

## 啤酒大麦糖化力及其有关酿造品质性状的胚和胚乳遗传效应分析\*

徐绍英<sup>1</sup> 阎新甫<sup>1</sup> 朱 军<sup>1</sup> 许永汉<sup>1</sup> 徐新宇<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>浙江农业大学农学系, 浙江杭州, 310029; <sup>2</sup>中国农业科学院作物品种资源研究所, 北京, 100081)

**提 要** 以 7 个二棱大麦品种及其半双列杂交 F<sub>2</sub> 种子的两年资料, 采用包括基因型×环境互作的麦芽品质性状遗传模型, 对糖化力(DP)、α-淀粉酶活力(αAA)、β-淀粉酶活力(βAA)和麦芽 N 含量的胚和胚乳直接遗传效应及其环境互作进行了遗传研究。结果表明, 这 4 个麦芽品质性状既受基因型影响又受环境(年份)影响。DP 和 βAA 的遗传主要受胚乳直接显性效应和胚显性×环境互作效应的控制, 胚加性效应×环境互作以及胚乳加性效应×环境互作对其表现有一定的影响。αAA 和麦芽 N 的遗传同时受胚和胚乳遗传效应的决定, 但以胚直接显性效应和胚乳直接加性效应为主, 并发现胚加性和显性与环境以及胚乳加性与环境均有显著的互作存在。DP 与 βAA 有显著正相关( $r_{D\beta} = 0.5601$ )。麦芽 N 与 DP 的正相关主要在于二者都与 βAA 有密切关系。αAA 和麦芽 N 含量的普遍狭义遗传率分别为 26.1% 和 27.8%。

**关键词** 大麦; 糖化力 α-和 β-淀粉酶; 麦芽 N; 胚和胚乳遗传效应

## Analysis of Embryo and Endosperm Genetic Effects on Diastatic Power and Associated Malting Quality Traits of Malting Barley

Xu Shaoying<sup>1</sup> Yan Xinfu<sup>1</sup> Zhu Jun<sup>1</sup> Xu Yonghan<sup>1</sup> Xu Xinyu<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> Department of Agronomy, Zhejiang Agricultural University, Hangzhou, 310029; <sup>2</sup> Institute of Crop Germplasm Resources, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing, 100081)

**Abstract** Seeds of 7 cultivars of two-rowed barley (*Hordeum distichum* L.) and F<sub>2</sub> seeds on F<sub>1</sub> plants from a half-diallel set of crosses among the cultivars were malted in two years to obtain data on diastatic power (DP) α-amylase activity (αAA) β-amylase activity (βAA) and malt nitrogen (N) content. embryo and endosperm genetic effects on the traits were studied using a genetic model with G×E interaction for malting quality characters. Variation in the four malting quality traits among barley varieties was affected by genetic and environmental factors (i. e. year). Expression of DP and βAA was mainly controlled not only by endosperm dominance effects, but it also was influenced to some extent by embryo additive effect×environment (E) interaction, embryo×E interaction effects and endosperm additive×E interaction effects. αAA and malt N content were conditioned by both embryo and endosperm direct effects, but the embryo dominance

\* 国家教委《跨世纪优秀人才专项基金》资助项目

\*\* 现在地址: 北京宣武门西大街国家烟草专卖局科教司, 100053

收稿日期: 1998-05-22

and endosperm additive effects constituted major part of genetic effects. Significant variances of embryo additive  $\times$  E interaction and dominance  $\times$  E interaction and endosperm additive  $\times$  E interaction effects were also observed for  $\alpha$ AA and malt N content. Diastatic power was correlated positively with  $\beta$ AA ( $r_G=0.5601$ ). Malt N content was associated positively with DP, largely because of the relationship between malt N and  $\beta$ AA. general narrow-sense heritabilities of  $\alpha$ AA and malt N content were 26.1% and 27.8% respectively.

**Key words** Barley; Diastatic power  $\alpha$ - and  $\beta$ -amylase; Malt N; Embryo and endosperm genetic effects

大麦麦芽是酿造啤酒的主要原料。麦芽中含有多种淀粉酶,其活力是评价大麦酿造品质的重要指标。糖化力(DP)为各种淀粉分解酶(主要为 $\alpha$ -淀粉酶和 $\beta$ -淀粉酶)的总活力<sup>[1, 2]</sup>。 $\alpha$ -淀粉酶( $\alpha$ AA)、 $\beta$ -淀粉酶( $\beta$ AA)和麦芽N含量均与DP有密切的关系<sup>[3~7]</sup>。高糖化力的大麦品种所制得的啤酒质量优、产量高<sup>[8, 9]</sup>。因此,大麦高糖化力及其有关麦芽性状的改良已成为啤酒大麦品质育种的主要目标。

至今,国内外对大麦酿造品质性状遗传的研究所做的工作尚少,而且这些研究多是基于经典的二倍体性状遗传模型,对胚基因和胚乳基因在麦芽形成过程中所起的不同作用未加以考虑和研究<sup>[3, 10~15]</sup>。究其主要原因是无法从麦芽性状的总变异中把胚和胚乳的效应分解出来,近年来,一些学者提出了几种二倍体种子和三倍体胚乳性状遗传模型<sup>[16~21]</sup>和相应的统计分析方法<sup>[22]</sup>,使得分析复杂的种子品质性状遗传成为可能。但是至今未有人从遗传学方面研究胚和胚乳基因对麦芽品质性状所起的作用。

我们曾用双列杂交试验对大麦籽粒营养品质性状的母体和胚乳效应的遗传作了研究<sup>[23, 24]</sup>。但是,麦芽品质性状的遗传体系比较复杂,与营养品质性状的遗传特点不同,用标准的二倍体遗传模型或简单的三倍体胚乳遗传模型来研究难以满足其生理发育和遗传的特殊性。大麦制芽时,麦粒经过一定时间的发芽,当萌动胚芽长度约为粒长的1/2~3/4时,烘干。此时的萌动胚和胚乳一起称为麦芽<sup>[9]</sup>。在此过程中,二倍体胚分泌出赤霉素( $GA_3$ )进入糊粉层的三倍体细胞,诱发多种水解酶的合成,这些酶催化胚乳细胞壁和储藏物分解为生产啤酒用的可溶物<sup>[9]</sup>。由此说明麦芽品质性状的表达可能同时受到胚和胚乳基因效应的共同制约。通过数量遗传研究胚和胚乳基因对麦芽品质性状表达的作用,对于了解其生理生化机制和遗传机制,指导品质育种具有重要的意义。

有研究表明,多数麦芽品质性状细胞质效应不明显<sup>[25]</sup>,母体效应不存在<sup>[13]</sup>。因此最近我们提出了一个包括胚和胚乳基因效应以及基因型 $\times$ 环境互作效应的麦芽品质性状遗传模型<sup>[26]</sup>。本文利用这个模型分析胚、胚乳和环境互作效应的麦芽糖化力、 $\alpha$ -淀粉酶、 $\beta$ -淀粉酶和麦芽N含量4个重要酿造品质性状的作用以及这些性状之间的遗传关系,以了解麦芽品质性状的遗传机制,为啤酒大麦品质育种提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

选用酿造品质差异较大的7个二棱大麦品种(*Hordeum distichum* L.):甘木二条(P<sub>1</sub>),苏

啤 1 号( $P_2$ ), 黔浙 1 号( $P_3$ ), 浙农大 3 号( $P_4$ ), 紫皮大麦( $P_5$ ), S-096( $P_6$ ), RisΦ1508( $P_7$ ) 进行双列杂交(无反交), 配制成 21 个杂交组合。

## 1.2 田间试验方法

1991 年配制一次杂交组合, 1992 年秋天种植亲本和  $F_1$  植株, 亲本为 4 行区,  $F_1$  为一行区, 随机区组排列, 重复 3 次, 行长 120 cm, 行距 30 cm, 粒距 3 cm, 点播。1994 年配同样的杂交组合, 1995 年秋天种植方式基本同 1992 年, 只是亲本改为 2 行区, 粒距为 2.5 cm。两年试验均在浙江农业大学农场进行。1993 年和 1996 年收获后均分别按组合混脱, 以获得足够的亲本和  $F_1$  植株上结的  $F_2$  种子, 用于麦芽品质分析。

## 1.3 酿造品质分析方法

麦芽制作过程以及麦芽糖化力、 $\alpha$ -淀粉酶、 $\beta$ -淀粉酶和麦芽 N 含量的测定均按欧洲啤酒协会规定的分析方法(EBC 方法)<sup>[8]</sup>在中国农科院品资所进行。所有亲本和杂交组合样品均随机抽取 3 个样本进行测定。各亲本 2 年测得的性状平均值列于表 1。

表 1 7 个亲本麦芽品质性状的两年表现型平均值  
Table 1 Phenotypic means of malting quality traits in 7 varieties in two years

品种 Variety	糖化力 (WK) DP		$\alpha$ -淀粉酶活力 (WK) $\alpha$ AA		$\beta$ -淀粉酶活力 (WK) $\beta$ AA		麦芽 N 含量 (%) Malt N content	
	1993	1996	1993	1996	1993	1996	1993	1996
甘木二条( $P_1$ )	224	345	72	61	152	284	1.50	1.87
苏啤 1 号( $P_2$ )	209	367	69	30	146	337	1.74	1.92
黔浙 1 号( $P_3$ )	249	267	58	41	190	227	1.69	2.09
浙农大 3 号( $P_4$ )	258	348	59	61	199	286	1.58	1.96
紫皮大麦( $P_5$ )	324	339	57	48	266	291	1.88	2.25
S-096( $P_6$ )	198	196	66	50	133	146	1.75	1.90
RisΦ1508( $P_7$ )	166	108	80	81	91	27	1.57	1.65
平均值 Mean	232	281	66	53	168	228	1.67	1.95

## 1.4 统计方法

采用麦芽数量性状世代平均数遗传模型(简称麦芽模型)<sup>[29]</sup>, 对各性状平均数进行如下估算和分析: 用最小范数二阶无偏估计(简称 MINQUE(1))方法<sup>[8]</sup>, 估算胚加性方差( $V_{A_0}$ ), 胚显性方差( $V_{D_0}$ ), 胚乳加性方差( $V_{A_e}$ ), 胚乳显性方差( $V_{D_e}$ ), 胚加性 $\times$ 环境互作方差( $V_{A_0E}$ ), 胚显性 $\times$ 环境互作方差( $V_{D_0E}$ ), 胚乳加性 $\times$ 环境互作方差( $V_{A_eE}$ ), 胚乳显性 $\times$ 环境互作方差( $V_{D_eE}$ )、机误方差( $V_e$ )和表型方差( $V_p$ )等 10 个方差分量。并进一步计算遗传率。通过性状间的方差和协方差估计值计算性状间的表现型相关( $r_p$ )、基因型相关( $r_G$ )和机误相关( $r_e$ )系数。采用 Jackknife 数值抽样技术, 以基因型作为抽样单位对各世代平均数进行抽样, 计算各方差分量和相关系数的标准误<sup>[20, 21]</sup>。并用 t 测验对参数进行显著性检验。所有这些参数均是按两年资料一起联合估算的, 在下文的遗传效应与环境互作中, 其环境主要是指年份。

## 2 结果与分析

### 2.1 亲本表现型平均值

7 个亲本品种之间 4 个麦芽品质性状有明显的差异(表 1)。在两年其变异范围 DP 为

108WK~367WK(维-柯单位),  $\alpha$ AA 为 30 WK~81 WK、 $\beta$ AA 为 27 WK~337 WK, 麦芽 N 含量为 1.50%~2.25%。各品种不同年份表现也不一样, 品种间的次序有很大变化。如对于 DP, 苏啤 1 号 1993 年位居第 5, 1996 年则排位第 1; 7 个品种的 DP 平均值 1993 年为 232 WK, 1996 年却为 281 WK。由此说明这 4 个麦芽品种性状的变异即受基因型的影响, 又受环境(年份)因素的影响, 可能存在有基因型  $\times$  环境互作。

从表 1 还可以看出, 紫皮大麦的 DP 和  $\beta$ AA 的平均值最高, 浙农大 3 号次之, 苏啤 1 号居第 3, S-096 和 Ris $\Phi$ 1508 最低(因为二者是营养品质品种)。另外, Ris $\Phi$ 1508 和甘木二条的  $\alpha$ AA 值最高, 紫皮大麦也是麦芽 N 含量最高的品种。

## 2.2 遗传方差分量

遗传方差分量的估计表明(表 2)对于 DP 和  $\beta$ AA, 在主基因效应中, 仅胚乳显性方差分量估计值( $V_{De}$ )达显著水平( $P \leq 0.01$ ); 在基因型  $\times$  环境互作效应中, 胚加性  $\times$  环境互作方差( $V_{AoE}$ ), 胚显性  $\times$  环境互作方差( $V_{DoE}$ )以及胚乳加性  $\times$  环境互作方差( $V_{AcE}$ )估计值均达显著水平。虽然胚直接遗传效应方差未测出, 但由于  $V_{AoE}$  和  $V_{DoE}$  的显著性, 并不能排除胚基因效应对这二个性状的影响, 它们的作用可能主要是通过与环境互作来实现的。胚乳显性  $\times$  环境互作方差( $V_{DeE}$ )未测出, 说明本试验中胚乳显性效应对 DP 和  $\beta$ AA 的作用受环境或年份的影响较小。胚乳直接显性方差和胚显性  $\times$  环境互作方差之和( $V_{De} + V_{DoE}$ )共占这两个性状总表现型方差( $V_p$ )的 73%, 表明显性效应在 DP 和  $\beta$ AA 的变异中起主要作用。

表 2 4 个麦芽品质性状的方差和遗传率分量的估计值

Table 2 Prediction of components of variance and heritability in 4 malting quality traits

参数 Parameter	糊化力 DP	$\alpha$ -淀粉酶活力 $\alpha$ AA	$\beta$ -淀粉酶活力 $\beta$ AA	麦芽 N 含量 Malt N
$V_{Ao}$	0.000	132.728**	0.000	0.013**
$V_{Do}$	0.000	914.161**	0.000	0.088**
$V_{Ac}$	0.000	672.211**	0.000	0.064**
$V_{De}$	17424.300**	0.000	16359.500**	0.000
$V_{AoE}$	1902.510**	109.009**	1461.430**	0.009**
$V_{DoE}$	14433.800**	690.317**	11616.400**	0.056**
$V_{AcE}$	9645.080**	550.700**	7408.070**	0.045**
$V_{DeE}$	0.000	0.000	0.000	0.000
$V_e$	25.821**	13.175**	87.015*	0.0002**
$V_p$	43431.500**	3082.300**	36932.500**	0.275**
$h_{Co}^2$	0.0000	0.043**	0.0000	0.046**
$h_{Do}^2$	0.0000	0.218**	0.0000	0.232**
$h_{CoE}^2$	0.044**	0.035**	0.040**	0.033**
$h_{DeE}^2$	0.222**	0.179**	0.201**	0.164**

\* $P \leq 0.1$ ; \*\* $P \leq 0.05$ ; \*\*\* $P \leq 0.01$

$\alpha$ AA 和麦芽 N 的遗传受胚基因和胚乳基因的共同控制。这二个性状的胚显性方差和胚乳加性方差( $V_{Do} + V_{Ac}$ )分别占其总遗传方差( $V_{Ao} + V_{Do} + V_{Ac} + V_{De}$ )的 92.3%和 92.3%, 说明  $\alpha$ AA 和麦芽 N 的遗传控制主要以胚显性和胚乳加性效应为主。胚加性和显性与环境互作的方差( $V_{AoE}$  和  $V_{DoE}$ )以及胚乳加性  $\times$  环境互作方差( $V_{AcE}$ )均达显著水平, 但胚乳显性效应与环境互作( $V_{DeE}$ )的变异未测出, 说明环境因子对这二个性状遗传变异的影响主要是通过对胚遗传效应和

胚乳加性效应的表达相互作用而实现的。

各性状的机误方差( $V_e$ )尽管显著( $P \leq 0.05$ ), 但占表现型方差的比例较小( $< 1\%$ )。表明本研究采用的遗传模型所包括的基因效应和环境互作效应项能够解释表型变异的 99%以上, 具有相当的可靠性。

### 2.3 遗传率

根据遗传建模理论<sup>[16]</sup>,当考虑基因与环境互作时,麦芽性状的遗传率可分解为普通遗传率和互作遗传率。普通遗传率包括胚普通遗传率( $h_{G_o}^2=V_{A_o}/V_P$ )和胚乳普通遗传率( $h_{G_e}^2=V_{A_e}/V_P$ )。互作遗传率包括互作胚遗传率( $h_{G_{oE}}^2=V_{A_{oE}}/V_P$ )和互作胚乳遗传率( $h_{G_{eE}}^2=V_{A_{eE}}/V_P$ ),互作遗传率只适用于特定环境。

4个性状的各项遗传率估算表明(表2), $\alpha$ AA和麦芽N含量的普通遗传率( $h_{G_o}^2+h_{G_e}^2$ )均中等,分别为26.1%和27.8%,且以胚乳普通遗传率为主;互作遗传率( $h_{G_{oE}}^2+h_{G_{eE}}^2$ )分别为21.4%和19.7%,且以胚乳互作遗传率为主,胚乳遗传率( $h_{G_e}^2+h_{G_{eE}}^2$ )分别占 $\alpha$ AA和麦芽N含量总遗传率的83.6%和83.3%,说明胚乳遗传率解释了选择能对这两个性状起作用的那些遗传变异的绝大部分。而胚直接遗传率和互作胚遗传率占这两个性状遗传率的比率相对较小。

对于DP和 $\beta$ AA,由于显性效应在本试验材料中占绝对的优势,其直接遗传率较低或未测出。然而测出了显著的DP和 $\beta$ AA互作遗传率,这说明对它们的选择只有在特定的年份或环境下才有效。

### 2.4 性状间的相关分析

由4个麦芽性状间的方差协方差分量估算的相关系数看出(表3),DP与 $\beta$ AA和麦芽N之间以及 $\beta$ AA与麦芽N之间均存在显著的基因型正相关( $r_G=0.5601$ )。 $\alpha$ AA与其它性状间的相关性虽然显著,但相关性极低,说明 $\alpha$ AA相对于其它性状可能为独立遗传。低相关性的显著是由于Jackknife抽样技术所得的相关系数估计标准误较小所引起的。从表3还可看出,各性状间的表现型相关和基因型相关系数之间差异甚小。因此,在本研究中,可以用表型相关代替基因型相关。

### 3 讨论

随着人们对啤酒质量的要求越来越高,需要育种者对大麦酿造品质性状的遗传规律有更多的了解,以改良和提高啤酒大麦新品种的品质。本研究结果证实麦芽性状不仅受胚乳基因控制,同时也受胚基因的制约,并且环境条件也影响其表达。因此,研究麦芽品质性状的遗传应采用反映其生长发育特点的麦芽模型,使得出的遗传参数更具有实际参考价值和意义。

糖化力、 $\alpha$ -淀粉酶、 $\beta$ -淀粉酶和麦芽N含量是评价啤酒大麦品质的4个重要性状。优质啤酒大麦要求DP、 $\alpha$ AA和 $\beta$ AA高,麦芽N含量中等<sup>[8,9,10]</sup>。本研究所用的亲本品种中,紫皮大麦( $P_3$ )、浙农大3号( $P_4$ )、苏啤1号( $P_2$ )和甘木二条( $P_1$ )的糖化力较高,可以作为选育高糖化力材料的亲本。

表3 4个麦芽品质性状间的相关系数

Table 3 Correlation of 4 malting quality traits in barley

性状 Trait	参数 Parameter	$\alpha$ -淀粉酶活力 $\alpha$ AA	$\beta$ -淀粉酶活力 $\beta$ AA	麦芽N含量 MaltN
糖化力	$r_P$	-0.0367 <sup>+</sup>	0.5582 <sup>**</sup>	0.2251 <sup>**</sup>
DP	$r_G$	-0.0385	0.5601 <sup>**</sup>	0.2252 <sup>**</sup>
	$r_e$	0.2200	0.2527	0.1980 <sup>+</sup>
$\alpha$ AA	$r_P$		-0.1480 <sup>**</sup>	-0.0873 <sup>**</sup>
	$r_G$		-0.1456 <sup>**</sup>	-0.0883 <sup>**</sup>
$\beta$ AA	$r_e$		-0.3137	0.0536 <sup>+</sup>
	$r_P$			0.3048 <sup>**</sup>
	$r_G$			0.3074 <sup>**</sup>
	$r_e$			0.0697

注: $r_P$ =表现型相关系数; $r_G$ =基因型相关系数; $r_e$ =机误相关系数

Note:  $r_P$ =Phenotypic correlation  $r_G$ =Genetic correlation;  $r_e$ =

Error correlation <sup>+</sup> $P \leq 0.1$ ; <sup>\*</sup> $P \leq 0.05$ ; <sup>\*\*</sup> $P \leq 0.01$

本研究表明, DP 和  $\beta$ AA 的变异主要由胚乳遗传效应决定, 而  $\alpha$ AA 则同时受胚和胚乳基因控制。这种遗传上的差异可以从这些酶是在不同发育阶段的形成方面来解释。糖化力主要由  $\alpha$ AA 和  $\beta$ AA 组成。 $\beta$ AA 为大麦中最丰富的淀粉水解酶<sup>[1]</sup>, 它是籽粒灌浆期间在胚乳中形成的。籽粒成熟后, 其数量已确定, 并以“束缚”态存在于胚乳细胞中。在种子萌发时,  $\beta$ AA 并没有新的合成, 而只是由“束缚”态释放为游离态<sup>[27]</sup>。因此它可能受胚的作用较小。 $\alpha$ AA 则不同, 它是种子萌发时在 3 倍体胚乳糊粉层细胞中产生。但是该酶的产生受胚分泌的 GA 所诱导和控制, 在一定范围内其活性与 GA 浓度呈直线关系<sup>[10]</sup>。所以  $\alpha$ AA 的表达会受到胚基因效应的控制。

如同前人的研究结果一样, 本研究发现  $\alpha$ AA 显著地受环境因子的影响。这可能与种子的萌发易受环境条件的有关。但对于 DP 和  $\beta$ AA 来说, 一些研究表明基因型是主要变异来源<sup>[3, 12, 28]</sup>。本研究也进一步证实 DP 和  $\beta$ AA 的变异在品种间大于环境(年份)间。徐阿炳等(1991)和 Kaepler 等(1991)均观察到 DP、 $\alpha$ AA 和  $\beta$ AA 有显著的超亲优势, 这种优势主要归于基因的显性效应, 尤其在二棱大麦中优势表现更强<sup>[25, 29]</sup>。这与本研究的 DP 和  $\beta$ AA 主要受胚乳基因显性效应控制以及  $\alpha$ AA 和麦芽 N 主要受胚基因显性效应决定的结果一致。

糖化力是衡量麦芽所含的淀粉水解酶降解麦芽本身以及糖化添加物中淀粉的能力的重要参数。 $\beta$ AA 是其主要的贡献者已有报道<sup>[2, 3, 12, 27, 30]</sup>, 本研究也得出  $\beta$ AA 与 DP 有显著的正相关( $r_c=0.5601$ )。然而  $\alpha$ AA 虽也是 DP 的组成部分, 但二者却没有明显的遗传相关性, 其原因有待进一步研究。

Rutger 等(1967)从  $\alpha$ AA 与  $\beta$ AA 之间无相关性的结果认为二者为独立遗传<sup>[7]</sup>。本研究也观察到这二个性状的相关性极弱, 这表明在育种上为了获得高 DP 的品种需要对  $\alpha$ AA 和  $\beta$ AA 分别进行改良。而 DP 和  $\beta$ AA 与麦芽 N 的密切关系在他人的研究<sup>[1, 2, 3, 5, 6, 7, 12]</sup>和本试验中均观察到, DP 与麦芽 N 的相关性显然归于这二个性状都与  $\beta$ AA 有密切关系。Arends 等(1995)认为  $\beta$ AA 与麦芽 N 含量的显著相关可能是由于在籽粒灌浆期间影响  $\beta$ -淀粉酶(一个主要的储藏蛋白质)合成的因子与影响胚乳中许多其它蛋白质合成的因子相同所致<sup>[3]</sup>。这种  $\beta$ AA 与麦芽 N 之间和高糖化力与  $\beta$ AA 之间的遗传关联对于指导育种性状的选择有重要意义。麦芽 N 含量比糖化力容易测定, 且遗传率高, 并与麦粒 N 含量高度相关<sup>[7]</sup>, 因此可以通过对麦粒 N 的间接选择达到改良大麦品种糖化力的目的。

对于麦芽品种性状的遗传率, 不同的研究者得到的结果差异很大。Rutger 等(1966)和 Foster 等(1967)报道 DP、 $\alpha$ AA、 $\beta$ AA 和麦芽 N 的遗传率均在 75% 以上<sup>[11, 15]</sup>, 但是许多研究的结果表明这些性状的遗传率并不高, 如通过亲子相关估算的  $F_3$  种子  $\alpha$ AA 的遗传率为 0.37~0.65,  $F_6$  种子的为 0.39~0.74<sup>[25]</sup>, 而用双列杂交方差分析估算的 DP 狭义遗传率为 29.3%~48.1%<sup>[10]</sup>, 或广义遗传率 31%~34%<sup>[31]</sup>。本研究的结果 4 个麦芽品种性状的遗传率也相对较低, 这种差异可能与所使用的试验材料和估算方法不同有关。

## 参 考 文 献

- 1 Enari T M, M Linko. Ann Agric Fenn, 1969, 8: 149~156
- 2 Hayter A M, M J Allison. Proc 3rd Int Barley Genet Symp, 1975, 612~619
- 3 Arends A M, G P Fox, R J Henry et al. J Cereal Sci, 1995, 21: 63~70

- 4 Baker R J, V M Bendelow, K W Buchanan. *Crop Sci*, 1968, 8: 446~448
- 5 DenHartog G T, J W Lambert, Agron J, 1953, 45: 208~212
- 6 Rasmusson D C, R L Glass. *Crop Sci*, 1965, 5: 389~391
- 7 Rutger J N, C W Schaller, A D Dickson. *Crop Sci*, 1967, 7: 325~326
- 8 管郭仪. 啤酒工业手册(中). 北京: 轻工业出版社, 1985
- 9 Cook A H ed. *Barley and Malt Biology Biochemistry, and Technology*. New York: Academic Press, 1962. 303~427
- 10 朱睦元, 袁妙葆, 徐阿炳等. 杭州大学学报(自然科学版), 1991, 18(1): 67~72
- 11 Foster A E, G A Peterson, O J Banasik. *Crop Sci*, 1967, 7: 611~613
- 12 Hayter A M, T J Riggs. *J Agric Sci (Camb)*, 1973, 80: 297~303
- 13 Hayter A M, T J Riggs. *Theor Appl Genet*, 1978, 52: 251~256
- 14 Rasmusson D C, R L Glass. *Crop Sci*, 1967, 7: 185~188
- 15 Rutger J N, C W Schaller, A D Dickson et al. *Crop Sci*, 1966, 6: 231~234
- 16 朱军. 遗传模型分析方法. 北京: 中国农业出版社, 1997
- 17 朱军, 许馥华. 作物学报, 1994, 20(3): 264~270
- 18 Bogyo T P, R C M Lance, P Chevalier et al. *Heredity*, 1988, 60: 61~67
- 19 Foolad M R, R A Jones. *Theor Appl Genet*, 1992, 83: 360~366
- 20 Zhu J, B S Weir. *Theor Appl Genet*, 1994a, 89: 153~159
- 21 Zhu J, B S Weir. *Theor Appl Genet*, 1994b, 89: 160~166
- 22 Zhu J. 生物数学学报, 1992, 7(1): 1~11
- 23 阎新甫, 徐绍英, 李卫芬等. 中国农业科学, 1997, 30(2): 34~41
- 24 徐绍英, 阎新甫, 许梓荣等. 浙江农业大学学报, 1996, 22(5): 567~573
- 25 Kaepler H F, D C Rasmusson. *Crop Sci*, 1991, 31: 1452~1455
- 26 Yan X F, Y X Xu, Y H Xu et al. *Theor Appl Genet*, 1998, 96: (in printing)
- 27 Laberge D E, W O Meredith. *J Inst Brew*, 1971, 77: 435~442
- 28 Mo H D. *Proc 2nd Int Conf Quant Genet*. Boston Mass: Sinauer Assoc, 1988. 478~487
- 29 徐阿炳, 朱睦元, 袁妙葆等. 杭州大学学报(自然科学版), 1991, 18(3): 336~341
- 30 Kneen E, K L Hads. *Cereal Chemistry*, 1945, 22: 407~418
- 31 Day A D, E E Down, K J Prey. *Agron J*, 1955, 47: 163~165