

文章编号: 1005-0906(2010)02-0001-04

玉米自交系选育的理论基础与实践经验

张铭堂¹, 徐国良², 才卓²

(1. Los Angeles 91754, USA; 2. 吉林省农业科学院, 长春 130033)

摘要: 选拔是生物演化(天然选拔)及动植物改良(人为选拔)的有效工具。生态环境的多元化差异、遗传基因的多样性、基因的不同变异方式以及与环境的作用是玉米育种的遗传学基础。本文依据多年形成的选系理论, 对选系实践经验加以探讨。

关键词: 玉米; 自交系; 选拔

中图分类号: S513.03

文献标识码: A

Theoretical Foundation and Practice Experience of Breeding for Maize Inbred Lines

CHANG Ming-Tang¹, XU Guo-liang², CAI Zhuo²

(1. Los Angeles 91754, USA;

2. Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, China)

Abstract: Selection is an effective tool for evolution (natural selection) and animal – plant improvement (artificial selection). The foundation for selection is based on clear diversity of natural environment, genetic variation or polymorphism of genes and genetic–environment interaction. The basic theory and certain practical methods in selection were discussed.

Key words: Maize; Inbred lines; Selection

选拔是生物演化(天然选拔)及动植物改良(人为选拔)的有效工具。美国玉米的改良可以充分说明选拔的效率。从遗传的研究历史可以了解选拔的发展变迁, 现在遗传学把性状分为质量性状(Qualitative Traits)及数量性状(Quantitative Traits)两类。数量性状由许多微效基因控制, 这些基因对性状表现的影响程度很小、差异不明显而呈连续性的变异。质量性状由单一遗传基因控制, 影响特定遗传性状的显著表现。数量性状对选拔产生反应, 质量性状对选拔没有反应, 而由等位基因的显隐性决定, 彼此之间的划分并不是绝对清楚, 很容易引起争议。现在转基因的研究主要是在寻找由单一显性基因控制的耐逆性或其他有利特性, 包括抗除草剂、抗根虫、低植酸以及核

基因控制的雄性不育等特性。

1 产量是非常复杂的数量性状

美国在 1930 年以前, 玉米产量是 1 600 kg/hm²。2000 年玉米产量是 8 600 kg/hm²。经过 70 年时间选拔改良, 产量增加 5 倍, 其中 70% 产量的增加源自遗传改良, 其余 30% 产量的增加则来自植物营养、化学保护剂及栽培管理操作技术的不断改善(Duvick, 1984; Lamkey, 2004)。Genetic Gain 认为, 玉米每年平均增加 103 kg/hm², 遗传的获得是总产量获得(Total Yield Gain)的 89%。玉米杂交种产量的遗传获得部分主要来自于抗根倒伏、抗茎倒伏、植株未熟先衰、抗虫、抗病及空秆等遗传特性的改善。现在的杂交种叶片直立, 雄花穗比较小, 可以在贫瘠的土壤上有效利用土壤肥力, 并适合密植。株高、穗位、叶面积指数、开花期、穗行数、穗粒数、子粒容重及子粒脱水速率等有明显改善(Duvick, 1984, 1992)。美国现在玉米增产的速率仍然保持与过去相同速率。

转基因技术提高了杂交玉米对不良环境的耐性而达到高产及稳产的效果。因此现在玉米产量的改

收稿日期: 2009-12-10

基金项目: 国家“863”计划课题“强优势玉米杂交种的创制与应用”(2009AA101103)

作者简介: 张铭堂, 美国玉米遗传育种家, 国家玉米工程技术研究中心(吉林)咨询顾问。E-mail: mtchang@hotmail.com
才卓为本文通讯作者。

良可以分为数量性状的改良及质量性状的改良。数量性状的改良是利用育种及分子技术的手段,优中选优,累积聚合有利于玉米增产的遗传基因数量,逐渐扩大适合某一生育环境优势遗传基因的产量效果。质量性状的改良则是利用生物化学的方法,找出可以增加植物耐逆性的单一显性基因或是影响产量的关键步骤(Critical Step)。应用转基因方法,将这些性状明确、功能显著的单一质量性状基因直接导入玉米染色体组,并能够发挥基因的正常功能,直接达到育种目标。这些外来遗传基因包括两种类型,即输入型及输出型性状(Input and output Trait)。输入型性状可以提高植物本身应付生育环境的能力,但是对最终产出没有影响,包括抗除草剂、抗玉米螟、抗根虫、抗寒、抗旱以及可调控的雄性不育等性状;输出型性状不能改变植物本身应付生育环境的能力,但是直接影响最终产物的品质或数量,包括产量的增加、植酸含量的降低、蛋白质数量的增加或组成的改变、油分的增加或油酸组成的改变以及淀粉含量增减或组成的改变等。

产量是复杂的数量性状。部分学者认为,如果找到淀粉合成的关键步骤,可以利用转基因方法将一个最原始、最简单、最有效的淀粉合成基因从其他生物直接导入玉米基因组,可以马上加速淀粉合成的效率而直接达到增产 50% 的效果,这种构思有可能成为事实。但是如果从遗传基因是一个整体运作体系的角度来思考也很难让人确信。达尔文(C. Darwin)物种原始(The Origin of Species)说明物竞天择、适者生存或生存竞争、自然淘汰的道理。重点有 3 项:第一是天然环境的挑战及生物间的竞争压力是选拔的重要工具;第二是遗传基因在某一特定生育环境的表现程度或适应性,决定该基因功能在该生育环境的好坏优劣;第三是生物功能及特性的表达是遗传基因整体功能交互作用表现的结果。比较自交及杂交玉米后裔表现,发现杂交玉米增加生育优势,自交玉米降低生育优势。杂交植株后裔的高度比自交后裔高出 25%。玉米产量的表现来自于杂交种的遗传组成、天然环境、遗传与环境的交感、遗传基因对特定环境的适应性以及遗传基因整体功能的生育表现程度。

仔细研究玉米植株各部分组织结构,可以找出组织发育存在一定程度的相关或类似性,表明玉米性状的表现是遗传基因整体功能交互作用的结果。比较明显的特性有果穗穗轴的节数等于果穗以上植株的节数;苞叶的数目等于果穗以上叶片的数量,苞

叶的长短、宽窄与果穗以上叶片的长短、宽窄成正相关;穗轴的长短与植株的高低呈正相关,粗细与植株茎秆的粗细呈正相关,与子粒脱水快慢呈负相关;穗行数与雄花穗主轴小花多少或粗细呈正相关;果穗秃尖的性状与雌穗是无限花序有关,如果雌穗是有限花序,就不容易秃尖;子粒脱水快慢与穗轴粗细呈负相关;秆强度与秆的粗细呈负相关;茎秆呈之字形发育的玉米,向光性良好;平展型叶片植株根系向水平地表发展,紧凑型叶片植株根系向地下发展;植株后期不再继续生长,子粒皱缩是植株晚上遭受寒害的结果,维管束及髓腔冻伤不能再传导水分及养分,表示不抗寒;秆腐与茎秆抗病能力呈负相关;玉米在土壤磷、钾不足时,茎秆会吸收累积大量铁、铝元素而产生毒害效果,增加茎腐及根腐;叶片颜色与叶绿素 a 及叶绿素 b 含量比值有关,叶绿素 a 含量高叶片深绿,叶绿素 b 含量高叶片淡绿。

另外,遗传基因的歧异性及遗传功能表现的整体性决定植株对特定生育环境适应的能力,生存竞争、自然淘汰是玉米选拔的基础。双亲中亲值(Mid-Parent Value)及亲子回归(Offspring-Parent Regression)的观念仍然适用于育种。玉米杂种优势的定义是杂交种性状或产量表现大于双亲中亲值的部分。哈定-温伯定律(Hardy-Weinberg Law)的基因频率及遗传的平衡是建立在特定的条件下,群体的数量要大;无天然突变现象;完全随机交配;对立性状基因具有相同的生存及适应的能力。

2 高强逆境条件下选拔遗传增益显著

生育环境良好,植株发育都很好,性状很接近而不能充分表达遗传组成的差异,就会降低选拔效率或选拔无效。只有在恶劣的生存环境、竞争的条件下,才有可能充分表达遗传的优劣差异,才能扩大选拔的效果。吉姆·贺博(Jim Holbert)1916 年的玉米育种经验认为,育种的原始材料要好、基础群体要大、逆境环境的强度要够以及严格的选拔才有可能选育出性状优良的玉米自交系。

2.1 贺博自交系 A 或方克 176A 的选育

选择方克黄马齿(Funk Yellow Dent)天然授粉品种的优良果穗作种子,种植 16 hm²,约 20 万株天然授粉。收获后选拔重量高、无病害、果穗较长、穗轴较细、粒表光滑、植株秆及根强度良好 5 000 穗;进行发芽试验,选拔发芽率好、无病害的 2 000 穗,第一年播种 1 200 穗行,每行 100 粒;选最好 100 穗行,每行自交 20 株,共计 2 000 穗,从中选择秆强度、产

量及品质好的 20 穗,然后进行发芽试验,又有 12 株获选;第二年播种 12 个穗行自交,剩余的种子混合后播种于隔离田,自然授粉,成为下一轮选拔的材料。当年经大风及暴雨后(除 1 个穗行外)所有穗行植株倒伏,收获 20 个果穗;第三年播种,夏天高温、大旱,除 1 个穗行外所有穗行植株枯死、折断、倒伏、无花粉或不能结实。

2.2 费斯特自交系 187 的选育

1924 年赖斯德,费斯特(Lester Pfister)从克鲁格(Krug)天然授粉群体中选择单穗粒重高、结实性好的果穗,获得 50 000 粒种子。播种后于 1925 年自交最佳 2 000 穗,1926 年到 1928 年继续保持 2 000 穗的穗行。由于干旱、虫害等特殊环境,只有 6 个穗行可以继续选育,成功育成 1 个自交系费斯特 187。

2.3 伊利诺大学高油、蛋白质群体选拔

1896 年开始进行玉米蛋白质及油分的长期选拔,原始材料是天然授粉的杂交群体 Burr White,果穗长 20~23 cm,宽 5~6 cm,光滑细长,14~16 行,果穗细长,白轴,子粒白色(Troyer, 2004)。这个群体在连续自交及选拔下,影响玉米油分及蛋白质含量的遗传基因组成很快纯合固定。然而玉米蛋白质及油分的含量在经过 100 代自交选拔之后仍然具有选拔空间,表明影响玉米蛋白质及油分的遗传基因仍然不断分离。修格鲁及罗奇佛(Sughrue and Rocheford)1994 年对 87 代选拔材料的遗传分析发现显著的遗传变异性。米奇林尼及罗奇佛(Mikkilineni and Rocheford, 2004)的分子标记分析结果,群体的遗传基因保持高度分离,高蛋白群体自交 65 代有 22.9% 基因固定,91 代有 51.4% 基因固定;低蛋白群体自交 65 代有 25.7% 基因固定,91 代有 42.9% 基因固定;回转高蛋白群体自交 69 代有 14.3% 基因固定,91 代有 17.1% 基因固定;回转低蛋白群体自交 69 代有 14.3% 基因固定,91 代有 22.9% 基因固定,表明基因纯合及固定是一个缓慢的过程。如果在纯合过程中进行反向或回转选拔(Reverse Selection),马上降低基因纯合的程度。可以理解凡是与蛋白质或脂肪变化没有直接关系的遗传基因,因为没有受到选拔的压力,基因自由分离而达到稳定平衡状态。如果影响蛋白质及脂肪的遗传基因在人为的选拔压力之下仍然保持分离而不能达到纯合,这种情况就很难解释。

达林顿及马泽(Darlington and Mather)1949 年时,将这种遗传不稳定现象称为遗传的惰性(Genetic Inertia)。Lerner(1954 年)认为,用遗传的差别惯性(Ge-

netic Homeostasis) 来解释生物系统的不易改变而保持基因分离的稳定平衡状态比较恰当。基因的稳定平衡状态是生物应付环境突然变化的一种手段。高蛋白及高油的选拔可能使得子粒胚及胚乳的比值发生明显的改变以及子粒大小及容重显著降低,没有选拔到直接影响蛋白质及高油含量的遗传基因。如果选拔不利胚乳发育的遗传基因,就能相对增加胚的大小比值而增加蛋白质及油分的含量。如果选拔不利胚发育的遗传基因,就能相对增加胚乳的大小比值而降低蛋白质及油分的含量。因此蛋白质及油分的选拔不是遗传基因的直接效应,而是玉米基因整体功能配合表现的间接效果所产生的选拔假象。所以基因不能有效固定,以致没有实际的育种意义。高蛋白含量的植株容易倒伏、产量及株高降低、果穗及子粒变小、花期提早、分蘖增加、花青素的颜色加深。低蛋白含量的植株秆强度好、植株不易倒伏、产量及株高增加,但是发芽率降低、花粉不易散粉以及分蘖降低等。因此蛋白质的高低变化,具有多重影响其他性状表现的效果。

3 大群体选拔优异自交系

美国早期育种的经验是很好的借鉴,玉米育种的成功几率低于万分之一。大群体可以有效提高性状连锁基因的分离及重组,并增加遗传基因的数量及变异,有利选拔。但增大群体样本数量,会增加试验成本、土地、工作量及设备。因此试验单位应该依据实际情况,决定群体样本数量的大小。环境条件不同,影响不同遗传组成个体对不同环境条件的反应及适应性。许多育种家使用其他育种家在不同生育环境选拔成功的高产自交系作材料,希望很快能够选育成功自己的自交系,大多数结果是失望的。使用当地最好的天然授粉品种的最佳果穗,在大群体的条件下,结果选育成功许多具有优良性状的自交系。道理很明显,地方型天然授粉品种已经适应当地的生态环境,累积大量有利于当地环境条件生育的遗传基因,因此经过选育,可以将这些优良基因有效分离、聚合而产生优良的玉米群体。只有在群体遗传基因不良、无法改善的情况下才需要使用具有优良性状的外来玉米系统或自交系作为材料来改善地方自交系的不良特性,直接使用外来材料成功的几率比较低。

最成功的是早熟硬粒型与温带马齿型杂交的结果,导入许多遗传特性不相同的优良遗传基因,使得瑞德黄马齿玉米群体可以在不同的生育环境表现广

泛的遗传反应及环境的适应性,所以能够从瑞德群体选拔出适应不同生育环境的许多优良自交系。可见如果环境差距不大,遗传变异不广,没有可以提供选拔的环境及遗传条件,选拔效率就低或选拔无效。因此玉米育种要有明确的育种目标及有效的选拔手段。

欧洲是低温寡照的生育环境,生育季节比较短。玉米播种、发芽后要在低温寡照的环境条件下生长。一般不抗寒的品种,叶绿素形成缓慢,幼苗是黄色或黄白色,生育迟缓或幼苗死亡。比较适应当地生育环境的是一些早熟硬粒型玉米,这些玉米具有适应寒冷环境条件的遗传基因,在低温寡照的环境生育良好,但是产量比较低。许多种业公司希望将美国中西部玉米带的高产温带黄马齿玉米资源 B73 及 LH82 等导入欧洲硬粒型玉米来改善产量。由于温带黄马齿玉米没有适应寒冷环境的遗传基因,不能适应低温寡照的生育环境,发育不良而影响产量,因此限制温带黄马齿玉米在欧洲的使用。如果要解决温带黄马齿玉米实际应用问题,必须找出控制耐寒性的遗传基因或机制。

高士德公司(Garst Seed Company)研究发现两个耐寒基因,一个显性,一个隐性,控制 65%的耐寒性。如果将这两个耐寒基因转移到温带黄马齿玉米就可以改善温带黄马齿玉米的耐寒性而能够实际应用。玉米幼苗耐寒性的研究,可以使用控制环境条件的自动调控生长箱。模拟低温寡照的生长环境,观察幼苗生长发育情形,种子可以在寒冷的条件下发芽,测定种子的发芽率及早期生长优势。种子发芽及早期幼苗生长使用胚乳养分,不能独立自主生存,因此发芽快不能代表植株本身具有耐寒性。非洲是高温、干旱、土地贫瘠、病虫害滋生的恶劣环境,美国中西

部玉米带玉米的生育环境是土壤肥沃及气候温和,没有应付持续高温、干旱、土壤贫瘠的遗传基因或遗传机制,因此不能适应非洲恶劣的生育环境条件。一般的反应是叶片黄白色(缺氮肥)、枯萎及授粉后种子不发育或子粒皱缩(高温干旱)不能正常结实,无法直接利用。未来玉米的种植密度可能还会持续增加,水资源的供应将会持续减少,因此玉米耐高温及抗旱的研究非常重要。

参考文献:

- [1] Crabb R. The hybrid corn makers[M]. 2nd Edition, West Chicago Publishing Company. 1992. 331.
- [2] Duvick D N. Genetic contributions to yield gains of U.S. hybrid maize [M], 1930 to 1980. In: Genetic Contributions to Yield Gains of five Major Crop Plants. ASA, CSSA, Madison, WI 53711. 1984.
- [3] Duvick D N. Genetic contributions to advances in yield of U.S. maize [J]. Maydica, 1992, 37: 69–79.
- [4] Lamkey K R. Preface. In: Plant Breeding Reviews[M]. Volume 24, Part. 1: Long-Term Selection: Maize. J. Janick, ed., John Wiley & Sons, Inc., 2004.
- [5] Mikkilineni V, Rocheford T R. RFLP variant frequency differences among Illinois long-term selection protein strains[M]. In: Plant Breeding Reviews. Volume 24, Part. 1: Long-Term Selection: Maize. J. Janick, ed., John Wiley & Sons, Inc., 2004.
- [6] Redei G P. Genes and selection: retrospect and prospect[M]. In: Plant Breeding Reviews. Volume 24, Part. 1: Long-Term Selection: Maize. J. Janick, ed., John Wiley & Sons, Inc., 2004..
- [7] Sleper D A., Poehlman J M. Breeding Field Crops, 5th edition [M]. Blackwell Publishing, 2006.
- [8] Troyer A F. Champaign county, Illinois, and the origin of hybrid corn [M]. In: Plant Breeding Reviews. Volume 24, Part. 1: Long-Term Selection: Maize. J. Janick, ed., John Wiley & Sons, Inc., 2004.
- [9] Weber K. Population size and long term selection[M]. In: Plant Breeding Reviews. Volume 24, Part. 1: Long-Term Selection: Maize. J. Janick, ed., John Wiley & Sons, Inc., 2004.

(责任编辑:李万良)