文章编号：1005-0906(2015)05-0001-05 DOI: 10.13597/j.cnki.maize.science.20150501

玉米孤雌生殖单倍体诱导性状的遗传分析

路 明[1],岳尧海[1],王 敏[2],段莹莹[2],刘宏伟[1],张建新[1],张志军[1]

(1.吉林省农业科学院玉米研究所/玉米国家工程实验室,吉林 公主岭 136100;
2.吉林吉农高新技术发展股份有限公司,吉林 公主岭 136100)

摘 要：运用主基因-多基因混合遗传模型理论,对构建的玉米常规自交系与单倍体诱导系杂交组合群体A(四-287×Y11)和两个单倍体诱导系杂交组合群体B(Y6×Y11)的F_2世代的单倍体诱导性状的遗传进行研究。结果表明,群体A的单倍体诱导性状遗传由两个主基因控制,表现加性-显性效应,遗传率达91.27%;群体B检测到1个主基因,表现加性-显性效应,遗传率为38.86%,群体B的诱导率遗传主要由主基因和多个微效基因共同作用。

关键词：玉米;单倍体;遗传分析

中图分类号：S513.035.2 **文献标识码**：A

Genetic Study on In-Vivo Haploid Induction in Maize

LU Ming[1], YUE Yao-hai[1], WANG Min[2], DUAN Ying-ying[2], LIU Hong-wei[1],
ZHANG Jian-xin[1], ZHANG Zhi-jun[1]

(1. *Maize Research Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences / National Engineering Laboratory For Corn, Gongzhuling* 136100;
2. *Jilin Jinong Hi-tech Inc., Ltd, Gongzhuling* 136100, China)

Abstract: Two F_2 generations of maize haploid induction lines population A (Si-287×Y11) and population B (Y6×Y11) were used to study the inheritance of maize haploid induction with major gene+ploy gene mixed inheritance analysis. The results showed that the inheritance of haploid induction was controlled by two major genes in population A. The gene action was mainly additive to partial dominance and heritability was 91.27%. A gene with additive to partial dominance effect accounting for 38.86% of the phenotypic variation was identified in population B. It indicated that the trait was controlled by major gene and poly small genes.

Key words: Maize; Haploid; Genetic study

目前,国外发达国家的种业公司均将单倍体技术作为玉米自交系的主要选育技术,在其玉米商业化育种体系中建立了专门的“DH生产部”来规模化生产纯合自交系[1]。国内在单倍体技术的应用上进行了很多的研究,涉及诱导系选育、杂交诱导方法、单倍体加倍方法和技术规范等[2~9]。在单倍体诱导遗传基础研究上报道不多。早期研究证明,孤雌生殖单倍体系Stock6的诱导能力是受核基因遗传控制的[10,11]。近些年来,分子标记技术的发展为揭示单倍体诱导性状的遗传机制提供了有效手段,定位了控制诱导性状的主效QTL(qhir1),并进行了精细定位[12,13],但总体上看,遗传机理还有待于进一步探索。本研究采用主基因-多基因混合遗传模型的分析方法,对构建的两个玉米单倍体诱导系杂交组合F_2群体进行遗传分析,分析玉米单倍体诱导性状的遗传规律,为下一步的QTL定位研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为两个单世代的F_2群体,群体A为常规玉米自交系四-287(P1)和诱导系Y11(P2)构建的F_2群体;群体B为诱导系Y6(P1)和诱导系Y11(P2)构建的F_2群体,其中,Y11为农大高诱5号,由中国农业

收稿日期：2015-02-26

基金项目：国家自然科学基金(31300300)、吉林省自然科学基金(20130101110JC)

作者简介：路 明(1978-),男,副研究员,博士,主要从事玉米分子遗传育种。Tel:0434-6156947
E-mail:lum7893@163.com
张志军为本文通讯作者。Tel:0434-6156959

大学提供。

1.2 田间试验设计

2014年春季，将群体A的150个单株和群体B的215个单株种植于吉林省农业科学院公主岭试验基地，行长5 m，行距63 cm，种植密度6万株/hm^2。田间管理同大田常规管理。

1.3 性状测定

对两个群体每个单株进行单倍体诱导率的测定，群体A采用1个测验种C1(新合344/PH4CV)，群体B采用2个测验种C2(PH6WC/XL21)和C3(黄苗自交系，由中国农业大学提供)。

测定方法：取被测单株的花粉给测验种授粉，每个被测单株至少授粉5穗以上，秋季收获测交子粒。根据Navajo显性遗传标记所具有的紫色糊粉层和紫色胚芽的特点，凡是顶端糊粉层为紫色、胚芽无色、且胚面较小、呈三角形、凹陷较深为“单倍体子粒”；子粒顶端糊粉层和胚均为紫色，则是正常的杂交二倍体子粒。

单倍体诱导率=单倍体苗数/测交结实粒数×100%。

1.4 统计分析

利用DPS V14.10软件对诱导率进行基本统计量分析。遗传模型分析采用章元明等提出的数量性状主基因+多基因混合遗传模型分离分析方法[14,15]，分析模型包括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)、2对主基因+多基因(E)、3对主基因(F)和3对主基因+多基因(G)共7类。依据极大似然法和IECM(Iterated expectation and conditional maximization)算法估计混合分布中各成分分布参数，根据期望熵最大即AIC(Akaike's information criteri-on)值最小原则及适合性检验选择最优遗传模型，利用最小二乘法，由各成分分布参数估算主基因和多基因遗传方差及一阶、二阶遗传参数。

2 结果与分析

2.1 亲本与群体的表型分析

表1 亲本和群体的表型分析

Table 1 Phenotype analysis of parents and population

群 体 Population	亲本 Parent		平均值 Mean	变化范围 Range	变异系数(%) CV
	P1	P2			
群体A/C1	0.00	8.94	3.75	0.44～9.19	53.85
群体B/C2	5.12	8.57	5.37	1.87～10.95	34.40
群体B/C3	4.98	8.11	5.06	1.69～11.85	36.44
群体B平均	5.05	8.34	5.31	2.26～10.50	30.97

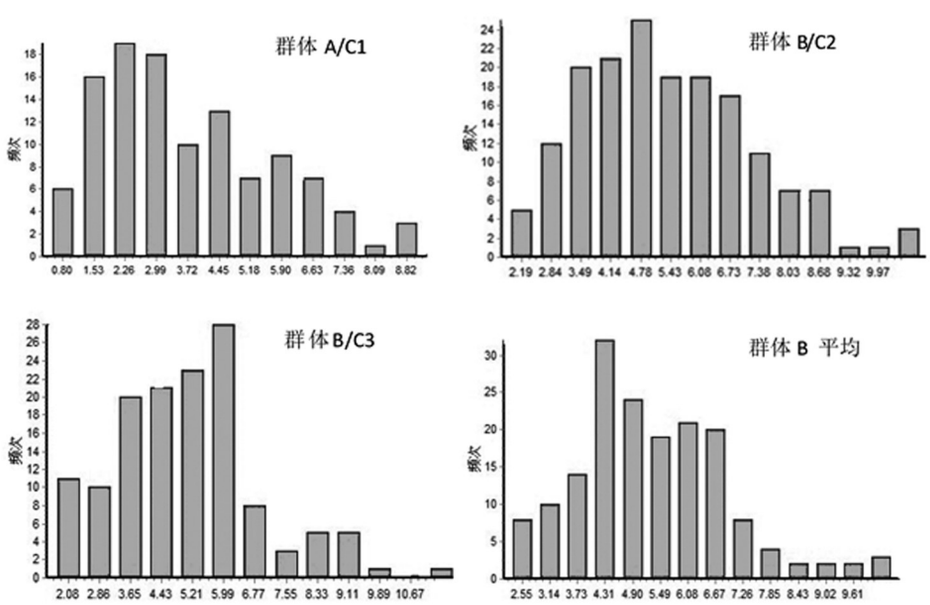

图1 两个群体的单倍体诱导率次数分布图

Fig.1 Distribution of haploid induction in two populations

由亲本和群体表型分析可知(表1),常规自交系四-287不具有诱导能力,Y6和Y11的平均诱导率分别为5.05%和8.34%,双亲间具有显著差异,其F_2群体的变异范围也较大,均有超亲优势,说明以此双亲建立的群体具有代表性,可做进一步的遗传分析。

从图1的频次分布可以看出,两个F_2群体不具有单一分布的特征,表现出两个或多个成分分布的混合,说明可能有主基因存在,可以应用主基因—多基因混合模型进行遗传分析。

2.2　最优遗传模型选择与检验

根据F_2群体分离分析方法,最优遗传模型从AIC值较小的模型中选出;同时有几个模型AIC值较小且差异不大时,通过适合性检验,选择参数显著差异最小的模型为最优模型。应用主基因-多基因混合模型的单世代分析软件分析,F_2群体在不同成分分布个数的条件下对数似然函数的极大值和AIC值见表2和表3。从表2可以看出,对于群体A(四-287×Y11)产生的F_2群体来说,B-2模型的AIC值最小,为464.55,根据AIC最小的原则,群体A的单倍体诱导性状遗传主要由两个主基因控制,表现加性-显性效应。从表3可以看出,对于群体B(Y6×Y11)产生的F_2群体来说,A-1模型在二个测验种和联合平均下的AIC值均为最小,分别为676.78、550.35和645.49,与之相近的还有模型B-2。对候选模型进行适合性测验,结果表明,A-1和B-2模型适合性检验统计量均未达到显著性差异,根据AIC最小的原则,群体B的单倍体诱导性状遗传主要由一个主基因控制,表现加性-显性效应。

表2　群体A遗传模型的极大似然数和AIC值

Table 2　The number of maximum likelihood and AIC estimates of different genetic models in population A

代号 Code	模型 Model	极大似然数 Number of maximum likelihood	AIC值 AIC value
A-0	0MG	-237.37	478.73
A-1	1MG-AD	-229.80	467.61
A-2	1MG-A	-235.99	477.98
A-3	1MG-EAD	-237.37	482.73
A-4	1MG-AEND	-237.37	482.73
B-1	2MG-ADI	-226.20	472.40
B-2	2MG-AD	-226.28	464.55
B-3	2MG-A	-234.28	476.57
B-4	2MG-EA	-237.36	480.72
B-5	2MG-AED	-237.37	482.73
B-6	2MG-EEAD	-237.37	480.73

表3　群体B遗传模型的极大似然数和AIC值

Table 3　The number of maximum likelihood and AIC estimates of different genetic models in population B

代号 Code	模型 Model	极大似然数 Number of maximum likelihood			AIC值 AIC value		
		群体B/C2 Population B/C2	群体B/C3 Population B/C3	平均 Average	群体B/C2 Population B/C2	群体B/C3 Population B/C3	平均 Average
A-0	0MG	-338.84	-274.15	-321.83	681.69	552.29	647.65
A-1	1MG-AD	-334.39	-271.17	-318.75	676.78	550.35	645.49
A-2	1MG-A	-338.84	-274.15	-321.83	683.69	554.30	649.66
A-3	1MG-EAD	-338.84	-274.15	-321.83	685.69	556.29	651.65
A-4	1MG-AEND	-338.84	-274.15	-321.83	685.69	556.29	651.65
B-1	2MG-ADI	-332.34	-269.41	-313.18	684.68	558.83	646.35
B-2	2MG-AD	-332.62	-271.09	-316.97	677.24	554.18	645.93
B-3	2MG-A	-338.84	-274.15	-321.84	685.69	556.30	651.68
B-4	2MG-EA	-338.84	-274.15	-321.83	683.68	554.30	649.66
B-5	2MG-AED	-338.84	-274.15	-321.83	685.69	556.29	651.66
B-6	2MG-EEAD	-338.84	-274.15	-321.83	683.69	554.29	649.66

2.3 最优模型遗传参数估计

通过分析软件估算出模型成分分布参数数值，在此基础上计算出模型一阶和二阶遗传参数(表4、表5)。群体A(四-287×Y11)的诱导率均值为4.68%，小于群体B(Y6×Y11)的诱导率均值。主基因a和b的加性效应接近，但二者显性效应则有差异，主基因a的显性效应值较大，两个主基因的遗传率达91.27%，说明群体A的诱导率遗传是由这2个主基因起作用。

利用两个测验种测定的群体B(Y6×Y11)的遗传率结果较为接近和一致，诱导率均值5.97%，加性和显性效应较为接近，但显性效应为负值，这个主基因的平均遗传率为38.86%，说明群体B的诱导率遗传主要由主基因和多个微效基因共同起作用。

表4 群体A单倍体诱导性状遗传参数估计值

Table 4 The estimates of genetic parameter of haploid induction in populations A

一阶参数 First order parameter	估计值 Estimate	二阶参数 Second order parameter	估计值 Estimate
m	4.675 1	σ^2mg	3.737 4
da	1.775 0	h^2mg(%)	91.27
db	1.700 7		
ha	-2.498 1		
hb	0.039 8		

表5 群体B单倍体诱导性状遗传参数估计值

Table 5 The estimates of genetic parameter of haploid induction in populations B

参 数 Parameter	估计值 Estimate		
	群体B/C2 Population B/C2	群体B/C3 Population B/C3	平 均 Average
m	6.137 4	5.839 3	5.967 0
d	1.474 0	1.408 1	1.211 8
h	-1.455 4	-1.406 5	-1.209 5
σ^2mg	1.591 7	1.394 8	1.055 7
h^2mg(%)	46.70	40.73	38.86

3 结论与讨论

用分离群体数量性状表型观测值来初步剖析数量遗传基础，了解植物数量性状是由主基因或多基因控制还是主基因+多基因控制，可为选择作物育种方法提高依据[16]。本研究以玉米单倍体诱导系与非诱导系、诱导系与诱导系这两个F_2分离群体，利用主基因-多基因混合遗传分析方法，在群体A上鉴定出2个主基因，遗传率达91.27%。由于群体亲本之一四-287不具有诱导单倍体的作用，因此推断这2个主基因来自诱导系Y11。对群体B，采用了两个测验种分别进行测定，所得结果也较为一致，检测到一个遗传率达38.86%的主基因，但不能确定是来自诱导系Y6还是Y11，但可说明群体B的诱导性状主要是由一个主基因和多个微效基因共同作用。Lashermes等研究表明，对(W23×Stock6)的F_2和F_3的分析显示出诱导性状受三对显性基因控制，其中一对基因对另外两对基因具有上位性作用，可能与所用的诱导系不同有关。

本研究结果与Prigge等利用分子标记进行诱导性状定位的结果较一致，在诱导系和非诱导系构建的群体中检测到一个能解释66%的遗传变异的控制诱导性状的主效QTL(qhir1)，证实主效QTL(qhir1)可能与玉米单倍体诱导能力的有无直接相关，这与本研究中群体A较为一致，说明本研究检测到的两个主基因可能包括该QTL。在高频诱导系UH400与低频诱导系CAUHOI的分离群体的定位结果表明，共检测到7个QTL，其中，包括一个解释表型变异大于20%的主效QTL，与本研究结果一致。

参考文献：

[1] 董占山，卢 洪，柴宇超，等. 中国特色的玉米商业育种体系构建[J]. 玉米科学，2015，23(1)：1-9.
Dong Z S, Lu H, Chai Y C, et al. Concept and practices of maize commercial breeding in China[J]. Journal of Maize Sciences, 2015,

23(1): 1-9. (in Chinese)

[2] 刘志增,宋同明,滕文涛 . 玉米孤雌生殖诱导系的选育方法研究[J] . 中国农业大学学报,2000,5(3):51-57 .
Liu Z Z, Song T M, Teng W T. Study on the method of corn parthenogenetic inducing-line development[J]. Acta Agronomica Sinica, 2000, 5(3): 51-57. (in Chinese)

[3] 才　卓,徐国良,刘向辉,等 . 玉米高频率单倍生殖诱导系吉高诱系3号的选育[J] . 玉米科学,2007,15(1):1-4 .
Cai Z, Xu G L, Liu X H, et al. The breeding of JAAS3-haploid inducer with high frequency parthenogenesis in maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2007, 15(1): 1-4. (in Chinese)

[4] 岳尧海,张志军,路　明,等 . 东北生态区玉米单倍体浸芽加倍效果的初探[J] . 作物杂志,2012(5):114-117 .
Yue Y H, Zhang Z J, Lu M, et al. Analysis of the results of maize haploid-doubling in the northeast region[J]. Crop Jouranl, 2012(5): 114-117. (in Chinese)

[5] 黎　亮,李浩川,陈绍江,等 . 玉米孤雌生殖单倍体诱导效率优化方法研究[J] . 中国农业大学学报,2012,17(1):9-13 .
Li L, Li H C, Chen S J, et al. Preliminary optimizaltion of in- vivo haploid induction in maize[J]. Journal of China Agricultural University, 2012, 17(1): 9-13. (in Chinese)

[6] 惠国强,杜何为,张铭堂,等 . 不同除草剂加倍玉米单倍体的效率[J] . 作物学报,2012,38(3):416-422 .
Hui G Q, Du H W, Zhang M T,et al. Doubling efficiency of maize haploids treated by different herbicides[J]. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(3): 416-422. (in Chinese)

[7] 徐国良,代玉仙,刘晓丹,等 . 玉米单倍体诱导率和加倍率研究[J] . 玉米科学,2012,20(2):1-5 .
Xu G L, Dai Y X, Liu X D, et al. Research on the induced rates and the doubling rates of haploid in maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2012, 20(2): 1-5. (in Chinese)

[8] 岳尧海,张建新,周旭东,等 . 玉米单倍体田间自然杂交诱导效率初析[J] . 作物杂志,2013(6):39-41 .
Yue Y H, Zhang J X, Zhou X D,et al.A preliminary analysis of the results of maize haploid-doubling by the soaking bud process in the northeast ecological zone of china[J]. Crop Jouranl, 2013(6): 39-41. (in Chinese)

[9] 才　卓,徐国良,任　军,等 . 玉米杂交诱导单倍体选育自交系技术规范(修订版)[J] . 玉米科学,2013,21(2):1-5 .
Cai Z, Xu G L, Ren J, et al. A Technique specifications for the breeding of maize inbred line using haploid induction from cross hybridization[J]. Journal of Maize Sciences, 2013, 21(2): 1-5. (in Chinese)

[10] 陈绍江,黎　亮,李浩川 . 玉米单倍体育种技术(M) . 北京:中国农业大学出版社,2009 .

[11] Lashermes P, Beckert M. A genetic control of maternal haploidy in maize(*Zea mays* L.) and selection of haploid inducing lines[J]. Theor. Appl. Genet., 1988, 76: 405-410.

[12] Prigge V, Xu X W, Li L, et al. New insights into the genetics of in vivo induction of maternal haploids, the Backbone of doubled haploid technology in maize[J]. Genetics, 2012, 190: 781-793.

[13] Dong X, Xu X, Miao J, et al. Fine mapping of qhir1 influencing in vivo haploid induction in maize[J]. Theor. Appl. Genet., 2013, 126: 1713-1720.

[14] 曹锡文,刘　兵,章元明 . 植物数量性状分离分析Windows软件包SEA的研制[J] . 南京农业大学学报,2013,36(6):1-6 .
Cao X W, Liu B, Zhang Y M. SEA:a software package of segregation analysis of quantitative traits in plants[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2013, 36(6): 1-6. (in Chinese)

[15] 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 .

[16] 王建康,盖钧镒 . 利用杂种 F_2 世代鉴定数量性状主基因-多基因混合遗传模型并估计其遗传效应[J] . 遗传学报,1997,24(5):432-440 .
Wang J K, Gai J Y. Identification of major gene and polygene mixed inheritance model and estimation of genetic parameters of a quantitative trait from F_2 progeny[J]. Acta Genetica Sinica, 1997, 24 (5): 432-440. (in Chinese)

(责任编辑:朴红梅)