

二棱大麦 7 种必需氨基酸含量的种子 和母体遗传效应分析*

闫新甫¹ 徐绍英¹ 李卫芬² 陈浩军¹ 朱 军¹

(浙江农业大学¹ 农学系² 饲料研究所, 杭州 310029)

摘要 采用三倍体胚乳数量性状世代平均数的遗传模型, 分析了二棱大麦 (*Hordeum distichum* L.) 品种及其半双列杂交 F₂ 种子的 7 种必需氨基酸含量的两年资料。结果表明, 7 种必需氨基酸含量的遗传除了异亮氨酸外均受种子直接基因效应和母体效应的控制。其中赖、苏和蛋氨酸的遗传以直接加性和母体显性效应为主。苯丙氨酸以种子直接加性和显性效应为主。缬、亮和异亮氨酸含量主要受控于种子直接显性效应。除缬氨酸外, 其余氨基酸均存在明显的直接显性效应×环境互作。结果还发现赖氨酸含量的种子直接加性与母体加性之间存在较强的遗传正相关, 并且普通遗传率 ($\hat{h}_s^2 + \hat{h}_m^2 = 55.6\%$) 亦较高, 这表明在杂交后代对其直接选择是有效的。Ris Φ 1508 的赖、苏和缬氨酸含量均较高, 并有显著的的正的直接加性和母体加性效应, 是改良赖氨酸含量较好的亲本。种子 7 种必需氨基酸含量的种子直接杂种优势和母体杂种优势均不明显。

关键词 二棱大麦; 氨基酸; 种子和母体遗传效应; 遗传效应×环境互作

大麦籽粒的营养品质主要取决于必需氨基酸的含量。大麦品种间籽粒的氨基酸组分存在一定的变异, 特别是赖氨酸的含量在大麦品种之间差异很大^[3,15], 如 Ris Φ 1508 突变体的赖氨酸含量比正常大麦 Bomi 高 45%^[14], 还检测出苏氨酸的含量比正常大麦高 30% 的突变体^[13]。可见, 提高大麦必需氨基酸的含量是可能的^[17]。关于大麦一些氨基酸遗传效应的研究报告^[3,17], 大多以二倍体遗传模型进行分析, 而大麦种子胚乳是三倍体, 二倍体母体植株为其提供营养, 故其籽粒氨基酸含量不仅受胚乳三倍体基因的控制, 而且还受母体植株二倍体基因的影响。最近, 已发现玉米^[9]、水稻^[8]、棉花^[11]等作物的种子性状(如赖氨酸)存在种子的直接效应和母体效应。徐绍英等(1994)用二棱大麦的双列杂交资料也证实大麦籽粒的一些外观品质性状具有明显的母体效应^[6]。但是, 有关将大麦籽粒氨基酸含量的遗传变异分解为种子直接效应和母体效应以及其与环境互作效应方面的研究, 至今未见报道。

目前已发展了一些用于分析三倍体胚乳数量性状的遗传模型^[1,7,12]。但这些遗传模型或者没有包括植株母体效应对胚乳性状的作用, 或者所需世代太多, 并且均不能估计各种基因效应的变异分量。本研究用二棱大麦的 7×7 半双列杂交, 1990、1992 两年的亲本种子和 F₁ 植株上结的 F₂ 种子为材料, 采用包括基因×环境互作效应的禾谷类作物胚乳世代平均数遗传模型及其分析方法^[4,5,10,18], 分析大麦籽粒 7 种必需氨基酸含量的种子直接遗传效应和母体遗传效应, 以及这些遗传效应与环境的互作效应; 估算遗传率和预测遗传效应值; 明确大麦籽粒必需氨基酸含量的遗传规律, 为大麦的营养品质育种提供理论依据。

收稿日期 1996-01-24

* 国家教委跨世纪优秀人才专项基金资助项目。

1 材料与方法

1.1 材料

选用二棱大麦 (*Hordeum distichum* L.) 氨基酸含量差异较大的 7 个品种: (1) 甘木二条, (2) 苏啤 1 号, (3) 黔浙 1 号, (4) 浙农大 3 号, (5) 紫皮大麦, (6) S-096, (7) Ris Φ 1508 进行双列杂交(无反交), 配制成 21 个杂交组合。

1.2 方法

1.2.1 田间试验方法 1990 年种植亲本和 F_1 植株, 随机排列, 不设重复。1992 年再次按同样方法种植亲本和 F_1 植株, 亲本为 4 行, F_1 为一行区, 随机排列, 重复 3 次, 行长 120cm, 行距 30cm, 粒距 3cm, 点播。两年试验均在浙江农业大学农场进行。收获后分别按组合混脱, 亲本和 F_1 植株上结的 F_2 种子烘干粉碎后, 供氨基酸分析。

1.2.2 氨基酸分析 取 25mg 左右的粉碎大麦样品于水解试管中, 加入 10ml 6mol/L HCl, 抽真空封管, 110°C 下水解 24h, 冷却, 转入水浴锅上蒸发、蒸干。用 0.02mol/L HCl 定容 100ml 容量瓶中, 过 0.025 μ m 聚乙烯滤膜。然后在德国制造的 Amino Acid Analyzer-830 氨基酸自动分析仪上测定氨基酸。所有样品测定均重复 2 次。

1.2.3 统计方法 采用胚乳数量性状平均数遗传模型和分析方法^[4,5,10,18], 对亲本和 F_2 种子氨基酸含量平均数进行如下估算和分析: 用最小范数二阶无偏估计(简称 MINQUE(0/1) 方法估算种子直接加性方差(V_A), 种子直接显性方差(V_D), 母体加性方差(V_{Am}), 母体显性方差(V_{Dm}), 种子直接加性 \times 环境互作方差(V_{AE}), 种子直接显性 \times 环境互作方差(V_{DE}), 母体加性 \times 环境互作方差(V_{AmE}), 母体显性 \times 环境互作方差(V_{DmE}), 种子直接加性 \times 母体加性效应的协方差($C_{A,Am}$), 种子直接显性 \times 母体显性效应的协方差($C_{D,Dm}$), 加性 \times 环境互作协方差($C_{AE,AmE}$), 显性 \times 环境互作协方差($C_{DE,DmE}$)和机误方差(V_e)等 13 个方差和协方差分量, 并进一步计算遗传率。采用朱军提出的调整无偏预测法(Adjusted Unbiased Prediction, 简称 AUP 法), 预测各项遗传效应值^[4,5]。然后根据预测值的大小和方向, 评判种子和母体的杂种优势。采用 Jackknife 数值抽样技术对各世代平均数进行抽样, 计算各方差分量和遗传效应及其标准误; 并用 t 测验对参数进行显著性检验。全部数据运算均采用 C 语言编写的统计软件在 IBM PC 机上运行。

2 结果与分析

2.1 亲本和 F_2 种子 7 种必需氨基酸含量的表现型平均值

从 7 个亲本和 F_2 种子 7 种必需氨基酸含量的 2 年表现型平均值(表 1)看出, 品种间的氨基酸含量差异很大。这 7 个亲本的 7 种氨基酸总含量高低次序为紫皮大麦(P_5) $>$ S-096(P_6) $>$ Ris Φ 1508(P_7) $>$ 黔浙 1 号(P_3) $>$ 苏啤 1 号(P_2) $>$ 甘木二条(P_1) $>$ 浙农大 3 号(P_4)。 P_5 的 7 种氨基酸总含量(2.29%)是 P_4 的 1.27 倍。 P_7 的赖氨酸含量最高, 平均为 0.354%, 是 P_4 的 1.42 倍。 P_5 的赖氨酸含量位居第二, 平均为 0.27%。 P_5 和 P_6 是苏氨酸和缬氨酸含量最高的亲本。

从 F_2 种子的 7 种氨基酸含量的总含量看出, 以 P_5 作亲本之一的所有组合 F_2 氨基酸含量的平均值最高, 为 2.16%; 其次为 P_7 和 P_6 ; 以 P_4 作亲本的 F_2 氨基酸含量最低, 为 1.97%。以 Ris Φ 1508 作亲本, 其 F_2 籽粒的赖氨酸含量最高, 是提高籽粒赖氨酸含量的好亲本。

表1 二棱大麦7个亲本及其F₂种子的7种必需氨基酸含量的平均值(g/1000g)Table 1 Phenotype means of 7 essential amino acid contents of 7 parents and their F₂ seeds in two-rowed barley

基因型 Genotype	苏氨酸 Thr		蛋氨酸 Met		缬氨酸 Val		苯丙氨酸 Phe		异亮氨酸 Ile		亮氨酸 Leu		赖氨酸 Lys		总量 Total
	1990	1992	1990	1992	1990	1992	1990	1992	1990	1992	1990	1992	1990	1992	
亲本(P) Parent															
甘木二条 Ganmu (P ₁)	2.22	2.73	0.22	0.17	2.70	3.06	2.87	3.17	2.18	2.88	4.50	5.39	2.29	2.40	18.4
苏啤1号 Supi 1(P ₂)	2.23	2.70	0.23	0.32	2.83	3.49	2.55	3.63	2.25	2.85	4.30	5.76	2.49	2.63	19.1
黔浙1号 Qianzhe 1 (P ₃)	2.36	2.65	0.15	0.37	3.23	3.49	3.35	4.01	2.60	3.07	4.92	5.70	2.51	2.57	20.5
浙农大3号 Zhenongda3 (P ₄)	2.15	2.67	0.15	0.32	2.75	2.73	2.54	3.08	2.44	2.96	4.16	5.10	2.43	2.55	18.0
紫皮大麦 Zipi(P ₅)	2.80	3.40	0.34	0.34	3.53	3.66	3.50	4.48	2.80	3.58	5.40	6.48	2.74	2.79	22.9
S-096(P ₆)	3.00	3.10	0.16	0.42	3.67	3.50	3.45	4.05	2.77	3.24	5.50	6.16	2.46	2.54	22.0
Ris Φ 1508(P ₇)	2.84	3.17	0.18	0.40	3.46	3.67	2.63	3.21	2.43	2.70	4.70	5.06	3.37	3.71	20.8
平均 Mean	2.51	2.92	0.20	0.33	3.16	3.37	2.98	3.66	2.49	3.04	4.78	5.66	2.61	2.74	
杂种 F₂(i.)¹⁾F₂ hybrid															
F ₂ (1)	2.66	2.64	0.26	0.35	3.25	3.21	3.23	3.38	2.57	2.62	5.22	5.47	2.42	2.53	19.9
F ₂ (2)	2.59	2.63	0.30	0.36	3.23	3.24	3.26	3.40	2.46	2.71	5.12	5.28	2.50	2.59	19.8
F ₂ (3)	2.73	2.82	0.28	0.29	3.21	3.19	3.31	3.59	2.56	2.79	5.10	5.50	2.56	2.61	20.3
F ₂ (4)	2.64	2.87	0.26	0.28	3.10	3.29	3.27	3.37	2.53	2.67	4.91	5.30	2.41	2.53	19.7
F ₂ (5)	2.92	3.14	0.29	0.37	3.41	3.64	3.60	3.93	2.67	2.98	5.25	5.73	2.65	2.70	21.6
F ₂ (6)	2.84	2.89	0.32	0.37	3.25	3.48	3.27	3.55	2.53	2.79	5.01	5.44	2.74	2.70	20.6
F ₂ (7)	2.84	2.98	0.31	0.40	3.37	3.48	3.33	3.45	2.58	2.83	5.19	5.50	3.18	3.16	21.3
F ₂ 平均 Mean	2.75	2.85	0.29	0.35	3.26	3.36	3.32	3.53	2.56	2.77	5.11	5.46	2.64	2.69	
相关系数 ²⁾ Correl. coef.	0.701**		-0.028		0.725**		0.655*		0.558*		0.558*		0.967**		

¹⁾F₂(i.)代表第i个品种作亲本的所有组合F₂平均值

F₂(i.) Represents the mean of all the F₂s derived from the combinations involving the parent i

²⁾为1990年与1992年之间的相关系数

A correlation coefficient between means in 1990 and in 1992

由两年结果看出,不论亲本还是F₂的氨基酸,1992年均高于1990年。这可能是由于年际间的气候不同引起粒重的变化所致。1992年灌浆成熟阶段,多阴雨天气,影响籽粒胚乳干物质积累(主要为淀粉),千粒重下降,平均比1990年亲本低4.68g, F₂低4.64g^[6],导致1992年籽粒饱满度差,淀粉含量相对较少,蛋白质和氨基酸含量相对提高。

亲本和F₂种子的多数氨基酸含量两年间变化不一致。蛋氨酸、异亮氨酸、亮氨酸和苯丙氨酸两年间的相关系数均较低(表1),表明这4种氨基酸的含量受环境影响较大,可能存在基因型×环境互作。而赖氨酸的含量两年间的相关系数较高(r=0.967**),说明材料间赖氨酸含量的差异主要由基因型决定,受环境影响较小。苏氨酸和缬氨酸含量两年间的相关系数中等,表明环境条件对其也有一定的影响。

2.2 遗传方差和协方差分量的估计

大麦籽粒7种必需氨基酸含量的基因型效应方差和环境互作方差及其协方差分量估计值列于表2。由表2可见,各氨基酸含量的遗传效应不尽相同,既有基因主效应起作用,又有不同基因效应与环境的互作。种子加性效应(V_A)和显性效应(V_D)以及母体加性效应(V_{Am})和显性效应(V_{Dm})因不受环境的影响,故这4种基因效应称为基因主效应。机误项方差均达

到显著水平,表明 7 种氨基酸除了受年份间的气候影响外,还明显受其它环境因素的影响。

2.2.1 赖氨酸、苏氨酸和蛋氨酸 这 3 种氨基酸含量的种子加性效应以及母体加性和显性效应的方差估计值均达到极显著水平($P \leq 0.01$)。表明种子直接效应和母体效应同时决定着这 3 种氨基酸含量,其中种子加性效应和母体显性效应方差($V_A + V_{Dm}$)分别占各自总遗传方差($V_A + V_D + V_{Am} + V_{Dm}$)的 90.73%、91.6%和 90.9%。表明这 3 种氨基酸含量主要受控于种子加性效应和母体显性效应,其中,前者的作用大于后者。这 3 种氨基酸含量的直接显性 \times 环境互作均达显著水平($P \leq 0.01$),故不能排除种子直接显性效应互作对其影响。赖氨酸含量存在显著的加性协方差($C_{A,Am}$),说明赖氨酸含量的种子加性效应与母体加性效应有着较强的遗传正相关,这对于赖氨酸的育种选择是有利的。这 3 种氨基酸含量的其它方差分量均不明显。因此,改良它们时,除了要求考虑有较高含量的亲本外,对后代种子直接选择是有效的,但要等到较晚世代进行选择,以减少母体显性效应、种子直接显性效应 \times 环境互作的影响。

表 2 二棱大麦籽粒 7 种必需氨基酸含量的遗传方差、协方差和遗传率估计值

Table 2 Estimation of genetic variance, covariance components and heritability of 7 essential amino acid contents in kernels of two-rowed barley

参数 ¹⁾ Parameter	苏氨酸 Thr	蛋氨酸 Met	缬氨酸 Val	苯丙氨酸 Phe	异亮氨酸 Ile	亮氨酸 Leu	赖氨酸 Lys
V_A	0.067**	0.006**	0.038**	0.103**	0.000	0.033**	0.100**
V_D	0.000	0.000	0.208**	0.124**	0.129**	0.241**	0.000
V_{Am}	0.012**	0.001**	0.007**	0.017**	0.000	0.006**	0.019**
V_{Dm}	0.064**	0.004**	0.000	0.024**	0.000	0.000	0.086**
V_{AE}	0.000	0.000	0.054**	0.000	0.000	0.000	0.000
V_{DE}	0.159**	0.006**	0.000	0.388**	0.200**	0.385**	0.074**
V_{AmE}	0.000	0.000	0.011**	0.000	0.000	0.000	0.000
V_{DmE}	0.000	0.000	0.047**	0.000	0.000	0.000	0.000
$C_{A,Am}$	0.020	0.000	-0.011	0.024	0.000	-0.023	0.068**
$C_{D,Dm}$	0.000	0.000	0.000	0.043**	0.000	0.000	0.000
$C_{AE,AmE}$	0.000	0.000	-0.023	0.000	0.000	0.000	0.000
$C_{DE,DmE}$	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
V_e	0.087**	0.015**	0.141**	0.176**	0.095**	0.240**	0.051**
V_p	0.428**	0.032**	0.437**	0.965**	0.423**	0.860**	0.465**
h^2_D	0.202**	0.174**	0.061*	0.132**	0.000	0.012	0.360**
h^2_E	0.073*	0.029	0.009	0.042*	0.000	-0.019	0.186**
h^2_{DE}	0.000	0.000	0.071**	0.000	0.000	0.000	0.000
h^2_{ME}	0.000	0.000	-0.028**	0.000	0.000	0.000	0.000

****分别表示达到 0.10, 0.05, 0.01 显著水平

**** Represent significance at 0.10, 0.05, 0.01 level, respectively

¹⁾ V_A =direct additive variance, V_D =direct dominance variance, V_{Am} =maternal additive variance, V_{Dm} =direct dominance variance, V_{AmE} =direct additive \times environment variance, V_{DmE} =direct dominance \times environment variance, $C_{A,Am}$ =additive covariance, $C_{D,Dm}$ =dominance covariance, $C_{AE,AmE}$ =additive \times environment covariance, $C_{DE,DmE}$ =dominance \times environment variance, V_e =residual variance, V_p =phenotype variance, h^2_D =direct heritability, h^2_E =maternal heritability, h^2_{DE} =direct interaction heritability, h^2_{ME} =maternal interaction heritability

2.2.2 苯丙氨酸和亮氨酸 这 2 种氨基酸的遗传主要受种子直接基因效应控制,其直接基因效应方差($V_A + V_D$)分别占总遗传方差的 84.7%和 86.4%,以直接显性基因效应为主,并

存在一定的直接显性×环境互作。

2.2.3 缬氨酸 在遗传方差中种子直接效应方差(V_A+V_D)和母体加性效应方差均显著,但以种子直接效应为主(占总遗传方差的82.2%)。另外,直接加性效应×环境互作、母体效应×环境互作($V_{Am}+V_{Dm}$)方差也较大。

2.2.4 异亮氨酸 其遗传完全由种子直接显性效应控制,并且环境对其也有影响。说明对其改良比较困难。

2.3 遗传率的分析

根据基因型×环境互作效应的胚乳遗传模型^[4,5],当不考虑细胞质效应时,遗传率可分解为普通遗传率和互作遗传率。普通遗传率包括直接遗传率($\hat{h}_D^2=(V_A+C_{A,Am})/V_p$)和母体遗传率($\hat{h}_M^2=(V_{Am}+C_{A,Am})/V_p$)。普通遗传率不包括遗传效应与环境互作分量,适用于各种环境。互作遗传率包括互作直接遗传率($\hat{h}_{DE}^2=(V_{AE}+C_{AE,AmE})/V_p$)和互作母体遗传率($\hat{h}_{ME}^2=(V_{AmE}+C_{AE,AmE})/V_p$),互作遗传率只适用于特定环境。

二棱大麦籽粒7种必需氨基酸的各项遗传率估算结果(表2)表明,赖氨酸的普通遗传率($\hat{h}_D^2+\hat{h}_M^2$)较高,为55.6%,并且以直接遗传率为主。因此,对赖氨酸含量改良时,在考虑优良亲本的同时,在杂交后代可结合较优农艺性状对单株籽粒赖氨酸含量进行测定和筛选。又由于赖氨酸含量存在种子直接加性与母体加性正相关(表2),对其选择效率可能会较高,在各种环境条件下均可期望获得较好效果。苏氨酸、蛋氨酸和苯丙氨酸的普通遗传率较低,分别为27.5%、20.3%和17.4%,而它们的普通遗传率仍以直接遗传率为主。因此,对杂交后代植株籽粒直接选择也会有效;但选择宜在高代进行。缬氨酸、异亮氨酸和亮氨酸的各项遗传率均低,说明基因型之间的差异主要由非遗传因素引起,后代选择效果不大。对于亮氨酸来说,直接加性方差和母体加性方差虽然达到显著水平,但由于直接加性与母体加性效应的遗传负相关,总的可遗传效应相互抵消,故普通遗传率不显著。表中出现负的遗传率是由于负的互作协方差引起。

2.4 亲本遗传效应预测值

表3仅列出了氨基酸含量加性方差分量显著的7个亲本直接加性效应和母体加性效应预测值。由表3看出, P_7 和 P_6 赖氨酸含量均有显著的正的直接加性和母体加性效应值, P_7 和 P_6 的苏氨酸、蛋氨酸和缬氨酸的直接加性和母体加性效应值也为正值或者显著正值,表明 P_7 和 P_6 为改良赖氨酸含量较好的亲本。 P_5 的苏氨酸、缬氨酸和苯丙氨酸的直接加性效应值也达显著水平,表明 P_5 可以作为改良这几种氨基酸的亲本。其它亲本(P_1 、 P_2 、 P_3 和 P_4)的各氨基酸的种子直接效应和母体效应预测值多为负值,不是改良二棱大麦必需氨基酸的理想亲本。从蛋氨酸和亮氨酸直接加性效应和母体加性效应预测值均不显著来看,用这几个亲本改良它们难以收效。

$\hat{\Delta}_D = -\sum_{i=1}^n \hat{D}_i / \sqrt{n\hat{\sigma}_D^2}$ 可用于确定直接显性效应作用方向,判断种子直接杂种优势的存在^[8,18]。同样 $\hat{\Delta}_M = -\sum_{i=1}^n \hat{D}_{mi} / \sqrt{n\hat{\sigma}_{Dm}^2}$ 可确定母体显性效应作用方向和母体杂种优势的存在。本文分析结果发现,二棱大麦 F_2 种子的7种氨基酸含量总体上均不存在种子直接杂种优势和母体杂种优势。缬氨酸、苯丙氨酸、异亮氨酸和亮氨酸的 $\hat{\Delta}_D$ 分别为0.520、0.747、-1.843和0.186,差异均不显著。苏氨酸、蛋氨酸、苯丙氨酸和赖氨酸的 $\hat{\Delta}_M$ 分别为1.546、2.248、

1.452和-0.090,差异均不显著。但就个别组合而言, $P_5 \times P_6$ 和 $P_1 \times P_7$ 两个杂交组合的 F_2 种子的赖氨酸含量有显著的母体正向杂种优势。其它组合的各种氨基酸种子直接杂种优势和母体杂交优势均不太明显。

表 3 7 个二棱大麦品种籽粒氨基酸含量的加性效应预测值

Table 3 Predicted additive effects of kernel amino acid contents for seven parents of two-rowed barley

性状 Trait	参数 ¹⁾ Parameter	亲本 Parent (P_i)						
		P_1	P_2	P_3	P_4	P_5	P_6	P_7
苏氨酸 Thr	A_i	-0.095*	-0.129**	-0.002	-0.005	0.150**	0.025	0.056*
	A_{mi}	-0.043	-0.059+	0.001	0.001	0.068+	0.008	0.024
蛋氨酸 Met	A_i	-0.07	0.013	-0.027	-0.047	0.009	0.029	0.031
	A_{mi}	0.001	0.002	0.000	-0.004	-0.001	0.002	0.001
缬氨酸 Val	A_i	-0.102+	-0.119+	-0.168+	-0.161*	0.317+	0.078+	0.154*
	A_{mi}	-0.033	-0.043	-0.057	-0.056	0.105	0.027	0.057
苯丙氨酸 Phe	A_i	-0.094+	-0.073	0.011	-0.086	0.318*	-0.040	-0.035
	A_{mi}	-0.028	-0.021	0.000	-0.024	0.102	-0.020	-0.009
亮氨酸 Leu	A_i	0.091	-0.079	0.007	-0.194	0.220	-0.083	0.038
	A_{mi}	0.021	-0.009	-0.004	-0.035	0.037	-0.014	0.005
赖氨酸 Lys	A_i	-0.112**	-0.080**	-0.050*	-0.092**	-0.003	0.054*	0.282**
	A_{mi}	-0.070**	-0.050**	-0.031*	-0.058**	-0.002	0.035*	0.177**

¹⁾ A_i 和 A_{mi} 分别表示种子基因加性效应和母体基因加性效应

A_i =direct gene additive effect and A_{mi} =maternal gene additive effect

+、*、**分别表示达到 0.10, 0.05 和 0.01 显著水平

+、*、** Significance at 0.10, 0.05 and 0.01 level, respectively

3 讨论

大麦籽粒必需氨基酸的含量决定着大麦的饲用、食用和啤酒酿造用的营养价值。改进大麦籽粒营养价值的关键是提高籽粒蛋白质中必需氨基酸的含量,尤其是限制性氨基酸的含量。根据人体所需粮食中蛋白质中的氨基酸组成的比例标准,大麦籽粒中的第一、二、三限制性氨基酸分别为赖氨酸、苏氨酸和蛋氨酸^[2]。故这些氨基酸也就成了大麦营养品质育种的重要目标。本研究表明,Ris Φ 1508 大麦是赖氨酸含量最高的亲本,并且苏氨酸和蛋氨酸的含量也较高,这与前人的研究结果是一致的^[3,13]。紫皮大麦和 S-096 也是苏氨酸、缬氨酸和赖氨酸含量较高的材料。

杂交大麦 F_1 植株上的 F_2 种子生长发育所需营养物质和生理活性物质主要由母体植株提供。因此,大麦籽粒营养品质的遗传表现就可能由种子基因和母体植株基因两套遗传体系共同决定,并且种子基因和母体基因也可能相互作用对籽粒营养品质的遗传变异产生额外效应,即种子直接效应与母体效应之间存在遗传协方差^[4,5,18]。另外,各种遗传效应可能还受环境条件的影响。因此,研究这些效应存在与否以及各种遗传分量的大小,阐明品质性状的遗传机制对于指导大麦营养品质育种具有重要意义。

以往研究禾谷类作物种子性状的遗传参数大多是采用二倍体经典遗传模型,显然不符合种子性状的遗传规律。在研究大麦种子性状时必须考虑胚乳是三倍体遗传的特点。朱军提出的一系列三倍体胚乳遗传模型,既能有效地用非平衡数据无偏地估算种子直接效应方

差和母体效应方差以及与环境互作方差分量;又能无偏地预测各项遗传效应的大小^(4,5,10,18)。本研究采用这套方法对二棱大麦必需氨基酸含量的遗传进行了研究。

遗传方差分量估算表明,二棱大麦籽粒中测定的7种必需氨基酸有6种氨基酸含量的遗传存在不同程度的种子直接效应和母体效应,并存在种子直接显性效应与环境互作。由此可见,对于品质性状进行多种遗传效应分析是必要的。这有利于根据不同的遗传效应进行选择。在选择育种中,当一个种子品质性状以母体加性遗传为主或者母体普通遗传率较高时,可以根据其母体植株的遗传表现进行选择,并能获得明显效果;若以种子加性遗传效应为主或种子普通遗传率较高时,则应以杂交后代单粒种子或单株种子选择为主;当一个种子品质性状遗传以母体显性效应为主时,长在 F_1 植株上的 F_2 种子的品质性状将不会有大的分离,若以种子显性效应为主时, F_1 植株上的 F_2 种子就会出现分离,这时根据品质性状好坏选择的后代种子将是一种不同基因型组成的混合籽粒,以后将有大的分离;如某项基因效应的环境互作效应较大时,应考虑不同环境条件对选择效果的影响。特别是加性 \times 环境互作效应较大时应在特定环境条件下选择。

赖氨酸、苏氨酸、蛋氨酸和苯丙氨酸含量的遗传主要是由种子直接加性效应控制,并且存在着较强的母体效应。故在杂交育种中除了配制杂交组合时要选择氨基酸含量较高的母本外,对后代的选育可直接对单株种子氨基酸含量进行选择,并且宜在高代进行,以减少种子直接显性效应与环境互作的影响。遗传分析表明,异亮氨酸和亮氨酸的各种遗传率均不显著,加性遗传方差分量较小,可能与本试验所选用的亲本材料有关。

尽管大麦氨基酸的测定比较复杂,对杂交后代的单株或单粒选择比较困难,但结合农艺性状的选择在培育高赖氨酸品种上已取得了明显效果^(3,13,17)。利用性状的遗传相关进行间接选择是品质育种的可行途径。有关性状间的各种效应遗传相关有待进一步研究。

参 考 文 献

- 1 莫惠栋. 胚乳性状的遗传模型和世代平均数. 遗传学报. 1989, 16(2): 1116~1117
- 2 唐新元. 粮食 营养 健康. 北京: 中国财政经济出版社, 1991: 29~31, 120~140
- 3 俞志隆, 黄培忠, 等编. 大麦遗传改良. 上海: 上海科学技术出版社, 1994: 335~355, 382~405
- 4 朱 军. 广义遗传模型与数量遗传分析新方法. 浙江农业大学学报. 1994, 20(6): 551~559
- 5 朱 军. 包括基因型 \times 环境互作效应的种子遗传模型及其分析方法. 遗传学报. 1996, (1): 56~68
- 6 徐绍英, 陈文华, 等. 二棱大麦籽粒外观品质性状的遗传研究. 浙江农业大学学报. 1994, 20(6): 593~598
- 7 莫惠栋, 徐辰武. 质量-数量性状的遗传分析. II. 受三倍体遗传控制的胚乳性状. 作物学报. 1994, 20(5): 513~519
- 8 石春海, 朱 军. 籼稻糯米蒸煮品质的种子母体遗传效应分析. 中国水稻. 1994, (3): 129~134
- 9 阿布东, 张全德. 高赖氨酸玉米数量性状的遗传研究. 浙江农业大学学报. 1994, 20(6): 560~565
- 10 Zhu J. Mixed model approaches for estimating variances and covariances. 生物数学学报. 1992, 7(1): 1~11
- 11 Dani R G, Kohel R J. Maternal effects and generation means analysis of seed-oil content in cotton. Theor. Appl. Genet. 1989, 77: 569~575
- 12 Foolad M R, Jones R A. Models to estimate maternally controlled genetic variation in quantitative seed characters. Theor. Appl. Genet. 1992, 83: 360~366
- 13 Ingversen J, et al. Induced seed protein mutant of barley. Experimentia. 1973, 29: 1151~1152
- 14 Jensen J. Location of a high-lysine gene and the DDT-resistance gene on barley chromosome 7. Euphytica. 1979, 24: 47~56
- 15 Pomeranz Y S, et al. Amino acid composition of two-rowed and six-rowed barleys. J. Agric. Food Chem. 1973, 21:

218~221

- 16 Tallberg A. Protein and lysine content in high-lysine double recessive of barley. I. Combination between mutant 7 and a Hiproly back-cross. *Hereditas*. 1981, 94:261~268
- 17 Ullrich S E, R F Eslick. Lysine and protein characterization of spontaneous shrunken endosperm mutants of barley. *Crop Sci*. 1978, 18:809~812
- 18 Zhu J, Weir B S. Analysis of cytoplasmic and maternal effects. I. Genetic models for triploid endosperms. *Theor. Appl. Genet*. 1994,89:160~166

Analysis of Seed and Maternal Genetic Effects on the Contents of Seven Essential Amino Acids in Two-rowed Barley

Yan Xinfu¹ Xu Shaoying¹ Li Weifen² Chen Haojun¹ Zhu Jun¹

(¹ Department of Agronomy, ² Institute of Feed Science, Zhejiang Agricultural University, Hangzhou 310029)

Abstract Half-diallel crosses with seven parents of two-rowed barley (*Hordeum distichum* L.) were conducted in two years to analyze the seven essential amino acid contents in kernels of parents and their F₂s, by using a new genetic model based on generation means of triploid endosperm quantitative characters. The results indicated that the contents (%) of all the 7 essential amino acids (including Lys, Thr, Val, Met, Phe and Leu) except isoleucine were controlled by maternal genetic effects as well as by seed direct genetic effects. Seed direct additive and maternal dominance effects constituted major part of genetic effects for lysine, threonine and methionine contents, whereas seed direct additive and dominance effects formed the main part in the inheritance of phenylalanine. Valine, leucine and isoleucine contents were mainly controlled by seed direct dominance effects. Moreover, all the essential amino acids, except valine, were significantly affected by direct dominance effects \times environment interaction. The results also showed that there was a highly positive genetic covariance between seed direct additive and maternal additive effects for lysine content with a high heritability ($h_D^2 + h_M^2 = 55.6\%$), indicating effectiveness of direct selection for this trait in progenies from cross. Parent Ris Φ 1508, due to its high content of Lys, Thr and Val in addition to obviously positive predicted values of direct additive effects and maternal additive effects, was more suitable than other parents for improving Lys content of barley. In addition, seed and maternal parents had insignificant heterosis effects on the seven amino acid contents in F₂s.

Key words Two-rowed barley; Amino acid; Seed and maternal genetic effects; Genotype \times environment interaction