

不同环境下玉米籽粒油分及饱和脂肪酸含量的遗传效应

王云美²,高祥扩²,冯素芬²,杨克昌²,江鲁华²,赵自仙¹,李丽争³

(1. 云南农业大学 农学与生物技术学院,云南 昆明 650201;2. 云南省农业科学院,云南 昆明 650205;

3. 宣威市农业技术服务中心,云南 宣威 655424)

摘要:针对玉米籽粒品质性状遗传机制复杂,传统的分析方法不能对母体的遗传方差进一步细分的问题,采用包括胚、胚乳、细胞质、母体效应及其环境互作效应的种子遗传模型及其分析方法,对玉米籽粒油分及饱和脂肪酸含量的各项遗传效应进行了研究。结果发现,玉米籽粒油分的遗传主要受遗传主效应(V_G)控制,胚加性效应(V_{A_0})是影响玉米籽粒油分最重要的遗传效应,其方差占遗传方差总量的88.92%,油分的胚普通遗传率($h^2_{G_0}$)最高,为79.0%。棕榈酸的遗传主要受基因型×环境互作效应(V_{GE})控制,其 V_{GE} 占遗传总方差的91.13%,胚乳加性×环境($V_{A_{E1}}$)、母体加性×环境($V_{A_{ME}}$)对棕榈酸的遗传同等重要,其方差分别占遗传总方差的47.47%,41.99%,棕榈酸的母体互作遗传率($h^2_{G_{ME}}$)、胚乳互作遗传率($h^2_{G_{E1}}$)相差不大,分别为39.4%,39.2%。硬脂酸的遗传也主要受基因型环境互作效应的控制,基因型×环境互作效应方差(V_{GE})占遗传总方差的87.75%,母体加性×环境($V_{A_{ME}}$)及胚加性效应(V_{A_0})对硬脂酸的遗传起着重要作用,硬脂酸的母体互作遗传率($h^2_{G_{ME}}$)为43.7%;胚乳互作遗传率($h^2_{G_{E1}}$)为43.5%。研究筛选出了几个改良油分和饱和脂肪酸的自交系, P_8 (ZOL-3)、 P_9 (ZOL-4)、 P_{10} (ZOL-5)是提高后代油分的理想亲本, P_7 (ZOL-2)和 P_1 (ZNL-1)是降低棕榈酸的亲本,降低硬脂酸的亲本有 P_1 (ZNL-1)、 P_2 (自330)和 P_5 (107₂)。该研究结果为玉米油的品质育种提供了理论依据。

关键词:玉米籽粒;油分;饱和脂肪酸;遗传效应

中图分类号:S513.03 文献标识码:A 文章编号:1000-7091(2014)03-0081-09

Genetic Effects of Oil and Saturated Fatty Acid on Maize Kernel in Different Environment

WANG Yun-mei², GAO Xiang-kuo², FENG Su-fen², YANG Ke-chang²,
JIANG Lu-hua², ZHAO Zi-xian¹, LI Li-zheng³

(1. College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China;

2. Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, China; 3. Xuanwei Agricultural Technology Service Center, Xuanwei 655424, China)

Abstract: For the issues that genetic mechanisms were complicated for corn kernel quality traits, and maternal genetic variance could not be subdivided using traditional analysis methods, a seed genetic model was used to analyze embryo, endosperm, cytoplasmic and maternal effects and G×E interaction effects of oil and saturated fatty acid content for maize kernel, the results indicated that genetic main effect controlled maize oil content, and embryo additive effect was the most important effect. Embryo additive variance(V_{A_0}) constituting 88.92% of total genetic variances, the embryo narrow heritability of oil was high, the value was 79.0%. Genetic×environment interaction controlled palmitic acid content, genetic×environment interaction variance(V_{GE}) constituting 91.13% of total genetic variances, endosperm additive interaction($V_{A_{E1}}$) and maternal additive interaction effects($V_{A_{ME}}$) played an equivalent role for palmitic acid content, their variances percentage to total genetic variances were 47.47% and 41.99%.

收稿日期:2014-03-16

基金项目:国家科技支撑计划项目(2012BAD40B05);云南省技术创新人才培养项目(2011CI061);云南农业大学百名人才培养项目(2012PY03)

作者简介:王云美(1976-),女,云南临沧人,副研究员,硕士,主要从事农作物资源评价利用工作。王云美、高祥扩为同等贡献作者。

通讯作者:赵自仙(1974-),女,云南姚安人,副教授,博士,主要从事农作物种子经营管理、玉米种质创新利用等的教学与研究。

respectively, the differences between maternal interaction heritability (h_{GmE}^2) and endosperm interaction heritability (h_{GeE}^2) were minor, the value was 39.4% and 39.2% respectively. Genetic \times environment interaction also controlled stearic acid content, Genetic \times environment interaction variance (V_{GE}) constituting 87.75% of total genetic variances, maternal additive interaction and embryo additive effects played an important role for stearic acid content, maternal interaction heritability (h_{GmE}^2) for stearic acid was 43.7%, and endosperm interaction heritability was 43.5%. Several inbred lines were selected for oil and saturated fatty acid improvement, lines P_8 (ZOL-3), P_9 (ZOL-4), P_{10} (ZOL-5) were perfect for oil increase, and P_7 (ZOL-2), P_1 (ZNL-1) for palmitic acid decrease, P_1 (ZNL-1), P_2 (Zi330), P_5 (107₂) for stearic acid decrease. The results provided a theoretical basis for quality oil maize breeding.

Key words: Maize kernel; Oil; Saturated fatty acid; Genetic effects

玉米是重要的粮食、饲料和工业原料,在粮食生产和畜牧业发展中起着重要作用。随着人民生活水平的提高,对玉米呈现出了多样化的需求,玉米品质育种也越来越受到世界各国的重视。玉米籽粒的主要成分有蛋白质、粗脂肪和淀粉等,油分是影响玉米籽粒品质的重要因素,普通玉米全籽粒的含油量一般为3%~4%、蛋白质8%~9%。高油玉米含油量在6%以上,是一种效价比高的玉米类型,玉米中油分含量越高,饲用价值越高^[1],加工增值越多^[2],用途越广。玉米油是高档保健油,其中的不饱和脂肪酸含量高,玉米油具有降血压、降低胆固醇、软化血管等作用,对高血压、心脏病和糖尿病有显著疗效^[3]。然而,高油玉米本身也存在优质问题,优质高油玉米要求籽粒具有较高的油分含量,且油分含量中的脂肪酸组分比例合理,也就是油分中的不饱和脂肪酸如油酸、亚油酸、 α -亚麻酸含量高,饱和脂肪酸如棕榈酸和硬脂酸含量低,但目前有关玉米籽粒油分、脂肪酸组分遗传规律的报道较少,前人的研

究也未能将油脂的遗传效应细分为胚、胚乳、细胞质、母体效应及其环境互作效应。本研究采用包括胚、胚乳、细胞质、母体效应及其环境互作效应的种子遗传模型分析方法^[4-7],研究玉米籽粒油分及其中的硬脂酸、棕榈酸的各项遗传效应,预测各亲本的利用价值,探讨油分、硬脂酸、棕榈酸的改良方法,为玉米品质育种提供参考。

1 材料和方法

1.1 供试材料

本研究以10个云南玉米生产上应用的自交系为试验材料(表1),2004年配成(5 \times 5)不完全双列杂交组合,其数据为非平衡数据,并自交得到10个亲本。其中 $P_1 \sim P_5$ 是普通玉米骨干自交系,组合配制中用作母本; $P_6 \sim P_{10}$ 由云南珍禾丰种业有限公司育成,试验中作为父本。10个自交系综合性状优良,农艺性状差异大。

表1 各亲本的来源及主要特点

Tab. 1 The origin and main characters for each parents

编号 Code	自交系名称 Line name	来源 Origin	主要特点及用途 Main characters and uses
P_1	ZNL-1	素湾种质与云南省地方种质 171 杂交后自交选育而成	硬粒型,果穗粗,16~18行,籽粒金黄透亮。配制的杂交种果穗粗。
P_2	自 330	利用俄亥 43 \times 可利 67,经过 6 代自交、并在第 2 代测交选育而成。是我国的骨干自交系。	籽粒橙黄,马齿型。花粉量大。云南杂交种晴三等的父本。
P_3	素湾 ₁₆₁₁	由泰国群体素湾 2 号用系谱法选育而成	籽粒硬粒型,黄色。云南主推品种会单 4 号的母本。
P_4	云 147	[OH43 \times L105]经过 7 代自交选育而来	籽粒硬粒型,黄色,组配的杂交种果穗长,品质好。云南种植的云试 5 号、靖单 11 等的亲本。
P_5	107 ₂	由掖 107 的变异株选育而成	籽粒黄色、马齿型,配合力高。云南主推品种会单 4 号父本掖 107 的姊妹系。
P_6	ZOL-1	(素湾 1611 \times 171)自交 6 代,选其中优势株自交 2 代选育而成	硬粒型,籽粒黄色,抗病性好。云南广适玉米杂交种珍油玉 9 号的母本。
P_7	ZOL-2	由素湾 3 号经系谱法选育而成	抗病性好,配制抗病组合。
P_8	ZOL-3	选自中国农大的高油自交系 Gy220 的变异株	籽粒黄色、马齿型,油分含量高。珍油玉 3 号父本的姊妹系。
P_9	ZOL-4	高油 115 \times Gy220,经 5 代自交,与 Gy220 回交 2 代选育而成	籽粒黄色、马齿型,油分含量高。配制高油组合。
P_{10}	ZOL-5	用高油 115 经 6 代自交选育而成	籽粒黄色、中间型,籽粒大。油分含量高。配制高油组合。

1.2 试验方法

2005 年和 2007 年,在昆明市寻甸县向家庄云南珍禾丰种业有限公司育种基地进行试验,试验地海拔 1 870 m。2 年均种植 10 个亲本及所有的 F_1 组合,杂交组合随机区组排列,2 次重复,2 行区,小区行长 5 m,行距 0.75 m,等行距种植;每行 12 穴,每穴 2 株,每小区 48 株,种植密度 6.66 万株/hm²。自交系种在所有重复之后,2 次重复,各自交系间随机排列。每年均人工套袋自交产生亲本(P)和 F_2 种子,同时以亲本和 F_1 为双亲,获得 F_1 和正反回交一代种子(BC_1 、 BC'_1 、 RBC_1 、 RBC'_1)。其中正向回交(BC_1 或 BC'_1)以 F_1 为母本,以 P_1 或 P_2 为父本,反向回交(RBC_1 或 RBC'_1)以 P_1 或 P_2 为母本, F_1 为父本。田间管理方法与常规大田种植相同。

成熟时,按授粉方式及分世代分类收获、晾干,待果穗充分干燥之后分别按世代脱粒,同一世代、同一类型的材料充分混合、取样编号后,委托云南省农业科学院经济作物研究所进行油分、棕榈酸、硬脂酸等含量分析,油分含量用残余法进行抽提,仪器为 yG-2 型脂肪抽提器。脂肪酸含量测定仪器为安捷伦-4890 型气相色谱仪,使用甲醇-KOH 酯化法进行测定。

1.3 统计分析

采用朱军等^[4-5,7]提出的包括胚、胚乳、细胞质、母体及其环境互作效应的禾谷类作物种子性状遗传模型及其分析方法,估算玉米籽粒油分、棕榈酸、硬

脂酸性状的胚加性方差(V_{A0})、胚显性方差(V_{D0})、胚乳加性方差(V_{Ae})、胚乳显性方差(V_{De})、细胞质方差(V_c)、母体加性方差(V_{Am})、母体显性方差(V_{Dm})及其各分量与环境的互作方差,估算了 3 个性状的胚遗传率(h^2_{G0})及胚互作遗传率(h^2_{G0E})、胚乳遗传率(h^2_{Ge})及胚乳互作遗传率(h^2_{GeE})、细胞质遗传率(h^2_c)及细胞质互作遗传率(h^2_{cE})、母体遗传率(h^2_{Gm})及母体互作遗传率(h^2_{GmE})。采用 Jack-knife^[6]重复抽样技术估算各估计值和预测值的标准误,并对各参数进行显著性测验。所有数据均采用朱军的方法在微机上进行分析^[4,7-8]。

2 结果与分析

2.1 各亲本 3 个性状的年度表型值及变异系数

各亲本油分、棕榈酸、硬脂酸含量的平均值及变异系数列于表 2。由表 2 可知,各亲本 3 个油脂性状差异很大。就油分而言, P_9 (ZOL-4)油分含量最高,2005、2007 年分别达到 14.14%、11.78%,其次是 P_8 (ZOL-3)和 P_{10} (ZOL-5),2 年油分含量为 8.80%~12.24%,这 3 个系是高油自交系; P_1 ~ P_7 油分含量为 2.87%(P_5 ,2007 年)~5.20%(P_4 ,2007 年),未达到高油玉米全籽粒含油量要达到 6% 以上的标准,是普通玉米自交系。10 个自交系中, P_{10} 的油分变异系数最小,为 5.82%,油分变化最小; P_3 的变异系数最大,为 16.97%,油分变化最大。

表 2 各亲本不同年份 3 个油脂性状的平均值及变异系数

性状 Traits	年份 Year	P_1	P_2	P_3	P_4	P_5	P_6	P_7	P_8	P_9	P_{10}
油分 Oil	2005	4.12	4.17	4.48	4.91	3.17	4.34	4.75	12.24	14.14	9.26
	2007	3.62	3.62	4.53	5.20	2.87	4.80	4.36	11.59	11.78	8.80
变异系数 CV		15.70	8.19	16.97	8.31	6.90	7.30	9.76	8.40	10.85	5.82
棕榈酸 Palmitic acid	2005	14.69	15.56	13.00	15.37	13.78	15.48	14.74	11.36	13.04	13.07
	2007	14.84	14.84	14.10	15.17	14.34	15.80	14.32	12.10	13.23	13.33
变异系数 CV		2.11	4.92	5.57	2.18	2.82	1.74	4.27	6.02	1.35	2.68
硬脂酸 Stearic acid	2005	1.65	2.06	2.75	1.92	1.91	2.07	2.68	2.66	2.63	2.27
	2007	2.01	2.01	3.36	2.06	1.86	2.45	2.57	3.52	2.98	3.17
变异系数 CV		14.07	6.98	17.22	18.42	1.88	10.98	8.00	20.43	9.00	20.58

各亲本棕榈酸含量为 11.36% (P_8 ,2005)~15.80% (P_6 ,2007),棕榈酸最低的亲本是 P_8 ,最高的是 P_6 。 P_8 ~ P_{10} 的棕榈酸含量 2 年均比较低,而 P_4 、 P_6 2 年均较高。10 个自交系中, P_9 的棕榈酸变异系数最小,为 1.35%,棕榈酸变化最小; P_8 的变异系数最大,为 6.02%,棕榈酸变化最大。

亲本硬脂酸含量为 1.65% (P_1 ,2005)~3.52% (P_8 ,2007)。硬脂酸在玉米油分中的含量不高,只

有 P_3 (素湾₁₆₁₁)、 P_8 (ZOL-3)、 P_{10} (ZOL-5) 3 个亲本在 2007 年的硬脂酸超过 3%,其余均在 3% 以下。10 个自交系中, P_5 的硬脂酸变异系数最小,为 1.88%,硬脂酸变化最小; P_{10} 的变异系数最大,为 20.58%,硬脂酸变化最大。

2.2 3 个油脂性状的遗传方差

由表 3 可知,油分的遗传主要受胚加性、胚加性×环境、细胞质、母体显性效应的影响,未检测到

胚乳及其胚乳 × 环境的相关互作效应。棕榈酸的遗传同时受胚、胚乳、细胞质、母体效应 4 套遗传体系的影响。硬脂酸的遗传受胚、细胞质、母体效应的影响。

油分的遗传主效应方差 ($V_G = V_{A_0} + V_C + V_{Dm}$) 占遗传方差总量 ($V_G + V_{GE}$) 的 93.01%, 而油分的基因型 × 环境互作效应方差 ($V_{GE} = V_{A_0E} + V_{CE} + V_{DmE}$) 仅占遗传方差总量的 6.99%, 表明玉米籽粒油分主要受遗传主效应控制, 而受基因型 × 环境互作效应影响较小。棕榈酸的遗传主效应方差 ($V_G = V_{A_0} + V_C$) 仅占遗传总方差的 ($V_G + V_{GE}$) 的 8.88%, 但基因型 × 环境互作效应方差 ($V_{GE} = V_{A_0E} + V_{DeE} + V_{AmE} + V_{DmE}$) 占遗传总方差的 91.13%, 表明玉米籽粒棕榈酸含量主要受基因型 × 环境互作效应控制, 棕榈酸的遗传易受环境影响。进一步分析表明, 对油分的遗传影响极显著且分量最大的 3 种效应是: 胚加性 > 胚加性 × 环境 > 细胞质效应, 但以胚加性效应 (V_{A_0}) 为主, 其占遗传方差总量 $V_G + V_{GE}$ 的 88.92%, 因此, 胚加性效应是影响玉米籽粒油分最重要的遗传效应, 在育种中可以通过单粒累加选择提高油分含量。油分的基因型 × 环境互作效应以胚加性 × 环境效应为主, 占互作效应 (V_{GE}) 的 81.5%, 但

该效应在遗传总方差中所占比重较小, 仅占 5.69%, 影响不大。机误方差也会极显著地影响油分含量, 但所占分量不大。

对棕榈酸影响最大的 3 种遗传效应是: 胚乳加性 × 环境 > 母体加性 × 环境 > 胚加性, 其中胚乳加性 × 环境效应 (V_{A_0E}) 占遗传总方差的 47.47%, 母体加性 × 环境效应 (V_{AmE}) 方差占遗传总方差的 41.99%, 这 2 种效应的比重相差不大, 对棕榈酸的遗传同等重要, 表明玉米籽粒棕榈酸的遗传以加性环境互作效应为主, 其中胚乳加性 × 环境、母体加性 × 环境效应同等重要, 应在不同环境下选择棕榈酸含量低的单株, 再对棕榈酸含量低的单粒进行累加选择, 才能取得较好效果。棕榈酸的胚加性效应、细胞质效应均达到了极显著水平, 虽然这 2 种效应占遗传总方差的分量不大, 但未检测到环境互作效应 (为 0.000, 未列出), 遗传较为稳定。在育种中可以用棕榈酸含量低的种质作母本, 并连续在后代中选择棕榈酸含量低的籽粒加以改良, 可以取得良好效果。棕榈酸含量的机误方差已达极显著水平, 说明棕榈酸还会受抽样误差或环境误差的影响, 但值较小, 影响不大。

表 3 三个性状的遗传方差估算值

Tab.3 Estimation value of genetic variances for three fat traits

参数 Parameter	油分 Oil	棕榈酸 Palmitic acid	硬脂酸 Stearic acid
胚加性 V_{A_0} Embryo additive variance	11.187 **	1.649 **	6.490 **
细胞质 V_C Cytoplasmic variance	0.504 **	0.066 **	0.063 *
母体显性 V_{Dm} Maternal dominance variance	0.011 **	0.000	0.000
胚加性 × 环境 V_{A_0E} Embryo additive interaction variance	0.716 **	0.000	0.000
胚乳加性 × 环境 V_{AcE} Endosperm additive interaction variance	0.000	9.172 **	26.038
胚乳显性 × 环境 V_{DeE} Endosperm dominance interaction variance	0.000	0.301 **	0.000
细胞质 × 环境 V_{CE} Cytoplasmic interaction variance	0.144	0.000	0.081 **
母体加性 × 环境 V_{AmE} Maternal additive interaction variance	0.000	8.113 **	20.794 **
母体显性 × 环境 V_{DmE} Maternal dominance interaction variance	0.019	0.021 **	0.028
机误 V_e Error variance	0.245 **	0.285 **	0.779
遗传主效应方差 V_G Genetic main effects variance	11.702	1.715	6.553
基因型与环境互作方差 V_{GE} G × E interaction variance	0.879	17.607	46.941
总遗传方差 $V_G + V_{GE}$ Total genetic variance	12.581	19.321	53.494
总方差 $V_G + V_{GE} + V_e$ Total variance	12.826	19.606	54.273
遗传主效应方差比率 $V_G / (V_G + V_{GE}) \%$	93.01	8.88	12.25
环境互作方差比率 $V_{GE} / (V_G + V_{GE}) \%$	6.99	91.13	87.75

注: * 和 **. 分别达到 0.05 和 0.01 显著水平。表 5 ~ 7 同。

Note: * and **. Significant at 0.05 and 0.01 level, respectively; The same as Tab. 5 ~ 7.

硬脂酸的遗传主效应方差 ($V_G = V_{A_0} + V_C$) 仅占遗传总方差的 ($V_G + V_{GE}$) 的 12.25%, 基因型 × 环境互作效应方差 ($V_{GE} = V_{A_0E} + V_{CE} + V_{AmE} + V_{DmE}$) 占遗传总方差的 87.75%, 表明硬脂酸的遗传主要受基因型 × 环境互作效应的控制。对硬脂酸遗传影

响最大且极显著的 3 种效应依次是: 母体加性 × 环境、胚加性、细胞质 × 环境效应, 其方差依次占遗传总方差的 38.87%, 12.13%, 0.15%, 其中母体加性 × 环境、胚加性效应对硬脂酸的遗传影响最为重要, 表明硬脂酸的遗传以加性效应为主, 且胚加性未检测到

环境互作效应,遗传稳定,可以根据不同环境下母体植株表现,选硬脂酸含量低的单株,再对硬脂酸低的单粒进行累加选择,有效降低硬脂酸含量。

2.3 油分及饱和脂肪酸的遗传率

油分及饱和脂肪酸的遗传率见表 4,油分的遗传率中,胚普通遗传率最高,为 79.0%;胚互作遗传率次之,为 16.6%,表明油分以单粒累加选择效果最好。

棕榈酸的母体互作遗传率、胚乳互作遗传率相差不多,分别为 39.4%,39.2%;胚普通遗传率相对

较小,为 20.2%,表明棕榈酸以母体互作遗传率、胚乳互作遗传率为主,胚的遗传率也比较重要,育种时要在不同环境条件下,根据母体植株表现,选择棕榈酸低的单株,再累加选择棕榈酸低的单粒,可以有效降低棕榈酸含量。

硬脂酸的母体互作遗传率为 43.7%;胚乳互作遗传率为 43.5%,细胞质遗传率为 14.8%,胚普通遗传率为 10.8%,育种中要把硬脂酸低的种质作母本,在后代中选择硬脂酸含量低的单株,再从中累加选择硬脂酸低的单粒,以取得较好的改良效果。

表 4 三个油脂性状的遗传率

Tab.4 The heritabilities of three fat traits

参数 Parameter	油分 Oil	棕榈酸 Palmitic acid	硬脂酸 Stearic acid
胚普通遗传率 h_{Go}^2 Embryo common heritability	0.790	0.202	0.108
胚乳普通遗传率 h_{Ge}^2 Endosperm common heritability	0.000	0.000	0.000
细胞质遗传率 h_c^2 Cytoplasmic heritability	0.022	0.002	0.148
母体普通遗传率 h_{Gm}^2 Maternal common heritability	0.000	0.000	0.000
胚互作遗传率 h_{GoE}^2 Embryo interaction heritability	0.166	0.000	0.000
胚乳互作遗传率 h_{GeE}^2 Endosperm interaction heritability	0.000	0.392	0.435
细胞质互作遗传率 h_{GCE}^2 Cytoplasmic interaction heritability	0.009	0.000	0.001
母体互作遗传率 h_{GmE}^2 Maternal interaction heritability	0.000	0.394	0.437

2.4 亲本 3 个油脂性状的加性、细胞质效应预测

油分:各亲本各年度油分性状的遗传效应预测值见表 5。由表 5 可知,玉米籽粒的油分受遗传主效应(Ao、C)及其环境互作效应(AoE、CE)的共同影响。各亲本遗传效应总和(2005 年 GT1 = Ao + AoE1 + C + CE1,2007 年 GT2 = Ao + AoE2 + C + CE2)可以看出,10 个亲本中,P₁ ~ P₇这 7 个亲本均会显著降低杂交后代的油分,降低油分最显著的 3 个亲本是 P₆ > P₇ > P₁,2005 年 GT1 依次是 - 5.724%,

-4.335%, -3.009%,2007 年 GT2 依次是 -3.433%, -1.963%, -1.731%。进一步分析发现,对于 P₇,它的胚加性、细胞质、胚加性与环境、细胞质与环境的互作效应对后代油分的影响均表现为负向作用,不宜用于高油玉米育种。而 P₈ ~ P₁₀可以显著提高杂交后代的油分,是组配高油杂交种的好亲本。提高的效果依次是 P₈ > P₉ > P₁₀,2005 的 GT1 分别是 8.831%,6.810%,3.339%,2007 年的 GT2 分别为 4.353%,3.893%,1.667%,在育种中可以加以利用。

表 5 各亲本油分的遗传主效应及基因型 × 环境互作效应的预测值

Tab.5 Predicted main genetic effects and genotype × environment interaction effects of oil content for each parent

效应 Effect	P ₁	P ₂	P ₃	P ₄	P ₅	P ₆	P ₇	P ₈	P ₉	P ₁₀
Ao	-1.838 **	-1.585 **	-1.141 **	-0.799 **	-1.531 **	-1.729 **	-0.983 **	4.444	3.833	1.329
AoE1	-0.397 **	-0.526 **	-0.409 **	-0.255	-0.398 **	-0.509 **	-0.232 *	1.384 **	1.056 **	0.286 **
AoE2	-0.542 **	-0.284 *	-0.174 *	-0.153	-0.385 *	-0.375 **	-0.271 **	0.887 **	0.903 **	0.393 **
C	0.587 **	0.762 **	0.863 **	0.429 **	0.426 **	-0.505 **	-0.682 **	-0.851 **	-1.029 **	0.001 **
CE1	-0.083 **	0.455 **	0.508 **	0.074 *	0.343 **	-0.690 **	-0.066	-0.624 **	0.033	0.051
CE2	0.515 **	0.105 **	0.126 **	0.242 *	-0.029	0.318 **	-0.436 **	-0.002 **	-0.790 **	-0.051 **
GT1	-3.009	-1.896	-0.505	-0.832	-2.679	-5.724	-4.335	8.831	6.810	3.339
GT2	-1.731	-0.894	-0.179	-0.551	-1.160	-3.433	-1.963	4.353	3.893	1.667

胚加性效应影响油分的范围是 -1.838% (P₁) ~ 4.444% (P₈),细胞质效应影响油分的范围是 -1.029% (P₉) ~ 0.863% (P₃),胚加性效应对油分的影响强于细胞质效应。

对于胚加性环境互作效应,2005 年的胚加性环

境互作效应(AoE1)影响油分的范围为 -0.526% (P₂) ~ 1.384% (P₈),2007 年(AoE2)是 -0.542% (P₁) ~ 0.903% (P₉)。细胞质环境互作效应中,2005 年影响油分的范围为 -0.690% (P₆) ~ 0.508% (P₃),2007 年为 -0.790% (P₉) ~ 0.515% (P₁)。

表 6 各亲本棕榈酸的遗传主效应及基因型 \times 环境互作效应的预测值Tab. 6 Predicted main genetic effects and genotype \times environment interaction effects of palmitic acid content for each parent

效应 Effect	P ₁	P ₂	P ₃	P ₄	P ₅	P ₆	P ₇	P ₈	P ₉	P ₁₀
Ao	0.981	0.234 *	-0.267	0.644	-0.595 *	0.941	0.876	-1.843 **	-0.622	-0.351
AoE1	1.105 **	0.510 **	0.057 **	0.891 **	0.054 **	1.660 **	1.460 **	-3.307 **	-0.789 **	-1.640 **
AoE2	1.783 **	0.374 **	-0.632 **	1.471 **	-1.444 **	1.639 **	0.045	-2.168 **	-1.365 **	0.297 **
C	-0.540 **	0.105 **	-0.112 **	-0.165 **	-0.192 **	0.245 **	0.030 **	0.320 **	0.164 **	0.145 **
AmE1	-2.388 **	1.916 **	-0.627 **	-0.874 **	1.974 **	-2.106 **	-3.856 **	4.393 **	-0.942 **	2.509 **
AmE2	0.025	-2.079 **	1.701 **	0.285 **	0.203 **	0.927 **	-0.480 **	-0.048 **	1.770 **	-2.300 **
GT1	-0.114	-1.529	1.764	1.646	0.149	2.573	-3.865	0.606	0.775	-2.000
GT2	-0.981	3.315	-0.886	1.857	1.187	2.386	-4.875	0.217	-3.184	0.963

棕榈酸:表 6 列出了 2 年各亲本棕榈酸的加性和细胞质效应。由此可见,玉米籽粒的棕榈酸含量同时受到遗传主效应(Ao、C)、胚互作效应(AoE)及母体互作效应(AmE)的影响。2005 年的遗传效应总和 $GT1 = Ao + AoE1 + C + AmE1$,2007 年的遗传效应总和 $GT2 = Ao + AoE2 + C + AmE2$,由此可知,10 个亲本中,只有 P₁、P₇ 可以显著降低杂交后代的棕榈酸,P₁ 适合作棕榈酸的母体使用。P₄、P₅、P₆、P₈ 均会显著增加后代的棕榈酸含量,增加的效果依次是 $P_6 > P_4 > P_5 > P_8$,其余自交系对后低棕榈酸的影响一年表现为增加作用,另一年表现为降低作用。

主效应中,胚加性效应影响棕榈酸的范围是 $-1.843\% (P_8) \sim 0.981\% (P_1)$,细胞质效应影响棕榈酸的范围是 $-0.540\% (P_1) \sim 0.320\% (P_8)$,胚加

性效应的影响大于细胞质效应。

对于环境互作效应,2005 年的胚加性环境互作效应(AoE1)影响棕榈酸的范围是 $-3.307\% (P_8) \sim 1.660\% (P_6)$,2007 年(AoE2)为 $-2.168\% (P_8) \sim 1.783\% (P_1)$ 。母体环境互作效应中,2005 年影响棕榈酸的范围为 $-3.856\% (P_7) \sim 4.393\% (P_8)$,2007 年为 $-2.30\% (P_{10}) \sim 1.770\% (P_9)$ 。细胞质效应遗传稳定,与环境互作效应不显著,可以利用 P₁ 的细胞质效应,以 P₁ 为母本降低后代棕榈酸含量。

硬脂酸:表 7 列出了 2 年各亲本硬脂酸的加性和细胞质效应,分析表明,玉米籽粒的硬脂酸含量同时受到遗传主效应(Ao、C)、胚乳加性互作效应(AeE)、细胞质互作效应(CE)及母体加性互作效应(AmE)的影响。

表 7 各亲本硬脂酸的遗传主效应和基因型 \times 环境互作效应的预测值Tab. 7 Predicted main genetic effects and genotype \times environment interaction effects of stearic acid content for each parent

效应 Effect	P ₁	P ₂	P ₃	P ₄	P ₅	P ₆	P ₇	P ₈	P ₉	P ₁₀
Ao	-1.471 **	-3.425 **	1.931 **	0.676 **	-1.036 **	-1.062 **	0.082 **	1.040 **	0.514 **	2.751 **
AeE1	-1.706 **	1.960 **	0.280	0.607	-1.582 **	0.035	0.450 **	1.182 **	0.188	-1.415 **
AeE2	-0.628 **	-7.716 **	3.247 *	0.426	-0.984 **	-1.308 **	-0.100	1.222	1.387 **	4.454 *
C	0.140 **	0.579	0.066 **	-0.146	0.008 **	-0.005	-0.081	-0.091	-0.054	-0.416 *
CE1	0.157	-0.421 **	0.127 **	-0.031 **	0.131	-0.092	0.017 **	-0.117 *	0.040	0.189 **
CE2	-0.033 **	0.938 **	-0.068 **	-0.101 **	-0.124	0.087	-0.089 **	0.036	-0.088 *	-0.561 **
AmE1	1.724 **	-3.598 **	-0.437 **	-1.195 **	1.983 **	-0.223 **	-0.212 **	-1.467 **	0.239 **	3.187 **
AmE2	0.444 **	8.187 **	-1.749 **	0.141 **	-1.769 **	2.377 **	0.406 **	1.009 **	0.084	-9.130 **
GT1	-1.156	-4.906	1.967	-0.089	-0.496	-1.346	0.256	0.547	0.928	4.296
GT2	-1.548	-1.438	3.427	0.996	-3.905	0.089	0.218	3.216	1.843	-2.902

2005 年硬脂酸的遗传效应总和 $GT1 = Ao + AeE1 + C + CE1 + AmE1$,2007 年的 $GT2 = Ao + AeE2 + C + CE2 + AmE2$ 。从各年的遗传效应总和可以看出,10 个亲本中,P₁、P₂、P₅ 可以显著降低杂交后代的硬脂酸,降低的效果为 $P_2 > P_1 > P_5$ 。而 P₃、P₇、P₈、P₉ 均会显著增加后代的硬脂酸含量,增加的程度依次是 $P_3 > P_8 > P_9 > P_7$,其余自交系对后代硬脂酸的影响一年表现为增加作用,另一年表现为降低作用。

遗传主效应中,胚加性效应影响硬脂酸的范围

是 $-3.425\% (P_2) \sim 2.751\% (P_{10})$,细胞质效应影响硬脂酸的范围是 $-0.416\% (P_{10}) \sim 0.579\% (P_2)$,胚加性效应的影响更大。

在环境互作效应中,2005 年胚乳加性环境互作效应(AeE1)影响硬脂酸的范围为 $-1.706\% (P_1) \sim 1.960\% (P_2)$,2007 年(AeE2)为 $-7.716\% (P_2) \sim 4.454\% (P_{10})$ 。细胞质环境互作效应中,2005 年(CE1)影响硬脂酸的范围为 $-0.421\% (P_2) \sim 0.189\% (P_{10})$,2007 年(CE2)为 $-0.561\% (P_{10}) \sim 0.938\% (P_2)$ 。母体环境互作效应中,2005 年影响硬

脂酸的范围为 $-3.598\% (P_2) \sim 3.187\% (P_{10})$, 2007 年为 $-9.130\% (P_{10}) \sim 8.187\% (P_2)$ 。胚效应遗传稳定, 未检测到环境互作效应, 可以利用 P_1 、 P_2 、 P_5 、 P_6 的胚效应, 通过单粒累加选择降低后代硬脂酸含量。

3 讨论

3.1 油分及饱和脂肪酸的遗传改良

玉米籽粒生长在母体植株上, 营养物质由母体植株提供, 但它与母体植株相差一个世代, 而且玉米种子由胚、胚乳两部分组成, 胚是二倍体、胚乳是三倍体, 所以种子的某些性状可能同时受二倍体胚、三倍体胚乳以及母体植株基因的影响。此外, 细胞质基因也可能影响种子性状的表现。

前人应用广义遗传模型分别对陆地棉^[9-11]、大麦^[12-15]、烤烟^[16]、油菜^[17-18]、水稻^[19-29]等作物的种子性状进行了研究, 表明作物品质性状的遗传同时受到多种遗传效应的控制, 该模型不需要进行单粒和单株上的种子测定, 只需要将各世代类型(包括分离世代)中全部种子充分混合取样测定, 就可以估算种子的各种遗传效应, 而且该模型对于一些缺失组合或非平衡数据, 也能对各项遗传参数进行无偏估计。该模型在玉米方面的研究主要有籽粒性状^[30-34]、爆裂特性^[35]及籽粒品质性状^[36-38], 品质性状研究中涉及油分的有 1 篇报道^[38], 关于饱和脂肪酸组分的研究未见报道。张红伟等^[39]指出, 把籽粒性状笼统地混同于一般植株性状进行研究不妥当。传统的 NC_2 设计分析方法不能对母本的遗传方差进行细分, 本研究克服了这一局限, 其结果更深入、更有指导意义。

对于玉米的品质性状, 如果其母体加性遗传分量较大或者母体遗传率较高, 育种中可以根据母体植株的遗传表现加以选择, 如果性状的遗传以胚乳加性遗传效应为主或者胚乳加性遗传率较高, 育种实践中应注重单粒种子选择。如果某性状的细胞质效应较大, 还要注意正反交差异。

玉米籽粒油分是由微效多基因控制的数量性状^[40-42], 经 90 轮选择的 IHO 群体, 油分含量达到了 19.3% ^[43]。在经 90 代选择的 IHO 群体中, 控制含油量的基因有 69 个, 这些基因的作用大部分表现累加效应, 少数表现为显性或起调节作用^[41, 43]。刘仁东等^[44]研究表明, 油分含量的加性方差比显性方差重要得多, 遗传方式均以加性效应为主^[45], 本研究进一步明确了胚加性效应 (V_{A_0}) 是影响玉米籽粒油分最重要的遗传效应, 其占遗传方差总量的 88.92% , 因此在育种中可以通过单粒累加选择提高

油分含量。

Curtis 等^[46]研究认为, 玉米籽粒的含油量显著地受母本的影响, 正反交差异大, 表现显著的偏母现象, 本研究也检测到了显著的母体效应, 且主要是母体显性效应。前人^[47-48]研究表明, 玉米籽粒品质存在显著的基因型 \times 环境互作效应, 玉米籽粒油分存在种子(胚乳或胚)、母体植株和细胞质等 3 套遗传体系的遗传主效应及基因型 \times 环境互作, 油分含量同时受遗传主效应和基因型 \times 环境互作效应的影响^[49], 本研究也得出了相似的结论, 但遗传主效应对油分的影响比基因型 \times 环境互作效应重要得多, 控制玉米籽粒油分的遗传主效应方差占遗传方差总量 93.01% , 而油分的基因型 \times 环境互作效应方差仅占遗传方差总量的 6.99% , 所以, 油分主要受遗传主效应控制, 受基因型 \times 环境互作效应影响相对较小。环境互作效应中对油分影响最大且极显著的是胚加性 \times 环境互作效应, 对玉米籽粒油分遗传影响最大的 3 种效应是胚加性 $>$ 胚加性 \times 环境 $>$ 细胞质效应, 胚、细胞质效应的相对重要性与兰海等^[38]用普通玉米籽粒的研究结果细胞质 $>$ 胚乳 $>$ 胚 $>$ 母体效应有所不同, 可能与研究材料不同有关, 但都表明胚细胞质效应影响玉米籽粒油分遗传。Garwood 等^[50]研究表明, 油分含量以普通遗传力 (h_c^2) 为主, 油分含量的母体遗传力 (h_m^2) 大于种子(胚乳或胚)遗传力 (h_o^2), 油分含量要先对单株种子进行选择, 再以籽粒为单位作进一步选择, 细胞质对含油量的影响较小或只在一些组合中存在, 本研究中油分的胚狭义遗传率最高, 为 79.0% , 表明油分以单粒累加选择效果最好, 各种遗传力的相对大小与前人研究结果有所不同。

在脂肪酸组分上, 前人^[51-52]研究认为, 加性效应对脂肪酸组分的遗传起着重要作用, 其中棕榈酸的遗传以加性效应为主, 而硬脂酸以加性和显性效应共同控制。本研究表明, 棕榈酸和硬脂酸的遗传均主要受基因型 \times 环境互作效应控制。进一步分析得知, 对棕榈酸遗传影响最大的 3 种遗传效应为: 胚乳加性 \times 环境 $>$ 母体加性 \times 环境 $>$ 胚加性, 其中胚乳加性 \times 环境效应 (V_{AeE}) 占遗传总方差的 47.47% , 母体加性 \times 环境效应 (V_{AmE}) 方差占遗传总方差的 41.99% , 这 2 种效应的比重相差不大, 对棕榈酸的遗传同等重要, 玉米籽粒棕榈酸的遗传以胚乳加性 \times 环境、母体加性 \times 环境效应为主, 这 2 种效应同等重要。对硬脂酸的遗传影响极显著且最大的 3 种效应是: 母体加性 \times 环境 $>$ 胚加性 $>$ 细胞质 \times 环境效应, 其遗传方差依次占总遗传方差的 38.87% ,

12.13%, 0.15%, 所以, 对硬脂酸遗传最重要的效应是母体加性 \times 环境、胚加性效应, 表明硬脂酸的遗传也以加性效应为主。

本研究结果强调, 对棕榈酸和硬脂酸的改良应在不同环境下, 注重对母体植株进行选择。棕榈酸的母体互作遗传率为 39.4%, 胚乳互作遗传率为 39.2%; 胚普通遗传率为 20.2%, 表明棕榈酸以互作遗传率为主, 育种时宜在不同环境下, 根据母体植株表现, 结合单粒进行累加选择。硬脂酸母体互作遗传率为 43.7%, 胚乳互作遗传率为 43.5%, 育种中宜把硬脂酸低的种质作母本, 在后代中选择硬脂酸含量低的单株再选择单粒, 效果较好。

3.2 亲本在改良 3 个油脂性状中的利用价值

本研究筛选出了改良油分、棕榈酸和硬脂酸的亲本材料。其中, P_8 (ZOL-3)、 P_9 (ZOL-4)、 P_{10} (ZOL-5) 是提高后代油分的理想亲本, 2005 的遗传效应总和依次是 8.831%, 6.810%, 3.339%, 2007 年的遗传效应总和依次是 4.353%, 3.893%, 1.667%, 提高的效果依次是 $P_8 > P_9 > P_{10}$, 在育种中可以加以利用。这 3 个自交系油分含量高, 已经培育出了一批高油玉米杂交种, 与育种实际相吻合。2 年均可降低棕榈酸的亲本是 P_7 (ZOL-2) 和 P_1 (ZNL-1), 其中 P_1 (ZNL-1) 作为母本利用效果较好。硬脂酸在玉米油中的含量不高, 一般不到 4%, 对玉米油品质的影响很小, 本研究中, P_1 (ZNL-1)、 P_2 (自 330)、 P_5 (107₂) 3 个亲本 2 年表现均比较稳定, 降低硬脂酸的效果为 $P_2 > P_1 > P_5$, 硬脂酸的胚效应遗传较为稳定, 未检测到环境互作效应, 也可以利用 P_1 、 P_2 、 P_5 、 P_6 (ZOL-1) 的胚效应, 通过单粒累加选择的方式降低后代硬脂酸含量, 用 P_1 (ZNL-1) 为母本、GY220 为父本育成的高油玉米杂交种珍油玉 3 号, 硬脂酸含量较低, 油分含量高, 品质性状好, 相关结果在后续文章中发表。

参考文献:

- [1] 宋同明, 苏胜宝, 陈绍江, 等. 高油玉米前途光明[J]. 玉米科学, 1997, 5(3): 73-77.
- [2] 陈绍江. 高油玉米发展回顾与展望[J]. 玉米科学, 2001, 9(4): 80-83.
- [3] 高凤菊, 戴忠民. 浅谈高油玉米的发展前景及利用[J]. 玉米科学, 2000, 8(增刊): 79-80.
- [4] 朱 军. 遗传模型分析方法[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997.
- [5] Zhu J, Weir B S. Analysis of cytoplasmic and maternal effects II. Genetic model for triploid endosperms[J]. Theor Appl Genet, 1994, 89(2): 160-166.
- [6] Miller R G. The jackknife-a review[J]. Biometrika, 1974, 61(1): 1-15.
- [7] 朱 军, 许馥华. 禾谷类作物胚乳品质性状的遗传模型及其分析方法[J]. 作物学报, 1994, 20(3): 264-270.
- [8] 朱 军. 数量性状遗传分析的新方法及其在育种中的应用[J]. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2000, 26(1): 1-6.
- [9] 吴吉祥, 王国建, 朱 军, 等. 陆地棉种子性状直接效应和母体效应的遗传分析[J]. 作物学报, 1995, 21(6): 659-664.
- [10] 王国建, 朱 军, 臧荣春, 等. 陆地棉种子品质性状与棉花产量性状的遗传相关性分析[J]. 棉花学报, 1996, 8(6): 295-300.
- [11] Zhu Jun, Wang J G, Zang R C. Genetic analysis on gene effects and GE interaction effects for kernel nutrient quality traits of upland cotton[J]. Jurnal of Biomathematics, 1997, 12(2): 111-120.
- [12] 闫新甫, 徐绍英, 李卫芬, 等. 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[J]. 中国农业科学, 1997, 30(2): 34-41.
- [13] 徐绍英, 闫新甫, 朱 军, 等. 啤酒大麦精化力及其有关酿造品质性状的胚和胚乳遗传效应分析[J]. 作物学报, 1999, 25(1): 25-31.
- [14] Yan X F, Xu S Y, Xu Y H, et al. Genetic investigation of contributions of embryo and endosperm genes to malt kolbach index, alpha-amylase activity and wort nitrogen content in barley[J]. Theor Appl Genet, 1998, 96(5): 709-715.
- [15] Yan X F, Zhu J, Xu S Y, et al. Genetic effects of embryo and endosperm for four malting quality traits of barley[J]. Euphytica, 1999, 106(1): 27-34.
- [16] 肖炳光, 朱 军, 卢秀萍, 等. 烤烟几种主要化学成分的遗传分析[J]. 作物学报, 2005, 31(12): 1557-1561.
- [17] 任玉玲, 石春海, 吴建国, 等. 油菜籽三种氨基酸含量的胚、细胞质和母体遗传效应分析[J]. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2005, 31(1): 41-46.
- [18] 张海珍, 石春海, 吴建国, 等. 油菜籽硫代葡萄糖苷含量的胚、细胞质、母体遗传效应分析[J]. 作物学报, 2004, 30(1): 31-35.
- [19] Shi C H, Zhu J. Analysis of seed and maternal genetic effects on milling quality characters in indica hybrid rice[J]. Rice Genet Newsletter, 1993, 10: 110-111.
- [20] Shi C H, Zhu J. Analysis of seed and maternal genetic effects for nutritive quality traits of grain in indica rice[J]. Chinese J of Genet, 1995, 20(3): 173-180.
- [21] Shi C H, Zhu J. Analysis of seed, cytoplasmic, and maternal genetic effects on rice quality traits[J]. Inter Rice Res Notes, 1995, 20(2): 4.

- [22] Shi C H, Xue J M, Yu Y G, *et al.* Analysis of genetic effects for nutrient quality traits in indica rice[J]. *Theo Appl Genet*, 1996, 92(8): 1099 – 1102.
- [23] Shi C H, Zhu J. Study on endosperm, cytoplasmic and maternal plant genetic effects for nutritive quality traits in indica rice[J]. *Rice Genet Newsletter*, 1996, 12: 224 – 225.
- [24] 石春海, 余永贵, 薛建明, 等. 籼稻稻米营养品质性状的种子、细胞质和母体遗传相关分析[J]. *中国水稻科学*, 1996, 10(3): 143 – 146.
- [25] Shi C H, Zhu J, Yang X E, *et al.* Genetic analysis for protein content in indica rice[J]. *Euphytica*, 1999, 107(2): 135 – 140.
- [26] Shi C H, Zhu J, Wu J G, *et al.* Analysis of embryo, endosperm, cytoplasmic and maternal effects for heterosis of protein and lysine content in indica hybrid rice[J]. *Plant Breed*, 1999, 118(6): 574 – 576.
- [27] 石春海, 陈国林, 朱 军, 等. 籼稻稻米直链淀粉含量的胚、胚乳、细胞质和母体遗传效应分析[J]. *作物学报*, 2000, 26(6): 833 – 838.
- [28] 林建荣, 吴明国, 石春海. 粳型杂交稻稻米外观品质性状的遗传效应研究[J]. *中国水稻科学*, 2001, 15(2): 93 – 96.
- [29] Jiang S L, Wu J G, Feng Y, *et al.* Correlation analysis of mineral element contents and quality traits in milled rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *J of Agric Food Chem*, 2007, 55(23): 9608 – 9613.
- [30] 俞忠良, 赵军华, 楼向阳. 玉米籽粒性状的遗传效应分析[J]. *浙江农业科学*, 1999, (4): 23 – 26.
- [31] 李玉玲, 詹朝飞, 石新民. 玉米子粒性状种子和母体效应的遗传分析[J]. *玉米科学*, 2000, 8(3): 18 – 22.
- [32] 李玉玲, 张泽民, 许自成, 等. 玉米籽粒性状的遗传效应分析[J]. *遗传*, 2000, 22(3): 133 – 136.
- [33] 李玉玲, 江洪勋. 爆裂玉米胚乳数量性状的遗传研究[J]. *生物数学学报*, 2002, 17(4): 435 – 439.
- [34] 谭 静, 姚文华, 徐春霞, 等. 优质蛋白玉米籽粒性状的遗传效应[J]. *作物学报*, 2008, 34(5): 904 – 908.
- [35] 李玉玲, 王延召, 刘艳阳, 等. 普 × 爆后代 3 个膨爆特性的遗传分析[J]. *玉米科学*, 2007, 15(2): 23 – 25, 30.
- [36] Adjalla A M, 张全德. 高赖氨酸玉米(Opaque-2)数量性状的遗传研究[J]. *浙江农业大学学报*, 1994, 20(6): 560 – 565.
- [37] 王振华, 王懿波, 王永普, 等. 玉米种子与母体蛋白质含量的遗传效应分析[J]. *华北农学报*, 1995, 10(S1): 6 – 9.
- [38] 兰 海, 谭登峰, 高世斌, 等. 普通玉米主要营养品质性状的遗传效应分析[J]. *作物学报*, 2006, 32(5): 716 – 722.
- [39] 张红伟, 孔繁玲. 玉米籽粒性状的遗传模型研究[J]. *遗传学报*, 2000, 27(1): 56 – 64.
- [40] Elrouby M M, Penny L H. Variation and covariation in a high oil population of corn (*Zea mays* L.) and their implications in selection[J]. *Crop Sci*, 1967, 7(3): 216 – 219.
- [41] Miller R L, Dudley J W, Alexander D E. High intensity selection for percent oil in corn[J]. *Crop Science*, 1981, 21(3): 433 – 437.
- [42] Pamin K, Compton W A, Walker C E, *et al.* Genetic variation and selection response for oil composition in corn[J]. *Crop Sci*, 1986, 26(2): 279 – 282.
- [43] Dudley J W, Lambert R T. Ninety generations of selection for oil and protein in maize[J]. *Maydica*, 1992, 31: 81 – 87.
- [44] 刘仁东. 玉米籽粒蛋白质、赖氨酸和油分含量的遗传成分的比较研究[J]. *作物学报*, 1994, 20(1): 93 – 98.
- [45] 祁 新, 赵颖君, 李鹏志, 等. 玉米品质性状的遗传模型分析[J]. *吉林农业科学*. 2001, 26(3): 32 – 35, 39.
- [46] Curtis J A, Brunson A M, Hubbard J E. Effect of the pollen parent on oil content of the corn kernel[J]. *Agrono J*, 1956, 48(12): 551 – 555.
- [47] 潘相文, 金 益, 王立丰. 玉米部分品质指标的遗传变异研究[J]. *东北农业大学学报*, 2002, 33(4): 331 – 336.
- [48] 库丽霞, 吴连成, 刘新香, 等. 环境对玉米杂交种品质性状的影响研究[J]. *玉米科学*, 2006, 14(6): 23 – 27.
- [49] 魏良明, 戴景瑞, 刘占先, 等. 普通玉米蛋白质、淀粉和油分含量的遗传效应分析[J]. *中国农业科学* 2008, 41(11): 3845 – 3850.
- [50] Garwood D L, Weber E J, Lambert R J, *et al.* Effect of different cytoplasm on oil, fatty acids, plant height and ear height in maize (*Zeamays* L.) [J]. *Crop Science*, 1970, 10(1): 39 – 41.
- [51] Misevic D, Maric A, Alexander D E, *et al.* Population cross diallel among high oil populations of maize. [J]. *Crop Sci*, 1989, 29(3): 613 – 617.
- [52] Widstrom N W, Jellum M D. Chromosomal location of gene controlling oleic and linoleic acid composition in the germ oil of two maize inbreds[J]. *Crop Sci*, 1984, 24(6): 1113 – 1115.