

# 玉米雌穗一节多穗性状的遗传研究

鞠方成

(辽东学院农学院, 辽宁 丹东 118000)

**摘要:**以玉米自交系 XL21 和 PH6WC 组成的 6 世代群体为材料, 调查各群体同一穗位处果穗数量。利用  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $F_2$ 、 $BC_1$  和  $BC_2$  多世代联合分析法, 研究控制玉米一节多穗性状的基因分离规律。结果表明, 该性状在  $F_2$  分离世代表现为斜率负值的直线分布,  $BC_1$  群体主要呈类似于偏正态分布,  $BC_2$  群体呈类似于反比例函数分布。通过群体 AIC 值进行适合性检验, 该性状符合一对加-显主基因 + 加-显-上位性多基因遗传 D 模型, 主基因效应大于多基因效应, 且加性效应大于显性效应, 主基因遗传率为 49.5% ~ 60.2%, 多基因遗传力为 27.4% ~ 41.1%, 两者累加贡献率达到 87.6% ~ 90.6%。控制玉米一节多穗性状以加性效应为主, 在遗传育种中针对该性状对早代试材进行重点选择和淘汰。

**关键词:** 玉米; 一节多穗; 遗传

**中图分类号:** S513.035

**文献标识码:** A

## Genetics Study of Maize One Internode More Ears Traits

JU Fang-cheng

(College of Agriculture, Eastern Liaoning University, Dandong 118000, China)

**Abstract:** Six generations of maize inbred lines from XL21 and PH6WC were crossed as the research materials, more ears number of each group were investigated on the same ear location,  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $BC_1$  and  $BC_2$  were used to study the inheritance of maize more ears trait with joint analysis of multiple generations. The results showed that, maize ears trait showed the slope negative linear distribution in the  $F_2$  population, similar to a skewed normal distribution in the  $BC_1$ , and the distribution of inverse function in  $BC_2$  populations. It fitted the D model of a pair of additive-dominance-epitasis major gene plus additive-dominance-epitasis polygene through the group AIC value fit test. The main genetic effects were more than polygenic effects, and additive effect was greater than the dominant effect, the major gene heritability was between 49.5% and 60.2%, the polygene heritability was between 27.4% and 41.1%, the accumulative contribution rate was 87.6%–90.6%. More ears traits were controlled priority to with additive effect, it suggested to be focused on the early generation of material selection and choice on maize breeding.

**Key words:** Maize; One internode more ears; Genetic

玉米生产上经常会发生雌穗多穗即无效穗现象,即在植株茎节的同一穗位处除生长主穗外,还同时长出多个小穗,形似手指或香蕉状,结实不良或根本无法结子粒,俗称“手指穗”或“香蕉穗”<sup>[1]</sup>。玉米同一穗位多穗现象是玉米品种的一个不良特性,个别品种特别是鲜食甜、糯玉米在特异的生长环境中发生,但在不同密度、年份和地区间发生程度存

有在差异。干旱缺水、低温寡照、肥水充足等条件下也容易促使多穗现象发生,产生多穗后会给玉米生产造成一定程度的损失。本试验选取当前具有代表性的两个玉米自交系 XL21 和 PH6WC 为基础试材,利用多世代联合数量性状分析方法对后代群体进行遗传分析,探求控制玉米多穗性状的基因分离规律,在遗传育种过程中对多穗性状进行有效规避,能够更好地指导玉米育种和实践生产。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验以玉米自交系 XL21 和 PH6WC 及由他们组配的  $F_1$ 、 $F_2$ 、 $B_1$  和  $B_2$  群体为材料, XL21 为迪卡 516 母

收稿日期: 2015-06-11

基金项目: 辽宁省博士启动基金项目(201403256)

作者简介: 鞠方成(1975-),男,黑龙江海伦人,讲师,硕士,从事玉米育种教学与研究工作。E-mail: JFCH4155975@163.com

本,无论南繁北育皆,有大量多穗现象表现;PH6WC为先玉335母本,在各种差异环境中均无多穗现象发生,两者在多穗现象上表现差异明显。试材由丹东农业科学院玉米所提供。2013年夏在丹东繁殖 $P_1$ (XL21)和 $P_2$ (PH6WC)并组配 $F_1$ 种子;2013年冬在三亚自交和回交组建 $F_2$ 、 $B_1$ 和 $B_2$ 群体种子;试验于2014年夏丹东进行,不分离世代 $P_1$ 、 $P_2$ 和 $F_1$ 群体各播种4行,每个群体72株,分离世代 $B_1$ 、 $B_2$ 和 $F_2$ 分别播种40行,每个群体720株。小区行长5 m,行距60 cm,18株/行,种植密度67 500株/hm<sup>2</sup>。玉米雌穗吐丝20 d选择生长正常植株计数最上穗位雌穗数量。

## 1.2 分析方法

试验数据采用多世代联合数量性状分离分析方法II- $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $B_1$ 、 $B_2$ 和 $F_2$ 进行分析<sup>[2]</sup>,将分离世代的分布看成多个主基因在多基因与环境修饰下形成的多个正态分布的混合分布,模型包括A模型(1对主基因)、B模型(2对主基因)、C模型(多基因)和D模型(1对主基因+多基因),每类模型中按照基因加、显性效应、上位性和连锁等情况,划分具体模型,如A-1、A-2和A-3模型等<sup>[3]</sup>。通过极大似然法从模型的对数极大似然函数中估计出相应各世代、各成分分布

的平均数、方差及该成分分布所占比例等参数及相应的似然函数值;再计算AIC(Akaike's information criterion)值,根据AIC值进行适合性检验,选出最优遗传模型。利用最小二乘法估计主基因和多基因的遗传参数、方差和效应值<sup>[4]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 $P_1$ 、 $P_2$ 及 $F_1$ 稳定群体多穗数量平均值

通过田间雌穗数量调查, $P_1$ (XL21)的雌穗数量平均为3.83个; $P_2$ (PH6WC)的雌穗数量平均为1.01个,两个自交系的平均雌穗数量差异很大,以他们为试材创建遗传群体具有代表性。 $F_1$ (XL21×PH6WC)代雌穗平均数量1.15个,两个自交系杂交后 $F_1$ 代多穗现象表现并不明显。

### 2.2 $B_1$ 、 $B_2$ 及 $F_2$ 分离群体多穗数量次数分布

如图1所示,多穗性状数值频率 $F_2$ 群体主要呈斜率为负值的直线分布趋势; $BC_1$ 群体主要呈类似于偏正态分布; $BC_2$ 群体呈类似于反比例函数分布,从分离世代群体的频率分布可以初步认为,玉米多穗性状为存在主基因控制的数量性状遗传,不排除存在微效多基因调控的影响。

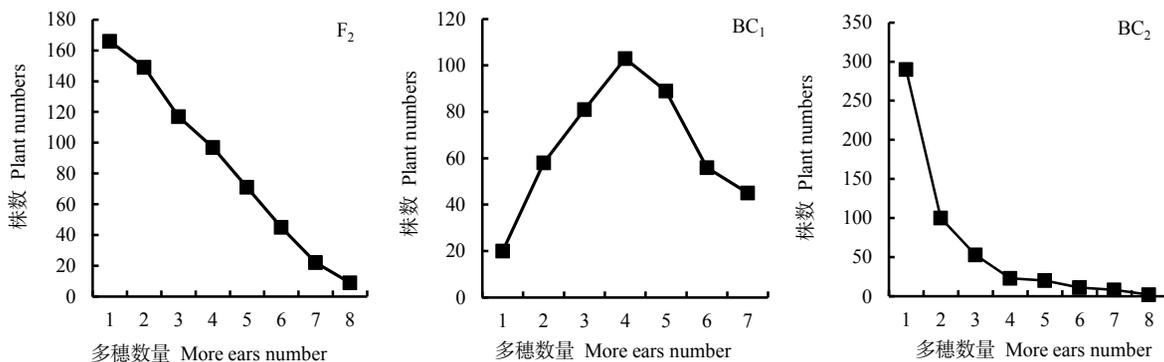


图1 多穗性状分离世代群体数值频率次数分布

Fig.1 More ears number class value frequency distribution of segregating generation

### 2.3 最优遗传模型的选择与适合性检验

利用 $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $B_1$ 、 $B_2$ 和 $F_2$ 六世代联合分析法,最优遗传模型从AIC较小的模型中选出,同时有几个模型AIC较小且差异不大时,通过适合性检验选择参数显著差异最少的模型为最优模型。表1为各模型的AIC值,从大到小依次为A-3>A-2>B-1-3>A-4>A-1>D-2>D-3>C-1>D-1>B-1-2>C>B-1-1>D,其中,C、B-1-1和D 3种模式的AIC值较小。

从表2的 $U^2$ 适合性检验结果可以得出,C模型中有7个统计量达显著差异,说明有7个适合性检验统计量描述C模型与分离世代群体的分布不同;

表1 各遗传模型的AIC值

Table 1 The AIC estimates of different genetic models

模型 Model	群体 Population	模型 Model	群体 Population
A-1	4 392.9	B-1-2	4 214.0
A-2	4 586.2	B-1-3	4 465.8
A-3	4 994.6	D	4 133.7
A-4	4 432.7	D-1	4 241.2
C	4 207.9	D-2	4 274.8
C-1	4 272.8	D-3	4 274.7
B-1-1	4 188.2		

B-1-1模型中有11个达显著差异;D模型中6个达显著差异。根据六世代联合分析原则,选择参数显著差异最少的模型为最优模型,所以D模型应为最优

模型。通过以上数据分析得出,玉米多穗性状遗传符合一对加-显主基因+加-显-上位性多基因遗传模型(D模型)。

表2 群体C,B-1-1和D遗传模型的适合性检验

Table 2 Test for goodness-of-fit about C, B-1-1 and D genetic model in population

模型 Model	群体 Population	$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	${}_nW^2$	$D_n$
C	P <sub>1</sub>	0.27(0.61)	2.00(0.16)	13.37(0.00)	0.66	0.28
	P <sub>2</sub>	0.04(0.84)	1.98(0.16)	23.75(0.00)	2.14	0.42
	F <sub>1</sub>	0.00(1.00)	2.60(0.11)	41.66(0.00)	2.98	0.48
	B <sub>1</sub>	0.00(0.98)	0.10(0.75)	1.37(0.24)	3.35	0.19
	B <sub>2</sub>	16.25(0.00)	30.89(0.00)	43.83(0.00)	20.71	0.46
	F <sub>2</sub>	3.88(0.05)	2.63(0.10)	1.31(0.25)	4.86	0.24
B-1-1	P <sub>1</sub>	2.32(0.13)	0.11(0.74)	20.94(0.00)	0.81	0.33
	P <sub>2</sub>	29.46(0.00)	25.24(0.00)	0.86(0.35)	4.19	0.67
	F <sub>1</sub>	3.49(0.06)	10.56(0.00)	33.26(0.00)	3.10	0.56
	B <sub>1</sub>	16.67(0.00)	9.62(0.00)	11.61(0.00)	5.02	0.26
	B <sub>2</sub>	14.70(0.00)	28.34(0.00)	41.51(0.00)	20.62	0.45
	F <sub>2</sub>	2.27(0.13)	2.98(0.08)	1.14(0.29)	4.24	0.23
D	P <sub>1</sub>	0.27(0.61)	2.00(0.16)	13.37(0.00)	0.66	0.28
	P <sub>2</sub>	0.04(0.84)	1.98(0.16)	23.75(0.00)	2.14	0.42
	F <sub>1</sub>	0.00(1.00)	2.60(0.11)	41.66(0.00)	2.98	0.48
	B <sub>1</sub>	0.00(0.98)	0.10(0.75)	1.37(0.24)	3.35	0.19
	B <sub>2</sub>	16.25(0.00)	30.89(0.00)	43.83(0.00)	20.71	0.46
	F <sub>2</sub>	0.31(0.58)	0.05(0.82)	1.55(0.21)	4.36	0.24

注:  $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$ 为均匀性检验统计量;  ${}_nW^2$ 为Smirnov检验统计量;  $D_n$ 为Kolmogorov检验统计量。

Notes  $U_1^2$ ,  $U_2^2$ ,  $U_3^2$  were the statistics of uniformity test;  ${}_nW^2$  was the statistics of Smirnov test;  $D_n$  was the statistics of Kolmogorov test.

## 2.4 最优模型的一阶和二阶遗传参数估计

表3 玉米多穗性状的一阶遗传参数估计值

Table 3 The estimates of first order parameters of maize more ears traits

一阶参数 First order parameter	参考数值 Reference data	一阶参数 First order parameter	参考数值 Reference data
$m$	2.16	$[h]$	-0.94
$d$	2.33	$[i]$	2.16
$h$	-1.61	$[j]$	1.73
$d/h$	1.45	$[l]$	-1.10
$[d]$	1.34		

注:  $m$ 为群体均值;  $d$ 为主基因加性效应;  $h$ 为主基因显性效应;  $[d]$ 为基因加性效应;  $[h]$ 为多基因显性效应;  $[i]$ 为多基因之间的加性×加性互作效应;  $[j]$ 为基因之间的加性×显性互作效应;  $[l]$ 为多基因之间的显性×显性互作效应。

Note:  $m$ , the colony mean value;  $d$ , additive effects of the major genes;  $h$ , dominant effects of the major genes;  $[d]$ , additive effects of the polygene;  $[h]$ , dominant effects of the polygene;  $[i]$ , the epistemic effect of additive × Additive of the polygene;  $[j]$ , the epistemic effect of dominant × Additive of the polygene;  $[l]$ , the epistemic effect of dominate × Dominant of the polygene.

利用六世代联合分析软件计算出D模型成分分布参数值,由此计算出D模型的一阶、二阶遗传参数估计值。从表3中可以得出,控制玉米多穗性状的

主基因加性效应值为2.33,大于显性效应-1.61;多基因的加性效应值1.34,也大于显性效应值-0.94,证明加性效应起主导作用。上位性方面,多基因之

间的加性互作效应值为2.16,加显性互作效应值为1.73,显性互作效应值为-1.10,多基因加性互作效应值最大,证明加性上位性起主导作用。加性效应是基因位点内等位基因的累加效应,即通常所说的育种值,可以在晋代过程中传递和累加且纯合速度较快,应该在早代筛选非多穗基础试材具有较好的育种效果<sup>[5]</sup>。

从表4可以看出,玉米多穗性状主基因方差在

$B_1$ 、 $B_2$ 和 $F_2$ 群体中分别为1.74、1.12和2.18,均高于多基因方差;主基因遗传率在49.5%~60.2%,高于多基因遗传率,说明主基因在自交系晋代遗传上起到主要作用。尽管多基因遗传率低于主基因,但其贡献率也达到27.4%~41.1%,片面地追求主基因遗传效果而忽视多基因的遗传作用也是不合适的,应该相互兼顾。

表4 玉米多穗性状的二阶遗传参数估计值

Table 4 The estimates of second order parameters of maize more ears traits

二阶参数 Second order parameter	$B_1$	$B_2$	$F_2$
$\sigma_p^2$	3.17	1.86	4.40
$\sigma_{mg}^2$	1.74	1.12	2.18
$\sigma_{pg}^2$	1.05	0.51	1.81
$\sigma^2$	0.38	0.23	0.41
$mg(\%)$	54.9	60.2	49.5
$pg(\%)$	33.1	27.4	41.1

注: $\sigma_p^2$ 为表型方差; $\sigma_{mg}^2$ 为主基因方差; $\sigma_{pg}^2$ 为多基因方差; $\sigma^2$ 为误差方差; $mg(\%)$ 为主基因遗传率; $pg(\%)$ 为多基因遗传率。

Note:  $\sigma_p^2$ ,  $\sigma_{mg}^2$ ,  $\sigma_{pg}^2$ , and  $\sigma^2$  mean variance of phenotypic, major genes, poly genes and error, respectively.  $mg(\%)$  and  $pg(\%)$  signify inheritabilities of major genes and polygene, respectively.

### 3 结论与讨论

从玉米生理生育规律看,雌穗为肉穗花序,除茎秆上部5个节外,下部每个节的叶腋处都有雌穗原基,适宜的外界环境条件下都有形成果穗的可能,通常只有上部第6~8节的雌穗原基能发育成果穗。除受特定基因控制外,干旱、异常温光、阴雨寡照和肥水过盛等不良外界环境也可能诱发多穗现象的发生。玉米起源于美洲热带地区,属短日照作物,雌穗分化阶段遇到持续干旱天气或异常温光条件,果穗主轴停滞生长使得穗柄上的潜在原基萌动发育,形成多穗现象;雌穗吐丝期阴雨寡照,光合养分缺乏导致吐丝不畅或持续降雨导致果穗吐丝却无法授粉,剩余营养支持其他果穗生长发育,这种无法正常授粉结实的果穗形成恶性循环,最终造成多穗现象发生;玉米雌穗分化发育阶段,土壤肥水过分充足,导致植株无法消耗过剩的养分,也容易形成多穗现象。

玉米同穗位多穗现象是玉米生产中影响产量构成的不良性状,生产上多穗现象的发生很多是由于品种自身基因控制而发生的。植物遗传性状多数都是由数量性状基因控制,这些数量性状在世代分离过程中既有可分组的趋势又存在组间界线模糊的现象<sup>[6]</sup>。从基因遗传角度来研究玉米多穗性状,不同

品种之间存在异质性。本试验参考玉米丝裂病、玉米子粒长度、玉米抗倒伏性、玉米株型、玉米植株叶片持绿能力<sup>[7~11]</sup>等研究方法设计玉米多穗性状试验研究,通过研究认为,控制玉米多穗性状为一对加-显主基因+加-显-上位性多基因,主基因效应大于多基因效应,对性状表现起主要作用。无论是主基因还是多基因,其加性效应均大于显性效应。加性效应具有很好的遗传和累加性,而显性效应在杂种优势方面就有明显的表现。从多穗现象实际表现来看,其 $F_1$ 代多穗率明显低于亲本 $P_1$ ,说明该基因趋向隐性基因,其主基因和多基因显性效应的一阶参数均表现为负值。在3个不同的分离世代中,主基因遗传率均高于多基因遗传率,两者累加贡献率达到87.6%~90.6%,说明由环境因素控制的多穗发生概率较小,主要还是由自身基因控制产生的。控制玉米多穗性状以加性效应为主,显性效应为辅,所以在遗传育种中针对该性状对早代基础试材中进行重点淘汰和选择。在组配杂交种时,为避免多穗性状发生,保证亲本之一不能含有控制多穗性状表达的基因。

#### 参考文献:

- [1] 倪 锋. 玉米多穗形成的原因分析[EB/OL]. [http://blog.sina.com.cn/s/blog\\_13178163f0102v0u5.html](http://blog.sina.com.cn/s/blog_13178163f0102v0u5.html).

- [2] 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.
- [3] 孔繁玲.植物数量遗传学[M].北京:中国农业大学出版社,2006.
- [4] Wang J K, Podlic D W, Cooper M, et al. Power of the joint segregation analysis method for testing mixed major-gene and polygene inheritance models of quantitative traits[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2001, 103: 804-816.
- [5] 莫惠栋.数量性状遗传基础研究的回顾与思考(后基因组时代数量遗传领域的挑战)[J].扬州大学学报(农业与生命科学版), 2003, 24(2): 24-31.
- Mo H D. Look back and reflect on genetic researches of variation for quantitative traits(a challenge for quantitative genetics in post-genome era)[J]. *Journal of Yangzhou University(Agricultural and Life Sciences Edition)*, 2003, 24(2): 24-31. (in Chinese)
- [6] 徐辰武,莫惠栋,敖雁.胚乳性状质量-数量遗传的极大似然鉴别方法及其应用[J].中国农业科学,2000, 33(2): 23-29.
- Xu C W, Mo H D, Ao Y. Maximum likelihood method for the qualitative quantitative inheritance of endosperm traits and its application in the genetic analysis for amylose content in indica rice[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2000, 33(2): 23-29. (in Chinese)
- [7] 魏昕,李丽华,王娟,等.玉米丝裂病发生的数量遗传分析[J].中国农业科学,2008, 41(8): 2235-2240.
- Wei X, Li L H, Wang J, et al. Quantitative genetic analysis of silk cut in maize(*Zea mays* L.)[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(8): 2235-2240. (in Chinese)
- [8] 张中伟,景希强,丰光.玉米粒深性状的数量遗传分析[J].玉米科学,2014, 22(3): 8-12.
- Zhang Z W, Jing X Q, Feng G. Quantitative genetic study on the kernel depth traits of maize[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2014, 22(3): 8-12. (in Chinese)
- [9] 李妍妍,景希强,丰光,等.玉米茎秆拉力强度相关的倒伏遗传研究[J].玉米科学,2013, 21(4): 20-23.
- Li Y Y, Jing X Q, Feng G, et al. Genetics of lodging resistance in tolerance to maize stem pull strength[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2013, 21(4): 20-23. (in Chinese)
- [10] 丰光,景希强,李妍妍,等.玉米穗上叶与主茎夹角性状的数量遗传研究[J].玉米科学,2012, 20(1): 53-56, 66.
- Feng G, Jing X Q, Li Y Y, et al. Quantitative genetic study of the leaf angle uppermost ear traits in maize(*Zea mays* L.)[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2012, 20(1): 53-56, 66. (in Chinese)
- [11] 郑洪建,孔令杰,许瑞瑞,等.玉米叶片保绿性数量遗传分析[J].玉米科学,2013, 21(6): 17-20.
- Zheng H J, Kong L J, Xu R R, et al. Genetic analysis of stay-green traits in maize[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2013, 21(6): 17-20. (in Chinese)

(责任编辑:朴红梅)