

大豆粒形的主基因 + 多基因混合遗传

李河南¹, 汪霞¹, 李广军^{1,2}, 程利国¹, 何小红¹, 张国政¹, 章元明¹

(¹南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室, 国家大豆改良中心, 江苏 南京 210095; ²临沂师范学院, 山东 临沂 276005)

摘要:大豆粒形直接与产量相关, 对其粒长、粒宽的遗传规律分析可以为其数量性状基因座定位、分子标记辅助选择育种和基因克隆奠定基础。调查大豆杂交组合溧水中子黄豆(P_1) × 南农 493-1(P_2)正反交的 P_1 、 P_2 、 F_1 和 $F_{2,3}$ 四个世代的粒长和粒宽的表型资料, 运用四个世代联合的主基因 + 多基因混合遗传分析方法, 对这两个性状分别进行了遗传分析。结果表明: 正反交杂种 F_1 粒长和粒宽有显著差异, 存在母性效应; 粒长性状受一对加性-显性主基因和加性-显性-上位性多基因共同控制; 粒宽受多基因控制。

关键词:粒长; 粒宽; 主基因 + 多基因混合遗传

中图分类号: S565.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-9841(2009)01-0016-05

Mixed Major- gene Plus Polygenes Inheritance Analysis for Seed Length and Width in Soybean

LI He-nan¹, WANG Xia¹, LI Guang-jun^{1,2}, CHENG Li-guo¹, HE Xiao-hong¹, ZHANG Guo-zheng¹, ZHANG Yuan-ming¹

(¹State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, National Center for Soybean Improvement, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, Jiangsu; ²Linyi Normal College, Linyi 276005, Shandong, China)

Abstract: Seed length and width were related to soybean yield. The inheritance for the seed length and width may provide the foundation for mapping of quantitative trait loci (QTL), marker assisted selection and gene clone. In this article, P_1 and P_2 , F_1 and $F_{2,3}$ populations derived from the direct and reciprocal crosses between Lishuizhongzihuang and Nannong 493-1 were used to investigate the inheritance for the two traits mentioned above by using joint segregation analysis approach. The results showed that there were significant differences between the direct and reciprocal cross F_1 for seed length and width, and seed length was controlled by one major gene with additive- dominant effects plus polygenes with additive- dominance-epistatic effects while polygenes with additive effect was principal in seed width.

Key words: Seed length; Seed width; Mixed major genes plus polygenes inheritance model

大豆是重要的油料作物,也是人类蛋白质食物的主要来源。提高大豆产量是大豆育种家的共同目标。研究表明,大豆籽粒形状是影响大豆产量的重要性状之一,也影响其外观品质。在其育种研究中,以 Fukuyutaka、Ayahikari、Hourei、Tachiyutaka、Yunzuru 和 Tausan 等日本品种作为亲本,可改善籽粒大小、形状和外观品质,并发现小粒与产量基因的连锁关系。在其基因克隆研究中,通过将小粒性状转入 Clark 与将 Roksun 的大粒性状转入 Clark 和 Harosoy 等,以定位与克隆影响大豆粒形的基因^[1]。在国

内,梁慧珍等^[2]采用了包括种子、细胞质和母体效应的混合线性模型方法,研究了粒形相关性状的遗传机理。结果表明:所考察性状存在有来自种子的直接遗传效应,还有不同程度的母体和细胞质效应。在其他作物粒形性状的相关研究中,以水稻和玉米居多。武田和义等^[3]利用“H-346(小粒) × 房吉(大粒)”杂交组合研究认为,多个主效基因控制粒长;石春海等^[4]、Chang 等^[5]研究发现水稻粒长由多基因控制。Mckenize 等^[6]、Chang 等^[5]研究表明粒宽由多基因控制。张名位等^[7]、李玉玲等^[8]、吴吉

收稿日期:2008-09-16

基金项目:教育部新世纪优秀人才支持计划资助项目(NCET-05-489);国家自然科学基金资助项目(30470998);江苏省自然科学基金资助项目(BK2008335);高等学校博士点基金资助项目(20060307008);教育部“111”资助项目(B08025)。

作者简介:李河南(1982-),男,硕士研究生,研究方向为大豆遗传育种与生物技术。

通讯作者:章元明,教授,博士。E-mail:soy Zhang@njau.edu.cn。

祥等^[9]、石春海等^[4]分别对粳型黑米粒形性状、玉米籽粒性状、陆地棉籽粒性状和籼稻的外观品质等进行了遗传研究。然而,有关大豆粒长、粒宽性状的报道较少。采用章元明等^[10]提出的四世代联合分离分析法分析大豆粒长、粒宽等粒形性状的遗传规律,为大豆高产和优质育种提供重要的理论指导。

1 材料与方法

1.1 材料

2 个大豆亲本分别为溧水中子黄豆和南农 493-1。2005 年夏,在南京农业大学江浦农场夏播并配置了正反交组合,同年在海南加代繁殖,获得正反交 F_2 种子,于次年夏播获得正反交 F_2 植株群体;将亲本、 F_1 、 $F_{2:3}$ 家系种子于 2007 年进行夏播,行距 50 cm,长 2 m,每家系重复 3 行,获 $F_{2:3}$ 家系植株群体。收获后的亲本和 F_1 分别考种 10 株,正反交 $F_{2:3}$ 植株群体分别考种 210 和 279 家系,每家系取 5 株。

1.2 粒形及外观性状测定

将每家系收获的 5 株种子混合,每家系随机抽

取 20 粒,用数显游标卡尺分别测定其粒长和粒宽,以平均值作为每家系的性状观察值。

1.3 遗传分析方法

采用章元明等^[10]提出的利用 P_1 、 P_2 、 F_1 和 $F_{2:3}$ 四个世代的主基因 + 多基因混合遗传分析法进行分离分析。详细原理和方法参见文献[11]。

2 结果与分析

2.1 粒长与粒宽的表型分布

从表 1 可知,在正交组合中溧水中子黄豆平均粒长为 7.47 ± 0.14 mm,南农 493-1 平均粒长为 9.38 ± 0.19 mm,双亲之间差异显著; F_1 粒长平均值为 7.69 ± 0.15 mm,介于双亲之间,偏向于低亲母本; $F_{2:3}$ 平均粒长为 8.45 ± 0.36 mm,介于双亲之间,大于双亲平均值,略偏向于高亲,分离值区间为 7.67 ~ 9.42 mm。在反交组合中, P_1 、 P_2 与正交正好相反, F_1 粒长平均值为 8.94 ± 0.42 mm,介于双亲之间,偏向于高亲母本; $F_{2:3}$ 粒形长平均值为 8.47 ± 0.32 mm,介于双亲之间,大于双亲平均值,略偏向于高亲,分离值区间为 7.58 ~ 9.17 mm。

表 1 溧水中子黄豆 × 南农 493-1 杂交组合正反交各群体的粒长和粒宽表型特征值

Table 1 Phenotypic statistic values for soybean seed length and seed width in the parents, F_1 and $F_{2:3}$ populations derived from the direct(D) and reciprocal(R) crosses between Lishuizhongzihuandou and Nannong 493-1

性状 Trait	群体 Population	P_1	P_2	F_1	$F_{2:3}$							
					最大值 Max	最小值 Min	平均值 Mean	极差 Range	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness	标准差 SD	方差 Variance
粒长 Seed length	正交 D	7.47	9.38	7.69	9.42	7.67	8.45	1.75	-0.37	0.11	0.36	0.13
	反交 R	9.38	7.47	8.94	9.17	7.58	8.47	1.59	-0.11	-0.25	0.32	0.10
粒宽 Seed width	正交 D	6.39	7.73	6.79	7.97	6.44	7.22	1.53	0.09	0.03	0.25	0.66
	反交 R	7.73	6.39	7.52	7.85	6.52	7.24	1.33	0.07	-0.25	0.24	0.07

在正交组合中,溧水中子黄豆(P_1)平均粒宽为 6.39 ± 0.18 mm,南农 493-1 (P_2) 平均粒宽为 7.72 ± 0.19 mm,双亲之间差异显著; F_1 平均粒宽为 6.79 ± 0.16 mm,介于双亲之间,偏向于低亲母本; $F_{2:3}$ 平均粒宽为 7.21 ± 0.25 mm,介于双亲之间,大于双亲平均值,略偏向于高亲,分离值区间为 6.44 ~ 7.97 mm;在反交组合中, P_1 、 P_2 与正交正好相反, F_1 平均粒宽为 7.52 ± 0.22 mm,介于双亲之间,偏向于高亲母本; $F_{2:3}$ 平均粒宽为 7.24 ± 0.24 mm,介于双亲之间,大于双亲平均值,略偏向于高亲,分离值区间为 6.52 ~ 7.85 mm。

由正反交 $F_{2:3}$ 粒长和粒宽家系群体的偏度与峰

度结果和次数分布(图 1)可知,它们均服从正态分布。但是,正反交 F_1 结果偏向母本的结果表明,这两性状具有母性效应。其正反交结果应当单独分析。

2.2 粒长与粒宽的分离分析

利用四世代联合分离分析方法,用 EIM 算法^[12]可计算出粒长和粒宽 5 类 24 种遗传模型的 AIC 值,结果见表 2。AIC 值小的遗传模型为可能最佳模型。当模型间 AIC 值差异不大时,可有几个备选模型,用 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 W^2 和 D_n 5 个统计量进行适合性检验,以选择最优遗传模型。

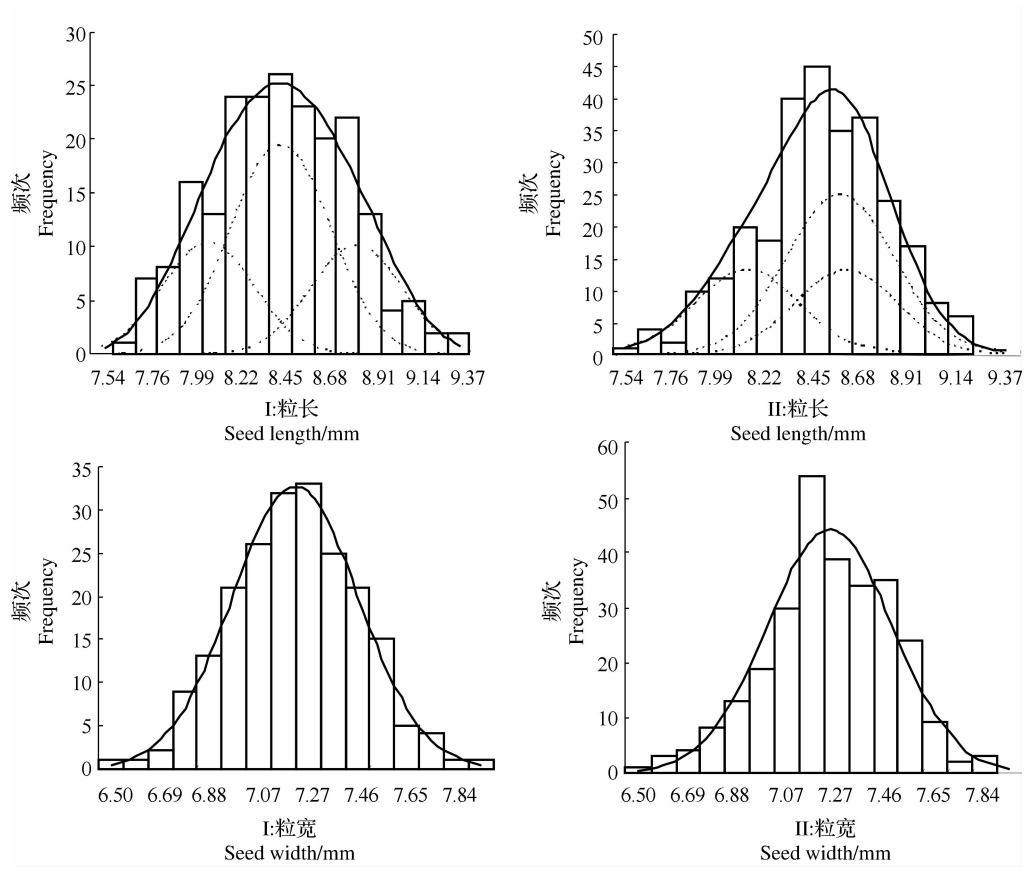


图1 溧水中子黄豆×南农493-1杂交组合正反交 $F_{2:3}$ 群体粒长和粒宽次数分布及其成分分布

Fig.1 Theoretical and frequent distributions for seed length and width in the $F_{2:3}$ population from the direct and reciprocal crosses between Lishuizhongzihuangdou and Nannong 493-1

表2 溧水中子黄豆×南农493-1杂交组合正反交 P_1 、 P_2 、 F_1 、 $F_{2:3}$ 四世代粒长和粒宽分离分析的AIC值

Table 2 Akaike information criterion(AIC)values of various genetic models for seed length and width in joint segregation analysis of P_1 , P_2 , F_1 and $F_{2:3}$ populations derived from the direct(D)and reciprocal(R)crosses between Lishuizhongzihuangdou and Nannong 493-1

模型 Model	粒长 Seed length		粒宽 Seed width		模型 Model	粒长 Seed length		粒宽 Seed width	
	正交 D	反交 R	正交 D	反交 R		正交 D	反交 R	正交 D	反交 R
A_1	227.98	207.00	54.23	42.46	D_0	151.59	162.89	0.03	-3.77
A_2	227.23	210.95	52.68	44.21	D_1	175.39	163.68	25.22	-2.78
A_3	227.23	205.89	55.94	41.21	D_2	173.76	165.70	23.25	-2.51
A_4	243.84	224.41	62.17	56.34	D_3	175.07	161.96	23.23	-4.57
B_1	185.19	185.09	33.34	16.56	D_4	174.23	165.75	23.20	-2.54
B_2	197.93	187.07	42.88	21.56	E_0	165.64	179.09	12.03	10.36
B_3	217.54	197.05	42.23	29.95	E_1	156.34	172.89	9.98	2.13
B_4	276.40	263.08	94.83	95.40	E_2	152.67	167.17	12.67	-1.70
B_5	217.41	207.14	65.03	32.31	E_3	177.05	167.74	25.21	-0.54
B_6	227.00	200.17	54.26	36.86	E_4	175.05	165.74	23.21	-2.54
C_0	149.64	163.09	-3.97	-5.64	E_5	177.05	167.74	25.21	-0.54
C_1	173.05	163.74	21.21	-4.54	E_6	175.05	165.74	23.21	-2.54

对于正交组合粒长性状,C-0模型的AIC值最小值为149.64,但D-0、E-2与之相差不大,故D-0、E-2两个模型可作为备选模型。对于反交组合粒长性状,D-3模型的AIC值最小值为161.96,但D-0、

C-0模型值与之接近,可作为备选模型。

对正交群体,C-0、D-0和E-23个模型适合性检验的结果表明,在0.05水平上都是符合的。但D-0模型检测的 $P(H_0)$ 均大于另两模型的结果,说

明 D-0 模型的适合性比其它两备选模型的适合性更好(图 1)。对于反交群体,也有类似的结果。因此,正反交大豆粒长性状的最佳模型为 D-0 模型,即一对加性-显性主基因+加性-显性-上位性多基因混合遗传模型。

同理,可获得大豆粒宽的最适遗传模型。AIC 值结果见表 2。对于正交组合,备选模型是 C_0、D_0。经适合性检验表明,它们均符合,但是,C_0 模型理论分布配合实际分布的概率比其它备选模型的高,说明 C_0 模型的适合性比其它备选模型好。对于反交组合,备选模型是 C_0、C_1、D_1、D_3,其结果与正交的一致。说明该性状没有大效应的主基因存在,可能存在效应小的多基因,在 $F_{2,3}$ 分离世代为单一正态分布或近似单一正态分布(图 1)。因此,大豆粒宽性状的最佳遗传模型为 C_0 模型。

表 3 溧水中子黄豆×南农 493-1 杂交组合粒长和粒宽的遗传参数估计值

Table 3 Estimates of genetic parameters for seed length and width in the soybean crosses between Lishuizhongzihuandou and Nannong 493-1

性状 Trait	一阶参数 1st order parameter	估计值 Estimate		二阶参数 2nd order parameter	估计值 Estimate	
		正交 Direct cross	反交 Reciprocal cross		正交 Direct cross	反交 Reciprocal cross
粒长 Seed length	m_1	7.85	9.14	σ_p^2	0.129	0.101
	m_2	7.71	8.54	σ_{mg}^2	0.074	0.041
	m_3	9.00	7.70	σ_{pg}^2	0.053	0.052
	m_4	8.46	8.36	$h_{mg}^2(\%)$	57.33	41.10
	d	-0.37	0.23	$h_{pg}^2(\%)$	40.80	51.96
	h	-0.02	0.40			
粒宽 Seed width	m	7.06	7.06	σ_p^2	0.060	0.058
	[d]	-0.67	0.67	σ_{pg}^2	0.057	0.054
	[h]	-0.56	0.37	$h_{pg}^2(\%)$	95.0	93.1

h) σ_p^2 : 表型方差; σ_{mg}^2 : 主基因方差; σ_{pg}^2 : 多基因方差; h_{mg}^2 : 主基因遗传率; h_{pg}^2 : 多基因遗传率

σ_p^2 : phenotypic variance; σ_{mg}^2 : major gene variance; σ_{pg}^2 : polygene variance; $h_{mg}^2(\%)$: major-gene heritability; h_{pg}^2 : polygenic heritability.

大豆粒宽的遗传参数估计值也列于表 3。从表 3 可知,多基因的加性效应和显性效应值在正交组合中分别为 -0.67 mm 和 -0.56 mm,在反交组合中分别为 0.67 mm 和 0.37 mm。其主基因遗传率很大。这说明粒宽性状以多基因为主。从表 3 的二阶参数看,正交组合 $F_{2,3}$ 的多基因遗传率为 95.0%; 反交组合 $F_{2,3}$ 的多基因遗传率为 93.1%。因而;正反交组合 $F_{2,3}$ 粒宽性状以多基因遗传率为主,结果可以相互验证。

3 讨论

利用同一杂交组合正反交 P_1 、 P_2 、 F_1 和 $F_{2,3}$ 4 个世代,对大豆粒长和粒宽性状进行了主基因+多基

2.3 粒长与粒宽的遗传参数

利用四个群体特征数及其成分分布平均数和方差可估算数量性状的一阶和二阶遗传参数,粒长和粒宽的遗传参数估计值列于表 3。从表 3 可知,粒长主基因加性效应和显性效应值在正交中分别为 -0.37 mm 和 -0.02 mm,在反交中分别为 0.23 mm 和 0.40 mm。其中,加性效应估计值的符号相反是由于正反交在进行联合分离分析时其 P_1 和 P_2 交换所致。但是,主基因显性程度有较大的差异,在正交中为微弱的部分显性,在反交中为超显性。这可能是由于粒长的母性遗传造成的。从二阶遗传参数来看,正交 $F_{2,3}$ 群体的主基因和多基因遗传率分别为 57.33% 和 40.80%; 反交群体分别为 41.10% 和 51.96%,具有一定程度的相似性。

因混合遗传分析。结果表明大豆粒长由一对加性-显性主基因+加性-显性-上位性多基因控制;大豆粒宽由加性-显性-上位性多基因控制。

前人研究大豆粒形性状,多采用粒重大小作为指标^[13-14],或采用包含不同效应的混合线性模型遗传体系^[2]。采用分离分析^[10]对大豆粒长和粒宽进行遗传分析。与其他作物粒形性状的遗传相比较,近年来国内外倾向于粒长以多基因控制为主,属数量遗传性状^[15];粒宽在多数试验中表现为正态分布,受多基因控制,但也有些研究表明,粒宽是受单基因或主效基因控制的。

鉴于利用了表型数据,其结果应当是初步的。在进一步研究中,还需要利用分子标记数据资料,对

控制两性状的基因座进行初定位,进而进行精细定位与基因克隆,为大豆品质育种和高产育种提供更为可靠的信息。

参考文献

- [1] 刘章雄,邱丽娟,关荣霞,等. 美国大豆育种研究进展[J]. 大豆科学,2004,23(2):123-129. (Liu Z X, Qiu L J, Guan R X, et al. New advances in the study soybean breeding of U. S. A [J]. Soybean Science, 2004, 23(2):123-129.)
 - [2] 梁慧珍,李卫东,王辉,等. 大豆粒形性状的遗传效应分析[J]. 遗传学报,2005,32(11):1190-1204. (Liang H Z, Li W D, Wang H, et al. Genetic effects on seed traits in soybean [J]. Acta Genetica Sinica, 2005, 32(11):1199-1204.)
 - [3] 武田和义,斋藤健一. 控制水稻籽粒大小的主效基因[J]. 育种学杂志,1980,30(3):280-282. (Wu T H Y, Zhai T J Y. Major gene controlling seed size in rice [J]. Breeding, 1980, 30(3):280-282.)
 - [4] 石春海,朱军. 粳型杂交水稻稻米外观品质的籽粒和母体遗传效应分析[J]. 北京农业大学学报,1993,19(增刊):67-74. (Shi C H, Zhu J. Seed and maternal genetic effects on outlooking qualities of indica hybrid rice grains [J]. Journal of Beijing Agricultural University, 1993, 19(Suppl):69-74.)
 - [5] Chang T T, Li C C. Genetics and breeding [M] // Luh. Rice: production and utilization. Westport, Connecticut AVI Press, 1980:87-127.
 - [6] Mckenize K S, Rutger J N. Genetic analysis of amylase content, alkali spreading score and grain dimensions in rice [J]. Crop Science, 1983, 23(2):306-313.
 - [7] 张名位,郭宝江,彭仲明. 粳型黑米粒形性状的遗传效应及其与矿质元素含量的遗传相关性[J]. 遗传学报,2002,29(8):688-695. (Zhang M W, Guo B J, Peng Z M. Genetic effects on grain shape traits of indica black pericarp rice and their genetic correlations with main mineral element contents in grains [J]. Acta Genetica Sinica, 2002, 29(8):688-695.)
 - [8] 李玉玲,张泽民,许自成. 玉米籽粒性状的遗传效应分析[J]. 遗传,2000,22(3):133-136. (Li Y L, Zhang Z M, Xu Z C. Analysis of genetic effects on kernel traits in maize (*Zea mays* L.). Hereditas (Beijing), 2000, 22(3):133-136.)
 - [9] 吴吉祥,王国建,朱军,等. 陆地棉籽粒性状直接效应和母体效应的遗传分析[J]. 作物学报,1997,21(6):658-664. (Wu J X, Wang G J, Zhu J, et al. Analysis of seed and maternal genetic effects on kernel traits in upland cotton [J]. Acta Agronomica Sinica, 1997, 21(6):658-664.)
 - [10] 章元明,盖钧镒,张孟臣. 利用 $P_1 P_2 F_1$ 和 F_2 或 $F_{2:3}$ 世代联合的数量性状分离分析[J]. 西南农业大学学报,2000,22(1):6-9. (Zhang Y M, Gai J Y, Zhang M C. Jointly segregating analysis of $P_1 P_2 F_1$ and F_2 or $F_{2:3}$ families [J]. Journal of Southwest Agricultural University, 2000, 22(1):6-9.)
 - [11] 盖钧镒,章元明,王建康. 植物数量性状遗传体系 [M]. 北京: 中国科学出版社,2003,169-223. (Gai J Y, Zhang Y M, Wang J K. Genetic system of quantitative traits in plants [M]. Beijing: Science Press, 2003, 169-223.)
 - [12] Zhang Y M, Gai J Y, Yang Y H. The EIM algorithm in the joint segregation analysis of quantitative traits [J]. Genetics Research, 2003, 81(2):157-163.
 - [13] 高文瑞,陈晨,王红铃,等. 大豆籽粒大小的遗传及 SSR 标记分析[J]. 中国油料作物学报,2007,29(2):1-8. (Gao W R, Chen C, Wang H L, et al. Genetic basis analysis of soybean seed size and its related SSR marker screening [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2007, 29(2):1-8.)
 - [14] 宁海龙,李文霞,李文滨,等. 大豆籽粒重的遗传效应分析[J]. 中国油料作物学报,2005,27(2):69-71. (Ning H L, Li W X, Li W B, et al. Genetic effect analysis of seed weight in soybean [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2005, 27(2):69-71.)
 - [15] 杨联松,白一松,许传万,等. 水稻粒形类型及其遗传的研究进展[J]. 安徽农业科学,2001,29(2):164-167. (Yang L S, Bai Y S, Xu C W, et al. Research progress of rice grain type and its inheritance [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2001, 29(2):164-167.)
-
- (上接第 10 页)
- [3] Yu O, Jung W, Shi J, et al. Production of the isoflavones genistein and daidzein in non-legume dicot and monocot tissues [J]. Plant Physiology, 2000, 124, 781-793.
 - [4] Liu C J, Jack W B, Christopher L S, et al. Bottlenecks for metabolic engineering of isoflavone glycoconjugates in Arabidopsis [J]. Proceeding of the National Academy of Sciences, 2002, 99(22):14578-14583.
 - [5] Brenda W S. Flavonoid biosynthesis. A colorful model for genetics, biochemistry, cell biology, and biotechnology [J]. Plant Physiology, 2001, 126:485-493.
 - [6] Ralston L, Subramanian S, Matsuno M, et al. Partial reconstruction of flavonoid and isoflavonoid biosynthesis in yeast using soybean type I and type II Chalcone isomerases [J]. Plant Physiology, 2005, 137(4):1375-1388.
 - [7] Akada S, Kung S D, Dube S K. Nucleotide sequence of a soybean chalcone synthase gene with a possible role in ultraviolet-B sensitivity, Gmchs 6 [J]. Plant Physiology, 1993, 102(2):699-701.
 - [8] Jung W, Yu Q, Lau S M C, et al. Identification and expression of isoflavone synthase, the key enzyme for biosynthesis of isoflavones in legumes [J]. Nature Biotechnology, 2000, 18:208-212.
 - [9] 陆云华,马立新,蒋思婧. 一种通用高效的复杂载体构建的新方法[J]. 遗传,2006,28(2):212-218. (Lu Y H, Ma L X, Jiang S J. A universal high-throughput novel method of constructing the vectors [J]. Hereditas, 2006, 28(2):212-218.)