

玉米对丝黑穗病抗性的遗传研究*

矫 树 凯

(吉林省农业科学院作物所)

前 言

玉米丝黑穗病是玉米产区重要病害之一,每年都有不同程度的发生。绝大部分患病植株颗粒无收,损失很大。经验表明,选育和利用抗病品种为防治该病的一项根本措施。本文根据数理统计和数量遗传学的有关原理,从“阈性状”的角度解释玉米对丝黑穗病的抗病表现,分析该性状的遗传性质和规律,为抗病育种提供理论依据。

试 验 设 计

经1982年冬至1984年秋两年四代(海南两代,本地两代)的杂交、自交、鉴定,先后获得五组试验结果。

1983年鉴定了三组材料:

组I: 4个高抗亲本Mo17、辽1311、B73、英64—7—4和4个感病亲本黄早4、旅28、英55、英64—4—3的56个可能的正反交组合连同亲本计64份材料。

组II: 抗病亲本吉63、吉758、吉708、Вир44,感病亲本桦94、Oh45、A619、铁78共8个亲本以及在其间按不完整双列设计组配成的16对正反交组合计40份材料。

组III: 4个自交系(高抗的Mo17、辽1311和感病的黄早4、旅28)及可能的6个单交组合的 F_1 、 F_2 , F_1 分别与父母本回交的 B_1 、 B_2 ,计28个处理。

1984年鉴定了两组材料:

组IV: 3个高抗亲本辽1311、Mo17、英64—7—4,3个中感亲本M14、铁133、铁84和3个感病亲本黄早4、旅28、英64—4—3共9个亲本及可能的72个正反交组合计81份材料。

组V: 6个自交系(高抗的辽1311、Mo17、英64—7—4和感病的黄早4、旅28、英64—4—3)及可能的15个单交组合的 F_1 、 F_2 、 B_1 、 B_2 计66个处理。

全部鉴定均在本院试验地进行。1983年为单行区,10.5米行长,35厘米双株,每小区约60株。菌土浓度为0.1%,播种时每穴施100克菌土于种子上再覆本土。1984年穴距42厘米双株,每小区约50株。菌土浓度为0.2%,每穴施100克。试验均为随机排列,三次重

*本文为硕士学位论文一部分,承蒙谏道宏导师悉心指导,四川农学院赖仲铭副教授审阅,沈阳农学院陈瑞清副教授提出重要意见,本院玉米所马芬芬等同志热心帮助,谨表谢意。

复。充分发病后（灌浆期）调查发病率。

杂交、自交、回交在海南岛南滨农场进行。

结果与分析

1、用阈性状概念解释玉米对丝黑穗病抗性的表现

对五组试验的品种间差异显著性进行了F测验（表1），结果均极显著，说明玉米品种（或组合）间在抗病性上的差异是客观存在的。但这种差异不是由个体的抗病程度加以区别，而是从群体的抗病株率（健株数/群体总株数）得到反映。就个体来说，只有健株、病株两种类型（分别记为1和0），表现非连续型变异（表2）。在群体中不同品种间的平均抗病性（健株率）却表现连续性变异（表2）。在数量

表1 五组试验品种间差异显著性测验F值

试验别	品种间均方	机误均方	F	F0.01
组I	487.97	18.17	26.90**	1.63
组II	609.49	16.36	22.14**	1.84
组III	513.81	14.43	35.60**	2.15
组IV	531.47	36.97	14.38**	1.56
组V	730.59	32.41	22.53**	1.84

表2 组IV中9个亲本抗病性调查结果

系 名	重复I	重复II	重复III	总 和	健 株 率
	健株数/总株数	健株数/总株数	健株数/总株数	健株数/总株数	
Mo17	49/49	40/40	48/48	137/137	1.0000
辽1311	45/46	51/51	48/48	144/145	.9931
英64-7-4	42/43	43/44	49/49	134/136	.9853
M14	42/44	32/33	44/46	118/123	.9593
铁133	52/52	36/38	39/46	127/136	.9338
铁84	35/48	40/46	33/35	108/139	.7770
黄早4	44/46	20/42	15/36	79/124	.6371
旅28	16/50	23/40	27/52	66/152	.4342
英64-4-3	5/44	3/44	5/46	13/134	.0970

遗传学上，这类性状称为阈性状（threshold characters）⁽⁴⁾。阈性状有两个分布：一个是潜在的连续型分布X，表示造成这个性状的某种内在状态；另一个是可见的非连续型分布P，代表这个性状的表现特征。在X尺度上有几个关节点，称阈值（threshold values），低于某个阈值的个体表现某一性状，而超过这阈值的个体表现另一性状。对玉米抗丝黑穗病，潜在尺度可以理解为寄主对病原物侵入和发展的抵抗程度，其阈值只有一个，记为 t_h 。个体抗病程度低于 t_h 时，果穗发生病变，个体表现为感病株。否则，抗病程度高于 t_h 时，病原物不能使寄主果穗发生病变，个体就表现为健株。

可见尺度上的群体平均抗病性是用健株率P来表示的。对阈性状的遗传分析宜在潜在尺度X上进行，即对P施probit变换⁽⁵⁾（见附录）。

2、亲本与F₂关系的试验结果分析

第I、II、III组试验各单交组合的抗病性（三个重复的健株总数/总调查株数）分别

列于表3、表4、表5。

三组试验的共同趋势为：双亲都抗病的， F_1 也抗病；双亲都感病的， F_1 也感病；抗

表3 组 I 各单交组合的抗病性 (1983)

	Mo17	辽1311	B73	英64-7-4	黄早4	英55	旅28	英64-4-3
Mo17	1.0000	.9944	.9602	.9249	.8966	.8708	.8778	.8571
辽1311	.9669	.9655	.9945	.9000	.9643	.8944	.8382	.8772
B73	.886	.9806	.9385	.9944	.9128	.9722	.9153	.9422
英64-7-4	.9371	.9887	.9945	.9879	.8743	.9602	.8588	.9545
黄早4	.9162	.9553	.9868	.9218	.7744	.8410	.7384	.3669
英55	.9277	.9773	.9535	.9769	.8807	.7178	.7784	.7933
旅:8	.8862	.9171	.9326	.9714	.6742	.7541	.5519	.6457
英64-4-3	.6180	.8914	.9176	.8793	.3943	.8286	.5287	.3504

注：划横线的为亲本抗病性。

病亲本与感病亲本杂交， F_1 表现两亲的中间类型。

进一步比较，发现 F_1 有高于中亲值的倾向。把各组合的 F_1 抗病性作为一个处理，把双亲中值作为另一个处理，按两组成对数据平均数比较的t测验方法进行显著性测验，结果如表6。

表4 组 II 各单交组合的抗病性 (1983)

	吉63	吉758	Вир44	吉708	桦94	Oh45	A619	铁78
吉63	.9932	.9593		1.0000	.9349		.8315	
吉758	1.0000	.9940	.9382			.8653		.8841
Вир44		.9935	.9936	.9775	.9588		.8859	
吉708	.9709		.9942	.9042		.9777		.4793
桦94	.9310		.9716		.9222	.8606	.8371	
Oh45		.9419		.9620	.9153	.8662		.5689
A619	.7973		.9235		.7629		.5399	.6154
铁78		.8283		.4477		.6092	.4277	.4646

表5 组 IV 各单交组合的抗病性 (1984)

	Mo17	辽1311	英64-7-4	M14	铁133	铁84	黄早4	旅28	英64-4-3
Mo17	1.0000	1.0000	.9517	.9932	.9310	.9527	1.0000	.8750	.7172
辽1311	.0000	.9931	.9934	1.0000	.9933	.9784	.9589	.9592	.9597
英64-7-4	.9808	.9900	.9853	1.0000	.9452	.9868	.9408	.9396	.8774
M14	.9932	.9932	.9934	.9593	.9545	.8621	.9494	.9231	.8591
铁133	.9167	.9862	.9662	.9189	.9338	.8425	.7464	.8026	.6376
铁84	.9221	.9867	.9660	.8940	.8028	.7770	.6395	.7986	.6972
黄早4	.9781	.9669	.9485	.8303	.8000	.7718	.6371	.8356	.6216
旅28	.9122	.9452	.9325	.9048	.8571	.8824	.8278	.4342	.5338
英64-4-3	.7153	.9225	.9034	.8936	.5752	.6471	.3333	.6096	.0970

表6 F₁与中亲值差异比较的t值(一尾测验)

群体	X尺度	P尺度	0.05	0.01
组 I	1.5296	5.7726**	1.671	2.390
组 II	0.6697	1.1937*	1.679	2.457
组 IV	5.6071**	8.0129**	1.671	2.390

在X尺度上所有t值都是正的,且有一个群体达到极显著水平,说明F₁高于中亲值,这是抗病基因对感病基因有部分显性的结果。三个群体在P尺度上计算的t值都比在X尺度上明显增大,说明用百分数计算的F₁大于中亲值的部分,有一部分是尺度效应引起的偏差。

3、正反交组合抗病性的比较

测定正反交差异是推断有否细胞质作用的简便而有效的方法。因此,第I、II、IV组试验所配制的单交组合都同时配了反交组合。把较抗病亲本作母本的组合为一组(正交),把较感病亲本作母本的为另一组(反交),进行两组成对数据平均数比较的t测验,结果t值均未达到显著水平(表7)。

表7 正反交差异比较的t测验(两尾测验)

试验	正交平均	反交平均	(正-反)平均	t值	0.05
组 I	.8437	.8505	-.0068	-.6062	2.086
组 II	.8361	.8398	-.0038	-.3545	2.042
组 IV	.8700	.8651	.0049	.4262	2.145

表8 组III(1983年)不同世代的抗病性

组合	P ₁	F ₂	MP	F ₁	F ₂	F ₁	B ₂
Mo17×辽1311	8.00	7.16	7.58	7.00	7.26	7.21	7.12
Mo17×旅28	8.00	4.75	6.38	6.14	5.88	6.57	5.69
Mo17×黄早4	8.00	5.43	6.72	6.47	5.98	7.56	6.10
辽1311×黄早4	7.16	5.43	6.30	6.93	6.74	7.25	6.75
辽1311×旅28	7.16	4.75	5.96	6.16	6.28	6.85	5.79
黄早4×旅28	5.43	4.75	5.09	5.25	5.43	5.37	5.14
平均	7.29	5.38	6.33	6.33	6.26	6.67	6.10

三组试验结果一致表明,正反交组合间无本质差异。故认为玉米对丝黑穗病抗病性由核基因所控制。

4、回交世代与F₂代抗病性观察

1983、1984两年鉴定的回交与F₂代结果列于表8和表9(数据进行了probit变换)。

两年结果一致表明: F₁介于双亲之间; F₂略低于F₁; B₁介于较抗病亲本

表9 组V(1984年)不同世代的抗病性

组合	F ₁	P ₂	MP	F ₁	F ₂	P ₁	P ₂
Mo17×辽1311	8.00	7.46	7.73	8.00	7.48	7.26	7.46
Mo17×英64-7-4	8.00	7.18	7.59	6.87	6.80	6.51	6.77
Mo17×黄早4	8.00	5.35	6.68	7.29	6.35	7.51	5.93
Mo17×旅28	8.00	4.83	6.42	6.24	5.76	6.62	5.59
Mo17×英64-4-3	8.00	3.70	5.85	5.57	5.84	6.39	4.90
辽1311×英64-7-4	7.46	7.18	7.32	7.47	6.96	7.27	7.10
辽1311×黄早4	7.46	5.35	6.41	6.79	6.97	8.00	6.17
辽1311×旅28	7.46	4.83	6.15	6.67	6.21	7.51	5.82
辽1311×英64-4-3	7.46	3.70	5.88	6.55	6.14	6.48	4.97
英64-7-4×黄早4	7.18	5.35	6.27	6.60	6.27	5.64	5.82
英64-7-4×旅28	7.18	4.83	6.01	6.52	6.35	7.03	6.57
英64-7-4×英64-4-3	7.18	3.70	5.44	6.23	5.97	6.99	5.22
黄早4×旅28	5.35	4.83	5.09	5.96	5.59	5.66	5.39
黄早4×英64-4-3	5.35	3.74	4.53	4.91	4.86	5.06	4.37
旅28×英64-4-3	4.83	3.70	4.27	5.18	5.10	5.05	4.68
平均	7.12	5.05	6.09	6.46	6.15	6.60	5.77

P_1 与中亲 MP 之间; B_2 介于 MP 与较感病亲本 P_2 之间。这反映了基因累加效应的典型特征。

既然基因间的作用主要是累加的, 就有理由按孟德尔遗传定律将亲本抗病性加权来估计杂交后代的抗病性:

$$\text{对单交组合 } F_1 = \frac{1}{2}P_1 + \frac{1}{2}P_2$$

$$\text{对回交一代 } B_1 = \frac{3}{4}P_1 + \frac{1}{4}P_2 \quad \text{或} = \frac{1}{2}(P_1 + F_1)$$

$$B_2 = \frac{1}{4}P_1 + \frac{3}{4}P_2 \quad \text{或} = \frac{1}{2}(F_1 + P_2)$$

$$\text{对 } F_2 \text{ 代 } F_2 = \frac{1}{2}P_1 + \frac{1}{2}P_2 \quad \text{或} = F_1$$

$$\text{对 } n \text{ 个亲本的混合授粉群体 } P_n = (1/n) \sum P_i$$

表10 估计值与实测值的差平均

群 体	在 X 尺度上加权	在 P 尺度上加权
组 I	.0189	.0823
组 IV	.0628	.1190
组 I	-.0243	.0186
组 II	.0484	.1293
组 V	.0463	.1110
总平均	0.0304	.0922

表10列出了各组试验参试的杂交后代(前3组为 F_1 代, 后两组为 F_2 和回交后代)的实际鉴定结果与根据前面公式估算值之差的平均值。左列是将亲本健株率转换成概率单位值代入公式, 得数再转换成百分数, 然后与实测健株率比较的结果; 右列则是按通常方法在 P 尺度上比较的结果。可以看到在 X 尺度上预测结果很接近实测值, 五组试验平均相差3.04%。而在 P 尺度上平均相差9.22%。这也说明了在 P 尺度上处理该问题的局限性。

讨 论

1、关于玉米对丝黑穗病抗性属于阈性状

以往的报导把玉米对丝黑穗病抗性归属于数量性状, 主要在于否定其为单基因抗性, 因此对正确指导抗丝黑穗育种是有益的。但按一般数量性状的概念, 个体间的分布是连续的, 不能明显分组, 这与丝黑穗的实际情况相矛盾。阈性状这一概念过去主要用于动物某些性状的讨论和遗传分析中, 例如鸡的生活力、牛的产仔数等。本文认为, 有必要将这概念引用到植物方面, 使一些问题得到较为合乎逻辑的解释。例如一个纯合的感病自交系旅28, 在调查的152株中有86株果穗变成了菌瘿, 而另66株安然无恙(见表2), 这种现象很难用一般数量性状的概念来解释。用阈性状的概念可以理解为, 在这群体中, 有66株其抗病程度超过了阈值, 尽管这些植株的抗病程度仍就各异, 但都保证了果穗的正常发育, 结果以同一表现型—健株表现出来; 相反, 另86株其潜在抗病程度也不同, 但都在阈值以下, 使菌丝得以侵染到果穗, 表现为病株。而辽1311作为高抗系, 绝大部分植株的潜在抗病程度都超过了阈值, 只有一株发病(见表2)。再比如, 在实际工作中有这样的体验: 要使一个群体的抗病株率增加10%, 原群体抗病株率越接近100%, 则越难以实现。例如, 把抗病性0.8的群体提高到0.9要比从0.5提高到0.6困难得多。这可以解释为(图1、图2): $P=0.5$ 的群体(a), 群体平均与阈值 t_h 相重合, 由于个体潜在抗病程度的分布是正态的, 所以大部分个体在 t_h 附近, 群体平均只要向右移动0.26个标

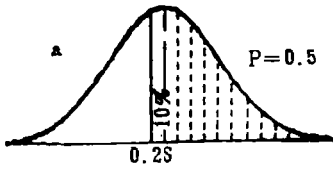


图 1 .a群体右移0.26可使P增加10%

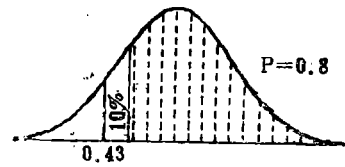


图 2 .b群体右移0.43才使P增加10%

准差，超过 t_h 的个体就可以增加10%。而对群体b，群体平均远离 t_h ， t_h 附近的个体较少，同样要使超过 t_h 的个体增加10%，群体平均的位置就要向右移动较大一段距离（0.43个标准差）。

由此看来，把玉米对丝黑穗病的抗性作为阈性状较一般数量性状更合适。但本文仅是初步尝试，有待于进一步探讨和实践的检验。

2、关于 F_1 高于中亲部分的尺度效应

由于P尺度与X尺度的关系曲线是S型曲线（见附录），当中亲值大于0.5时（常见于一亲或双亲为高抗的情况），在X尺度上的中亲值对应的P值一定偏于抗病亲本。如图3，辽1311的健株率0.9655对应的X值为6.82；旅28的0.5519对应的X值为5.13，因此，X尺度上中亲值为 $MP_x = (6.82 + 5.13) \div 2 = 5.98$ ，而5.98对应的P值为0.8365，接近抗病亲本一方（实际调查值为0.8382，与理论中亲值接近）。如果简单地用 $(0.9655 + 0.5519) \div 2 = 0.7587$ 来理解中亲值就会失之过低。因此，本文认为，以往把 F_1 健株率（或发病率）简单地同两亲健株率平均值直接比较是有欠妥当的，其高于中亲的部分往往包含了一部分尺度偏差。

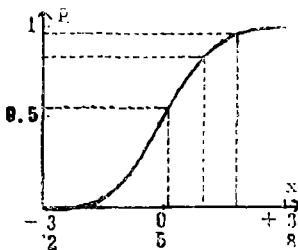


图 3 .辽1311 × 旅28组合的中亲值

3、在阈性状的两个尺度中，P尺度不符合正态分布，不宜直接进行统计分析，可施反正弦转换。但Probit转换不仅使数据正态化，且有更深刻的生物学含义，因为它可能代表着生物体内部某种量的度量。因此，将健株率（百分数）转换成概率单位值再行计算是适宜的。但P尺度毕竟为人们所习惯，在品种抗病性鉴定和一般性的遗传规律的讨论中，P尺度仍不失为一种方便的工具。

小 结

初步尝试用阈性状的理论解释和处理玉米对丝黑穗抗性问題，收到了一定效果。

试验的分析结果表明，抗病亲本杂交的 F_1 代仍然抗病。感病亲本的 F_1 代仍然感病，抗病亲本与感病亲本杂交， F_1 代抗病性主要取决于双亲平均抗性。

观察到了在抗×感和感×抗组合中，F₁抗病百分数有高于中亲值的现象，分析认为其差值中部分归因于百分数的尺度效应，部分归因于抗病基因对感病基因的不完全显性。

用感病亲本回交，后代较F₁感病；用抗病亲本回交，后代较F₁抗病；F₂抗病性与F₁无明显差异。这些反映了基因累加效应的典型特征。

杂交后代的抗病性可由亲本抗病性按遗传比例加权来预测。

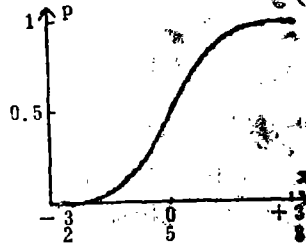
附 录

概率单位 (Probit) 变换，百分数P与概率单位X₁的数量关系式为：

$$P = \text{pri} (x_1) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{x_1} e^{-\frac{x^2}{2}} dx$$

$$X_1 = \text{pri}^{-1} (P)$$

其图象如下图：为避免负值，换算出的X₁值都加上5。



P与X的关系曲线

参 考 文 献

- (1) 马秉元等：1983. 玉米对丝黑穗的抗性遗传初步研究。中国农业科学(4)：12—17.
- (2) 张坪：1983. 玉米丝黑穗病抗病育种及抗病遗传研究初报。黑龙江农业科学(6)：5—8.
- (3) 梅振邦等：1982. 玉米对丝黑穗病的抗性遗传规律。山西农业科学, (11)：10—13.
- (4) Falconer, D.S.著, 杨纪柯、汪安琦译：1965. 数量遗传学概论。科学出版社.
- (5) Bliss, C.I. 1935. The calculation of the dosage mortality curve. Ann. appl. biol., 22: 134—167..