

大豆蛋白质含量的种子性状广义遗传模型分析^{*}

孟祥勋¹ 王曙明¹ 刘宝泉¹ 杨庆凯²

(1. 吉林省农业科学院大豆所; 2. 东北农业大学大豆所)

摘要 利用蛋白质含量不同的5个大豆亲本组成的10个杂交组合F₁、F₂及其亲本,以朱军和Weir(1994)提出的二倍体种子性状广义遗传模型及其分析方法对子粒蛋白质含量的各种遗传效应进行了分析。结果表明,大豆种子蛋白质含量具有显著的种子直接加性和显性效应及植株母体加性和显性效应。其中以种子直接加性效应更为重要,占总遗传效应方差的81.4%,其次是种子直接显性效应,占8.9%,合计达90%。植株母体加性和显性效应方差虽然显著,但仅占总方差的5.8%。种子直接×母体植株加性和显性互作效应很少(0.0837和-0.0315),均不显著。5个亲本中,种子直接和母体植株加性效应估值正负及大小有显著的差异。如亲本吉林26和吉林28号,种子直接加性效应为正值(1.2354和1.2474),并且显著;而母体加性则很小(0.2194和0.0092)。各亲本的种子与母体的加性和显性效应表明,种子的加性和显性效应估值,亦通常大于母体植株的加性和显性。

关键词 大豆; 蛋白含量; 遗传效应; 母体效应; 种子直接效应

中图分类号 S565.1 S330.2⁺5 **文献标识码** A **文章编号** 1000-9841(2001)02-0079-05

0 引言

随着农业生产水平的提高,在对产量有关性状改良的同时,对子实化学成份的改良亦愈来愈受到重视。这就促进了种子成份数量性状的遗传研究。作物子实化学成份(或营养物质)由母体植株提供,因此子粒中某些化学成份的数量性状可能受到种子核基因和母体植株核基因两套遗传体系的控制。

朱军等^[2-4]在扩展Cockerham广义遗传模型的基础上,提出了相应的统计方法,推动了数量遗传学的进一步发展,他们提出的一个包括加性、显性和母体效应的ADM模型,适用于二倍体种子或幼苗性状的分析;并进一步提出了包括种子、母体和细胞质效应的广义遗传模型。

$$G = G_0 + G_c + G_m$$

上式中三项遗传效应进一步分解为:

直接遗传效应 $G_0 = \sum_i \tau_i A_i + \sum_i \sum_j \geq i \delta_j D_{ij}$, 其中 A_i 是种子核基因的直接加性效应, D_{ij} 是种子核基因的直接显性效应;

细胞质遗传效应 $G_c = \sum_i \tau_i C_i$, 其中 C_i 是细胞质

基因效应;

母体遗传效应 $G_m = \sum_i \tau_i A_{mi} + \sum_i \sum_j \geq i \delta_{mij} D_{mij}$, 其中 A_{mi} 是母体植株基因的母体加性效应, D_{mij} 是母体植株基因的母体显性效应。

这种广义遗传模型,是双子叶作物(大豆、油菜、棉花)二倍体种子模型和单子叶作物(水稻、小麦、玉米等)三倍体胚乳模型的基础。

作物二倍体种子模型可包括3个遗传世代,各世代遗传效应分解为:

$$P_i \text{ 遗传效应分量} = 2A_i + D_{ij} + C_i + 2A_{mi} + D_{mij}$$

$$F_{1ij} \text{ 遗传效应分量} = A_i + A_j + D_{ij} + C_i + 2A_{mi} + D_{mij}$$

$$F_{2ij} \text{ 遗传效应分量} = A_i + A_j + 0.25D_{ii} + 0.25D_{jj} + 0.5D_{ij} + C_i + A_{mi} + A_{mj} + D_{mij}$$

本文根据这些遗传模型利用5个大豆品系及其双列杂交后代F₁、F₂对蛋白质含量的各种遗传效应进行了分析。

1 材料与方法

采用蛋白质含量不同的5个亲本(表1),不完

* 收稿日期:2000-07-28

作者简介:孟祥勋(1955-),男,博士,研究员。现在苏州大学生命科学学院生物系从事遗传学的教学及科研。

全双列杂交配制 10 个杂交组合(组合编号从 C₁ 到 C₁₀, 依次为 P₁× P₂, P₁× P₃, …P₂× P₃, …P₃× P₄ … P₄× P₅)。以亲本及 F₁ 和 F₂ 世代平均数, 按朱军和 Weir(1994)二倍体种子性状的广义遗传模对种子蛋白质含量各种遗传效应方差进行分析, 用 MINQUE(O/D)法估计种子直接加性方差(V_A)、种子直接显性方差(V_D)、母体植株加性方差(V_{A_m})、母体显性方差(V_{D_m})、种子直接加性效应与母体加性效应的协方差(C_{A, Am})、种子直接显性效应与母体显性效应的协方差(C_{D, Dm})和剩余方差(V_e), 以及细胞质效应方差。

表 1 杂交组合亲本及其蛋白质含量

Table 1 Parents and their protein contents of the crosses

亲本	名称	蛋白质含量(%)
Parents	Name	Protein content (%)
P ₁	吉林 20 号 Jilin No. 20	39. 2
P ₂	公交 8065—1 Gongjiao8065—1	45. 4
P ₃	吉林 27 号 Jilin No. 27	40. 1
P ₄	吉林 26 号 Jilin No. 26	46. 4
P ₅	吉林 28 号 Jilin No. 28	46. 6

以 Jackknife 数值抽样技术对各世代平均数进

表 2 大豆蛋白质含量的广义遗传模型分析

Table 2 Analysis of general genetic model for percent protein in soybean seed

遗传成分	估值	标准误	P—值	遗传力估计
Genetic component	Estimate	SE	P—value	Heritability
直接加性(V _A) Direct additive	6. 9347 *	1. 7915	0. 0013	0. 8137
直接显性(VD) Direct dominance	0. 7585 *	0. 3417	0. 0242	
母体加性(AM) Maternal additive	0. 0369 *	0. 0137	0. 0017	0. 2245
母体显性(VDm) Maternal dominance	0. 4574 *	0. 2498	0. 0471	
细胞质 Cytoplasmic effect	0. 0000	0. 0000	0. 5000	0. 0043
(C _{A, Am})	0. 0838	0. 2927	0. 3890	
(C _{D, Dm})	—0. 0315	0. 2054	0. 5600	
误差 Error	0. 3983	0. 8863	0. 3310	
表型方差 Phenotypic variance	8. 5229	1. 6736	0. 0002	

本试验分析中, 未发现有细胞质效应, 种子直接加性与母体加性的互作效应方差为正, 显性互作效应为负, 但均较小, 未达到显著水平。表 2 的剩余效应方差很小, 占 0. 7%, 不显著, 表明没有种子和母体加性和显性效应以外的因素影响蛋白质含量。

种子直接效应遗传力估计较高(0. 8137), 而母体植株效应估计较低(0. 2245)。

2. 2 亲本种子直接和母体植株加性效应估值

各亲本母体和种子加性效应估值及其显著性列

行抽样, 计算各方差分量、遗传效应值和遗传效应值的标准差, 并且调整无偏预测(Adjust unbiased prediction, 简单为 AUP)方法(朱军, 1994), 预测各项效应值及总遗传效应值。全部统计分析由朱军提供的统计分析软件, 在 486 微机上进行。

2 结果与分析

2. 1 蛋白质含量的各种遗传效应方差分析

采用种子性状广义遗传模型对 5 个亲本 10 个杂交组合 3 个世代(亲本、F₁、F₂)的子粒蛋白质含量的遗传效应分析结果列于表 2。从表中结果得知, 大豆子粒蛋白质含量的遗传除受种子加性和显性作用直接控制外, 还有来自母体植株的加性和显性作用, 这些效应均达到极显著水平。其中种子直接加性效应方差最大, 占总遗传效应方差的 81. 4%; 其次是种子直接显性效应, 占 8. 9%; 两者加性效应合计达 90%。母体植株的加性效应方差和显性效应也是显著的, 但相对比例较小。这些结果表明, 蛋白质含量的遗传控制主要是加性效应, 其中种子本身的直接效应更为重要。

于表 3。从表 3 可见, 5 个亲本的种子直接加性效应和母体加性有很大差别, 有正有负, 有的显著, 有的不显著, 并且与亲本本身的蛋白质含量直接相关。但亲本间的效应估值却有明显的不同。如: 两个较低蛋白质含量的亲本吉林 20(39. 2%)和吉林 27 号(40. 1%), 前者种子直接加性和母体植株加性合计为—2. 1289, 而后者为—1. 3801; 两个较高蛋白质含量的亲本吉林 26 和吉林 28 号, 前者种子直接加性效应(1. 2354 *)和母体加性效应(0. 2914 *), 均达显

著水平, 而后者仅种子直接效应显著(1. 2474^{*}), 母体植株加性效应很小, 不显著。上述结果表明, 由于亲本种子和母体的遗传背景不同, 对后代均有显著的影响, 这也是亲本选配时应该考虑的因素。

表 3 亲本种子直接和母体加性效应估值
Table 3 Esitmates of seed direct and maternal additive effects

遗传效应	亲本	估值	标准误	P—值(两尾)	遗传效应	亲本	估值	标准误	P—值(两尾)
Genetic effect	Parents	Estimate	SE	P—value	Genetic effect	Parents	Estimate	SE	P—value
种子直接效应(A)	吉林 20 号	— 1. 8378	0. 5904	0. 0041 ^{**}	母体植株效应(A _m)	吉林 20 号	— 0. 2912	0. 2773	0. 3162
Seed direct effect (A)	公交 8065—1	0. 5737	0. 2516	0. 0435 [*]	Maternal plant effect	公交 8065—1	0. 0836	0. 1819	0. 6552
	吉林 27 号	— 1. 2187	0. 3622	0. 0064 ^{**}	(A _m)	吉林 27 号	— 0. 0931	0. 1875	0. 6291
	吉林 26 号	1. 2354	0. 3773	0. 0075 ^{**}		吉林 26 号	0. 2913	0. 1372	0. 0571 [*]
	吉林 28 号	1. 2474	0. 2009	0. 0006 ^{**}		吉林 28 号	0. 0092	0. 0557	0. 8722

2. 3 种子直接显性和母体显性效应估值

广义遗传模型分析结果, 大豆蛋白质含量的种子和母体显性效应均显著。进一步分析各亲本及组合的显性效应估值大小(表 4)表明, 总体上说, 种子直接显性效应大大超过母体显性效应, 5 个亲本的种子直接显性效估值中, 有 3 个亲本达到显著水平; 而母体显性效应只有一个亲本达显著水平。种子直接显性效应绝对值最大的是吉林 20 号(—1. 6959), 其次是吉林 27, 为负向的(—1. 4119); 母体显性效应估值最大者为吉林 26 号, 并且是唯一一个达到显著水平的(0. 3866); 无论种子直接显性还是母体显性效

应估值均不显著的亲本是吉林 28 号(表 4)。

从 10 个杂合体(10 个组合, 相对应称亲本为纯合体)的显性效应估值上看, 种子直接显性效应估值有 6 个组合达显著水平; 而母体显性效应只有 4 个组合达显著水平。10 个组合中, 组合 C₂、C₆、C₁₀ 有显著的负向显性种子直接效应, 组合 C₃、C₇ 具有显著水平的母体显性负向效应, 可降代蛋白质含量; 而组合 C₃、C₄、C₅、C₉ 具有显著的正向种子直接效应, 可提高蛋白质含量, 组合 C₄ 和 C₅ 正向母体显性效应达显著水平。

表 4 亲本种子直接及母体显性效应估值

Table 4 Estimates of seed direct and plant maternal dominant in parents and crosses

遗传效应	亲本组合	估值	标准差	P—值	遗传效应	亲本组合	估值	标准差	P—值
Genetic effect	Parent &cross	Estimate	Sd	P—value	Genetic effect	Parent &cross	Estimate	Sd	P—value
种子直接效应(D)	吉林 20 号	— 1. 6959	0. 6476	0. 0239 [*]	母体植株效应(D _m)	吉林 20 号	— 0. 0779	0. 2929	0. 7930
Seed direct effect	公交 8065—1	— 0. 1862	0. 1958	0. 3624	Maternal plant effect	公交 8065—1	— 0. 0299	0. 1675	0. 8600
(D)	吉林 27 号	— 1. 4119	0. 5826	0. 0338 [*]	(D _m)	吉林 27 号	— 0. 0774	0. 0704	0. 2810
	吉林 26 号	0. 4450	0. 2326	0. 0821 [*]		吉林 26 号	0. 1867	0. 1759	0. 0379 [*]
	吉林 28 号	0. 0227	0. 0373	0. 5751		吉林 28 号	0. 1315	0. 1409	03600
	C ₁	0. 6541	0. 3982	0. 1299		C ₁	0. 1694	0. 1841	0. 1321
	C ₂	— 0. 9472	0. 4636	0. 0656 [*]		C ₂	— 0. 3949	0. 4266	0. 3745
	C ₃	1. 5367	0. 7336	0. 0601 [*]		C ₃	— 0. 7222	0. 3553	0. 0669 [*]
	C ₄	0. 3111	0. 2977	0. 3118		C ₄	0. 3507	0. 1593	0. 0499 [*]
	C ₅	1. 1975	0. 3957	0. 0115 [*]		C ₅	0. 7326	0. 2809	0. 0243 [*]
	C ₆	— 1. 1556	0. 3828	0. 0117 [*]		C ₆	— 0. 1723	0. 1059	0. 1322
	C ₇	0. 2501	0. 2526	0. 3444		C ₇	— 0. 4799	0. 1832	0. 0238 [*]
	C ₈	0. 3394	0. 3521	0. 3563		C ₈	0. 2335	0. 1416	0. 1272
	C ₉	1. 0121	0. 4181	0. 0334 [*]		C ₉	— 0. 0423	0. 1883	0. 8261
	C ₁₀	— 0. 3752	0. 1666	0. 0457 [*]		C ₁₀	0. 2256	0. 1709	0. 2143

2. 4 亲本和杂交组合总遗传效应值

对蛋白质含量的总显性遗传效应、总加性遗传

效应和总遗传效应(种子直接和母体)估值比较分析, 可以预测各组合种子的杂种优势表现及了解杂

交亲本的育种价值。

蛋白质含量 $\sum D_{ij} = 0.8887$, 为正值, $\sum D_{mii} = 0.1181$ 为正值, 故总体上分别存在着较大的种子直接效应优势和较小的正向母体优势。但亲本间表现不同, 吉林 20 和吉林 27 号具有较大的负显性效应; 吉林 26 和吉林 28 号具有显著的正向种子加性效应 (表 5)。

各亲本总遗传效应值 (T_{G+G_m}) 分析结果 (表 5) 表明吉林 20 和吉林 27 号亲本能够显著的降低蛋白质含量, 吉林 26 和吉林 28 号能显著的提高蛋白质含量, 这与它们蛋白质含量高低是一致的。但两个较低蛋白含量的亲本总加性 (T_{A+A_m}) 和总显性 (T_{D+D_m}) 均较高, 而较高蛋白含量的吉林 28 号

T_{A+A_m} 估值大大高于 T_{D+D_m} 的估值, 具有较好的作为高蛋白质含量亲本的利用价值。

表 5 亲本加性和显性总遗传效应值
Table 5 The total estimates of additive and dominant effects in parents

亲本 Parents	吉林 20	公交 8086—1	吉林 27	吉林 26	吉林 28
T_{A+A_m}	-2.1289	0.6573	-1.3809	1.5268	1.2566
T_{D+D_m}	-1.7734	-0.2161	-1.4898	0.6317	0.1572
T_{G+G_m}	-3.9023	0.4412	-2.8784	2.1585	1.4138

杂交组合的总遗传效应值表明 (表 6), 10 个组合中有 5 个为正交应, 有 5 个为负效应。正负效应总合近似于 0, 因此, 总体上说, 蛋白质含量无优势。

表 6 杂交组合总显性效应估值

Table 6 Total dominant estimates in crosses

组合 Cross	C ₁	C ₂	C ₃	C ₄	C ₅	C ₆	C ₇	C ₈	C ₉	C ₁₀
T_{D+D_m}	0.8191	-1.3421	0.8145	0.6618	1.9302	-1.3278	-0.2298	0.5729	0.9737	-0.1497

3 讨论

3.1 二倍体种子性状遗传效应分割

为了提高大豆蛋白质含量育种的效率, 深入研究其性状的遗传规律是必要的。在大豆杂种后代子粒化学成份的遗传分析方面, 本文首次在大豆上应用朱军等 (1994) 提出的广义种子性状遗传模型及分析方法对蛋白质含量的遗传效应进行分析, 将子粒蛋白质含量的遗传效应分割为种子直接加性和显性、母体植株加性和显性效应方差。这种方法可以克服以往采用配合力, 方差分析及世代均数分析笼统地分割为加性和显性效应所带来的偏差。因为种子化学成份性状可能受着种子本身基因型及母体植株基因型两套遗传体系控制其合成及累积, 这种遗传效应的分割更符合生物学规律。

本文分析表明, 大豆种子蛋白质含量确实存在有来自种子和母体两部分的加性和显性效应, 其方差分量均显著, 以种子直接加性效应为主, 但未发现有细胞质效应。

3.2 亲本和组合各项遗传效应的估计

广义遗传模型分析不仅可以估计某种子性状遗传体系的遗传效应分量的一般规律, 同时也可以对特定一组杂交组合及其亲本的遗传变异的各项遗传效应进行分析。本文所用的组合来自于 5 个亲本品系, 首先对一般遗传效应进行了估计, 明确了大豆种

子蛋白质存在种子直接效应和母体植株效应的遗传分量。然后对亲本及其组合各项遗传效应值进行了预测, 以便了解亲本及杂交组合的育种价值。每个亲本种子和母体加性和显性效应值及杂交组种子和母体显性效应值对确定育种方案有着重要的参考价值。在纯系为育种目标的育种方案中, 种子和母体加性效应显著为正效应的亲本最有利用价值; 而且, 如果杂交组合种子和母体显性效应显著情况下, 则需要适当推迟选择世代。

从本文亲本和杂交组合各项遗传效应估计结果上看, 大豆蛋白质含量的遗传效应十分复杂。相近表型亲本间种子直接加性或显性效应值及母体加性或显性效应值很不一致。即不同亲本同一遗传效应不同, 同一亲本不同遗传效应也是不同的, 这表明, 不同亲本蛋白质含量的遗传基础有很大差别。

3.3 广义遗传模型在大豆化学品质性状遗传分析中的应用

广义遗传模型分析有许多优点, 因此, 在大豆子粒化学成份遗传分析中可以广泛应用。尤其是那些分析测定费用较高的化学成份, 该方法不需大量的各世代群体的分析测定, 只是一个群体混合抽样即可。本文所用的材料仅是一组特定的高蛋白亲本的双列杂交组合, 所得结果不能代表大豆蛋白质含量的总体基因效应分量, 尚需从大量大豆种子中随机抽样配制组合进行分析。

参 考 文 献

1 朱军. 广义遗传模型与数量遗传分析新方法[J]. 浙江农业大学学报, 1994, 20(6): 551—559

2 Zhu J. Mixed model approaches for estimating genetic variances and covariances[J]. J. Biomath 1992, 8(1): 32—44

3 Zhu J. and B. S. Weir. Analysis of cytoplasmic and maternal effects: A genetic model for diploid plant seeds and animals[J]. Theoretical and Applied genetics 1994, 89: 153—159

4 Zhu J. and B. S. Weir. Analysis of cytoplasmic and maternal effects : II. A genetic model for triploid endosperms[J]. Theoretical and Applied genetics 1994, 89: 160—169

ANALYSIS OF SOYBEAN SEED PROTEIN CONTENT USING
GENETIC MODEL FOR DIPLOID PLANT SEEDS

Meng Xiangxun¹ Wang Shuming¹ Liu Baoquan¹ Yang Qingkai²

(1. Soybean Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences;
2. Soybean Institute, Northeast Agricultural University)

Abstract Maternal and seed direct genetic effects of protein content in soybean seeds were analyzed by a new general genetic model (Zhu & Weir 1994, Zhu Jun 1994) using incomplete 10 diallel crosses with 5 high protein soybeans (39.2—46.64%). The results showed that: (1) There were significant additive and dominant effects from both maternal plant and seed itself. Seed direct additive and were the most important, accounting for 81.4% of total genetic effects, followed by the seed dominant effect (8.9%). Maternal additive and dominant effects were significant but small. (2) There was no significant additive and dominant interaction between maternal plant× seed. (3) Estimates of additive and dominance from seed direct effect and maternal plant effect varied in magnitude and in positive and negative direction among the parents.

Key words Soybean (*G. max*); Protein content; Genetic effect; Maternal effect; Seed direct effect