

爆裂玉米膨爆性状的混合遗传分析

王晓波, 王利强, 毕成龙, 李春成, 包和平

(吉林农业大学 农学院, 吉林 长春 130118)

[摘要] **【目的】**明确爆裂玉米膨爆性状的遗传方式,为爆裂玉米育种和分子标记辅助选择(MAS)提供理论依据。**【方法】**以爆裂玉米杂交组合吉爆 902(吉 812×吉 704)的 P_1 、 F_1 、 P_2 、 $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 6 个家系世代群体为材料,应用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型,对其膨爆性状进行多世代联合分析。**【结果】**爆裂玉米吉 812×吉 704 组合的爆花率受 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因控制遗传,该杂交组合的 $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 群体爆花率的主基因遗传率分别为 74.988 2%, 78.345 1% 和 62.332 9%, 多基因遗传率分别为 3.118 9%, 3.515 8% 和 6.115 6%。2 对主基因中,加性效应为负值,显性效应为正值。第 1 对主基因的加性效应绝对值和显性效应值略大于或大于第 2 对主基因的相应效应值,2 对主基因显性效应交互显著高于加性效应交互;第 1 对主基因加性×第 2 对主基因显性的交互效应值小于第 2 对主基因加性×第 1 对主基因显性的交互效应值。膨化倍数受 1 对加性主基因+加性-显性多基因控制,主基因遗传率较低,主基因加性效应 $d = -0.286 8$ 。膨化体积受多基因控制, $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 家系世代多基因遗传率分别为 10.49%, 65.52% 和 28.99%, 同时受环境影响较大。**【结论】**爆花率性状主基因遗传率较高,宜在早代对爆花率性状进行选择;膨化倍数性状主基因的遗传率较低,育种时应注重多基因的积累;膨化体积性状 $B_{2:2}$ 家系世代多基因遗传率较高,同时受环境影响也较大,在育种时可以采用轮回选择及早代选择来提高育种效果。

[关键词] 爆裂玉米;膨爆性状;主基因+多基因;遗传分析

[中图分类号] S513.03

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2010)09-0053-08

Hybrid genetic analysis on popping traits of popcorn

WANG Xiao-bo, WANG Li-qiang, BI Cheng-long, LI Chun-cheng, BAO He-ping

(College of Agriculture, Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin 130118, China)

Abstract: **【Objective】**The study aimed to clear-cut the genetic mode of popping characteristics of popcorn and provide theoretical basis for the breeding of popcorn and molecular marker-assisted selection (MAS). **【Method】**We used 6 ancestry generation(P_1 , F_1 , P_2 , $B_{1:2}$, $B_{2:2}$, $F_{2:3}$) of Ji popping 902(Ji 812× Ji 704) which is hybridized combination of popcorn, and applied the genetic model of major gene of plant quantitative traits+poly-gene mixed genetic to conduct joint analysis of multiple generations of popping characteristics. **【Result】**The popping rate of the combination of popcorn Ji812 and Ji704 is controlled by 2 pairs of additive-dominant-epistatic major gene and additive-dominant-epistatic poly-gene. The major gene heritability of popping rate of $B_{1:2}$, $B_{2:2}$ and $F_{2:3}$ of this hybridized combination is 74.988 2%, 78.345 1%, 62.332 9%, poly-gene heritability 3.118 9%, 3.515 8%, 6.115 6%. In 2 pairs of major gene, additive effect is negative value, and dominant effect is positive value. Absolute value of additive effect of the 1st pair major gene is slightly greater than that of the 2nd pair major gene. Dominant effect value of the 1st pair major gene is greater than the dominant effect value of the 2nd pair major gene, Interaction of dominant effect of 2 pairs' major gene is significantly higher than interaction of additive effect. Interactive effect value of addit-

* [收稿日期] 2010-02-07

[基金项目] 吉林省教育厅专项(2008(71)号)

[作者简介] 王晓波(1965—),女,吉林长春人,副教授,博士,主要从事环境与作物生产研究。E-mail: wangxb1965@163.com

[通信作者] 包和平(1964—),男,吉林长春人,副教授,博士,主要从事作物遗传育种研究。E-mail: baohp2006@yahoo.com.cn

ivity of the 1st pair major gene $\times$ dominance of the 2nd pair major gene is less than the interactive effect value of additivity of the 2nd pair major gene $\times$ dominance of the 1st pair major gene. Popping fold is controlled by the 1 pair of additive major gene and additive-dominant poly-gene, the major gene heritability is lower, the additive effect of major gene is $d = -0.2868$. Popping volume is controlled by the poly-gene, the poly-gene heritability of $B_{1:2}$, $B_{2:2}$ and $F_{2:3}$ is 10.49%, 65.52%, 28.99%, which is also greatly influenced by environmental factor. 【Conclusion】 The major gene heritability of popping rate traits is higher, so breeders should carry out the selection of popping rate traits in the early generation. The major gene heritability of popping fold traits is lower, so breeder should pay more attention to the accumulation of poly-gene during breeding. The poly-gene heritability of popping volume traits of $B_{2:2}$ is higher, at the same time environment also influences the popping volume greatly, so the breeders can use recurrent selection and early generation selection to improve the breeding effect.

Key words: popcorn; popping trait; major gene and poly-gene; genetic analysis

爆裂玉米是八大玉米亚种之一,其因具有独特的膨爆特性(爆花率、膨化体积、膨化倍数)和利用价值而受到关注。爆裂玉米的品质包括加工品质、商品品质、食用品质和营养品质(适口性),其中加工品质的主要指标有爆花率、膨化倍数、花形、颜色和风味。对爆裂玉米品种来讲,爆花率应达到 100%,目前美国出口的商品玉米的爆花率达到 98%,膨化倍数达 30~40 倍^[1]。膨化倍数是指爆开的玉米体积与爆前玉米体积之比,是爆裂玉米最重要的品质特征,比值越大,品质越好^[2]。研究表明,爆裂玉米的膨爆特性(爆花率、膨化体积、膨化倍数)间呈极显著正相关,膨化体积对膨化倍数的直接正向作用最大,爆花率对膨化倍数的间接作用为最大正效应^[3]。爆裂玉米的膨爆特性主要是由胚乳的成分和结构所决定的种子性状^[4-5]。Dotting 等^[6]采用世代分析方法,对 2 个爆裂玉米与普通玉米杂交组合的研究结果表明,2 个组合膨化倍数的加性基因效应均极显著,显性效应的显著性因组合而异,加性 $\times$ 加性、加性 $\times$ 显性、显性 $\times$ 显性互作效应均不显著,且加性效应均为正值,显性效应均为负值。刘向辉等^[1]通过双列杂交组合的配合分析发现,膨化倍数、爆花率的一般配合力和特殊配合力方差均达到显著或极显著水平,二者的一般配合力方差均极显著地大于特殊配合力方差,且前者是后者的 4.78 倍和 4.71 倍;爆花率的遗传力高于膨化倍数,前者的广义和狭义遗传力分别为 0.56 和 0.49,后者为 0.34 和 0.19。Johnson 等^[7]认为,爆裂玉米膨爆性状的遗传方式比较简单,一些相关基因位于染色体 1 上,并与这条染色体上控制轴色的基因相联系。经典数量遗传学研究结果表明,膨爆特性是一种可遗传性状,且是在遗传上受多基因控制的数量性状,其中加性基因效应的作用

最为重要,显性效应的重要性因组合而异,具有较高的遗传力^[6,8-9]。但经典数量遗传学只能研究基因的综合效应,而不能对个别基因进行检测,也不能区分不同基因在效应上的差异。近年来,植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型分析方法^[10-13]解决了这一难题,利用该方法不仅可以鉴别主基因,而且可以检测多基因效应,并能估计相应的遗传参数,目前该方法已在大豆^[14]、水稻^[15]、油菜^[16]、玉米^[17]等作物上得到广泛应用,但在爆裂玉米膨爆性状的研究上尚未见报道。本研究首次应用植物数量性状混合遗传模型主基因+多基因遗传多世代联合分析方法,研究爆裂玉米的膨爆性状,明确其遗传方式,以期为爆裂玉米育种和分子标记辅助选择(MAS)提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以吉林农业大学培育的爆裂玉米品种吉爆 902 杂交组合为材料,即以吉 812(P_1)和吉 704(P_2)作为杂交亲本,配置下述 6 个家系世代: P_1 , 吉 812; P_2 , 吉 704; F_1 , ($P_1 \times P_2$); $B_{1:2}$, [$(P_1 \times P_2) \times P_1$]; $B_{2:2}$, [$(P_1 \times P_2) \times P_2$]和 $F_{2:3}$, ($P_1 \times P_2$)。在吉林农业大学实验田种植亲本,套袋自交,并人工配置 $P_1 \times P_2$ 组合。对 P_1 、 P_2 和 ($P_1 \times P_2$) F_1 进行自交,并配置 ($P_1 \times P_2$) $\times P_1$ 和 ($P_1 \times P_2$) $\times P_2$ 组合。在海南种植 P_1 、 P_2 、($P_1 \times P_2$) F_2 、[($P_1 \times P_2$) $\times P_1$] B_1 和 [($P_1 \times P_2$) $\times P_2$] B_2 组合并自交,2007 年春在吉林农业大学实验田种植经杂交、自交获得的双亲本杂交组合的 6 个家系(种子)世代的材料。

1.1.1 抽 样 从 P_1 和 P_2 中分别随机抽样 20 份, F_1 种子分成 10 份样品,从 $F_{2:3}$ 、 $B_{1:2}$ 和 $B_{2:2}$ 群体中分别抽样 100 份,6 个世代共 350 份材料。

1.1.2 田间试验设计 将抽样产生的 350 份材料,按亲本和家系分为 10 组,每组 35 份,即 P₁ 和 P₂ 材料各 2 份,F₁ 材料 1 份;F_{2:3}、B_{1:2} 和 B_{2:2} 各 10 份。试验材料种植在吉林农业大学试验田,2 行区,行长 10 m,2 次重复,田间管理按常规方法实施。田间试验设计采用重复内分组随机区组设计。

1.2 膨爆性状指标及测定方法

每小区随机选取无病虫的完整籽粒 100 粒,3 次重复。用 BZ-99 型爆花机进行膨化试验,用电子天平称质量,用 100,500 mL 量筒量取膨化体积,计算膨化倍数和爆花率。膨化倍数=膨化前的体积/膨化后的体积;爆花率=膨化籽粒数/总试爆粒数×100%。

1.3 数据统计与分析

采用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^[13],对吉爆 902 杂交组合 6 个家系世代种子的膨爆性状进行分析。通过极大似然法和 IECM 算法对混合分布中的有关成分的分布参数进行估计,采用 AIC 准则(Akaike’s Information Crition, AIC) (AIC = -2L(Y/θ) + 2k, 其中 L(Y/θ) 为极大对数似然函数,θ 为对数似然函数中的参数,k 为模型中独立的参数个数。AIC 值表示观测值概率的估计分布与真实分布间的适合性程度,AIC 值最小的模型为相对最佳模型)和一组适合

性测验(均匀性检验、Smirnov 检验和 Kolmogorov 检验的 5 个统计量分别为 U₁²、U₂²、U₃²、_nW²、D_n,其中 U₁²、U₂²、U₃² 分别为检验分布的平均数、二阶原点距和二阶中心距是否为均匀分布的统计量;用统计量 _nW²、D_n 对分布整体进行检验),检验期望分布与观测分布间的一致性,最后根据最优遗传模型估计主基因遗传率($h_{mg}^2 = \sigma_{mg}^2 / \sigma_p^2$, 其中 σ_{mg}^2 为主基因方差; σ_p^2 为表型方差)和多基因遗传率($h_{pg}^2 = \sigma_{pg}^2 / \sigma_p^2$, 其中 σ_{pg}^2 为多基因方差),从中选择最优遗传模型及其相应的一组成分分布参数,并估计主基因和多基因效应值、方差等遗传参数。遗传分析软件由南京农业大学章元明教授提供。

2 结果与分析

2.1 爆花率性状的遗传分析

2.1.1 6 个家系世代爆花率性状的次数分布 由表 1 可知,吉爆 902 组合(吉 812×吉 704)中,吉 812 的爆花率平均为(81.4±4.76)%,吉 704 的爆花率平均为(90.8±6.14)%,F₁ 的爆花率平均为(82.4±6.50)%,低于中亲值,表明该组合爆花率无杂种优势。B_{1:2}、B_{2:2} 家系世代爆花率变异较大,出现超低亲的分离。F_{2:3} 家系世代变异相对较小,也出现超低亲的分离。B_{1:2}、F_{2:3} 家系世代呈连续分布且显示多峰,B_{2:2} 家系世代为偏态分布。

表 1 吉爆 902 杂交组合 6 个家系世代膨爆性状的次数分布

Table 1 Jibao 902 crosses six generations pedigree inflated the number of the distribution of explosive character															
性状 Character	世 代 Generation	40.9~ 47.2	47.2~ 53.5	53.5~ 59.8	59.8~ 66.1	66.1~ 72.4	72.4~ 78.7	78.7~ 85.0	85.0~ 91.3	91.3~ 97.6	97.6~ 103.9	$\bar{x}$	S		
爆花率 Pop rate	P ₁						1	4	10	5		81.4	4.76		
	F ₁						1	2	1	6		82.4	6.50		
	P ₂							3	5	9	3	90.8	6.14		
	B _{1 : 2}		1		2	15	23	18	28	10	3	75.1	9.39		
	B _{2 : 2}	1		1	2	3	2	6	16	31	38	86.3	10.30		
	F _{2 : 3}				1	4	11	22	32	23	7	80.2	7.84		
性状 Characters	世 代 Generation	4.3~ 7.2	7.2~ 10.1	10.1~ 12.8	12.8~ 15.7	15.7~ 18.6	18.6~ 21.5	21.5~ 24.4	24.4~ 27.3	27.3~ 30.2	$\bar{x}$	S			
膨化倍数 Expand multiple	P ₁	5	4	6	5						10.6	3.23			
	F ₁	2	1	2	3	1	1				11.9	4.32			
	P ₂	1	1	1	5	5	6	2			16.5	4.16			
	B _{1 : 2}	22	32	27	12	6	1				9.9	11.89			
	B _{2 : 2}	3	5	6	15	12	24	30	3	2	14.8	23.73			
	F _{2 : 3}	10	25	11	10	40	4				11.8	12.61			
性状 Characters	世 代 Generation	80.8~ 102.4	102.4~ 124.0	124.0~ 145.6	145.6~ 167.2	167.2~ 188.8	188.8~ 210.4	210.4~ 232.0	232.0~ 253.6	253.6~ 275.2	275.2~ 296.8	296.8~ 318.4	318.4~ 340.0	$\bar{x}$	S
膨化体积 Expand volume	P ₁		3	5	8	3	1							128.57	13.42
	F ₁		1	1	3	4	1							145.88	23.89
	P ₂			1	3	3	4	4	3	2				188.75	44.77
	B _{1 : 2}	3	9	22	25	21	8	6	5	1				136.13	33.36
	B _{2 : 2}		4	4	8	10	14	18	15	11	10	5	1	203.10	53.76
	F _{2 : 3}		5	9	11	21	25	15	9	3	2			168.64	37.46

2.1.2 爆花率性状的主基因十多基因遗传分析

(1)爆花率性状的遗传模型。爆花率性状 6 个世代主基因十多基因混合遗传模型多世代联合分析结果表明,获得了 1 对主基因(A)、2 对主基因(B)、多基因(C)、1 对主基因十多基因(D)和 2 对主基因十多

基因(E)等 5 类 24 种遗传模型的极大对数似然函数值和 AIC 值,并选择 AIC 值最小的模型作为候选模型。由表 2 可见,对爆花率而言,E-0 模型的 AIC 值最小,可作为备选模型入选。对备选模型进行一组适合性检验,所得结果见表 3。

表 2 吉爆 902 杂交组合膨爆性状 ICEM 算法估计的不同遗传模型的 AIC 值

Table 2 AIC value estimated by Jibao 902 hybrids with the ICEM algorithm swelling burst characteristics of the different genetic models

性状 Character	模型 Model	极大对数似然函数值 Maximum log likeli hood value	AIC
爆花率 Pop rate	E-0	-1 214.716 7	2 465.433 4
	D-2	-916.458 1	1 848.916 3
膨化倍数 Expand multpie	D-3	-915.880 2	1 847.760 3
	D-4	-915.911 9	1 847.823 9
膨化体积 Expand volume	C-0	-1 780.221 9	3 570.443 8

表 3 吉爆 902 杂交组合 6 个家系世代膨爆性状在候选模型下的适合性检验

Table 3 Expansion explosion traits six generations model in the candidate's suitability test

性状 Character	模型 Model	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
爆花率 Pop rate	E-0	P ₁	0.00(0.96)	0.01(0.93)	0.03(0.87)	0.023(>0.05)	0.088(>0.05)
		F ₁	0.26(0.61)	1.24(0.26)	6.15(0.01)	0.269(>0.05)	0.338(>0.05)
		P ₂	0.25(0.61)	1.26(0.26)	6.44(0.01)	0.262(>0.05)	0.211(>0.05)
		B _{1:2}	0.02(0.89)	0.01(0.92)	0.02(0.90)	0.032(>0.05)	0.055(>0.05)
		B _{2:2}	0.45(0.50)	0.41(0.52)	0.00(0.96)	0.186(>0.05)	0.110(>0.05)
		F _{2:3}	0.30(0.58)	0.05(0.83)	1.57(0.21)	0.074(>0.05)	0.071(>0.05)
膨化倍数 Expand multpie	D-2	P ₁	0.00(0.99)	0.40(0.53)	6.29(0.01)	0.184(>0.05)	0.187(>0.05)
		F ₁	0.01(0.93)	0.01(0.93)	0.00(0.98)	0.053(>0.05)	0.199(>0.05)
		P ₂	0.84(0.36)	2.47(0.12)	7.49(0.01)	0.302(>0.05)	0.249(>0.05)
		B _{1:2}	0.12(0.73)	0.38(0.54)	1.25(0.26)	0.104(>0.05)	0.084(>0.05)
		B _{2:2}	0.32(0.57)	0.37(0.55)	0.04(0.84)	0.226(>0.05)	0.111(>0.05)
		F _{2:3}	0.01(0.91)	0.04(0.84)	0.14(0.71)	0.033(>0.05)	0.052(>0.05)
	D-3	P ₁	0.12(0.73)	0.08(0.78)	5.92(0.02)	0.18(>0.05)	0.208(>0.05)
		F ₁	0.03(0.86)	0.03(0.86)	0.00(0.99)	0.05(>0.05)	0.178(>0.05)
		P ₂	1.30(0.25)	3.47(0.04)	9.14(0.00)	0.47(<0.05)	0.268(>0.05)
		B _{1:2}	0.13(0.72)	0.34(0.56)	0.88(0.35)	0.09(>0.05)	0.082(>0.05)
		B _{2:2}	1.17(0.28)	1.09(0.30)	0.00(0.99)	0.48(<0.05)	0.132(>0.05)
		F _{2:3}	0.09(0.76)	0.24(0.63)	0.59(0.44)	0.054(>0.05)	0.065(>0.05)
	D-4	P ₁	0.12(0.73)	0.08(0.78)	5.93(0.01)	0.186(>0.05)	0.208(>0.05)
		F ₁	0.03(0.86)	0.03(0.86)	0.00(0.99)	0.055(>0.05)	0.177(>0.05)
		P ₂	1.30(0.25)	3.46(0.04)	9.12(0.00)	0.474(<0.05)	0.267(>0.05)
		B _{1:2}	0.13(0.72)	0.34(0.56)	0.87(0.35)	0.094(>0.05)	0.082(>0.05)
		B _{2:2}	1.15(0.28)	1.08(0.29)	0.00(0.99)	0.468(<0.05)	0.131(>0.05)
		F _{2:3}	0.09(0.76)	0.24(0.63)	0.59(0.44)	0.055(>0.05)	0.065(>0.05)
膨化体积 Expand volume	C-0	P ₁	0.00(0.98)	0.36(0.55)	5.25(0.07)	0.133(>0.05)	0.183(>0.05)
		F ₁	0.00(0.97)	0.12(0.73)	1.50(0.22)	0.115(>0.05)	0.227(>0.05)
		P ₂	0.06(0.81)	0.06(0.81)	3.47(0.06)	0.087(>0.05)	0.154(>0.05)
		B _{1:2}	0.16(0.69)	0.21(0.65)	0.08(0.78)	0.058(>0.05)	0.069(>0.05)
		B _{2:2}	0.09(0.77)	0.18(0.67)	0.32(0.57)	0.089(>0.05)	0.078(>0.05)
		F _{2:3}	0.00(0.97)	0.00(0.98)	0.01(0.94)	0.033(>0.05)	0.047(>0.05)

注: ${}_nW^2$ 的 5%显著值为 0.461, U_1^2 、 U_2^2 和 U_3^2 栏中括号内数字为理论分布值。

Note: Values of ${}_nW^2$ 5% significance level is 0.461; The number in brackets in U_1^2 , U_2^2 and U_3^2 column is the distribution value in theory.

由表 3 可见,爆花率 6 个世代 30 个统计量中, E-0 模型有 2 个统计量达到显著水平,即只有 2 个适合性检验统计量表明模型与分离群体的分布不一致,说明绝大多数统计量是适合的。E-0 模型是 2 对加性-显性-上位性主基因十加性-显性-上位性多基因模型,因此推断吉爆 902 杂交组合爆花率的遗传

机制,可能是由 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因构成的。

(2)爆花率性状的遗传参数估计。在 2 对主基因+多基因的 E-0 模型下,6 个家系群体爆花率分布如下:同质群体(P_1, P_2, F_1)的分布均为单一正态分布, $B_{1:2}, B_{2:2}$ 群体均为 4 种主基因型衍生家系所

对应的正态分布按等比例混合, $F_{2:3}$ 群体为 9 种主基因型衍生家系所对应的正态分布按孟德尔分离比例混合,即共有 20 个各不相同的成分分布组成。根据成分分布,计算 E-0 模型各分布参数的极大似然估计值,进一步估算吉爆 902 杂交组合爆花率的一阶遗传参数和二阶遗传参数,结果见表 4。

表 4 爆裂玉米膨爆性状遗传参数的估计
Table 4 Explosive expansion genetic parameter estimation

性状 Character	模型 Model	一阶参数 1 st order parameter	估计值 Estimate	一阶参数 1 st order parameter	估计值 Estimate	二阶参数 2 nd order parameter	估计值 Estimate		
							$B_{1:2}$	$B_{2:2}$	$F_{2:3}$
爆花率 Pop rate	E-0	m_1	76.937 9	d_a	-4.451 8	σ_p^2	88.922 9	107.325 5	61.701 6
		m_2	87.481 2	d_b	-4.397 1				
		m_3	91.560 3	h_a	11.096 8	σ_{mg}^2	66.681 7	84.084 3	38.460 4
		m_4	77.558 9	h_b	9.676 0	σ_{pg}^2	2.773 4	3.773 4	3.773 4
				i	-0.932 6				
		m_5	82.650 5	j_{ab}	4.409 7	σ_e^2	19.467 8	19.467 8	19.467 8
		m_6	78.488 3	j_{ba}	5.886 2	$h_{mg}^2/\%$	74.988 2	78.345 1	62.332 9
				l	-147.223 4				
				h_a/d_a	-2.492 7	$h_{pg}^2/\%$	3.118 9	3.515 8	6.115 6
				h_b/d_b	-2.200 5				
膨化倍数 Expand multpie	D-2	m	13.411 0	$[d]$	-3.913 6	σ_p^2	7.807 9	20.040 6	8.722 6
		d	-0.286 8	$[h]$	-2.976 5	σ_{mg}^2	2.150 1	0.514 4	3.064 8
						σ_{pg}^2	4.000 0	17.868 4	4.000 0
						σ_e^2	1.657 8	1.657 8	1.657 8
						$h_{mg}^2/\%$	27.537 5	2.566 8	19.005 8
						$h_{pg}^2/\%$	51.230 2	89.161 0	45.857 9
膨化体积 Expand volume	C-0	m_1	128.567 8	m_4	136.127 5	σ_p^2	1 113.07	2 889.92	1 403.10
		m_2	145.875 0	m_5	203.100 0	σ_{pg}^2	116.767	1 893.612	406.792 7
						σ_e^2	996.307 2	996.307 2	996.307 2
		m_3	188.750 0	m_6	168.639 0	$h_{pg}^2/\%$	10.49	65.52	28.99

注: $m_1 \sim m_6$, 分别表示 $P_1, F_1, P_2, B_{1:2}, B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 群体的膨爆性状平均数; d_a . 第 1 对主基因的加性效应; d_b . 第 2 对主基因的加性效应; h_a . 第 1 对主基因的显性效应; h_b . 第 2 对主基因的显性效应; i . 主基因加性互作效应; l . 主基因显性互作效应; j_{ab} . 第 1 对主基因加性效应×第 2 对主基因显性的互作效应; j_{ba} . 第 2 对主基因加性×第 1 对主基因显性的互作效应; h_a/d_a . 第 1 对主基因的显性度; h_b/d_b . 第 2 对主基因的显性度; m . 6 世代平均值; d . 主基因的加性效应; $[d]$. 多基因的加性效应; $[h]$. 多基因的显性效应。

Note: $m_1 \sim m_6$. Respectively, $P_1, F_1, P_2, B_{1:2}, B_{2:2}$ and $F_{2:3}$ groups, the rate of the expansion explosion characteristics; d_a . First pair of major gene additive effect; d_b . The second pair of major genes of additive effect; h_a . First pair of dominant major gene effect; h_b . The second pair of dominant major gene effect; i . Major gene additive interaction effect; l . Dominant major gene interaction effects; j_{ab} . No. 1 on the major gene additive effect×first two pairs of dominant major gene interaction effects; j_{ba} . No. 2 on the major gene additive×first 1 on the dominant major gene interaction effects; h_a/d_a . Degree of dominance of the 1st pair major gene; h_b/d_b . Degree of dominance of the 2nd pair major gene; m . Average of 6 generations; d . Additive effect of major gene; $[d]$. Total additive effect; $[h]$. Total dominant effect.

由表 4 可见,2 对主基因存在加性、显性、加性×加性,显性×显性和加性×显性效应,第 1 对主基因的加性效应(d_a)为-4.451 8,第 2 对主基因的加性效应(d_b)为-4.397 1,第 1 对主基因的加性效应绝对值略大于第 2 对主基因。2 对主基因中,第 1 对主基因的显性效应值(h_a)为 11.096 8,第 2 对主基因的显性效应值(h_b)为 9.676 0,都是正向显性,2 对主基因的显性度分别为(h_a/d_a)=-2.492 7 和(h_b/d_b)=-2.200 5,说明每对主基因的显性效应值都大于相应的加性效应值,表明控制爆花率性状

的 2 对主基因均以显性效应为主。该组合 2 对主基因间互作效应差异明显,加性互作效应(i)为-0.932 6,显性互作效应(l)为-147.223 4,2 对主基因的显性互作效应绝对值明显大于加性的互作效应。第 1 对主基因的加性效应×第 2 对主基因的显性互作效应(j_{ab})为 4.409 7,第 2 对主基因的加性效应×第 1 对主基因的显性互作效应(j_{ba})为 5.886 2,由此可见,互作对爆花率性状影响很大。就 2 对主基因的显性方向而言, h_a/d_a =-2.492 7 和 h_b/d_b =-2.200 5,2 对主基因均表现为超显性。吉爆 902

杂交组合爆花率 $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 世代主基因均表现出较高的遗传率,分别为 74.988 2%, 78.345 1% 和 62.332 9%; 多基因遗传率较低,分别为 3.118 9%, 3.515 8% 和 6.115 6%。 $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 家系世代的主基因+多基因效应分别决定了爆花率表型变异的 78.107 1%, 81.860 9% 和 68.448 5%, 尚有 21.892 9%, 18.139 1% 和 31.551 5% 的表型变异是由环境因素决定的。可见爆裂玉米爆花率的遗传是由 2 对主基因+多基因共同控制的,但环境因素对爆花率亦有一定影响。

2.2 膨化倍数性状的遗传分析

2.2.1 6 个家系世代膨化倍数性状的次数分布

由表 1 可见,吉 812 的膨化倍数平均为 10.6 ± 3.23 , 吉 704 的膨化倍数平均为 16.5 ± 4.16 , F_1 的膨化倍数平均为 11.9 ± 4.32 , 低于中亲值,且倾向低值亲本。 $B_{2:2}$ 家系世代膨化倍数变异较大,出现超亲的分离。 $B_{1:2}$ 、 $F_{2:3}$ 家系世代变异相对较小, $B_{1:2}$ 家系世代为偏态分布, $B_{2:2}$ 、 $F_{2:3}$ 家系世代为双峰分布。

2.2.2 膨化倍数性状的主基因+多基因遗传分析

(1)膨化倍数性状遗传模型。对膨化倍数性状 6 个世代进行主基因+多基因混合遗传模型多世代联合分析,获得了 1 对主基因(A)、2 对主基因(B)、多基因(C)、1 对主基因+多基因(D)和 2 对主基因+多基因(E)等 5 类 24 种遗传模型的极大对数似然函数值和 AIC 值,并选择 AIC 值相对较小模型作为候选模型,其结果见表 2。由表 2 可见,对膨化倍数而言, D-2、D-3 和 D-4 3 个模型的 AIC 值相对较小且极为接近,分别为 1 848.916 3, 1 847.760 3 和 1 847.823 9, 故初步选取这 3 个模型作为膨化倍数性状遗传的备选模型。对备选模型进行一组适合性检验,由表 3 可见,膨化倍数 6 个世代的 30 个统计量中, D-2 模型只有 2 个统计量达到显著水平; 尽管 D-3 模型和 D-4 模型具有较小的 AIC 值,但其有 5 个统计量经适合性检验均达到了显著水平,表明 D-3 和 D-4 模型与群体分布不完全吻合, D-2 模型较 D-3、D-4 模型更优。因此 D-2 模型,即 1 对加性主基因+加性-显性多基因模型为爆裂玉米吉爆 902 杂交组合膨化倍数遗传的最佳模型。

(2)膨化倍数性状的遗传参数估计。吉爆 902 杂交组合膨化倍数性状 D-2 模型各个遗传参数的分析结果(表 4)表明,主基因加性效应为 $d = -0.286 8$, 多基因加性效应值为 $[d] = -3.913 6$ 。控制膨化倍数性状的主基因中只有基因的加性效应而无基因的显性效应,但多基因显性效应 $[h] =$

$-2.976 5$ 较大,表明多基因显性效应使杂种种子膨化倍数下降。 $B_{1:2}$ 和 $F_{2:3}$ 家系群体主基因遗传率分别为 27.537 5% 和 19.005 8%, 多基因遗传率分别为 51.230 2% 和 45.857 9%。表明这两个家系世代主基因决定了膨化倍数表型变异的 27.537 5% 和 19.005 8%, 多基因决定了膨化倍数表型变异的 51.230 2% 和 45.857 9%。主基因+多基因效应决定了膨化倍数表型变异的 78.767 7% 和 64.863 7%, 尚有 21.232 3% 和 35.136 3% 的表型变异是由环境因素决定的。

2.3 膨化体积性状的遗传分析

2.3.1 6 个家系世代膨化体积性状的次数分布

由表 1 可见,吉 812 的膨化体积平均为 128.57 ± 13.42 , 吉 704 的膨化体积平均为 188.75 ± 44.77 , F_1 的膨化体积平均为 145.88 ± 23.89 , 低于中亲值, $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 、 $F_{2:3}$ 家系世代的膨化体积均为单一正态分布或近似单一正态分布。

2.3.2 膨化体积性状的主基因+多基因遗传分析

(1)膨化体积性状遗传模型。膨化体积性状 6 个家系世代主基因+多基因混合遗传模型多世代联合分析结果表明,获得了 1 对主基因(A)、2 对主基因(B)、多基因(C)、1 对主基因+多基因(D)和 2 对主基因+多基因(E)等 5 类 24 种遗传模型的极大对数似然函数值和 AIC 值,选择 AIC 值最小的模型作为候选模型,其结果见表 2。由表 2 可知,对膨化体积而言, C-0 模型的 AIC 值最小,可作为备选模型入选。对备选模型进行一组适合性检验,结果见表 3。由表 3 可见, C-0 模型的 30 个统计量的适合性检验均未达到显著水平,说明 C-0 模型为最优模型,即加性-显性-上位性多基因模型为爆裂玉米膨化体积的最佳模型。

(2)膨化体积性状的遗传参数估计。膨化体积性状 C-0 模型遗传参数分析结果(表 4)表明,膨化体积性状无主基因控制,只有多基因作用, $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 家系世代多基因遗传率分别为 10.49%, 65.52% 和 28.99%, 因此,膨化体积性状的遗传受环境因素影响较大。

3 讨 论

经典数量遗传学和统计学研究及育种实践表明,爆裂玉米膨爆特性是多基因控制的复杂性状, F_2 单穗接近正态分布,但具有较高的遗传力,加性基因效应起最重要作用,显性效应的重要性因组合而异^[6,8,18]。李玉玲等^[19]研究认为,爆裂玉米的膨爆特

性是由效应不等的多基因控制的数量性状,同时受到环境因素的影响,在春播、夏播2种环境条件下共检测到18个与爆花率有关的QTL,分别位于第1,2,3,4,6染色体上,单个QTL可解释的表型变异为4.5%~19.5%,其中qPR1-2和qPR1-5效应较大,分别解释了爆花率表型变异的19.53%和11.28%,属于主效QTL;其他效应较小,属于修饰基因位点,因此QTL定位结果表明,爆裂玉米爆花率性状受2对主基因控制,同时还受到多个修饰基因位点的影响;春、夏2种环境条件下基因作用方式为加性、部分显性、显性和超显性的QTL数目分别为0,0,2,8和0,2,0,6,说明爆花率遗传基础以超显性为主。本研究对爆裂玉米爆花率性状主基因+多基因遗传分析的结果表明,爆花率性状受2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因控制,与上述QTL定位研究结果一致,从而进一步证明了主基因+多基因遗传研究结果的正确性。这一研究结论揭示了爆花率的遗传受2对连锁的主基因控制,2对主基因存在加性、显性效应,2对主基因的显性效应均大于加性效应,主基因存在显性效应,同时2对主基因间存在加性×加性、加性×显性和显性×显性等互作效应,2对主基因加性×加性、显性×显性互作表现为降低爆花率,2对主基因加性×显性互作表现为增加爆花率。该杂交组合的 $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 群体爆花率的主基因遗传率分别为74.9882%,78.3451%,62.3329%,多基因遗传率分别为3.1189%,3.5158%和6.1156%。说明爆花率是受环境影响较小的性状,在育种中对其进行选择易于获得预期的结果。

李玉玲等^[19]研究认为,与膨化倍数有关的QTL分别位于第1,2,4,6,8,10染色体上,可解释的表型总变异为93.1%~96.6%,单个QTL可解释的表型变异为4.4%~28.0%。qPF-1-3在春播条件下和qPF-6-1在夏播条件下的贡献率均大于10%,可以认为是主效QTL。Lu等^[20]利用83对多态性SSR标记和区间作图方法,研究了1个普×爆 BC_1 群体膨化倍数的QTL,检测到4个QTL,分别位于1s,3s,5s和5l染色体上,其加性效应分别为2.92,2.84,2.60和2.77 mL/g,贡献率分别为16.2%,15.5%,12.9%和14.9%,累计贡献率为45%。马晓萍等^[21]的研究表明,膨化倍数主要通过基因加性效应起作用,至少有7对等位基因对该性状的表现起作用。本研究结果表明,膨化倍数的遗传受1对加性主基因+加性-显性多基因控制,主基因存在加性效应,无显性效应,加性效应为负值,表

明主基因存在时,膨化倍数降低, $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 、 $F_{2:3}$ 3个家系分离世代主基因的遗传率分别为27.5375%,2.5668%和19.0058%。多基因存在加性、显性效应,两者均为负值,多基因显性效应使 F_1 代膨化倍数降低。 $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 、 $F_{2:3}$ 3个家系分离世代的多基因遗传率为51.2302%,89.1610%,45.8579%,主基因和多基因共同解释了其膨化倍数表型变异的78.7677%,91.7278%,64.8637%,说明环境条件变化对爆裂玉米膨化倍数的影响较小,容易从表现型鉴别不同的基因型,在杂种早期世代进行选择,可以较快地选育出高膨化倍数的爆裂玉米新品种。

李玉玲等^[19]在2种(春播、夏播)环境条件下共检测到膨化体积的6个QTL,且均具有较好的环境稳定性,其中qPV-1.2在2种环境条件下、qPV-1.1在春播条件下和qPV-1.5、qPV-6.1在夏播条件下的贡献率均大于10%,可以认为其是主效QTL;基因的作用方式为加性、部分显性、显性和超显性的QTL数目分别为0,0,1,7和0,1,1,7,说明超显性在膨化体积的遗传中起着最重要的作用。本研究认为,膨化体积性状遗传受多基因控制,并未检测到主基因的存在,与经典数量遗传学研究结果相一致^[6,8-9]; $B_{2:2}$ 家系世代的多基因遗传率较 $B_{1:2}$ 和 $F_{2:3}$ 家系世代高,由此可以认为,高膨化体积育种时,在 $B_{2:2}$ 家系世代进行选择时效率较高,另外膨化体积性状遗传受环境影响也较大。

4 结 论

爆裂玉米吉812×吉704组合爆花率的遗传,受2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因控制,2对主基因的显性效应均大于2对主基因的加性效应,从显性度来看,控制爆花率遗传的2对主基因都以超显性为主。2对主基因显性效应互作的绝对值显著高于2对主基因加性效应互作的绝对值,第1对主基因的加性效应与第2对主基因的显性互作效应及第2对主基因加性效应与第1对主基因的显性互作效应均为正值。 $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 3个家系世代均表现出较高的遗传力,应在早代进行选择;膨化倍数性状受1对主基因+加性-显性多基因控制, $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 、 $F_{2:3}$ 3个家系分离世代膨化倍数主基因的遗传率均较低,因此要提高膨化倍数,就应注重多基因积累;膨化体积性状遗传受多基因控制, $B_{2:2}$ 家系世代膨化体积的多基因遗传率较高,同时膨化体积性状遗传受环境影响也较大,在育

种时可以采用轮回选择及早代选择来提高育种效果。

[参考文献]

- [1] 刘向辉,朴秀吉,张亚辉.爆裂玉米爆裂性状的遗传和相关分析[J].杂粮作物,2005,25(6):349-352.
Liu X H, Piao X J, Zhang Y H. Popcorn burst and correlation analysis of genetic traits [J]. Cereal Crops, 2005, 25(6): 349-352. (in Chinese)
- [2] 张世忠,徐晓红,王青蓝.我国爆裂玉米选育的状况和展望[J].安徽农学通报,2005,11(3):10-11.
Zhang S Z, Xu X H, Wang Q L. China popcorn breeding status and outlook [J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2005, 11(3): 10-11. (in Chinese)
- [3] 牛素贞,李玉玲,陈欢庆.玉米普×爆 BC₂S₁家系的膨爆特性及其与穗粒性状的相关分析[J].河南农业科学,2008,20(1):20-22.
Niu S Z, Li Y L, Chen H Q. Yumi pu × burst BC₂S₁ explosion characteristics of pedigrees of the swelling and spike grain traits [J]. Henan Agricultural Sciences, 2008, 20(1): 20-22. (in Chinese)
- [4] 崔彦宏,乔文臣.爆裂玉米的膨爆机理及影响因素[J].玉米科学,1995,3(4):43-46.
Cui Y H, Qiao W C. The swelling popcorn explosion mechanism and influencing factors [J]. Journal of Maize Sciences, 1995, 3(4): 43-46. (in Chinese)
- [5] 李玉玲.普通玉米花粉对爆裂玉米籽粒及爆裂特性的影响[J].中国农学通报,1999,15(6):31-36.
Li Y L. Normal corn pollen on the popcorn and the burst characteristics of grain [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 1999, 15(6): 31-36. (in Chinese)
- [6] Doting S M, D'Croz Mason N, Thomas C M A. Inheritance of expansion volume and yield in two popcorn dent corn crosses [J]. Crop Science, 1991, 31: 715-718.
- [7] Johnson I J, Eldredge J C. Performance of recovered popcorn inbred lines derived from out crosses to dent corn [J]. Agronomy Journal, 1953, 45: 105-110.
- [8] Crumbaker D E, Johnson I J, Eldredge J C. Inheritance of popping volume and associated characters in crosses between popcorn and dent corn [J]. Agronomy Journal, 1949, 41: 207-212.
- [9] Robbins W A J, Ashman R B. Parent offspring popping expansion correlations in progeny of dent corn × popcorn and flint corn × popcorn crosses [J]. Crop Science, 1984, 4: 119-121.
- [10] 盖均镹.植物数量性状 QTL 体系检测的遗传试验方法[J].世界科技研究与发展,1999,21(1):34-40.
Gai J Y. Plant quantitative traits QTL detection system, the genetic test method [J]. The World Scientific and Technological Research and Development, 1999, 21(1): 34-40. (in Chinese)
- [11] 盖均镹.数量性状主-多基因混合遗传的 P₁, P₂, F₁, F₂ 和 F_{2:3}联合分析方法[J].作物学报,1998,24(6):561-568.
Gai J Y. Master of quantitative traits-multi-gene mixed inheritance of the P₁, P₂, F₁, F₂, and F_{2:3} joint analysis [J]. Acta Agron Sin, 1998, 24(6): 561-568. (in Chinese)
- [12] 盖均镹,章元明,王健康. QTL 混合模型扩展至两对主基因+多基因时的多世代联合分析[J].作物学报,2000,26(4):385-391.
Gai J Y, Zhang Y M, Wang J K. QTL mixed model extended to two pairs of major genes plus polygenes when the joint analysis of multiple generations [J]. Acta Agron Sin, 2000, 26(4): 385-391. (in Chinese)
- [13] 章元明,盖均镹.数量性状分离分析中分布参数估计的 IECM 算法[J].作物学报,2000,26(6):699-706.
Zhang Y M, Gai J Y. Separation and analysis of quantitative traits distribution parameter estimation algorithm for IECM [J]. Acta Agron Sin, 2000, 26(6): 699-706. (in Chinese)
- [14] 李河南,汪霞,李广军.大豆粒形的主基因+多基因混合遗传[J].大豆科学,2009,28(1):16-20.
Li H N, Wang X, Li G J. Mixed major-gene plus polygenes inheritance analysis for seed length and width in soybean [J]. Soybean science, 2009, 28(1): 16-20. (in Chinese)
- [15] 郭媛,万志兵,陈献功.梗稻一次枝梗数和二次枝梗数的遗传分析[J].南京农业大学学报,2008,31(3):8-12.
Guo Y, Wan Z B, Chen X G. Genetic analysis on number of primary and secondary branches per panicle in japonica rice [J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2008, 31(3): 8-12. (in Chinese)
- [16] 丛野,程勇,邹崇顺.甘蓝型油菜发芽种子耐湿性的主基因+多基因遗传分析[J].作物学报,2009,35(8):1462-1467.
Cong Y, Cheng Y, Zou C S. Genetic analysis of waterlogging tolerance for germinated seeds of rapeseed with mixed model of major gene plus polygene [J]. Acta Agron Sin, 2009, 35(8): 1462-1467. (in Chinese)
- [17] 陈俊意,徐莉,低磷土壤下玉米根系质量的混合遗传分析[J].西南师范大学学报:自然科学版,2009,34(1):63-66.
Chen J Y, Xu L. The mixed inheritance analysis of phosphorus absorption and utilization efficiency in maize under deficient phosphorus [J]. Journal of Southwest China Normal University: Natural Science Edition, 2009, 34(1): 63-66. (in Chinese)
- [18] Stuber C W. Biochemical and molecular markers in plant breeding [J]. Plant Breeding Rev, 1992, 9: 37-61.
- [19] 李玉玲,董永彬,崔党群.利用三倍体胚乳遗传模型定位爆裂玉米膨爆特性 QTL [J].中国农业科学,2006,39(3):448-455.
Li Y L, Dong Y B, Cui D Q. Genetic models targeting the use of triploid endosperm swelling burst characteristics of popcorn QTL [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2006, 39(3): 448-455. (in Chinese)
- [20] Lu H J, Bemardo R, Ohm H W. Mapping QTL for popping expansion volume in popcorn with simple sequence repeat markers [J]. Theor Appl Genet, 2003, 106(3): 423-427.
- [21] 马晓萍,杨振宇,王玉兰.爆裂玉米膨胀倍数的遗传研究[J].吉林农业科学,2001,26(4):9-12.
Ma X P, Yang Z Y, Wang Y L. Genetic analysis on popping fold of popcorn [J]. Jilin Agricultural Science, 2001, 26(4): 9-12. (in Chinese)