

对奥帕克-2玉米(*Zea mays* L.) 胚乳透明度的目测选择与营养品质 改进的相互关系*

宋同明

兰伯特**

(北京农业大农学系)(美国伊利诺大学农学系)

提 要

根据对高油抗病奥帕克-2玉米综合种(Syn DO O₂)和优良系奥帕克-2综合种(Elite Syn O₂)自交一代与胚乳有关性状的平均数、遗传方差、遗传变异系数、遗传力和性状相关等参数的估计和分析,发现两个群体的胚乳透明度、籽粒容重、蛋白质含量、赖氨酸和玉米醇溶蛋白含量等所有被测性状都存在着巨大的遗传变异,而且多数性状之间存在着不同程度直接或间接的遗传相关。胚乳透明度和籽粒容重是度量奥帕克-2(O₂)基因位点修饰基因频率变化的重要指标,并不同程度地影响到与蛋白质数量和质量有关的化学成分上。胚乳透明度度量简单,遗传变异系数大,遗传力高,因而选择效率数倍乃至数十倍于其它被测性状,并和那些测试复杂的化学成分关系密切,因而,在高赖氨酸的奥帕克-2玉米育种中,对胚乳透明度的目测选择,可以作为判断修饰基因频率和某些化学成分的主要依据。

自从默茨^[9]发现隐性单基因奥帕克-2(Opague-2、O₂)可以显著地提高玉米蛋白质的赖氨酸含量以来,已有20年的历史。其间,O₂基因已被广泛地引入各种自交系、综合种和杂交种遗传背景,但至今未被人们广泛地接受,主要原因在于奥帕克-2玉米相对产量较低,易遭病虫害并存在与粉质胚乳结构固有特征有关的低出碴率等缺点^[4,7,8]。能否有效地克服这些缺点关系到奥帕克-2型高赖氨酸玉米能否在生产上推广的大问题。通过遗传育种的途径,筛选并积累O₂基因位点的修饰基因,从而产生类似于正常玉米的半透明或全透明型硬质胚乳的奥帕克-2高赖氨酸玉米,是目前被公认的克服O₂缺点的主要手段之一^[5,13,15,18]。

对于由O₂基因位点的修饰基因引起的透明或半透明奥帕克-2玉米的蛋白质组成,营养价值和遗传行为已有不少报道。一般说来,和完全不透明的O₂玉米相比,透明的硬质O₂玉米具有较高的蛋白质含量,但赖氨酸含量略低或者介于不透明O₂玉米和正常非O₂玉米之间,硬质O₂玉米的生物学价值也有类似的趋势^[2,3,5,11,15,18]。

O₂玉米籽粒的透明度从完全不透明至完全透明呈连续变异,说明O₂修饰基因的遗传是复杂的,是由微效多基因所控制。在遗传变量成分中,累加性遗传变量比显性变量更

*本试验于1982年完成于美国伊利诺大学农学系。

**美国伊利诺大学农学系植物遗传教授。

重要^[1,2,11]。细胞质成分似乎对胚乳透明度并无重大影响^[19]。

本试验的目的在于：(1)通过对两个奥帕克-2群体自交一代种子物理性状和与籽粒营养价值有关的几种化学成分的方差分析，来了解这些性状的变异性和遗传改良的可能性；(2)了解这些物理性状及与蛋白质品质有关的化学成分变化的相互关系，通过对籽粒透明度 S_1 表型轮回选择，探讨综合改进 O_2 玉米物理性状和化学成分的可能性。

材料和方法

本试验所使用的材料为高油抗病奥帕克-2综合种(以Syn DO O_2 表示)和优良系奥帕克-2综合种(以Elite Syn O_2 表示)。前者是通过回交转育途径得到的Syn DO的同型种,并经过一个周期 S_1 种子透明度的轮回选择。后者是由RN28 O_2 、R177 O_2 、Roh7NO $_2$ 、RMo17 O_2 等8个 O_2 自交系组成的21个最高产杂交种经过6代自由串粉而得到的综合种。

在两个群体1981年的随机自交果穗中各选择120个健康果穗,构成1982年的120个家系。每个群体设10个区组,每个区组包括12个家系,每个家系在区组内重复2次,重复内家系间随机排列,试验材料播种于美国伊利诺大学南农场。单行区,行长304厘米,行宽76厘米,株距34厘米,每小区自交7个果穗,从中选择5个完整无病穗取得资料,包括籽粒透明度、百粒重、籽粒容重等。然后把5个果穗样本混合,测定蛋白质含量、赖氨酸含量、自由氨基酸含量和玉米醇溶蛋白含量。

胚乳透明度是以100粒种子作样本,透明胚乳占整个胚乳的百分数,从0.0至5.0共分11个等级(0.0, 0.5, 1.0等),0.0级代表全不透明或少于5%的透明胚乳,5.0级代表90%以上的透明胚乳。籽粒容重是100粒种子的重量和体积的比值。蛋白质含量是通过近红外谷物品质分析仪测定的^[6];赖氨酸含量是使用TNBS法测定的^[12];自由氨基酸含量是使用茚三铜颜色反应测定的^[10,17];玉米醇溶蛋白含量是使用Coomassie Blue G染料吸附法完成的^[14]。

结果和讨论

从表1所列平均数可以看出,两个群体的赖氨酸含量比较接近,而且也比较高(分别为0.46%和0.45%)。两个群体的胚乳透明度都超过了50%(3.5级和2.7级)。而

表1 两个群体10个性状的平均数和变异范围

品 种	植株高度 (厘米)	胚乳透明 度 (0.0~ 5.0)	百粒重 (克)	籽粒容重 (克/厘 米 ³)	蛋白质含 量* (%)	自由氨基 酸含量** (%)	玉米醇溶 蛋白含量* (%)	赖氨酸含 量* (%)	醇溶蛋白 /蛋白质 (%)	赖氨酸/ 蛋白质 (%)
平 均 数										
Syn Do O_2	68.8	3.5	25.9	1.20	11.3	6.5	3.5	0.46	30.9	4.1
Elite Syn O_2	70.7	2.7	25.6	1.15	10.2	7.0	3.6	0.45	35.1	4.4
变 异 范 围										
Syn DO O_2	45.0~ 83.0	0.0~ 5.0	17.1~ 32.7	1.06~ 1.28	8.8~ 13.9	2.8~ 14.5	2.1~ 5.0	0.37~ 0.59	18.8~ 38.8	3.1~ 6.0
Elite Syn O_2	51.3~ 94.9	0.0~ 5.0	18.7~ 36.8	1.04~ 1.29	7.6~ 13.0	1.6~ 18.5	2.1~ 5.2	0.36~ 0.57	22.3~ 36.5	-

* 克蛋白质(或玉米醇溶蛋白、赖氨酸)/100克干物质 ** 克L-亮氨酸/100克蛋白质

Syn DO O₂, 由于经历了一个周期的S₁表现型轮回选择, 因而透明度比Elite Syn O₂ 高了0.8级。与透明度相联系, Syn DO O₂的籽粒容重和蛋白质含量也比Elite Syn O₂ 为高。

两个群体所有调查性状S₁家系平均数的遗传方差都达到或超过了0.01的显著标准(表2), 说明这些性状在两个群体中都存在着巨大的遗传变异。但是这些性状的变异范围和遗传变异系数却很不相同(表1、表2)。胚乳透明度的变异范围包括从完全不透明至完全透明的全部级别, 遗传变异系数高达25.3%(Syn DO O₂)和36.4%(Elite Syn O₂), 数倍于自由氨基酸以外的所有性状, 表明这种主要由修饰基因决定的胚乳透明度, 相对来说具有更多的遗传变异; 自由氨基酸含量也有较宽的变异范围和较高的遗传变异系数, 但该性状对籽粒品质的改进似乎并不重要^[10,17]。对籽粒品质改进的重要性状, 如蛋白质含量、赖氨酸含量和赖氨酸与蛋白质的比值, 都具有中等程度的遗传变异系数。但即使两个群体赖氨酸含量的下限, 也仍然远远高于普通玉米。以容重的遗传变异数最低, 说明以容重变化来度量胚乳物理性状和化学成分的变异程度, 并作为选择指标^[11], 效果可能不会很理想。

表2 两个群体10个性状的遗传方差和遗传变异系数

品 种	植株高度	胚乳透明度	百粒重	籽粒容重	蛋白质含量	自由氨基酸含量	玉米醇溶蛋白含量	赖氨酸含量	醇溶蛋白/蛋白质	赖氨酸/蛋白质
遗传方差										
Syn DO O ₂	27.51**	0.79**	5.93**	11.7 × 10 ⁻⁴	7.8 × 10 ⁻⁵	2.2 × 10 ^{-4**}	0.16**	6.9 × 10 ^{-4**}	4.61**	0.12**
Elite Syn O ₂	48.19**	0.95**	5.12**	8.9 × 10 ^{-4**}	5.2 × 10 ^{-5**}	4.8 × 10 ^{-4**}	0.13**	3.7 × 10 ^{-4**}	6.80**	-
遗传变异系数										
Syn DO O ₂	7.62	25.30	9.41	2.85	7.87	22.99	11.61	5.71	6.95	8.23
Elite Syn O ₂	9.82	36.39	8.86	2.58	7.09	31.26	10.07	6.29	7.44	-

**变量分析F测验1%的显著标准

表3所列遗传力和假定在20%的选择强度下的遗传进度, 反映了通过选择对被测性状遗传改良的可能性。两个群体相对应性状的遗传力很接近。在有关种子性状中, 胚乳透明度、百粒重、籽粒容重以及蛋白质含量具有较高的遗传力, 其次是自由氨基酸、玉

表3 两个群体10个性状的遗传力和遗传进度(假定选择率为20%)

	植株高度 (厘米)	胚乳透明度 (0.0~5.0)	百粒重 (克)	籽粒容重 (克/厘米 ³)	蛋白质含量 (%)	自由氨基酸含量 (%)	玉米醇溶蛋白含量 (%)	赖氨酸含量 (%)	醇溶蛋白/蛋白质 (%)	赖氨酸/蛋白质 (%)
遗传力(%)										
Syn DO O ₂	79	79	78	80	76	68	70	58	54	69
Elite Syn O ₂	85	74	72	75	72	72	66	44	54	-
遗传进度(绝对值, 选择率为20%)										
Syn DO O ₂	6.53	1.10	3.01	0.04	0.02	0.01	0.48	0.03	2.21	0.39
Elite Syn O ₂	8.28	1.18	2.70	0.04	0.01	0.03	0.05	0.02	2.70	-
遗传进度(相对值, 选择率为20%)										
Syn DO O ₂	9.4	31.5	11.6	3.7	0.2	0.2	13.6	6.1	7.2	9.6
Elite Syn O ₂	11.7	43.8	10.5	3.1	0.1	0.4	11.5	4.0	7.7	-

米醇溶蛋白含量和单位蛋白质中的赖氨酸含量；全籽粒赖氨酸含量和单位蛋白质中的醇溶蛋白含量具有中等程度的遗传力。胚乳透明度相对较高的遗传变异系数和遗传力，表明环境因素对该性状的变化影响甚小，因而选择的相对遗传进度数倍乃至数十倍于其它被测性状。

这里值得指出的是，我们对遗传力的估计值很可能比实际值为高。因为我们所依据的只是一年一地的资料，无法把基因型与环境的互作方差从遗传方差中消除。

我们的目标不是仅仅克服O₂玉米的个别缺陷，而是希望通过遗传育种的手段，对其主要农艺性状和蛋白质成分进行同步综合改良，因而对这些性状之间不论是一因多效或者连锁遗传所造成的表型和遗传相关都很感兴趣，特别是对那些度量简单的性状和那些测试复杂但十分重要的化学成分之间的相关。

表4列示了两个群体10个被测性状的表现型相关（对角线上方）和遗传相关。（对角线下方）。不难看出，在相关的方向和程度上，二者是非常一致的，只是在消除了环

表4 两个群体10个性状的表现型相关（对角线上方）与遗传相关（对角线下方）

	株高	胚乳透明度	百粒重	籽粒容重	蛋白质%	自由氨基酸%	玉米醇溶蛋白%	赖氨酸%	醇溶蛋白/蛋白质	赖氨酸/蛋白质
株高										
Syn DO		0.01	0.20*	-0.14	-0.08	0.17	-0.15	0.14	-0.13	0.15
Elite Syn		-0.07	-0.01	-0.16	-0.02	0.12	-0.05	0.05	-0.07	0.18
胚乳透明度										
SynDO	-0.06		-0.05	0.85**	0.53**	-0.43**	0.68**	-0.41**	0.50**	-0.80**
Elite Syn	-0.09		-0.23*	0.69**	0.44**	-0.21*	0.61**	-0.29**	0.39**	-0.76**
百粒重										
Syn DO	0.08	-0.07		-0.05	-0.42**	-0.01	-0.27**	-0.31**	0.01	0.14
Elite Syn	0.02	-0.37		-0.20*	-0.27**	0.05	-0.22*	-0.07	-0.05	0.15
籽粒容重										
Syn DO	-0.14	0.89	-0.04		0.47**	-0.38**	0.61**	-0.42**	0.46**	-0.76**
Elite Syn	-0.18	0.69	-0.39		0.38**	-0.29**	0.39**	-0.14	0.17	-0.54**
蛋白质%										
Syn DO	-0.08	0.57	-0.49	0.48		0.03	0.74**	0.27**	0.12	-0.69**
Elite Syn	0.06	0.48	-0.44	0.43		0.31**	0.60**	0.28**	-0.08	-0.79**
自由氨基酸%										
Syn DO	0.18	-0.49	0.01	-0.48	0.01		-0.32**	0.46**	-0.51**	0.32**
Elite Syn	0.14	-0.25	0.05	-0.31	0.31		-0.06	0.16	-0.32**	0.05
玉米醇溶蛋白%										
Syn DO	-0.15	0.76	-0.35	0.74	0.83	-0.35		-0.13	0.75**	-0.76**
Elite Syn	-0.06	0.69	-0.35	0.40	0.70	-0.32		-0.14	0.75**	-0.68**
赖氨酸%										
Syn DO	0.19	-0.53	-0.42	-0.59	0.27	0.62	-0.21		-0.48**	0.50**
Elite Syn	0.02	-0.37	-0.13	-0.11	0.30	0.09	-0.13		-0.42**	0.59**
醇溶蛋白/蛋白质										
Syn DO	-0.14	0.63	0.03	0.70	0.23	-0.61	0.74	-0.68		-0.47**
Elite Syn	-0.14	0.51	0.07	0.14	0.02	-0.32	0.73	-0.57		-0.28**
赖氨酸/蛋白质										
Syn DO	0.17	-0.91	0.17	-0.86	-0.75	0.43	-0.92	0.43	0.70	
Elite Syn	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

* 差异显著性在5%的机率标准

** 差异显著性在1%的机率标准

境干扰之后, 遗传相关系数一般都大于表型相关系数。在10个被测性状中, 株高和其余的9个胚乳性状几乎不存在任何相关, 而胚乳透明度和除百粒重以外的所有性状都存在着相关, 其中表现高度正相关的有籽粒容重和玉米醇溶蛋白含量, 中等正相关的有蛋白质百分数和单位蛋白质中的醇溶蛋白含量, 高度负相关的有单位蛋白质中的赖氨酸含量, 低度但是仍旧表现显著负相关的有赖氨酸和自由氨基酸含量。籽粒容重与其它性状的相关趋势与胚乳透明度的相关表现在Syn DO群体是完全一致的。在Elite Syn群体, 除赖氨酸和单位蛋白质中的醇溶蛋白含量外, 也是十分吻合的。蛋白质含量与玉米醇溶蛋白含量呈高度正相关, 但与单位蛋白质中的赖氨酸含量呈高度负相关; 自由氨基酸含量与其它成分间的相关关系不甚密切, 而且两个群体表现也不一致。考虑到自由氨基酸在O₂玉米蛋白质组成中所占份额不大, 故在处理透明型O₂玉米育种问题时, 对它的多寡不必考虑太多。玉米醇溶蛋白含量与胚乳透明度、籽粒蛋白质含量和单位蛋白质中的醇溶蛋白含量呈高度正相关, 但与单位蛋白质中的赖氨酸含量呈高度负相关。

基于上述性状间的相互关系, 并考虑到前人的有关研究^[16], 我们可以初步设想, 奥帕克-2修饰基因在生理上的主要作用之一, 似乎是促进O₂玉米所特有的小型胶蛋白体的合成。这些小型胶蛋白体与基质蛋白相结合, 并充填了淀粉粒, 形成较为致密的结构, 增加了胚乳密度, 提高了容重, 改善了透光性, 表现出透明的类似于正常玉米胚乳的特征。所以胚乳透明度和籽粒容重都是O₂修饰基因存在与变化的反映。但籽粒透明度度量简单, 变异系数大, 遗传力高, 因而选择效率要比容重高得多。不过, 仅以透明度作为唯一的选择标准, 将会最终引起赖氨酸含量的下降^[17], 从而导致蛋白质品质的降低。因此, 在选择透明型O₂玉米的同时, 还应当进行必要的赖氨酸分析。

参 考 文 献

- [1] Bjarnason, M., W. G. Pollmer, and D. Klein. 1976. Inheritance of modified endosperm structure and lysine content in opaque-2 maize. I. Modified endosperm structure. *cereal Res. Commun.* 5: 401.
- [2] Bjarnason, M., W. G. Pollmer, and D. Klein. 1977. Inheritance of modified endosperm structure and lysine content in opaque-2 maize. II. Lysine content. *Cereal Res. Commun.* 5: 49.
- [3] Dudley, J. W., R. J. Lambert, and D. E. Alexander. 1971. Variability and relationships among characters in *Zea mays* L. synthetics with improved protein quality. *Crop Sci.* 11: 512
- [4] Gupta, S. C., Asnani, V. L., and Khare, B. P. 1970. Effect of the opaque-2 gene in maize (*Zea mays* L.) on the extent of infection by *Sitophilus oryzae* L. *J. Stored Prod. Res.* 6: 191.
- [5] Gupta, H. O., M. L. Lodha, D. K. Rastogi, J. Singh, and S.L. Mehta. 1979. Nutritional evaluation of hard endosperm opaque-2 maize (*Zea mays* L.). *J. Agric. Food Chem.* 27: 390
- [6] Hymowitz, T., Dudley, J. W., Collins, F. I., and Brown, C. M. 1974. Estimations of protein and oil concentration in corn, soybean, and oat seed by near-infrared light reflectance. *Crop Sci.* 14: 713.
- [7] Lambert, R., Alexander, D. E., and Dudley, J. W. 1969. Relative performance of normal and modified protein (opaque-2) maize hybrids. *Crop Sci.* 9: 242.
- [8] Loesch, P. J., Jr., Foley, D. C., and Cox, D. F. 1976. Comparative resistance of opaque-2 and normal inbred lines of maize to ear-rotting pathogens. *Crop Sci.* 16: 841.
- [9] Mertz, E. T., Bates, L. S., and Nelson, O. E. 1964. Mutant gene that changes protein composition and increases lysine content of maize endosperm. *Science.* 145: 279.
- [10] Misra, P. S., Mertz, E. T., and Glover, D. V. 1975. Studies on corn proteins. V. Free amino acid content of opaque-2 double mutants. *Cereal Chem.* 52: 844.
- [11] Motto, M., 1979. Heritability and interrelations of seed quality and agronomic traits in a mo-

- difier opaque-2 synthetic variety of maize (*Zea mays* L.) . *Maydica* 24 : 193.
- [12] Obi, I. U., 1982. Application of the 2, 4, 6. trinitrobenzene-1- sulfonic acid (TNBS) method for determination of available lysine in maize seed. *Agri. Biol. Chem.* 46 : 15.
- [13] Paez, A. V., Hehn, J. L., and Zuber, M. S., lysine content of opaque-2 maize Kernels having different phenotypes. *Crop Sci.* 9 : 251.
- [14] Read, S. M., and Northcote, D. H. 1981. Minimization of variation in the response to different proteins of the coomassie Blue G Dye-Binding Assay for protein. *Anal. Biochem.* 116 : 53.
- [15] Robutti, J. L., Hoseney, R. C., and Deyoe, C. W. 1974. Modified opaque-2 corn endosperms I. Protein distribution and amino acid composition. *Cereal Chem.* 51 : 163.
- [16] Robutti, J. L., Hoseney, R. C., and Wassom, C. E. 1974. Modified opaque-2 corn endosperms. I. Structure viewed with a scanning electron microscope. *Cereal Chem.* 51 : 173.
- [17] Sung, T. M., and Lambert, R. J. 1982. Ninhydrin color test for screening modified endosperm opaque-2 maize. *Cereal Chem.* 60 : 84.
- [18] Vasal, S.K. 1975. Use of genetic modifiers to obtain normal type kernels with opaque-2 gene. pp. 197~216. In *High Quality Maize*. Dowden, Hutchinson, and Ross, Inc. Stroudsburg, Pennsylvania.
- [19] Wessel-Beaver, L., and Lambert, R. J. 1982. Genetic control of modified endosperm texture in opaque-2 maize. *Crop Sci.* 22 : 1095.

THE RELATIONSHIP BETWEEN THE VISUAL SELECTION FOR ENDOSPERM
TRANSLUCENCE AND THE IMPROVEMENT OF NUTRITIONAT QUALITY
IN OPAQUE-2 MAIZE (*ZEA MAYS* L.)

Song Tongming

(*Agronomy Department of Beijing Agricultural University*)

R. J. Lambert

(*Agronomy Department of Illinois University, USA*)

ABSTRACT

Based on the estimates of means, genetic variances, genetic coefficients of variation, heritabilities, and correlations among characters of 51 families of synthetic D. O. opaque-2 and Elite Synthetic opaque-2, there was considerable genetic variability for the traits: degree of endosperm translucence, kernel density, protein content, lysine and zein content, etc. Most of the traits were correlated with each other. The degree of endosperm translucence and kernel density are two main indicators in measuring modifier gene frequency of opaque-2 gene locus and have important influence on the chemical components related to the protein quantity and quality. Moreover, the degree of endosperm translucence is a simpler measurement, which has a larger genetic coefficient of variation and higher heritability. Therefore, its response to selection should be greater than to other traits. Endosperm translucence was related with other chemical components. In a breeding program of high lysine opaque-2 maize, the visual selection for endosperm translucence can be used as a main selection criterion in altering the opaque-2 modifier gene frequency and some chemical components.