

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2014.01895

不同轮回选择方法对玉米窄基群体的改良效果

李芦江 兰海 潘光堂 杨克诚*

四川农业大学玉米研究所 / 农业部西南玉米生物学与遗传育种重点实验室, 四川雅安 625014

摘要: 利用轮回选择进行群体改良, 是玉米种质扩增与改良的有效方法, 能为选育优良自交系提供基本素材, 进而提高选育自交系及杂交种的效率。本研究以玉米窄基群体 P4C0 及其经过不同轮回选择方法改良的 10 个群体为材料, 通过多点田间表型鉴定和配合力测定, 研究不同轮回选择方法对玉米窄基群体的改良效果, 利用 SSR 分子标记分析不同轮回选择方法对群体遗传多样性的影响。结果表明, 几种轮回选择方法都能有效改良群体的主要性状及其一般配合力(GCA)。以时间计算, 控制双亲混合选择(MS)对群体 P4C0 主要性状及其 GCA 改良效果优于半同胞-S2:3 (HS-S2:3)轮回选择, 但在株高和穗位高的改良上, HS-S2:3 选择效果较好。以轮次计算, 开放改良对群体 P4HSC1 主要性状及其 GCA 的改良效果优于 MS, 但开放改良后, 群体株高和穗位高有较大幅度的增加。不同轮回选择方法对群体遗传多样性和遗传结构的影响不尽一致。P4C0 经过 5 轮 MS 后, 在群体改良的低代, 群体遗传多样性得到了较好的保持, 而多代的改良导致群体遗传多样性下降; P4C0 经过 1 轮 HS-S2:3 选择后, 遗传多样性比 P4C0 有较大幅度的下降。P4HSC1 经过 1 轮开放改良后, 遗传多样性有较大幅度的增加。P4HSC1 经过 3 轮 MS 改良后, 群体遗传多样性呈增大的趋势, 但每轮增加的幅度均较小。

关键词: 玉米; 群体; 轮回选择; 性状; 配合力; 遗传多样性

Effect of Different Recurrent Selection Methods on a Narrow Base Maize Population

LI Lu-Jiang, LAN Hai, PAN Guang-Tang, and YANG Ke-Cheng*

Maize Research Institute, Sichuan Agricultural University / Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Maize in Southwest Region, Ministry of Agriculture, Ya'an 625014, China

Abstract: The narrow basis of maize germplasm is the main factor blocked the development of maize breeding in China. The population improvement via recurrent selection is one of effective methods for the improvement and expansion of maize germplasm. In this study, three kinds of recurrent selection methods were carried out to improve the narrow base maize population P4C0: a) five cycles of biparental mass selection (MS); b) one cycle of half-sib and S2:3 family combining selection (HS-S2:3) followed by three cycles of MS; and c) one cycle of open improvement (OI) by crossing two inbred lines to the population. In different ecological environments, the phenotypes of the developed populations were analyzed and the combining abilities were tested according to an incomplete diallel model to study the effects of the different methods. The effects of the different methods on genetic diversity of the populations were also analyzed by using 51 pairs of SSR markers. It was found that the effects of different methods on the main traits, general combining ability (GCA) and the genetic diversity were different. The effects of MS on yield, yield components and their GCAs were greater than these of HS-S2:3. In addition, MS was more effective on maintaining the genetic diversity of the population. The HS-S2:3 were more beneficial to maintain plant height and ear height of the population. The OI was more effective on the improvement of yield, yield components and their GCAs than MS. Genetic diversity was maintained in the first two cycles of MS on P4C0 then decreased slightly from the 3rd cycle. Genetic diversity decreased after one cycle of HS-S2:3 and increased after 3 cycles of MS or 1 cycle of OI.

Keywords: Maize; Population; Recurrent selection; Trait; Combining ability; Genetic diversity

本研究由国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-02-07), 国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2011AA10A103-2)和四川省教育厅资助科研项目(13ZA0250)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 杨克诚, E-mail: fman4027@163.com, Tel: 0835-2882455

第一作者联系方式: E-mail: lilujiang@hotmail.com

Received(收稿日期): 2014-03-03; Accepted(接受日期): 2014-07-06; Published online(网络出版日期): 2014-08-04.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20140804.1222.002.html>

轮回选择是一种周期性的群体改良方法,它能在有效地保持群体遗传多样性的基础上,打破基因间的连锁,增加优良基因重组的机会,使群体中优良基因频率不断提高,尤其适用于数量性状的改良,比如提高群体的产量及构成因素和配合力,达到改善群体表现的目的,从而创造和改良玉米育种的基础材料^[1]。

群体轮回选择方法很多,但任何一种方法都有其局限性,都不能同时改良群体的所有性状。控制双亲混合选择通过选择优良单株进行人工控制授粉,达到控制雌雄配子的目的,把鉴定、选择、重组和控制授粉结合起来,能在较好地保持群体遗传多样性的基础上,对群体主要性状进行初步改良,被广泛用于群体改良的初级阶段^[2]。Lamkey 等^[3]和 Weyhrich 等^[4]的研究表明,混合选择能显著改良群体的产量,同时减小群体的自交衰退。Leon 等^[5]对 Golden Glow 以产量为指标的 24 轮混合选择表明,穗粗、穗长和籽粒深度每轮分别增加 0.03、0.10 和 0.01 cm,改良效果显著。彭泽斌等^[6]对中综 3 号群体完成 6 轮兼顾产量性状、株型和早熟性的混合选择,发现产量共增加 24.05%,产量的一般配合力(GCA)由 C0 的 -55.37 提高到 C6 的 61.01。魏昕等^[7]利用 SSR 分子标记分析控制双亲混合选择对玉米群体墨白 946 遗传多样性的影响,结果表明原始群体 C0 的基因型数目为 418、C1 为 412、C2 为 382、C3 为 357、C4 为 317、C5 为 318,群体的遗传多样性有下降的趋势,但遗传多样性平均有 88.5%分布在群体内,11.5%分布于群体间,群体仍保持了较丰富遗传多样性。半同胞轮回选择是在基础群体中按育种目标选择表型优良单株,自交同时与共同的测验种杂交,通过测交组合的表现来确定当选单株的一种改良方法。谢振江等^[8]认为,半同胞轮回选择在提高群体自身产量、杂交组合产量的同时,能更为有效地提升群体杂种优势,使产量 GCA 和特殊配合力(SCA)同时提高。Holthaus 等^[9]研究了 7 轮半同胞选

择对 BSSS 群体的改良效果,结果表明每轮产量增益为 76 kg hm⁻²,改良效果明显。自交后代选择法是自交至第 n 代时进行鉴定选择的轮回选择方法,最常用的是 S1 和 S2 选择法,其中 S2 选择已被证明是一种有效的方法,因为这种方法提供了多次选择的机会。Weyhrich 等^[10]比较了 7 种不同选择方法对群体 BS11 的改良效果,认为 S2 选择每轮的产量遗传增益最大,但是该方法改良群体时群体的遗传多样性损失较快。通过掺入异源优良种质,可以使新群体具有较多的优良基因,进一步增加群体的遗传变异,有利于在进一步选择中获得较大的遗传响应。在玉米群体改良过程中,采用开放系统改良群体,加入优良自交系,能降低群体近交衰退的程度,保持群体长期可选择的遗传变异和选择潜力,弥补群体的缺点,提高群体有利基因的频率,提高改良的效果^[11-12]。

大量研究表明,不同轮回选择方法对群体改良的效果不同,研究不同轮回选择方法对群体的改良效果,对于根据育种目标,选择适当的方法来改良群体具有重要的指导意义。本研究以玉米窄基群体 P4C0 及其经过不同轮回选择方法改良的 10 个群体为材料,通过多点田间表型鉴定和配合力测定,研究不同轮回选择方法对玉米窄基群体的改良效果,并利用 SSR 分子标记分析不同轮回选择方法对群体遗传多样性的影响,以期对这些群体的进一步改良、利用和这些轮回选择方法的完善和利用提供参考。

1 材料与方法

1.1 基础群体

基础群体 P4C0 由四川农业大学玉米研究所根据杂优类群选择 6 个属 Reid 杂优类群的自交系(表 1),按不完全双列杂交配制的组合在隔离区内经 2 次自由授粉重组合成。该群体主要产量性状和 GCA 表现好,植株较矮,穗位较低,抗病力强,但籽粒偏浅,穗行数偏少^[13]。

表 1 用于合成群体 P4C0 的自交系名称及系谱
Table 1 Pedigree of the inbred lines used to form population P4C0

自交系 Inbred line	系谱 Pedigree
铁 7922 Tie 7922	选自美国杂交种 3147 Selected from American hybrid 3147
沈 5003 Shen 5003	选自美国杂交种 3382 Selected from American hybrid 3382
杜 32 Du 32	选自美国杂交种 3382 Selected from American hybrid 3382
698-3	选自美国杂交种 Y78698 Selected from American hybrid Y78698
成 687 Cheng 687	选自美国杂交种 87001 Selected from American hybrid 87001
掖 478 Ye 478	选自杂交种沈 5003×U8112 Selected from hybrid Shen 5003×U8112

1.2 改良群体形成过程

1.2.1 半同胞-S2:3 轮回选择(HS-S2:3) 2004 年秋季, 在云南元江从群体 P4C0 不同基本株的 S2 代中, 选取田间表现优良的 10 个株系, 每个株系取 3 个单株按不完全双列杂交设计分别与 3 个自交系测验种(48-2、9636 和 SCML203)杂交。2005 年春季和夏季, 在四川农业大学玉米研究所多营试验基地进行组合的田间鉴定, 同时将对应的 S2 单株加代, 根据鉴定结果, 选取其中来源于 10 个不同 S2 单株的优良组合。2005 年秋季, 在云南元江将中选组合对应的 S3 株系中的优良单株种子等量混播, 种植 600 株左右进行隔离重组, 收获时去除不良单株, 将入选单株种子等量混合。2006 年春季在雅安再进行 1 次隔离重组, 获得 P4HSC1。

1.2.2 控制双亲混合选择 2005 年春季, 将基础群体 P4C0 在四川农业大学玉米研究所多营试验基地种植 600 株左右。抽丝散粉前根据田间长势、玉米主要病害抗性及植株性状表现, 选择 200 个以上优良单株雌雄套袋。授粉时, 为避免单株自交, 把套袋的优良单株按个数平均分为两组, 第 1 组的混合花粉授予第 2 组的套袋雌穗, 反之, 第 2 组的混合花粉授给第 1

组的套袋雌穗。收获时选择 100 个以上优良果穗, 经室内考种后, 针对基础群体存在问题, 以穗行数和籽粒深度为主要目标性状, 选留 60 个较优果穗, 将每个果穗中部籽粒等量混合形成下一轮群体。同年秋季在云南, 翌年春季在四川按同样方法继续对群体进行改良, 到 2007 年春季共改良 5 个世代, 记为 P4MSC1、P4MSC2、P4MSC3、P4MSC4 和 P4MSC5。利用同样的方法对 P4HSC1 进行 3 轮改良, 得到群体 P4HSC1-MSC1、P4HSC1-MSC2 和 P4HSC1-MSC3。

1.2.3 开放改良 2007 年春季, 将同属 Reid 种质的两个优良自交系 SCLM103 和 71740 加入到群体 P4HSC1 中, 取每个自交系花粉分别与群体的 30 个优良单株杂交。2007 年秋季, 将群体与两个自交系的顶交种在云南种植 600 株左右, 在隔离区内进行自由授粉重组, 收获时去除不良单株, 将入选单株种子等量混合, 获得群体 P4HSC1-AP。

1.3 田间试验

1.3.1 供试材料 基础群体 P4C0 及其经过不同轮回选择方法改良的 10 个群体, 共 11 个群体和以 4 个自交系(表 2)为母本, 11 个群体为父本, 按不完全双列杂交组配的 44 个组合。

表 2 用于群体配合力测定的自交系名称及系谱
Table 2 Pedigree of the inbred lines used to test the combining ability of the populations

自交系 Inbred line	系谱 Pedigree
W30	K22 改良系 Modified line of K22
08-641	选自美国杂交种 Y78641 Selected from American hybrid Y78641
S37	选自热带群体 Suwan 1 Selected from tropical maize population Suwan 1
D863F	齐 319 改良系 Modified line of Qi 319

1.3.2 试验设计 2008 年春季在四川雅安, 秋季在云南景洪进行 11 个群体的比较试验。采用随机区组设计, 3 次重复, 3 行区, 行长 5 m, 每行 24 株, 双株种植, 密度为 58 000 株 hm^{-2} 。田间管理同大田生产。每个小区取中间 60 株考察性状获取数据资料。

2009 年春季, 在四川雅安、云南景洪和重庆涪陵进行 44 个测交组合的田间试验。采用随机区组设计, 3 次重复, 2 行区, 行长 3 m, 每行 14 株, 双株种植, 密度为 58 000 株 hm^{-2} 。田间管理同大田生产。每个小区取中间 20 株考察性状获取数据资料。

1.3.3 性状考察 散粉后测量株高和穗位高, 收获果穗风干后按单穗考察籽粒深度、穗行数和单株产量(按水分含量 14%折算)。籽粒深度 = (果穗中部直径 - 穗轴中部直径)/2, 单株产量 = (果穗重 - 穗轴重) \times (100% - 籽粒含水量)/86%。

1.3.4 统计分析 对群体比较试验, 以小区均数为单位, 进行两地联合方差分析, 揭示主要性状不同地点和群体间的差异, 对方差分析差异显著的性状做多重比较(LSD 法), 并计算其遗传增益 ΔG 和群体优良个体频率及表型变异系数 $CV(\%)$ 。对测交组合鉴定试验, 以小区均数为单位, 进行三地联合方差分析, 揭示主要性状不同地点和组合间的差异, 对基因型间差异显著的性状, 按不完全双列杂交模型做配合力方差分析, 对 GCA 群体间差异显著的性状, 进一步估算配合力效应值^[14]。以上所有数据处理由 Microsoft Excel 2007 和 DPS7.05 软件完成^[15]。

1.4 SSR 分析

1.4.1 DNA 提取 用 2 \times CTAB 法提取^[16]并纯化 DNA, 每个群体随机抽取 30 个单株, 11 个群体共计提取 330 个单株的 DNA。

1.4.2 SSR 扩增 利用筛选到的51对扩增条带清晰、具明显多态性的引物,采用王凤格等^[17]的方法进行 SSR 扩增。

1.4.3 数据统计分析 根据扩增结果,将在相同迁移位置上有带的计为 1,无带的计为 0。计算群体的多态位点数(number of polymorphic loci, NP)、多态位点比例(ratio of polymorphic loci, RP)、期望杂合度(Nei's expected heterozygosity, He)、遗传距离(genetic distance, GD)、Shannon 多样性指数(Shannon's information index, I)和基因型数(number of genotypes, NG)。以上数据处理由 Microsoft Excel 2007、POPGENE32 和 NTSYSpc2.1 软件完成^[18-20]。

2 结果与分析

2.1 不同轮回选择方法对群体主要性状的改良效果

2.1.1 群体主要性状差异显著性检验 两地联合

方差分析结果表明(表3),株高、穗位高、穗行数、行粒数和单株产量等5个性状群体间存在真实遗传差异,说明不同方法改良后,群体多数性状都得到了改良。

2.1.2 粒深和穗行数直接选择效应 群体 P4C0 经过 5 轮控制双亲混合选择后,粒深和穗行数都随改良轮次增加呈增加趋势(表 4),以 P4C0 最小,分别以 P4MSC5 和 P4MSC4 最大,遗传增益分别为 10.33%和 8.17%。P4C0 经 1 轮 HS-S2:3 选择后,群体粒深增加 0.044 cm,遗传增益为 4.50%,接近显著水平,穗行数增加 1.37 行,遗传增益为 10.08%,较 P4C0 极显著增加。群体 P4HSC1 经过 1 轮开放改良后,粒深遗传增益为 8.32%,比 P4HSC1 极显著增加,穗行数增加不显著。群体 P4HSC1 经过 3 轮控制双亲混合选择后,粒深和穗行数随改良轮次增加呈增加趋势,到 P4HSC1-MSC3 时,分别获得了 6.65%和 3.68%的遗传增益,比 P4HSC1 显著提高。

表 3 群体主要性状方差分析结果
Table 3 Results of combined variance analysis of two locations for the traits of the populations

变异来源 Source of variation	自由度 df	株高 Plant height	穗位高 Ear height	粒深 Kernel depth	穗行数 Rows per ear	单株产量 Yield per plant
地点内区组 Blocks within location	4	558.74**	170.38**	0.008**	0.24	310.11**
地点间 Locations (L)	1	6132.39**	9095.21**	0.030**	7.11**	45.12
群体间 Populations (P)	10	258.12**	122.45**	0.007**	1.98**	173.61**
群体×地点 P×L	10	77.78	27.32	0.004*	0.24	176.50**

表中数据为均方值; *和**分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著。

Data in the table are mean squares. * and ** indicate significant difference at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

表 4 群体粒深、穗行数和单株产量均值及遗传增益
Table 4 Mean and the genetic gain of kernel depth, rows per ear, and yield per plant for the populations

群体 Population	粒深 Kernel depth (cm)			穗行数 Rows per ear				单株产量 Yield per plant (g)			
	均值 Mean	ΔG_1	ΔG_2	均值 Mean	ΔG_1	ΔG_2		均值 Mean	ΔG_1	ΔG_2	
P4C0	0.978			13.59				114.93			
P4MSC1	1.058	0.080		14.29	0.70			129.31	14.38		
P4MSC2	1.054	0.076		14.27	0.85			131.16	16.23		
P4MSC3	1.022	0.045		14.55	0.96			122.69	7.76		
P4MSC4	1.052	0.074		14.70	1.11			125.55	10.62		
P4MSC5	1.079	0.101		14.61	1.02			121.65	6.72		
P4HSC1	1.022	0.044		14.96	1.37			123.25	8.32		
P4HSC1-AP	1.107	0.129	0.085	14.82	1.23	-0.14		134.54	19.61	11.29	
P4HSC1-MSC1	1.053	0.075	0.031	15.32	1.73	0.36		122.96	8.03	-0.29	
P4HSC1-MSC2	1.049	0.071	0.027	15.41	1.82	0.45		125.12	10.19	1.87	
P4HSC1-MSC3	1.090	0.112	0.068	15.49	1.90	0.53		129.37	14.44	6.12	
LSD _{0.05}	0.048			0.46				9.07			
LSD _{0.01}	0.064			0.61				12.14			

ΔG_1 和 ΔG_2 分别表示相对于 P4C0 和 P4HSC1 的遗传增益。

ΔG_1 and ΔG_2 indicate genetic gain relative to P4C0 and P4HSC1, respectively.

P4C0 经过 5 轮控制双亲混合选择改良后, 群体粒深和穗行数优良个体出现的频率均比 P4C0 有所增加(表 5)。P4C0 经过 1 轮 HS-S2:3 选择后, 群体穗行数优良个体频率较 C0 有大幅度提高, 而粒深优良个体出现频率变化不大。P4HSC1 经过 1 轮开放改良后, 粒深和穗行数优良个体频率比 P4C0

及 P4HSC1 均有大幅度的增加。P4HSC1 经过 3 轮控制双亲混合选择改良后, 群体的粒深和穗行数, 随控制双亲混合选择改良轮次的增加, 优良个体出现的频率有所增加。进一步表明不同的选择方法对粒深和穗行数的改良都是有效的, 但效果存在差异。

表 5 各群体粒深、穗行数和单株产量优良个体频率
Table 5 Frequency of the excellently performed individuals (%)

群体 Population	单株产量 Yield per plant (≥160 g)	穗行数 Rows per ear (≥16)	粒深 Kernel depth (≥1.1 cm)
P4C0	9.49	24.35	13.49
P4MSC1	20.79	35.69	15.34
P4MSC2	20.54	38.14	20.26
P4MSC3	16.10	38.97	11.97
P4MSC4	17.39	42.31	17.21
P4MSC5	12.17	35.76	27.80
P4HSC1	15.36	44.01	14.18
P4HSC1-AP	22.86	43.17	30.63
P4HSC1-MSC1	15.38	55.17	17.57
P4HSC1-MSC2	14.78	56.49	16.95
P4HSC1-MSC3	17.25	58.18	25.56

2.1.3 单株产量相关选择响应 P4C0 经过 5 轮控制双亲混合选择改良后, 群体单株产量随改良轮次增加总体呈增加趋势(表 4), 在 P4MSC2 时遗传增益最大, 为 14.12%, 从 P4MSC3 开始出现小幅下降的趋势。P4C0 经过 1 轮 HS-S2:3 选择后, 群体单株遗传增益为 7.24%, 接近显著水平。P4HSC1 经过 1 轮开放改良后, 群体单株产量相对 P4C0 和 P4HSC1 的遗传增益分别为 17.06%和 9.16%, 改良效果显著。P4HSC1 经过 3 轮控制双亲混合选择改良后, 改良群体单株产量随改良轮次增加而增加, 都显著或极显著高于 P4C0, 但与 P4HSC1 差异不显著。

在 P4C0~P4MSC2, 群体单株产量优良个体频率随改良轮次增加而增加, 而在 P4MSC3~P4MSC5 优良个体频率随改良轮回增加而减小(表 5)。P4C0 经过 1 轮 HS-S2:3 选择后, 群体单株产量优良个体出现频率较 P4C0 有较大的提高。P4HSC1 经过 1 轮开放改良后, 群体单株产量优良个体出现频率较 P4C0 和 P4HSC1 均有较大的提高。P4HSC1 经过 3 轮控制双亲混合选择改良后, 群体单株产量优良个体出现频率随改良轮次增加呈增加趋势, 但有一定的波动。

2.1.4 株高和穗位高相关选择响应 由表 6 可以看出, P4C0 经过 5 轮控制双亲混合选择改良后, 群

体株高和穗位高随改良轮次增加呈增高的趋势, 均以 P4C0 最小, P4MSC4 最大。P4C0 经 1 轮 HS-S2:3 选择后, 群体株高和穗位高有小幅度增加, 但与 P4C0 差异不显著。群体 P4HSC1 经过 1 轮开放改良后, 群体株高和穗位高较 P4C0 和 P4HSC1 都显著增高。P4HSC1 经过 3 轮控制双亲混合选择改良后, 株高和穗位高也都随改良轮次增加呈增加的趋势, 均显著或极显著高于 P4C0, 但与 P4HSC1 差异不显著。

2.2 不同轮回选择方法对群体主要性状配合力的改良效果

2.2.1 测交组合间差异显著性检验及配合力方差分析 方差分析结果表明(表 7), 株高、穗位高、粒深、穗行数和单株产量等 5 个性状组合间差异均达到极显著水平, 且绝大多数性状受环境以及基因型与环境互作影响较大; 株高、穗位高和穗行数群体间 GCA 差异达到极显著水平, 粒深和单株产量群体间 GCA 差异达到显著水平, 上述 5 个性状测验种间 GCA 差异达到极显著水平, 群体和测验种单株产量 SCA 差异达到显著水平。

2.2.2 一般配合力效应分析 由表 8 可以看出, 株高、穗位高、穗行数、粒深和单株产量等 5 个性状 GCA 效应值, 都随控制双亲混合选择改良轮次的增加而呈增加趋势, 以 P4C0 最小, 以 P4MSC4 或

表 6 群体主要性状均值及遗传增益
Table 6 Mean and the genetic gain of traits for the populations

群体 Population	株高 Plant height (cm)			穗位高 Ear height (cm)		
	均值 Mean	ΔG_1	ΔG_2	均值 Mean	ΔG_1	ΔG_2
P4C0	208.33			76.55		
P4MSC1	221.13	12.80		86.38	9.83	
P4MSC2	229.07	20.74		90.32	13.77	
P4MSC3	224.78	16.45		89.33	12.78	
P4MSC4	229.84	21.51		93.55	17.00	
P4MSC5	226.57	18.24		91.90	15.35	
P4HSC1	216.53	8.20		86.64	10.09	
P4HSC1-AP	229.20	20.87	12.67	89.00	12.45	2.36
P4HSC1-MSC1	217.85	9.52	1.32	84.59	8.04	-2.05
P4HSC1-MSC2	219.85	11.52	3.32	86.48	9.93	-0.16
P4HSC1-MSC3	222.47	14.14	5.94	89.36	12.81	2.72
LSD _{0.05}	9.82			6.53		
LSD _{0.01}	13.14			8.74		

ΔG_1 和 ΔG_2 分别表示相对于 P4C0 和 P4HSC1 的遗传增益。

ΔG_1 and ΔG_2 indicate genetic gain relative to P4C0 and P4HSC1, respectively.

表 7 测交组合三地联合方差分析结果
Table 7 Results of combined variance analysis of the traits for testcrosses in three locations

变异来源 Source of variance	自由度 <i>df</i>	株高 Plant height	穗位高 Ear height	穗行数 Rows per ear	粒深 Kernel depth	单株产量 Yield per plant
地点内区组间 Blocks within location	6	703.37**	876.21**	1.27**	0.04**	760.43**
地点间 Locations	2	7946.15**	18758.47**	53.39**	0.94**	16551.60**
测交组合间 Testcrosses	43	2100.31**	1367.28**	8.22**	0.04**	611.76**
测交组合×地点 Testcrosses × locations	86	217.02**	207.55**	0.39*	0.01	281.33**
测验种一般配合力 GCA of testers	3	28223.81**	18569.30**	99.06**	0.36**	4378.56**
群体一般配合力 GCA of populations	10	321.70**	154.02**	4.23**	0.03*	577.24*
测验种与群体特殊配合力 SCA of testers×populations	30	80.83	51.50	0.47	0.01	246.58*

表中数据为均方值; *和**分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著。

Data in the table are mean squares. * and ** indicate significant difference at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

表 8 群体主要性状一般配合力效应值
Table 8 GCA effect of the traits of the populations

群体 Population	株高 Plant height (cm)	穗位高 Ear height (cm)	穗行数 Rows per ear	粒深 Kernel depth (cm)	单株产量 Yield per plant (g)
P4C0	-5.003	-4.283	-0.519	-0.056	-8.691
P4MSC1	-1.979	-1.376	-0.295	-0.011	1.502
P4MSC2	0.025	-1.639	-0.188	0.026	0.389
P4MSC3	2.461	0.869	-0.300	0.012	3.209
P4MSC4	3.815	2.174	0.080	0.036	3.510
P4MSC5	3.713	2.262	-0.240	0.033	3.054
P4HSC1	-2.434	-2.115	-0.008	-0.010	-3.101
P4HSC1-AP	3.273	1.989	0.213	0.003	4.028
P4HSC1-MSC1	-1.502	-0.295	0.583	-0.025	-4.777
P4HSC1-MSC2	-1.221	0.830	0.242	-0.009	-0.400
P4HSC1-MSC3	-1.148	1.585	0.431	0.001	1.277
LSD _{0.05}	4.554	4.200	0.261	0.044	5.765
LSD _{0.01}	5.985	5.520	0.344	0.058	7.576

P4MSC5 最大。P4C0 经过 1 轮 HS-S2:3 选择后, 5 个性状的 GCA 效应值均较 P4C0 有所增加, 但仅穗行数和粒深差异达到显著或极显著水平。P4HSC1 经过 1 轮开放改良后, 5 个性状的 GCA 效应值均较 P4C0 极显著增加, 且群体 P4HSC1-AP 单株产量 GCA 效应值是所有参试群体中最高的。P4HSC1 经过 3 轮控制双亲混合选择改良后, 5 个性状的 GCA 效应值都随改良轮次增加呈增加趋势, 虽有一定的波动, 但多数性状较 P4C0 有显著或极显著提高, 且穗行数较 P4HSC1 有显著提高。

2.3 不同轮回选择方法对群体遗传多样性的影响
2.3.1 群体表型变异系数 由表 9 可知, 基础群体 P4C0 经过 5 轮控制双亲混合选择后, 各轮改良群体多数性状表型变异系数随改良轮次增加均有减小

的趋势, 但减小幅度的较小, 且大多数性状表型变异系数呈波动式变化, 表明在本研究的样本容量和选择强度下, 群体表型遗传变异虽有减小的趋势, 但仍一定程度上保持了群体的遗传变异; 经过 1 轮 HS-S2:3 改良后, 5 个性状变异系数都比 P4C0 有较大幅度减小, 表明群体经过 1 轮 HS-S2:3 改良后, 群体表型遗传变异减小速度较快。经过 1 轮开放改良后, 株高、穗位高等 5 个性状变异系数都比 P4HSC1 有所增加, 表明经过 1 轮开放改良后, 群体多数性状的遗传变异有一定程度的增加。P4HSC1 经过 3 轮控制双亲混合选择后, 各轮改良群体多数性状表型变异系数随改良轮次增加均有增大的趋势, 但增加的幅度较小, 且大多数性状表型变异系数呈波动式变化, 表明群体表型遗传变异有一定程度的恢复。

表 9 群体主要性状变异系数
Table 9 Coefficient of variation for the traits of populations (%)

群体 Population	株高 Plant height	穗位高 Ear height	穗行数 Rows per ear	粒深 Kernel depth	单株产量 Yield per plant
P4C0	10.29	16.95	14.37	13.80	30.44
P4MSC1	9.46	16.11	14.02	11.76	27.94
P4MSC2	9.41	15.37	15.09	14.04	28.30
P4MSC3	10.49	17.84	13.72	13.65	29.42
P4MSC4	8.63	15.12	14.20	12.50	27.66
P4MSC5	9.74	14.68	14.81	13.23	26.32
P4HSC1	7.71	14.54	13.41	12.27	27.96
P4HSC1-AP	11.56	18.53	13.53	12.56	27.20
P4HSC1-MSC1	9.04	16.60	13.10	13.08	27.95
P4HSC1-MSC2	8.38	16.54	13.62	12.97	26.58
P4HSC1-MSC3	8.76	15.91	13.91	12.72	28.00

2.3.2 群体分子遗传多样性分析 P4C0经过5轮控制双亲混合选择后, 在改良的前2轮, 多数表征遗传多样性的参数下降不明显(表10), 基因杂合度和遗传多样性指数还有小幅度增加。经3轮改良以后, 群体杂合度遗传多样性开始下降, 虽然衡量群体遗传多样性的参数变化规律不尽相同, 但其反映的整体趋势是基本一致的, 即在群体改良的低代, 群体遗传多样性得到了较好的保持, 而多代的改良则会导致群体遗传多样性的下降。P4C0经过1轮 HS-S2:3 选择后, 6个表征群体遗传多样性的参数比 P4C0均有较大幅度下降。P4HSC1经过1轮开放改良后, 6个表征群体遗传多样性的参数均有较大幅度增加。P4HSC1经过3轮控制双亲混合选择改良后, 6个表征群体遗传多样性的参数均呈增大趋势, 但每轮增加的幅度均较小。以上结果表明, 不同轮回选择方法

对群体遗传多样性的影响存在差异。

3 讨论

3.1 不同轮回选择方法对群体主要性状及其 GCA 改良效果

研究表明, 不同的轮回选择方法都能有效改良群体, 但效果不尽相同。一般认为群体内改良方法对加性基因作用的性状和 GCA 改良效果较好。Hallauer 等^[21]在比较了几种轮回选择方法后, 认为若是以每季的改良效果来评价, 混合选择最为有效。杨克诚等^[22]的研究表明, 若以时间来计算, 混合选择和全同胞轮回选择的效果相当。Weyhrich 等^[10]比较 7 种选择方法对群体 BS11 改良效果表明, 不同方法都能明显地提高群体产量, 其中混合选择每轮的遗传增益最小, S2 最大。Thanda 等^[23]的研究表明,

表 10 群体主要遗传多样性参数
Table 10 The indices of genetic diversity of the populations

群体 Population	多态位点数 NP	多态位点比例 RP (%)	遗传多样性指数 $I \pm SD$	基因杂合度 $He \pm SD$	遗传距离 $GD \pm SD$	基因型数 NG
P4C0	206	90.75	0.995±0.311	0.5706±0.1366	0.5916±0.0380	270
P4MSC1	199	87.67	1.016±0.326	0.5832±0.1406	0.5670±0.0363	257
P4MSC2	197	86.78	0.998±0.316	0.5717±0.1385	0.5601±0.0380	261
P4MSC3	198	87.22	0.976±0.343	0.5575±0.1498	0.5687±0.0351	251
P4MSC4	193	85.02	0.972±0.338	0.5586±0.1504	0.5600±0.0361	255
P4MSC5	192	84.58	0.965±0.308	0.5553±0.1325	0.5526±0.0315	240
P4HSC1	172	75.77	0.888±0.365	0.5138±0.1863	0.5104±0.0476	213
P4HSC1-AP	187	82.38	0.936±0.354	0.5287±0.1662	0.5229±0.0405	250
P4HSC1-MSC1	173	76.21	0.898±0.351	0.5196±0.1796	0.5138±0.0379	222
P4HSC1-MSC2	178	78.41	0.920±0.327	0.5336±0.1595	0.5383±0.0334	228
P4HSC1-MSC3	185	81.50	0.926±0.301	0.5432±0.1397	0.5403±0.0385	236

SD 表示标准差。

NP: number of polymorphic loci; RP: ratio of polymorphic loci; He: Nei's expected heterozygosity; GD: genetic distance; I: Shannon's information index; NG: number of genotypes; *SD*: standard deviation.

S1 轮回选择能有效改良玉米群体对玉米象的抗性, 而 S2 改良效果不明显。Wardyn 等^[24]研究认为半同胞轮回选择优于自交后代选择。库丽霞等^[25]的研究表明, 轮回选择对群体单株产量的改良是有效的, 群体与各测验种间的杂交后代产量平均每轮提高 3.57%。半姊妹轮回选择和相互半姊妹轮回选择在改良群体产量一般配合力方面, 均得到显著提高, 呈逐轮上升的趋势。本研究结果表明, 不同轮回选择方法对群体主要性状及其 GCA 改良效果不尽相同。以时间来计算, 控制双亲混合选择对群体产量和主要构成性状及其 GCA 改良效果优于 HS-S2:3 轮回选择, 但在植株性状改良上 HS-S2:3 效果较好。以轮次来计算, 开放改良对群体产量和主要构成性状及其 GCA 的改良效果优于控制双亲混合选择, 但开放改良后, 群体植株和穗位及其 GCA 有较大幅度的提高。因此, 虽然 MS 和 HS-S2:3 轮回选择都能有效改良群体主要性状及其 GCA, 但在群体改良的初期, 利用控制双亲混合选择进行改良, 能在较大的有效样本容量下, 使群体充分重组, 通过选择淘汰不良基因, 提高优良基因频率, 改良效果更佳。HS-S2:3 轮回选择因为需要对候选家系进行配合力测定, 实际样本容量较小(本研究为 30 个 S2 单株), 在基础群体优良基因频率相对较低的情况下, 改良效果较差, 对主要性状及其 GCA 得到较好改良, 群体内积累了较多优良基因的群体进行 HS-S2:3 轮回选择, 效果可能会更好。

3.2 不同轮回选择方法对群体遗传多样性的影响

丰富的遗传变异是有效选择的基础。因此, 在

改良群体的同时, 要尽可能保持群体的遗传多样性。有的研究表明, 轮回选择在改良群体的同时, 保持了群体的遗传多样性, 也有研究表明, 轮回选择降低了群体遗传多样性。Hallauer 等^[1]对 BSSS 及其改良群体 BS13(S)C3 的遗传变异比较研究发现, 该群体在经历了长期选择后仍保持着较高的遗传变异。黄素华等^[26]研究结果表明, 轮回选择可以保持群体的遗传变异范围。魏昕等^[7]的研究表明, 控制双亲混合选择后, 群体的遗传多样性有下降的趋势。Hinze 等^[27]利用 SSR 标记对 Iowa 抗螟综合种 (BSCB1) 和 BSSS 在相互轮回选择后的群体进行遗传多样性分析, 得出了随着相互轮回选择进程的实施, 群体的遗传多样性呈下降趋势的结论。本研究结果表明, 不同轮回选择方法对群体遗传多样性的影响不尽一致。P4C0 经过 5 轮控制双亲混合选择后, 衡量群体遗传多样性的参数虽然变化规律存在差异, 但其反映的整体趋势是基本一致的, 即在群体改良的低代, 群体遗传多样性得到了较好的保持, 而多代的改良则会导致群体遗传多样性的明显下降。因此, 利用控制双亲混合选择对玉米窄基群体进行短期的改良, 本研究采用的样本容量(600 株)和选择强度(10%)可作为参考的重要指标。P4C0 经过 1 轮 HS-S2:3 选择后, 6 个表征群体遗传多样性的参数比 P4C0 均有较大幅度的下降, 这与入选家系较少有很大关系。因此, 在利用这种方法进行群体改良时, 应适当增加有效群体容量, 在准确鉴定的基础上, 多选优良家系重组形成改良群体。P4HSC1 经过 1 轮开放改良后, 6 个表征群体遗传多样性的参数均有较大

幅度的增加。因此,在群体改良过程中,若发现群体遗传多样性下降过快,向群体中掺入优良基因是恢复和补充群体遗传多样性的有效方法。

3.3 改良进展评价与改良方案调整

改良进展评价是改良方案调整的依据。群体改良的每一种方法都不可能改良群体的所有方面,群体改良的方法应该配套使用。利用同一种方法,针对相同的性状进行持续选择能对目标性状起到很好的改良效果,但其他一些相关的性状可能会发生变化^[1,2,6,25]。本研究结果表明,针对穗行数和粒深进行 2~3 轮控制双亲混合选择后,群体穗行数、粒深和产量及其 GCA 得到有效改良,多轮的选择则导致了株高和穗位显著增加。因此对这些群体不宜采用控制双亲混合选择针对相同性状进行长期选择,而应适时调整改良的方案,如采用开放改良方案,掺入目标基因重组,或采用自交后代选择等能降低株高和穗位高的方法进行改良。群体 P4C0 经过 HS-S2:3 轮回选择后,群体遗传多样性下降较快,本研究采用向群体中掺入外源基因和控制双亲混合选择的方法继续进行改良,结果表明群体的遗传多样性得到一定程度的恢复,主要性状也得到进一步改良。所以,在群体改良过程中定期评估改良进展,及时调整改良方案是十分必要的。

4 结论

不同轮回选择方法对群体主要性状及其配合力的改良都是有效的,但效果不尽相同,不同轮回选择方法对群体遗传多样性的影响也存在差异。控制双亲混合选择能有效改良群体主要产量性状及其 GCA,并能在一定程度上保持群体的遗传多样性,但以产量性状为目标的控制双亲混合选择容易导致植株和穗位的增高;HS-S2:3 轮回选择能有效改良群体主要产量性状及其 GCA,并能较好保持群体的植株性状,但群体遗传多样性下降过快;开放改良由于新种质的加入,群体主要产量性状及其 GCA 得到改良,且遗传多样性得到一定程度丰富,但群体株高和穗位高及其 GCA 有显著的增加。

References

- [1] 哈洛威 A R. 玉米轮回选择的理论与实践. 北京: 农业出版社, 1989. pp 47-120
Hallauer A R. Theory and Practice for Recurrent Selection in Maize Population. Beijing: Agriculture Press, 1989. pp 47-120 (in Chinese)
- [2] 张德贵, 李新海, 李明顺, 谢传晓, 郝转芳, 白丽, 张世煌, 潘光堂. 四个热带亚热带玉米群体开花期性状对混合选择的直接选择响应. 作物学报, 2010, 36: 28-35
Zhang D G, Li X H, Li M S, Xie C X, Hao Z F, Bai L, Zhang S H, Pan G T. Direct selection response for flowering traits in four tropical and subtropical maize populations by mass selection. *Acta Agron Sin*, 2010, 36: 28-35 (in Chinese with English abstract)
- [3] Lamkey K R, Dudley J W. Mass selection and inbreeding depression in three autotetraploid maize synthetics. *Crop Sci*, 1984, 24: 802-806
- [4] Weyhrich R A, Lamkey K R, Hallauer A R. Response of seven methods of recurrent selection in the BS11 maize population. *Crop Sci*, 1998, 38: 308-321
- [5] Leon T N, Coors J G. Twenty-four cycles of mass selection for prolificacy in the Golden Glow maize population. *Crop Sci*, 2002, 42: 325-333
- [6] 彭泽斌, 刘新芝, 孙福来. 中综 3 号玉米群体格子混合选择效果分析. 作物学报, 2000, 26: 618-622
Peng Z B, Liu X Z, Sun F L. Effects of grid mass selection in ZZ3 maize population. *Acta Agron Sin*, 2000, 26: 618-622 (in Chinese with English abstract)
- [7] 魏昕, 荣廷昭, 潘光堂. 墨白 964 群体 5 轮混合选择遗传变异的分子生物学研究. 中国农业科学, 2006, 39: 237-245
Wei X, Rong T Z, Pan G T. The genetic diversity variation revealed by SSR markers in the tropical maize population Pob32 after 5 cycles of mass selection. *Sci Agric Sin*, 2006, 39: 237-245 (in Chinese with English abstract)
- [8] 谢振江, 张锦芬, Lazar K. 中国和南斯拉夫异地育种对南斯拉夫玉米群体改良的效果. 南京农业大学学报, 2001, 24(3): 6-10
Xie Z J, Zhang J F, Lazar K. The effect of Yugoslavia maize population improvement through different locational breeding between China and Yugoslavia. *J Nanjing Agric Univ*, 2001, 24 (3): 6-10 (in Chinese with English abstract)
- [9] Holthaus J F, Lamkey K R. Population means and genetic variances in selected and unselected Iowa Stiff Stalk Synthetic maize populations. *Crop Sci*, 1995, 35: 1581-1589
- [10] Weyhrich R A, Lamkey K R, Hallauer A R. Response of seven methods of recurrent selection in the BS11 maize population. *Crop Sci*, 1998, 38: 308-321
- [11] 刘仁东. 玉米开放的 S1 或 S2 轮回选择系统与优良自交系种质的循环利用. 作物杂志, 1994, (1): 12-14
Liu R D. The open S1 or S2 recurrent selection system and cyclic utilization of superior inbred lines in maize. *Crops*, 1994, (1): 12-14 (in Chinese)
- [12] 彭泽斌, 张世煌. 玉米群体改良的问题与对策. 中国农业科学, 2000, 33(增刊): 16-20
Peng Z B, Zhang S H. Problems and strategies in maize population improvement. *Sci Agric Sin*, 2000, 33(suppl): 16-20 (in Chinese with English abstract)
- [13] 张建辉, 荣廷昭, 潘光堂, 杨克诚. 5 个玉米人工合成群体主要性状育种潜力分析. 作物学报, 2006, 32: 273-277
Zhang J H, Rong T Z, Pan G T, Yang K C. Breeding potentiality of major traits for five corn synthesized corn populations. *Acta Agron Sin*, 2006, 32: 273-277 (in Chinese with English abstract)
- [14] 孔繁玲. 植物数量遗传学. 北京: 中国农业大学出版社, 2006.

- pp 282–284
Kong F L. Quantitative Genetic in Plant. Beijing: China Agricultural University Press, 2006. pp 282–284 (in Chinese)
- [15] 唐启义, 冯明光. DPS 数据处理系统—试验设计、统计分析及模型优化. 北京: 科学出版社, 2006. pp 171–174
Tang Q Y, Feng M G. DPS Data Processing System Experiment Design, Statistical Analysis and Modeling. Beijing: Science Press, 2006. pp 171–174 (in Chinese)
- [16] Kotchoni S O, Gachomo E W. A rapid and hazardous reagent free protocol for genomic DNA extraction suitable for genetic studies in plants. *Mol Biol Rep*, 2009, 36: 1633–1636
- [17] 王凤格, 赵久然, 郭景轮, 余华姊, 刘龙渊. 一种改进的玉米的 SSR 标记 PAGE/快速银染检测新方法. 农业生物技术学报, 2004, 12: 606–607
Wang F G, Zhao J R, Guo J L, She H Z, Liu L Y. An improved PAGE rapid silver stain method used in maize SSR markers. *J Agric Biol*, 2004, 12: 606–607 (in Chinese with English abstract)
- [18] Rolf J F. NTSYS—pc2 Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System (CP). Version 2.0. New York: Exeter Software, 1998. pp 6–30
- [19] Peakall R, Smouse P E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol Ecol Notes*, 2006, 6: 288–295
- [20] Francis C Y, Yang R C, Boyle T. POPGENE VERSION 1.31—Microsoft Window-Based Freeware for Population Genetic Analysis Quick User Guide. Alberta: University of Alberta, 1999. pp 2–29
- [21] Hallauer A R, Miranda J B. Quantitative Genetics in Maize Breeding. New York: Iowa State University Press, 1981. pp 111–124
- [22] 赖仲铭, 杨克诚. 全姊妹轮回选择与混合选择对玉米群体改良效果的初步研究. 作物学报, 1983, 9: 7–16
Lai Z M, Yang K C. Study on the improvement effect of full-sib recurrent selection and mass selection on maize population. *Acta Agron Sin*, 1983, 9: 7–16 (in Chinese with English abstract)
- [23] Thanda D, Kevin V P. Divergent selection for resistance to maize weevil in six maize populations. *Crop Sci*, 2003, 43: 2043–2049
- [24] Wardyn B M, Edwards J W, Lamkey K R. Inbred-progeny selection is predicted to be inferior to half-sib selection for three maize populations. *Crop Sci*, 2009, 49: 443–450
- [25] 库丽霞, 孟庆雷, 侯本军, 李家富, 刘海静, 陈彦惠. 轮回选择对豫综 5 号玉米群体产量性状配合力的改良效果. 作物学报, 2012, 38: 215–222
Ku L X, Meng Q L, Hou B J, Li J F, Liu H J, Chen Y H. Improvement efficiency of recurrent selection for the combining ability of yield trait in maize population Yuzong 5. *Acta Agron Sin*, 2012, 38: 215–222 (in Chinese with English abstract)
- [26] 黄素华, 滕文涛, 王玉娟, 戴景瑞. 利用 SSR 标记分析玉米轮回选择群体的遗传多样性. 遗传学报, 2004, 31: 73–80
Huang S H, Teng W T, Wang Y J, Dai J R. Genetic diversity analysis of maize recurrent selection populations by SSR marker. *Acta Genet Sin*, 2004, 31: 73–80 (in Chinese with English abstract)
- [27] Hinze L L, Kresovich S, Nason J D, Lamkey K R. Population genetic diversity in a maize reciprocal recurrent selection program. *Crop Sci*, 2005, 45: 2435–2442