

文章编号:1005-0906(2012)01-0001-09

现代玉米育种技术研究进展与前瞻

董春水¹, 才卓²
(1. 世界种业网; 2. 《玉米科学》, 长春 130033)

摘要: 过去的30年里玉米育种技术取得了长足的发展。分子标记、生物技术、双单倍体等得到了快速发展与广泛应用, 自交系和杂交种的选育方法发生了飞跃。本文就分子育种技术、后代选择方法、转基因育种技术、双单倍体技术等方面进行概括总结, 并展望未来10~20年玉米育种技术发展的前景。

关键词: 玉米; 分子标记; 转基因育种; 分子育种; 基因组选择法; 双单倍体

中图分类号: S513.035 **文献标识码:** A

Current Status and Perspectives of Maize Breeding Technologies

DONG Chun-shui¹, CAI Zhuo²
(1. *The world seeds net*; 2. *The Editorial Department of Journal of Maize Sciences*, Changchun 130033, China)

Abstract: Over the last 30 years, maize breeding technology had advanced in many areas. Molecular markers, doubled haploid and biotechnology had been widely applied. Many methodology breakthroughs had been made in maize inbred and hybrid breeding. Here we provided the concise reviews of several major maize breeding technologies, including molecular breeding, progeny selection methods, transgenic breeding technology, doubled haploid and so on. We also generated a list of prospects in corn breeding technologies for next 10–20 years.

Key words: Maize; Molecular marker; Transgenic breeding; Molecular breeding; Genomic selection; Doubled haploids

随着世界人口的不断增加、人类活动对全球环境的影响加深以及地球气候变化的长期趋势, 气候变暖和极端气候越来越频繁 (Lobell 和 Field, 2007), 在耕地面积和水资源保持不变或下降的压力下, 农业生产必须不断提高产量、改善品质, 以满足人类不断增加的需求, 作物育种扮演着一个不可替代的重要角色 (Araus 等, 2008; Fan 等, 2012)。为了实现这一目标, 需要通过遗传育种技术的不断创新来提高产量, 尤其是提高发展中国家的作物单产, 才能有效地缓解全球的饥饿、营养不良和对环境的破坏等问题 (Hubert 等, 2010)。

作物育种科学经历 100 多年的发展, 已从粗放的经验科学发展成一门先进、精准的学科, 综合运用了分子生物学、分子遗传学、生物信息学、生物统计学等当代技术 (Moose 和 Mumm, 2008; Tester 和 Langridge, 2010)。玉米育种技术近年来取得了长足的发展, 常规杂交选择技术不断改良更新, 高新技术与方法不断推出与应用, 特别是分子标记、生物技术、双单倍体等正在迅速普及并广泛应用, 自交系和杂交种的选育方法都发生了飞跃, 育种年限成倍缩减。本文就分子育种技术、后代选择方法、转基因育

收稿日期: 2012-01-01

基金项目: 强优势玉米杂交种的创制与应用 (2011AA10A103-5)、玉米大豆高产优质品种分子设计和选育基础研究 (2009CB118400)

作者简介: 董春水, 博士, 旅美学者, 世界种业网 (<http://theworldseeds.com>) 创办人, 从事作物育种新技术、高通量数据采集与处理 (数据库) 技术、生物信息技术研究。
E-mail: spring_water@theworldseeds.com
才卓为本文通讯作者。E-mail: ymzhuocai@163.com

种技术和双单倍体技术等方面加以概述,并展望未来10~20年的发展前景。

1 分子标记技术

分子标记技术(Molecular marker technology)自诞生以来,逐步演变发展成为现代作物育种中不可缺少的工具。从最初的 RFLP 标记、AFLP 标记、SSR 标记到 SNP 标记,走过了一段漫长的发展道路,为基因发现和定位、分子育种、后代性状表现预测和基因组选择等作物育种技术奠定了技术基础(Gupta 等, 2001)。

分子标记技术的使用极大地丰富了对植物基因组的理解,为研究种质资源和育种群体中的遗传变异和基因多样性提供了有力的工具,为研发更加高效的育种新技术奠定了坚实的基础。对在中国广泛应用的 6 个优良玉米自交系进行测序,发现了 100 万个以上 SNP 分子标记和 3 万多 indel 多态性标记,充分揭示了这些自交系之间的遗传变异,并对进一步研究杂种优势的内在机制有所帮助(Lai 等, 2010)。

多种高通量分子标记检测技术使 SNP 标记技术变得更加实用(Gupta 等, 2008)。Illumina 公司(<http://www.illumina.com/>)提供的两种类型的基因分型平台、中等密度的基因分型 GoldenGate 阵列和高密度的基因分型 Infinium 阵列(Fan 等, 2006)已广泛应用到商业育种中。

2 种质资源的遗传多样性

作物育种的成败与育种家可利用的种质资源的遗传多样性直接相关(McCouch, 2004)。随着分子标记技术的发展,利用丰富的分子标记数据对种质资源的遗传多样性进行研究,大大丰富了对现有种质资源的了解,促进优异资源的充分利用和特种资源的开发。

使用分子标记研究不同玉米种质资源之间关系的研究有很多。使用微卫星标记分析原产美洲的地方种之间的关系(Vigouroux 等, 2008);使用 SSR 标记研究来自不同育种项目的广泛使用的玉米自交系(Gethi 等, 2002);利用微卫星标记或 SNP 标记研究代表温带、热带和亚热带的玉米种质资源的遗传多样性(Liu 等, 2003; Lu 等, 2009);使用 SSR 标记研究欧洲和美国的种质资源之间的关系(Reif 等, 2010);利用 SSR 标记研究商业育种公司的优质玉米种质资源的遗传多样性(Feng 等, 2006;

Van Inghelandt 等, 2010);利用分子标记技术研究玉米种质资源的杂种优势群(Li 等, 2000)等。这些研究极大地丰富了人们对现有玉米种质资源的认识,为进一步扩展优质种质资源的遗传多样性并在玉米育种过程中加以充分利用提供了可资借鉴的信息,为组配杂交组合和培育适应性广的优质杂交种提供了遗传理论基础。

3 分子育种技术

分子标记技术、基因组学和生物技术在育种上的应用标志着作物育种技术的革命性创新(Cooper 等, 2004; Bernardo, 2008)。数量性状位点(QTL)的定位和基因克隆使杂交亲本的选择更加精准,后代选择的准确性更高,有益的基因位点固定的更快,遗传增益(Genetic Gain)提高。

3.1 数量性状位点(QTL)定位

作物的数量性状指表现型具有连续分布形态、受大量微效基因控制、易受环境条件影响的性状。数量性状位点(QTL)是指与控制性状的基因有关联的一段 DNA 区域或分子标记。一般情况下,一个数量性状受多个 QTL 影响。QTL 对性状的决定程度随性状和环境的变化而不同。

QTL 定位(QTL mapping)是指通过对一个单一杂交分离群体中个体的基因型和表现型数据进行统计分析,在分子标记和数量性状之间建立关联关系,揭示数量性状的遗传控制机制,帮助定位基因和发现可能的功能基因。QTL 定位的方法有很多,常用的有区间定位法(Interval mapping)、组成区间定位法(Composite interval mapping)、基于系谱的定位法(Family-pedigree based mapping)和贝叶氏区间定位法(Bayesian interval mapping)等(Doerge, 2002)。有关玉米各种性状的 QTL 研究有很多,Tuberosa 和 Salvi 提供了比较全面的论述(Tuberosa 和 Salvi, 2009)。

QTL 定位方法存在一些缺点,如定位群体必须是单一杂交的后代,建立这样的定位群体需要相当长的时间和资源投入,通过统计分析获得的 QTL 需要进一步验证后才能应用,同时 QTL 可能是仅与特定的遗传背景相关联,难于应用到其他不同遗传背景的群体,特别是遗传变异丰富的育种群体等(Jannink 等, 2010),加上可能的 QTL 与环境条件的交互,使得 QTL 影响效果变得难以确定。

3.2 关联图谱分析

关联图谱(Association mapping)分析,也叫连

锁不平衡图谱(Linkage disequilibrium mapping)分析,是一种基于分子标记与相邻染色体区段的连锁不平衡的强度、建立性状和分子标记之间关联关系的 QTL 定位方法,在复杂性状的分解研究中起着重要作用(Zhu 等,2008)。与传统 QTL 定位方法不同,关联图谱分析使用的群体包含多种基因型的种质资源,而不是单一杂交的分离群体。关联图谱分析部分解决了传统 QTL 定位的弱点,获得的 QTL 可直接应用于候选基因发现和分子标记辅助育种(Flint-Garcia 等,2003; Gupta 等,2005; Yu 和 Buckler,2006; Zhu 等,2008)。该方法也存在不足,如在分析过程中需要考虑群体的系谱关系或亲缘关系。

美国农业部通过整合多种公共资源建立了大型玉米巢式关联图谱(NAM, Nested Association Mapping)群体(McMullen 等,2009),使用候选基因关联图谱(Candidate gene association mapping)分析或基因组关联图谱(Genome-wide association mapping)分析,已经获得了开花期(Buckler 等,2009)、叶型结构(Tian 等,2011)、北部白叶枯病(Poland 等,2011)、南部白叶枯病(Kump 等,2011)、子粒组成成分(Cook 等,2011)和雄雌花絮构造(Brown 等,2011)等性状的遗传结构。这些研究对充分了解玉米各种重要性状的遗传控制机制有极高的价值。

3.3 分子标记辅助育种技术

传统的分子标记辅助育种技术主要是利用上述方法发现的 QTL,在后代选择时优先考虑并选择携带有增益效果的 QTL 等位基因的后代,与目标性状的田间实际表现相结合,最终选出优良育种后代进入下一个育种周期。分子标记辅助育种技术可以分为分子标记辅助选择法(MAS, Marker-assisted selection)、分子标记辅助轮回选择法(MARS, Marker-assisted recurrent selection)、分子标记辅助回交选择法(MABC, Marker-assisted backcrossing)和分子标记辅助双群体相互轮回选择法(Maker-assisted reciprocal recurrent selection)等。

过去的 30 年间,传统的分子标记辅助选择方法在育种的实际应用中取得了一定的成绩,主要是受少数主效 QTL 控制的简单性状。Berilli 等报道了双群体相互轮回选择中如何使用 SSR 标记来帮助选择遗传距离较远的后代,从而加大两个杂优群体的遗传距离,以便最大限度地利用杂种优势(Berilli 等,2011)。Ribaut 和 Ragot 利用分子标记辅助回

交方法改良热带玉米的抗旱性,通过将 5 个染色体区段的增益等位基因整合到优良自交系,成功地缩小了在干旱条件下的吐丝与散粉之间的时间间隔(即 ASI),确保产量持平的前提下,提高了干旱条件下的子粒产量(Ribaut 和 Ragot,2007)。Abalo 等使用分子标记辅助回交方法来选育抗玉米条纹病毒(MSV, Maize streak virus)取得了成效,并与传统的回交选择进行了比较(Abalo 等,2009)。

分子标记辅助选择方法对受微效多 QTL 或基因控制的复杂性状的选择效果欠佳(Podlich 等,2004)。主要表现在由于 QTL 定位群体和试验环境条件的限制很多发现的 QTL 难以在育种中实际应用(Bernardo,2008; Xu 和 Crouch,2008),以 QTL 为标志的分子标记辅助并非像预测的那样成功(Moreau 等,2004),其整个理论体系存在许多不足之处,解决这些困境最可能的方法和途径已在探讨中。

4 育种值预估和基因组选择法

4.1 育种值及其估计方法

在玉米育种中,早代测产十分重要。在这个阶段,育种材料的数量十分庞大,同时能力条件又十分有限,难以测试所有材料。正确地估计育种群体中个体的表现就显得十分重要,通常采用有多个对照的没有重复的田间试验设计,如格子设计、阿尔法设计、行列设计(Row column design)、增强设计(Federer,1961)、部分重复设计(Cullis 等,2006)和增强 p-rep 设计(Williams 等,2011),在多个地点进行多年试验。不同试验设计的效率也不一样,可以采用模拟方法比较不同试验设计的效率(Piepho 和 Williams,2006)。

育种值(Breeding value)是育种家用来选择后代的重要指标。在考虑环境变异和育种群体中个体之间的亲缘关系的前提下,一个基因型的育种值可以使用表现型值进行估计(Bauer 等,2006; Piepho 等,2008)。估计育种值的方法有很多,最基本的方法是最佳线性无偏预测(BLUP, best linear unbiased prediction)(Henderson,1975; Bernardo,1996)。BLUP 是用来估计混合模型(Mixed model)中随机变量的标准方法,最早用于动物育种中。近年来,在作物育种中逐步推广使用。在具体应用上,可以简单地忽略群体中个体之间的亲缘关系,将群体中个体之间的变异当作随机变量,直接计算 BLUP 作为个体的表现;再进一步可以考虑田间的

空间变异, BLUP 的估算更加精确。育种群体中个体之间的亲缘关系可以使用多种方法来估算, 可以使用系谱信息或分子标记 (Bernardo, 1993; Bauer 等, 2006)。Bernardo、Piepho 等就 BLUP 方法及其在育种中的应用做过详细论述 (Bernardo, 1996; Piepho 等, 2008)。

伴随着分子标记的数据获得变得越来越快速和丰富以及基因组选择方法 (Meuwissen 等, 2001) 的提出, 基因组估计育种值 (GEBV, Genomic estimated breeding value) 的概念逐步形成。它是使用覆盖整个基因组的分子标记信息来估计一个基因型的育种值。基于 GEBV 的后代选择方法就是基因组选择法。用于估计 GEBV 的方法有很多, 最常见的有最小二乘法、岭回归 BLUP (Ridge regression, RR-BLUP) (Piepho, 2009)、贝叶氏估计法 (Meuwissen 等, 2001)、主成分分析法、人工神经网络 (Artificial neural network) (束永俊等, 2011)、随机森林法 (Random forest) (Ogutu 等, 2011)、随机梯度抽样法 (Stochastic gradient boosting)、支持向量机器法 (SVM, Support vector machines) (Maenhout 等, 2007) 等。各种统计软件包 (SAS、GENSTAT、R 和 ASREML 等) 都可以求解混合模型 (Mixed Model), 对大型数据集进行分析, 计算各种遗传方差, 以便估计遗传力, 并用来估计测交后代的 BLUP。

4.2 基因组选择法

Meuwissen 等提出基因组选择法 (GW, Genomic selection) 以来, 从概念到实际应用已经有了长足的发展, 这是分子育种发展的必经之路。基因组选择法包括有 3 大部分组成: 模型建立、后代预测和选择及田间验证。在建模阶段, 要从目标育种群体 (Target breeding population) 中选择一部分个体组成一个训练群体 (Training population), 测定均匀分布于整个基因组的分子标记的基因型信息, 同时在田间获取各种性状的表现型信息, 通过统计和优化方法建立包含所有分子标记的预测模型; 后代预测和选择包括对目标育种群体中的所有后代进行基因分型, 使用建立的模型预测后代的 GEBV, 然后决定后代的取舍; 田间验证包括将选择的后代在田间进行多年多点的测试, 根据田间实际表现, 选优汰劣。

基因组选择法有很多优点, 选择对象变成了基因或分子标记, 而不是育种群体中的个体; 由于训练群体和目标育种群体具有相同的遗传结构和变异,

代表性更强; 由于使用了分布于整个基因组的所有分子标记, 消除了对 QTL 效果的高估, 使预测更加精确; 减轻表现型性状采集的压力; 加快育种过程等 (Bernardo 和 Yu, 2007; Heffner 等, 2010; Jannink 等, 2010; Lorenz 等, 2011)。由于基因组选择法还处在发展的初期, 从理论到实践都还很不完备, 建模的方法还需要深入研究, 训练群体的选择和田间试验设计也需要进一步深入探讨。

基因组选择方法仅经十年发展历程, 理论层面的研究居多, 在育种中实际应用已经逐步展开。作为一个新的方法, 从提出到成熟并应用到育种实践中需要一个过程。德国科学家使用来自世界各地的 285 个 Dent 自交系与两个侧交系杂交产生 570 个测交种, 测定 7 个与生物量和生物能源相关的性状, 使用 56 110 个 SNP 标记和 130 个代谢物来预测这些性状的一般配合力。结果表明, SNP 模型和代谢物模型的预测精度分别为 0.72~0.81 和 0.60~0.80, 这些模型可以用来预测各种玉米自交系产生优良杂交种的潜力 (Riedelsheimer 等, 2012)。目前的研究结果表明, 基因组选择的理论和技术是一次具有革命意义的育种技术跨越 (Heffner 等, 2009; Jannink 等, 2010; Lorenz 等, 2011)。

5 转基因育种技术

转基因育种技术 (Transgenic breeding technology) 主要包括基因转化、事件筛选和评估、转基因材料田间评估、通过回交将有效的转基因事件导入到优良自交系、杂种组配和田间评价、转基因杂交种的商业利用 (Jung, 2010)。上世纪 80 年代, 随着使用农杆菌产生转基因植物技术的成功, 标志着生物技术在作物育种中应用的开始; 到 90 年代中叶, 第一个转基因作物品种在生产上的推广应用, 开启了作物育种的生物技术时代。

Koziel 等报道成功地将来自苏云金芽孢杆菌 (*Bacillus thuringiensis*) 的合成抗虫蛋白基因 CryIA(b) 在玉米优良自交系中表达, 转基因植株对欧洲玉米螟具有高度抗性 (Koziel 等, 1993)。转基因育种与传统育种相比有其独特性, 使传统育种技术不可能实现的梦想成为现实。

自从 1996 年第 1 个商业转基因玉米杂交种在生产上应用以来 (Sanahuja 等, 2011), 至 2010 年, 已有 29 个国家种植多达 1.48 亿 hm^2 的转基因作物 (James, 2011)。美国农业部数据显示, 2011 年全美种植的玉米杂交种有 88% 为转基因产品, 包含一

个或多个抗虫和抗除草剂的基因 (<http://www.ers.usda.gov/data/BiotechCrops/ExtentofAdoptionTable1.htm>)。在生产上使用转基因 Bt 玉米除了转基因杂种本身高产外,也让非转基因 Bt 杂交种受益(Hutchison 等, 2010)。

目前,转基因技术为玉米增加了多种有益的新性状,如 Bt 抗虫、抗除草剂、雄性不育、改善营养、抗干旱、氮高效等性状(Scott 和 Pollak, 2005; Jewell 等, 2010; Naqvi 等, 2011)。生物技术手段或与传统育种方法结合,将多个基因性状聚合在一体(Halpin, 2005),包含一个性状或多个转基因性状的玉米杂交种是当前发展主导趋势。抗虫转基因玉米不仅限于抗欧洲玉米螟,还包括多种地上和地下害虫;抗虫基因和抗除草剂基因结合的杂交种已经在生产上广泛应用;作物抗逆性增强的研究正在积极推进,发现玉米 *ABP9* 基因可以增强拟南芥对多种不利外部因素的反应,表达 *TsVP* 和 *BetA* 基因组合的转基因玉米可以有效地增强玉米的抗旱性,表达烟草 *NPK1* 基因的转基因玉米的抗旱性增强(Shou 等, 2004)等;改善营养方面包括表达真菌植酸酶的转基因改善了玉米的营养特性而有利于家畜利用子粒中的磷(Chen 等, 2008),表达各种不同的酶以便增加多种维生素的含量,在胚乳中表达人工合成的 α -乳清蛋白编码序列的转基因玉米(Bicar 等, 2008)等。

在转基因育种的各个环节还存在一些问题。自从转基因作物品种在生产上应用以来,人们就开始关注害虫的对 Bt 蛋白的抗性增加和杂草对除草剂的抗性增加问题。从目前发表的文献看,广泛种植带转基因玉米杂交种的负面影响包括通过基因漂移污染地方品种(Serratos-Hernández 等, 2007; Snow, 2009)、招致更多蚜害(Faria 等, 2007)、产生具有抗 Bt 的害虫(Meihls 等, 2008; Gassmann 等, 2011)和抗除草剂的超级杂草(Gaines 等, 2010)等。虽然这些研究报告有些只是个例,但是提醒人们,在决定种植转基因杂交种时一定要慎重,并且要遵循一切监管政策(Regulatory policy),不能为盲目追求利润最大化而放弃所有的保护措施,如种植为防止害虫产生抗药性的非转基因产品保护区(Carrière 等, 2012),否则后果是不堪设想。

6 双单倍体技术和自交系选育

自交系选育过程需要 7 个世代以上的过程才能获得稳定的优良自交系。轮回选择法也需要经过同

样的自交世代才能得到所谓的纯系。由于这个过程都是先杂交后自交,得到的自交系并非百分之百纯系。1929 年,Stadler 和 Randolph 描述第 1 例玉米单倍体(Randolph, 1932),科学家发现玉米群体中自发诱导产生的单倍体几率只有 0.1%,直到 1959 年发现 Stock6 的单倍体诱导率可以提高 10~20 倍。直到近期,伴随一批新的高效单倍体诱导系在各国的培育成功(RWS, WS14、KEMS、PHI、UH400、高诱导 1 号、吉高诱 3 号等)与加倍技术的显著提升,双单倍体技术(Doubled haploid)才逐步成熟并开始规模化应用(Germanà, 2011),极大地加快玉米自交系的选育进程。使用双单倍体技术得到的自交系是百分之百的纯系,这是过去传统常规技术难以达到的程度。双单倍体技术研究的各个侧面已经有大量的论述,如单倍体诱导、染色体加倍、单倍体的遗传机制以及如何在育种中加以利用等(Chang 和 Coe, 2009; Geiger, 2009; Dunwell, 2010)。

深入研究单倍体产生的机理有着深远的影响。新的研究发现,染色体的着丝点参与了染色体组的消除过程。在有丝分裂时,纺锤体与来自父母本染色体的着丝点不均衡作用导致来自父本或母本的一组染色体消失。拟南芥染色体组的着丝点组胺蛋白 CENH3 在有丝分裂过程中起着关键作用,cenH3 突变体与野生系杂交,在有丝分裂时,突变体的染色体组被自然消除了(Ravi 和 Chan, 2010)。在大麦 *Hordeum vulgare* × *Hordeum bulbosum* 种间杂种的胚中,*Hordeum bulbosum* 的染色体 CENH3 蛋白质丢失导致来自 *Hordeum bulbosum* 染色体的着丝点在有丝分裂过程中没有活性,从而形成了单倍体(Sanei 等, 2011)。

早在 1975 年 Griffing 就给出了如何在轮回选择中使用双单倍体,并研究了其育种效率(Griffing, 1975)。目前,多使用 F_1 代的植株来诱导产生单倍体,但 Bernardo 研究指出,如果一个性状由多于 100 个微效多基因控制,用 F_2 代植株诱导单倍体选择效率高于用 F_1 代的植株诱导的单倍体,并指出在使用周年的育种圃时,不会造成自交系选育的延迟,所以在玉米自交系育种中应当使用 F_2 代的植株来诱导单倍体。Gallais 研究了在全同胞相互轮回选择中使用双单倍体的效率,指出单倍体的全同胞相互轮回选择方案的每年的遗传增益比使用自交 S_0 代的相同选择方案提高 38.6%,另一个主要优点是使用单倍体的全同胞相互轮回选择可以直接产生杂

交种(Gallais, 2009)。

7 玉米育种技术展望

由于单交种技术和生物技术的使用,使美国玉米带玉米单产取得了直线增长。与美国玉米单产的成倍增长相比,中国的玉米单产从 70 年代到 2000 年,平均单产的遗传增益远远落后。使用中国和美国同时期的主要杂交种,通过不同密度的多点比较试验,发现主要的差距是中国玉米杂交种的耐密性较差。这揭示了育种策略和方法的差别,反映在如何处理种质资源的遗传多样性和种质资源、环境和生产管理之间的交互作用等。

中国作为世界上玉米种植面积第二的国家,平均单产仅为美国的一半,在未来的 10~20 年时间里,主攻耐密杂交种是前提,只要采用高效、先进的育种技术,因地制宜地的培育优良的耐密植杂交种,结合实用、高效的配套栽培管理技术体系,玉米单产一定会有一个大的跨越。

7.1 新技术高度集成

作物育种科学不再是一个简单的凭经验的科学,已经发展为集成各种基础学科的理论知识和现代工程技术于一体的综合学科。从理论层面讲,它综合运用现代分子生物学、植物生理学、遗传学、功能基因组学等学科的最新理论,帮助分析理解重要的农艺性状和生理过程的遗传控制机理,分子育种技术的发展就是很好的例证;从技术层面讲,不论是遗传分型还是表型性状采集到新性状的创造,都利用了各种现代技术,如生物技术、遥感技术、图像处理技术、基因测序技术等。作物育种中的后代选择,不再是凭经验和仅仅依据田间表现,而是综合使用基因分型和表现型分型技术,创建利用分布于整个基因组的分子标记的预测模型,对育种群体中的后代进行选择,再在田间对性状表现型验证,从而大幅度地提高育种效率。

7.2 注重种质资源遗传多样性的研究和开发

只有拥有遗传变异丰富的优质种质资源,并对这些资源进行了深入的研究,在选配组合或改良特定优良种质时,才能够充分利用它们。中国玉米杂种优势群和杂优模式的研究有很多,多把现有的优良自交系划分成 3~6 个杂优组群,在组群之间寻找杂种优势强的杂优组配模式。这些研究极大地丰富了育种家对现有玉米种质资源的了解,便于在育种中充分利用优良和特异的种质资源。但是,对商业育种而言,这种杂种优势群划分方式对自交系的选

育造成极大的困扰,严重影响了现有和未来种质资源的充分利用,大大降低了育种效率。因此,在杂种优势群的划分和杂优模式上,可以借鉴美国商业玉米育种的经验,逐渐将种质资源分成两个不同的杂种优势群,并逐渐加大这两个优势群之间的遗传距离。通过使用父本和母本两个独立的杂种优势群,将玉米育种的重心转移到自交系的选育上,极大地简化了玉米育种中组配杂交种的过程,使优质种质资源的利用极大化,并维持了种质资源的遗传多样性。

7.3 多种数据类型的整合和数据分析的标准化

伴随着当代育种技术的进步,在作物育种中产生的数据不再是单一的田间性状表现型数据,还有分子标记等基因型数据、基因表达和代谢物的动态数据、气候和土壤等动态环境数据、生产管理的数据等。这些数据类型复杂多变,组成了一个复杂的数据集,需要使用先进的数据库管理系统进行管理维护,精确地建立各种数据之间的相互关系,便于对这些数据进行交叉分析,从中找出规律,提取有用的知识,为后代的选择和新品种的定位提供可靠的依据。除跨国公司研发的私有数据库系统之外,也有不少公立数据库系统出现。

简单的数据统计分析工具也将不敷应用,需要使用现代统计理论对数据进行多方位分析,并将有用信息提取出来,使用图表软件将结果形象直观地展示给用户。现代育种技术是以数据驱动的技术,是一门精密的高新技术。

7.5 目标性状育种将成为主流

通过过去几十年的选育改良,现有优良玉米杂交种已经得到了很高的产量,单纯的追求高产的育种时代已经过去。今后,育种项目将会针对一系列目标性状展开,在稳定提高产量的同时,更加注重改良特定的目标性状,所以,目标性状育种将在今后 10~20 年的时间内逐步占据作物育种的主流。

人们充分认识到了使用化学肥料和其他化学产品对环境的危害,生产肥料需要大量的能源投入,排放大量的温室气体,对环境造成了极大的危害。利用现代科学技术,结合运用转基因育种技术和其他作物育种新技术,创造能够充分适应各种环境、减少高投入对环境的不良影响同时保持并提高作物单产,将是今后 10~20 年的主要育种目标。

氮高效、抗干旱、耐低温和高温、耐盐碱、抗倒伏等的目标性状育种将变得越来越重要,需要加强研究,如何提高氮利用率(NUE)和水分的利用率

(WUE),在了解这些性状的遗传控制机理的前提下,将这些复杂性状分解为育种过程中可以操作的子性状,通过转基因技术或分子育种技术,对这些性状进行改良,从而提高作物的适应性和产量。

7.5 转基因育种是不可替代的育种技术

通过生物技术产生的转基因产品不再是孤立的单性状或复合性状,需要和现有的种质资源结合起来,研究转基因与遗传背景和环境条件之间的复杂交互关系,参与育种的全过程。当然,转基因是一个复杂的过程,同时需要遵循许多法律规章。一个基因能否在生产应用不仅仅决定于其效果,同时还要通过一系列的转基因监管过程,然后才能在生产上应用。

中国未来玉米育种发展的趋势,在常规选育技术基础值上,将现代分子辅助技术、基因工程技术、育种数据采集与处理技术等多元技术与杂交诱导单倍体育种技术相结合,实践育种方法和技术新的突破,育种方法整体升级,大幅度提升育种工作的效率和技术水平,提升玉米品种与优异材料创新能力、新材料鉴定能力、广域精准测试能力,建立现代玉米规模化育种集成技术体系平台,推动传统的“经验育种”向高效的“精确育种”转变。利用现代玉米规模化育种技术体系,快速、高效、简捷选育 DH 自交系,批量测试与推出耐密、广适新组合。

参考文献:

- [1] Lobell D B, Field C B. Global scale climate-crop yield relationships and the impacts of recent warming[C]. Environmental Research Letters, 2007.
- [2] Araus J L, Slafer G, Royo C, et al. Breeding for yield potential and stress adaptation in cereals[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2008, 27(6): 377—412.
- [3] Fan M, Shen J, Yuan L, et al. Improving crop productivity and resource use efficiency to ensure food security and environmental quality in China[J]. Journal of experimental botany, 2012, 63(1): 13—24.
- [4] Hubert B, Rosegrant M, et al. The future of food: scenarios for 2050[J]. Crop Science (Supplement 1), 2010(S): 33—50.
- [5] Moose S P, Mumm R H. Molecular plant breeding as the foundation for 21st century crop improvement[J]. Plant Physiology, 2008, 147: 969—977.
- [6] Tester M, Langridge P. Breeding technologies to increase crop production in a changing world [J]. Science, 2010, 327(5967): 818—822.
- [7] Gupta P K, Roy J K, Prasad M. Single nucleotide polymorphisms: A new paradigm for molecular marker technology and DNA polymorphism detection with emphasis on their use in plants[J]. Current Science, 2001, 80(4): 524—535.
- [8] Lai J, Li R, Xu X, et al. Genome-wide patterns of genetic variation among elite maize inbred lines [J]. Nature genetics, 2010, 42(11): 1027—1030.
- [9] Gupta P K, Rustgi S, Mir R R. Array-based high-throughput DNA markers for crop improvement[J]. Heredity, 2008, 101(1): 5—18.
- [10] Fan J B, Chee M S, Gunderson K L. Highly parallel genomic assays[J]. Nature reviews Genetics, 2006, 7(8): 632—644.
- [11] McCouch S. Diversifying selection in plant breeding[J]. Plos biology, 2004, 2(10): 347.
- [12] Vigouroux Y, Glaubitz J C, Matsuoka Y, et al. Population structure and genetic diversity of New World maize races assessed by DNA microsatellites[J]. American journal of botany, 2008, 95(10): 1240—1253.
- [13] Gethi J G, Labate J A, Lamkey K R, et al. SSR Variation in important U S maize inbred lines[J]. Crop Science, 2002, 42: 951—957.
- [14] Liu K, Goodman M, Muse S, et al. Genetic structure and diversity among maize inbred lines as inferred from DNA microsatellites[J]. Genetics, 2003, 165(4): 2117—2128.
- [15] Lu Y, Yan J, Guimar es C T, et al. Molecular characterization of global maize breeding germplasm based on genome-wide single nucleotide polymorphisms [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 120(1): 93—115.
- [16] Reif J C, Fischer S, et al. Broadening the genetic base of European maize heterotic pools with US Cornbelt germplasm using field and molecular marker data[J]. Theoretical and applied genetics, 2010, 120(2): 301—310.
- [17] Feng L, Sebastian S, Smith S, et al. Temporal trends in SSR allele frequencies associated with long-term selection for yield of maize[J]. Maydica, 2006, 51: 293—300.
- [18] Van Inghelandt D, Melchinger A E, Lebreton C, et al. Population structure and genetic diversity in a commercial maize breeding program assessed with SSR and SNP markers[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 120(7): 1289—1299.
- [19] Li X H, Fu J H, Zhang S H, et al. RFLP detection of genetic variation of maize inbred lines[J]. Acta. Botanica Sinica, 2000, 42(11): 1156—1161.
- [20] Cooper M, Smith O S, Graham G, et al. Genomics, genetics, and plant breeding: a private sector perspective[J]. Crop Science, 2004, 44: 1907—1913.
- [21] Bernardo R. Molecular markers and selection for complex traits in plants: learning from the last 20 years[J]. Crop Science, 2008, 48: 1649—1664.
- [22] Doerge R W. Mapping and analysis of quantitative trait loci in experimental populations [J]. Nature reviews Genetics, 2002, 3(1): 43—52.
- [23] Tuberosa R, Salvi S. QTL for agronomic traits in maize production[M]. Handbook of Maize: Its Biology, 2009.
- [24] Jannink J L, Lorenz A J, Iwata H. Genomic selection in plant breeding: from theory to practice[J]. Briefings in functional genomics, 2010, 9(2): 166—177.

- [25] Flint-Garcia S A, Thornsberry J M, Buckler E S. Structure of linkage disequilibrium in plants[J]. Annual review of plant biology , 2003,54: 357—374.
- [26] Gupta P K, Rustgi S, Kulwal P L. Linkage disequilibrium and association studies in higher plants: present status and future prospects[J]. Plant molecular biology , 2005, 57(4): 461—485.
- [27] McMullen M D, Kresovich S, Villeda H S, et al. Genetic properties of the maize nested association mapping population [J]. Science 325(5941): 2009. 737—740.
- [28] Buckler E S, Holland J B, Bradbury P J, et al. The genetic architecture of maize flowering time[J]. Science , 2009,325 (5941): 714—718.
- [29] Tian F, Bradbury P J, Brown P J, et al. Genome-wide association study of leaf architecture in the maize nested association mapping population[J]. Nature genetics , 2011,43(2): 159—162.
- [30] Poland J A, Bradbury P J, Buckler E S, et al. Genome-wide nested association mapping of quantitative resistance to northern leaf blight in maize[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. , 2011,108(17): 6893—6898.
- [31] Kump K L, Bradbury P J, Wissner R J, et al. Genome-wide association study of quantitative resistance to southern leaf blight in the maize nested association mapping population[J]. Nature genetics, 2011,43(2): 163—168.
- [32] Cook J P, McMullen M D, Holland J B, et al. Genetic architecture of maize kernel composition in the nested association mapping and inbred association panels[J]. Plant physiology, 2011.
- [33] Brown P J, Upadaya N, et al. Distinct genetic architectures for male and female inflorescence traits of maize (J. Flint, Ed.) [J]. Plos Genetics, 2011, 7(11): 1002383.
- [34] Berilli A P C G, Pereira M G, et al. Use of molecular markers in reciprocal recurrent selection of maize increases heterosis effects[J]. Genetics and molecular research, 2011, 10 (4): 2589—2596.
- [35] Ribaut J M, Ragot M. Marker-assisted selection to improve drought adaptation in maize: the backcross approach, perspectives, limitations, and alternatives[J]. Journal of experimental botany , 2007. 58(2): 351—360.
- [36] Abalo G, Tongona P, Derera J, et al. A Comparative analysis of conventional and marker-assisted selection methods in breeding maize streak virus resistance in maize[J]. Crop Science, 2009,49(2): 509—520.
- [37] Podlich D W, Winkler C R, Cooper M. Mapping as you go: an effective approach for marker-assisted selection of complex traits[J]. Crop Science, 2004, 44: 1560—1571.
- [38] Moreau L, Charcosset A, Gallais A. Experimental evaluation of several cycles of marker-assisted selection in maize[J]. Euphytica, 2004, 137: 111—118.
- [39] Cullis B R, Smith A B, Coombes N E. On the design of early generation variety trials with correlated data[J]. J. Agric. Biol. Environ. Stat. , 2006,11: 381—393.
- [40] Piepho H P, Williams E R. A comparison of experimental designs for selection in breeding trials with nested treatment structure[J]. Theoretical and Applied Genetics (TAG) , 2006,113(8): 1505—1513.
- [41] Bauer A M, Reetz T C, Lon J. Estimation of breeding values of inbred lines using best linear unbiased prediction (BLUP) and genetic similarities[J]. Crop Science, 2006, 46(6): 2685—2691.
- [42] Piepho H P, Mhring J, Melchinger A E, et al. BLUP for phenotypic selection in plant breeding and variety testing[J]. Euphytica , 2008, 161(1—2): 209—228.
- [43] Henderson C R. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model[J]. Biometrics, 1975, 31(2): 423—447.
- [44] Bernardo R. Estimation of coefficient of coancestry using molecular markers in maize[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1993, 85: 1055—1062.
- [45] Bernardo R. Best linear unbiased prediction of maize single-cross performance[J]. Crop Science , 1996, 36: 50—56.
- [46] Meuwissen T H, Hayes B J, Goddard M E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps[J]. Genetics, 2001,157(4): 1819—1829.
- [47] Piepho H P. Ridge regression and extensions for genomewide selection in maize[J]. Crop Science , 2009, 49(4): 1165—1176.
- [48] Ogutu J O, Piepho H P, Schulz-Streeck T. A comparison of random forests, boosting and support vector machines for genomic selection[C]. BMC proceedings 5, 2011.
- [49] Maenhout S, De Baets B, Haesaert G, et al. Support vector machine regression for the prediction of maize hybrid performance[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2007, 115 (7): 1003—1013.
- [50] Bernardo R, Yu J. Prospects for genomewide selection for quantitative traits in maize[J]. Crop Science , 2007,47(3): 1082—1090.
- [51] Heffner E L, Lorenz A J, et al. Plant breeding with genomic selection: gain per unit time and cost [J]. Crops Science, 2010,50: 1681—1690.
- [52] Lorenz A J, Chao S, Asoro F G, et al. Genomic selection in plant breeding: knowledge and prospects[J]. Advances in Agronomy, 2011,110: 77—123.
- [53] Riedelsheimer C, Czedik-Eysenberg A, et al. Genomic and metabolic prediction of complex heterotic traits in hybrid maize[J]. Nature Genetics, 2012.
- [54] Heffner E L, Sorrells M E, Jannink J L. Genomic selection for crop improvement[J]. Crop Science, 2009, 49(1): 1—12.
- [55] Jung C. Breeding with genetically modified plants [M]. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. 2010.
- [56] Koziel M, Beland G, Bowman C, et al. Field performance of elite transgenic maize plants expressing an insecticidal protein derived from *Bacillus thuringiensis* [J]. Nature Biotechnology, 1993,11: 194—200.

- [57] Sanahuja G, Banakar R, Twyman R M, et al. *Bacillus thuringiensis*: a century of research, development and commercial applications[J]. *Plant biotechnology journal*, 2011, 9(3): 283—300.
- [58] Hutchison W, Burkness E, Mitchell P. Areawide suppression of European corn borer with Bt maize reaps savings to non-Bt maize growers[J]. *Science*, 2010, 330: 222—225.
- [59] Scott M P, Pollak L M. Transgenic maize, Starch[J]. 2005, 57: 187—195.
- [60] Jewell M C, Campbell B C, Godwin I D. Transgenic plants for abiotic stress resistance[M]. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 2010.
- [61] Naqvi S, Ramessar K, Farr G, et al. High-value products from transgenic maize[J]. *Biotechnology advances*, 2011, 29(1): 40—53.
- [62] Halpin C. Gene stacking in transgenic plants—the challenge for 21st century plant biotechnology[J]. *Plant biotechnology journal*, 2005, 3(2): 141—55.
- [63] Shou H, Bordallo P, Wang K. Expression of the *Nicotiana* protein kinase (NPK1) enhanced drought tolerance in transgenic maize[J]. *Journal of experimental botany*, 2004, 55(399).
- [64] Chen R, Xue G, Chen P, et al. Transgenic maize plants expressing a fungal phytase gene[J]. *Transgenic research*, 2008, 17(4): 633—643.
- [65] Bicar E H, Woodman-Clíkeman W, Sangtong V, et al. Transgenic maize endosperm containing a milk protein has improved amino acid balance[J]. *Transgenic research*, 2008, 17(1): 59—71.
- [66] Serratos-Hernández J A, Gómez-Olivares J L, Salinas-Arreola N, et al. Transgenic proteins in maize in the soil conservation area of Federal District, Mexico[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2007, 5(5): 247—252.
- [67] Snow A. Unwanted transgenes re-discovered in Oaxacan maize [J]. *Molecular ecology*, 2009, 8(4): 569—71.
- [68] Gaines T A, Zhang W, Wang D, et al. Gene amplification confers glyphosate resistance in *Amaranthus palmeri* [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 2010, 107(3).
- [69] Randolph L. Some effects of high temperature on polyploidy and other variations in maize[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1932, 18: 222—229.
- [70] German M A. Gametic embryogenesis and haploid technology as valuable support to plant breeding[J]. *Plant cell reports*, 2011, 30: 839—857.
- [71] Chang M. Doubled haploids. In Kriz A, B Larkins (eds.), *Molecular Genetic Approaches to Maize Improvement* [M]. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2009.
- [72] Geiger H H. Doubled haploids. In Bennetzen J (eds.), *Maize Handbook—Volume II: Genetics and Genomics* [M]. Springer Science + Business Media LLC, 2009.
- [73] Dunwell J M. Haploids in flowering plants: origins and exploitation[J]. *Plant biotechnology journal*, 2010, 8(4): 377—424.
- [74] Ravi M, Chan S W L. Haploid plants produced by centromere-mediated genome elimination [J]. *Nature*, 2010, 464(7288).
- [75] Sanei M, Pickering R, Kumke K, et al. Loss of centromeric histone H3 (CENH3) from centromeres precedes uniparental chromosome elimination in interspecific barley hybrids[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 2011, 108(33): 13373—13374.
- [76] Griffing B. Efficiency changes due to use of doubled—haploids in recurrent selection methods[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1975, 46: 367—386.
- [77] Gallais A. Full-sib reciprocal recurrent selection with the use of doubled haploids[J]. *Crop Science*, 2009, 49: 150—152.

(责任编辑:李万良)