

文章编号: 1005-0906(2007)01-0024-05

玉米育种发展动态

田清震, 张世煌, 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: 经济发展与资源环境的矛盾及现代玉米产业链的延伸和发展, 对育种提出了更高的要求。玉米品种选育朝着优质、高产、抗逆、高效、早熟等方向发展。在边缘化的环境中, 干旱、土壤贫瘠和病虫害等生物与非生物逆境对生产的危害呈加重趋势, 培育和种植耐逆性强、水肥利用效率高的品种是实现生产可持续发展和继续提高产量的途径之一。分子育种和转基因技术的发展, 使传统育种技术不断改造升级, 给新品种选育带来深刻的影响。一些内外因素的冲突对玉米生产与科技发展的影响将越来越强烈。本文简要综述世界玉米育种研究动态, 并提出我们的发展对策。

关键词: 玉米; 育种; 发展动态**中图分类号:** S513.03**文献标识码:** A

Technology Development and Strategy in Maize Breeding

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

(Maize Research Center, Institute of Crop Science, CAAS, Beijing 100081, China)

Abstract: With the sharper than ever conflict between economic and social development and the environment stress, and with the rapid development of modern maize industry, maize breeding program are met the demand for modern hybrids with high yield potential, good quality, stress tolerance and early maturity. Development of modern hybrids with stress tolerance and high resources efficiency will be an important approach to meet the increasing challenges of biotic and abiotic stresses and the sustainable development of maize production in the marginal environments. Molecular marker assisted breeding, doubled haploid induction and transgenic techniques will exert a profound influence on the conventional development of maize hybrids in the future. With china entrance WTO, the impacts of the contradictories will be getting severe in the future. The trends of maize breeding in the world were reviewed and the strategies were proposed in this paper.

Key words: Maize; Breeding; Developments

1 增产途径

20 世纪前半期, 各国玉米生产种植的多为 OPV。当时生产技术水平较低, 最佳种植密度为 4.4 万 ~ 4.9 万株 /hm²。后来随着推广杂交种、除草剂和窄行种植技术, 使得通过密植提高产量成为可能。与此相适应, 企业培育的商业杂交种株型结构合理, 茎秆坚韧, 适合密植。随着增加密度, 个体之间对水、肥和光照资源的竞争加剧, 形成逆境胁迫。1999 ~ 2000

年, 先锋公司在美国 15 个州 66 个点的试验表明, 最佳种植密度受环境和栽培因素影响, 生育期、抗逆性、丰产性和抗倒性均影响品种对密度的反应。早熟品种植株相对较低, 叶面积较小, 为了提高光合面积和产量潜力, 种植密度越来越高。多数情况下, 最佳种植密度在 6 万株 /hm² 以上, 目前已经达到 7.4 万株 /hm²。在此基础上, 早熟品种和青贮玉米的密度可提高 5% ~ 10%。在瘠薄或高寒地带, 密度可提高 15%。现代品种具有较高的叶面积指数(LAI)、光合效率、灌浆期辐射利用效率和明显的抗逆性, 因而更适合密植。研究表明, 在低密度下不同年代培育的品种产量没有明显差异; 而在高密度下, 现代品种抗逆性增强, 产量显著高于老品种, 从这个意义上讲, 产量就是抗逆性。

收稿日期: 2006-01-10; **修回日期:** 2006-02-16**作者简介:** 田清震, 男, 博士, 副研究员, 主要从事玉米育种研究。

E-mail: cxxie@caas.net.cn

张世煌为本文通讯作者。Tel: 010-68918566

E-mail: cshzhang2000@yahoo.com.cn

2 抗逆性育种

保护生态环境和围绕生产成本的竞争越来越激烈,耐旱和耐贫瘠种质改良深受重视。国外曾针对发展中国家玉米生产的抗逆需求提出“超级玉米”。这是个自我边缘化的概念,我们要重视它的积极内涵,即强调耐旱、耐瘠、耐高温低温、耐盐碱和酸性土壤以及抗病虫草害等,实质上是挖掘玉米的遗传潜力,提高品种对资源的利用效率。

2.1 耐旱、耐贫瘠育种

干旱是影响产量的首要限制因素。常规选择方法能够逐渐提高种质的耐旱性。CIMMYT 利用旱季在亚热带试验站开展耐旱育种,施行密植和严酷的选择压力,选出耐旱、耐瘠和抗倒伏的玉米群体,如 Tuxpeno Sequia、La Posta Sequia、DTP-1 和 DTP-2 等。

玉米耐旱性可剖析为若干个简单的或次级性状,如 ASI(雌雄开花间隔天数)与干旱逆境下的产量有关,且遗传力较高,因而受到重视。利用作图群体,筛选紧密连锁的分子标记,鉴定了很多与耐旱性有关的数量性状位点(QTL),这些研究大多针对产量及构成因子、ASI、根部性状、水分利用效率(WUE)、气孔导电性和叶片 ABA 含量等。

通常在干旱胁迫和正常灌溉两种极端条件下研究玉米耐旱性,大多数与耐旱性有关的 QTL 只在单一条件下检测得到,但与产量和 ASI 有关的 QTL 在两种条件下都非常明显,表明这些位点不只是与基因表达有关,可能还与基因构成有关。虽然检测出不少 QTL,但这些 QTL 与遗传背景有关,对环境敏感,表明存在基因互作和基因与环境互作。这些 QTL 的生物学基础还不清楚,单个 QTL 所解释的遗传变异通常在 10%以下,所以很难在育种上应用。一些 QTL 位点的变化很可能来源于作图群体本身随机重组的不确定性,尤其作图群体较小时,后代所处的选择性环境会渐次影响群体内等位基因的频率。为了提高耐旱性遗传改良效率,CIMMYT 提出一致性遗传图谱(consensus maps)的概念,在此基础上鉴定通用耐旱 QTL。以后进行分子标记辅助选择,就不必对每个目标组合都进行 QTL 定位,但具体应用起来仍然十分困难。

研究基因差异表达谱,可以揭示耐旱性的遗传及代谢网络。不同年代培育的杂交种在低密度和高密度下的基因表达有明显差异,现代杂交种与老品种相比,一些与水分胁迫相关的基因在高密度下表达更丰富,产生一些与抗逆性密切相关的蛋白和代

谢物。

为了提高耐旱性,人们采用 AB(advanced back-cross)方法,将一些 QTL 转移到优良自交系。Ho 等(2002)利用 AB-QTL 方法成功地将地方品种的 QTL 转移到自交系;黎志康等在水稻研究中提出近等基因导入系(NIIL)的概念,基于连锁不平衡(LD)原理在大量回交的基础上发掘耐旱 QTL,创造耐旱新材料。我国已经培育了几个玉米永久作图群体,目前正以若干个骨干自交系为轮回亲本,大规模地创造近等基因导入系。通过连锁不平衡分析,鉴定耐旱 QTL,创造含目标 QTL 的导入系,为进一步开展功能基因组研究和分子育种准备材料。

我国用美国 2.3 倍的化肥,生产了相当于美国 50%~60%的粮食,肥料利用效率低。提高氮肥利用效率,就等于增加农民的实际收入。CIMMYT 较早开展玉米耐低氮的遗传改良,通过轮回选择提高群体的氮利用效率;WKS 公司选育的氮高效品种可在产量持平的情况下减少 30%氮肥用量。我国也发掘出一些氮利用效率较高的种质,并用于育种。

2.2 抗病虫育种

植物病原菌经常变异,育种者应掌握足够的抗病遗传资源和多基因抗病系统。美国玉米种质扩增(GEM)计划和 CIMMYT 培育了大量抗病虫资源。GEM 计划发放了抗灰斑病、抗炭疽茎腐病和抗穗腐病材料以及抗螟种质 GEMS-0001、抗西部食根虫(WCR)和抗穗部食心虫的种质。CIMMYT 发放了亚热带抗虫自交系 CML330~338、热带抗虫耐旱自交系 CML339~348;Iowa 大学发放了抗玉米螟自交系 C.I.31A、B90、B91、B94、B102、B105、B110、B111。

通过对玉米的多种抗病基因进行分子标记,发现抗性基因在染色体上的聚集现象相当明显,除染色体 7 和 9 外,抗性基因在其他染色体上呈簇分布(如 3.04 和 6.01)。在玉米中已克隆了 *Rp1-D*、*Rp3*、*Hm1* 等少数基因。除 *Hm1* 外,其它抗病基因克隆产物的结构非常相似,具有共同的结构域。利用这些保守结构,在玉米上分离出多个抗病基因类似物(RGA)。利用 RGA 的同源性,有利于提高标记和克隆效率。德国 Melchinger 实验室按照染色体 3.04 和 6.01 位点内的 RGA 序列设计引物,开发出与抗 SCMV 紧密连锁的分子标记,进一步在玉米 BAC 库中筛选与 RGA 同源的 cDNA 克隆,已证明与抗病性有关。

3 优质专用型育种

随着贸易自由化和激烈的市场竞争,农产品质量越来越受到重视,包括商品品质、营养品质、加工品质和卫生品质(食物安全性)。美国提出高营养玉米的新概念,目标是增加子粒中的赖氨酸、色氨酸、蛋氨酸、含油量和有效磷含量(或低植酸),均衡提高饲料玉米的营养价值,提高资源利用效率,减少畜牧业对环境的污染。针对能源需求,一些公司已经培育了乙醇利用率高的杂交种。

Mertz 等(1964)发现 *opaque-2* 基因以后,美国 CIMMYT 在此基础上培育了硬质胚乳的高赖氨酸玉米,称为优质蛋白玉米(QPM)。CIMMYT 育成并发放了 10 个 QPM 群体、20 个基因库和 58 个自交系;美国 Texas A&M 大学 (TAMU)、Crow 种子公司和南非的 Natal 大学都培育了 QPM 自交系。TAMU 培育的 QPM 早熟、植株较矮、后期脱水快。许多发展中国家重视选育和推广 QPM。CIMMYT、中国、印度等在 QPM 育种中采用 *phi057* 标记辅助选择,取得显著进展。

高油玉米不但含油量高,而且子粒中赖氨酸含量高于普通玉米,能改善饲料品质。Alexho、Syn D. O 群体及衍生自交系是高油玉米育种的主要种质资源。我国的北农大高油(BHO)、亚一伊高油(AIHO)和硬秆高配抗病高油(KYGH0)也是重要的高油玉米育种资源。

青贮玉米是反刍动物的优质饲料来源。美国 Wisconsin 大学培育了一批高能量(高消化率)、低纤维素、高蛋白的青贮专用育种材料,如 WQS、WFISI-HI 和 WFOSILO,其品质不亚于 bm 基因的作用。

植酸是强螯合剂,降低玉米子粒中的铁、锌、磷生物学利用率。尽管玉米中含有丰富的磷,但 60%~70%以植酸磷(肌醇六磷酸)的形式存在,家禽和单胃家畜对植酸磷的吸收率很低。低植酸玉米可以提高畜禽对磷、铁、钙等物质的吸收利用率。通过自然变异和化学诱变,可以筛选 *lpa*(Low phytic acid)突变型。先锋公司培育的低植酸饲用玉米,比普通玉米降低 33%~66%,有效磷含量从 28%增加到 85%,用作饲料可使磷的损失降低 25%~40%,减少了粪便中磷的排出量。我国范云六实验室分离出多个植酸酶基因,利用毕赤酵母表达系统生产植酸酶生物技术产品(专利号:1184156)。国内外还通过转基因途径培育低植酸玉米,提高畜禽对磷和其他微营养元素的吸收和利用效率。

全世界约 20 亿人口以禾谷类为主食,其食物营养缺乏铁或锌。针对发展中国家铁、锌、维生素 A 等

微营养缺乏的状况,在美国、世界银行和丹麦等国际组织的资助下,启动了 HarvestPlus 项目,旨在培育和推广富含微营养元素的作物新品种,克服植物性食物中微营养元素不足的缺陷,提高膳食营养水平。Long 等(2004)发现玉米子粒中 Fe 和 Zn 的含量存在很大变异,铁、锌含量正相关,能够同时对两者进行选择。目前,正采用转基因途径培育出富铁水稻新种质。

子粒灌浆期遭遇干旱或贮藏期间潮湿,玉米容易感染黄曲霉菌,产生强致癌物质黄曲霉毒素(Aflatoxin)。McMillian 等用混合选择法改良玉米群体,获得抗黄曲霉菌的种质 GT-MAS: gk。该群体不但抗黄曲霉菌,而且耐旱和抗玉米螟,遗传基础较丰富。我国已经从美国引进抗黄曲霉的玉米群体,但还没有开展相关研究。

4 育种新技术

在植物基因组研究的基础上建立了分子育种技术体系,包括对目标基因的精细定位、克隆、基因转移和分子标记辅助选择等。分子标记辅助选择(MAS)将成为玉米育种的重要环节,而且已初见成效,选择效率比常规方法高得多。Stuber 等(1994)利用与产量 QTL 紧密连锁的分子标记进行辅助选择,改良 B73 和 Mo17,然后重配杂交组合,比原杂交种增产 15%。CIMMYT 用 MAS 技术改良 CML247 的耐旱性,重配 CML254 × CML247 杂交种,产量平均比对照提高 2~4 倍。

单倍体技术可以提高育种效率。Coe 于 1956 年发现 Stock 6,用该系作父本,杂交后代出现 1%~2%的孤雌生殖单倍体。前苏联和俄罗斯科学家也培育出玉米孤雌生殖诱导系 ZMS,诱导频率达 2%左右,KEMS 可提高到 6%。Kermicle(1969)发现不定配子突变系 W23ig 用作母本,在杂交后代出现 0.3%~2%的孤雌生殖单倍体。法国 Lashermes 等用 W23ig 和 Stock 6 杂交,选育出孤雌生殖诱导系 WS14,单倍体诱导率达 3%左右。德国 Hohenheim 大学 Röber 等人选育出 RWS,平均诱导率达 9%。我国需要加强这方面的应用技术研究,以探讨提高商业育种效率的可能途径。

自 1996 年以来,玉米农杆菌转化技术日益成熟。转基因玉米的目标性状有抗病虫和抗除草剂等,目前已经商业化的有转 Bt 基因玉米(主要为 *cryIAb* 基因)、耐草甘膦(如 Roundup Ready)和耐草胺膦(如 Liberty Link)玉米。这些转基因玉米易于管理,不仅

增产增收,减少农药使用量,而且降低了黄曲霉菌的危害,对玉米生产带来深刻的影响。

5 发展对策

以有限的资源保证粮食安全供给是我国农业科学面临的挑战。随着农村产业结构调整以及产业链的延伸和发展,对玉米育种研究提出了更苛刻的要求:①发展先进技术,提高产量和自给程度;②培育和推广耐旱、耐瘠等抗逆新品种,改进生产技术,降低成本,增加农民收入,提高竞争力;③改善产品质量和品质,提高玉米的利用效率,提升粮食安全水平。

与美国相比,我国玉米生产和科研存在明显差距。2004年,中国玉米播种面积2 565万 hm^2 ,接近美国2 980万 hm^2 的水平;总产量1.32亿t,平均产量5 152 kg/hm^2 ,与美国总产量2.99亿t,平均单产10 065 kg/hm^2 相比,相差1倍左右。

我国玉米育种研究存在三个薄弱环节,①注重品种选育,但忽视种质扩增、改良与创新,难以育成产量潜力和抗逆性都取得突破的新品种。②创新能力明显不足,在现代技术领域缺乏竞争力。③在分子育种和转基因技术方面对基础研究重视不够,没有足够的知识产权。

5.1 加强种质扩增、改良与创新研究

种质扩增、改良与创新是我国玉米育种与产业发展的基本保障。我国新自交系和抗逆性基因的主要来源是从国外杂交种分离二环系,一旦加入UP-OV的1991年版本,这条育种策略将受到限制。由于缺乏源头创新能力,很难提高产业的技术竞争力。我国实行种子法和植物新品种保护条例以后,刺激了企业投资研发新品种的热情,但进展缓慢,这正是缺乏种质储备和创新能力所致。从玉米多样性中心和欧美引进种质,经过鉴定、培育商业育种急需的新材料,建立国家玉米育种材料和技术的动态储备是今后相当长时期内的基础性研究方向。该领域的研究重点是识别骨干材料,把静态资源变为育种家能够使用的有效资源,这是预防和消除遗传脆弱性,提升育种技术和材料水平的根本条件。

5.2 开展高产育种的基础研究

提高产量潜力是玉米育种和生产面临的主要压力。但如何通过遗传途径提高生产潜力,仍有许多被忽视的理论、技术和材料创新领域。杂种优势的遗传基础和杂种优势与非杂种优势的遗传基因对玉米产量的相对贡献还有待于进一步研究,在这种情况下,

片面强调“超级”或“零缺陷”弊多利少。如果混淆遗传产量和实际产量的关系,就会继续误导玉米育种方向和技术路线,削弱产业的技术竞争力。因此,高产育种的理论基础与应用技术研究是非常重要的创新领域。

5.3 关注资源与环境,提高品种的稳产性和降低经营风险

农业关注的焦点是我国水资源短缺,而不合理耕作和超量施肥使土壤生态环境有衰退的趋势。在玉米主产区,各种病虫害此起彼伏,在一定的地区造成严重损失。绿色革命虽然大幅度提高了主要农作物的遗传产量,但与实际产量的差距仍然很大。生产过程高投入、高产出,也伴随着较高的经营风险,农民并未普遍增加收入。因此,玉米育种要转变思路,把培育早熟、耐旱、抗病、抗倒和资源高效利用的高产新品种作为创新方向。降低生产成本和经营风险,增加经济效益。

5.4 提高产品质量和品质

生产上使用的多数品种不但耐旱性和抗倒伏能力较弱,而且商品质量差,收获时含水量较高,营养价值不足,利用效率低,因而缺少竞争力。今后要在种质创新的基础上,继续提高产品质量,重点是缩短生育期,降低收获时含水量,提高容重,发展QPM,积极探索功能型玉米。根据市场需要,适当研发鲜食型和特殊加工用玉米新品种。

5.5 促进生物技术在玉米育种中的应用

生物技术已经对作物育种和生产带来强烈的冲击力。我们面临的差距仍然很大,要尽快把分子育种技术与常规方法紧密结合,以“少投入、多产出、促进健康、保护环境”为目标,以抗病、耐旱、改善品质及杂种优势利用为重点,开展生物技术育种工作。

在我国主要粮食作物中,玉米的商品率最高,但未来的自给能力最弱。我国转基因玉米所面临的社会、经济、生态和国际贸易方面的限制因素相对来说较少,应更积极地加强转基因玉米研究。由于生物技术是新领域,人们对转基因生物潜在的风险还缺乏足够的预见能力。必须重视转基因产品对人类和环境的安全及对社会经济和政治的长远影响,并采取有效措施妥善解决。

参考文献:

- [1] Paszkiewicz S, Butzen S. Corn hybrid response to plant population. 2001. Agronomy Crop Insights, 11 (6). Pioneer Hi-Bred International, Inc., Johnston, Iowa. <http://www.genetic.co.nz/pdf%20files/maize%20pdfs/341.pdf>.

- [2] Tollenaar M, Wu J. Yield improvement in temperate maize is attributable to greater stress tolerance[J]. *Crop Sci.*, 1999, 39: 1597–1604.
- [3] Duvick D N. Developing Drought- and Low N- Tolerant Maize[J]. *Proceedings of Symposium, CIMMYT, El Batan, Mexico*, 1997.
- [4] CIMMYT–International Maize Testing Unit, Final Report 2002. ([http://148.223.253.105/reports/ Docs/2002/2002 Final Report.htm](http://148.223.253.105/reports/Docs/2002/2002%20Final%20Report.htm)).
- [5] Bruce W B, Edmeades G O, Barker T C. Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*[J]. 2004, 53(366):13–25.
- [6] Tuberosa R, Salvi S, Sanguineti M C, et al. Mapping QTLs regulating morpho-physiological traits and yield in drought-stressed maize: case studies, shortcomings and perspectives. *Annals of Botany*[J]. 2002, 89: 941–963.
- [7] Ribaut J M, Banziger M, Hoisington D. Genetic dissection and plant improvement under abiotic stress conditions: drought tolerance in maize as an example. *JIRCAS Working Report*[J]. 2002, 85–92.
- [8] Campos H, Cooper M, Habben J E, et al. Improving drought tolerance in maize: a view from industry[J]. *Field Crops Res.*, 2004, 90: 19–34.
- [9] Ribaut J M, Sawkins M C, et al. Marker-assisted selection in tropical maize based on consensus map, perspectives, and limitations. In: D. Poland, M. Sawkins, J.M. Ribaut and D.Hoisington (Ed.). *Resilient Crops for Water Limited Environments: Cuernavaca, Mexico*, 2004.
- [10] Niu X P, Helentjaris T, Bate N J. Maize ABI4 binds coupling element1 in abscisic acid and sugar response genes[J]. *Plant Cell*. 2002, 14(10): 2565–2575.
- [11] Ho J C, McCouch S R, Smith M E. Improvement of hybrid yield by advanced backcross QTL analysis in elite maize[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2002, 105: 440–448.
- [12] Li Z K, Shen L S, Courtois B, Lafitte R. Development of near isogenic introgression line (NIL) sets for QTLs associated with drought tolerance in rice. *Workshop on Molecular Approaches for the Genetic Improvement of Cereals for Stable Production in Water-Limited Environments*. CIMMYT, Mexico, 1999.
- [13] Agrama H A S, Zakaria A G, Said F B, Tuinstr M. Identification of quantitative trait loci for nitrogen use efficiency in maize[J]. *Mol. Breed.* 1999, 5: 187–195.
- [14] Gallais A, Hirel B. An approach to the genetics of nitrogen use efficiency in maize[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(396): 295–306.
- [15] <http://www.public.iastate.edu/~usda-gem/>.
- [16] Collins N C, Webb C A, Seah S, et al. The isolation and mapping of disease resistance gene analogs in maize[J]. *Mol Plant Microbe Interact.* 1998, 11(10): 968–78.
- [17] Quint M, Mihaljevic R, Dussle C M, et al. Development of RGA-CAPS markers and genetic mapping of candidate genes for sugarcane mosaic virus resistance in maize[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2002, 105, 355–363.
- [18] Bhatnagar S, Betran F J, Rooney L W. Combining Abilities of Quality Protein Maize Inbreds[J]. *Crop Sci.*, 2004, 44: 1997–2005.
- [19] Huang S H, Adams W R, Zhou Q, et al. Improving nutritional quality of maize proteins by expressing sense and antisense zein genes[J]. *Agric. Food Chem.* 2004, 52, 1958–1964.
- [20] Frey T J, Coors J G, Shaver R D, et al. Selection for silage quality in the Wisconsin quality synthetic and related maize populations[J]. *Crop Sci.*, 2004, 44: 1200–1208.
- [21] Raboy V. Progress in Breeding Low Phytate Crops. *Symposium: Plant Breeding: A new tool for fighting micronutrient malnutrition*[J]. *Nutr.* 2002, 132: 503S–505S
- [22] <http://www.harvestplus.org/>.
- [23] Long J K, Banziger M, Smith M E. Diallel analysis of grain iron and zinc density in southern African-adapted maize inbreds[J]. *Crop Sci.*, 2004, 44:2019–2026.
- [24] McMillian W W, Widstrom N W, Wilson D M. Registration of GT-MAS: gk maize germplasm[J]. *Crop Science*, 1992. 33:882.
- [25] Peter S O, Wongyai W, Stamp P. Breeding early maturing maize by conventional methods and biotechnology. *International Symposium Sustaining Food Security and Managing Natural Resources in South-east Asia. Challenges for the 21st Century*. Chiang Mai, Thailand, 2002.
- [26] Stuber C W. Success in the use of molecular markers for yield enhancement in corn[C]. *Proc 49th Annual Corn and Sorghum Industry Research Conf, American Seed Trade Assoc*, 1994, 49: 232–234.