

玉米茎秆抗倒伏相关性状的遗传效应分析

王 聪¹, 马青美², 郭新梅¹, 赵美爱², 宋希云¹, 裴玉贺¹

(1. 青岛农业大学农学院/青岛市主要农作物种质创新与应用重点实验室, 山东 青岛 266109;

2. 青岛农业大学生命科学学院, 山东 青岛 266109)

摘 要: 利用主基因+多基因混合遗传多世代联合分析的方法, 对玉米自交系 K12 和 A7110 组配的正反交组合进行 6 个世代(P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 、 F_2)联合分析。结果表明, 茎粗正交组合中的最适模型为 D-1 模型(1 对加性—显性主基因+加性—显性多基因), 茎粗的反交组合的最适模型均为 E-1 模型(2 对加性—显性—上位性主基因+加性—显性多基因), 茎粗在正交组合中表现出基因的加性效应大于显性效应。反交组合中主基因互作效应较高, 正反交组合中, 多基因的遗传率大于主基因的遗传率, 在 B_2 、 F_2 代达到最大值, 分别达到 78.74%、71.22%。抗推力的正反交组合最适模型为 C 模型(加性—显性—上位性多基因), 正交组合中回交世代多基因遗传率较低, 分别为 6.22% 和 19.94%; 反交组合中回交世代多基因遗传率较高, 分别为 68.81% 和 52.78%。在玉米育种过程中, 以多基因遗传为主控制的性状, 在遗传率较高的世代进行轮回选择的方法富集目的基因, 有利于提高育种效率。

关键词: 玉米; 茎粗; 抗推力; 遗传模型

中图分类号: S513.035.1

文献标识码: A

Genetic Effects Analysis of Stem Lodging Resistance Traits in Maize

WANG Cong¹, MA Qing-mei², GUO Xin-mei¹, ZHAO Mei-ai², SONG Xi-yun¹, PEI Yu-he¹

(1. College of Agronomy, Qingdao Agricultural University/

Qingdao Key Laboratory of Germplasm Innovation and Application of Main Crops, Qingdao 266109;

2. College of Life Science, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China)

Abstract: In order to assist the lodging resistance breeding of maize stems and to understand the genetic characteristics of lodging resistance related characters of maize stems, six generations(P_1 , P_2 , B_1 , B_2 , F_1 , F_2) of reciprocal crosses of K12 and A7110 were analyzed by major gene-polygene mixed inheritance model. The results showed that the optimal model of stem diameter orthogonal combination was D-1 model(one major gene and additive-dominant polygene), and the optimal model of stem diameter reciprocal cross combination was E-1 model(two major genes with additive-dominance-epistatic effects plus polygenes with additive-dominance effects). The most suitable model of thrust resistance combination was C model(additive-dominant epistatic polygenes). The polygenic heritability of backcross generation was 6.22% and 19.94%, respectively, and the polygenic heritability of backcross generation was 68.81% and 52.78% in reverse cross. In the process of maize breeding, according to the characters mainly controlled by polygenic inheritance, the method of recurrent selection in the generation with high heritability can enrich the target genes, which is conducive to improve the breeding efficiency.

Key words: Maize; Stem diameter; Stem antithrust; Genetic model

录用日期: 2020-09-09

基金项目: 国家重点研发计划项目(2018YFD0300604)、山东省现代农业产业技术体系玉米产业创新团队项目(SDAIT-02-01)、山东省农业良种工程项目(2017LZGC005)

作者简介: 王 聪(1996-), 济南人, 硕士, 主要从事玉米分子育种研究。E-mail: wczrz369@163.com

马青美为并列第一作者。

宋希云和裴玉贺为本文通讯作者。

玉米是我国重要的粮食作物, 其有产量高、适应性广、抗逆性强、营养物质丰富等特点, 玉米的高产稳产对保障国家的粮食安全具有重要的意义^[1~3]。玉米在田间生长发育过程中倒伏情况时有发生, 造成玉米产量和品质大幅降低, 同时给玉米机械化收获带来困难^[4]。倒伏导致玉米减产 15%~25%, 我国每年因倒伏造成玉米的产量损失近 100 万 t^[5,6]。在全球气候变化剧烈以及极端天气发生频繁的现状

下,对玉米品种的抗倒性有着更高的要求^[7]。玉米常因土壤质地因素、气候因素、种植密度、水肥因素以及病虫害等环境因素以及自身的遗传效应因素出现倒伏^[8~11]。玉米倒伏是由各种因素引发的茎秆从直立状态到倒折的现象,前人对于玉米倒伏的研究主要集中在表型相关性状及基因定位等方面。在影响玉米抗倒伏相关的农艺性状中,茎秆性状对玉米抗倒伏能力影响较大^[12]。

前人关于茎秆特性的研究包括茎秆形态学特征、力学特征和生理生化指标,其代表有茎粗、节间长、株高;茎秆穿刺强度、压碎强度、折断力度以及代表茎秆韧性的抗弯曲力、拉力、抗推力;木质素、纤维素和半纤维素等多个方面^[13~15]。丰光^[16]认为,倒伏性与茎秆拉力、耐穿刺力、茎粗等具有极显著相关性。Hu^[17]等发现,地上部第3、4节间与茎秆强度存在显著相关性。马青美等^[18]以9个抗倒伏性不同的玉米自交系为亲本配置杂交组合,研究玉米茎秆抗推力的遗传效应,结果表明,玉米茎秆抗推力的广义遗传率为79.23%。刘鹏飞^[19]以甜玉米T8、T33和T49和T56配置两个杂交组合,用主基因+多基因混合遗传模型分析方法对茎秆部分性状进行分析,结果表明,茎粗的最佳遗传模型为A-3模型(2对完全显性基因),茎秆穿刺强度最佳遗传模型为D-0(1对加性-显性主基因+加性-显性-上位性多基因)。关于茎秆抗推力性状目前的报道较少。本研究利用主基因+多基因混合模型对玉米茎秆农艺性状中对抗倒性影响较大的茎秆抗推力和茎粗进行遗传效应分析,确定其遗传方式,对茎秆抗倒伏育种提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验选用玉米自交系K12(高抗倒性)作为亲本P₁,玉米自交系A7110(低抗倒性)作为亲本P₂,2个自交系均来自青岛农业大学玉米分子育种实验室。K12是以玉米自交系黄早四和西南亚热带种质为基础材料,经过品系内群体轮回选择与自交系谱法选

育而成的优良自交系;A7110是以玉米自交系5314和257为基础材料,经过自交选育而成的优良自交系,为山农206的母本。

1.2 试验方法

1.2.1 田间设计

2015年夏,在青岛农业大学胶州试验基地种植亲本P₁和P₂,杂交后获得F₁代。2015年11月中旬,在海南种植F₁代、亲本P₁和P₂,并通过F₁自交获得F₂代,F₁与P₁回交得到B₁代,F₁与P₂回交得到B₂代。2017年夏在青岛农业大学胶州试验基地种植6个世代P₁、P₂、F₁、B₁、B₂和F₂,田间种植方法为单粒播种。试验采用随机区组设计,小区行长3 m,每行15棵,行间距60 cm。每个世代种植行数分别为4、4、5、10、10、18,每一行为1个重复。

1.2.2 表型数据测定

抗推力测定,每行选取5株生长情况相近的玉米使用YYD-1B型数显植物茎秆强度检测仪(浙江托普仪器有限公司生产)进行测量,测量位置为茎基部第3节间中部,将茎秆推倒至与地面呈45°夹角时读取数据;茎粗的测定,在相同的节间使用游标卡尺测定节间的中部直径。

1.2.3 遗传模型分析

根据盖钧镒^[23]提出的植物数量性状主基因+多基因混合遗传多世代联合分析方法,对P₁、P₂、F₁、B₁、B₂、F₂这6个世代茎秆性状进行分析,依据极大似然法和IECM算法估计混合分布中各成分分布参数,选择AIC值最小的两个模型作为备选模型。根据适合性检验选择显著个数最少的模型为最优遗传模型,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。

1.2.4 数据分析

使用DPS6.05软件对亲本进行差异显著性分析(Duncan's法),Excel 2007软件用于制作表格,使用Origin2018绘制正态分布图。

2 结果与分析

2.1 6个世代茎粗和抗推力的表型分析

表1 亲本差异显著性检验

Table 1 Significance test of difference between the parents

性状 Trait	茎粗(mm) Stem diameter	抗推力(N) Stem antithrust
P ₁	67.22±3.67 A a	143.40±27.51 A a
P ₂	49.07±2.73 B b	72.48±17.34 B b

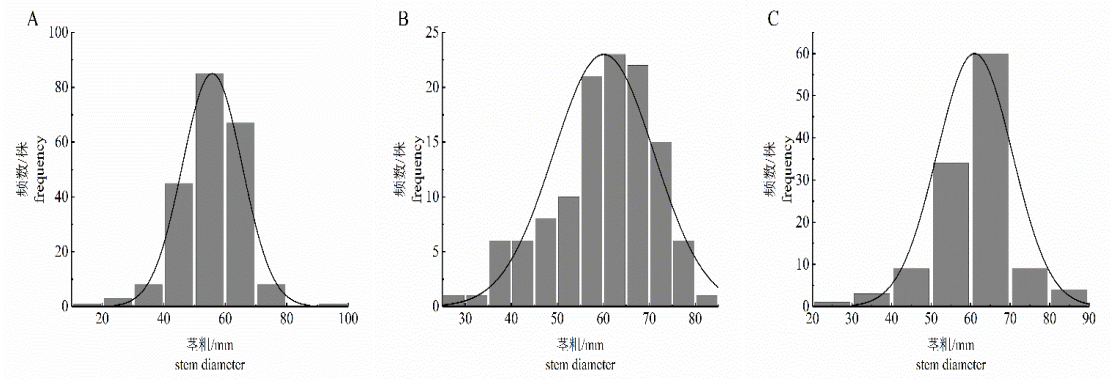
注:不同大写字母表示在0.01水平差异极显著;不同小写字母表示在0.05水平差异显著。

Note: The difference of different capital letters is very significant at the level of 0.01, and the difference of different small letters is significant at the level of 0.05.

由表1可以看出,亲本茎粗平均值差异大小约为18.15 cm,抗推力平均值差异大小约为70.92 N,茎粗和抗推力性状差异均达显著水平。由表2可以看出,茎粗性状的变异系数为14.69%~18.71%,变异系数相对较小;抗推力的变异系数为28.11%~36.00%,变异系数相对较大,分离较广。由偏度和峰度及图1~图4可知,茎粗和抗推力性状整体上符合正态分布,可以进行遗传模型分析。

表2 B₁、B₂、F₂群体茎粗和抗推力性状的表型特征值
Table 2 Phenotypic characteristics of stem diameter and stem antithrust in B₁, B₂, F₂ populations

性 状	亲本组合	世 代	最小值	最大值	极 差	平均值	标准差	变异系数	偏 度	峰 度
Trait	Parent combination	Generation	Minimum	Maximum	Range	Mean	SD	(%) CV	Skewness	Kurtosis
茎 粗	P ₁ ×P ₂	B ₁	34.96	74.70	39.74	54.94	8.07	14.69	0.00	-0.10
		B ₂	24.63	78.41	53.78	54.10	10.12	18.71	-0.20	0.17
		F ₂	26.86	84.69	57.84	60.88	10.38	17.05	-0.20	0.22
	P ₂ ×P ₁	B ₁	26.39	81.96	55.57	60.12	10.96	18.23	-0.70	0.18
		B ₂	27.08	88.24	61.17	61.05	9.52	15.59	-0.44	1.63
		F ₂	14.86	92.27	77.41	55.79	9.73	17.44	-0.48	1.66
抗推力	P ₁ ×P ₂	B ₁	30.90	196.80	165.90	100.44	28.23	28.11	0.68	1.36
		B ₂	40.00	234.30	194.30	92.84	31.07	33.47	1.44	5.03
		F ₂	5.30	279.40	244.10	128.90	43.10	33.44	0.24	0.27
	P ₂ ×P ₁	B ₁	19.70	252.40	232.70	118.29	42.59	36.00	0.21	0.08
		B ₂	25.20	231.80	206.60	114.75	34.62	30.17	0.33	1.39
		F ₂	20.80	208.10	187.30	95.16	30.32	31.86	0.47	1.02



注:A代表F₂群体;B代表B₁群体;C代表B₂群体。下图同。
Note: A, the F₂ group; B, the B₁ group; C, the B₂ group. The same below.

图1 正交组合茎粗次数分布
Fig.1 Frequency distribution chart of stem diameter from orthogonal cross

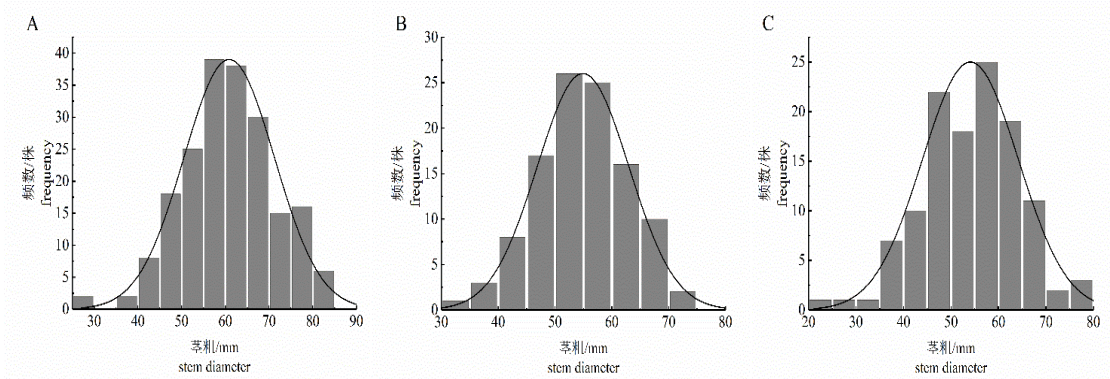


图2 反交组合茎粗次数分布
Fig.2 Frequency distribution chart of stem diameter from reciprocal cross

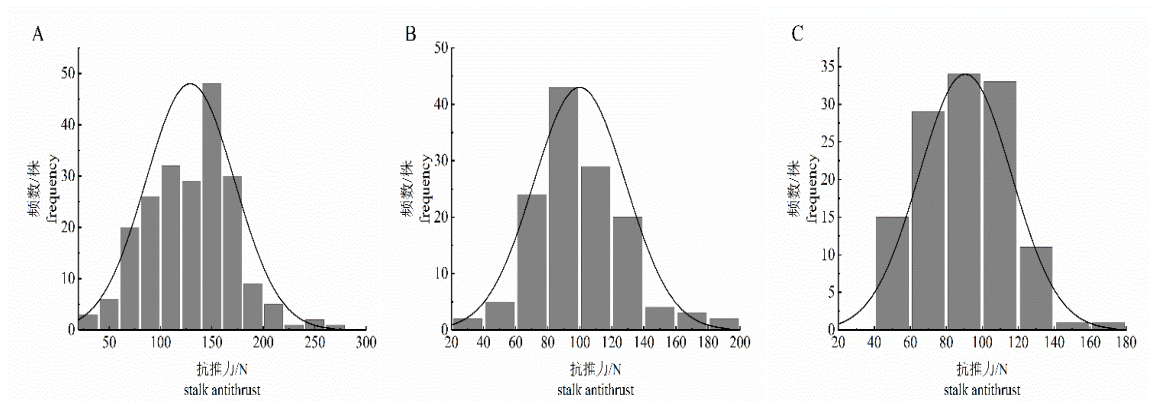


图3 正交组合抗推力次数分布

Fig.3 Frequency distribution chart of stem antithrust from orthogonal cross

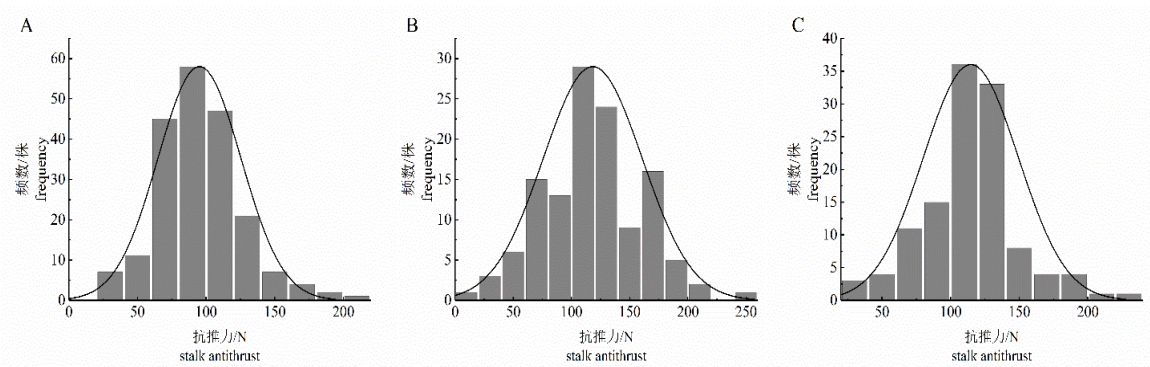


图4 反交组合抗推力次数分布

Fig.4 Frequency distribution chart of stem antithrust from reciprocal cross

2.2 茎粗和抗推力遗传模型分析和适合性检验

根据AIC准则,选择AIC值最小及与最小值相邻近的一组模型作为候选基因,AIC值结果见表3。在茎粗的正交组合中选择D-1模型和C模型为茎粗遗传的备选模型,茎粗的反交组合中选择E-3和E-1为备选模型。抗推力的正交组合中选择E-1模型和C模型为备选模型,反交组合中选择C模型和D模型为备选模型。

根据均匀性 U_1^2 、 U_2^2 和 U_3^2 检验、Kolmo-Smimov检验(W^2)和Kolmo-Gorov检验(D_n),对备选模型进行

检验,选择其中显著性个数最少的遗传模型,在显著性个数相同的情况下选择AIC值最低的遗传模型,最优结果见表4。茎粗性状在正交组合中的最优模型为D-1模型(1对加性—显性主基因+加性—显性—上位性多基因),在反交组合中的最优模型为E-1模型(2对加性—显性—上位性主基因+加性—显性多基因),正反交组合最优模型不一致,该表型可能受胞质遗传影响。抗推力性状在正反交组合中的最优模型均为C模型(加性—显性—上位性多基因)。

表3 IECM算法估计各遗传模型的AIC值

Table 3 The values of AIC obtained from IECM algorithm

模型代号 Model symbol	$P_1 \times P_2$		$P_2 \times P_1$	
	茎粗	抗推力	茎粗	抗推力
	Stem diameter	Stem antithrust	Stem diameter	Stem antithrust
A-1	4 061.93	6 130.28	4 312.69	5 794.09
A-2	4 055.34	6 116.81	4 330.65	5 792.67
A-3	4 092.35	6 129.32	4 311.44	5 799.89
A-4	4 098.84	6 152.21	4 372.74	5 821.72
B-1	3 974.08	5 989.63	4 165.21	5 709.65

续表 3 Continued 3

模型代号 Model symbol	$P_1 \times P_2$		$P_2 \times P_1$	
	茎粗	抗推力	茎粗	抗推力
	Stem diameter	Stem antithrust	Stem diameter	Stem antithrust
B-2	3 978.02	6 073.79	4 244.93	5 760.90
B-3	4 190.34	6 252.57	4 391.19	5 905.79
B-4	4 089.90	6 135.93	4 344.14	5 800.93
B-5	4 084.03	6 131.29	4 310.89	5 794.04
B-6	4 100.00	6 129.29	4 325.93	5 792.04
C	3 920.12	5 982.39	4 073.45	5 679.40
C-1	4 029.48	6 127.52	4 171.11	5 789.04
D	4 000.97	5 987.51	4 077.10	5 683.40
D-1	3 916.47	6 120.23	4 179.89	5 729.86
D-2	3 997.64	6 095.85	4 136.14	5 750.34
D-3	4 001.64	6 114.99	4 154.51	5 781.36
D-4	3 947.85	6 110.63	4 163.37	5 725.45
E	3 930.76	5 991.11	4 078.58	5 686.18
E-1	3 931.36	5 978.39	4 065.43	5 694.41
E-2	4 007.13	6 120.92	4 165.66	5 787.34
E-3	3 933.36	6 011.30	4 070.24	5 693.03
E-4	3 999.62	6 114.67	4 163.02	5 780.04
E-5	4 000.37	6 116.99	4 152.80	5 783.35
E-6	3 998.37	6 114.94	4 148.36	5 781.35

表 4 茎粗和抗推力遗传模型的适合性检验

Table 4 Test for goodness of fit about genetic models of stem diameter and stem antithrust

性 状 Trait	亲本组合 Parent combination	模 型 Model symbol	世 代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
茎 粗	$P_1 \times P_2$	C	P_1	0.053 2 (0.817 5)	0.019 1 (0.890 1)	0.116 3 (0.733 1)	0.107 6 (0.557 9)	0.156 0 (0.256 5)
			F_1	0.656 4 (0.417 8)	0.062 4 (0.802 7)	17.117 0** (0.000 0)	0.608 4* (0.021 5)	0.222 6* (0.011 8)
			P_2	0.105 0 (0.745 9)	0.111 3 (0.738 7)	0.006 3 (0.936 6)	0.089 8 (0.649 3)	0.142 4 (0.304 9)
			B_1	0.003 5 (0.952 7)	0.010 1 (0.920 0)	0.029 6 (0.863 4)	0.045 3 (0.904 4)	0.054 2 (0.891 9)
			B_2	0.025 0 (0.874 4)	0.010 5 (0.918 4)	0.040 8* (0.040 8)	0.023 3 (0.992 7)	0.047 0 (0.942 5)
			F_2	0.019 8 (0.888 2)	0.001 7 (0.967 4)	0.145 2 (0.703 2)	0.052 3 (0.862 8)	0.039 5 (0.903 1)
		D-1	P_1	0.053 3 (0.817 5)	0.019 1 (0.890 1)	0.116 2 (0.733 2)	0.107 6 (0.557 9)	0.156 0 (0.256 6)
			F_1	0.656 1 (0.418 0)	0.062 5 (0.802 5)	17.117 0** (0.000 0)	0.608 4* (0.021 5)	0.222 5* (0.011 8)
			P_2	0.105 1 (0.745 7)	0.111 5 (0.738 4)	0.006 4 (0.936 3)	0.089 9 (0.649 1)	0.142 4 (0.304 8)
			B_1	0.003 6 (0.952 0)	0.007 6 (0.930 7)	0.013 2 (0.908 7)	0.044 7 (0.907 6)	0.053 7 (0.898 2)

续表 4 Continued 4

性 状 Trait	亲本组合 Parent combination	模 型 Model symbol	世 代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
茎 粗	$P_1 \times P_2$	D-1	B_2	0.024 5 (0.875 7)	0.008 4 (0.927 1)	0.057 6 (0.810 4)	0.023 6 (0.992 3)	0.046 6 (0.945 9)
			F_2	0.004 8 (0.944 8)	0.000 2 (0.988 4)	0.106 6 (0.744 0)	0.050 1 (0.876 0)	0.041 1 (0.875 4)
			P_1	0.293 1 (0.588 2)	0.209 5 (0.647 2)	0.070 8 (0.790 2)	0.138 3 (0.430 2)	0.175 7 (0.150 0)
			F_1	0.038 0 (0.845 4)	0.021 9 (0.882 4)	0.026 8 (0.870 0)	0.028 4 (0.981 1)	0.053 6 (0.997 2)
	$P_2 \times P_1$	E-3	P_2	0.171 2 (0.679 0)	0.173 4 (0.677 1)	0.003 9 (0.950 0)	0.097 2 (0.610 4)	0.146 9 (0.270 9)
			B_1	0.118 1 (0.731 1)	0.107 0 (0.743 6)	0.000 5 (0.981 9)	0.034 0 (0.961 4)	0.045 3 (0.957 0)
			B_2	7.947 9** (0.004 8)	5.911 5* (0.015 0)	1.423 9 (0.232 8)	1.075 6** (0.001 6)	0.172 3** (0.001 4)
			F_2	3.891 6* (0.048 5)	6.094 1* (0.013 6)	4.991 6** (0.025 5)	0.491 3* (0.042 7)	0.093 9* (0.040 0)
		E-1	P_1	0.095 6 (0.757 2)	0.047 7 (0.827 2)	0.105 1 (0.745 8)	0.113 6 (0.529 9)	0.160 9 (0.225 7)
			F_1	0.125 6 (0.723 0)	0.134 3 (0.714 0)	0.008 7 (0.925 8)	0.046 5 (0.897 0)	0.080 5 (0.876 2)
			P_2	0.247 2 (0.619 0)	0.242 9 (0.622 1)	0.002 1 (0.963 5)	0.105 3 (0.569 2)	0.151 0 (0.242 7)
			B_1	0.208 8 (0.647 7)	0.174 8 (0.675 9)	0.009 5 (0.922 3)	0.045 3 (0.904 3)	0.053 9 (0.858 4)
			B_2	5.037 0* (0.024 8)	3.365 3 (0.066 6)	1.834 3 (0.175 6)	0.760 8** (0.009 1)	0.151 0** (0.007 5)
			F_2	1.178 0 (0.277 8)	2.263 9 (0.132 4)	3.293 9 (0.069 5)	0.195 2 (0.278 5)	0.068 7 (0.243 0)
	抗推力	C	P_1	0.016 7 (0.897 2)	0.005 3 (0.942 0)	0.043 8 (0.834 3)	0.019 6 (0.997 4)	0.054 5 (0.998 6)
			F_1	0.197 3 (0.656 9)	0.127 5 (0.721 1)	0.085 5 (0.770 0)	0.150 3 (0.390 2)	0.132 7 (0.325 2)
			P_2	0.148 8 (0.699 7)	0.113 4 (0.736 3)	0.021 6 (0.883 3)	0.077 0 (0.719 0)	0.101 6 (0.740 3)
			B_1	0.221 4 (0.638 0)	0.663 3 (0.415 4)	2.060 1 (0.151 2)	0.140 1 (0.423 8)	0.074 7 (0.432 7)
			B_2	0.405 2 (0.524 4)	1.066 6 (0.301 7)	2.774 0 (0.095 8)	0.148 0 (0.397 5)	0.080 6 (0.367 2)
			F_2	0.005 7 (0.939 8)	0.004 4 (0.947 4)	0.000 8 (0.977 4)	0.092 2 (0.636 5)	0.056 2 (0.495 9)
		E-1	P_1	0.366 8 (0.544 8)	0.403 8 (0.525 2)	0.038 5 (0.844 5)	0.046 7 (0.895 9)	0.079 6 (0.922 0)
			F_1	0.044 2 (0.833 6)	0.048 9 (0.825 0)	0.005 0 (0.943 7)	0.104 3 (0.574 0)	0.096 1 (0.719 5)
			P_2	0.025 3 (0.873 5)	0.018 0 (0.893 2)	0.006 3 (0.936 5)	0.057 8 (0.829 6)	0.087 3 (0.878 4)
			B_1	2.484 0 (0.115 0)	3.638 8 (0.056 4)	2.329 1 (0.127 0)	0.338 1 (0.111 5)	0.100 6 (0.129 0)
			B_2	4.023 8* (0.044 9)	5.184 7* (0.022 8)	1.792 9 (0.180 6)	0.495 2* (0.041 7)	0.123 6* (0.039 0)
			F_2	1.110 6 (0.291 9)	0.466 7 (0.494 5)	1.820 0 (0.177 3)	0.227 4 (0.224 1)	0.074 9 (0.176 2)

续表4 Continued 4

性 状	亲本组合	模 型	世 代	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
Trait	Parent combination	Model symbol	Generation					
抗推力	$P_2 \times P_1$	C	P_1	0.016 7 (0.897 1)	0.005 3 (0.941 8)	0.043 7 (0.834 5)	0.019 6 (0.997 4)	0.054 5 (0.998 6)
			F_1	0.120 9 (0.728 0)	0.143 5 (0.704 9)	0.028 3 (0.866 5)	0.084 5 (0.678 1)	0.102 7 (0.629 8)
			P_2	0.148 8 (0.699 7)	0.113 4 (0.736 3)	0.021 6 (0.883 3)	0.077 0 (0.719 0)	0.101 6 (0.740 3)
			B_1	0.023 4 (0.878 5)	0.031 6 (0.858 8)	0.014 2 (0.905 1)	0.055 7 (0.842 3)	0.052 3 (0.871 4)
			B_2	0.034 2 (0.853 3)	0.414 8 (0.519 5)	3.460 9 (0.062 8)	0.201 1 (0.267 3)	0.109 4 (0.105 0)
			F_2	0.224 1 (0.635 9)	0.558 5 (0.454 9)	1.335 8 (0.247 8)	0.128 2 (0.467 5)	0.056 1 (0.530 1)
		D	P_1	0.016 7 (0.897 1)	0.005 3 (0.941 8)	0.043 7 (0.834 4)	0.019 6 (0.997 4)	0.054 5 (0.998 6)
			F_1	0.121 1 (0.727 9)	0.143 5 (0.704 8)	0.028 1 (0.866 8)	0.084 6 (0.677 8)	0.102 8 (0.629 1)
			P_2	0.148 8 (0.699 7)	0.113 4 (0.736 3)	0.021 6 (0.883 3)	0.077 0 (0.719 0)	0.101 6 (0.740 3)
			B_1	0.023 6 (0.877 8)	0.027 1 (0.869 2)	0.004 0 (0.949 5)	0.055 4 (0.843 9)	0.051 7 (0.880 4)
			B_2	0.034 4 (0.852 8)	0.401 1 (0.526 5)	3.293 1 (0.069 6)	0.195 8 (0.277 3)	0.108 5 (0.110 2)
			F_2	0.225 7 (0.634 7)	0.545 0 (0.460 4)	1.238 7 (0.265 7)	0.126 1 (0.476 2)	0.056 4 (0.524 1)

注:**表示在0.01水平差异极显著。
Note: ** means that the difference is extremely significant at the 0.01 level.

2.3 遗传参数估计

表5 茎粗和抗推力一阶参数估计值
Table 5 Estimates of first order parameters for stem diameter and stem antithrust

一阶参数 First order parameter	茎粗 Stem diameter		抗推力 Stem antithrust	
	$P_1 \times P_2$	$P_2 \times P_1$	$P_1 \times P_2$	$P_2 \times P_1$
d_a	5.477 3	4.754 9	0	0
d_b		4.754 9	0	0
h_a	3.704 7	-3.703 1	0	0
h_b		5.3600	0	0
i		5.469 0	0	0
j_{ab}		-5.454 7	0	0
j_{ba}		-14.517 8	0	0
l		3.016 9	0	0
$[d]$	3.001 7	-0.496 0	0	0
$[h]$	-1.244 6	5.618 2	0	0

注: d_a 为主基因A的加性效应; d_b 为主基因B的加性效应; h_a 为主基因A的显性效应; h_b 为主基因B的显性效应; i 为主基因加性×加性互作效应; j_{ab} 为主基因A加性×主基因B显性互作效应; j_{ba} 为主基因B加性×主基因A显性互作效应; l 为主基因显性×显性互作效应; $[d]$ 为多基因加性效应; $[h]$ 为多基因的显性效应。
Note: d_a : additive effect of main gene A; d_b : additive effect of main gene B; h_a : dominant effect of main gene A; h_b : dominant effect of main gene B; i : additive × additive interaction effect of the main gene; j_{ab} : dominant interaction effect of main gene A plus × main gene B; j_{ba} : dominant interaction effect of main gene B additive × main gene A; l : dominant gene dominance × dominant interaction effect; $[d]$: polygenic additive effect; $[h]$: dominant effects of multiple genes. $[I]$: additive interactions of multiple genes. $[j]$: additive × dominant interaction between multiple genes. $[L]$: dominant × dominant interaction between multiple genes.

在选择最优遗传模型的基础上对其进行进一步分析,分别计算出茎粗和抗推力的一阶参数(表5)和二阶参数(表6)。在正交组合中,茎粗主基因加性效应大于显性效应,均为正向效应;多基因加性效应为正向效应,大于多基因的负向显性效应,主基因效应大于多基因效应。反交组合中控制茎粗的两对主基因加性效应相等且均为正向, h_a 小于 h_b ,以第二对主基因显性效应为主, j_{ab} 与 j_{ba} 均为负,多基因加性效应小于多基因显性效应,基因互作效应较高。 B_1 、 B_2 、 F_2 世代中主基因遗传率均小于多基因遗传率,多基

因遗传率在 B_2 世代达到最高,为78.74%,说明茎粗在正交组合中以多基因遗传为主。对于抗推力性状,正反交组合中多基因遗传率差异较大,正交组合的回交世代多基因遗传率6.22%和19.94%,显著低于 F_2 世代多基因遗传率58.54%;反交组合中回交世代多基因遗传率为68.81%和52.78%,高于 F_2 世代多基因遗传率38.86%。抗推力性状的多基因遗传率总体上不高说明该性状易受环境影响,正反交组合之间多基因遗传率差异较大,说明其可能受细胞质影响。

表6 茎粗和抗推力的二阶参数估计值
Table 6 Estimates of second order parameters for stem diameter and stem antithrust

组 合 Combination	二阶参数 Second order parameter	B_1		B_2		F_2	
		茎 粗	抗推力	茎 粗	抗推力	茎 粗	抗推力
		Stem diameter	Stem antithrust	Stem diameter	Stem antithrust	Stem diameter	Stem antithrust
$P_1 \times P_2$	σ_p^2	65.12	823.58	102.36	965.04	107.72	1 857.65
	σ_{mg}^2	0.87		17.93		15.21	
	h_{mg}^2	1.33		17.52		14.12	
	σ_{pg}^2	48.46	50.82	68.63	190.86	76.71	1 082.37
	$h_{pg}^2(\%)$	74.43	6.22	67.05	19.94	71.22	58.54
$P_2 \times P_1$	σ_p^2	120.16	1 814.14	90.64	1 198.71	94.65	922.60
	σ_{mg}^2	32.25		11.80		44.16	
	h_{mg}^2	26.84		13.02		46.66	
	σ_{pg}^2	56.65	1 238.09	71.37	627.43	46.00	356.74
	$h_{pg}^2(\%)$	47.15	68.81	78.74	52.78	48.60	38.86

注: σ_p^2 为表型方差; σ_{mg}^2 为主基因方差; h_{mg}^2 为主基因遗传率; σ_{pg}^2 为多基因方差; h_{pg}^2 为多基因遗传率。
Note: σ_p^2 : phenotypic variance; σ_{mg}^2 : major gene variance; σ_{pg}^2 : polygene variance; h_{mg}^2 : heritability of major gene; h_{pg}^2 : heritability of polygene.

3 结论与讨论

茎粗和抗推力作为评价玉米茎秆抗倒伏的重要性状,了解其遗传特性,对玉米抗倒伏育种具有重要的指导作用。前人关于玉米茎粗遗传模型的研究较多,大部分研究表明,茎粗是典型的主基因+多基因所控制的数量性状。王铁固^[20]以玉米杂交组合PH4CV/昌7-2(组合I)和PH6WC/7873(组合II)的6世代 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 、 F_2 为试验材料,采用多世代联合分析法得出,组合I的茎粗符合D-2模型,组合II的茎粗在春播环境下符合E-1模型,在夏播环境下符合D-2模型。陆敏^[21]以玉米组合RP125×1212的 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 、 B_2 等6个世代为材料,采用数量性状的主基因多基因混合遗传模型多世代联合分析法,得到茎粗的遗传模型符合D-3模型。殷勇^[22]通过对1212-18白的多世代联合分析,得到茎粗遗传模型符合E-1模型。正交组合中茎粗最优模型为D-1模型,与前人研究结果不同,可能是因为玉米品种之间

的差异及环境差异所影响。前人利用多世代联合分析对于茎秆抗推力研究尚不深入,王军^[23]等运用主基因+多基因遗传模型分析方法进行分析,得出糯玉米茎秆抗穿刺力符合2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因模型。本研究对6个世代进行遗传模型联合分析后,结果得抗推力最优遗传模型为C模型。
从遗传率方面来看,茎粗正反交组合中多基因遗传率均大于主基因遗传率,说明其主要是由多基因遗传控制,主基因在其中起到部分作用,且总遗传率较高,选择容易见效,可以适当减小选择群体。抗推力性状为多基因遗传,多基因遗传率整体表现不稳定,且茎秆抗推力性状易受到环境条件影响,应在培育适应特定环境的特殊适应性品种,因此在选择育种时应在较晚世代进行选择且种植规模应扩大。在育种实践中,对以主基因遗传为主的性状,可采用单交重组或简单回交转育的方法进行育种,对以多基因遗传为主的性状,可采用聚合回交或轮回选择

的方法进行育种,采取合理的育种措施可以提高玉米茎秆抗倒伏能力。在利用这两个组合对植株抗倒性进行遗传改良时,在不同的环境条件下应该采用不同的选育方法。

参考文献:

- [1] 明 博,侯金星,董国豪,等. 山东玉米机械收获技术现状与问题[J]. 玉米科学,2018,26(6):126-130.
Ming B, Hou J X, Dong G H, et. Present situation and problems of maize mechanical kernel harvest in Shandong province[J]. Journal of Maize Sciences, 2018, 26(6): 126-130. (in Chinese)
- [2] 李炳昊,徐 幸,谷 岩,等. 密度对不同品种玉米产量及其农艺性状的影响[J]. 玉米科学,2019,27(1):92-96.
Li B H, Xu X, Gu Y, et al. Effects of density on yield and agronomic traits in maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2019, 27(1): 92-96. (in Chinese)
- [3] 贾 波,谢庆春,倪向群. 玉米抗倒性主要影响因素研究进展[J]. 江西农业学报,201,27(6):45-48.
Jia B, Xie Q C, Ni X Q. Research progress in main factors affecting lodging resistance of maize[J]. Acta Agriculture Jiangxi, 2015, 27(6): 45-48. (in Chinese)
- [4] 李玉红,罗建鹏,孙 泉,等. 影响玉米机械化收粒因素的探讨[J]. 宁夏农林科技,2016, 57(4):7-8.
Li Y H, Luo J P, Sun Q, et al. Study on factors influencing mechanized maize[J]. Harvesting Ningxia Journal of Agriculture and Forestry Science and Technology, 2016, 57(4): 7-8. (in Chinese)
- [5] 丰 光,黄长玲,邢锦丰. 玉米抗倒伏的研究进展[J]. 作物杂志,2008(4):12-14.
Feng G, Huang C L, Xing J F. The research progress in lodging resistance of maize[J]. Crops, 2008(4): 12-14. (in Chinese)
- [6] Rajandeep S S, Chase N J, Arlyn J A, et al. Stem bending strength is strongly associated with maize stem lodging incidence across multiple environments[J]. Field Crops Research, 2020, 249.
- [7] 张作峰,张崎峰. 黑龙江省黑河地区应对气候变化玉米品种筛选与种植方法探讨[J]. 黑龙江农业科学,2011(4):32-34.
Zhang Z F, Zhang Q F. Discussion on maize variety-screening and cultivation methods in response to the climate change in the region of Heihe in Heilongjiang province[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2011(4): 32-34. (in Chinese)
- [8] 宋朝玉,张继余,张清霞,等. 玉米倒伏的类型、原因及预防、治理措施[J]. 作物杂志,2006(1):36-38.
Song C Y, Zhang J Y, Zhang Q X, et al. Types, causes, prevention, and control measures of corn lodging[J]. Crops, 2006(1): 36-38. (in Chinese)
- [9] 李妍妍,景希强,丰 光,等. 玉米倒伏的主要相关因素研究进展[J]. 辽宁农业科学,2013(4):47-51.
Li Y Y, Jing X Q, Feng G, et al. The research progress on correlation factors of maize lodging resistance problem[J]. Liaoning Agricultural Sciences, 2013(4): 47-51. (in Chinese)
- [10] 徐天成,周富亮,黄联润,等. 玉米抗倒伏性相关研究进展[J]. 安徽农学通报,2019,25(11):29-32.
Xu T C, Zhou F L, Huang L R, et al. Research progress on lodging resistance of maize[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2019, 25(11): 29-32. (in Chinese)
- [11] Xue J, Xie R Z, Zhang W F, et al. Research progress on reduced lodging of high-yield and density maize[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2017, 16(12): 2717-2725.
- [12] 房海悦,李毅丹,曲文丽,等. 玉米倒伏影响因素及其QTL定位研究进展[J]. 东北农业科学,2016,41(5):42-45.
Fang H Y, Li Y D, Qu W L, et al. Advances in influencing factors and QTL mapping of maize lodging[J]. Journal of Northeast Agricultural Sciences, 2016, 41(5): 42-45. (in Chinese)
- [13] 靳英杰,李鸿萍,安盼盼,等. 玉米抗倒性研究进展[J]. 玉米科学,2019,27(2):94-98,105.
Jin Y J, Li H P, An P P, et al. Research progress on the lodging resistance of maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2019, 27(2): 94-98, 105. (in Chinese)
- [14] Robertson D J, Lee S Y, Julias M, et al. Maize stem lodging: flexural stiffness predicts strength[J]. Crop Science, 2016, 56(4): 1711-1718.
- [15] Esehie H A, Rodriguez V, Al-asmí H. Comparison of local and exotic maize varieties for stem lodging components in a desert climate[J]. European Journal of Agronomy, 2004, 21(1): 21-30.
- [16] 丰 光,景希强,李妍妍,等. 玉米茎秆性状与倒伏性的相关和通径分析[J]. 华北农学报,2010,25(增刊):72-74.
Feng G, Jing X Q, Li Y Y, et al. Correlation and path analysis of lodging resistance with maize stem characters[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2010, 25(S): 72-74. (in Chinese)
- [17] Hu H, Meng Y, Wang H, et al. Identifying quantitative trait loci and determining closely related stem traits for rind penetrometer resistance in a high-oil maize population[J]. Theoretical & Applied Genetics, 2012, 124(8): 1439-1447.
- [18] 马青美,裴玉贺,葛兆鹏,等. 玉米茎秆抗推力的遗传效应分析[J]. 西南农业学报,2017,30(11):2425-2428.
Ma Q M, Pei Y H, Ge Z P, et al. Genetic effect of maize stem anti-thrust[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2017, 30(11): 2425-2428. (in Chinese)
- [19] 刘鹏飞,吕师师,李 武,等. 甜玉米(*Zea mays* L. *saccharata* Sturt)主要农艺性状遗传模型分析[J]. 分子植物育种,2020(4): 1-12.
Liu P F, Lü S S, Li W, et al. Genetic model analysis of main agronomic traits in *Zea mays* L. *saccharata* Sturt[J]. Molecular Plant Breeding, 2020(4): 1-12. (in Chinese)
- [20] 王铁固,马 娟,张怀胜,等. 玉米茎粗主基因+多基因遗传模型分析[J]. 江苏农业学报,2012,28(3):467-471.
Wang T G, Ma J, Zhang H S, et al. Mixed major gene plus polygene inheritance model for stem diameter in maize[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2012, 28(3): 467-471. (in Chinese)
- [21] 陆 敏. 玉米几个主要性状数量遗传分析[D]. 四川农业大学,2012.
- [22] 殷 勇. 玉米几个茎秆性状的遗传分析[D]. 四川农业大学,2012.
- [23] 王 军,李洪涛,许瀚元,等. 糯玉米茎秆穿刺强度的遗传模型分析[J]. 江苏农业学报,2016,32(4):752-758.
Wang J, Li H T, Xu H Y, et al. Analysis of inheritance model for rind penetrometer resistance in waxy maize[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2016, 32(4): 752-758. (in Chinese)

(责任编辑:朴红梅)