

水稻 DH 群体盐胁迫下苗高的主基因-多基因混合模型遗传分析

苏 展 程海涛 郭玉华 曹 宏 张伟伟 付 飞

(沈阳农业大学 辽宁 沈阳 110866)

摘要: 为了阐明盐胁迫下水稻苗高的遗传特点,利用两个籼粳杂交的 DH 群体,在 0.40 mmol/L NaCl 胁迫下,采用数量性状主基因+多基因多世代联合分析方法对盐胁迫下水稻苗高遗传规律进行了分析。研究结果表明,水稻盐胁迫下的苗高受两对主效基因控制,两个 DH 群体的两对主基因分别表现为互补作用和累加作用,主基因的遗传力分别为 28.56% 和 50.28%,微效多基因的遗传力为 42.54% 和 29.94%,剩下的由环境决定。由两个 DH 群体主基因和多基因的遗传力表现和群体分离程度可知,DH-2 群体更适合进行下一步耐盐基因的定位克隆。在选择遗传分析群体时,可以把群体亲本间的基因型差异和群体表现的极值范围作为一定的指示向导。

关键词: 水稻; 盐胁迫; 苗高; 遗传规律; DH 群体; 主基因-多基因混合模型

中图分类号: S332.6; Q311+.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2011)03-0210-04

Genetic Analysis of Seedling Height of Rice DH Population under Salt Stress by Using Major Genes Plus Polygenes Mixed Model

SU Zhan, CHENG Hai-tao, GUO Yu-hua, CAO Hong, ZHANG Wei-wei, FU Fei

(Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China)

Abstract: Two inter subspecific hybrid DH population under 0.40 mmol/L NaCl stress were used to analyze genetic trait of seedling height by using major genes plus polygenes mixed model. The result showed that, seedling height was controlled by two major gene expressing cumulative effect and complementation, multi-gene heritability was 28.56% and 50.28%, minor-polygene heritability was 42.54% and 29.94%, environment controlled the rest of that. DH-2 population was more suitable for gene locating and clone in the following step because of the manifestations of multi-gene heritability and minor-polygene heritability and the separation degree. Genotype difference between two parents and the range of extreme value can be used as selection criteria when choose population for genetic analysis.

Key words: Rice; Salt stress; Seedling height; Inheritance; DH population; Major genes plus polygenes mixed model

土地盐碱化大多发生在干旱和半干旱地区,世界盐碱地的面积为 4.5 亿 hm^2 , 占土地总面积的 3%。全世界大约有 21 个国家盐碱地面积超过耕地总面积的 15%。其中 13 个国家位于从中东到亚洲中部之间地带。盐碱化的原因主要是不适当灌溉,植被破坏和海水内侵。我国盐碱地面积为 9 913 万 hm^2 相当于耕地面积的 1/3, 主要分布在黄淮海平原、黄土高原及西北内陆区, 东北平原和沿海地带也有大面积的盐碱地。我国碱土和碱化土壤的形成, 大部分与土壤中碳酸盐的累积有关, 因而碱化度普

遍较高^[1]。

盐胁迫对植物的伤害主要包括原初伤害和次生伤害两种。原初伤害指盐离子的直接作用, 破坏细胞的膜系统。次生伤害是指盐离子的间接作用, 影响细胞的渗透作用, 导致水分和营养的亏缺^[2]。土地盐碱化会造成作物的大量减产。以水稻为例, 研究表明, 盐碱土地中的盐离子严重影响着水稻的株高、分蘖和干物质的积累, 使水稻的光合作用受抑制, 膜系统受到破坏, 营养物质摄取受阻导致水稻的产量明显下降^[3-6]。因而培育耐盐的新品种水稻对

收稿日期: 2011-01-20

基金项目: 辽宁省北方粳稻育种重点实验室开放课题项目

作者简介: 苏 展(1983-), 女, 辽宁葫芦岛人, 硕士, 主要从事水稻耐盐碱研究。

通讯作者: 郭玉华(1957-), 女, 辽宁新宾人, 教授, 博士, 博士生导师, 主要从事水稻遗传育种研究。

提高粮食产量具有重要意义。

作物的耐盐性是由多个数量座位基因位点 (QTL) 控制的性状 ,机理复杂。而且耐盐性状的 相关生理指标难于测定。因此耐盐 QTL 定位与克隆 的研究难度很大。於卫东等^[7] 利用混合区间作图 法找到 4 个新的 QTL ,其中位于 3 号染色体的 qS- RL-3 和 qWRWC-3 对应的基因最多 ,比较该位点与 过氧化氢酶等基因距离相近 ,说明通过数量基因定 位再进一步精细定位和基因克隆是可行的。本研究 以两个水稻籼粳杂交后代的 DH 群体及其亲本为试 验材料 ,进行盐碱胁迫下的农艺性状的遗传分析 ,为 水稻耐盐 QTL 精细定位提供遗传基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料

由中国水稻所水稻生物学实验室钱前研究员提 供的两个加倍单倍体 (DH) 群体: DH-1 群体由早籼 品种窄叶青 8 号 (ZYQ8) 和 1 个北方粳稻品种京系 17 (JX17) 为亲本进行杂交加倍后得来。DH-2 群体 由粳稻品种春江 06 (CJ06) 和籼稻品种台中本地 1 号 (TN1) 为亲本进行杂交加倍后得来。本试验分别 选取其中适于做遗传分析的 112 个和 111 个株系作 为研究对象。

1.2 DH 群体种子发芽处理

每株系挑选 160 粒饱满的种子 ,用 3% 的次氯酸 钠溶液浸泡 20 min 消毒后用蒸馏水清洗干净 ,平均 分成 4 份 ,分别置于垫有发芽纸的培养皿中。在 DH- 1 群体的一个培养皿中加入 0.40 mmol/L NaCl 溶液 10 mL ,另一个培养皿中加入 10 mL 蒸馏水作为对照。 DH-2 群体进行同样处理。试验设 2 次重复。

1.3 幼苗前期性状调查及遗传分析

盐胁迫处理 10 d 后 ,每个处理随机选取 10 株 ,

测量其苗高。相对盐碱害计算公式如下:

相对碱害率 = [(目标性状对照值 - 目标性状 处理值) / 目标性状对照值] × 100%

采用盖钧镒等^[8] 提出的植物数量性状混合遗 传模型主基因 + 多基因多世代联合分析方法对两个 DH 群体及其亲本进行遗传分析。模型假设二倍体 核遗传 ,无母体效应 ,主基因和多基因间无互作效 应; 基因效应和环境效应彼此独立; 任一世代主基因 和多基因服从正态分布。共建立 7 类遗传模型: 1 对主基因 (A 类) 、2 对主基因 (B 类) 、多基因 (C 类) 、1 对主基因 + 多基因 (D 类) 、2 对主基因 + 多 基因 (E 类) 、3 对主基因 (F 类) 、3 对主基因 + 多 基因 (G 类) 。选取 AIC 值最小 ,统计量达到显著性水 平少的模型。当两个模型 AIC 值相近时 ,还要进行 适合性检验 ,一般用似然比检验来选择最适模型。

分离世代中任何一个个体的表型值可表达为:

$p = m + mg + pg + e$ 。式中: m 为群体平均值; mg 为 主基因效应; pg 为微效多基因效应; e 为环境效应。 对应的 σ_p^2 为表型方差; σ_{mg}^2 为主基因方差; σ_{pg}^2 为微 效多基因方差; σ_e^2 为环境方差。于是有: $\sigma_p^2 = \sigma_{mg}^2 + \sigma_{pg}^2 + \sigma_e^2$ 。主基因方差 $\sigma_{mg}^2 = \sigma_p^2 - \sigma_f^2$ (σ_f^2 为成分分布 方差)^[9]; 微效多基因方差 $\sigma_{pg}^2 = \sigma_p^2 - \sigma_{mg}^2 - \sigma_e^2$ 。群 体主基因遗传力 $h_{mg}^2 (\%) = \sigma_{mg}^2 / \sigma_p^2 \times 100\%$; 群体微 效多基因遗传力 $h_{pg}^2 = \sigma_{pg}^2 / \sigma_p^2 \times 100\%$ ^[10]。

1.4 方差分析

采用统计软件 DPS 7.0 进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 DH 群体的方差分析

对两个 DH 群体盐胁迫下的苗高进行方差分 析 ,结果分别列于表 1 2。

表 1 DH-1 群体盐胁迫下苗高方差分析

Tab. 1 Variance analysis of seedling height under salt stress in DH-1

差异源 Difference resources	平方和 Sum of squares	自由度 Degree of freedom	均方 Mean squares	F 值 F value	P 值 P value
株系间 Lines	36 994.20	111	333.28	2.14 **	0.000 04
重复间 Repeats	34.59	1	34.59	0.22	0.638 10
误差 Error	17 256.29	111	155.46		
总计 Total	54 285.08	223			

注: * .0.05 水平显著; ** .0.01 水平显著。表 2 同。

Note: * .Indicate the significant difference at 5% level; ** .Indicate the significant difference at 1% level. The same as Tab.2.

由表 1 和表 2 可知 ,两个 DH 群体株系间差异 显著 ,重复间差异不显著。其中两个 DH 群体株系 间差异达到极显著水平 ,适合进行下一步遗传分析。

2.2 DH 群体相对苗高的次数分布

由 DH-1 群体偏度峰度分别为 0.023 和 -0.40 ,

DH-2 群体偏度峰度分别为 -0.69 和 0.81 ,联合图 1 和图 2 可见 ,盐胁迫下水稻相对苗高呈正态分布 ,为 数量性状 ,可进行主基因 + 多基因遗传模型分析。

2.3 遗传模型的选择

采用植物数量遗传主基因 + 多基因遗传模型的

多世代联合分析法^[11-13]对两个 DH 群体进行分析, 共获得 7 类 25 种遗传模型的极大似然函数和 AIC 值。表 3 和表 4 中分别列出了两个 DH 群体的这 25 种模型中较接近真实分布的 5 种模型的类型、极大似然函数和 AIC 值。

表 2 DH 群体盐胁迫下苗高方差分析

Tab.2 Variance analysis of seedling height under salt stress in DH-2

差异源	平方和	自由度	均方	F 值	P 值
Difference resources	Sum of squares	Degree of freedom	Mean squares	F value	P value
株系间 Lines	45 751.40	110	415.92	4.192 9**	2.76E-13
重复间 Repeats	106.06	1	106.06	1.069 2	0.303 4
误差 Error	10 911.74	110	99.20		
总计 Total	56 769.20	221			

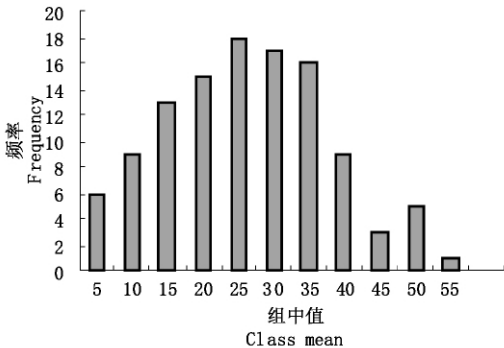


图 1 DH-1 群体相对苗高次数分布图
Fig.1 Frequency distribution of relative seedling height in DH-1 population

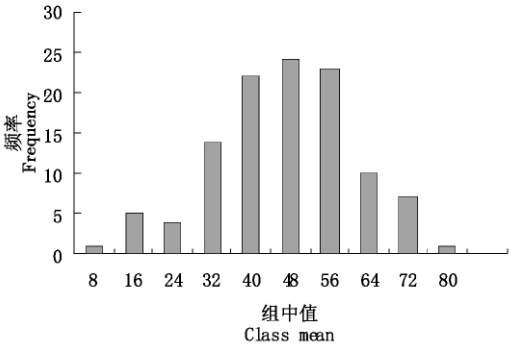


图 2 DH-2 群体相对苗高次数分布图
Fig.2 Frequency distribution of relative seedling height in DH-2 population

表 3 DH-1 群体主基因 + 微效多基因遗传模型的极大似然函数和 AIC 值

Tab.3 Maximum likelihood estimated value and AIC value of major genes plus polygenes mixed model in DH-1 population

模型 Model	主基因性质 Major gene characters	多基因 Plus polygenes	极大似然函数 Maximum likelihood value	AIC 值 AIC value
C-1	无主基因	有	-46.588 913	101.117 826
E-1-1	2 对 加性上位性 等比例	有	-42.514 637	99.029 724
E-1-3	2 对 等加性 1:2:1	有	-46.933 155	103.866 310
E-1-4	2 对 显性上位性 2:1:1	有	-42.514 637	97.029 274
E-1-7	2 对 互补作用 1:3	有	-42.514 553	95.029 106

表 4 DH-2 群体主基因 + 多基因遗传模型的极大似然函数和 AIC 值

Tab.4 Maximum likelihood estimated value and AIC value of major genes plus polygenes mixed model in DH-2 population

模型 Model	主基因性质 Major gene characters	多基因 Plus polygenes	极大似然函数 Maximum likelihood value	AIC 值 AIC value
D-1	1 对加性主基因 1	有	-85.824 821	181.649 643
E-1-1	2 对加性上位性 等比例	有	-83.355 675	180.711 349
E-1-3	2 对等加性 1:2:1	有	-86.598 969	183.197 937
E-1-6	2 对累加作用 1:2:1	有	-83.355 675	178.711 349
G-4	3 对等加性 1:1:2:2:1:1	有	-84.486 328	180.972 656

由表 3 可知,模型 E-1-7 AIC 值最小,因此选择模型 E-1-7 作为 DH-1 群体最佳遗传模型进行进一步的遗传分析。由表 4 可知,模型 E-1-6 的 AIC 值最小,且模型 E-1-6 中无统计量达到显著水平,说明该模型较接近真实分布^[14]。因此选择模型 E-1-6 作为 DH-2 群体的最佳遗传模型进行进一步的遗传分析。

由表 3 和表 4 可知,盐碱胁迫下苗高性状受两对主基因控制,DH-1 群体呈 1:3 混合正态分布,

DH-2 群体呈 1:2:1 混合正态分布。这与两个 DH 群体相对苗高的次数分布图相符,说明所选模型适合做进一步遗传分析。根据所选择的模型特点可以判断,两个 DH 群体的两对主基因分别表现为互补作用和累加作用。

2.4 遗传参数的估计

表 5 中列出了两个 DH 群体盐胁迫下的苗高的最佳遗传模型遗传参数估算值。由表 5 可知,DH-1 群体的群体平均值为 35.41,主基因加性效应和主

基因互作效应之和为 14.48 ,主基因方差达到 0.55 ,微效多基因方差为 0.82 ,主基因遗传力达到 28.56% ,微效多基因遗传力为 42.54% 。主基因和微效多基因共同决定了变异的 71.10% ,剩下的 28.90% 为环境变异 ,可见环境对盐胁迫下苗高影响较大。DH-2 群体的群体平均值为 39.14 ,主基因加性效应值为 5.11 ,主基因互作效应值为 -10.15 ,主基因方差为 1.41 ,微效多基因方差为 0.84 ,主基因解释了遗传变异的 50.28% ,微效多基因解释了遗传变异的 29.94% ,剩下的 19.78% 由环境决定。

表 5 两个 DH 群体盐胁迫下苗高遗传参数估计

Tab.5 Estimates of genetics parameters of seedling height under salt stress in two DH population

群体参数 Population parameters	DH-1	DH-2	方差 & 遗传力 Variance and heritability	DH-1	DH-2
群体平均值(m) Population average	35.41	39.14	主基因方差(σ_{mg}^2) Multi-gene variance	0.55	1.41
主基因加性效应(d) Multi-gene additive effect	-	5.11	微效多基因方差(σ_{pg}^2) Minor-polygene variance	0.82	0.84
主基因互作效应(i) Multi-gene interaction effect	14.48*	-10.15	环境方差(σ_e^2) Environmental variance	0.55	0.55
主基因遗传力(h_{mg}^2) / % Multi-gene heritability	28.56	50.28	微效多基因遗传力(h_{pg}^2) / % Minor-polygene heritability	42.54	29.94

注: * . 所标数值为主基因加性效应和主基因互作效应之和。
Note: * . Indicate the value include both multi-gene additive effect and multi-gene interaction effect.

3 讨论

比较两个群体的遗传参数可以看出 ,两群体平均值接近 ,微效多基因方差也基本相同 ,但主基因方差差异明显。DH-1 群体主基因方差只有 0.55 ,而 DH-2 群体达到 1.41。正是这个原因才使得后者的遗传力明显高于前者。由此可见 ,同样是关于水稻盐胁迫下的苗高性状 ,其遗传决定的过程可能是一致的 ,但相关基因在两个群体中不同家系上分布却有明显不同 ,才导致群体的遗传效应出现较大差异。这也同样证明群体遗传效应分析的结果具有群体特异性。

从两个群个体的表现来看 ,DH-2 群体分离度较大 ,极大值高于 DH-1 群体。在遗传力方面 ,DH-1 群体微效多基因遗传力高于主基因遗传力 ,而 DH-2 群体正相反。可见两个 DH 群体控制盐胁迫下苗高性状的遗传构成不同。由 DH-2 群体分离程度较大可知 DH-2 群体双亲差异较大 ,因此 DH-2 群体更适于做进一步遗传分析。由此可见 ,在选择遗传分析群体时 ,可以把群体亲本间的基因型差异和群体表现的极值范围作为一定的指示向导。

目前 ,水稻耐盐碱方面的研究很多。杨庆利等^[15]采用完全双列杂交设计研究了 7 个水稻品种苗期耐盐性。结果表明 ,根系 Na^+ / K^+ 含量受两个主基因控制 ,基因间存在加性作用 ,微效基因效应不明显 ,显性效应显著 ,说明耐盐性有一定的杂种优势。姚明哲等^[14]对粳稻品种韭菜青进行了苗期的遗传分析 ,也发现了控制根系 Na^+ / K^+ 含量的两对主效基因 ,主基因遗传力高达 50.78% ,环境影响较小。

本研究只是对盐胁迫下苗高的遗传规律进行了初步探讨 ,对于控制盐胁迫下苗高基因的定位和克

隆还有待进一步的研究。

参考文献:

[1] 张建锋,张旭东,周金星,等.世界盐碱地资源及其改良利用的基本措施[J].水土保持研究,2005,12(6):28-30.

[2] 林栖凤,李冠一.植物耐盐性研究进展[J].生物工程进展,2000,1(20):20-25.

[3] 梁正伟,杨福,王志春,等.盐碱胁迫对水稻主要生育性状的影响[J].生态环境,2004,13(1):43-46.

[4] Flowers T J. Improving crop salt tolerance[J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 55(396):307-319.

[5] 祁栋灵,郭桂珍,李明哲.水稻耐盐碱性生理和遗传学研究进展[J].植物遗传资源学报,2007,8(4):486-493.

[6] 赵可夫,李法曾.中国盐生植物[M].北京:科学出版社,1999:120-130.

[7] 於卫东,蒋靛,庄杰云,等.盐胁迫下水稻部分生化性状的 QTL 定位[J].核农学报,2009,23(1):150-153.

[8] 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.

[9] 孔繁玲.植物数量遗传学[M].北京:中国农业大学出版社,2006:321-333.

[10] 蔡长春,张俊杰,黄文昌,等.利用 DH 群体分析白肋烟烟碱含量的遗传规律[J].中国烟草学报,2009,15(5):55-60.

[11] 章元明,盖钧镒.两对互作基因重组率 EM 算法估计的模拟研究[J].南京农业大学学报,2001,24(2):24-27.

[12] 王建康,盖钧镒.利用杂种 F2 世代鉴定数量性状主基因+微效多基因混合遗传模型并估计其遗传效应[J].遗传学报,1997,24(5):432-440.

[13] 章元明,盖钧镒.利用 P1、F1、P2、F2 和 F2:3 家系五世代联合分离分析的拓展[J].生物数学学报,2002,17(3):363-368.

[14] 姚明哲,王建飞,陈宏友,等.太湖流域粳稻地方品种韭菜青的苗期耐盐性遗传分析[J].中国水稻科学,2004,18(6):503-506.

[15] 杨庆利,王建飞,丁俊杰,等.7 个水稻品种苗期耐盐性的遗传分析[J].南京农业大学学报,2004,27(4):6-10.