

文章编号: 1005-0906(2006)01-0001-06

玉米种质改良与相关理论研究进展

张世煌, 田清震, 李新海, 李明顺, 谢传晓

(中国农业科学院作物科学研究所玉米研究中心, 北京 100081)

摘要: 自上世纪 70 年代以来, 优质、抗逆、高配合力和适应性广的新种质匮乏, 已成为影响玉米商业育种进一步发展的“瓶颈”。生产用种质的遗传脆弱性受到普遍关注, 种质扩增、改良与创新成为作物育种研究最重要的发展方向。综述了 CIMMYT 和美国玉米遗传资源的搜集、评价、改良和利用情况, 玉米遗传多样性的演变趋势与动力, 杂种优势群和杂种优势模式研究进展, 群体改良理论和技术的新发展及对杂种优势遗传机理的探索。Hallauer 于 2003 年提出的两个杂种优势列(heterotic alignment)的概念, 把对玉米杂种优势模式的认识从温带种质扩展到所有生态类型, 为玉米种质扩增、改良和创新奠定了理论和方法学基础。两个群体间的相互轮回选择改良技术, 是把种质资源大规模推向杂交育种应用的关键步骤。

关键词: 玉米; 种质改良; 杂种优势; 相互轮回选择

中图分类号: S513.024

文献标识码: A

Advancement of Maize Germplasm Improvement and Relevant Research

ZHANG Shi-huang, TIAN Qing-zhen, LI Xin-hai, LI Ming-shun, XIE Chuan-xiao

(Maize Research Center, Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: Scarcity of available germplasm with good quality, stress tolerance, higher combining ability and mega-environment adaptation has been being the bottle-neck in commercial maize breeding program since 1970's. The genetic vulnerability of maize germplasm used in the development of commercial hybrids has been realized, and germplasm enhancement, improvement and development have been an important activity in maize breeding efforts. This review summarizes the germplasm collection, evaluation, improvement and utilization in CIMMYT and USA maize breeding program. Research progress on genetic diversity, heterotic groups and patterns, theory and technology of population improvement, and nature of heterosis are reviewed. The concepts of heterotic alignments by Hallauer in 2003 extended the utilization of the concepts of heterotic patterns to tropical and sub-tropical germplasm improvement from temperate maize breeding efforts, and established a theoretical and methodological foundation for maize germplasm enhancement, improvement and development. Reciprocal recurrent selection inter populations is the key step to use exotic germplasm and land races in development of hybrids.

Key words: Maize; Germplasm improvement; Heterosis; Reciprocal recurrent selection

2005 年 9 月 5~9 日, 我们在北京迎来了第九届亚洲玉米大会。这是相隔 17 年后第二次在我国举办亚洲玉米大会, 是区域内规模最大、学术水平最高的一次玉米科技盛会。为了筹备这次亚洲玉米大会, 我们曾对国际玉米科技发展动向进行文献

调研, 撰写了题为“国际玉米科学研究发展动态”的报告, 作为背景资料在行政管理部门和科技人员中阅读。现在经过重新整理和改写, 借玉米科学杂志予以公布, 供玉米界同行参考。本文是该系列的第一篇报告, 第二篇是关于玉米基因组学研究动态, 第三篇是关于新品种选育研究进展的报告。

玉米是人类和动物消费的重要禾谷类作物, 随着经济迅速发展, 玉米在国民经济中的地位越来越重要。20 世纪 90 年代以来, 全球玉米需求快速增长, 1998 年以后, 玉米的总产量超过稻谷和小麦, 成为世界第一位的粮食作物。2004 年, 世界玉米总面

收稿日期: 2005-07-29; **修回日期:** 2005-10-24

作者简介: 张世煌(1948-), 男(满族), 北京市人, 博士, 研究员, 中国农科院作物科学研究所玉米中心主任, 从事玉米育种、种质改良和分子生物学辅助育种研究。

Tel: 010-68918596 Fax: 010-68918566

E-mail: zhangshh@mail.caas.net.cn

积达到 1.45 亿 hm^2 , 总产量 7.05 亿 t, 平均单产 4 859 kg/hm^2 。近年来, 玉米种质资源的扩增、改良与创新得到广泛重视, 对杂种优势与产量的关系有了更深刻的认识, 以耐旱、耐贫瘠为主要特征的抗非生物逆境的遗传育种研究取得明显进展, 转基因操作和分子育种等新技术正在推广应用, 尤其植物基因组学的迅速发展, 为玉米遗传研究带来深刻的影响, 促进了新品种选育。

1 玉米遗传资源的搜集、评价、改良和利用

自上世纪 70 年代以来, 优质、抗逆、高配合力和适应性广的新种质匮乏, 已成为影响玉米商业化育种进一步发展的“瓶颈”。生产用种质的遗传脆弱性受到普遍关注, 种质扩增、改良与创新成为作物育种研究最重要的发展方向。在世界范围内, 与玉米种质扩增、改良有关的项目先后有 LAMRP(The Latin American Maize Regeneration Project)计划、LAMP(The Latin American Maize Project)计划和美国的 GEM(Germplasm Enhancement of Maize)计划。通过实施这些项目, 从玉米多样性中心鉴定出许多优良的地方种质, 例如 Tuxpeno、Cuban 硬粒、Coastal 硬粒(加勒比硬粒)、ETO、Tuson、Chandelle、Haitian 黄粒和 Perla 等。这些在特殊的生态环境, 如严重的病虫害、干旱和低氮胁迫下逐渐演进而成的资源, 具有独特的育种利用价值, 目前已经或正在北美和南美洲一些国家利用。

CIMMYT 从遗传多样性中心(拉丁美洲)和世界各地广泛搜集和整理了 27 000 余份原始资源, 包括近 300 个种族(Races), 分为热带、亚热带和高原(含过渡带)种质 3 大生态类型, 从遗传结构上又分为基因库(Pool)、群体(Population)和开放授粉品种(OPV), 建立了国际玉米种质资源数据库, 在世界范围内传递、交换有关玉米种质资源的信息。迄今为止, CIMMYT 已经培育并发放了 497 个自交系、近 200 个改良群体和基因库。许多改良种质具有良好的农艺性状、品质优良、抗病虫、抗逆性和较高的产量潜力。最近, CIMMYT 以发展中国家玉米生产的区域性需求和发展为目标, 以挑战计划为契机调整研究方向, 拓宽了玉米种质评价、扩增、改良与创新研究的领域^[2]。

美国种质收集归 USDA-NPGS(<http://www.ars-grin.gov/npgs/>)负责, 玉米种质保存在位于 Ame 的植物引种站(North Central Regional Plant Introduction Station), 100 多年来从国内外征集了大量种质。在美国, Reid

(包括 Iodent、Troyer、Osterland、BSSS、Funk)是应用最多的种质(51%), 其次是 Minnesota 13(13%)、Lancaster Sure Crop(12%)、西北马齿(5%)、Leaming(5%)。这 5 个古老的 OPV 占美国玉米杂交种遗传基础的 87%^[3]。1999 年, 属于两个杂种优势群的 8 个公益自交系 B14、B37、B73、B84、Mo17、C103、Oh43 和 H99 代表了美国 78% 的商业杂交种的遗传基础^[4]。换句话说, 在统计的 381 份自交系中, 只有 82 个(22%)与这 8 个自交系没有关系。

Smith 等(2004)^[5]对 1930 ~ 1999 年在美国玉米带种植的 64 份先锋杂交种的遗传基础进行分析, 这些杂交种可以追溯到至少 61 个亲本自交系, 其遗传基础又追溯到 22 个地方品种。这些自交系在各个年代的遗传贡献不同, BSSS、Iodent、Krug、Midland、Reid、Wfryd 这 6 个种质在各年代的平均遗传贡献均超过 5%; 13 个种质(Argmaizarm、Fcomp2、Illhy、Illoear、Illtwoear、Lanccomp、Lanclobrk、Lancsurcrop、Lle、Minn13、Osterydnt、Sprol、Troyer Reid) 在各年代的遗传贡献在 1% ~ 4.99%, 其它 41 个种质的贡献率大多小于 1%。

各年代的遗传多样性有明显变化, 平均亲缘系数(CP)从 30 年代到 90 年代依次为 0.04、0.09、0.07、0.09、0.13、0.18 和 0.19, 呈明显增加趋势, 表明遗传基础越来越趋于狭窄。Reid 种质累计贡献率达 44.8%, 在 40 年代用得最多, 60 年代以后趋于稳定。Wf9 在 50 年代应用较普遍, 60 ~ 70 年代 C103 和 Oh43 的遗传贡献达 25%。来自 BSSS 的 B37、B73、B84 和 B14 等自交系, 在各年代都起了关键作用。

但是, 美国目前所利用的玉米种质还不到资源量的 5%。研究发现, 来自温带的材料高产、早熟, 茎秆质量好; 而热带、亚热带种质对生物和非生物逆境有很好的抗性, 而且子粒品质好^[6]。近年来, 美国利用的外来种质成倍增加, 这些外来种质大多来自其它温带地区, 如阿根廷(Maiz Amargo)、欧洲和南非, 其次是热带地方种族, 如古巴硬粒、ETO、Suwan 1、Tuson 或 Tuxpeno, 这些种质主要用作抗病虫资源, 还有来自热带高原的 Chalqueno、Cuzco、Sabanero、San Geronimo 种质。

热带种质对光周期敏感, 收获时子粒含水量高, 根系和茎秆较弱, 穗位偏高, 这为利用热带种质的优良基因带来一些困难^[6]。Holland 等(1995)用 40 个拉丁美洲自交系与温带自交系杂交创造半外来种质, 选育自交系。在这过程中, 不可避免地丢失一些与适应性有关的优良基因^[7]。对 161 个半外来自交系的 SSR 分析表明, 热带种质基因位点的比例占

31%,而热带种质的比例与子粒产量无关,表明热带种质与配合力没有负相关^[8,9]。

Iowa 州立大学合成、改良的 BSSS 和 BSCB1 群体,代表了美国玉米带的杂种优势模式。该大学还拥有一批改良的热带种质群体,如 BS16、27、28、29 分别来自热带群体 ETO、Antigua、Tuxpeno 和 Suwan-1; BS35、BS36、BS37、BS38 包含 25%的亚热带种质。该大学还利用马齿型种质改良爆裂玉米群体。同时,还育成了一大批优良特异材料,例如,高蛋氨酸自交系 B101,抗玉米螟自交系 C.I.31A、B90、B91、B94、B102、B105、B110、B111、B117、B118、B119、B120 等,抗倒伏自交系 B122、B123、B125 等^[10]。

North Carolina 州立大学用热带杂交种培育了 NC296、NC296A、NC298、NC300 等适应温带环境的自交系。在 GEM 计划的组织下,合成了含 75% 坚秆遗传背景的青贮玉米群体 GQS(GEM Quality Synthetic),该群体与 WQS(Wisconsin Quality Synthetic)构成杂种优势模式。GEM 计划还鉴定出大量抗逆材料,如抗黄曲霉的 DKXL380:S08A12-24-B 和 BR52060:S0212-25-B,抗西部食根虫(WCR)的群体 AR17056:N2025 和 CUBA117:S1520,抗玉米食心虫种质 BVIR103:S04、DKXL380:S08a、DKB830:S19、GUAT209:N19 和 CUBA117:S15,抗炭疽茎腐病(ASR)的自交系 FS8B(T):N1802 15-255 和 GOQUEEN:N1603 15-276,高直链淀粉种质 GUAT209:S13 等^[11]。

2 玉米的遗传多样性

无论在表型水平还是在分子水平,玉米是遗传差异最大的物种之一。2004 年世界玉米遗传学大会在玉米的起源地和多样性中心墨西哥召开,引起人们对玉米起源及遗传多样性的极大关注。Cornell 大学 USDA-ARS 的 Buckler 实验室,用 SSR 技术对玉米地方品种、自交系和大刍草进行分析,揭示了玉米在进化过程中,由于对目标性状的人为选择和整个基因组水平的“瓶颈”(bottleneck)效应而导致遗传飘移,丧失了许多遗传多样性。现代玉米仅包含大刍草 88%的遗传多样性和 76%的等位基因^[12]。

SSR 可以用来研究玉米的演化,但存在一些限制因素,如很多基因还没有被 SSR 标记,染色体上与 SSR 相对应的区段突变率较高,在选择过程中容易发生恢复突变,也可能目标基因与现有的标记位点相距太远,因此无法显示选择历程。SNPs 具有数量丰富和高通量的特点,利用 EST 等生物信息学工具,已经在玉米数据库中开发了大量 SNP。玉米在与进化关系不大的位点上仅包含其近缘种 70%的

SNP 遗传变异,而在与进化关系密切,经过选择的基因位点上,遗传多样性更少。例如在 3 个与驯化有关的基因 tb1、d8 和 c1 位点上,由 SNP 揭示的遗传多样性仅仅是大刍草的 15%^[13]。通过对 100 多份自交系 18 个基因的序列分析,发现两个自交系编码区的碱基差异(1.42%),远大于人类之间(0.09%)的差异,超过人类和黑猩猩之间的差异(1.34%)。今天看到的玉米遗传多样性表型差异,是美洲印第安人对野生大刍草在沙漠、热带雨林、高原以及加拿大环境下,人为选择而形成的,蕴藏着极其丰富的遗传多样性^[14]。在进化过程中,一些特异基因经历选择后提高了遗传多样性,以适应环境变化^[15]。

德国、西班牙、法国、希腊、意大利、荷兰、葡萄牙组成一个欧盟项目协作网,根据地理信息和主要农艺性状对各国地方种质进行整理和编目,在此基础上筛选核心种质,利用 RFLP 分析地方群体的遗传结构^[16]。利用 SSR 技术对法国各年代种质的遗传多样性进行检测表明,1976 年以前品种遗传多样性最高,以后的各个时期,遗传多样性虽有所降低,但基本保持恒定^[17]。

CIMMYT 用 SSR 标记对所有发放的自交系进行指纹分析,建立了公共数据库^[18]。目前,在挑战计划的资助下,CIMMYT 把重点投向发展中国家的农家品种,包括对中国、印度、越南和非洲等许多发展中国家的种质资源进行遗传多样性分析,研究内容包括材料的取样策略、建立和优化高通量全基因组扫描方法、SNP 发掘和检测方法等。在此基础上,研究玉米的起源、演化和传播途径,划分杂种优势群,构建杂种优势模式,并通过目标基因定位,发掘特异基因,开展分子标记辅助育种研究。

人们还采用远缘杂交的方法增加遗传多样性。虽然种间杂交比较困难,但对于重要性状的转育却非常有效,如抗病性、单性生殖等在栽培种中不易发现的性状。理化诱变是增加遗传多样性的方法之一。 χ 射线、 γ 射线、中子和化学诱变剂 EMS、DES 等都可以引起染色体缺失、插入、易位等突变。从理论上来说,转基因可以突破物种界限,也是丰富遗传多样性的有效方法之一。

3 杂种优势群和杂种优势模式

杂种优势群和杂种优势模式已经在玉米育种实践中得到普遍应用,并越来越简单、实用化。Reid Yellow Dent \times Lancaster Sure Crop 是利用时间最长,使用范围最广,也是育种家公认的温带地区普遍适用的杂种优势模式(Hallauer 等,1988)。随后,BSSS

种质也划入 Reid 群,而与之对应的另一群有很大变化,现在称作非 Reid 种质,两个杂种优势群的标准测验种分别是 B73 和 Mo17。基于对温带和热带种质的遗传育种学评价,以及这些种质在杂种优势中行为方式的认识,Hallauer(2003)提出了 BSSS-Tuxpeno 和 nonBSSS-nonTuxpeno 两个杂种优势列(heterotic alignment)的概念^[19],把对玉米杂种优势模式的认识从温带种质扩展到所有生态类型,为玉米种质扩增、改良和创新奠定了理论和方法学基础。

在中南美洲,墨西哥地方品种 Tuxpeno 和哥伦比亚的合成群体 ETO 是热带、亚热带生态区的两个基础杂种优势群,与温带的两个杂种优势群相对应,也构成杂种优势模式。Vasal(1992)把 CIMMYT 的热带和亚热带自交系分别划为两群,即 THG “A”和 THG “B”(热带杂种优势群),STHG “A”和 STHG “B”(亚热带杂种优势群)。THG-A 和 THG-B 分别用来自 Pob.21 和 Pob.32 等群体的自交系和家系组成,反映出 Tuxpeno 和 ETO 这一杂种优势模式^[20]。

欧洲最常见的模式是欧洲硬粒 × 美国马齿,该模式将美国种质的丰产性与欧洲种质的早熟和适应性相结合。但是,欧洲早熟硬粒种质的遗传基础比较狭窄,通常包含欧洲优良自交系 EP1、F2 或 F7 的血缘^[21]。EP1 来源于西班牙北部地方种质 Lizargúrate,而 F2 和 F7 来源于法国东南部群体 Lacaune。欧洲使用的美国种质主要是来源于 Minnesota 13 的地方品种,这是早熟种质的主要来源。Minnesota 13 来源于美国 St. Paul 地区,是仅次于 Reid 的早熟种质,Oh43、A632、A635、W33、W117 等来源于 Minnesota 13 的自交系在欧洲育种计划中用得比较多。

DNA 分子标记为研究植物遗传多样性提供了强有力的工具,对划分杂种优势群有重要参考价值,但是不能仅仅根据分子标记的遗传距离就划分杂种优势群。Menkir 等(2004)利用 SSR 和 AFLP 分子标记对 40 份喀麦隆和尼日利亚热带自交系的研究表明,这些材料可以分为两大群,与系谱来源一致,但却与产量特殊配合力划分的杂种优势群不同^[22]。近年来,Warburton 等(2002)、Zhang 等(2002)、Liu 等(2003)和 Oliveira(2004)等利用 SSR、AFLP 等分子标记研究证明,分子标记从全基因组随机位点上揭示了材料间的遗传关系,但只能作为进一步通过配合力划分杂种优势群的参考^[23-25,40]。

4 群体改良理论和技术的新发展

玉米所表现的无穷变异性,许多都可以在群体改良过程中选择利用。轮回选择的基本原理是增加

数量性状有利等位基因的频率,从而定向改变群体的性状表现和配合力结构。最成功和最经典的例子是 1934 年美国 Iowa 大学合成的坚秆综合种 BSSS,随后 Sprague 从 1939 年开始用轮回选择方法进行改良,然后从不同轮的改良群体中陆续选出了 B14、B37、B73、B84 等一大批优良自交系。另一个典型例子是 Illinois 大学对玉米子粒成分的选择,从 1896 年开始,经过 103 轮对高蛋白(IHP)、高油(IHO)、低蛋白(ILP)、低油(ILO)的长期定向选择,证明选择对改变子粒化学成分的巨大作用^[26]。

轮回选择方法已经广泛用于配合力、耐旱、抗病和茎秆品质等特殊性状的改良。Comstock(1949)提出了对两个遗传基础广泛的群体(P1 和 P2)进行相互轮回选择(RRS)的基本方法。RRS 强调对两个群体的互补等位基因进行选择,群体之间不发生重组,只在群体间的杂交组合中固定位点内或位点间的基因互作效应,既利用加性又利用非加性基因效应。试验表明,RRS 与特殊配合力选择或一般配合力选择有同等效果,育种家能够对杂种优势群之间的杂交种产量进行改良。Hagdorn 等(2003)对 BSSS 和 BSCB1 的 15 轮相互轮回选择群体的遗传结构进行分析,表明 RRS 增加了两个群体之间的遗传距离,提高了群体间杂交种的产量和杂种优势^[27]。分子生物学研究表明,经过 RRS 改良的群体内基因多样性趋于减少,而群体间的遗传距离扩大,两个群体总的基因多样性并没有减少;只是在两个群体内相同位点上的基因频率向相反方向趋于固定,通常在一个群体内趋向于 1,而另一个群体内趋向于 0。Butruille 等(2004)对源于 Golden Glow 的 GG(A)和 GG(B)两个群体的产量进行 6 轮全同胞 RRS 改良,然后用分子标记检测等位基因的频率变化,发现两个群体总的遗传多样性没有变化,但群体内遗传多样性下降,而群体间的遗传距离增加^[28]。

近年来,一种只对群体进行一轮高强度选择的改良相互轮回选择(MRRS)方法,被成功地用来改良泰国群体 BR-105 和巴西群体 BR-106^[29]。用 30 个 SSR 位点检测群体结构的变化表明,选择后群体内等位基因数目和频率减少,群体内的遗传多样性稍有下降,但群体间的遗传分化比选择前增加了 77%^[30]。这正是产生杂种优势的遗传基础。

CIMMYT 一直沿用全同胞和半同胞等群体内轮回选择法改良种质,育成高产、抗病、抗虫、耐旱、耐低氮和耐酸性土壤等一大批适应各种生态环境的玉米种质。自从 1996 年 Iowa 大学公布了关于相互轮回选择对群体内和群体间基因多样性的长期影响的

评估报告以后,就普遍改为群体间相互轮回选择。热带低地玉米项目重点改良以下 5 对杂种优势群: Tuxpeno(P21)和 ETO(P32), 热带 Mezcla Blanca(P22)和 La Posta(P43), Amarillo Dentado(P28)和 Cogollero(P36), Amarillo Cristalino-1(P27)和 Ant.Ver.181(P24), Blanco Cristalino-1(P23)和 Blanco Dentado-2(P49)。亚热带玉米项目重点改良: Amarillo 亚热带(P33)和 Amarillo Bajío(P45), A. E. Dent-Tuxpeno(P44)和 ETO Illinois(P42), SIW-HG88A(P501)和 SIW-HT88B(P502)。高原种质重点改良 P902 和 P903 这对杂种优势群。CIMMYT 最初把 RRS 选择方法用于 ETO 和 Tuxpeno 两个种群的群体改良, 现在已扩大了应用范围。群体改良技术的转换,是把种质资源真正大规模推向杂交育种应用的关键步骤。

5 杂种优势机理的探索

传统数量遗传学基于两个概念解释杂种优势现象(Crow, 1999): 一是显性效应,指杂种优势源于亲本间等位基因的互补;二是超显性效应,指杂种等位基因的相互作用。尽管显性或拟超显性假说可能适合多种情况,但这种传统的解释并没有增加对杂种优势的理解。Lamkey(1997)提出,杂种优势应剖分成两个组成部分——基础杂种优势和功能杂种优势^[31]。基础杂种优势是在自交系(纯合条件下)中能够找到的那些遗传机制导致的,是对近交衰退的恢复。功能杂种优势(或增值)是在自交系中找不到而在杂交种中广泛存在的那种机制。该理论突破了关于杂种优势只是近交衰退逆过程的简单概念,这是一个能够解释育种实践中关于杂种优势遗传结构的新认识,事实上它强调了提高一般配合力和特殊配合力的重要性。

Duvick(1997, 1999)和 Smith 等人对过去 70 多年美国培育的玉米杂交种做过系统研究^[32, 33],发现随着自交系的改良和一般配合力的持续提高,杂交种的产量提高了好几倍,但并未因此而改善杂种优势,亲本间特殊配合力所占的份额呈下降趋势。根据全基因组的杂合性并不能解释杂种优势形成的遗传基础。Hallauer(1988)汇总了对玉米产量方差成分的研究结果。在大多数玉米群体中,加性遗传方差通常是显性方差的 2~4 倍^[34],显性方差虽然很重要,但比加性方差小得多。由此看来,加性遗传效应是玉米子粒产量的最主要效应。

根据分子标记的遗传距离可以把育种材料划分为种质群,并能较好地预测群内的杂种优势,但不能预测群间杂种优势。单纯增加标记密度并不能

提高预测能力,因为整个基因组的标记位点不一定都与杂种优势有关。因此,有必要鉴定那些与杂种优势 QTL 紧密连锁的标记。

现在,人们研究最多的是 DNA 甲基化和去甲基化对基因效应起修饰作用,从而影响杂种优势。Tsafaris 等(1997)发现杂交种的甲基化程度较自交系低,认为 DNA 胞嘧啶甲基化作用是玉米基因调控机制之一^[35]。密植胁迫会增加甲基化程度,但杂种一代增加的幅度比亲本自交系要低。Fu 等(2002)通过对不同杂种优势群自交系 *bz* 基因 100 kb 区段的序列分析,发现组成重复区域的反转录转座子的排列方式、密度,以及基因的组成方式明显不同,这些自交系通过互补产生杂种优势,而大多数基因相同的自交系则不能互补,育种上就划为同一杂种优势群^[36]。Song 和 Messing(2003)用 B73 和 Mo17 所做的研究表明,杂交种将不同调节层次组合在一起,使不同位点上的等位基因产生最佳组合,导致目标基因表达的全面协调^[37],这可能是产生杂种优势的重要原因。

先锋公司 Guo 和 Morgante 等(2003)利用 RT-PCR 方法研究杂种优势的机理,注意到在发育过程中,现代杂交种与过去老杂交种的双亲等位基因表现出明显的表达差异^[38]。通过分析 18 个基因的转录,发现这些基因存在 1 倍到 4 倍的线性剂量关系。多倍性导致基因家族都有双份或多份存在,保证基因组较高水平的杂合性。在四倍体水平,等位基因之间的互补剂量效应也很重要。基因微阵列(Microarray)技术有助于揭示杂交种基因表达的变化,但对于表达水平低的基因则不易检测到。

50 多年来,育种者期望找到一种能将杂种优势固定下来的方法。无融合生殖是通过种子克隆植物的自然方法,能够多代保持原始杂种优势。美国 Oklahoma 州 ARS 南部平原实验站(Woodward)的 Kindiger 研究小组与俄罗斯科学家,通过回交方法,从东方鸭茅状摩擦禾(*Tripsacum dactyloides*)得到一个含有独特染色体的无融合特性系,将带有 *Tripsacum* 无融合基因的染色体片断转移到玉米上,并获得专利(美国专利号 No.5710367)^[39]。为了分离该基因,Kindiger 构建了包含 215 000 个 DNA 片段的基因组文库。通过与该基因紧密连锁的标记,筛选文库,期望克隆该基因。

参考文献:

[1] <http://faostat.fao.org/faostat/>.

[2] http://www.generationcp.org/scv10/scv10_upload/SP3CL3.pdf.

- [3] Troyer A F. Background of U.S. Hybrid corn II: breeding, climate, and food. *Crop Sci.*, 2004, 44: 370–380.
- [4] MBS Inc. MBS, Inc. genetics handbook, 26th edn. MBS, Inc., Ames, Iowa, USA, 1999.
- [5] Smith J S C, Duvick D N, Smith O S, et al. Changes in pedigree backgrounds of pioneer brand maize hybrids widely grown from 1930 to 1999. *Crop Sci.*, 2004, 44: 1935–1946.
- [6] Betran F J, Ribaut J M, Beck D, et al. Genetic diversity, specific combining ability, and heterosis in tropical maize under stress and non-stress environments. *Crop Sci.*, 2003, 43, 797–806.
- [7] Holland J B, Goodman M M. Combining ability of tropical maize accessions with US germplasm. *Crop Sci.*, 1995, 35: 767–773.
- [8] Tarter J A, Goodman M M, Holland J B. Testercross performance of semiexotic inbred lines derived from latin american maize accessions. *Crop Sci.*, 2003, 43: 2272–2278.
- [9] Tarter J A, Goodman M M, Holland J B. Recovery of exotic alleles in semiexotic maize inbreds derived from crosses between Latin American accessions and a temperate line. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 609–617.
- [10] <http://www.ag.iastate.edu/centers/cad/>.
- [11] Germplasm Enhancement of Maize. 2003 annual report of GEM. http://www.public.iastate.edu/~usda-gem/Annual%20Reports/Year_2003/Annual_Report_2003.html.
- [12] Vigouroux Y, Mitchell S, Matsuoka Y, et al. An analysis of genetic diversity across the maize genome using microsatellites. *Genetics*, 2005, 169: 1617–1630.
- [13] Matsuoka Y, Vigouroux Y, Goodman M M, et al. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*, 2002, 99: 6080–6084.
- [14] Ching A, Caldwell K S, Jung M, et al. SNP frequency, haplotype structure and linkage disequilibrium in elite maize inbred lines. *BMC Genet*, 2002, 1–14.
- [15] Vigouroux Y, Matsuoka Y, Doebley J. Directional evolution for microsatellite size in maize. *Mol. Biol. Evol.*, 2003, 20 (9):1480–1483.
- [16] <http://www.montpellier.inra.fr/gap/resgen88/project.htm>.
- [17] Clerc V Le, Bazante F, Baril C, et al. Assessing temporal changes in genetic diversity of maize varieties using microsatellite markers. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 294–302.
- [18] <http://www.cimmyt.org/ABC/projects/MOLECULAR%20.htm>.
- [19] Hallauer A R. Introgression of Elite Subtropical and Tropical Germplasm with U.S. Corn Belt Germplasm. 2003 NCR–167 North Central Regional Corn Breeding Meetings Program. www.agron.iastate.edu/corn/NCR167/Abstracts/2003/Hallauer_2003_Abstract.pdf.
- [20] Vasal S K, Srinivasan G, Pandey S, et al. Heterotic patterns of ninety two white tropical CIMMYT maize lines. *Maydica* 1992, 37: 259–270.
- [21] Carrea M E, Revilla P, Butro' n A, et al. Do Second Cycle Maize Inbreds Preserve the European Flint Heterotic Group? *Crop Sci.*, 1999, 39: 1060–1064.
- [22] Menkir A, Melake-Berhan A, The C, et al. Grouping of tropical mid-altitude maize inbred lines on the basis of yield data and molecular markers. *Theor Appl Genet*, 2004, 108: 1582–1590.
- [23] Warburton M L, Xia X C, Crossaa J, et al. Genetic characterization of CIMMYT inbred maize lines and open pollinated populations using large scale fingerprinting methods. *Crop Science*, 2002, 42: 1832–1840.
- [24] Liu K J, Goodman M, Muse S, et al. Genetic structure and diversity among maize inbred lines as inferred from DNA microsatellites. *Genetics*, 2003, 165: 2117–2128.
- [25] Oliveira K M, Rios L P, Augusto F, et al. Evaluating genetic relationships between tropical maize inbred lines by means of AFLP profiling. *Hereditas*, 2004, 140(1): 24–33.
- [26] Moose S P, Dudley J W, Rocheford T R. Maize selection passes the century mark: a unique resource for 21st century genomics. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(7): 358–364.
- [27] Hagdorn S, Lamkey K R, Frisch M, et al. Molecular genetic diversity among progenitors and derived elite lines of BSSS and BSCB1 maize populations. *Crop Sci.*, 2003, 43: 474–482.
- [28] Butruille D V, Silva H D, Kaeppeler S M, et al. Response to selection and genetic drift in three populations derived from the golden glow maize population. *Crop Sci.*, 2004, 44: 1527–1534.
- [29] Rezende G D S P, Souza Jr C L. A reciprocal recurrent selection procedure outlined to integrate hybrid breeding programs in maize. *Journal of Genetics and Breeding*, 2000, 54:57–66.
- [30] Pinto L R, Vieira I M L C, et al. Reciprocal recurrent selection effects on the genetic structure of tropical maize populations assessed at microsatellite loci. *Genetics and Mol. Biol.*, 2003, 26(3): 355–364.
- [31] Lamkey K R, Edwards J W. Quantitative genetics of heterosis. p. 31–48. In: J.G. Coors and S. Pandey (ed.) *Proceedings of the International Symposium on the Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops*, CIMMYT, Mexico City, Mexico, 17–22 Aug. 1997. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI.
- [32] Duvick D N. 1997, What is yield? p. 332–335, In G.O. Edmeades, et al.(ed.) *Developing drought- and low N-tolerant maize*. *Proceedings of a Symposium*. 25–29 March 1996. CIMMYT, Mexico, D.F.
- [33] Duvick D N, Cassman K G. Post-green revolution trends in yield potential of temperate maize in the North- Central United States. *Crop Sci.*, 1999, 39: 1622–1630.
- [34] Hallauer A R, Russell W A, Lamkey K R. 1988. Corn breeding. p. 463–564. In G.F. Sprague and J.W. Dudley (ed.) *Corn and corn improvement*. 3rd ed. Agron. Monogr. 18. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI.
- [35] Tsaftaris A S, Kafka M, Polidoros A. Epigenetic changes in maize DNA and heterosis. In: Tsaftaris A S (Ed). *Genetics, biotechnology and breeding of maize and sorghum*. Cambridge: The Royal Society of Chemistry, 1997, 125–130.
- [36] Fu H H, Dooner H K. Intraspecific violation of genetic colinearity and its implications in maize. *Proc. Natl. Acad Sci., USA*, 2002, 99(14): 9573–9578.
- [37] Song R T, Messing J. Gene expression of a gene family in maize based on noncollinear haplotypes. *Proc. Natl. Acad Sci., USA*, 2003, 100 (15): 9055–9060.
- [38] Mei G, Rupe M A, Zinselmeier C, et al. Allelic variation of gene expression in maize hybrids. *The Plant Cell*, 2004, 16: 1707–1716.
- [39] Kindiger B, Dewald C L. A system for genetic change in apomictic eastern gamagrass. *Crop Sci.*, 1996, 36: 250–255.
- [40] Zhang S H, Li X H, Peng Z B, Yuan L X. Heterotic groups and exploitation of heterosis—the methodology, strategy and its use in hybrid maize breeding. *Proceedings of the Eighth Asian Regional Maize Workshop, New Technologies for the New Millennium*. Bangkok, 5–8, August, 2002. 64–72.