

早籼稻重组自交系群体休眠性的遗传模型分析

郝明, 王玉博, 曹志, 肖应辉

(湖南农业大学农学院, 湖南 长沙 410128)

摘要: 利用弱休眠水稻品系‘996’和强休眠性品系‘4628’杂交, 构建包含 286 个株系的重组自交系(recombinant inbred lines, RIL)群体, 连续 2 年(2011、2012 年)以当年收获的该群体种子的发芽率为指标, 进行种子休眠性检测, 并采用主基因+多基因混合遗传模型对早籼稻休眠性进行遗传分析。结果表明, 在 2011 年试验中, ‘996’×‘4628’的重组自交系群体休眠性符合 4 对主基因(其中 3 对基因加性效应相等)-多基因加性上位性模型; 在 2012 年试验中符合 4 对主基因(其中 2 对基因加性效应相等)-多基因加性上位性模型。2 年试验结果均表明, 该群体种子休眠性遗传符合 4 对主基因+多基因遗传模式, 并且以主基因遗传为主。

关键词: 早籼稻; 休眠; 遗传模型; 重组自交系

中图分类号: S511.3⁺¹

文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2014)03-0231-05

Analysis of genetic model on seed dormancy of recombinant inbred lines derived from an early season indica rice cross

HAO Ming, WANG Yu-bo, CAO Zhi, XIAO Ying-hui

(College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China)

Abstract: Analysis of genetic model on seed dormancy (SD) was conducted with a set of recombinant inbred lines (RILs) derived from a rice cross of a variety named ‘996’ with weaker SD and a variety named ‘4628’ with stronger SD. The seed dormancy in two consecutive years was measured with the germination rate from the population seed harvested in that respective period. Genetic analysis showed that seed dormancy in the crossed generation of ‘996’ and ‘4628’ was controlled by four major genes, three equal additive-polygenes additive-epistasis model in 2011, while it was controlled by two of major genes equal additive-polygenes additive epistasis model in 2012. The test results in two consecutive years showed that the heredity of seed dormancy was controlled by four major genes plus polygenes, which mainly governed by major genes.

Key words: early season indica rice; seed dormancy; genetic model; recombinant inbred lines

种子的休眠特性是植物经过长期演化而获得的对环境条件及季节性变化的生物学适应性。胚的生理机能和胚乳、种皮或者果皮等形态特性均是诱发水稻种子休眠的因素(这些因素受种子本身的遗传调控)^[1-4]。种子生长、发育和储藏期间的环境因子等也影响种子休眠^[5-8]。这些因素的综合作用, 决定了种子休眠性表现为典型的多基因控制的数

量遗传性状。国内外研究者以不同来源的遗传群体为材料, 采用分子标记技术对种子休眠性进行 QTL 分析, 迄今已检测到 100 多个与水稻种子休眠相关的 QTL, 这些 QTL 在水稻基因组 12 条染色体上均有分布, 其中在第 1、3、5、6、7、11 染色体上分布较多^[9-12]。由于不同研究的遗传群体、休眠性检测方法及环境条件不同, 所以, 关于控制种子休眠

收稿日期: 2013-12-09

基金项目: 教育部创新团队发展计划项目(IRT1239); 湖南省高校科技创新团队支持计划项目

作者简介: 郝明(1988—), 男, 湖南永州人, 硕士研究生, 主要从事水稻遗传育种研究, haoming0@qq.com; *通信作者, xiao_yh@163.com

性的 QTL 数目、QTL 在染色体上的分布以及 QTL 的遗传效应等方面的研究结果差异很大。这反映出水稻种子休眠性遗传的复杂性,也反映出通过分子标记辅助选择育种技术选育适度休眠性的水稻品种尚有较大难度。

早籼稻是中国南方双季稻种植模式中的重要生态型,其种植面积约占中国水稻种植面积的 20%,其产量占稻谷总产的 17.1%,对保证中国粮食生产安全发挥了重要作用^[13]。由于长江中、下游流域双季稻区早稻成熟期正值梅雨季节,所以品种休眠性弱造成的穗发芽现象广泛存在,严重影响早稻稻谷的产量和品质^[14]。笔者以生产上大面积应用的弱休眠性早稻恢复系‘996’^[15]与强休眠性水稻品系‘4628’构建早籼型重组自交系群体,连续 2 年以当年收获的该群体种子发芽率为指标评价其休眠性,对控制该群体休眠性基因的遗传模式进行分析,旨在为进一步开展休眠性 QTL 定位研究提供参考。

1 材料与方 法

1.1 材 料

试验材料包括 2 个早籼型水稻品系‘996’(休眠性弱)和‘4628’(休眠性强),以及利用‘996’和‘4628’杂交,采用单粒传法构建的包含 286 个株系的重组自交系群体。

1.2 休眠性鉴定方法

所有试验材料均种植在湖南农业大学耘园试验基地。2011 年和 2012 年分别种植重组自交系群体 F_{12} 和 F_{13} 代,同时种植亲本‘996’和‘4628’。亲本及重组自交系各株系均种 1 行,单本栽植,每行植 10 株,株行间距约为 13 cm,株系间距为 15 cm。田间管理和病虫害防治措施按照当地水稻栽培技术进行。水稻整个生长过程中无鸟、鼠和病虫害。

以单株为单位逐株进行调查,记录抽穗日期,即记录当单株有 2~3 个穗的穗尖露出叶鞘 2~3 cm 时的日期。抽穗后 30 d 分单株脱粒,种子随后贮存于 4℃ 冰箱,以保持其休眠性。待所有株系都收种后,于每株系中挑选出 100 粒成熟饱满种子,将其置于垫有滤纸的培养皿中,放入人工气候箱 30℃ 恒温湿润发芽。以胚根和胚芽超过半粒种子长为发芽

标准。发芽 7 d 后记录发芽的种子数,计算发芽率(发芽率为每培养皿中发芽种子数与所有种子数(100 粒)的比值)。取 3 次重复发芽试验的平均值作为评价休眠性的表型值(发芽率高的株系休眠性弱,发芽率低的休眠性强)。

1.3 遗传模型分析方法

基于群体的休眠性鉴定结果,对控制该群体种子休眠性遗传因子的主基因情况遗传模型进行分析。应用盖钧镒等^[16-17]提出的植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型分析方法,对休眠性进行遗传分析。计算 1 对主基因(A)、2 对主基因(B)、多基因(C)、1 对主基因+多基因(D)、2 对主基因+多基因(E)、3 对主基因(F)、3 对主基因+多基因(G)、4 对主基因(H)、4 对主基因+多基因(I)共 9 类 64 种遗传模型的 *AIC*(akaike's information criterion)值。取 *AIC* 值由小至大的前 3 种模型为备选模型。通过极大似然法和 IECM(iterated expectation and conditional maximization)算法对混合分布中的有关成分分布参数作出估计,然后通过对 *AIC* 值的判别和均匀性检验(U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2)、Smirnov 检验 (nW^2)和 Kolmogorov 检验(D_n)等适应性检验,选取 *AIC* 值小的,且在适合性检验中达显著水平的统计量数值最少的模型为最优遗传模型。在最优模型下估计主基因和多基因效应值、方差和遗传率等遗传参数。

1.4 数据处理

采用 Excel 2003 进行数据处理;用南京农业大学盖钧镒提供的计算软件进行遗传分析。

2 结果与分析

2.1 亲本‘996’与‘4628’及 RIL 群体的休眠性表现

试验结果表明,亲本‘996’×‘4628’种子的休眠性存在较大差异,‘4628’具有较强的休眠性,发芽率仅有 56%,而‘996’的休眠性较弱,发芽率达 92%。因为 2011 年和 2012 年‘996’×‘4628’RIL 群体种子发芽率的试验结果大体相似,所以本文仅列出 2012 年群体发芽率的次数分布情况。RIL 群体 286 个株系的种子发芽率呈连续分布特征,并出现了明显的超亲分离现象,变异幅度为 0~100%,表现为数量性状遗传特征(表 1)。

表 1 2012 年 RIL 群体的种子发芽率分布

Table 1 Frequency distribution of seed germination rate from RILs in 2012

世代	株系数/株									
	r_1	r_2	r_3	r_4	r_5	r_6	r_7	r_8	r_9	r_{10}
F ₁										1
F ₂					1					
RIL	1	2	5	9	36	39	69	71	43	10

r_1 、 r_2 、 r_3 、 r_4 、 r_5 、 r_6 、 r_7 、 r_8 、 r_9 、 r_{10} 分别表示发芽率 > 0~10、> 10~20、> 20~30、> 30~40、> 40~50、> 50~60、> 60~70、> 70~80、> 80~90、> 90~100。

2.2 遗传模型的选择及其适合性分析

由表 2 可见,在 2011 年的试验中,AIC 值从小到大的模型依次为 I-6、I-9、I-10(AIC 值分别为 3 617.53、3 650.91、3 655.26)。在 2012 年的试验中,

AIC 值从小到大的模型依次为 I-7、I-9、I-10(AIC 值分别为 3 589.16、3 593.21、3 608.31),因此,2011 年试验的备选模型为 I-6、I-9 和 I-10,而 2012 年试验的备选模型分别为 I-7、I-9 和 I-10。

表 2 2011 年和 2012 年重组自交系群体休眠性不同遗传模型的 AIC 值

Table 2 AIC values of candidate genetic models for the trait of seed dormancy from RIL in 2011 and 2012

模型	AIC 值		模型	AIC 值	
	2011 年	2012 年		2011 年	2012 年
A-1	5 374.60	4 809.11	E-2-1	83 380.09	41 737.19
A-2	24 491.10	14 799.25	E-2-2	83 323.17	39 208.03
B-1-1	72 344.38	29 787.05	E-2-3	47 749.90	28 716.02
B-1-2	50 367.97	31 283.28	E-2-4	49 250.84	30 228.02
B-1-3	39 000.09	21 241.91	E-2-5	48 851.43	29 506.48
B-1-4	41 401.22	23 653.70	E-2-6	47 599.09	28 466.29
B-1-5	46 192.29	23 653.70	E-2-7	28 988.42	16 836.97
B-1-6	41 002.15	22 669.24	E-2-8	30 338.89	16 836.97
B-1-7	27 148.08	14 795.25	E-2-9	28 986.48	16 836.97
B-1-8	27 148.08	14 795.25	F-1	3 711.82	3 632.63
B-1-9	27 150.08	13 852.97	F-2	3 700.06	3 628.72
B-2-1	52 782.30	32 643.75	F-3	52 774.30	2 9882.43
B-2-2	57 402.52	33 983.61	F-4	3 671.71	50 866.43
B-2-3	45 584.44	22 344.77	G-1	14 921.82	9 623.80
B-2-4	45 586.44	22 298.50	G-2	19 386.19	8 307.69
B-2-5	46 194.29	23 655.70	G-3	14 255.45	7 942.62
B-2-6	42 471.46	22 346.77	G-4	18 820.17	11 633.20
B-2-7	24 489.10	13 852.97	H-1	3 865.43	3 888.19
B-2-8	24 489.10	14 797.25	H-2	3 905.69	—
B-2-9	24 489.10	14 797.25	H-3	3 655.92	45 615.85
C-1	5 376.60	4 811.12	H-4	3 754.90	3 612.89
C-2	5 374.60	4 809.12	H-5	3 881.38	3 797.85
D-1	29 742.10	13 856.97	I-1	3 761.65	3 711.80
D-2	24 176.55	14 799.25	I-2	3 748.33	3 698.69
E-1-1	24 264.13	9 969.26	I-3	3 786.31	3 700.73
E-1-2	13 689.11	9 209.71	I-4	3 761.02	3 733.65
E-1-3	104 651.90	—	I-5	3 746.21	45 219.35
E-1-4	14 907.77	7 972.19	I-6	3 617.53	39 650.70
E-1-5	12 974.55	9 177.17	I-7	3 704.26	3 589.16
E-1-6	13 583.25	8 404.12	I-8	3 672.65	3 643.75
E-1-7	12 561.30	7 652.03	I-9	3 650.91	3 593.21
E-1-8	12 561.30	8 404.46	I-10	3 655.26	3 608.31
E-1-9	16 924.61	7 652.03			

在此基础上对每一性状的不同备选模型进行适合性检验,选择统计量达到显著水平的且个数较少的模型作为最优模型(表 3)。结果发现,在 2011 年试验的备选模型中,模型 I-6、I-9 和 I-10 中达显著水平的分别为 8、6 和 9 个。模型 I-6 的 AIC 值虽最小,但其统计量达到显著水平的较多,表明 I-6 模型与调查性状的遗传吻合度较差。模型 I-9 的 AIC 值与最小 AIC 值差别不大,且统计量达到显著水平的最少,被选为最优模型,即休眠性遗传符合

4 对主基因(3 对基因加性效应相等)-多基因加性上位性模型。在 2012 年试验的备选模型中,各模型的显著水平统计量差别很小,但 I-7 模型的 AIC 值最小,被选为最优模型,即休眠性遗传符合 4 对主基因(2 对基因加性效应相等)-多基因加性上位性模型。遗传模型分析结果表明,2011 年和 2012 年田间试验结果均显示‘996’×‘4628’重组自交系群体休眠性符合 4 对主基因-多基因的遗传模型。

表 3 2011 年和 2012 年休眠性遗传备选模型的适合性检验结果

Table 3 Goodness-of-fit of the candidate genetic models for the trait of seed dormancy in 2011 and 2012

年份	模型	世代	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
2011	I-6	F ₁	5.726 8*	7.759 1*	3.510 9	0.057 7	0.469 8
		F ₂	8.495 6*	13.763 8*	12.611 0*	0.057 7	0.634 9
		RILs	15.249 0*	21.409 1*	11.451 6*	2.051 7	0.945 5
	I-9	F ₁	3.606 3	4.041 0*	0.470 6*	0.057 0	0.329 2
		F ₂	7.887 7*	12.341 8*	10.080 9*	0.057 0	0.595 4
		RILs	1.467 5	0.334 9	5.650 5*	1.959 3	0.946 0
	I-10	F ₁	6.800 4*	9.986 9*	6.456 9*	0.060 2	0.515 0
		F ₂	8.809 6*	14.527 8*	14.068 3*	0.060 2	0.653 6
		RILs	86.573 5*	117.468 6*	53.539 1*	2.416 9	0.969 4
2012	I-7	F ₁	0.276 8	0.008 0	2.824 4	0.062 5	0.399 2
		F ₂	3.267 6	4.701 5*	2.796 3	0.062 5	0.294 5
		RILs	5.684 4*	1.027 8	26.818 7*	1.910 8	0.953 9
	I-9	F ₁	0.576 4	0.144 1	2.021 9	0.062 5	0.369 5
		F ₂	3.232 5	4.622 4*	2.678 8	0.062 5	0.289 5
		RILs	11.202 9*	3.401 1	31.207 1*	1.973 7	0.917 9
	I-10	F ₁	0.416 1	0.067 3	2.133 8	0.062 5	0.383 5
		F ₂	3.022 9	4.430 3*	2.840 9	0.062 5	0.291 4
		RILs	7.240 4*	1.792 3	25.667 1*	1.934 8	0.932 4

“*”表示在 0.05 水平上差异显著; 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; $nW^2(P < 0.05)$ 的临界值为 0.461; $D_n(P < 0.05)$ 的临界值为 1.360。

2.3 休眠性状遗传模型的参数估计

根据 2011 年和 2012 年选出的休眠性状最优遗传模型,通过极大似然法和 IECM 算法得出 RIL 群体遗传参数(表 4)。2011 年试验的最优模型 I-9 的主基因遗传率为 99.43%,4 对主基因的加性效应有 3 对相等,且均为负向效应,说明主基因的负向效应较大,使发芽率下降了 11.75%,增强种子的休眠性。多基因的加性效应为正向,起减弱休眠性的作用。2012 年试验的最优模型 I-7 的主基因遗传率达 99.04%,4 对主基因的加性效应均为负向效应,增强种子休眠性,其中效应较大的 2 对等效基因分别使发芽率下降了 10.84%;多基因表现为发芽率正向加性效应,即减弱种子休眠性。可见,2011 年和 2012 年试验的主基因和多基因的遗传效应是一致的,均表现为主基因起增强种子休眠性的作用,而多基因起减弱种子休眠性的作用。

表 4 2011 年和 2012 年休眠性状最优模型的遗传参数估计值

Table 4 Estimated value of genetic parameters from optimal genetic model of dormancy in 2011 and 2012

遗传参数	参数估计值	
	I-9	I-7
m	26.55	17.43
d_a	-11.75	-10.84
d_b	-11.75	-10.84
d_c	-11.75	-2.62
d_d	0.22	-2.62
i	58.30	50.74
$[d]$	17.27	13.37
σ_p^2	617.01	235.42
σ_{mg}^2	613.47	233.18
σ_{pg}^2	—	—
h_{mg}^2	99.43%	99.04%
h_{pg}^2	—	—

m 为群体平均数; d_a 、 d_b 、 d_c 和 d_d 分别为 4 对主基因的加性效应; i 为主基因的加性×加性互作效应; $[d]$ 为多基因加性效应; σ_p^2 为表型方差; σ_{mg}^2 为主基因遗传方差; σ_{pg}^2 为多基因遗传方差; h_{mg}^2 为主基因遗传率; h_{pg}^2 为多基因遗传率。

3 结论与讨论

经过长期的人工选择,在气候条件正常的生长季节,现代常规水稻品种种子的休眠性基本被控制在合理的范围内,而当前生产上应用面积约 60% 的杂交水稻,因其杂交制种过程需喷施“九二”而造成种子穗发芽,致使发芽率降低,从而丧失种用价值^[18],所以,与常规水稻品种不同,适当增强水稻不育系的休眠性,是提高杂交水稻制种安全性的重要途径。此外,随着现代育种对种质资源需求的不断扩大,野生稻、栽培稻等远缘杂交育种方式的应用越来越广泛,野生稻中的强休眠性基因将被重新引入到栽培稻中,对满足不同类型水稻品种的应用要求和在水稻品种的休眠性进行遗传调控是必要的。

本研究中采用主基因+多基因混合遗传模型分析方法,对‘996’×‘4628’重组自交系群体休眠性的遗传行为进行初步研究。连续 2 年试验的结果表明,休眠性由 4 对主基因+多基因控制,并且均以主基因遗传为主,但其主效基因的等效基因数存在差异。2011 年的试验中有 3 对主效基因等效,而 2012 年的试验中仅有 2 对主效基因等效。该结果反映该群体控制休眠性的主基因在不同环境中表达稳定,通过合理选择和重组,有可能从不同休眠性基因中选育出符合人类需求的休眠性水稻新品种。

水稻种子休眠性鉴定通常以收获后种子的发芽率为指标进行鉴定,在育种实践中这一鉴定方法的操作性不强,因此,有必要进一步对控制休眠性的 QTL 进行精细分解,以明确各基因的染色体位置和遗传效应,从而通过分子标记辅助选择技术实现对休眠性水稻品种的定向培育。

参考文献:

- [1] Graeber K, Nakabayashi K, Miatton E, et al. Molecular mechanisms of seed dormancy[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2012, 35: 1769-1786.
- [2] 周丹, 孙传清, 屠乃美. 谷类种子休眠性的研究进展[J]. *湖南农业大学学报: 自然科学版*, 2004, 30(6): 588-592.
- [3] 曹雅君, 江玲, 王春明, 等. 利用重组自交系群体检测水稻种子休眠性数量性状位点[J]. *南京农业大学学报*, 2003, 26(3): 110-112.
- [4] Cai H W, Morishima H. Genomic regions affecting seed shattering and seed dormancy in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 100: 840-846.
- [5] Cai H W, Morishima H. QTL clusters reflect character associations in wild and cultivated rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104: 1217-1228.
- [6] Gu X Y, Kianian S F, Foley M E. Multiple loci and epistases control genetic variation for seed dormancy in weedy rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Genetics*, 2004, 166(3): 1503-1516.
- [7] Sugimoto K, Takeuchi Y, Ebana K, et al. Molecular cloning of *sdr4*, a regulator involved in seed dormancy and domestication of rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107(13): 5792-5797.
- [8] Xie K, Jiang L, Lu B, et al. Identification of QTLs for seed dormancy in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Plant Breeding*, 2011, 130(3): 328-332.
- [9] Ye H, Foley M E, Gu X Y. New seed dormancy loci detected from weedy rice-derived advanced populations with major QTL alleles removed from the background [J]. *Plant Science*, 2010, 179(6): 612-619.
- [10] Rath S, Baruah A, Chowdhury R, et al. QTL analysis of seed dormancy in indigenous rice of assam, India[J]. *Cereal Research Communications*, 2011, 39(1): 137-146.
- [11] Marzougui S, Sugimoto K, Yamanouchi U, et al. Mapping and characterization of seed dormancy QTLs using chromosome segment substitution lines in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 124: 893-902.
- [12] Li L, Liu X, Xie K, et al. *qLTG-9*, a stable quantitative trait locus for low-temperature germination in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126: 2313-2322.
- [13] 中华人民共和国农业部. 中国农业年鉴 2010[Z]. 北京: 中国农业出版社, 2011.
- [14] 马良勇, 杨长登, 李西明, 等. 早稻穗发芽对水稻产量和米质的影响[J]. *中国稻米*, 2004(1): 15-16.
- [15] 陈立云, 唐文邦, 刘国华, 等. 高产两系杂交早稻新组合‘陆两优 996’的选育[J]. *杂交水稻*, 2006, 21(2): 24-26.
- [16] 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.
- [17] 王金社, 李海旺, 赵团结, 等. 重组自交家系群体 4 对主基因加多基因混合遗传模型分离分析方法的建立 [J]. *作物学报*, 2010, 36(2): 191-201.
- [18] 王蔚风, 李珊, 钟许成, 等. 种子休眠与杂交稻穗发芽现象研究进展[J]. *湖南农业科学*, 2013 (5): 10-13.

责任编辑: 王赛群

英文编辑: 王 库