

文章编号: 1005-0906(2011)04-0001-04

玉米抗倒性的遗传研究进展

汪黎明^{1,2}, 姚国旗², 穆春华², 李建生¹, 戴景瑞¹

(1. 中国农业大学, 北京 100094; 2. 山东省农业科学院玉米研究所, 济南 250100)

摘要: 倒伏严重影响玉米产量而且还影响玉米的机械化收获, 是当前玉米生产和育种中一个主要问题。玉米的抗倒性受到植株受力因素与植株支持系统两方面的影响。讨论提高玉米抗倒性的遗传因素以及综述与其相关的遗传机制研究进展。

关键词: 玉米; 倒伏; 遗传; 育种

中图分类号: S513.034

文献标识码: A

Advances in Genetic Research of Maize Lodging Resistance

WANG Li-ming^{1,2}, YAO Guo-qi², MU Chun-hua², LI Jian-sheng¹, DAI Jing-rui¹

(1. China Agricultural University, Beijing 100091;

2. Maize Research Institute, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China)

Abstract: Lodging has seriously influenced the yield and mechanical harvesting of maize, and it is a major problem on maize production and breeding. Lodging resistance is controlled by traits affecting load and plant supporting system. How to improve the genetic factors of maize lodging resistance and associated research progress of the genetic mechanisms were discussed in this paper.

Key words: Maize; Lodging; Genetics; Breeding

倒伏是玉米生产中十分重要的问题, 不仅影响玉米产量, 而且还影响玉米的机械化收获。美国每年因倒伏引起的玉米减产多达 5%~25%^[1]。在我国, 近年来由于栽培密度提高以及不利气候因素增多, 倒伏已成为限制玉米高产稳产的主要问题之一。2009 年河南省玉米倒伏发生面积达到 64 万 hm², 占全省玉米播种面积的 1/5^[2]。随着玉米机械化收获程度提高, 倒伏也将成为制约玉米收获的关键因子。

玉米倒伏可分为根倒和茎秆倒折两种类型。倒伏的发生由植株受力状态和植株支持受力能力两个方面因素决定^[3]。这些因素本身又是品种的遗传因素与环境因素互作的结果, 由田间倒伏率来评价玉米品种的抗倒性容易受到环境条件的制约。把倒伏性状分解为简单的、便于测量的、遗传力高的性状, 有利于进行准确评价和研究。

1 玉米抗倒性状的分解

1.1 玉米受力因素分析

1.1.1 株高与穗位高

玉米地上部分的自重是植株受力的重要组成。玉米地上部分包括茎秆、叶片、雌穗、雄穗。降低株高能够减少地上部分的生物量, 从而减轻玉米冠层的自重。株高降低还能使植株重心下降, 减轻冠层受力的力矩作用。雌穗是玉米光合产物主要积累部位, 现代玉米品种经济产量接近总生物量的 50%, 因此降低穗位高能使植株重心高度明显下降。研究结果表明, 玉米株高与穗位高的降低有利玉米抗倒性的改善。丰光等报道, 倒伏与株高、穗位高的相关极显著, 相关系数分别达到 0.415 和 0.367^[4]。Horner 等对群体进行 7 轮选择研究表明, 穗位降低 9%, 倒伏率减少 25%^[5]。在热带玉米育种改良实践中, 株高的降低对玉米生产起到了重要的作用^[6]。

降低作物株高在提高抗倒性的同时, 也会影响植株冠层的光合能力和总生物量, 从而影响作物的产量。在美国玉米发展的过程中, 20 世纪 60 年代中期以后育成品种株高开始趋于稳定^[7]。穗位高过度降低后也不利于经济产量的形成。

1.1.2 叶片与雄穗

收稿日期: 2011-01-12

作者简介: 汪黎明(1964-), 男, 研究员, 从事玉米遗传育种研究。

E-mail: lmwang@saas.ac.cn

植株叶片的面积和分布、玉米雄穗的大小也与抗倒性相关。减小叶片生物量能够减少地上部分的重量。适当减少叶片面积,冠层受外力作用时力矩也会减小。玉米茎叶夹角适当变小,有利于群体条件下植株的通风透光性,增加光合产量。玉米雄穗的重量会增加玉米地上部分的自重,同时在风力的作用下产生更大的力矩。因此,减少雄穗的大小也有利于提高玉米的抗倒能力。

1.2 玉米植株的支持系统

玉米植株的支持系统包括茎秆和根系。在以株高为代表的受力系统改良达到一定理想状态后,提高玉米的茎秆强度和根系的固着能力对玉米的抗倒性改良就显得尤为重要。Berry 等研究表明,小麦茎秆强度与根系固着力轻的轻微改善就能够显著地提高其抗倒性^[8]。

1.2.1 茎秆

美国十分重视对玉米育种材料抗茎倒性状的改良研究。Sprague 等在 1933~1934 年用抗茎倒能力好的 16 个优良自交系组配成坚秆综合种(BSSS 群体),从 1939 年开始在 BSSS 群体中针对配合力、抗倒性等进行轮回改良。经过长期的改良,育成了 B37、B73、B84 等广泛应用的优良自交系。我国引进了 BSSS 群体不同轮回世代选育出的 B14、B37、B73、B84 等自交系及 A632、A634、A635A、NC250 等衍生系,以这些自交系为基础材料,选育出许多配合力高、抗倒性好的优良自交系。

玉米茎秆所能抵抗的侧力大小也称为茎秆强度。茎秆强度与抗倒性呈正相关^[9~11]。在田间生长情况下,玉米的茎秆可以模型化为一侧受力的竖直悬壁梁。参照材料力学分析,其强度是由其直径和材料特性两方面决定。研究表明,玉米茎秆直径与其抗倒性呈正相关。从材料学特性看,茎秆强度还与茎秆结构、物质构成有关。玉米茎秆从外到内是由表皮、皮层、未分化的基本组织构成,维管束散布于基本组织中,茎秆外皮主要由皮层构成。皮层厚度与玉米茎秆倒伏呈负相关^[12],增加皮层在茎秆中的比例能提高茎秆的抗压强度。茎秆内维管束的密度、大小、内部机械组织发达程度等也与植株的抗倒能力显著相关^[13]。

从细胞学分析,茎秆的强度主要来源于细胞壁。植物细胞壁分为初生细胞壁和次生细胞壁。玉米初生细胞壁的干物质组成主要是纤维素与半纤维素;次生细胞壁还有相当多的木质素。Appenzeller 等报道,穗下节间纤维素的含量对其弹性强度贡献达到

85%^[14]。木质素含量的提高也有助于提高玉米抗倒性。但也有研究表明,自然群体中正常玉米的木质素含量差异对抗倒性没有显著的影响^[15]。

1.2.2 根系

玉米的根系由胚生主根、种子根、地下茎生根与地上茎生根和各级支根组成。研究表明,玉米根的数量、总根体积、根与竖直方向夹角、根的直径都与倒伏密切相关。茎生根是玉米成株期根系的主要组成部分,也是其抗倒性的主要基础。由地上节发生的茎生根(气生根)的数量、与竖直方向夹角等也与玉米的抗倒性呈正相关。根系的竖直拉力 (Vertical Root Pulling Resistance, VRPR) 直接反映了根系的支持能力。研究表明,VRPR 与根倒呈显著负相关^[16],VRPR 也与根系的重量、体积、气生根数量呈显著相关。

1.3 抗倒伏玉米的理想株型

明确了各种因素对作物抗倒性影响之后,对作物抗倒理想株型的设计就成为可能。有学者设计了小麦抗倒理想模型,其原则是以最小的生物量消耗达到在特定环境和栽培条件下的最低倒伏率。该模型对根盘大小、基部节间茎秆壁厚度、茎秆直径、材料强度进行了数量化^[17]。对玉米理想株型的基本共识是:茎秆高度为中秆、中高秆,粗壮坚韧,茎基部节间较短,穗上部茎节拉开;穗上叶上冲且较窄,穗下叶较平展宽大,叶片较厚,叶脉坚挺;散粉吐丝间隔期短,雄穗小、雄穗分枝数少、花粉量充足;根层数多、根量大、根直立^[18]。这一原则基本上考虑到了抗倒性与丰产性的协调,但是还有待进一步的量化研究。

2 影响玉米抗倒性因素的遗传研究

2.1 玉米株高、穗位高和雄穗大小的遗传研究

玉米株高存在单个主基因遗传与多基因数量遗传两种形式。控制株高的主基因多是激素代谢与其信号传导过程相关蛋白编码基因。植物激素中赤霉素(Gibberellins, GAs)与油菜内酯素(Brassinosteroids, BRs)是最直接的影响因子。干扰其代谢平衡与信号转导过程的变异都会影响株高的变化。

在 GA 代谢中,GA20 氧化酶(GA20ox)与 GA3 β -羟化酶(GA3ox)是 GA 合成途径中的两个关键酶。Song 等报道,玉米中有其相应的同源家族 *ZmGA20ox*, *ZmGA3ox*^[19]。已报道玉米中 5 个位点与 GA 合成途径有关^[20]。

在植物细胞中,GA 与 GA 受体结合后作用于 DELLA 蛋白,使其降解。DELLA 蛋白具有 DELLA 保

守结构域,是赤霉素诱导表达基因的负调节因子。DALLA 蛋白降解后,其所抑制的与植物生长有关的转录因子就得以正常表达。玉米中的矮秆基因 *D8*、*D9* 就是所编码 DALLA 蛋白基因发生突变^[21]。

玉米 ZmDWF1 是 BR 合成途径中 DWF1 酶的同源蛋白,ZmDWF1 表达水平的降低导致株高下降^[22]。在拟南芥中,BRs 由细胞膜结合的受体 BRI1 识别后,激活 BRI1,导致转录因子家族 BES1/BZR1 的积累和去磷酸化,从而影响很多涉及细胞壁形成等相关基因的表达。玉米中也存在 *BES1/BZR1* 同源基因^[23]。

单个基因的突变对株高的影响效果明显,选择容易。但是,许多基因表现为一因多效,除控制株高外,还影响其他性状,因此选择基因时应综合考虑。在玉米育种中,可以利用单基因的变异,但是目前利用较多的还是多基因控制的变异。玉米中报道了大量的有关玉米株高 QTL,有些 QTL 位点与激素代谢和转导通路中相关因子的编码基因定位区域相同^[24]。

穗位高也是一个多基因控制的复杂性状,它一方面受到穗位以下节间长度的影响,另一方面决定于上部雌穗原基的形成节位。穗位高与株高密切相关,但是它们的控制基因不完全相同,穗位高 QTL 与株高 QTL 位置也不完全重叠。目前已经报道了 30 多个穗位高相关 QTL^[25]。

2.2 玉米茎秆强度和根系固着能力的相关遗传研究

汤华等对玉米茎秆直径进行 QTL 定位分析,发现了多个与茎粗相关的 QTL^[26]。植物茎秆的强度很重要的一方面涉及细胞壁形成机制。玉米基因组约有 10% 涉及到细胞壁的形成。玉米初生细胞壁与次生细胞形成过程与拟南芥相似,也是由不同纤维素合成酶完成的。关于纤维素合成酶基因 *CesA*,玉米基因组中的同源基因有 20 个^[27]。已知拟南芥中半纤维素 GAX 的主链木聚糖的合成涉及 GT8 家族 C 群中成员 *IRX8*、*PARVUS* 以及 GT47 家族 E 群的 *IRX7/FRA8* 基因。在玉米基因组中分布有 10 个 GT8 家族 C 群的编码基因,11 个 GT47 家族 E 群的编码基因^[27]。

细胞壁另一主要结构性物质木质素的前体主要是羟基苯基丙烯醇(hydroxycinnamyl alcohols)、松柏基醇(coniferyl alcohol)与芥基醇(sinapyl alcohol)、香豆基醇(p-coumaryl alcohol)。这些单体由苯丙氨酸经过类苯基丙烷(phenylpropanoids)途径和木质素单体合

成相关的酶来合成。与木质素合成相关的 *PAL*、*C3H*、*F5H*、*C4H*、*HCT*、*COMT*、*CCoA OMT*、*4CL*、*CAD*、*CCR* 基因家族,在玉米基因组中均有同源基因存在^[27]。

Flint-Garcia 等对茎秆穿刺力进行 QTL 分析,表明其涉及到多个 QTL 位点的作用,通过对 QTL 位置相关基因的分析,在部分 QTL 区域中发现有木质素的合成和类苯基丙烷途径相关基因的分布^[28]。

有关玉米根系结构、特性也有很多研究,这些研究多集中于 QTL 范畴,但是由于根系的形成受到环境的影响很大,根系结构的 QTL 研究比较困难,重复性也比较低。

3 抗倒性遗传研究与育种展望

对玉米抗倒性遗传研究的最终目标是利用分子设计的手段培育出丰产性和抗倒性符合要求的玉米新品种。要完成这一目标,首先要确定玉米抗倒植株的形态学指标。未来的抗倒性研究还必须通过多学科的合作,从生理学、生态学、力学角度分析,对抗倒性相关性状进行量化研究,确定出目标环境下的抗倒性相关性状指标阈值;其次对抗倒性相关性状遗传机理进行分析,确定种质资源中不同等位基因的效应。

玉米基因组测序已经完成,这将促进玉米基因定位、比较基因组分析、功能基因组分析等手段的应用,加快对抗倒性状基因的克隆、功能及其调控机制分析。在此基础上,利用关联分析等技术对玉米种质资源中相关基因的变异情况以及不同等位基因效应进行准确地评价,最终对合适的等位基因进行聚合,设计出符合要求的玉米基因型。

参考文献:

- [1] Norberg O S, Mason S C, Lowry S R. Ethephon influence on harver-stable yield, grain quality, and lodging of corn[J]. *Agron. J.*, 1988, 80: 768-772.
- [2] 李付立,蒋 向,任淑芳. 河南省 2009 年玉米倒伏原因及防治对策[J]. *中国农技推广*, 2010, 26(7): 21.
- [3] Ennos A R, Crook M J, Grimshaw C. The Anchorage Mechanics of Maize[J]. *J. of Exp. Bot.*, 1993, 44: 147-153.
- [4] 丰 光,景希强,李妍妍,等. 玉米茎秆性状与倒伏性的相关和通径分析[J]. *华北农学报*, 2010, 25: 72-74.
- [5] Horner E S, Lutrick M C, Chapman W H, et al. Effect of recurrent selection for combining ability with a single-cross tester in maize[J]. *Crop Sci.*, 1976, 16: 5-8.
- [6] Johnson E C, Fischer K S, Edmeades G O, et al. Recurrent selection for reduced plant height in lowland tropical maize[J]. *Crop Sci.*, 1986, 26: 253-260.

- [7] Duvick D N, Cassman K G. Post-green revolution trends in yield potential of temperate maize in the north-central united states[J]. Crop. Sci., 1981, 39: 1622-1630.
- [8] Berry P M, Spink J H, Gay A P, et al. A comparison of root and stem lodging risks among winter wheat cultivars[J]. J. Agric Sci. Camb., 2003, 141: 191-202.
- [9] Schulgasser K, Witzum A. On the strength of herbaceous vascular plant stems[J]. Annals of Botany, 1997, 80: 35-44.
- [10] Zuber M S, Grogan C O. A new technique for measuring stalk strength in the corn[J]. Crop Sci., 1961, 1: 378-380.
- [11] 勾 玲, 赵 明, 黄建军, 等. 玉米茎秆弯曲性能与抗倒能力的研究[J]. 作物学报, 2008, 34(4): 653-661.
- [12] Thompson D L. Stalk strength of corn as measured by crushing strength and rind thickness[J]. Crop Sci., 1963, 3: 323-329.
- [13] 王群瑛, 胡昌浩. 玉米茎秆抗倒特性的解剖研究[J]. 作物学报, 1991, 17(1): 75.
- [14] Appenzeller L, Doblin M, Barreiro R, et al. Cellulose synthesis in maize: isolation and expression analysis of the cellulose synthase(CesA) gene family[J]. Cellulose, 2004, 11: 287-299.
- [15] Pedersen J F, Vogel K P, Funnell D L. Impact of reduced lignin on plant fitness[J]. Crop Sci., 2005, 45: 812-819.
- [16] Fincher R R, Darrah L L, Zuber M S. Root development in maize as measured by vertical root-pulling resistance[J]. Maydica, 1985, 30: 383-394.
- [17] Berry P M, Sylvester-Bradley R, Berry S. Ideotype design for lodging-resistant wheat[J]. Euphytica, 2007, 154: 165-179.
- [18] 王元东, 段民孝, 邢锦丰, 等. 玉米理想株型育种的研究进展与展望[J]. 玉米科学, 2008, 16(3): 47-50.
- [19] Song J, Guo B, Song F, et al. Genome-wide identification of gibberellins metabolic enzyme genes and expression profiling analysis during seed germination in maize[J]. Gene, doi: 10.1016/j.gene.2011.
- [20] Winkler R G, Helentjaris T. The maize Dwarf3 gene encodes a cytochrome P450-mediated early step in gibberellin biosynthesis [J]. Plant Cell, 1995, 7: 1307-1317.
- [21] Lawit S J, Wych H M, Xu D, et al. Maize Della proteins dwarf plant8 and dwarf plant9 as modulators of plant development [J]. Plant Cell Physiol., 2010, 51: 1854-68.
- [22] Tao Y, Zheng J, Xu Z, et al. Functional analysis of *ZmDWF1*, a maize homolog of the Arabidopsis brassinosteroids biosynthetic *DWF1/DIM* gene[J]. Plant Sci., 2004, 167: 743-751.
- [23] Salas Fernandez M G, Becraft P W, Yin Y, et al. From dwarves to giants? Plant height manipulation for biomass yield[J]. Trends Plant Sci., 2009, 14: 454-61.
- [24] 王 毅, 姚 骥, 张征锋, 等. 基于玉米综合 QTL 图谱的比较分析及株高 QTL 的统合分析[J]. 科学通报, 2006, 51(15): 1776-1786.
- [25] 张志明, 赵茂俊, 荣廷昭, 等. 玉米 SSR 连锁图谱构建与株高及穗位高 QTL 定位[J]. 作物学报, 2007, 33(2): 341-344.
- [26] 汤 华, 严建兵, 黄益勤, 等. 玉米 5 个农艺性状的 QTL 定位[J]. 遗传学报, 2005, 32(2): 203-209.
- [27] Penning B W, Hunter C T, Tayengwa R, et al. Genetic resources for maize cell wall biology[J]. Plant Physiol., 2009, 151: 1703-1728.
- [28] Flint-Garcia S A, Jangpatong C, Darrah L L, et al. Quantitative trait locus analysis of stalk strength in four maize populations[J]. Crop Sci., 2003, 43: 13-22.

(责任编辑: 李万良)