效应(d_a 、 d_b)相等, $|d_a|=|d_b|=0.0036$; 2 对主基因显性效应均为负,且 $|h_a|>|h_b|$,说明耐淹性主基因存在杂种优势(负向),且以第 1 对主基因的显性效应为主。上位性效应中,以第 2 对主基因加性×第 1 对主基因显性互作(j_{ba})和显性×显性互作(l)效应较大,分别为 0.3432 和-0.6254。 $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 群体的主基因,遗传率 h^2_{mg} 为 36.25%、61.40%和 61.84%,平均为 53.16%;而它们的环境变异平均占表型变异的 46.84%。2013

表 3 WR-4×WR-5 组合 6 个家系世代群体耐淹性遗传模型的极大对数似然函数值和 AIC 值

Table 3 log-max-likelihood and AIC values of genetic models of waterlogging tolerance in the six family lines of WR-4×WR-5

模型 Model	2012		2013	
	极大对数似然函数值 log-max-likelihood-value	AIC	极大对数似然函数值 log-max-likelihood-value	AIC
A-1	-65.6501	139.3002	-9.6802	27.3603
A-2	-147.6496	301.2992	-10.4689	26.9379
A-3	-65.6726	137.3453	-12.1252	30.2505
A-4	-65.7491	137.4983	-15.4211	36.8422
B-1	-42.1676	104.3353	-10.4135	40.8270
B-2	-65.6669	143.3339	-8.4686	28.9372
B-3	-65.7243	139.4485	-9.2855	26.5709
B-4	-65.5156	137.0313	-13.6382	33.2764
B-5	-65.6896	139.3793	-11.3602	30.7205
B-6	-65.6924	137.3849	-15.5731	37.1461
C-0	-68.7235	157.4471	-27.7441	75.4883
C-1	-65.1367	144.2734	-13.2646	40.5292
D-0	-59.9083	143.8165	-6.7903	37.5807
D-1	-639.4504	1296.9008	-22.7020	63.4041
D-2	-65.6907	147.3813	-13.4127	42.8253
D-3	-94.4303	204.8606	-17.5467	51.0934
D-4	-73.4478	162.8956	-49.7027	115.4053
E-0	-23.1497	82.2993	-10.4446	56.8891
E-1	-38.8617	107.7234	-6.8565	43.7130
E-2	-69.5984	161.1968	-19.6571	61.3142
E-3	-666.2779	1350.5558	-22.7081	63.4162
E-4	-658.6165	1333.2329	-22.9303	61.8606
E-5	-65.6545	149.3089	-7.7491	33.4981
E-6	-64.1190	144.2379	-13.4095	42.8190

年 2 对主基因加性效应不同, 第 1 对主基因加性效应(d_a)为-0.2046, 第 2 对主基因的加性效应(d_b)为 0.0168, $|d_a| > |d_b|$, 说明以第 1 对主基因的加性效应为主, 其加性效应是负值, 使耐淹性降低。B_{1:2}、B_{2:2}和 F_{2:3}群体的主基因遗传率 h^2_{mg} 分别为 8.30%、30.48%和 43.13%, 平均为 27.30%, 其中 B_{2:2}和 F_{2:3}群体的遗传率相对较高。而环境变异平均占表型变异的 72.70%, 2 年试验均表明油菜耐淹性遗传受环境影响较大。

3 讨论

到目前为止, 有关甘蓝型油菜耐淹性研究报道不多, 原因在于大群体耐淹性鉴定存在诸多技术难点, 且鉴定结果受环境条件影响大。因此, 多数研究者采用对萌发种子淹水处理的方法来鉴定甘蓝型油菜的耐淹性^[12-13, 17-19]。油菜不同生育期(种子萌发期、苗期、越冬期、抽薹期和开花结实期)和不同涝害程

度(渍水、部分淹水到全淹)下的植株耐涝(淹)性表现存在明显差异。选择合适的植株生长发育时期和鉴定方法对耐淹性研究非常重要。对种子(干燥种子或发芽露白种子)进行缺氧处理, 通过统计植株形态(成苗率、茎长、干重等)和生理指标(电导率、脯氨酸含量等)来鉴定油菜耐淹性的方法没有排除种子发芽率和种子活力差异对种子发育形态和生理特征的影响, 可能会影响对材料的耐淹性判别。李云等^[14]建立了一种苗期耐淹性快速鉴定方法, 即用幼苗(子叶平展期)淹水处理来鉴定耐淹性。该方法在种子萌发后选择萌发一致、长势均匀的芽苗移栽, 生长至子叶平展期进行全淹 6 d 处理, 然后去水进行生长修复, 用去水后第 7 天的死苗率作为耐淹性的鉴定指标。其优点是可以克服种子生活力差异对鉴定结果的影响。虽然移栽操作可能会影响幼苗生长状况, 导致鉴定误差。但为保证种子生活力一致, 移栽操作必不可少。本文每穴人工移栽 25 棵发芽种子, 及

表 4 WR-4×WR-5 组合 6 个世代家系群体耐淹性的备选模型适合性检验
Table 4 Goodness-of-fit test of alternative models for waterlogging tolerance in the six family lines of WR-4×WR-5

年份 Year	模型 Model	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
2012	B-1	P ₁	0.143(0.706)	8.571(0.003)	105.000(0.000)	1.762(0.000)	0.048(1.000)
		F ₁	3.000(0.083)	0.000(1.000)	45.000(0.000)	1.000(0.003)	0.111(0.999)
		P ₂	0.143(0.706)	8.571(0.003)	105.000(0.000)	1.762(0.000)	0.048(1.000)
		B _{1:2}	7.620(0.006)	3.559(0.059)	9.892(0.002)	1.860(0.000)	0.215(0.001)
		B _{2:2}	0.400(0.527)	0.649(0.421)	0.598(0.439)	0.171(0.332)	0.146(0.028)
		F _{2:3}	0.025(0.875)	0.386(0.534)	3.522(0.061)	0.578(0.026)	0.188(0.000)
	E-0	P ₁	3.571(0.059)	19.286(0.000)	105.000(0.000)	2.048(0.000)	0.048(1.000)
		F ₁	3.000(0.083)	0.000(1.000)	45.000(0.000)	1.000(0.003)	0.111(0.999)
		P ₂	0.143(0.706)	8.571(0.003)	105.000(0.000)	1.762(0.000)	0.048(1.000)
		B _{1:2}	0.077(0.782)	0.018(0.894)	2.575(0.109)	0.610(0.021)	0.220(0.001)
		B _{2:2}	0.000(0.997)	0.108(0.743)	1.686(0.194)	0.150(0.392)	0.133(0.056)
		F _{2:3}	0.054(0.816)	0.209(0.648)	0.854(0.355)	0.417(0.068)	0.162(0.000)
2013	A-2	P ₁	3.000(0.083)	0.000(1.000)	45.000(0.000)	1.000(0.003)	0.111(0.999)
		F ₁	0.000(1.000)	3.125(0.077)	50.000(0.000)	0.833(0.006)	0.100(0.100)
		P ₂	1.200(0.273)	0.500(0.480)	50.000(0.000)	0.933(0.004)	0.100(0.100)
		B _{1:2}	0.485(0.486)	0.081(0.775)	2.417(0.120)	0.125(0.480)	0.029(1.000)
		B _{2:2}	0.492(0.483)	0.816(0.367)	0.801(0.371)	0.153(0.382)	0.063(0.835)
		F _{2:3}	0.885(0.347)	1.754(0.185)	2.737(0.098)	0.222(0.232)	0.041(0.926)
	B-3	P ₁	3.000(0.083)	0.000(1.000)	45.000(0.000)	1.000(0.003)	0.111(0.999)
		F ₁	0.000(1.000)	3.125(0.077)	50.000(0.000)	0.833(0.006)	0.100(0.100)
		P ₂	1.200(0.273)	0.500(0.480)	50.000(0.000)	0.933(0.004)	0.100(0.100)
		B _{1:2}	0.077(0.781)	0.012(0.914)	2.268(0.132)	0.088(0.662)	0.033(1.000)
		B _{2:2}	0.203(0.652)	0.407(0.524)	0.650(0.420)	0.117(0.516)	0.066(0.795)
		F _{2:3}	0.311(0.577)	0.796(0.372)	1.983(0.159)	0.155(0.375)	0.045(0.856)

表 5 最适模型下的 B_{1:2}、B_{2:2} 和 F_{2:3} 世代耐淹性成分分布均值、权重及方差
Table 5 Means weights and variance of component distributions of B_{1:2}, B_{2:2}, and F_{2:3} generations under optimum models for water-logging tolerance in the six family lines of WR-4×WR-5

年份 Year	参数 Parameter	B _{1:2} 成分 Component of B _{1:2}				B _{2:2} 成分 Component of B _{2:2}			
		μ_{41}	μ_{42}	μ_{43}	μ_{44}	μ_{51}	μ_{52}	μ_{53}	μ_{54}
2012	M	0.8735	0.8755	0.8755	0.5423	0.4912	0.4765	0.8235	0.8168
	W	0.2586	0.2585	0.2585	0.2243	0.2192	0.2412	0.2697	0.2699
	Var	0.0304	0.0304	0.0304	0.2195	0.2195	0.1498	0.0305	0.0304
2013	M	0.3578	0.3410	0.5624	0.5455	0.5455	0.5287	0.7501	0.7333
	W	0.2519	0.2489	0.2492	0.2500	0.2469	0.2466	0.2537	0.2529
	Var	0.0406	0.0407	0.0615	0.0617	0.0617	0.0615	0.0407	0.0406
年份 Year	参数 Parameter	F _{2:3} 成分 Component of F _{2:3}							
		μ_{61}	μ_{62}	μ_{63}	μ_{64}	μ_{65}	μ_{66}	μ_{67}	μ_{69}
2012	M	0.8418	0.8439	0.8497	0.8439	0.5107	0.4959	0.8497	0.8301
	W	0.0639	0.1278	0.0639	0.1278	0.2332	0.1280	0.0639	0.1276
	Var	0.0304	0.0304	0.0304	0.0304	0.2195	0.1498	0.0304	0.0305
2013	M	0.3578	0.3410	0.3242	0.5624	0.5455	0.5287	0.7669	0.7501
	W	0.0610	0.1217	0.0607	0.1235	0.2461	0.1226	0.0667	0.1322
	Var	0.0406	0.0407	0.0406	0.0615	0.0617	0.0615	0.0406	0.0407

M: 成分分布均值; W: 权重; Var: 方差; μ_{41} — μ_{44} : B_{1:2} 的成分分布平均数; μ_{51} — μ_{54} : B_{2:2} 的成分分布平均数; μ_{61} — μ_{69} : F_{2:3} 的成分分布平均数。

M: mean of component distributions; W: weight; Var: variance; μ_{41} — μ_{44} : mean of component of B_{1:2}; μ_{51} — μ_{54} : mean of component of B_{2:2}; μ_{61} — μ_{69} : mean of component of F_{2:3}.

表 6 WR-4×WR-5 组合耐淹性状遗传参数的估计
Table 6 Estimates of genetic parameters of waterlogging tolerance in the cross of WR-4×WR-5

年份 Year	模型 Model	一阶遗传参数 Parameter	估计值 Value	二阶遗传参数 Parameter	估计值 Estimate value		
					B _{1,2}	B _{2,2}	F _{2:3}
2012	E-0	$m(m_1)$	0.3962	σ^2_{mg}	0.0173	0.0484	0.0493
		d_a	0.0036	$h^2_{mg}(\%)$	36.25	61.40	61.84
		d_b	0.0036	—	—	—	—
		h_a	-0.3475	—	—	—	—
		h_b	-0.0069	—	—	—	—
		i	-0.0078	—	—	—	—
		j_{ab}	0.0026	—	—	—	—
		j_{ba}	0.3432	—	—	—	—
		l	-0.6254	—	—	—	—
2013	B-3	$m(m_1)$	0.5455	σ^2_{mg}	0.0037	0.0178	0.0308
		d_a	-0.2046	$h^2_{mg}(\%)$	8.30	30.48	43.13
		d_b	0.0168	—	—	—	—

$m(m_1)$: 群体均方; d_a : 第 1 对主基因的加性效应; d_b : 第 2 对主基因的加性效应; h_a : 第 1 对主基因的显性效应; h_b : 第 2 对主基因的显性效应; i : 主基因加性×加性互作效应; j_{ab} : 第 1 对主基因加性×第 2 对主基因显性互作效应; j_{ba} : 第 2 对主基因加性×第 1 对主基因显性互作效应; l : 主基因显性×显性互作效应; σ^2_{mg} : 主基因方差; h^2_{mg} : 主基因遗传力。

$m(m_1)$: mean of population; d_a : additive effect of the first major gene; d_b : additive effect of the second major gene; h_a : dominant effect of the first major gene; h_b : dominant effect of the second major gene; i : additive × additive interaction effect of major gene; j_{ab} : additive effect of the first major gene × dominant effect of the second major gene; j_{ba} : additive effect of the second major gene × dominant effect of the first major gene; l : dominant × dominant interaction effect of major gene; σ^2_{mg} : major gene variance; h^2_{mg} : major gene heritability.

时浇水, 保证芽籽正常出苗, 另外在子叶平展(定苗)时, 去除弱苗, 留下长势一致的幼苗 20 株, 以降低耐淹性鉴定误差。

在生产上, 甘蓝型油菜在苗期由于雨水过多往往发生的是湿害。本文是通过全淹处理下幼苗的耐淹性来鉴定耐湿性。李云等^[14]比较已知的耐湿材料(中双 9 号、中双 7 号和 HO102)和不耐湿材料(GH01 和 95-3)^[13]耐淹性鉴定结果表明, 两类材料的耐湿性均与全淹处理条件下的耐淹性鉴定结果一致。说明幼苗期耐淹性与芽期的耐湿性存在相关性。湿害下植物的伤害首先发生于根, 然后引起地上部分伤害。从植物生理角度看, 根系缺氧, O_2^- 过量累积, 酶保护系统受损导致质膜破坏, 从而引起生物代谢紊乱, 这是湿害发生的主要原因^[20]。植物通过累积可溶性糖和脯氨酸等调节植物细胞原生质渗透压^[10]; 相关酶活性增强^[21], 从而提高植物体抗性。吕艳艳等^[22]对耐淹和不耐淹材料的生理研究表明, 淹水条件下, 耐淹材料的根系发育明显好于不耐淹材料, 通过增加可溶性糖及脯氨酸等渗透调节有机物的含量和及时启动抗氧化酶系统来恢复淹水伤害的能力显著高于不耐淹材料。芽、苗根系活力强弱反映耐湿能力。本文通过短时间全淹处理的逆境条件, 可直观鉴定其耐湿性。为了能够对大群体材料进行耐

淹性鉴定, 本文对李云等^[14]的方法进行了改良, 采用 3×7 孔的穴盘, 每个穴盘可以处理 7 份材料(3 次重复), 每人每天可以处理 8 个穴盘, 即 56 份材料, 不仅可以对大批量的材料进行鉴定, 还可以保证试验条件的一致性, 为大群体材料的苗期耐淹性鉴定提供了可能, 也使耐淹性遗传分析成为可能。

甘蓝型油菜的耐淹性受 2 对主基因控制遗传, 存在多基因效应。丛野等^[15]用甘蓝型油菜发芽种子及密闭水淹缺氧处理方法对中双 9 号×GH01 组合的 6 个世代(P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2)家系群体耐湿性遗传分析表明, 其耐湿性受 2 对完全显性主基因+加性-显性多基因控制, 耐湿对不耐湿表现为完全显性。本文对甘蓝型油菜 WR-4 (耐淹)×WR-5 (不耐淹)组合 6 个世代家系群体幼苗期的耐淹性主基因+多基因分离分析表明, 其耐淹性主要受 2 对主基因控制, 但存在多基因效应。丛野等是对发芽种子进行密闭水淹缺氧处理 12 h, 继续生长 6 d 后, 以相对活力指数为耐湿性鉴定指标, 研究的是发芽种子耐湿性的主基因+多基因遗传, 本试验是对子叶平展的幼苗进行全淹 6 d, 去水恢复生长 7 d 后, 以死苗率为耐淹性鉴定指标, 研究的是苗期耐淹性的主基因+多基因遗传。虽然研究材料和鉴定方法不同, 但结果基本一致, 进一步表明甘蓝型油菜的芽期、幼苗期

的耐湿性遗传主要受 2 对主基因控制, 存在多基因效应。

WR-4×WR-5 组合 6 个世代家系群体的甘蓝型油菜苗期耐淹性主要受 2 对主基因控制, 主基因存在加性、显性和上位性效应。当有显性效应存在时(2012 年), 主基因显性效应值 $|h_a|=0.3475$, $|h_b|=0.0069$, 大于主基因加性效应值 $|d_a|=|d_b|=0.0036$ 。当有加性效应存在时(2013 年), 主基因加性效应为负, $d_a=-0.2046$, 且 $|d_a|>|d_b|$ 。2 年研究中, 主基因效应大小不同, 这可能与环境影响有关。2 年平均, $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 群体的主基因遗传率(h^2_{mg})分别为 22.28%、45.94%和 52.49%, 平均为 40.23%; 环境变异占表型变异平均为 59.77%, 说明甘蓝型油菜苗期耐淹性的遗传主要为主基因的遗传, 但较易受环境影响。本研究, $F_{2:3}$ 群体在 2 年试验中的遗传率均较高, 因此认为, 苗期耐淹性选择可在育种早期世代进行。

环境对鉴定结果的影响不可忽视。本研究中, 种子萌发阶段全部鉴定材料都是在光照培养箱内培养, 温度、光照和水分等条件控制严格, 保证了生长发育的一致性。但当芽苗移栽到穴盘后的生长过程、淹水处理过程在室外自然光照条件下进行, 易受到季节、气温等环境因素的影响。由于鉴定研究的遗传群体大、家系数多, 完成全部材料的鉴定需要进行 7~8 个批次的处理。一个鉴定批次从种子萌发到完成鉴定需要 15 d, 周期较长。因此天气的变化、自然气温、光照等变化对鉴定结果的影响是不可避免的。尤其在淹水过程中, 当气温较高时, 食品周转箱中的水温升高, 可能会导致死苗率偏高。在试验过程中, 2012 年出现连续高温的天气较多, 淹水处理后, 家系幼苗出现腐烂现象, 死苗率偏高, 幼苗死亡, 便不受环境的影响, 导致 2012 年度的环境影响显著低于 2013 年度。因此, 建议在鉴定过程中, 可考虑增加重复数(本研究为 3 次重复)以降低系统误差, 同时注意季节、气温等环境因素对试验的影响, 最好选择在秋季和设施条件下进行, 能提高鉴定结果的准确性。

4 结论

甘蓝型油菜苗期耐淹性主要受 2 对主基因控制, 存在多基因效应。WR-4×WR-5 组合的 6 世代(P_1 、 F_1 、 P_2 、 $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 、 $F_{2:3}$)家系群体苗期耐淹性的最适遗传模型分别是 E-0 和 B-3, 即 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因和 2 对加性主基因模型。2 年平均, $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 群体的主基因遗

传率(h^2_{mg})分别为 22.28%、45.94%和 52.49%, 平均为 40.23%; 环境变异占表型变异平均为 59.77%, 甘蓝型油菜苗期耐淹性的遗传主要为主基因的遗传, 但较易受环境影响。 $F_{2:3}$ 群体在 2 年试验中的遗传率均较高, 苗期耐淹性选择可在育种早期世代进行。

References

- [1] 张冬晓. 我国油菜生产的发展与展望. 中国油料作物学报, 2001, 23: 80-82
Zhang D X, Developmental prospect of rapeseed production in China. *Chin J Oil Crop Sci*, 2001, 23: 80-82 (in Chinese)
- [2] 王汉中. 我国油菜产需形势分析及产业发展对策. 中国油料作物学报, 2007, 29: 101-105
Wang H Z. Strategy for rapeseed industry development based on the analysis of rapeseed production and demand in China. *Chin J Oil Crop Sci*, 2007, 29: 101-105 (in Chinese with English abstract)
- [3] Leul M, Zhou W J. Alleviation of waterlogging damage in winter rape by application of uniconazole: effects on morphological characteristics, hormones and photosynthesis. *Field Crops Res*, 1998, 59: 121-127
- [4] 李真, 蒲圆圆, 高长斌, 周广生, 涂金星, 傅廷栋. 甘蓝型油菜 DH 群体苗期耐湿性的评价. 中国农业科学, 2010, 43: 286-292
Li Z, Pu Y Y, Gao C B, Zhou G S, Tu J X, Fu T D. Evaluation of waterlogging tolerance in rapeseed (*Brassica napus* L.) DH lines at seedling stage. *Sci Agric Sin*, 2010, 43: 286-292 (in Chinese with English abstract)
- [5] Gutierrez B F H, Lavado R S, Porcelli C A. Note on the effects of winter and spring waterlogging on growth, chemical composition and yield of rapeseed. *Field Crops Res*, 1996, 47: 175-179
- [6] Zhou W J, Lin X Q. Effects of waterlogging at different growth stages on physiological characteristics and seed yield of winter rape (*Brassica napus* L.). *Field Crops Res*, 1995, 44: 103-110
- [7] 胡官庆, 吴应元, 宋周元, 黄正勤. 油菜湿害表现及生理机制与预防. 安徽农业科学, 2000, 28(2): 171-171
Hu G Q, Wu Y Y, Song Z Y, Huang Z Q. Performance, physiological mechanisms and prevention of waterlogging in rapeseed. *J Anhui Agric Sci*, 2000, 28(2): 171-171 (in Chinese)
- [8] 戚存扣, 傅寿仲. 江苏油菜科学技术发展 50 年. 江苏农业学报, 2010, 26: 430-436
Qi C K, Fu S Z. Fifty years experience of development of cultivars and cultivation of oil-seed rape in Jiangsu Province. *Jiangsu J Agric Sci*, 2010, 26: 430-436 (in Chinese with English abstract)
- [9] 张洁夫, 戚存扣. 江苏油菜产业可持续发展的关键技术. 江苏农业学报, 2013, 29: 1236-1240
Zhang J F, Qi C K. Key technologies for sustainable development of rapeseed production in Jiangsu Province. *Jiangsu J Agric Sci*, 2013, 29: 1236-1240 (in Chinese with English abstract)
- [10] 宋丰萍, 胡立勇, 周广生, 吴江生, 傅廷栋. 渍水时间对油菜生长及产量的影响. 作物学报, 2010, 36: 170-176
Song F P, Hu L Y, Zhou G S, Wu J S, Fu T D. Effects of waterlogging time on rapeseed (*Brassica napus* L.) growth and yield. *Acta Agron Sin*, 2010, 36: 170-176 (in Chinese with English abstract)

- [11] 李玲, 张春雷, 张树杰, 李光明. 渍水对冬油菜苗期生长及生理的影响. 中国油料作物学报, 2011, 33: 247–252
Li L, Zhang C L, Zhang S J, Li G M. Effects of waterlogging on growth and physiological changes of winter rapeseed seedling (*Brassica napus* L.). *Chin J Oil Crop Sci*, 2011, 33: 247–252 (in Chinese with English abstract)
- [12] 陈洁, 张学昆, 谌利, 晁国红, 李加纳. 甘蓝型油菜耐湿种质资源的快速筛选. 中国油料作物学报, 2006, 28: 138–143
Chen J, Zhang X K, Chen L, Chao G H, Li J N. Screening for waterlogging tolerance germplasm in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Chin J Oil Crop Sci*, 2006, 28: 138–143 (in Chinese)
- [13] 张学昆, 陈洁, 王汉中, 李加纳, 邹崇顺. 甘蓝型油菜耐湿性的遗传差异鉴定. 中国油料作物学报, 2007, 29: 204–208
Zhang X K, Chen J, Wang H Z, Li J N, Zou C S. Genetic difference of waterlogging tolerance in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Chin J Oil Crop Sci*, 2007, 29: 204–208 (in Chinese with English abstract)
- [14] 李云, 付三雄, 戚存扣. 油菜苗期耐淹性快速筛选方法的建立及验证. 中国油料作物学报, 2012, 34: 256–261
Li Y, Fu S X, Qi C K. Screening method on waterlogging tolerance of rapeseed seedling through morphology and physiology verification. *Chin J Oil Crop Sci*, 2012, 34: 256–261 (in Chinese with English abstract)
- [15] 丛野, 程勇, 邹崇顺, 张学昆, 王汉中. 甘蓝型油菜发芽种子耐湿性的主基因+多基因遗传分析. 作物学报, 2009, 35: 1462–1467
Cong Y, Cheng Y, Zou C S, Zhang X K, Wang H Z. Genetic analysis of waterlogging tolerance for germinated seeds of rapeseed (*Brassica napus* L.) with mixed model of major gene plus polygene. *Acta Agron Sin*, 2009, 35: 1462–1467 (in Chinese with English abstract)
- [16] 盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系. 北京: 科学出版社, 2003. pp 6–8, 224–265, 351–370
Gai J Y, Zhang Y M, Wang J K. Genetic System of Quantitative Traits in Plants. Beijing: Science Press, 2003. pp 6–8, 224–265, 351–370 (in Chinese)
- [17] 刘后利. 实用油菜栽培学. 上海: 上海科学技术出版社, 1987. pp 536–537
Liu H L. Practical Cultivation of Rapeseed. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 1987. pp 536–537 (in Chinese)
- [18] Burgos M S, Messmer M M, Stamp P, Schmid J E. Flooding tolerance of spelt (*Triticum spelta* L.) compared to wheat (*Triticum aestivum* L.): a physiological and genetic approach. *Euphytica*, 2001, 122: 287–295
- [19] 薛远超, 李加纳, 刘列钊, 徐新福. 甘蓝型油菜 EMS 诱变材料的耐湿性鉴定与筛选. 西南师范大学学报(自然科学版), 2012, 37(4): 76–80
Xue Y C, Li J N, Liu L Z, Xu X F. Identification and screening of waterlogging tolerance of EMS mutagenesis lines in (*Brassica napus* L.). *J Southwest Chin Nor Univ (Nat Sci Edn)*, 2012, 37(4): 76–80 (in Chinese)
- [20] 时明芝, 周保松. 植物涝害和耐涝机理研究进展. 安徽农业科学, 2006, 34(2): 209–210
Shi M Z, Zhou B S. Research advance in physiological damage of flood and water-logging resistance. *J Anhui Agric Sci*, 2006, 34(2): 209–210 (in Chinese with English abstract)
- [21] 钟雪花, 杨万年, 吕应堂. 淹水胁迫下对烟草、油菜某些生理指标的比较研究. 武汉植物学研究, 2002, 20: 395–398
Zhong X H, Yang W N, Lü Y T. Comparative research on some physiological characteristics of tobacco and rape under flooding stress. *J Wuhan Bot Res*, 2002, 20: 395–398 (in Chinese with English abstract)
- [22] 吕艳艳, 金岩, 付三雄, 戚存扣. 不同耐淹油菜品种的耐淹性生理差异. 植物生理学报, 2013, 49: 959–967
Lü Y Y, Jin Y, Fu S X, Qi C K. Physiological differences of different waterlogging resistant *Brassica napus* L. under waterlogging stress. *Plant Physiol J*, 2013, 49: 959–967 (in Chinese with English abstract)