

玉米茎秆性状与抗倒伏关系研究进展

马延华^{1 2} 王庆祥¹

(¹ 沈阳农业大学农学院, 110866 辽宁沈阳; ² 黑龙江省农业科学院草业研究所, 150086 黑龙江哈尔滨)

摘 要 倒伏是影响玉米产量与品质的重要因素。从玉米茎秆形态性状、质量性状、解剖特征以及化学成分等几个方面综述了茎秆性状与抗倒伏之间的关系, 并对近几年玉米茎秆抗倒伏相关性状的 QTL 定位研究进展进行总结, 为增强对玉米抗倒性的认识以及玉米抗倒伏优良品种的选育提供参考。

关键词 玉米; 茎秆; 倒伏; 抗倒性

倒伏是玉米高产、稳产、优质的重要限制因素之一, 同时还会给玉米机械收获带来严重障碍^[1-2]。目前, 随着玉米杂交种高密度生产种植技术的发展, 以及一些自然灾害的频繁发生, 玉米倒伏引起产量损失呈现加剧的趋势。玉米倒伏一般分为根倒、茎倒和茎折。据研究, 玉米倒伏的 30% ~ 60% 以上为茎折^[3]。茎折破坏了茎秆的水分、养分和光合产物的输导系统, 往往造成的产量损失比根倒更为严重。玉米倒伏是一个综合的、复杂的现象, 它受到外界风雨、栽培技术、玉米本身特性以及支持土壤系统等的多重影响。引起玉米茎折或茎倒的因素很多, 比如密度、肥水、病虫害以及自然灾害, 但是更主要的是品种本身的茎秆强度和植株结构。长期以来, 国内外学者分别从玉米茎秆的形态结构、倒伏类型、机械强度等方面进行了大量研究, 本文对近年来国内外报道的玉米茎秆形态结构特征、组织化学等方面与抗倒伏关系以及茎秆倒伏相关性状 QTL 定位分析进展进行综述, 为玉米抗倒伏优良品种选育提供参考。

1 玉米茎秆性状与抗倒伏关系

1.1 茎秆形态特性与抗倒伏关系

关于玉米茎秆形态性状与倒伏关系的研究资料

作者简介: 马延华, 助理研究员, 从事玉米遗传育种与高产栽培技术研究

王庆祥为通讯作者, 教授, 从事作物高产栽培技术研究

收稿日期: 2011-11-15

相当广泛, 株高、穗位高、穗位上节数、穗下节间长、近地面节间长度和茎粗等均有涉及, 但由于所用试材和研究环境等因素不同, 研究结果不尽一致。大量研究认为, 株高、穗位高、茎粗与抗倒伏性关系比较密切。

丰光等选取 3 个玉米品种研究茎秆性状与倒伏的关系, 结果表明倒伏性与茎粗、株高和穗位高具有极显著相关性, 茎粗和穗位高是影响茎秆倒伏的主要直接因素, 可以作为衡量玉米倒伏的指标^[4]。Pickett 等认为玉米抗倒伏性受株高、穗位高、穗位上节数、近地面节间长度、茎粗和茎秆质量的影响^[5]。Albrecht 等的研究表明, 玉米的株高、穗位高、近地面节间长、茎粗、茎皮厚度、单位茎秆体积的茎秆重和茎皮重等都对茎秆的抗倒伏能力产生影响, 茎秆抗倒能力随茎秆变粗、茎皮加厚而提高, 随着节间延长、植株增高而下降。茎粗对植株的抗倒伏能力影响最大, 基部节间短而粗则抗倒能力较强^[6]。贾志森等研究结果表明, 茎粗对植株抗倒力的影响最大, 其次为株高, 穗位高影响较小^[7]。王永学的研究结果显示, 倒伏率与茎粗呈负相关, 与株高、穗位高、节间长、叶夹角呈正相关^[8]。Martin 等研究得出, 玉米穗位以下茎秆粗细与茎秆强度显著相关, 其中以第 3 节间与倒伏关系最密切, 倒伏率与第 3 节间粗度呈显著负相关^[9]。

另有一些研究表明, 茎倒伏与株高、穗位、节间长度等无一致相关性。Dudley 通过对两个玉米群体茎秆表皮穿刺强度的轮回选择增强了群体的抗倒性, 却导致了株高和穗位高的显著增加^[10]。Martin 等对茎秆强度和茎腐病抗性的轮回选择都增强了抗倒性, 对茎秆强度的轮回选择使玉米的节数和节间长度增加, 导致株高增加; 对茎腐病抗性的轮回选择使玉米节数和节间长度减小, 导致株高变低^[11]。

笔者认为玉米果穗的着生部位, 控制着株高/穗位高的比例, 影响穗位的相对高度和重心的高低, 从

而直接影响其后期的抗倒伏能力。闫洪奎等的研究认为穗位高/株高和穗位高/穗位上高度在评价植株抗倒性方面存在高度的相关性^[12]。程富丽研究表明,用玉米的穗位高系数(穗位高/株高)、茎秆长粗比(株高/基部节间粗)可以估测玉米的抗倒能力,认为穗位高系数低、茎长粗比小的植株,抗倒伏能力较强^[13]。付志远等研究认为穗位高/株高性状,可以用来作为衡量植株抗倒伏性的一个重要指标,通过增加穗上节间数来降低穗位高是一种提高植株抗倒伏性的可行途径^[14]。

此外,玉米一些其他性状也和倒伏有关系,如植株叶片的面积和分布、玉米雄穗的大小等。玉米的叶片是光合产物的来源,其长势、形态直接影响田间的通风透光,而且也是接受外力(风、雨等)的主要部位,因此与品种的抗倒能力有着密切的联系。叶片上举,茎叶夹角越小,植株的抗倒伏能力越强。玉米雄穗过大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^[15]。

总之,玉米的抗倒伏性与植株的高度、穗位、茎粗、叶面积、叶向值等农艺性状缺乏直接的相关性,只对一两个形态性状指标选择,并不能代替抗倒性选择,但对茎秆形态性状的改良可以提高耐密性,对抗倒伏育种也具有间接的指导作用。

1.2 茎秆质量性状与抗倒伏关系

玉米茎秆质量包括茎秆压碎强度、硬皮穿刺强度、茎秆拉弯强度等。茎秆压碎强度是将茎秆近地面节段采回室内,自然干燥,再用自动水压机垂直压榨,测定使茎秆破碎时的压力值^[16]。Zuber等分别选取玉米地上第二节和第三节测定茎秆压碎强度,结果表明,第二节和第三节的压碎强度与倒伏高度负相关,达到 -0.53 和 -0.82 ^[17]。Zuber等利用两个玉米综合群体进行了茎秆压碎强度的高向和低向轮回选择,结果显示,压碎强度与玉米的抗倒伏能力呈显著的正相关关系,能有效的评价茎秆的抗倒伏能力^[18]。勾玲等以茎秆抗倒伏性不同的3个玉米品种为材料,研究了种植密度对茎秆质量性状的影响。结果表明,抽雄前玉米茎秆压碎强度与收获期玉米最终倒折率呈高度负相关,通过茎秆压碎强度来评价茎秆的抗倒伏能力是有效和可靠的^[19]。

茎秆硬皮穿刺强度是用一定横截面积的探头,在茎秆基部节间垂直于茎秆方向刺入,读取穿透茎

秆的最大读数^[20-21]。Martin等研究表明硬皮穿刺强度与茎秆倒伏性和压碎强度高度相关,在压碎强度和穿刺强度的轮回选择中引起倒伏的显著下降^[22]。Dudley研究两个玉米综合群体6个轮次开花前后的茎皮抗穿刺强度,结果表明,对开花前的茎皮抗穿刺强度选择引起了茎倒伏的显著线性下降^[10]。丰光等利用自行设计的茎秆穿刺仪,在玉米不同生育时期对我国41个不同玉米杂交种茎秆进行穿刺试验,结果表明,地上部第3茎节穿刺能较好反映出穿刺阻力与倒伏的关系,茎秆穿刺阻力与倒伏性呈极显著相关^[23]。勾玲等对3个不同耐密性玉米品种研究表明,茎秆外皮穿刺强度变化均表现为随密度增加、节位的上升而逐渐下降,耐密品种茎秆穿刺强度对密度反应不敏感,且各节间强度变异幅度较小,植株整体茎秆强度保持较好的同质性^[19]。

贾志森等利用侧向拉引测定茎秆拉弯强度,对236份玉米自交系进行抗倒性筛选评价认为,最大拉力与田间倒伏率高度负相关,拉力值的大小能够真实反映出植株在田间生长状态下的抗倒伏能力^[7]。李得孝选用10个抗倒性不同的玉米自交系配制的双列杂交组合和22个推广杂交种进行倒伏抗性评价指标的确定,结果表明,茎倒伏主要受茎粗、穿刺强度和最大拉折力的影响,其中茎秆拉折力的影响最大,茎秆最大拉折力是茎秆强度的综合指标,以其为基础构造的茎秆支持力能综合反映品种抗倒能力的强弱^[24]。勾玲等用WDW3020型电子万能试验机对不同抗倒性品种进行悬臂梁弯曲试验。结果表明,茎秆最大抗弯应力反映品种茎秆的抗折能力,而茎秆直径不能作为评价茎秆抗弯强弱的主要指标。玉米抽雄前期与蜡熟期茎秆抗弯性状的变化规律基本一致,因此利用抽雄前茎秆基部弯曲力学性能鉴定与评价玉米茎秆抗倒、耐密性是可行的^[25]。丰光等选取3个有代表性的玉米品种研究茎秆性状与倒伏的关系。结果表明,倒伏性与喇叭口期 60° 和 45° 拉力、灌浆期 60° 和 45° 拉力呈极显著负相关,茎秆拉力可以作为衡量玉米倒伏的指标^[26]。

同样是茎秆质量性状,其中反映的内容是有差别的,田间抗拉弯强度能综合反映玉米抗茎倒和根倒能力的强弱,茎秆抗穿刺强度仅与茎倒伏关系密切。前人的育种实践也证明,利用任何一种茎秆质

量指标都能改良玉米抗倒伏性。基于茎秆穿刺强度的有效性、易测性和无损伤性,建议在玉米育种群体的早期阶段利用其对抗倒性进行筛选。

1.3 茎秆解剖特征与抗倒伏关系

玉米的茎秆有支持地上部的功能,且有贮藏和运输养料的作用,它由节和节间组成,节可以增加玉米茎秆的刚度,使其抵抗外部的弯曲载荷能力得以提高。

抗倒伏特性不同的玉米品系茎秆纤维结构有明显的差异。许多研究强调了玉米茎秆结构与解剖特征对茎秆强度和抗倒伏性的重要性。Chang 等利用两个玉米综合群体对茎秆强度的轮回选择结果表明,随着茎秆强度的增加,茎秆的硬皮组织增厚,木质化薄壁细胞壁加厚,维管束鞘厚度增大和硬皮细胞腔隙加厚^[27]。孙世贤等分析了茎秆解剖结构和倒伏率的关系,认为玉米茎秆的硬皮组织厚度、维管束及其周围机械组织面积大小与倒伏率呈极显著相关^[28]。王立新等通过对抗倒性不同的 12 个玉米杂交种的解剖观察,发现地面上第 3 节间的茎外围维管束的长宽、维管束内部厚壁细胞的厚度及皮层厚度与田间倒伏率呈显著的负相关,同一视野内维管束数目与倒伏率呈显著正相关^[29]。王群瑛等选用茎秆抗倒特性有明显差异的 3 个玉米品种,对其茎的形态解剖结构研究表明,抗倒能力强的品种,茎秆硬皮组织厚,机械组织发达,维管束鞘厚度大,单位面积内维管束数目多,纤维细胞机械性能好,木质化薄壁细胞多^[30]。Esechie 等对两个玉米群体进行茎秆倒伏组分比较,结果表明,倒伏与玉米茎皮厚度、茎秆抗断强度呈负相关^[31]。王娜等以两种不同耐密性的 4 个玉米品种为材料,研究在不同密度压力下茎秆性状的变化,结果表明,田间倒伏率与茎秆第三节中央大维管束单位视野个数呈显著正相关,与第三节中央大维管束的平均面积呈负相关^[32]。

1.4 茎秆化学成分与抗倒伏关系

玉米茎秆的化学成分,特别是细胞壁的组成成分及其含量与抗倒伏能力之间有紧密的联系。Zuber 等通过比较 6 个抗倒自交系和 6 个不抗倒自交系成熟时茎秆的总灰分含量,发现抗倒自交系的总灰分和钾的含量均明显低于不抗倒自交系;茎秆压碎强度、茎皮厚度和 5cm 茎秆干重与茎秆的总灰分含量呈显著负相关,与钾的含量也呈负相关,但不显著^[33]。Zuber 等研究认为茎秆可溶性糖含量与抗倒

伏性呈正相关^[18]。Stojšin 等研究发现,茎秆穗下节间含水量与抗倒伏性呈正相关^[34]。Muldoon 等研究表明,玉米茎折率与可溶固形物相关系数为正值但不显著,与茎秆 pH 值无一致相关性^[35]。Albrecht 等从玉米茎秆营养状况角度研究茎秆抗倒折性,发现茎秆中木质素、蛋白质、钾以及总的水溶性碳水化合物含量与其茎倒折呈负相关^[36]。孙世贤等从氮、磷、钾的用量对玉米的倒伏影响研究表明:玉米倒伏率与茎秆含钾量呈极显著负相关($r = -0.8737$),与茎秆的粗纤维含量呈极显著负相关($r = -0.9005$),与茎秆溶液 pH 值无一致相关性,而茎秆的含钾量与粗纤维的含量呈极显著正相关($r = 0.9146$),增施钾肥可提高茎秆的强度,减少倒伏^[28]。王群瑛等研究显示,在玉米生育后期,茎秆贮藏物质的含量与茎秆的抗压强度直接相关,其中抗倒伏品种茎秆干物质的积累往往较多,木质素含量较高,再转运物质少,因此表现秆硬、抗倒^[30]。Djordjevic 等通过对玉米群体 ZPS14 进行抗倒伏遗传研究表明,茎秆含水量与倒伏率呈显著负相关($r = -0.46^*$)^[37]。Appenzeller 等研究表明,玉米穗下节间纤维素的含量对茎秆弹性强度贡献达到 85%^[38]。

木质素具有增加细胞壁强度,提高细胞壁的不透水性和茎的机械强度的功能。Whetten 等在玉米的 bm 突变体中发现了 1 个 COMT 突变基因,他们推测,由于 COMT 的突变抑制了木质素单体的合成,从而造成了木质素含量和植株的抗倒伏能力的下降^[39]。Sherry 等对玉米抗倒伏性进行 QTL 定位研究表明,在与茎秆强度 QTL 相互重叠的基因中,有参与木质素合成的基因^[40]。而 Twumasi 等对玉米茎秆轮回选择表明,木质素含量不受选择影响,外皮木质素含量在不同群体中增加或无变化^[41]。Pedersen 等研究表明,自然群体中正常玉米的木质素含量差异对抗倒性无显著的影响^[42]。

总之,玉米茎秆木质素含量与抗倒伏性或正相关或不相关,可能与材料不同有关,但茎秆强度增幅明显大于木质素含量的变化。

2 茎秆倒伏相关性状的 QTL 分析

玉米茎秆抗倒性受到基因加性、显性、上位性及其与环境互作效应的显著影响,表现为复杂的数量性状遗传特征^[43]。近年来分子标记技术的发展大大地促进了研究数量性状的手段和方法,国内外学

者利用分子标记技术对一些与玉米抗倒伏能力关系密切的重要农艺性状的基因进行标记定位已有一些报道。

2.1 茎秆形态性状 QTL 研究

株高、穗位高是玉米重要的农艺性状,与抗倒伏性和种植密度密切相关。应用分子标记技术进行玉米株高、穗位高 QTL 鉴定已有大量报道,到目前为止,在 Gramene 网站上共登录了 219 个玉米株高 QTL 位点信息,这些 QTL 主要分布在染色体 1.06 ~ 1.08、1.11、3.04 ~ 3.07、4.05 ~ 4.06、4.08、5.03 ~ 5.06、7.03 ~ 7.04、8.03、8.05 ~ 8.06、9.03 ~ 9.05 和 10.03 ~ 10.04bin,已定位的穗位高 QTL 26 个,除第 2 和第 8 条染色体外均有分布^[44]。

汤华等利用“豫玉 22”构建的 266 个玉米 $F_{2:3}$ 家系为材料,对玉米茎秆直径进行 QTL 定位分析,发现 8 个与茎粗相关的 QTL,这些 QTL 解释茎粗的表型变异方差介于 6.46% ~ 12.20% 之间,两个环境共有的 QTL 分布在 1 号和 3 号染色体上^[45]。

Mickelson 等用 B73 × Mo17 的 RIL 群体对玉米叶片夹角进行 QTL 分析,在两个环境分别检测到 7 个和 3 个 QTL,分别位于第 1、2、4、5、7 染色体,其中位于第 7 染色体上的 QTL 为主效 QTL,可以解释 27.7% 的表型变异^[46]。于永涛等应用 H21 × Mo17、自 330 × K36、B73 × L050 共 3 个 $F_{2:3}$ 群体,对玉米叶片夹角进行 QTL 分析,共检测到 9 个 QTL,其中在 H21 × Mo17 群体中检测到 7 个 QTL,分别位于染色体 1、2、3、8、9 和 10 上。自 330 × K36 群体中检测到 2 个 QTL,分别位于第 1、8 染色体^[47]。路明等以掖 478 × 丹 340 的 F_2 为作图群体,采用复合区间作图法,检测到 6 个控制叶夹角的 QTL,分别位于第 1、2、3、5 染色体,其中在第 1、3 染色体上各存在一个效应较大的 QTL,分别解释表型变异的 10.8% 和 11.2%^[48]。

张君等利用豫 82 × 沈 137 构建的 $F_{2:3}$ 群体,对玉米穗上节间距进行 QTL 定位分析,共检测出与节间距有关的 14 个 QTL,分布在第 1、2、3、4、7 和 9 染色体上^[49]。

2.2 茎秆质量性状 QTL 研究

Heredia-Diaz 等筛选到 12 个与玉米茎秆抗穿刺强度有关的位点,其中有 3 个位点共解释了 99% 的表型变异^[50]。Jampatong 等找到了 9 个与茎秆抗穿刺强度有关染色体区段^[51]。Sherry 等利用 4 个玉

米 $F_{2:3}$ 群体对穗下节茎皮抗穿刺强度进行 QTL 检测,各获得 8、10、8 和 9 个单效应的 QTLs,以及 4、2、0 和 5 个上位性互作 QTLs,可分别解释 33.4%、44.7%、48.4% 和 58.7% 的表型变异^[40]。

2.3 茎秆化学成分 QTL 研究

木质素、纤维素等作为细胞壁以及植物机械组织的主要成分,可能在强化茎秆机械强度,提高茎秆抗倒伏能力方面发挥着重要的作用。Cardinal 等利用 B73 × B52 构建的 RILs 群体对茎秆中木质素、酸性洗涤纤维和中性洗涤纤维进行 QTL 定位,分别检测到 19 个、22 个和 23 个 QTL,其中位点相同的 QTL 分别为 2 个、3 个和 2 个^[52]。Krakowsky 等利用 B73 × De811 构建的 RILs 群体对茎秆中木质素、酸性洗涤纤维和中性洗涤纤维进行 QTL 定位,分别检测到 24 个、31 个和 31 个,其中有 1 个、4 个和 5 个 QTL 均被检测到,分别占 4.21%、12.9% 和 16.6%^[53]。

玉米的倒伏与很多性状有关,如何真正提高 QTL 的精确性和稳定性是将来 QTL 研究的重点之一,虽然目前已定位到一些与玉米茎秆抗倒伏相关的 QTL,但这些 QTL 对玉米抗倒伏性贡献较小,且这些标记还未利用在抗倒伏育种中。因此,加快玉米抗倒伏性相关基因的发掘,对玉米抗倒伏性的分子遗传学深入研究,选育抗倒伏性强的优良品种是防止玉米倒伏的最有效措施。

3 展望

玉米倒伏是限制其产量的重要因素之一。前人的研究表明:减小穗位高系数(穗位高/株高)和茎秆长粗比(株高/基部节间粗),增加茎中厚壁组织(机械组织)细胞的层数、壁厚和木质化程度,提高茎秆单位体积中纤维素和木质素含量,提高茎秆中碳水化合物的积累,以及增施钾肥等均能有效地增强茎秆的抗倒伏能力。

玉米茎秆性状与抗倒伏关系的研究工作为产量的提高提供了重要的理论依据,但是在实际操作中还有很多问题需要具体分析,采用适当的办法进行应对。目前,茎秆抗倒伏相关的 QTL 定位相继取得了一些进展,但是,与抗倒伏相关的 QTL 定位与作物育种结合还不够密切,今后应通过多学科的合作,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,进一步结合分子遗传学的研究,深

入探明玉米抗倒伏数量性状的遗传学基础,验证倒伏相关 QTL 定位的真实性、准确性及其表型效应,并应用到实际的育种工作中。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,今后应利用各种生物技术来不断提高玉米的抗倒伏能力,从而选育出更优良的玉米品种。

参考文献

- [1] 刘战东, 肖俊夫, 南纪琴, 等. 倒伏对夏玉米叶面积、产量及其构成因素的影响. 中国农学通报, 2010, 26(18): 107–110.
- [2] 张世煌. 中美两国玉米育种思路和技术水平的比较. 种子世界, 2007(4): 9–10.
- [3] 勾玲, 赵明, 黄建军, 等. 玉米茎秆弯曲性能与抗倒能力的研究. 作物学报, 2008, 34(4): 653–661.
- [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. 华北农学报, 2010, 25(增刊): 72–74.
- [5] Pickett L K, Liljedahl J B, Haugh G G, et al. Rheological properties of corn stalk subjected to transverse loading. Transactions of the American Society Agricultural Engineers, 1969(12): 392–396.
- [6] Albrecht K A, Martin M J, et al. Chemical and in vitro digestible dry matter composition of maize stalks after selection for stalk strength and stalk-rot resistance. Crop Science, 1986(26): 1051–1055.
- [7] 贾志森, 白永新. 玉米自交系抗倒伏鉴定研究. 作物品种资源, 1992(3): 30–32.
- [8] 王永学, 张战辉, 刘宗华. 玉米抗倒伏性状的配合力效应及通径分析. 河南农业大学学报, 2011, 45(1): 1–6.
- [9] Martin G C, Russell W A. Response of a maize synthetic to recurrent selection for stalk quality. Crop Science, 1984, 24: 331–337.
- [10] Dudley J W. Selection for rind puncture resistance in two maize populations. Crop Science, 1994, 34(6): 1458–1460.
- [11] Martin G C, Russell W A. Correlated responses of yield and other agronomic traits to recurrent selection for stalk quality in a maize synthetic. Crop Science, 1984, 24: 746–750.
- [12] 闫洪奎, 李娜, 郭志友, 等. 玉米株高及叶片的相关性. 延边大学农学学报, 2002, 24(4): 254–256.
- [13] 程富丽. 密度和钾肥对夏玉米抗倒伏能力影响的研究[硕士学位论文]. 保定: 河北农业大学, 2010.
- [14] 付志远, 邵可可, 陈德芝, 等. 穗上节间数与玉米抗倒伏能力的相关性分析. 河南农业大学学报, 2011, 45(2): 149–154.
- [15] 山东农业大学植物遗传学教研室. 现代植物育种. 北京: 农业出版社, 1991: 193–196.
- [16] Loesch P J, Zuber M S, Grogan C O. Inheritance of crushing strength and rind thickness in several inbred lines of Corn. Crop Science, 1963, 3: 173–175.
- [17] Zuber M S, Grogan C O. A new technique for measuring stalk strength in corn. Crop Science, 1961, 1: 378–380.
- [18] Zuber M S, Colbert T R, Darrah L L. Effect of recurrent selection for crushing strength on several stalk components in maize. Crop Science, 1980, 20: 711–717.
- [19] 勾玲, 黄建军, 张宾, 等. 群体密度对玉米茎秆抗倒力学和农艺性状的影响. 作物学报, 2007, 33(10): 1688–1695.
- [20] 李景安, 冯芬芬. 3YC-1 型玉米根茬拔出测力仪, 3YJ-1 型玉米茎秆硬度计研究报告. 玉米科学, 1994, 2(4): 76–78.
- [21] 胡建东, 鲍雅萍, 罗福和, 等. 作物茎秆抗倒伏强度测定技术研究. 河南农业大学学报, 2000, 34(1): 77–80.
- [22] Martin M J, Russell W A. Correlated responses of yield and other agronomic traits to recurrent selection for stalk quality in a maize synthetic. Crop Science, 1984, 24: 746–750.
- [23] 丰光, 刘志芳, 李妍妍, 等. 玉米茎秆耐穿刺强度的倒伏遗传研究. 作物学报, 2009, 35(11): 2133–2138.
- [24] 李得孝. 玉米抗倒性指标及其遗传研究[硕士学位论文]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2001.
- [25] 勾玲, 赵明, 黄建军, 等. 玉米茎秆弯曲性能与抗倒能力的研究. 作物学报, 2008, 34(4): 653–661.
- [26] 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. 华北农学报, 2010, 25(增刊): 72–74.
- [27] Chang H S, Loesch P J, Zuber M S. Effects of recurrent selection for crushing strength on morphological and anatomical stalk traits in corn. Crop Science, 1976, 16: 621–625.
- [28] 孙世贤, 戴俊英, 顾慰连. 氮、磷、钾对玉米倒伏及产量的影响. 中国农业科学, 1989, 22(3): 28–33.
- [29] 王立新, 郭强, 苏青. 玉米抗倒性与茎秆纤维结构的关系. 植物学通报, 1990, 7(8): 34–36.
- [30] 王群瑛, 胡昌浩. 玉米茎秆抗倒伏特性的解剖. 作物学报, 1991, 19(1): 70–74.
- [31] Esehie H A, Rodriguez V, Al-Asmi H. Comparison of local and exotic maize varieties for stalk lodging components in a desert climate. European Journal of Agronomy, 2004, 21: 21–30.
- [32] 王娜, 李凤海, 王志斌, 等. 不同耐密型玉米品种茎秆性状对密度的响应及与倒伏的关系. 作物杂志, 2011(3): 67–70.
- [33] Zuber M S, Loesch P J. Total ash and potassium content of stalks as related to stalk strength in corn (*Zea mays* L.). American Society Agronomy, 1966, 4(58): 426–428.
- [34] Stojin R, Ivanovic M, Kojic L, et al. Inheritance of grain yield and several stalk characteristics significant in resistance to stalk lodging maize (*Zea mays* L.). Maydica, 1991, 36: 75–81.
- [35] Muldoon J F, Leask W C, Daynard T B, et al. Potential use of stalk pH and stalk percent dry matter as estimators of lodging susceptibility in corn. Canadian Journal of plant Science, 1984, 64: 559–564.
- [36] Albrecht K A. Selection reversal in strains of corn previously long-term selected for chemical composition. Crop Science, 1986, 26(5): 1051–1055.
- [37] Djordjevic J S, Ivanovic M R. Genetic analysis for stalk lodging resistance in narrow-base maize synthetic population ZPS14. Crop Science, 1996, 36(4): 909–913.
- [38] Appenzeller L, Doblin M, Barreiro R, et al. Cellulose synthesis in maize: isolation and expression analysis of the cellulose synthase (CesA) gene family. Cellulose, 2004, 11: 287–299.
- [39] Whetten R, Sederoff R R. Lignin biosynthesis. The Plant Cell, 1995, 7: 1001–1013.
- [40] Sherry A, Flint-Garcia, Chaba Jampatong, et al. Quantitative trait locus analysis of stalk strength in four maize populations. Crop Science, 2003, 43: 13–22.
- [41] Twumasi-Afriyie S, Hunter R B. Evaluation of quantitative methods for determining stalk quality in short-season corn genotypes. Canadian Journal of Plant Science, 1982, 62(1): 55–60.
- [42] Pedersen J F, Vogel K P, Funnell D L, et al. Impact of reduced lignin on plant fitness. Crop Science, 2005, 45: 812–819.
- [43] Radu A, Paraschivu U, Iicevici S, et al. Use of genetic estimates in breeding maize for resistance to stem breakage. Lucrari Stiintifice (Romania), 1994(7): 70–80.
- [44] 张岩. 玉米株高和穗位高 QTL 定位与遗传基础研究[硕士学位论文]. 北京: 中国农业科学院研究生院, 2010.
- [45] 汤华, 严建兵, 黄益勤, 等. 玉米 5 个农艺性状的 QTL 定位. 遗传学报, 2005, 32(2): 203–209.
- [46] Mickelson S M, Stuber C S, Senior L, et al. Quantitative trait loci controlling leaf and tassel traits in a B73 × Mo17 population of maize. Crop Science, 2002, 42: 1902–1909.

单倍体技术在玉米育种中的应用及其问题探讨

邢锦丰¹ 张如养^{1 2} 段民孝¹ 赵久然¹ 黄长玲³

(¹ 北京市农林科学院玉米研究中心, 100097, 北京; ² 北京农学院, 102206, 北京; ³ 中国农业科学院作物科学研究所, 100081, 北京)

摘 要 介绍了在玉米育种中应用单倍体技术的优点, 分析了应用单倍体育种技术的难点, 探讨了决定该技术应用成败的关键, 并提出了该技术在育种中应用的创新点。

关键词 玉米; 单倍体; 育种

双单倍体(doubled haploid, DH) 育种就是利用单倍体诱导系结合标记性状诱发, 再通过染色体组加倍(包括自然加倍和人工处理加倍)等手段使植物恢复正常染色体数的一种育种方法^[1]。与传统育种方法相比, 单倍体育种技术在选育自交系上因其快速、准确、高效的特点越来越受到育种家的重视。国际上已将单倍体育种技术广泛地应用于玉米育种实践, 据不完全统计国外大约有 60% 的马齿型自交系和 30% 的硬粒型自交系是通过单倍体育种技术手段选育出来的。在国内多家单位对该技术从多个方面开展了较深入的研究, 并将其应用于实际育种工作中^[2-3]。针对在玉米育种中应用单倍体技术的优点、难点和决定育种工作成败的关键点进行深入的分析和探讨, 以期为进一步优化和完善玉米单倍体育种技术, 推进其在我国玉米育种中的应用进程提供参考。

作者简介: 邢锦丰, 副研究员, 从事玉米育种工作

赵久然为通讯作者, 研究员, 主要从事玉米研究

基金项目: 首都现代农业育种服务平台建设: 玉米 DH 工程化育种研究与利用(D111100001311001)

收稿日期: 2011-08-22; 修回日期: 2011-10-13

1 在玉米育种中应用单倍体技术的优点

1.1 获得纯系快, 育种周期短

通常利用传统常规育种方法选育玉米自交系, 获得一个相对稳定的纯系需要 6 代以上, 按每年两季计算需要 3 年以上的时间, 而利用单倍体育种方法一般只需 2 代^[4], 诱导和加倍 2 个环节, 使自交系选育从原来的 6 代以上缩短为 2 代, 大大加快了育种进程。

1.2 无基因互作效应, 选择准确性高

采用传统常规育种方法选育自交系, 由于基因处于杂合状态, 等位基因之间存在互作效应。如果育种家单从表型上选择, 容易产生错误的判断, 从而影响选择效果。而采用单倍体育种方法不存在基因互作效应, 能够利用单倍体进行配子选择。该技术所见即所得, 劣基因高度淘汰的效率明显, 目标性状选择的准确性高^[5]。

1.3 所得 DH 系高度纯合和稳定

通过传统育种方法所得到的自交系, 只是相对的稳定和纯合, 在以后长期制种、繁育中可能会发生性状分离和衰退等现象^[6-7]。而利用单倍体育种技术得到的 DH 系是经过染色体的加倍所得, 可达到 100% 纯合, 具有很强的稳定性, 不存在分离的现象, 能够长期应用于玉米育种实践。

1.4 所得 DH 群体遗传类型丰富

育种家在采用传统常规育种手段育种时, 每个

65-76.

[51] Jampatong C. Effect of one-and two-eared selection on stalk strength and other characters in maize. Univ of Missouri, Columbia, 1999.

[52] Cardinal A J, Lee M. Genetic relationships between resistance to stalk-tunneling by the European corn borer and cell-wall components in maize population B73 × B52. Theor Appl Genet 2005, 111: 1-7.

[53] Krakowsky M D, Lee M, Coors J G. Quantitative trait loci for cell-wall components in recombinant inbred lines of maize(*Zea mays* L.) I: stalk tissue. Theor Appl Genet 2005, 111: 337-346.

[47] 于永涛, 张吉民, 石云素, 等. 利用不同群体对玉米株高和叶片夹角的 QTL 分析. 玉米科学 2006, 14(2): 88-92.

[48] 路明, 周芳, 谢传晓, 等. 玉米杂交种掖单 13 号的 SSR 连锁图谱构建与叶夹角和叶向值的 QTL 定位与分析. 遗传 2007, 29(9): 1131-1138.

[49] 张君, 库丽霞, 张伟强, 等. 玉米穗上节间距的 QTL 定位. 玉米科学 2010, 18(4): 45-48.

[50] Heredia-Diaz O, Alsirt A, Darrah L L et al. Allelic frequency changes in the MoSCSSS maize synthetic in response to bi-directional recurrent selection for rind penetrometer resistance. Madica 1996, 41: