

网络出版时间:2013-06-20 16:22

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20130620.1622.032.html>

甜玉米果皮厚度主基因+多基因遗传效应分析

刘鹏飞^{a,b}, 蒋 锋^{a,b}, 乐素菊^b, 张姿丽^{a,b},
陈青春^{a,b}, 张 媛^b, 王晓明^{a,b}

(仲恺农业工程学院 a 农学院, b 作物研究所, 广东 广州 510225)

[摘 要] **【目的】**研究甜玉米果皮厚度的遗传模式,为甜玉米品质改良和分子标记辅助选择提供理论依据。**【方法】**以果皮厚度有显著差异的甜玉米自交系 T4 和 T19 为亲本配制杂交组合,用主基因+多基因混合遗传模型及 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 共 6 个世代联合分析的方法,对甜玉米果皮厚度性状进行分析。**【结果】**果皮厚度的最适遗传模型为 D-2,即 1 对加性主基因+加性-显性多基因混合遗传;主基因遗传率大于相应分离世代的多基因遗传率, B_1 、 B_2 、 F_2 群体的主基因遗传率分别为 59.65%、55.17%和 65.24%,多基因遗传率分别为 37.84%、41.40%和 32.65%,主基因的加性效应值为-27.186 4,多基因的加性效应值为 0.289 5,显性效应值为 5.742 3。**【结论】**甜玉米果皮厚度以主基因遗传为主,育种中既要重视利用主基因,也要考虑多基因对性状的影响。

[关键词] 甜玉米;果皮厚度;主基因+多基因;遗传效应

[中图分类号] S513.032

[文献标志码] A

[文章编号] 1671-9387(2013)07-0043-06

Major genes and polygenes inheritance for pericarp thickness of sweet corn

LIU Peng-fei^{a,b}, JIANG Feng^{a,b}, YUE Su-ju^b, ZHANG Zi-li^{a,b},
CHEN Qing-chun^{a,b}, ZHANG Yuan^b, WANG Xiao-ming^{a,b}

(a College of Agronomy, b Crop Research Institute, Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou, Guangdong 510225, China)

Abstract: **【Objective】**The aim was to study the genetic mode of sweet corn pericarp thickness to improve sweet corn breeding and molecular marker-assisted selection (MAS). **【Method】**Cross combination was designed by selecting two sweet corn inbred (T4 and T19) with different pericarp thicknesses. A joint analysis of six generations (P_1 , P_2 , F_1 , B_1 , B_2 and F_2) from a cross of T19 $\times$ T4 was performed using the mode of major genes and polygenes mixed inheritance of quantitative traits. **【Result】**The result showed that the best genetic model for pericarp thickness was D-2 (one major-gene with additive effect and polygene with additive-dominant effect). The heritabilities of major genes were greater than polygenes in the corresponding separation of generation. The major gene heritabilities of B_1 , B_2 , and F_2 were 59.65%, 55.17%, and 65.24% respectively, and their heritabilities of corresponding polygenes were 37.84%, 41.40%, and 32.65% respectively. Major genes additive effect was -27.186 4, polygenes additive effect was 0.289 5, and dominant effect was 5.742 3. **【Conclusion】**The inheritance of the major gene was dominant in pericarp thickness. These results suggested that the attention should be paid to both major genes and polygenes

* [收稿日期] 2012-10-11

[基金项目] 国家农业部公益性行业专项(201303008);广东省科技计划项目(2010B020302010, 2012B020301006)

[作者简介] 刘鹏飞(1982—),男,甘肃会宁人,讲师,主要从事玉米遗传育种研究。E-mail: lpf2004buildit@yahoo.com.cn

[通信作者] 王晓明(1956—),男,甘肃甘谷人,教授,博士生导师,主要从事玉米遗传育种研究。E-mail: wxm1724@sina.com

when breeding sweet corn.

Key words: sweet corn; pericarp thickness; major gene and polygene; gene effect

甜玉米因其具有独特的营养价值和特有的风味而被誉为“果蔬型玉米”,倍受消费者青睐^[1]。甜玉米品质包括甜度、柔嫩度、香味、风味等指标^[1-2]。随着人们生活水平的提高及甜玉米产业的发展,人们对甜玉米品质的要求越来越高,与世界先进水平相比,果皮偏厚一直是我国甜玉米品质差的主要原因和育种的瓶颈^[3]。近年来的生产实践表明,许多甜玉米品种甜、香,但吃起来皮较厚、渣多、口感较差^[4]。玉米果皮是由子房壁形成的果皮和珠被形成的种皮复合而成,受母本的影响较大,是籽粒的保护层^[5]。玉米果皮厚度一般为 40~250 μm ,果皮细胞的层数为 2~18 层,每层细胞厚度约为 18 μm ^[6]。Georgiev^[7]曾分析了 194 个玉米杂交种,果皮厚度 48~122 μm ;分析了 79 个玉米自交系,果皮厚度 42~124 μm ,果皮厚薄有很大差异。果皮柔嫩度是指果皮因咀嚼而破碎的能力,是影响玉米食味品质和加工品质的主要因素之一,与果皮厚度密切相关^[8-9]。Tracy 和 Schmidt^[10]研究认为,甜玉米籽粒果皮厚度是决定其口感品质最重要的因子之一,籽粒的柔嫩度是由籽粒种皮的厚度所决定的,且柔嫩度和籽粒种皮厚度呈负相关。Bailey 等^[11]研究认为,糯玉米柔嫩度、籽粒种皮厚度是严重影响鲜食口感的首要因素。由此可见,果皮厚度对评价鲜食甜玉米适口性十分重要^[12]。因此,甜玉米果皮厚度遗传模型及效应的分析,对甜玉米品质的遗传改良具有重要意义。

目前,关于甜玉米果皮厚度的遗传效应及 QTL 定位的研究已有报道。薄果皮及厚果皮杂交 F_1 代的果皮都偏薄,表明薄果皮对厚果皮具有部分显性效应^[13]。Wang 等^[14]利用分子标记分析控制玉米果皮厚度性状基因数(QTL),发现在第 1,2,6 染色体上的 3 个基因与玉米果皮厚薄有关。而对于甜玉米果皮厚度的主基因+多基因遗传模型研究尚未见报道。本研究利用主基因+多基因遗传模型,研究了甜玉米的重要品质性状果皮厚度的遗传模式,旨在为甜玉米的品质改良及分子标记辅助选择(MAS)提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料与田间试验

试验采用仲恺农业工程学院特用玉米课题组选

育的 2 个果皮厚度差异显著的自交系 T4 和 T19,其中 T4 是超甜玉米与普通硬粒玉米转育的稳定自交系,果皮较厚,为 $(216.6 \pm 4.2) \mu\text{m}$;T19 是从海南引进的超甜玉米品种中选育的自交系,果皮较薄,为 $(162.7 \pm 3.1) \mu\text{m}$ 。

2010-09 在仲恺农业工程学院钟村教学农场,利用果皮厚度差异显著的 2 个超甜玉米自交系 T4 和 T19,配置杂交组合获得 F_1 杂交种。2011 年 3 月初,种植 F_1 ,自交获得 F_2 ,同时将 2 个亲本与 F_1 回交获得 B_1 、 B_2 群体。2011-09 种植 2 个亲本 P_1 (T19)和 P_2 (T4)、 F_1 、 F_2 、 B_1 、 B_2 共 6 个世代。行距 60 cm,株距 30 cm,行长 5 m,四周设置保护行,于鲜穗采收期测定每株玉米的果皮厚度。田间栽培及管理略高于大田生产。

1.2 果皮厚度的测定

在果穗中部用镊子剥取 10 粒籽粒,再用镊子和手术刀片剖取籽粒顶部果皮,然后用手术刀片将果皮切成很薄的切片,利用数显外径千分尺测量果皮厚度。将千分尺的 2 个测量面擦干净,校零。然后将千分尺手柄反向旋转到测量面的间隙大于被测物(目视),将被测物水平放置在千分尺的静测量面,接着转动千分尺手柄,听到千分尺手柄打滑的声音时,停止转动并读取千分尺读数。取平均值作为每株果皮厚度的测定值。

1.3 数据处理

利用 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 、 B_2 6 个世代,应用联合世代主基因+多基因混合遗传模型,对 $T19 \times T4$ 组合的各世代果皮厚度进行分析。通过比较各备选模型的极大似然函数值(MLV)、AIC 值和每个世代的 5 个适合性检验参数(U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 W^2 和 D_n)的值,确定最佳遗传模型,应用最小二乘法估算出一阶遗传参数和二阶遗传参数。利用 Excel 2003 进行次数分布分析,采用植物数量性状混合遗传模型主基因+多基因多世代联合分析软件,进行模型分析和遗传参数估计^[15-17]。

2 结果与分析

2.1 甜玉米不同世代群体果皮厚度的频数分布

甜玉米果皮厚度表现为数量性状特性。从表 1 可见, P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 6 个世代之间果皮厚度表现差异明显。T19 (25 株)平均果皮厚度为

(162.7 ± 3.1) μm , T4 (25 株) 平均果皮厚度为 (216.6 ± 4.2) μm , 双亲差异显著, F_1 (20 株) 群体平均果皮厚度为 (175.6 ± 3.1) μm , 介于双亲之间, 表现为偏低亲优势, 偏向于 T19; B_1 (106 株) 群体平均果皮厚度为 (171.9 ± 26.4) μm , B_2 (158 株) 群体平均果皮厚度为 (185.9 ± 33.6) μm ; F_2 (312 株) 群体平均果皮厚度为 (206.3 ± 46.4) μm , 大于双亲平均值 189.7 μm , 且呈近似正态的连续分布(图 1)。

表 1 T19×T4 组合的不同世代群体果皮厚度的频数分布

果皮厚度/ μm Pericarp thickness	频数分布 Frequency distribution					
	P_1 (T19)	P_2 (T4)	F_1	B_1	B_2	F_2
(115~125]				4	2	8
(125~135]				8	4	16
(135~145]				6	18	8
(145~155]				8	8	8
(155~165]	18			12	12	22
(165~175]	7		7	16	14	18
(175~185]			13	18	28	28
(185~195]				13	20	22
(195~205]				11	6	30
(205~215]		10		5	18	26
(215~225]		14		1	6	24
(225~235]		1		1	10	14
(235~245]				2	6	26
(245~255]				1		10
(255~265]					2	16
(265~275]					2	12
(275~285]					2	24
平均值/ μm Mean	162.7 ± 3.1	216.6 ± 4.2	175.6 ± 3.1	171.9 ± 26.4	185.9 ± 33.6	206.3 ± 46.4

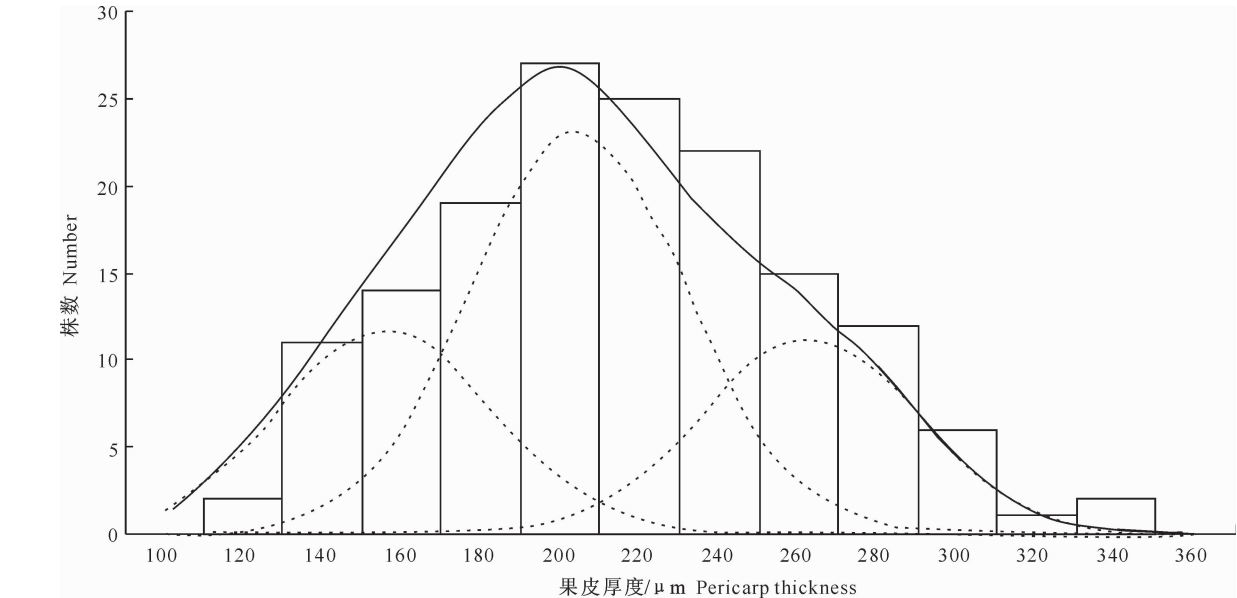


图 1 D-2 模型下 T19×T4 组合 F_2 群体甜玉米果皮厚度的频数分布

柱形图、实线和虚线分别代表总体的实际分布、D-2 模型下总体的理论分布和 D-2 模型下各遗传组分的理论分布

Fig. 1 Pericarp thickness distribution in F_2 population of the cross T19×T4

Column chart, solid line as well as dashed lines represent total actual distribution,

total theoretical distribution and theoretical distribution of each genetic component under the condition of the best-fitting D-2 genetic model with two major genes, respectively

2.2 甜玉米果皮厚度的主基因+多基因混合遗传模型

2.2.1 备选遗传模型的筛选 根据 T19×T4 组合

6 个世代的遗传分析方法,通过计算 A-1~E-6 共 5 类 24 个遗传模型的极大似然函数值和 AIC 值确定各个模型的符合程度,进而筛选出 20 个较符合的备

选模型(表 2)。根据遗传模型选择的原则,即 AIC 值最小准则选定备选模型,模型间 AIC 值差异不大时,可以有几个备选模型,再进行一组样本分布与模

型所代表的理论分布间的适合性检验,确定最佳模型。依据表 2,AIC 值最小且接近的 4 个模型为 D-0、D-1、D-2 和 D-4,可作为备选模型。

表 2 T19×T4 组合各备选遗传模型的极大似然函数值和 AIC 值

Table 2 MLV and AIC values of candidate genetic models for combination of T19×T4

模型 Model	极大似然函数值 Max-likelihood-value	AIC 值 AIC value	模型 Model	极大似然函数值 Max-likelihood-value	AIC 值 AIC value
A-1	−2 824.793 5	5 657.586 9	D-2	−2 763.785 2	5 543.570 3
A-2	−2 833.362 8	5 672.725 6	D-3	−2 773.526 1	5 563.052 2
B-1	−2 814.209 7	5 648.419 4	D-4	−2 765.450 7	5 546.901 4
B-2	−2 820.717 5	5 653.435 1	E-0	−2 763.509 8	5 563.019 5
B-3	−2 934.811 3	5 877.622 6	E-1	−2 763.841 6	5 557.683 1
B-4	−2 847.786 4	5 701.572 8	E-2	−2 763.978 8	5 551.938 5
C-0	−2 773.518 6	5 567.037 1	E-3	−2 766.154 5	5 550.309 1
C-1	−2 773.519 8	5 561.039 6	E-4	−2 767.994 9	5 551.989 7
D-0	−2 763.969 2	5 549.957 5	E-5	−2 773.538 8	5 565.077 6
D-1	−2 763.785 2	5 545.570 3	E-6	−2 776.766 4	5 569.532 7

2.2.2 备选遗传模型的适合性检验 对表 2 中的 4 个模型进行适合性检验,4 个模型的适合性检验参数都未达到显著水平,但 D-2 模型的 AIC 值最小,因此,可初步认为 T19×T4 组合甜玉米果皮厚度的

最佳遗传模型为 D-2,即甜玉米果皮厚度性状表现为 1 对加性主基因+加性-显性多基因混合遗传(图 1),适合性检验参数值见表 3。

表 3 备选遗传模型的适合性检验

Table 3 Tests for suitability of candidate models for pericarp thickness

模型 Model	群体 Population	适合性检验参数 Parameter for goodness-of-fit				
		U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
D-2	P ₁	0.024(0.876 2)	0.041(0.840 0)	0.042(0.838 0)	0.030 5	0.087 6(0.320 6)
	F ₁	0.010(0.919 7)	0.006(0.936 5)	0.503(0.478 2)	0.043 2	0.144 5(0.320 6)
	P ₂	0.064(0.799 9)	0.014(0.904 4)	2.137(0.143 8)	0.098 5	0.143 5(0.283 6)
	B ₁	0.001(0.976 1)	0.002(0.968 6)	0.002(0.966 8)	0.011	0.030 2(0.134 0)
	B ₂	0.002(0.965 1)	0.002(0.960 7)	0.001(0.977 7)	0.014 8	0.029 4(0.108 9)
	F ₂	0.013(0.908 3)	0.006(0.940 4)	0.022(0.883 1)	0.017 5	0.021 2(0.077 2)

注:括号内数据为概率值。

Note: Value in parenthesis means probability.

2.3 甜玉米果皮厚度遗传模型的遗传参数估计

根据遗传模型选择的原则,选择 AIC 最小二乘法估计模型的遗传参数,结果见表 4。由表 4 可知,T19×T4 组合甜玉米果皮厚度的遗传体系由 1 对加性主基因+多对多基因构成。甜玉米 6 个家系果皮厚度的总体均值为 189.480 8。主基因的加性效应值(d)为负值(−27.186 4),表明自交系 T19 中含有降低玉米果皮厚度的主基因。多基因效应中,多基因的加性效应值($[d]$)为 0.289 5,多基因的显性效应值($[h]$)为 5.742 3,可见多基因的加性效应值明显小于多基因的显性效应值, $[h]$ 为正值说明果皮厚度多基因遗传存在显性正效应,倾向于果皮厚度高的亲本, $[h]/[d]>1.5$,说明多基因遗传存在超显性遗传。

从表 4 可以看出,B₁ 群体的主基因遗传率为

59.65%,多基因遗传率为 37.84%;B₂ 群体的主基因遗传率为 55.17%,多基因遗传率为 41.40%;F₂ 群体的主基因遗传率为 65.24%,多基因遗传率为 32.65%,主基因遗传率大于相应分离世代的多基因遗传率,由此可见甜玉米果皮厚度以主基因遗传为主。

总体而言,T19×T4 组合甜玉米果皮厚度的最适遗传模型为 D-2,即 1 对加性主基因+加性-显性多基因混合遗传,主基因遗传率大于相应分离世代的多基因遗传率,主要由主基因加性效应决定其遗传。多基因效应对该组合果皮厚度具有一定的影响,显性效应基因作用相对较小,环境对果皮厚度的影响很小。甜玉米果皮厚度以主基因遗传为主,育种中应重视利用主基因,同时也要考虑多基因对性状的影响。

表 4 T19×T4 组合甜玉米果皮厚度的遗传参数估计值

Table 4 Estimation of genetic parameters for pericarp thickness of combination T19×T4

一阶 First order		二阶 Second order			
参数 Parameter	估计值 Estimated value	参数 Parameter	B ₁ 估计值 Estimated value of B ₁	B ₂ 估计值 Estimated value of B ₂	F ₂ 估计值 Estimated value of F ₂
<i>m</i>	189.480 8	σ_p^2	473.29	346.16	562.81
<i>d</i>	−27.186 4	σ_{mg}^2	282.34	190.98	367.20
[<i>d</i>]	0.289 5	σ_{pg}^2	179.08	143.31	183.74
[<i>h</i>]	5.742 3	$h_{mg}^2/\%$	59.65	55.17	65.24
		$h_{pg}^2/\%$	37.84	41.40	32.65

注:*m*、*d*、[*d*]、[*h*]分别表示总体均值、主基因的加性效应值、多基因的加性效应值、多基因的显性效应值; σ_p^2 、 σ_{mg}^2 、 σ_{pg}^2 、 h_{mg}^2 、 h_{pg}^2 分别表示总体的表型方差、主基因方差、多基因方差、主基因遗传率和多基因遗传率。

Note:*m*、*d*、[*d*] and [*h*] respectively represent total phenotypic mean, major gene additive effect, polygene additive effect, polygene dominant effect, σ_p^2 , σ_{mg}^2 , σ_{pg}^2 , h_{mg}^2 and h_{pg}^2 respectively represent total phenotypic variance, major gene variance, polygene variance, major gene heritability and polygene heritability.

3 讨 论

甜玉米果皮厚度是数量性状,控制果皮厚度的多基因主要存在于核背景之中,但有几对 QTL 控制尚不十分清楚;此外,果皮厚度与核背景和胚乳基因间的互作也有关系^[18-20]。Azanza 等^[21]对 W6786 sulsel×IL731A sulsel 甜玉米组合的 214 个 F_{2,3} 个体进行 QTL 分析,认为影响果皮厚度的有 8 个染色体片段。王晓明等^[4]研究表明,超甜玉米果皮厚度的遗传符合“加性-显性”模型,而且非固定遗传的显性成分起主要作用,也表现了一定的超显性特点,狭义遗传力是 29.6%,而控制果皮厚度的基因至少有 3 对以上。莫坚强等^[22]研究表明,超甜玉米果皮厚度遗传符合“加性-显性”模型,加性效应起主要作用,不存在上位性效应,且显性基因为减效基因,为不完全显性遗传。常大军等^[23]研究表明,糯玉米果皮厚度主要表现为加性遗传,杂交种果皮厚度在两亲本之间,有部分显性效应存在,即在单交种 F₁ 代果皮厚度表现为偏向于果皮厚度薄的亲本。

主基因+多基因混合遗传模型实现了生统遗传学和孟德尔遗传学的统一^[16]。利用主基因+多基因遗传模型不但能检测主基因的存在,而且能计算主基因的遗传率,该研究方法对育种工作具有非常重要的指导意义。主基因+多基因模型能更全面、深入地分析数量性状的遗传特点。如果一个数量性状由少数主基因控制,则一般采用主基因的育种方法,通过杂交、回交转移主基因等方法进行遗传改良和选择;如果一个数量性状由主基因和多基因共同控制,则需先明确是主基因为主,还是多基因为主,以便采用相应的育种方法^[24]。

本研究利用主基因+多基因遗传模型进行甜玉米果皮厚度遗传分析,结果表明,果皮厚度遗传均符

合“加性-显性”模型,都不存在上位性效应,该结果与前人的研究结论^[4,22]有相似之处。本研究结果还表明,果皮厚度以 1 对加性主基因遗传为主,与前人研究的显性基因遗传为主不同,这可能与不同的试验分析方法及不同材料的遗传背景有关。关于甜玉米主基因+多基因遗传模型的研究尚未见相关报道,以后还需继续进行不同年份、不同地点、不同组合、不同群体的研究,以尽可能消除环境及遗传背景的影响,找出在不同环境和不同遗传背景下的遗传模型,为甜玉米品质遗传改良、分子辅助选择提供一定的理论依据。

4 结 论

应用主基因+多基因混合遗传模型多世代联合分析方法,对甜玉米 T19×T4 组合后代的果皮厚度进行遗传分析,结果表明,甜玉米的果皮厚度主要由 1 对加性主基因+加性-显性多基因所控制,主基因加性效应为负,对果皮厚度有降低作用,多基因加性效应为正,使果皮厚度增加,主基因加性效应绝对值大于多基因加性效应绝对值。主基因遗传率大于相应分离世代的多基因遗传率,说明甜玉米果皮厚度以主基因遗传为主,果皮厚度的表型受环境因素影响很小。因此,育种实践中既要重视利用主基因,也要考虑多基因对性状的影响。可以采用聚合回交或轮回选择来累积微效基因,从而提高育种效率。

[参考文献]

[1] 周淑梅,李小琴. 甜玉米果皮厚度研究的综述 [J]. 作物杂志, 2003(5):44-45.
Zhou S M, Li X Q. Advances of pericarp thickness in sweet corn [J]. Crops, 2003(5):44-45. (in Chinese)

[2] 戴惠学,熊元忠,牛海建. 甜玉米品质性状遗传研究进展 [J]. 长江蔬菜, 2007(10):28-30.

- Dai H X, Xiong Y Z, Niu H J. Advances of inheritance of quality characters in sweet corn [J]. Journal of Changjiang Vegetables, 2007(10): 28-30. (in Chinese)
- [3] 李小琴, 吴景强, 叶翠玉, 等. 我国甜玉米育种概况及面临的挑战 [J]. 作物杂志, 2002(5): 45-46.
- Li X Q, Wu J Q, Ye C Y, et al. Situation of sweet corn breeding and the challenge in future in China [J]. Crops, 2002(5): 45-46. (in Chinese)
- [4] 王晓明, 谢振文, 曾慕衡, 等. 超甜玉米果穗形态和品质性状的杂种优势及遗传特性分析 [J]. 中国农业科学, 2005, 38(9): 1931-1936.
- Wang X M, Xie Z W, Zeng M H, et al. Heterosis and inheritance analysis of ear shape and quality characters in super sweet corn [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2005, 38(9): 1931-1936. (in Chinese)
- [5] 刘 萍. 中国鲜食甜、糯玉米品种试验产量与品质评价体系的建设 [D]. 江苏扬州: 扬州大学, 2007: 10-11.
- Liu P. Establishment of yield and quality evaluation system of variety test in sweet corn and waxy corn of China [D]. Yangzhou, Jiangsu: Yangzhou University, 2007: 10-11. (in Chinese)
- [6] Galinat W C, Chandravada P. Pericarp thickness and the origin of maize [J]. Maize Genet Coop Newsletter, 1977, 51: 43-44.
- [7] Georgiev. Rapid measurement of mature maize pericarp [J]. Maize Genet Coop Newsletter, 1978, 52: 124-125.
- [8] 王振华. 甜玉米品质性状与部分农艺性状的相关分析 [J]. 玉米科学, 1998, 6(2): 22-25.
- Wang Z H. Analysis of the correlations between the food qualities and some agronomic characters in sweet corn [J]. Journal of Maize Sciences, 1998, 6(2): 22-25. (in Chinese)
- [9] 洪雨年. 用测微计测定甜玉米果皮厚度 [J]. 上海农业学报, 1995, 11(4): 51-54.
- Hong Y N. Measurement and analysis of pericarp thickness on different genotypes of sweet corn (*Zea mays* L.) [J]. Acta Agriculturae Shanghai, 1995, 11(4): 51-54. (in Chinese)
- [10] Tracy W F, Schmidt K H. Effect of endosperm type on pericarp thickness in sweet corn inbreds [J]. Crop Sciences, 1987, 27(1): 692-694.
- [11] Bailey D M, Bailey R M. The relation of the pericarp to tenderness in sweet corn [J]. Proc Amer Soc Hort Sci, 1938, 36: 555-559.
- [12] 禹玉华, 段 俊, 王子明. 影响超甜玉米子粒种皮厚度因子的关联分析 [J]. 玉米科学, 2003, 11(2): 19-21.
- Yu Y H, Duan J, Wang Z M. Grey correlative degree analysis of the factors influencing the grain pericarp thickness of super sweet corn hybrid [J]. Journal of Maize Sciences, 2003, 11(2): 19-21. (in Chinese)
- [13] Bertoia L M, Magoja J L. Perennial teosinte-Gaspe hybrids: Inheritance of pericarp thickness [J]. Maize Genet Coop Newsletter, 1986, 60: 86-87.
- [14] Wang B, Brewbaker J L. Quantitative trait loci affecting pericarp thickness of corn kernels [J]. Maydica, 2001, 46: 159-165.
- [15] 盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系 [M]. 北京: 科技出版社, 2003: 96-168.
- Gai J Y, Zhang Y M, Wang J K. Genetic system of quantitative traits in plants [M]. Beijing: Science and Technology Press, 2003: 96-168. (in Chinese)
- [16] 乐素菊, 汪文毅, 邵光金, 等. 茄子果形性状的主基因+多基因混合模型遗传分析 [J]. 华南农业大学学报, 2011, 32(3): 27-33.
- Yue S J, Wang W Y, Shao G J, et al. Analysis on mixed major gene and polygene inheritance of fruit morphological traits in eggplant [J]. Journal of South China Agricultural University, 2011, 32(3): 27-33. (in Chinese)
- [17] 蒋 锋, 刘鹏飞, 王汉宁, 等. 玉米穗高系数的遗传分析与 QTL 定位研究 [J]. 中国农业大学学报, 2011, 16(4): 9-15.
- Jiang F, Liu P F, Wang H N, et al. Genetic analysis and QTL mapping for ear height coefficient in corn [J]. Journal of China Agricultural University, 2011, 16(4): 9-15. (in Chinese)
- [18] Huelsen W A. Sweet corn [M]. New York: Inter Sci Publishers Inc, 1954: 83-86.
- [19] Helm J L, Glover D V, Zuver M S. Effect of endosperm mutant on pericarp thinness in corn [J]. Crop Sciences, 1970, 10: 195-196.
- [20] Tracy W F, Juvik J A. Pericarp thickness of a sh₂ population of maize selected for improved field emergence [J]. Crop Sciences, 1989, 29(1): 72-74.
- [21] Azanza F, Tadmor Y, Klein B P. Quantitative trait loci influencing chemical and sensory characteristics of earing quality in sweet corn [J]. Genome, 1996, 9: 40-50.
- [22] 莫坚强, 李挺康, 陈自辉, 等. 超甜玉米果皮厚度遗传的研究 [J]. 广东农业科学, 2011(14): 13-17.
- Mo J Q, Li T K, Chen Z H, et al. Study of genetic of pericarp thickness in super sweet corn [J]. Guangdong Agricultural Science, 2011(14): 13-17. (in Chinese)
- [23] 常大军, 张亚田, 刘晓广, 等. 糯玉米果皮厚度遗传变异初探 [J]. 现代化农业, 1996, 4(2): 16-18.
- Chang D J, Zhang Y T, Liu X G, et al. Preliminary study of genetic and variation of pericarp thickness in waxy corn (*Zea mays* L. *certina* kulesht) [J]. Modernizing Agriculture, 1996, 4(2): 16-18. (in Chinese)
- [24] 包和平, 杨 明, 李 颖, 等. 爆裂玉米淀粉含量主基因+多基因遗传效应分析 [J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2010, 38(3): 101-105.
- Bao H P, Yang M, Li Y, et al. Major genes of popcorn starch content plus polygenes analysis of genetic effects [J]. Journal of Northwest A&F University: Nat Sci Ed, 2010, 38(3): 101-105. (in Chinese)