

绿豆分枝角度遗传研究

徐 宁, 曲祥春, 王明海, 包淑英, 王桂芳, 邓昆鹏, 郭中校*

(吉林省农业科学院作物资源研究所, 吉林 公主岭 136100)

摘 要:以半蔓生型品种洮绿 218 和直立型品种吉绿 10 号为亲本配制杂交组合, 采用主基因+多基因混合遗传模型分析方法, 分别以每个夹角(ob1)和每个单株夹角平均数(ob2)为研究对象, 对该组合 6 世代遗传群体(P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 和 B_2) 的分枝角度进行遗传分析。结果表明, 两种情况下分枝角度均受 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因控制(E-1 模型)。ob1 情况下, 分枝角度主要受 2 对主基因的影响, ob2 情况下, 分枝角度受到 2 对主基因和多基因共同影响。因此, 在绿豆株型育种中要综合考虑主基因、多基因和环境因素的影响。

关键词:绿豆; 分枝角度; 遗传分析

中图分类号: S522

文献标识码: A

文章编号: 1003-8701(2018)05-0001-05

Genetic Analysis of Branch Angle in Mungbean

XU Ning, QU Xiangchun, WANG Minghai, BAO Shuying, WANG Guifang, DENG Kunpeng, GUO Zhongxiao*

(*Institute of Crop Germplasm Resources, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Gongzhuling 136100, China*)

Abstract: The six generation populations (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , B_1 and B_2) were produced from a cross between semi-erect variety 'Taolyu 218' and erect variety 'Jilyu 10' to analyze inheritances of branch angle in mungbean by mixed major gene plus polygene inheritance model based on data of every branch angle (ob1) and average branch angle per plant (ob2), respectively. The results showed branch angles were both dominated by two pairs of major gene with additive-dominance-epistasis effects plus polygenes with additive-dominance-epistasis (E-1 model). The ob1 was mainly affected by two major genes. The ob2 was both affected by two major genes and two polygenes. The role of major genes, polygenes and environmental conditions should be comprehensively considered in plant type breeding of mungbean.

Key words: Mungbean; Branch angle; Genetic analysis

吉林省是我国绿豆主产省份, 种植面积、产量均约占全国水平的五分之一, 以白城市(洮南、通榆、镇赉)和松原市(前郭、乾安、长岭)等地区种植面积最大^[1]。随着绿豆生产与种植规模的不断扩大, 对机械化生产的需求日渐显现, 直立型品种能够迎合这一发展需求, 为绿豆机械化生产奠定基础。

分枝与主茎夹角(以下简称分枝角度)是绿豆株型的重要组成部分, 直立型绿豆品种株型的主

要特点是分枝角度小^[2], 然而目前还未有绿豆分枝角度评价、遗传等方面的研究报道, 缺少绿豆株型育种的理论基础。本研究以直立型绿豆品种吉绿 10 号为亲本, 与半蔓生型绿豆品种洮绿 218 杂交获得 F_1 , 然后配制 B_1 、 B_2 和 F_2 分离群体, 构建 6 世代群体(P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 和 B_2), 运用主基因+多基因混合遗传模型分析分枝夹角遗传模式和遗传效应, 为绿豆株型育种提供重要理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

亲本材料分别为洮绿 218(P_1)和吉绿 10 号(P_2), 均由吉林省农业科学院选育。2016 年 5 月, 在吉林省农业科学院公主岭试验基地种植亲本, 7 月人工去雄授粉杂交获得 F_1 ($P_1 \times P_2$) 种子, 11 月初将亲本 P_1 、 P_2 和 F_1 种植于吉林省农业科学院海南乐东南繁试验基地, F_1 自交收获 F_2 种子, 以 2 个

收稿日期: 2018-05-23

基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-08-Z9); 吉林省农业科技创新工程(CXGC2017TD016、CXGC2017JC001); 吉林省科技发展计划(20120217、20180201071NY)

作者简介: 徐 宁(1981-), 男, 副研究员, 硕士, 主要从事杂粮杂豆品种资源研究。

通讯作者: 郭中校, 男, 博士, 研究员, E-mail: guozhx@cjaas.com

亲本分别与 F_1 回交获得 $B_1(F_1 \times P_1)$ 和 $B_2(F_1 \times P_1)$ 。2017年5月,将 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 和 B_2 共6个世代群体种子同期播种于吉林省农业科学院公主岭试验基地,行距60 cm,株距14 cm。试验地前茬为高粱,土壤类型为淋溶性黑土,肥力中等。全生育期按当地绿豆常规生产技术管理。其中, P_1 群体53株, P_2 群体51株, F_1 群体31株, B_1 群体77株, B_2 群体92株, F_2 群体239株,共543份材料。

1.2 性状测定

各群体每个植株的有效分枝与主茎夹角用量角器在田间测量。

1.3 数据统计分析

分别以每个夹角(ob1)和每个单株夹角平均数(ob2)为研究对象,比较两种情况下的分析结果。利用Microsoft Excel 2007软件分析基本统计量,利用DPS 14.10进行方差分析和多重比较^[3]。利用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型分析方法^[4-5],并结合可在Windows操作系统下运行的SEA软件包^[6]进行遗传模型分析(分析软件由南京农业大学章元明教授提供)。通过极大似然分析和IECM(iterated expectation and conditional maximization)算法对混合分布中的相关分布参数做出估计,再采用AIC(Akaike's informa-

tion criterion)值选择最佳模型,并进行适合性检验,包括均匀性 U_1^2 、 U_2^2 和 U_3^2 检验,Smirnov 检验(${}_nW^2$)和Kolmogorov 检验(D_n),根据检验结果选择最优遗传模型。根据最优模型,采用最小二乘法估计相应的遗传参数,包括主基因、多基因的加性、显性、上位性,主基因和多基因的遗传率等。

2 结果与分析

2.1 基本数据分析

比较ob1、ob2两种情况下2个亲本和 F_1 群体分枝角度,结果见表1。前者洮绿218、吉绿10号分枝角度分别为68.4、44.9,后者洮绿218、吉绿10号分枝角度分别为68.9、36.6,2个亲本的差异均达到极显著水平($P < 0.01$),说明这2个亲本在分枝角度遗传方面存在着真实稳定的差异,可以作为研究分枝角度遗传规律的试验材料进行分析。ob1、ob2两种情况下杂种 F_1 的分枝角度分别为49.4、48.9,都更接近于吉绿10号。将ob1、ob2两种情况下3个分离世代(B_1 、 B_2 、 F_2)的分枝角度分组,并统计分布频次(图1、图2),表明分枝角度均呈连续分布,具有典型的数量遗传特征,分离世代都呈现不同程度的单峰偏态分布现象,说明这些性状受到主基因遗传效应影响。

表1 Ob1、ob2情况下亲本和 F_1 分枝角度次数分布

研究对象	世代	频数										样本量	平均值
		20~30	30~40	40~50	50~60	60~70	70~80	80~90	90~100	100~110			
ob1	P_1	4	8	28	49	62	60	34	7	2		254	68.4 A
	P_2	12	36	45	17	5	1					116	44.9 B
	F_1	10	22	36	32	10	3	1				114	49.4
		0~20	20~30	30~40	40~50	50~60	60~70	70~80	80~90	90~100	100~110		
ob2	P_1					6	30	16	0	0	1	53	68.9 A
	P_2	9	1	14	21	6						51	36.6 B
	F_1		1	1	17	11	1					31	48.9

注:标以不同字母的数值表示在0.01水平下差异极显著

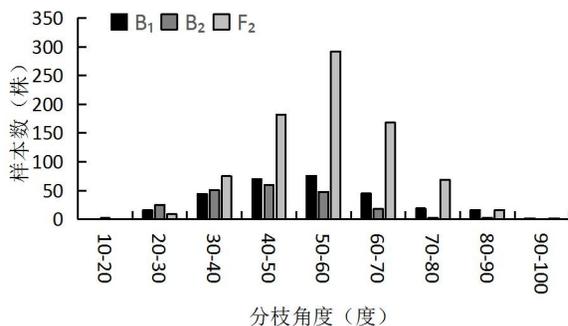


图1 Ob1情况下洮绿218×吉绿10号杂交组合3个分离世代群体分枝角度的次数分布

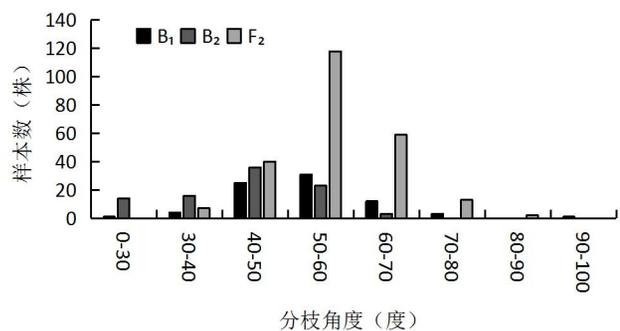


图2 Ob2情况下洮绿218×吉绿10号杂交组合3个分离世代群体分枝角度的次数分布

2.2 主基因+多基因遗传分析

2.2.1 遗传模型的选择

利用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型的6世代(P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 和 B_2)联合分析,估算获得1对主基因(A类模型)、2对主基因(B类模型)、多基因(C类模型)、1对主基因+多基因(D类模型)、2对主基因+多基因(E类模型)共5类24

种遗传模型的极大似然函数值和AIC值(表2)。根据遗传模型的选取原则,即AIC值最小准则,选取AIC值最小及与AIC值最接近的遗传模型作为备选模型。结果表明,ob1情况下,分枝角度的C-0和E-1模型AIC值相对较小;ob2情况下,分枝角度的D-0和E-1模型AIC值相对较小。上述模型可以作为备选模型。

表2 各遗传模型的AIC值和极大似然函数值

模型代码	模型含义	ob1		ob2	
		AIC值	极大似然函数值	AIC值	极大似然函数值
A-1	1MG-AD	8 789.43	-4 390.72	-2 153.39	4 314.77
A-2	1MG-A	8 870.26	-4 432.13	-2 160.85	4 327.70
A-3	1MG-EAD	9 116.20	-4 555.10	-2 173.43	4 352.85
A-4	1MG-AEND	8 791.29	-4 392.65	-2 208.15	4 422.30
B-1	2MG-ADI	8 780.71	-4 380.35	-2 121.13	4 262.27
B-2	2MG-AD	8 805.28	-4 396.64	-2 142.41	4 296.83
B-3	2MG-A	8 959.55	-4 475.78	-2 149.18	4 306.37
B-4	2MG-EA	8 876.13	-4 435.07	-2 149.00	4304.00
B-5	2MG-AED	9 107.28	-4 549.64	-2 168.75	4 345.50
B-6	2MG-EEAD	9 105.28	-4 549.64	-2 168.75	4 343.50
C-0	PG-ADI	<u>8 773.52</u>	-4 376.76	-2 088.28	4 196.55
C-1	PG-AD	8 827.83	-4 406.92	-2 111.98	4 237.95
D-0	MX1-AD-ADI	8 782.28	-4 379.14	<u>-2 082.57</u>	4 189.14
D-1	MX1-AD-AD	8 833.90	-4 407.95	-2 101.62	4 221.24
D-2	MX1-A-AD	8 804.69	-4 394.34	-2 107.44	4 230.88
D-3	MX1-EAD-AD	8 823.84	-4 403.92	-2 116.71	4 249.43
D-4	MX1-AEND-AD	8 822.04	-4 403.02	-2 110.29	4 236.59
E-0	MX2-ADI-ADI	8 794.28	-4 379.14	-2 082.57	4 201.14
E-1	MX2-ADI-AD	<u>8 759.90</u>	-4 364.95	<u>-2 078.66</u>	4 187.33
E-2	MX2-AD-AD	8 829.84	-4 403.92	-2 116.71	4 255.43
E-3	MX2-A-AD	8 827.85	-4 404.92	-2 201.44	4 420.87
E-4	MX2-EA-AD	8 823.84	-4 403.92	-2 116.71	4 249.43
E-5	MX2-AED-AD	8 825.84	-4 403.92	-2 116.71	4 251.43
E-6	MX2-EEAD-AD	8 823.84	-4 403.92	-2 116.71	4 249.43

注:MG:主基因模型;MX:主基因+多基因混合模型;PG:多基因遗传模型;A:加性效应;D:显性效应;I:互作;N:负向;E:相等;例如E-1模型MX2-ADI-AD,表示2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型;下划线表示AIC值最小,用于最适遗传模型检验

2.2.2 候选模型的适合性检测

对备选模型进行一组(U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 W^2 和 D_n)适合性检验(表3)。结果表明,ob1情况下,分枝角度的C-0模型中有3个统计量的差异达到极显著水平,E-1模型中没有统计量的差异达到显著水平,分枝角度的最适模型为E-1(2对加性-显性-上位性主基因+加

性-显性多基因);ob2情况下,分枝角度的D-0模型中有7个统计量的差异达到极显著水平,E-1模型中有5个统计量的差异达到极显著水平,分枝角度的最适模型也为E-1(2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因)。

2.2.3 遗传参数估算

根据选择的最优遗传模型估计ob1、ob2情况下

表3 洮绿218×吉绿10号组合后代备选遗传模型的适合性检验

研究对象	模型	世代	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
ob1	C-0	B ₁	10.030(0.002)**	8.950(0.003)**	0.089(0.765)	1.452(0.000)**	0.003(1.000)
		B ₂	0.448(0.503)	0.425(0.514)	0.000(0.986)	0.342(0.109)	0.005(1.000)
		F ₂	0.165(0.685)	0.297(0.586)	0.369(0.544)	0.326(0.121)	0.009(1.000)
	E-1	B ₁	0.252(0.616)	0.136(0.712)	0.219(0.640)	0.325(0.121)	0.002(1.000)
		B ₂	0.327(0.567)	0.259(0.611)	0.033(0.857)	0.331(0.117)	0.005(1.000)
		F ₂	0.510(0.475)	0.467(0.495)	0.001(0.973)	0.354(0.101)	0.007(1.000)
ob2	D-0	B ₁	6.366(0.012)**	9.223(0.002)**	5.648(0.018)**	0.971(0.003)**	0.013(1.000)
		B ₂	2.858(0.091)	6.360(0.012)**	12.533(0.000)**	0.925(0.004)**	0.111(0.191)
		F ₂	0.660(0.417)	0.412(0.521)	0.337(0.562)	0.146(0.406)	0.004(1.000)
	E-1	B ₁	0.001(0.980)	0.506(0.477)	7.536(0.006)**	0.268(0.174)	0.013(1.000)
		B ₂	2.289(0.130)	0.907(0.341)	4.204(0.040)**	1.143(0.001)**	0.071(0.724)
		F ₂	0.000(0.999)	1.119(0.290)	17.859(0.000)**	0.505(0.039)**	0.003(1.000)

注:括号内的数字为理论分布值。**表示差异达到极显著($P < 0.01$)

最优遗传模型一阶、二阶遗传参数(表4和表5)。

Ob1情况下,控制分枝角度的2对主基因的加性效应(d_a 和 d_b)大小相等,均为2.10,正向增效,效应值较大。2对主基因的显性效应(h_a 和 h_b)分

表4 洮绿218×吉绿10号杂交组合株型性状的一阶遗传参数估计值

一阶遗传参数	ob1	ob2
	估计值	估计值
第1对主基因的加性效应(d_a)	2.10	3.44
第2对主基因的加性效应(d_b)	2.10	3.44
第1对主基因的显性效应(h_a)	-0.94	-0.46
第2对主基因的显性效应(h_b)	-1.38	-0.37
加性×加性互作(i)	16.06	-13.75
加性×显性互作(j_{ab})	-2.95	-5.08
显性×加性互作(j_{ba})	-3.53	-5.16
显性与显性互作(l)	-5.54	4.00
多基因加性效应[d]	7.47	9.40
多基因的显性效应[h]	17.10	-21.57
h_a/d_a	-0.45	-0.13
h_b/d_b	-0.66	-0.11

别为-0.94和-1.38,表现为负向减效。2对主基因的加性互作效应(i)为16.06,显性互作效应(l)为-5.54,2对主基因加性和显性效应之间的互作(j_{ab} 和 j_{ba})分别为-2.95和-3.53,互作效应明显。2对基因的显性度 h_a/d_a 、 h_b/d_b 分别为-0.45和-0.66,均表现为负向部分显性。多基因的加性累计效应[d]为7.47,显性效应[h]为17.10。B₁、B₂和F₂分离世代群体总遗传率与主基因遗传率一致,均分别为48.11%、32.45%和64.54%,表明分枝角度主要受2对主基因的影响。

Ob2情况下,控制分枝角度的2对主基因的加性效应(d_a 和 d_b)大小相等,均为3.44,正向增效,效应值较大。2对主基因的显性效应(h_a 和 h_b)分别为-0.46和-0.37,表现为负向减效。2对主基因的加性互作效应(i)为-13.75,显性互作效应(l)为4.00,2对主基因加性和显性效应之间的互作(j_{ab} 和 j_{ba})分别为-5.08和-5.16,互作效应明显。2对基因的显性度 h_a/d_a 、 h_b/d_b 分别为-0.13和-0.11,均表现为负向部分显性。多基因的加性累计效应[d]为9.40,显性效应[h]为-21.57。B₁、B₂和F₂分离

表5 洮绿218×吉绿10号杂交组合株型性状的二阶遗传参数估计值

二阶遗传参数	ob1			ob2		
	估计值			估计值		
	B ₁	B ₂	F ₂	B ₁	B ₂	F ₂
表型方差 σ_p^2	243.39	179.00	190.62	134.59	316.89	116.52
主基因方差 σ_{mg}^2	113.62	49.23	60.85	0.41	106.28	37.21
多基因方差 σ_{pg}^2	0	0	0	54.87	131.30	0
主基因遗传率 h_{mg}^2 (%)	48.11	32.45	64.54	0.31	33.54	51.34
多基因遗传率 h_{pg}^2 (%)	0	0	0	40.77	41.43	0

世代群体总遗传率分别为41.08%、74.97%和51.34%。 B_1 群体主基因遗传率和多基因遗传率分别为0.31%和40.77%, B_2 群体主基因遗传率和多基因遗传率分别为33.54%和41.43%, F_2 群体主基因遗传率和多基因遗传率分别为51.34%和0。表明分枝角度受到2对主基因和多基因共同影响。

3 讨 论

理想株型能通过改良株型的空间结构,将光合生理特性和株型有机地结合起来获得高产^[7]。因此,绿豆理想株型的研究对绿豆产量的提高有着十分重要的意义。分枝角度是绿豆株型的重要性状,与提高耐密性及机械化收获程度密切相关,其他作物中已经对玉米叶夹角^[8-9]、水稻剑叶角^[10]、油菜分枝夹角^[11]及串番茄叶片夹角、开张角、垂角^[12]等株型重要性状的遗传进行研究,但对绿豆分枝角度的研究还未见有报道。

本研究以吉林省大面积种植的直立型绿豆品种吉绿10号^[13]、半蔓生型绿豆品种洮绿218为亲本杂交,然后配制 B_1 、 B_2 和 F_2 分离群体,构建6世代群体(P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 和 B_2),运用主基因+多基因混合遗传模型对绿豆分枝角度进行经典遗传学研究。汪文祥等^[14]对甘蓝型油菜分枝角度遗传模型及遗传效应研究时分别对上部分枝(顶枝)和基部第一分枝(基枝)进行研究。本研究分别以每个夹角(ob1)和每个单株夹角平均数(ob2)为研究对象,比较两种情况下的分析结果。结果表明,两种情况下分枝角度的最适模型均为E-1(2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因)模型。ob1情况下,分枝角度主要受2对主基因的影响,ob2情况下,分枝角度受到2对主基因和多基因共同影响。因此,在绿豆株型育种中要综合考虑主基因、多基因和环境因素的影响。本研究中分枝角度检测到2对主基因,下一步要从资源评价、遗传定位分析等方面加大对此性状

研究力度。另外,在目前的绿豆性状评价体系中,未把分枝角度纳入其中,建议从事绿豆育种工作的科研人员,在育种工作中也要将此性状纳入常规考种评价性状加以重视。

参考文献:

- [1] 徐 宁,王明海,包淑英,等.18份绿豆品种资源苗期耐旱性鉴定[J].吉林农业科学,2015,40(6):17-20.
- [2] 程须珍,王素华,王丽侠.绿豆种质资源描述规范和数据标准[M].北京:中国农业出版社,2006:54.
- [3] 唐启义.DPS数据处理系统:实验设计、统计分析及数据挖掘(第2版)[M].北京:科学出版社,2010:75-81.
- [4] 盖钧镒,章元明,王建康.QTL混合遗传模型扩展至2对主基因+多基因时的多世代联合分析[J].作物学报,2000,26(4):385-391.
- [5] 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,2003:224-258.
- [6] 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.
- [7] 贺再新.水稻理想株型研究进展与育种策略[J].湖南农业科学,2005(1):11-13.
- [8] 张旷野,孙铭泽,闫 伟,等.玉米穗上叶叶夹角的遗传分析[J].作物杂志,2015(6):27-32.
- [9] CHEN Q, ZENG M H, JIANG F, et al. Analysis on genetic characteristics of leaf angle in waxy corn[J]. Agric Sci & Tech, 2015, 16(6): 1147-1150.
- [10] 马秀芳,郝宪彬,沈 枫,等.北方杂交粳稻株型遗传分析[J].中国农业科学,2008,41(9):2563-2572.
- [11] LIU J, WANG W, MEI D, et al. Characterising variation of branch angle and genome-wide association mapping in rapeseed (*Brassica napus* L.)[J]. Frontiers in Plant science, 2016(7): 21.
- [12] 冯 辉,王五宏,徐 娜,等.串番茄主要株型性状的遗传研究[J].中国农业科学,2008,41(12):4134-4139.
- [13] 徐 宁,王明海,包淑英,等.直立型绿豆种质资源搜集、评价与种质创新[J].东北农业科学,2016,41(6):50-55.
- [14] 汪文祥,胡 琼,梅德圣,等.甘蓝型油菜分枝角度主基因+多基因混合遗传模型及遗传效应[J].作物学报,2016,42(8):1103-1111.

(责任编辑:王 昱)