

玉米杂种优势群概述：二群论和多群论

冯东升^{1,2} 高树仁¹ 杨克军¹ 孙文涛²

(¹黑龙江八一农垦大学,大庆 163319; ²黑龙江省华育和创生物科技有限公司,大庆 163319)

摘要:玉米杂种优势群,二群论和多群论是中国种业近年来一直争论的热点。合理构建杂种优势模式,可以明显提高育种效率,加速中国玉米商业化育种进程。此文介绍了美国玉米带,特别是先锋公司现代SS和NSS两大杂种优势群的演变和发展过程,也对中国玉米杂种优势群现状及将来发展进行了分析。现有的中国玉米种质可以划分为6个杂种优势群。为了适应中国玉米育种商业化大规模发展的需要,把6个杂种优势群根据它们的相互关系和遗传距离进行合理整合,逐渐简化也是非常必要的。有专家提出将SS和PA作为母本基础群体称为A群,LAN和PB作为父本基础群体称为B群是比较合理的。与不同的是,我们不建议简单地将旅大红骨并入A群,把唐四平头并入B群,而是建议将唐四平头、旅大红骨和其他种质暂时划在C群,然后根据需要,将C群的自交系与A群或B群的自交系进行测配,根据它们测配的表现与A群或B群进行整合,进而逐渐地、合理地发展中国两大杂种优势群。

关键词:玉米;杂种优势;杂种优势群;杂种优势模式

《中国种业》2016年第4期发表了《玉米育种存在问题及其浅析》一文,作者提出了27个问题,包括10个学术问题,其中关于玉米杂种优势群,二群论和多群论之争是作者提出的第一个学术问题^[1]。科学的发展需要很多代科学家不懈的努力才能不断进步,玉米育种更需要科学家和育种家共同探讨,集思广益和广泛合作才能不断地向前推动。因此,我们衷心希望科学家和育种家能够站在科学本身的高

度,客观的对相关问题开展讨论。

玉米杂种优势群的二群论和多群论是中国种业近年来一直争论的一个热点,在此,我们借《中国种业》这个平台和大家一起探讨,目的是帮助国内育种家和育种工作者对美国玉米带杂种优势的来龙去脉有一个全面的了解。通过学习和借鉴,也对国内杂种优势群的发展方向有一个明确的认识。杂种优势模式是玉米育种理论和实践的基

第2次锄草开始,要有意识地给根部培土,使根系更稳固,防止后期倒伏。

参考文献

- [1] 严昌荣,何文清,刘恩科,等. 作物地膜覆盖安全期概念和估算方法探讨[J]. 农业工程学报,2015,31(9): 1-4
- [2] 李尚中,王勇,樊廷录,等. 旱地玉米不同覆膜方式的水温及增产效应[J]. 中国农业科学,2010,43(5): 922-931
- [3] 员学锋,吴普特,汪有科. 地膜覆盖保墒灌溉的土壤水、热以及作物效应研究[J]. 灌溉排水学报,2006,25(1): 25-29
- [4] 魏玉明,黄杰,杨发荣,等. 甘肃省藜麦产业现状及发展思路[J]. 作物杂志,2016(1): 12-15
- [5] 杨天育,何继红,董孔军,等. 旱地谷子地膜覆盖栽培技术的研究与实践[J]. 中国农学通报,2010,26(1): 86-90
- [6] 王有宁,王荣堂,董秀荣. 地膜覆盖作物农田光温效应研究[J]. 中

国生态农业学报,2004,12(3): 134-136

- [7] 曹振凯. 地膜及秸秆覆盖对土壤水热和作物生长的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学,2015
- [8] 杨洪昌. 不同地膜全覆盖处理对甘蔗及蔗田杂草的影响[D]. 北京: 中国农业科学院,2012
- [9] 陈刚,赵致,王华磊,等. 地膜覆盖对何首乌生长及其田间杂草防控效果的影响[J]. 山地农业生物学报,2013,32(1): 92-94
- [10] 杨发荣,岳德成,李敏权,等. 除草地膜在全膜双垄沟播玉米田中的应用效果[J]. 植物保护,2015,41(3): 197-200
- [11] 鱼小军,柴锦隆,徐长林,等. 覆膜种植对甘南高寒区苜蓿生长和杂草数量的影响[J]. 中国农业科学,2016,49(4): 791-801
- [12] 刘小兰,李世清,王俊,等. 半干旱黄土高原地区春小麦地膜覆盖研究概述[J]. 西北植物学报,2001,21(2): 198-206
- [13] 瞿晓苍. 不同颜色地膜覆盖对马铃薯生长发育及产量的影响[J]. 中国马铃薯,2015,29(6): 346-350

(收稿日期: 2017-11-15)

础^[2],合理地划分杂种优势群,构建杂种优势的最佳模式可以明显地提高育种效率,加速商业化育种的进程。

1 杂种优势

1908年,Shull和East发现了玉米自交导致衰退,杂交产生优势的遗传现象。正是100多年前的这个观察和Shull在1909年概述的方法,揭示了杂种优势的奥秘,奠定了近代玉米杂交育种方法的基础,也产生了现代玉米工业。杂种优势是生物界的一种普遍现象,一般是指杂种在生长势、生活力、抗逆性、繁殖力、适应性、产量、品质等方面优于其亲本的现象^[3]。玉米是杂种优势利用最早,并在世界范围内普及推广取得最有成效的作物。杂交玉米的发展是20世纪屈指可数的农业成就之一,可以称为是一个现代的奇迹^[4-5]。为了在杂交育种中系统地利用杂种优势,杂种优势群和杂种优势模式的概念也被提出来。

2 美国玉米杂种优势群:现代的SS和NSS二群论由来

美国玉米带杂种优势模式是育种家从开放授粉品种最初衍生出来的自交系之间进行杂交,在反复实践和验证的过程中发展起来的。当杂交育种开始的时候,育种家手头有一些可用的开放授粉品种,但对杂种优势模式的选择是不系统的。后来,育种家企图通过系统杂交去鉴定新的玉米带杂种优势模式。杂种优势群的选择和数目是人为决定的,有些育种家喜欢多个类群,有些育种家喜欢2个大的不同的类群^[6]。当使用2个主要的杂种优势群时,通常在每个大群内有一些亚群^[6]。

SS和兰卡的组合模式是人们最熟悉的美国玉米带杂种优势模式,因为它适合美国玉米主要类型(No.2黄色)对籽粒的要求,适合玉米带,是由公益研究机构培育和发展起来的。在Tennessee和Kentucky,人们不喜欢黄籽粒的玉米,所以白色玉米对那里的人们就更重要。因此,在这些地区,早期的一些成功的双交种是从同一个白色的农家品种衍生出来的4个自交系组合杂交而成^[7-8]。在美国中部玉米带以北200英里的北部地区,最有名的杂种优势模式是瑞德和Minnesota13杂交组合。应该指出,美国中部玉米带先锋公司的最重要的杂种优势模式不是SS和兰卡杂交组合,而是SS和NSS。先锋

的NSS很多来自Iodent和Minnesota13,很少来自兰卡^[9-10]。先锋在20世纪50年代就开始对其种质资源进行分群,公共育种研究机构大约也是在这一时期开始对种质资源进行划分^[4]。一开始划分类群的标准是按照一个自交系本身是否能生产很多种子,或者是否它可以产生大量花粉来划分母本和父本。例如,B37是一个种子产量高而散粉差的自交系,所以它就被选作母本,被放在母本群,最后演变成SS群。那么与SS无关的、散粉好的,并与SS配合力好的自交系就被放在NSS群^[2]。这两个群在1960-1989年之间演变成为正式的SS和NSS体系^[4]。应该指出,先锋公司从来就没有向公共育种研究机构和其他公司那样依赖于兰卡自交系^[11]。

Iodent农家种是衣阿华州立大学选育的一个早熟瑞德的类型。但是先锋的Iodent不是一个纯系,先锋进一步发展了自己的Iodent并使其成为先锋NSS群的一个主要组成部分^[9],先锋的Iodent不仅为先锋,而且为美国其他种业都做出了巨大贡献。尽管Iodent对先锋NSS的贡献最大,但先锋种质资源还吸收了其他瑞德类型,北方和南方的种质资源和外来的种质资源。应该指出的是先锋的SS和NSS杂种优势群不是从地理或进化关系远的材料衍生出来的,这两大群很大一部分是从同样的品种而来。Duvick在他署名的不同年代杂交种的研究中发现,来自前杂种优势群的自交系形成一个大的没有清晰群体的簇,而现代的SS和NSS自交系形成了彼此分开而且与前杂种优势群簇也分开的独立群体(图1)。彼此分开的SS和NSS杂种优势群是由育种家创造的,它们在最开始的种质资源中并不存在。公共育种机构父本群的建立也使用了几种不同来源的种质资源,例如,兰卡衍生的自交系C103、C123、Mo17和OH43。但是,当单交种向美国中西部玉米带以北或以南推进时,其他的自交系也被整合进入NSS群。美国商业种子公司为了把独一无二的性状带到市场或利用某些独特的环境条件,他们不断地整合和扩展已有的SS和NSS群体。加之,20世纪80年代后期,90年代初期的商业种子企业的合并也导致不同公司的一些种质资源的合并。随着育种家不断地把非玉米带衍生的种质资源整合进玉米带的种质资源中去增加遗传变异,这两种杂种优势群将继续演变。每一个育

种单位不管是公益研究机构还是商业育种公司都有自己的种质资源,他们的SS和NSS群也都是不同的。

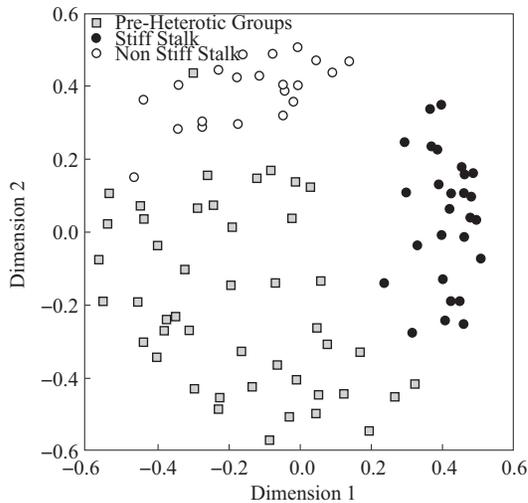


图1 用298个SSR位点,对年代杂种研究中的94个自交系进行SSR多样性数据多维测量中的头两维分析结果(两维模型的 $R^2=0.45$)

SS和NSS是一个不断变化、不断扩展的动态变化的两个群体。应该指出,第一,美国玉米带杂种优势群内的自交系不一定是相互关联的。这些自交系的共同特点是当它们和相反杂种优势群的自交系杂交时有较高的配合力^[6,12]。第二,当一个自交系与杂种优势模式中的两个杂种优势群都无关,但是它与两个群的自交系都有较好的配合力时,育种家就必须作决定,选一个杂种优势群把这个自交系整合进去。第三,因为遗传构成随时间而变化,所以杂种优势群不是不变的,也不是绝对的^[6,13]。已知的公共兰卡杂种优势群随着育种循环的增加,兰卡成分越来越少,而瑞德成分越来越多^[14]。

3 中国玉米杂种优势群:多群论的由来

我国对玉米种质的整理工作始于20世纪80年代。在李竞雄先生指导下,80年代中期开始研究杂种优势群。国内很多育种家根据长期的实践经验和原本的系谱来源将玉米种质划分到不同的类群中,并且将后选新系根据系谱关系归类到相应的种群中。吴景锋和曾三省最早根据系谱法将我国玉米种质从总体上划分为国内系和国外系两大系统,并提出“国内系×国外系”作为我国玉米杂种优势利用的主要模式^[15-16]。王懿波等^[17]对我国115个

主要杂种种的234个亲本自交系进行研究,大致把我国玉米生产上应用的主要种质分为5个杂种优势群:改良Reid群、Lancaster群(包括Mo17和自330亚群)、唐四平头群、旅大红骨群和其他杂种优势群(包括外杂选、综合种选、Suwan和其他低纬度种质4个亚群),并提出10个杂种优势模式。刘新芝等^[18]采用RAPD分子标记方法,分析了我国生产上主要推广杂种种的15个骨干亲本自交系的遗传关系,将其划分为Lancaster、唐四平头、Reid、旅大红骨、改良Reid和自330等6个群并总结出7个模式。近年来,大量的研究表明,目前我国玉米种质主要分为6个系统,即唐四平头、旅大红骨、Lancaster、BSSS(Reid)、PA和PB^[19]。为简化杂种优势模式,育种家和育种工作者对这6类种质系统作了进一步的整理。张世煌等^[20-21]将唐四平头和旅大红骨暂时合并为一群,定名为Dom种质。由于PA群和Reid群的遗传距离很近,建议将它们合并为一群,定名为Reid种质。因为PB群的种质偏向于非Reid(Non-Reid)种质,定名为Non-Reid种质。后来张世煌基于SSR分子标记技术,分别对187份和375份自交系进行聚类分析,认为中国玉米自交系可以分成6个亚群,分别是SS、PA、旅大红骨、Lancaster、PB和唐四平头。然后把SS、PA、旅大红骨归纳为A群;Lancaster、PB和唐四平头归为B群。中国玉米自交系分成6个群体已经被大多数育种家认可。

4 中国商业化玉米育种:二群论和多群论之争

既然中国玉米自交系分成6个群体已经被大多数育种家认可,那么,中国玉米杂种优势群究竟应该是保持6个群还是应该划分成2个群?借鉴美国和先锋玉米杂种优势群发展的经验,从长远考虑,二群更有利于中国商业育种大规模运作,因为这样有利于种质资源的管理,简化育种操作,提高育种效率。每一个育种家和育种工作者都要考虑怎样逐渐地、合理地把现有的种质资源从多群向二群发展,从而建立和发展符合自己地区的两大有效的育种杂种优势群体。商业育种只需要两个杂种优势群。张世煌等^[22]提出的将SS和PA作为母本基础群体称为A群,LAN和PB作为父本基础群体称为B群是合理的。这里关键问题是怎样在现有杂种优势群的基础上,进一步整合优良种质和基因

来逐渐合理地建立我们自己的 SS 和 NSS 群? 与他不同的是, 我们不建议简单地将旅大红骨并入 A 群, 把唐四平头并入 B 群, 而是建议将唐四平头、旅大红骨和其他种质暂时划在 C 群, 然后如果需要使用 C 群自交系时, 将 C 群的自交系与 A 群或 B 群的自交系进行测配, 再根据它们的配合力来不断地向 A 群或 B 群进行整合, 进而逐渐地、合理地发展中国两大杂种优势群, 使中国商业育种越来越简单, 也越来越实用。我们在此提出中国玉米杂种优势群, 多群向二群的转化示意图(图 2), 供大家讨论和参考。

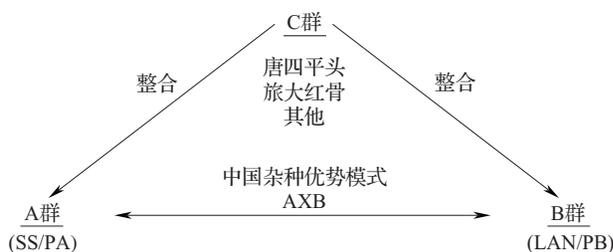


图 2 中国玉米杂种优势群, 多群向二群的转化示意图

5 结论

中国玉米种质客观上存在 6 个玉米杂种优势群。为了适应中国玉米商业化发展的需要, 合理地整合现有的杂种优势群, 从多群向二群的转化和发展是必要的。张世煌等^[22]提出的将 SS 和 PA 作为母本基础群体称为 A 群, LAN 和 PB 作为父本基础群体称为 B 群是比较合理的。建议将唐四平头、旅大红骨和其他种质暂时放在 C 群, 然后根据需要, 将 C 群的自交系与 A 群或 B 群的自交系测配的表现来不断地向 A 群或 B 群进行整合, 逐渐地、合理地发展中国两大杂种优势群。我们在此提出了中国玉米杂种优势群, 从多群向二群的转化示意图供大家讨论和参考。

参考文献

[1] 郭庆辰, 康浩冉, 刘洪泉, 等. 玉米育种存在问题及其浅析[J]. 中国种业, 2016(4): 4-9

[2] Tracy W F, Chandler M A. The historical and biological basis of the concept of heterotic patterns in corn belt dent maize[M]//Lamkey K R, Lee M. in Plant Breeding: The Arnel R. Hallauer International Symposium, Ames, IA: Blackwell Publishing, 2006: 219-233

[3] Crow J F. "90 years ago: the beginning of hybrid maize" [J].

Genetics, 1998, 148(3): 923-928

[4] Duvick D N, Smith J S C, Cooper M. Long term selection in a commercial hybrid maize breeding program[J]. Plant Breeding Review, 2004, 24: 109-151

[5] Phillips R L. Mobilizing science to break yield barriers[J]. Crop Science, 2010, 50: 99-108

[6] Hallauer A R, Russell W A, Lamkey K R. Corn breeding[M]// Sprague G F, Dudley J W. Corn and corn improvement, third edition. 1988

[7] Hayes H K. A Professor Story of Hybrid Corn[M]. Burgess Publishing Co., Minneapolis, Minnesota. 1963.

[8] Jenkins M T. Maize breeding during development and early years of hybrid maize[M]. In D B. Walden (ed.), Maize Breeding and Genetics. Wiley-Interscience New York. 1978, 13-28

[9] Romero-Severson J, Smith S C, Ziegler J, et al. Pedigree analysis and haplotype sharing within diverse groups of Zea mays L. inbreds[J]. Theor Appl Genet, 2001, 103: 567-574

[10] Casa A M, Mitchell S E, Smith O S, et al. Evaluation of Hbr (MITE) markers for assessment of genetic relationships among maize inbred lines[J]. Theor Appl Genet, 2002, 104: 104-110

[11] Smith J S C, Duvick D N, Smith O S, et al. Effects of hybrid breeding on genetic diversity of maize[M]// Coos J G, Pandey S. The genetics and exploitation of heterosis in crops. Wisconsin: Crop Science Society of America. Madison, 1999: 119-126

[12] Geadelmann J L. Using exotic corn to improve northern corn[M]// Doris Wilkenson. Proceedinds of 39th Annual Corn and Sorghum Research Conference. Washington D. C.: American Seed Trade Association, 1984: 98-110

[13] Williams T R, Hallauer A R. Genetic diversity among maize hybrids[J]. Maydica, 2000, 45: 163-171

[14] Gerdes J T, Tracy W F. Pedigree diversity within the Lancaster Sure crop Heterotic group of maize[J]. Crop Science, 1993, 33: 334-337

[15] 吴景锋. 我国主要玉米杂种种质基础评述[J]. 中国农业科学, 1983, 16(2): 1-8

[16] 曾三省. 中国玉米杂交种的种质基础[J]. 中国农业科学, 1990, 23(4): 1-9

[17] 王懿波, 王振华, 王永普, 等. 中国玉米主要种质杂交优势利用模式研究[J]. 中国农业科学, 1997, 30(4): 16-24

[18] 刘新芝, 彭泽斌, 傅骏骅, 等. 采用 RAPD 标记、类型和杂种优势聚类分析法对玉米自交系类群的划分[J]. 华北农学报, 1998, 12(3): 36-41

[19] 李新海, 袁力行, 李晓辉, 等. 利用 SSR 标记划分 70 份我国玉米自交系的杂种优势群[J]. 中国农业科学, 2003, 36(6): 622-627

[20] 张世煌, 胡瑞法, 彭泽斌. 玉米育种的需求分析与技术发展方向[J]. 中国农业科学, 2000, 33(S): 1-8

[21] 张世煌, 彭泽斌, 李新海. 玉米杂种优势与种质扩增、改良和创新[J]. 中国农业科学, 2000, 33(S): 34-39

[22] 张世煌, 田清震, 李新海, 等. 玉米种质改良与相关理论研究[J]. 玉米科学, 2006, 14(1): 1-6

(收稿日期: 2017-10-30)