

文章编号: 1005-0906(2004)04-0016-05

玉米营养品质的遗传研究与育种进展

柯永培^{1,2}, 石海春², 杨志荣¹

(1. 四川大学生命科学学院, 成都 610064; 2. 四川农业大学农学院, 雅安 625014)

摘要: 概述了我国玉米子粒营养品质的现状, 对主要营养品质性状蛋白质、脂肪和淀粉含量及组成的遗传及其与产量之间的相关性、分子标记与基因定位以及营养品质育种的研究进展进行了综述。并提出了国内玉米营养品质研究存在的问题与对策。

关键词: 玉米; 营养品质; 遗传; 分子标记; 品质育种

中图分类号: S513.033

文献标识码: A

Advancement on Genetic Study and Breeding of Nutritional Quality in Maize

KE Yong-pei^{1,2}, SHI Hai-chun², YANG Zhi-rong¹

(1. College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610064, China;

2. Agronomy College, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China)

Abstract: This article described the current status of nutritional quality of maize kernels in China. The studies and advances on inheritance of nutritional quality traits including protein, oil and starch content and their composition and correlations with grain yield, molecular markers, gene locating, and breeding of nutritional quality, have been reviewed. The weakness of studies on maize nutritional quality in China and the corresponding strategy have been brought out.

Key words: Maize; Nutritional quality; Inheritance; Molecular marker; Quality breeding

品质是产品对使用目的的适合性。玉米子粒营养品质泛指玉米子粒中所含的营养成分, 如蛋白质、脂肪、淀粉以及各种维生素、矿质微量元素的含量及质量等。包括蛋白质中所含的人畜必需氨基酸如赖氨酸含量, 脂肪中所含的不饱和脂肪酸如亚油酸含量, 淀粉中所含支链淀粉与直链淀粉的比例, 有益矿质微量元素如 Zn、Se, 有害重金属元素如 As、Pb 的含量等等。玉米子粒营养品质对其作为粮食、饲料、化工和医药原料的质量均有很大影响。

1 我国玉米子粒营养品质现状

张泽明等(1997)对不同年代生产上大面积推广的 8 个代表性玉米杂交种子粒的营养成分测定结果表明, 我国玉米子粒中蛋白质、脂肪、淀粉、糖分、灰

分及其它无法测定的成分的平均含量为 10.57%、4.24%、70.52%、1.23%、1.42% 和 12.02%; 并指出自 20 世纪 60 年代以来, 我国玉米子粒中蛋白质和脂肪的含量都有明显的下降趋势。据白永新等(2003)对 1998~2001 年通过国家审定的 51 个玉米新杂交种品质分析结果, 粗蛋白质平均含量为 9.91%, 赖氨酸 0.296%, 粗脂肪 4.48%, 粗淀粉 70.64%, 认为淀粉和脂肪含量在逐步提高, 而蛋白质含量有缓慢下降的趋势, 赖氨酸则基本稳定在一个较低的水平。

傅绍清等(1992)对我国 20 个省(区)的 608 份玉米子粒测定表明, 我国玉米平均亚油酸含量为 46.67%, 油酸 34.18%, 棕榈酸 15.02%, 硬脂酸 2.25%, 亚麻酸 1.31%, 花生酸 0.33%, 不饱和脂肪酸之和为 82.16%; 指出亚油酸及不饱和脂肪酸含量具有北方省(区)高南方省(区)低的趋势, 而油酸及饱和脂肪酸含量则相反。我国玉米中 Se、Zn 的参考含量分别为 0.003~0.06 mg/g 和 12.7~37.5 mg/g, 而 As、Pb、Cd、Hg 等重金属元素的含量较低, 分别为 0.072~0.4、0.26、0.025 和 3.70~6.50($\times 10^{-3}$) mg/g (廖自基, 1989)。可见, Se、Zn、As 和 Hg 含量品种间差

收稿日期: 2004-11-09

基金项目: 四川省“十五”育种攻关项目; 四川省科技厅应用基础研究项目

作者简介: 柯永培(1963-), 男, 四川内江人, 副教授, 在读博士, 主要从事作物遗传育种教学、玉米遗传育种研究及新品种推广应用工作。Tel: 028-84504809(0)

E-mail: keyp169@163.com office@sauzhseeds.com

异大。

2 玉米子粒主要营养品质性状的遗传研究

2.1 蛋白质含量及其组成的遗传

East 等(1920)的早期研究表明,玉米蛋白质含量的积累表现为一种复杂的数量性状,受多基因控制,低蛋白质含量为部分显性。Frey(1949)研究指出,低蛋白质含量为显性,至少有 22 个基因控制蛋白质含量,但其中只有几个是主效基因,其余为修饰基因。大量研究表明,子粒蛋白质含量是一个受多基因控制的数量性状,刘治先等(1996)综述了影响玉米蛋白质合成及其调节的有关遗传基因。据 Dudley (1992)估计,影响蛋白质含量的基因大约有 173 个,这些基因大部分具累加效应。

蛋白质品质由必需氨基酸和非必需氨基酸之间的关系决定,增加必需氨基酸含量对人和单胃动物是非常重要的。Mertz(1964)发现了一个由单隐性基因(α_2)控制的子粒胚乳突变体,其蛋白质中醇溶蛋白含量由普通玉米的 55.1%降至 22.9%,谷蛋白的含量则由 31.8%提高到 50.1%,同时蛋白质中赖氨酸含量提高了 69%。随后,Nelson 等(1965)又发现了具有同样作用的 β_1 系列基因。研究表明,二者的表现虽然很相似,但其遗传不同。 α_2 是简单遗传的隐性基因,而 β_1 尽管也是隐性的,但有可能表现为半显性现象。 β_1 引起的赖氨酸含量变动范围大大超过了 α_2 ,但在某些遗传背景下,只有 β_1 等位基因纯合时,其增加赖氨酸含量的作用才能表现出来。

1969 年 Paez 发现了一种具有 α_2 基因的半硬质胚乳材料,在赖氨酸含量上与粉质胚乳 α_2 材料没有多大区别。一些研究表明, α_2 基因位点的修饰基因是一个多基因系统,在硬度的表达上呈现部分显性遗传。在不同的遗传背景中,修饰基因对蛋白质含量和成分的影响是不同的,某些遗传背景中的硬质胚乳并未显著影响 α_2 蛋白质含量和赖氨酸含量。

2.2 脂肪含量及其组成的遗传

1896 年,美国伊利诺斯州农业试验站在进行高蛋白品种选育的同时,以“波尔白”为材料进行了玉米子粒含油量的遗传研究。他们估计至少有 54 个基因位点与含油量有关,说明玉米子粒含油量是受多基因控制的数量性状。Pamin 等(1986)在对 NB 和 NK 群体的含油量和脂肪酸组分进行全同胞家系选择时发现,在 NB 群体中含油量和亚油酸含量的现实遗传力分别为 0.75 和 0.80,在 NK 群体中则分别为 0.90 和 1.17。Misevic 等(1989)用含油量 5%~18%

的 6 个玉米群体进行双列杂交研究表明,含油量的加性遗传效应远比非加性效应重要。据 Dudley (1977)估计,控制油分含量高低的基因数目大约是 69 个,这些基因的作用大部分是累加效应,少数为显性或调节作用。

玉米油的主要成分是脂肪酸,尤其是油酸和亚油酸总含量接近 80%,亚油酸为必需脂肪酸。各种脂肪酸的相对含量决定了玉米油的特性和品质,优质玉米油含较多的油酸、亚油酸,较少的棕榈酸、硬脂酸和亚麻酸。Jellum(1966)研究表明,脂肪酸的遗传主要受加性基因控制。Alexander(1977)用高油群体 IHO 姊妹交得到的近交系“R84”进行研究,认为油脂中亚油酸含量受单基因(Ln)控制,以后有人认为是由几个简单基因控制的。Widstrom 研究表明,棕榈酸、油酸和亚油酸含量的遗传以加性效应为主;而硬酸以加性和显性效应共同控制。Plewa 等用单体发现第 2 条染色体上有一个影响亚油酸合成的基因。Shadley 等用三体及 B—A 转座系统发现第 5 条染色体长臂上有一个影响油酸、亚麻酸含量的基因。估计控制脂肪酸合成及结构的基因数目,大约为 20~30 个(刘治先,1996)。

2.3 淀粉含量及其组成的遗传

玉米淀粉 85%以上存在子粒胚乳中,因此胚乳突变体可以不同程度地改变子粒碳水化合物的数量和质量。已经发现许多表现隐性遗传的单基因胚乳突变体,并把它定位在玉米细胞遗传学的图谱中。影响子粒淀粉含量的突变基因主要有 ae 、 du 、 su_2 、 wx 等。庄铁成等(1996)综述了这些胚乳突变基因的作用及其互作关系,如纯合的隐性基因 ae 可以把直链淀粉提高到 55%~65%,甚至达到 80%,而直链淀粉是生产光解膜的上佳原料。 ae 基因虽然可以显著提高直链淀粉的含量,但它却引起子粒总淀粉含量的下降和含水量的增加。

HoLden 和 Nelson 分别比较了若干胚乳突变基因型在子粒发育时期的碳水化合物组份的变化,结果发现某些基因可以显著降低胚乳组织中的淀粉含量,如 bt_1 、 bt_2 、 sh_2 、 su_1 等;有些不导致胚乳淀粉含量下降或降低较少,如 wx 、 su_2 、 du 、 ae (段民孝等,2002)。Dunn 等人报道了一个玉米三隐性突变体(du 、 su 、 su_2)中直链淀粉含量达 77%,但这个三隐性突变体中的总淀粉含量明显减少(庄铁成等,1996)。

3 玉米子粒主要营养品质性状的数量遗传参数研究

以高赖氨酸玉米(QPM)为材料,汪黎明等(1989)

分析了后代子粒性状的遗传力和配合力,指出品质性状的一般配合力远比特殊配合力重要,硬质度和脂肪含量的遗传力较高,赖氨酸和蛋白质含量的遗传力居中。张秋芝等(2000)也指出,在 σ_2 背景下蛋白质含量遗传力较高,加性方差明显大于非加性方差,一般配合力远比特殊配合力重要,这说明玉米蛋白质含量及其杂种优势主要受加性基因影响,应重点选择一般配合力高的自交系作亲本。而孔繁玲等(1991)研究高赖氨酸玉米自交系的遗传潜势及其利用时指出,我国北方现已育成的高代优良自交系群体中品质性状主要表现为一般配合力方差,但特殊配合力方差也很重要。刘仁东(1994)研究指出,赖氨酸和油分含量的加性方差比显性方差重要得多,而蛋白质的显性方差起重要作用;3个性状的成分含量与成分含量的 GCA 效应的相关系数、决定系数和 b 值表明,油分含量的加性方差最高,赖氨酸含量次之,蛋白质含量的加性方差最低。

以微效多基因控制的普通玉米为材料,祁新等(2001)研究指出,赖氨酸含量的遗传符合加性-显性模型,淀粉含量、油分含量、蛋白质含量符合加性-显性-上位性模型,4个品质性状的遗传方式均以加性效应为主。王振华等(1998)分析了普通玉米4个主要品质性状的杂种优势,表明淀粉含量的杂种优势最高,其次是油分含量,而蛋白质和赖氨酸含量则呈现负的杂种优势,各性状不同组合的杂种优势存在较大变异。周正卿等(1990)研究发现,杂种 F_1 的赖氨酸含量低于双亲,具有负优势,与双亲平均值显著相关,遗传力偏低,赖氨酸含量具有一定程度的遗传变异,可以通过选择而提高。

4 玉米子粒主要营养品质性状及其与产量之间的相关性和选择方案研究

以单隐性基因 σ_2 控制的高赖氨酸玉米为材料,蒋基建等(1987)研究指出,蛋白质含量与赖氨酸含量呈负相关趋势,蛋白质与色氨酸含量呈负相关;而 Arolnd(1977)、宋同明(1984)、蓝希骞(1999)等却研究指出,蛋白质含量和赖氨酸含量呈明显的正相关。多数研究表明,玉米的蛋白质含量、赖氨酸含量与子粒产量之间存在着负相关关系。但 Coerts(1978)、蒋基建(1987)研究指出,子粒产量与蛋白质含量及赖氨酸含量之间并无显著性相关,这说明在提高产量的同时,提高蛋白质含量、改善蛋白质品质是完全可能的。而蓝希骞(1999)研究指出,蛋白质含量与各产量性状相关不显著,赖氨酸含量与各产量性状呈负相关,且多数达显著或极显著水平,增加回交次数对提

高蛋白质含量有较明显的效果,但轮回亲本不良性状的负面影响有所增强。

普通玉米方面,王振华等(1998)研究指出,普通玉米蛋白质、赖氨酸及油分含量的亲本相关达显著或极显著,在亲本组配时应注意高值亲本的选择;蛋白质含量的中亲优势与赖氨酸含量的中亲优势呈显著正相关,而蛋白质、赖氨酸含量的中亲优势与淀粉含量的中亲优势呈显著的负相关,油分含量的中亲优势与百粒重的中亲优势达正的显著相关。侯建华等(2002)研究表明,玉米子粒的蛋白质与粗脂肪含量存在着极显著的正相关关系,而蛋白质含量与粗淀粉含量间呈显著的负相关;蛋白质和粗脂肪含量与单株产量存在着极显著的负相关关系,总淀粉含量与单株产量间呈显著正相关;从而认为通过一定的育种途径可以将高蛋白高产、高蛋白高油、高油高产、高淀粉高产与矮秆早熟等性状相结合。金一等(2003)通过对12个品质性状的遗传相关研究及分析后认为,提高粗蛋白、粗脂肪和粗淀粉含量均以直接选择为好。

5 玉米子粒主要营养品质性状的分子标记与基因定位

近十多年来,由于分子生物学技术的迅猛发展,各种新的分子标记技术大量用于基因定位(李向拓等,2004;王天宇等,2000;杨俊品等,1999;Schon, et al, 1994; Sughrue, et al, 1994),对传统的性状标记、细胞学标记、生化标记位点不断进行补充、修订和完善。Goldman 等(1993)利用 RFLP 分析技术,发现了22个控制蛋白质的 QTL 位于10个染色体臂上,19个淀粉 QTL 位于9个染色体臂上,并且 QTL 有聚集现象;位于3L的 QTL 与 sh2 位点连锁。Goldman 等(1994)利用100个 RFLP 位点分析,发现子粒油分的25个标记,分布于13个染色体臂上,主要 QTL 位于2L、4L、6L 和 8L 上。

Berke 等(1995)对 IHO $\times$ ILO 的200个 S_1 研究表明,子粒营养成分含量在2、3、9、10染色体上的4个区域同子粒性状相关,IHO 在这些位点上的等位基因具有高油、高蛋白、低淀粉含量的特点,其中两个位点增加粒重,另外两个位点降低粒重。Alrefai 等(1995)发现了软脂酸位于12个区域的15个 QTL,硬脂酸位于10个区域的17个 QTL,油酸位于8个区域的12个 QTL,亚油酸位于8个区域的17个 QTL。一个可以解释油酸和亚油酸表型变异63%的 QTL 与染色体6上的 umc65 紧密连锁,其区域为 linoleic acid1 位点的定位区(王天宇等,2000)。

杨文鹏 (1998) 以具有奥帕克-6 基因遗传背景的、已知基因型的透明与不透明子粒的四类玉米作试材,用玉米第 8 染色体 RFLP 连锁图上的部分标记作探针,通过多态性、连锁性和实用性的实验分析,筛选出与奥帕克-6 位点连锁的 3 个 RFLP 标记,即 BNL 9.44, BNL 9.08 和 BNL 7.08。柯枫英等(1999)运用 RAPD 技术,以 4 种不同遗传背景的近等基因系为材料,共筛选 356 个随机引物,发现了 3 个 RAPD 标记与 *du* 基因紧密连锁。

6 玉米子粒营养品质的育种研究进展

关于玉米蛋白质和油分的研究和遗传改良,19 世纪末美国依利诺斯州开始对玉米品种波尔白进行研究,经长达 70 代的选择,使蛋白质和油分含量分别提高了近 1.5 倍和 2.5 倍,但其中醇溶蛋白高、赖氨酸含量低、营养价值低,产量也显著降低(Dudley, 1976)。到 1989 年已选择 93 代,玉米子粒的含油量从最初的 4.68% 提高到 22.0% 或降为 0.1%(刘治先, 1996)。Zuber(1975)通过轮回选择的方法提高玉米赖氨酸含量,从而获得了普通基因型控制的硬粒型的高赖氨酸玉米。

自 *o2* 单隐性基因被发现以来,美国便开始大量研究和选育高赖氨酸玉米,使赖氨酸含量比普通玉米提高 1 倍以上,但由于不良性状的遗传连锁问题而未能大面积使用。CIMMYT 通过长期的研究和改良,利用修饰基因选育出硬质、半硬质胚乳的高赖氨酸玉米(QPM),在墨西哥等国推广应用,效果较好,但也存在一些局限(石德权等,1982)。

中国农科院和北京农业大学等单位自 1970 年代开始引进 *o2* 群体进行研究,通过转育和选择鉴定,选育出了赖氨酸含量超过 0.4% 的半硬质高赖氨酸品种,如中单 206 (李竞雄等,1980; 石德权等, 1982)、鲁玉 13 号等,但因产量较低及感染穗腐病等问题,未能大面积推广。1990 年代末,中国农科院育成了半硬质胚乳的优质蛋白玉米(QPM)杂交种中单 9409,北京农业大学育成了高油玉米高油 115 等品种,解决了大部分优质性状与高产及抗性之间的矛盾,目前在生产上逐年扩大推广面积。但就普通玉米而言,国内对其营养品质的遗传育种及应用研究长期以来进展不大。

7 国内玉米营养品质研究存在的问题与对策

(1)从选材上看,多以单隐性突变基因 *o2* 控制的

高赖氨酸玉米为材料,得到了许多有益的结果,但从育种实践和应用来看成效不大。就其原因,一是因为目前很多普通玉米的品质与高蛋白、高赖氨酸玉米相比较,单就其蛋白质和赖氨酸等的总产量来看,相差并不很大,因为高蛋白和高赖氨酸玉米的单产一般比普通玉米要低;二是因为单隐性基因 *o2* 控制的软质胚乳玉米一般多表现出子粒含水量较高、子粒易碎、易感病等不良遗传特性。

我国玉米地方品种中的优质资源特别丰富(顾晓红,1997)。我们认为,充分筛选、研究和利用现有普通玉米多基因品质资源,走提高品质与产量同时并举的技术路线,以提高单位面积玉米的总营养价值,不失为当前品质育种的一条重要途径。因此,对普通玉米品质性状遗传的深入研究和改良利用,可能会克服利用单基因品质性状而带来的不良性状的遗传连锁问题,探索出选育优质高产普通玉米杂交种的新途径,这可能是优质玉米选育利用的又一发展方向。

(2)研究选择的性状指标有限。多数只研究报道玉米的粗蛋白、粗脂肪、淀粉和赖氨酸含量 4 个指标,而对玉米子粒的蛋白质品质(赖氨酸除外)、脂肪品质和淀粉品质等性状的研究报道较少。玉米营养品质的含义是多方面的,所以我们认为除了对上述 4 个指标进行研究外,还应该对玉米子粒的其它氨基酸成分、脂肪酸的组成及直链淀粉与支链淀粉比例等指标进行详细的研究。

(3)在研究方法上,目前国内的研究多采用数量遗传学方法,集中在优质蛋白玉米(QPM)的品质性状方面,研究其配合力、遗传组成、遗传力以及它们之间的相关性等,国内采用分子遗传学方法对这些性状研究则更少。因此,以后有必要结合多种方法对普通玉米主要品质性状的数量遗传参数、QTL 定位等进行全面系统的研究,为分子标记辅助选择(MAS)奠定基础。

(4)在育种目标与方法上,育种目标只考虑单一或少数品质性状,而忽视了对优良品种单位面积总营养价值的综合评价标准;育种方法传统,鉴定不准确,育种效率低,育成的优质品种少,推广面积不大。所以,我们在以后的研究中,应更加注重对普通玉米由多基因控制的综合品质性状的系统研究,多个品质性状与产量并重选育,改进育种方法和分析鉴定技术,提高育种效率,达到既改善品质又提高产量的目的,以提高单位面积玉米的总营养价值和经济效益。

参考文献:

- [1] 白永新,陈保国,张润生,等.普通玉米品质育种的现状分析与综合评价[J].玉米科学,2003,11(2):50-53.
- [2] 段民孝,赵久然,王元东,等.玉米子粒淀粉研究进展[J].玉米科学,2002,10(1):29-32.
- [3] 顾晓红.中国玉米种质资源品质性状的分析与评价[J].玉米科学,1997,6(1):14-16.
- [4] 傅绍清,胡述楫,胡人卫,等.我国玉米子粒脂肪酸含量研究[J].作物学报,1992,18(3):222-228.
- [5] 侯建华,郑红丽,杨丽君,等.玉米种质资源品质性状与主要农艺性状相关性分析[J].内蒙古农业大学学报,2001,22(2):71-74.
- [6] 蒋基建,李虎林,朴贤洙,等.玉米子粒氨基酸含量间相关和配合力分析[J].延边农学院学报,1987,(1):1-14.
- [7] 金一,潘相文,王振华,等.玉米品质性状的遗传相关和选择方案研究[J].中国农业科学,2003,36(7):851-855.
- [8] 柯枫英,石永刚,郑用链,等.玉米淀粉修饰基因 *du* 的 RAPD 标记研究[J].作物学报,1999,25(1):1-7.
- [9] 孔繁玲,张树光,韩立新,等.高赖氨酸玉米的遗传潜势及其利用[J].中国农业科学,1991,24(6):11-19.
- [10] 蓝希鸾.高蛋白与高赖氨酸玉米杂交后代主要产量和品质性状遗传及选育[J].北京农业科学,1999,17(3):7-10.
- [11] 李竞雄,石德权,吴秀琴,等.高赖氨酸玉米杂交种的选育[J].中国农业科学,1980(1):23-29.
- [12] 李向拓,毛建昌,吴权明.分子标记在玉米育种中的应用[J].玉米科学,2004,12(1):26-29.
- [13] 廖自基.环境中微量重金属元素的污染危害与迁移转化[M].北京:科学出版社,1989.
- [14] 刘仁东.玉米子粒蛋白质、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.
- [15] 刘治先.玉米油和优质油玉米育种[J].玉米科学,1996,4(3):23-26.
- [16] 刘治先,Allen D Wright.玉米胚乳蛋白质及氨基酸遗传控制的研究现状[J].山东农业科学,1996,(1):8-13.
- [17] 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.
- [18] 石德权,李竞雄.硬质胚乳高赖氨酸玉米的选育研究[J].中国农业科学,1982,(4):1-6.
- [19] 宋同明.对奥帕克-2 玉米胚乳透明度的目测选择与营养品质改进的相互关系[J].作物学报,1984,10:223-228.
- [20] 汪黎明,石德权,刘仁东,等.高赖氨酸玉米主要品质性状的配合力分析[J].作物学报,1994,20(4):446-452.
- [21] 王天宇,黎裕.分子标记技术在玉米基因定位和辅助选择中的应用[J].玉米科学,2000,8(4):3-8.
- [22] 王振华,王义波,王永普,等.普通玉米主要品质性状的杂种优势及优势相关分析[J].玉米科学,1998,6(3):25-28.
- [23] 杨俊品,荣廷昭.玉米数量性状 RFLP 分子标记研究进展[J].玉米科学,1999,7(1):18-24.
- [24] 杨文鹏.与玉米奥帕克-6 位点连锁的 RFLP 标记[J].作物学报,1998,24(1):34-41.
- [25] 张秋芝,郝玉兰.奥帕克-2 背景下玉米蛋白质含量的配合力分析[J].北京农学院学报,2000,15(2):1-5.
- [26] 张泽民,于正坦,牛连杰,等.不同年代玉米杂交种子粒营养成分的分析[J].中国农学通报,1997,13(4):11-13.
- [27] 周正卿,等.普通玉米子粒蛋白质和赖氨酸含量的遗传和相关研究[J].河北农业技术师范学院学报,1990,4(2):27-32.
- [28] 庄铁成,王月,李中华,等.高淀粉玉米的遗传与育种[J].玉米科学,1996,4(4):12-14,36.
- [29] Alexander D E. High oil corn: current status of breeding and utilization [C]. In Proc, 13th Annual Illinois Corn Breeders School, Urbana, IL1-9, 1977.
- [30] Alrefai R, Berke T G and Rocheford T R. Quantitative trait locus analysis of fatty acid concentrations in maize [J]. Genome, 1995, 38: 894-901.
- [31] Arnold J M. Interrelations among protein, lysine, oil, certain mineral element concentration and physic kernel characteristics in two maize populations [J]. Crop Sci., 1977, 17(3): 421-425.
- [32] Berke T G, Rocheford T R. Quantitative trait loci for flowering, plant ear height and kernel traits in maize [J]. Crop Sci., 1995, 35: 1542-1549.
- [33] Coerts P G. Correlation studies on some grain quality and agronomic characters in the collection of maize from andean [J]. Crop Improvement, 1978, 5(1): 77-80.
- [34] Dudley J W, Lambert R J and Alexander D E. Seventy generations of selection for oil and protein concentration on maize kernel [J]. Crop Sci., 1976, 181-212.
- [35] Dudley J W. Seventy-six generations of selection for oil and protein percentage in maize [C]. In Proc. Int. Conference on Quantitative Genetics, Ames, IA, 1977. 459-473.
- [36] Dudley J W, and R J Lambert. Ninety generations of selection for oil and protein in maize[J].Maydica, 1992. 37: 81-87.
- [37] East E M and D F Jones. Genetic studies on the protein content of maize [J].Genetics, 1920, 5: 543-610.
- [38] Frey K J. The inheritance of protein and certain of its components in maize[J]. Agro. J., 1949, 41: 113-117.
- [39] Goldman I L, et al. Quantitative trait loci influencing protein and starch concentration in Illinois long-term selection maize strains [J]. Theo. App. Genet, 1993, 87: 217-224.
- [40] Goldman I L, Rocheford T R, Dudley J W. Molecular marker associated with maize kernel oil concentration in an Illinois high protein and Illinois low protein cross [J]. Crop Sci., 1994, 34: 908-915.
- [41] Jellum M D. Fatty acid composition of corn oil of parental inbreeds and reciprocal crosses [J]. J. Hered, 1966, 57: 243-244.
- [42] Mertz E F, L S Bates and O E Nelson. Mutant gene that changes protein composition and increase lysine content of maize endosperm[J]. Science, 1964, 145: 279-280.
- [43] Misevic D, et al. Population cross diallel among high oil populations of maize [J]. Crop Sci., 1989, 29(3): 613-617.
- [44] Nelson O E, et al. Second mutant gene affecting the amino acid pattern of maize endosperm [J]. Science, 1965, 150: 1471-1472.
- [45] Paez A V, et al. Lysine content of opaque-2 maize kernels having different phenotypes [J]. Crop Sci., 1969, 9: 251-252.
- [46] Pamin K, et al. Genetic variation and selection response for oil composition in corn [J]. Crop Sci., 1986, 26(2): 279-282.
- [47] Schon C C, et al. RELP mapping in maize quantitative trait loci affecting testcross performance of elite European flint lines [J]. Crop Sci., 1994, 34: 378-389.
- [48] Sughroue J R, et al. Restriction fragment length polymorphism differences among Illinois long term selection oil strains [J]. Theo. App. Genet, 1994, 88: 916-924.
- [49] Zuber M S and J L Helm. Approaches to improving protein quality in maize without the use of specific mutants [C].In High Quality Protein Maize Proc. Symp. El. Batan, Mexico, Dowdem, Hutchinson and Ross. Stroudsburg. 1975, 241.