文章编号：1005-0906(2015)01-0010-07

玉米茎秆纤维素含量遗传分析

马飞前,刘小刚,王红武,黄长玲,
吴宇锦,胡小娇,刘志芳
(中国农业科学院作物科学研究所,北京 100081)

摘 要：以B73×By804和郑58×HD568构建的两个重组自交系群体为材料,采用近红外光谱技术分析不同时期玉米茎秆纤维素含量,通过表型分析、联合方差分析以及多世代联合分离分析方法研究玉米茎秆纤维素含量的遗传规律。结果表明,纤维素含量变异丰富,遗传力高,两个群体纤维素含量随着生育时期的推进均呈现出先减后增的变化趋势,两个群体在生育后期纤维素含量差异明显。符合加性-上位性多基因遗传模型(C),遗传率分别是71.04%和86.68%。

关键词：玉米;茎秆;纤维素;抗倒性;遗传
中图分类号：S513.035.1 **文献标识码**：A

Genetic Study on Cellulose Content of Stalk in Maize

MA Fei-qian, LIU Xiao-gang, WANG Hong-wu, HUANG Chang-ling,
WU Yu-jin, HU Xiao-jiao, LIU Zhi-fang
(*Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing* 100081, China)

Abstract: The B73×By804 and Zheng58×HD568 two RIL populations were used as materials to study stem cellulosecontent at different growth stages. Genetic regularity on maize stem cellulose content with the near infrared reflectance spectroscopy(NIRS) equipment and phenotype analysis, variance analysis and joint analysis of multiple generations were worked out.The results showed that maize cellulose content had high genetic diversity and heritability. Cellulose contents of both two populations showed decline trends at first and then increased with the development of growth stages. The two populations displayed a significant difference inthe maturation stage. The inheritance of maize stem cellulose trait was in conformity with the model of additive-epitasis polygene(C Model), and the polygene heritability was 71.04% and 86.68%, respectively.

Key words: Maize; Stem; Cellulose; Lodging resistance; Genetic

玉米作为我国第一大粮食作物,在国内粮食增产上贡献突出,总产量由1.16亿t增加到2.01亿t,增幅为73.3%[1]。决定玉米产量因素主要涉及4方面,即杂交种、种植密度、抗干旱和抗病性,影响程度分别为58%、21%、10%和15%[2]。在一定种质资源基础上,种植密度是决定玉米增产的主要因素,限制密度提高的主要原因是倒伏。玉米倒伏一般分为根倒、茎倒和茎折。研究表明,玉米倒伏的30%~60%以上为茎折[3]。引起玉米茎秆倒伏的因素有很多,最主要的是玉米品种本身的茎秆强度。从细胞学角度分析,玉米茎秆强度主要决定于细胞壁,纤维素(Cellulose,CEL)作为细胞壁主要成分之一,与茎秆强度具有显著的相关性。

国内外对玉米茎秆纤维成分的研究大都集中在茎秆消化率上。研究表明,纤维素和木质素与玉米茎秆消化率呈极显著负相关[4~9]。把玉米茎秆品质性状同玉米抗倒性结合起来的研究相对较少,Appenzeller等认为,单位长度玉米茎秆的纤维素含量是茎秆强度的主要决定因素,提高细胞壁中纤维素的含量就会提高茎秆机械强度[10]。刘仲发等对玉米抗倒伏性能的研究指出,茎秆中的纤维素和木质素与茎秆穿刺强度和茎秆压碎强度均呈显著或极显著的正相关[11]。马延华等研究发现,抗倒性不同的玉

收稿日期：2014-06-10
基金项目：国家自然科学基金(31171561)、国家“863”强优势玉米杂交种的创制与应用课题(2011AA10A103)
作者简介：马飞前(1987-),女,硕士,主要从事玉米遗传育种研究。E-mail:mafeiqian1437@163.com
刘志芳为本文通讯作者。E-mail:liuzhifang@caas.cn

米品种地上部第3节间茎皮的酸性洗涤纤维、中性洗涤纤维及酸性洗涤木质素总含量差异均达到极显著水平,抗倒伏能力强的品种酸性洗涤纤维、中性洗涤纤维及酸性洗涤木质素的含量极显著大于抗倒伏能力弱的品种[12]。Hu等研究指出,茎秆的穿刺强度与节间每单位体积纤维素含量呈显著正相关性,纤维素合成基因*CeSA11*可能是茎秆穿刺强度相关候选基因[13]。这些结果进一步说明茎秆中纤维素含量和茎秆强度存在着密切的关系。本试验以B73×By804和郑58×HD568构建的重组自交系(Recombinant inbred lines,RIL)群体为材料,分析该性状在玉米整个生育期多个阶段的变化情况,采用多世代联合数量性状分离分析方法,分析玉米茎秆纤维素遗传规律,为相关研究提供参考。

1　材料与方法

1.1　试验材料

供试材料包括两个重组自交系(RIL)群体,群体Ⅰ为B73(P_1)和By804(P_2)构建的高油RIL群体;群体Ⅱ为耐密性和抗倒性突出的由中国农科院作科所育成的玉米新品种中单909的父母本[郑58(P_1)×HD568(P_2)]构建的RIL群体。

1.2　田间试验设计

试验将群体Ⅰ200个高代(大于F_{10}代)重组自交系和群体Ⅱ221个F_7代和F_8代重组自交系于2012年冬和2013年春分别在中国农业科学院作物科学研究所海南和昌平试验站进行。试验采用随机区组设计,单行区,2次重复,行长5.5m,行距60 cm,株距27.8 cm,种植密度为6万株/hm^2,田间管理同大田常规管理。

1.3　性状测定

试验分别在大喇叭口期(9~11片展开叶)、吐丝期(全行50%以上植株雌穗吐丝)及以后每隔10 d直到玉米成熟共7个时期进行,每行取2株,截取地上2~4节在105℃下杀青30 min,然后65℃烘干,用锤式粉碎机粉碎,过0.5 mm网筛。采用近红外漫反射光谱法[14]测定玉米茎秆样品的纤维素含量。使用的仪器为MPA型近红外反射光谱仪(德国BRUKER公司)。利用徐丁一建立的近红外光谱转化模型将测定的样品光谱转化成数值[15]。

1.4　统计分析

利用Excel进行数据整理,利用SAS软件相关程序对玉米茎秆纤维性状进行基本统计量分析和联合方差分析,用SAS软件的Proc Mixed程序将两年数据进行最优线性无偏预测(BLUP),将所得结果用于遗传模型的分析。

基于混合线性模型的最优线性无偏预测方法[16~18]处理不同年份间表型数据。该方法估计值是无偏的,且考虑到环境和遗传关系因素,可以尽可能消除因环境影响造成的偏差,能够提供一个校正偏差的有效方法。

遗传模型分析采用章元明等提出的数量性状主基因+多基因混合遗传模型分离分析方法[19~22],分析模型包括1对主基因(A)、2对主基因(B)、多基因(C)、1对主基因+多基因(D)、2对主基因+多基因(E)、3对主基因(F)和3对主基因+多基因(G)7类。依据极大似然法和IECM(Iterated expectation and conditional maximization)算法估计混合分布中各成分分布参数,根据期望熵最大即AIC(Akaike's information criterion)值最小原则及适合性检验选择最优遗传模型,利用最小二乘法,由各成分分布参数估算主基因和多基因遗传方差及一阶、二阶遗传参数。

吐丝期前后玉米茎秆干重达最大,是玉米子粒形成的关键时期,代谢活动活跃,如果发生倒伏将会严重影响玉米的生长发育,进而影响玉米产量。选择该时期纤维素含量用于遗传模型分析。

遗传力(h^2_B)计算公式:$h^2_B=\sigma^2_G/\sigma^2_P$; $\sigma^2_P=\sigma^2_G+\sigma^2_{GE}/e+\sigma^2\varepsilon/re$

式中σ^2_G=基因型方差,σ^2_P=表现型方差,σ^2_{GE}=基因型×环境互作方差,$\sigma^2\varepsilon$=随机误差方差,e=环境个数,r=重复数[23]。

2　结果与分析

2.1　亲本与RIL群体表型分析

由亲本和群体表型分析可知(表1),群体Ⅰ、Ⅱ纤维素含量随着生育时期的推进均呈先减后增的变化趋势,亲本与家系的变化趋势基本一致(图1)。群体Ⅰ两个亲本纤维素含量在吐丝期后10 d和吐丝期后30 d分别达到极显著和显著差异,其他时期亲本间差异不显著;群体Ⅱ两个亲本纤维素含量在大喇叭口期和吐丝期后10 d达到极显著差异,其他时期亲本间差异不显著。纤维素含量在大喇叭口期-吐丝期含量最大,此时是玉米生长最旺盛的时期,是营养生长与生殖生长并进阶段,同时也是纤维素合成的重要时期。在吐丝期后40~50 d时期群体Ⅱ的纤维素含量明显高于群体Ⅰ。群体家系纤维素含量变异显著,表现出超亲分离现象,并呈现出连续变化趋势(图2),说明纤维素含量受数量性状基因控制,具有杂种优势。

表1 亲本与RIL群体表型分析

Table 1 Phenotype analysis of parents and RIL population

时 期 Stage	群体Ⅰ Population Ⅰ					群体Ⅱ Population Ⅱ				
	亲本 Parent		RIL群体			亲本 Parent		RIL群体		
	P_1	P_2	平均值 Mean	变化范围 Range	变异系数(%) CV	P_1	P_2	平均值 Mean	变化范围 Range	变异系数(%) CV
A	27.87	27.96	30.46±3.58	17.25 ~ 38.71	11.75	27.52	32.64**	30.19±3.79	16.13 ~ 40.75	12.56
B	26.44	25.88	29.36±2.68	18.39 ~ 42.40	9.13	27.45	28.50	29.18±2.56	19.82 ~ 39.25	8.78
C	22.15	24.96**	25.99±2.77	15.03 ~ 35.01	10.66	21.37	25.36**	25.09±2.81	14.60 ~ 33.68	11.21
D	22.30	22.29	25.17±3.53	14.80 ~ 36.87	14.01	22.60	23.73	25.24±3.50	16.26 ~ 38.01	13.85
E	25.45	21.23*	26.13±5.84	12.68 ~ 43.79	22.37	26.59	27.55	27.57±5.56	12.71 ~ 45.94	20.16
F	27.73	25.49	27.25±5.96	14.17 ~ 45.58	21.88	29.62	26.51	30.00±7.05	12.01 ~ 45.73	23.51
G	28.57	27.10	27.85±5.38	14.05 ~ 43.06	19.32	29.33	26.07	28.48±6.41	13.12 ~ 44.53	22.52

注：A为大喇叭口期；B为吐丝期；C为吐丝期后10 d；D为吐丝期后20 d；E为吐丝期后30 d；F为吐丝期后40 d；G为吐丝期后50 d；Ⅰ为高油群体；Ⅱ为909群体；亲本之间的显著性在P_2列给出；P_1为B73或郑58；P_2为By804或HD568；*为$P<0.05$；**为$P<0.01$。下表(图)同。

Note: A, Big trumpet period; B, silking stage; C, after silking 10 d; D, after silking 20 d; E, after silking 30 d; F, after silking 40 d; G, spit after the silk of 50 d; Ⅰ, high oil groups; Ⅱ, 909 groups; between parental significant given the P_2 column; P_1, B73 or Zheng 58; P_2, By804 or HD568; *, $P<0.05$; **, $P<0.01$. The same below.

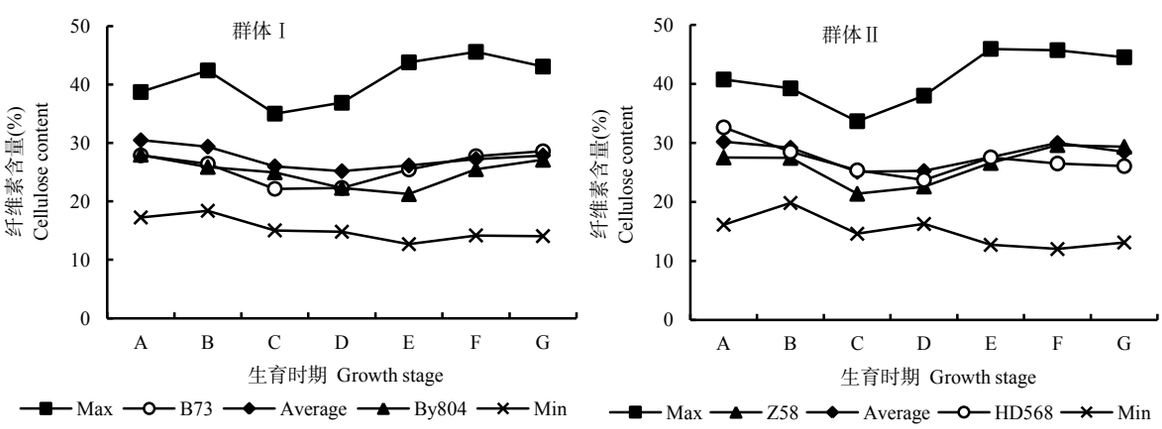

图1 两个群体亲本和RIL群体极大、极小和平均纤维素含量的变化趋势

Fig.1 Changes in CEL of two parents and the max, min and average values in two RIL populations

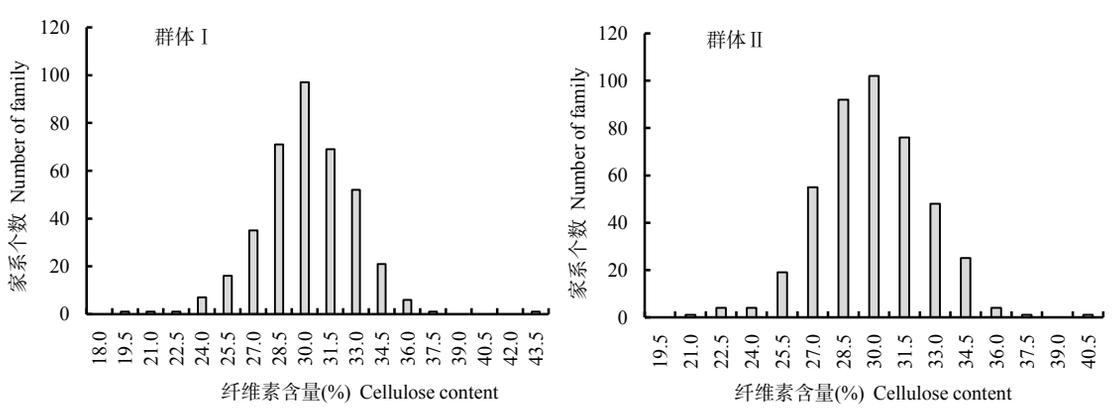

图2 两个群体在吐丝期纤维素含量次数分布图

Fig.2 Distribution of CEL content of two populations in silking stage

2.2　纤维素含量联合方差分析

对两个RIL群体纤维素性状进行联合方差分析(表2),结果显示,环境、家系和家系与环境的互作对纤维素性状的影响均达极显著水平,说明其含量受遗传和环境因素的共同作用,并且基于均方MS值家系是家系与环境互作的4倍左右,说明基因型间差异是真实存在的,并且主要受遗传控制,狭义遗传力分别是76.96%(群体Ⅰ)和76.82%(群体Ⅱ)。群体茎秆纤维素性状在不同生育期的差异达到极显著水平,在环境与家系、环境与生长发育时期、家系与生长发育时期和环境、家系与生长发育时期之间的互作均达到极显著差异。说明玉米茎秆纤维素性状易受生长发育时期和环境及其相互作用的影响,这为进一步对群体家系纤维素遗传规律进行深入分析提供了可能。

表2　玉米茎秆纤维素联合方差分析

Table 2　Analysis of variance for maize CEL

变异来源 Source of variation	群体Ⅰ Population Ⅰ			群体Ⅱ Population Ⅱ		
	自由度 DF	均 方 MS	狭义遗传力(%) h^2	自由度 DF	均 方 MS	狭义遗传力(%) h^2
环　境	1	7 441.82**	76.96	1	12 533.21**	76.82
家　系	196	154.66**		220	143.46**	
生长发育时期	6	2 259.75**		6	3 270.19**	
重　复	1	0.99		1	23.75	
环境×家系	189	35.63**		219	33.26**	
环境×生长发育时期	6	480.21**		6	2 083.37**	
生长发育时期×家系	1 157	22.60**		1 320	23.52**	
环境×生长发育时期×家系	1 081	15.46**		1 235	17.72**	
误　差	2 252	11.77		2 490	12.96	

2.3　最优遗传模型选择与检验

根据P_1、P_2和RIL群体联合分离分析方法,最优遗传模型从AIC值较小的模型中选出;同时有几个模型AIC值较小且差异不大时,通过适合性检验,选择参数显著差异最小的模型为最优模型。表3为群体Ⅰ和群体Ⅱ各遗传模型的AIC值,C模型在两群体中AIC值最小,与之相近的还有模型D、E-9。对候选模型进行适合性测验,结果表明,C、D和E-9模型适合性检验统计量均未达到显著性差异,而且在不同群体间结果一致(表4)。依据AIC值最小的原则,研究表明,玉米茎秆纤维素含量遗传符合遗传模型C,即加性-上位性多基因遗传模型。

表3　各遗传模型AIC值

Table 3　AIC estimates of genetic models

模 型 Model	AIC值		Model	AIC值		模 型 Model	AIC值		Model	AIC值	
	Ⅰ	Ⅱ		Ⅰ	Ⅱ		Ⅰ	Ⅱ		Ⅰ	Ⅱ
A-0	921.53	933.65	B-7	906.46	885.15	E-2	917.08	894.47	F-1	874.18	885.68
A-1	911.10	889.09	B-8	902.66	892.41	E-3	915.08	892.50	F-2	1083.65	1 130.60
B-1	895.66	880.28	B-9	906.70	884.87	E-4	894.25	876.91	F-3	921.83	893.43
B-2	913.09	891.08	C	865.60	870.46	E-5	894.25	876.91	F-4	913.09	890.46
B-3	911.09	889.26	C-1	913.81	890.87	E-6	891.05	875.38	G-1	871.47	882.05
B-4	901.70	885.06	D	866.77	872.14	E-7	893.94	883.43	G-2	917.08	1 023.06
B-5	906.08	879.22	D-1	915.08	892.50	E-8	893.94	883.43	G-3	915.08	892.44
B-6	893.66	881.42	E-1	893.05	876.98	E-9	865.63	871.12	G-4	917.08	1 019.44

表4 群体遗传模型的适合性检验

Table 4 Test for goodness-of-fit about genetic model in population

群 体 Population	模 型 Model	群 体 Population	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
Ⅰ	C	P_1	0.08(0.78)	0.00(0.94)	0.64(0.43)	0.101(>0.05)	0.078(>0.05)
		P_2	0.00(0.96)	0.02(0.89)	0.16(0.69)	0.067(>0.05)	0.116(>0.05)
		RIL	0.35(0.55)	0.19(0.66)	0.31(0.58)	0.106(>0.05)	0.004(>0.05)
	D	P_1	0.08(0.78)	0.00(0.94)	0.63(0.43)	0.100(>0.05)	0.078(>0.05)
		P_2	0.00(0.96)	0.02(0.88)	0.17(0.68)	0.068(>0.05)	0.117(>0.05)
		RIL	0.31(0.58)	0.05(0.83)	1.67(0.20)	0.138(>0.05)	0.003(>0.05)
	E-9	P_1	1.71(0.19)	2.24(0.13)	0.85(0.36)	0.263(>0.05)	0.238(>0.05)
		P_2	2.27(0.13)	1.93(0.16)	0.08(0.78)	0.263(>0.05)	0.229(>0.05)
		RIL	0.05(0.83)	0.04(0.85)	2.60(0.11)	0.094(>0.05)	0.005(>0.05)
Ⅱ	C	P_1	0.00(0.96)	0.00(0.93)	0.34(0.56)	0.078(>0.05)	0.087(>0.05)
		P_2	0.13(0.71)	0.51(0.47)	2.09(0.15)	0.171(>0.05)	0.118(>0.05)
		RIL	0.02(0.89)	0.00(0.98)	0.20(0.66)	0.029(>0.05)	0.005(>0.05)
	D	P_1	0.00(0.96)	0.01(0.93)	0.34(0.56)	0.078(>0.05)	0.087(>0.05)
		P_2	0.13(0.71)	0.51(0.47)	2.09(0.15)	0.171(>0.05)	0.118(>0.05)
		RIL	0.02(0.89)	0.02(0.88)	0.00(0.96)	0.024(>0.05)	0.006(>0.05)
	E-9	P_1	0.02(0.88)	0.09(0.76)	0.37(0.54)	0.077(>0.05)	0.099(>0.05)
		P_2	0.04(0.85)	0.24(0.62)	1.49(0.22)	0.147(>0.05)	0.137(>0.05)
		RIL	0.01(0.94)	0.02(0.89)	0.05(0.82)	0.030(>0.05)	0.005(>0.05)

注：U_1^2、U_2^2、U_3^2为均匀性检测统计量；nW^2为Smirnov检验统计量；D_n为Kolmogorov检验统计量。

Notes: U_1^2, U_2^2, U_3^2 indicated homogeneity test statistic; nW^2 was Smirnov test statistic; D_n was Kolmogorov test statistic.

2.4 最优模型遗传参数估计

通过P_1、P_2和RIL群体联合分离分析软件估算出C模型成分分布参数数值，在此基础上计算出C模型一阶和二阶遗传参数(表5)。两个群体间纤维素含量均值(m_3)数值相近且均超过亲本均值(m_1、m_2)，群体Ⅱ亲本的纤维素含量均高于群体Ⅰ，尤其是父本。群体Ⅰ的多基因遗传率为71.04%，群体Ⅱ遗传率是86.68%，不同群体结果相互验证表明，多基因加性-上位性效应在玉米茎秆纤维素数量遗传中起主导作用。因此，要选育茎秆纤维素含量较高的品种和自交系，其基础材料非常关键，在组配杂交种时选择纤维素含量均较高的自交系做亲本，有利于杂交种茎秆纤维素含量提高，从而提高玉米茎秆的抗倒性。

表5 玉米茎秆纤维素遗传参数估计值

Table 5 The estimates of genetic parameter of CEL

一阶参数 1st order parameter	估计值 Estimate		二阶参数 2nd order parameter	估计值 Estimate	
	Ⅰ	Ⅱ		Ⅰ	Ⅱ
m_1	26.417 2	27.452 1	σ_p^2	3.531 4	2.577 6
m_2	25.288 3	28.498 1	σ_{pg}^2	2.508 7	2.234 3
m_3	29.386 0	29.207 8	σ^2	1.022 7	0.343 3
[d]	-	-	h_{pg}^2(%)	71.04	86.68

注：m_1为P_1均值；m_2为P_2均值；m_3为群体均值；[d]为多基因加性效应；σ_p^2为表型方差；σ_{pg}^2为多基因方差；σ^2为误差方差；h_{pg}^2为多基因遗传率。

Notes: m_1, P_1 mean; m_2, P_2 mean; m_3, population mean; [d], Multiple genes additive effect; σ_p^2, phenotypic variance; σ_{pg}^2, polygenic variance; σ^2, error variance; h_{pg}^2, polygenic heritability.

3 讨 论

玉米茎秆化学成分主要包括纤维素、半纤维素、木质素和可溶性糖。徐丁一等研究不同玉米自交系茎秆纤维成分指出,纤维素是自交系茎秆纤维成分含量中变异系数最大的成分,说明其变异范围广,选择潜力大,可以通过育种途径改良玉米茎秆品质性状[24]。本试验对两个具有代表性的重组自交系群体7个时期的纤维素进行研究,纤维素含量呈现出先减后增的趋势,这是玉米生长发育过程中茎秆各组分动态变化的结果。中单909群体在成熟期的纤维素含量明显高于高油群体,说明中单909群体植株茎秆在生育后期纤维素所占的比率大于高油群体,这样保证了茎秆中主要贮藏物质的含量。前人研究表明,茎秆中贮藏物质含量的多少与作物的抗倒伏性能密切相关,尤其是生育后期贮藏物质的多少对维持茎秆强度有重要作用[25,26]。联合方差分析结果表明,纤维素含量受遗传和环境因素的共同影响,并且主要受遗传控制,遗传力分别是76.96%(群体Ⅰ)和76.82%(群体Ⅱ),说明玉米茎秆纤维素含量的高低具有较强的遗传基础,可以稳定遗传。生物遗传性状分为质量性状和数量性状,质量性状通常受少数(1个或2个)主基因控制,数量性状受大量微效多基因控制,这些微效多基因构成多基因系统[27]。大量研究表明,许多数量性状受少数主基因和大量微效基因共同影响[28,29]。章元明根据P_1、P_2和RIL群体联合分离分析方法研究遗传模型已经被应用到不同作物不同性状上[30~32]。本试验应用该方法研究发现,玉米茎秆纤维素性状遗传规律符合加性-上位性多基因遗传模型,说明该性状不受遗传效应较大的主基因控制,而是由微效多基因控制,育种上应采用轮回选择方法,通过多轮选择积累有益基因,获得优良材料。在组配抗倒性强的玉米杂交种时,建议选择茎秆纤维素含量都高的双亲。

参考文献:

[1] 李少昆 . 玉米高产高效种植技术研究[C] . 2013年全国玉米遗传育种学术研讨会,2013 .

[2] 黄长玲 . 玉米自交系选育组配与杂交种鉴定[C] . 2012年科企合作玉米育种讲座,2012 .

[3] 勾　玲,赵　明,黄建军,等 . 玉米茎秆弯曲性能与抗倒能力的研究[J] . 作物学报,2008,34(4):653-661 .
Gou L, Zhao M, Huang J J, et al. Bending mechanical properties of stalk and lodging-resistance of maize(*Zea mays* L.)[J]. Acta Agron Sin., 2008, 34(4): 653-661. (in Chinese)

[4] Argillier O, Barrière Y, Dardenne P, et al. Genotypic variability for in vitro criteria and relationships with in vivo digestibility in forage maize hybrids[J]. Plant Breed, 1998, 117(5): 437-441.

[5] 郜书静,张仁和,史俊通,等 . 近红外光谱法测定玉米茎秆饲用品质[J] . 农业工程学报,2009,25(12):151-155 .
Tai S J, Zhang R H, Shi J T, et al. Prediction of forage quality of maize stover by near infrared spectroscopy[J]. Transactions of the CSAE, 2009, 25(12): 151-155. (in Chinese)

[6] 白琪林,陈绍江,戴景瑞 . 我国常用玉米自交系茎秆品质性状及其相关分析[J] . 作物学报,2007,33(11):1777-1781 .
Bai Q L, Chen S J, Dai J R. Stalk quality traits and their correlations of maize inbred lines in China[J]. Acta Agron Sin., 2007, 33 (11): 1777-1781. (in Chinese)

[7] Casler M D. In vitro digestibility of dry matter and cell wall constituents of smooth bromegrass forage[J]. Crop Science, 1987, 27: 931-934.

[8] Mèchin V, Argillier O, et al. Relationship of cell wall composition to in vitro cell wall digestibility of maize inbred line stems[J]. Sci. Food Agric., 2000, 80: 574-580.

[9] Barrière Y, Guillet C, Goffner D, et al. Genetic variation and breeding strategies for improved cell-wall digestibility in annual forage crops[J]. A review, Anim. Res, 2003, 52: 193-228.

[10] Laura Appenzeller, Monika Doblin, Roberto Barreiro, et al. Cellulose synthesis in maize: isolation and expression analysi of the cellulose synthase(CesA) gene family[J]. Cellulose, 2004, 11: 287-299.

[11] 刘仲发 . 群体光分布对玉米莲秆强度及抗倒伏能力的影响[D] . 杨凌:西北农林科技大学,2011 .

[12] 马延华,孙德全,李绥艳,等 . 玉米茎皮抗穿刺强度与形态性状和化学成分含量间的相关分析[J] . 黑龙江农业科学,2012,4:1-4 .
Ma Y H, Sun D Q, Li S Y, et al. Correlation analysis between rind penetration resistance and morphological characters and chemical components in maize stalk[J]. Heilongjiang Agric. Sci., 2012, 4: 1-4. (in Chinese)

[13] Hu H X, Meng Y J, Wang H W, et al. Identifying quantitative trait loci and determining closely related stalk traits for rind penetrometer resistance in a high-oil maize population[J]. Theor. Appl. Genet., 2012, 124: 1439-1447.

[14] 严衍禄,吉海彦 . 傅里叶变换近红外光谱技术及应用[M] . 北京:科学技术文献出版社,1994 .

[15] 徐丁一 . 我国不同年代玉米单交种及其自交系秸秆纤维品质分析[D] . 北京:中国农业科学院,2011 .

[16] Henderson C R. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model[J]. Biometrics, 1975, 31: 423-447.

[17] Piepho H P, Möhring J, Melchinger A E. BLUP for phenotypic selection in plant breeding and variety testing[J]. Euphytica, 2007, 161: 209-228.

[18] Robinson G K. That BLUP is a good thing: the estimation of random effects[J]. Statistical Science, 1991, 6(1): 15-31.

[19] 胡中立,章志宏,章元明 . 质量-数量性状遗传参数估计的P_1、P_2和DH联合分析方法[J] . 作物学报,2000,26(5):631-634 .
Hu Z L, Zhang Z H, Zhang Y M. The joint analysis of P1, P2, DH population about estimation of genetic parameters for qualitative-quantitative traits[J]. Acta Agron Sin., 2000, 26(5): 631-634. (in Chinese)

[20] 章元明,盖钧镒,王永军 . 利用P_1、P_2和DH或RIL群体联合分离分析的拓展[J] . 遗传,2001,23(5):467-470 .
Zhang Y M, Gai J Y, Wang Y J. An expansion of joint segregation analysis of quantitative trait for using P1, P2 and DH or RIL populations[J]. Hereditas, 2001, 23(5): 467-470. (in Chinese)

[21] 盖钧镒,章元明,王建康 . 植物数量性状遗传体系[M] . 北京:科学出版社,2003 .

[22] 盖钧镒 . 植物数量性状遗传体系的分离分析方法研究[J] . 遗传,2005,27(1):130-136 .
Gai J Y. Segregation analysis of genetic system of quantitative traits in plants[J] . Hereditas, 2005, 27(1): 130-136. (in Chinese)

[23] Hallauer A R, Miranda J B. Quantitative genetics in maize breeding, 2nd edn[C]. Iowa State University Press, Ames, 1988.

[24] 徐丁一,王红武,刘志芳 . 我国玉米骨干自交系茎秆纤维品质分析[J] . 作物杂志,2012,1:39-43 .
Xu D Y, Wang H W, Liu Z F. Analysis of stalk fiber quality of maizeinbred lines in china[J]. Crops, 2012, 1: 39-43. (in Chinese)

[25] 李扬汉 . 未本科作物的形态与解剖[M] . 上海:上海科学技术出版社,1979 .

[26] 周丽华 . 杂交稻茎秆生理特性对其抗倒伏能力的影响[J] . 河南农业科学,2006,10:20-22 .
Zhou L H. Effects of stem physiological properties on lodging resistance in hybrid rice[J]. Henan Agric. Sci., 2006, 10: 20-22. (in Chinese)

[27] 王建康,盖钧镒 . 利用杂种F_2世代鉴定数量性状主基因-多基因混合遗传模型并估计其遗传效应[J] . 遗传学报,1997,24(5):432-440 .
Wang J K, Gai J Y. Identification of major gene and polygene mixed inheritance model and estimation of genetic parameters of a quantitative trait from F_2 progeny[J]. Acta Genetica Sinica, 1997, 24 (5): 432-440. (in Chinese)

[28] Wang J, Gai J. The inheritance of resistance of soybeans to Agromyzid beanfly (*Melanagromyza sojae Zehntner*)-Mixed major gene and polygenes genetic analysis[J]. Euphytica, 2001, 122: 9-18.

[29] Wang J, Podlic D W, Cooper M, et al. Power of the joint segregation analysis method for testing mixed major-gene and polygene inheritance models of quantitative traits[J]. Theor. Appl. Genet., 2001, 103: 804-816.

[30] 葛秀秀,张立平,何中虎,等 . 冬小麦PPO活性的主基因+多基因混合遗传分析[J] . 作物学报,2004,30(1):18-20 .
Ge X X, Zhang L P, He Z H, et al. The mixed inheritance analysis of polyphenol oxidase activities in winter wheat[J]. Acta Agron Sin., 2004, 30(1): 18-20. (in Chinese)

[31] 李余生,朱 镇,张亚东,等 . 水稻稻曲病抗性的主基因+多基因混合遗传模型分析[J] . 作物学报,2008,34(10):1728-1733 .
Li Y S, Zhu Z, Zhang Y D, et al. Genetic analysis of rice false smut resistance using major gene plus polygene mixed genetic model[J]. Acta Agron Sin., 2008, 34(10): 1728-1733. (in Chinese)

[31] 郭丹丹,陈海峰,杨中路,等 . 大豆对SMV SC-3株系的抗性遗传和QTL分析[J] . 大豆科学,2012,31(4):511-516 .
Guo D D, Chen H F, Yang Z L, et al. Analysis of resistance inheritance to soybean mosaic virus(SMV) strain SC-3 and mapping related QTL in soybean[J]. Soybean Sci., 2012, 31(4): 511-516. (in Chinese)

(责任编辑:高 阳)