

网络出版时间:2022-07-28 12:06 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2023.02.003
网络出版地址:https://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20220727.1645.015.html

糯玉米种子活力性状的主基因+ 多基因混合遗传分析

蒋 锋^{1,2}, 闫 艳¹, 黄正刚¹, 梁日朗¹, 梁泽恩¹, 刘鹏飞^{1,2}

(1 仲恺农业工程学院 农业与生物学院, 广东 广州 510225; 2 广州市岭南特色作物种质资源研究与利用重点实验室, 广东 广州 510225)

[摘 要] **【目的】**探索鲜食型糯玉米种子活力的遗传模型,为糯玉米种子活力研究提供理论基础。**【方法】**以种子活力有显著差异的糯玉米自交系 N34(P_1)和 N56(P_2)为亲本,配制 F_1 、 B_1 、 B_2 、 F_2 群体,利用主基因+多基因混合遗传模型分析方法,对种子活力 3 个相关指标(发芽势、电导率和活力指数)的遗传模型进行分析。**【结果】**鲜食糯玉米发芽势最佳遗传模型为 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因混合遗传模型, B_1 、 B_2 和 F_2 主基因遗传率分别为 66.62%,49.10%和 92.94%;电导率最佳遗传模型为 1 对加性-显性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型, B_1 、 B_2 和 F_2 主基因遗传率分别为 57.75%,57.96%和 65.14%;活力指数最佳遗传模型是 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型, B_1 、 B_2 和 F_2 主基因遗传率分别为 66.49%,48.02%和 89.49%。3 个性状均以主基因遗传为主。**【结论】**在育种实践中,对糯玉米种子活力的遗传改良和选择可在低世代进行,同时可采用聚合回交或轮回选择来积累有效修饰基因和微效基因,以提高育种效率。

[关键词] 糯玉米;种子活力;主基因+多基因混合遗传模型;主基因遗传

[中图分类号] S513.032

[文献标志码] A

[文章编号] 1671-9387(2023)02-0022-08

Mixed major genes and polygenes inheritance analyses for seed vigor traits in waxy corn

JIANG Feng^{1,2}, YAN Yan¹, HUANG Zhenggang¹, LIANG Rilang¹,
LIANG Ze'en¹, LIU Pengfei^{1,2}

(1 College of Agriculture and Biology, Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou, Guangdong 510225, China;

2 Guangzhou Key Laboratory for Research and Development of Crop Germplasm Resources, Guangzhou, Guangdong 510225, China)

Abstract: **【Objective】** This study explored the genetic model for seed vigor traits of waxy corn to improve related researches. **【Method】** The waxy corn inbred lines N34(P_1) and N56(P_2) with significant difference in seed vigor were crossed as parents to produce F_1 , B_1 , B_2 and F_2 populations. The mixed major gene and polygenes inheritance analysis method was used to conduct models for germination potential, electrical conductivity and vigor index. **【Result】** The optimal genetic model for germination was a mixed model of two additive-dominant-epistatic major genes plus additive-dominant-epistatic polygenes. The heritability of major genes in B_1 , B_2 and F_2 was 66.62%, 49.10% and 92.94%, respectively. The optimal genetic model for conductivity was a mixed model of one additive-dominant major gene plus additive-dominant polygenes.

[收稿日期] 2022-01-04

[基金项目] 广东省高校优秀青年人才培养计划项目(2012LYM_0078);广州市岭南特色作物种质资源研究与利用重点实验室项目(202002010010)

[作者简介] 蒋 锋(1980—),男,安徽马鞍山人,副教授,博士,硕士生导师,主要从事作物遗传育种研究。
E-mail: breakthrough@139.com

[通信作者] 刘鹏飞(1982—),男,甘肃会宁人,副教授,博士,硕士生导师,主要从事作物遗传育种研究。
E-mail: 774990480@qq.com

The heritability of major genes in B_1 , B_2 and F_2 was 57.75%, 57.96% and 65.14%, respectively. The optimal genetic model for vigor index was a mixed model of two additive-dominant-epistatic major genes plus additive-dominant polygenes, and the heritability of major genes in B_1 , B_2 and F_2 was 66.49%, 48.02% and 89.49%, respectively. All the three traits were dominated by heritability of major genes. 【Conclusion】 In breeding practice, genetic improvement and selection of waxy corn seed vigor can be carried out in low generations, and polymeric backcross or recurrent selection can be used to accumulate effective modifier genes and minor genes to improve breeding efficiency.

Key words: waxy corn; seed vigor; major gene+polygene mixture genetic model; major gene inheritance

种子是玉米高产优质的基础^[1],其质量直接决定玉米的品质与产量^[2]。种子活力是指种子在田间条件下形成强健幼苗的能力^[3]。高活力玉米种子抗逆性强、耐贮存,能快速萌发形成叶绿素含量高的幼苗,具有更显著的产量提升潜能及生长优势;低活力玉米种子发芽速度慢,在不良环境中出苗率低或不出苗,最终导致作物产量降低^[4-5]。种子活力的主要考察指标有发芽率、发芽势、发芽指数和活力指数等,这些性状通常是由多基因控制的可遗传数量性状^[6]。王建军^[7]研究表明,玉米种子的发芽势和活力指数与种子的成苗能力和产量呈正相关,可用来衡量种子活力。祝煜中等^[8]和刘子凡等^[9]研究表明,种子的浸出液电导率与种子发芽势、活力指数呈显著负相关,能较好地衡量种子活力情况。

玉米种子活力具有明显的加性遗传效应和杂种优势^[10],其大小主要由遗传基础决定,不同品种种子活力有显著差异^[11]。研究种子活力的遗传规律、定位相关基因,是高效利用高活力种质资源最经济有效的途径。在玉米种子活力相关基因挖掘方面, Youssef 和 Juvik^[12]利用 QTL 和分子辅助标记选择,使 3 个甜玉米自交系的发芽率分别提高了 40.8%, 30.2% 和 28.2%。赵瑞芳^[13]对与种子活力性状相关的 5 个性状进行 QTL 定位,共得到 9 个 QTL。Liu 等^[14]通过对不同成熟度种子的遗传分析,共定位到 16 个与种子发芽率、发芽势、发芽指数和活力指数等性状相关的 QTL。宁洽^[15]在标准发芽条件下,定位到 4 个发芽势相关 QTL,其分布在第 1、6 和 7 染色体上;在低温胁迫下,定位到 1 个发芽势相关 QTL,位于第 10 染色体上。韩赞平等^[16]在 2 个重组自交系群体中对发芽率、发芽势等 7 个种子活力相关性状进行定位,分别得到 24 和 40 个相关 QTL。祝煜中^[17]定位到 9 个与玉米种子发芽势和活力指数相关的 QTL,分别位于第 7 和 10 染色体上。Han 等^[18]利用 SNP 标记,采用人工老化的方法对 2 个玉米 RIL 群体的种子活力进行分析,共检

测到 65 个 QTL 位点。余宁安等^[19]在 2 种不同温度环境下对玉米种子的发芽势、发芽率、活力指数等 7 个与种子活力相关的性状进行定位,分别定位到 6 个和 7 个种子活力相关 QTL。

用盖钧镒^[20]提出的植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型分析方法可以鉴别主基因,检测出多基因效应、基因间的交互作用和上位性以及基因与环境间的互作,并给出目标性状的最佳遗传模型及遗传参数^[21]。此方法在玉米株型^[22]、品质^[23]、抗性^[24]等相关性状研究中应用较多,而对糯玉米种子活力性状的相关研究主要集中在表型鉴定及 QTL 定位方面,关于其遗传模型的研究报道较少。本研究运用主基因+多基因混合遗传模型,以种子活力差异较大的糯玉米自交系 N34(种子活力高)和 N56(种子活力低)配制杂交组合,并以其杂交和回交产生的 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 共 6 个世代的种子为材料,分析糯玉米种子发芽势、电导率和活力指数的遗传模型和遗传效应,以期为提高糯玉米种子活力研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验选用糯玉米高活力自交系 N34(P_1)作为母本,用种子活力低的糯玉米自交系 N56(P_2)作为父本,2 个自交系均由仲恺农业工程学院作物研究所提供。

1.2 田间试验设计

2015 年秋,在广州番禺钟村仲恺农业工程学院的教学科研基地种植种子活力有显著差异的糯玉米自交系 N34 和 N56,杂交后获得 F_1 代种子。2016 年春,种植亲本 P_1 、 P_2 和 F_1 代,并通过 F_1 自交获得 F_2 代种子, F_1 与亲本 P_1 回交获得 B_1 代种子, F_1 与亲本 P_2 回交得到 B_2 代种子。2016 年秋,在钟村农场试验地同时播种 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 和 B_2 世代群体,每个世代设 1 个小区,小区内每垄播种 2 行,行

长 5.0 m,每行种植 15 株,其中 P₁、P₂、F₁ 各播种 10 行,B₁、B₂、F₂ 各播种 20 行,在各小区周围种植保护行。授粉后 45 d 收获玉米果穗,用于测定 6 个世代各单株果穗的种子活力,P₁、P₂、F₁、B₁、B₂ 和 F₂ 分别测定 30,30,30,236,172 和 280 株。

1.3 测定指标及方法

种子发芽势、电导率、活力指数的测定参照杜清福等^[25]的方法。

1.4 数据处理

试验数据采用 DPS18.0 软件及 Microsoft Excel 2010 进行整理,并对 P₁、P₂、F₁、B₁、B₂、F₂ 6 个世代种子的发芽势、电导率和活力指数进行频数分布统计。参照盖钧镒等^[26]的多世代联合分析方法,应用华中农业大学章元明教授开发的基于 R 语言的遗传分析分离软件 SEA v2.0^[27],计算 24 种模型的极大似然函数值和赤池信息准则(AIC)值,确定各个模型的符合程度。通过 AIC 值筛选备选模型,再

进行适合性检验,确定最佳遗传模型,然后应用最大期望迭代算法(IECM)结果最小二乘法估算遗传参数,对试验结果进行分析。

2 结果与分析

2.1 多世代糯玉米种子活力性状的描述统计

从表 1~3 可以看出,N34 和 N56 种子的发芽势、电导率和活力指数各世代均值差异均较大。N34 种子发芽势均值高于 N56,F₁、B₁、F₂ 代种子发芽势均值均高于 2 个亲本,B₂ 代种子发芽势均值介于 2 个亲本之间。N34 种子电导率均值低于 N56,F₁、B₁、B₂、F₂ 代种子电导率均值均介于 2 个亲本之间。N34 种子活力指数均值高于 N56,F₁、B₁、F₂ 代种子活力指数均值均高于 2 个亲本,B₂ 代种子活力指数均值介于 2 个亲本之间。表明糯玉米 N34×N56 组合多世代种子活力性状分布均较连续并且显示多峰值,可以进行进一步遗传分析。

表 1 糯玉米 6 个世代种子发芽势的分布

Table 1 Distribution of seed germination potential in six basic populations

群体 Population	发芽势/% Germination potential	发芽势分布(株数) Germination potential distribution (Number)													合计 Number
		37.5-	42.5-	47.5-	52.5-	57.5-	62.5-	67.5-	72.5-	77.5-	82.5-	87.5-	92.5-	97.5-	
P ₁ (N34)	65.3±3.0					5	15	10							30
P ₂ (N56)	45.4±2.8	7	13	10											30
F ₁	87.5±3.5										18	8	4		30
B ₁	73.0±12.7	2	7	11	16	13	24	31	30	45	29	16	12		236
B ₂	64.4±12.2	4	16	10	19	33	25	21	21	11	4	6	2		172
F ₂	68.6±15.1	6	13	30	24	27	43	27	22	27	25	13	18	5	280

注:37.5-表示区间[37.5,42.5),42.5-表示区间[42.5,47.5),其余类推。表 2、表 3 数据同。
Note:37.5- and 42.5- indicate interval [37.5,42.5),[42.5,47.5),respectively. Data in Table 2 and 3 is the same.

表 2 糯玉米 6 个世代种子电导率的分布

Table 2 Distribution of seed electrical conductivity in six basic populations

群体 Population	电导率/(mS·cm ⁻¹) Electrical conductivity	电导率分布(株数) Electrical conductivity(Number)												合计 Number
		5.7-	6.1-	6.5-	6.9-	7.3-	7.7-	8.1-	8.5-	8.9-	9.3-	9.7-		
P ₁ (N34)	6.9±0.11			20	10								30	
P ₂ (N56)	8.7±0.14								28	2			30	
F ₁	8.0±0.12						25	5					30	
B ₁	7.5±0.74	5	20	43	38	45	42	30	8	5			236	
B ₂	8.4±0.64			2	7	20	31	45	33	21	10	3	172	
F ₂	7.9±0.82	5	11	25	28	41	49	59	35	19	6	2	280	

表 3 糯玉米 6 个世代种子活力指数的分布

Table 3 Distribution of seed vigor index in six basic populations

群体 Population	活力指数/% Vigor index	活力指数分布 (株数) Vitality index distribution (Number)												合计 Number
		1.8-	2.0-	2.2-	2.4-	2.6-	2.8-	3.0-	3.2-	3.4-	3.6-	3.8-		
P ₁ (N34)	2.85±0.10					7	22	1					30	
P ₂ (N56)	2.20±0.14		16	12	2								30	
F ₁	3.02±0.12						17	11	2				30	
B ₁	2.94±0.40	2	8	17	22	28	42	54	40	16	7		236	
B ₂	2.68±0.41	6	16	23	31	35	25	22	4	6	4		172	
F ₂	2.88±0.52	9	20	30	35	40	36	25	34	22	17	12	280	

2.2 糯玉米种子活力性状最优遗传模型的确定

力指数 24 个遗传模型的 AIC 值,结果见表 4。

使用软件计算糯玉米种子的发芽势、电导率、活

表 4 糯玉米 N34×N56 组合种子活力指标 24 种遗传模型的 AIC 值

Table 4 AIC values of 24 genetic models of seed viability combined with N34×N56 in waxy maize

模型 Model	发芽势 Germination potential	电导率 Electrical conductivity	活力指数 Vigor index	模型 Model	发芽势 Germination potential	电导率 Electrical conductivity	活力指数 Vigor index
1MG-AD	6 172.328	1 554.691	871.030	MX1-AD-ADI	6 001.098	1 420.246	706.778*
1MG-A	6 306.342	1 574.913	909.576	MX1-AD-AD	5 985.019	1 412.058*	709.323
1MG-EAD	6 256.767	1 736.830	898.572	MX1-A-AD	5 999.099	1 414.058*	707.323
1MG-NCD	6 359.309	1 652.029	973.701	MX1-EAD-AD	6 024.276	1 433.922	729.795
2MG-ADI	6 091.153	1 545.267	774.862	MX1-NCD-AD	6 023.273	1 415.139*	711.916
2MG-AD	6 094.251	1 552.393	773.352	MX2-ADI-ADI	5 968.010*	1 431.464	698.047*
2MG-A	6 385.912	1 801.503	1 092.203	MX2-ADI-AD	6 012.227	1 425.170	688.132*
2MG-EA	6 306.883	1 614.434	926.095	MX2-AD-AD	5 977.881*	1 418.940	726.005
2MG-CD	6 241.945	/	897.405	MX2-A-AD	5 973.630*	1 418.230	714.916
2MG-EAD	6 239.932	/	895.379	MX2-EA-AD	6 008.365	1 421.387	707.402
PG-ADI	6 015.078	1 437.873	733.780	MX2-CD-AD	6 033.186	1 436.004	744.788
PG-AD	6 029.883	1 431.919	740.927	MX2-EAD-AD	6 324.979	/	788.365

注：* 表示筛选出的 AIC 较小的备选遗传模型；“/”表示性状不符合该模型,软件不予计算其 AIC 值。
Note: *. indicates selected alternative genetic models with smaller AIC. “/” indicates the trait obviously does not conform to the model,and the software haven’t calculate its AIC value.

由表 4 可见,糯玉米种子发芽势 AIC 值较小的是 MX2-ADI-ADI、MX2-AD-AD 和 MX2-A-AD 模型;进一步对 3 个备选模型进行适合性检验,结果表明 3 个模型的适合性检验结果均有 1 个差异显著($P<0.05$),且 MX2-ADI-ADI 的 AIC 值最小,表明该模型为 N34×N56 组合种子发芽势的最优模型,即糯玉米种子发芽势表现由 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因混合遗传控制。

由表 4 可知,糯玉米种子电导率 AIC 值较小的是 MX1-AD-AD、MX1-A-AD 和 MX1-NCD-AD 模型;进一步对 3 个备选模型进行适合性检验,结果表明 3 个模型的适合性检验结果均有 1 个差异显著($P<0.05$),且 MX1-AD-AD 的 AIC 值最小,表明 N34×N56 组合糯玉米种子电导率的最优模型为

MX1-AD-AD,即糯玉米种子电导率表现由 1 对加性-显性主基因+加性-显性多基因混合遗传控制。

由表 4 还可以看出,糯玉米种子活力指数 AIC 值较小的是 MX2-ADI-AD、MX1-AD-ADI 和 MX2-ADI-ADI 模型;进一步对 3 个备选模型进行适合性检验,结果表明 MX1-AD-ADI 的适合性检验结果有 5 个差异显著($P<0.05$),MX2-ADI-ADI 和 MX2-ADI-AD 的适合性检验结果均有 1 个差异显著($P<0.05$),且 MX2-ADI-AD 的 AIC 值最小,表明 N34×N56 组合种子活力指数的最优模型为 MX2-ADI-AD,即糯玉米种子活力指数表现由 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因混合遗传控制。

最优模型下 N34×N56 组合 F₂ 世代种子活力性状的频数分布见图 1。

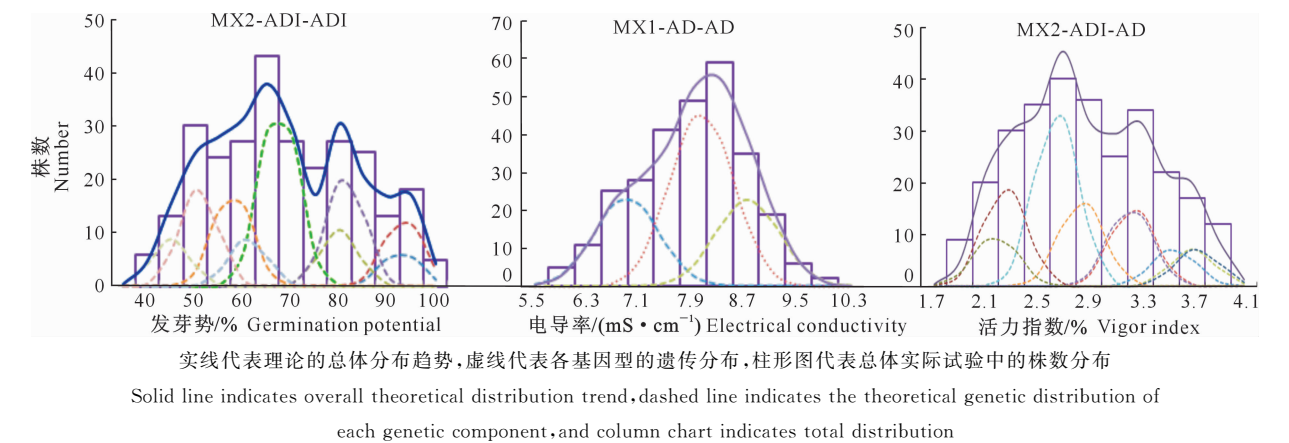


图 1 最优模型下 N34×N56 组合 F₂ 世代种子活力性状的频数分布
Fig. 1 Distribution of seed vigor traits in F₂ population from N34 and N56 cross under optimal model

由图 1 可以看出,糯玉米种子发芽势 F_2 群体中 9 个基因型分布比为 1:2:1:2:4:2:1:2:1,电导率 F_2 群体中 3 个基因型分布比为 1:2:1,种子活力 F_2 群体中 9 个基因型分布比为 1:2:1:2:4:2:1:2:1。糯玉米种子发芽势、电导率和活力指数分别在 MX2-ADI-ADI、MX1-AD-AD 和 MX2-ADI-AD 遗传模型下, F_2 群体的各基因型理

论分布、总体理论频数分布与实际频数分布的拟合趋势基本一致。

2.3 糯玉米种子活力性状遗传模型的参数估计

根据已确定的 3 个糯玉米种子活力性状的最适遗传模型和 IECM 估算方法^[28],分别对种子活力性状的 B_1 、 B_2 和 F_2 3 个分离群体进行遗传参数估计,结果见表 5 和表 6。

表 5 糯玉米种子活力性状的一阶遗传参数

Table 5 Genetic first order parameters of waxy corn seed vigor traits

参数 Parameter	估计值 Estimated value			参数 Parameter	估计值 Estimated value		
	发芽势 Germination potential	电导率 Electrical conductivity	活力指数 Vigor index		发芽势 Germination potential	电导率 Electrical conductivity	活力指数 Vigor index
m	—	7.82	2.95	d_a	16.67	—	0.34
d	—	−0.93	—	d_b	7.21	—	0.34
h	—	0.19	—	h_a	−1.85	—	−0.27
$[d]$	—	0.01	−0.38	h_b	2.35	—	−0.26
$[h]$	—	0.01	0.70	i	−0.80	—	−0.43
m_1	42.24	—	—	j_{ab}	4.57	—	0.15
m_2	89.76	—	—	j_{ba}	4.55	—	−0.16
m_3	70.09	—	—	l	−4.43	—	0.18
m_4	58.55	—	—	h_a/d_a	−0.11	—	−0.79
m_5	78.93	—	—	h_b/d_b	0.33	—	−0.76
m_6	66.13	—	—				

注: m . 总体均值; $m_1\sim m_6$. 分别为 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 、 F_2 的平均值; d . 主基因加性效应; 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 . 主基因显性效应; 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; $[d]$. 多基因的加性效应值; $[h]$. 多基因的显性效应值; i . 主基因加性×加性互作效应; j_{ab} . 第 1 对主基因加性×第 2 对主基因显性互作效应; j_{ba} . 第 2 对主基因加性×第 1 对主基因显性互作效应; l . 主基因显性×显性互作效应; 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。

Note: m . Total phenotypic mean; $m_1\sim m_6$. Average numbers of P_1 , P_2 , F_1 , B_1 , B_2 and F_2 , respectively; d . Major gene additive effect; d_a . Additive effect of the first pair of major genes; d_b . Second additive effect on major gene; h . Dominant effect of major gene; h_a . First dominant effect on major gene; h_b . Second dominant effect on major gene; $[d]$. Polygene additive effect; $[h]$. Polygene dominant effect; i . Major gene additive×additive interaction; j_{ab} . First major gene additive×second major gene dominant interaction; j_{ba} . Second major gene additive×first major gene dominant interaction; l . Major gene dominant×dominant interaction; h_a/d_a . Dominance of the first major gene; h_b/d_b . Dominance of the second major gene.

表 6 糯玉米种子活力性状的二阶遗传参数

Table 6 Genetic second order parameters of waxy corn seed vigor traits

世代 Generation	二阶参数 Second order parameter	估计值 Estimated value		
		发芽势 Germination potential	电导率 Electrical conductivity	活力指数 Vigor index
B_1	σ_p^2	163.12	0.54	0.16
	σ_{mg}^2	108.67	0.31	0.11
	σ_{pg}^2	44.71	0.21	0.04
	$h_{mg}^2/\%$	66.62	57.75	66.49
	$h_{pg}^2/\%$	27.41	39.45	24.59
B_2	σ_p^2	149.73	0.40	0.17
	σ_{mg}^2	73.52	0.23	0.08
	σ_{pg}^2	66.48	0.15	0.07
	$h_{mg}^2/\%$	49.10	57.96	48.02
	$h_{pg}^2/\%$	44.40	38.28	43.50
F_2	σ_p^2	229.08	0.67	0.27
	σ_{mg}^2	212.91	0.44	0.24
	σ_{pg}^2	6.43	0.22	0.01
	$h_{mg}^2/\%$	92.94	65.14	89.49
	$h_{pg}^2/\%$	2.81	32.61	5.34

注: σ_p^2 . 表型方差; σ_{mg}^2 . 主基因方差; σ_{pg}^2 . 多基因方差; h_{mg}^2 . 主基因遗传率; h_{pg}^2 . 多基因遗传率。

Note: σ_p^2 . Phenotypic variance; σ_{mg}^2 . Major gene variance; σ_{pg}^2 . Multigene variance; h_{mg}^2 . Major gene inheritance rate; h_{pg}^2 . Polygenic inheritance rate.

由表 5 和表 6 可见,糯玉米种子发芽势的最佳遗传模型是 MX2-ADI-ADI。从一阶参数(表 5)来看,种子发芽势受 2 对主基因控制,2 对主基因的加性效应值分别为 16.67 和 7.21,均为正值,表明 2 对主基因的加性效应均为正向效应且第 1 对主基因表现出的加性效应比第 2 对大;2 对主基因的显性效应值分别为 -1.85 和 2.35,表明主基因的显性效应为部分正显性;2 对主基因的显性效应和加性效应的比值分别为 $|h_a/d_a| = 0.11 < 1$, $|h_b/d_b| = 0.33 < 1$,即显性效应值比加性效应值小,表明控制种子发芽势的 2 对主基因均以加性效应遗传为主;2 对主基因加性效应互作的值为 -0.80,显性效应互作的值为 -4.43,表明 2 对主基因加性效应互作与显性效应互作均为负向效应;除此之外,2 对主基因的加性效应与显性效应之间均有互作效应,效应值分别为 4.57 和 4.55。从二阶参数(表 6)来看, B_1 、 B_2 、 F_2 群体中主基因+多基因的遗传率分别为 94.03%,93.50%和 95.75%,且 3 个群体的主基因遗传率均大于多基因遗传率,表明本试验中 $N34 \times N56$ 组合种子发芽势以主基因遗传为主。

由表 5 和表 6 可以看出,糯玉米种子电导率的最佳遗传模型是 MX1-AD-AD。从一阶参数(表 5)来看,种子电导率受 1 对主基因控制,主基因加性效应值为 -0.93,为负值,表明自交系 $N56$ 中含有种子电导率的增效基因;显性效应值为 0.19,为正值,表明主基因的显性效应为正向效应;主基因的显性效应值和加性效应值表现为 $|h| < |d|$,表明主基因的加性效应大于显性效应;微效多基因的加性效应值和显性效应值表现为 $[d]/[h] = 1$,表明种子电导率的微效多基因的加性效应和显性效应同时存在且效应相同。从二阶参数(表 6)来看, B_1 、 B_2 、 F_2 群体中主基因+多基因的遗传率分别为 97.20%,96.24%和 97.75%,且 3 个群体的主基因遗传率均大于多基因遗传率,表明本试验中 $N34 \times N56$ 组合种子电导率以主基因遗传为主。

由表 5 和表 6 还可以看出,糯玉米种子活力指数的最佳遗传模型是 MX2-ADI-AD。从一阶参数来看,种子活力指数受 2 对主基因控制,2 对主基因的加性效应值均为 0.34,均为正值,表明 2 对主基因的加性效应均为正向效应,且效应相同;2 对主基因的显性效应分别为 -0.27 和 -0.26,为负值,表明主基因的显性效应均为负向效应;2 对主基因的显性效应和加性效应的比值分别为 $|h_a/d_a| = 0.79 < 1$, $|h_b/d_b| = 0.76 < 1$,即显性效应值均比加

性效应值小,表明控制种子活力指数的 2 对主基因均以加性效应遗传为主;2 对主基因加性效应互作的值为 -0.43,为负值,表明 2 对主基因的加性效应互作为负向效应,2 对主基因显性效应互作的值为 0.18,为正值,表明 2 对主基因的显性效应互作为正向效应;除此之外还存在 2 对主基因的加性效应与显性效应之间的互作效应以及微效多基因的加性与显性效应。从二阶参数(表 6)来看, B_1 、 B_2 、 F_2 群体中主基因+多基因的遗传率分别为 91.08%,91.52%和 94.83%,且 3 个群体的主基因遗传率均大于多基因遗传率,表明本试验中 $N34 \times N56$ 组合种子活力指数以主基因遗传为主。

3 讨论与结论

种子活力是衡量种子质量的重要指标之一^[29]。高活力的种子能够显著提高种子的耐受性^[30],快速萌发形成叶绿素含量高的幼苗^[31],对后期植株优良形态学建立以及作物高产具有重要意义^[32]。开展作物种子活力相关性状的遗传研究,明确控制种子活力相关性状的基因数目和遗传效应,对选育高活力的作物种子具有重要意义。

目前,利用植物数量性状遗传的主基因+多基因混合遗传模型对作物种子活力性状进行遗传模型分析的研究较多。王州飞^[33]研究表明,盐胁迫下水稻种子发芽 5 d 和 10 d 的活力指数均由 2 对连锁加性上位性主基因+多基因模型控制,主基因遗传率分别为 99.0%和 65.8%;低温胁迫下,水稻种子发芽 16 d 和 23 d 的活力指数由 2 对连锁累加作用主基因+多基因模型控制,主基因遗传率大于 70%,多基因遗传率低于 15%。马延华^[34]研究表明,玉米发芽期相对发芽率的遗传为 2 对加性-上位性主基因+多基因模型,主基因遗传率为 91.57%,多基因遗传率为 78.60%。朱世杨等^[35]研究表明,水稻种子相对发芽率、相对发芽势、相对发芽指数均受 2 对加性-上位性主基因+加性-上位性多基因控制,且 2 对主基因的加性效应大于上位性效应。本研究结果表明,糯玉米种子发芽势的最佳遗传模型为 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因混合遗传模型,种子电导率的最佳遗传模型为 1 对加性-显性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型,种子活力指数的最佳遗传模型为 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型。赵瑞芳^[13]对玉米种子活力性状进行 QTL 定位,在第 2 和第 4 染色体上定位到 2 个种子活力指

数主效 QTL,与本试验 2 对主基因的遗传模型分析结果一致。宁洽^[15]定位到的 4 个 QTL 贡献率分别为 17.25%,16.04%,8.65%和 10.86%;祝煜中^[17]对玉米种子活力基因进行定位,在第 7 染色体定位到 2 个种子发芽势 QTL,贡献率分别为 1.471%和 0.123%;分别在第 7、第 10 染色体定位到 4 个种子活力指数 QTL,贡献率分别为 0.591%,0.219%,0.543%和 0.396%。这与本试验遗传模型分析结果不同,可能是由于亲本的基因型差异导致定位出的活力相关主效 QTL 数目不一致。

叶春萼等^[36]研究表明,玉米种子发芽势的遗传以直接显性效应为主,发芽势的遗传率由直接遗传率、细胞遗传率、母体遗传率组成,总遗传率为 78.4%。陈士林等^[37]对玉米种子活力各性状进行遗传参数估算,结果表明,种子发芽势的狭义遗传率为 39.54%,广义遗传率为 77.43%;种子活力指数的狭义遗传率为 69.13%,广义遗传率为 89.08%。吕师师等^[38]对玉米自交系种子电导率进行遗传分析,发现其广义遗传率为 93.03%,狭义遗传率为 14.87%。以上结果与本试验遗传模型分析结果一致性较高,糯玉米 3 个性状的主基因遗传率皆大于多基因遗传率,以主基因遗传为主,且遗传率较高,受环境影响较小。因此在育种实践中,对糯玉米种子活力的遗传改良和选择可在低世代进行。

糯玉米种子活力性状是多基因控制的复杂数量性状。本试验结果表明,种子活力性状能够稳定地遗传给后代,可通过群体改良、轮回选择积累有效的修饰基因或微效多基因提高种子活力。同时主基因遗传率较高,受环境影响较小,可以在低世代材料中进行有效选择。另外,应用 SEA v2.0 软件计算 3 个分离群体各单株属于不同主基因型的后验概率,有助于确定极端表型个体的主基因型,以便进行育种利用。本试验对玉米种子活力性状进行遗传分析,后期将在此基础上利用分子手段对相关性状进行 QTL 定位,将遗传学分析方法与 QTL 定位结果相结合,以提高结果的准确性。

[参考文献]

[1] 郝楠,李月明,王建华,等. 辽宁制种基地玉米杂交种种子收获期与种子活力关系 [J]. 玉米科学,2017,25(2):94-99.
Hao N, Li Y M, Wang J H, et al. Relationship between seed harvest period and seed vigor on maize in Liaoning seed production area [J]. Journal of Maize Sciences, 2017, 25(2): 94-99.

[2] 石海春,柯永培,傅体华,等. 不同成熟度玉米种子活力的差异性研究 [J]. 四川农业大学学报,2006,24(3):269-271.

Shi H C, Ke Y P, Fu T H, et al. Study on variability of seed vigor of maize in different maturity [J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 2006, 24(3): 269-271.

[3] Finch-Savage W E, Clay H A, Lynn J R, et al. Towards a genetic understanding of seed vigour in small-seeded crops using natural variation in *Brassica oleracea* [J]. Plant Science, 2010, 179(6): 582-589.

[4] 吴地,卢石圣,陈德健,等. 不同收获期对甜糯玉米杂交种及其亲本种子活力和幼苗长势的影响 [J]. 种子, 2019, 38(6): 111-114.
Wu D, Lu S S, Chen D J, et al. Effects of different harvest stages on seed vigor and seedling growth of sweet-waxy corn hybrids and their parents [J]. Seed, 2019, 38(6): 111-114.

[5] Ghassemi G K, Khomari S, Valizadeh M. Changes in chlorophyll content and fluorescence of leaves of winter rapeseed affected by seedling vigor and cold acclimation duration [J]. Journal of Food Agriculture & Environment, 2008, 6(3): 196-199.

[6] 马守才,张改生,王军卫,等. 小麦种子活力性状的遗传变异和相关研究 [J]. 西北植物学报, 2004, 24(9): 1674-1679.
Ma S C, Zhang G S, Wang J W, et al. Genetic difference and interrelationship among seed vigor traits in wheat [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2004, 24(9): 1674-1679.

[7] 王建军. 甜玉米种子活力质量鉴定研究 [J]. 现代园艺, 2016(19): 142.
Wang J J. Study on identification of seed vigor quality of sweet corn [J]. Contemporary Horticulture, 2016(19): 142.

[8] 祝煜中,夏黎明,竺思忆,等. 人工老化的甜玉米种子活力、生理特性和遗传多样性的变化 [J]. 华南农业大学学报, 2018, 39(1): 25-30.
Zhu Y Z, Xia L M, Zhu S Y, et al. Changes of vigor, physiological characteristics and genetic diversities of artificially aged sweet corn seeds [J]. Journal of South China Agricultural University, 2018, 39(1): 25-30.

[9] 刘子凡,罗文杰. 利用电导率法测种子活力的思考 [J]. 种子, 2017, 36(8): 124-126.
Liu Z F, Luo W J. Thoughts on seed activity determination by conductivity method [J]. Seed, 2017, 36(8): 124-126.

[10] 毛笈华,陈翰斌,顾鑫硕,等. 甜玉米种质资源种子活力综合评价 [J]. 农学学报, 2016, 6(6): 6-11.
Mao J H, Chen H Y, Gu X S, et al. Comprehensive evaluation of seed vigor in sweet corn germplasm [J]. Journal of Agriculture, 2016, 6(6): 6-11.

[11] 蒋作甫,李文红. 玉米种子活力的遗传力及活力与有关性状相关性的研究 [J]. 北京农学院学报, 1991, 6(1): 1-9.
Jiang Z F, Li W H. Studies on the vigour heritability and its relevance to some characters of maize seeds [J]. Journal of Beijing Agricultural College, 1991, 6(1): 1-9.

[12] Yousef G G, Juvik J A. Enhancement of seedling emergence in sweet corn by marker-assisted backcrossing of beneficial QTL [J]. Crop Science, 2002, 42(1): 96-104.

[13] 赵瑞芳. 不同条件下玉米种子活力相关性状的 QTL 定位分析 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2012.

- Zhao R F. QTL mapping and analysis of seed vigor related traits in maize(*Zea mays* L.) under different conditions [D]. Zhengzhou:Henan Agricultural University,2012.
- [14] Liu J B, Fu Z Y, Xie H L, et al. Identification of QTLs for maize seed vigor at three stages of seed maturity using a RIL population [J]. Euphytica, 2011, 178(1): 127-135.
- [15] 宁 洽. 基于 SNP 标记玉米种子活力相关性状研究及发芽势、发芽率 QTL 分析 [D]. 长春:吉林农业大学, 2017.
- Ning Q. QTL analysis in PE and PG based SNP markers of traits related to seed vigor on maize [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2017.
- [16] 韩赞平, 陈彦惠, 刘海英, 等. 利用重组自交系群体定位不同温度条件下玉米种子发芽性状的 QTL [J]. 河南农业科学, 2017, 46(7): 9-17, 85.
- Han Z P, Chen Y H, Liu H Y, et al. QTL mapping of seed germination traits under different temperature conditions using recombinant inbred lines of maize [J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2017, 46(7): 9-17, 85.
- [17] 祝煜中. 甜玉米种子老化生理及活力基因定位 [D]. 广州:华南农业大学, 2018.
- Zhu Y Z. Physiological of artificially aged seeds and gene mapping of vigor in sweet corn [D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2018.
- [18] Han Z P, Ku L X, Zhang Z Z, et al. QTLs for seed vigor-related traits identified in maize seeds germinated under artificial aging conditions [J]. PLoS One, 2017, 9(3): e92535.
- [19] 余宁安, 王铁固, 陈士林. 玉米种子活力田间测定及其遗传分析 [J]. 玉米科学, 2010, 18(4): 18-22.
- She N A, Wang T G, Chen S L. Determination and genetic analysis of seedling vigor in field on maize [J]. Journal of Maize Sciences, 2010, 18(4): 18-22.
- [20] 盖钧镒. 植物数量性状遗传体系的分离分析方法研究 [J]. 遗传, 2005, 27(1): 130-136.
- Gai J Y. Segregation analysis of genetic system of quantitative traits in plants [J]. Hereditas(Beijing), 2005, 27(1): 130-136.
- [21] 黄树苹, 谈 杰, 陈 霞, 等. 普通丝瓜果皮颜色性状的遗传研究 [J]. 中国农学通报, 2021, 37(25): 58-63.
- Huang S P, Tan J, Chen X, et al. Genetic research of pericarp color traits of *Luffa cylindrica* [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2021, 37(25): 58-63.
- [22] 刘鹏飞, 吕师师, 李 武, 等. 甜玉米(*Zea mays* L. *saccharata sturt*)主要农艺性状遗传模型分析 [J]. 分子植物育种, 2021, 19(4): 1297-1303.
- Liu P F, Lü S S, Li W, et al. Genetic model analysis of main agronomic traits in *Zea mays* L. *Saccharata sturt* [J]. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(4): 1297-1303.
- [23] 进茜宁, 李 静, 王铁固, 等. 玉米子粒油分含量的遗传模型分析 [J]. 玉米科学, 2019, 27(4): 47-51, 57.
- Jin X N, Li J, Wang T G, et al. Genetic analysis of major gene plus polygene of oil content of maize kernel [J]. Journal of Maize Sciences, 2019, 27(4): 47-51, 57.
- [24] 蒋 锋, 刘鹏飞, 张金凤, 等. 甜玉米小斑病抗性的遗传分析与主效 QTL 定位 [J]. 植物保护学报, 2011, 38(4): 294-300.
- Jiang F, Liu P F, Zhang J F, et al. Genetic analysis and main QTL mapping for resistance to *Bipolaria maydis* in sweet corn [J]. Journal of Plant Protection, 2011, 38(4): 294-300.
- [25] 杜清福, 贾希海, 律保春, 等. 不同类型玉米种子活力检测适宜方法的研究 [J]. 玉米科学, 2007, 15(6): 122-126.
- Du Q F, Jia X H, Lü B C, et al. Study on the fitting vigor testing methods of different types maize [J]. Journal of Maize Sciences, 2007, 15(6): 122-126.
- [26] 盖钧镒, 章元明, 王建康. QTL 混合遗传模型扩展至 2 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. A joint analysis of multiple generations for QTL models extended to mixed two major genes plus polygene [J]. Acta Agronomica Sinica, 2000, 26(4): 385-391.
- [27] 王靖天, 张亚雯, 杜应雯, 等. 数量性状主基因+多基因混合遗传分析 R 软件包 SEA v2.0 [J]. 作物学报, 2022, 48(6): 1416-1424.
- Wang J T, Zhang Y W, Du Y W, et al. SEA v2.0: an R software package for mixed major genes plus polygenes inheritance analysis of quantitative traits [J]. Acta Agronomica Sinica, 2022, 48(6): 1416-1424.
- [28] 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.
- Gai J Y, Zhang Y M, Wang J K. Genetic system of quantitative trait in plants [M]. Beijing: Science Press, 2003.
- [29] 舒英杰, 陶 源, 王 爽, 等. 高等植物种子活力的生物学研究进展 [J]. 西北植物学报, 2013, 33(8): 1709-1716.
- Shu Y J, Tao Y, Wang S, et al. Research progress on seed vigor biology of higher plant [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2013, 33(8): 1709-1716.
- [30] Ghassemi-Golezani K, Khomari S, Valizadeh M, et al. Effects of seed vigour and the duration of cold acclimation on freezing tolerance of winter oilseed rape [J]. Seed Science and Technology, 2008, 36(3): 767-775.
- [31] Ghassemi-Golezani K, Khomari S, Valizadeh M. Changes in chlorophyll content and fluorescence of leaves of winter rapeseed affected by seedling vigor and cold acclimation duration [J]. Food Agric Environ, 2008, 6(3/4): 196-199.
- [32] Sajjad A, Steven F, Finch-Savage W E. Interaction of maternal environment and allelic differences in seed vigour genes determines seed performance in *Brassica oleracea* [J]. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology, 2018, 94(6): 1098-1108.
- [33] 王州飞. 盐和低温胁迫下水稻种子萌发的遗传研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2010.
- Wang Z F. Genetic alalysis of seed germination under salt and low temperature stresses in rice (*Oryza sativa* L.) [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2010.

- [D]. Yangling, Shaanxi; Northwest A&F University, 2007.
- [24] 王维恩,曹佳佳,韩海洪,等. 大马士革玫瑰精油香气特征成分分析 [J]. 中成药, 2021, 43(6): 1653-1655.
Wang W E, Cao J J, Han H H, et al. Analysis of aroma characteristics and components of *Rose damascene* essential oil [J]. Chinese Traditional Patent Medicine, 2021, 43(6): 1653-1655.
- [25] 徐 静,王美玲,李婷婷,等. 烟草叶片表面蜡质成分及含量研究 [J]. 西北农业学报, 2014, 23(4): 140-145.
Xu J, Wang M L, Li T T, et al. Composition and content of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) leaf cuticular waxes [J]. Acta Agriculture Boreali-Occidentalis Sinica, 2014, 23(4): 140-145.
- [26] 程 振. 蜡梅花精油提取及其产业化开发研究 [D]. 南京: 南京林业大学, 2013.
Cheng Z. Winter sweet essential oil extraction and industrialization development [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2013.
- [27] 廖申权,吕敏娜,吴彩艳,等. 植物精油抗寄生原虫作用的研究进展 [J]. 中国动物传染病学报, 2020. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/31.2031.S.20201028.1743.004.html>
Liao S Q, Lü M N, Wu C Y, et al. Progress on antiprotozoal activity of plant essential oil [J]. Chinese Journal of Animal Infectious Diseases, 2020. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/31.2031.S.20201028.1743.004.html>
- [28] 程必强,马信祥,许 勇,等. 橙花叔醇植物资源及利用的研究 [J]. 林产化学与工业, 1996, 16(2): 22-28.
Cheng B Q, Ma X X, Xu Y, et al. Study on the plant resources of nerolidol and their uses [J]. Chemistry and Industry of Forest Products, 1996, 16(2): 22-28.
- [29] 尹学琼,陈俊华,刘 芳,等. 柠檬香茅精油的提取及抗氧化活性 [J]. 精细化工, 2012, 29(6): 568-571.
Yin X Q, Chen J H, Liu F, et al. Extraction and antioxidant activity of *Cymbopogon citratus* essential oil [J]. Fine Chemicals, 2012, 29(6): 568-571.
- [30] 陈 亮,胡雅宁,吴志明,等. 迷迭香叶片干燥前后精油成分 GC-MS 分析 [J]. 江苏农业科学, 2019, 47(24): 171-176.
Chen L, Hu Y N, Wu Z M, et al. GC-MS analysis of essential oil components in *Rosmarinus officinalis* leaves before and after drying [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2019, 47(24): 171-176.
- [31] 彭长连,陈少薇,林植芳,等. 用清除有机自由基 DPPH 法评价植物抗氧化能力 [J]. 生物化学与生物物理进展, 2000, 27(6): 658-661.
Peng C L, Chen S W, Lin Z F, et al. Detection of antioxidative capacity in plants by scavenging organic free radical DPPH [J]. Progress in Biochemistry and Biophysics, 2000, 27(6): 658-661.
- [32] 白晓莉,孔留艳,龚荣岗,等. 茶树花精油的抗氧化性能及在卷烟中的应用研究 [J]. 食品工业, 2013, 34(9): 110-113.
Bai X L, Kong L Y, Gong R G, et al. Study on the antioxidant effects of the tea flower essential oils by different extraction and applied to the tobacco [J]. The Food Industry, 2013, 34(9): 110-113.
- [33] 刘 永,周家华,孙福强,等. 超临界 CO₂ 萃取技术提取生理活性物质的研究进展 [J]. 化工生产与技术, 2002, 9(4): 18-21, 51.
Liu Y, Zhou J H, Sun F Q, et al. Research progress of supercritical carbon dioxide extracting physiological active substances [J]. Chemical Production and Technology, 2002, 9(4): 18-21, 51.
- [34] 郑 影,栾德士,郑洪亮,等. 高温和 pH 对笃斯越橘花色苷抗氧化活性的影响 [J]. 食品工业科技, 2014, 35(7): 104-107, 111.
Zheng Y, Luan D S, Zheng H L, et al. Effects of high temperature and pH on the antioxidant activity of the anthocyanins in *Vaccinium uliginosum* [J]. Science and Technology of Food Industry, 2014, 35(7): 104-107, 111.

(上接第 29 页)

- [34] 马延华. 玉米发芽至苗期耐冷性资源鉴定及遗传分析 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2013.
Ma Y H. Identification and genetic analysis for chilling tolerance in maize germplasm resources from germinating to seedling stage [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2013.
- [35] 朱世杨,郭 媛,洪德林. 水稻种子抗老化遗传分析 [J]. 遗传, 2008, 30(2): 217-224.
Zhu S Y, Guo Y, Hong D L. Genetic analysis on aging-resistant in rice seed [J]. Hereditas, 2008, 30(2): 217-224.
- [36] 叶春萼,张全德. 超甜玉米种子发芽性状的遗传效应分析 [J]. 浙江农业学报, 1998, 10(3): 113-117.
Ye C E, Zhang Q D. Genetic analysis of seed germinative traits in supersweet corn (*Zea mays* L.) [J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 1998, 10(3): 113-117.
- [37] 陈士林,余宁安,马 娟,等. 玉米室内种子活力的配合力分析 [J]. 河南科技学院学报(自然科学版), 2010, 38(2): 6-10.
Chen S L, She N A, Ma J, et al. Combining ability analysis of maize seed vigor in laboratory [J]. Journal of Henan Institute of Science and Technology (Nat Sci Ed), 2010, 38(2): 6-10.
- [38] 吕师师,闫蕴韬,刘鹏飞. 玉米种子电导率的配合力及遗传参数分析 [J]. 江苏农业科学, 2019, 47(24): 61-63.
Lü S S, Yan Y T, Liu P F. Analysis of combining ability and genetic parameters of corn seed electrical conductivity [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2019, 47(24): 61-63.