

不同环境下水稻化感作用的动态杂种优势分析

林文雄, 董章杭, 何华勤, 沈荔花, 陈祥旭, 郭玉春, 梁义元, 陈芳育, 梁康迳

(福建农林大学, 福州 350002)

摘要: 采用包括基因型与环境互作的数量性状加性-显性发育遗传模型, 研究了按双列杂交设计 $\{[P+1]/2\}$ 配制成 1 套包括亲本、 F_1 两个世代的水稻遗传材料在不同环境条件下化感作用的动态杂种优势。结果表明, 杂种 F_1 和 F_2 在大部分叶龄时期具有抑制受体植物茎长和根长的杂种优势。 F_2 的化感作用潜力与 F_1 相比有所下降, 在不同环境条件下其群体平均优势均为 F_1 的 $1/2$ 。在温度较低、光照较弱的田间环境条件下, 水稻化感作用杂种优势较大。暗示着环境胁迫会增强化感作用的性状表现, 解释了植物在不利环境下产生化感物质数量有所增加的遗传原因。

关键词: 水稻; 化感作用; 杂种优势

Analysis on Dynamic Heterosis of Rice Allelopathy Under Different Environmental Conditions

LIN Wen-xiong, DONG Zhang-hang, HE Hua-qin, SHEN Li-hua, CHEN Xiang-xu,

GUO Yu-chun, LIANG Yi-yuan, CHEN Fang-yu, LIANG Kang-jing

(Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002)

Abstract: In this study, 5 parental rice varieties with different allelopathic potentials were employed in diallel cross $\{[P+1]/2\}$ to get a set of genetic materials including parental lines and two generations of F_1 s. The dynamic heterosis of allelopathy in rice under different environmental conditions was analyzed by using additive-dominant developmental genetic model. The results indicated that heterosis in both F_1 and F_2 showed inhibitory effect on shoot and root length of receiver plant (*Lactuca sativa* L.). Heterosis over mid-parent based on population mean (HMP) in F_2 was lower than that in under differential environmental conditions, showing $1/2$ HMP in F_1 . The heterosis of rice allelopathy was enhanced under the field environmental condition with lower temperature and weaker sunlight than that under favorable environment, implying that the allelopathic potential could be increased by stress environment. This findings interpreted the genetic reason that plant could produce more allelochemicals under unfavorable environment.

Key words: Rice (*Oryza sativa* L.); Allelopathy; Heterosis

植物通过自身生理代谢, 产生并释放一些化学物质到环境中, 影响邻近其它植物生长发育的化学生态学现象被称为植物化感作用^[1]。它被视为 21 世纪最有发展前途的可持续农业技术之一, 倍受世界各国的普遍重视。近年来, 主要粮食作物水稻的化感品种组合选育研究已成为各国的攻关重点, 人们试图运用这种化学生态学机制来控制田间有害杂

草生长^[2~5]。培育既能抑制杂草生长又保留自身优良农艺性状的水稻新品种, 将大为减少稻谷生产中对化学除草剂的依赖, 这对农业可持续发展具有重要意义^[3, 6]。

研究表明, 将不同化感特性的水稻品种杂交, 可培育出既抗草又增产的杂种一代水稻品种^[3, 4]。选择有化感作用潜力的不育系与恢复系配组, 可得到

收稿日期 2002-11-27

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30070068), 福建省重大科技资助项目(2002F012)和福建省自然科学基金资助项目(D0110012)

作者简介: 林文雄(1957-), 男, 福建莆田人, 教授, 博士, 主要从事作物生理与分子生态学研究。Tel: 0591-3769440; Fax: 0591-3789181; E-mail:

zjwxlin@pub5.fj.cn

有强化化作用和竞争能力的三系杂交稻。这种杂交稻的化感作用比双亲的明显增强^[7]。苗期是水稻与杂草竞争的重要时期,此时,水稻的化感作用受到遗传和基因型与环境互作效应的影响^[8]。因此,杂种优势利用是充分发挥水稻化感作用潜力的一条重要途径。近年来,数量遗传学者提出了可预测作物杂种后代在多环境中杂种优势表现的新方法^[9],为深入探讨水稻化感作用杂种优势依不同环境变化的遗传规律提供了有效的手段。笔者采用包括基因型与环境互作的数量性状不同发育时刻(0→*t*)和不同发育时间段(*t*-1→*t*)的加性-显性遗传模型及其相应的统计分析方法,探讨了水稻苗期化感作用的动态杂种优势,目的是为水稻化感作用有效利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

供体植物为从国内外收集的 480 份水稻材料中筛选出的化感作用特性差异较大的 5 个品种(系),分别为 Lemont(美国)、多产稻(韩国)、TNI(Taichung Native1,中国台湾)、Dular(埃及)和 NC(中国)。受体植物选用国际通用的模式植物莴苣(*Lactuca sativa* L.),由汕头市种子公司提供。上述 5 个品种(系)按双列杂交{R(P+1/2)}设计配制成 1 套包括亲本和 F₁ 的杂交组合(表 1),分别于 2001 年 5 月 10 日(E₁)和 2001 年 7 月 6 日(E₂)在福建农林大学教学农场种植。E₁ 和 E₂ 的环境条件存在明显差异,前者环境温度较低,光照较弱,后者环境温度较高,光照较强。试验采用顺序排列,小区面积 3.33 m²,株行距为 20 cm×20 cm。供试材料经催芽后单粒直播于大田,在每小区非边行定点处观察记载水稻叶龄,分别于三叶至八叶期各取水稻叶片适量(共计 6 期,约 30 d)称重后用保鲜袋保存于 -80℃ 的超低温冰箱(日本产)备用。

表 1 不同环境下水稻化感作用潜力的动态抗性指数(RI)的平均值¹⁾

Table 1 Resistant indexes of rice allelopathic potential on lettuce in different rice seedling stages under different environments

代号 Code	环境 1 E ₁						环境 2 E ₂					
	三叶期 3leaf-stage	四叶期 4leaf-stage	五叶期 5leaf-stage	六叶期 6leaf-stage	七叶期 7leaf-stage	八叶期 8leaf-stage	三叶期 3leaf-stage	四叶期 4leaf-stage	五叶期 5leaf-stage	六叶期 6leaf-stage	七叶期 7leaf-stage	八叶期 8leaf-stage
1	0.85 (0.81)	0.85 (0.89)	0.95 (0.94)	0.90 (0.98)	0.95 (0.97)	0.90 (0.81)	1.00 (0.85)	0.90 (0.85)	1.10 (1.13)	1.10 (1.06)	1.00 (1.00)	1.25 (0.88)
2	1.10 (0.79)	1.05 (0.88)	1.00 (0.91)	1.05 (0.90)	1.00 (0.91)	1.10 (1.13)	0.95 (0.89)	0.85 (0.89)	0.90 (1.11)	0.90 (0.95)	0.95 (0.94)	1.15 (0.94)
3	0.20 (0.43)	0.25 (0.68)	0.65 (0.71)	0.55 (0.78)	0.35 (0.78)	0.30 (0.81)	0.65 (0.63)	0.70 (0.63)	0.70 (0.75)	0.75 (0.74)	0.65 (0.80)	0.50 (0.76)
4	0.10 (0.55)	0.20 (0.67)	0.25 (0.79)	0.60 (0.78)	0.55 (0.81)	0.20 (0.63)	0.45 (0.56)	0.65 (0.76)	0.65 (0.94)	0.75 (0.84)	0.75 (0.81)	0.50 (0.75)
5	0.15 (0.44)	0.35 (0.75)	0.45 (0.77)	0.65 (0.64)	0.70 (0.57)	0.70 (0.58)	0.55 (0.58)	0.65 (0.68)	0.70 (0.79)	0.85 (0.81)	0.85 (0.74)	0.95 (0.77)
1×2	0.95 (0.88)	0.85 (0.94)	1.00 (0.63)	0.90 (0.75)	0.90 (0.75)	1.05 (0.31)	1.00 (0.81)	1.10 (0.81)	1.05 (0.88)	1.10 (0.94)	1.05 (0.75)	0.60 (0.56)
1×3	0.20 (0.56)	0.50 (0.44)	0.95 (0.88)	1.25 (0.88)	0.70 (0.88)	0.15 (0.50)	0.40 (0.38)	0.45 (0.38)	1.15 (1.06)	0.90 (0.88)	0.85 (0.63)	1.15 (0.88)
1×4	0.80 (0.88)	0.25 (0.88)	0.60 (0.75)	0.05 (0.19)	0.10 (0.19)	0.05 (0.31)	1.10 (0.69)	0.70 (0.69)	0.75 (0.81)	0.65 (0.75)	0.95 (0.81)	0.90 (0.94)
1×5	0.65 (0.56)	0.85 (1.00)	0.40 (0.56)	0.05 (0.25)	1.25 (0.25)	0.05 (0.19)	0.65 (0.50)	0.80 (0.50)	1.20 (0.88)	1.15 (1.06)	0.65 (0.69)	1.20 (0.88)
2×3	0.40 (0.50)	0.20 (0.69)	0.30 (0.38)	0.95 (0.81)	0.60 (0.81)	0.10 (0.38)	0.65 (0.63)	0.75 (0.63)	1.05 (0.94)	1.05 (0.88)	1.05 (0.81)	0.90 (1.06)
2×4	0.80 (0.63)	0.40 (0.69)	0.60 (0.56)	1.15 (1.00)	0.25 (1.00)	0.05 (0.25)	0.80 (0.63)	0.75 (0.63)	0.95 (1.00)	1.05 (1.13)	1.00 (0.81)	1.00 (1.00)
2×5	0.70 (0.56)	0.30 (0.88)	0.90 (1.00)	1.15 (0.88)	1.10 (0.88)	1.05 (1.06)	0.90 (0.88)	0.65 (0.88)	0.90 (0.94)	0.95 (0.94)	1.00 (0.94)	1.10 (1.06)
3×4	0.40 (0.56)	0.25 (0.56)	0.70 (0.44)	0.35 (0.69)	0.20 (0.69)	0.05 (0.31)	0.90 (0.81)	0.95 (0.81)	1.05 (0.81)	1.00 (0.94)	0.90 (0.88)	0.90 (1.06)
3×5	0.10 (0.25)	0.10 (0.63)	0.80 (0.81)	0.60 (0.69)	0.55 (0.69)	0.05 (0.25)	1.10 (0.69)	0.85 (0.69)	0.75 (0.88)	1.15 (1.00)	1.05 (0.94)	0.85 (1.13)
4×5	0.65 (0.81)	0.30 (0.88)	0.90 (0.75)	0.15 (0.56)	0.40 (0.56)	0.05 (0.38)	0.90 (0.81)	1.00 (0.81)	0.85 (1.13)	1.15 (1.06)	0.90 (1.06)	1.15 (0.94)

¹⁾ 品种(组合)1~5 分别表示亲本 Lemont、多产稻、TNI、Dular 和 NC; E₁ 和 E₂ 分别表示 2001 年 5 月和 2001 年 7 月的环境条件; 括号外数字为水稻对莴苣根长化感作用的抗性指数, 括号内数字为水稻对莴苣茎长化感作用的抗性指数

Varieties 1-5 are parental lines Lemont, DuochanDao, TNI, Dular and NC respectively; E₁ and E₂ refer to environments grown in May and July, 2001 respectively; Number outside parentheses represents RI of rice allelopathy on lettuce root. Number inside parentheses represents RI of rice allelopathy on lettuce shoot

1.2 生物测试方法

采用叶片水浸提液法^[10~12]。将水稻叶片剪成碎块状,用液氮冷冻法使之脆化后研磨成粉末状,用蒸馏水配成 5% (w/v, g·ml⁻¹) 的混合液,密封在 24℃ 的室温下浸提 24 h 后过滤,取滤液为培养基。每个培养皿中置滤纸 1 张、滤液 5 ml,均匀点播发芽后的莠苣种子 20 粒。3 次重复,以蒸馏水培养为对照。然后将培养皿放入 20℃ 有光照培养箱,每天光照 12 h (8 00~20 00) 5 d 后度量莠苣幼苗的根长和茎长。

1.3 统计分析方法

生物测试获得的原始数据均换算为抗性指数 (RI),并作为化感作用指标进行统计分析,公式:RI = TR/CK,TR 为处理值,CK 为对照值,RI > 1 表示促进作用,RI < 1 表示抑制作用。对不同环境条件下亲本、F₁ 两个世代不同叶龄期抗性指数的平均值,采用数量性状不同发育时刻 (0→t) 和不同发育时段 (t-1→t) 的加性-显性发育遗传模型和统计分析方法^[13] 预测 F₁、F₂ 在不同叶龄期的非条件群体平均优势 (HMP) 和非条件群体超亲优势 (HBP),条件群体平均优势 (HMP_(t|t-1)) 和条件群体超亲优势 (HBP_(t|t-1))。采用 Jackknife 数据抽样技术,对各世代平均数进行抽样,计算各项杂种优势的标准误,并用 t 测验对参数进行显著性测验。有关运算和分析均采用朱军教授提供的统计软件^[14] 在 PC586 微机上完成。

2 结果与分析

2.1 不同环境下水稻化感作用潜力动态的平均表现分析

不同环境下水稻各叶龄期对受体植物莠苣的幼苗根长和茎长抗性指数 (RI) 平均值列于表 1。从表 1 可见,供试 5 个亲本对受体植物根长的抑制作用差异较明显,Lemont 和多产稻的抗性指数相对较大,表明这 2 个品种抑制作用较弱,甚至表现出促进作用,TN1、Dular 和 NC 的抗性指数相对较小,表明这 3 个品种具有较强的抑制作用。化感作用较强的品种 TN1 和 Dular 表现出随叶龄增大抑制作用由强趋弱再转强的趋势,NC 的抑制作用表现随叶龄增大由强变弱的趋势。供试杂交组合对受体植物根长的抑制作用的表现程度不同。对茎长的抑制作用与根长的表现基本类似。在 E₁ 环境条件下多数品种(组合)各叶龄期对莠苣根长和茎长的抗性指数比 E₂ 环境条件的小,表明 E₁ 环境条件有利于发挥对受体植物根长和茎长的抑制作用。

2.2 不同环境下水稻化感作用潜力的动态非条件杂种优势分析

利用非条件分析方法获得的水稻 t 叶龄期化感作用的杂种优势值,是指从 0 叶龄期到 t 叶龄期 (0→t) 的累积杂种优势总量,正向表示具有促进作用的杂种优势,负向表示具有抑制作用的杂种优势。从表 2 可见,对莠苣根长化感作用的 F₁ 非条件 HMP

表 2 不同环境下水稻化感作用的动态非条件杂种优势预测¹⁾

Table 2 Prediction of dynamic unconditional heterosis for rice allelopathy in different leaf stages under different environments

叶龄 Leaf stage	非条件群体平均优势 Unconditional HMP						非条件群体超亲优势 Unconditional HBP					
	F ₁	F ₂	F ₁ E ₁	F ₁ E ₂	F ₂ E ₁	F ₂ E ₂	F ₁	F ₂	F ₁ E ₁	F ₁ E ₂	F ₂ E ₁	F ₂ E ₂
根长 Root length												
3	-0.080	-0.040	0.038	0.079	0.019	0.039	-0.314*	-0.274**	-0.769*	-0.010	-0.589*	-0.063
4	-0.248**	-0.124**	-0.283*	0.086	-0.141*	0.043	-0.361**	-0.237**	-0.169	-0.200+	-0.148*	-0.229**
5	-0.010	-0.005	0.024	0.035	0.012	0.018	-0.141**	-0.136**	-0.310	-0.072	-0.311	-0.098
6	0.052	0.026	-0.023	-0.181	-0.012	-0.091	-0.056	-0.082**	0.121	-0.028	-0.083	-0.075
7	0.159*	0.080*	0.415	0.747*	0.208	0.374*	0.029	-0.050**	-0.970**	-0.365*	-0.579**	-0.281**
8	0	0	-0.917**	0.061	-0.459**	0.030	-0.166**	-0.166**	-0.185	0.659*	-0.142*	0.221
茎长 Shoot length												
3	0.016	0.008	0.062	0.161+	0.031	0.081+	-0.054**	-0.062**	-0.393*	-0.201+	-0.240**	-0.181**
4	0.001	0	-0.006	-0.057	-0.003	-0.028	-0.092+	-0.092+	-0.170	-0.162	-0.151	-0.153
5	-0.038	-0.019	-0.288*	-0.141	-0.144*	-0.071	-0.131+	-0.112*	0.055	0.080	-0.009	0.001
6	-0.123**	-0.062	-0.206+	0.301+	-0.103+	0.150+	-0.200**	-0.138**	-0.717**	-0.056	-0.423**	-0.098+
7	0	0	0.091	0.079	0.046	0.039	-0.100**	-0.100**	-0.769*	-0.247*	-0.589*	-0.173**
8	-0.196	-0.098	-0.731**	0.086	-0.365**	0.043	-0.292	-0.194+	-0.169	0.329**	-0.148*	0.125*

¹⁾ HMP: 非条件群体平均优势; HBP: 非条件群体超亲优势; F₁E₁: F₁ 在 2001 年 5 月的杂种优势; F₁E₂: F₁ 在 2001 年 7 月的杂种优势; F₂E₁: F₂ 在 2001 年 5 月的杂种优势; F₂E₂: F₂ 在 2001 年 7 月的杂种优势。+、*、** 分别表示 10%、5% 和 1% 显著水平。下同

HMP: unconditional heterosis over mid-parent based on population means; HBP: unconditional heterobeltiosis based on population means; F₁E₁: heterosis in F₁ in May, 2001; F₁E₂: heterosis in F₁ in July, 2001; F₂E₁: heterosis in F₂ in May, 2001; F₂E₂: heterosis in F₂ in July, 2001. +, *, ** are significant at the 10%, 5% and 1% level respectively. The same as below

只在四叶和七叶期达显著或极显著水平,随着叶龄增大 F_1 非条件 HMP 由强趋于弱,而对茎长化感作用的 F_1 非条件 HMP 除了在六叶期达负向极显著水平外,其余叶龄期均未达显著水平,随着叶龄增大由弱趋于强,抑制作用趋势与根长的表现不同。 F_2 的动态非条件 HMP 与 F_1 的表现基本一致,但其优势强度均为 F_1 的 1/2。

对茼蒿根长化感作用的非条件群体超亲优势(HBP)预测表明(表 2),除七叶期 F_1 非条件 HBP 为正向外,其余 5 个时期均为负向,从四叶到七叶期表现由强转弱的趋势。对茼蒿茎长化感作用的 F_1 非条件 HBP 在三叶至八叶 6 个叶龄期均为负向,且除八叶期外,其余时期均达显著或极显著水平,表明杂种 F_1 在大部分时期具有使茼蒿茎长减小的趋势。对根长和茎长抑制作用的 F_2 动态非条件 HBP 与 F_1 的趋势基本一致,在每个叶龄时期均达极显著水平,表明杂种 F_2 仍具有较强的抑制作用。

进一步对杂种 F_1 、 F_2 在不同环境条件下的非条件互作杂种优势分析表明(表 2), F_1 在温度较低、光照较弱的田间条件(E_1)下对茼蒿根长化感作用的互作群体平均优势只在四叶和八叶期达负向显著或极显著水平,随着叶龄增大互作群体平均优势呈现强弱交替的变化趋势;对茼蒿茎长化感作用的互作群体平均优势在四叶、五叶、六叶和八叶期均为负向,且在八叶期达负向极显著水平,随着叶龄的增大互作群体平均优势呈现出由弱趋强的变化特点。对茼蒿根长和茎长化感作用的互作群体超亲优势与互作群体平均优势趋势基本一致, F_2 的互作超亲优势预测与 F_1 的趋势基本一致,表明互作超亲优势对 F_2 仍具有一定的影响。

F_1 在温度较高、光照较强的田间条件(E_2)下的非条件互作优势分析表明(表 2),对茼蒿根长化感作用的互作群体平均优势大部分叶龄时期为正向,只在六叶期为负向,但不显著;对茎长而言,只有在四叶和五叶期为负向,但不显著。说明 E_2 的环境条件不利于抑制作用互作群体平均优势的发挥;对茼蒿根长化感作用的互作群体超亲优势除在八叶期达正向显著水平外,其它各叶龄期均为负向,且在四叶和七叶期达负向显著水平,表明在 E_2 的条件下 F_1 在三叶至七叶期具有较显著的抑制茼蒿根长的互作群体超亲优势。对茼蒿茎长化感作用的互作群体超亲优势基本与根长相类似,表明在 E_2 环境中, F_1 不同叶龄期均具有不同程度的抑制作用的互作群体超亲优势。在 E_2 条件下 F_2 的互作群体超亲优势预测

与 F_1 的基本一致,表明互作超亲优势对 F_2 仍然具有一定的影响。

总的来看,在温度较低、光照较弱的田间环境条件下,对茼蒿茎长和根长化感作用的群体平均优势和群体超亲优势均表现负向较小的趋势,表明该环境条件下水稻化感作用互作杂种优势较大。

2.3 不同环境下水稻化感作用潜力的动态条件杂种优势分析

利用条件分析方法获得的净杂种优势是指从 0 叶龄期至某一叶龄期($t-1$)到下一叶龄期(t)这一特定叶龄时段中的杂种优势总量。正向或负向杂种优势意思同上。杂种 F_1 、 F_2 不同叶龄期的条件杂种优势分析表明(表 3)对茼蒿根长化感作用的 F_1 条件群体平均优势($HMP_{(t|t-1)}$)在大部分叶龄时段均不显著,其中三叶~四叶期和六叶~七叶期 2 个时段为正向的 $HMP_{(t|t-1)}$,且后者达显著水平,四叶~五叶期时段为负向,五叶~六叶期和七叶~八叶期 2 个时段为 0,表现随着叶龄增大化感作用强弱交替的 $HMP_{(t|t-1)}$;对茼蒿茎长化感作用的 F_1 条件群体平均优势在三叶~四叶期和四叶~五叶期 2 个时段为正向但未达显著水平,其它时段为 0,说明条件群体平均优势在前期较弱在后期不表现;对根长化感作用的条件群体超亲优势($HBP_{(t|t-1)}$)则在大部分时段为负向,在四叶~五叶期、五叶~六叶期和七叶~八叶期 3 个时段均达负向极显著水平,在三叶~四叶期时段为正向但不显著;对茼蒿茎长作用的条件群体超亲优势则全部为负向,且在五叶~六叶期和七叶~八叶期两个时段达显著水平,说明随着叶龄增大对根长和茎长抑制作用的 $HBP_{(t|t-1)}$ 趋于增强。 F_2 $HBP_{(t|t-1)}$ 的趋势与 F_1 的基本一致。

进一步分析杂种 F_1 、 F_2 在不同环境条件下的条件杂种优势可以看出(表 3),在 E_1 条件下不同叶龄期 F_1 的互作 $HMP_{(t|t-1)}$ 和互作 $HBP_{(t|t-1)}$ 趋势基本一致。对茼蒿根长化感作用的互作 $HMP_{(t|t-1)}$ 和互作 $HBP_{(t|t-1)}$ 均呈两头高中间低的趋势,且在三叶~四叶期和七叶~八叶期 2 个叶龄时段均达负向显著或极显著水平,在叶六~七叶期叶龄时段为正向但不显著,其它时段多为负向但不显著。 F_1 对茼蒿茎长化感作用的互作 $HMP_{(t|t-1)}$ 和互作 $HBP_{(t|t-1)}$ 趋势基本一致。在大部分叶龄时段为负向,且都在四叶~五叶期、七叶~八叶期两个叶龄时段达负向显著或极显著水平。 F_2 的互作 $HMP_{(t|t-1)}$ 和互作 $HBP_{(t|t-1)}$ 与 F_1 的趋势基本一致,但相应较弱。

在 E_2 条件下 F_1 对茼蒿根长化感作用的互作

表3 不同环境下水稻化感作用的动态条件杂种优势预测¹⁾

Table 3 Prediction of conditional heterosis for rice allelopathy in different leaf developmental phases under different environments

叶龄 Leaf stage	条件群体平均优势 Conditional HMP _(t,t-1)						条件群体超亲优势 Conditional HBR _(t,t-1)					
	F ₁	F ₂	F ₁ E ₁	F ₁ E ₂	F ₂ E ₁	F ₂ E ₂	F ₁	F ₂	F ₁ E ₁	F ₁ E ₂	F ₂ E ₁	F ₂ E ₂
根长 Root length												
413	0.070	0.035	-0.361 +	0.079	-0.180 +	0.039	0.023	-0.012	-0.769 *	-0.178	-0.589 *	-0.217 *
514	-0.003	-0.002	-0.042	0.086	-0.021	0.043	-0.121 * *	-0.120 * *	-0.169	-0.043	-0.148 *	-0.085
615	0	0	0	0.035	0	0.018	-0.207 * *	-0.207 * *	-0.310	-0.201	-0.311	-0.219
716	0.121 +	0.061 +	0.409	-0.181	0.204	-0.091	-0.005	-0.065 +	0.121	-0.317 *	-0.083	-0.227
817	0	0	-0.784 *	0.747 *	-0.392 *	0.374 *	-0.217 * *	-0.217 * *	-0.970 * *	0.509	-0.579 * *	0.135
茎长 Shoot length												
413	0.009	0.005	-0.087	0.061	-0.044	0.030	-0.070	-0.074 +	-0.185	0.010	-0.142 *	-0.021
514	0.070	0.035	-0.305 *	0.161 +	-0.153 *	0.081 +	-0.013	-0.048	-0.393 *	0.117	-0.240 * *	0.036
615	0	0	-0.038	-0.057	-0.019	-0.028	-0.052 *	-0.052 *	-0.170	-0.150	-0.151	-0.122
716	0	0	0.128	-0.141	0.064	-0.071	-0.115	-0.115	0.055	-0.234 *	-0.009	-0.164 * *
817	0	0	-0.589 * *	0.301 +	-0.295 * *	0.150 +	-0.097 *	-0.097 *	-0.717 * *	0.131	-0.423 * *	-0.019

¹⁾ HMP_(t,t-1): 条件群体平均优势; HBR_(t,t-1): 条件群体超亲优势; F₁E₁ F₁ 在 2001 年 5 月的杂种优势; F₁E₂ F₁ 在 2001 年 7 月的杂种优势; F₂E₁ F₂ 在 2001 年 5 月的杂种优势; F₂E₂ F₂ 在 2001 年 7 月的杂种优势。

HMP_(t,t-1): conditional heterosis over mid-parent based on population means; HBR_(t,t-1): conditional heterobeltiosis based on population means; F₁E₁ heterosis in F₁ in May, 2001; F₁E₂ heterosis in F₁ in July, 2001; F₂E₁ heterosis in F₂ in May, 2001; F₂E₂ heterosis in F₂ in July, 2001.

HMP_(t,t-1)在六叶~七叶期时段为负向,但未达显著水平,其它时段为正向,在七叶~八叶期时段达正向显著水平,对莠苣茎长化感作用表现在五叶~六叶期和六叶~七叶期 2 个叶龄时段为负向,其它时段为正向。对莠苣根长化感作用的互作 HBR_(t,t-1)则在三叶~七叶期时段内均为负向,在六叶~七叶期时段达负向显著水平,七叶~八叶期时段为正向,但不显著,对莠苣茎长化感作用的互作条件群体超亲优势在六叶~七叶期时段达显著水平。F₂在 E₂环境下的互作 HMP_(t,t-1)和互作 HBR_(t,t-1)与 F₁的趋势基本一致。

3 讨论

在不同的环境条件下水稻不同叶龄期化感作用的杂种优势可分为由遗传主效应决定的遗传优势和由基因型与环境互作引起的互作优势。在这两种优势分量中,遗传优势可在不同环境条件下得以稳定表现,而互作优势表现则因环境的不同而有异,反映了杂种优势在特定环境下的波动性,这是产生环境和年份间杂种优势变化的重要原因。本研究对水稻不同叶龄期化感作用由遗传主效应控制的杂种优势分析表明,在三叶、四叶、五叶和八叶期具有使莠苣根长减小的 F₁ 杂种优势。F₂ 的杂种优势与 F₁ 趋势基本一致,且对莠苣根长的影响在每一叶龄时期均达极显著的负向群体超亲优势,即 F₂ 仍具有一定的抑制作用。F₂ 在任一叶龄期对莠苣根长影响的群体平均优势均为杂种 F₁ 相应时期作用下的群体平均优势的 1/2,杂种 F₂ 在大部分叶龄时期对莠苣根长

影响的群体超亲优势也相应低于杂种 F₁ 作用下的群体超亲优势,表明杂种 F₂ 的化感作用潜力与 F₁ 相比有所下降。杂种 F₁ 在大部分时期具有使莠苣茎长减小的趋势,大小不一。F₂ 对茎长的杂种优势与 F₁ 趋势基本一致,但与 F₁ 相比化感作用潜力有所下降。

进一步分析基因型与环境互作引起的互作优势表明,在 E₁ 条件中,水稻杂种 F₁ 和 F₂ 对莠苣根长影响的群体平均优势在四叶期、六叶期和八叶期为负向,且四叶期和八叶期分别达负向显著和极显著水平,对莠苣茎长影响在四叶期、五叶期、六叶期和八叶期均为负向,且在五叶期、六叶期和八叶期达负向显著或极显著水平,对莠苣茎长影响的群体平均优势尽管在个别叶龄时期为负向,但均未达负向显著水平。而在 E₂ 条件中,对莠苣根长影响的群体平均优势尽管在个别叶龄时期为负向,但均未达负向显著水平。就群体超亲优势而言,两种环境中杂种 F₁ 和 F₂ 对莠苣根长和茎长影响的群体超亲优势在大部分时期均为负向,但相比之下,在 E₂ 条件中群体超亲优势的绝对值在大部分叶龄时期相对较小。说明在不同环境条件下互作优势对水稻化感作用的影响较大,由环境效应引起的互作优势对水稻化感作用的影响在不同环境下有着明显的差异。在温度较低、光照较弱的田间环境条件下,水稻化感作用杂种优势较大,这解释了植物在不利环境中产生化感作用物质的数量有所增加的原因^[15,16]。

现有的研究表明在与杂草共生环境中,杂交稻表现出比常规稻更强的资源竞争优势^[7],且这种竞

争能力与非化感作用性状没有紧密连锁^[7]。这预示着通过杂交育种可以获得既有化感作用潜力,又表现较强资源竞争能力的杂交稻组合。本研究从理论上深化了对水稻化感作用杂种优势遗传表达的认识,证实了水稻化感作用杂种优势利用的可能性,为遗传选育化感抗草水稻品种的育种实践提供了理论指导。

References

- [1] Rice E L. *Allelopathy*. 2ed. Academic Press , USA. 1984 :1 - 3.
- [2] 何华勤,董章杭,梁义元,林树文,林文雄.水稻化感作用研究新进展.农业现代化研究,2002,23(2):140-143.
He H Q, Dong Z H, Liang Y Y, Lin S W, Lin W X. New Advance of Research on Allelopathy in Rice(*Oryza sativa* L.). *Research of Agriculture Modernization* , 2002, 23(2):140 - 143. (in Chinese)
- [3] Maria O. Getting closer to breeding for competitive ability and the role of allelopathy-An example from rice(*Oryza sativa*). *Weed Technology* , 2001 ,15 :798 - 806.
- [4] Dilday R H , Yan W G , Moldenhauer K A K , Gravois K A. Allelopathic activity in rice for controlling major aquatic weeds. In : Olofsdotter M. *Allelopathy in Rice* . International Rice Research Institute , Manila , Philippines. 1998 :7 - 26.
- [5] Dilday R H , Mattice J D , Moldenhauer K A. An overview of rice allelopathy in the USA. In : Kim K U. *Rice Allelopathy*. Taegu : Ililsa Press , 2000 :15 - 26.
- [6] Einhellig F A. Allelopathy : current status and future goal. In : Inderjit , Dakshini K M M , Einhellig F A. *Allelopathy : Oroganisms , Processes , and Application* . American Chemical Symposium Series No. 582. American Chemical Society , Washington DC , 1995 :1 - 24.
- [7] Lin W X , Kim K U , Liang K J , Guo Y C. Hybrid rice with allelopathy. In : Kim K U. *Rice Allelopathy*. Taegu : Ililsa Press , 1999 :49 - 56.
- [8] 何华勤,林文雄,董章杭,郭玉春,沈荔花,梁义元,陈芳育,梁康逵.水稻对受体植物化感作用的遗传生态学研究.应用生态学报,2002,13(12):871-875.
He H Q , Lin W X , Dong Z H , Guo Y C , Shen L H , Liang Y Y , Chen F Y , Liang K J. Genetic ecology of rice allelopathy on receiver plant. *Chinese Journal of Application Ecology* , 2002 ,13(12) :871 - 875. (in Chinese)
- [9] 朱 军.遗传模型分析方法.北京:中国农业出版社,1997:241-255.
Zhu J. *Genetic Models and Analysis Methods* . Beijing : Chinese Agriculture Press , 1997 :241 - 255. (in Chinese)
- [10] Ebana K , Yan W G , Dilday R H , Namai H , Okuno K. Variation in allelopathic effect of rice with water soluble extracts. *Agronomy Journal* , 2001 ,93 :12 - 16.
- [11] Ebana K , Yan W G , Dilday R H , Namai H , Okuno K. Analysis of QTL associated with the allelopathic effect of rice using water-soluble extracts. *Breeding Science* , 2001 ,51 :47 - 51.
- [12] Wu H W , Haig T , Pratley J , Lemerle D , An M. Simultaneous determination of phenolic acids and 2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one in wheat(*Triticum aestivum* L.) by GC/MS/MS. *Journal of Chromatography A* , 1999 ,864 :315 - 321.
- [13] Zhu J. Analysis of conditional effects and variance components in developmental genetics. *Genetics* , 1995 ,141(4):1 633 - 1 639.
- [14] 朱 军.数量性状遗传分析的新方法及其在育种中的应用.浙江大学学报(农业与生命科学版),2000,26(1):1-6.
Zhu J. New approach of genetic analysis for quantitative and their applications in breeding. *Journal of Zhejiang University(Agric. & Life Sci.)* , 2000 ,26(1):1 - 6. (in Chinese)
- [15] Wu H , Pratley J , Lemerle D , Haig T. Crop cultivars with allelopathy capability. *Weed Research* , 1999 ,39 :171 - 180.
- [16] Tang C S , Cai W F , Kohl K , Nishimoto R K. Plant stress and allelopathy. In : Inderjit , Dakshini K M M , Einhellig F A. *Allelopathy : Oroganisms , Processes , and Application*. American Chemical Symposium Series , 1995 , 582 :142 - 147.

(责任编辑 孙雷心)