

# 种子活力遗传和 QTL 定位研究进展

马娟<sup>1</sup>, 王铁固<sup>1</sup>, 余宁安<sup>1</sup>, 张怀胜<sup>1</sup>, 陈士林<sup>1\*</sup>, 杨亚松<sup>2</sup>

(1. 河南科技学院 生命科技学院, 河南 新乡 453003; 2. 周口市种子技术服务站, 河南 周口 466001)

**摘要:** 综述了种子活力的遗传和 QTL 定位方面的研究成果, 结果表明, 种子活力具有很高的遗传性, 且存在母体效应; 种子活力 QTL 定位在数量、染色体的位置、主效基因的存在性、遗传效应等方面, 受材料和研究性状及方法的影响结果不尽相同。

**关键词:** 种子活力; 遗传; QTL 定位

**中图分类号:** S330      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1004-3268(2010)08-0156-04

种子活力(seed vigor)是指在广泛的田间条件下, 决定种子迅速整齐出苗和长成正常幼苗潜在能力的总称<sup>[1]</sup>, 较种子标准发芽率更能反映种子质量的优劣。高活力种子发芽早、出苗整齐、迅速, 对不良环境的抵抗力强, 可以增加作物的产量, 提高种子的耐藏性, 具有明显的生长优势和生产潜力。而低活力种子常给农业生产带来很大的损失。近年来, 种子活力问题日益引起育种家的高度重视。种子活力的高低由遗传因素、种子发育期间的环境条件及种子贮藏条件<sup>[2,3]</sup>等多方面因素影响。目前有不少学者进行了种子活力指标的遗传分析和 QTL 定位, 综述如下。

## 1 种子活力相关性状的遗传分析

种子活力是一个非常复杂的综合性状, 表现在发芽率、苗长、根长、鲜质量、干质量、低温发芽能力、耐藏性、抗老化等诸多方面, 而这些性状均是多基因控制的数量性状。影响种子活力的因素是多方面的, 包括种子形成及发育过程中所受的影响, 种子成熟度与采种期的影响, 采后处理过程的影响, 微生物的侵染和害虫的伤害, 以及贮藏过程、播前处理等方面<sup>[4]</sup>。这些环境因子是错综复杂的, 它们以直接或间接的方式影响活力的变化, 从而造成活力的差异。Ching<sup>[5]</sup> 研究并证实了种子活力具有很高的遗传性, 强活力的品种在杂交后代表现突出, 而且可以遗传。大量的研究也证实了他的观点。所以说影响种子活力的因素主要是由遗传因素决定, 其次为外部环境

因素, 而环境因素主要是种子发育期间的环境条件和种子的贮藏条件。遗传因子在很大程度上决定了种子的活力, 而外界环境条件则决定活力程度表达的可能性。

TeKrony 等<sup>[6]</sup>、孙彩霞等<sup>[7]</sup> 的研究表明, 玉米种子活力存在着基因型上的显著差异。王青峰等<sup>[8]</sup> 以 13 个种子活力表现差异显著的超甜玉米自交系为研究对象, 分析了其配合力和遗传特性。结果表明, 亲本的 GCA 值均达到极显著水平, 说明其均可将自身种子活力遗传特性高效率地传给子代。叶春萋等<sup>[9]</sup> 以 5 个超甜玉米自交系和 4 个普通玉米自交系为亲本, 研究了 *sh2* 基因及微效多基因对玉米种子发芽性状的遗传效应, 结果表明, 发芽势的遗传以直接显性效应为主, 发芽率以直接显性效应、母体效应为主。发芽势的遗传率由直接遗传率、细胞遗传率、母体遗传率组成, 总遗传率为 78.4%。发芽率的遗传率以直接遗传率和母体遗传率为主, 达 73.5%, 正、反交差异显著说明母体效应是影响种子发芽性状的重要遗传因素。

马守才等<sup>[10]</sup> 对 12 个普通小麦品种的 10 个种子活力性状进行了遗传变异和相关研究, 表明种子活力性状在品种间均存在显著差异。Soltani 等<sup>[11]</sup> 的研究也表明, 不同基因型的小麦种子在发芽率、幼苗干质量等指标上存在显著的差异。李有春等<sup>[12]</sup> 研究表明, 不同遗传背景的小麦种子在发芽势、发芽率、千粒重和饱满度等活力相关性状间存在显著差异。

Reoña 等<sup>[13]</sup> 在温室和田间对不同来源的 27 个

收稿日期: 2010-01-29

作者简介: 马娟(1985-), 女, 河南宁陵人, 在读硕士研究生, 研究方向: 玉米遗传育种研究。

\* 通讯作者: 陈士林(1963-), 男, 河南辉县人, 教授, 主要从事玉米遗传育种和种子工程研究。E-mail: majuanjuan85@126.com

水稻品种和 2 个分离群体进行了测定, 各性状之间差异均达到显著水平, 籼稻和温带粳稻类型的品种较热带粳稻类型品种具有更强的种子活力。

郝雪等<sup>[14]</sup> 对大豆的种子活力测定方法进行了研究, 结果表明, 半粒种子发芽法稍优于标准发芽法, 半粒种子发芽法作为大豆种子活力测定的一种方法, 具有可行性。李培旺等<sup>[15]</sup> 利用 3 种木本油脂植物为试验材料, 测定了各树种的发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数等指标, 研究表明, 活力指数品种间差异最大, 主要是由品种间的遗传与生理上的差异造成的。

## 2 种子活力相关性状的 QTL 定位研究

随着分子生物学技术的飞速发展, 特别是 RFLP、SSR 等分子标记技术的发展, 使得种子活力的数量性状基因的遗传剖析即进行 QTL 的定位和效应分析成为可能, 并取得了较大进展。目前所做的研究主要集中在模式作物水稻上。拟南芥、白菜、番茄、大麦、高粱和油菜等作物上也有相关的报道<sup>[16, 17]</sup>。

种子活力本身只是一个抽象的概念, 需要其他一些具体的性状指标进行综合评价, 加上材料的不同, 故对于种子活力的 QTL 定位的结果不尽相同。Reoña 等<sup>[13, 18]</sup> 首先利用籼稻 Labelle 和 Black Gora 构建 F<sub>2</sub> 群体, 以 F<sub>3</sub> 株系的芽长、根长、中胚轴和芽鞘为种子活力的相关性状, 定位了 13 个 QTLs, 其中 3 个 QTLs 在 2 个温度下检测到。根长 QTL 位于水稻的第 1 条染色体长臂末端, 在 18℃和 25℃条件下能解释根长表型变异的 31%和 38%, 增效等位基因来源于低活力亲本 Labelle。同时, 他们利用另一个粳稻的杂交组合 F<sub>2</sub> 群体进行了类似的研究, 其中分别位于第 5、7 号染色体的 2 个中轴胚 QTLs 与 Labelle/BG 群体中的具有相同的定位结果, 其余的为新定位的 QTL。这一结果表明, 籼稻和粳稻控制的种子活力基因存在差异。Teng 等<sup>[19]</sup> 利用 ZYQ8/JX17 DH 群体进行水稻低温发芽性 QTL 分析, 检测到 2 个低温发芽性 QTLs, 即 qLTG-4 和 qLTG-9, 分别位于水稻第 4 和第 9 染色体上。钱前等<sup>[20]</sup> 利用同一 DH 群体进行苗期耐冷性 QTL 定位, 在第 1、2、3、4 染色体上分别检测到与苗期耐冷性有关的 4 个 QTLs。这些结果表明, 水稻低温发芽性与苗期耐冷性可能具有完全不同的遗传基础。

Miura 等<sup>[21]</sup> 利用籼×粳回交后代的 98 个家系

检测到 3 个控制水稻种子耐藏性的 QTL: qLG-2、qLG-4、qLG-9, 分别位于第 2、4、9 染色体上, 其中 qLG-9 的贡献率 (59.5%) 最大。柳武革等<sup>[22]</sup> 定位的 qSC9-1 的贡献率也达到 31.41%。黄峥等<sup>[23]</sup> 检测到 13 个主效应 QTL, 这些 QTL 对性状的贡献率为 2.9%~12.7%, 平均贡献率为 6.2%, 同时检测到 18 对贡献率≥5%的互作位点, 其贡献率为 5.1%~11.8%, 平均贡献率为 6.9%, 比检测到的主效应 QTL 的平均贡献率稍大。Xue 等<sup>[24]</sup> 也找到了与种子活力相关的主效应 QTL, 种子活力相关性状的大多数主效应和互作 QTL 成串分布于少数几个染色体区段, 并且成串分布在同一染色体区段的 QTL 效应的方向总是一致的。

Sasaki 等<sup>[25]</sup> 将实验室条件下分别贮藏 1a、2a、3a 后籼粳稻的重组自交系进行 QTL 分析, 以发芽率和幼苗长势为种子寿命的指标, 发现了 12 个 QTL 位点, 分别位于 7 号染色体上 (1 个区域) 和 9 号染色体上 (2 个区域)。姜旋等<sup>[26]</sup> 利用 1 个粳×籼交来源的重组自交系群体, 定位了 7 个控制水稻低温发芽的主效应 QTL, 分别位于第 1、3、5、6、8 染色体上, 单个 QTL 对性状的贡献率为 5%~16%。Kiyoyuki 等<sup>[27]</sup> 利用本地与外来水稻品种的回交后代群体, 检测到 5 个控制水稻种子低温发芽的 QTLs, 分别位于第 2、第 4、第 11 染色体上, 一个控制种子活力的 QTL 位于第 9 号染色体上, 每个 QTL 只能解释 5%~10% 的水稻种子活力差异, 未发现控制水稻幼苗活力的主效基因。乔永利等<sup>[28]</sup> 检测到 3 个控制水稻芽期耐冷性的 QTL, 分别位于第 2、4、9、10 染色体上, 对表型变异的贡献率在 1.5%~25.5%。他们都认为种子活力是多个微效基因共同作用的结果, 可能不存在种子活力的主效基因。

任淦等<sup>[29]</sup> 利用 ZS97×MH63 组合衍生的 160 份重组水稻自交系进行种子衰老遗传分析, 研究发现, 自然衰老的种子, 在第 3 染色体定位 2 个发芽率 QTL, 加性效应作用方向相反, 第 1 染色体上定位 1 个发芽势 QTL; 加速衰老的种子, 在第 9 染色体上定位了 2 个发芽率 QTL, 加性效应作用方向相反, 第 1 和 8 染色体上分别定位了 1 个发芽势 QTL。这些发芽率和发芽势 QTL 不存在紧密连锁和—因多效关系, 表明水稻种子自然衰老和加速衰老的机制可能由不同的遗传因子控制。

沈圣泉等<sup>[30]</sup> 认为, 水稻种子耐储藏性受加性×加性上位性控制, 但所检测到的加性效应 QTL 效

应值相对较小,而上位性互作效应较大。朱世杨等<sup>[31]</sup>利用粳稻品种丙 8979 与 C 堡合成的 RIL 群体为试验材料,相对发芽率、相对发芽势、相对发芽指数等抗老化性状均为 2 对加性—上位性主基因+加性—上位性多基因混合遗传,均以主基因控制为主,且 2 对主基因的加性效应要大于上位性效应。二者的研究结果有所不同。

曹立勇等<sup>[32]</sup>则认为,水稻幼苗活力同时受到加性效应和上位性效应的控制,以籼粳交 IR64×Azucena 的 DH 群体 109 个株系来检测中胚轴长度、芽鞘长、根长、苗高等幼苗活力的相关性状,共检测到 24 个加性效应 QTLs 和 17 对上位性 QTLs,定位在除第 9 染色体以外的所有染色体上,不同的加性效应 QTLs 和上位性 QTLs 控制不同的活力性状,研究还表明,控制水稻幼苗活力的部分加性效应和上位性效应与环境之间存在互作。Zhang 等<sup>[33]</sup>在研究芽长作为水稻种子活力的表型性状时同样得出种子活力的基因型与环境互作具有 QTL 特性的结果。

Cui 等<sup>[34]</sup>从生理学指标着手,利用籼/粳稻的重组自交系来检测控制总淀粉酶活性、 $\alpha$ -淀粉酶活性、可溶性糖含量等幼苗活力指标的 QTL,共检测到 31 个 QTLs,分别控制 5 个不同的活力指标,主要位于第 3、5、6 染色体上,发现控制酶活性、可溶性糖含量与控制发芽率及幼苗长势的 QTL 位于相似的区域,也就是说种子活力相关性状 QTL 分布相对集中的染色体区段。

由于环境效应较大,在自然田间条件下对种子活力的测定较为困难。正因为如此,以上的种子活力的 QTL 研究都是在实验室种子发芽试验的基础上进行的。在多种作物上也有研究表明,种子活力的实验室测定与田间表现具有相关性<sup>[35]</sup>,但也有一些研究表明,种子活力的实验室测定结果与田间表现不一致或不完全一致<sup>[36]</sup>。因此,在研究结果应用于分子标记辅助育种计划之前,应该对种子活力 QTL 的田间表现进行试验验证。

### 3 问题与展望

种子活力的相关研究近年来取得了较大的进展。种子活力主要在水稻和拟南芥等模式植物中研究较多,尤其水稻,对于三大粮食作物中的玉米和小麦研究较少。相对种子活力的生理机制和遗传机制的研究,种子活力分子基础方面的研究相对缓慢。

对于拟南芥和水稻种子活力的 QTL 定位主要是集中在形态学指标,而生理学指标分析较少。种子活力有关的 QTL 位点的数量、在染色体上的位置、主效基因的存在性、遗传效应及其与环境互作效应等不尽相同,已经定位的种子活力 QTL 也只有少数基因得到克隆,同时种子活力本身涉及的性状相当多,遗传基础复杂,并且受到发育、收获及贮藏期间环境因素的强烈影响,这些因素都制约了种子活力分子育种的深入研究。目前的研究结果表明,种子活力主要由多个微效基因控制,如果能找到控制种子活力的主效基因,通过分子标记辅助育种的方法聚合多个能提高种子活力的基因,就可以培育出种子活力高的组合,从遗传基础上解决种子活力差的问题,而高活力的种子其产量也相对高,这就可以为作物高产打下良好的基础。因此,应该进一步加强主要农作物特别是小麦、玉米种子活力的分子标记 QTL 研究,为分子标记辅助选择提供依据,从而进一步推动作物育种水平再上一个新台阶。

### 参考文献:

- [1] Clark B E, McDonald M B, Joo P K. Seed vigor testing handbook(AOSA)[M]. New York: Mc Rurr Ridkge, 1987
- [2] 王宁,陈富江,曲保瑰.小麦成熟度与其种子活力关系的研究[J].河南农业科学,2004(4):5-7.
- [3] 高平平,乔燕祥,李莹.贮存温度对大豆种子活力影响及其生理效应[J].华北农学报,1996,11(4):114-118.
- [4] 汪立刚,刘连良.TET 对烟草种子活力及幼苗生长的影响[J].河南农业科学,1995(1):9-10.
- [5] Ching T M. Genetic testing and hereditary feature for seed vigor, uniformity[J]. Rynd And Agron, 1960, 46: 368-387.
- [6] TeKrony D M, Hunter J L. Effect of seed maturation and genotype on seed vigor in maize[J]. Crop Science, 1995, 3(53): 857-862.
- [7] 孙彩霞,沈秀瑛,谷铁实.不同基因型玉米种子萌发特性与芽、苗期抗旱性的关系[J].种子,2001,20(5):32-35.
- [8] 王青峰,宫庆友,沈凌云,等.超甜玉米种子活力研究[J].种子,2007,26(6):4-6.
- [9] 叶春萼,张全德.超甜玉米种子发芽性状的遗传效应分析[J].浙江农业学报,1998,10(3):113-117.
- [10] 马守才,张改生,王军卫,等.小麦种子活力性状的遗传变异和相关研究[J].西北植物学报,2004,24(9):1674-1679.
- [11] Soltani A, Zeinali E, Galeshi S. Genetic variation for

- and interrelationships among seed vigor traits in wheat from the Caspian sea coast of Iran[ J] . Seed Science and Technology, 2001, 29: 653-662.
- [ 12] 李有春, 刘仲齐. 遗传背景对小麦 T 型杂种种子活力的影响[ J] . 西南农业学报, 1995, 8(1): 13-19.
- [ 13] Reoña E D, Mackill D J. Genetic variation for seedling vigor traits in rice[ J] . Crop Science, 1996, 36: 285-290.
- [ 14] 郝雪, 王玺. 半粒种子发芽法在大豆种子活力测定中的应用[ J] . 河南农业科学, 2006(5): 38-41.
- [ 15] 李培旺, 李昌珠, 蒋丽娟, 等. 3 种木本油脂植物种子活力研究[ J] . 经济林研究, 2006, 24(1): 71-73.
- [ 16] Emile J M, Hetty B V, Gerda J R, *et al.* Genetic differences in seed longevity of various *Arabidopsis* mutants[ J] . Physiologia Plantarum, 2004, 121: 448-461.
- [ 17] 马爱芬, 王雯, 李加纳, 等. 油菜甘蓝型油菜种子发芽率 QTL 定位及相关生理性状[ J] . 遗传, 2009, 31(2): 206-212.
- [ 18] Reoña E D, Mackill D J. Molecular mapping of quantitative trait loci in japonica rice[ J] . Genome, 1996, 39: 395-403.
- [ 19] Teng S, Zeng D L, Qian Q, *et al.* QTL analysis of rice low temperature germinability[ J] . Chinese Sci Bull, 2001, 46(21): 1800-1804.
- [ 20] 钱前, 曾大力, 何平, 等. 水稻籼粳杂交 DH 群体苗期的耐冷性 QTLs 分析[ J] . 科学通报, 1999, 44(22): 2402-2407.
- [ 21] Miura K, Lin S Y, Yano M, *et al.* Mapping quantitative trait loci controlling seed longevity in rice(*Oryza sativa* L.) [ J] . Theoretical and Applied Genetics, 2002, 104: 981-986.
- [ 22] 柳武革, 王丰, 李金华, 等. 水稻耐储藏特性相关基因的 QTL 及上位性分析[ J] . 作物学报, 2005, 31(12): 1672-1675.
- [ 23] 黄峥, 俞婷, 苏莉, 等. 水稻种子活力 QTL 定位及上位性分析[ J] . 遗传学报, 2004, 31(6): 596-603.
- [ 24] Xue Y, Zhang S Q, Yao Q H, *et al.* Identification of quantitative trait loci for seed storability in rice(*Oryza sativa* L.) [ J] . Euphytica, 2008, 164: 739-744.
- [ 25] Sasaki K, Fukuta Y, Sato T. Mapping of quantitative trait loci controlling seed longevity of rice(*Oryza sativa* L.) after various periods of seed storage[ J] . Plant Breeding, 2005, 124: 361-366.
- [ 26] 姜旋, 李辰昱, 毛婷. 水稻低温发芽性 QTL 的分子标记定位[ J] . 武汉植物学研究, 2005, 23(3): 216-222.
- [ 27] Kiyoyuki M, Shao Y L, Hitoshi A, *et al.* Genetical studies on germination of seed and seedling establishment for breeding of improved rice varieties suitable for direct seeding culture[ J] . Japan Agricultural Research Quarterly, 2004, 38(1): 1-5.
- [ 28] 乔永利, 韩龙植, 安永平, 等. 水稻芽期耐冷性 QTL 的分子定位[ J] . 中国农业科学, 2005, 38(2): 217-221.
- [ 29] 任淦, 彭敏, 唐为江, 等. 水稻种子衰老相关基因定位[ J] . 作物学报, 2005, 31(2): 183-187.
- [ 30] 沈圣泉, 庄杰云, 王淑珍, 等. 水稻种子储藏性 QTL 主效应和上位性分析[ J] . 分子植物育种, 2003, 3(3): 323-328.
- [ 31] 朱世杨, 郭媛, 洪德林. 水稻种子抗老化遗传分析[ J] . 遗传, 2008, 30(2): 217-224.
- [ 32] 曹立勇, 朱军, 任立飞, 等. 水稻幼苗活力相关性状的 QTLs 定位和上位性分析[ J] . 作物学报, 2002, 28(4): 809-815.
- [ 33] Zhang Z H, Qu X S, Wan S, *et al.* Comparison of QTL controlling seedling vigor under different temperature conditions using recombinant inbred lines in rice (*Oryza sativa* L.) [ J] . Annals of Botany, 2005, 95(3): 423-429.
- [ 34] Cui K H, Peng S B, Xing Y Z, *et al.* Molecular dissecting of seedling-vigor and associated physiological traits in rice[ J] . Theoretical and Applied Genetics, 2002, 105: 745-753.
- [ 35] Sthapit B R, Witsombe J R. Inheritance of tolerance to chilling stress in rice during germination and plumule greening[ J] . Crop Sci, 1998, 38: 660-665.
- [ 36] Cisse N D, Ejeta G. Genetic variation and relationship among seedling vigor traits in sorghum[ J] . Crop Sci, 2003, 43: 824-828.