

鲜食糯玉米杂交当代F₀叶酸含量的遗传研究

焦炎炎,董 会,史亚兴,刘 辉,卢柏山,宋 伟,赵久然
(北京市农林科学院玉米研究所/玉米DNA指纹及分子育种北京市重点实验室,北京 100097)

摘要: 叶酸生物强化是改善人体叶酸缺乏症的一种潜在有效方式,研究糯玉米杂交当代F₀籽粒叶酸性状的遗传效应对玉米叶酸营养强化具有重要意义。在玉米籽粒中,5-甲基四氢叶酸(5-M-thf)和5-甲酰四氢叶酸(5-F-thf)是天然叶酸存在的主要形式,为研究其杂交当代遗传效应,本研究以5个糯玉米自交系为亲本,按照完全双列杂交的方式组配了20个杂交组合,并测定亲本和杂交组合F₀籽粒中5-M-thf和5-F-thf含量。结果表明在所有杂交组合中,5-M-thf含量均高于5-F-thf含量,其中,ZN3/J6组合中5-M-thf的含量最高,为432.85 ug/100 g(冻干);BN2/ZN3组合中5-F-thf的含量最高,为115.64 ug/100 g(冻干)。计算杂交当代叶酸性状的杂种优势,发现在所有组合中5-F-thf均表现正向杂种优势,而不同杂交组合的5-M-thf的杂种优势表现存在差异。进一步分析叶酸性状的遗传力和母体效应,发现5-F-thf的遗传力(0.81)高于5-M-thf,5-M-thf的母体效应(0.16)高于5-F-thf。综上,糯玉米籽粒中叶酸含量存在当代杂种优势和母体效应,且不同形态的叶酸在杂交当代的遗传表现不同,在不同玉米材料杂交时选择BN2、ZN3等高叶酸自交系作为母本更有利于获得高叶酸含量的杂交籽粒。

关键词: 糯玉米;叶酸;当代杂种优势;母体效应

Genetic Effect of the Folate Content in F₀-Generation Fresh Waxy Maize

JIAO Yan-yan, DONG Hui, SHI Ya-xing, LIU Hui, LU Bai-shan, SONG Wei, ZHAO Jiu-ran
(Maize Research Institute of Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences/Beijing Key Laboratory of Maize DNA Fingerprinting and Molecular Breeding, Beijing 100097)

Abstract: The bio-enhancement breeding for higher folate in food crops is a potential effective way to improve folate deficiency in humans. It is of great significance to study the genetic effects of folate traits in waxy maize F₀ kernels. Two components 5-methyltetrahydrofolate (5-M-thf) and 5-formyltetrahydrofolate (5-F-thf) are the main forms of natural folate. In order to study the content and variants of folate in F₀ kernels, twenty crosses were generated according to Griffing diallel cross using 5 waxy corn inbred lines, followed by the evaluation of the 5-M-thf and 5-F-thf contents of fresh F₀ kernels in this study. The results showed that the content of 5-M-thf was higher than that of 5-F-thf in all crosses, and the content of 5-M-thf in ZN3/J6 was highest, which was 432.85 ug/100 g DW; the content of 5-F-thf in BN2/ZN3 was the highest, which was 115.64 ug/100 g DW. The F₀ heterosis was observed in the 5-M-thf and 5-F-thf. The 5-F-thf showed positive heterosis in all crosses, while the 5-M-thf showed variants on heterosis in different crosses. Further calculation of the heritability and maternal effect of folate traits showed that the heritability of 5-F-thf (0.81) was higher than that of 5-M-thf, while the maternal effect of 5-M-thf (0.16) was higher than that of 5-F-thf. In conclusion, this study revealed the F₀

收稿日期: 2022-10-12 修回日期: 2022-11-06 网络出版日期: 2022-11-24

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20221012002>

第一作者研究方向为玉米分子育种, E-mail: jiao_yan2012@163.com, 董会为共同第一作者

通信作者: 赵久然, 研究方向为玉米遗传育种, E-mail: maizezhao@126.com

宋 伟, 研究方向为玉米分子育种, E-mail: songwei1007@126.com

卢柏山, 研究方向为鲜食玉米遗传育种, E-mail: maizelu@126.com

基金项目: 北京市农林科学院青年科研基金(QNJJ202208);北京市农林科学院基因组育种协同创新中心建设项目(KJCX201907-2)

Foundation projects: Youth Scientific Research Foundation of Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences (QNJJ202208); Special Program for Innovation of Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences (KJCX201907-2)

heterosis and maternal effect of folate trait in waxy maize kernels, and the different performance on forms of folate in maize kernels. The inbred lines such as BN2 and ZN3, which were detected with high folate content, can be applied as female parent to obtain high folate content in maize F_0 kernels.

Key words: waxy corn; folate content; F_0 heterosis; maternal effect

鲜食玉米是指具有特殊风味和品质的幼嫩玉米,其果穗采摘后可直接食用或蒸煮后食用。与普通玉米相比,鲜食玉米的营养丰富,是一种较理想的营养均衡食品,也被称为“新型营养保健食品”、“长寿食品”等^[1-2]。生产上鲜食玉米类型主要包括甜玉米、糯玉米和甜糯玉米等,其中,糯玉米是鲜食玉米的主力军,发源于我国,其胚乳呈蜡质状,入口细腻劲道,皮薄无渣,绵糯柔软且具有特殊香气^[3-4]。糯玉米籽粒中所含淀粉几乎100%为支链淀粉,食用消化率高,且富含游离氨基酸、粗蛋白、胡萝卜素、E族和叶酸等B族维生素^[5]。随着经济发展和生活水平的提高,糯玉米的营养和保健价值逐渐得到人们的认可,是百姓“菜篮子”的主要食品,糯玉米产业也成为助力脱贫攻坚、带动农民增收增收、拉动地方经济增长的重要产业。目前,生产上已选育出白糯、黄糯和紫糯等各具特色的优良糯玉米,其中,北京农林科学院选育的京科糯2000已成为我国和越南等“一带一路”国家的主导品种^[6-7]。

叶酸是一类人体必需的水溶性B族维生素,参与甲基化循环、氨基酸代谢和核苷酸的生物合成等,对生命活动具有非常重要的作用^[8]。人类和动物不能像植物和微生物一样从头合成叶酸,其生命活动所需的叶酸都来自日常饮食^[9]。在玉米、小麦和水稻等主粮作物中叶酸含量较低^[10],且叶酸在加工烹饪过程中损失严重^[11],难以满足人体需求,使得叶酸缺乏症成为一个全球范围内的营养健康问题。在人体中,缺乏叶酸会增加心血管疾病、神经系统疾病、消化系统疾病和癌症的发病率^[12-14]。孕妇缺乏叶酸会影响胎儿DNA的合成,导致先天畸形儿和巨幼细胞贫血等致命性疾病^[15-16]。叶酸缺乏一般可以通过药剂补充和植物叶酸生物强化等方式解决,但通过人工合成的药剂补充叶酸对于一些发展中国家来说成本比较高^[9],且摄入过多的人工合成叶酸也会产生一定的副作用^[17-18]。因此,加强叶酸遗传研究对利用生物手段进行叶酸强化育种具有重要意义。

杂种优势是一种普遍现象,对于提高作物产量和改良作物品质具有重要作用^[19]。玉米杂种优势不仅体现在杂交种子出苗后至植株成熟阶段的生

长势、生活力、抗逆性、适应性及产量、品质等方面,也表现在杂交当代(F_0)籽粒阶段(当代杂种优势)。在多种作物、多个性状上均证实了当代杂种优势的存在^[20-21],其中,玉米籽粒的粒长、粒宽、粒重等^[22-24]和油分、蛋白质等籽粒品质方面^[25-27]在杂交当代也存在杂种优势。了解重要性状在杂交当代的遗传表现,对于利用杂种优势进行玉米育种或品质改良具有重要作用。目前,针对鲜食玉米杂交当代叶酸性状杂种优势的研究报道较少,因此,本研究利用5份骨干自交系组配了20份杂交组合,并测定、分析其籽粒中5-甲基四氢叶酸(5-M-thf)和5-甲酰四氢叶酸(5-F-thf)的含量在杂交当代的遗传效应,为利用当代杂种优势进行玉米籽粒叶酸品质改良提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究在测定本单位多个自交系籽粒叶酸含量的基础上,从中选择叶酸含量存在差异的5份鲜食糯玉米自交系,分别为:BN2、京糯6(J6)、N601、YN-3和ZN3。将这5份鲜食糯玉米自交系分别于2021年在海南北京市农林科学院玉米所试验基地(31.28°N、121.49°E)和2022年在北京小汤山基地(116.46°N、40.19°E)种植,并采用完全双列杂交遗传交配设计方法配制了20份杂交组合,每个杂交组合组配10穗。

1.2 试验方法

在亲本自交果穗和组配的杂交果穗中选择3~5穗生长一致的果穗,从中选取30粒中部完整籽粒用于适采期(授粉后25 d)叶酸含量的测定。在取样过程中,为防止叶酸降解采用液氮速冻后-80℃保存,且全过程避强光操作。本研究中籽粒叶酸含量均为冻干后测定的叶酸含量,即将籽粒冷冻干燥后磨粉,利用酶解法提取籽粒中的叶酸,之后采用高效液相色谱-质谱法(LC-MS)进行测定,每个样品测量3个重复,具体检测步骤参考董会等^[28]。

1.3 数据分析

为评价不同杂交组合籽粒中叶酸含量的当代杂种优势,采用杂交当代的超母本优势、中亲优势

和相对杂种优势指数进行评价,计算方式参考孙振等^[29],具体计算公式如下:

$$\text{超母本优势} = \frac{F_0 - P_1}{P_1} \times 100\%$$

$$\text{中亲优势} = \frac{F_0 - MP}{MP} \times 100\%$$

$$\text{相对杂种优势指数} = \frac{F_0 - MP}{\frac{P_{\max} - P_{\min}}{2}}$$

其中, F_0 为杂交当代的表型值; P_1 为母本表型值; MP 为双亲表型的平均值; P_{\max} 为高亲值, P_{\min} 为低亲值。另外,当相对杂种优势指数为 $-0.95 \sim -0.95$ 时,为近中亲遗传;为 $-1.05 \sim -0.95$ 时,为近低亲遗传; $0.95 \sim 1.05$ 时为近高亲遗传;大于 1.05 时为正向杂种优势;小于 -1.05 时为负向杂种优势。

为衡量不同基因型和母体对杂交当代的影响,采用混合线性模型进行方差分析,并计算广义遗传力(本研究中的遗传力均为广义遗传力)和母体效应值,其中遗传力和母体效应值的计算参照王通强^[30]方法,具体计算公式如下:

$$\text{遗传力} = \frac{V_g}{V_p} \times 100\%$$

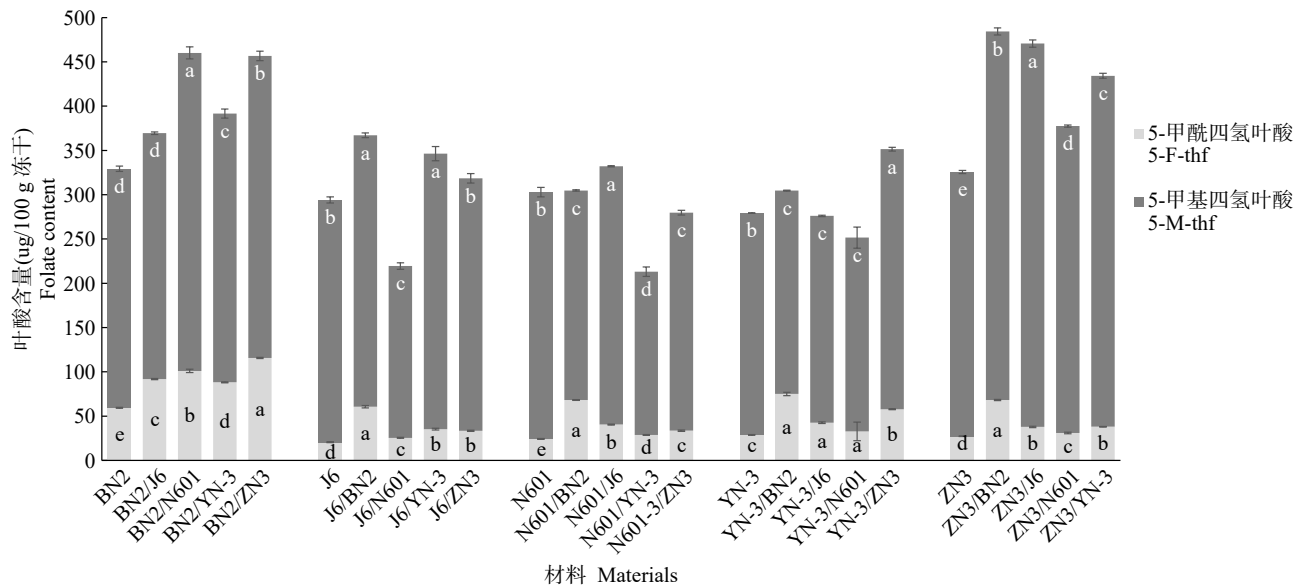
$$\text{母体效应值} = \frac{V_m}{V_p} \times 100\%$$

其中, V_g 为基因型方差; V_m 为母体效应方差; V_p 为表型方差。本研究的数据处理、方差分析均采用R语言进行分析。

2 结果与分析

2.1 糯玉米自交系籽粒中的叶酸含量

采用LC-MS方法测定适采期亲本自交系籽粒中5-甲基四氢叶酸和5-甲酰四氢叶酸的含量,如图1所示,在5个自交系中,5-甲基四氢叶酸含量为 $250.39 \sim 298.40 \text{ ug}/100 \text{ g}$ (冻干),平均值为 $274.14 \text{ ug}/100 \text{ g}$ (冻干),且ZN3含量最高,为 $298.40 \text{ ug}/100 \text{ g}$ (冻干),YN-3含量最低,为 $250.39 \text{ ug}/100 \text{ g}$ (冻干)。5-甲酰四氢叶酸含量为 $20.60 \sim 59.40 \text{ ug}/100 \text{ g}$ (冻干),平均值为 $32.06 \text{ ug}/100 \text{ g}$ (冻干),其中BN2籽粒中含量最高,为 $59.40 \text{ ug}/100 \text{ g}$ (冻干),J6含量最低,为 $20.60 \text{ ug}/100 \text{ g}$ (冻干)。进一步分析同一自交系中5-甲基四氢叶酸和5-甲酰四氢叶酸的含量,发现所有材料中均是5-甲基四氢叶酸的含量高于5-甲酰四氢叶酸。



不同小写字母为同一母本杂交组间叶酸含量在 $P < 0.05$ 水平差异显著

Different lowercase letters indicate significant differences of folate content in the crosses with same female at the $P < 0.05$ level

图1 糯玉米自交和杂交组合 F_0 籽粒中叶酸含量

Fig.1 The folate content in the kernels of waxy corn selfing and F_0 hybrid

2.2 杂交当代籽粒叶酸含量的表现

测定杂交当代玉米籽粒中的叶酸含量,结果如图1,发现不同亲本材料杂交之后 F_0 籽粒中的叶酸含量存在差异。在20个杂交组合中,5-甲基四氢叶酸的平均值为 $295.17 \text{ ug}/100 \text{ g}$ (冻干),且ZN3/J6中

5-甲基四氢叶酸的含量最高,为 $432.85 \text{ ug}/100 \text{ g}$ (冻干)。分析不同自交系做母本组配的杂交组合 F_0 籽粒的5-甲基四氢叶酸的含量,发现以BN2和ZN3为母本组配的杂交组合中5-甲基四氢叶酸的含量均显著高于亲本材料自交籽粒,其中ZN3/J6杂交当代

籽粒中叶酸含量与ZN3自交籽粒中的叶酸含量差异最大,为134.46 ug/100 g(冻干);而在J6、N601和YN-3为母本组配的杂交组合中,其F₀籽粒中5-甲基四氢叶酸含量分布的趋势并不相同,其中,除J6/N601外其他以J6为母本组配的杂交组合中5-甲基四氢叶酸的含量均高于J6自交籽粒的含量;以N601为母本组配的杂交组合中,除N601/J6外其余组合的5-甲基四氢叶酸含量均显著低于N601自交籽粒的含量;以YN-3为母本组配的杂交组合中,除YN-3/ZN3外,其余组合的5-甲基四氢叶酸含量均显著低于YN-3自交籽粒的含量。

对20个杂交组合F₀籽粒中的5-甲酰四氢叶酸含量分析发现,其变异范围为25.47~115.64 ug/100 g(冻干),平均值为55.26 ug/100 g(冻干)。其中,BN2/ZN3杂交当代籽粒较BN2自交籽粒中的5-甲酰四氢叶酸的含量增加56.24 ug/100 g(冻干),增幅最大;而ZN3/N601杂交当代籽粒较ZN3自交籽粒的5-甲酰四氢叶酸的含量增幅最小,为3.78 ug/100 g(冻干)。进一步分析发现,所有杂交组合F₀籽粒中的5-甲酰四氢叶酸的含量均显著高于母本自交籽粒($P<0.05$)。可见,不同杂交组合的玉米籽粒中5-甲酰四氢叶酸在杂交当代的表现趋势相对一致。

2.3 玉米籽粒中叶酸含量的当代杂种优势

按照公式计算不同杂交组合中F₀籽粒中叶酸含量的当代杂种优势,如表1。20个杂交组合F₀籽粒的5-甲基四氢叶酸的超母本优势、中亲优势和相对杂种优势指数分别为7.14%、7.38%和1.74。ZN3/J6杂交当代籽粒中5-甲基四氢叶酸的超母本优势和中亲优势最高,分别为45.06%和51.40%;而

N601/YN-3杂交当代籽粒中5-甲基四氢叶酸的超母本优势和中亲优势最低,分别为-33.84%和-30.31%。不同糯玉米自交系做母本时,分析其杂交当代5-甲基四氢叶酸的杂种优势发现,除YN-3和N601外,其余自交系为母本组配的组合中5-甲基四氢叶酸的超母本优势和中亲优势均为正值,且ZN3为母本组配的组合中5-甲基四氢叶酸的超母本优势最大,为33.35%。BN2和ZN3为母本组配的组合中5-甲基四氢叶酸的超母本优势和中亲优势均大于1.05,而其余3个自交系平均相对杂种优势指数则小于-1.05,即BN2和ZN3杂交当代表现出正向杂种优势,而J6、N601和YN-3杂交当代则表现为负向杂种优势。

对不同杂交组合籽粒中5-甲酰四氢叶酸的当代杂种优势进行分析,其平均超母本优势、中亲优势和相对杂种优势指数分别为74.43%、65.53%和5.44。J6/BN2和BN2/ZN3的超母本优势和中亲优势较大,分别为194.63%和167.01%。除N601/YN-3外,其余杂交组合的5-甲酰四氢叶酸当代相对杂种优势指数均大于1.05,表现为正向杂种优势。在5个糯玉米亲本自交系中,J6为母本时其组配的杂交组合5-甲酰四氢叶酸在杂交当代的平均超母本优势最高,为87.98%;BN2为母本时其组配的杂交组合5-甲酰四氢叶酸在杂交当代的平均中亲优势最高,为134.46%;YN-3为母本时其组配的杂交组合5-甲酰四氢叶酸在杂交当代的平均相对杂种优势指数最高,为11.88。综上,玉米籽粒中5-甲酰四氢叶酸在5个自交系中均表现出当代正向杂种优势。

表1 糯玉米籽粒叶酸含量的当代杂种优势

Table 1 The F₀ heterosis of folate content in waxy maize kernels

母本 Female	父本 Male	5-甲基四氢叶酸 5-M-thf			5-甲酰四氢叶酸 5-F-thf		
		超母本优势(%)	中亲优势(%)	相对杂种优势指数	超母本优势(%)	中亲优势(%)	相对杂种优势指数
		Over-mater heterosis	Mid-parent heterosis	Relative heterosis index	Over-mater heterosis	Mid-parent heterosis	Relative heterosis index
BN2	ZN3	26.35	20.00	3.99	94.69	167.01	4.50
	J6	2.89	2.22	3.40	54.51	129.46	2.67
	YN-3	12.47	16.68	4.45	48.38	99.92	2.88
	N601	33.04	30.92	19.42	70.11	141.44	3.37
	平均值	18.69	17.46	7.81	66.92	134.46	3.35
J6	BN2	12.04	12.77	19.58	194.63	51.72	1.07
	ZN3	4.22	-0.33	-0.08	62.40	39.90	2.88
	YN-3	13.75	18.75	4.27	71.21	42.85	2.59
	N601	-29.06	-29.73	-31.60	23.67	13.47	1.63
	平均值	0.24	0.37	-1.96	87.98	36.98	2.04

表1 (续)

母本 Female	父本 Male	5-甲基四氢叶酸 5-M-thf			5-甲酰四氢叶酸 5-F-thf		
		超母本优势(%)	中亲优势(%)	相对杂种优势指数	超母本优势(%)	中亲优势(%)	相对杂种优势指数
		Over-mater heterosis	Mid-parent heterosis	Relative heterosis index	Over-mater heterosis	Mid-parent heterosis	Relative heterosis index
N601	BN2	-15.12	-13.77	-8.65	180.76	63.02	1.50
	ZN3	-11.64	-14.67	-4.28	37.92	30.09	5.30
	J6	4.69	5.67	6.03	66.39	80.11	9.71
	YN-3	-33.84	-30.31	-5.68	18.33	8.35	0.99
	平均值	-13.98	-13.27	-3.14	75.85	45.39	4.38
YN-3	BN2	-8.32	-11.76	-3.14	160.69	70.14	2.02
	ZN3	17.24	6.99	0.80	100.85	106.42	38.40
	J6	-6.73	-10.83	-2.46	47.71	72.17	4.36
	N601	-12.58	-17.24	-3.23	13.56	23.14	2.74
	平均值	-2.60	-8.21	-2.01	80.70	67.97	11.88
ZN3	BN2	39.42	46.42	9.25	150.58	57.50	1.55
	J6	45.06	51.40	11.77	38.75	57.98	4.18
	YN-3	32.80	44.42	5.08	39.50	35.64	12.86
	N601	16.12	20.10	5.86	13.90	20.36	3.59
	平均值	33.35	40.58	7.99	60.69	42.87	5.55
平均值 Mean		7.14	7.38	1.74	74.43	65.53	5.44

2.4 正反交组合杂交当代籽粒中叶酸含量的母体效应

对10个正反交组合杂交当代籽粒中叶酸含量进行分析,结果如表2,其中不同正反交组合中5-甲基四氢叶酸和5-甲酰四氢叶酸的含量存在差异,5-甲基四氢叶酸差异范围为28.67~147.89 ug/100 g(冻干);5-甲酰四氢叶酸含量的差异范围为2.51~47.43 ug/100 g(冻干)。其中,J6/ZN3正反交组合的杂交当代籽粒中5-甲基四氢叶酸含量差异最大,反交组合ZN3/J6杂交当代籽粒中5-甲基四氢叶酸含量比正交组合J6/ZN3高147.89 ug/100 g(冻干);在BN2/ZN3正反交组合中杂交当代籽粒中5-甲酰四氢叶酸的含量差异最大,正交组合BN2/ZN3中的含量比反交组合ZN3/BN2高47.43 ug/100 g(冻干)。可见,杂交当代籽粒中5-甲基四氢叶酸和5-甲酰四氢叶酸的含量均存在正反交效应。

通过对正反交F₀籽粒中叶酸含量进行方差分析(表3),发现杂交当代籽粒中5-甲基四氢叶酸、5-甲酰四氢叶酸含量在基因型和母体效应之间均存在显著差异($P<0.01$),进一步计算其遗传效应和母体效应值,显示5-甲基四氢叶酸的母体效应为0.16,高于5-甲酰四氢叶酸的母体效应;而5-甲酰四氢叶酸的遗传力(0.81)高于5-甲基四氢叶酸的遗传力。可见,鲜食玉米籽粒中叶酸含量受基因型和母体的

共同影响,且基因型和母体效应对不同形态叶酸的影响力大小也不相同。

表2 正反交组合F₀籽粒中的叶酸含量差值Table2 The difference of folate content in F₀ kernels between positive and reciprocal crosses

杂交组合 Crosses	5-甲基四氢叶酸 (ug/100 g冻干) 5-M-thf	5-甲酰四氢叶酸 (ug/100 g冻干) 5-F-thf
BN2/J6	-28.67	31.10
BN2/N601	122.58	32.82
BN2/YN-3	73.97	13.13
BN2/ZN3	-75.04	47.43
J6/N601	-97.70	-14.96
J6/YN-3	77.47	-7.24
J6/ZN3	-147.89	-4.32
N601/YN-3	-34.56	-3.92
N601/ZN3	-100.31	2.51
YN-3/ZN3	-102.72	19.82
平均 Mean	-31.29	11.64

表中负值表示组合反交高于正交,表中列出的组合为正交,反之则为反交

Negative values in the table indicate that the reciprocal cross is higher than positive cross, the cross listed in the table is positive cross, and vice versa

2.5 杂交当代玉米籽粒叶酸含量与双亲之间的相关性

利用5个亲本自交系及其组配的20个杂交组合

籽粒中的叶酸含量的平均值进行相关性分析(图2),发现F₀籽粒中5-甲基四氢叶酸和5-甲酰四氢叶酸的含量均与母本显著正相关,相关系数分别为0.63和0.84,相关性达到极显著水平($P < 0.01$);而5-甲基四氢叶酸和5-甲酰四氢叶酸与父本的相关性较低,相关系数小且未达到显著水平($P > 0.05$)。其中,5-甲酰四氢叶酸与父本的相关系数为正值,而5-甲基四氢叶酸与父本的相关系数为负值。可见,母本材料的叶酸含量对杂交当代籽粒中的叶酸含量影响较大。

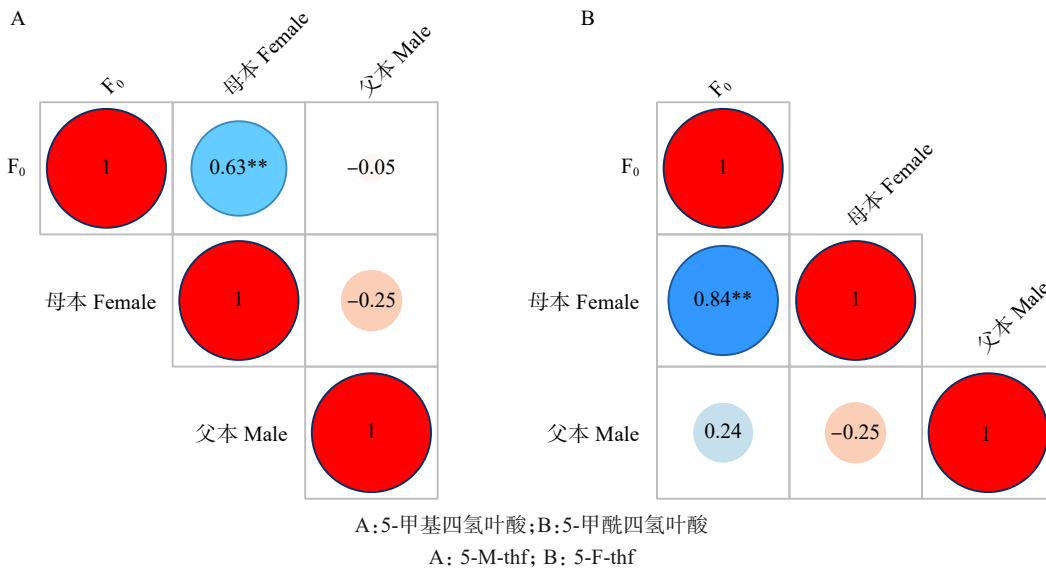


图2 杂交当代叶酸含量与亲本的相关性

Fig.2 The correlation of folate content in F₀ and parents

3 讨论

天然叶酸主要以四氢叶酸衍生物的形式存在,包括5-甲基四氢叶酸、5-甲酰四氢叶酸、5,10-亚甲基四氢叶酸等形式,其中,在一些水果和蔬菜中5-甲基四氢叶酸的含量可达85%以上^[31]。研究表明不同物种的不同组织中叶酸存在形式也不相同,比如,豌豆大部分的组织器官中主要的叶酸形式是5-甲基四氢叶酸,而在种子中,则主要是5-甲酰四氢叶酸^[32]。水稻种子中叶酸存在的主要形式则主要是5-甲基四氢叶酸^[33]。在玉米籽粒中,5-甲基四氢叶酸和5-甲酰四氢叶酸是主要的叶酸存在形式,因此,本研究主要测定这两种形式的叶酸,且发现在不同鲜食糯玉米未成熟玉米籽粒中,均是5-甲基四氢叶酸的含量显著高于5-甲酰四氢叶酸的含量(图1),这与前人研究结果一致^[34-35]。

玉米当代杂种优势在籽粒粒型和品质等多个

表3 糯玉米籽粒中叶酸含量的方差分析和遗传效应值

Table 3 Analysis of variance and genetic effect values of folate content in waxy maize grains

变异来源 Sources	5-甲基四氢叶酸 5-M-thf	5-甲酰四氢叶酸 5-F-thf
基因型 Genotype	10.08**	52.04**
母体效应 Maternal effect	25.74**	61.17**
遗传力 Heritability	0.55	0.81
母体效应值 Maternal effect	0.16	0.11

**表示在 $P < 0.01$ 水平差异显著,下同

**significant difference at the $P < 0.01$ significance level, the same as below

性状上均已得到证明^[24-25, 36],但目前针对叶酸性状的杂种优势研究较少,本研究通过5个糯玉米自交系和20个杂交组合籽粒中的叶酸含量的遗传表现,发现叶酸性状在杂交当代也存在一定的杂种优势,其中5-甲基四氢叶酸和5-甲酰四氢叶酸的超母本优势、中亲优势和相对杂种优势指数均为正值,分别为7.14%、7.38%、1.74和74.43%、65.53%、5.44(表1),可见,5-甲酰四氢叶酸在杂交当代的杂种优势高于5-甲基四氢叶酸。在5个糯玉米自交系中,由BN2和ZN3作为母本组配的杂交组合中,5-甲基四氢叶酸均表现为正向杂种优势,而其他几个自交系组配的杂交组合则表现负向杂种优势(表1),因此,在不同玉米杂交时选择BN2和ZN3等自交系作为母本更有利于获得高叶酸含量的玉米籽粒。因本研究注重探讨父母本对杂交当代籽粒叶酸含量的影响,期望为糯玉米杂种优势利用提供参考,因此本研究将杂交当代的叶酸性状作为主要的研究

对象,但为了更加全面系统的分析叶酸性状的遗传规律,后期可同时考虑亲本自交系、杂交当代、杂交 F_1 的叶酸性状。

本研究通过对正反交组合杂交当代叶酸性状的分析,发现其籽粒中5-甲基四氢叶酸和5-甲酰四氢叶酸含量在正反交组合之间均存在差异,其差异值最大为147.89 ug/100 g(冻干)和47.43 ug/100 g(冻干),即杂交当代籽粒中5-甲基四氢叶酸和5-甲酰四氢叶酸的含量均存在正反交效应。这与前人对蛋白、油分等品质性状的正反交效应研究结果相似^[25, 27]。在杂交当代,杂交后的玉米果穗着生于母本植株上,所以母本对杂交当代的影响除了基因型外,还存在着母体(母本基因型直感、细胞质直感和物质交换效应等)的影响^[30]。本研究中,杂交当代叶酸性状受基因型和母体效应的共同影响,且其对不同叶酸形式的影响大小也不相同。本研究中5-甲酰四氢叶酸的遗传力为0.81,这与前人的研究相似^[37]。可见,5-甲酰四氢叶酸主要受基因型影响,可进一步挖掘与其相关的QTL位点或基因,其中,Guo等^[38]和Xiao等^[39]通过全基因组关联分析均定位到了1个位于5号染色体上的与5-甲酰四氢叶酸相关的QTL,并找到了该基因的功能位点。但目前为止,与5-甲基四氢叶酸相关的基因鲜少被报道,这或许与5-甲基四氢叶酸的稳定性和遗传力有关系。

参考文献

- [1] 江均平,孙艳丽,裴志超,王艳,张丽静,周继华,孟范玉,佟国湘,王占森,张旭,王凤忠.北京鲜食甜玉米营养成分分析与评价.中国食物与营养,2020,26(8):55-59
Jiang J P, Sun Y L, Pei Z C, Wang Y, Zhang L J, Zhou J H, Meng F Y, Tong G X, Wang Z S, Zhang X, Wang F Z. Analysis and evaluation on nutritional components of fresh sweet corn in Beijing city. Food and Nutrition in China, 2020, 26(8): 55-59
- [2] 杨若明,李玉田.玉米鲜食的功效和鲜食玉米的研究开发.北京农业科学,1997,15(5):41-43
Yang R M, Li Y T. The efficacy of fresh corn and the research and development of fresh corn. Beijing Agricultural Sciences, 1997, 15(5): 41-43
- [3] 李玉军,刘婷婷,张泽志.糯玉米起源、研究及发展概况.耕作与栽培,2010(3):52-53
Li Y J, Liu T T, Zhang Z Z. The origin, research and development of waxy corn. Tillage and Cultivation, 2010(3): 52-53
- [4] 王义发,汪黎明,沈雪芳,张璧,郑洪建.糯玉米的起源、分类、品种改良及产业发展.湖南农业大学学报:自然科学版,2007,33(10):97-102
Wang Y F, Wang L M, Shen X F, Zhang B, Zheng H J. Origin, classification, variety improvement and industry development of waxy corn. Journal of Hunan Agricultural University: Natural Sciences Edition, 2007, 33(10): 97-102
- [5] 黄小兰,孙权星,姜健,彭长俊,陈小晖,顾志华.糯玉米的应用与开发.现代农业科技,2012(2):85-86
Huang X L, Sun Q X, Jiang J, Peng C J, Chen X H, Gu Z H. Application and development of waxy corn. Modern Agricultural Science and Technology, 2012(2): 85-86
- [6] 卢柏山,徐丽,赵久然,史亚兴,樊艳丽,席胜利,张翠芬,史亚民,张小继.京科糯2000等系列鲜食糯玉米品种选育及应用.玉米科学,2019,27(5):1-4
Lu B S, Xu L, Zhao J R, Shi Y X, Fan Y L, Xi S L, Zhang C F, Shi Y M, Zhang X J. Breeding and application of Jingkenuo2000 series of waxy corn varieties. Journal of Maize Sciences, 2019, 27(5): 1-4
- [7] 赵久然,卢柏山,史亚兴,徐丽.我国糯玉米育种及产业发展动态.玉米科学,2016,24(4):67-71
Zhao J R, Lu B S, Shi Y X, Xu L. Development trends of waxy corn breeding and industry in China. Journal of Maize Sciences, 2016, 24(4): 67-71
- [8] Xiu Y, Field M S. The roles of mitochondrial folate metabolism in supporting mitochondrial DNA synthesis, oxidative phosphorylation, and cellular function. Current Developments in Nutrition, 2020, 4(10): a153
- [9] 顾益银,韩莹琰.植物体内叶酸代谢及生物强化研究进展.分子植物育种,2021,URL:http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210629.1137.004.html
Gu Y Y, Han Y Y. Research progress in folate metabolism and bio-enhancement of plants. Molecular Plant Breeding, 2021, URL:http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210629.1137.004.html
- [10] 康文怀,叶晓利,李慧,李巧玲,秦玲.食品中叶酸分析方法及稳定性研究进展.河北科技大学学报,2019,40(5):446-453
Kang W H, Ye X L, Li H, Li Q L, Qin L. Advances in research on analysis methods and stability of folic acid in food. Journal of Hebei University of Science and Technology, 2019, 40(5): 446-453
- [11] 王博伦.鲜糯玉米制品加工过程中叶酸稳定性研究.北京:中国农业科学院,2020
Wang B L. Study on the stability of folate during processing of fresh waxy maize products. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2020
- [12] Moat S J, Lang D, McDowell I F W, Clarke Z L, Madhavan A K, Lewis M J, Goodfellow J. Folate, homocysteine, endothelial function and cardiovascular disease. The Journal of Nutritional Biochemistry, 2004, 15(2): 64-79
- [13] Snowdon D A, Tully C L, Smith C D, Riley K P, Markesbery W R. Serum folate and the severity of atrophy of the neocortex in Alzheimer disease: Findings from the nun study. The

- American Journal of Clinical Nutrition, 2000, 71 (4): 993-998
- [14] Kolb A F, Petrie L. Folate deficiency enhances the inflammatory response of macrophages. *Molecular Immunology*, 2013, 54 (2): 164-172
- [15] Gough K R, Read A E, Mccarthy C F, Waters A H. Megaloblastic anaemia due to nutritional deficiency of folic acid. *The Quarterly Journal of Medicine*, 1963, 32 (3): 243-256
- [16] Arth A, Kancherla V, Pachón H, Zimmerman S, Johnson Q, Jr G P O. A 2015 global update on folic acid-preventable spina bifida and anencephaly. *Birth defects research. Part A, Clinical and Molecular Teratology*, 2016, 106 (7): 520-529
- [17] Liew S. Folic acid and diseases - supplement it or not? *Brazil: Associação Médica Brasileira*, 2016, 62 (1): 90-100
- [18] Cho E, Zhang X, Townsend M K, Selhub J, Paul L, Rosner B, Fuchs C S, Willett W C, Giovannucci E L. Unmetabolized folic acid in prediagnostic plasma and the risk of colorectal cancer. *Journal of the National Cancer Institute*, 2015, 107 (12): v260
- [19] 苏新宏, 夏宗良, 李潮海. 玉米杂交当代优势研究进展. *玉米科学*, 2008 (1): 44-46
Su X H, Xia Z L, Li C H. Advances in studies on heterosis of F_0 generation in maize. *Journal of Maize Sciences*, 2008 (1): 44-46
- [20] 洪俊彦, 黄仁, 黄春颖, 王建华, 徐一帆, 李佩佩, 胡渊渊, 黄坚钦, 李岩. 植物花粉直感的研究进展及展望. *植物生理学报*, 2020, 56 (2): 151-162
Hong J Y, Huang R, Huang C Y, Wang J H, Xu Y F, Li P P, Hu Y Y, Huang J Q, Li Y. Research progress and prospects of xenia. *Plant Physiology Journal*, 2020, 56 (2): 151-162
- [21] 朱焕焕, 靳颖玲, 张明科, 张鲁刚, 惠麦侠. 大白菜花粉直感效应研究. *华北农学报*, 2016, 31 (3): 107-113
Zhu H H, Qin Y L, Zhang M K, Zhang L G, Hui M X. Studies on xenia effect of Chinese cabbage. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2016, 31 (3): 107-113
- [22] 季良越, 胡彦民, 李永亮, 黄素香, 季洪强. 玉米雄性不育单交种再杂交当代杂种优势效应研究. *中国农业科学*, 2002, 35 (3): 250-255
Ji Y L, Hu Y M, Li Y L, Huang S X, Ji H Q. Study on heterosis effect of re-crossed on male-sterile single-hybrids of corn. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35 (3): 250-255
- [23] Bulant C, Gallais A. Xenia effects in maize with normal endosperm. I. Importance and stability. *Crop Sciences*, 1998, 38 (6): 1517-1525
- [24] 李依依, 田汉钊, 朱良佳, 刘美, 赵永锋. 玉米粒重杂交当代杂种优势分析. *种子*, 2020, 39 (4): 22-28
Li Y Y, Tian H Z, Zhu L J, Liu M, Zhao Y F. Heterosis analysis within contemporary maize based on hybridization of grain weight. *Seed*, 2020, 39 (4): 22-28
- [25] 李浩川, 刘宗华, 王琳, 汤继华, 胡彦民, 谭晓军. 杂交当代玉米子粒蛋白质含量的正反交效应及杂种优势分析. *河南农业大学学报*, 2007, 41 (1): 1-4
Li H C, Liu Z H, Wang L, Tang J H, Hu Y M, Tan X J. Analysis on the effect of reciprocal crosses and heterosis about protein content of F_1 seeds in maize grain. *Journal of Henan Agricultural University*, 2007, 41 (1): 1-4
- [26] 朱保侠, 裴玉贺, 郭新梅, 张恩盈, 刘兰浩, 宋希云. 花粉直感对普通玉米子粒淀粉含量的影响. *玉米科学*, 2009, 17 (1): 89-91
Zhu B X, Pei Y H, Guo X M, Zhang E Y, Liu L H, Song X Y. The effect of xenia on the starch of common maize kernel. *Journal of Maize Sciences*, 2009, 17 (1): 89-91
- [27] 宋同明, 吴宏平, 戴顺宏, 吴秀琴. 玉米含油量基因对高油与低油玉米互交当代子粒的遗传效应. *北京农业大学学报*, 1991, 17 (1): 15-22
Song T M, Wu H P, Dai S H, Wu X Q. Genetic effects of corn kernel oil controlling genes in reciprocal crosses. *ACTA Agriculturae Universitatis Pekinensis*, 1991, 17 (1): 15-22
- [28] 董会, 徐丽, 史亚兴, 赵久然, 卢柏山, 樊艳丽, 席胜利, 张翠芬, 高宁, 史亚民, 刘焱辉. 糯玉米鲜子粒和熟子粒叶酸含量分析及评价. *玉米科学*, 2019, 27 (2): 16-20
Dong H, Xu L, Shi Y X, Zhao J R, Lu B S, Fan Y L, Xi S L, Zhang C F, Gao N, Shi Y M, Liu Y H. Analysis of folic acid content in fresh and cooked grains of waxy corn. *Journal of Maize Sciences*, 2019, 27 (2): 16-20
- [29] 孙振, 莫乔程, 程备久, 谢传晓, 林凤. 玉米雄穗分枝数性状遗传、杂种优势与亲子相关分析. *作物杂志*, 2012 (2): 31-35
Sun Z, Mo Q C, Cheng B J, Xie C X, Lin F. Analysis of inheritance, heterosis and parent-off spring correlation of tassel branch number in maize (*Zea mays* L.). *Crops*, 2012 (2): 31-35
- [30] 王通强. 作物母体效应计算方法探讨. *西南农业学报*, 1997 (3): 26-29
Wang T Q. Discussion on crop maternal effect estimating method. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 1997 (3): 26-29
- [31] Czarnowska-Kujawska M, Gujska E, Michalak J. Testing of different extraction procedures for folate HPLC determination in fresh fruits and vegetables. *Journal of Food Composition and Analysis*, 2017, 57: 64-72
- [32] Shin Y S, Kim E S, Watson J E, Stokstad E L. Studies of folic acid compounds in nature. IV. Folic acid compounds in soybeans and cow milk. *Canadian Journal of Biochemistry*, 1975, 53 (3): 338-343
- [33] Storozhenko S, De Brouwer V, Volckaert M, Navarrete O, Blancquaert D, Zhang G, Lambert W, Van Der Straeten D. Folate fortification of rice by metabolic engineering. *Nature Biotechnology*, 2007, 25 (11): 1277-1279
- [34] Lian T, Wang X, Li S, Jiang H, Zhang C, Wang H, Jiang L. Comparative transcriptome analysis reveals mechanisms of folate accumulation in maize grains. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23 (3): 1708
- [35] Lian T, Guo W, Chen M, Li J, Liang Q, Liu F, Meng H, Xu B, Chen J, Zhang C, Jiang L. Genome-wide identification

- and transcriptional analysis of folate metabolism-related genes in maize kernels. *BMC Plant Biology*, 2015, 15 (1):204
- [36] 李亚楠, Aye N C, 冯禹然, 董远, 师亚琴, 王博新, 徐淑兔, 薛吉全. 不同来源玉米自交系及杂交组合杂交当代子粒性状的差异分析. *作物杂志*, 2016 (1): 23-27
Li Y N, Aye N C, Feng Y R, Dong Y, Shi Y Q, Wang B X, Xu S T, Xue J Q. Differential analysis of kernel traits for maize inbred lines and hybrids from different sources. *Crops*, 2016 (1): 23-27
- [37] 郭文柱. 成熟玉米籽粒中5-甲酰四氢叶酸代谢关键基因的发掘及功能分析. 武汉:华中农业大学, 2019
- Guo W Z. Identification and functional analysis of key gene related to mature kernels 5-formyltetrahydrofolate in maize. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2019
- [38] Guo W Z, Lian T, Wang B, Guan J, Yuan D, Wang H, Safiul Azam F M, Wan X, Wang W, Liang Q, Wang H, Tu J, Zhang C, Jiang L. Genetic mapping of folate QTLs using a segregated population in maize. *Journal Integrated Plant Biology*, 2019, 61 (6): 675-690
- [39] Xiao Y, Yu Y, Xie L, Li K, Guo X, Li G, Liu J, Li G, Hu J. A genome-wide association study of folates in sweet corn kernels. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1-11