文章编号：1005-0906(2016)04-0012-08 DOI: 10.13597/j.cnki.maize.science.20160403

玉米穗上叶性状在不同密度处理下的数量遗传研究

梁前进,王 辉,王红武,胡小娇,李 坤,吴宇锦,刘志芳,黄长玲
(中国农业科学院作物科学研究所,100081 北京)

摘 要：以中单909的两个亲本郑58和HD568构建的重组自交系为材料,对不同种植密度下穗上叶性状进行遗传特性剖析。通过P_1、P_2以及RIL3个世代联合分析发现,环境对穗上叶性状的表型有着显著影响,不同种植密度对穗上叶的表型呈现一定的规律,穗上叶性状的广义遗传力均较高。对穗上叶叶面积进行联合分离分析发现,在中、高密度下两个环境的遗传模型一致,均符合E-9模型;在低密度下两个环境分别符合E-9和F-1模型,说明穗上叶叶面积的最优遗传模型是两对具有抑制性的主基因和多基因控制的加性遗传模型,但会受到密度效应的影响,不同密度下遗传模型的差异在后代育种中具有重要的指导作用。

关键词：玉米;穗上叶性状;密度;遗传模型
中图分类号：S513.035 **文献标识码**：A

Quantitative Genetic Research of Leaf Traits above the Uppermost Ear in Maize under Different Density Treatments

LIANG Qian-jin, WANG Hui, WANG Hong-wu, HU Xiao-jiao, LI Kun,
WU Yu-jin, LIU Zhi-fang, HUANG Chang-ling
(*Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing* 100081, China)

Abstract: Utilizing three generations, male parent Zheng58(P_1), female parent HD568(P_2) and the RIL population derived from the ZD909 hybrid, to study the genetic characters of different density treatments of leaf traits above the uppermost ear. The result showed that the environmental factor had a significant effect on the leaf traits, the density treatments presented some regularities inleaf traits, and the leaf traits had relatively high broad-sense heritability. The research with joint segregation analysis of the three generations found the leaf area above the uppermost ear in two environments under medium and high density treatments both fitted the genetic model E-9, however the low density genetic model in environment Ⅰ was the E-9 and in environment Ⅱ was F-1. And the result showed that the leaf area above the uppermost ear was controlled by the two inhibited main genes and polygenes additive interaction model, it would be affected by the density difference, and the two model in different situation both played an important role in guidance on plant architecture breeding in maize.

Key words: Maize; Leaf traits above uppermost ear; Density; Genetic model

选育理想株型是玉米育种的主要目标之一,掌握株型性状的遗传规律是株型育种的前提[1]。玉米的叶夹角直接影响群体叶片空间分布状态,影响群体生物产量的形成。玉米的叶面积与叶片光合作用的强弱之间存在着直接关系,穗三叶叶面积与玉米单株穗重呈显著正相关,与玉米单株产量呈极显著正相关,是影响玉米产量的重要株型性状[2,3]。通过改良叶部性状,可以直接改善玉米冠层的通风透光能力,最终影响生物产量的形成[4]。随着育种水平的提高,提高品种的耐密性逐步成为玉米育种的主

收稿日期：2015-12-01
基金项目：国家“973”项目“玉米产量和品质性状全基因组选择育种的基础研究”(2014CB138200)、北京市科技计划“中单系列玉米商业化育种及产业化开发”(D141100005014003)、中国农业科学院科技创新工程
作者简介：梁前进(1989-),男,硕士,从事玉米遗传育种研究。E-mail:qianjinliang0528@126.com
黄长玲为本文通讯作者。E-mail:huangchangling@caas.cn
王红武为本文通讯作者。E-mail:wanghongwu@caas.cn

要目标和增加玉米产量的重要途径。丰光[5]等通过对我国不同时期玉米单交种的产量变化进行研究,得出种植密度的增加是当前我国玉米产量提高的主要原因,开展与株型紧密相关的叶部性状的耐密性遗传研究显得尤为必要。

目前,国内外对玉米株型的研究大多数集中在遗传模型分析和数量性状位点的定位和克隆上。KU L.X.[6]等以229个$F_{2:3}$家系为材料对叶夹角进行了QTL遗传分析,在染色体上定位到1个控制叶夹角的主效QTL。Li C.[7]等对3个RIL群体进行QTL定位中发现1个控制叶长的主效QTL。Zhang J.[8]等发现了1个叶夹角的候选基因*ZmCLA*4,这些研究从侧面说明了控制叶部性状的遗传模型其主基因的分布情况。在遗传模型的研究中,丰光[9]等对自交系自330和PH4CV构成的6个世代为材料对穗上叶与主茎夹角的遗传模型进行了探究,发现控制该性状的遗传模型为一对加-显主基因+加-显-上位性多基因遗传模型。马娟[10]等以组合PH6WC和7876构建的6个世代为材料对玉米穗三叶叶面积的遗传模型进行了研究,发现不同环境下穗三叶的叶面积其遗传模型也不相同,在春播环境下符合D-2模型,夏播环境下符合E-1模型。马娟[11]等还发现,叶夹角和叶向值随着环境的变化其遗传模型也会发生一系列的改变。刘伟等发现,增加玉米种植密度后穗位高增高,茎秆变细,叶片狭长,单株叶面积会随着密度的增加而变小,群体的叶面积变大[12,13]。玉米群体的叶面积系数、光合势和地上部干物质积累量也会随着密度的增加而增大[14]。随着密度的改变,玉米的穗上叶性状会随之发生一系列的改变。对于玉米穗上叶性状遗传机理的探究,前人主要从其相关性状的最优遗传模型来入手,但在不同密度处理下玉米穗上叶性状的遗传方式是否有所改变的报道较少,因此,有必要对不同密度下控制穗上叶性状的遗传特征进行研究。

本试验以中单909的两个亲本郑58和HD568构建的重组自交系为材料,设置3个密度梯度,对不同环境下亲本和RIL家系的叶长、叶宽、叶夹角以及叶面积4个穗上叶性状进行遗传特性剖析,利用多世代联合分离分析进行遗传模型分析,阐释玉米穗上叶性状在不同环境不同密度下的遗传规律,为高密度理想株型育种提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验材料及设计

供试材料是由国审优良品种中单909衍生的重组自交系群体,现已经人工授粉自交8代,共获得220个稳定的重组自交系。试验采用裂区设计,密度为主效应,副区是品系材料。设置3个密度梯度,分别为52 500、67 500、82 500株/hm^2,单行区,2次重复,行长3 m,行距66 cm。2014年在北京昌平和海南三亚进行种植。在散粉后的第10天对玉米穗上叶每行家系的第3株开始,连续测量4株。叶长为从叶环至叶尖的长度;叶宽为整片叶中最宽的那部分宽度,一般在叶片的1/3 ~ 1/2位置处;叶夹角为叶片与茎秆之间的夹角,一般在叶片1/3处与茎秆之间的夹角;叶面积采用最大长宽法计算,计算公式为叶面积=叶长×叶宽×0.75。

1.2　统计分析

利用Microsoft Excel 2013和SAS 9.2进行一般描述性统计、表型相关及联合方差,最优线性无偏估计利用SAS软件的PROC MIXED程序进行。

遗传模型采用主要采用盖钧镒[15,16]提出的方法,并结合曹锡文[17]双亲分离分析Windows软件包SEA-G3DH进行遗传分析。SEA-G3DH主要包括8类38种遗传模型[18]。同时,广义遗传力根据Hallauer A等[19]提出的计算方法进行,计算公式为:

$$H_B^2=\delta_G^2/\delta_P^2$$

$$\delta_P^2=\delta_G^2+\delta_{GE}^2/e+\delta_{GD}^2/n+\delta_{GDE}^2/ne+\delta_e^2/nre$$

式中,δ_G^2为基因型方差;δ_{GE}^2为基因型与环境互作方差;δ_{GD}^2为基因型和密度互作方差,δ_{GDE}^2基因型、密度和环境互作方差;δ_e^2为误差方差;e为环境数;r为重复数;n为密度个数。

2　结果与分析

2.1　亲本及群体的表型分析

对亲本和RIL群体表型分析可知(表1),各叶部性状值在亲本之间差异明显,主要由于HD568含有热带血缘,在环境Ⅱ中表现较为强势。RIL家系在两个环境下,均值表现为在环境Ⅰ中叶长、叶宽、叶面积随密度增加而变大,叶夹角值随密度增加变小;在环境Ⅱ中叶部性状表现为叶长、叶宽、叶面积减小,叶夹角增大。叶夹角的变异系数比叶长、叶宽和叶面积大,说明叶夹角在RIL群体具有丰富的表型变异,其性状分布比较广泛。从图1可以看出,除叶宽和叶夹角外,其余性状间均存在极显著相关性,但4个性状相互之间的相关系数较小,仅为0.18、-0.15、0.03和-0.07,从图1左下角散点图分散情况可以判断这些性状间无线性相关关系。叶面积和叶长、叶宽之间存在着明显的相关关系。

表1 两个环境下RIL群体及亲本的表型值统计分析

Table 1 The phenotypic analysis of RIL population and parents in two environments

环境 Environment	性状 Trait	密度 Density	亲本Parent		RIL群体 RIL population			
			郑58	HD568	均值 Mean	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness	变异系数(%) CV
Ⅰ	叶长(cm)	低密度	72.1	56.9	65.7±6.4	0.04	−0.52	9.70
		中密度	71.8	60.8	66.9±6.9	0.04	−0.42	10.36
		高密度	72.4	59.5	68.0±6.5	0.08	−0.08	9.50
	叶宽(cm)	低密度	9.1	7.5	8.5±0.9	0.06	−0.47	10.06
		中密度	8.9	9.3	8.7±0.9	0.22	0.37	10.07
		高密度	8.9	8.6	8.7±0.8	0.22	0.37	9.50
	叶夹角(°)	低密度	20.4	17.8	19.3±4.2	0.16	0.31	21.47
		中密度	18.9	18.3	19.1±4.4	0.28	−0.08	23.21
		高密度	18.0	19.3	18.4±3.4	0.41	−0.20	18.44
	叶面积(cm^2)	低密度	489.0	321.8	419.4±3.9	0.32	−0.16	13.96
		中密度	479.1	425.7	438.8±4.2	0.20	0.31	14.39
		高密度	484.4	384.5	444.8±3.9	0.03	−0.11	13.01
Ⅱ	叶长(cm)	低密度	65.0	61.3	61.4±5.0	0.22	−0.14	8.12
		中密度	64.2	59.9	60.2±6.0	−0.08	0.00	9.89
		高密度	62.6	60.5	59.6±5.5	−0.58	2.11	9.18
	叶宽(cm)	低密度	7.8	9.2	8.5±0.8	0.02	0.02	9.11
		中密度	7.7	9.8	8.2±0.9	−0.01	−0.21	11.46
		高密度	7.6	9.2	8.0±0.9	0.18	1.95	11.09
	叶夹角(°)	低密度	18.6	22.1	19.4±4.1	0.35	0.18	21.25
		中密度	20.4	23.8	20.9±5.3	0.23	−0.38	25.45
		高密度	21.3	24.0	21.9±4.8	0.11	0.20	21.76
	叶面积(cm^2)	低密度	382.7	424.2	390.3±3.1	0.02	−0.17	11.83
		中密度	374.0	440.1	369.7±3.9	0.07	−0.18	15.46
		高密度	356.1	416.2	358.7±3.4	0.20	0.08	14.09

注：Ⅰ为2014年春北京；Ⅱ为2014年冬海南。下表同。

Note: Ⅰ Beijing spring 2014; Ⅱ Hainan winter 2014. The same below.

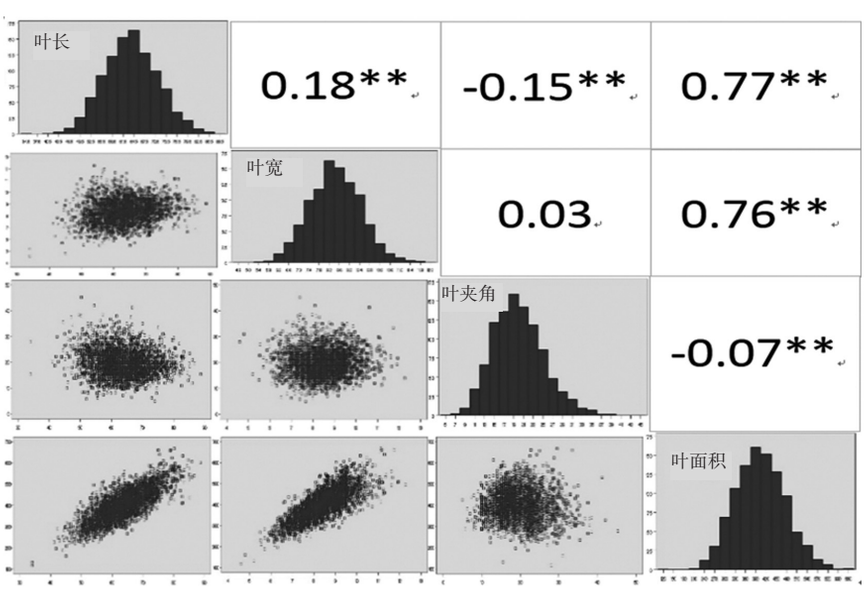

图1 穗上叶性状间的相关性

Fig.1 The correlation between the leaftraitsabove the uppermost ear

2.2　穗上叶性状在两个环境下的联合方差分析

对不同环境密度下的RIL群体进行联合方差分析(表2),环境、家系、环境与密度间互作、环境和家系间的互作对穗上叶性状的表现均有着显著的影响。3个种植密度间的差异对表型的影响程度不同,表现为对叶宽和叶夹角有显著影响。密度和家系间互作效应不显著,对穗上叶影响作用很小。穗上叶性状遗传率均较高,叶长、叶宽、叶夹角、叶面积分别为87.62%、88.13%、86.43%、82.85%,能够在后代稳定遗传,可以在育种的早期世代选择优良性状。

表2　群体穗上叶的联合方差分析

Table 2　The joint variance analysis of population the leaf trait above the uppermost ear

变异来源 Source	自由度 DF	叶 长 LL	叶 宽 LW	叶夹角 LA	叶面积 LS
密　度	2	0.86	10.32**	8.89**	1.78
环　境	1	1444.17**	261.58**	133.40**	1070.48**
家　系	219	15.72**	12.5**	9.55**	9.74**
重　复	1	0.57	6.19*	5.07*	1.48
环境×密度	2	48.49**	63.51**	40.23**	82.93**
密度×家系	438	1.03	1.05	0.91	0.94
环境×家系	219	3.29**	2.20**	1.91**	2.94**
环境×家系×密度	434	0.91	0.90	0.94	0.90
误差方差	-	18.65	0.47	14.89	1669.20
广义遗传率(%)	-	87.62	88.13	86.43	82.85

注:*为0.05水平下显著;**为0.01水平下显著。

Note: * indicated significant at 0.05 level, ** indicated significant at 0.01 level.

2.3　穗上叶叶面积的最优遗传模型选择与检验

表3　低密度下两个环境群体遗传模型适合性检验

Table 3　The test for goodness-of-fit about genetic model in low density treatment population

环 境 Environment	模型代码 Mode code	群 体 Population	$U1^2$		$U2^2$		$U3^2$		nW^2		Dn	
Ⅰ	E-9	P_1	0.41	(0.52)	2.00	(0.16)	10.07	(0.00)	0.39	(>0.05)	0.03	(>0.05)
		P_2	0.24	(0.63)	2.04	(0.15)	14.65	(0.00)	0.97	(<0.05)	0.05	(>0.05)
		RIL	0.01	(0.93)	0.19	(0.66)	1.91	(0.17)	0.16	(>0.05)	0.01	(>0.05)
	E-8	P_1	0.27	(0.61)	1.63	(0.20)	9.61	(0.00)	0.36	(>0.05)	0.03	(>0.05)
		P_2	0.45	(0.50)	2.51	(0.11)	13.97	(0.00)	1.00	(<0.05)	0.05	(>0.05)
		RIL	0.01	(0.91)	0.06	(0.80)	2.08	(0.15)	0.16	(>0.05)	0.01	(>0.05)
	E-7	P_1	0.27	(0.61)	1.63	(0.20)	9.61	(0.00)	0.36	(>0.05)	0.03	(>0.05)
		P_2	0.45	(0.50)	2.51	(0.11)	13.97	(0.00)	1.00	(<0.05)	0.05	(>0.05)
		RIL	0.01	(0.91)	0.06	(0.80)	2.08	(0.15)	0.16	(>0.05)	0.01	(>0.05)
Ⅱ	F-1	P_1	0.47	(0.49)	2.35	(0.13)	12.17	(0.00)	0.42	(>0.05)	0.04	(>0.05)
		P_2	0.01	(0.92)	0.00	(0.98)	0.07	(0.80)	0.07	(>0.05)	0.04	(>0.05)
		RIL	0.05	(0.82)	0.28	(0.59)	1.55	(0.21)	0.08	(>0.05)	0.00	(>0.05)

注:$U1^2$、$U2^2$、$U3^2$为均匀性检测统计量;nW^2为Smirnov检验统计量;Dn为Kolmogorov检验统计量。

Note: $U1^2$, $U2^2$, $U3^2$ indicated homogeneity test statistic; nW^2 was the Smirnov test statistic; Dn was the Kolmogorov test statistic.

根据P_1、P_2和RIL群体联合分离分析方法,候选模型从AIC值最小或者接近最小值中选择,低密度下的候选模型在环境Ⅰ和环境Ⅱ中分别是E-9、E-8、E-7和F-1;中密度下,环境Ⅰ和环境Ⅱ分别是E-9和D-1、E-9、H-5;高密度下环境Ⅰ和环境Ⅱ分别是E-9、E-7、E-8和D-1、E-9、F-2。对于AIC值相近的多个候选模型,需要对其进行适合性检验,选择显著水平个数最少的为最优遗传模型,个数相同的则选择AIC值最小的为最优遗传模型。结果表明,低密度下环境Ⅰ中最优遗传模型是E-9模型,环境Ⅱ中是

F-1模型(表3);中密度下环境Ⅰ、Ⅱ中最优遗传模型均为E-9模型(表4);高密度下环境Ⅰ、Ⅱ中最优遗传模型均为E-9(表5)。穗上叶叶面积在低密度下环境Ⅰ中E-9为最优遗传模型,环境Ⅱ中F-1为最优遗传模型,即3对加性上位性互作的主基因控制的遗传模式;在中密度、高密度下两个环境中其最优遗传模型为E-9模型,即2对抑制性主基因和微效多基因控制的加性遗传模型。

表4 中密度下两个环境群体遗传模型适合性检验

Table 4 The test for goodness-of-fit about genetic model in medium density treatment population

环 境 Environment	模型代码 Mode code	群 体 Population	$U1^2$		$U2^2$		$U3^2$		nW^2		Dn	
Ⅰ	E-9	P_1	0.01	(0.93)	0.00	(1.00)	0.12	(0.73)	0.07	(>0.05)	0.04	(>0.05)
		P_2	0.03	(0.87)	0.09	(0.76)	0.34	(0.56)	0.09	(>0.05)	0.02	(>0.05)
		RIL	0.01	(0.93)	0.18	(0.67)	4.09	(0.04)	0.13	(>0.05)	0.00	(>0.05)
Ⅱ	D-1	P_1	0.09	(0.76)	0.21	(0.65)	0.42	(0.52)	0.08	(>0.05)	0.06	(>0.05)
		P_2	0.03	(0.87)	0.02	(0.88)	0.00	(0.96)	0.11	(>0.05)	0.03	(>0.05)
		RIL	0.03	(0.86)	0.03	(0.86)	1.88	(0.17)	0.06	(>0.05)	0.01	(>0.05)
	E-9	P_1	0.33	(0.57)	0.54	(0.46)	0.51	(0.48)	0.11	(>0.05)	0.05	(>0.05)
		P_2	0.20	(0.66)	0.18	(0.67)	0.00	(0.99)	0.13	(>0.05)	0.03	(>0.05)
		RIL	0.01	(0.94)	0.22	(0.64)	2.51	(0.11)	0.08	(>0.05)	0.01	(>0.05)
	H-5	P_1	1.21	(0.27)	1.80	(0.18)	1.24	(0.27)	0.21	(>0.05)	0.04	(>0.05)
		P_2	0.29	(0.59)	0.34	(0.56)	0.05	(0.83)	0.14	(>0.05)	0.03	(>0.05)
		RIL	0.20	(0.66)	0.87	(0.35)	4.06	(0.04)	0.14	(>0.05)	0.01	(>0.05)

表5 高密度下两个环境群体遗传模型适合性检验

Table 5 The test for goodness-of-fit about genetic model in high density treatment population

环 境 Environment	模型代码 Mode code	群 体 Population	$U1^2$		$U2^2$		$U3^2$		nW^2		Dn	
Ⅰ	E-9	P_1	0.33	(0.57)	0.23	(0.63)	0.07	(0.79)	0.12	(>0.05)	0.06	(>0.05)
		P_2	5.57	(0.02)	4.32	(0.04)	0.68	(0.41)	0.77	(<0.05)	0.02	(>0.05)
		RIL	0.68	(0.41)	1.85	(0.17)	5.04	(0.03)	0.26	(>0.05)	0.01	(>0.05)
	E-8	P_1	15.12	(0.00)	11.75	(0.00)	1.83	(0.18)	1.52	(<0.05)	0.16	(>0.05)
		P_2	0.00	(0.96)	0.24	(0.62)	3.17	(0.08)	0.25	(>0.05)	0.01	(>0.05)
		RIL	4.21	(0.04)	2.03	(0.16)	5.05	(0.03)	0.61	(<0.05)	0.01	(>0.05)
	E-7	P_1	31.12	(0.00)	24.26	(0.00)	3.63	(0.06)	3.07	(<0.05)	0.28	(<0.05)
		P_2	26.01	(0.00)	25.04	(0.00)	0.07	(0.79)	2.83	(<0.05)	0.02	(>0.05)
		RIL	0.00	(0.57)	0.01	(0.92)	6.72	(0.01)	0.23	(>0.05)	0.02	(>0.05)
Ⅱ	D-1	P_1	0.04	(0.84)	0.10	(0.75)	0.24	(0.63)	0.14	(>0.05)	0.02	(>0.05)
		P_2	0.08	(0.78)	0.00	(0.99)	1.01	(0.32)	0.08	(>0.05)	0.01	(>0.05)
		RIL	0.09	(0.77)	0.11	(0.74)	6.15	(0.01)	0.19	(>0.05)	0.00	(>0.05)
	E-9	P_1	0.00	(0.95)	0.01	(0.94)	0.29	(0.59)	0.13	(>0.05)	0.02	(>0.05)
		P_2	0.00	(0.97)	0.05	(0.83)	0.97	(0.32)	0.07	(>0.05)	0.01	(>0.05)
		RIL	0.00	(0.99)	0.47	(0.50)	7.13	(0.06)	0.21	(>0.05)	0.00	(>0.05)
	F-2	P_1	0.19	(0.66)	0.01	(0.90)	1.49	(0.22)	0.16	(>0.05)	0.02	(>0.05)
		P_2	0.01	(0.94)	0.02	(0.88)	0.09	(0.77)	0.05	(>0.05)	0.01	(>0.05)
		RIL	0.07	(0.79)	0.54	(0.46)	3.59	(0.01)	0.15	(>0.05)	0.00	(>0.05)

2.4 穗上叶叶面积的最优模型遗传参数估计

通过SEA软件对不同密度下的最优遗传模型的成分分布参数进行估算和计算,发现在低密度下的一阶参数中环境Ⅰ的多基因的加性效应为-83.622,大于主基因的上位性互作效应-7.732,且都是负值,说明在低密度下叶面积的遗传方式受多基因的加性效应影响较多且能够使叶面积变小;环境Ⅱ中为三对主基因之间的上位性效应。二阶参数中环境Ⅰ的多基因的遗传率较主基因遗传率大,微效多基因在后代中起主要作用;环境Ⅱ中3对主基因的加性上

位性遗传模型中主基因遗传率为42.63%,多基因在后代中起主要作用(表6)。中密度、高密度下(表7、表8)两个环境中的遗传效应同低密度下的环境Ⅰ相似。

表6　低密度下两个环境群体E-9和F-1模型遗传参数估计值

Table 6　The estimates of genetic parameter of the leaf area above the uppermost ear in low density treatment

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	413.044	341.380	σ^2_p	4 317.619	4 136.079
d_a	–	52.997	σ^2_{mg}	66.727	1 763.211
d_b	–	−43.340	σ^2_{pg}	2 557.090	–
d_c	–	52.996	σ^2_e	1 693.802	2 372.869
i_{ab}	−7.732	52.369	h^2_{mg}(%)	1.550	42.630
i_{ac}	–	−43.963	h^2_{pg}(%)	59.220	–
i_{bc}	–	52.369			
i_{abc}	–	−43.346			
$[d]$	−83.622	–			

注:m为群体均值;d_a为主基因a加性效应;d_b为主基因b的加性效应;d_c为主基因c加性效应;i_{ab}为主基因a和b之间的上位性效应;$[d]$为多基因加性效应;σ^2_p为表型方差;σ^2_{mg}为主基因方差;σ^2_{pg}为多基因方差;σ^2_e为误差方差;h^2_{mg}为主基因遗传率;h^2_{pg}为多基因遗传率。下表同。

Note: m was the population mean; d_a, d_b, d_c were the additive effect of main gene a, b, c respectively; i_{ab} was theepistatic effect of main gene a and b. $[d]$ was the additive effect of polygene. σ^2_p was the phenotypic variance. σ^2_{mg} was the main gene variance. σ^2_{pg} was the polygene variance. σ^2_e wasthe error variance. h^2_{mg}(%) and h^2_{pg}(%) were main genes and polygenes variance respectively. The same below.

表7　中密度下两个环境群体E-9模型遗传参数估计值

Table 7　The estimates of genetic parameter of the leaf area above the uppermost ear in medium density treatment

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	441.657	381.238	σ^2_p	4 846.101	3 882.287
i_{ab}	10.367	23.737	σ^2_{mg}	92.167	339.755
$[d]$	−26.690	33.051	σ^2_{pg}	2 173.869	230.942
			σ^2_e	2 580.064	3 311.591
			h^2_{mg}(%)	1.900	8.750
			h^2_{pg}(%)	44.860	5.950

表8　高密度下两个环境群体E-9模型遗传参数估计值

Table 8　The estimates of genetic parameter of the leaf area above the uppermost ear in high density treatment

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	439.532	365.897	σ^2_p	4 976.324	3 350.287
i_{ab}	−5.237	18.767	σ^2_{mg}	41.335	198.574
$[d]$	−49.925	30.030	σ^2_{pg}	1 667.037	1 136.180
			σ^2_e	3 267.952	2 015.533
			h^2_{mg}(%)	0.980	5.930
			h^2_{pg}(%)	33.350	33.910

3　结论与讨论

穗上叶的表型数据在两个环境中有着极显著的差异,环境的光、温、气、热和密度差异对植株的表型有着很大影响,在育种中应充分考虑环境和密度效应对表型的影响。穗上叶性状的遗传力均较高,其

家系材料具有较强的遗传基础，可以在世代的早期对材料进行选择，从而提高育种效率。

环境、家系、密度以及他们之间的互作对穗上叶的表型影响显著。环境效应作为决定植物性状表型不可缺少的一部分，在大田数据调查中有选择性的淘汰一些异常的植株。为了更好地反映材料自身的基因差异，在QTL定位中可利用最优线性无偏估计降低其他因素的干扰。家系间、环境和家系间的互作也验证了性状的表型是由基因、环境以及基因与环境之间的互作所决定的；密度与环境间的互作对穗上叶的表型产生了极显著的影响，说明了密度作为逆境的一部分，对植物表型有着很大的影响。在高密度育种中，应充分考虑密度效应对玉米株型生理生态的影响，选择最适宜的种植密度，合理地进行高密度和理想株型育种。相关分析中发现，穗上叶间的相关关系与前人研究不尽相同[20~22]，说明穗上叶间的相关关系会因种植群体以及环境的不同而发生变化。

数量性状受大量的微效多基因调控，这些微效多基因构成了数量性状的多基因系统[23]。研究发现，大多数数量性状是受主基因和微效多基因系统共同影响的[24,25]。试验采用盖钧镒提出的主基因+多基因混合遗传模型，该方法在很多作物上已得到广泛应用[26~28]。利用章元明所提供的多群体联合分离分析软件包SEA，利用联合群体对穗上叶叶面积进行联合分离分析，发现在低、中、高3个密度下的环境Ⅰ最优遗传模型均为E-9模型，即2对抑制性主基因和多基因控制的加性互作遗传，多基因遗传率在0.33～0.59，穗上叶叶面积主要由微效多基因控制，在大田育种中应采用轮回选择积累有利等位基因来获得优良材料；在低密度下环境Ⅱ的最优遗传模型是F-1模型，即3对主基因控制的加性上位性遗传方式，此时叶面积主要由主基因控制，遗传率为0.43。在中密度和高密度下的环境Ⅱ中最优遗传模型均为E-9模型，遗传特性与低、中、高3个密度下的环境Ⅰ相同。同材料在不同密度下的互作有着很大关系，密度的差异会导致控制材料表型的基因出现选择性表达，在大田育种中，应针对不同的环境密度因素制定不同的育种方法对穗上叶叶面积进行遗传改良，从而提高育种效率。

参考文献：

[1] 蔡一林，王久光，孙海燕，等．玉米几个株型性状的遗传模型及其与穗粒性状的典型相关分析[J]．作物学报，2002，28(6)：829-834．
Cai Y L, Wang J G, Sun H Y, et al. Genetic model of several Plant-type characters and their canonical correlation with ear-kernel characters in maize[J]. Acta Agronomica Sinica, 2002, 28(6): 829-834. (in Chinese)

[2] 路 明，周 芳，谢传晓，等．玉米杂交种掖单13号的SSR连锁图谱构建与叶夹角和叶向值的QTL定位与分析[J]．遗传，2007，29(9)：1131-1138．
Lu M, Zhou F, Xie C X, et al. Construction of a SSR linkage map and mapping of quantitative trait loci(QTL) for leaf angle and leaf orientation with an elite maize hybrid[J]. Hereditas, 2007, 29(9): 1131-1138. (in Chinese)

[3] 于永涛，张吉民，石云素，等．利用不同群体对玉米株高和叶片夹角的QTL分析[J]．玉米科学，2006，14(2)：88-92．
Yu Y T, Zhang J M, Shi Y S, et al. QTL Analysis for plant height and leaf angle by using different populations of maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2006, 14(2): 88-92. (in Chinese)

[4] 王元永，段民孝，邢锦丰，等．玉米理想株型育种的研究进展与展望[J]．玉米科学，2008，16(3)：47-50．
Wang Y Y, Duan M X, Xing J F, et al. Progress and prospect in Ideal plant type breeding in maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2008, 16(3): 47-50. (in Chinese)

[5] 丰 光，刘志芳，李妍妍，等．中国不同时期玉米单交种的产量变化[J]．中国农业科学，2010，43(2)：277-285．
Feng G, Liu Z F, Li Y Y, et al. Study on thetrends in yield change of maize single cross hybrids in different periods in China[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(2): 277-285. (in Chinese)

[6] Ku L X, Zhao W M, Zhang J, et al. Quantitative trait loci mapping of leaf angle and leaf orientation value in maize(*Zea mays* L.)[J]. Theor. Appl. Genet., 2010, 121: 951-959.

[7] Li C, Li Y, Shi Y, et al. Genetic control of the leaf angle and leaf orientation value as revealed by ultra-high density maps in three connected maize populations[J]. PLoS One, 2015, 10(3): 0121624. doi: 10.1371/journal.pone.0121624.

[8] Zhang J, Ku L X, Han Z P, et al. The *ZmCLA*4 gene in the qLA4-1 QTL controls leaf angle in maize (*Zea mays* L.)[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(17): 5063-5076.

[9] 丰 光，景希强，李妍妍，等．玉米穗上叶与主茎夹角性状的数量遗传[J]．玉米科学，2012，20(1)：53-56，66．
Feng G, Jing X Q, Li Y Y, et al. Quantitative genetic study on the traits of leaf angle above the uppermost ear in maize[J].Journal of Maize Sciences, 2012, 20(1): 53-56, 66. (in Chinese)

[10] 马 娟，王铁固，张怀胜，等．玉米穗三叶叶面积主基因+多基因遗传模型分析[J]．河南农业科学，2012，41(4)：25-28．
Ma J, Wang T G, Zhang H S, et al. Genetic analysis on three leaves area near the ear by mixed inheritance model of major genes and polygenes in maize[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2012, 41(4): 25-28. (in Chinese)

[11] 马 娟，王铁固，张怀胜，等．玉米叶夹角、叶向值主基因+多基因遗传模型分析[J]．河南农业科学，2012，41(5)：15-19．
Ma J, Wang T G, Zhang H S, et al. The major genes plus polygenes genetic analysis on leaf angle and leaf orientation value in maize[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2012, 41(5): 15-19. (in Chinese)

[12] 刘 伟．种植密度对高产夏玉米产量及生理特性影响的研究

[D]. 山东农业大学硕士学位论文,2011.

[13] 王铁固,赵新亮,张怀胜,等. 种植密度对玉米穗上叶及灌浆速率的影响[J]. 贵州农业科学,2012,40(3):75-78.
Wang T G, Zhao X L, Zhang H S, et al. Effects of planting density on leaf traits and filling velocity of maize[J]. Journal of Guizhou Agricultural Sciences, 2012, 40(3): 75-78. (in Chinese)

[14] 杨国虎,李　新,王承莲,等. 种植密度影响玉米产量及部分产量相关性状的研究[J]. 西北农业学报,2006,15(5):57-60,64.
Yang G H, Li X, Wang C L, et al. Study on effects of plant densities on the yield and the related characters of maize hybrids[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2006, 15(5): 57-60, 64. (in Chinese)

[15] Gai J Y, Wang J K. Identification and estimation of a QTL model and its effects[J]. TAG Theoretical and Applied Genetics, 1997, 97: 1162-1168.

[16] 盖钧镒. 植物数量性状遗传体系[M]. 科学出版社,2003.

[17] 曹锡文,刘　冰,章元明,等. 植物数量性状分离分析Windows软件包SEA的研制[J]. 南京农业大学学报,2013,36(6):1-6.
Cao X W, Liu B, Zhang Y M, et al. SEA: a software package of segregation analysis of quantitative traits in plants[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2013, 36(6): 1-6. (in Chinese)

[18] 李洪戈,余坤江,郭婷婷,等. 甘蓝型油菜无花瓣性状的主基因+多基因遗传分析[J]. 江苏农业学报,2014,30(2):253-258.
Li H G, Yu K J, Guo T T, et al. Genetic analysis of apetalous trait in brassica napus using mixed model of major gene and polygene [J]. Jiangsu Journalof Agricultural Sciences, 2014, 30(2): 253-258. (in Chinese)

[19] Hallauer R A, Miranda F O. Quantitative genetics in maize breeding[J]. Handbook of Plant Breeding, 1988: 468.

[20] OkeBaute, DorotaHLi C, Li Y, et al. Genetic control of the leaf angle and leaf orientation value as revealed by ultra-High density maps in three connected maize populations[J]. PLoS One, 2015, 10 (3): 0121624.

[21] Jerman, Frederik Coppens, et al. Correlation analysis of the transcriptome of growing leaves with mature leaf parameters in a maize RIL population[J]. Genome Biology, 2015, 16: 168.

[22] Zheng Z P, Liu X H, et al. QTL identification of ear leaf morphometric traits under different nitrogen regimes in maize[J]. Genet. Mol. Res., 2013, 12(4): 4342-435.

[23] 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 Genetics Sinaica, 1997, 24(5): 432-440. (in Chinese)

[24] Wang J, Gai J. The inheritance of resistance of soybeans to Agromyzidbeanfly(Melanagromyzasojae Zehntner)- Mixed major gene and polygenes genetic analysis[J]. Euphytica, 2001, 122: 9-18.

[25] 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.

[26] 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):18-20.
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 Agronomica Sinica, 2008, 34(10): 18-20. (in Chinese)

[27] 庞红喜. 穗重型小麦发育特性及穗粒重性状的遗传模型研究[D]. 西北农林科技大学博士学位论文,2012.

[28] 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 strain SC-3 and mapping related QTL in soybean[J]. Soybean Science, 2012, 31(4): 511-516. (in Chinese)

(责任编辑:朴红梅)