

高油玉米基础群体选择效果的评价及选择方法^①

曹永国^② 孔繁玲 宋同明

(中国农业大学植物科技学院)

摘要 对北农大高油(BHO)基础群体的不同选择周期 $C_0, C_3, C_4, C_5, C_6, C_7$ 和 C_8 ,采用随机区组设计,于1992和1993两年进行比较试验,分析了含油量等16个品质和农艺性状,研究了这些性状的动态变化以及含油量与其它性状的相关关系,评价了BHO的选择效果,对选择方法进行了一些探讨。结果表明:①对BHO基础群体8个周期的选择使含油量从4.81%提高到9.24%,平均每周期提高0.55%。实现遗传力为 0.4877 ± 0.02 。经8个周期的选择,群体内方差无明显变化,近交水平提高很少。BHO群体仍有丰富的遗传变异和改良潜力。②对含油量的选择,也导致BHO群体的籽粒蛋白质含量和赖氨酸含量显著提高,分别由9.84%和0.31%提高到12.02%和0.38%;产量、百粒重、穗重、穗粒重、株高、穗粗在选择前期($C_0 \sim C_4$)显著降低,以后变化则不显著;蛋白质品质、穗位高、穗行数、行粒数、穗长、出籽率则无明显变化。③含油量与蛋白质含量、赖氨酸含量存在极显著的正相关,与穗重、穗粒重、穗粗、百粒重、产量存在显著的负相关,而与株高及其它性状则不存在显著的相关关系。④对BHO采用的选择方法(家系内选择)是合理和有效的,但如果采用综合选择的话,则可使遗传进展提高近10%。

关键词 高油玉米; 基础群体; 选择; 含油量

分类号 S513.33

Effects of Population Improvement of BHO for High Oil Content Maize and Selection Method Evaluation

Cao Yongguo Kong Fanling Song Tongming

(College of Plant Science & Technology, CAU)

Abstract Different cycles of BHO population were grown in 1992 and 1993 with RCBD. Oil content and other 15 quality and agronomic traits were measured. Changes along with selection on all traits were analyzed. Phenotypic correlation coefficients between oil content and other traits were calculated. The selection effects were evaluated and several selection methods were compared, and following results were obtained: ①The oil content had increased from 4.81% in cycle 0 to 9.24% in cycle 8 with average increase of 0.55% per cycle and the realized heritability was 0.459 5. ②Along with selection of oil content, protein and lysine content in seeds increased significantly; yield, 100-kernel weight, ear weight, kernel weight per ear, plant height and ear diameter reduced significantly; other traits didn't change significantly. ③Highly significant positive correlations between oil content and protein/lysine content were detected; significant negative correlations with ear weight, kernel weight per ear, eardiameter, 100-kernel weight and yield were also existed. ④The selection method i. e. within-ear selection used in BHO population for oil content improvement was reasonable and effective. But the genetic gain would be 10% higher than the level already obtained if a combined selection scheme was applied.

Key words high oil corn; base population; selection; oil content

收稿日期: 1997-03-24

①国家自然科学基金资助项目 39170470

②曹永国,北京圆明园西路2号中国农业大学(西校区),100094

玉米杂交育种的基础是自交系。为了创造高油玉米杂交种,必须首先掌握一批抗病性好、配合力高、遗传背景差异较大的高油玉米自交系。高油玉米基础群体的创造是培育高油玉米自交系的基本条件。早在1896年,美国Illinois大学的C. G. Hopkins就对当地品种Burr's white的含油量进行定向选择。至1989年已经历了90个世代,获得的Illinois高油(IHO)的含油量达22%^[1]。60年代以来,核磁共振仪(NMR)应用于玉米含油量的单粒测定,使含油量的选择更加有效迅速,相继获得Alexho,RYD,Syn D. O. 和Iowa等高油群体,为高油玉米育种提供了有效的育种资源。1987年原北京农业大学宋同明利用脉冲核磁共振仪(Pulsed NMR)开始了创造我国高油玉米基础群体的工作,以中国农科院玉米系的中综Ⅰ号C₃群体作为北农大高油(BHO)的原始群体C₀,进行单粒表型轮回选择^[2]。至1992年春,该群体的选择改良已进行到第8周期(C₈)。为了总结选择改良的经验,给以后的选择提供参考,特开展本研究,对BHO的选择效果进行评价,再探讨选择方法。

1 材料与方方法

以北农大高油(BHO)创造过程中保留的C₀,C₃,C₄,C₅,C₆,C₇和C₈群体为材料(表1),采用3次重复的随机区组设计,于1992和1993两年在原北京农业大学昌平试验站进行试验。每小区5行,行长5 m,行距67 cm,株距25 cm。每小区选2行进行人工控制授粉,即2行的花粉各自混合后交互授粉,而其余3行自由授粉。

收获前每小区随机抽取10株测量株高和穗位高;收获时先记载收获株数、缺株数、空秆数和双穗株数;然后去掉边株,收获自由授粉的3行果穗,风干后从中随机抽取10个果穗,考察穗长、穗粗、穗重、穗行数、行粒数、出籽率、百粒重及小区产量,并依小区产量计算单产。

将人工控制授粉的2行,去掉边株收获,风干后取15穗,从每穗中部脱取等量籽粒混合后随机抽取25 g磨粉,由中国农科院饲料中心分析室用近红外谷物分析仪测定油分含量、蛋白质含量和赖氨酸含量。

表1 北农大高油群体(BHO)选择过程

时 间	周 期	选择穗数	每穗选择粒数	中选粒数	中选率, %
1987 春	C ₀	—	共 17 000 粒	150	0.88
1987 秋	C ₁	64	100	245	3.8
1988 春	C ₂	60	100	256	4.3
1988 秋	C ₃	99	100	288	2.9
1989 春	C ₄	170	50	300	3.5
1990 春	C ₅	120	100	370	3.1
1991 春	C ₆	99	100	362	3.7
1991 秋	C ₇	140	100	400	2.9
1992 春	C ₈	100	100	300	3.0

对所考察的农艺性状及用近红外分析仪测得的含油量、蛋白质含量和赖氨酸含量作方差分析,并对方差分析表现差异显著的性状计算简单表型相关系数^[3]。实现遗传力等于各选择周期的平均数(Y)对累积选择差(X)的直线回归系数^[4]。近交系数按公式: $F_t = (1/2N) + (1 - 1/2N)F_{(t-1)}$ 计算^[5],这里的 F_t , $F_{(t-1)}$ 和 N 分别表示世代 t 的近交系数、世代 $t-1$ 的近交系数和有效繁育群体容量,本试验中的 N 为每一世代的中选穗数,($1/2N$)为新近交,($1 - 1/2N$)

$F_{(t-1)}$ 为旧近交。

1993 年在已抽取的 15 个果穗中部, 每穗随机抽去 20 粒, 用 NMR 作单粒含油量测定。对单粒含油量测定结果按两向系统分组作方差分析。对方差分析所得的实测方差成分即株间方差和粒间方差按 Falconer 提供的公式计算得理论方差成分 σ_b^2 (家系间方差) 和 σ_w^2 (家系内方差) 以及家系成员的表型相关值 t 。

穗间与穗内综合选择的指数及不同选择方法的预期响应按 Falconer 提供的公式计算。

2 结果与分析

2.1 选择效果的评价

BHO 群体在考查的 16 个性状上的各轮均值和每轮遗传进度列于表 2。由表知, 8 轮选择使 BHO 群体籽粒的含油量从 4.81% 提高到 9.24%, 共提高了 4.43%, 平均每轮提高 0.55%。以各周期均值对累积选择差(表 3)做直线回归, 各选择周期平均的实现遗传力为 0.487 7 ± 0.02。这一结果远高于 IHO 的 70 代选择的实现遗传力^[6], 也高于 Alexho 综合种 25 代选择的实现遗传力^[7]。

表 2 BHO 各轮群体的性状均值和遗传进度及各性状与含油量的相关系数(r)

性 状	C ₀	C ₃	C ₄	C ₅	C ₆	C ₇	C ₈	LSD(0.05)	遗传进度	r
含油量/%	4.81	5.99	6.54	7.13	7.96	8.38	9.24	0.45	0.55	—
蛋白质含量/%	9.84	10.29	10.97	10.99	11.33	11.80	12.02	0.46	0.27	0.982 7**
赖氨酸含量/%	0.31	0.33	0.34	0.35	0.36	0.37	0.38	0.01	0.01	0.997 8**
蛋白质品质/%	3.15	3.21	3.10	3.18	3.18	3.14	3.16	NS	—	—
株高/m	2.61	2.53	2.41	2.39	2.40	2.41	2.45	0.12	-0.02	-0.708 6
穗位高/m	0.95	0.95	0.87	0.88	0.87	0.87	0.92	NS	—	—
穗长/cm	16.8	17.0	15.6	16.7	16.1	16.0	16.6	NS	—	—
穗重/g	118.9	103.0	86.5	93.9	82.7	87.8	88.5	16.2	-3.80	-0.808 2*
穗粗/cm	3.95	3.92	3.75	3.85	3.63	3.63	3.68	0.14	-0.03	-0.865 3*
穗行数	14.1	15.1	15.7	15.5	14.9	14.4	14.2	NS	—	—
行粒数	30.9	32.2	30.4	30.8	32.1	33.5	32.4	NS	—	—
穗粒重/g	101.7	85.2	71.1	77.8	67.9	72.8	73.4	14.9	-3.54	-0.794 9*
百粒重/g	24.78	21.00	17.03	18.16	16.22	16.38	17.20	2.9	-0.95	-0.837 6*
单产/kg·hm ⁻²	4 380.0	3 685.5	2 770.5	3 157.5	2 641.5	2 793.0	2 722.5	720.0	-207.00	-0.853 6*
出籽率/%	85.13	82.22	81.42	82.15	81.13	81.54	82.33	NS	—	—
空秆率/%	10.65	15.54	15.83	19.39	21.63	20.51	20.60	NS	—	—

NS: 方差分析 F 检验不显著; *: 0.05 显著; ** 0.01 显著 ($N=7$)。

随着含油量的提高, 籽粒中蛋白质和赖氨酸含量也随之提高, 每周期分别提高 0.27% 和 0.09% (表 2), 这个结果与宋同明等^[8]的结果相一致。含油量与蛋白质含量、赖氨酸含量存在极显著的正相关(表 2), 这一结果与 Dudley^[9], Miller^[10], 宋同明等^[8]的结果一致。其可能的机制是, 由于对油分的选择提高了种胚所占的比重所致。因为种胚既具有较高的蛋白质含量, 也具有较高的赖氨酸含量^[6], 因此含油量与蛋白质含量及赖氨酸含量表现同高同低的趋势。

单产、百粒重、穗重、穗粒重、株高和穗粗则随之显著降低, 平均每周期分别降低了 13.8 kg, 0.95 g, 3.80 g, 3.54 g, 0.02 m 和 0.03 cm (表 2)。其降低主要表现在选择前期, 而选

择后期无显著变化,该结果与 Miller^[10],宋同明^[8],Misevic^[11]的结果不完全一致。可能的原因是,该群体在选择初期(C₁,C₂)有效繁育群体较小所引起的。含油量与穗重、穗粒重、穗粗、百粒重、单产之间存在显著的负相关(表 2)。这一结果与宋同明^[8],Misevic^[11]对 Alexho 群体的分析结果相一致,而与 Dudley^[6]对 IHO 群体及 Miller^[10]和宋同明^[8]对 RYD 群体的分析结果(表现为无相关)不同。含油量与株高间不存在显著的相关关系,这一结果与 Dudley 对 IHO 群体及 Miller 和宋同明对 RYD 群体的分析结果相一致,而与宋同明^[8],Misevic 对 Alexho 群体的分析结果(表现为显著的负相关)不同。

表 3 各周期含油量及其选择差和累积选择差

项 目	C ₀	C ₁	C ₂	C ₃	C ₄	C ₅	C ₆	C ₇	C ₈
含油量/%	4.81	—	—	5.99	6.54	7.13	7.96	8.38	9.24
选择差	0.82	1.28	0.83	1.43	1.50	0.92	1.27	1.70	2.03
积累选择差	0.82	2.10	2.93	4.36	5.86	6.78	8.05	9.75	11.78

蛋白质品质(赖氨酸含量/蛋白质含量)、穗位高、穗行数、行粒数、穗长、出籽率、空秆率无显著变化(表 2),说明对含油量的选择并不影响蛋白质品质及这些重要的产量组成性状和农艺性状,引起产量、穗重、穗粒重降低的原因可能来自于百粒重的降低。

虽已经过 8 个周期的选择,群体内含油量的表型方差并未出现任何减少的趋势,而且各周期含油量的变异系数变化不大(表 4),说明选择并未使 BHO 的含油量的遗传变异基础变得狭窄,该群体仍保持着丰富的变异可供继续选择。

假定北农大高油的原始群体(C₀)的近交系数为 0,计算选择各周期的近交系数列于表 5。由表可以看出,近交系数的累积是相当慢的。如果今后的选择仍保持 100 穗的选择穗数,则每周期累积的新近交为 0.005,那么如果近交系数达 Alexho24 周期的近交系数 0.17 的话,则仍可至少再选择 25 个周期。

表 4 各周期含油量的方差构成和变异系数

项 目	C ₀	C ₃	C ₄	C ₅	C ₆	C ₇	C ₈	平均
σ_b^2	0.31	0.43	0.75	0.41	0.26	0.60	0.48	0.49
σ_w^2	0.27	0.49	0.81	0.66	0.80	0.73	0.95	0.67
σ_p^2	0.58	0.92	1.56	1.07	1.06	1.33	1.43	1.16
CV	15.51	18.41	17.70	14.17	13.25	13.65	13.73	15.20

σ_b^2, σ_w^2 为理论方差; σ_p^2 为单粒表型方差; CV 为变异系数。

2.2 选择方法的比较

组内(即同一果穗内)表型相关 t 值首先降低然后再回升,到 C₈ 趋于平均水平,其数值在不同周期表现不同,平均为 0.42(表 6),大于育种值相关 r (半同胞为 0.25),说明在籽粒含油量的表型相关中有较大的非遗传成分。这一结果与宋同明的结论是一致的。

本试验中非遗传成分约为 $(0.42 \sim 0.25) / 0.42$ 即 40%。基于本试验是在同样环境下各周期材料的比较,区组内及小区内的外在环境均匀一致,则非遗传因素主要来自母性效应,可由此推断,含油量遗传子代基因型的作用约占 60%,母体基因型的作用约占 40%。不同选择方法

表 5 选择各周期的近交系数

周 期	选择穗数	新近交	旧近交	近交系数 Ft
C ₁	64	0.007 81	0	0.007 81
C ₂	60	0.008 33	0.007 74	0.016 07
C ₃	99	0.005 05	0.015 99	0.021 04
C ₄	170	0.002 94	0.020 98	0.023 92
C ₅	120	0.004 17	0.023 82	0.027 99
C ₆	99	0.005 05	0.027 85	0.032 90
C ₇	140	0.003 57	0.032 78	0.036 35
C ₈	100	0.005 00	0.036 17	0.041 17

表 6 方差构成及家系成员的表型相关 t 值表

项 目*	C ₀	C ₃	C ₄	C ₅	C ₆	C ₇	C ₈	平均
σ_B^2	0.31	0.43	0.75	0.41	0.26	0.60	0.48	0.49
σ_b^2	0.27	0.49	0.81	0.66	0.80	0.73	0.95	0.67
t	0.53	0.47	0.48	0.38	0.24	0.45	0.42	0.42

* σ_B^2 家系间(即果穗间)方差; σ_b^2 家系内(即同一果穗粒间)方差; t 组内(即同一果穗内)表型相关值。

的预期选择响应可用家系内个体数 n , 组内表型相关 t 和育种值相关 r 来表示。由平均 t 值、实现遗传力和平均选择强度估算不同选择方法的预期选择响应及与现已实行的家系内选择的比较效率列于表 7。由该表可以看出:以综合选择的预期响应为最大,其次为个体选择和家系内选择,而家系选择的预期响应最小。由其它 3 种选择方法与家系内选择的

表 7 不同选择方法的预期响应及与家系内选择的效率比较

选择方法	预期响应	与家系内选择的效率比较
个体	0.564 7	1.04
家系	0.242 3	0.45
家系内	0.542 1	—
综合	0.593 8	1.10

$$h^2=0.459 5, i=1.138, \sigma_p=1.08, n=20, t=0.42, r=0.25$$

的效率比较可以看出,综合选择优于家系内选择近 10%,个体选择优于家系内选择近 4%,而家系选择的效率仅为家系内选择的 45%。对北农大高油群体的选择是在每轮对健康穗随机抽取中部 50~100 粒,选最好的 3~5 粒混合组成下一轮群体,因此为家系内选择。所以,如果采用综合选择的话,那么在保持原来的选择强度(即不增加试验消耗)的情况下,将使遗传进度比原来的提高近 10%。

3 讨论

3.1 含油量与其他性状的关系

油分与蛋白质、赖氨酸均是通过一系列复杂的生理生化过程形成的物质,作为籽粒中共同存在的化学物质,籽粒含油量的变化将引起其他化学成分含量的变化。研究表明,含油量与蛋白质含量、赖氨酸含量的相关均呈极显著的正相关。表明提高含油量的选择将会对蛋白质含量、赖氨酸含量起间接选择的作用。这种联系可能只是一种相伴关系,主要是由于对含油量的

选择增大了籽粒中的胚所致。因为种胚具有较多的蛋白,尤其是球蛋白和清蛋白占胚蛋白的70%,所以赖氨酸含量也就比较高^[6]。

Illinois 大学对玉米蛋白质含量的经典试验说明,选择能有效地提高玉米籽粒的蛋白质含量^[6]。但他们选到的伊利诺高蛋白(IHP)群体,提高了的蛋白质含量主要是胚乳贮藏蛋白-玉米醇溶蛋白(Zein),这种蛋白质是基本上不含赖氨酸的低质量蛋白。玉米含油量具有相对较高的遗传力,加上不伤害种子活力的 NMR 对油分的快速测定,使得玉米含油量的选择进度大大加快。而由于含油量与蛋白质含量以及含油量与赖氨酸之间的正相关关系,所以在提高玉米含油量的同时,也就相应地提高了蛋白质含量和赖氨酸含量,提高了玉米籽粒总体的营养价值和经济价值。因而在玉米品质育种中,重视高油玉米育种具有十分重要的意义。

玉米籽粒的含油量主要取决于种胚的大小和种胚自身含油量^[12]。Illinois 大学对玉米含油量的经典试验表明,种子含油量在7%以内,油分的增加主要是由于胚中含油量的提高,从7%至9.1%种子含油量的增加,可能由于胚中的含油量和胚所占比重同时增加的结果,含油量高于9.1%,胚中含油量增加比较缓慢,含油量的提高似乎主要来自种胚所占比重的提高。总趋势是,胚的绝对重量随着含油量的提高而提高,但百粒重却随着含油量的提高而减少。可是这种减少并非从一开始就发生,而是在含油量达到一个特定的“临界”水平后才出现。对 IHO 品系来说,这个“临界”水平为6.3%,Alexho 为7.4%,RYDHO 为7%,而本试验表明 BHO 为5.99%。以往的已经进行的试验证明,含油量在8%以内对产量并无重大影响^[6,11],而本试验表明,这一“临界”水平为6.54%。这两个“临界”水平在 BHO 中均较其他高油群体出现早的原因可能是由于对 BHO 的初期选择有效繁育群体较小所造成的。

对 Alexho 的研究表明在含油量达10%以后百粒重的降低表现为变化不显著^[8,11]。在本试验中,从 C₄ 到 C₈ 的百粒重、产量均无显著的变化,似乎说明百粒重和产量的降低已到了一个十分缓慢降低或降低停滞的阶段。

3.2 群体改良的选择方法

群体改良可以利用的选择程序有4种。即:个体选择,家系选择,家系内选择和综合选择。任何一种选择方法与其他的选择方法相比的优点,可由预期响应公式看出来。原则说来,综合选择总是最好的方法,本试验证明了这一点。对 BHO 的群体改良来说,在相同的选择强度下,家系内选择远优于家系间选择,而略逊于个体选择,但是个体选择近交率的累积比家系内选择快得多(由于获选的穗数不同),这对进行长期的群体改良是非常不利的,所以,总的来说,家系内选择比个体选择优越。对 BHO 如果实施综合选择的话,其预期遗传进度将比目前所实施的家系内选择提高近10%,但近交率的累积将提高1倍左右(获选的穗数降低1倍多),所以,要保持目前的近交率的累积速度,则必须使被选择穗数提高1倍。由于 NMR 能对玉米进行单粒测定,而且 NMR 的测定结果可直接输入计算机,这样既可省去繁琐的手工记载,又使得应用综合选择对含油量的群体改良变得简单。

3.3 BHO 的选择效果及对以后选择的建议

玉米含油量是多基因控制的数量性状^[13],只可能通过选择的手段逐步提高有利基因的频率,从而使含油量一代一代地有所提高。采用 Pulsed NMR 对 BHO 的8个选择周期平均每周期实际进展为0.55%,比 IHO 的选择效率提高2.89倍;与采用 Wined NMR 对 Alexho, Syn D. O. 的选择效果大致相同;比 RYD HO 选择效果低1.31倍。原因是对 BHO 的选择强度低于对 RYD HO 的选择强度^[10]。但由于 Pulsed NMR 测量速度快、效率高^[14],使每年可以种植

和选择 2 个周期,使年选择进度大大加快。所以说,用 Pulsed NMR 对 BHO 的含油量的选择是十分有效的。

研究表明,对 BHO 所采取的选择方法是合理、有效的。但如果对 BHO 采用综合选择代替目前的家系内选择,则含油量的遗传进度可提高近 10%。为保持目前的近交率累积速度,需选择穗数在 200 穗以上。由于其所需增加的经费较少,因此,作者认为对 BHO 的选择可考虑采用综合选择。

由于百粒重在 BHO 的选择中已出现降低,所以为了使选择更加符合高产高油育种的要求,在以后的选择中应考虑增加对百粒重的选择。大粒且含油量高的籽粒对于克服目前高油供体中粒重下降的缺陷是有利的。同时 BHO 的含油量已达一定高度,为了考察其可利用程度及提高其直接利用为培育优良自交系,应增加对 BHO 的一般配合力或特殊配合力的估测和选择。

参 考 文 献

- 1 Dudley J W, Lambert R J. Ninety generation of selection for oil and protein in maize. *Maydica*, 1992, 37: 81~87
- 2 宋同明. 玉米品质育种. 见:翟凤林等编著. 作物品质育种. 北京:农业出版社,1991,273~300
- 3 莫惠栋. 农业试验统计. 第 2 版. 上海:上海科技出版社,1992
- 4 Falconer D S. *Introduction to Quantitative Genetics*. 2nd ed. Longman, London and New York, 1981
- 5 孔繁玲. 群体遗传学导论. 北京:北京农业大学出版社,1993
- 6 Dudley J W, Lambert R J, Alexander D E. Seventy generations of selection for oil and protein concentration in the maize kernel. In: Dudley J W ed. *Seventy Generations of Selection for Oil and Protein in Maize*. Crop Science of America, Madison, WI. 1974,181~212
- 7 Misevic D, Alexander D E, Dumanovic J, Ratkovic S. Recurrent selection for percent oil in corn. *Genetika*, 1985, 17(2):97~106
- 8 宋同明. 含油量选择与玉米籽粒的品质改良. *北京农业大学学报*, 1986, 12(3):251~256
- 9 Dudley J W. *Generations of Selection for Oil and Protein in Percentage Maize*. Ames, Iowa: Iowa State University Press, 1977, 76
- 10 Miller R L, Dudley J W, Alexander D E. High intensity selection for percent oil in corn. *Crop Sci*, 1981, 21:433~437
- 11 Misevic D, Alexander D E. Twenty-four cycles of phenotypic recurrent selection for percent oil in maize: I. per se and test-cross performance. *Crop Sci*, 1989, 29(2):320~324
- 12 宋同明. 玉米含油量基因对高油与低油玉米互交当代的遗传效应. *北京农业大学学报*, 1991, 17(1):15~12
- 13 Dudley J W, Lambert R J, DeLaRoche I A. Genetic analysis of crosses among corn strains divergently selected for percent oil and protein. *Crop Sci*, 1977, 17(1-2):111~117
- 14 宋同明. 脉冲核磁共振仪(Pulsed NMR)对作物种子含油量的快速测定. *作物学报*, 1989, 15(2):160~166