

玉米穗轴颜色性状的遗传研究

丰光, 于兵, 李妍妍, 白向历, 陈增齐, 姚永祥, 景希强

(1. 辽宁丹玉种业科技股份有限公司 辽宁 凤城 118109; 2. 辽宁省丹东农业科学院 辽宁 凤城 118109)

摘要:以两个轴色不同的玉米自交系自330和PH4CV构成的六世代群体为材料,采用目测法将穗轴颜色分级,通过 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 和 B_2 六个世代联合分析法,研究控制玉米轴色性状的基因分离规律。结果表明,该性状在 B_1 和 F_2 群体轴色数值频率表现为W型分布, B_2 群体数值频率表现为偏正态分布,说明玉米轴色性状遗传为少数主基因控制,符合加性-显性-上位性两对主基因遗传模型(即B-1模型);两个主基因加性效应值分别为0.72和-0.82,说明育种值较高;显性效应值分别为0.745和0.13,说明基因a对基因b表现为显性效应;在上位性中,两对基因显性×显性效应值为-0.715,说明互作效应明显,显性效应起主要作用;两对主基因的遗传率很高,达到94%以上。这一研究结果为玉米育种中轴色性状选择提供理论依据。

关键词:玉米;轴色;遗传

中图分类号:S513.03 文献标识码:A 文章编号:1000-7091(2012)增刊-0065-04

Genetic Study on Ear Axis Color Traits of Maize

FENG Guang, YU Bing, LI Yan-yan, BAI Xiang-li, CHEN Zeng-qi, YAO Yong-xiang, JING Xi-qiang

(1. Liaoning Danyu Seed Science and Technology Joint Stock Limited Partnership, Fengcheng 118109, China;

2. Dandong Academy of Agricultural Sciences, Fengcheng 118109, China)

Abstract: Six generations of different ear axis color maize inbred lines Zi330 and PH4CV were used in the study, ear axis color was classed by eyeballing. P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , B_1 and B_2 were used to study the inheritance of maize ear axis color with joint analysis of multiple generations. The results were as follows: maize ear axis color trait presented "w" distribution in the B_1 and F_2 population and partial normal distribution in the B_1 populations, indicating that the trait was controlled by few major genes; the inheritance of maize ear axis color trait fitted the model of additive-dominance-epitasis two pairs of major genes (B-1 Model); the additive effects of the major genes a and b were 0.72 and -0.82 respectively which showed a high breeding value; the dominant effects were 0.745 and 0.13 respectively, it expressed gene a showed dominant to gene b; the epistemic effect of dominant dominant of two pair of major genes was -0.715, it improved that dominant effects played a major role; Signify inheritabilities of major genes reached 94%. All these provided a theoretical basis for maize breeding.

Key words: Maize (*Zea mays* L.); Ear axis color; Genetic

很多农民在购买玉米种子时对轴色有较强的选择性,通常认为红轴品种外观性状较好,尽管无确切的科学证明,但红轴品种脱粒后子粒外观品质优良,即商品性好,所以农民在购买种子时通常倾向于红轴品种,某种程度上也影响种业公司的品种销售。而育种者在选育自交系时对轴色性状的选择通常具有随机性,一般认为红色对白色为显性,玉米轴色性状为质量性状。为进一步研究玉米轴色机理,本试

验采用主基因与多基因遗传分析方法^[1],估算玉米轴色性状的一阶、二阶参数遗传效应,研究玉米轴色性状的遗传特点,为提高玉米外观品质育种效率、增加自交系的选配性提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验于2009-2010年在丹东农业科学院选育试

收稿日期:2012-07-22

基金项目:农业科技成果转化资金项目(2009B00104)

作者简介:丰光(1980-),男,辽宁本溪人,助研,硕士,主要从事玉米遗传育种研究。

通讯作者:景希强(1957-),男,辽宁大连人,研究员,主要从事玉米遗传育种研究。

验基地进行。试材为外引系 PH4CV 和本院自选系自 330, PH4CV 轴色为红色, 自 330 轴色为白色。两个自交系杂交, 然后回交和自交, 配制成六世代群体, 即 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 ($F_1 \times P_1$)、 B_2 ($F_1 \times P_2$)、 F_2 。六世代群体同时种植, 不分离世代 P_1 、 P_2 、 F_1 各种 2 行, 分离世代 B_1 、 B_2 、 F_2 群体各种 20 行, 根据玉米种植资源描述规范^[2] 对正常生长成熟的果穗轴色进行测量。

1.2 轴色性状的测量及分级

根据供试材料群体轴色分离情况, 参考玉米种植资源描述规范^[2] 将 6 个世代材料的轴色分为紫红、红、浅红、粉和白 5 种颜色, 制定本试验轴色比色版。为便于统计分析, 对不同颜色区间进行数值划定(紫红 0、红色 1、浅红 2、粉色 3 和白色 4), 中间色用小数表示, 比如红色与浅红之间的某个轴色用 1.30 表示。对照比色版对待测穗轴进行目测比色, 分类统计分析。

1.3 统计分析方法

采用多世代联合数量性状分离分析方法 II- P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 联合分析试验数据。分析的理论分布按混合分布, 将分离世代的分布看成多个主基因在多基因与环境修饰下形成的多个正态分布的混合分布; 分析模型包括一对主基因(A 模型)、两

对主基因(B 模型)、多基因(C 模型)、一对主基因 + 多基因(D 模型)等, 在每类模型中又在基因加、显性效应基础上, 又分为有无显性、正向或负向显性、完全或部分显性, 两对主基因时还要考虑有无上位性和连锁等情况建立各种模型, 如 A-1、A-2 和 A-3 模型等。通过极大似然法和 IECM(Iterated expectation and conditional maximization) 从模型的对数极大似然函数中估计出相应各世代、各成分分布的参数(平均数、方差及该成分分布所占比例等)及相应的似然函数值, 再由似然函数值计算 AIC(Akaike's information criterion) 值, 根据 AIC 值进行适合性检验, 选出最优模型。利用最小二乘法, 由成分分布参数估计主基因和多基因的遗传参数、遗传方差和效应值^[3]。

2 结果与分析

2.1 P_1 、 P_2 及 F_1 群体轴色级别的平均值

从表 1 可以看出, 自 330(P_1) 的轴色平均为 3.77, PH4CV(P_2) 的轴色平均为 0.70, 两个自交系的轴色差异明显, 说明以它们为基础试材建立的遗传群体试验具有代表性。 F_1 代轴色为 0.78, 趋于亲本 P_2 的颜色。

表 1 亲本及 F_1 代的轴色级别平均值

Tab. 1 The average ear axis color class value of parents and F_1 generation

不分离群体 Stable population	自 330(P_1)	F_1	PH4CV(P_2)
均值 \pm 标准差 Mean \pm standard deviation	3.77 \pm 0.000 1	0.78 \pm 0.024 9	0.70 \pm 0.022 0

2.2 B_1 、 B_2 及 F_2 群体轴色级别的次数分布

从图 1 可以看出, 分离世代 B_1 和 F_2 群体轴色数值频率表现为 W 型分布, B_2 群体数值频率表现为偏正态分布, 说明控制玉米轴色性状属于数量性状, 且不完全属于经典的数量性状遗传, 主要受少数主基因的控制, 这与玉米轴色性状属于质量性状的传统观点不完全一致。

2.3 最优遗传模型的选择与检验

根据 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 六世代联合分析

法, 最优遗传模型从 AIC 较小的模型中选出。同时有几个模型 AIC 较小且差异不大时, 通过适合性检验, 选择参数显著差异最小的模型为最优模型。表 2 为遗传模型的 AIC 值, 从大到小顺序依次为 A-3 (2 929.61) > A-2 (2 680.35) > B-3 (2 649.57) > D-2 (1 686.94) = D-3 (1 686.94) > C-1 (1 686.55) > C (1 579.26) > A-4 (1 178.37) > A-1 (1 170.14) > D-1 (988.80) > D (932.97) > B-2 (675.25) > B-1 (280.66)。

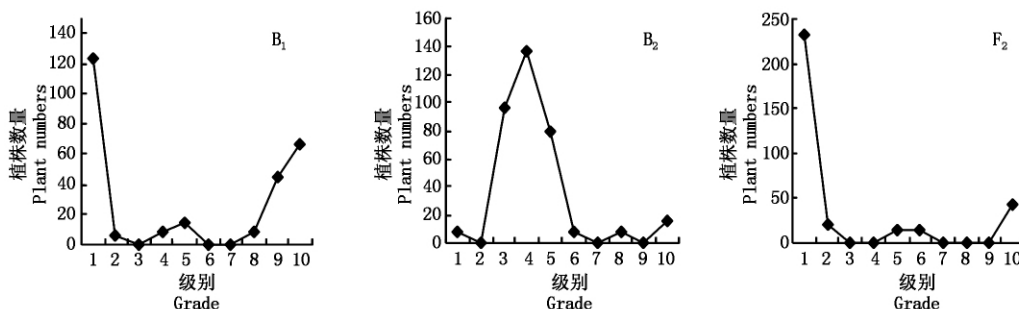


图 1 分离世代群体轴色数值频率次数分布

Fig. 1 The ear axis color class value frequency distribution of segregating generation

表 2 各种遗传模型的 AIC 值Tab. 2 The AIC estimates of different genetic models

模型 Model	杂交群体 Cross population	模型 Model	杂交群体 Cross population
A-1	1 170.14	B-2	675.25
A-2	2 680.35	B-3	2 649.57
A-3	2 929.61	D	932.97
A-4	1 178.37	D-1	988.80
C	1 579.26	D-2	1 686.94
C-1	1 686.55	D-3	1 686.94
B-1	280.66		

表 3 群体遗传模型的适合性检验

Tab. 3 Test for goodness-of-fit about genetic model in population

模型 Model	群体 Population	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
B-1	P ₁	6.32(0.01)	2.74(0.10)	9.72(0.00)	1.74	0.46(n = 22 ,CD(0.05) = 0.30)
	P ₂	26.06(0.00)	23.40(0.00)	3.04(0.08)	2.85	0.67(n = 26 ,CD(0.05) = 0.28)
	F ₁	13.27(0.00)	15.90(0.00)	0.18(0.67)	1.69	0.55(n = 24 ,CD(0.05) = 0.29)
	B ₁	22.02(0.00)	12.97(0.00)	14.23(0.00)	2.82	0.23(n = 273 ,CD(0.05) = 0.08)
	B ₂	32.87(0.00)	50.87(0.00)	40.01(0.00)	5.03	0.22(n = 352 ,CD(0.05) = 0.07)
	F ₂	59.57(0.00)	45.79(0.00)	7.99(0.00)	9.68	0.36(n = 323 ,CD(0.05) = 0.08)
B-2	P ₁	31.33(0.00)	36.08(0.00)	5.52(0.02)	4.70	0.72(n = 22 ,CD(0.05) = 0.30)
	P ₂	16.33(0.00)	18.91(0.00)	3.39(0.07)	2.29	0.63(n = 26 ,CD(0.05) = 0.28)
	F ₁	25.78(0.00)	22.63(0.00)	0.41(0.52)	2.94	0.71(n = 24 ,CD(0.05) = 0.29)
	B ₁	3.87(0.05)	0.23(0.63)	90.73(0.00)	4.06	0.26(n = 273 ,CD(0.05) = 0.08)
	B ₂	0.34(0.56)	5.09(0.02)	45.81(0.00)	2.18	0.18(n = 352 ,CD(0.05) = 0.07)
	F ₂	23.52(0.00)	23.78(0.00)	0.52(0.47)	6.50	0.28(n = 323 ,CD(0.05) = 0.08)

注: U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 为均匀性检验统计量; nW^2 为 Smirnov 检验统计量; D_n 为 Kolmogorov 检验统计量。

Note: U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 are the statistics of uniformity test; nW^2 is the statistics of Smirnov test; D_n is the statistics of Kolmogorov test.

2.4 最优模型的遗传参数估计

通过计算得出 B-1 模型成分分布参数数值 ($u_1 = 3.72$ $\mu_2 = 0.90$ $\mu_3 = 0.79$ $\mu_{42} = 3.34$ $\mu_{43} = 2.06$ $\mu_{52} = 1.53$ $\mu_{53} = 0.91$ $\mu_{63} = 2.33$ $\mu_{67} = 2.38$) , 在加性 - 显性 - 上位性主基因遗传模型下, 一阶分布参数和一阶遗传参数的关系为: $u_1 = m + d_a + d_b + i$ $\mu_2 = m + h_a + h_b + l$ $\mu_3 = m - d_a - d_b + i$ $\mu_{42} = m + d_a + h_b + j_{ab}$ $\mu_{43} = m + h_a + d_b + j_{ba}$ $\mu_{52} = m + h_a - d_b - j_{ba}$ $\mu_{53} = m - d_a + h_b - j_{ab}$ $\mu_{63} = m + d_a - d_b - i$ $\mu_{67} = m - d_a + d_b - i$ 。在此基础上计算出 B-1 模型的一阶遗传参数(表 4)和二阶遗传参数(表 5)。

由表 4 可知, 轴色性状两个主基因加性效应值分别为 0.72 和 -0.82, 说明后代遗传基因位点内等位基因累加的固定分量较高, 即育种值高; 显性效应值分别为 0.745 和 0.13, 前者较高后者较低, 说明基因 a 对基因 b 表现为显性效应。在上位性作用中, 两个主基因间加性 \times 加性、加性 \times 显性和显性 \times 加性的效应均较小, 分别为 -0.05、0.185、-0.17, 即非等位基因加性和加显性间相对独立; 而显性 \times 显性效应值较高, 达到 -0.715, 即非等位基因显性

表 2 中群体 B-1 和 B-2 模型的 AIC 值较小, 最优遗传模型应从其中选出。 U^2 适合性检验结果表明(表 3), B-2 模型有 2 个统计量达到显著差异, 即有 2 个适合性检验统计量描述 B-1 模型与分离群体的分布不一致; B-1 模型有 1 个达到显著差异统计量。根据 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 联合分析原则, B-1 模型应为最优模型。说明玉米轴色性状遗传符合遗传 B-1 模型, 即加性 - 显性 - 上位性两对主基因遗传模型。

间互作效应明显。

表 4 轴色性状的一阶遗传参数估计值

Tab. 4 The estimates of first order parameters of ear axis color

一阶遗传参数 First order genetic parameters	杂交群体 Cross population
m	2.305
d_a	0.720
d_b	0.745
h_a	-0.820
h_b	0.130
i	-0.050
j_{ab}	0.185
j_{ba}	-0.170
l	-0.715

注: m : 群体均值; d_a : 主基因 d 加性效应; d_b : 主基因 d 显性效应; h_a : 主基因 h 加性效应; h_b : 主基因 h 显性效应; i : 主基因之间的加性 \times 加性互作效应; j_{ab} : 主基因之间的加性 \times 显性互作效应; j_{ba} : 主基因之间的加性 \times 显性互作效应; l : 主基因之间的显性 \times 显性互作效应。

Note: m is the colony mean value; d_a is the additive effects of the major genes d ; d_b is the dominant effects of the major genes d ; h_a is the additive effects of the polygene h ; h_b is the dominant effects of the polygene h ; i is the epistemic effect of additive \times additive of the major genes j_{ab} is the epistemic effect of additive dominant of the major genes; j_{ba} is the epistemic effect of additive dominant of the major genes; l is the epistemic effect of dominate dominant of the major genes.

表 5 中控制轴色性状的 a 基因方差在 B_1 、 B_2 和 F_2 群体中分别为 1.24、1.19、0.96, b 基因方差分别为 1.38、1.54、1.35, 由此说明 a 基因狭义遗传力略低于 b 基因, 同样从基因遗传率百分比也能够看出, 但两者相差不大。两者之和占遗传率的 94% 以上, 说明后代群体两对主基因起绝对主导作用。

表 5 轴色性状的二阶遗传参数估计值

Tab. 5 The estimates of second order parameters of ear axis color

二阶参数 Second order genetic parameters	杂交群体 Cross population		
	B_1	B_2	F_2
σ_p^2	2.75	2.86	2.44
σ_{ag}^2	1.24	1.19	0.96
σ_{bg}^2	1.38	1.54	1.35
σ^2	0.13	0.13	0.13
$ag\%$	45.10	41.60	39.30
$bg\%$	50.20	53.80	55.30

注: σ_p^2 : 表型方差; σ_{ag}^2 : a 基因方差; σ_{bg}^2 : b 基因方差; σ^2 : 误差方差; $ag\%$: a 基因遗传率; $bg\%$: b 基因遗传率。

Note: σ_p^2 , σ_{ag}^2 , σ_{bg}^2 and σ^2 mean variance of phenotypic, major genes a , major genes b and error respectively; $ag\%$ and $bg\%$ signify inheritabilities of major genes a and b respectively.

3 讨论

传统意义上认为控制玉米轴色基因为质量性状, 即完全由一对基因控制, 当 RR 和 Rr 出现时穗轴表现为红色, 当 rr 出现时表现为白色。在育种实践中经常能够看到, 轴色遗传常常表现出连续变异的特点, 呈现出许多中间型的过渡色, 这说明控制轴色性状不是简单的质量性状, 从理论上也无法解释

穗轴出现粉色、粉红色和深红色等现象的原因。现代植物数量遗传学认为没有绝对意义上的质量性状, 许多性状在分离世代中既有可分组的趋势, 又存在组间界线模糊现象, 说明控制植物数量性状的基因存在少数主基因或包含大量微效基因的控制^[4-5]。本研究结果表明, 玉米轴色性状由两对主基因 a 和 b 控制, 从两个不同等位主基因产生明显不同的表型上可以证明这一点, 从双亲、 F_1 和 B_2 群体轴色变化还能够看出基因 a 对基因 b 表现为绝对的显性效应。但本试验结论还不能很好的解释为什么会出现紫红轴色现象, 或许是试材选择不具完全代表性, 或许是试材样本较少, 没有得到超显性样本的代表, 进而没有挖掘出微效多基因的存在。对于该性状的研究还应多选取代表性试材, 通过表型初步研究后再进行 QTL 精细定位, 最终得出更为准确的结论。

参考文献:

- [1] 盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系 [M]. 北京: 科学出版社, 2003: 286-304.
- [2] 石云素. 玉米种质资源描述规范和数据标准 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2006: 14-23.
- [3] 孔繁玲. 植物数量遗传学 [M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2006: 333-357.
- [4] 庞文龙, 刘富中, 陈钰辉, 等. 茄子果色性状的遗传研究 [J]. 园艺学报, 2008, 35(7): 979-986.
- [5] 丰光, 李妍妍, 景希强, 等. 玉米雄穗分枝性状的数量遗传分析 [J]. 沈阳农业大学学报, 2011, 42(1): 94-97.