

爆裂玉米淀粉含量主基因+多基因遗传效应分析

包和平, 杨明, 李颖, 王利强

(吉林农业大学 农学院, 吉林 长春 130118)

【摘要】【目的】研究爆裂玉米淀粉含量的遗传方式,为爆裂玉米育种和分子标记辅助选择(MAS)提供理论基础。【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,对其淀粉含量进行多世代联合分析。【结果】爆裂玉米淀粉含量由 1 对加性主基因+加性-显性多基因控制遗传。该杂交组合的 $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 群体淀粉含量的主基因遗传率为 13.86%~82.55%,多基因遗传率为 2.91%~70.51%。主基因的加性效应为 -10.064 3,多基因的加性效应为 8.637 1,显性效应为 -5.179 7。【结论】爆裂玉米在早代可以加强淀粉含量的选择。

【关键词】 爆裂玉米;主基因+多基因;淀粉含量;遗传效应

【中图分类号】 S513.032

【文献标识码】 A

【文章编号】 1671-9387(2010)03-0101-05

Major genes of popcorn starch content plus polygenes analysis of genetic effects

BAO He-ping, YANG Ming, LI Ying, WANG Li-qiang

(1 College of Agronomy, Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin 130118, China)

Abstract: 【Objective】Burst starch content of corn genetic manner, popcorn breeding and molecular marker-assisted selection (MAS) were studied to provide theoretical basis. 【Method】With quantitative traits of plants of major genes plus polygenes mixed genetic model to popcorn hybrids Jibao 902 (JI 812 × JI 704) and P_1 , F_1 , P_2 , $B_{1:2}$, $B_{2:2}$ and $F_{2:3}$ 6 Ge family generations groups as materials, the starch content of multiple generations was jointly analyzed. 【Result】The popcorn starch content showed a pair of additive major genes plus additive-dominant genetic control of multiple genes of the hybrid combination of $B_{1:2}$, $B_{2:2}$ and $F_{2:3}$ groups, the main genetic starch rate was 13.86%—82.55%, multi-gene genetic rate of 2.91%—70.51%. Major gene additive effect was -10.064 3, multi-gene additive effect 8.637 1, dominant effect -5.179 7. 【Conclusion】Popcorn in the early generation selection can enhance the starch content.

Key words: popcorn; major gene plus polygene; content of starch; hereditary effect

爆裂玉米(*Zeamays* L. var *everta* Sturt)是一种专门用于制作食用玉米花的特用玉米,与其他玉米相比,爆裂玉米在常压下加热就可爆制成玉米花,且具有丰富的蛋白质、淀粉、纤维素、无机盐和 VB₁ 和 VB₂ 等多种营养素,是一种色、香、味、形、营养俱佳,老少皆宜的方便食品。根据美国对爆裂玉米营养价值的研究,42.5 g(1.5 盎司)爆裂玉米等于 2 个鸡蛋

的能量;与相同质量的牛肉相比,爆裂玉米蛋白质含量是牛排的 67%,铁、钙含量较牛排高 10%。制作爆裂玉米花过程中营养损失较少,爆裂玉米花中的淀粉没有回生老化现象,蛋白质的消化率高达 85%。爆裂玉米的胚乳基本上是角质胚乳,呈半透明;其角质胚乳细胞排列整齐紧凑,胚乳淀粉粒为多面体状,排列紧密,表面附有一层网状基质蛋白^[1]。

* [收稿日期] 2009-09-01

[基金项目] 吉林省教育厅科研育种专项(2008(71)号)

[作者简介] 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

马齿型玉米籽粒的胚乳两侧为角质淀粉,顶部及中部为粉质淀粉;硬粒型玉米的籽粒胚乳四周及顶部为角质淀粉,中部为粉质淀粉。粉质淀粉粒体积较大,呈圆粒形,排列疏松。爆裂玉米籽粒胚乳淀粉粒间致密,很少有空隙,籽粒具有比较高的容重。玉米淀粉除直接利用外,还可通过理化修饰的方法,加工成高糖糖浆、黏合剂、增稠剂、燃料酒精等,广泛用于食品、制药、造纸、纺织、能源等工业中;另外,我国已制定了用生物能源部分替代石油能源的战略,利用玉米淀粉生产燃料酒精,是解决我国能源问题的重要途径之一。有关玉米淀粉含量的研究报道还不多见^[2-7],但已有报道指出,玉米淀粉含量主要表现为正向杂种优势^[5,6,8],淀粉存在显著的母体效应^[2,9-11],还可能有细胞质效应^[12-14]。淀粉含量的遗传符合加性-显性模型,不存在上位性效应,基因显性效应的作用远大于其加性效应,显性平均性质为超显性。增效基因为显性,减效基因为隐性^[15]。目前,已有一些关于玉米籽粒淀粉含量 QTL 定位的研究报道^[16-18],但有关爆裂玉米淀粉含量的相关研究尚较少。本研究以爆裂玉米单交种吉爆 902 的 6 个家系世代为材料,首次应用植物数量性状主基因+多基因遗传模型分析方法,对爆裂玉米淀粉含量进行研究,旨在了解爆裂玉米淀粉含量的遗传方式,以为爆裂玉米育种和分子标记的辅助选择(MAS)提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试玉米材料有吉林农业大学培育的爆裂玉米杂交组合吉爆 902、杂交亲本吉 812(P_1)和吉 704(P_2)及其 2 个亲本配置的 4 个家系世代 F_1 : ($P_1 \times P_2$); $B_{1:2}$: [$F_1 \times P_1$] \rightarrow B_1 (120 株) \otimes ; $B_{2:2}$: [$F_1 \times P_2$] \rightarrow B_2 (120 株) \otimes 和 $F_{2:3}$: $F_1 \otimes F_2$ (120 株) \otimes , 共 6 个家系。

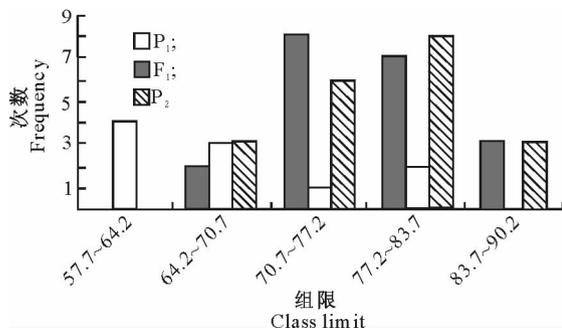


图 1 P_1 、 F_1 和 P_2 淀粉含量的次数分布

Fig. 1 Frequency distribution of starch content among P_1 , F_1 and P_2 generations

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 (20 株)、 P_2 (20 株) 和 F_1 (10 株) 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 $[(P_1 \times P_2) \times P_2] B_2$ 等组合并自交,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)世代材料,用于淀粉含量测定。试验采用重复内随机区组设计,2 次重复,10 m 行长。

1.2 淀粉含量的测定

采用 BUCHI NILab-200 谷物分析仪进行整粒测试。

1.3 统计分析方法

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^[19],对吉爆 902 杂交组合 6 个家系世代种子的淀粉含量进行分析。通过极大似然法和 IECM 算法对混合分布中有关成分的分布参数进行估计,采用 AIC 准则(Akaike's information criterion)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 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 W^2 和 D_n),选择最优遗传模型,并估计主基因和多基因效应值、方差等遗传参数。主基因遗传率(h_{mg}^2)按“ $h_{mg}^2 = \sigma_{mg}^2 / \sigma_p^2$ ”计算,多基因遗传率(h_{pg}^2)按“ $h_{pg}^2 = \sigma_{pg}^2 / \sigma_p^2$ ”计算。式中: σ_{mg}^2 为主基因方差, σ_p^2 为表型方差, σ_{pg}^2 为多基因方差。

2 结果与分析

2.1 爆裂玉米淀粉含量的次数分布

图 1—4 是 6 个爆裂玉米家系世代淀粉含量的次数分布曲线。由图 1—4 可以看出,吉爆 902 杂交组合的淀粉含量无杂种优势存在, $B_{1:2}$ 和 $F_{2:3}$ 家系为 3 峰分布, $B_{2:2}$ 家系为双峰分布,表明该组合有主基因控制淀粉含量的表现。

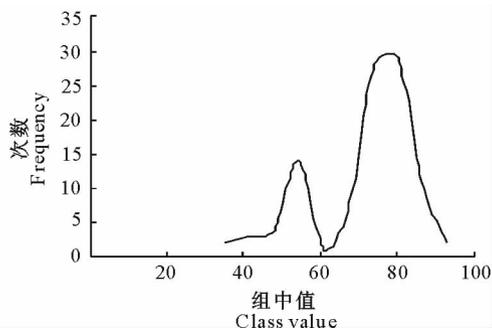


图 2 $B_{2:2}$ 家系世代淀粉含量的次数分布

Fig. 1 Frequency distribution diagram of starch content among $B_{2:2}$ family generations

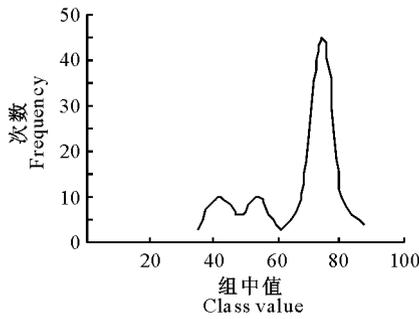


图 3 B_{1,2}家系世代淀粉含量的次数分布

Fig. 3 Frequency distribution of starch content among B_{1,2} family generations

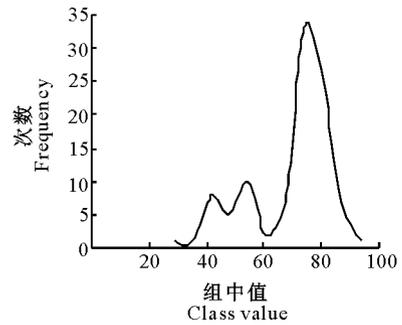


图 4 F_{2,3}家系世代淀粉含量的次数分布

Fig. 4 Frequency distribution of starch content among F_{2,3} family generations

2.2 爆裂玉米淀粉含量的主基因+多基因混合遗传模型

用作物数量性状主基因+多基因遗传模型的多世代联合分析方法,对 P₁×P₂ 组合的 6 个家系世代群体的淀粉含量进行分析,由表 1 可见,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。其中以 D-2 模型的 AIC 值最小,为 2 580.252 7。可见,爆裂玉米 P₁×P₂ 组合淀粉含量的遗传受 1 对主基因控制。

表 1 基于 IECM 算法估计的爆裂玉米淀粉含量 24 种遗传模型极大对数似然函数值和 AIC 值

Table 1 IECM algorithm using the popcorn estimated starch content of 24 kinds of great genetic model of the log-likelihood function values and AIC values

模型 Model	极大对数似然函数值 Maximum likelihood estimated value	AIC 值 AIC value	模型 Model	极大对数似然函数值 Maximum likelihood estimated value	AIC 值 AIC value
A-1	-2 042.199 7	4 092.399 4	D	-1 324.037 0	2 672.074 0
A-2	-2 700.821 0	5 407.642 1	D-1	-1 298.605 2	2 615.210 4
A-3	-1 690.925 5	3 387.851 1	D-2	-1 282.126 3	2 580.252 7
A-4	-1 693.107 4	3 392.214 8	D-3	-1 297.857 4	2 611.714 8
B-1	-1 317.310 4	2 654.620 9	D-4	-1 329.255 9	2 674.511 7
B-2	-1 363.363 4	2 738.726 8	E	-1 324.142 2	2 684.284 4
B-3	-1 389.462 8	2 786.925 5	E-1	-1 305.126 5	2 640.252 9
B-4	-1 397.693 2	2 801.386 5	E-2	-1 349.517 7	2 721.035 4
B-5	-1 395.776 0	2 799.552 0	E-3	-1 384.573 6	2 787.147 2
B-6	-1 396.377 6	2 798.755 1	E-4	-1 384.035 5	2 784.071 0
C	-1 368.923 6	2 747.847 2	E-5	-1 384.570 1	2 787.140 4
C-1	-1 384.595 0	2 773.189 9	E-6	-1 389.634 7	2 794.187 6

经适合性测验,确定 D-2 模型是 P₁×P₂ 组合淀粉含量的最适模型(表 2)。由此可见,P₁×P₂ 组合爆裂玉米淀粉含量的遗传体系由 1 对加性主基因+

加性-显性多基因组成,淀粉含量的表现是主基因和多基因共同作用的结果。

表 2 爆裂玉米淀粉含量 D-2 模型的适合性测验

Table 2 Popcorn starch content suitable for D-2 model test

模型 Model	群体 Group	U ₁ ²	U ₂ ²	U ₃ ²	nW ²	D _n
D-2	P ₁	0.01(0.92)	0.00(0.96)	0.04(0.84)	0.016(>0.05)	0.077(>0.05)
	F ₁	0.23(0.63)	0.00(0.98)	3.88(0.06)	0.140(>0.05)	0.289(>0.05)
	P ₂	0.01(0.91)	0.19(0.67)	1.64(0.20)	0.136(>0.05)	0.188(>0.05)
	B _{1,2}	10.30(0.00)	9.06(0.00)	0.15(0.70)	1.474(<0.05)	0.210(<0.05)
	B _{2,2}	17.14(0.00)	14.97(0.00)	0.31(0.58)	2.028(<0.05)	0.260(>0.05)
	F _{2,3}	0.08(0.78)	0.00(0.96)	0.84(0.39)	0.170(>0.05)	0.107(>0.05)

注:nW² 的 5%显著值为 0.461,U₁²、U₂² 和 U₃² 栏中括号内数字为理论分布值。

Note: Values of nW² at 5% significance level is 0.461; the number in brackets in U₁², U₂² and U₃² column is the distribution value in theory.

2.3 爆裂玉米淀粉含量性状遗传参数的估计

根据爆裂玉米 6 个家系世代淀粉含量资料最适模型(D-2 模型)的分布参数,计算极大对数似然函数值,利用重复试验的平均数据资料,估计相应的遗传参数。由表 3 可知, $P_1 \times P_2$ 组合爆裂玉米淀粉含量的遗传体系由 1 对主基因+多对多基因构成。爆裂玉米 6 个家系淀粉含量的总体均值 $m = 69.361 0$ 。主基因存在加性效应值;多基因存在加性和显性效应。主基因的加性效应值(d)为负值,绝对值较大,其值为 $-10.064 3$ 。多基因效应中,多基因的加性效应值($[d]$)为 $8.637 1$,多基因的显性

效应值($[h]$)为 $-5.179 7$,可见多基因的加性效应值明显高于多基因显性效应值,表明 $P_1 \times P_2$ 组合淀粉含量的遗传主要受加性效应基因控制,显性效应基因作用相对较小,多基因效应对该组合淀粉含量的影响较大。 $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 家系群体淀粉含量主基因的遗传率(h_{mg}^2)分别为 13.86% , 80.96% ;多基因的遗传率(h_{pg}^2)分别为 70.51% , 2.91% 。 $F_{2:3}$ 家系主基因遗传率为 82.55% ,多基因遗传率为 3.27% 。总体而言,吉爆 902 杂种组合淀粉含量的遗传主要由主基因加性效应所决定。

表 3 爆裂玉米淀粉含量 D-2 模型遗传参数的估计

Table 3 Popcorn starch content of D-2 model estimates of genetic parameters

一阶参数 1st order parameter	估计值 Estimate	二阶参数 2nd order parameter	估计值 Estimate		
			$B_{1:2}$	$B_{2:2}$	$F_{2:3}$
m	69.361 0	σ_p^2	182.741 0	177.096 5	201.437 2
d	-10.064 3	σ_{mg}^2	25.322 5	143.371 2	166.286 2
$[d]$	8.637 1	σ_{pg}^2	128.852 1	5.159 1	6.584 6
$[h]$	-5.179 7	σ_e^2	28.566 2	28.566 2	28.566 2
		$h_{mg}^2 / \%$	13.86	80.96	82.55
		$h_{pg}^2 / \%$	70.51	2.91	3.27

注: σ_e^2 :环境方差。

Note: σ_e^2 :Environmental variance.

由表 3 可见, $B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 家系群体主基因遗传率较高,分别为 80.96% 和 82.55% ,多基因的遗传率分别为 2.91% 和 3.27% 。表明这 2 个家系世代主基因决定了淀粉含量表型变异的 80.96% 和 82.55% ,多基因决定了淀粉含量表型变异的 2.91% 和 3.27% 。主基因+多基因决定了淀粉含量表型变异的 83.87% 和 85.82% ,尚有 $16.13\% \sim 14.18\%$ 是由环境因素决定的。

当 $B_{2:2}$ 家系世代主基因为增效基因时,其可决定的淀粉含量为: $m + d = 69.361 0 - 10.064 3 = 59.296 7$;当主基因为减效基因时,可决定的淀粉含量为: $m - d = 79.425 3$,假定 P_1 淀粉含量的基因型为 aa, P_2 淀粉含量的基因型为 AA,杂种基因型为 Aa,则 $F_{2:3}$ 的家系群体共有 3 种基因型,即 $1(AA) : 2(Aa) : 1(aa)$,其淀粉含量估计如下:

基因型 AA 家系的淀粉含量为:

$$m + d + [d] + [h] = 69.361 0 - 10.064 3 +$$

$$8.637 1 - 5.179 7 = 67.933 8 - 5.179 7 = 62.754 1;$$

基因型 Aa 家系的淀粉含量为:

$$m + d - d + [d] + [h] = 69.361 0 + 8.637 1 -$$

$$5.179 7 = 72.818 4;$$

基因型 aa 家系的淀粉含量为:

$$m - d + [d] + [h] = 69.361 0 - (-10.064 3) +$$

$$8.637 1 - 5.179 7 = 82.882 7。$$

在 $F_{2:3}$ 家系群体中,不同基因型家系间淀粉含量差异较大。这可能与亲本淀粉含量差异较小有关。从图 4 $F_{2:3}$ 家系群体淀粉含量的次数分布看,淀粉含量出现超亲分离,表明通过遗传改良提高玉米淀粉含量是有潜力可挖的。

3 讨论

数量性状由一组效应大小不同的基因所控制,其中效应大的易于觉察的表现为主基因,效应小的不易觉察的表现为多基因。主基因+多基因遗传模型是数量性状的通用模型,单纯主基因模型和单纯多基因模型只是数量性状遗传中的特殊情况。20 世纪 70 年代初,Elstont 和 Stewart^[20-21] 就提出了“一个主基因和多基因”的遗传模型,并用于人类系谱数据的遗传分析。利用主基因+多基因遗传模型不但能检测主基因的存在,而且能计算主基因的遗传率,该研究方法对育种工作具有非常重要的意义。如果一个数量性状由少数主基因控制,则一般采用主基因的育种方法,通过杂交、回交转移主基因;如果一个数量性状由主基因和多基因共同控制,则需明确是主基因为主,还是多基因为主,以便采用相应的育种方法^[22]。刘向辉^[23] 用 9 个爆裂玉米自交系,

通过完全双列杂交,研究了爆裂玉米自交系及其杂交组合的若干品质性状的配合力、遗传力、相关性等,结果表明爆裂玉米膨胀倍数的一般配合力,与总淀粉、直链淀粉、爆花率的一般配合力呈显著正相关;通径分析表明,爆花率、直链淀粉均以基因加性效应为主,品质性状的狭义遗传力大小顺序为爆花率>直链淀粉>千粒质量>膨胀倍数>总淀粉。本研究认为,爆裂玉米吉爆902组合淀粉含量的遗传由1对加性主基因控制,伴随着加性-显性多基因修饰作用。多基因显性效应为负,表明多基因显性效应使淀粉含量降低。这一研究结论与经典数量遗传分析的淀粉含量由1对主基因遗传的结论相一致^[24]。但本研究不仅鉴别出主基因和多基因的遗传效应,而且分别计算出了主基因和多基因的遗传率。

4 结 论

应用主基因+多基因混合遗传模型多世代联合分析方法,对爆裂玉米吉爆902杂交组合后代的淀粉含量进行了遗传分析。结果表明,爆裂玉米的淀粉含量主要由1对加性主基因+多基因所控制,主基因加性效应为负,对淀粉含量有降低作用,多基因加性效应为正,使淀粉含量增加,主基因加性效应绝对值大于多基因加性效应绝对值。该杂交组合的淀粉含量不存在杂种优势,多基因显性效应使 F_1 代淀粉含量降低; $B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 2个世代家系群体淀粉含量的主基因遗传率较高,分别为80.96%和82.55%。综合以上研究,从理论上讲,应在早代进行爆裂玉米淀粉含量的选择。

[参考文献]

[1] 张海艳. 爆裂玉米籽粒品质及淀粉粒形态分析 [J]. 华北农学报, 2009, 24(增刊): 307-308.
Zhang H Y. Popcorn grain quality and starch granule morphology analysis [J]. Journal of North China Agricultural, 2009, 24 (Suppl.): 307-308. (in Chinese)

[2] Letchworth M B, Lambert R J. Pollen parent effects on oil, protein and starch concentration in maize kernels [J]. Crop Sci, 1998, 38: 363-367.

[3] Goldman I L, Rocheford T R, Dudley J W. Quantitative trait loci influence protein and starch concentration in the collections of maize strains [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1993, 87: 217-224.

[4] Berke T G, Rocheford T R. Quantitative trait loci for flowering, plant and ear height, and kernel traits in maize [J]. Crop Sci, 1995, 35: 1542-1549.

[5] 陈彦惠. 玉米育种学 [M]. 郑州: 河南科学技术出版社, 1996: 131-132.
Chen Y H. Maize breeding [M]. Zhengzhou: Henan Science and Technology Press, 1996: 131-132. (in Chinese)

[6] 段民孝, 郭景伦, 王元东. 利用近红外透射分析仪快速测定玉米籽粒品质的初步研究 [J]. 华北农学报, 2003, 18(1): 37-40.
Duan M X, Guo J L, Wang Y D. Using near-infrared transmission analyzer rapid determination of a preliminary study of the quality of maize grain [J]. Journal of North China Agricultural, 2003, 18(1): 37-40. (in Chinese)

[7] 潘相文, 金 益, 王立丰. 玉米部分品质指标的遗传变异研究 [J]. 东北农业大学学报, 2002, 33(4): 331-336.
Pan W X, Jin Y, Wang L F. Some quality indicators of maize genetic variation [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2002, 33(4): 331-336. (in Chinese)

[8] 王振华, 王懿波, 王永普. 普通玉米主要品质性状的杂种优势及其相关性分析 [J]. 河南农业科学, 1998(2): 3-6.
Wang Z H, Wang Y P, Wang Y P. Normal maize quality traits Heterosis and correlation analysis [J]. Henan Agricultural Sciences, 1998(2): 3-6. (in Chinese)

[9] Curtis J J, Brunson A M, Hubbard J E, et al. Effect of the pollen parent on oil content of the corn krenel [J]. Agron J, 1956, 48: 551-555.

[10] Lambert R J. High oil corn hybrids [G]//Hallauer A R. Specialty Corns. Washington D C: CRC Press, 2001: 131-154.

[11] Miller P A, Brimhall B. Factors influencing the oil and protein content of corn grain [J]. Agron J, 1951, 43: 305-311.

[12] Garwood D L, Weber E J, Lambert R J, et al. Effect of different cytoplasm on oil, fatty acids, plant height, and ear height in maize (*Zea mays* L.) [J]. Crop Science, 1970, 10: 39-41.

[13] Pollmer W G, Klein D, Dhillon B S. Differences in reciprocal crosses of maize inbred lines diverse for protein content [J]. Euphytica, 1979, 28: 325-328.

[14] Hunter R B, Gamble E E. Effect of cytoplasmic source on the performance of double cross hybrids in maize, *Zea mays* L. [J]. Crop Sci, 1968, 3: 278-280.

[15] 魏良明, 戴景瑞, 张义荣. 玉米淀粉含量的杂种优势与基因效应分析 [J]. 作物学报, 2005, 31(7): 833-837.
Wei L M, Dai J R, Zhang Y R. Corn starch content heterosis and gene effects [J]. Journal of Crop, 2005, 31(7): 833-837. (in Chinese)

[16] Lubberstedt T, Melchinger A E, Schon C C, et al. QTL mapping in testcrosses of European flint lines of maize. I: Comparison of different testers for forage yield traits [J]. Crop Science, 1997, 37(3): 921-931.

[17] 宋秀芳. 玉米籽粒油分 QTL 定位及相关性状分析 [D]. 北京: 中国农业大学, 2003: 59-60.
Song X F. Identification of QTL for kernel oil content and analysis of related traits in maize [D]. Beijing: China Agricultural University, 2003: 59-60. (in Chinese)