

## 玉米茎秆糖含量的遗传分析

卞云龙 杜凯 顾啸 王益军 印志同 孙东雷 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,本研究选用7个茎秆糖含量不同的玉米自交系为亲本,按 Griffing 双列杂交方法Ⅱ配置21个组合,对玉米茎秆糖含量性状的遗传进行分析。结果表明:在7个自交系中,Y53-164、YXD053-646和98A-04糖含量的一般配合力较高,可以提高杂种后代的茎秆糖含量,但特殊配合力存在明显的组合差异。玉米茎秆糖含量性状的遗传符合加性-显性-上位性模型,但以基因非加性效应为主,存在着显著的显性与上位性效应。控制茎秆糖含量遗传的增效等位基因为隐性,减效等位基因为显性。玉米茎秆糖含量的变异71.07%是由遗传控制的,但狭义遗传率不高(40.11%)。对茎秆糖含量的选择不宜早代进行,利用茎秆高糖自交系作为亲本并广泛测配有用于茎秆高糖杂交种的选育。

**关键词** 玉米; 茎秆糖含量; 双列杂交; 配合力; 遗传效应

中图分类号 S 513

文章编号 1007-4333(2012)01-0014-06

文献标志码 A

## Genetic effects on sugar content of stalk in corn

BIAN Yun-long, DU Kai, GU Xiao, WANG Yi-jun, YIN Zhi-tong,  
SUN Dong-lei, DENG De-xiang\*

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

**Abstract** Increasing the sugar content in silage corn stalk will improve the forage quality and palatability, and its inheritance has been rarely studied yet, the study on its inheritance can provide valuable information for silage corn breeding on stalk with high sugar. Seven corn inbred lines varying in stalk sugar content (Brix varying from 5.9 to 13.9) were used as the parents for making 21 crosses by Griffing diallel crossing model II, and genetic effects on stalk sugar content were evaluated. The results showed that inbred lines Y53-164, YXD053-646 and 98A-04 had the higher General Combining Ability(GCA) in stalk sugar content than the other four inbred lines, therefore, it is possible to increase stalk sugar content in their progenies. However, Special Combining Ability (SCA) significantly varied among combinations in stalk sugar content. The inheritance mode of stalk sugar content was in agreement with the additive-dominance-epistasis model. Furthermore, compared with the additive genetic effect, the dominant and epistatic genetic effects played a more important role. The alleles increasing stalk sugar content were recessive, and the alleles decreasing stalk sugar content were dominant; 71% of the variation in stalk sugar content was contributed by genetic factors, however the narrow sense heritability of stalk sugar content was relatively low (40.11%). This characteristics cannot be used for selection in the early generations, inbred lines with high stalk sugar content being widely crossed might be usefor in inbreeding of hybrids with high stalk sugar content in corn.

**Key words** corn; sugar content of stalk; diallel crossing; combining ability; genetic effect

玉米茎秆糖含量(Brix)的研究现多集中在糖的分布<sup>[1-5]</sup>、种质资源筛选评价<sup>[1,6-8]</sup>及气候条件和基因

型对水溶性糖的影响等方面<sup>[9]</sup>。目前,我国每年需要种植166.7万hm<sup>2</sup>的青贮玉米才能满足草食家

收稿日期: 2011-06-20

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31071426); 国家“973”计划项目(2009CB118400)

第一作者: 卞云龙, 副教授, 硕士, 主要从事玉米遗传育种研究, E-mail: byllfz@yahoo.com.cn

通讯作者: 邓德祥, 教授, 主要从事玉米遗传育种研究, E-mail: yzdx Deng@126.com

畜的需要<sup>[10]</sup>, 预计今后 10 年内, 我国每年对青贮玉米的需求将达到 400 万  $\text{hm}^2$ <sup>[11]</sup>, 而进一步提高青贮玉米饲料品质是非常重要的。糖是玉米青贮过程中乳酸菌发酵的底物, 青贮料中糖含量的多少直接影响到青贮效果和青贮饲料调制品质<sup>[12-13]</sup>。体外干物质消化率是青贮玉米自身品质的主要评价指标, 对优质青贮玉米育种具有十分重要的意义, 有研究表明<sup>[6-7]</sup>: 体外干物质消化率与水溶性糖含量呈极显著正相关(相关系数接近 0.9), 可通过对高糖材料的选择来提高体外干物质消化率。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<sup>[6-7, 12-14]</sup>, 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。玉米茎秆糖含

量是受遗传控制的<sup>[4]</sup>, 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规律及基因性质还需进一步研究。本试验利用 7 个茎秆糖含量有较大差异的玉米自交系双列杂交的  $F_1$  及其亲本, 研究玉米茎秆糖含量性状的配合力和遗传效应, 探讨其遗传规律, 旨在为茎秆高糖玉米自交系及杂交种选育提供理论依据。

## 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 7 个玉米自交系(表 1)为亲本, 按 Griffing 双列杂交方法 II 配置 21 个组合及 7 个亲本自交系, 对玉米

表 1 7 个亲本自交系茎秆糖质量分数

Table 1 Stalk sugar content of seven inbred lines

指标	LX1-69-08	Y53-164	昌 7-2	98A-04	Z598	P175	YXD053-646
$w(\text{糖})/\%$	8.6	13.0	12.4	13.8	5.9	9.5	13.9

茎秆糖含量的配合力及遗传进行分析。

### 1.2 田间设计

2009-07-13 和 2010-07-07, 分别将 7 个亲本及 21 个  $F_1$  组合播种于扬州我校玉米试验田中, 试验采用随机区组设计, 3 次重复, 每个组合每次重复种植 2 行, 每行 15 株, 行距 0.6 m, 株距 0.25 m, 试验田前茬为空茬, 土质为沙壤土, 地力中等, 施纯氮 241.5  $\text{kg}/\text{hm}^2$ , 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 糖含量测定

在 2/3 乳线期, 每个组合每个重复取生长发育正常的植株 10 株, 去掉雌穗、叶片、叶鞘及雄穗等, 参照 Widstrom 等<sup>[2]</sup> 及 Bian 等<sup>[15]</sup> 的方法测定糖含量, 用榨汁机分别榨出每个植株的全茎秆汁液, 再用微量移液器吸取 100  $\mu\text{L}$ , 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, 再计算每个重复 10 株的平均值。

### 1.4 统计分析方法

由于 2 年的重复性较好, 糖含量数据差异不显著(表 2), 因此, 本研究以 2 年茎秆糖含量的平均数为基础, 进行配合力和遗传分析。所有试验数据利

用 DPS 6.55(亲本及一组  $F_1$  Griffing 配合力分析和亲本及一组  $F_1$  Hayman 遗传分析)和 Excel 进行有关统计分析并作图。

表 2 2009—2010 年度间糖含量方差分析

Table 2 Variance analysis of sugar content between 2009 and 2010

变异来源	自由度	平方和	均方	F
年度	1	0.377 9	0.377 9	1.536 3
基因型	20	369.664 3	18.483 2	75.149 6**
年度×基因型	20	74.547 1	3.727 4	15.154 8**
误差	84	20.660 0	0.246 0	

注: \*\* 表示在 1% 概率水平上差异显著, 下表同。

## 2 结果与分析

### 2.1 茎秆糖含量方差分析

玉米茎秆糖含量各基因型差异达极显著水平(表 2), 表明各基因型存在着真实的遗传差异, 因此可以进一步进行配合力及遗传模型分析。

### 2.2 茎秆糖含量配合力分析

#### 2.2.1 配合力方差分析

各亲本之间的一般配合力及各杂交组合的特殊配合力均存在极显著差异(表 3), 说明这些效应间

存在真实差异,可以进一步估算糖含量的配合力效应。

表3 配合力方差分析

Table 3 Variance analysis of combining ability

变异来源	自由度	平方和	均方	F
一般配合力	6	58.653 9	9.775 7	86.022 6**
特殊配合力	21	59.704 6	2.843 1	25.018 2**
误差	54	6.136 6	0.113 6	

### 2.2.2 一般配合力效应

从表4可以看出,一般配合力效应值变幅为-1.069 8~1.196 8,茎秆糖含量性状不同亲本间的一般配合力效应差异较大,说明不同亲本在茎秆糖含量性状上的加性效应大小是不同的。亲本Y53-164、98A-04和YXD053-646的一般配合力效应值为正向,对茎秆糖含量性状表现为正效应,其他4个亲本的一般配合力效应为负效应。在3个正效应亲本中,亲本Y53-164一般配合力效应值最大,其次是亲本YXD053-646和98A-04,但3个亲本的一般配合力效应差异未达显著水平。在4个负效应

表4 一般配合力效应及其比较

Table 4 Effect value and comparison of general combining ability

亲本	一般配合力效应	5%显著水平	1%显著水平
Y53-164	1.196 8	a	A
YXD053-646	1.085 7	a	A
98A-04	1.026 5	a	A
LX1-69-08	-0.632 8	b	B
昌7-2	-0.710 6	b	BC
Z598	-0.895 8	bc	BC
P175	-1.069 8	c	C

注:大、小写字母分别表示1%和5%差异显著水平。

亲本中,P175表现出最大的负效应,且与LX1-69-08有极显著差异,与昌7-2有显著差异。

结果表明(表4):Y53-164与LX1-69-08、昌7-2、Z598和P175的一般配合力效应有极显著差异,与98A-04、YXD053-646没有显著差异。其他除了YXD053-646与98A-04,LX1-69-08与昌7-2、Z598,Z598与P175之间没有显著差异外,均存在显著或极显著的差异。说明对茎秆糖含量性状起作用的基因加性效应在各亲本间存在着真实差异。

Y53-164、YXD053-646和98A-04茎秆糖含量的一般配合力效应较大,且为正效应,可以作为培育茎秆高糖品种的优良亲本。

### 2.2.3 特殊配合力效应

不同杂交组合玉米茎秆糖含量性状的特殊配合力效应值存在差异,其变异幅度为-2.263 9~3.099 1,表明对玉米茎秆糖含量性状起作用的基因非加性效应在不同亲本自交系配制组合时,基因间的相互作用及其所引起的性状变异是不同的。在21个杂交组合中,特殊配合力表现为负效应的组合有12个,占全部组合的57.14%;表现为正效应的组合有9个,占全部组合的42.86%。在所有组合中,特殊配合力效应值以组合LX1-69-08×Y53-164最高,Y53-164×P175最低(表5)。

另外,具有共同亲本的不同组合,其特殊配合力效应值也存在差异,表明同一亲本自交系与遗传差异较大的不同亲本自交系组配时,对于不同的组配对象,因遗传背景不同而造成基因非加性效应有差异。换言之,对玉米茎秆糖含量性状起作用的基因非加性效应在同一自交系配制的不同F<sub>1</sub>代中表现有差异。

由表4可知,Y53-164一般配合力效应为正效应,且效应值最高,但由Y53-164亲本所组配的6个组合中(表5),仅3个组合(50%)表现为特殊配合

表5 特殊配合力效应

Table 5 Effect value of special combining ability

亲本	Y53-164	昌7-2	98A-04	Z598	P175	YXD053-646
LX1-69-08	3.099 1	-1.193 5	-1.030 6	1.258 3	-0.067 6	-0.323 1
Y53-164		-2.123 1	0.873 1	1.728 7	-2.263 9	-0.986 1
昌7-2			-0.886 1	0.302 8	-0.723 1	-1.412 0
98A-04				0.965 7	-0.560 2	-1.315 7
Z598					0.862 0	1.106 5
P175						0.947 2

力正效应,同时还出现特殊配合力最低组合(Y53-164×P175),其效应值为-2.263 9;98A-04和YXD053-646的一般配合力也都表现为正效应,而由它们为亲本之一的6个组合中,都仅有2个(33.3%)表现为特殊配合力正效应;相反,Z598的一般配合力表现为负效应(表4),但由Z598作为亲本之一所组配的6个组合均表现为特殊配合力正效应(表5)。据此说明了玉米茎秆糖含量性状的遗传

存在基因非加性效应,且很重要。因此,选育茎秆高糖组合时,要更注重对特殊配合力进行选择,广泛配组。

### 2.3 糖含量的遗传参数分析

遗传参数分析表明(表6),玉米茎秆糖含量性状的非加性方差(显性方差)大于加性方差,说明玉米茎秆糖含量性状的遗传是以基因非加性效应为主。糖含量性状的广义遗传率为71.07%,表明茎

表 6 茎秆糖含量的遗传参数

Table 6 Genetic parameters of stalk sugar content

加性方差	显性方差	遗传方差	环境方差	狭义遗传率/%	广义遗传率/%
1.540 6	2.729 4	4.270 0	0.340 9	40.11	71.07

秆糖含量的变异有71.07%是受遗传控制的;狭义遗传率不高(40.11%),对该性状的选择晚代效果会较好。

### 2.4 $W_r+V_r$ 及 $W_r-V_r$ 方差分析

可通过测验各公共亲本间协方差与方差之和( $W_r+V_r$ )及协方差与方差之差( $W_r-V_r$ )的差异显著性来判断显性与上位性效应是否存在,糖含量的 $W_r+V_r$ 和 $W_r-V_r$ 值在公共亲本间差异均极显著(表7),说明玉米茎秆糖含量存在着显著的显性与上位性效应,其遗传不符合加性-显性模型。

表 7  $W_r+V_r$  和  $W_r-V_r$  方差分析

Table 7 variance analysis of  $W_r+V_r$  and  $W_r-V_r$

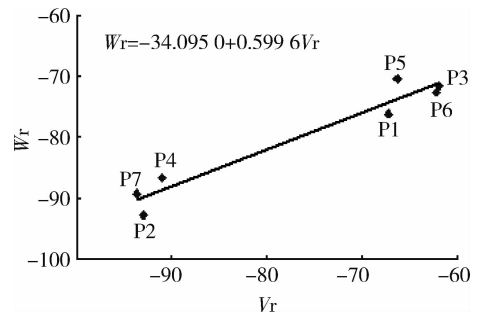
变异来源	自由度	均方	F
$W_r+V_r$			
公共亲本间	6	1 794.629 3	115.021 0**
公共亲本内	14	15.602 6	
$W_r-V_r$			
公共亲本间	6	122.362 3	6.531 0**
公共亲本内	14	18.734 6	

### 2.5 $W_r/V_r$ 回归分析

$W_r$ 对 $V_r$ 的直线回归方程为 $W_r = -34.095 5 + 0.599 6V_r$ ,相关系数 $r = 0.970 4$ ,达极显著水平,表明糖含量的隐性基因增效,显性基因减效。检验回归截距 $a = -34.095 5$ ,且与0的差异极显著( $S_a = 5.191 7, t = 6.567 29$ ),说明糖含量的遗传存在超显性,检验回归系数 $b$ 与1的差异极显著( $S_b = 0.066 8$ ,

$t = 5.996 25$ )也表明玉米茎秆糖含量遗传不适合加性-显性模型。

根据各亲本在 $W_r/V_r$ 回归图形上的位置,可以推断亲本中显隐性基因的分布。由图1可知,自交系Y53-164和YXD053-646具有较多控制糖含量遗传的隐性基因;98A-04也具有较多控制糖含量遗传的隐性基因;其余4个亲本自交系,尤其昌7-2和P175具有较多控制糖含量遗传的显性基因。具有较多隐性基因的3个自交系(Y53-164、98A-04、YXD053-646)茎秆糖含量都较高,分别为13%、13.8%和13.9%(均为质量分数);在具有较多显性基因的4个自交系中,除了昌7-2糖含量较高(12.4%),其他3个自交系糖含量均较低;由此推测,玉米茎秆糖含量高的自交系中隐性基因多,糖含量低的自交系显性基因多。



P1 为 LX1-69-08;P2 为 Y53-164;P3 为昌 7-2;P4 为 98A-04; P5 为 Z598;P6 为 P175;P7 为 YXD053-646。

图 1 糖含量  $W_r$  依  $V_r$  的回归直线

Fig. 1 Line regression of  $W_r$  on  $V_r$  for sugar content

### 3 讨论

1)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<sup>[1-5]</sup>。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<sup>[4]</sup>,对玉米茎秆高糖含量的选择是有效的,同时还可提高籽粒中蛋白质含量<sup>[16]</sup>。玉米茎秆糖含量的遗传研究尚不多见,白琪林<sup>[17]</sup>利用高油玉米和普通玉米杂交研究认为,青贮玉米茎秆可溶糖(water-soluble carbohydrate, WSC)含量在F<sub>1</sub>中的表现主要受基因的加性效应支配,早代选择效果较好。也有研究认为<sup>[18]</sup>,可溶糖(WSC)含量的遗传同时存在基因加性效应和非加性效应,而且以基因加性效应为主。本试验利用茎秆糖含量(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,且以基因非加性效应为主,存在着显著的显性与上位性效应,不宜早代选择。对玉米茎秆糖含量的遗传受加性-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。

2)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。高粱茎秆糖含量遗传符合一对主基因加显模型<sup>[19]</sup>,其显性效应为负向,主基因遗传率为62.97%;甜高粱茎秆锤度具有较高的遗传力<sup>[20-21]</sup>,是早代育种选择中应注意的性状,甜高粱茎秆糖含量性状的一般配合力更重要;甜高粱茎秆锤度的广义遗传力为74.5%<sup>[22]</sup>,锤度性状的亲子代间遗传关系较近,受环境影响较小。依据本研究结果,玉米茎秆糖含量遗传与甜高粱茎秆糖含量遗传有一定的相似性,两者均具有较高的遗传力,控制茎秆糖含量的减效等位基因为显性。甜高粱茎秆糖含量相关性状的QTL定位已有一些报道<sup>[15,23-24]</sup>,为分子标记辅助选择育种奠定了基础。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。

3)本研究结果表明,玉米茎秆糖含量是一个由多基因控制的数量性状,其遗传符合加性-显性-上位性模型,且以非加性效应为主。这种遗传方式说明杂交F<sub>1</sub>的茎秆糖含量不仅受亲本茎秆糖含量高低的影响而且也受到等位基因及非等位基因间互作的影响。本研究结果还表明,茎秆糖含量的高值是受隐性基因控制的。因此,在茎秆高糖杂交种选育过程中,一方面要选择茎秆糖含量高的自交系作为亲本,另一方面还要广泛测配;在进行茎秆高糖自交系选育过程中,由于茎秆高糖性状在早代并不一定表现,且狭义遗传率不高,因此该性状不宜早代进行选择,一旦出现超过高值亲本的新品系,纯合较快。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。

### 参 考 文 献

- [1] 李风华,董海合,吴俊强,等.茎秆高糖的能源玉米新品种选育研究[J].玉米科学,2007,15(3):19-21
- [2] Widstrom N W, Carr M E, Bagby M O, et al. Distribution of sugar and soluble solids in the maize stalk[J]. Crop Sci, 1988, 28:861-863
- [3] Welton F A, Morris V H, Hartzler A J. Distribution of moisture, dry matter, and sugars in the maturing corn stem[J]. Plant Physiology, 1930, 5:555-564
- [4] Van Reen R, Singleton W R. Sucrose content in the stalks of maize inbreds[J]. Agron J, 1952, 44:610-614
- [5] 卞云龙,杜凯,王益军,等.玉米茎秆糖含量的分布[J].作物学报,2009,35(12):2252-2257
- [6] 白琪林,陈绍江,戴景瑞.我国常用玉米自交系籽粒品质性状及其相关分析[J].作物学报,2007,33(11):1777-1781
- [7] 白琪林,石平,张耀.玉米自交系籽粒品质性状鉴定评价及其相关分析[J].山西农业科学,2009,37(4):14-17
- [8] 卞云龙,杜凯,王益军,等.玉米茎秆高糖种质资源筛选与评价[J].植物遗传资源学报,2010,11(3):315-319
- [9] Kruse S, Herrmann A, Kornher A, et al. Genotypic and environmental variation in water soluble carbohydrate content of silage maize[J]. Field Crop Research, 2008, 106:191-202
- [10] 赵万庆,岳尧海,张志军.青贮玉米栽培和发展前景的探讨[J].畜牧与饲料科学,2009,30(3):54-55
- [11] 赵久然,杨国航,孙世贤,等.国家青贮玉米品种区域试验现状及发展趋势[J].作物杂志,2008(1):85-89
- [12] 张德玉,李忠秋,刘春龙.影响青贮饲料品质因素的研究进展

- [J]. 家畜生态学报, 2007, 28(1):109-112
- [13] 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]. J Dairy Sci, 1991, 74:546-556
- [14] 石明亮, 朱国强, 陈桂银, 等. 青贮玉米的育种目标与育种方法探讨[J]. 江苏农业科学, 2005(1):36-38
- [15] Bian Y L, Yazaki S J, Inoue M K, et al. QTLs for sugar content of stalk in sweet sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench)[J]. Agric Sci China, 2006, 5:736-744
- [16] Widstrom N W, Bagby M O, Palmer D M, et al. Relative stalk sugar yields among maize populations, cultivars, and hybrids[J]. Crop Sci, 1984, 24:913-915
- [17] 白琪林. 青贮玉米秸秆品质性状遗传及其近红外测定方法的研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2005
- [18] 孙炳蕊. 青贮玉米主要性状遗传分析研究[D]. 太谷: 山西农业大学, 2005
- [19] 籍贵苏, 杜瑞恒, 李素英, 等. 高粱茎秆糖分的积累变化及遗传研究[J]. 华北农学报, 2009, 24(增刊):38-41
- [20] 曹文伯. 甜高粱茎秆糖锤度配合力的测定[J]. 植物遗传资源科学, 2002, 3(4):23-27
- [21] 曹文伯, 庞铁军. 甜高粱品种主要性状广义遗传力的初步研究[J]. 中国种业, 2009(8):45-46
- [22] 罗峰, 孙守钧, 裴忠有, 等. 甜高粱茎秆主要饲用品质性状的遗传研究[J]. 中国农学通报, 2009, 25(1):108-111
- [23] Ritter K B, Jordan D R, Chapman S C. Identification of QTL for sugar-related traits in a sweet  $\times$  grain sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) recombinant inbred population [J]. Breeding, 2008, 22:367-384
- [24] Natoli A, Gprmo C, Chegdani F. Identification of QTLs associated with sweet sorghum quality[J]. Maydica, 2002, 47:311-322

责任编辑: 苏燕