

玉米叶片叶绿素含量遗传主效应及其 与环境互作的遗传分析

赵延明^{1,2}, 董树亭¹, 高宏伟²

(1. 山东农业大学 农学院, 山东 泰安 271018; 2. 莱阳农学院 农学系, 山东 青岛 266109)

摘要:采用朱军包括基因型×环境互作效应的加性-显性-母体效应遗传模型(ADM模型)分析方法,研究了不同环境条件下玉米吐丝期叶片叶绿素含量性状的遗传主效应及其与环境互作效应。结果表明,玉米叶片叶绿素含量的遗传表现除了受制于基因的加性效应、显性效应及母体效应等遗传主效应外,还会明显受到遗传主效应与环境互作效应的影响。遗传主效应中以显性效应(V_D)为主,加性效应(V_A)次之。互作效应中以显性效应×环境互作效应(V_{DE})为主,其次为母体效应×环境互作效应(V_{ME})。叶片叶绿素含量性状在早代不同环境中选择均具有一定的成效。在遗传育种中需要注意各种基因效应在不同环境中的差异,根据各亲本的遗传效应预测值,选用遗传主效应表现良好以及在不同环境下互作效应表现较为稳定的优良亲本组配杂交组合,育成适应不同地区或某一特定地区的新品种,提高选择效果。

关键词:玉米; 叶绿素; 遗传方差; 基因型×环境互作

中图分类号: S513.01 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2006)04-0001-04

Analysis of Genetic Main Effects and Genotype by Environment Interactions for Leaf Chlorophyll Content in Maize

ZHAO Yan-ming^{1,2}, DONG Shu-ting¹, GAO Hong-wei²

(1. College of Agronomy, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China;

2. Department of Agronomy, Laiyang Agricultural College, Qingdao 266109, China)

Abstract: An additive-dominance-maternal genetic model with genotype by environment interactions and corresponding statistical analysis approaches by Zhu Jun were applied to analyze genetic main effects and genotype by environment interactions for leaf chlorophyll content in maize silking under different environmental conditions. The results indicated that maize leaf chlorophyll content was significantly effected by the main genetic effects as well as by genotype by environment interactions. Among the genetic main effects, dominance effect was more important than additive effect. Among interaction effects, dominance effect × environment interaction effect was main and maternal effect × environment interaction effect was secondary. It was certain effect to select leaf chlorophyll content in early genetation under different environments. It was very important to pay more attention to the difference of genetic effects under different environments. According to predicted genetic effects of parents, select good parents that genetic main effects was excellent and environment interaction effects was stable to make a cross, then enhance select efficiency and breed new hybrids that is suitable to different or special area.

Key words: Maize; Chlorophyll content; Genetic variance; Genotype by environment

玉米是我国重要的粮食、饲料、经济作物。玉米产量的95%来源于叶片的光合作用,而光合作用与

叶片叶绿素含量是密不可分的^[1,2]。深入了解玉米叶片叶绿素含量的遗传机理,对指导玉米生产提高

收稿日期: 2006-04-10

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30170546); 山东省作物生物学重点实验室开放课题项目

作者简介: 赵延明(1966-),男,辽宁昌图人,副教授,主要从事作物遗传育种科研与教学工作;董树亭为通讯作者。

产量和遗传育种均有重要的意义。对水稻^[3]、棉花^[4]、大豆^[5]、玉米^[1,2]等作物叶片叶绿素含量的研究大都局限于单一环境条件下的表型值的分析,关于遗传与环境的互作因素对叶片叶绿素含量的作用研究的较少。近年来朱军^[6]提出了一系列可以分析出作物基因型与环境互作效应的遗传模型并开发出相应的分析软件,成功地应用于分析水稻^[7]、陆地棉^[8]等作物的基因型与环境互作效应,丰富了作物数量性状的遗传分析方法及数量遗传学研究内容。

玉米的生长发育不仅受到本身遗传物质的控制,还会受到气候、土壤、生产管理等外界环境因素的影响。环境条件的不同可能会导致基因表达方式或程度上的差异,有必要在研究基因主效应基础上进一步明确基因型与环境的互作效应,为玉米遗传育种、杂种优势利用及丰产栽培提供有价值的信息。

1 材料和方法

1.1 试验材料及设计

田间试验在山东农业大学南校区试验农场进行。2002 年种植亲本自交系并配制杂交组合。试验选用生育期相近、叶绿素含量相差较大的 5003 (P₁), C₈₆₀₅₋₂(P₂), P₁₇₈(P₃), 沈 137(P₄), 599-2(P₅), 铁 7922(P₆) 等 6 个自交系材料按 Griffing 方法 3 组配成 15 个杂交组合。2003 年种植亲本和杂交组合,分春播(05-06)和夏播(06-24)。试验采用完全随机区组设计,重复 3 次,行长 4 m,4 行区,行距 0.67 m,株距 0.27 m。田间管理同一般大田。在每小区选择中间两行中部 15 株生长正常的植株挂牌做好标记。在玉米雌穗吐丝时测定叶片叶绿素含量,部位都选在玉米穗位上第一叶片中部。测定方法采用 CCM-200 叶绿素含量测定仪田间活体测定,每次每株重复测定次数不少于 20 次,保证快速、精确地获得试验数据。

1.2 统计分析方法

采用包括基因型与环境互作效应的加性-显性-母体效应遗传模型(ADM 模型)^[6]分析方法估算玉米叶片叶绿素含量不同时期的加性方差 V_A、显性方差 V_D、母体效应 V_M,加性×环境互作方差 V_{AE}、显性×环境互作方差 V_{DE}、母体效应×环境互作方差 V_{ME}。采用调整无偏预测法(Adjusted Unbiased Prediction,简称 AUP 法)预测各项遗传效应分量。采用 Jackknife 数值抽样技术对各时代平均数进行抽样,计算各方差分量和遗传效应估计值的标准误,用 t

测验法做统计显著性检验。所有数据分析均采用朱军 C 语言编写的软件在 PC 机上完成。

2 结果与分析

2.1 遗传主效应方差的估算

玉米叶片叶绿素含量性状的各项遗传主效应方差分量、遗传效应与环境互作效应方差分量、剩余方差分量估计值列于表 1。

表 1 玉米吐丝期叶片叶绿素含量的遗传方差分量估值

Tab 1 Estimates of genetic variance components of leaf chlorophyll content of maize silking

参数 Parameter	叶绿素含量 Chlorophyll content	占 V _p 比例 Ratio of V _p
遗传主效应方差(V _G)		
加性效应方差(V _A)	15.880**	0.047*
显性效应方差(V _D)	186.994**	0.550**
母体效应方差(V _M)	2.198**	0.006
基因型与环境互作效应方差(V _{GE})		
加性×环境互作效应方差(V _{AE})	0	0
显性×环境互作效应方差(V _{DE})	77.498**	0.228**
母体×环境互作效应方差(V _{ME})	37.785**	0.111**
机误方差(V _e)	19.374**	0.057**

注: +, *, ** 分别表示达到 0.10, 0.05 和 0.01 显著水平,下同
Note: +, *, ** Indicated significant at 0.10, 0.05 and 0.01 probability levels, respectively, the same as below

在所分析的遗传主效应中,加性效应方差(V_A)、显性效应方差(V_D)、母体效应方差(V_M)均达到显著水平,说明玉米叶片叶绿素含量性状的表现同时受到加性效应、显性效应和母体基因等各项遗传主效应的影响。显性效应方差大于加性效应方差,而加性效应方差又远大于母体效应方差,因此遗传主效应中是以显性效应为主,加性效应次之。两种环境下数据的分析结果表明,玉米叶片叶绿素含量除了受到各项遗传主效应的影响外,还在不同程度上受控于遗传效应和环境互作效应。这部分互作效应,是玉米叶片叶绿素含量性状在不同环境中遗传表现有所不同的主要原因。互作效应中以显性×环境互作效应方差(V_{DE})为主,其次为母体×环境互作效应方差(V_{ME}),本试验中没有检测到加性×环境互作效应方差(V_{AE})。说明玉米叶片叶绿素含量

性状基因的加性效应在不同环境下可稳定遗传, 不受环境条件的影响。玉米叶片叶绿素含量性状的机误方差(V_e)达到显著水平, 说明此性状的表现还受到环境机误或抽样误差的影响。

2.2 遗传率分析

ADM 模型的普通狭义遗传力 $h_N^2 = (V_A + V_M) / V_P$, 普通广义遗传力 $h_B^2 = (V_A + V_D + V_M) / V_P$, 环境互作的互作狭义遗传力 $h_{NE}^2 = (V_{AE} + V_{ME}) / V_P$, 互作广义遗传力 $h_{BE}^2 = (V_{AE} + V_{DE} + V_M) / V_P$ 。遗传力估计值列于表 2。由表 2 可见, 玉米叶片叶绿素含量的狭义遗传率 h_N^2 和狭义遗传率 h_N^2 分别达到 0.10 和 0.01 显著水平, 说明其具有较高的遗传力, 但狭

义遗传力 h_N^2 明显于狭义遗传力 h_{NE}^2 , 遗传力以广义遗传率 h_B^2 为主。与环境互作的遗传力中, 以互作广义遗传率 h_{BE}^2 为主。以上分析表明叶片叶绿素含量性状在早代不同环境中选择均具有一定的成效。

表 2 玉米叶片叶绿素含量遗传率估值

Tab 2 Estimates of heritabilities of leaf chlorophyll content of maize	
参数 Parameter	叶绿素含量 Chlorophyll content
狭义遗传率 h_N^2	0.053 ⁺
广义遗传率 h_B^2	0.604 ^{**}
互作狭义遗传率 h_{NE}^2	0.111 ^{**}
互作广义遗传率 h_{BE}^2	0.339 ^{**}

表 3 玉米叶片叶绿素含量的亲本遗传效应预测值

Tab 3 Predicated genetic effects of leaf chlorophyll content of maize silking									
亲本 Parents	加性效应 Additive effect			显性效应 Dominance effect			母体效应 Maternal effect		
	A	AE1	AE2	D	DE1	DE2	M	ME1	ME2
P ₁	2.748	-	-	1.551	2.688	-1.363	1.065	1.255	3.392
P ₂	-2.330	-	-	-10.586 [*]	-4.579	-4.461	1.892	-1.068	9.926 [*]
P ₃	0.447	-	-	-7.347 [*]	-5.990 ⁺	-0.284	-0.183	1.382	-2.179
P ₄	-0.744	-	-	-11.752 [*]	-4.884	-5.152	-0.581	-2.433	-0.102
P ₅	-1.808	-	-	-5.598 [*]	-2.574	-2.206	0.225	-3.993 [*]	4.977 ⁺
P ₆	1.687	-	-	-0.976	3.484	-11.055 ⁺	-2.419	4.858 [*]	-15.412 [*]

2.3 亲本遗传效应值的预测

对表 1 中遗传方差分量达到显著水平的遗传效应作进一步分析, 可以了解和预测各部门各个杂交亲本的育种价值, 以便筛选出最优亲本, 在杂交组配中加以利用。各亲本遗传效应预测值结果见表 3。

亲本 P₁ 控制玉米叶片叶绿素含量的加性效应(A)、显性效应(D)和母体效应(M)预测值均以正向的增殖作用为主, 说明亲本 P₁ 是组配高叶片叶绿素含量杂交种的优良亲本。亲本 P₂ 的加性效应(A)和显性效应(D)都以负向的减值作用, 并且显性效应达到显著水平, 说明亲本 P₂ 杂种优势很难利用, 亲本 P₂ 的母体效应(M)为正向增值作用, 说明利用亲本 P₂ 作母本组配杂交种有利于提高其 F₁ 叶片叶绿素的含量。亲本 P₃ 的加性效应(A)为正值, 而显性效应(D)和母体效应(M)均为负值, 并且显性效应达到显著水平, 说明该亲本在降低其 F₁ 叶片叶绿素含量。亲本 P₄ 3 套遗传主效应均为负向的减值作用, 说明亲本 P₄ 不利于改善杂交后代的叶片叶绿素含量。亲本 P₅ 加性效应(A)和显性效应(D)都为负向的减值作用, 而母体效应(M)却为正向的增值作用, 利用亲本 P₅ 作杂交母本有利于提高杂交后代的叶绿素含量水平。亲本 P₆ 的加性效应(A)为正值

的增值作用, 说明其遗传效应是有利于提高叶绿素含量水平的, 显性效应(D)为负向的减值作用, 说明杂种优势是负向的, 母体效应为负值减值作用, 利用其作母本不利于提高杂交后代的叶绿素含量的水平。

从表 3 我们还可以发现, 参试的 6 个亲本在春播和夏播的环境互作效应预测值有所不同, 说明基因的这部分遗传效应会因试验的环境不同而发生变化。本试验中没有检测到加性效应与环境互作效应(AE)。亲本 P₂, P₃, P₄, P₅ 的显性效应在春播和夏播两环境下均是起同方向的减值作用, 说明这 4 个亲本的杂种优势的表现不同环境下的表现较为稳定, 基因的表达不易受到外界环境条件的影响。亲本 P₁ 和 P₆ 的显性效应在两种环境条件下表现不一致, 作用方向相反, 说明环境互作效应的差异可能会使其杂交后代在不同环境的表现不稳定。亲本 P₁ 和亲本 P₃ 的母体效应(M)在两种环境条件下作用方向相同, 而亲本 P₂, P₃, P₅, P₆ 的母体效应(M)在两种环境条件下作用方向相反。由以上分析可知, 由于亲本遗传与环境互作效应的存在使得亲本在不同环境中的表现不稳定, 虽然在某一环境条件下会增加或降低叶片叶绿素含量, 但在另一环境条件下会降低或提高此性状的表现。

3 讨论

朱军提出的遗传模型^[6]将性状的总遗传效应分解为基因的遗传主效应和基因型 \times 环境互作效应两个部分,并且为进一步研究基因型在不同年份或不同地点的特殊表现提出了有效的统计分析方法。基因型效应在不同环境条件下偏离其遗传主效应的表现称为基因型 \times 环境互作效应。它是基因型在各种环境条件下表现出的不同反应和对遗传主效应的离差,是除了遗传主效应之外的一部分可以遗传的基因效应。纯粹由环境引起的环境效应是不能遗传的,因此基因型 \times 环境互作效应不同于环境效应。许多数量性状除了受遗传主效应和环境效应的影响外,还受到基因型 \times 环境互作效应的影响。在研究数量性状遗传效应时,需要在不同的年份或不同的环境条件下进行遗传试验并采用包括遗传主效应和基因型 \times 环境互作效应的遗传模型,才能准确地分析控制数量性状表现的各种基因效应及其基因型 \times 环境互作效应。一般地说,某一性状基因型 \times 环境互作效应越强,该性状的表现就越易受环境的影响,通过选择较易获得适应某一年份或某一特殊环境的育种材料,而基因型 \times 环境互作效应小的性状则容易通过选择,获得适应不同年份或不同环境的育种材料。

本研究利用双列杂交遗传设计在不同环境的试验资料,分析出控制玉米叶片吐丝期叶绿素含量性状的遗传主效应(V_G)以及基因型 \times 环境互作效应(V_{GE})值,并将基因型 \times 环境互作效应(V_{GE})值进一步分解为加性效应 \times 环境互作效应(V_{AE})、显性效应 \times 环境互作效应(V_{DE})、母体效应 \times 环境互作效

应(V_{ME})等分量。根据加性效应(V_A)、显性效应(V_D)、母体效应(V_M)以及各环境互作效应分量的大小,能够阐明玉米叶片叶绿素含量性状的遗传机制。分析结果表明,玉米叶片叶绿素含量同时受到加性效应(V_A)、显性效应(V_D)和母体效应(V_M)等遗传主效应的控制外,还明显受到各遗传效应与环境互作效应(V_{GE})的影响。因此,在遗传育种中需要注意各种基因效应在不同环境中的差异,根据各亲本的遗传效应预测值,选用遗传主效应表现优良以及在不同环境下互作效应表现较为稳定的优良亲本组配杂交组合,育成适应不同地区或某一特定地区的新品种,提高选择效果。

参考文献:

- [1] 刘克礼,盛晋华. 春玉米叶片叶绿素含量与光合速率的研究[J]. 内蒙古农牧学院学报, 1998, 19(2): 48–51.
- [2] 李海潮,刘 奎. 不同产量水平玉米杂交种生育后期光合效率比较分析[J]. 作物学报, 2002, 28(3): 379–383.
- [3] 孟 军,陈温福,徐正进,等. 水稻剑叶净光合速率和叶绿素含量的研究[J]. 沈阳农业大学学报, 2001, 32(4): 247–249.
- [4] 张巨松,杜永猛. 棉花叶片叶绿素含量消长动态的分析[J]. 新疆农业大学学报, 2002, 25(3): 7–6.
- [5] 梁镇林. 间作大豆不同单位叶绿素的遗传研究[J]. 贵州农业科学, 1999, 27(2): 9–14.
- [6] 朱 军. 遗传模型分析方法[M]. 北京:中国农业出版社, 1997.
- [7] 石春海,朱 军. 稻米营养品质种子效应和母体效应的遗传分析[J]. 遗传学报, 1995, 22(5): 372–379.
- [8] 吴吉祥,朱 军,季道樊,等. 陆地棉产量性状的遗传效应及其与环境互作的分析[J]. 遗传, 1995, 17(5): 1–4.