

玉米初级作图群体的籽粒性状遗传效应分析

姬东华¹ 薛亚东² 郑用琰² 陈景堂¹ 黄亚群¹ 王 燕²

1. 河北农业大学农学院/作物遗传改良国家重点实验室河北实验基地/国家玉米改良中心河北分中心, 保定 071000;
2. 华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070

摘要 以玉米自交系综 3 和衡白 522 的 $F_{2:3}$ 家系为材料, 通过一年两点的田间试验, 研究了 6 个籽粒产量相关性状的遗传特点。结果表明, 所调查的 6 个性状中, 广义遗传力在两点最高的为穗行数 and 穗粗, 其次为行粒数、穗粒重、穗重、穗长。 F_1 代中亲优势和超亲优势的强弱依次为穗粒重、穗重、行粒数、穗长、穗行数和穗粗。 $F_{2:3}$ 家系表现出明显的自交衰退现象。穗粒重的变异系数最高, 其次分别为穗重、行粒数、穗长、穗行数和穗粗。穗粒重与穗长、穗粗、穗行数和行粒数均存在极显著正相关关系; 行粒数对穗粒重的促进作用更明显。利用籽粒各性状之间的相关关系, 可以为正确估算靶基因表型值、精细定位和克隆基因提供参考。

关键词 玉米; 自交系; 籽粒性状; 作图群体; 遗传分析; 杂交优势; 自交衰退

中图分类号 S 513 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2013)04-0001-05

玉米 (*Zea mays* L.) 是重要的粮食、饲料和工业原料作物, 近年来其种植面积和总产量在我国均居第一。进一步提高玉米单产对我国粮食安全具有重要的作用, 而选育新的高产品种是提高单产的重要手段。传统的玉米育种方法由于周期长、选择效率低, 已经无法完全满足当前玉米生产的需要。分子标记辅助育种 (MAS) 作为一种新的育种手段, 对数量遗传学和表型选择进行有机结合, 将表型选择转化为基因型选择, 从而提高了育种的选择效率^[1]。

在玉米育种过程中, 除了对玉米株型等农艺性状的选择外, 对玉米穗部性状的选择也至关重要^[2]。随着分子标记技术的应用, 对籽粒性状的 QTL 定位越来越多, 在玉米的 10 条染色体上都发现了籽粒性状的 QTL 位点^[3-5]。MAS 利用导入系、近等基因系等次级作图群体对效应值显著的籽粒性状 QTL 精细定位之前, 往往要对 QTL 进行初定位和效应值分析。研究认为, 对于来自同一亲本的不同定位阶段的作图群体, 较之初级作图群体, 次级作图群体遗传背景更为单纯, QTL 效应值比初定位时表现更为集中和放大^[3,6-7]。

自交系综 3 表现为优质、高产、配合力高、株型

紧凑。自交系衡白 522 表现为植株较矮、根系发达、抗病、抗倒性强, 2 个自交系间有较好的性状互补性^[8-9]。构建导入系群体具有正向导入优良基因和反向敲除优良基因的遗传效应, 是具有理论研究价值的基础材料。华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室玉米研究团队利用综 3 和衡白 522, 采用基于 SSR 分子标记的 MAS 策略构建了以综 3 为背景、覆盖全基因组的染色体片段导入系群体, 并利用该群体克隆了株高 (*ZmGA3ox2*) 等基因^[10]。本研究以综 3 与衡白 522 为亲本, 通过其 $F_{2:3}$ 家系的田间试验, 剖析其籽粒产量相关性状的遗传特征, 分析各性状之间的相关关系, 以期为进一步利用导入系群体精细定位和克隆产量相关性状 QTL 提供参考。

1 材料与方法

利用玉米常用自交系衡白 522 (P_1) 与综 3 (P_2) 为亲本, 组配 F_1 和 F_2 , 得到 237 个 $F_{2:3}$ 家系。于 2008 年分别在湖北鄂州和襄阳进行 $F_{2:3}$ 家系群体的田间试验。试验采用完全随机区组设计, 2 次重复; 同时设 P_1 、 P_2 和 F_1 为对照。小区为单行区, 行长 5 m, 行距 0.70 m, 株距 0.25 m, 每行 30 株; 采

收稿日期: 2012-12-07

基金项目: 国家“十二五”科技支撑计划子课题 (2011BAD35B01) 和作物遗传改良国家重点实验室开放课题基金项目 (ZK201010)

姬东华, 硕士研究生。研究方向: 玉米遗传育种。E-mail: ji_donghua@163.com

通讯作者: 王 燕, 博士研究生, 讲师。研究方向: 玉米遗传育种。E-mail: wangyan1397@163.com

用常规大田管理。

按小区从第3株开始收获10个正常果穗,统一编号,晒干。对穗粒重、穗长、穗粗、穗行数、行粒数、穗重等6个籽粒产量相关性状进行室内考种。参照Knapp等^[11]和张天真^[12]的模型进行统计运算。采用Microsoft Excel 2003和SPSS 17.0统计软件进行全部数据的处理和分析。

2 结果与分析

2.1 产量性状的表现

试验结果(表1)表明:在鄂州、襄阳两点,所有6个性状的表型值均符合正态分布,并达到极显著水平,说明这6个籽粒相关性状均为数量性状。从表1可看出, P_1 果穗较长,行粒数较多; P_2 果穗较粗,穗行数较多,穗粒重较高;两亲本表现出较好的

性状互补优势。 F_1 代的6个籽粒相关性状均值高于双亲和 $F_{2:3}$ 家系, $F_{2:3}$ 家系的均值略高于双亲。总体而言,6个性状在襄阳点的表现优于鄂州点。

2.2 $F_{2:3}$ 家系的广义遗传力分析

从表2可以看出:广义遗传力在两点最高的为穗行数和穗粗,其次为行粒数、穗粒重、穗重、穗长;穗粗在两点间的差别最大,为13.58%。 $F_{2:3}$ 家系的广义遗传力在两点间的表现趋势大体一致。

2.3 产量性状的杂种优势与自交衰退分析

由表3可知, F_1 代的籽粒相关性状均值优于双亲和 $F_{2:3}$ 家系。 F_1 中亲优势和超亲优势最高的均为穗粒重,其后依次为穗重、行粒数、穗长、穗行数和穗粗。 $F_{2:3}$ 家系的自交衰退率均为负值,表现出明显的自交衰退现象。穗粒重衰退得最快,穗粗和穗行数衰退较慢;行粒数和穗长皆比穗行数

表1 产量性状的田间表现

Table 1 Field performance of six yield traits

地点 Location	性状 ¹⁾ Trait	P_1	P_2	F_1	$F_{2:3}$	
					范围 Range	平均 Mean
鄂州 Ezhou	穗长/cm EL	12.80	12.20	15.10	11.35~15.83	13.52±0.97
	穗粗/cm ED	3.35	3.70	3.90	3.40~4.31	3.83±0.19
	穗重/g EW	60.30	70.10	91.30	51.85~121.95	81.07±12.35
	穗粒重/g KWE	46.15	52.65	86.90	35.80~100.25	62.77±10.77
	穗行数 RN	10.10	11.70	13.00	10.40~15.40	12.39±0.86
	行粒数 KR	24.50	22.50	31.10	18.45~31.60	24.92±2.26
襄阳 Xiangyang	穗长/cm EL	13.70	13.10	17.60	10.73~16.83	14.36±0.96
	穗粗/cm ED	3.60	3.95	4.20	3.65~4.70	4.13±0.17
	穗重/g EW	67.90	77.70	114.59	67.67~148.43	104.04±13.54
	穗粒重/g KWE	56.20	62.70	99.76	55.33~127.30	86.25±12.01
	穗行数 RN	11.00	12.60	13.60	11.00~16.30	13.43±0.79
	行粒数 KR	25.80	23.80	35.20	20.30~32.75	25.95±2.18

1)EL:Ear length; ED:Ear diameter; EW:Ear weight; KWE:Kernel weight per ear; RN:Row number; KR:Kernels per row;下同
The same as follows.

表2 $F_{2:3}$ 家系的广义遗传力

Table 2 H^2_G in $F_{2:3}$ families of six yield traits

地点 Location	穗长 EL	穗粗 ED	穗重 EW	穗粒重 KWE	穗行数 RN	行粒数 KR
鄂州 Ezhou	59.56	64.86	61.04	62.22	69.66	64.33
襄阳 Xiangyang	52.05	78.44	72.00	72.53	77.39	72.94

表3 两点试验的产量性状分析

Table 3 Analysis of yield traits in two-location tests

项目 Item	穗长 EL		穗粗 ED		穗重 EW		穗粒重 KWE		穗行数 RN		行粒数 KR	
	鄂州	襄阳	鄂州	襄阳	鄂州	襄阳	鄂州	襄阳	鄂州	襄阳	鄂州	襄阳
	Ezhou	Xiangyang	Ezhou	Xiangyang	Ezhou	Xiangyang	Ezhou	Xiangyang	Ezhou	Xiangyang	Ezhou	Xiangyang
F_1 中亲优势 Mid-parent heterosis	20.80	31.34	10.64	11.26	40.03	57.40	75.91	67.81	19.27	15.25	32.34	41.94
F_1 超亲优势 Over-parent heterosis	17.97	28.47	5.41	6.33	30.24	47.48	65.05	59.11	11.11	7.94	26.94	36.43
$F_{2:3}$ 自交衰退率 Inbreeding depression ratio	-12.41	-24.08	-1.98	-1.81	-14.51	-14.25	-48.34	-22.25	-5.55	-1.37	-25.97	-37.22
$F_{2:3}$ 变异系数 Coefficient of variation	7.33	6.75	4.98	4.11	16.34	13.26	17.38	14.39	7.05	5.96	9.27	8.43

和穗粗衰退得快。在襄阳,行粒数和穗长比在鄂州衰退得更快。6个籽粒相关性状中,穗粒重的变异系数均最高,其次分别为穗重、行粒数、穗长、穗行数和穗粗。

2.4 籽粒产量性状偏相关分析

偏相关分析(表4)表明:穗长与穗行数、穗长与穗粗呈极显著负相关,穗粗与穗行数呈极显著

表4 产量性状的偏相关分析¹⁾

Table 4 Pearson partial correlation of six yield traits

	穗长 EL	穗粗 ED	穗重 EW	穗行数 RN	行粒数 KR
穗粒重	0.531**	0.390**	0.563**	0.387**	0.337**
KWE	0.239**	0.488**	0.866**	0.040	0.550**
穗长		-0.350**	0.165**	-0.202**	0.378**
EL			-0.084	0.438**	-0.186**
穗粗				0.088	0.069
ED				0.342**	0.404**
穗重				0.050	0.073
EW				0.087	0.025
穗行数					0.291**
RN					0.027

1) **表示0.01水平的差异显著性,*表示0.05水平的差异显著性。每个性状中上行为鄂州点的结果,下行为襄阳点的结果 ** show significant at $P \leq 0.01$ level, * significant at $P \leq 0.05$ level. The first line is the result at Ezhou location, the second line is the result at Xiangyang location.

表5 产量性状的主成分分析

Table 5 Principle component analysis of five yield traits

地点 Location	主成分 Principle components	穗长 EL	穗粗 ED	穗重 EW	穗行数 RN	行粒数 KR	方差贡献率/% Variance contribution rate	累计贡献率/% Accumulated variance contribution rate
鄂州	第一主成分 Prin I	0.806	0.485	0.898	0.469	0.863	53.118	53.118
Ezhou	第二主成分 Prin II	-0.468	0.654	-0.030	0.641	-0.247	22.380	75.499
襄阳	第一主成分 Prin I	0.843	0.744	0.953	0.438	0.851	61.747	61.747
Xiangyang	第二主成分 Prin II	-0.402	0.485	-0.069	0.810	-0.366	23.845	85.592

3 讨论

3.1 产量性状遗传特征分析

综3由中国农业大学选育而成,衡白522由山东省烟台市农业科学院选育而成,两亲本适宜在北方自然条件下生长,襄阳的自然条件比鄂州更加接近北方的自然条件;因此, F_1 在襄阳的田间表现优于鄂州是符合其品种适应性特点的。同时也说明,产量作为复杂的数量性状,其田间表现受环境因素的影响很大。6个性状的田间表现在两点间存在一定的差异,这种差异可能是基因和环境互作的结果。

本研究对籽粒产量相关性状进行分析,发现6

正相关;行粒数与穗长呈极显著正相关,说明穗长越长,行粒数越多,同时可推知穗行数和穗粗越小行粒数越大。穗粒重与穗长、穗粗、穗行数和行粒数存在极显著正相关关系,但相关程度不高。增加穗长会削弱穗粗和穗行数,从而影响穗粒重的增加;综合来看,行粒数对穗粒重的促进作用更明显。

2.5 产量性状的主成分分析

将穗粒重作为依变量Y,将穗长、穗粗、穗重、穗行数和行粒数依次作为自变量 $X_1 \sim X_5$,对 $X_1 \sim X_5$ 进行主成分分析,结果列于表5。由表5可知:在鄂州和襄阳两点中,对主成分I贡献较大的为行粒数和穗长,可称为行粒数因子和穗长因子,且行粒数因子相关性更高。穗粗和穗行数对主成分II的贡献较大,可称为穗粗因子和穗行数因子,穗行数因子相关性更高。单株产量的2个构成因子中行粒数的贡献率最高,其次为穗长,且与偏相关性分析结果吻合。

由相关分析结果与主成分分析结果得出,对单株产量影响最大的性状依次是:行粒数>穗长>穗行数>穗粗。需指出的是,穗重与穗粒重的相关性最高,但穗重当中还有穗粒重本身的因素在起作用;因为穗重可分解为穗粒重和穗轴重,但可以肯定的是穗轴重与穗粒重存在正相关关系。

个考察性状中,穗行数和穗粗的遗传力高于行粒数和穗长,杂种优势和变异系数低于行粒数和穗长。宋锡章^[13]利用12个玉米自交系按双列杂交模式组配66个杂交组合,分析了其遗传参数,穗粗和穗行数的广义遗传力大于穗长和行粒数;汤华等^[14]利用豫玉22的亲本87-1和综3组配 $F_{2:3}$ 群体,进行遗传分析,也得到了相同结论。在玉米自交系选育过程中,应该考虑各个产量相关性状的遗传力和变异系数的表现。穗粗和穗行数变异系数偏小,说明对这2个性状的选择不期望出现大的突破性变异。此2个性状的遗传力大,从对育种原材料的筛选开始就应该重视,在组配杂交组合时,选择亲本也应关注

对穗粗和穗行数的选择。

F_1 的高度杂合性,以及 $F_{2,3}$ 群体的基因分离,使其出现纯合和杂合基因型个体,导致杂种优势退化,本研究的结论也证实了这一点。在襄阳,穗长和行粒数的杂种优势强于穗粗和穗行数,但其自交衰退也更明显。主成分分析中,第一主成分和第二主成分相互制约,且都对穗粒重呈极显著正相关;第二主成分与穗长呈极显著负相关,但对行粒数作用不明显;可推知对穗粒重影响最大的第一主成分中,行粒数对穗粒重的促进作用比穗长更大。由此可知:行粒数对穗粒重的促进作用最大,此结果与偏相关分析结果相同。

3.2 产量性状遗传特征的应用

传统的 QTL 定位群体遗传背景复杂,分离群体内由于基因位点的随机组配,可产生多样的互作类型,同时由于工作量等方面的限制,分离群体规模也不能无限扩大,难以对单个 QTL 进行准确鉴定和定位。近年来研究者利用导入系及构建的次级分离群体对 QTL 进行精细定位及克隆,并探讨了基因间的互作^[15]。染色体片段导入系是在受体亲本的遗传背景中导入供体亲本的染色体片段,导入系与其受体亲本之间只有导入片段的差异,导入系与受体亲本间的表型差异仅取决于这些导入片段上所携带的特定基因。单片段导入系则只有单一的导入片段与受体亲本遗传背景的差异,对导入片段携带的 QTL 进行分析时遗传背景干扰很小,有效提高了 QTL 的检测能力和定位精确度^[16]。

迄今,玉米、水稻等作物均构建有单片段导入系。王立秋等^[17]分别以优良玉米单交种豫玉 22 的亲本自交系 87-1 和综 3 为受体、以衡白 522 为供体,构建了以 87-1 和综 3 为遗传背景的衔接式玉米单片段导入系群体;张书红^[18]以玉米自交系综 3 为供体、87-1 为受体,利用 SSR 标记对供体染色体片段进行跟踪检测,获得了 26 份纯合的单片段代换系。

利用导入系群体进行 QTL 定位时,由于群体遗传背景和表型性状之间的相关性发生改变,导致上位性互作效应的减弱或加强,靶基因的表型值也会改变。华中农业大学玉米课题组构建的综 3 导入系群体是进行 QTL 定位及克隆的理想群体。本研究通过对综 3 与衡白 522 $F_{2,3}$ 家系的遗传分析,剖析了各产量相关性状的遗传特征和相关关系,可以对靶基因的真实表型值进行正确估算,为利用导入

系群体精细定位和克隆产量相关性状 QTL 提供准确的参考。

参 考 文 献

- [1] 刘纪麟. 玉米育种学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2002: 141-200.
- [2] LANDE R, THOMPSON R. Efficiency of marker-assisted selection in the improvement of quantitative traits[J]. *Genetics*, 1990, 124: 743-756.
- [3] YAN J B, TANG H, HUANG Y Q, et al. Quantitative trait loci mapping and epistatic analysis for grain yield and yield components using molecular markers with an elite maize hybrid [J]. *Euphytica*, 2006, 149: 121-131.
- [4] MA X Q, TANG J H, TENG W T, et al. Epistatic interaction is an important genetic basis of grain yield and its components in maize[J]. *Mol Breed*, 2007, 20: 41-51.
- [5] MIHALJEVIC R, UTZ H F, MELCHINGER A E. Congruency of quantitative trait loci detected for agronomic traits in testcrosses of five populations of European maize [J]. *Crop Sci*, 2004, 44: 114-124.
- [6] ZHENG P Z, ALLEN W B, ROESLER K, et al. A phenylalanine in DGAT is a key determinant of oil content and composition in maize [J]. *Nat Genet*, 2008, 40: 367-372.
- [7] 李菁, 林拥军. 1 个控制水稻绿苗分化率 QTL 的效应验证[J]. *华中农业大学学报*, 2012, 31(3): 270-274.
- [8] 夏德君, 汤国民, 龙丽萍, 等. 糯玉米自交系衡白 522 的选育及应用[J]. *玉米科学*, 2006, 14(4): 79-80.
- [9] 王帮太, 张书红, 席章营. 基于玉米 87-1 综 3 单片段代换系的穗长 QTL 分析[J]. *玉米科学*, 2012, 20(3): 9-14.
- [10] TENG F, ZHAI L H, LIU R X, et al. ZmGA3ox2, a candidate gene for a major QTL, qPH3. 1, for plant height in maize[J]. *The Plant Journal*, 2013, 73: 405-416.
- [11] KNAPP S J, STROUP W W, ROSS W M. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis[J]. *Crop Sci*, 1985, 25: 192-195.
- [12] 张天真. 作物育种学总论[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003: 148.
- [13] 宋锡章. 春玉米主要产量性状的遗传分析[J]. *中国种业*, 2007(6): 36-38.
- [14] 汤华, 黄益勤, 严建兵, 等. 玉米优良杂交种豫玉 22 产量性状的遗传分析[J]. *作物学报*, 2004, 30(9): 922-926.
- [15] LI M, SUN P L, ZHOU H J, et al. Identification of quantitative trait loci associated with germination using chromosome segment substitution lines of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2011, 123: 411-420.
- [16] HOWELL P M, LYDIATE D J, MARSHALL D F. Towards developing intervarietal substitution lines in *Brassica napus* using marker-assisted selection[J]. *Genome*, 1996, 39(2): 348-358.

- [17] 王立秋,赵永锋,薛亚东,等.玉米衔接式单片段导入系群体的构建和评价[J].作物学报,2007,33(4):663-668.
- [18] 张书红.玉米单片段代换系群体的构建和玉米矮花叶病抗病基因的定位[D].郑州:河南农业大学农学院,2007.

Genetic analysis of grain related traits of a maize primary mapping population

JI Dong-hua¹ XUE Ya-dong² ZHENG Yong-lian²
CHEN Jing-tang¹ HUANG Ya-qun¹ WANG Yan²

1. College of Agronomy/Hebei Research Station of National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement/National Maize Improvement Center in Hebei Branch, Agricultural University of Hebei, Baoding 071000, China;

2. National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract A population with 237 $F_{2:3}$ families from the crossing of Zong 3 \times HB 522 was phenotypically evaluated at two locations to assay the genetic characteristics of six grain yield-related traits of maize (*Zea mays* L.). Results showed that the kernel row number and the ear diameter had higher broad-sense heritability (H_b^2), followed by kernels per row, kernel weight per ear, ear weight and ear length. The descending order of mid-parent heterosis of six traits and the over-parent heterosis in F_1 generation was the kernel weight per ear, ear weight, kernels per row, ear length, row number and ear diameter. Obvious depression of inbreeding were observed in $F_{2:3}$ families. The coefficient of variation (CV) of kernel weight per ear was the highest, CV of the other five traits was as follows: ear weight, kernels per row, ear length, row number and kernel weight per ear. The kernel weight per ear was significantly correlated with the ear length, ear diameter, row number, kernels per row. Kernels per row were more effective in promoting kernel weight per ear. Results provided a method for estimating phenotypic values of target genes by using the correlation among six grain yield related traits of maize, thus helped to conduct fine mapping of related genes and gene cloning in maize.

Key words maize; inbred lines; grain yield related trait; mapping population; genetic analysis; heterosis; inbreeding depression

(责任编辑:张志钰)