

玉米行粒数主基因+多基因混合遗传模型分析

张怀胜, 陈士林*, 王铁固

(河南科技学院 生命科技学院, 河南 新乡 453003)

摘要: 为了对玉米行粒数进行遗传改良, 以 PH6WC/7873(组合 I) 和 MX002/MS001(组合 II) 的 6 个世代(P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 、 F_2) 为材料, 利用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型, 研究了玉米行粒数的主基因+多基因遗传规律。结果表明, 组合 I 的行粒数符合加性-显性-上位性多基因遗传模型(C-0 模型)。组合 II 的行粒数符合 2 对加性主基因+加性-显性多基因遗传模型(E-3 模型)。组合 I 3 个分离世代的行粒数多基因遗传率分别为 75.13%、74.51%、82.59%。组合 II 3 个分离世代的行粒数多基因遗传率分别为 73.50%、73.20%、72.40%; 主基因遗传率分别为 6.40%、8.90%、9.10%。以多基因遗传为主, 应采用轮回选择和聚合回交的方法积累微效基因, 对玉米行粒数进行遗传改良。

关键词: 玉米; 行粒数; 主基因+多基因; 遗传分析

中图分类号: S513 **文献标志码:** A **文章编号:** 1004-3268(2013)02-0030-05

Genetic Analysis on Kernel Number per Row by Mixed Inheritance Model of Major Gene and Polygene in Maize

ZHANG Huai-sheng, CHEN Shi-lin*, WANG Tie-gu

(School of Life Science and Technology, Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang 453003, China)

Abstract: To improve the kernel number per row in maize, six generations (P_1 , P_2 , F_1 , B_1 , B_2 , F_2) of PH6WC/7873 (cross I) and MX002/MS001 (cross II) were taken as materials to study the genetic rule of kernel number per row by using the joint segregation analysis of major gene plus polygene mixed inheritance model. The results showed that the kernel number per row was controlled by additive-dominance and dominance-epistasis polygene in cross I, while it was controlled by two additive major genes and additive-dominance polygene in cross II. In cross I, the heritability of polygene in B_1 , B_2 and F_2 generation was 75.13%, 74.51% and 82.59%, respectively. In cross II, the heritability of polygene in B_1 , B_2 and F_2 generation was 73.50%, 73.20% and 72.40% respectively, and the heritability of major gene was 6.40%, 8.90% and 9.10% respectively. The kernel number per row was mainly controlled by polygene in the two crosses. The recurrent selection and polymerization backcross could be adopted to accumulate the minor genes for the genetic improvement of kernel number per row in maize.

Key words: maize; kernel number per row; major gene+polygene; genetic analysis

玉米是我国重要的粮食、经济和饲料作物, 其行粒数决定果穗和整株的籽粒总数, 从而影响玉米的最终产量。谭静等^[1]研究表明, 行粒数对单株产量的直接效应最大。行粒数对产量的贡献率为 45.76%, 增加行粒数可以提高玉米籽粒产量^[2-3]。

近年来, 许多学者对玉米行粒数与其他穗部性状进行了研究。刘宗华等^[4]研究表明, 玉米行粒数与穗粒质量呈正相关。行粒数与穗行数呈正相关, 行粒数与粒长呈正相关^[5-6]。李开忠等^[7]、李继竹等^[8]研究表明, 行粒数除存在显性效应外, 还存在明显上位

收稿日期: 2012-07-30

基金项目: 河南省重点科技攻关项目(102102110165)

作者简介: 张怀胜(1986-), 男, 河南濮阳人, 在读硕士研究生, 研究方向: 玉米遗传育种。E-mail: zhanghuaisheng1106@126.com

* 通讯作者: 陈士林(1963-), 男, 河南辉县人, 教授, 硕士生导师, 主要从事玉米遗传育种教学与科研工作。

性效应。目前,对玉米行粒数的分子标记和 QTL 的研究已见报道^[9-12]。玉米新品种改良所涉及的产量、品质、抗逆性等性状大多数是由多基因控制且遗传基础十分复杂的数量性状,原因是由于主基因+多效基因共同作用于同一性状的结果。莫惠栋^[13-14]分析了 1 对主基因存在时主基因+多基因混合遗传性状在各个世代的遗传组成以及遗传参数估计问题,并把这类性状称为质量-数量性状。盖钧镒等^[15]认为,主基因+多基因混合遗传模型是数量性状的通用模型,单纯的主基因和单纯的多基因模型为其特例。在此基础上发展了适合植物数量性状遗传体系检测的试验方法和统计分析方法。目前利用主基因+多基因混合遗传模型对玉米行粒数的研究较少,为此,以 PH6WC/7873(组合 I)和 MX002/MS001(组合 II)的 6 个世代 P₁、P₂、F₁、B₁、B₂、F₂ 为材料,利用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型,研究了玉米行粒数的主基因+多基因遗传规律,旨在为玉米自交系的选择及优良杂交种的选育提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验材料与田间设计

选用 PH6WC(来源于美国先锋玉米杂交种先玉 335 的母本)、7873(来源于掖 478/673 的选系)、MX002(来源于美国杂交种选系)、MS001(来源于美国自交系)组配 2 个组合 PH6WC/7873(组合 I)和 MX002/MS001(组合 II)。2010 年 4 月 20 日在河南科技学院玉米育种试验田播种组合 I 和组合 II 的亲本,并组配 F₁。收获后于 2010 年冬在河南科技学院海南三亚育种基地播种 2 个组合的 F₁ 及亲本,并组配 2 个组合的 B₁、B₂、F₂。2011 年 6 月 15 日在河南科技学院试验田播种组合 I 和组合 II 的 P₁、P₂、F₁、B₁、B₂、F₂ 6 个世代。采用随机区组试验设计,行长 6 m,行距 0.60 m,株距 0.33 m,3 次重复。P₁、P₂、F₁ 均每小区种植 4 行, B₁、B₂、F₂ 每小区分别种植 6、6、8 行。试验田两边各种植 4 行保护行。试验田间管理同大田。

1.2 性状调查

收获后带回室内考种行粒数,组合 PH6WC/7873(组合 I)P₁、P₂、F₁、B₁、B₂、F₂ 6 个世代分别考种 30、30、30、271、309、376 穗。MX002/MS001(组合 II)P₁、P₂、F₁、B₁、B₂、F₂ 6 个世代分别考种 30、30、30、299、329、422 穗。

1.3 分析方法

主基因+多基因混合遗传模型最主要的理论基

础是分离世代的混合分布理论。若某一数量性状是由 1 对主基因(A-a)+多基因所控制,则该性状在 F₂ 世代的分布表现为由主基因型 AA、Aa 和 aa 所决定并由多基因和环境所修饰的 3 个正态分布的混合。根据主基因座数目及主基因遗传模型、多基因有无及多基因遗传类型,利用盖钧镒等提出的 P₁、P₂、F₁、B₁、B₂、F₂ 6 个世代联合分离分析方法,研究 2 个玉米组合行粒数的主基因+多基因遗传规律,通过比较 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)共 24 个遗传模型的 AIC 值(Akaike's information criterion)以及适合性测验,包括均匀性检验(U_2^1 、 U_2^2 、 U_2^3)、Smirnov 检验(${}_nW^2$)和 Kolmogorov 检验(D_n)结果,确定性状的最适模型,然后根据最适模型的分析结果,估计相应的主基因和多基因效应值、方差等遗传参数。遗传参数估算包括一阶遗传参数估计和二阶遗传参数估计。一阶遗传参数参照文献^[16]。二阶遗传参数如下:主基因遗传率: $h_{mg}^2 = \sigma_{mg}^2 / \sigma_p^2$,多基因遗传率: $h_{pg}^2 = \sigma_{pg}^2 / \sigma_p^2$,其中 σ_p^2 为群体的表型方差, σ_{mg}^2 为群体主基因遗传方差, h_{mg}^2 为群体主基因遗传率, σ_{pg}^2 为群体多基因遗传方差, h_{pg}^2 为群体多基因遗传率。主基因+多基因 6 个世代联合分离分析软件由南京农业大学章元明教授提供。当多基因模型存在上位性效应时,其一阶遗传参数采用 Gamble^[17]提出的六参数模式计算。

2 结果与分析

2.1 各世代玉米行粒数性状表现

由表 1 可知,在组合 I 中,P₁ 平均行粒数为 21.7 粒,P₂ 的平均行粒数为 11.7 粒,用 SAS 8.0 软件对 2 个亲本做 *t* 测验,双亲差异极显著($t = 9.26, P < 0.01$),F₁ 的平均行粒数为 24.9 粒,表现出超亲遗传。组合 II 中 P₁ 平均行粒数为 19.6 粒,P₂ 的平均行粒数为 13.4 粒,对 2 个亲本做 *t* 测验双亲差异极显著($t = 8.00, P < 0.01$),F₁ 的平均行粒数为 29.4 粒,表现出超亲遗传。

表 1 2 个组合亲本行粒数的 *t* 测验

世代	均值		<i>t</i> 测验			
	组合 I	组合 II	组合 I		组合 II	
P ₁	21.7	19.6	<i>t</i> 值	9.26	<i>t</i> 值	8.00
P ₂	11.7	13.4	<i>P</i>	<0.01	<i>P</i>	<0.01
F ₁	24.9	29.4				

注:*P* 值小于 0.01 表示在 0.01 水平达到显著。

由表 2 得出,2 个组合的 B₁、B₂ 世代的次数分

布均为单峰正态分布或偏态分布。2 个组合的 F_2 均出现双峰正态分布。

表 2 2 个组合行粒数分离世代的次数分布

组合 I 中点值	频数			组合 II 中点值	频数		
	B_1	B_2	F_2		B_1	B_2	F_2
8.75	1	0	3	6.00	0	0	1
11.25	3	2	8	9.00	0	3	1
13.75	20	4	12	12.00	3	13	6
16.25	30	11	40	15.00	9	27	29
18.75	66	43	32	18.00	26	39	49
21.25	59	50	102	21.00	40	62	90
23.75	51	83	62	24.00	66	79	81
26.25	19	47	70	27.00	72	52	88
28.75	19	49	22	30.00	48	35	42
31.25	3	11	19	33.00	27	12	26
33.75	0	9	3	36.00	6	4	9
36.25	0	0	3	39.00	2	0	0

2.2 玉米行粒数的最适模型及遗传参数估算

由表 3 得出,组合 I 中 D-2 模型的 AIC 值最小, C-0、D-0、D-2、D-3、D-4、E-1 6 个模型为初选模型(表 4)。但经过统计量的适合性检验(表 4),D-2 模型的 AIC 值虽然最小,但有 7 个统计量显著,D-3、D-4、E-1 统计量显著个数为 3 个,C-0、D-0 统计量显著个数为 2 个,C-0 模型的 AIC 值小于 D-0 模型,综合考虑 C-0 模型为最适模型。在组合 II 中,初选 B-2、B-6、C-1、D-1、D-2、E-3 模型为最适模型,D-2 的 AIC 值虽然最小,但有 10 个统计量显著,E-3 模型统计量显著个数为 6 个,其他 5 个模型的统计量显著个数均达到 10 个以上,综合考虑 E-3 模型为最适模型。

表 3 2 个组合行粒数分离世代遗传模型的 AIC 值

组合	模型	AIC 值	模型	AIC 值
组合 I	A-1	6 114.746 094	D-0	5 982.449 707
	A-2	6 165.080 078	D-1	6 021.836 914
	A-3	6 082.410 645	D-2	5 966.443 848
	A-4	6 241.050 781	D-3	5 977.039 551
	B-1	6 049.679 199	D-4	5 977.023 926
	B-2	6 075.948 730	E-0	5 997.857 422
	B-3	6 286.666 504	E-1	5 993.133 301
	B-4	6 159.836 914	E-2	6 055.699 219
	B-5	6 119.411 133	E-3	6 023.332 031
	B-6	6 061.108 887	E-4	6 046.286 621
	C-0	5 979.328 613	E-5	6 043.205 566
	C-1	6 053.588 379	E-6	4 4920.187 500

续表 3 2 个组合行粒数分离世代遗传模型的 AIC 值

组合	模型	AIC 值	模型	AIC 值
组合 II	A-1	6 964.305 664	D-0	6 901.858 398
	A-2	6 921.362 793	D-1	6 726.176 758
	A-3	6 771.291 504	D-2	6 541.716 797
	A-4	7 115.772 949	D-3	6 852.964 844
	B-1	6 857.553 711	D-4	6 851.668 945
	B-2	6 750.687 500	E-0	6 870.804 688
	B-3	6 977.260 742	E-1	6 864.854 004
	B-4	7 027.918 457	E-2	6 884.200 684
	B-5	6 847.266 113	E-3	6 811.072 754
	B-6	6 751.159 180	E-4	6 889.203 125
	C-0	6 846.073 730	E-5	6 812.960 449
	C-1	6 744.937 012	E-6	42 018.457 031

表 4 2 个组合行粒数遗传模型的适合性检验

组合	模型	AIC 值	统计量显著个数
I	C-0	5 979.328 613	2
	D-0	5 982.449 707	2
	D-2	5 966.443 848	7
	D-3	5 977.039 551	3
	D-4	5 977.023 926	3
	E-1	5 993.133 301	3
组合 II	B-2	6 750.687 500	17
	B-6	6 751.159 180	19
	C-1	6 744.937 012	12
	D-1	6 726.176 758	10
	D-2	6 541.716 797	10
	E-3	6 811.072 754	6

由表 5 可知,玉米行粒数在组合 I 中为 C-0 模型(加性—显性—上位性多基因模型),没有检测到主基因。多基因的加性效应为 1.87,显性效应为 7.6,显性效应大于加性效应。 $|[h]/[d]| > 1$,势能比较高,表明多基因位点显性总效应大于加性总效应。分离世代 B_1 、 B_2 、 F_2 的多基因遗传率分别为 75.13%、74.51%、82.59%,分离世代的平均多基因遗传率为 77.41%。分离世代 F_2 的多基因遗传率最大,所以在 F_2 选择效率最高。玉米行粒数在组合 I 中以多基因遗传为主。玉米行粒数在组合 II 中为 E-3 模型(2 对加性主基因+加性—显性多基因模型)。2 对主基因的加性效应均为正值,分别为 1.4、1.5。多基因的加性效应和显性效应均为正值,显性势能远大于 1,表明多基因位点显性总效应大于加性总效应。分离世代 B_1 、 B_2 、 F_2 主基因的遗传率较低,分别为 6.40%、8.90%、9.10%。分离世代的平均主基因遗传率为 8.13%。分离世代 B_1 、 B_2 、 F_2 多基因遗传率分别为 73.50%、73.20%、72.40%,分离世代的多基因的平均遗传率为 73.03%,远大于主基因遗传率。玉米行粒数在组合 II 中以多基因遗传为主。

表5 2个组合行粒数最适模型及适遗传参数估算

组合	模型	一阶参数	估计值	一阶参数	估计值	二阶参数	估计值		
							B ₁	B ₂	F ₂
组合 I	C-0	m	22.22	$[i]$	-0.6	σ^2	17.98	17.50	23.61
		$[d]$	1.87	$[j]$	-3.0	$h_{pg}^2(\%)$	75.13	74.51	82.59
		$[h]$	7.6	$[l]$	-4.4				
组合 II	E-3	m	16.9	$[d]$	0.56	σ^2	25.48	28.66	27.68
		d_a	1.4	$[h]$	13.3	$h_{pg}^2(\%)$	6.40	8.90	9.10
		d_b	1.5			$h_{pg}^2(\%)$	73.50	73.20	72.40

注: m 为群体均值。 $[d]$ 和 $[h]$ 分别为多基因的加性效应和显性效应。 a 和 b 为2对主基因的序列号。 d_a 和 d_b 为2对主基因(AA和BB)的加性效应。

3 结论与讨论

目前利用主基因十多基因混合遗传体系对植物数量性状的研究已有较多报道^[18-21],但利用主基因十多基因混合遗传模型对玉米行粒数的研究除石明亮等^[22]和包和平等^[23]外未见其他报道。本研究与石明亮等^[22]和包和平等^[23]的研究(1对加性主基因+加性一显性多基因)不同,这可能是因为试验材料和环境条件的影响。本研究结果表明:行粒数在组合 I 中符合 C-0 模型,在组合 II 中符合 E-3 模型。组合 I 中没有检测到主基因,组合 II 中虽然检测到2对主基因,但主基因的遗传率较低。杨俊品等^[24]研究了玉米行粒数的分子标记和 QTL 定位,共检测到影响行粒数的3个数量性状位点,分别位于第3、5、6染色体上,位于第5条上的基因座表现超显性。代国丽等^[25]同样检测到影响行粒数的3个数量性状位点,且检测到了主基因,与本研究结果相吻合。

在组合 I 中没有检测到行粒数主基因,分离世代的多基因平均遗传率较大(为77.41%)。组合 II 中检测到2对主基因,分离世代主基因的平均遗传率为8.13%,多基因的平均遗传率为73.03%,在F₂选择效率最高。行粒数作为产量构成中杂种优势最强的因素,2个组合的 $|[h]/[d]|$ 分别是4.06和23.75,说明2个组合的行粒数杂种优势主要归因于多基因的显性效应。2个组合行粒数都以多基因遗传为主。近年来,随着分子标记技术的发展,利用该技术找到主基因与之紧密连锁的分子标记,并采用轮回选择或聚合回交积累微效基因,从而对玉米行粒数进行遗传改良。随着我国经济的发展,玉米在国民生产的地位越来越重要,利用主基因十多基因混合遗传体系进行玉米产量性状研究,对玉米自交系的选择和优良品种的培育具有重要意义。

参考文献:

- [1] 谭静,陈洪梅,韩学莉,等.玉米杂交种产量与产量构成因素的相关和通径分析[J].华北农学报,2009,24(增刊):155-158.
- [2] 杨金慧.玉米杂交种主要性状分析与高产育种探索[J].西北农业学报,1998,7(4):62-65.
- [3] 邢吉敏,蔡春泉.玉米单交种产量指示性状分析[J].玉米科学,2003,11(4):67-71.
- [4] 刘宗华,汤继华,卫晓轶,等.氮胁迫和正常条件下玉米穗部性状的 QTL 分析[J].中国农业科学,2007,40(11):2409-2417.
- [5] 广成,薛雁,苟升学.玉米8个产量构成因素的通径分析[J].玉米科学,2002,10(3):33-35.
- [6] 张建华,刘志增,祝丽英,等.不同密度下玉米 DH 群体果穗性状的 QTL 定位分析[J].河北农业大学学报,2009,32(5):21-24.
- [7] 李开忠,李盛旻.玉米穗部性状的遗传性研究[J].玉米科学,2006,14(3):13-16.
- [8] 李继竹,王爽,郭宝,等.玉米穗粒性状的遗传性研究[J].吉林农业大学学报,2004,26(5):494-498.
- [9] 向道权,曹海河,曹永国,等.玉米 SSR 遗传图谱的构建及产量性状基因定位[J].遗传学报,2001,28(8):778-784.
- [10] 兰进好,李新海,高树仁,等.不同生态环境下玉米产量性状 QTL 分析[J].作物学报,2005,31(10):1253-1259.
- [11] 谢惠玲,冯晓曦,吴欣,等.玉米穗部性状的 QTL 分析[J].河南农业大学学报,2008,42(2):19-22.
- [12] 胡利宗,刘均革,郭晋杰,等.基于玉米 BC2F2 群体的穗部性状 QTL 分析[J].华北农学报,2010,25(4):73-77.
- [13] 莫惠栋.质量一数量性状遗传分析 1.遗传组成和主基因型鉴别[J].作物学报,1993,19(1):1-6.
- [14] 莫惠栋.质量一数量性状遗传分析 2.世代平均数和遗传方差[J].作物学报,1993,19(3):193-200.

(下转第40页)

5 小结

豫南稻茬麦区属于亚热带向暖温带的过渡地带,自然条件错综复杂且年际间变幅较大,气候条件独特。小麦是该区仅次于水稻的第二大粮食作物,常年种植面积在 $3 \times 10^5 \text{ hm}^2$ 左右。小麦生育期间逆境灾害主要是湿害、渍害、高温高湿逼熟和穗发芽,多种自然灾害频繁发生,造成小麦产量低而不稳^[5-8]。因此在小麦品种选育上首先要对高产性状重点选择,注重选择分蘖力强、群体自身调节力强、成穗率高的后代材料,以形成较多的穗数,同时应注重选择多花多实型、灌浆速度快及强度大的后代材料,以提高穗质量。其次注意抗耐病性和综合抗逆性的选择,选用耐病力较强的水平抗性后代材料,以提高品种的综合抗性和稳产性,注重选用分蘖力强、生长繁茂、起身拔节干净利落、两极分化快、群体自身调节能力强、耐后期高温高湿环境、根系发达且活力强、叶片功能期长的后代材料。第三要注意品种早熟性的选择,豫南稻茬麦区小麦灌浆期短,期间高温高湿、干热风频繁发生,早熟可以减轻或避免生育后期病虫害和高温高湿的影响,籽粒灌浆饱满,千

粒重高,商品性好。

太学 6 号结合了双亲的优良基因,高产与早熟结合,抗病、抗倒伏、抗干热风与稳产性有机结合,是一个晚播早熟、高产广适的小麦新品种。

参考文献:

(上接第 33 页)

- [15] 盖钧镒,章元明,王建康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京:科技出版社,2003.
- [16] 盖钧镒. 植物数量性状遗传体系的分离分析方法研究[J]. 遗传,2005,27(1):130-136.
- [17] Gamble E E. Gene effects in corn(*Zea mays* L.) I. Separation and relative importance of gene effects for yield[J]. Plant Sci,1962,42:339-348.
- [18] 赵刚,吴子恺,王兵伟. 微胚乳超高油玉米株高和穗位高的主基因+多基因遗传模型[J]. 安徽农业科学,2007,35(17):5096-5098.
- [19] 包和平,王晓丽,李春成. 玉米抗螟性主基因+多基因混合遗传分析[J]. 吉林农业大学学报,2007,29(3):253-255.
- [20] 赵刚,张亚平,席世丽,等. 微胚乳超高油玉米产量性状的主基因+多基因遗传分析[J]. 玉米科学,2009,17(2):7-11.
- [21] 马娟,王铁固,张怀胜. 玉米穗三叶面积主基因+多基因遗传模型分析[J]. 河南农业科学,2012,41(4):25-28.
- [22] 石明亮,江建华,梁奎,等. 玉米新选自交系 2 个组合 6 个世代穗行数和行粒数的遗传分析[J]. 华北农学报,2010,25(5):104-111.
- [23] 包和平,李颖,李春成. 高淀粉玉米郑单 958 主要农艺性状主基因+多基因遗传分析[J]. 吉林农业大学学报,2010,32(3):245-248.
- [24] 杨俊品,荣廷昭,向道权,等. 玉米数量性状基因定位[J]. 作物学报,2005,31(2):188-196.
- [25] 代国丽,蔡一林,徐德林,等. 玉米穗部性状的 QTL 定位[J]. 西南师范大学学报:自然科学版,2009,34(5):35-39.