

引文格式: 王石华. 不同海拔产生的水稻 F₂ 群体孕穗期耐冷性遗传相关性分析[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2023, 38(5): 725–731. DOI: 10.12101/j.issn.1004-390X(n).202211049

不同海拔产生的水稻 F₂ 群体孕穗期 耐冷性遗传相关性分析*

王石华

(曲靖师范学院 教育教学质量监控中心, 云南 曲靖 655011)

摘要: 【目的】研究海拔引起的环境温度变化对籼、粳稻细胞质背景下的 F₁ 配子基因型选择效应及其对后代分离群体孕穗期耐冷性遗传相关性的影响, 以期为水稻耐冷育种提供参考。【方法】以耐冷性极强的粳稻老品种小麻谷和具有籼稻细胞质背景的改良粳稻品种南 34 为亲本, 将在 3 个海拔条件下产生的正、反交杂合体 F₂ 群体种植于海拔 2 200 m, 对其生物学性状间的相关性进行比较分析, 并在此基础上对孕穗期耐冷性主要指标小穗育性进行回归分析和通径分析。【结果】产生 F₂ 群体的海拔与其各性状间的相关性具有明显效应, 该效应受到籼、粳细胞质背景的影响。所有 F₂ 群体中实粒数和总粒数对小穗育性都有明显的贡献度, 其中实粒数为正向贡献且贡献度最大, 总粒数为负向贡献, 株高、主穗长和着粒密度等要素也在不同的 F₂ 群体中表现出一定的贡献值。【结论】海拔对水稻 F₂ 群体孕穗期耐冷性遗传选择具有明显的影响。在水稻耐冷性育种中可选择耐冷性强的亲本进行杂交, 将 F₁ 杂合体种植于海拔或温度差异较大的不同环境条件下, 再将其分离群体种植于低温条件下进行筛选, 即能够选择到耐冷性更强的单株。

关键词: 籼、粳稻细胞质; 海拔变异; F₂ 群体; 孕穗期耐冷性; 间接选择

中图分类号: S511.035.1

文献标志码: A

文章编号: 1004–390X (2023) 05–0725–07

Genetic Correlation Analysis of Cold Tolerance at Booting Stage in Rice F₂ Populations Generated at Different Altitudes

WANG Shihua

(Control Center of Education and Teaching Quality, Qujing Normal University, Qujing 655011, China)

Abstract: [Purpose] To study the selection effects of environmental temperature change caused by altitude on F₁ gamete genotype under the cytoplasmic background of *indica* and *japonica* rice and its effects on genetic selection of cold tolerance at booting stage in segregation population, providing reference for rice cold tolerant breeding. [Methods] The correlation of biological characters were analyzed in F₂ populations generated from reciprocal hybrids at three different altitudes planted at 2 200 m altitude. The material parents were Xiaomagu, *japonica* rice landrace that had strong cold tolerance, and Nan 34, an improved *japonica* variety that cytoplasm donated by *indica* rice. On this basis, regression analysis and path analysis were conducted on spikelet fertility, which was a main index of cold tolerance at booting stage. [Results] The altitude of the F₂ population had a significant effect on the correlation among the traits in the F₂ population, and this effect was affected by the cyto-

收稿日期: 2022-11-22

修回日期: 2023-09-26

网络首发日期: 2023-10-11

*基金项目: 国家自然科学基金项目 (30860065)。

作者简介: 王石华 (1983—), 男, 云南陆良人, 博士, 教授, 主要从事植物遗传育种研究。

E-mail: qjwsh@mail.qjnu.edu.cn

网络首发地址: <https://link.cnki.net/urlid/53.1044.S.20231010.1026.003>



plasmic background of *indica* and *japonica*. The number of filled grains and the total number of grains in all F_2 populations had a significant contribution to spikelet fertility, among which the number of filled grains had a positive contribution and the contribution was the largest, and the total number of grains had a negative contribution. Factors such as plant height, panicle length and grain density also showed certain contribution values in different F_2 populations. [Conclusion] F_2 -generated altitude and cytoplasmic background have obviously effects on genetic selection of cold tolerance at booting stage of F_2 population in rice. In rice cold tolerance breeding, parents with strong cold tolerance can be selected for hybridization. The F_1 hybrids are planted under different environmental conditions with large altitude or temperature differences, and then the segregating populations are planted under low temperature conditions for screening.

Keywords: *indica* and *japonica* cytoplasm; altitude variation; F_2 population; cold tolerance at booting stage; indirect selection

生物的整体生活史都处于自然条件的选择压力之中, 由于全球气候的变异加剧, 生物正面临着以气温变化为主要特征的气候条件变化新选择。不同海拔引起的以温度为主的生态因子变化对生物遗传多样和遗传分化起着重要作用^[1-4]。水稻是中国第一大粮食作物, 籼、粳亚种的分化与温度、纬度和海拔等生态条件密切相关, 其中海拔是籼、粳分化的驱动力^[5], 海拔差异产生的温度变化是导致水稻分化的重要因素^[6-8]。籼、粳细胞质背景和海拔环境差异对水稻杂合体雌配子和雄配子都会进行选择, 致使其后代分子标记发生遗传偏分离^[9-10]。

低温天气和冷水灌溉所致的冷害严重威胁和制约着中国稻作的生产和发展, 几乎在中国生产稻谷的所有地区都会发生。小孢子时期是水稻受冷害最敏感的阶段^[11], 该时期遇低温会使水稻产生大量空秕粒而减产。为创造优异耐冷水稻资源来解决低温冷害, 国际水稻研究所筛选出 40 个孕穗期耐冷性极强的品种, 其中有 12 个来自云南^[12]。云南地方稻种的耐冷性与其来源生态区的海拔密切相关, 分布于高海拔生态区的地方稻种各生育时期的耐冷性明显强于分布于低海拔生态区的地方稻种^[13]。海拔 2 650 m 的云南省宁蒗县永宁乡被称为“世界水稻屋脊”^[14], 来源于该地方的水稻老品种小麻谷孕穗期耐冷性极强。

掌握孕穗期耐冷性内在的遗传关系能更好地指导水稻耐冷性育种, 株高、穗颈长、穗下节长、1~2 节长和小穗育性等性状可作为云南稻核心种质耐冷筛选的指标^[15], 其中小穗育性(结实

率) 是评价孕穗期耐冷性最有效的指标^[16-17]。具有籼、粳细胞质背景的正、反交组合在不同海拔条件下产生的 F_2 群体孕穗期小穗育性具有显著或极显著差异^[18], F_2 群体的小穗育性与产生 F_2 群体的海拔显著正相关, 且高海拔产生的 F_2 群体其小穗育性显著或极显著高于低海拔产生的 F_2 群体^[19]。各性状与孕穗期耐冷性小穗育性的相关性研究多集中于水稻种质资源群体内, 鲜有同一遗传组合在不同海拔条件下产生的 F_2 群体中小穗育性与各性状之间的相关性研究。本研究对不同海拔产生的水稻 F_2 群体孕穗期耐冷性遗传相关性进行分析, 在此基础上探究海拔引起的环境温度变化对籼、粳稻细胞质背景下 F_1 配子基因型的选择效应, 对水稻育种研究和探讨全球气温变化对水稻遗传变异的效应具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试材料包括南 34、小麻谷、南 34 与小麻谷正、反交的 F_1 代及其在 3 个不同海拔产生的 6 个 F_2 群体。南 34 为籼、粳复合杂交选育出的具有籼稻 IR8 细胞质背景的偏粳改良品系^[20], 小麻谷为云南省宁蒗县永宁乡海拔 2 650 m 高寒稻区种植的地方粳稻老品种。2006 年冬季在海南配制杂交组合, 2007 年 3—11 月杂交 F_1 植株分别种植于云南农业大学稻作研究所在元江(海拔 400 m)、昆明(海拔 1 860 m)和昆明市西山区团结镇(海拔 2 200 m)设立的 3 个试验点, 抽穗时单株套袋产生 F_2 群体。3 个试验点海拔最大相差

1800 m, 年均气温最大相差 10.6 ℃, 极端最高气温最大相差 16.1 ℃; 水稻抽穗期平均气温相差 10.1 ℃, 平均最高气温相差 13.9 ℃; 纬度和经度相差较小, 其中纬度最大相差 1°31', 经度最大相差 0°57'^[9]。

1.2 材料种植

2008 年 3 月 13 日在昆明试验田播种 F₂, 5 月 19 日移栽于团结镇试验田中, 每行 10 株, 株行距为 15 cm×20 cm, 材料单本插。试验田海拔 2 200 m, N25°05', E102°36', 年均气温 13.2 ℃, 年极端高温 25 ℃, 抽穗期平均气温 16.5 ℃, 抽穗期平均最高气温 21.6 ℃。生育期用 13~20 ℃冷泉水灌溉, 水深约 5 cm, 管理条件一致。

1.3 性状调查及孕穗期耐冷性分析

水稻成熟时, 按单株取样调查株高、有效穗数、主穗长、1~2 穗节长、穗颈长、实粒数、总粒数、着粒密度和小穗育性等性状, F₂ 群体调查全部单株 (表 1)。由于低温处理能明显影响中等耐冷性品系南 34 的小穗育性, 但很少影响其余

性状, 因此本研究以低温下小穗育性 (结实率) 为指标评价孕穗期耐冷性。

1.4 数据处理与统计分析

采用 Excel 2003 和 DPS 软件处理数据, 并对各性状之间的相关性进行分析; 对小穗育性进行多元线性逐步回归分析和通径分析。

2 结果与分析

2.1 水稻正、反交 F₂ 群体各生物学性状的相关性

由表 2 可知: 正、反交 F₂ 群体稻株的各生物学性状间具有非常明显的相关性。在南 34×小麻谷的杂交组合中, 除小穗育性与主穗长、总粒数和着粒密度的相关性不显著外, 其余性状间均显著或极显著相关; 在其反交组合中, 小穗育性与主穗长、总粒数、着粒密度、有效穗数的相关性不显著, 其余性状间均极显著相关。在南 34×小麻谷的杂交组合中, 小穗育性与总粒数、着粒密度负相关, 其余性状间均呈正相关; 在其反交组合中所有性状间均呈正相关。在正、反交组合中, 与小穗育性相关性最大的性状都是实粒数, 其次分别是穗颈长或 1~2 穗节长。

2.2 不同海拔产生的水稻正、反交 F₂ 群体生物学性状的相关性

由表 3 可知: 对于南 34×小麻谷的杂交组合, 在 3 个海拔条件下产生的 F₂ 群体中, 小穗育性与株高、有效穗数、主穗长、1~2 穗节长、总粒数、着粒密度均无显著相关性, 但与穗颈长

表 1 不同海拔产生的水稻正、反交 F₂ 群体单株数

Tab. 1 The number of single plant in rice F₂ populations generated from reciprocal hybrids at different altitudes

海拔/m altitude	南34×小麻谷 Nan 34×Xiaomagu	小麻谷×南34 Xiaomagu×Nan 34
400	85	142
1 860	106	167
2 200	167	176

表 2 水稻正、反交 F₂ 群体生物学性状相关系数

Tab. 2 Correlation coefficient of biological traits in rice F₂ populations generated from reciprocal hybrids

性状 traits	株高 PH	有效穗数 EP	主穗长 PL	1~2穗节长 PN	穗颈长 NL	实粒数 FG	总粒数 TG	着粒密度 GD	小穗育性 SF
株高 PH		0.310**	0.476**	0.277**	0.560**	0.460**	0.498**	0.382**	0.138**
有效穗数 EP	0.404**		0.257**	0.178**	0.185**	0.281**	0.323**	0.269**	0.075
主穗长 PL	0.744**	0.364**		0.252**	0.156**	0.490**	0.582**	0.178**	0.081
1~2穗节长 PN	0.319**	0.166**	0.429**		0.227**	0.340**	0.304**	0.250**	0.167**
穗颈长 NL	0.457**	0.135**	0.241**	0.248**		0.234**	0.200**	0.174**	0.151**
实粒数 FG	0.482**	0.354**	0.499**	0.311**	0.337**		0.779**	0.675**	0.618**
总粒数 TG	0.614**	0.400**	0.720**	0.337**	0.199**	0.646**		0.886**	0.036
着粒密度 GD	0.435**	0.366**	0.448**	0.230**	0.139**	0.589**	0.923**		0.008
小穗育性 SF	0.103*	0.116*	0.031	0.122*	0.246**	0.696**	-0.031	-0.037	

注: 下三角为南34×小麻谷 F₂ 群体的数据, 上三角为小麻谷×南34 F₂ 群体的数据; “*”表示显著相关 ($P<0.05$), “**”表示极显著相关 ($P<0.01$); 下同。
Note: Lower triangular data show F₂ population of Nan 34×Xiaomagu, upper triangular data show F₂ population of Xiaomagu×Nan 34; PH. plant height, EP. effective panicles, PL. panicle length, PN. 1-2 spike node length, NL. neck length of spike, FG. number of filled grains, TG. total number of grains, GD. grain density, SF. spikelet fertility; “*” indicates significant correlation at 0.05 level, “**” indicates extremely significant correlation at 0.01 level; the same as below.

表 3 不同海拔产生的水稻正、反交 F₂ 群体生物学性状相关系数

Tab. 3 Correlation coefficient of biological traits in rice F₂ populations generated from reciprocal hybrids at different altitudes

性状 traits	海拔/m altitude	株高 PH	有效穗数 EP	主穗长 PL	1~2穗节长 PN	穗颈长 NL	实粒数 FG	总粒数 TG	着粒密度 GD	小穗育性 SF
株高 PH	400		0.462**	0.716**	0.345**	0.628**	0.519**	0.500**	0.395**	0.125**
	1 860		0.223**	0.662**	0.286**	0.506**	0.409**	0.478**	0.301**	0.094
	2 200		0.255**	0.536**	0.198**	0.537**	0.515**	0.545**	0.421**	0.212**
有效穗数 EP	400	0.255*		0.454**	0.362**	0.368**	0.363**	0.417**	0.381**	0.014
	1 860	0.448**		0.310**	0.038	0.146	0.261**	0.258**	0.184*	0.133
	2 200	0.423**		0.290**	0.155*	0.052	0.277**	0.323**	0.244**	0.079
主穗长 PL	400	0.664**	0.258*		0.473**	0.430**	0.663**	0.779**	0.600**	0.019
	1 860	0.676**	0.335**		0.297**	0.299**	0.486**	0.661**	0.365**	0.020
	2 200	0.815**	0.426**		0.189*	0.076	0.424**	0.536**	0.167*	0.047
1~2穗节长 PN	400	0.169	0.102	0.321**		0.313**	0.484**	0.352**	0.269**	0.262**
	1 860	0.293**	0.170	0.386**		0.259**	0.312**	0.292**	0.235**	0.122
	2 200	0.406**	0.194*	0.503**		0.101	0.237**	0.254**	0.224**	0.093
穗颈长 NL	400	0.380**	0.161	0.063	0.117		0.366**	0.269**	0.171*	0.211*
	1 860	0.332**	-0.025	0.106	0.280**		0.283**	0.271**	0.186*	0.149
	2 200	0.595**	0.251**	0.416**	0.289**		0.131	0.098	0.114	0.120
实粒数 FG	400	0.360**	0.289**	0.426**	0.146	0.295**		0.741**	0.698**	0.537**
	1 860	0.455**	0.370**	0.369**	0.324**	0.233*		0.754**	0.708**	0.655**
	2 200	0.566**	0.391**	0.615**	0.399**	0.450**		0.829**	0.767**	0.613**
总粒数 TG	400	0.465**	0.285**	0.664**	0.156	-0.066	0.464**		0.952**	-0.105
	1 860	0.609**	0.401**	0.666**	0.388**	0.115	0.676**		0.919**	0.031
	2 200	0.661**	0.444**	0.778**	0.422**	0.387**	0.740**		0.910**	0.108
着粒密度 GD	400	0.258*	0.239*	0.284**	0.024	-0.087	0.334**	0.880**		-0.113
	1 860	0.443**	0.368**	0.376**	0.311**	0.118	0.683**	0.929**		0.029
	2 200	0.475**	0.417**	0.553**	0.313**	0.266**	0.682**	0.931**		0.113
小穗育性 SF	400	0.104	0.122	0.021	0.090	0.368**	0.778**	-0.147	-0.213	
	1 860	0.118	0.166	-0.006	0.115	0.238*	0.737**	0.066	0.116	
	2 200	0.138	0.119	0.083	0.146	0.199**	0.634**	0.023	0.020	

和实粒数显著或极显著正相关；对于其反交组合，在 3 个海拔条件下产生的 F₂ 群体中，小穗育性与有效穗数、主穗长、总粒数、着粒密度均无显著相关性，其中海拔 400 和 2 200 m 产生的 F₂ 群体中小穗育性与株高极显著正相关，海拔 400 m 产生的 F₂ 群体中小穗育性与 1~2 穗节长和穗颈长呈极显著或显著正相关。

由表 3 还可知：各性状之间的相关性因产生 F₂ 群体的海拔而产生差异。在海拔 2 200 m 产生的南 34×小麻谷 F₂ 群体中，除了有效穗数、穗颈长、实粒数、总粒数和着粒密度外，其余性状与小穗育性之间的相关性均大于海拔 400 和 1 860 m 产生的 F₂ 群体，且绝大多数性状之间的相关性都随着产生 F₂ 群体海拔的升高而增大；在海拔

2 200 m 产生的小麻谷×南 34 F₂ 群体中，除了有效穗数、1~2 节穗节长、穗颈长和实粒数外，其余性状与小穗育性之间的相关性均大于海拔 400 和 1 860 m 产生的 F₂ 群体。结果表明：产生 F₂ 群体的海拔会对各性状的相关性产生效应，并且这一效应受到籼、粳细胞质背景的影响。

2.3 不同海拔产生的水稻正、反交 F₂ 群体小穗育性多元线性逐步回归分析

以逐步回归模型拟合小穗育性 (Y) 与株高 (X₁)、有效穗数 (X₂)、主穗长 (X₃)、1~2 穗节长 (X₄)、穗颈长 (X₅)、实粒数 (X₆)、总粒数 (X₇) 和着粒密度 (X₈) 的关系，6 个 F₂ 群体中拟合优度在 0.842~0.934 之间，拟合度高；显著性验证证实回归方程均达到极显著水平，表明回归模型可

有效预测各 F₂ 群体中的小穗育性 (表 4)。在所有 F₂ 群体中, 小穗育性均受到实粒数和总粒数的影响, 其中与实粒数呈极显著正相关, 与总粒数呈极显著负相关。此外, 在海拔 1 860 m 产生的南 34×小麻谷 F₂ 群体中, 小穗育性还受主穗长的影响, 两者呈显著正相关; 在 1 860 m 海拔产生的

小麻谷×南 34 F₂ 群体中, 小穗育性还受主穗长和着粒密度的影响, 其中与主穗长显著负相关、与着粒密度极显著负相关; 在海拔 2 200 m 产生的小麻谷×南 34 F₂ 群体中, 小穗育性还受株高的影响, 与株高显著正相关。

表 4 不同海拔产生的水稻正、反交 F₂ 群体小穗育性的多元线性逐步回归分析
Tab. 4 Multiple linear stepwise regression analysis on spikelet fertility in rice F₂ populations generated from reciprocal hybrids at different altitudes

杂交组合 hybrid combination	海拔/m altitude	回归方程 regression equation	相关系数 correlation coefficient	F 值 F-value	拟合优度 goodness of fitting
南 34×小麻谷 Nan 34×Xiaomagu	400	$Y=57.839+0.591X_6-0.338X_7$	0.967	583.269**	0.934
	1860	$Y=46.103+0.695X_3+0.685X_6-0.413X_7$	0.945	284.382**	0.893
	2200	$Y=57.609+0.682X_6-0.391X_7$	0.917	435.451**	0.842
小麻谷×南 34 Xiaomagu×Nan 34	400	$Y=64.708+0.622X_6-0.392X_7$	0.922	393.349**	0.850
	1 860	$Y=87.415-0.592X_3+0.669X_6-0.355X_7-3.086X_8$	0.965	544.110**	0.931
	2200	$Y=68.222+0.085X_1+0.663X_6-0.503X_7$	0.944	472.399**	0.892

注: Y. 小穗育性; X₁. 株高; X₃. 主穗长; X₆. 实粒数; X₇. 总粒数; X₈. 着粒密度; 下同。
Note: Y. spikelet fertility; X₁. plant height; X₃. panicle length; X₆. number of filled grains; X₇. total number of grains; X₈. grain density; the same as below.

2.4 不同海拔产生的水稻正、反交 F₂ 群体小穗育性通径分析

对各 F₂ 群体的小穗育性与其余要素进行通径分析, 结果 (表 5) 表明: 所有 F₂ 群体中实粒数和总粒数对小穗育性都有明显的贡献度, 其中实粒数为正向贡献且贡献度最大, 总粒数为负向贡献, 株高、主穗长和着粒密度等要素也在不同的 F₂ 群体中分别表现出不同的贡献值。在南 34×小麻谷的 F₂ 群体中, 小穗育性除了受到实粒数和总粒数的影响外, 还受到主穗长的影响; 在其反交 F₂ 群体中, 小穗育性除了受到实粒数和总粒数的影响外, 还受到株高、主穗长和着粒密度的影响。在海拔 400 m 产生的正、反交 F₂ 群体中, 小穗育性受实粒数和总粒数的影响; 在海拔 1 860 m 产生的正、反交 F₂ 群体中, 小穗育性受实粒数、总粒数、主穗长和着粒密度的影响; 在海拔 2 200 m 产生的正、反交 F₂ 群体中, 小穗育性受实粒数、总粒数和株高的影响。

3 讨论

3.1 海拔明显影响水稻 F₂ 群体各性状相关性以及各要素对小穗育性的贡献度

研究群体的遗传性状时需对各性状间的相关性进行分析, 进一步了解各性状对某一核心指标

的内在关联和贡献时多采用多元线性回归和通径分析, 以探索其本质的关联度。孕穗期耐冷性遗传相关性的研究目的是将耐冷性状的相关关系有效地利用于相关耐冷性的间接选择。多元线性回归和通径分析结果表明: 相关要素对小穗育性的贡献度在不同的细胞质上有不同的表现, 相关要素对小穗育性的贡献度因产生 F₂ 群体的海拔而产生差异。尽管相关分析表明株高、1~2 穗节长和穗颈长与小穗育性呈显著或极显著相关, 但回归分析和通径分析显示这 3 个性状对小穗育性的贡献不明显。

3.2 水稻生物学性状之间的内在关联度受遗传因素和外在环境的影响

将正、反交组合在不同海拔产生的 6 个 F₂ 群体种植于海拔 1 860 m 非低温条件下, 小穗育性与株高、有效穗数、主穗长、1~2 穗节长、穗颈长、总粒数、着粒密度等性状均呈显著或极显著相关^[21]; 本研究将该 6 个 F₂ 群体种植于低温条件下其相关性发生明显变化, 其中南 34×小麻谷 F₂ 群体的小穗育性与主穗长、实粒数、总粒数显著或极显著相关, 小麻谷×南 34 F₂ 群体的小穗育性与主穗长、实粒数、总粒数、着粒密度显著或极显著相关。表明水稻生物学性状之间的内在关联度除受遗传因素的影响外, 还明显受外在

表 5 不同海拔产生的水稻正、反交 F₂ 群体小穗育性途径分析

Tab. 5 Path analysis on spikelet fertility in rice F ₂ populations generated from reciprocal hybrids at different altitudes								
杂交组合 hybrid combination	海拔/m altitude	作用因子 acting factors	直接途径系数 direct path coefficient	间接途径系数 indirect path coefficient				
				X ₁ -Y	X ₃ -Y	X ₆ -Y	X ₇ -Y	X ₈ -Y
南34×小麻谷 Nan 34× Xiaomagu	400	实粒数 FG (X ₆)	1.079				-0.300	
		总粒数 TG (X ₇)	-0.647			0.500		0.256
	1 860	主穗长 PL (X ₃)	0.097			0.477	-0.580	
		实粒数 FG (X ₆)	1.290		0.036		-0.589	0.327
		总粒数 TG (X ₇)	-0.871		0.065	0.872		
	2 200	实粒数 FG (X ₆)	1.363				-0.729	
		总粒数 TG (X ₇)	-0.985			1.008		0.398
	小麻谷×南34 Xiaomagu× Nan 34	实粒数 FG (X ₆)	1.365				-0.828	
小麻谷×南34 Xiaomagu× Nan 34	400	总粒数 TG (X ₇)	-1.116			1.012		0.388
		主穗长 PL (X ₃)	-0.086			0.716	-0.511	-0.099
	1 860	实粒数 FG (X ₆)	1.472		-0.042		-0.583	-0.193
		总粒数 TG (X ₇)	-0.773		-0.057	1.111		-0.250
		着粒密度 GD (X ₈)	-0.272		-0.031	1.043	-0.710	
	2 200	株高 PH (X ₁)	0.070			0.855	-0.712	
		实粒数 FG (X ₆)	1.660	0.036			-1.083	0.329
		总粒数 TG (X ₇)	-1.306	0.038		1.376		

环境的影响。

3.3 通过 F₁ 配子体世代和 F₂ 孢子体世代共同选择可获得耐冷性更强的单株

已有研究表明：海拔差异引起的环境温度变化明显影响水稻籼、粳杂种以及细胞质雄性不育系的花粉育性^[22-25]，导致雄配子体发生选择。此外，水稻籼、粳杂交 F₁ 常表现出不同程度的花粉败育^[26]，籼稻或籼粳杂交后代品系作母本与粳稻杂交的 F₁ 代其小穗育性显著或极显著低于其反交组合^[27]，导致雌配子和雄配子都发生选择。本研究将水稻杂合体 F₁ 置于不同海拔条件下仅繁殖了一代，即可导致 F₂ 群体间各生物学性状相关性发生较大变异，进一步揭示了植物群体的遗传变异受海拔和细胞质背景的影响，该结果对水稻遗传分化相关研究和选择育种具有重要的参考价值。该正、反交 F₂ 群体孕穗期小穗育性的平均值随着产生群体海拔的升高而明显增加^[18]，但孕穗期小穗育性最高的单株均出现在海拔 400 m 产生的正、反交 F₂ 群体中，分别达到 96.0% 和 95.3%(另文发表)，表明在极端条件下反而可以通过配子体选择产生较大的遗传变异。此外，分布在高海拔区的地方稻种孕穗开花期耐冷性强于低海拔区的地方稻种^[13]，推测这是配子体和孢子体

共同选择的结果，是在长期进化中高海拔极端环境的强选择压力下物种表型和遗传的适应^[28]。

4 结论

海拔对 F₂ 群体孕穗期耐冷性与各性状之间的相关性有非常明显的选择效应，这种效应同时来自海拔对配子体世代和孢子体世代所产生的选择压力。海拔对 F₂ 群体各性状内在关联度的效应受籼、粳细胞质背景的影响。本研究启示：在水稻耐冷性育种中可选择耐冷性强的亲本进行杂交，将 F₁ 杂合体种植于海拔或温度差异较大的环境条件下，再将其分离群体种植于低温条件下进行筛选即能够选择到耐冷性更强的单株。

[参考文献]

[1] 刘秉儒. 生物多样性的海拔分布格局研究及进展[J]. 生态环境学报, 2021, 30(2): 438. DOI: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2021.02.0025.

[2] LOVELESS M D, HAMRICK J L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1984, 15: 65. DOI: 10.1146/annurev.es.15.110184.000433.

[3] 曾亚文, 李自超, 杨忠义, 等. 云南地方稻种籼粳亚种的生态群分类及其地理生态分布[J]. 作物学报, 2001, 27(1): 15. DOI: 10.3321/j.issn:0496-3490.2001.01.003.

[4] 李珊, 蔡宇良, 钱增强, 等. 云南金钱槭形态变异与遗传

- 变异的相关性研究[J]. 生态学报, 2004, 24(5): 925. DOI: 10.3321/j.issn:1000-0933.2004.05.010.
- [5] 邵丽梅, 杜鹃, 曾亚文, 等. 思茅地区核心稻种籼粳特异性标记的聚类分析[J]. 西南农业学报, 2006, 19(z1): 49. DOI: 10.3969/j.issn.1001-4829.2006.z1.009.
- [6] NAGAMINE T, XIONG J H, XIAO Q. Genetic variation in several isozymes of indigenous rice varieties in Yunnan Province of China[J]. Japanese Journal of Breeding, 1992, 42(3): 507. DOI: 10.1270/jsbbs1951.42.507.
- [7] 刘克德, 张启发, 张端品, 等. 云南地方稻种的遗传变异和籼粳分化[J]. 植物学报, 1995, 37(9): 718.
- [8] 李自超, 张洪亮, 曾亚文, 等. 云南稻种资源表型遗传多样性的研究[J]. 作物学报, 2001, 27(6): 832. DOI: 10.3321/j.issn:0496-3490.2001.06.023.
- [9] WANG S H, TAN Y L, TAN X L, et al. Segregation distortion detected in six rice F₂ populations generated from reciprocal hybrids at three altitudes[J]. Genetics Research, 2009, 91(5): 345. DOI: 10.1017/S0016672309990176.
- [10] 雷伟, 文建成, 普世皇, 等. 海拔差异对水稻雌配子体基因型选择及其后代表型遗传分化的影响[J]. 中国农业科学, 2015, 48(7): 1249. DOI: 10.3864/j.issn.0578-1752.2015.07.01.
- [11] SATAKE T, HAYASE H. Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants. V. Estimation of pollen development stage and the most sensitive stage to coolness[J]. Proceedings of the Crop Science Society of Japan, 1970, 39(4): 468. DOI: 10.1626/jcs.39.468.
- [12] 赵才美, 程在全, 殷富有, 等. 云南地方稻种资源研究进展[J]. 河南农业科学, 2020, 49(9): 1. DOI: 10.15933/j.cnki.1004-3268.2020.09.001.
- [13] 王翠利, 崔迪, 汤翠凤, 等. 不同海拔来源云南地方稻种资源各生育时期耐冷性鉴定评价[J]. 植物遗传资源学报, 2022, 23(1): 83. DOI: 10.13430/j.cnki.jpgr.20210506002.
- [14] 万紫薇, 熊海波, 陈丽娟, 等. 滇西北高寒稻作区水稻产量的影响因素研究进展[J]. 湖南农业科学, 2020(4): 114. DOI: 10.16498/j.cnki.hnnykx.2020.004.029.
- [15] 曾亚文, 李绅崇, 普晓英, 等. 云南稻核心种质孕穗期耐冷性状间的相关性与生态差异[J]. 中国水稻科学, 2006, 20(3): 265. DOI: 10.3321/j.issn:1001-7216.2006.03.007.
- [16] ITO N, HAYASE H, SATAKE T, et al. Male sterility caused by cooling treatment at the meiotic stage in rice plants. III. Male abnormalities at the anthesis[J]. Proceedings of the Crop Science Society of Japan, 1970, 39(1): 60. DOI: 10.1626/jcs.39.60.
- [17] 戴陆园, 叶昌荣, 徐福荣, 等. 云南稻种昆明小白谷耐冷性指标性状的遗传分析[J]. 中国水稻科学, 1999, 13(2): 73. DOI: 10.16819/j.1001-7216.1999.02.003.
- [18] 王石华, 谭学林, 谭亚玲. 不同海拔下水稻正反交F₂群体的孕穗期耐冷性研究[J]. 云南农业大学学报, 2011, 26(6): 754. DOI: 10.3969/j.issn.1004-390X(n).2011.06.004.
- [19] 王石华, 谭学林. 低温种植下水稻F₂群体生物学性状的遗传分析[J]. 西南农业学报, 2014, 27(5): 1806. DOI: 10.16213/j.cnki.scjas.2014.05.031.
- [20] 洪汝科, 李铮友, 王樨, 等. 抗病优质滇型粳稻恢复系南34的选育及应用[J]. 西南农业学报, 2004, 17(z1): 85. DOI: 10.3969/j.issn.1001-4829.2004.z1.020.
- [21] 王石华, 谭学林. 不同海拔产生的水稻正反交F₂群体生物学性状相关性分析[J]. 广东农业科学, 2016, 43(3): 30. DOI: 10.16768/j.issn.1004-874x.2016.03.007.
- [22] 蒋义明. 高温对滇型杂交水稻雄性不育育性的影响[J]. 云南农业大学学报, 1988, 3(2): 99. DOI: 10.16211/j.issn.1004-390x(n).1988.02.001.
- [23] LI H B, WANG J, LIU A M, et al. Genetic basis of low-temperature-sensitive sterility in *indica-japonica* hybrids of rice as determined by RFLP analysis[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1997, 95(7): 1092. DOI: 10.1007/s001220050667.
- [24] 吕川根, 王才林, 宗寿余, 等. 温度对水稻亚种间杂种育性及结实率的影响[J]. 作物学报, 2002, 28(4): 499. DOI: 10.3321/j.issn:0496-3490.2002.04.012.
- [25] 杨杰, 万建民, 翟虎渠, 等. 温度对亚种间杂种花粉育性的影响[J]. 中国水稻科学, 2003, 17(2): 145. DOI: 10.3321/j.issn:1001-7216.2003.02.011.
- [26] SECOND G. Origin of the genetic diversity of cultivated rice (*Oryza spp.*): study of the polymorphism scored at 40 isozyme loci[J]. The Japanese Journal of Genetics, 1982, 57(1): 25. DOI: 10.1266/jjg.57.25.
- [27] 邢祖颐, 李梅芳, 王淑敏, 等. 籼粳稻杂交育种的研究[J]. 中国农业科学, 1980(2): 24.
- [28] 郝艳, 雷富民. 适应性演化的分子遗传机制: 以高海拔适应为例[J]. 遗传, 2022, 44(8): 635. DOI: 10.16288/j.ycz.22-108.

责任编辑: 何馨成