

用“主基因 + 多基因”遗传模型分析水稻茎蘖成穗率

黄永相¹, 郭涛², 李伟¹, 蒋世河¹, 陈志强², 郭建夫¹

(1 广东海洋大学 农学院, 广东 湛江 524088; 2 华南农业大学, 国家植物航天育种工程技术研究中心, 广东 广州 510642)

摘要:选择丛生型籼稻品种 HFA-1 与少蘖型粳稻品种 02428 为亲本构建 5 个世代联合群体 (P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 和 $F_{2:3}$), 运用植物数量性状“主基因 + 多基因”混合模型对水稻茎蘖成穗率进行遗传模型判别和遗传参数估算. 结果表明, 水稻茎蘖成穗率既受 1 对主基因控制又受多个微效基因影响, 符合“主基因 + 多基因”的 D-4 模型; 分别在 F_2 和 $F_{2:3}$ 世代估算的主基因遗传率为 55.51% 和 53.57%、多基因遗传率为 33.13% 和 38.94%, 表明水稻高茎蘖成穗率育种不仅要考虑主基因的作用, 也不能忽视微效基因的影响, 并可在低世代进行目标性状筛选; 由各世代所估得的基因加性效应和显性效应分别为 -19.92 和 -6.48, 表明选育高茎蘖成穗率材料时应考虑选配不同基因型的亲本.

关键词:水稻; 茎蘖成穗率; 主基因 + 多基因混合遗传模型; 遗传效应
中图分类号:S852.65 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-411X(2013)03-0300-04

Analysis of Percentage of Productive Tiller in Rice by the Genetic Model “Major Gene Plus Polygene”

HUANG Yongxiang¹, GUO Tao², LI Wei¹, JIANG Shihe¹, CHEN Zhiqiang², GUO Jianfu²

(1 College of Agronomy, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China; 2 National Plant Space Breeding Engineer and Technology Research Center, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: A joint five generations (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 and $F_{2:3}$) derived from a cross of HFA-1 (*indica*) × 02428 (*japonica*), two parents exhibited multi-tiller and less tillers respectively, were evaluated to estimate the genetic model and genetic parameters of percentage of productive tiller (PPT) using the mode of major gene and polygene mixed inheritance of quantitative traits. The results showed that the PPT in rice was controlled by the mixed genetic model of one-major-gene plus polygenes (model D-4). The heritability of PPT of major gene in F_2 and $F_{2:3}$ generation varied from 55.51% to 53.57% and those of polygenes varied from 33.13% to 38.94% respectively, which suggested that the breeding for high PPT rice should not only take into consideration both major genes and polygenes, but also carry out the selection for it at the early stage of breeding procedure. The additive effect and the dominant effect of PPT in the joint generations were -19.92 and -6.48 respectively, which implied that the negative interaction effects of polygenes should be considered in high PPT breeding.

Key words: rice; percentage of productive tiller; major genes plus polygenes mixed inheritance model; genetic effect

茎蘖成穗率是衡量水稻群体质量好坏的重要标准,总穗数稳定、茎蘖成穗率高的合理群体有利于中后期群体光照条件的改善,可起延长植株功能叶寿命、提高群体光合效率、加快抽穗期至成熟期干物质积累的作用^[1-3]. 同时,茎蘖成穗率与水稻单株穗数、理论产量和实际产量呈正相关关系,茎蘖变化平稳、成

穗率高的品种易于获得良好的丰产性和稳产性^[3-5]. 所以,如何提高茎蘖成穗率已成为国内外水稻超高产育种的主要研究方向之一. 国际水稻所(IRRI)提出的新理想株型水稻选育,实质上就是利用爪哇稻资源进行高茎蘖成穗率育种,其最突出指标是少蘖、大穗和没有无效分蘖,即茎蘖成穗率为100%^[6]. 我国提出“理想株型与杂种优势利用结合”的超级稻育种技术路线,就是适当增加株高,减少分蘖数,提高成穗率,生物产量与经济系数并重^[7]. 因此,对水稻茎蘖成穗率进行机理研究和新种质创建就显得十分重要.

目前,水稻分蘖成穗率在生理和栽培调控等方面已有较多的研究,而分蘖成穗率的遗传机制研究甚少. 一般认为水稻茎蘖成穗率是品种与外界环境相互作用的结果,不同水稻品种间的分蘖成穗率存在明显差异,其遗传机制和效应随品种和研究方法的不同而有变化^[8]. 本文选择分蘖数差异大的亲本 HFA-1 和 02428 杂交组合,并建立相应的 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 和 $F_{2:3}$ 5 个联合世代,采用主基因+多基因混合模型遗传分析方法对水稻分蘖成穗率的遗传机制进行分析,以期对水稻茎蘖成穗特性的遗传改良提供参考.

1 材料与方法

1.1 材料

父本材料为少蘖直立型粳稻品种 02428(P_1),母本材料为丛生矮生型籼稻品种 HFA-1(P_2),均为多代自交稳定纯系. P_1 和 P_2 杂交产生 F_1 群体; F_1 自交产生 F_2 群体;随机选择 196 个 F_2 单株自交产生 $F_{2:3}$ 株系群.

1.2 方法

1.2.1 田间种植及性状调查 2009 年晚季在广东海洋大学试验基地种植所有世代的材料. 不分离世代(P_1 、 P_2 、 F_1)和 F_2 分别种植 4 和 25 行,每行 10 株; $F_{2:3}$ 代 196 个家系按 3 次重复的随机区组设计,每小区种植 3 行,每行 10 株. 单本种植,株行距为 21.0 cm × 13.5 cm,常规栽培管理. 最高分蘖期调查单株分蘖数,成熟期调查有效穗数,其中亲本和 F_1 调查 20 株, F_2 调查 345 株, $F_{2:3}$ 代每小区调查 5 株.

单株茎蘖成穗率 = (有效穗数/最高分蘖数) × 100%.

1.2.2 遗传分析方法 所得数据经反正弦转换后再作分析. 采用植物数量性状混合遗传模型“主基因+多基因”的多世代联合分析方法^[9-10],对上述 5 个世代群体(P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 和 $F_{2:3}$)的茎蘖成穗率进行分析. 用极大似然法和 IECM(Iterated expectation and conditional maximization)法估算各世代的有关参数;根据所估得的 AIC(Akaike's information criterion)值

选择相对优异的候选模型进行适合性检验,进而确定最优遗传模型;最优遗传模型的有关参数用最小二乘法估算基因效应值、遗传方差和遗传率等. 采用 MIN. EXE 分析软件^[9],对 A、B、C、D、E 共 5 类遗传模型的极大似然函数值、AIC 值、成分分布参数和一阶分布参数进行计算和适合性检验.

1) D-4 模型的一价分布参数为:

$$P_1: x_{1i} \sim N(\mu_2, \sigma^2);$$

$$F_1: x_{2i} \sim N(\mu_2, \sigma^2);$$

$$P_2: x_{3i} \sim N(\mu_3, \sigma^2);$$

$$F_2: x_{4i} \sim \frac{1}{4}N(\mu_{41}, \sigma_4^2) + \frac{3}{4}N(\mu_{42}, \sigma_4^2);$$

$$F_{2:3}: x_{5i} \sim N(\mu_{51}, \sigma_{51}^2) + \frac{1}{2}N(\mu_{52}, \sigma_{52}^2) + \frac{1}{4}(\mu_{53}, \sigma_{53}^2).$$

2) 一价遗传参数的估算公式为:

$$m = \frac{1}{283}(81\mu_1 - 49\mu_2 + 81\mu_3 + 7\mu_{41} + 19\mu_{42} +$$

$$41\mu_{51} + 50\mu_{52} + 53\mu_{53});$$

$$d = \frac{1}{849}(-18\mu_1 - 52\mu_2 - 18\mu_3 + 250\mu_{41} - 130\mu_{42} +$$

$$211\mu_{51} - 74\mu_{52} - 169\mu_{53});$$

$$[d] = \frac{1}{849}(442.5\mu_1 + 52\mu_2 - 406.5\mu_3 - 250\mu_{41} +$$

$$130\mu_{42} - 211\mu_{51} - 74\mu_{52} + 169\mu_{53});$$

$$[h] = \frac{1}{283}(-136\mu_1 + 236\mu_2 - 136\mu_3 + 128\mu_{41} +$$

$$24\mu_{42} + 22\mu_{51} - 56\mu_{52} - 82\mu_{53}).$$

3) 二价遗传参数的估算公式为:

$$F_2 \text{ 群体: } \sigma_{pg}^2 = \sigma_4^2 - \sigma^2, \sigma_{mg}^2 = \sigma_p^2 - \sigma^2 - \sigma_{pg}^2;$$

$$F_{2:3} \text{ 群体: } \sigma_{pg}^2 = [3/8 + 3/4n]d^2, \sigma_{mg}^2 = \sigma_p^2 - \sigma_{mg}^2 - \sigma^2/n;$$

$$\text{主基因遗传率}(h_{mg}^2) = (\sigma_{mg}^2/\sigma_p^2) \times 100\%;$$

$$\text{多基因遗传率}(h_{pg}^2) = (\sigma_{pg}^2/\sigma_p^2) \times 100\%.$$

式中, μ_1 、 μ_2 、 μ_3 和 σ^2 分别表示 P_1 、 F_1 、 P_2 群体均值和环境方差, $\mu_{41} \sim \mu_{42}$ 、 $\mu_{51} \sim \mu_{53}$ 和 σ_4^2 、 $\sigma_{51}^2 \sim \sigma_{53}^2$ 分别表示 F_2 和 $F_{2:3}$ 群体中各基因型 AA、Aa 和 aa 的均值及方差; m 为双亲平均值, d 为主基因加性效应值, h 为主基因显性效应值, $[d]$ 为多基因加性效应值, $[h]$ 为多基因显性效应值; σ_{mg}^2 为主基因遗传方差, σ_{pg}^2 为多基因遗传方差, σ^2 为环境方差.

2 结果与分析

2.1 亲本和混合群体在各世代中的茎蘖成穗率表现

196 个 $F_{2:3}$ 家系的茎蘖成穗率方差分析结果(表 1)表明,试验区组效应不显著,而 $F_{2:3}$ 家系间存在极显著差异,这是由于各家系的真实遗传差异造成的,适合进行遗传分析. 5 个世代的茎蘖成穗率频数分布

如图 1 所示,2 个亲本的茎蘖成穗率比较接近,但 F_1 的成穗率低于亲本,表现出很强的负向杂种优势,这个结果表明亲本的基因是分散分布的,减效基因具有显性作用. 分离世代 F_2 和 $F_{2:3}$ 群体的茎蘖成穗率呈单峰偏态分布,变异幅度较大,表现出主基因 + 多基因的遗传特征.

表 1 $F_{2:3}$ 家系茎蘖成穗率的方差分析
Tab. 1 Analysis of variance of percentage of productive tiller in $F_{2:3}$ population

变异来源	<i>v</i>	SS	MS	$F^{(1)}$
区组间	2	30.34	15.17	0.75
家系间	195	25 794.39	132.28	6.51 **
误差	390	7 928.54	20.33	
总变异	587	33 753.26		

1) ** 表示差异达极显著水平.

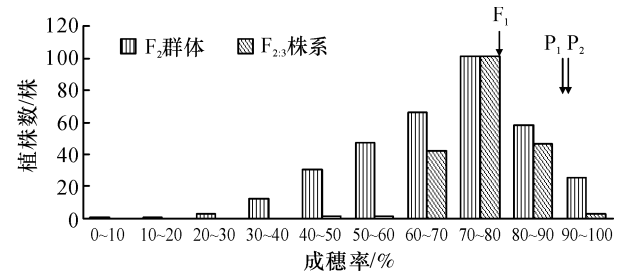


图 1 各世代茎蘖成穗率的次数分布

Fig. 1 Frequency distribution of percentage of productive tiller in five generations

2.2 水稻茎蘖成穗率的遗传模型分析

用“主基因 + 多基因”混合遗传模型对 5 个世代

的茎蘖成穗率进行联合分析,通过 IECM 算法获得各模型的极大似然函数值,并进一步算得 AIC 值(表 2). 根据 AIC 准则,选择具有最小 AIC 值的 2 个遗传模型(D-1 模型和 D-4 模型)为备选模型.

表 2 5 个世代茎蘖成穗率的不同遗传模型 AIC 值
Tab. 2 The Akaike's information criterion values under various genetic models

模型代号	极大对数似然值	AIC 值	模型代号	极大对数似然值	AIC 值
A-1	-2 315	4 637	D-1	-2 253	4 521
A-2	-2 316	4 638	D-2	-2 277	4 568
A-3	-2 343	4 692	D-3	-2 321	4 657
A-4	-2 311	4 628	D-4	-2 253	4 521
B-1	-2 261	4 542	E-0	-2 258	4 549
B-2	-2 291	4 594	E-1	-2 261	4 549
B-3	-2 323	4 654	E-2	-2 282	4 584
B-5	-2 301	4 610	E-3	-2 288	4 592
C-0	-2 258	4 537	E-4	-2 282	4 578
C-1	-2 281	4 577	E-5	-2 280	4 577
D-0	-2 258	4 536	E-6	-2 282	4 578

进一步对这 2 个备选模型分别进行一组适合性 (U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 nW^2 和 D_n) 检验. 结果(表 3)表明,在这 5 个统计量中,D-1 和 D-4 模型达到显著性水平的统计数量相同. 根据 AIC 值最低原则,因此确定 D-4 模型为 HFA-1 $\times$ 02428 组合 5 个世代群体的茎蘖成穗率最优模型,是由 1 对负向完全显性主基因 + 多对加性 - 显性微基因所决定.

表 3 候选模型的适合性检验¹⁾
Tab. 3 Tests for goodness-or-fit in candidate models

模型	世代	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
D-1	P_1	0.002(0.961 0)	0.689(0.406 5)	12.316(0.000 4)	0.607(<0.05)	0.372(<0.05)
	P_2	8.917(0.002 8)	7.551(0.006 0)	0.329(0.566 2)	0.969(<0.05)	0.355(<0.05)
	F_1	0.160(0.689 3)	0.022(0.883 4)	0.925(0.336 2)	0.272(>0.05)	0.258(>0.05)
	F_2	46.462(0.000 0)	66.897(0.000 0)	39.902(0.000 0)	6.022(<0.05)	0.251(<0.05)
	$F_{2:3}$	1.376(0.240 8)	0.811(0.368 0)	0.887(0.346 4)	0.192(<0.05)	0.079(>0.05)
D-4	P_1	0.011(0.916 9)	0.599(0.438 9)	12.251(0.000 5)	0.609(<0.05)	0.368(<0.05)
	P_2	9.386(0.002 2)	8.086(0.004 5)	0.241(0.623 5)	1.015(<0.05)	0.361(<0.05)
	F_1	0.223(0.637 1)	0.043(0.835 9)	0.997(0.318 1)	0.282(>0.05)	0.264(<0.05)
	F_2	47.439(0.000 0)	67.657(0.000 0)	38.763(0.000 0)	6.096(<0.05)	0.252(<0.05)
	$F_{2:3}$	1.803(0.179 4)	0.905(0.341 3)	1.942(0.163 4)	0.276(<0.05)	0.092(>0.05)

1) U_1^2 、 U_2^2 和 U_3^2 为均匀性检验,括号内为理论分布值; nW^2 :Smirnov 检验, D_n :Kolmogorov 检验,括号内为概率值.

2.3 最适模型的遗传参数估计

经 IECM 算法得到 D-4 模型成分分布平均数的极大似然值,并由此估计出一阶遗传参数和二阶遗传参数. 结果(表 4)显示,HFA-1 $\times$ 02428 群体的茎蘖成穗率遗传不仅受 1 对主基因作用,还受多基因效应影响. 该群体的主基因加性效应为 8.75,多基因加

性效应和显性效应则分别为 -19.92 和 -6.48,后两者均不利于群体成穗率的提高. 从表 4 还可以看出,主基因遗传率在该群体 F_2 和 $F_{2:3}$ 中为 55.51% 和 53.57%,而多基因遗传率在 F_2 和 $F_{2:3}$ 中则相应为 33.13% 和 38.94%,主基因遗传率和多基因遗传率在 2 个分离世代间差异不明显,表明 HFA-1 $\times$ 02428 群体

的茎蘖成穗率由主基因+微效多基因共同控制.

表4 茎蘖成穗率最适模型的遗传参数估计值¹⁾
Tab.4 The estimate of genetic parameters of the most optimal inheritance model of the percentage of productive tiller in populations

一阶参数	估计值	二阶参数	估计值	
			F ₂	F _{2,3}
<i>m</i>	71.97	σ_p^2	265.00	58.91
<i>d</i>	8.75	σ_{mg}^2	147.10	31.55
<i>h</i>	-8.75	σ_{pg}^2	87.80	21.46
[<i>d</i>]	-19.92	σ^2	30.50	6.10
[<i>h</i>]	-6.48	$h_{mg}^2/\%$	55.51	53.57
		$h_{pg}^2/\%$	33.13	38.94

1)*m*:双亲平均值;*d*:主基因加性效应值;*h*:主基因显性效应值;[*d*]:多基因加性效应值;[*h*]:多基因显性效应值; σ_p^2 :表型方差; σ_{mg}^2 :主基因方差; σ_{pg}^2 :多基因方差; σ^2 :环境方差; h_{mg}^2 :主基因遗传率; h_{pg}^2 :多基因遗传率.

3 讨论与结论

水稻生长必然存在生物量冗余,适当减少生物量冗余可望获得高产^[11].目前,生产上多数水稻品种(组合)在有效分蘖期茎蘖数偏多,传统搁田措施虽可有效抑制无效分蘖,但同时会对植株的颖花分化产生负面影响,导致每穗总粒数减少^[12].因此,培育分蘖成穗率高的水稻品种(组合),减少水稻无效分蘖,有助于高质量群体结构形成.孙宏伟^[13]研究表明,粳稻品种茎蘖成穗率的遗传受加性效应和非加性效应共同作用,并且加性效应占主导地位,其广义遗传力和狭义遗传力分别为82.5%和65.3%.梁永书等^[14]利用日本晴/广陆矮F₂群体检测到4个茎蘖成穗率QTL,其中3个QTL以加性效应为主,1个QTL以显性效应为主.叶少平^[15]则通过培矮64S/日本晴F₂群体鉴定出3个QTL与茎蘖成穗率有关,这些QTL都为正向加性效应,同时受环境影响较大.本研究采用基于混合分布理论的分离分析方法,对HFA-1×02428群体进行5个世代联合分析,结果表明该群体茎蘖成穗率的遗传除受单个主基因控制外还受多基因的影响,因此在提高水稻品种(组合)的茎蘖成穗特性时不仅要考虑主基因对成穗率的作用,也不能忽视多基因对成穗率的影响.进一步对其进行最适模型遗传参数估计发现,在分离世代中,茎蘖成穗率主基因遗传率比较高,为了防止目标性状在世代传递过程中遗失或效应消退,育种实践上可以在早代进行选择.同时,由于茎蘖成穗率主基因加性效应值为正值,并且在F₂世代中主基因遗传率达到55.51%,故在杂交稻亲本选配中,应选择基因加性效应大或一般配合力效应高的恢复系与不育系选

配,可望获得高成穗率杂交组合.此外,由于微效基因的加性效应值和显性效应值均为负值,表明过多微效基因的累加和互作均会降低茎蘖成穗率,选育高成穗率材料时应注意.

本研究在进行混合遗传模型分析时是假定主基因与多基因之间不存在连锁关系,然而一旦存在连锁,就会使分析结果产生偏差.因此,HFA×02428群体茎蘖成穗率的遗传效应及基因间互作效应还有待于通过永久性分离群体进行分子标记QTL定位来进一步确定.目前,笔者正在对该群体中控制茎蘖成穗率的基因进行QTL定位,以期取得相关基因更多的遗传信息,为水稻高成穗率品种育种提供新的理论依据.

参考文献:

[1] 蒋彭炎,洪晓富,冯来定,等. 水稻群体中期成穗率与后期光合效率的关系[J]. 中国农业科学,1999,27(6):8-14.

[2] 钟旭华,彭少兵,SHEEHY J. 水稻群体成穗率与干物质积累动态关系的模拟研究[J]. 中国水稻科学,2001,15(2):10-13.

[3] 凌启鸿,苏祖芳,张海泉. 水稻成穗率与群体质量关系及其影响因素的研究[J]. 作物学报,1995,21(4):463-469

[4] 张喜娟,孙晓杰,徐正进,等. 水稻分蘖特性与产量关系[J]. 中国农学通报,2006,22(2):130-132.

[5] 黄峰伟. 高产水稻群体发展规律及调控途径[J]. 中国稻米,2005(5):30-32.

[6] PENG S, KHUSH G S, CASSMAN K G. Breaking the yield barrier [M]. Manila: IRRI, 1994: 5- 20.

[7] 陈温福,徐正进,张文忠,等. 新株型创造和超高产育种[J]. 中国农业科学,2001,27(5):665-674.

[8] 李云峰,方玉春,单平义,等. 水稻产量因素的遗传特性及对产量影响[J]. 吉林农业科学,2005,30(1):16-17.

[9] 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,2003:96-168.

[10] 王建康,盖钧镒. 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):651-659.

[11] 韩明春,吴建军,王芬. 冗余理论及其在农业生态系统管理中的应用[J]. 应用生态学报,2005,16(2):375-378.

[12] 刁操铨. 作物栽培学各论:南方本[M]. 北京:中国农业出版社,1995.

[13] 孙宏伟. 水稻分蘖成穗率的遗传变异研究[J]. 垦殖与稻作,2000(1):4-5.

[14] 梁永书,张启军,叶少平,等. 水稻分蘖相关性状的QTL定位及分析[J]. 中国农学通报,2005,21(12):47-52.

[15] 叶少平. 水稻分子图谱的构建和QTL定位研究[D]. 雅安:四川农业大学,2004.