作物学报 ACTA AGRONOMICA SINICA 2013, 39(2): 249–257 http://www.chinacrops.org/zwxb/
ISSN 0496-3490; CODEN TSHPA9 E-mail: xbzw@chinajournal.net.cn

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2013.00249

玉米茎秆糖含量的遗传模式分析

卞云龙* 顾 啸 孙东雷 王益军 印志同 王艳秋 邓德祥

扬州大学 / 江苏省作物遗传生理重点实验室, 江苏扬州 225009

摘 要: 较高的茎秆糖含量有助于提高青贮玉米的饲料品质和适口性。本研究以 YXD053 和 98A-04 两个高茎秆糖含量玉米自交系为母本, 以 Y6-1 低茎秆糖含量玉米自交系为父本, 通过自交、杂交及回交产生 2 个组合的 6 个世代(P_1、P_2、F_1、F_2、BC_1 和 BC_2); 运用主基因+多基因混合遗传模型 6 个世代联合分析方法, 探明控制玉米茎秆糖含量的遗传模型, 并进行遗传参数估计。结果表明, 玉米茎秆糖含量遗传受 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因共同控制。YXD053×Y6-1 及 98A-04×Y6-1 组合的主基因遗传率分别为 53.50%和 52.63%, 多基因遗传率分别为 7.96%和 17.31%, 总遗传率分别为 61.46%和 69.94%, 显性度(h/d)均小于 1。茎秆糖含量以主基因遗传为主, 且主基因又以加性效应为主, 但环境因素对茎秆糖含量的遗传有一定的影响。这一研究结果为玉米茎秆糖含量性状的基因定位和育种选择提供了理论依据。

关键词: 玉米; 茎秆糖含量; 主基因+多基因; 遗传

Inheritance Analysis of Stalk Sugar Content in Maize

BIAN Yun-Long*, GU Xiao, SUN Dong-Lei, WANG Yi-Jun, YIN Zhi-Tong, WANG Yan-Qiu, and DENG De-Xiang

Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province / Yangzhou University, Yangzhou 225009, China

Abstract: Increasing sugar content in silage maize stalk improves forage quality and palatability. However, the mechanism of inheritance of stalk sugar content in maize has not been clear yet. To this end, joint analysis of a mixed genetic model of both major gene and polygene was conducted to investigate the inheritance of stalk sugar content in maize. Maize inbred lines YXD053 (high sugar content, Brix = 11.32%), 98A-04 (high sugar content, Brix = 10.69%), and Y6-1 (low sugar content, Brix = 6.3%) were used as parents in this study. Stalk sugar content of three parents and four populations of F_1, F_2, BC_1, and BC_2 generated from two crosses of YXD053×Y6-1 and 98A-04×Y6-1, was surveyed. Results showed that sugar content in maize stalk was controlled by two major genes with additive-dominance-epistatic effects and polygene with additive-dominance-epistatic effects, and mainly governed by major genes. For cross YXD053×Y6-1, the heritabilities of major genes in BC_1, BC_2, and F_2 were 34.52%, 52.94%, and 73.05%, respectively. The heritability of polygene could only be detected in BC_2, which was 23.87%. For cross 98A-04×Y6-1, the heritabilities of major genes in BC_1, BC_2 and F_2 were 60.49%, 28.79%, and 68.62%, respectively. The heritability of polygene was not detected in F_2. The total heritability of major gene and polygene for crosses YXD053×Y6-1 and 98A-04×Y6-1 was 61.46% and 69.94%. The degree of dominance of major gene (h/d) in two crosses was less than one, and the additive genetic effects might play a more important role in breeding of hybrids with high stalk sugar content. Additionally, sugar content in maize stalk could be also subject to environmental factors. Results presented here provide valuable information for stalk sugar content improvement in silage maize breeding program, and lay a foundation for the following maize stalk sugar content QTLs mapping.

Keywords: Maize; Stalk sugar content; Major gene and polygene; Inheritance

青贮玉米生物产量高、营养丰富, 具有相对较高的能量和良好的吸收率[1], 是发展畜牧业不可缺少的基础饲料。青贮玉米必需要经过一个适宜的青贮发酵过程, 才能使其成为优质青贮饲料。青贮过程中产生大量乳酸, 糖是其原料, 只有足够数量的糖, 才有可能在乳酸菌作用下形成足够数量的乳酸[2-4], 乳酸数量不足不仅导致青贮饲料质量下降而且可能使青贮料霉变[2]。因此, 青贮料中的糖分是影响调制

本研究由国家自然科学基金项目(31071426)和江苏高校优势学科建设工程项目资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 卞云龙, E-mail: byllfz@yahoo.com.cn, Tel: 0514-87972178

Received(收稿日期): 2012-06-27; Accepted(接受日期): 2012-09-14; Published online(网络出版日期): 2012-12-11.
URL: http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20121211.1705.012.html

青贮饲料品质的重要因素之一[5-8]。

玉米茎秆糖含量的研究现多集中在糖的分布[9-13]、种质资源筛选评价[12,14-16]及气候条件和基因型对水溶性糖的影响[17]等方面。卞云龙等[18]报道玉米茎秆糖含量性状的遗传符合加性-显性-上位性模型，控制茎秆糖含量遗传的增效等位基因为隐性。也有研究认为，玉米茎秆可溶糖(water-soluble carbohydrate)含量的遗传同时存在基因加性效应和非加性效应[8]。为了进一步提高青贮玉米茎秆糖含量，加强玉米茎秆糖含量性状的遗传研究至关重要。迄今为止，有关玉米茎秆糖含量的遗传研究报道较少，对于玉米茎秆糖含量的遗传机制及基因性质还需进一步研究。

经典数量遗传学只能估测基因的总体效应，不能解析单个基因座的遗传效应，无法区别不同基因在效应上的差别。主基因与多基因混合遗传模型分析方法把控制数量性状效应大的基因作为主基因，把效应小的基因作为多基因，这样不仅可以鉴别主基因，而且可以检测多基因效应，并估计相应的遗传参数[19-21]。该方法已在大豆[22]、小麦[23]、油菜[24]、玉米[25]、水稻[26]、樱桃番茄[27]、黄瓜[28]、甜高粱[29]、花生[30]、棉花[31]等作物的多个性状上得到广泛应用，但在玉米茎秆糖含量性状的研究上尚未见报道。本研究应用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型多世代联合分析方法，对玉米茎秆糖含量的基因效应进行研究，旨在为茎秆高糖玉米育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

选用综合农艺性状较好茎秆糖含量差异较大的3个玉米自交系YXD053、98A-04及Y6-1为亲本，以YXD053 (♀) × Y6-1 (♂)及98A-04 (♀) × Y6-1 (♂) 2个组合的 P_1、P_2、BC_1、BC_2、F_1、F_2 六个世代为试验材料。其中，YXD053和98A-04为茎秆高糖自交系，分别选自478×Y53和日本玉米杂交组合32K61; Y6-1是茎秆低糖自交系，为78599选系。

1.2 田间设计

2009年秋获得YXD053×Y6-1 (Cross 1)及98A-04×Y6-1 (Cross 2) 2个组合的 F_1, 2010年配制这2个组合的 BC_1、BC_2和 F_2 群体。2011年7月13日在扬州大学玉米试验田(32°40′N, 119°43′E)同期播种两个组合的6个世代。不分离世代中 P_1 和 P_2 各播种3行，每个群体30株; F_1 种植6行，总计60株。分离世代中 BC_1 和 BC_2 各播种15行，每个群体150株; F_2 种植27行，总计270株。试验田行距0.6 m，株距0.25 m，前茬是小麦，土质为沙壤土，地力中等，施纯氮241.5 kg hm^{-2}，苗期防治地老虎，大喇叭口期防治玉米螟，其他田间管理措施同一般试验田。

1.3 糖含量(Brix)测定

在玉米抽雄前，每个世代群体每株分别挂牌记载有关生育期(抽雄期、雄穗开花期、吐丝期等)。在2/3乳线期，剔除个别病株(粗缩病、瘤黑粉等)和非正常植株(如倒伏)，其他所有植株均去掉雌穗、叶片、叶鞘及雄穗等，其茎秆用于糖含量测定。由于植株间生育期存在差异，取样分多次进行。

用榨汁机(恒联TYZ-8.0)分别榨出每个植株的全茎秆汁液于培养皿中，充分混合后，用微量移液器吸取100 μL，用手持测糖仪(PAL-1，日本)测定糖含量。为了降低测糖仪的测定误差，每次每个植株茎秆汁液重复测定3次，取其平均值作为该植株的茎秆汁液糖含量。

测定样本数: YXD053×Y6-1 (Cross 1) P_1、P_2、F_1、BC_1、BC_2 和 F_2 六个世代各测定26、26、58、150、150和247株, 98A-04×Y6-1 (Cross 2) P_1、P_2、F_1、BC_1、BC_2 和 F_2 六个世代各测定26、26、58、146、146和248株。

1.4 统计分析

利用南京农业大学大豆研究所提供的植物数量性状混合遗传模型主基因+多基因六世代数量性状分离分析软件(Segreg Anal)方法对 P_1、P_2、BC_1、BC_2、F_1、F_2 六个世代的玉米茎秆糖含量进行分析。根据AIC (Akaike's information criterion)值最小原则及一组适合性测验(包括均匀性检验、Smirnov 检验和Kolmogorov 检验)结果，选择最优模型。分析遗传模型包括1对主基因(A模型), 2对主基因(B模型)，多基因(C模型)，1对主基因+多基因(D模型)和2对主基因+多基因(E模型) 5类24种遗传模型。采用盖钧镒等[20]的方法进行遗传参数的估计及其计算。

2 结果与分析

2.1 各世代群体的茎秆糖含量分布

茎秆低糖亲本Y6-1的茎秆糖含量为6.30%，在YXD053×Y6-1 (Cross 1)及98A-04×Y6-1 (Cross 2) 2个组合中(表1)，F_1 茎秆糖含量均小于茎秆低糖亲本Y6-1的茎秆糖含量，表明 F_1 茎秆糖含量可能存在负杂种优势现象。另外, 2个组合的3个分离群体(BC_1、

表 1　各世代茎秆糖含量
Table 1　Sugar content in six generations of two crosses

组合 Cross	世代 Generation	糖含量(Brix) Sugar content (Brix)						总株数 Total number of plants	平均值 Mean	标准差 *SD*
		2.0–4.0	4.1–6.0	6.1–8.0	8.1–10.0	10.1–12.0	12.1–14.0			
Cross 1	P_1				9	5	12	26	11.32	1.96
	P_2	2	9	12	3			26	6.30	1.52
	F_1	21	34	3				58	4.41	0.96
	BC_1	50	65	28	6	1		150	4.93	1.50
	BC_2	42	56	25	14	11	2	150	5.79	2.52
	F_2	58	85	64	21	16	3	247	5.96	2.34
Cross 2	P_1				11	7	8	26	10.69	1.82
	P_2	2	9	12	3			26	6.30	1.52
	F_1	5	20	33				58	6.05	1.09
	BC_1	30	51	39	13	13		146	6.12	2.35
	BC_2	25	42	46	21	10	2	146	6.38	2.45
	F_2	29	84	80	41	6	8	248	6.46	2.32

BC_2 和 F_2)茎秆平均糖含量也都与茎秆低糖亲本 Y6-1 的茎秆糖含量相近, 说明低糖亲本茎秆糖含量对后代茎秆糖含量影响比较大。

图 1 显示, 2 个组合的 3 个分离世代群体(BC_1、BC_2 和 F_2)糖含量的次数分布均表现为包含多个正态分布的混合分布(图 1), 这个分布特征表明茎秆糖含量性状受主基因和多基因共同控制。

2.2　遗传模型的建立

AIC 值表示观测值概率的估计分布与真实分布间的适合性程度。AIC 值最小的模型为最佳可能模型。模型间 AIC 值差异不大时, 可以有几个备选模型, 再进行一组样本分布与模型所代表的理论分布间的适合性检验(U_1^2、U_2^2、U_3^2、nW^2 和 D_n), 选择最佳遗传模型。对于 YXD053×Y6-1 (Cross 1)组合(表 2), E-1 模型的 AIC 值最小, 为 2721.819, 但模型 E-0 的 AIC 值(2738.229)与之相近, 故 E-0 和 E-1 作为 YXD053×Y6-1 组合的备选模型。对于 98A-04×Y6-1 (Cross 2)组合(表 2), E-0 模型的 AIC 值最小, 为 2829.744, 其次较小的有 B-1、D-0 和 E-1 模型, 3 个模型的 AIC 值分别为 2844.374、2846.180 和 2836.200, 因此选择这 4 个模型作为组合 98A-04×Y6-1 的备选模型。

在 YXD053×Y6-1 组合中, 30 个统计量的适合性检验结果表明(表 3), E-0 和 E-1 模型分别有 9 个和 15 个统计量达到显著或极显著水平, 因此选择 E-0 模型为该组合的最佳遗传模型。在 98A-04×Y6-1 组合中, B-1、D-0、E-0 和 E-1 分别有 3、3、1 和 2 个统计量达到显著或极显著水平(表 4), 结合 AIC 值大小, 选择 E-0 模型为组合 98A-04×Y6-1 的最佳遗传模型。分析表明, 2 个不同组合的最佳遗传模型是一致的, 因此确定 E-0 模型为玉米茎秆糖含量的最佳遗传模型, 即该性状表现为 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因混合遗传。

2.3　遗传参数的估计

从 YXD053×Y6-1 (Cross 1)组合一阶遗传参数来看(表 5), 控制玉米茎秆糖含量的 2 对主效基因的加性效应(d_a 和 d_b)相等, 均为 1.6950; 显性效应几乎相同, h_a 为–0.5559, h_b 为–0.5552; 从显性度来看, 第 1 对主基因的显性度(h_a/d_a)与第 2 对主基因的显性度(h_b/d_b)基本相等, 且$|h_a/d_a|$和$|h_b/d_b|$都小于 1, 说明在 YXD053×Y6-1 (Cross 1)组合中, 控制茎秆糖含量的 2 对主基因均以加性效应为主。加性×加性互作(i)和显性×显性互作(l)均为正值, 说明 2 对增效等位基因在一起, 无论处于纯合还是处于杂合状态, 都将增加茎秆糖含量。加性×显性互作(j_{ab})和显性×加性互作(j_{ba})均为负值, 说明一对基因纯合另一对基因杂合都将降低茎秆糖含量。从二阶遗传参数估计结果来看, 3 个分离群体均表现为主基因遗传力远大于多基因的遗传力, 但在 2 个回交群体中主基因遗传力不高。主基因+多基因决定了糖含量表型变异的 61.46%。

由表 5 可知, 在 98A-04×Y6-1 (Cross 2)中, d_a=d_b=1.8350 表明 2 对主基因的加性效应相同, 与 YXD053×Y6-1 (Cross 1)结果一致; 从 2 对主基因显性效应看, $|h_a|>|h_b|$表明第 1 对主基因的显性作用大于第 2 对主基因显性作用, 与 YXD053×Y6-1 (Cross 1)组合稍有不同; 从 2 对主基因显性效应与加性效

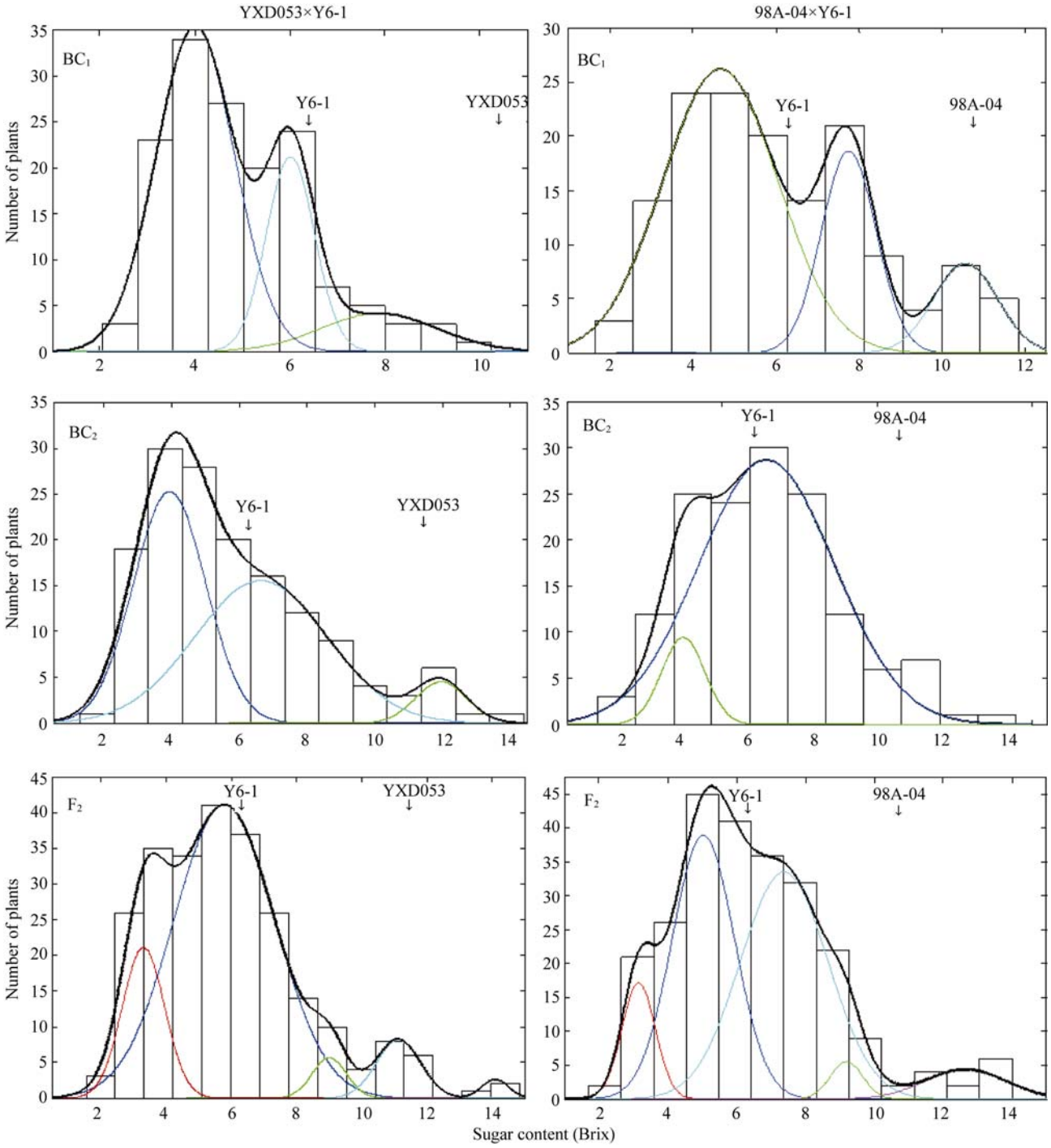

图 1 BC_1、BC_2 和 F_2 群体茎秆糖含量的次数分布、拟合混合分布及成分分布

Fig. 1 Frequency distribution, fitted mixed distribution and its component distribution of stalk sugar content in BC_1, BC_2, and F_2 populations

柱图: 次数分布; 黑线: 拟合混合分布; 其他颜色线: 成分分布。

Column represents frequency distribution, black line represents fitted mixed distribution, other colour line represents component distribution.

应的比值看, 2 个组合表现一致, 均为$|h_a/d_a|$和$|h_b/d_b|$都小于 1, 即 2 对主基因均以加性效应为主; 其他一阶遗传参数估计结果与 YXD053×Y6-1 (Cross 1)相同。从二阶遗传参数估计结果来看, BC_1、F_2 两个分离群体均表现为主基因遗传力远大于多基因的遗传力, 但在 BC_2 回交群体中主基因遗传力却小于多基因遗传力, 说明多基因的遗传也不可忽视。主基因+多基因决定了糖含量表型变异的 69.94%。

通过 2 个组合遗传参数的对比分析可知, 控制玉米茎秆糖含量的 2 对主基因均以加性效应为主, 存在

表 2　茎秆糖含量各遗传模型 AIC 值

Table 2　AIC values of variant genetic models for sugar content

模型 Model	遗传模式 Implication of model	AIC		模型 Model	遗传模式 Implication of model	AIC	
		Cross 1	Cross 2			Cross 1	Cross 2
A-1	1MG-AD	2807.616	2898.097	D-0	MX1-AD-ADI	2779.223	2846.180
A-2	1MG-D	3033.329	2970.879	D-1	MX1-AD-AD	2759.016	2864.899
A-3	1MG-EAD	3035.675	2983.547	D-2	MX1-A-AD	2757.082	2862.903
A-4	1MG-AEND	2976.753	2917.567	D-3	MX1-AED-AD	2955.003	2933.530
B-1	2MG-ADI	2770.514	2844.374	D-4	MX1-AEND-AD	2924.193	2862.877
B-2	2MG-AD	2818.760	2886.255	E-0	MX2-ADI-ADI	2738.229	2829.744
B-3	2MG-A	3081.513	3033.096	E-1	MX2-ADI-AD	2721.819	2836.200
B-4	2MG-EA	3033.174	2971.296	E-2	MX2-AD-AD	2941.346	2874.458
B-5	2MG-AED	3037.159	2985.520	E-3	MX2-A-AD	2802.960	2871.657
B-6	2MG-DED	3035.815	2983.514	E-4	MX2-EAED-AD	2935.352	2935.779
C-0	PG-ADI	2776.776	2865.999	E-5	MX2-AED-AD	2937.314	2938.266
C-1	PG-AD	2931.996	2934.327				

MG: 主基因; A: 加性效应; E: 等于; D: 显性效应; N: 负向; I: 互作(上位性效应); PG: 多基因; MX: 主基因+多基因。如 E-0 模型(MX2-ADI-ADI): 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因混合遗传。

MG: major gene model; A: additive effect; E: equal; D: dominance effect; N: negative; I: interaction (epistasis); PG: polygene model; MX: mixed major gene and polygene model. For example, model E-0 = MX2-ADI-ADI, means mixed model with two major genes of additive-dominance-epistasis effects and additive-dominance-epistasis polygene.

表 3　YXD053×Y6-1 遗传模型的适合性检验

Table 3　Test of goodness-of-fit for genetic model in the cross between YXD053 and Y6-1

模型 Model	世代 Generation	统计量 Statistic				
		U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
E-0	P_1	0.354(0.5518)	3.723(0.0537)	29.304(0.0000)**	0.649*	0.310*
	F_1	0.223(0.6367)	1.393(0.2379)	8.362(0.0038)**	0.331	0.132
	P_2	0.000(0.9933)	0.173(0.6778)	2.654(0.1033)	0.073	0.133
	BC_1	4.250(0.0593)	8.120(0.0044)**	11.657(0.0006)**	0.769**	0.147*
	BC_2	1.324(0.2498)	0.622(0.4304)	1.698(0.1925)	0.434	0.123*
	F_2	1.701(0.1922)	1.766(0.1839)	0.070(0.7913)	0.385	0.084
E-1	P_1	1.491(0.2220)	6.308(0.0120)*	28.264(0.0000)**	0.730*	0.337*
	F_1	0.468(0.4940)	0.045(0.8313)	12.258(0.0005)**	0.409	0.182*
	P_2	0.061(0.8056)	0.305(0.5808)	1.576(0.2093)	0.061	0.114
	BC_1	25.894(0.0000)**	31.150(0.0000)**	6.847(0.0089)**	2.858**	0.214*
	BC_2	4.841(0.0278)*	4.152(0.0416)*	0.138(0.7104)	0.625*	0.133*
	F_2	0.161(0.6881)	0.297(0.5856)	0.392(0.5311)	0.097	0.049

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。*表示在 0.05 水平差异显著($P< 0.05$); **表示在 0.01 水平差异显著($P< 0.01$)。

U_1^2, U_2^2, and U_3^2 are the statistics of uniformity test; nW^2 is the statistics of Smirnov test; D_n is the statistics of Kolmogorov test. * Significant difference at $P< 0.05$; ** Significant difference at $P< 0.01$.

显性与上位性效应; 主基因在遗传贡献率中起重要作用, 主基因+多基因决定了糖含量表型变异的 61%~70%, 说明玉米茎秆糖含量主要受遗传控制, 但环境因素对糖含量有一定的影响。

3　讨论

对育种性状主基因-多基因混合遗传体系的解析有助于选用适当的育种方法, 主基因控制的或主要由主基因控制的数量性状可采用单交重组或简单回交转育的方法进行性状改良; 多基因控制的数量性状, 一般选用聚合回交(或双回交)及轮回选择累积增效基因; 对于主基因与多基因混合遗传体系控制的数量性状, 在育种方法上要根据其效应大小分别考虑[20]。本研究表明, 在 YXD053×Y6-1 和 98A-04×Y6-1 两个组合中, 3 个分离群体的主基因平均遗传率分别为 53.50%和 52.63%; 多基因平均遗传率分

表 4 98A-04×Y6-1 遗传模型的适合性检验

Table 4 Test for goodness-of-fit about genetic model in the cross of 98A-04 and Y6-1

模型 Model	世代 Generation	统计量 Statistic				
		U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
B-1	P_1	0.450(0.5022)	1.250(0.2635)	3.513(0.0609)	0.191	0.201
	F_1	0.120(0.7292)	0.234(0.6284)	10.736(0.0011)**	0.372	0.162
	P_2	0.117(0.7321)	0.105(0.7463)	0.001(0.9746)	0.038	0.104
	BC_1	4.363(0.0367)*	4.438(0.0352)*	0.114(0.7362)	0.445	0.098
	BC_2	1.188(0.2757)	0.737(0.3906)	0.619(0.4312)	0.163	0.079
	F_2	0.004(0.9490)	0.030(0.8635)	0.876(0.3494)	0.074	0.045
D-0	P_1	0.146(0.7019)	0.210(0.6467)	10.994(0.0009)**	0.317	0.208
	F_1	0.124(0.7246)	0.055(0.8139)	5.319(0.0211)*	0.233	0.134
	P_2	0.000(0.9998)	0.036(0.8492)	0.580(0.4464)	0.036	0.106
	BC_1	3.101(0.0782)	2.943(0.0863)	0.002(0.9670)	0.491*	0.107
	BC_2	0.303(0.5822)	0.270(0.6036)	0.003(0.9570)	0.094	0.053
	F_2	1.527(0.2165)	2.209(0.1372)	1.343(0.2465)	0.245	0.067
E-0	P_1	0.185(0.6669)	0.302(0.5823)	14.954(0.0001)**	0.381	0.223
	F_1	0.165(0.6849)	0.002(0.9674)	3.010(0.0828)	0.183	0.118
	P_2	0.000(0.9972)	0.093(0.7609)	1.449(0.2287)	0.052	0.120
	BC_1	0.003(0.9591)	0.011(0.9184)	0.045(0.8327)	0.049	0.054
	BC_2	0.195(0.6590)	0.110(0.7399)	0.146(0.7027)	0.066	0.053
	F_2	0.670(0.4129)	0.742(0.3891)	0.075(0.7840)	0.118	0.056
E-1	P_1	0.186(0.6662)	0.222(0.6373)	12.649(0.0004)**	0.346	0.215
	F_1	0.375(0.5401)	1.342(0.2467)	5.114(0.0237)*	0.208	0.161
	P_2	1.391(0.2383)	0.774(0.3791)	1.101(0.2940)	0.169	0.160
	BC_1	1.905(0.1676)	2.822(0.0930)	1.888(0.1694)	0.250	0.104
	BC_2	0.259(0.6106)	0.233(0.6295)	0.002(0.9660)	0.052	0.052
	F_2	0.063(0.8019)	0.105(0.7457)	0.106(0.7447)	0.047	0.039

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。*表示在 0.05 水平差异显著($P<0.05$); **表示在 0.01 水平差异显著($P<0.01$)。

U_1^2, U_2^2, and U_3^2 are the statistics of uniformity test; nW^2 is the statistics of Smirnov test; D_n is the statistics of Kolmogorov test. * Significant difference at $P<0.05$; ** Significant difference at $P<0.01$.

别为 7.96%和 17.31%; 说明玉米茎秆糖含量的遗传主要受主基因控制; 利用单交重组或简单回交转育方法可以实现对茎秆糖含量性状的改良。本研究认为, 由于茎秆糖含量性状总遗传率(主基因遗传率+多基因遗传率)不是很高(61.46%~69.94%), 环境因素对糖含量遗传有一定的影响, 该性状在晚代选择效果可能会更好。

玉米茎秆糖含量是一个复杂的数量性状, 就全茎秆糖含量来说, 不同生育时期茎秆糖含量是变化的, 就茎秆的每个节间糖含量来看, 同一生育时期不同节间糖含量以及同一节间在不同生育时期糖含量也都不相同[9-13]。尽管玉米茎秆糖含量表现型复杂, 但它仍然是受遗传控制的[10], 对玉米茎秆高糖含量的选择是有效的[32]。玉米茎秆糖含量的遗传研究尚不多见, 白琪林[8]认为, 青贮玉米茎秆可溶糖(water-soluble carbohydrate)含量在 F_1 中的表现主要受基因的加性效应支配。卞云龙等[18]利用茎秆糖含量(Brix)有显著差异(高、中、低)的 7 个自交系, 按 Griffing 双列杂交方法 II 配置 21 个组合, 对玉米茎秆糖含量的遗传进行了研究; 结果表明: 玉米茎秆糖含量性状的遗传符合加性-显性-上位性模型, 存在显著的显性与上位性效应, 且控制茎秆糖含量遗传的增效等位基因为隐性。本研究运用主基因+多基因混合遗传模型多世代联合分析方法深入探讨玉米茎秆糖含量的主要遗传成分及其表现模型, 可更加全面剖析明确各个基因的遗传效应, 研究结果表明: 玉米茎秆糖含量的遗传受 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因共同控制, 2 对主基

表 5　最佳模型下茎秆糖含量遗传参数估计值

Table 5　Estimates of genetic parameters for stalk sugar content under best-fitted model

一阶参数 1st order parameter	估计值 Estimate		二阶参数 2nd order parameter	世代 Generation	估计值 Estimate	
	Cross 1	Cross 2			Cross 1	Cross 2
m_1	6.6628	5.3767	σ^2_p	BC_1	2.27	5.55
m_2	2.8626	5.2375	σ^2_{pg}		0	0.49
m_3	8.4233	8.3321	σ^2_{mg}		0.78	3.36
m_4	3.3760	4.1576	h^2_{mg} (%)		34.52	60.49
m_5	7.9120	7.2537	h^2_{pg} (%)		0	8.91
m_6	5.6297	6.2681	σ^2_p	BC_2	6.40	6.02
d_a	1.6950	1.8350	σ^2_{pg}		1.53	2.59
d_b	1.6950	1.8350	σ^2_{mg}		3.39	1.73
h_a	–0.5559	–0.8209	h^2_{mg} (%)		52.94	28.79
h_b	–0.5552	–0.1666	h^2_{pg} (%)		23.87	43.01
i	1.2704	1.6417	σ^2_p	F_2	5.51	5.41
j_{ab}	–0.3642	–0.1057	σ^2_{pg}		0	0
j_{ba}	–0.3642	–0.7562	σ^2_{mg}		4.02	3.71
l	2.6530	1.8034	h^2_{mg} (%)		73.05	68.62
h_a/d_a	–0.3279	–0.4473	h^2_{pg} (%)		0	0
h_b/d_b	–0.3276	–0.0908	h^2 (%)		61.46	69.94

m_1~m_6 分别是 P_1、F_1、P_2、BC_1、BC_2 和 F_2 群体平均数; d、h、i、j 和 l 分别代表加性效应、显性效应、加性与加性互作效应、加性与显性互作效应、显性与显性互作效应; a 和 b 分别代表第 1 对和第 2 对主基因; h/d 代表显性度; σ^2_p、σ^2_{pg} 和 σ^2_{mg} 分别代表表型方差、多基因方差和主基因方差; h^2_{mg}(%)、h^2_{pg}(%)和 h^2(%)分别代表主基因遗传率、多基因遗传率和总遗传率(主基因遗传率+多基因遗传率)。

m_1–m_6: the mean of populations of P_1, F_1, P_2, BC_1, BC_2, and F_2 respectively; d_a, d_b: additive effects of major genes AA and BB respectively; h_a, h_b: dominance effects of major genes Aa and Bb respectively; i: interactive effects of additive by additive between major genes AA and BB; j_{ab}, j_{ba}: interactive effects between additive of AA and dominance of Bb, and between additive of BB and dominance of Aa respectively; l: interactive effects of dominance by dominance between Aa and Bb; h_a/d_a, h_b/d_b: degree of dominance of major gene AA and degree of dominance of BB respectively. σ^2_p, σ^2_{pg}, and σ^2_{mg}: variance of phenotypic, polygenes, major genes, respectively. h^2_{mg} (%) and h^2_{pg} (%): heritabilities of major genes and polygenes, respectively. h^2 (%): total heritability of major gene and polygene.

因均以加性效应为主, 存在显性与上位性效应; 对玉米茎秆糖含量的遗传受基因加性-非加性共同作用这一点是基本一致的, 但对加性与非加性的相对重要性结果不尽相同, 有待进一步研究。在育种实践中, 发现茎秆高糖自交系与茎秆低糖自交系杂交, 杂交后代茎秆糖含量常常表现中间型甚至低于双亲平均值, 有时还出现低于低糖亲本组合, 表现负优势或负超亲优势, 这些现象应该与茎秆糖含量的遗传特点有关。

与玉米茎秆糖含量遗传研究相比, 高粱茎秆糖含量遗传研究报道较多, 也相对深入。研究认为甜高粱茎秆含糖量性状受 2 对加性-显性-上位性主基因和加性-显性多基因共同控制, 且 2 对主基因均以加性效应为主[29]。结合本研究, 作者认为玉米和高粱茎秆糖含量遗传可能存在一定的相似性。近年来, 甜高粱茎秆糖含量相关性状的 QTL 定位已有较多报道[33-39]。尽管 QTL 数目和位置差异较大, 但在高粱染色体 SBI-01[35,37]、SBI-03 [35-36, 39]、SBI-06 [35, 38] 和 SBI-10 [34-35]上都有多位研究者检测到控制甜高粱茎秆糖含量 QTL 位点, 控制糖含量 QTL 位点在染色体上的分布及其较小的表型变异解释说明甜高粱茎秆糖含量性状遗传受多个基因位点控制, 且位点间存在互作。玉米茎秆糖含量的遗传研究相对薄弱, 加强该性状的遗传分析, 尤其是分子遗传研究十分重要。

运用主基因+多基因混合遗传模型多世代联合分析尚无法确定基因在染色体上的座位。为此, 2011 年我们开展了玉米茎秆糖含量相关性状的 QTL 定位研究, 以茎秆高糖自交系 YXD053 和低糖自交系 Y6-1 为亲本构建的含有 204 个个体的重组近交系为群体, 利用 145 个 SSR 标记在第 2、第 5、第 6 和第 8 染色体上各检测到一个控制玉米茎秆糖含量的 QTL, 并解释了 7.23%~23.47%的表型变异; 其中位于第 8 染色体上的 QTL 位点 LOD 值达到 4.75, 加性效应为 0.734, 并稳定解释了 23.47%的表型变异。QTL 定位结果也说明玉米茎秆糖含量遗传受主基因

与多基因共同控制。

4 结论

玉米茎秆糖含量的遗传受 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因共同控制，并以主基因遗传为主；2 对主基因均以加性效应为主，同时存在基因互作。此外，环境因素对茎秆糖含量的遗传有一定的影响。

References

[1] Coors J G. Findings of the Wisconsin maize silage consortium. In: Proceedings of Cornell Nutrition Conference for Feed Manufacturers, Rochester, New York, Cornell University, Ithaca, New York. 1996. pp 20–28

[2] McDonald P, Henderson N, Heron S J E. The Biochemistry of Silage, 2nd edn. Marlow, United Kingdom: Chalcombe Publications, 1991. pp 70–120

[3] Johnson L M, Harrison J H, Davidson D, Mahanna W C, Shinners K. Maize silage management: effects of hybrid, maturity, inoculation, and mechanical processing on fermentation characteristics. *J Dairy Sci*, 2003, 86: 287–308

[4] Li C-X(李翠霞). The Effects of Lactic Acid Bacteria on the Quality and Microbial Fermentation of Whole Maize Silage. PhD Dissertation of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2009 (in Chinese with English abstract)

[5] Wilkinson J M, Chapman M P F, Wilkins R J. Interrelationships between pattern of fermentation during ensilage and initial crop composition. In: Proceeding of the14th International Grassland. Lexington, USA, 1983. pp 631–634

[6] Froetschel M A, Ely L O, Amos H E. Effects of additives and growth environment on preservation and digestibility of wheat silage fed to Holstein heifers. *J Dairy Sci*, 1991, 74: 546–556

[7] Zhang D-Y(张德玉), Li Z-Q(李忠秋), Liu C-L(刘春龙). Progress in the study of infection factors on silage quality. *Acta Ecol Anim Domastici* (家畜生态学报), 2007, 28(1): 109–112 (in Chinese with English abstract)

[8] Bai Q-L(白琪林). Inheritance of Stover Quality Traits and Their Determination by Near-Infrared Reflectance Spectroscopy (NIRS) in Silage Maize (*Zea may* L.). PhD Dissertation of China Agricultural University, 2005 (in Chinese with English abstract)

[9] Welton F A, Morris V H, Hartzler A J. Distribution of moisture, dry matter, and sugars in the maturing maize stem. *Plant Physiol*, 1930, 5: 555–564

[10] Van Reen R, Singleton W R. Sucrose content in the stalks of maize inbreds. *Agron J*, 1952, 44: 610–614

[11] Widstrom N W, Carr M E, Bagby M O, Black L T. Distribution of sugar and soluble solids in the maize stalk. *Crop Sci*, 1988, 28: 861–863

[12] Li F-H(李凤华), Dong H-H(董海合), Wu J-Q(吴俊强), Yang Z-S(杨兆顺), Lou C-J(楼辰军), Qian F(钱芳), Guo D-S(郭冬生), Hao Z-B(郝志宝). Selection of new maize combination with high content sugar material. *J Maize Sci* (玉米科学), 2007, 15(3): 19–21 (in Chinese with English abstract)

[13] Bian Y-L(卞云龙), Du K(杜凯), Wang Y-J(王益军), Deng D-X(邓德祥). Distribution of sugar content in maize stalk. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(12): 2252–2257 (in Chinese with English abstract)

[14] Bai Q-L(白琪林), Chen S-J(陈绍江), Dai J-R(戴景瑞). Stalk quality traits and their correlations of maize inbred lines in China. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(11): 1777–1781 (in Chinese with English abstract)

[15] Bai Q-L(白琪林), Shi P(石平), Zhang Y(张耀). Stalk quality traits evaluation and their correlation analysis with maize inbred lines in China. *J Shanxi Agric Sci* (山西农业科学), 2009, 37(4): 14–17 (in Chinese with English abstract)

[16] Bian Y-L(卞云龙), Du K(杜凯), Wang Y-J(王益军), Deng D-X(邓德祥), Cheng J-R(程金荣), Kong Y-B(孔佑兵). Screening and evaluation for high sugar content of stem in maize germplasm. *J Plant Genet Resour* (植物遗传资源学报), 2010, 11(3): 315–319 (in Chinese with English abstract)

[17] Kruse S, Herrmann A, Kornher A, Taube F. Genotypic and environmental variation in water soluble carbohydrate content of silage maize. *Field Crops Res*, 2008, 106: 191–202

[18] Bian Y-L(卞云龙), Du K(杜凯), Gu X(顾啸), Wang Y-J(王益军), Yin Z-T(印志同), Sun D-L(孙东雷), Deng D-X(邓德祥). Genetic effects on sugar content of stalk in maize. *J China Agric Univ* (中国农业大学学报), 2012, 17(1): 17–19 (in Chinese with English abstract)

[19] Gai J-Y(盖钧镒), Zhang Y-M(章元明), Wang J-K(王建康). A joint analysis of multiple generations for QTL models extended to mixed two major genes plus polygene. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2000, 26(4): 385–391 (in Chinese with English abstract)

[20] Gai J-Y(盖钧镒), Zhang Y-M(章元明), Wang J-K(王建康). Genetic System of Quantitative Traits in Plants (植物数量性状遗传体系). Beijing: Science Press, 2003. pp 224–260 (in Chinese)

[21] Zhang Y M, Gai J Y, Yang Y H. The EIM algorithm in the joint segregation analysis of quantitative traits. *Genet Res*, 2003, 81: 157–163

[22] Wang J K, Gai J Y. Mixed inheritance model for resistance to agromyzid beanfly (*Melanagromyza sojae* Zehntner) in soybean. *Euphytica*, 2001, 122: 9–18

[23] Ge X-X(葛秀秀), Zhang L-P(张立平), He Z-H(何中虎), Zhang Y-M(章元明). The mixed inheritance analysis of polyphenol oxidase activities in winter wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2004, 30(1): 18–20 (in Chinese with English abstract)

[24] Zhang S F, Ma C Z, Zhu J C, Wang J P, Wen Y C, Fu T D. Genetic analysis of oil content in *Brassica napus* L. using mixed model of major gene and polygene. *Acta Genet Sin*, 2006, 33(2):

171–180

[25] Feng G(丰光), Liu Z-F(刘志芳), Li Y-Y(李妍妍), Xing J-F(邢锦丰), Huang C-L(黄长玲). Genetics of lodging in tolerance to maize stem puncture. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(11): 2133–2138 (in Chinese with English abstract)

[26] Zhang Q-W(张启武), Jiang J-H(江建华), Yao J(姚瑾), Hong D-L(洪德林). Characterization and genetic analysis of grain filling rate of Ludao and restorer line C-Bao in *japonica* rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(7): 1229–1235 (in Chinese with English abstract)

[27] Cheng Y(成颖), Li H-T(李海涛), Lü S-W(吕书文), Yang G-D(杨国栋). Genetic analysis of fruit length using mixed major gene plus polygenes inheritance model in *Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme* Alef. *J Shenyang Agric Univ* (沈阳农业大学学报), 2009, 40(1): 88–91 (in Chinese with English abstract)

[28] Yan S-J(闫世江), Si L-T(司龙亭), Ma Z-G(马志国), Yang J-M(杨佳明), Zhang J-N(张继宁), Zhang J-J(张建军), Liu J(刘洁). Genetic analysis of seedling growth rate of cucumber under low temperature and weak light conditions. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2010, 43(24): 5073–5078 (in Chinese with English abstract)

[29] Lu F(卢峰), Zou J-Q(邹剑秋), Duan Y-H(段有厚), Lü X-L(吕香玲), Guo Y-H(郭玉华). Genetic analysis of stalk sugar content using mixed major gene plus poly-genes model in sweet sorghum. *Chin Agric Sci Bull* (中国农学通报), 2011, 27(9): 166–170 (in Chinese with English abstract)

[30] Huang B-Y(黄冰艳), Zhang X-Y(张新友), Miao L-J(苗利娟), Liu H(刘华), Qin L(秦利), Xu J(徐静), Zhang Z-X(张忠信), Tang F-S(汤丰收), Dong W-Z(董文召), Han S-Y(韩锁义), Liu Z-Y(刘志勇). Inheritance analysis of oleic acid and linoleic acid content of *Arachis hypogaea* L. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2012, 45(4): 617–624 (in Chinese with English abstract)

[31] Zhang X, Li C Q, Wang X Y, Chen G P, Zhang J B, Zhou R Y. Genetic analysis of Cryotolerance in cotton during the overwintering period using mixed model of major gene and polygene. *J Integr Agric*, 2012, 11: 537–544

[32] Widstrom N W, Bagby M O, Palmer D M, Black L T, Carr M E. Relative stalk sugar yields among maize populations, cultivars, and hybrids. *Crop Sci*, 1984, 24: 913–915

[33] Natoli A, Gorni C, Chegdani F, Ajmone Marsan P, Colombi C, Lorenzoni C, Marocco A. Identification of QTLs associated with sweet sorghum quality. *Maydica*, 2002, 47: 311–322

[34] Bian Y L, Yazaki S J, Inoue M K, Cai H W. QTLs for sugar contentof stalk in sweet sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Agric Sci China*, 2006, 5: 736–744

[35] Ritter K B, Jordan D R, Chapman S C, Godwin I D, Mace E S, McIntyre C L. Identification of QTL for sugar-related traits in a sweet × grain sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) recombinant inbred population. *Mol Breed*, 2008, 22: 367–384

[36] Murray S C, Sharma A, Rooney W L, Klein P E, Mullet J E, Mitchell S E, Kresovich S. Genetic improvement of sorghum as a biofuel feedstock: I. Quantitative loci for stem sugar and grain nonstructural carbohydrates. *Crop Sci*, 2008, 48: 2165–2179

[37] Murray S C, Rooney W L, Hamblin M T, Mitchell S E, Kresovich S. Sweet sorghum genetic diversity and association mapping for brix and height. *Plant Genome*, 2009, 2: 48–62

[38] Shiringani A L, Frisch M, Friedt W. Genetic mapping of QTLs for sugar-related traits in a RIL population of *Sorghum bicolor* L. Moench. *Theor Appl Genet*, 2010, 121: 323–336

[39] Guan Y A, Wang H L, Qin L, Zhang H W, Yang Y B, Gao F J, Li R Y, Wang H G. QTL mapping of bio-energy related traits in sorghum. *Euphytica*, 2011, 182: 431–440