

玉米穗轴粗性状的主基因 + 多基因遗传分析

张中伟 杨海龙 付俊 谢文锦 李方明 高旭东 丰光

(丹东农业科学院, 辽宁凤城 118109)

摘要:穗轴粗性状是影响果穗籽粒脱水速率的一个重要因素,当前对穗轴粗性状的数量遗传规律研究较少。以经典玉米自交系 PHB1M/丹 340 (组合 I), PH4CV/丹 598 (组合 II) 构成的 P_1 、 F_1 、 P_2 、 B_1 、 B_2 和 F_2 世代群体为材料,运用主基因与多基因混合遗传模型分析方法,研究玉米穗轴粗性状遗传规律。结果表明:玉米穗轴粗性状在 2 个组合的 F_1 呈现中亲遗传。组合 I 中穗轴粗性状最佳模型符合 C-0, 表现为加性-显性-上位性多基因遗传;组合 II 穗轴粗遗传符合 D-2, 表现为 1 对加性主基因 + 加性-显性多基因遗传,其中多基因起主要作用。穗轴粗性状在 B_2 世代多基因遗传率最大,育种中可以在遗传率较高的世代通过轮回选择或聚合回交等方法累积增效基因,进而选育出穗轴粗细适宜的材料,培育出高产、优质、适宜机收的优良玉米品种。

关键词:玉米;穗轴粗;主基因 + 多基因;遗传

玉米是集粮食、饲料和经济用途为一体的优势作物,对发展国民经济和保障粮食安全有着重要作用^[1]。近些年随着耕地面积的限制和人力成本的增加,急需转变育种目标,培育高产、稳产、优质、广适和机械化收获的优质品种,提高我国玉米的竞争力。玉米穗轴粗是一个重要的穗部性状,与穗粗、单穗粒重、穗长、行粒数、粒长、粒宽和粒厚这些产量性状显著正相关^[2]。此外,研究表明穗轴粗性状是影响果穗籽粒脱水速率的一个重要因素,果穗长度、行数适中,穗轴直径小的玉米品种容易实现田间粒收^[3]。当前国内外学者对穗行数、穗长、穗粗等穗部性状与产量的关系进行了大量研究^[4-6],而对穗轴粗性状的数量遗传规律研究较少。本试验应用主基因与多基因遗传分析方法^[7],研究玉米穗轴粗性状的遗传规律,为玉米育种提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料 选用 PHB1M、丹 340、PH4CV、丹 598 作为亲本,试验在丹东农业科学院试验地进行,2017 年种植亲本材料并杂交组配 2 个组合,即 PHB1M × 丹 340 (组合 I)、PH4CV × 丹 598 (组合 II),2018 年分别组配 B_1 ($F_1 \times P_1$)、 B_2 ($F_1 \times P_2$) 和 F_2 群体。2019 年进行整体试验,稳定世代 P_1 、 P_2 和 F_1 群体 2 行区播种,分离世代 B_1 、 B_2 和 F_2 群

体各 30 行区播种。田间管理同大田生产,成熟后,6 世代群体果穗全部收获,脱粒后用游标卡尺测量每个果穗中间部位的穗轴粗。

1.2 试验方法 本试验应用主基因 + 多基因的多世代混合遗传模型分析方法,软件由南京农业大学章元明教授提供,用软件对 2 个杂交组合的 6 个家系世代(P_1 、 F_1 、 P_2 、 B_1 、 B_2 、 F_2)穗轴粗性状进行遗传分析,分析模型包括 1 对主基因(A 类模型)、2 对主基因(B 类模型)、无主基因(C 类模型)、1 对主基因 + 多基因(D 类模型)和 2 对主基因 + 多基因(E 类模型)五大类共 24 种模型。通过极大似然法进一步估计出 6 家系世代各成分分布的参数(平均数、方差及该成分分布所占比例等)及相应的似然函数值^[7-9];进而计算 AIC (Akaike's information criterion)值,以最小 AIC 值判别准则筛选可能符合的备选模型,对备选模型进行适合性检验,确定最佳模型^[10-13];在最佳遗传模型下,利用最小二乘法,估计控制穗轴粗性状主基因和多基因的各项遗传参数、遗传方差和效应值^[14]。

2 结果与分析

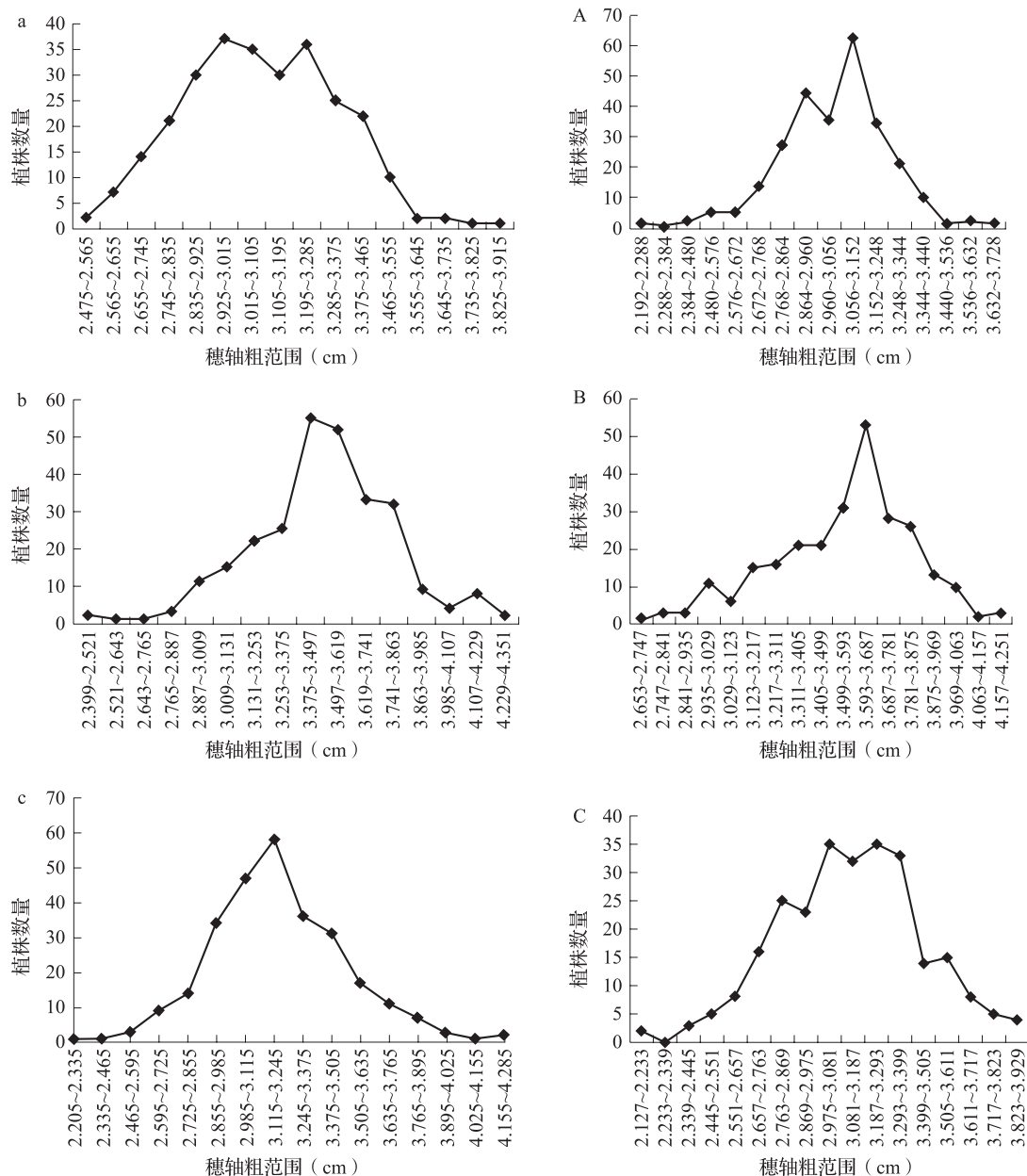
2.1 P_1 、 P_2 及 F_1 群体穗轴粗平均值 组合 I 中,PHB1M (P_1)的穗轴粗平均为 2.465cm,丹 340 (P_2)的穗轴粗平均为 3.660cm,双亲差异极显著($t=-32.89, P<0.01$);组合 II 中,PH4CV (P_1)的穗轴粗平均为 2.497cm,丹 598 (P_2)的穗轴粗平均为

3.889cm, 双亲差异极显著($t=-25.61, P<0.01$)。亲本穗轴粗差异大说明试验材料选取具有代表性, 可做下一步的遗传分析。组合 I 中, F_1 穗轴粗为 3.465cm, 组合 II 中 F_1 穗轴粗为 3.469cm, 说明穗轴粗性状在 F_1 均表现为中亲遗传。

2.2 分离群体穗轴粗性状次数分布 图 1a~c 为组合 I 的 B_1 、 B_2 及 F_2 的穗轴粗次数分布, 穗轴粗性状在 B_1 群体显现出明显的双峰特点, B_2 和 F_2 群体则显现出单峰分布的趋势, 说明穗轴粗性状受主基因控制可能要高于多基因控制的效应。

图 1A~C 为组合 II 的 B_1 、 B_2 及 F_2 的穗轴粗次数分布, 穗轴粗性状在 B_1 群体主要突显双峰特点, B_2 群体穗轴粗性状分布图主要表现单峰趋势, F_2 群体主要突显出多峰趋势, 说明穗轴粗性状受主基因和多基因共同影响发挥效应。

2.3 最佳遗传模型的选择与检验 表 1 为各遗传模型的 AIC 值。对组合 I, C-0 模型、D-0 模型和 E-1-1 模型的 AIC 值较小, 故 C-0、D-0 和 E-1-1 模型都可作为备选模型。对组合 II, C-0、D-2、D-3 和 D-4 模型的 AIC 值较小, 可以成为备选模型。



a: 组合 I B_1 世代; b: 组合 I B_2 世代; c: 组合 I F_2 世代; A: 组合 II B_1 世代; B: 组合 II B_2 世代; C: 组合 II F_2 世代

图 1 两个组合不同分离世代群体穗轴粗次数分布

表 1 24 种遗传模型的 AIC 值

模型	组合 I	组合 II	模型	组合 I	组合 II
A-1	348.10	283.98	D-0	207.93	137.24
A-2	350.29	298.84	D-1	226.69	134.44
A-3	417.72	365.49	D-2	224.69	132.44
A-4	465.39	507.10	D-3	224.91	132.92
B-1-1	297.99	211.12	D-4	224.71	132.88
B-1-2	303.91	219.27	E-1-0	217.46	135.59
B-1-3	447.36	466.05	E-1-1	205.62	137.77
B-1-4	312.70	211.42	E-1-2	256.17	223.93
B-1-5	405.60	350.86	E-1-3	259.11	169.91
B-1-6	403.60	348.86	E-1-4	258.86	220.96
C-0	204.53	133.23	E-1-5	255.51	214.27
C-1	257.98	219.96	E-1-6	-	-

表 2 可知,对 PHB1M×丹 340 (组合 I), C-0、D-0 和 E-1-1 模型均有 2 个统计量与分离群体的符合性不好,但 C-0 模型的 AIC 值比 E-1-1 模型小,因此,组合 I 的穗轴粗性状的最佳模型为 C-0 模型,是存在加性、显性、上位性作用的多基因

遗传。对 PH4CV×丹 598 (组合 II) D-2、D-3 和 D-4 模型统计量显著个数相同,但 D-2 模型的 AIC 值最小,组合 II 的穗轴粗性状的最佳模型为 D-2 模型,表现为 1 对加性主基因+加性-显性多基因遗传。

表 2 玉米两个组合穗轴粗性状的适合性检验

组合	模型	AIC 值	显著的统计量个数
PHB1M×丹 340	C-0	204.53	2
	D-0	207.93	2
	E-1-1	205.62	2
PH4CV×丹 598	C-0	133.23	2
	D-2	132.44	1
	D-3	132.92	1
	D-4	132.88	1

2.4 穗轴粗性状遗传参数的估计 由表 3 可知,组合 I 中,穗轴粗性状的多基因方差在 B₁、B₂ 和 F₂ 群体中分别为 0.044、0.081 和 0.079,多基因遗传率分别为 74.76%、84.50% 和 84.06%,表明在分离群体后代中发挥主要功能的是多基因,主基因+多基

表 3 玉米穗轴粗性状遗传参数的估计值

组合	模型	一阶参数	估计值	二阶参数	估计值		
					B ₁	B ₂	F ₂
PHB1M×丹 340	C-0	m1	2.465	σ_p^2	0.059	0.096	0.093
		m2	3.465	σ_{mg}^2	0	0	0
		m3	3.660	σ_{pg}^2	0.044	0.081	0.079
		m4	3.090	σ^2	0.015	0.015	0.015
		m5	3.493	$h_{mg}(\%)$	0	0	0
		m6	3.200	$h_{pg}(\%)$	74.76	84.50	84.06
PH4CV×丹 598	D-2	m	3.136	σ_p^2	0.045	0.084	0.102
		d	-0.124	σ_{mg}^2	0	0.001	0.018
		[d]	-0.505	σ_{pg}^2	0.023	0.061	0.062
		[h]	0.220	σ^2	0.022	0.022	0.022
				$h_{mg}(\%)$	0.52	1.63	17.39
				$h_{pg}(\%)$	51.24	72.62	61.20
				$h_{mg}+h_{pg}(\%)$	51.76	74.25	78.59

m₁~m₆: 6 个世代群体均值; m: 群体均值; d: 主基因加性效应; [d]: 多基因加性效应; [h]: 多基因显性效应; σ_p^2 : 表型方差; σ_{mg}^2 : 主基因方差; σ_{pg}^2 : 多基因方差; σ^2 : 误差方差; $h_{mg}(\%)$: 主基因遗传率; $h_{pg}(\%)$: 多基因遗传率

因影响了穗轴粗表型变异的 74.76%~84.50%,尚有 15.50%~25.24% 是由环境因素决定的,说明环境对穗轴粗性状的影响也不容忽视。

组合 II 中,穗轴粗性状的主基因加性效应值为 -0.124,多基因加性效应值为 -0.505,均为负向效应,说明加性效应使 F_1 穗轴粗性状表现变细的趋势;多基因显性效应为 0.220,为正向效应,多基因显性效应使 F_1 穗轴粗增加, $[d]/[h]$ 绝对值 >1,说明多基因位点加性总效应大于显性总效应。各分离群体中多基因遗传率高于主基因遗传率,因此多基因在分离群体后代遗传中起主要作用,主基因 + 多基因决定了穗轴粗表型变异的 51.76%~78.59%,尚有 21.41%~48.24% 是由环境因素决定的,说明环境对穗轴粗性状的影响比较大。

3 结论与讨论

玉米产量是由诸多农艺性状共同控制的综合表现,其中穗部性状占重要地位,是受多基因控制的数量性状^[15]。玉米穗轴粗性状是反映玉米产量和品质的重要性状,同时也是玉米抗旱能力的重要衡量指标之一^[16]。为了选育高产、优质的玉米品种,一些育种者对玉米穗轴粗性状进行研究。季洪强等^[17]对玉米穗轴粗性状的遗传分析表明,穗轴粗的遗传力较高,选择可在早代分离群体中进行。石明亮等^[18]采用主基因 + 多基因遗传模型分析方法对 2 个组合穗轴粗进行研究发现穗轴粗性状在 1 个组合中以主基因遗传为主,另 1 个组合中以多基因遗传为主。李静等^[19]对 3 个组合玉米穗轴粗性状的主基因 - 多基因分析表明,穗轴粗性状同时受主基因和多基因控制。本研究通过对 2 组合穗轴粗性状的 6 世代群体进行联合分析,探究穗轴粗性状的遗传规律。组合 I 中多基因决定了穗轴粗表型变异的 74.76%~84.50%;组合 II 中穗轴粗性状受主基因、多基因共同影响,但多基因起主要作用,且 2 个组合穗轴粗性状多基因遗传率均在 B_2 世代达到最大值,因此对玉米穗轴粗性状的改良主要以多基因为主。在玉米育种中,对于主要受多基因控制的穗轴粗性状,应在遗传率较高的 B_2 世代,通过轮回选择或聚合回交等方法集中选择穗轴粗细适宜的材料,进而培育出高产、优质、适宜机收的优良品种。

参考文献

- [1] 赵久然,王荣焕. 中国玉米生产发展历程、存在问题及对策. 中国农业科技导报,2013,15(3): 1-6
- [2] 马娟,曹岩勇,李会勇. 玉米穗轴粗全基因组关联分析. 作物学报,2021,47(7): 1228-1238
- [3] 王克如,李少昆. 玉米籽粒脱水速率影响因素分析. 中国农业科学,2017,50(11): 2027-2035
- [4] 吕艳杰,丁孝营,郭淑香,马云超,杨伟光. 玉米穗部性状的遗传模型. 江苏农业科学,2012,40(12): 77-79
- [5] 高祥扩,杨克昌,黄清梅,鲁用强,冯素芬,赵自仙,赵翠英. 玉米 4 个穗部性状的遗传及相关分析. 玉米科学,2012,20(4): 9-14
- [6] 孙海艳,徐德林,蔡一林,王久光,王国强,邵荣华. 玉米穗部性状的多世代联合遗传分析. 植物遗传资源学报,2012,13(6): 1005-1010
- [7] 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
- [8] 盖钧镒,章元明,王建康. QTL 混合遗传模型扩展至 2 对主基因 + 多基因时的多世代联合分析. 作物学报,2000,26(4): 385-391
- [9] 丰光,李妍妍,景希强,于兵,于洪波,卢秉生,王秀凤,姚永祥. 玉米雄穗分枝性状的数量遗传分析. 沈阳农业大学学报,2011,42(1): 94-97
- [10] Zhang Y M, Gai J, Yang Y. The EIM algorithm in the joint segregation analysis of quantitative traits. Genetical Research, 2003, 81(2): 157-163
- [11] 丰光,刘志芳,李妍妍,邢锦丰,黄长玲. 玉米茎秆耐穿刺强度的倒伏遗传研究. 作物学报,2009,35(11): 2113-2138
- [12] 张中伟,景希强,丰光. 玉米粒深性状的数量遗传分析. 玉米科学,2014,22(3): 8-12
- [13] 丰光,王孝杰,吕春波,孙义,刘永涛. 旅大红骨玉米种质掌状扁形果穗的遗传研究. 种子,2017,36(9): 35-38
- [14] 孔繁玲. 植物数量遗传学. 北京:中国农业大学出版社,2006
- [15] 陈刚,张中东,王璞,陶洪斌. 旱地不同玉米品种穗部性状与产量关系的综合分析. 作物杂志,2012,5(23): 100-101
- [16] 李亮,孙宝成,唐怀君,刘成,王天宇,黎裕,石云素,宋燕春. 干旱胁迫下玉米自交系穗部性状与耐旱性关系研究. 新疆农业科学,2012,49(12): 2170-2174
- [17] 季洪强,丁冬,付志远,李浩川,谭晓军,刘宗华. 矮秆玉米自交系“82-3”穗部性状的遗传及利用评价. 河南农业大学学报,2011,45(6): 631-632
- [18] 石明亮,薛林,程玉静,胡加如,陈国清,黄小兰,陆虎华,郝德荣,冒宇翔. 数量遗传学在玉米育种中的应用. 江西农业学报,2012,24(11): 38-40
- [19] 李静,陈士林,张怀胜,王铁固. 玉米穗轴粗的主基因 + 多基因遗传模型分析. 河南农业科学,2015,44(5): 38-41

(收稿日期: 2022-01-21)