

海滨锦葵种子含油量的遗传分析

杨庆利^{1,2,3},禹山林³,秦松¹

(1. 中国科学院海洋研究所,山东青岛 266071;2. 中国科学院研究生院,北京 100039;3. 国家花生工程技术研究中心,山东青岛 266100)

摘要:海滨锦葵(*Kosteletzky virginica*)是重要的能源油料植物,对海滨锦葵种子含油量进行遗传分析具有重要意义。以高油海滨锦葵品种 KV23(P₁)和低油海滨锦葵品种 KV16(P₂)及其杂交组合的 F₁、F₂ 群体为材料,以单株种子含油量为指标,应用 P₁、P₂、F₁ 和 F₂ 4 个世代的数量性状主基因+多基因混合遗传模型联合分离分析方法,对海滨锦葵种子含油量进行了遗传分析。结果表明,海滨锦葵种子含油量可能由两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因共同控制,主基因遗传率为 49.87%,主基因和多基因共同解释的遗传率为 80.14%。

关键词:海滨锦葵(*Kosteletzky virginica*);含油量;遗传分析;主基因-多基因遗传模型;联合分离分析
中图分类号:TQ91 文献标识码:A 文章编号:1000-3096(2009)06-0025-04

海滨锦葵(*Kosteletzky virginica*)是锦葵科海滨锦葵属多年生宿根、耐盐木本油料植物,自然分布于美国含盐沼泽地带^[1]。海滨锦葵种子黑色,肾形,含油率在 17% 以上,粗蛋白质量分数为 27.4%~29.6%,而去壳种子含 32% 蛋白质和 22% 的脂肪,与重要经济作物大豆相比,油脂含量不相上下^[2]。与其他的能源油料植物相比,由于其较高的耐盐性^[3],可以利用盐碱滩涂地,具有很大的发展潜力。我国有 3 600 万 hm² 盐碱地,200 多万 hm² 沿海滩涂^[4],在这些滩涂、盐碱地上种植耐盐能源油料植物海滨锦葵,利用海滨锦葵油生产生物柴油,具有广阔市场前景。同时可绿化海滩,改善生态环境,为国家新开辟大量的耕地。

种子含油量是海滨锦葵重要的经济性状,但是关于海滨锦葵种子含油量的遗传机理研究尚无报道。深入了解海滨锦葵种子含油量的遗传规律,对于提高海滨锦葵的含油量,扩大种植面积,培育高含油量品种,增加农民收入具有重要意义。作者以高油海滨锦葵品种 KV23 和低油海滨锦葵品种 KV16 杂交组合的 F₂ 群体为材料,以单株种子含油量为指标,应用 P₁、P₂、F₁ 和 F₂ 四个世代的数量性状主基因+多基因混合遗传模型联合分离分析方法,对海滨锦葵种子含油量进行了遗传分析,为培育海滨锦葵高含油量新品种服务。

1 材料和方法

1.1 试验材料

高含油量的海滨锦葵品种 KV23(P₁)和低含油量的海滨锦葵品种 KV16(P₂),均由江苏沿海地区农业科学研究所提供,2006 年夏季在青岛以 KV23 为

母本,KV16 为父本,配制 KV23×KV16 组合的 F₁,冬季在海南加代繁殖得到 F₂。

1.2 试验方法

1.2.1 浸种、育苗及移栽

2007 年 4 月海滨锦葵 P₁、P₂、F₁ 和 F₂ 的种子用 0.1% 的 HgCl₂ 消毒 15 min,灭菌水冲洗 3 次,室温浸种 2 d,30℃ 下催芽 1 d,温室育苗。2007 年 5 月移栽于大田,株行距 60 cm×80 cm。其中 P₁、P₂、F₁ 各 10 株,F₂ 192 株。秋季种子成熟后,取每株成熟饱满种子烘干至衡重后测定含油量。

1.2.2 海滨锦葵种子含油量的测定

利用索氏提取法测定海滨锦葵种子的含油量,准确称取粉碎至 40 目的 10 g 海滨锦葵种子粉放入用滤纸做成的小袋中,按要求装好索氏提取器,将小袋放入抽提器,加入沸程 60~90℃ 的石油醚 30 mL,在 67~68℃ 条件下回流提取 6 h,减压蒸发回收溶剂,得到海滨锦葵油。

$$\text{海滨锦葵种子含油量}(\%) = (\text{提取的海滨锦葵油质量}/\text{海滨锦葵种子粉质量}) \times 100$$

1.2.3 数据分析方法

根据盖钧镒等 P₁、P₂、F₁ 和 F₂ 四个世代的数量

收稿日期:2008-05-30;修回日期:2008-08-10

基金项目:国家高技术研究发展计划资助项目(2007AA10Z189,2006AA10A114);国家公益性行业农业科研专项经费资助项目(nyhyzx07-014);国家科技支撑计划项目(2006BAD07A10)

作者简介:杨庆利(1977-),男,山东沂水县人,博士,研究员,主要从事油脂提取及制备生物柴油研究,E-mail:rice407@sohu.com;秦松,通信作者,博士,研究员,主要从事海藻资源高值利用研究,E-mail:rice407@shohu.com

性状主基因+多基因混合遗传模型的联合分离分析方法,对四个世代的海滨锦葵种子含油量进行了遗传分析。假定数量性状分别受1对主基因、2对主基因、多基因、1对主基因+多基因和2对主基因+多基因控制,分别建立A、B、C、D、E等5类24个遗传模型,根据最大熵信息准则(Akaike's information criterion,AIC)最小、适合性检验和亲本与杂种后代的表现选择最优遗传模型。获得最优遗传模型后,按最小二乘法计算出成分分布参数,由成分分布参数估计遗传参数^[5,6]。分析方法是一个遗传模型,没有计算公式,只有一套很大的计算程序。

2 结果与分析

2.1 四世代海滨锦葵种子含油量的差异

P_1 、 P_2 、 F_1 和 F_2 群体种子含油量的平均数见表1。结果表明,亲本间种子含油量具有明显差异。 $KV23(P_1)$ 的种子含油量明显高于 $KV16(P_2)$, F_1 代种子含油量介于亲本之间, F_2 代种子含油量介于亲本之间,偏向于低油亲本(表1),呈正态混合分布特征(图1),遗传上可能存在主基因作用并有多基因修饰。

表 1 KV23 和 KV16 不同杂交世代种子含油量的平均数

Tab. 1 Average of oil contents in different generations from the cross between KV23 and KW16

项目	P_1	P_2	F_1	F_2
数量(株)	10	10	10	193
平均含油量(%)	16.89	23.07	19.98	19.20

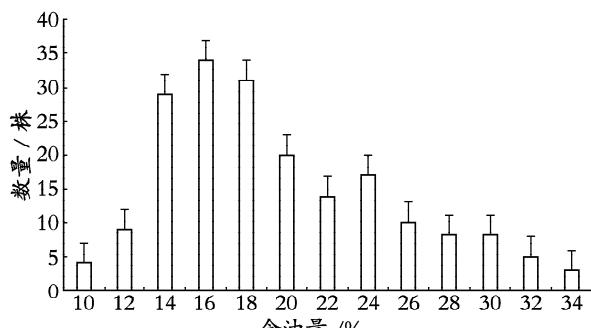


图 1 KV23×KV16 杂交组合 F_2 世代种子含油量的次数分布
Fig. 1 Frequency distributions for oil contents of seeds for F_2 populations derived from the cross between KV23 and KV16

2.2 四世代种子含油量联合分离分析的遗传模型及其 AIC 值

利用主基因+多基因混合遗传模型的多世代联合分析方法,对 P_1 、 P_2 、 F_1 和 F_2 不同世代的种子含油量进行遗传分析。首先,通过程序计算得到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)和2对主基因+多基因(E)5类24个遗传模型的极大对数似然函数值和AIC值,其结果见表2,然后,根据AIC值最小原则选择较适宜的遗传模型。从表2可知,遗传模型 E-1(两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型)和 E-6(两对等显性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型)的AIC值较低,可能是比较适合的遗传模型。

2.3 联合分离分析遗传模型的适合性检验

通过适合性检验进一步确定比较适合的遗传模型,遗传模型 E-1 和 E-6 的适合性检验见表3。由表3可以看出,E-6 模型有 8 个统计量达到显著差异,即有 8 个适合性检验统计量表明 E-6 模型与分离群体的分布是不一致的;而 E-1 模型只有 4 个统计量达到显著差异,即有 4 个适合性检验统计量表明 E-1 模型与分离群体的分布是不一致的,16 个适合性检验统计量表明 E-1 模型与分离群体的分布一致,说明遗传模型 E-1(两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型)是最适合的遗传模型。因此推断海滨锦葵种子含油量可能由两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因共同控制。

表 2 联合分离分析的遗传模型及其 AIC 值

Tab. 2 Genetic models and their Akaike's information criterion (AIC) values in the joint segregation analysis

模型	AIC	模型	AIC	模型	AIC
A-1	1 087.51	B-5	1 080.72	D-4	1 095.71
A-2	1 108.31	B-6	1 096.85	E	1 061.71
A-3	1 118.60	C	1 094.51	E-1	1 048.71
A-4	1 119.53	C-1	1 093.71	E-2	1 057.97
B-1	1 062.95	D	1 073.51	E-3	1 089.72
B-2	1 080.02	D-1	1 071.55	E-4	1 087.72
B-3	1 107.24	D-2	1 095.72	E-5	1 356.27
B-4	1 106.68	D-3	1 095.71	E-6	1 053.19

表 3 遗传模型 E-1 和 E-6 的适合性检验

Tab. 3 Tests for goodness-of-fit for genetic models E-1 and E-6

模型		U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
E-1	P ₁	0.004(0.946 9)	0.061(0.805 6)	0.528(0.467 5)	0.063 1(>0.05)	0.202 6(<0.05)
	P ₂	0.057(0.811 2)	0.017(0.897 5)	0.168(0.681 9)	0.042 5(>0.05)	0.215 9(>0.05)
	F ₁	0.021(0.885 0)	0.002(0.965 7)	0.151(0.698 0)	0.038 4(<0.05)	0.198 4(<0.05)
	F ₂	0.001(0.981 1)	0.009(0.925 0)	0.081(0.775 8)	0.116 5(>0.05)	0.066 8(<0.05)
E-6	P ₁	0.046(0.830 7)	0.164(0.685 5)	0.627(0.428 5)	0.050 2(<0.05)	0.231 9(<0.05)
	P ₂	0.007(0.934 6)	0.027(0.869 4)	0.115(0.734 2)	0.034 4(<0.05)	0.209 8(<0.05)
	F ₁	0.000(0.987 2)	0.011(0.917 7)	0.123(0.725 5)	0.034 7(<0.05)	0.201 1(<0.05)
	F ₂	0.004(0.950 5)	0.210(0.647 0)	2.533(0.111 5)	0.066 2(<0.05)	0.084 5(<0.05)

2.4 遗传模型 E-1 的遗传参数估计

按最小二乘法计算出成分分布参数,由成分分布参数估计遗传参数(表 4)。由表 4 可知,第一个主基因的加性效应为 -2.53,而第二个主基因的加性效应为 2.48,二者作用几乎可以互相抵消;第一个主基因的显性效应为 -11.15,而第二个主基因的显性效应为 -6.34;同时存在上位性互作效应,包括加性×加性互作为 6.59,加性×显性互作为 -2.35,显性×加性互作为 -2.43,显性×显性互作为 18.47;主基因的遗传率为 49.87%,多基因的遗传率为 30.27%,主基因和多基因共同解释的遗传率为 80.14%。

表 4 遗传模型 E-1 的遗传参数估计值

Tab. 4 Estimates of genetic parameters under genetic models E-1

一阶参数	估计值	一阶参数	估计值	二阶参数	估计值
m	19.19	j_{ab}	-2.35	σ_p^2	20.60
d_a	-2.53	j_{ba}	-2.43	σ_e^2	4.09
d_b	2.48	l	18.47	σ_{mg}^2	10.27
h_a	-11.15	[h]	8.53	σ_{pg}^2	6.24
h_b	-6.34	[d]	-15.36	h_{mg}^2	49.87%
i	6.59			h_{pg}^2	30.27%

m . F_2 世代平均数; d_a 、 d_b . 主基因的加性效应; h_a 、 h_b . 主基因的显性效应; i . 加性×加性效应; l . 显性×显性效应; j_{ab} . 加性×显性效应; j_{ba} . 显性×加性效应;[d]. 多基因的加性效应;[h]. 多基因的显性效应; σ_p^2 . 表型遗传方差; σ_e^2 . 环境遗传方差; σ_{mg}^2 . 主基因遗传方差; σ_{pg}^2 . 多基因遗传方差; h_{mg}^2 . 主基因遗传率; h_{pg}^2 . 多基因遗传率。

3 讨论

植物种子的含油量是由多基因控制的复杂的数

量性状^[7,8],盖钩镰等^[5,6]认为主基因+多基因混合遗传模型为植物数量性状的通用性模型,单纯主基因或单纯多基因模型为其特例,由此发展了适合植物数量性状 QTL 体系检测的遗传试验方法和统计分析方法。郑永战等^[9]利用主基因-多基因混合遗传模型对大豆脂肪含量进行分析,结果表明大豆脂肪含量受两对加性互补主基因+多基因控制,主基因遗传率为 16.23%,多基因遗传率为 53.49%。Zhang 等^[7]应用多世代联合分析数量性状主基因和多基因混合遗传的统计方法,分析了甘蓝型油菜两个组合的 5 个世代-亲本 P₁、P₂、F₁、F₂ 和 F_{2,3} 家系材料含油量的遗传效应。结果表明,分离世代 F₂ 及 F_{2,3} 家系含油量次数分布均呈混合的正态分布,符合主基因+多基因的遗传特征。D-2 模型是该项研究两个甘蓝型油菜杂交组合含油量的最适遗传模型,含油量的遗传是由一对加性主基因和加-显性多基因共同控制的。

本研究利用主基因+多基因混合遗传模型的多世代联合分析方法,对 P₁、P₂、F₁ 和 F₂ 不同世代种子的含油量进行遗传分析。结果表明,海滨锦葵种子含油量由两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因共同控制。第一个主基因的加性效应为 -2.53,而第二个基因的加性效应为 2.48,二者作用几乎可以互相抵消。第一个主基因的显性效应为 -11.15,而第二个主基因的显性效应为 -6.34,说明隐性基因对后代含油量所起的作用比较大,选择时应选取纯合隐性的后代。同时存在上位性互作效应,包括加性×加性互作为 6.59,加性×显性互作为 -2.35,显性×加性互作为 -2.43,显性×显性互作为 18.47。互作效应比较大,今后育种过程中,去杂工作一定要做好。主基因的遗传率为 49.87%,多基因的遗传率为 30.27%,主基因和多基因共同解释的遗传

率为 80.14%，说明环境条件变化对海滨锦葵种子含油量的影响较小，容易从表现型鉴别不同的基因型，可以在杂种早期世代进行选择，较快地选育出高含油量的海滨锦葵新品种。

本研究利用主基因+多基因混合遗传模型的多世代联合分析方法对海滨锦葵种子含油量进行遗传分析，明确了海滨锦葵含油量的遗传机理，为以后构建海滨锦葵的高密度遗传连锁图谱，进行海滨锦葵种子含油量的数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)定位和精细基因定位，利用图位克隆方法获得与含油量相关的重要功能基因，进行分子标记辅助选择育种和转基因育种奠定了基础。

参考文献：

- [1] 尹金来, 周春霖, 洪立洲, 等. 耐盐海滨锦葵的引种和栽培研究 [J]. 江苏农业科学, 2000, 6: 29-31.
- [2] 阮成江, 钦佩, 陈景文, 等. 海滨锦葵种子营养成分分析 [J]. 作物学报, 2004, 30(9): 901-905.
- [3] Blits K C, Gallagher J L. Effect of NaCl on lipid con-

tent of plasma membranes isolated from roots and cell suspension cultures of the dicot halophyte *Kosteletzky virginica* [J]. *Plant Cell Reports*, 1990, 9: 156-159.

- [4] 赵可夫, 李法曾. 中国盐生植物 [M]. 北京: 科学出版社, 1999. 1-5.
- [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. 169-223.
- [6] 章元明, 盖钧镒, 张孟臣. 利用 P_1 F_1 P_2 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, 2(22): 6-9.
- [7] Zhang S F, Ma C Z, Zhu J C, et al. Genetic analysis of oil content in *Brassica napus* L using mixed model of major gene and polygene [J]. *Acta Genet Sin*, 2006, 33(20): 171-180.
- [8] Zhao J, Becker H C, Zhang D, et al. Oil content in a European \times Chinese rapeseed population: QTL with additive and epistatic effects and their genotype-environment interactions [J]. *Crop Sci*, 2005, 45: 51-59.
- [9] 郑永战, 盖钧镒, 周瑞宝, 等. 大豆脂肪及脂肪酸组分含量的遗传分析 [J]. 大豆科学, 2007, 26(6): 801-806.

Genetic analysis for oil contents of *Kosteletzky virginica* seeds

YANG Qing-li^{1,2,3}, YU Shan-lin³, QIN Song¹

(1. Institute of Oceanology, the Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Graduate University, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 3. Chinese National Peanut Engineering Research Center, Qingdao 266100, China)

Received: May, 30, 2008

Key words: *Kosteletzky virginica*; oil contents; genetic analysis; Major-gene plus Polygenes genetic models; joint segregation analysis

Abstract: *Kosteletzky virginica* is one of main energy plants. It is important to analyze the inheritance of oil contents of *K. virginica* seeds. Therefore, Oil contents of each plant of KV23 with high oil contents, KV16 with low oil contents, F_1 and F_2 populations derived from a cross between them were used as an index. Joint segregation analysis of Major-gene plus Polygenes genetic model of P_1 , F_1 , P_2 and F_2 populations was used to study the inheritance in this article. The results indicated that the inheritance of oil contents of *K. virginica* seeds was controlled by two additive-dominant-epistatic major-genes plus additive-dominant polygenes, major-genes heritability is 49.87%, and the total heritability of major-genes plus polygenes was 80.14%.

(本文编辑:张培新)