

文章编号: 1005-0906(2009)05-0025-05

低磷土壤条件下玉米磷吸收和利用效率的混合遗传分析

陈俊意, 徐 莉, 谭 丽, 吴正吉, 张 彩, 丁环宇,
彭 坤, 张静文, 孙双凌, 罗 晶

(重庆医药高等专科学校, 重庆 400030)

摘 要: 运用主基因-多基因模型分离分析法对低磷土壤条件下玉米 082 × 掖 107 组合的 P₁、P₂、F₁、F₂ 和 F_{2:3} 代磷吸收和利用效率联合遗传分析。结果表明, 玉米磷吸收效率遗传符合一对加性-显性主基因与加性-显性-上位性多基因混合遗传模型(D-0)。F₂ 和 F_{2:3} 估计的主基因遗传力分别为 51.96% 和 56.29%, 估计的微效多基因遗传力分别为 34.17% 和 29.72%。主基因的遗传力都高于微效多基因, 磷吸收效率的遗传主要由一对加性-显性主基因控制, 同时微效多基因对玉米磷吸收效率的影响较大。表明可以利用磷吸收效率高的玉米亲本配制杂交组合, 并且在育种的早期阶段选育磷吸收效率高的单株或家系, 以获得磷吸收效率高的玉米品种。玉米磷利用效率遗传符合加性-显性-上位性多基因模型(C-0), 属非主基因控制的遗传。表明玉米磷利用效率主要由微效多基因控制, 可以结合玉米磷吸收效率性状的选育, 培育磷利用效率高的玉米品种。

关键词: 玉米; 磷吸收效率; 磷利用效率; 遗传模型

中图分类号: S513.03

文献标识码: A

The Mixed Inheritance Analysis of Phosphorus Absorption and Utilization Efficiency in Maize

CHEN Jun-Yi, XU Li, TAN Li, et al.

(Chongqing Medical and Pharmaceutical College, Chongqing 400030, China)

Abstract: Under deficient phosphorus, inheritance of phosphorus absorption efficiency (PAE) and phosphorus utilization efficiency (PUE) in families from the cross of 082 × Ye107 was investigated by the mixed major gene plus poly-gene inheritance model of quantitative traits. The results showed that PAE in the cross was controlled by a major genes and minor gene (the D-0 model). Heritability value of the major genes for F₂ and F_{2:3} was estimated as 51.96% and 56.29%, while the effects of multi genes was 34.17% and 29.72% in total action, respectively. The value of effects of the major gene were higher than the minor gene. Thus, it is possible to breed high PAE maize cultivars by choosing high PAE parents and handling segregating generation. The phosphorus utilization efficiency (PUE) in the cross was controlled by minor gene (the D-0 model).

Key words: Maize; Phosphorus absorption efficiency; Phosphorus utilization efficiency; Inheritance model

由于土壤对磷的化学固定作用, 植株可吸收利用的土壤有效磷缺乏。磷素不足已成为玉米植株正

常生长的限制因素之一, 提高玉米植株磷利用效率, 必须对磷效率的遗传规律进行研究。目前很多研究都只停留在磷高效玉米基因型的表型分析上, 对于低磷土壤条件下玉米磷吸收和利用效率遗传规律尚不十分明确。研究推测, 磷高效与磷低效的玉米自交系杂交后, 磷营养效率在 F₁ 代表现为隐性遗传^[1-3]。本文采用主基因+多基因模型分离分析法, 运用多个世代联合分析, 对玉米磷吸收和利用效率遗传规律进行了混合遗传分析。

收稿日期: 2008-06-01

基金项目: 重庆市重大科技专项, 水稻玉米良种创新工程项目(CSTC 2007AB1045)

作者简介: 陈俊意(1973-), 男, 重庆开县人, 博士。Tel: 15123217825

E-mail: chenjunyi3@126.com

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验用亲本自交系 082(P1)。082 是采用 Co⁶⁰-γ 射线处理沈单 7 号,经过 9 代自交,遗传已经稳定,现已经组配成西农单交 2 号和西农单交 3 号等品种,具有高磷效率特征^[4]。另一亲本掖 107(P2)为常用自交系,是低磷效率自交系。2006 年春用 082 作母本、掖 107 作父本组配 F₁ 代;2006 年冬在海南种植 F₁ 代,通过套袋自交获得 F₂ 代;2007 年春在西南大学玉米研究所试验场套袋自交获得 F_{2:3} 代植株。

1.2 试验方法

2007 年 9 ~ 10 月在西南大学玉米研究所试验场进行试验,土质为砂壤土,pH 值 6.6,有机质 8.14 g/kg,全 P 0.243 g/kg,全 K 11.74 g/kg,碱解 N 15.3 mg/kg,速效 P 2.6 mg/kg,速效 K 20.0 mg/kg。依次种植 P1(082)、P2(掖 107)、F₁ 和 F₂ 世代;F_{2:3} 按照随机区组设计,3 次重复。密度为 45 000 株/hm²,施 N 120 kg/hm²、K 50 kg/hm² 作底肥,肥料为尿素和氯化钾,不施磷肥,田间水肥管理与大田相同。

出苗后培育 35 d 采收,根系、地上部剪断分开,105℃杀青 30 min,80℃恒温烘干,测定根系和地上部干重,粉碎后按钒钼黄法测定磷含量^[5]。

1.3 统计分析方法

玉米磷吸收效率用低磷土壤条件下植株全株的磷积累量表示;磷利用效率用低磷土壤条件下植株全株干重与植株全株磷积累量的比值表示。P1、P2、F₁、F₂ 为个体观察值,分别为 80、80、80、241 株,F_{2:3} 为对应 241 株系 3 次重复的平均值。采用盖钧镒和章元明等的植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型分析方法^[6-8],分析程序由南京农业大学农学院章元明和何小红等提供。

2 结果与分析

2.1 玉米磷吸收效率的遗传分析

2.1.1 玉米磷吸收效率的分布特征

在低磷土壤下,组合(082 × 掖 107)的磷高效玉米亲本 082(P1)的磷吸收效率平均为 4.00 mg,变化幅度为 3.50 ~ 4.98 mg;磷低效亲本掖 107(P2)的平均磷吸收效率为 2.36 mg,变化幅度为 1.90 ~ 2.98 mg。对两个亲本磷吸收效率(即目标性状)进行差异显著性检验, $F=69.52$,差异达极显著水平($p<0.000\ 1$),说明亲本 P1、P2 在磷吸收效率上存在真实差异。从表 1 中可以看出,与两亲本相比,F₁ 的平均磷吸收效率

为 2.98 mg,变化幅度为 2.52 ~ 3.61 mg,为双亲中间型,但偏向于磷低效亲本掖 107(P2);F₂ 平均磷吸收效率为 3.40 mg,变化幅度为 2.02 ~ 5.24 mg;F_{2:3} 平均磷吸收效率为 3.54 mg,变化幅度为 1.80 ~ 5.04 mg。由图 1 和图 2 可以看出,F₂ 和 F_{2:3} 的磷吸收效率呈现连续正态分布,表明磷吸收效率为典型的数量性状,可以开展进一步的遗传分析。

表 1 玉米磷吸收效率的平均值和变化幅度
Table 1 Mean and range of PAE in five generations of maize

亲本及世代	平均(mg)	变化幅度(mg)
Parental and generation	Mean	Min to max value
P1	4.00	3.50 ~ 4.98
P2	2.36	1.90 ~ 2.98
F ₁	2.98	2.52 ~ 3.61
F ₂	3.40	2.02 ~ 5.24
F _{2:3}	3.54	1.80 ~ 5.04

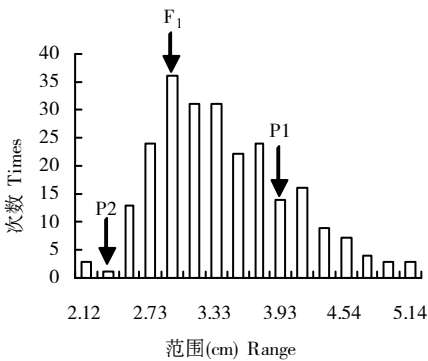


图 1 F₂ 代磷吸收效率的次数分布

Fig.1 Frequency distribution of PAE of F₂

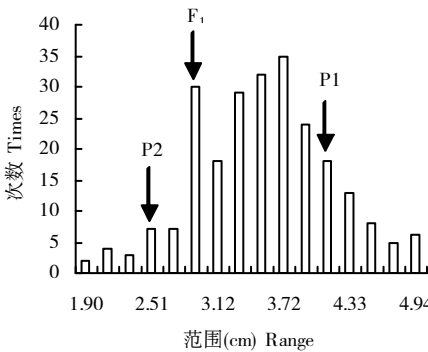


图 2 F_{2:3} 代磷吸收效率的次数分布

Fig.2 Frequency distribution of PAE of F_{2:3}

2.1.2 磷吸收效率的遗传模型

利用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型分析 P1、P2、F₁、F₂、F_{2:3} 代的磷吸收效率在各种模型下的似然函数,获得参试组合 082 × 掖 107 在不同遗传模型下的似然函数值(Maximum log-likelihood

value, MLV)和爱氏信息准则值(Akaike's information criterion values, AIC)(表 2)。

表 2 在不同遗传模型下的玉米磷吸收效率似然函数值和爱氏信息准则值

Table 2 The AIC values and the Max-likelihood- values under various genetic models in five generations of maize for PAE

模 型 Model	似然函数值 MLV	爱氏信息准则值 AIC	模 型 Model	似然函数值 MLV	爱氏信息准则值 AIC
A-1	-731.66	1 471.33	D-2	-678.14	1 370.27
A-2	-731.54	1 469.08	D-3	-701.96	1 417.92
A-3	-773.23	1 552.45	D-4	-699.31	1 412.62
A-4	-751.79	1 509.59	E-1-1	-677.87	1 383.73
B-1-1	-690.65	1 401.30	E-1-2	-714.57	1 449.14
B-1-2	-717.58	1 447.15	E-1-3	-719.28	1 454.57
B-1-3	-719.31	1 446.61	E-1-4	-714.57	1 443.14
B-1-5	-766.60	1 541.19	E-1-5	-707.25	1 430.52
C-0	-714.33	1 442.66	E-1-6	-714.57	1 443.14
D-0	-673.43	1 366.86	E-1-0	-674.31	1 380.63
D-1	-699.44	1 414.89			

根据最小 AIC 值原则,从各种模型中确定了 082 × 掖 107 组合的磷吸收效率候选遗传模型为 D-0 和 D-2。进一步对候选遗传模型的适合度检验,结果表明,082 × 掖 107 组合的磷效率最优遗传模型

为一对加性 - 显性主基因与加性 - 显性 - 上位性多基因混合遗传模型(D-0)。模型 D-0 极大似然函数值在各模型中也是最大的。

表 3 磷吸收效率 D-0 模型分布参数的极大似然估计值

Table 3 Maximum likelihood estimates of D-0 model for PAE

参 数 Parameter	估计值 Estimate	参 数 Parameter	估计值 Estimate	参 数 Parameter	估计值 Estimate
$\mu 1$	3.90	$\mu 43$	3.30	σ_i^2	0.000 1
$\mu 2$	2.91	$\mu 51$	3.95	σ_{si}^2	0.317 9
$\mu 3$	2.30	$\mu 52$	3.44	σ_{s2}^2	0.407 3
$\mu 41$	3.92	$\mu 53$	3.33	σ_{s3}^2	0.317 9
$\mu 42$	3.21	σ^2	0.107 4		

注: $\mu 1$ $\mu 2$ $\mu 3$ 为 P1、P2、F₁ 成分分布(component distribution)平均数; $\mu 41$ $\mu 42$ $\mu 43$ 和 $\mu 51$ $\mu 52$ $\mu 53$ 分别表示 F₂ 和 F_{2:3} 衍生家系中各主基因型 AA、Aa、aa 的均值; σ^2 为误差方差; F₂ 群体中各成分分布的方差相等, 记为 σ_i^2 ; F_{2:3} 衍生家系群体中各成分分布的方差不相等, 记为 σ_{si}^2 、 σ_{s2}^2 、 σ_{s3}^2 。

Note: $\mu 1$, $\mu 2$, $\mu 3$ refer to the average component distribution of P1, P2 and F₁; $\mu 41$, $\mu 42$, $\mu 43$ and $\mu 51$, $\mu 52$, $\mu 53$ refer to the average of the main genotypes AA, Aa and aa; σ^2 refers to the environment variance, σ_i^2 refers to the component distribution variance of F₂; σ_{si}^2 , σ_{s2}^2 and σ_{s3}^2 refers to the component distribution variance of F_{2:3}.

2.1.3 磷吸收效率遗传参数的估计结果与分析

将 D-0 模型的一阶、二阶分布参数极大似然估计值列于表 3。根据一阶分布参数与一阶遗传参数的关系,利用最小二乘法估测出二阶遗传参数,结果见表 4。

从表 4 可以看出,利用磷吸收效率不同的玉米自交系杂交形成的 082 × 掖 107 组合的主基因和多基因加性效应都表现为正向增效(磷吸收效率),分

别为 $d=0.31$ 和 $[d]=0.202\ 8$ 。但在主基因和多基因显性效应方面,082 × 掖 107 组合的主基因和多基因显性效应 $h=-0.4$, $[h]=-0.077\ 2$ 。在多基因上位性效应中,082 × 掖 107 组合的加性 × 加性效应 $[i]$ 和显性 × 显性效应 $[l]$ 分别为 0.41 和 -0.33,而加性 × 显性 $[j]$ 不能给予估计。F₂ 和 F_{2:3} 估计的主基因遗传力分别为 51.96% 和 56.29%,估计的微效多基因遗传力分别为 34.17% 和 29.72%。

表 4 磷吸收效率遗传参数估计值
Table 4 Estimates of genetic parameters for PAE

参 数 Parameter	估计值 Estimate	参 数 Parameter	估计值 Estimate	参 数 Parameter	估计值 Estimate
$m1$	3.59	$h/d(\%)$	-129.010 0	$F_2 \quad h_{mg}^2(\%)$	51.9600
$m2$	3.31	$[d]$	0.202 8	$h_{pg}^2(\%)$	34.170 0
$m3$	2.61	$[h]$	-0.077 2	$F_{2:3} \quad \sigma_p^2$	0.767 6
$m4$	3.61	$[i]$	0.410 0	σ_{ng}^2	0.432 1
$m5$	3.64	$[l]$	-0.330 0	$h_{mg}^2(\%)$	56.290 0
m	3.39	$F_2 \quad \sigma_p^2$	0.774 6	σ_{pg}^2	0.228 1
d	0.31	σ_{mg}^2	0.402 5	$h_{pg}^2(\%)$	29.720 0
h	-0.40	σ_{pg}^2	0.264 7		

注: $m1 \sim m5$ 分别为 $P1$ 、 $P2$ 、 F_1 、 F_2 、 $F_{2:3}$ 的效应平均值; d 为主效基因加性效应; h 为主效基因显性效应; h/d 为主效基因显性度; $[d]$ 为多基因加性效应; $[h]$ 为多基因显性效应; i 为基因间加性互作; l 为基因间显性互作; σ_p^2 为多基因方差; σ_{ng}^2 为主基因遗传方差; σ_{pg}^2 为群体表型方差; h_{mg}^2 为主基因遗传力; h_{pg}^2 微微效多基因遗传力。
Note: $m1 - m5$: the average value of gene effects for $P1$, $P2$, F_1 , F_2 and $F_{2:3}$; d : the additive effect of major gene; h : the dominant effect of major gene; h/d : the degree of dominance of major gene; $[d]$: the additive effects of polygene; $[h]$: the dominant effects of polygene; i : the interaction of additive effects between genes; l : the interaction between the additive effect of genes; σ_p^2 refers to the variance of multi genes; σ_{ng}^2 refers to the variance of main gene inheritance; σ_{pg}^2 refers to the variance of phenotype of family; h_{mg}^2 refers to the hereditary capacity of main gene; h_{pg}^2 refers to the hereditary capacity of multi gene.

2.2 玉米磷利用效率的遗传分析

2.2.1 玉米磷利用效率的分布特征

在低磷土壤上,玉米亲本 082($P1$)的磷利用效率平均为 4.88 g/mg,变化幅度为 2.93 ~ 8.12 g/mg,亲本掖 107($P2$)的平均磷利用效率为 5.15 g/mg,变化幅度为 3.12 ~ 9.65 g/mg。对两个亲本磷利用效率(即目标性状)进行差异显著性检验, $F=1.717$,差异达极显著水平($p<0.01$),说明亲本 $P1$ 、 $P2$ 在磷利用效率上存在真实的差异。从表 1 中可以看出,与两个亲本相比, F_1 的平均磷利用效率为 6.01 g/mg,变化幅度为 3.24 ~ 11.84 g/mg,为超亲型(表 5),但偏向于亲本掖 107($P2$); F_2 平均磷利用效率为 5.32 g/mg,变化幅度为 2.69 ~ 12.06 g/mg; $F_{2:3}$ 平均磷利用效率为 5.26 g/mg,变化幅度为 2.55 ~ 13.17 g/mg。由图 3 和图 4 可以看出, F_2 和 $F_{2:3}$ 的磷利用效率呈连续正态分布,表明磷利用效率为典型的数量性状,可以开展进一步的遗传分析。

表 5 玉米磷利用效率的平均值和变化幅度
Table 5 Mean and range of PUE in five generations of maize

亲本及世代 Parental and generation	平均(g/mg) Mean	变化幅度(g/mg) Min to max value
$P1$	4.88	2.93 ~ 8.12
$P2$	5.15	3.12 ~ 9.65
F_1	6.01	3.24 ~ 11.84
F_2	5.32	2.69 ~ 12.06
$F_{2:3}$	5.26	2.55 ~ 13.17

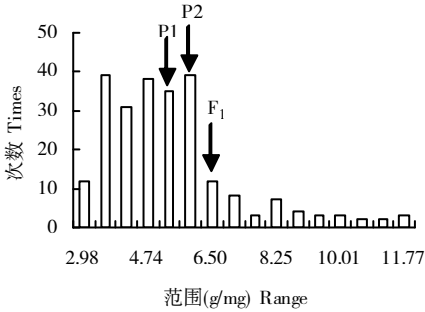


图 3 F_2 代磷利用效率的次数分布
Fig.3 Frequency distribution of PUE of F_2

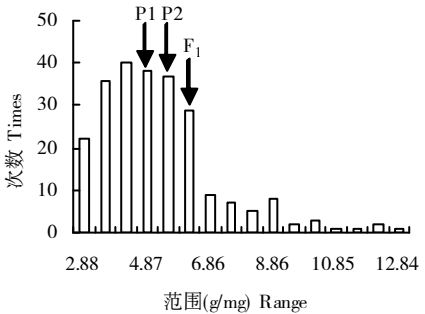


图 4 $F_{2:3}$ 代磷利用效率次的数分布
Fig.4 Frequency distribution of PUE of $F_{2:3}$

2.2.2 磷利用效率的遗传模型

利用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型分析两个亲本、 F_1 、 F_2 和 $F_{2:3}$ 的磷利用效率在各种模型下的似然函数, 获得了参试组合 082 × 掖 107 在不同遗传模型下的极大似然函数值和爱氏信准则

值(表 6)。

表 6 在不同遗传模型下玉米磷利用效率的似然函数值和爱氏信息准则值

Table 6 The AIC values and the Max-likelihood- values under various genetic models in five generations of maize for PUE

模 型	似然函数值	爱氏信息准则值	模 型	似然函数值	爱氏信息准则值
Model	MLV	AIC	Model	MLV	AIC
A-1	-774.53	1 557.06	D-1	-750.82	1 517.63
A-2	-775.98	1 557.95	D-2	-739.45	1 492.90
A-3	-790.70	1 587.40	D-3	-758.05	1 530.11
A-4	-806.27	1 618.55	D-4	-750.32	1 514.65
B-1-1	-745.07	1 510.15	E-1-1	-739.11	1 506.22
B-1-2	-762.65	1 537.30	E-1-2	-757.53	1 535.05
B-1-3	-763.36	1 534.71	E-1-3	-762.37	1 540.74
B-1-5	-784.05	1 576.10	E-1-4	-757.53	1 529.05
C-0	-731.19	1 482.39	E-1-5	-754.00	1 524.01
C-1	-756.84	1 527.69	E-1-6	-757.53	1 529.05
D-0	-732.00	1 484.01	E-1-0	-732.73	1 497.46

根据最小 AIC 值原则,从各种模型中确定了 082 × 掖 107 组合的磷利用效率候选遗传模型为 C-0、D-0 和 E-1-0。进一步对候选遗传模型的适合度检验,结果表明,082 × 掖 107 组合的磷利用效率最优遗传模型为加性 - 显性 - 上位性多基因模型(C-0)。模型 C-0 极大似然函数值在各模型中也是最大的。

3 结论与讨论

试验结果表明,玉米磷吸收效率遗传符合一对加性 - 显性主基因与加性 - 显性 - 上位性多基因混合遗传模型(D-0)。在玉米 082 × 掖 107 组合的 F₂ 代和 F_{2:3} 代中,主基因的遗传力都高于微效多基因,玉米磷效率的遗传主要由一对加性 - 显性主基因控制。表明可以利用磷吸收效率高的玉米亲本配制杂交组合,并且在育种的早期阶段选育磷吸收效率高的单株或家系,以获得磷吸收效率高的玉米品种。同时,微效多基因对玉米磷吸收效率的影响较大,表明以基因重组或聚合为基础的杂交育种方法仍然是改良玉米磷吸收效率的基本方法,这要从磷吸收效率强的玉米种质中进一步鉴定控制磷吸收效率的基因,并利用 QTL 定位以及现代分子生物学技术以克服环境影响等缺陷,选育出磷吸收效率高的玉米新品种,提高在缺磷土壤条件下玉米植株的磷吸收水平,降低生产成本,提高玉米产量。

试验结果还表明,玉米磷利用效率遗传符合加性 - 显性 - 上位性多基因模型(C-0),属非主基因控制的遗传。表明玉米磷利用效率主要由微效多基因控制,可以结合玉米磷吸收效率性状的选育,培育磷利用效率高的玉米品种。

参考文献:

[1] Sattelmacher B, Horst W J, Becker H C. Factors of contribute to genetic variation for nutrient efficiency of crop plants[J]. Plant Soil, 1994, 157: 215-224.

[2] Bake D E, Jarrell A E, et al. Phosphorus uptake from soils by corn hybrids selected for high and low phosphorus accumulation[J]. Agron. J., 1970, 62: 103-106.

[3] Zhu J, Lynch J P. The contribution of lateral rooting to phosphorus acquisition efficiency in maize(*Zea mays* L.) seedlings[J]. Funct Plant Biol., 2004, 31: 949-958.

[4] 陈俊意,蔡一林,徐德林,等. 不同玉米基因型苗期磷效率和相对生物指标的差异及其回归模型[J]. 植物营养与肥料学报,2007, 13(6): 1068-1076 .

[5] 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社,1990 .

[6] 盖钧镒,章元明,王健康. 植物数量性状遗传体系(第一版)[M]. 北京:科学出版社,2003 .

[7] 章元明,盖钧镒. 数量性状分离分析中分布参数估计的 IECM 算法[J]. 作物学报,2000, 26(6): 699-706 .

[8] 章元明, 盖钧镒. 利用 P1、F1、P2、F2 和 F_{2:3} 家系五世代联合分离分析的拓展[J]. 生物数学学报,2002, 17(3): 363-368 .

(责任编辑:李万良)