

冬小麦 PPO 活性的主基因 + 多基因混合遗传分析

葛秀秀¹ 张立平¹ 何中虎^{1,2,*} 章元明³

(¹ 中国农业科学院作物育种栽培研究所, 国家小麦改良中心; ² CIMMYT 中国办事处, 北京 100081; ³ 南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室, 江苏南京 210095)

摘要 应用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型对冬小麦品种中优 9507 (高 PPO 活性) 与品种 CA9632 (低 PPO 活性) 杂交组合的 DH 群体进行了 PPO 活性的遗传分析。结果表明, 中优 9507 × CA9632 的 PPO 活性受 2 对独立主基因控制遗传, 主基因遗传率为 88.83%, 环境影响较小, 环境方差占总方差的 11.17%。控制 PPO 活性的 2 对主基因基因效应不等, 第 1 对主基因 d_a 的基因效应为 2.432, 而第 2 对主基因 d_b 的基因效应为 1.084, 相当于第 1 对主基因效应的 44.60%。因此, 用低 PPO 活性的亲本配制杂交组合, 并且在育种的早期阶段进行较严格的选择, 淘汰 PPO 活性高的单株或家系, 将有可能选育出 PPO 活性接近零的冬小麦品种。

关键词 普通小麦; 颜色; 多酚氧化酶 (PPO); 主基因 + 多基因混合遗传模型
中图分类号: S512

The Mixed Inheritance Analysis of Polyphenol Oxidase Activities in Winter Wheat

GE Xiu Xiu¹, ZHANG Li Ping¹, HE Zhong Hu^{1,2,*}, ZHANG Yuan Ming³

(¹ Institute of Crop Breeding and Cultivation, National Wheat Improvement Center, Chinese Academy of Agricultural Sciences; ² CIMMYT China Office, CAAS, Beijing 100081; ³ State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Improvement, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, Jiangsu, China)

Abstract Inheritance of PPO activity in 71 DH lines from the cross of ZhongYou 9507 × CA9632 was investigated by the mixed major gene plus poly-gene inheritance model of quantitative traits. The results showed that PPO activity in the cross was controlled by two major genes (the B-1-2 model). Heritability value of the major genes was estimated as 88.83%, while variance of environment was 11.17% in total variance. The estimated additive effects of the two major genes, d_a and d_b , were 2.432 and 1.084, respectively. The effect of d_b was only about 44.60% of d_a , indicating that the contributions to PPO activity of the two major genes was not equal in the cross. It is possible to breed new wheat cultivars with low PPO activity by choosing parents and handling segregating generation.

Key words *T. aestivum*; Color; Polyphenol oxidase; Major genes plus polygene; Inheritance

多酚氧化酶 (polyphenol oxidase 缩写为 PPO) 是引起面条 (团) 颜色褐变的主要原因, 它可解释面条颜色变异的 50% ~ 70%^[1,2]。Kruger 早在 1974 年就已报道小麦 PPO 的同工酶有 12 种之多^[3], 因此, 小麦中控制 PPO 的基因很可能在 2 个以上。Udall^[4] 报道了一个 PPO 的 RFLP 标记 Xcd6373 位于 2AL 上, 它可解释 PPO 活性变异的 40% 以上, Jimenez^[5] 和 Anderson 等^[6] 通过对代换系 PPO 活性的测定推测控制小麦 PPO 的基因为 1 ~ 2 个, 同时针对 PPO 的底

物专化性存在多个等位基因。Demekes 等^[7] 研究了 3 个重组近交系群体的 QTL 标记, 尽管控制 PPO 活性的主效基因位于第二组染色体上, 但其他染色体如 3B、3D、6B 上亦存在一些微效基因。环境和基因型都影响 PPO 的活性, 但 PPO 活性主要受基因型影响; 不同品种间 PPO 活性相差很大, 因此, 通过遗传育种途径改良面制品颜色的褐变是可行的^[8]。

近年来发展起来的植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型分析法可检测和鉴定数量性状主基

*基金项目: 国家自然科学基金 (30270822、39930110)、863 计划 (2001AA241031、2002AA207003)、973 国家重点研究规划 (2002CB111300) 和 948 重大农业国际科技合作项目资助。

作者简介: 葛秀秀 (1974 -), 女, 中国农业科学院作物所博士后, 主要从事小麦品质育种研究。

* 通讯作者: 何中虎, Tel: 010-68918556; Fax: 010-68918547; E-mail: zhhe @public3. bta. net. cn

Received (收稿日期): 2002-10-24, Accepted (接受日期): 2002-11-28.

因和多基因的存在,并可对基因效应和方差等遗传参数进行估计^[9,10]。本文应用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型分析方法对双单倍体(doubled haploid, DH)群体进行冬小麦 PPO 活性的遗传分析,为进一步利用分子标记对 PPO 活性进行有针对性的选择和改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

冬小麦品种中优 9507 和品系 CA9632,均由中国农科院育成。中优 9507,适于制作面包和面条,PPO 活性为 $9.79 A_{475}/(g \cdot \min) \times 10^3$;CA9632,各类食品加工品质都较差,PPO 活性为 $3.17 A_{475}/(g \cdot \min) \times 10^3$ 。中优 9507 \times CA9632 的 F_1 与玉米杂交后,幼胚培养产生单倍体植株,用秋水仙素浸根法加倍得到纯合的双倍体,获得含有 71 个家系的 DH 群体^[11],种植于北京中国农科院作物所小麦试验地,随机区组设计,2 次重复。

1.2 PPO 活性的测定

参照华盛顿州立大学小麦品质实验室方法^[6]。

1.3 数据分析

应用章元明等^[9]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,对中优 9507 \times CA9632 组合 DH 群体进行 PPO 活性的遗传分析。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做出估计,然后通过 AIC(Akaike's information criterion)值的判别和一组适合性测验,选择最优遗传模型,并估计主基因和多基因效应值、方差等遗传参数。

2 结果与分析

2.1 DH 群体的 PPO 活性

中优 9507 (P_1) PPO 活性平均为 $9.79 A_{475}/(g \cdot \min) \times 10^3$,CA9632 (P_2) PPO 活性平均为 $3.17 A_{475}/(g \cdot \min) \times 10^3$,DH 群体 PPO 活性平均为 $6.83 A_{475}/(g \cdot \min) \times 10^3$,为双亲中间型,略偏向于高值亲本,而且,DH 群体 PPO 活性的变幅(1.22 ~ 12.30)大大地超出了双亲值的范围,表明控制 PPO 活性的增效和减效基因在双亲中呈分散分布,通过基因重组可产生正向和负向两个方向的超亲家系。DH 群体 PPO 活性的分布见图 1,可见 PPO 活性呈双峰分布,有明

显的主基因存在特征。方差分析结果见表 1,从表 1 可知,家系间差异极显著,可进行遗传分析。

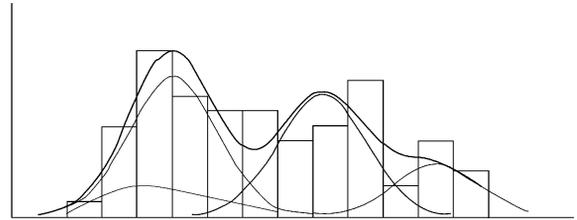


图 1 中优 9507 \times CA9632 组合 DH 群体的 PPO 活性分布

Fig. 1 Frequency distribution of PPO activity in DH population derived from a cross between Zhongyou 9507 and CA9632

表 1 方差分析表

Table 1 Analysis of variance

变异来源 Source of variation	df	SS	MS	F
家系 Family	70	1129.04	16.13	17.89 **
区组 Replication	1	3.50	3.50	3.88
误差 Error	70	63.13	0.90	
总和 Total	141	1195.67		

注: **, 达到 0.01 显著水平。Note: Significance level 0.01.

2.2 中优 9507 \times CA9632 组合 PPO 活性遗传

2.2.1 遗传模型

用植物数量性状主基因 + 多基因遗传模型分析方法对中优 9507 \times CA9632 组合的 DH 群体 PPO 活性分析结果,获得 1 对主基因(A)、2 对主基因(B)、多基因(C)、1 对主 + 多基因(D)、2 对主 + 多基因(E)、3 对主基因(F)、3 对主基因 + 多基因(G) 7 类模型的极大似然值和 AIC 值,其 AIC 值见表 2。从表 2 可知,B-1-2(2 对独立主基因模型)、F-2 和 F-3(3 对主基因)的 AIC 值相对较低,分别为 370.1 和 371.9,说明中优 9507 \times CA9632 组合 PPO 活性的遗传是受 2~3 对主基因控制的,但两个遗传模型间差异较小,因此可能第 3 对主基因的作用较小。

从 3 个世代的 15 个统计量中,B-1-2 模型的所有统计量经适合性检验表明,DH 群体中 PPO 活性的分布与理论分布是一致的($P > 0.05$),同时结合图 1 亲本和 DH 群体的表现选择 B-1-2 为最优遗传模型,即该组合冬小麦 PPO 活性为 2 对主基因遗传。

2.2.2 遗传参数的估计

经 IECM 算法得到的 2 对主基因的 B-1-2 模型成分分布平均数的极大似然估计值分别为 10.3899、8.2211、5.5268 和 3.3579,其方差均为 0.9581,各成分分布所占比例分别为 0.1865、0.2485、0.2521 和 0.3129。由此估计出的一阶遗传参数和二阶遗传参数如表 3。

表2 遗传模型的AIC值及MLV值

Table 2 The Akaike's information criterion values and Max-log-likelihood value under various genetic models

模型 Model	AIC	MLV									
A-0	402.3	-199.1	D-1	374.1	-182.1	E-1-9	384.6	-187.3	E-2-9	386.6	-187.3
A-1	372.8	-184.4	E-1-0	377.0	-180.5	E-2-0	377.5	-179.7	F-1	377.5	-179.7
B-1-1	373.0	-181.5	E-1-1	376.2	-181.1	E-2-1	377.1	-180.6	F-2	371.9	-181.0
B-1-2	370.1	-181.1	E-1-2	376.1	-182.1	E-2-2	378.1	-182.1	F-3	371.9	-183.0
B-1-3	373.4	-183.7	E-1-3	378.2	-184.1	E-2-3	375.7	-181.9	F-4	375.3	-183.6
B-2-1	374.0	-181.0	E-1-4	376.0	-182.0	E-2-4	378.0	-182.0	G-0	378.6	-177.3
B-2-2	372.1	-181.1	E-1-5	374.7	-181.3	E-2-5	376.4	-181.2	G-1	377.4	-177.7
B-2-3	373.4	-182.7	E-1-6	379.5	-183.8	E-2-6	377.9	-182.0	G-2	376.1	-182.0
C-0	384.6	-187.3	E-1-7	385.0	-187.5	E-2-7	376.0	-182.0	G-3	373.7	-181.8
D-0	375.8	-181.9	E-1-8	384.6	-187.3	E-2-8	376.0	-182.0	G-4	380.1	-184.1

Notes: AIC- Akaike's information criterion values; MLV- Maximum log-likelihood value.

表3 中优9507 × CA9632组合PPO活性的遗传参数估计值

Table 3 The estimates of genetic parameters of PPO activity in the combination ZhongYou 9507 × CA9632

一阶参数 1st order parameter	估计值 Estimate	二阶参数 2nd order parameter	估计值 Estimate
m	6.8739	表型方差 σ_p^2	8.065
d_a	2.4316	主基因方差 σ_{mg}^2	7.164
d_b	1.0844	环境方差 σ_e^2	0.901
		主基因遗传率 h_{mg}^2 (%)	88.83

由表3可以看出,控制冬小麦中优9507 × CA9632组合PPO活性的2对基因中,第1对主基因的加性效应(d_a)为2.4316,绝对值高于第2对主基因的加性效应(d_b)1.0844,第2对主基因的加性效应值只相当于第1对主基因加性效应值的44.60%。

中优9507 × CA9632组合PPO活性的主基因遗传率为88.83%,可见,冬小麦PPO活性是由2对独立主基因控制遗传的。环境对冬小麦PPO活性的影响相对较小,其方差只占总表型方差的11.17%。

3 结论

应用主基因+多基因混合遗传模型分析方法对中优9507 × CA9632组合的DH群体PPO活性遗传分析结果表明,PPO活性主要是由2对独立主基因控制遗传的。2对主基因间的基因效应差异较大,第2对主基因的加性效应值只相当于第1对主基因加性效应值的44.60%。分子标记研究结果也表明^[5],两个标记位点分别决定PPO活性总变异的60.7%和16.8%,两个位点控制表达和解释的PPO活性是不相等的。

PPO是鲜切面贮存或挂面干燥过程中颜色褐变的主要原因,其受控基因数相对较少(2对),主基因遗传率较高(88.83%),且环境影响较小(环境方差占总方差的11.17%),因此,在育种的早期阶段可进行较严格的选择,淘汰PPO活性高的单株或家

系。

不同基因型间存在PPO活性等位基因的差异,将低PPO活性基因通过重组、聚合有可能选育出PPO活性接近零的冬小麦品种。

References

- [1] Miskelly D M. Flour components affecting paste and noodle colour. *J Sci Food Agric*, 1984, **35**: 463—471
- [2] Kruger J E. Effects of flour refinement on raw Cantonese noodle color and texture. *Cereal Chem*, 1994, **71**: 177—182
- [3] Kruger J E. Changes in the polyphenol oxidases of wheat during kernel growth and maturation. *Cereal Chem*, 1976, **53**: 201—213
- [4] Souza E, Udall J. Inheritance of polyphenol oxidase in three recombinant inbred populations of wheat. In: *Agronomy abstracts*. ASA, Madison, WI, 1998. 67
- [5] Jimenez M, Dubcovsky J. Chromosome location of genes affecting polyphenol oxidase activity in seeds of common and durum wheat. *Plant Breed*, 1999, **118**: 395—398
- [6] Anderson J V, Morris C F. An improved whole-seed assay for screening wheat germplasm for polyphenol oxidase activity. *Crop Sci*, 2001, **41**: 1697—1705
- [7] Demeke T, Morris C F. Wheat polyphenol oxidase: distribution and genetic mapping in three inbred line populations. *Crop Sci*, 2001, **41**: 1750—1757
- [8] Ge X-X(葛秀秀), He Z-H(何中虎). Polyphenol oxidase activities of Chinese winter wheat cultivars and correlations with characteristics. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2003, **29**(4): 481—485
- [9] Zhang Y-M(章元明), Gai J-Y(盖钧镒). An expansion of joint segregation analysis of quantitative trait for using P₁, P₂ and DH or RIL populations. *Hereditas* (遗传), 2001, **23**(5): 467—470
- [10] Zhang Y-M(章元明), Gai J-Y(盖钧镒). Identification of mixed major genes and polygenes inheritance model of quantitative traits by using DH or RIL population. *Acta Genetica Sinica* (遗传学报), 2000, **27**(7): 634—640
- [11] Chen X-M(陈新民), Zhang W-X(张文祥), Cui S-L(崔淑兰), Chen X(陈孝). Study on methods of chromosome doubling for haploid produced by wheat × maize crossing. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2002, **35**(4): 447—450