

网络出版时间:2021-07-07 09:46 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2022.01.010  
网络出版地址:<https://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20210706.1718.003.html>

# 抗旱型玉米苗期根系性状的主基因+多基因遗传模型分析

朱 猛,于大伟,员海燕

(西北农林科技大学 农学院,陕西 杨凌 712100)

**[摘要]** 【目的】揭示抗旱型玉米苗期根系表型性状的遗传特性,为玉米根系耐旱性状的定向改良提供理论依据。【方法】以干旱敏感型材料 WN897(母本)、抗旱型材料 WU109(父本)及其杂交和回交产生的  $F_1$ 、 $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  为材料,采用主基因+多基因混合遗传模型,对干旱胁迫和正常条件下玉米的总根长、根表面积、根投影面积和根体积进行遗传分析。【结果】在干旱胁迫和正常条件下,玉米的总根长、根投影面积、根表面积和根体积的遗传率均较高,环境变化对其影响较小。在干旱胁迫条件下,玉米总根长和根投影面积的最优遗传模型均为 E(2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因模型), $B_1$ 、 $B_2$ 、 $F_2$  的主基因遗传率分别为 51.37%, 68.46%, 65.69% 和 50.01%, 56.28%, 77.63%; 根表面积的最优遗传模型为 E-1(2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型), $B_1$ 、 $B_2$ 、 $F_2$  的主基因遗传率为 31.92%, 61.96%, 72.96%; 根体积的最优遗传模型为 D(1 对加性-显性主基因+加性-显性-上位性多基因遗传模型), $B_1$ 、 $B_2$ 、 $F_2$  的主基因遗传率为 0.64%, 0.64%, 0.91%。在正常条件下,玉米总根长、根表面积和根体积的最优遗传模型均为 E-1, $B_1$ 、 $B_2$ 、 $F_2$  的主基因遗传率分别为 65.20%, 68.42%, 75.72%; 56.38%, 42.65%, 72.13% 及 61.36%, 44.26%, 78.55%, 根投影面积的最优遗传模型为 E, $B_1$ 、 $B_2$ 、 $F_2$  的主基因遗传率为 55.27%, 51.84%, 48.97%。【结论】玉米总根长、根表面积可以在低世代材料中进行有效选择。干旱条件下对玉米根投影面积的选择效率更高。正常条件下玉米根体积在低世代材料中即可进行有效选择,但干旱条件下需在高世代材料中进行有效选择。

**[关键词]** 玉米育种;苗期抗旱性;根系性状;多基因遗传

**[中图分类号]** S513.01

**[文献标志码]** A

**[文章编号]** 1671-9387(2022)01-0081-10

## Root characteristics of drought resistant maize at seedling stage based on the mixed major gene plus polygene inheritance model

ZHU Meng, YU Dawei, YUN Haiyan

(College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** 【Objective】This study revealed the inheritance of root traits of drought resistant maize at seedling stage to provide basis for improving drought resistance. 【Method】In this study, drought sensitive material WN897 and drought resistant material WU109 as well as their crossed populations ( $F_1$ ,  $F_2$ ,  $B_1$  and  $B_2$ ) were selected. The mixed major gene plus polygene inheritance model was applied to conduct inheritance analysis on total root length, root projected area, root surface area and root volume. 【Result】Under drought stress and normal conditions, the heritability of total root length, root projection area, root surface area and root volume of maize was high, and environmental changes had less effect. Under drought stress

**[收稿日期]** 2021-01-07

**[基金项目]** 陕西省农业攻关项目(2014K02-01-01)

**[作者简介]** 朱 猛(1989—),男,新疆伊犁人,硕士,主要从事玉米遗传育种研究。E-mail:zhumeng2049@163.com

**[通信作者]** 员海燕(1960—),女,陕西华阴人,教授,主要从事玉米遗传育种研究。E-mail:haiyan60@126.com

conditions, the optimal genetic model for total root length and root projection area was E (2 pairs of additive-dominant-epistatic major genes + additive-dominant-epistatic polygene model), and heritability rates of major genes of  $B_1$ ,  $B_2$  and  $F_2$  were 51.37%, 68.46%, 65.69% and 50.01%, 56.28%, 77.63%. The optimal genetic model for root surface area was E-1 (2 pairs of additive-dominant-epistatic major genes + additive-dominant polygene mixed inheritance model), and heritability rates of major genes of  $B_1$ ,  $B_2$  and  $F_2$  were 31.92%, 61.96%, 72.96%. The optimal genetic model for root volume was D (1 pair of additive-dominant major gene + additive-dominant-epistatic polygene inheritance model), and heritability rates of major genes of  $B_1$ ,  $B_2$  and  $F_2$  were 0.64%, 0.64%, 0.91%. Under normal conditions, the optimal genetic model for maize total root length, root surface area and root volume was E-1 (2 pairs of additive-dominant-epistatic major genes + additive-dominant polygene mixed inheritance model), and heritability of major genes of  $B_1$ ,  $B_2$  and  $F_2$  were 65.20%, 68.42%, 75.72% and 56.38%, 42.65%, 72.13% and 61.36%, 44.26%, 78.55%; the optimal genetic model for root projection area was E (2 pairs of additive-dominant-epistatic major genes + additive-dominant-epistatic polygene model), and heritability rates of major genes of  $B_1$ ,  $B_2$  and  $F_2$  were 55.27%, 51.84%, 48.97%. 【Conclusion】 Total root length and root surface area had effective selection in low generation materials. Root projected area had effective selection efficiency under drought stress. Root volume had effective selection in low generation materials under normal conditions, while it had effective selection in high generation materials under drought conditions.

**Key words:** maize (*Zea mays* L.) breeding; seedling stage of drought resistance; root phenotypic character; polygenic genetic analysis

随着全球气候的变化干旱已成为农业生产中的重要制约因素,人们对农作物的节水抗旱能力越来越重视<sup>[1-3]</sup>。玉米作为我国产量较大的农作物,种植区大部分位于水资源匮乏的干旱半干旱气候区,而水分胁迫在很大程度上影响玉米产量,特别是在玉米苗期遭遇水分胁迫会直接影响玉米产量,因此研究玉米的抗旱性意义重大。根系是作物获取水分的重要器官,在水分胁迫下优良的根系性状不仅能保证幼苗生长的需水要求,而且能减少干旱结束后对作物后期生长的伤害和影响<sup>[4-7]</sup>。研究表明,水分胁迫条件下玉米根系会通过减少总吸收面积、最长根直径、根系长度、侧根数等来适应干旱环境<sup>[8-10]</sup>。

近年来,主基因十多基因混合遗传模型在玉米、小麦、水稻等作物数量性状遗传研究中应用较多<sup>[11-16]</sup>。刘宇等<sup>[17]</sup>研究认为,耐低钾玉米自交系苗期总根长受加性-显性-上位性多基因控制,在  $B_1$  世代选择效率最高。李华等<sup>[15]</sup>和 Saini 等<sup>[18]</sup>研究表明,玉米的根表面积受 2 对加性-显性-上位性主基因十多基因控制,主基因显性效应对根表面积起负向作用,主基因加性效应起正向作用。上述研究主要集中在对养分吸收有优异表现的玉米材料上,而对抗旱型玉米材料的相关研究尚未见报道。本研究以本课题组前期收集的一批抗旱型玉米自交系为材料,利用 15% 的 PEG-6000 溶液模拟干旱胁迫,测定

水旱条件下玉米苗期根系的总根长、根投影面积、根表面积和根体积,利用主基因十多基因混合遗传模型进行遗传分析,探讨抗旱型玉米根系相关性状的遗传规律,为抗旱玉米根系性状定向改良提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

试验材料为干旱敏感型材料 WN897(母本)和抗旱型材料 WU109(父本)及其杂交(回交)后代群体  $F_1$ 、 $F_2$ 、 $B_1$ 、 $B_2$ ,种子由本课题组提供,播种在西北农林科技大学教学试验农场试验田(北纬 34°16' 56.24",东经 108°4'27.95"),通过杂交与回交在第 2 年秋天获得。

### 1.2 试验设计

挑选各世代饱满玉米种子,其中稳定世代  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$  50 粒,分离世代  $F_2$ 、 $B_1$ 、 $B_2$  200 粒。用无菌水进行 3 次冲洗,再放入酒精液中消毒 10 min,用无菌水清洗干净后放入蛭石中催芽,在幼苗长至 1 叶 1 心时转移到 40 cm×70 cm×15 cm 的培养箱中进行水培。试验设置干旱胁迫和正常条件 2 个处理,其中干旱胁迫利用 15% 的 PEG-6000 溶液模拟渗透胁迫,正常对照(CK)处理则用蒸馏水作水培液。培养箱中的水培液每隔 48 h 进行更换,加代室温度

在23~27 °C,待幼苗长至3叶期,P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>1</sub>各取40株,F<sub>2</sub>、B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>各取180株用于各指标测定。

### 1.3 指标测定方法

取完整根系,用CI-400图像分析系统测定玉米的总根长、根投影面积、根体积和根表面积。

### 1.4 统计分析

采用IBM SPSS Statistics 19(IBM,美国)统计软件对试验数据进行分析。采用盖钩鑑等<sup>[19]</sup>提出的主基因+多基因混合遗传模型对玉米根系相关性状进行遗传分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同环境下玉米根系性状的表型分析

由表1可以看出,干旱胁迫使WN897和WU109的总根长、根投影面积、根体积的均值减小,

根表面积的均值变化不明显。在干旱胁迫下,F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>、B<sub>2</sub>群体总根长的均值明显增加,而B<sub>1</sub>群体总根长的均值明显降低;F<sub>1</sub>群体玉米根投影面积的均值变化不大,F<sub>2</sub>、B<sub>2</sub>群体根投影面积的均值增加,而B<sub>1</sub>群体根投影面积的均值降低;F<sub>2</sub>、B<sub>2</sub>群体根表面积的均值明显增加,而B<sub>1</sub>群体根表面积均值减小。在两种环境下,F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>、B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>根体积变化不大。总体上,抗旱型玉米材料的总根长、根投影面积、根表面积和根体积与干旱敏感型玉米材料有显著差异,其对干旱胁迫的适应能力明显优于干旱敏感型材料。方差分析结果表明,在水旱两种条件下,双亲及F<sub>2</sub>、B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>植株间的总根长、根投影面积、根表面积和根体积均有极显著差异。说明玉米根系性状在不同群体间存在基因型显著差异,可以进行进一步遗传分析。

表1 不同环境下玉米根系性状的方差分析

Table 1 Analysis of variance for maize traits under different conditions

处理 Treatment	材料 Material	总根长/cm Total root length	根投影面积/cm <sup>2</sup> Root projected area	根表面积/cm <sup>2</sup> Root surface area	根体积/cm <sup>3</sup> Root volume
干旱胁迫 Drought stress	WN897	85.13	4.36	14.88	0.22
	WU109	117.51	5.79	19.38	0.25
	F <sub>1</sub>	232.69	11.08	35.66	0.44
	F <sub>2</sub>	193.31	8.07	25.46	0.28
	B <sub>1</sub>	123.69	5.19	21.93	0.33
	B <sub>2</sub>	207.15	9.56	30.49	0.36
	亲本间 Between parents	1 056.88 **	125.96 **	57.07 **	19.46 **
	F <sub>2</sub> 植株间 F <sub>2</sub> plants	31.72 **	36.18 **	36.78 **	39.78 **
	B <sub>1</sub> 植株间 B <sub>1</sub> plants	31.55 **	35.44 **	33.30 **	36.47 **
	B <sub>2</sub> 植株间 B <sub>2</sub> plants	31.10 **	32.77 **	35.61 **	36.00 **
正常条件 Normal condition	WN897	91.86	5.55	16.32	0.27
	WU109	144.78 **	7.10	20.63	0.35
	F <sub>1</sub>	197.65	11.69	36.53	0.53
	F <sub>2</sub>	128.66	6.34	20.23	0.28
	B <sub>1</sub>	158.16	8.06	24.42	0.34
	B <sub>2</sub>	152.26	7.40	23.81	0.35
	亲本间 Between parents	1 512.87 **	69.82 **	29.87 **	238.86 **
	F <sub>2</sub> 植株间 F <sub>2</sub> plants	34.46 **	29.23 **	30.37 **	32.28 **
	B <sub>1</sub> 植株间 B <sub>1</sub> plants	27.95 **	34.40 **	30.29 **	33.58 **
	B <sub>2</sub> 植株间 B <sub>2</sub> plants	34.52 **	32.43 **	34.84 **	25.64 **

注: \*\* 表示  $P<0.01$  水平上差异极显著。

Note: \*\* significant difference at  $P<0.01$  level.

### 2.2 不同环境下玉米根系性状遗传模型的鉴选

对水旱两种条件下不同群体玉米根系性状分别进行6世代联合分析,各性状均得到24个遗传模型的极大对数似然值和AIC(Akaike's information criterion)值,结果见表2。由表2可以看出,根据最小AIC值原则,正常条件下玉米总根长的备选模型是E-1,干旱胁迫下玉米总根长的备选模型是E-1、E-2、E;干旱胁迫与正常条件下玉米根投影面积的

备选模型均是E、E-1;干旱胁迫与正常条件下玉米根表面积的备选模型均是B-1、E-1;正常条件下玉米根体积的备选模型是E-1,干旱胁迫下玉米根体积的备选模型是D、E。

按照达到显著水平的统计量数少和AIC值较低的原则,筛选各性状的最优遗传模型进行遗传分析,结果(表3)表明,选出E-1为正常条件下玉米总根长的最优模型,E为干旱胁迫条件下玉米总根长

的最优模型;水旱条件下玉米根投影面积的最优模型均为 E;水旱条件下玉米根表面积的最优模型均

为 E-1;选出 E-1 为正常条件下玉米根体积的最优模型,D 为干旱胁迫条件下玉米根体积的最优模型。

表 2 水旱条件下玉米根系 4 个性状遗传模型的极大对数似然值和 AIC 值

Table 2 Maximum likelihood value and AIC values of variant genetic models calculated with IECM method for 4 characters of maize roots under normal condition and water stress

根系性状 Root traits	模型 Model	极大对数似然值 MLV		AIC 值 AIC value	
		干旱胁迫 Drought stress	正常条件 Normal condition	干旱胁迫 Drought stress	正常条件 Normal condition
总根长 Total root length	A-1	-3 800.411 0	-3 732.395 8	7 608.822 0	7 472.791 5
	A-2	-4 525.239 8	-3 848.553 6	9 056.479 6	7 703.107 1
	A-3	-4 882.038 1	-3 871.367 1	9 770.076 3	7 748.734 2
	A-4	-4 209.917 5	-3 779.525 1	8 425.835 0	7 565.050 2
	B-1	-3 719.286 4	-3 706.726 1	7 458.572 8	7 433.452 1
	B-2	-3 788.438 2	-3 737.614 9	7 588.876 5	7 487.229 9
	B-3	-5 522.146 8	-4 139.480 2	1 1052.293 5	8 286.960 3
	B-4	-4 538.929 9	-3 848.407 4	9 083.859 7	7 702.814 9
	B-5	-4 649.968 5	-3 871.384 5	9 307.937 1	7 750.768 9
	B-6	-4 858.802 8	-3 871.384 3	9 723.605 6	7 748.768 6
	C	-3 730.548 5	-3 710.909 5	7 481.097 1	7 441.819 0
	C-1	-3 749.891 4	-3 725.247 3	7 513.782 9	7 464.494 6
	D	-3 707.471 4	-3 685.456 8	7 438.942 8	7 394.913 6
	D-1	-3 761.990 7	-3 703.737 4	7 541.981 3	7 425.474 8
	D-2	-3 714.051 5	-3 720.928 1	7 444.103 1	7 457.856 2
	D-3	-3 734.724 9	-3 724.842 7	7 485.449 8	7 465.685 4
	D-4	-3 723.396 5	-3 724.933 8	7 462.793 1	7 465.867 7
	E	-3 698.247 8	-3 684.233 4	7 432.495 5**	7 404.466 9
	E-1	-3 696.823 2	-3 663.614 0	7 423.646 4**	7 357.228 0**
	E-2	-3 707.999 7	-3 724.812 3	7 437.999 5**	7 471.624 7
	E-3	-3 880.770 6	-3 726.987 9	7 779.541 3	7 471.975 8
	E-4	-3 726.169 7	-3 724.553 5	7 468.339 5	7 465.107 0
	E-5	-3 729.634 9	-3 700.453 9	7 477.269 8	7 418.907 8
	E-6	-3 729.891 1	-3 704.198 1	7 475.782 2	7 424.396 2
根投影面积 Root projected area	A-1	-1 704.607 4	-1 714.427 7	3 417.214 8	3 436.855 4
	A-2	-2 000.504 2	-1 813.721 3	4 007.008 3	3 633.442 6
	A-3	-2 110.541 8	-1 811.469 4	4 227.083 6	3 628.938 7
	A-4	-1 876.299 3	-1 750.521 0	3 758.598 6	3 507.042 0
	B-1	-1 649.680 3	-1 685.267 5	3 319.360 5	3 390.535 0
	B-2	-1 667.567 3	-1 715.481 2	3 347.134 7	3 442.962 4
	B-3	-2 284.519 2	-1 904.903 3	4 577.038 4	3 817.806 7
	B-4	-2 001.664 5	-1 813.696 1	4 009.329 0	3 633.392 3
	B-5	-2 067.215 5	-1 811.418 2	4 142.430 9	3 630.836 4
	B-6	-2 109.009 8	-1 811.419 1	4 224.019 7	3 628.838 3
	C	-1 646.683 3	-1 695.809 5	3 313.366 7	3 411.618 9
	C-1	-1 648.270 8	-1 727.710 7	3 310.541 6	3 469.421 4
	D	-1 642.774 4	-1 692.444 4	3 309.548 8	3 408.888 8
	D-1	-1 650.938 0	-1 710.886 9	3 319.876 0	3 439.773 8
	D-2	-1 648.207 5	-1 716.377 8	3 312.415 0	3 448.755 5
	D-3	-1 648.199 6	-1 726.153 9	3 312.399 3	3 468.307 8
	D-4	-1 648.242 7	-1 726.515 7	3 312.485 3	3 469.031 5
	E	-1 633.310 7	-1 672.064 6	3 302.621 4**	3 380.129 3**
	E-1	-1 636.552 5	-1 678.173 3	3 303.105 0**	3 386.346 6**
	E-2	-1 648.219 9	-1 726.135 9	3 318.439 7	3 474.271 8
	E-3	-2 124.781 0	-1 727.724 6	4 267.562 1	3 473.449 2
	E-4	-1 645.991 8	-1 725.735 5	3 307.983 5	3 467.470 9
	E-5	-1 646.236 0	-1 726.096 6	3 310.472 0	3 470.193 2
	E-6	-1 645.686 0	-1 726.120 9	3 307.372 0	3 468.241 8

表2(续) Continued table 2

根系性状 Root traits	模型 Model	极大对数似然值 MLV		AIC 值 AIC value	
		干旱胁迫 Drought stress	正常条件 Normal condition	干旱胁迫 Drought stress	正常条件 Normal condition
根表面积 Root surface area	A-1	-2 459.220 4	-2 504.377 8	4 926.440 8	5 016.755 5
	A-2	-2 729.415 0	-2 608.333 6	5 464.830 0	5 222.667 3
	A-3	-2 838.933 2	-2 608.876 9	5 683.866 3	5 223.753 8
	A-4	-2 601.518 1	-2 554.413 7	5 209.036 2	5 114.827 4
	B-1	-2 412.422 9	-2 488.215 3	4 844.845 0**	4 996.430 0**
	B-2	-2 429.546 3	-2 507.445 0	4 871.092 6	5 026.889 9
	B-3	-2 987.679 3	-2 700.861 5	5 983.358 6	5 409.723 0
	B-4	-2 730.820 5	-2 608.273 9	5 467.641 0	5 222.547 9
	B-5	-2 821.140 5	-2 608.676 0	5 650.281 0	5 225.352 0
	B-6	-2 840.718 7	-2 608.675 9	5 687.437 4	5 223.351 9
	C	-2 419.327 0	-2 495.324 7	4 858.654 1	5 010.649 3
	C-1	-2 422.019 7	-2 515.632 8	4 858.039 3	5 045.265 6
	D	-2 414.178 3	-2 494.122 5	4 852.356 5	5 012.245 1
	D-1	-2 422.404 9	-2 505.602 9	4 862.809 9	5 029.205 8
	D-2	-2 421.822 6	-2 507.620 7	4 859.645 3	5 031.241 4
	D-3	-2 421.955 2	-2 514.847 3	4 859.910 4	5 045.694 6
	D-4	-2 421.958 6	-2 515.158 1	4 859.917 1	5 046.316 2
	E	-2 406.450 3	-2 480.933 7	4 848.900 6	4 997.867 4
	E-1	-2 407.108 3	-2 483.440 6	4 844.216 6**	4 996.881 2**
	E-2	-2 421.961 0	-2 514.832 9	4 865.922 1	5 051.665 8
	E-3	-2 529.860 7	-2 516.784 3	5 077.721 3	5 051.568 6
	E-4	-2 421.797 8	-2 514.494 0	4 859.595 6	5 044.987 9
	E-5	-2 421.832 8	-2 514.806 2	4 861.665 6	5 047.612 3
	E-6	-2 421.895 4	-2 514.822 8	4 859.790 9	5 045.645 6
根体积 Root volume	A-1	513.982 9	419.917 9	-1 019.965 8	-831.835 9
	A-2	295.924 6	353.704 5	-585.849 1	-701.408 9
	A-3	257.964 2	343.028 0	-509.928 5	-680.055 9
	A-4	394.062 7	412.282 1	-782.125 4	-818.564 2
	B-1	540.084 3	452.834 6	-1 060.168 6	-885.669 1
	B-2	533.408 4	419.888 5	-1 054.816 7	-827.777 1
	B-3	55.311 1	277.642 4	-102.622 3	-547.284 8
	B-4	296.215 7	353.584 1	-586.431 5	-701.168 1
	B-5	260.492 2	343.031 3	-512.984 5	-678.062 5
	B-6	257.982 1	343.030 8	-509.964 2	-680.061 7
	C	552.772 9	451.244 6	-1 085.545 8	-882.489 3
	C-1	531.320 8	408.240 4	-1 048.641 6	-802.480 8
	D	555.630 5	451.985 2	-1 087.261 0**	-879.970 4
	D-1	542.553 1	418.901 2	-1 067.106 3	-819.802 4
	D-2	541.956 3	424.319 3	-1 067.912 5	-832.638 7
	D-3	532.703 6	411.098 6	-1 049.407 1	-806.197 2
	D-4	532.699 9	410.760 1	-1 049.399 7	-805.520 1
	E	561.110 7	466.352 0	-1 086.221 5**	-896.703 9
	E-1	557.037 0	468.343 4	-1 084.073 9	-906.686 9**
	E-2	532.760 4	411.105 8	-1 043.520 8	-800.211 6
	E-3	191.134 0	409.033 7	-3 664.280	-800.067 4
	E-4	533.378 6	411.533 1	-1 050.757 3	-807.066 2
	E-5	548.522 3	411.128 5	-1 079.044 7	-804.256 9
	E-6	548.522 8	411.115 0	-1 081.045 6	-806.230 1

注: \* 表示 AIC 值较小, 对应的模型为备选遗传模型。

Note: \* AIC value is small and the corresponding model is an alternative genetic mode.

表 3 水旱条件下玉米根系 4 个性状备选模型的适合性检验

Table 3 Test of goodness-of-fit on genetic models for 4 characters of maize roots under normal condition and water stress

处理 Treatment	根系性状 Root traits	模型 Model	世代 Generation	统计量 Statistics			
				$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	$\chi^2$
干旱胁迫 Drought stress	总根长 Total root length	E	P <sub>1</sub>	47.040 0*	112.225 0*	250.000 0*	8.086 7*
			F <sub>1</sub>	0.692 3	7.211 5*	195.000 0*	3.307 7*
			P <sub>2</sub>	3.769 2	2.596 2	195.000 0*	3.564 1*
			B <sub>1</sub>	0.100 0	0.216 5	0.405 7	0.054 9
			B <sub>2</sub>	0.012 9	0.003 6	0.039 5	0.026 7
			F <sub>2</sub>	0.000 8	0.004 7	0.028 0	0.054 9
			E-1	47.040 0*	112.225 0*	250.000 0*	8.086 7*
	正常条件 Normal condition	E-1	F <sub>1</sub>	1.923 1	23.365 4*	195.000 0*	3.410 3*
			P <sub>2</sub>	0.692 3	18.461 5*	195.000 0*	3.307 7*
			B <sub>1</sub>	0.215 2	0.323 2	0.227 9	0.076 9
			B <sub>2</sub>	0.127 2	0.008 1	1.042 9	0.087 3
			F <sub>2</sub>	0.003 5	0.008 1	0.016 6	0.033 1
			E-2	47.040 0*	112.225 0*	250.000 0*	8.086 7*
			F <sub>1</sub>	9.307 7*	0.288 5	195.000 0*	4.025 6*
干旱胁迫 Drought stress	根投影面积 Root projected area	E	P <sub>2</sub>	56.076 9*	14.134 6*	195.000 0*	7.923 1*
			B <sub>1</sub>	8.354 8	8.953 8	0.599 8	1.040 4*
			B <sub>2</sub>	0.491 9	0.152 5	1.332 2	0.089 5
			F <sub>2</sub>	0.342 5	0.204 2	0.210 7	0.060 5
			E-1	P <sub>1</sub>	69.360 0*	144.400 0*	250.000 0*
			F <sub>1</sub>	22.090 9*	68.210 2*	220.000 0*	5.507 6*
			P <sub>2</sub>	72.600 0*	144.000 0*	225.000 0*	9.800 0*
正常条件 Normal condition	根投影面积 Root projected area	E-1	B <sub>1</sub>	0.954 0	0.698 6	0.193 2	0.621 4*
			B <sub>2</sub>	0.069 6	0.000 2	0.940 4	0.086 0
			F <sub>2</sub>	0.500 2	0.499 4	0.007 7	0.205 0
			E-1	P <sub>1</sub>	47.040 0*	112.225 0*	250.000 0*
			F <sub>1</sub>	3.760 0	28.850 0*	195.000 0*	3.560 0*
			P <sub>2</sub>	0.690 0	18.460 0*	195.000 0*	3.310 0*
			B <sub>1</sub>	0.070 0	0.074 0	0.004 0	0.042 0
干旱胁迫 Drought stress	根投影面积 Root projected area	E-1	B <sub>2</sub>	0.005 8	0.002 5	0.240 0	0.069 0
			F <sub>2</sub>	0.004 6	0.004 1	0.270 0	0.023 0
			E-1	P <sub>1</sub>	29.040 0*	84.100 0*	250.000 0*
			F <sub>1</sub>	1.920 0	4.620 0*	195.000 0*	3.410 0*
			P <sub>2</sub>	0.080 0	10.380 0*	195.000 0*	3.300 0*
			B <sub>1</sub>	0.080 0	0.023 0	0.240 0	0.056 0
			B <sub>2</sub>	0.002 9	0.006 8	0.015 0	0.053 0
正常条件 Normal condition	根投影面积 Root projected area	E	F <sub>2</sub>	0.015 0	0.055 0	0.217 0	0.026 0
			E-1	P <sub>1</sub>	69.360 0*	144.400 0*	250.000 0*
			F <sub>1</sub>	0.272 7	17.750 0*	220.000 0*	3.680 0*
			P <sub>2</sub>	1.670 0	25.000 0*	225.000 0*	3.800 0*
			B <sub>1</sub>	0.190 0	0.200 0	0.004 0	0.190 0
			B <sub>2</sub>	0.174 0	0.050 0	0.521 0	0.140 0
			F <sub>2</sub>	0.003 6	0.000 3	0.030 0	0.050 0
干旱胁迫 Drought stress	根表面积 Root surface area	B-1	E-1	P <sub>1</sub>	69.360 0*	144.400 0*	250.000 0*
			F <sub>1</sub>	1.000 0	13.750 0*	220.000 0*	3.660 0*
			P <sub>2</sub>	0.060 0	16.000 0*	225.000 0*	3.700 0*
			B <sub>1</sub>	0.004 9	0.060 0	0.480 0	0.270 0
			B <sub>2</sub>	0.000 3	0.000 2	0.000 2	0.079 0
			F <sub>2</sub>	0.009 0	0.001 4	0.276 0	0.050 0
			B-1	P <sub>1</sub>	15.360 0*	60.025 0*	250.000 0*
干旱胁迫 Drought stress	根表面积 Root surface area	B-1	F <sub>1</sub>	6.230 8*	34.903 8*	195.000 0*	3.769 2*
			P <sub>2</sub>	0.076 9	10.384 6*	195.000 0*	3.256 4*
			B <sub>1</sub>	0.000 0	0.071 8	1.111 0	0.040 7
			B <sub>2</sub>	0.092 5	0.052 6	0.067 8	0.082 7
			B-1	P <sub>1</sub>	15.360 0*	60.025 0*	5.446 7*

表3(续) Continued table 3

处理 Treatment	根系性状 Root traits	模型 Model	世代 Generation	统计量 Statistics			
				$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	$_{nW}^2$
干旱胁迫 Drought stress	根表面积 Root surface area	B-1 E-1	$F_2$	0.027 7	0.199 0	1.300 5	0.056 5
			$P_1$	29.040 0*	84.100 0*	250.000 0*	6.586 7*
			$F_1$	0.692 3	18.461 5*	195.000 0*	3.307 7*
			$P_2$	3.769 2	2.596 2	195.000 0*	3.564 1*
			$B_1$	0.040 7	0.059 8	0.038 5	0.058 5
			$B_2$	0.024 6	0.011 2	0.034 1	0.096 6
			$F_2$	0.000 1	0.009 0	0.166 8	0.025 4
正常条件 Normal condition	根表面积 Root surface area	B-1	$P_1$	19.440 0*	67.600 0*	250.000 0*	5.786 7*
			$F_1$	13.363 6*	52.528 4*	220.000 0*	4.780 3*
			$P_2$	0.600 0	9.000 0*	225.000 0*	3.800 0*
			$B_1$	0.718 3	0.553 2	0.094 4	0.144 5
			$B_2$	0.019 6	0.033 2	0.034 8	0.086 2
			$F_2$	1.778 3	1.839 1	0.067 5	0.285 8
			$P_1$	24.000 0*	75.625 0*	250.000 0*	6.166 7*
	根体积 Root volume	E-1	$F_1$	9.818 2*	45.454 5*	220.000 0*	4.484 8*
			$P_2$	1.666 7	6.250 0*	225.000 0*	3.888 9*
			$B_1$	0.020 9	0.041 7	0.065 9	0.188 5
			$B_2$	0.166 9	0.264 8	0.226 6	0.104 0
			$F_2$	0.020 9	0.005 9	0.751 7	0.092 7
			$P_1$	15.360 0*	60.025 0*	250.000 0*	5.446 7*
			$F_1$	0.076 9*	10.384 6*	195.000 0*	3.256 4*
干旱胁迫 Drought stress	根体积 Root volume	D	$P_2$	0.076 9	14.134 6*	195.000 0*	3.256 4*
			$B_1$	0.119 4	0.080 3	0.041 9	0.060 6
			$B_2$	0.089 0	0.028 1	0.235 0	0.050 0
			$F_2$	0.134 9	0.034 9	0.455 6	0.101 4
			$P_1$	15.360 0*	60.025 0*	250.000 0*	5.446 7*
			$F_1$	0.076 9*	10.384 6*	195.000 0*	3.256 4*
			$P_2$	0.076 9	14.134 6*	195.000 0*	3.256 4*
	根体积 Root volume	E-1	$B_1$	0.014 1	0.004 0	0.042 3	0.025 1
			$B_2$	0.010 4	0.001 3	0.061 5	0.051 0
			$F_2$	0.001 1	0.000 7	0.000 4	0.037 0
			$P_1$	69.360 0*	144.400 0*	250.000 0*	9.946 7*
			$F_1$	27.272 7*	76.818 2*	220.000 0*	5.939 4*
			$P_2$	8.066 7*	42.250 0*	225.000 0*	4.422 2*
			$B_1$	0.033 4	0.147 5	0.686 1	0.099 2

注: $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$ . 均匀性检验统计量; $_{nW}^2$ . Smirnov 检验统计量; $D_n$ . Kolmogorov 检验统计量。\* 表示  $P<0.05$  水平上差异显著。

Note: $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$ . Statistics of Uniformity test; $_{nW}^2$ . Statistic of Smirnov test; $D_n$ . Statistic of Kolmogorov test. \* indicates significant difference at  $P<0.05$  level.

## 2.3 不同环境下玉米根系性状最优遗传模型的遗传参数估计

**2.3.1 总根长的遗传参数估计** 根据水旱条件下玉米总根长的最优遗传模型估算遗传参数,结果见表4。由表4可以看出,干旱胁迫下玉米总根长受2对主基因控制,其加性效应均为-51.91,表明主基因累加对总根长为负效应。2对主基因的显性效应分别为-36.22和29.03,表明主基因的显性效应为部分负显性。加性×加性效应为68.77;显性×显性效应为66.83,表明2对主基因的加性×加性效

应和显性×显性效应均为正向效应。2对主基因的加性效应之间的显性互作效应为-11.60,2对主基因的显性效应之间的加性互作效应为53.65。在 $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  群体中主基因+多基因的遗传率分别达到83.23%,94.23%和93.16%。

正常条件下控制玉米总根长的主基因的加性效应均为-36.81,表明主基因累加不会使总根长增长。主基因的显性效应分别为55.75和-4.39,表明主基因的显性效应为部分正向效应;加性×加性效应为44.87,显性×显性效应为-70.29,表明加

性×加性效应为正向效应,可以增加总根长,显性×显性效应为负向效应,会减少总根长。第 1 对主基因的加性效应与第 2 对主基因的加性效应之间的显性互作效应为 -4.39,第 1 对主基因的显性效应与第 2 对主基因的显性效应之间的加性互作效应为

82.53。多基因加性效应和显性效应分别为 42.69 和 149.43,均能增加总根长。主基因十多基因的遗传率在  $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  群体中分别达到 85.17%, 74.90% 和 75.72%。

表 4 水旱条件下玉米根系 4 个性状的遗传参数

Table 4 Genetic parameters for 4 characters of maize roots under normal condition and water stress

参数 Parameter	世代 Generation	总根长 Total root length		根投影面积 Root projected area		根表面积 Root surface area		根体积 Root volume	
		干旱胁迫 Drought stress	正常条件 Normal condition	干旱胁迫 Drought stress	正常条件 Normal condition	干旱胁迫 Drought stress	正常条件 Normal condition	干旱胁迫 Drought stress	正常条件 Normal condition
$m$		611.68	13.94	3.68	8.33	11.49	4.46	0.18	0.09
$d_a$		-51.91	-36.81	-1.80	-1.42	0.78	2.69	-0.0085	0.04
$d_b$		-51.91	-36.81	-1.80	-1.42	0.78	2.69		0.04
$h_a$		-36.22	55.75	-0.49	-0.35	6.56	-2.13	-0.0005	-0.03
$h_b$		29.03	-4.39	1.38	-3.14	16.16	-2.19		-0.03
$i$		68.77	44.87	3.34	-0.82	4.08	12.40		0.18
$l$		66.83	-70.29	3.35	0.27	-9.06	3.28		0.05
$j_{ab}$		-11.60	-4.39	0.44	1.04	0.54	3.61		0.06
$j_{ba}$		53.65	82.53	2.32	3.83	-4.67	-0.73		0.0072
$[d]$			42.69			-5.49	-8.18		-0.14
$[h]$			149.43			6.29	36.29		0.47
$\sigma_p^2$	$B_1$	1 461.00	2 089.26	3.75	4.75	55.53	53.85	0.016	0.0076
$\sigma_{mg}^2$		1 543.23	3 915.05	3.75	5.86	26.04	69.61	0.0001	0.012
$\sigma_{pg}^2$		957.23	1 199.12	1.68	0.24	33.58	18.47	0.012	0.0012
$\sigma_e^2$		503.77	890.13	2.06	4.50	21.94	35.38	0.0040	0.0064
$h_{mg}^2 / \%$		51.37	65.20	50.01	55.27	31.92	56.38	0.64	61.36
$h_{pg}^2 / \%$		31.86	19.97	22.47	2.28	41.17	14.96	74.23	6.28
$h_{mg}^2 + h_{pg}^2 / \%$		83.23	85.17	72.48	57.55	73.09	71.34	74.87	67.64
$\sigma_p^2$	$B_2$	2 750.10	1 119.95	7.05	4.50	51.96	56.30	0.019	0.010
$\sigma_{mg}^2$		5 968.14	2 426.90	9.07	4.85	84.64	41.87	0.0001	0.0081
$\sigma_{pg}^2$		2 246.33	2 29.82	4.99	0	30.02	20.91	0.015	0.0038
$\sigma_e^2$		503.77	890.13	2.06	4.50	21.94	35.38	0.004	0.0064
$h_{mg}^2 / \%$		68.46	68.42	56.28	51.84	61.96	42.65	0.64	44.26
$h_{pg}^2 / \%$		25.77	6.48	30.93	0	21.97	21.30	78.80	20.79
$h_{mg}^2 + h_{pg}^2 / \%$		94.23	74.90	87.21	51.84	83.93	63.95	79.44	65.05
$\sigma_p^2$	$F_2$	2 528.27	683.02	2.20	4.50	26.56	23.25	0.0096	0.0030
$\sigma_{mg}^2$		4 840.73	2 129.75	7.64	4.32	71.66	60.18	0.0001	0.011
$\sigma_{pg}^2$		2 024.50	0	0.14	0	4.61	0	0.0056	0
$\sigma_e^2$		503.77	890.13	2.06	4.50	21.94	35.38	0.0040	0.0064
$h_{mg}^2 / \%$		65.69	75.72	77.63	48.97	72.96	72.13	0.91	78.55
$h_{pg}^2 / \%$		27.47	0	1.41	0	4.70	0	57.72	0
$h_{mg}^2 + h_{pg}^2 / \%$		93.16	75.72	79.04	48.97	77.66	72.13	58.63	78.55

注:  $m$ . 群体平均数;  $d_a$ ,  $d_b$ . 两主基因的加性效应;  $h_a$ ,  $h_b$ . 两主基因的显性效应;  $i$ . 加性×加性效应;  $l$ . 显性×显性效应;  $[d]$ . 多基因加性效应;  $[h]$ . 多基因显性效应;  $j_{ab}$ . 第 1 对主基因加性×第 2 对主基因显性互作效应;  $j_{ba}$ . 第 2 对主基因加性×第 1 对主基因显性互作效应;  $\sigma_p^2$ . 表型方差;  $\sigma_{mg}^2$ . 主基因方差;  $\sigma_{pg}^2$ . 多基因方差;  $\sigma_e^2$ . 环境方差;  $h_{mg}^2$ . 主基因遗传率;  $h_{pg}^2$ . 多基因遗传率。

Notes:  $m$ . The mean of population;  $d_a$ ,  $d_b$ . Additive effects of two major gene;  $h_a$ ,  $h_b$ . The dominance effects of two major gene;  $i$ . The additive×additive effects;  $l$ . The dominance×dominance effects;  $[d]$ . The additive effects of polygene;  $[h]$ . The dominance effects of polygene;  $j_{ab}$ . Additive effect of the first major gene×dominant effect of the second major gene;  $j_{ba}$ . Additive effect of the second major gene×dominant effect of the first major gene;  $\sigma_p^2$ . Variance of phenotype;  $\sigma_{mg}^2$ . Variance of major gene;  $\sigma_{pg}^2$ . Variance of polygene;  $\sigma_e^2$ . Variance of environmental;  $h_{mg}^2$ . Heritability of major gene;  $h_{pg}^2$ . Heritability of polygene.

### 2.3.2 根投影面积的遗传参数估计 根据水旱条件下玉米根投影面积的最优遗传模型估算遗传参

数,结果见表 4。由表 4 可以看出,干旱胁迫条件下玉米根投影面积受 2 对主基因控制,但它们的加性

效应均处在较低水平,表明主基因累加对根投影面积影响较小;2对主基因的显性效应也较低,表明2对主基因的显隐性不明显。主基因的遗传率在B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>和F<sub>2</sub>群体中分别达50.01%,56.28%和77.63%,主基因的选择效率在F<sub>2</sub>群体中较B<sub>1</sub>和B<sub>2</sub>群体高;主基因+多基因的遗传率在B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>和F<sub>2</sub>群体中分别达72.48%,87.21%和79.04%。

正常条件下玉米根投影面积的主基因遗传率在B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>和F<sub>2</sub>群体中分别达55.27%,51.84%和48.97%;主基因的选择效率在B<sub>1</sub>群体中较F<sub>2</sub>和B<sub>2</sub>群体高;主基因+多基因的遗传率在B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>和F<sub>2</sub>群体中分别达57.55%,51.84%和48.97%。

**2.3.3 根表面积的遗传参数估计** 根据水旱条件下玉米根表面积的最优遗传模型估算遗传参数,结果见表4。由表4可以看出,干旱条件下控制玉米根表面积的2对主基因的加性效应值低,说明其对根表面积的影响不大。2对主基因的显性效应分别为6.56和16.16,表明2对主基因对根表面积均为正显性;加性×加性效应为4.08,显性×显性效应为-4.67,表明加性×加性效应可以使根表面积变大,显性×显性效应可以使根表面积变小。2对主基因加性效应的显性互作效应为-9.06,为负向效应,会使根表面积变小。多基因加性效应和显性效应分别为-5.49和6.29,总体上对增加根表面积有正向作用。F<sub>2</sub>主基因的选择效率较B<sub>1</sub>和B<sub>2</sub>高,B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>和F<sub>2</sub>的主基因+多基因遗传率分别为73.09%,83.93%和77.66%。

正常条件下根表面积受2对主基因控制,其显性效应分别为-2.13和-2.19,表明2对主基因对根表面积为负向效应。加性×加性效应为12.40,表明加性×加性效应可以增加根表面积。2对主基因的加性效应之间的显性互作效应为3.61,说明控制根表面积的2对主效基因间的互作为正向效应。多基因加性效应和显性效应分别为-8.18和36.29,说明多基因对增加玉米根表面积有正向作用。在F<sub>2</sub>群体中主基因的选择效率高,主基因+多基因的遗传率在B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>和F<sub>2</sub>群体中分别为71.34%,63.95%和72.13%。

**2.3.4 根体积的遗传参数估计** 根据水旱条件下玉米根体积的最优遗传模型估算遗传参数,结果见表4。由表4可以看出,干旱条件下控制玉米根体积的主基因的加性效应和显性效应处于较低水平。B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>和F<sub>2</sub>的主基因遗传率分别为0.64%,0.64%和0.91%;B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>和F<sub>2</sub>的多基因遗传率分别为

74.23%,78.80%和57.72%;该性状以多基因遗传为主。B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>和F<sub>2</sub>的主基因+多基因遗传率分别为74.87%,79.44%和58.63%。

正常条件下玉米根体积的主基因遗传率在B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>和F<sub>2</sub>群体中分别为61.36%,44.26%和78.55%。F<sub>2</sub>主基因的选择效率均较B<sub>1</sub>和B<sub>2</sub>高,多基因遗传率在B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>和F<sub>2</sub>群体分别为6.28%,20.79%和0%。主基因+多基因遗传率在B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>和F<sub>2</sub>群体中分别为67.64%,65.05%和78.55%。

### 3 讨 论

本研究结果表明,在干旱胁迫和正常条件下,玉米总根长的遗传率均较高,说明环境条件对其影响较小,可以稳定遗传,这与岳辉等<sup>[20]</sup>在低磷环境下对玉米苗期总根长的遗传分析结果基本一致。鲁俊田等<sup>[21]</sup>研究表明,在低磷环境下,耐低磷玉米自交系的根表面积受2对主基因+多基因混合控制,主基因间存在加性显性及互作效应,在F<sub>2</sub>选择效率最高,环境对根表面积的影响较小。本研究结果表明,干旱胁迫条件下,玉米根表面积受2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因控制,这与鲁俊田等<sup>[21]</sup>的研究结果基本一致。本研究中,干旱胁迫条件下玉米根体积受2对主基因+多基因控制,遗传效率在B<sub>2</sub>世代较高,具有较好的筛选效果,这与唐怀君等<sup>[22]</sup>的研究结果一致。

玉米抗旱性是由多基因控制的复杂数量性状,要提高玉米的抗旱性必须通过群体改良、轮回选择,积累有利基因,提高优良基因和基因型频率。玉米根系的总根长、根表面积在3个群体中遗传率均高,受环境影响较小,改良过程中可以在低世代材料中进行有效选择。干旱胁迫下玉米根投影面积的遗传率高于正常条件,因此干旱条件下对玉米根投影面积进行选择效率更高。在两种条件下根体积的遗传率均高且变化不大,遗传相对稳定,正常条件下以主基因遗传为主,在低世代材料中就可进行有效选择。本研究只对玉米根系苗期的表型性状进行遗传分析,以后还应在玉米其他生育期进行遗传研究,同时还可以利用分子手段进一步加以印证。

### [参考文献]

- [1] Jing R L. Advances of research on drought resistance and water use efficiency in crop apical root zone of maize [J]. Review of China Agricultural Science and Technology, 2007, 9(1): 1-5.
- [2] Xu R, Wang Q B, Zhang C Q, et al. Drought-resistance evaluation system of maize inbred [J]. Scientia Agricultura Sinica,

2009,42(1):72-84.

- [3] Zhang S Q, Shan L. Root absorbing mechanism is reviewed [J]. Chinese Journal of Apple & Environmental Biology, 2001, 7 (4):396-402.
- [4] 刘胜群,宋凤斌,王 燕.玉米根系性状与地上部性状的相关性研究 [J].吉林农业大学学报,2007,29(1):1-6.  
Liu S Q, Song F B, Wang Y. Correlations between characters of roots and those of aerial parts of maize varieties [J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2007, 29(1): 1-6.
- [5] Cater W A. A method of growing plants in water vapor to facilitate examination of roots [J]. Phytopathology, 1942, 32: 623-625.
- [6] 韦正乙,张玉英,王云鹏,等.基因工程在玉米抗旱育种中的应用 [J].玉米科学,2014,22(4):1-7.  
Wei Z Y, Zhang Y Y, Wang Y P, et al. Recent application of transgenic engineering for drought resistance breeding in maize [J]. Journal of Maize Sciences, 2014, 22(4): 1-7.
- [7] 高世斌,冯质雷,李晚忱,等.干旱胁迫下玉米根系性状和产量 QTLs 分析 [J].作物学报,2005,31(6):718-722.  
Gao S B, Feng Z L, Li W C, et al. Mapping QTLs for root and yield under drought stress in maize [J]. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(6): 718-722.
- [8] 高 琼,邹原东.水分胁迫对玉米苗期生长性状的影响 [J].农业科学,2019,9(6):474-481.  
Gao Q, Zou Y D. Effects of water stress on growth traits of maize seedling [J]. Hans Journal of Agricultural Sciences, 2019, 9(6): 474-481.
- [9] 管建慧.玉米根系生长发育特性及与地上部关系的研究 [D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2007:2-5.  
Guan J H. Study on characteristics of root system growth and relationship between root and upland parts of maize [D]. Huhhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2007: 2-5.
- [10] Ma X F, Yu T. Water deficit in seedling stage of maize root system development and the influence of the anatomical structures [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(7): 1731-1736.
- [11] Qi J, Song F B, Liu S Q. Seedling stage of maize root physiological response to drought stress [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2006, 15(6): 1264-1268.
- [12] Sun C X, She X Y. Index of crop drought resistance identification and quantity analysis method research progress [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2002(1):20-24.
- [13] Smucker A J M, Aiken R M. Dynamic root responses to water deficits [J]. Soil Science, 1992, 154(4): 281-289.
- [14] 张卫萍,吴 平,沈晓莹,等.不同供水条件下水稻幼苗根系形成的遗传分析 [J].植物学报,2001,43(10):1024-1030.  
Zhang W P, Wu P, Shen X Y, et al. Genetic analysis of root

growth in rice seedlings under different water supply conditions [J]. Acta Botanica Sinica, 2001, 43(10): 1024-1030.

- [15] 李 华,刘联正,杨兴圣,等.小麦抗源材料 0911-3 抗白粉病的主基因+多基因遗传分析 [J].华北农学报,2013,28(1): 37-43.  
Li H, Liu L Z, Yang X S, et al. Major plus multi-gene analysis of resistance to powdery mildew in wheat strain 0911-3 [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2013, 28(1): 37-43.
- [16] 刘鹏飞,周富亮,梁思维,等.甜玉米茎秆强度性状的主基因+多基因遗传分析 [J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2020,48(9):64-72,88.  
Liu P F, Zhou F L, Liang S W, et al. Mixed major genes and polygenes inheritance analyses for stem strength traits of sweet corn [J]. Journal of Northwest A&F University(Natural Science Edition), 2020, 48(9): 64-72, 88.
- [17] 刘 宇,于海秋,李兴涛,等.耐低钾玉米自交系主要根系性的遗传分析 [J].沈阳农业大学学报,2010,41(2):199-202.  
Liu Y, Yu H Q, Li X T, et al. Inheritance of main root traits of tolerance to low potassium in maize inbred lines [J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2010, 41(2): 199-202.
- [18] Saini H S, Westgate M E. Reproductive development in grain crops during drought [J]. Advances in Agronomy, 2000, 68: 89-96.
- [19] 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,2003:224-265,351-370.  
Gai J Y, Zhang Y M, Wang J K. Genetic system of quantitative traits in plants [M]. Beijing: Science Press, 2003: 224-265,351-370.
- [20] 岳 辉,曹敏建,于海秋,等.耐低磷玉米自交系苗期总根长的主基因+多基因遗传分析 [J].沈阳农业大学学报,2014,45 (5):604-607.  
Yue H, Cao M J, Yu H Q, et al. Genetic analysis of total root length with mixed model of major gene and polygene in tolerance to low-phosphorous stress of maize [J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2014, 45(5): 604-607.
- [21] 鲁俊田,任丽丽,岳 辉,等.耐低磷玉米自交系根系性状的主基因+多基因遗传分析 [J].种子,2017,36(7):17-22.  
Lu J T, Ren L L, Yue H, et al. Genetic analysis of root characteristics with mixed model of major gene and polygene in tolerance to low phosphorus inbred lines [J]. Seed, 2017, 36(7): 17-22.
- [22] 唐怀君,孙宝成,周芳芝,等.玉米抗旱性状的遗传力分析 [J].新疆农业科学,2015,52(11):2011-2015.  
Tang H J, Sun B C, Zhou F Z, et al. Analysis of the hereditability of maize drought resistance characteristics [J]. Xinjiang Agricultural Sciences 2015, 52(11): 2011-2015.