

热带温带玉米群体产量性状遗传力及遗传方差分量的剖析

梁文科^{1,2}, 张世煌⁴, 戚廷香², 邱法展¹, 度洪章³, 刘永忠¹, 郑用珪¹, 徐尚忠¹

(¹华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070; ²中国农业科学院棉花研究所, 安阳 455112;

³湖北省十堰市农业科学院, 十堰 442000; ⁴中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要:【目的】评估 2 个热带群体和 7 个温带群体的育种价值, 并在这些群体之间寻找新的杂种优势模式, 为利用这些种质提供有用的科学信息。【方法】采用 9 个群体的双列杂交设计, 得到 36 个杂交组合; 2002~2003 年分别在河南省安阳和湖北省十堰进行田间鉴定, 获取产量相关性状的试验数据, 用混合线性 (AD) 模型和 MINQUE (1) 法 (minimum norm quadratic unbiased estimation, 最小范数二阶无偏估算法) 对各性状遗传力、遗传方差分量及其占总表型变异的比率、群体的加性遗传效应和显性遗传效应进行剖析。【结果】联合分析结果显示: 各性状的大多数遗传效应值都达到显著 ($P \leq 0.05$) 或极显著水平 ($P \leq 0.01$)。各遗传方差分量的效应对小区产量贡献大小是显性 > 显性与环境互作 > 加性与环境互作 > 加性; 各性状狭义遗传力大小为穗行数 > 行粒数 > 穗长 > 出籽率 > 百粒重 > 小区产量, 加性效应最好的 4 个群体是 Suwan1 (31.69)、Stay green c4 (25.44)、WBM C4 (14.15) 和中综 4 号 (10.29); 而显性效应比较好的 4 个组合为 3×6 (883.65)、1×3 (572.20)、1×2 (404.2376) 和 6×7 (384.59)。【结论】在温带玉米育种中 Suwan1 和 Stay green c4 是最有利用价值的外来种质, 它们都与 BSSS C9 构成杂种优势模式。在育种实践中, 可以把 Suwan1 和 Stay green c4 杂交重组, 并与 BSSS C9 构成一对温带和热带种质的杂种优势模式, 可以进一步进行相互轮回选择。

关键词: 玉米; 遗传力; 遗传方差分量; 加性遗传效应; 显性遗传效应; 混合线性 (AD) 模型

Dissection of Heritability and Genetic Variance Components for Yield Traits in Tropical and Temperate Maize Populations

LIANG Wen-ke^{1,2}, ZHANG Shi-huang⁴, QI Ting-xiang², QIU Fa-zhan¹, TUO Hong-zhang³,

LIU Yong-zhong¹, ZHENG Yong-lian¹, XU Shang-zhong¹

(¹National Key Laboratory of Crop Improvement, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070; ²Cotton Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Anyang 455112; ³Shiyan Academy of Agricultural Science, Shiyan 442000;

⁴Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: 【Objective】The objectives of this study were: 1) to assess the breeding potential of maize populations including 2 of tropical origin and 7 of temperate origin; 2) to find a new heterotic pattern among the 9 populations. 【Method】A 9-parent diallel was formed by Griffing IV and 36 crosses were obtained. The populations *per se* and crosses were evaluated in two different environments (Anyang of Henan Province and Shiyan of Hubei Province) during 2002-2003. Data for ear length (EL), number of rows per ear (RPE), number kernels per row (KPR), a hundred-kernels weight (HKW), ratio of kernels weight to the ear weight (RKW) and plot-kernels weight (PKW) were analyzed using a mixed (AD) model and MINQUE(1) methods; The heritability and genetic variance components for EL, RPE, KPR, HKW, RKW and PKW were estimated. The additive genetic effects for the populations and dominance genetic effects for the crosses were calculated. 【Result】The parameters for almost all the traits concerned across the environments showed significant ($P \leq 0.05$) or highly significant ($P \leq 0.01$). Considering PKW that the ratio of genetic variance components to total variances are ranked as dominance > dominance × environment > additive × environment >

收稿日期: 2005-03-10; 接受日期: 2006-05-12

基金项目: 农业部引进国际先进农业科学技术计划重大国际合作项目 (2003-Q03) 资助

作者简介: 梁文科(1960-), 男, 辽宁大连人, 副研究员, 博士研究生, 研究方向为玉米遗传育种。E-mail: liangwk@gmail.com。通讯作者徐尚忠(1944-), 男, 湖北黄梅人, 教授, 硕士, 研究方向为玉米遗传育种。E-mail: maizexushangzhong@yahoo.com.cn

additive; The estimated of narrow sense heritability are sequenced as RPE > KPR > EL > RKW > HKW > PKW. Concerning the additive and dominance effects for PKW that the top 4 populations are 1 (Suwan1), 6 (Stay green c4), 5 (WBM C4) and 9 (Zhongzong4), while the best 4 crosses are graded as 3×6 (BSSS C9×Stay green C4) > 1×3 (Suwan1×BSSS C9) > 1×2 (Suwan1 ×BS16) > 6×7 (Stay green C4×Liaolü population). 【Conclusion】 This study provided helpful information for utilizing exotic germplasm in temperate breeding program, Suwan1 and Stay green c4 are very promising exotic germplasm, which with BSSS C9 must be performing a powerful heterotic pattern. Furthermore, it is useful in practical breeding to make a combination between Suwan1 and Stay green c4, which performs a new heterotic pattern with BSSS C9 between tropical and temperate maize germplasm. Reciprocal recurrent selection (RRS) scheme should be used in the future.

Key words: Maize (*Zea mays* L.); Heritability; Genetic variance components; Additive genetic effect; Dominance genetic effect; Mixed (AD) model

0 引言

【本研究的重要意义】玉米是杂种优势利用最为成功的作物之一, 经历了双交种, 三交种和单交种的演变过程, 使中国玉米的总产量由 1952 年的 0.1685 亿公斤提升到 1992 年的 1.0082 亿公斤, 增长了 4.98 倍。其中品种改良的贡献大约为 40%^[1], 说明优良品种在玉米生产中占有重要位置。优良品种的出现依赖于丰富的种质资源。对种质进行遗传研究, 特别是对其产量构成因素的遗传力、遗传方差组成成分以及基因作用方式开展研究具有实际意义, 不但可以提高育种工作的预见性、减少盲目性, 而且能为选择适当的育种策略提供科学依据。【前人研究进展】20 世纪 80 年代以来, 国内外学者对玉米种质进行了大量的研究^[2-15], 普遍认为生产上利用的玉米种质基础过于狭窄, 存在着遗传脆弱性, 具有潜在的生态风险。对玉米种质进行扩增, 开发新的杂种优势模式已成为玉米育种界的共识。发掘地方种质和引进外来种质是种质扩增的基本途径。热带地区的玉米种质是温带地区玉米育种的天然资源宝库, 从热带地区引进玉米种质, 研究它们与本地适应种质的杂种优势关系及其遗传基础, 有望筛选得到新的杂种优势类群。中国的玉米种质扩增计划, 先后引进了数十个热带亚热带玉米基因库 (gene pools) 和玉米群体 (populations), 并进行了数轮适应性改良, 有些外来群体基本适应温带的环境条件, 可以进一步研究利用。对玉米群体间或自交系间的配合力和 F₁ 杂种优势表现的研究比较多^[3-8,10-13]; Goodman^[16]报道美国利用外来玉米种质在 1984 年至 1996 年的 13 年间增加了 3 倍, 有一些具有部分外来种质和 100% 外来种质的自交系与本地适应的种质杂交, 在产量上已达到和超过当地的商业杂交种。Preciádo^[17]对合成的半外来种质用来自不同杂种优势群 (瑞德和兰卡斯特) 的自交系做测验种进行适

应性改良, 在改良的过程中有效地保持了杂种优势模式。Dudley 等^[18]采用 RFLP 分子标记和罗杰斯遗传距离进行了自交系杂种优势群的划分, 其结果与系谱提供的结果一致。李玉玲等^[19]采用 Dudley 方法分析了利用南斯拉夫 9 个玉米自交系改良中国优良杂交种的遗传潜势、利用方法和需要改良的穗部性状。Habtamu^[20]认为玉米育种的方法、选择效率以及成功与否都依赖于种质资源的正确选择, 而农艺性状的配合力分析能为选择合适的亲本种质提供有用的信息。GCA (一般配合力) 和 SCA (特殊配合力) 是分别估计加性和非加性基因效应的比较好的遗传参数。同时指出一些性状的 GCA 和 SCA 与年份之间存在显著的互作效应。

【本研究的切入点】由于玉米群体亲本产量构成性状遗传变异的原因和基因作用方式的研究较少; 本研究是在适应性改良的基础上, 对 9 个热带温带玉米群体产量性状的遗传力和遗传方差分量进行剖析。【拟解决的关键问题】了解玉米群体产量性状遗传变异的来源和各项遗传方差分量占总变异的比率及其遗传力表现, 并对 9 个群体及其组合的加、显遗传效应进行估计最后对其育种价值做出评估; 为有效组织和利用这些种质的有利等位基因提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与试验设计

根据 9 个来自热带亚热带或温带玉米群体的主要特性 (表 1) 于 2001 冬在华中农业大学南宁基地配制了 9×9 双列杂交组合。每个群体种植 160 株以上, 每个组合杂交 32 个果穗, 收获后晒干, 等量混合同一组合的种子; 2002~2003 年在河南省安阳中棉所玉米试验基地和湖北省十堰农业科学院玉米试验基地进行田间鉴定。试验采用随机区组设计, 2 行区, 行长 5 m, 4 次重复, 行距 0.66 m, 株距 0.33 m; 田间常规管理。

表 1 9 个热带温带玉米群体及其主要特性

Table 1 Major characteristics of nine tropical and temperate maize populations

群体代号 Code	名称 Name	粒色 Kernel colour	熟期组 Maturity	类型 Type	来源 Origin
1	Suwan1	黄 Yellow	晚 Late	热带 Tropical	泰国 Thailand
2	BS16	黄 Yellow	早 Early	温带 Temperate	ETO
3	BSSS C9	黄 Yellow	早 Early	温带 Temperate	美国 USA
4	Lancaster	黄 Yellow	早 Early	温带 Temperate	美国 USA
5	WBM C4	黄 Yellow	晚 Late	温带/热带合成群体 Tropical/temperate compound	中国 China
6	墨白 961 Stay Green C4	白 White	晚 Late	热带 Tropical	CIMMYT
7	辽旅群体 Liaolu population	黄 Yellow	中 Mediate	温带, 地方群体 Temperate, local	中国 China
8	憨头苞谷 Hantou corn	黄 Yellow	中 Mediate	温带, 地方群体 Temperate, local	中国 China
9	中综 4 号 Zhongzong4	黄 Yellow	中 Mediate	温带, 合成群体 Temperate, compound	中国 China

1.2 统计分析

采用朱军教授提供的混合线性模型统计分析软件^[21-24], 选用 AD 模型, 用 MINQUE (1) 法对各项方差分量进行剖析; 其模型为 $y_{ij} = \mu + A_i + A_j + D_{ij} + \varepsilon_{ij}$, 其中 y_{ij} 为第 i 个亲本和第 j 个亲本杂交后代的观测值, A_i, A_j 为加性效应 (GCA), $A_i, A_j \sim (0, \sigma^2_A)$; D_{ij} 为亲本 $i \times j$ 后代的显性效应 (SCA), $D_{ij} \sim (0, \sigma^2_D)$; ε_{ij} 为剩余效应, $\varepsilon_{ij} \sim (0, \sigma^2_\varepsilon)$ 。方差分量估计值及其标准误用 Jackknife 方法对试验区组进行抽样而算得。

2 结果与分析

2.1 各性状遗传方差分量剖析

群体产量相关性状遗传方差组成分析结果 (表 2): 各性状的各项遗传方差分量均达到显著 ($P \leq 0.05$) 或极显著水平 ($P \leq 0.01$)。就穗长 (EL) 而言, 遗传变异的来源主要为显性方差分量 (0.5272), 其次为显性与环境互作方差分量 (0.3555) 和加性方差分量 (0.3476), 而加性与环境互作最小 (0.2057); 占总变异的比率分别为 17.29%、11.61%、11.36% 和 6.7%。穗行数 (RPE) 是以加性方差分量为主 (0.2558), 显性与环境互作和加性与环境互作次之, 分别为 0.1885 和 0.1440, 显性方差分量最小 (0.439), 占总变异比率分别为 26.38%、19.44%、14.85% 和 4.53%。行粒数 (KPR) 是显性遗传方差分量达到最大 (2.003), 加性遗传方差分量次之 (1.73), 显性与环境互作和加性与环境互作分别为 1.1649 和 1.0521, 居第三和第四位, 占总表型变异比率分别是 19.06%、16.44%、11.09% 和 10.01%。对百粒重而言显性和显性与环境互作的遗传方差分量比较大, 分别达到 2.60 和 2.44, 而加性和加性与环境互作较小分别为 0.79 和 0.39。占总

变异的比率分别为 30.2% 和 28.37%、9.16% 和 4.43%。出籽率的各项遗传方差分量都较小, 加性、显性、加性与环境互作和显性与环境互作的方差分量占总表型变异的比率分别为 9.9%、7.63%、5.8% 和 11.68%。加性方差分量比率较大的性状有穗行数 (26%), 行粒数 (16.4%) 和穗长 (11.3%); 显性方差比率较大的性状有小区产量 (35.1%), 百粒重 (30.2%), 几乎是穗长 (17.2%) 行粒数 (19.1%) 的 2 倍; 在遗传方差与环境互作方面, 小区产量和百粒重的显性与环境互作较大, 分别达到 29.7% 和 28.3%, 穗行数次之为 19.4%, 其他性状较小, 但也达到 10% 左右。同时, 穗行数, 行粒数加性与环境互作较大, 分别为 14.8%、10.4%、10.01% 和 11.4%。小区产量的遗传变异主要来源于显性方差分量, 其次是显性与环境互作方差分量, 分别占总表型变异的 35.16% 和 29.73%; 而加性, 加性与环境互作的方差分量较小, 分别仅为 0.18% 和 4.3%。说明玉米亲本群体 F_1 的产量表现绝大部分是由于双亲基因的显性效应和显性与环境互作效应决定的。暗示玉米 F_1 产量表现受环境影响较大, 在玉米杂种优势利用中品种的适应性和稳定性至关重要的。在从外来玉米群体中分离自交系过程中, 加性方差较大的性状, 采用系谱法进行改良比较有效, 而对显性方差为主的性状应以利用杂种优势为主。

2.2 各性状遗传力分析

在外来玉米群体育种价值评价中, 对群体亲本相关性状遗传力的了解, 有助于选用不同的育种策略, 这对特定性状的改良很有意义。狭义遗传力的大小反映了变异可以真实遗传的部分, 在育种中早代选择有效。群体亲本产量相关性状广义遗传力和狭义遗传力及其与环境互作的分析结果 (表 3): 除小区产量外,

各性状都达到显著 ($P \leq 0.05$) 或极显著 ($P \leq 0.01$) 水平; 狭义遗传力变化幅度在 9.13%~26.38% 之间, 穗行数表现最高为 26.38%, 行粒数次之 (16.44%), 穗长排第三 (11.36%), 出籽率和百粒重分别为 9.97% 和 9.13%。广义遗传力的变异幅度在 39.41% 和 17.60% 之间, 百粒重的广义遗传力最高 (39.41%); 行粒数和小区产量次之, 分别为 35.51% 和 35.34%; 穗长为 28.65%; 出籽率为 17.60%。研究结果还显示各性状遗传力与环境互作效应也达到极显著水平。其一, 狭义遗传力与环境互作效应的变异幅度为 4.32%~14.85%, 其中穗行数和行粒数比较大分别为 14.85% 和 10.01%, 而穗长、出籽率、百粒重和小区产量比较小分别为 6.72%、5.86%、4.43% 和 4.32%。其二, 广义遗传力与环境互作效应变异幅度为 17.55%~35.29%, 其中穗行数、小区产量和百粒重的互作效应比较大, 分别为 34.29%、34.1% 和 32.8%, 而行粒数、穗长和出籽率的互作效应比较小分别为 21.1%、18.3% 和 7.5%。暗示在育种中不能忽视目标性状遗传力与环境

的相互, 互作效应的大小反应了性状遗传力表达的稳定性; 不同性状的遗传力与环境互作的强弱不同。这对选育一般适应性和特殊适应性品种有参考价值。为培育适应性广的品种, 穿梭育种 (不同地区的育种协作) 策略值得提倡。遗传力大的性状, 在品种改良中应采用系谱法对有利变异加以固定, 而遗传力小的性状则更适合采用轮回选择策略逐步提高有利等位基因频率, 使基因加性效应得到积累。

2.3 亲本群体加性效应分析

9 个亲本群体的加性效应分析结果 (表 4) 表明, 不同群体各性状之间加性效应大多数表现为显著 ($P \leq 0.05$) 或极显著水平 ($P \leq 0.01$)。小区产量的加性效应变异幅度为 -34.61~31.69; 其中群体 1 (Suwan1)、群体 6 (Stay green c4 或墨白 961 C4)、群体 5 (WBMC4) 和群体 9 (中综 4 号) 的小区产量表现为正向效应, 分别为 31.69、25.44、14.15 和 10.29。在育种中应考虑优先利用; 虽然都表现为正效应, 但是其构成原因不全相同, 表现最大正效应的群体 1 (31.69) 是因为

表 2 产量性状各遗传方差分量及其占总表型变异比率分析表

Table 2 Dissection of genetic variance components and ratio to the V_p of each yield traits

方差分量 (方差分量比率)	穗长	穗行数	行粒数	百粒重	出籽率	小区产量
Variance component (ratio to V_p)	EL	RPE	KPR	HKW	RKW	PKW
加性 V_A	0.3476**	0.2558*	1.7278**	0.7867**	6.6e-005**	955.553**
加性 V_A/V_p	0.1136**	0.2638**	0.1644**	0.0916	0.099**	0.0018
显性 V_D	0.5292**	0.0439**	2.0030**	2.5979**	5.10e-005**	183254.0**
显性/总 V_D/V_p	0.1729**	0.04532**	0.1906**	0.3026**	0.0763**	0.3516.0**
加性×环境 V_{AE}	0.2057**	0.1440**	1.0521**	0.3805**	3.92e-005**	22556.6**
加性×环境/总 V_{AE}/V_p	0.0672**	0.1485**	0.1001**	0.04432*	0.0586**	0.04328*
显性×环境 V_{DE}	0.3555**	0.1885**	1.1649**	2.4360**	7.81e-005**	154952.0**
显性×环境 V_{DE}/V_p	0.1161**	0.1944**	0.1109**	0.283707**	0.1168	0.2973**
机误 V_e	1.6222*	0.3372**	4.5561**	2.3852**	0.0004**	159390.0**
机误 V_e/V_p	0.5301**	0.3478**	0.4337**	0.27779**	0.6484**	0.3058**
总变异 V_p (Pheno.)	3.0604**	0.9696**	10.504**	8.5864**	0.0006**	521108.0**

*,**表示在 0.05, 0.01 水平显著。下同 The same as below

EL=ear length, RPE=rows per ear, KPR=kernels per row, HKW=hundred-kernel weight (HKW), PKW=plot-kernel weight. RKW = ratio of kernels weight to the ear weight. The same as below. *,** significantly different at 0.05, 0.01 probability level, respectively

表 3 各产量性状遗传力分析表

Table 3 Dissection of heritability of each yield traits

遗传率	穗长	穗行数	行粒数	百粒重	出籽率	小区产量
Heritability	EL	RPE	KPR	HKW	RKW	PKW
狭义遗传力 (N)	11.36**	26.38**	16.44**	9.13**	9.97**	0.18
Heritability (N)						
广义遗传力	28.65**	30.91**	35.51**	39.41**	17.60**	35.34**
Heritability (B)						
狭义遗传力与环境互作	6.72**	14.85**	10.01**	4.43**	5.86**	4.32*
Heritability (NE)						
广义遗传力与环境互作	18.33**	34.29**	21.10**	32.80**	17.55*	34.06**
Heritability (BE)						

表 4 亲本各性状加性效应分析表

Table 4 Dissection of additive effects of traits in each parents

群体代号 Code	穗长 EL	穗行数 RPE	行粒数 KPR	百粒重 HKW	出籽率 RKW	小区产量 PKW
1	0.37**	-0.08	0.46**	0.39**	-0.0073**	31.69**
2	-0.27**	-0.58**	-1.54**	0.60**	-0.0001	-34.61**
3	-0.49**	0.73**	-0.91**	-0.86**	0.0052**	-18.39**
4	0.42**	-0.06	0.88**	-0.79**	-0.0042*	-10.62*
5	0.37**	-0.25**	0.99**	0.39**	0.0037**	14.15**
6	0.54**	0.16**	1.09**	-0.48**	-0.0097**	25.44**
7	-0.46**	0.18**	-0.69**	0.06	0.0067**	-3.79
8	-0.22**	0.02	-0.32*	-0.25**	0.0024*	-14.15*
9	-0.26*	-0.13**	0.03	0.91**	0.0033	10.29*

它具有极显著的穗长、行粒数和百粒重正向效应，即表现为增加穗长、行粒数和百粒重的作用；群体 6 (25.44) 是因为它的穗长、穗行数和行粒数表现为极显著的正向效应，特别是行粒数的效应比较突出达到 1.09。群体 5 (14.15) 是因为各产量构成因素比较协调，除行粒数外，都表现出极显著的正向效应；群体 9 (10.29) 则是因百粒重而取胜。特别是群体 1 和群体 6 都表现出较高的正向加性效应。而一般配合力主要是由基因的加性遗传效应产生的，所以，群体 1 和 6 具有较高的育种利用价值，与李新海等关于墨白 961 (群体 6) 一般配合力比较高的研究结果一致^[3]。

群体 2 (BS16)、群体 3 (BSSS C9)、群体 8 (憨头苞谷)、群体 4 (Lancaster) 和群体 7 (辽旅群体) 的小区产量表现为显著 ($P \leq 0.05$) 或极显著水平 ($P \leq 0.01$) 的负向加性效应，都表现为降低产量。不同群体减产原因不同，群体 2 是属于热带的 ETO 种质，在本试验中其产量表现为最大的负向加性效应，主要是因为果穗太小；而群体 3 和群体 8 是因为穗行数和百粒重比较差；群体 4 是由于百粒重和穗行数不佳而减产；群体 7 主要因为果穗比较短而表现较差。这些都说明了群体亲本产量表现的复杂性。不同群体的高产表现可能具有不同的增产原因。同理，不同群体的低产表现也可能由不同的减产原因造成的。这给品种改良提供了多种选择途径。在温带玉米育种中如何有效利用这些温带种质和外来种质，是值得深入研究的问题。选择最佳种质比选择改良方法更重要，正如张启发所说，育种基础材料的选定就已经为遗传增益划了上限。例如，要对某一个自交系的行粒数进行改良，选择群体 6 比选择群体 2 作为供体要合理的多，这是因为在这 9 个群体中前者具有最大的行粒数正向加性效应，后者具有最大的负向加性效应。

2.4 群体亲本间组合的显性效应分析

群体亲本间各组合的显性效应分析结果 (表 5)：17 个组合小区产量达到显著 ($P \leq 0.05$) 或极显著水平 ($P \leq 0.01$) 的正向效应，有 13 个组合正的显性效应较大 (> 300)，变异幅度为 309.37~833.64，它们是 1×2 (404.2376)、1×3 (572.20)、1×7 (356.20)、1×8 (327.52)、2×3 (330.24)、2×6 (309.37)、2×8 (327.31)、3×6 (883.65)、3×7 (314.83)、3×9 (361.80)、4×6 (315.03)、6×7 (384.59) 和 7×8 (373.46)。其中 4 个组合有群体 1 (Suwan1)、4 个组合有群体 2 (BS16)、5 个组合有群体 3 (BSSS C9)、1 个组合有群体 4、4 个组合有群体 6 (Stay green C4)、4 个组合有群体 7 (辽旅群体)、2 个组合有群体 8 (憨头苞谷) 以及 1 个组合有群体 9。表现最好的两个组合是 3×6 和 1×3，小区产量显性效应分别达到 883.64 和 572.20，远远高于其它组合，都是以百粒重和穗粒数占优势，说明与百粒重和穗粒数有关的有利等位基因频率比较高。其余的组合表现一般，有正或负的显性效应，变异幅度在 -441.60 和 261.39 之间，其中 1×6 (-441.60)、4×5 (-179.95)、1×5 (-139.58) 和 2×4 (-136.73) 表现出较大的负向显性效应。值得注意的是群体 1 和 6，都来源于热带地区，属于非瑞德杂种优势群，又都与群体 3 具有非常高的正向显性效应。群体 1×群体 3 的模式与 Micheline 和 HallauerV13(S) C4 (来自 BSSS 种质) 是最有潜力的组合模式^[25]。群体 1×群体 6 的模式与高世斌和潘光堂等的结果一致，他们用 NCII 设计研究 4 个热带群体利用潜力，结果显示 Stay green y (与 Stay green C4 遗传背景相同，只是子粒颜色不同) 与 Mo17、掖 478 都具有强的杂种优势，其中掖 478 也属于 BSSS 种质^[26]。所以，在种质扩增和改良中可以考虑把群体 1 和群体 6 重组并与瑞德杂种优势群构成一对杂种优势模式。9 个群体亲本自身 (*per se*) 表现显示：群体 3, 2, 7 和 6 衰退

表 5 群体亲本间各组合显性效应分析表

Table 5 Dissection of dominance effects of each crosses among the populations

组合代号 CODE	穗长 EL	穗行数 RPE	行粒数 KPR	百粒重 HKW	出籽率 KPP	小区产量 PKW
1×1	-0.49**	-0.25*	-1.53**	-2.91**	-0.01**	-624.63**
2×2	-1.91**	-0.15	-2.93**	-2.24**	-0.01**	-823.52**
3×3	-2.38**	-0.37*	-5.33**	-3.71**	-0.01*	-1497.42**
4×4	0.47	0.23**	0.87	-3.26**	-0.01	-384.39**
5×5	0.37	0.37*	0.68	-1.49**	-0.01*	10.88
6×6	-0.54	0.01	-0.97*	-3.90**	-0.01	-690.84**
7×7	-1.12**	0.11	-3.08**	-2.99**	-0.01**	-798.14**
8×8	-1.30**	0.16*	-2.32**	-2.30**	0	-646.96**
9×9	0.2	-0.01	0.88	0.01	-0.01	-148.82
1×2	0.46	0.11	0.46	2.24**	0	404.23**
1×3	0.84**	0.08	1.03*	2.56**	0.00**	572.19**
1×4	0.13	0.07	0.69	1.10**	0.01*	261.39*
1×5	-0.08	0.04	0	-0.22	0	-139.57
1×6	-0.51*	-0.30*	-0.51	-1.11**	-0.01**	-441.60**
1×7	0.3	0.29*	1.13*	1.22**	0	356.19**
1×8	0.52*	0.01	1.20*	0.04	0	327.52**
1×9	-0.24	0.16	-0.41	0.5	0	135.01
2×3	1.19**	-0.15*	2.3279**	0.34	0	330.24**
2×4	-0.13	-0.13	-1.021	0.02	0	-136.73
2×5	-0.16	0.22*	-0.0211	-0.24	0	147.82
2×6	1.98	0.06	1.0519*	1.64**	0	309.37*
2×7	-0.14	-0.22**	0.2761	0.23	0.01**	-0.63
2×8	0.72*	-0.04	1.4464*	1.29**	-0.01*	327.31**
2×9	-0.42	0.03	-0.4221	-0.25	0	18.44
3×4	-0.21	0.15	0.1585	-0.03	0	138.11
3×5	-0.21	-0.01	-0.1823	0.31	0.01**	54.15
3×6	0.55**	0.46**	2.51**	2.60**	0.01*	883.64**
3×7	0.76**	0.23*	1.98**	-0.11	0	314.83*
3×8	0.76**	0.16	1.26**	-0.01	0	208.64*
3×9	0.51**	0.36**	0.52	0.61	0	361.80**
4×5	0.13	-0.19*	-0.58	0.72**	-0.02*	-179.94*
4×6	-0.24	-0.04	-0.77	2.11**	0	315.03**
4×7	0.17	-0.05	0.63	0.59	0	216.56**
4×8	0.01	-0.12	0.71	0.26	0	7.31
4×9	-0.29	-0.19	-0.56	0.69*	0	71.33
5×6	-0.17	-0.16*	0.05	0.76	0	51.1
5×7	0.11	-0.38**	0.41	0.78*	0	-20.684
5×8	0.01	-0.14	0.16	1.18**	0	222.71*
5×9	0.07	-0.29	-0.09	0.2	0	-56.44
6×7	0.32	-0.22**	1.04	2.16**	0	384.59*
6×8	0.03	0.09	-0.02	-0.5	0	-54.5
6×9	-0.25	0.19	-0.16	-0.51	0	115.52
7×8	0.25	0.14	0	1.62**	0	373.46*
7×9	-0.09	0.09	-0.1	-0.43	0.01**	-55.08
8×9	0.02	-0.41**	-0.49	0.37	-0.01**	-219.5

较为严重, 群体 3 属于美国玉米带的核心种质瑞德杂种优势群, 由于广泛应用或遗传漂移, 剩余变异有限。但它具有非常高的加性效应, 说明已经得到充分改良, 有利等位基因频率较高; 这也为种质需要扩增提供了佐证; 虽然群体 3 本身衰退较为严重, 但它与群体 1

和群体 6 有非常高的正向显性效应, 目前依然是瑞德和非瑞德杂种优势模式中不可或缺的一方。

群体 1、4、8 和 9 也表现出不同程度的衰退, 都是以果穗较小和百粒重较轻为特征; 只有群体 5 表现为正的显性效应, 但是效应并不显著, 具有一定的遗

传变异。所以要从这些群体中直接分离优良自交系是困难的,但可以通过重组、适度的回交改良或导入热带种质不断提高有利等位基因频率,提升其利用价值。总之,对玉米杂交育种来说,群体亲本主要用来选育优良自交系,分析它们的加性效应(一般配合力)显得更有意义;而对于自交系主要用来组配强优势组合,则应侧重分析它们的非加性效应,主要是显性效应,即特殊配合力。

3 讨论

玉米育种实际上是由两个截然不同的过程组成:优良自交系选育和强优势组合选配。前者是属于纯繁育种,选择是以同胞鉴定为依据,主要是利用加性效应;后者是杂种优势利用,选择以后裔鉴定为根据,是利用基因的非加性效应(主要是显性效应,也包括部分上位性效应)。通过对2个热带和7个温带玉米群体的遗传力和遗传方差分量的剖析,对它们有了一个比较完整的认识,对玉米育种实践有重要指导意义。在这些玉米群体中1、6、5和9号群体产量的加性效应较大,可以优先利用;而3×6和1×3等显性效应突出的组合,它们的双亲可以采用相互轮回选择策略,从群体1和群体6中选出的自交系可以与群体3中选出的自交系测配;一边改良群体,一边选系和筛选强优势组合,能提高育种效率;加性方差较大的性状,如穗行数,可采用系谱法逐步累积并加以固定,以提高一般配合力;而显性方差分量较大的性状,如百粒重和小区产量,以利用杂种优势为主。遗传力大的性状,可通过传统的常规育种方法培育,而遗传力小的性状则更适合采用分子标记辅助选择程序。值得注意的是遗传效应与环境的互作不应被忽视,这对选育一般适应性和特殊适应性的品种有参考价值,所以,穿梭育种(不同地区的育种协作)策略值得提倡。本研究数据还用传统 Griffing 模型进行了分析(数据未列出),比较研究显示两种分析结果趋势一致。

有经验的育种家都非常重视占有、研究和评估所掌握的种质资源;对用于选系的育种群体本身目标性状加性效应和遗传力的认识以及对群体间相互组合能力的了解,对提高育种效率很有帮助。

4 结论

在温带玉米育种中 Suwan1 和 Stay green C4 是最有利用价值的外来种质之一,同时与 BSSS C9 构成杂种优势模式。在玉米育种实践中,可以把 Suwan1 和

Stay green C4 两个热带群体杂交重组以改良 SUWAN1 茎秆较弱的缺点,然后与 BSSS C9 构成一对温带和热带种质杂种优势模式,开展相互轮回选择。

致谢:感谢浙江大学朱军教授提供分析软件以及在数据统计分析过程中给予的重要帮助。

References

- [1] 吴景锋. 我国玉米杂交种发展的主要历程、差距和对策. 玉米科学, 1995, 3(1): 1-5.
Wu J F. The major history, disparity and strategy of the development of hybrid maize in China. *Journal of Maize Science*, 1995, 3(1): 1-5. (in Chinese)
- [2] 张世煌, 石德权, 徐家瞬, 杨引福, 康继伟, 汪黎明. 对两个亚热带优质蛋白玉米群体的适应性混合选择研究. I. 开花期性状的直接选择响应. 作物学报, 1995, 21: 271-280.
Zhang S H, Shi D Q, Xu J S, Yang Y F, Kang J W, Wang L M. Effects of mass selection on adaptive improvement of exotic quality protein maize populations. I. Direct response to selection for early silking. *Acta Agronomica Sinica*, 1995, 21: 271-280. (in Chinese)
- [3] 李新海, 徐尚忠, 李建生, 刘纪麟. CIMMYT 群体与中国骨干自交系杂种优势关系的研究. 作物学报, 2001, 27: 575-581.
Li X H, Xu S Z, Li J S, Liu J L. Heterosis among CIMMYT populations and Chinese key inbred lines in maize. *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 27: 575-581. (in Chinese)
- [4] 李新海, 徐尚忠, 李建生. 10个热带、亚热带玉米群体配合力效应研究. 玉米科学, 2001, 9(1): 1-5.
Li X H, Xu S Z, Li J S. Combining ability of ten tropical and subtropical maize populations. *Journal of Maize Sciences*, 2001, 9(1): 1-5. (in Chinese)
- [5] 滕文涛, 曹靖生, 陈彦惠, 刘向辉, 景希强, 张发军, 李建生. 十年来中国玉米杂种优势群及其模式变化的分析. 中国农业科学, 2004, 37: 1804-1811.
Teng W T, Cao J S, Chen Y H, Liu X H, Jing X Q, Zhang F J, Li J S. Analysis of maize heterosis group and patterns during past decade in China. *Acta Agricultura Sinica*, 2004, 37: 1804-1811. (in Chinese)
- [6] 李明顺, 张世煌, 李新海, 潘光堂, 白丽, 彭泽斌. 根据产量特殊配合力分析自交系的杂种优势群. 中国农业科学, 2002, 35: 600-605.
Li M S, Zhang S H, Li X H, Pan G T, Bai L, Peng Z B. Study on heterotic group among maize inbred lines based on SCA. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35: 600-605. (in Chinese)
- [7] Beck D L, Vasal S K, Crossa J. Heterosis and combining ability of

- CIMMYT's tropical early and intermediate maturity maize (*Zea mays* L.) germplasm. *Maydica*, 1990, 35: 279-285.
- [8] Beck D L, Vasal S K, Crossa J. Heterosis and combining ability among subtropical and temperate intermediate-maturity maize germplasm. *Crop Science*, 1991, 31: 68-73.
- [9] Crossa J, Gardner C O, Mumm R F. Heterosis among populations of maize (*Zea mays* L.) with different levels of exotic germplasm. *Theoretical and Applied Genetics*, 1987, 73: 445-450.
- [10] Crossa J, Vasal S K, Beck D L. Combining ability estimates of CIMMYT's tropical late yellow maize germplasm. *Maydica*, 1990, 35: 273-278.
- [11] Vasal S K, Srinivasan G, Beck D L, Crossa J, Pandey S, DeLeon C. Heterosis and combining ability of CIMMYT's tropical late white maize germplasm. *Maydica*, 1992, 37: 217-223.
- [12] Vasal S K, Srinivasan G, Crossa J, Beck D L. Heterosis and combining ability of CIMMYT's subtropical and temperate early-maturity maize germplasm. *Crop Science*, 1992, 32: 884-890.
- [13] Vasal S K, Srinivasan G, Pandey S, Cordova S H, Han G C, Gonzalez F C. Heterotic patterns of ninety-two white tropical CIMMYT maize lines. *Maydica*, 1992, 37: 259-270.
- [14] 王懿波, 王振华, 王永普, 张新, 陆利行. 中国玉米主要种质杂交优势利用模式研究. *中国农业科学*, 1997, 30(4): 16-24.
Wang Y B, Wang Z H, Wang Y P, Zhang X, Lu L X. Studies on the heterosis utilizing models of main maize germplasm in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 1997, 30(4): 16-24. (in Chinese)
- [15] 曾三省. 中国玉米杂交种的种质基础. *中国农业科学*, 1990, 23(4): 1-9.
Zeng S X. The maize germplasm base of hybrids in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 1990, 23 (4): 1-9. (in Chinese)
- [16] Goodman M M. Developing temperate inbreds using tropical maize germplasm: Rationale, results, conclusions. *Maydica*, 2004, 49: 209-219.
- [17] Preciado-Ortiz R E, Johnson B E. Potential use of maize heterotic patterns for grouping and adapting exotic germplasm. *Maydica*, 2004, 49: 199-208.
- [18] Dudley J W, Saghai Maroof M A, Rufener G K. Molecular markers and grouping of Parents in maize programs. *Crop Science*, 1991, 31: 718-723.
- [19] 李玉玲, 王畅. 南斯拉夫玉米自交系改良我国优良杂交种的遗传潜势研究. *遗传*, 2005, 27: 611-616.
Li Y L, Wang C. Genetic potentiality of utilizing Yugoslavia maize inbred lines to improve Chinese elite hybrids. *Hereditas*, 2005, 27: 611-161. (in Chinese)
- [20] Habtamu Z. Combining ability for grain yield and other agronomic characters in inbred line of maize (*Zea mays* L.). *Indian Journal of Genetics*, 2000, 60(1): 63-70.
- [21] Zhu J. Mixed model approaches for estimating genetic variances and covariances. *Journal of Biomathematics*, 1992, 7(1): 1-11.
- [22] 朱军. 作物杂种后代基因型值和杂种优势的预测方法. *生物数学学报*, 1993, 8(1): 32-44.
Zhu J. Methods of predicting genotype value and heterosis for offspring of hybrids. *Journal of Biomathematics*, 1993, 8(1): 32-44. (in Chinese)
- [23] 朱军, 季道藩, 许馥华. 作物品种间杂种优势遗传分析的新方法. *遗传学报*, 1993, 20: 262-271.
Zhu J, Ji D F, Xu F H. A genetic approach for analyzing inter-cultivar heterosis in crops. *Acta Genetica Sinica*, 1993, 20: 262-271. (in Chinese)
- [24] 朱军. 遗传模型分析方法. 北京: 中国农业出版社, 1997.
Zhu J. *Analysis Methods for Genetic Models*. Beijing: Chinese Agricultural Press, 1997. (in Chinese)
- [25] Michelini L A, Hallauer A R. Evaluation of exotic and adapted maize (*Zea mays* L.) germplasm crosses. *Maydica*, 1993, 38: 275-282.
- [26] 高世斌, 潘光堂, 胡尔良, 张继海. 4个热带 CIMMYT 玉米种质直接利用潜力的初步研究. *玉米科学*, 2005, 13(4): 27-29, 33.
Gao S B, Pan G T, Hu E L, Zhang J H. Preliminary study on direct utilization of four maize tropical populations from CIMMYT. *Journal of Maize Sciences*, 2005, 13(4): 27-29, 33. (in Chinese)

(责任编辑 孙雷心)