

# 玉米抗旱性遗传与育种

王泽立 李新征 郭庆法 沈耀辉 高原

(山东农业大学玉米遗传育种研究室,泰安 271018)

**摘要** 根据有关文献资料,结合作者课题研究,从种质资源、子粒产量、次级抗旱性状、根系、ABA、冠层温度和抗旱基因表达与 *QTL* 标记综述了玉米抗旱性遗传方面的研究进展,同时给出了相关育种策略以及杂交育种技术的应用实例。

**关键词** 玉米 抗旱性 遗传 育种

在我国,2/3 的玉米栽培在干旱半干旱的丘陵,山区、台地或雨养地区,常年受旱面积约 40% 左右,一般减产幅度 30%。本文就玉米几个抗旱性状的遗传特点及抗旱育种策略作一简述。

## 1 玉米抗旱性遗传

### 1.1 抗旱种质资源

实质上,玉米是否存在高度抗旱的种质资源与遗传及生理上的要求有关。如同光照、温度一样,水分对玉米的生长发育毕竟有其生物学边缘,要求备选材料有很强的耐旱性在生理上已不可能。加之病虫害、倒伏等因素的影响,使得抗旱遗传资源的开发需要特定的鉴定程度,程序内种质评价方法的重要性并不亚于种质的应用,如果这样的程序一旦建立,种质资源的问题就只是遗传及评价的问题了。

当代玉米主栽高产品种及其亲本自交系中应存在抗旱基因,可直接用于玉米抗旱育种 (Gardner, 1990; Jonsen, 1993)。王泽立等人于 1992 ~ 1995 年在大型自动防雨棚中进行不同品种不同水分梯度的筛选试验表明,67 个参试组合内 12 个累计推广面积 33 万  $\text{hm}^2$  以上的玉米品种及其亲本自交系的抗旱指数虽然不是最低的,但是全部居中等偏下。Fischer 等人 (1982) 对玉米基因型在墨西哥旱作条件下的表现进行联合线性回归和聚类分析,在所有测试材料中,主栽玉米群体 Tuxpeño 具有小于 1.0 的回归系数和高于总平均值的产量水平。由于产量平均值与测试地点的降雨量表现相关,因而 Tuxpeño 的相对稳定性可以理解为对水分胁迫条件更好的适应性。进一步研究还表明, Tuxpeño 还具有较低的抗旱指数 (Fischer et al., 1976)。CIMMYT 最近的研究资料显示 (Vasal, 1997), 长期栽植于热带的 ETO. Tuxpeño、Pool、Suwan 等玉米群体,经改良组配成双交、三交和单交种后,由于抗旱性突出,可分别比对照种增产 20% ~ 26%、26% ~ 33% 和 40% ~ 53%。玉米引入我国已有 400 余年的历史,长期阔域种植下的人择和自择形成了抗旱性种质资源的丰厚基础。作者在进行玉米抗旱育种时,曾从渭北旱塬和内蒙旱区等地征集材料百余份,筛选鉴定后发现,这些分布于干旱、半干旱区的材料具有很强的抗(耐)旱性,经改良后已取得较好的育种成效。

由此说明,从经过选择和改良过的农艺种质资源中,可以筛选到抗旱的优良基因型。由于将外源抗旱基因导入高产品种复杂的遗传背景中去的工作仍存在难度,因此,直接从当代玉米野生近缘属及异源种质中寻求抗旱特性是不现实的(Castleberry et al., 1984; Blum et al., 1983; McWilliams et al., 1965),除非现有的适应性种质完全丧失了对胁迫的抗性。但从理论上讲,玉米亚种间种质聚合、渗入以及一些可能的异源种质的合成,将可能部分地作为今后育种的储备抗旱种质资源。

1.2 抗旱性遗传特点

1.2.1 产量性状的遗传

与无胁迫相比由于在干旱条件下子粒产量的遗传力降低,因此被认为选择效果不大(Rosielle and Hambin, 1981; Blum, 1988)。Johnson 和 Geadelmann(1989)报道,在水浇和中等水胁迫下子粒产量的选择与在干旱环境中的选择不但一样有效,而且可取得良好供水环境下较大的遗传进展。Arboleda Rivera 和 Compton(1974)、Fischer(1982)都曾报道了在干旱季节混合选择或轮回选择的子粒产量获得量不如在雨季的同样选择来的大。Boiaños(1996)等人解释产生这一现象的原因是由于随着试区旱胁迫的加剧,代表子粒产量遗传力的遗传方差比环境方差降低的更快,同时由于除产量外次级农艺性状干旱时的适应值和交互作用也影响了产量的选择效果(Blum, 1988; Ludlow, 1990)。Grume 等人(1987)则利用近等基因系证明了玉米单一性状的适应值对干旱的反应。已有的研究结果还表明(王泽立等, 1995),不同水分梯度控制下的玉米单株产量的遗传仍以加性效应为主。

由此看来,在设计玉米抗旱育种方案时,鉴于产量性状本身在不同水分环境下的遗传特点的一致性,对其遗传改进和产量潜力的选择宜在无胁迫下进行是可取的。

1.2.2 几个次级抗旱性状遗传

表 1 6 群体 3 水系条件下 50 个子代(S<sub>1</sub> - S<sub>3</sub>)试验中若干性状的平均遗传参数

| 性 状                       | 均数及离差     | 广义遗传力     | 与子粒产量<br>的遗传相关 | 干旱下与产量*<br>的表现型相关 |
|---------------------------|-----------|-----------|----------------|-------------------|
| 子粒产量(kg/hm <sup>2</sup> ) | 1.31±0.97 | 0.59±0.14 | -              | -                 |
| 株穗数                       | 0.73±0.26 | 0.54±0.12 | 0.73±0.12      | 0.73±0.19         |
| 穗粒数                       | 183±76.00 | 0.54±0.15 | 0.75±0.13      | 0.50              |
| 株粒数                       | 146±95.00 | 0.60±0.12 | 0.84±0.13      | 0.90              |
| 单粒重(mg)                   | 153±37.00 | 0.56±0.15 | 0.22±0.16      | 0.46              |
| 抽雄天数(d)                   | 84.5±7.30 | 0.80±0.08 | -0.47±0.18     | -0.40             |
| ASI(d)                    | 4.5±3.70  | 0.60±0.12 | -0.48±0.21     | -0.53             |
| 倒伏                        | -         | 0.55±0.13 | -0.48±0.22     | -0.08             |
| 叶卷曲                       | -         | 0.56±0.15 | -0.08±0.18     | -0.18             |
| 叶衰老率                      | -         | 0.58±0.11 | 0.07±0.18      | -0.11             |
| 叶角度                       | -         | 0.78±0.05 | 0.02±0.17      | 0.06              |
| 茎叶扩展率                     | -         | 0.56±0.12 | -0.11±0.29     | 0.10              |
| 冠层温度                      | -         | 0.27±0.05 | -0.22±0.11     | -0.27             |
| 雄穗分枝数                     | -         | 0.79±0.13 | -0.02±0.24     | -0.16             |
| 叶绿素含量                     | -         | 0.56±0.20 | 0.15±0.16      | 0.17              |
| 株高                        | -         | 0.70±0.40 | 0.29±0.21      | 0.02              |

\* 干旱条件下所有 S<sub>1</sub> 试验的均值。

既然在干旱条件下对产量的选择改良无效,能否利用次级性状的遗传变异在干旱下实现抗旱性的有效选择一直是关注的问题。Bolaños 和 Edmeades(1996)根据熟期、粒色和粒质地的

差异划分出6个适于热带低洼种植的玉米群体,用其 $S_1 - S_3$ 的3509个子代组成50个试验,在良好供水(WW)、中等或花后水胁迫(IS)和严重或花前后水胁迫(SS)三种水系状况下研究了若干抗旱性状的遗传(表1)。结果表明,尽管有些性状有相对高的遗传力,而且不同水系下子粒产量和性状的遗传相关与干旱条件下子粒产量和性状的表型相关在符号、大小上基本一致,但当干旱胁迫时,无一生理、形态性状表明水系状况的改善与子粒产量有关。子粒产量、穗粒数、单粒重的遗传方差随产量增加而增加,而ASI(Ahthesis - silking Intenval,散粉 - 抽丝间隔)和株穗数的方差则下降,子粒产量的遗传力通常随水分胁迫增加而下降,每穗粒数和单粒重的遗传力随水分胁迫也减少。ASI和每株穗数随水分胁迫增加和产量水平下降或提高或保持稳定。他们还指出,在优良群体中这些次级生理、形态性状不乏遗传变异,只是它们在水分胁迫下与子粒产量的相关较低。此类变异是由花期穗形成时的生物量分配决定的,因而很少与水分状况有关。

70年代以来,CIMMYT研究人员一直将ASI视为玉米抗旱育种的重要选择指标(Fischer et al., 1976; 1988; Bolaños and Edmeades, 1993, 1996)。已有的研究资料显示,产量和ASI的相关系数为 $0.77^{**}$ ,在 $S_1$ 子代中ASI从WW条件下的2.3 d提高到IS和SS条件下的4.6和8.3 d,证明了随水分胁迫加强时产量水平下降,ASI与产量的负相关显著。随着ASI从0提高到5 d,子粒产量降为不到它良好水平的20%,然后随ASI进一步增加,产量逐渐降为0。

在研究的次级生理、形态性状中,Bolaño等人证明在干旱条件下仅有ASI表现出与产量强烈且一致的遗传相关,而且在干旱时与产量的表型相关也最大( $r = -0.53$ )。ASI同子粒产量有相近的遗传力,并且ASI的变异占有所有试验的平均产量变异的70%。由此可以设想,如果ASI的遗传变异与分配到发育中穗的生物量有关而与作物水势的变化无关,那么利用周密设计的干旱处理作为选择环境对产量本身进行选择比在非胁迫条件下直接进行选择更为方便有效。

### 1.2.3 根系的遗传

根系经历了与植株同步的衰老历程,其变化在整个生长过程中都可观察到。因为直接观察根系的工作量大且投资多,所以对玉米根系的遗传研究较少。基于根系在玉米抗旱遗传育种的重要地位。研究者对此也进行了积极地探索。现有的研究资料证实(Blum, 1988; Westgate et al., 1985; Lorens et al., 1987),杂交后代的根系和根数目主要由一个亲本自交系的显性等位基因控制。根/冠重量比值可能由显性或隐性等位基因支配,但取决于所用的亲本自交系。抗旱性强的玉米杂交种在拔节、抽雄和收获期均可保持比不抗旱对照品种较高的根冠比值(王泽立等, 1995)。根长、根数目和根冠比三性状都存在基因的显性和加性效应,狭义遗传力中等。Fischer等人(1976)在经过3轮轮回选择后发现,干旱条件下产量最高的玉米群体,在120~150 cm土层内的根密度增加,水分利用率提高。熟期对生长速率和根长密度有影响,晚熟类型玉米根系较发达。因此,在抗旱育种实践中能够利用根系遗传中的基因显性或共显性作用是有很大潜力的。

### 1.2.4 ABA的遗传

激素脱落酸ABA与气孔透性或适应蛋白的表达相关,这在一些于抗旱有关的生理生化研究中论述较多,但也有人证明了它在玉米抗旱育种中的遗传稳定性。

采用墨西哥的Latente和欧洲的Anjon210、LG11玉米种,Thoday等人(1974)以两个独立的试验种于蛭石上,分别测定3种品种萎蔫与不萎蔫处理时玉米幼苗的自由ABA含量,证明ABA含量具有相当的稳定性。Ihsan(1982)和Sharma等人(1991)在自交 $S_3$ 、 $S_4$ 代用离体叶法对

ABA 积累量进行歧化选择,经数量统计后将常态分布中两极端个体选出,得到高含量 ABA 系和低含量 ABA 系,前者比后者可高出 1 倍。研究还表明,干旱胁迫条件下,ABA 含量高的自交系的产量高于 ABA 含量低的,两者杂交组配杂交种的 ABA 含量介于中亲偏低。回交数据表明,ABA 积累可能属简单遗传,由单隐性基因控制。Kahler 等人(1986)用  $F_2$  分离群体证明了 ABA 积累量也可能属数量性状遗传。但由于 ABA 的遗传稳定性好,亦可有较好的应用价值。

### 1.2.5 冠层温度的遗传

玉米群体蒸腾率的变异可反映在冠层温度上,干旱胁迫条件下降低中午冠层温度有利用避旱(Blum et al., 1982. Duncan, 1971; Turner, 1986)。Fischer 等人(1976)报道,胁迫下玉米冠层温度与子粒产量呈显著负相关( $r = -0.5 \sim -0.73^{**}$ ),群体 Tuxpeño Sequia 的 2 轮和 3 轮选择后的产量与低冠层温度( $C_3$  为  $-0.40^*$ ,  $C_3$  为  $-0.73^*$ )之间强烈相关形成明显不同的对照,而且 8 轮选择后的增益发现这些性状再无改变。Bolaño 等人(1996)的研究结果是,在所有水系下众多次级抗旱性状与子粒产量的相关性研究中仅有冠层温度( $-0.22 \pm 0.11$ )表现出与产量的遗传相关,但试验中的冠层温度广义遗传力仅有 0.27,似乎说明对其选择的有效性受世代间及环境影响较大。鉴于近年来已有“冷层玉米(冠层低温玉米)存在的报道和用红外温度计可以简便、快速地测定,预计该性状指标用于抗旱育种是有潜力的。CIMMYT 依此设计的 GIS 系统(地理情报系统)多年来一直用于确定抗旱玉米的适种地区似乎证明了它的有效性。

### 1.3 抗旱基因的表达和 QTL 检测

干旱可诱导玉米产生新的蛋白从而通过一系列生理生化过程而使其表现抗旱。目前报道已有热休克蛋白表达和渗透胁迫蛋白表达等。对此笔者认为,旱胁迫下首先由某些基因的诱导激活后,再依靠某些蛋白质的合成、降解机制以实现其抗旱功能,无论基因调控产生蛋白的表达形式和表达强度怎样,玉米植株体总是以消耗自身的能量和养分为代价而最终表现抗旱的,因此,这种抗旱性表达的“得”与“失”以及相关遗传行为尚需进一步研究。显然,与此相应的抗旱性结构基因的表达优于此类诱导性基因的表达,于是体外定向进行基因重组和改造,通过相应载体实现基因转移的生物技术得以较快发展,有望逐步地用于玉米抗旱育种。

玉米的 10 对染色体上存在许多抗旱基因位点(Lebreton et al., 1995),由此组成玉米抗旱的数性状位点(QTL)。采用分子生物技术分析鉴定控制 QTL 基因和分子标记间的连锁程度,即可确定与抗旱性状有关的 QTL。Heshan A.S. Agrama 等人(1996)利用 RELP 作为分子标记,在干旱条件下测定了影响玉米子粒产量、每株穗数和 ASI 的 QTL 的染色体区域。在两个重复的试验中,他们对耐旱  $\times$  不耐旱杂交获得的  $F_3$  家系的这些性状进行评价,在 70 个限制片断长度多态标记中的每一个基因型分类基础上,通过比较了  $F_3$  家系的平均表型性能,结果从这些标记中装配的遗传连锁图与以前的出版图完全一致,产量和其它性状间的表型相关很显著。在联合分析中发现显著影响耐旱性的染色体组区域的 1、3、5、6、和 8 号染色体上。对于产量共有 50% 的表型变异可通过这 5 个公认的 QTL 来解释。由此可以预见,随着诸如 AELP、SSR、RGA 和 TSH 等分子标记技术的采用,更多的与抗旱性有关的 QTL 位点将会被筛选标记,而且这种标记可以不受环境和季节的影响,并可通过自动、半自动化操作实现将抗旱基因组装到高产品种背景中,从而反过来不断地使玉米常规抗旱育种方法得以延伸和补充。

## 2 玉米抗旱育种策略与技术

### 2.1 一般育种策略

各种抗旱育种策略的区别,通常取决于问题的严重程度、逆抗条件下选择的能力和对作物

育种家有用的资源。根据文献报道,有以下4种玉米抗旱育种策略可资利用。

第一,先在非逆抗条件下选择产量。然后在水分梯度的环境条件(包括易干旱的环境)进行评价(Blum 1983)。这一方法假设高产材料中有耐旱基因,并且在某种组合里包括这2个性状的适当耐旱基因。Jensen(1983)的资料显示,用这种方法美国已经育成了优良的玉米杂交种。

第二,在逆抗条件下选择产量,最好在确定了品种在较适宜的环境里具有高产潜力之后进行选择(Blum 1983)。问题是基因型与环境互作较难区别。因为这样的环境里产量一般较低。Fischer(1982)曾报道玉米耐旱性选择的例证,在哥伦比亚经3轮雨季选择,雨季每轮增益为10.5%,旱季每轮增益为0.8%,而经3轮旱季选择后,雨季每轮的增益为7.5%,旱季的为2.5%。

第三,改良的逆抗选择性。是利用已知的或可能对干旱敏感的生理生化、形态指标或性状(Prsosns 1983),由于这些性状常常仅在温室和实验条件下检测,特别是对于一些生理生化指标属于玉米生长发育中的代谢中间产物,稳定性差,又缺乏与田间产量的明确相关,妨碍了其广泛应用。鉴于它提供了一个检测大量育种材料的方法,其应用价值仍不容忽视。

第四,由Martiniello提出的将田间和实验室干旱试验结合起来的两个轮回选择方案。其根据是培育抗性基因型轮回选择最能保证取得显著进展。其筛选方法为:首先在田间评价前用实验室方法预先筛选大量家系。其次,田间试验至少要在—缺水地区和另一处不缺水地区进行。评价在上述两种环境下基因型的产量和表现,还要考虑一些形态和生理性状。所选家系应重新组合,以便提高发现能将高产潜力和抗旱性结合起来的后代的机率。

## 2.2 杂交育种技术

通常情况下,杂交、选择和鉴定也是玉米抗旱杂交育种的主要环节。针对抗旱的特殊性,我们认为,在常规杂交育种程序的技术中应十分重视杂交后代处理和早代测验。系谱法在分离世代开始选株自交,但一次杂交后往往由于对于抗旱性状的遗传特点了解不够或选择压掌握不当,自交株的性状选择会使后代偏离抗旱目标,为此可在分离早代以抗旱材料为回交亲本,随即进行回交,然后再进行选择自交,这种系谱——回交法可起到事半功倍的效果。

早代测交的孰优孰劣人们早已熟知,就玉米抗旱育种而言,由于某些抗旱性状与产量的遗传相关和表型相关明显,遗传力来得大,早代测交后的优胜劣淘作用更明显。我们在进行玉米抗旱性遗传育种的超前研究项目中,采用以上杂交育种技术结合省区试的产量稳定性分析,历时5年8代,育成抗旱,高产玉米品种鲁玉14,通过省级品审会审定命名,取得较好成效。

当然,玉米的抗旱性是由遗传型决定的,不同材料在不同水系下的实际表现是与环境互化的结果。因此,育种者要根据特定地域采用最适研究方案,亦或寻求常规育种与其它生物技术的最佳结合点。

## 参 考 文 献

- 1 王泽立. 几个玉米杂交种及其亲本自交系的耐旱性研究初报. 山东农业大学学报, 1992, 23(3): 302-304
- 2 王泽立. 玉米耐旱性状遗传及对干旱的反应. 山东省节水农业研究论文汇编, 1995, 94-99
- 3 王泽立. 玉米不同抗旱品种的解剖结构观察. 山东省节水农业研究论文汇编, 1995, 49-51
- 4 王泽立. 耐旱丰产玉米自交系的水分控制试验. 山东省节水农业研究论文汇编, 1995, 51-53

(责任编辑:韩 萍)