

玉米自交系选型留雄保纯繁殖程序 及群体遗传学分析

赵殿轩 马月红 苏方宏 孙世祯 郭建伟 王米贵 石敬彩

(河北省农林科学院旱作农业研究所, 衡水 053000)

(河北省种子总站, 石家庄)

摘 要 把玉米自交系繁殖纳入回交群体模式, 设计了玉米自交系选型留雄(确立轮回亲本群)保纯繁殖程序, 在 Mo17 保纯繁殖实践中应用收到良好效果, 优越性突出。运用群体遗传学原理, 通过回交群体遗传分析, 揭示了群体基因与基因型及其频率等参数取决于基因型的基因对数与世代数, 总趋势是随世代的推移, 逐步回归最终同一于其轮回亲本群的规律, 对玉米自交系选型留雄保纯繁殖程序予以有力的理论支持。

关键词 玉米自交系 保纯繁殖程序 回交群体 遗传规律

玉米自交系生物学特性与植物学特征的个体典型性和群体一致性, 即玉米自交系群体遗传平衡的稳定性是决定玉米杂种优势的遗传基础, 故保纯是玉米自交系繁殖的核心。实践中广泛应用的建立在自交理论基础上的“三圃制”程序、穗行鉴定法等, 皆侧重提纯, 而对保纯的研究则相对薄弱。实践表明, 玉米自交系一旦发生混杂变劣, 施以提纯, 不仅耗费相当大的精力, 而且由于操作中自交的“度”不易确定和把握, 很难真正恢复其固有种性。所以如何防患于未然, 有效进行保纯繁殖一直为国内外学者所关注。

玉米自交系是典型的随机交配群体^[1], 交配方式是决定其遗传组成的重要因素之一。回交群体具有纯化群体基因型的遗传效应, 诸多论著在概念上曾明确肯定^[2], 然而其统一群体基因型, 稳定群体遗传组成的遗传机理的分析, 远不如自交系统和同胞交配系统那样详透^[3], 应用于玉米自交系的保纯繁殖还未见报道。本研究旨在把自交系繁殖纳入回交群体模式, 利用回交群体的遗传效应, 探索玉米自交系保纯繁殖程序, 并对遗传规律进行分析。

1 研究方法

玉米自交系保纯繁殖目的在于保持自交系群体固有的基因频率和基因型频率, 维持自交系个体的典型性和群体的一致性。据此确定研究方法的设计。

表 1 回交群体(含 m 对独立基因 n 代)基因频率

N	1		2				...	m						
	p	q	p ₁	q ₁	p ₂	q ₂		p ₁	q ₁	p ₂	q ₂	...	p _m	q _m
B ₀	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$...	$\frac{1}{2m}$	$\frac{1}{2m}$	$\frac{1}{2m}$	$\frac{1}{2m}$...	$\frac{1}{2m}$	$\frac{1}{2m}$
B ₁	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{1}{8}$...	$\frac{3}{4m}$	$\frac{1}{4m}$	$\frac{3}{4m}$	$\frac{1}{4m}$...	$\frac{3}{4m}$	$\frac{1}{4m}$
B ₂	$\frac{7}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{7}{16}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{7}{16}$	$\frac{1}{16}$...	$\frac{7}{8m}$	$\frac{1}{8m}$	$\frac{7}{8m}$	$\frac{1}{8m}$...	$\frac{7}{8m}$	$\frac{1}{8m}$
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
B _n	$\frac{2^{n+1}-1}{2^{n+1}}$	$\frac{1}{2^{n+1}}$	$\frac{2^{n+1}-1}{2^{n+1} \cdot 2}$	$\frac{1}{2^{n+1} \cdot 2}$	$\frac{2^{n+1}-1}{2^{n+1} \cdot 2}$	$\frac{1}{2^{n+1} \cdot 2}$...	$\frac{2^{n+1}-1}{2^{n+1} \cdot m}$	$\frac{1}{2^{n+1} \cdot m}$	$\frac{2^{n+1}-1}{2^{n+1} \cdot m}$	$\frac{1}{2^{n+1} \cdot m}$...	$\frac{2^{n+1}-1}{2^{n+1} \cdot m}$	$\frac{1}{2^{n+1} \cdot m}$

1.1 研究方法设计的客观基础与理论依据

研究立足于自交系的混杂表现为异种基因混入引发的生物学混杂。自交系群体内典型株和伪株兼容; 典型株和伪株各自的近交(包括自交); 典型株和伪株之间的回交; 伪株产生的雄配子与典型株之间的杂交等不同交配形式同时存在的客观实际和玉米自交系雌雄异花交配方式易于控制的特点。因势利导, 将自交系的繁殖纳入回交群体模式, 利用回交群体的遗传效应。

1.2 研究方法

①在自交系群体中, 严格依表型特征选择典型株花期留雄, 作为群体的雄配子, 确立轮回亲本群, 其规模以保证自交系繁殖有充足的花粉为原则, 一般控制在 20% 左右, 合理分布于繁殖田之中。②其余植株花期完全及时去雄, 作为群体的雌性群。③在隔离条件下实施。此方法可概括为玉米自交系选型留雄保纯繁殖程序。

1.3 研究过程

研究于 1977 年起步, 寓研究于自交系 Mo17 繁殖之中, 历时 17 个世代。

2 结果与分析

2.1 结果

研究对玉米自交系 Mo17 施以选型留雄保纯繁殖程序, 1977~1994 年间经多次田间鉴定, 纯度保持在 98% 以上, 为国颁二级以上标准, 收到了良好效果。同时, 还表现有 4 方面的优越性, 其一, 立足于群体, 寓保纯于繁殖之中, 对可能混入的异种基因及时控制并予以剔除; 其二, 典型植株选择工作量相对较小, 有利于提高选择的精度和有效性; 其三, 雌性群去雄, 除及时完成外, 无需其他技术, 极易操作, 简便易行; 其四, 轮回亲本群充分利用群体的同型异株间近似于“泛交”的效应, 避免了立足于自交的“度”的不易确定和把握, 尤其是过度自交导致群体遗传基础趋于贫乏的弊端。

2.2 遗传规律分析

分析运用回交群体的群体遗传行为所遵循的合分比法则^[4], 一般而论, 揭示其遗传规律, 展现玉米自交系选型留雄保纯繁殖程序良好效果的遗传机理。

2.2.1 基因频率及变化 设群体含 m 对独立基因, 其轮回亲本群所载基因为 A₁, A₂ … A_m

($a_1, a_2 \cdots a_m$), 令 $P_i (i = 1, 2, \cdots, m)$ 为基因 $A_1, A_2 \cdots A_m (a_1, a_2 \cdots a_m)$ 的相应频率, $Q_i (i = 1, 2, \cdots, m)$ 为非轮回亲本群所载基因 $a_1, a_2 \cdots a_m (A_1, A_2, A_3 \cdots A_m)$ 的相应频率, 则有

$$\sum P_i + \sum Q_i = 1$$

群体在 n 代 B_n 中 ($n = 1, 2, \cdots$), 基因频率列表 1. 表 1 显示: ① 各对基因在各回交世代的频率剖分及分布; ② 轮回亲本群所载基因之频率 (P_i) 各代变化趋势; ③ 非轮回亲本群所载基因之频率 (Q_i) 各世代变化趋势三方面的信息.

各对基因在各世代频率分布及剖分: 当群体含 1 对独立基因 (Aa), n 代轮回亲本群体所载基因 A 频率 $P = (2^{n+1} - 1) \cdot (2^{n+1})^{-1}$, 非轮回亲本所载基因 a 频率 $Q = (2^{n+1})^{-1}$, $P + Q = 1$. 当群体含 2 对独立基因 ($A_1 a_1, A_2 a_2$), n 代轮回亲本群所载基因 A_1 和 A_2 频率 $P = (2^{n+1} - 1)(2^{n+1} 2)^{-1}$, $P = (2^{n+1} - 1)(2^{n+1} 2)^{-1}$, 非轮回亲本群所载基因 a_1 和 a_2 频率 $Q_1 = (2^{n+1} 2)^{-1}$, $Q_2 = (2^{n+1} 2)^{-1}$, $P_1 + Q_1 = P_2 + Q_2 = 1/2$, $(P_1 + Q_1) + (P_2 + Q_2) = 1$. 由特殊推论一般, 当群体含 m 对独立基因 ($A_1 a_1, A_2 a_2 \cdots A_m a_m$), n 代轮回亲本群所载基因 $A_1, A_2, \cdots A_m (a_1, a_2 \cdots a_m)$ 频率为:

$$P = (2^{n+1} - 1)(2^{n+1} m)^{-1} \quad (1)$$

非轮回亲本群所载基因 $a_1, a_2 \cdots a_m (A_1, A_2 \cdots A_m)$ 频率为:

$$Q = (2^{n+1} m)^{-1} \quad (2)$$

显然

$$P_1 + Q = m^{-1} \quad (3)$$

$$\sum_{i=1}^m (P_i + Q_i) = 1 \quad (4)$$

展示了群体基因频率分布规律及剖分原理.

轮回亲本群所载基因频率变化趋势: 依据 (1) 式, 群体中轮回亲本群所载基因 $A_1, A_2, \cdots A_m (a_1, a_2 \cdots a_m)$, 在世代推移中任何相邻上 (n) 下 ($n+1$) 两代, 其频率分别为:

$$\begin{aligned} B_n: P_i(B_n) &= (2^{n+1} - 1)(2^{n+1} m)^{-1} \\ B_{n+1}: P_i(B_{n+1}) &= (2^{n+1+1} - 1)(2^{n+1+1} m)^{-1} \\ &= (2^{n+2} - 1)(2 \cdot 2^{n+1} m)^{-1} \\ &= (2^{n+2} - 1)(2^{n+1} - 1)(2^{n+1} - 1)^{-1}(2 \cdot 2^{n+1} m)^{-1} \\ &= (2^{n+2} - 1)[2(2^{n+1} - 1)]^{-1}(2^{n+1} - 1)(2^{n+1} m)^{-1} \\ &= (2^{n+2} - 1)(2^{n+2} - 2)^{-1}(2^{n+1} - 1)(2^{n+1} m)^{-1} \\ &= (2^{n+2} - 1)(2^{n+2} - 2)^{-1} P_i(B_n) \end{aligned} \quad (5)$$

其中 $i = 1, 2, \cdots m; n = 1, 2, \cdots$.

因 $n \geq 1$, 故 $(2^{n+2} - 1)(2^{n+2} - 2)^{-1} > 1$. 显然, 随世代推移, 轮回亲本群所载基因频率 $P_i(B_{n+1})$ 在上代 $P_i(B_n)$ 基础上以 $(2^{n+2} - 1)(2^{n+2} - 2)^{-1} > 1$ 的速度递增.

当 $n \rightarrow \infty$, (1) 式中 $(2^{n+1} - 1)(2^{n+1})^{-1} \geq 1$, 则有 $P_i(B_{n \rightarrow \infty}) \geq m^{-1}$, 于是有 $\sum_{i=1}^m P_1 = 1$, 群体基因频率回归同一于其轮回亲本群.

非轮回亲本群所载基因频率变化趋势: 依据 (2) 式, 群体中, 非轮回亲本群所载基因 $a_1, a_2, \cdots a_m (A_1, A_2 \cdots A_m)$, 在世代推移中, 任何相邻上 (n) 下 ($n+1$) 两代其频率分别为:

$$\begin{aligned}
 B_n: Q_i(B_n) &= (2^{n+1}m)^{-1} \\
 B_{n+1}: Q_i(B_{n+1}) &= (2^{n+1+1}m)^{-1} \\
 &= (2 \circ 2^{n+1}m)^{-1} \\
 &= 2^{-1}(2^{n+1}m)^{-1} \\
 &= 2^{-1}Q_i(B_n)
 \end{aligned} \quad (6)$$

其中: $i = 1, 2, \dots, m; n = 1, 2, \dots$ 。显然, $Q_i(B_n)$ 随世代推移, 以 2^{-1} 的比率呈几何级数递减。即, 当 $n \rightarrow \infty$ (2) 式 $Q_i(B_{n \rightarrow \infty}) \geq 0$, 群体中非轮回亲本所载基因被排除。

2.2.2 基因型频率及其变化 设群体含 m 对独立基因, 其雌性群可能的基因型种类为:

$$S = C_m^0 + C_m^1 + C_m^2 + \dots + C_m^m = 2^m \quad (7)$$

即雌性群可能产生的配子总数 $\prod_1^m C_2^1$; 其轮回亲本群基因型为:

$$\begin{aligned}
 &A_1A_1A_2A_2 \dots A_mA_m(a_1a_1a_2a_2 \dots a_ma_m), n \text{ 代回交群体中各类基因型频率 } (B_n) \text{ 分布为} \\
 &B_n = [(2^n - 1) + 1]^m \circ 2^{-mn}
 \end{aligned} \quad (8)$$

其展开式

$$\begin{aligned}
 B_n &= [C_m^0(2^n - 1)^m + C_m^1(2^n - 1)^{m-1} + C_m^2(2^n - 1)^{m-2} + \dots + C_m^k(2^n - 1)^{m-k} + \\
 &\dots + C_m^m] 2^{-mn}
 \end{aligned}$$

其中, $m = 1, 2, \dots, n = 1, 2, \dots, k > m, k = 1, 2, \dots, m - 1$ 即 m 对基因 n 代各类基因型频率分布。展开式中 $C_m^0(2^n - 1)^m$ 项, $C_m^0 = 1$ 示与轮回亲本群基因型完全一致的纯合基因型, $(2^n - 1)^m$ 为其频数, $C_m^0(2^n - 1)^m 2^{-mn}$ 为其频率以 P 表示; $C_m^1(2^n - 1)^{m-1}$ 项, C_m^1 示含一对悖于轮回亲本群基因型的基因型种类数, $(2^n - 1)^{m-1}$ 为其各类基因型频数, $C_m^1(2^n - 1)^{m-1}(2^{mn})^{-1}$ 为其频率; \dots ; $C_m^k(2^n - 1)^{m-k}$ 项, C_m^k 示含 k 对悖于轮回亲本群基因型的基因型种类数, $(2^n - 1)^{m-k}$ 为其各类基因型频数, $C_m^k(2^n - 1)^{m-k} 2^{-mn}$ 为其频率; 末项 $C_m^m = 1$ 示各对基因完全异于轮回亲本群的基因型, 其频数为 1, $C_m^m 2^{-mn}$ 即 2^{-mn} 为其基因型频率。非轮回亲本基因型总频率以 H 表示, 显然

$$P + H = 1 \quad (9)$$

轮回亲本群基因型频率变化趋势: (8) 式展开其首项即 n 代群体内与轮回亲本群基因型完全一致的纯合基因型, 其频率为

$$P(B_n) = C_m^0(2^n - 1)^m 2^{-mn} \quad (10)$$

在世代推移中, 任何相邻上(n) 下($n + 1$) 两代群体中所含轮回亲本群基因频率分别为 $P(B_n)$ 与 $P(B_{n+1})$, 有

$$\begin{aligned}
 P(B_n) &= C_m^0(2^n - 1)^m (2^{mn})^{-1} \\
 P(B_{n+1}) &= C_m^0(2^{n+1} - 1)^m [2^{m(n+1)}]^{-1} \\
 &= C_m^0(2 \circ 2^n - 1)^m (2^{mn+m})^{-1} \\
 &= C_m^0[2(2^n - 2^{-1})]^m (2^{mn+m})^{-1} \\
 &= C_m^0(2^n - 1)^m (2^{mn})^{-1} \\
 &= C_m^0(2^n - 1)^m (2^{mn})^{-1} (2^n - 2^{-1})^m (2^n - 1)^{-m} \\
 &= (2^n - 2^{-1})^m (2^n - 1)^{-m} P(B_n) \\
 &= [(2^n - 2^{-1})(2^n - 1)^{-1}]^m P(B_n)
 \end{aligned}$$

因 m 和 n 均为正整数, 显然 $(2^n - 2^{-1}) > (2^n - 1)$, 故 $[(2^n - 2^{-1})(2^n - 1)^{-1}]^m > 1$ 。轮回亲本

群基因型频率 $P(B_n + 1)$ 在上代 $P(B_n)$ 基础上以 $[(2^n - 2^{-1})(2^n - 1)^{-1}]^m > 1$ 的速率递增。

当 $n \rightarrow \infty$ 于是有(10)式

$$P(B_{n \rightarrow \infty}) = C_m^0 (2^n - 1)^m 2^{-mn} \geq 1$$

群体基因型回归同一于其轮回亲本群基因型。

非轮回亲本群基因型频率变化趋势: 如前所证, 当 $n \rightarrow \infty$, 则轮回亲本群基因型频率 $P(B_{n \rightarrow \infty}) \geq 1$, 依(9)式, 有非轮回亲本群基因型频率 $H(B_{n \rightarrow \infty}) = 1 - P(B_{n \rightarrow \infty}) \geq 0$, 非轮回亲本群基因型最终趋于消失。回交群体基因型完全回归同一于轮回亲本群基因型。

经推算, 含 1、5、10、15 对基因的群体在世代推移过程中, 杂合基因型频率到第 10 代时分别由 100% 下降到 0.098%、0.487%、0.972% 和 1.455%。如图 1 所示, 杂合基因型频率趋于消失。

3 讨论

决定玉米自交系选型特征的相对基因呈完全显隐性关系时, 对选型确立轮回亲本群可提供识别标记, 尤其对隐性选择甚为有利。但在显性选择中, 则难免会误选一些杂合基因型, 由于设计中轮回亲本群同型交配, 隐性基因会逐代暴露而予以淘汰, 纯度会逐代提高, 所以对群体淘汰混杂基因, 纯化基因型的遗传效应量无根本影响。

基因连锁对选型确立轮回亲本群往往会造成诸多不便, 好在轮回亲本群在同型交配中有一定的基因连锁被打破,

只要在后代基因型表型细微的变化中注意选择, 无疑会趋向于高度纯合, 因而对群体的遗传效应, 最终亦无多大妨碍。

自交系繁殖在世代推移中若以其轮回亲本群为亲代群体, 实施选型留雄保纯繁殖程序再与降代保纯繁殖程序^[5]相结合, 则势必会进一步提高自交系的保纯效果。

玉米自交系繁殖纳入回交群体模式, 其轮回亲本群始终建立在足够大的群体规模上, 群内个体间行同型随机交配, 对防止群体的遗传漂移, 避免遗传基础贫乏, 维持自交系群体的遗传平衡具有十分重要的作用。

目前已被认识和证明的玉米基因(含等位基因)有 600~1000 个, 其中被定位于染色体的约有 400 个左右^[1], 这些基因以“一因多效”或“多因一效”、“主效微效”的方式决定并表达玉米植物学特征和生物学特性。如叶绿素的形成与 50 对基因有关, 胚乳糊粉层紫色的形成由六对显性基因与一对隐性基因共同决定等等。在应用选型留雄保纯繁殖程序同时针对 n 个不同对数的基因决定的性状因素保纯时, 回交世代的确定宜本着就多不就少的原则, 以确保保纯繁殖的质量。

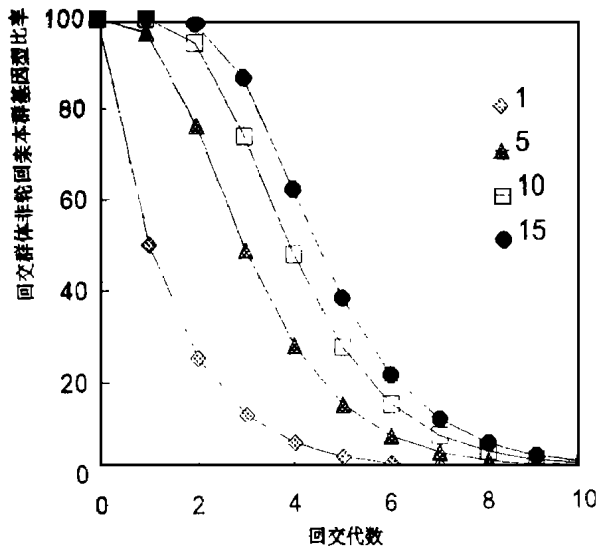


图 1 回交群体非轮回亲本群基因型频率下降速率

参 考 文 献

- 1 刘纪麟. 玉米育种学. 北京: 农业出版社, 1991. 267, 106, 282
- 2 马育华. 植物育种的量遗传学基础. 南京: 江苏科学技术出版社, 1982. 37, 67
- 3 Li, C C(吴仲贤译). 群体遗传学. 北京: 农业出版社, 1980. 126~152
- 4 裴新树. 数理遗传与育种. 上海: 上海科学技术出版社, 1987. 21~31
- 5 赵殿轩. 玉米自交系混杂变劣规律及降代保纯繁育技术规程. 种子世界, 1984, 2: 4~7

Procedure of Purifying and Reproducing Maize Inbred Lines by Paternal Line and Its Population Genetic Analysis

Zhao Dianxuan Ma Yuehong Su Fanghong

(Dry Farming Institute, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Hengshui 053000)

Sun Shizhen Guo Jianwei Wang Migui Shi Jingcai

(Hebei General Seed Station, Shijiazhuang 053031)

Abstract Performing the reproduction of maize inbred lines as backcross population model, the procedure of purifying and reproducing maize inbred lines by the paternal line was designed, and significant advantages has been proved in the production of Mo 17. The genetic analysis of back-cross population based on the laws of population genetics shows that the parameters of population genes, genotypes and its frequency were determined by gene pairs and generations of genotypes. These parameters generally tend to gradually become the same as those of its recurrent parent, after the transition of several generations. These result may provide strong support to the procedure of purifying and reproducing the inbred lines of maize by its paternal lines.

Key words: Inbred line of maize; Purification and reproduction procedure; Back cross population; Genetic law.