

玉米遗传转化 原理与技术

■ 邸 宏 著

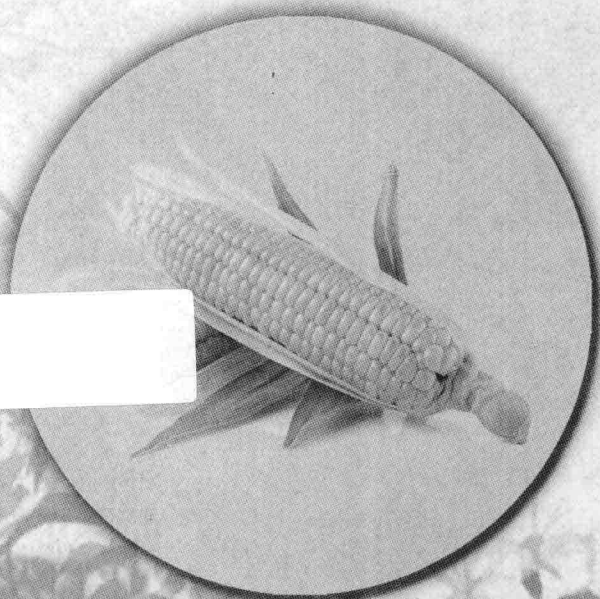
■ 王振华 审

 中国农业出版社

玉米遗传转化原理与技术

邸 宏 著

王振华 审



中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

玉米遗传转化原理与技术 / 邸宏著. —北京: 中国农业出版社, 2013. 7

ISBN 978-7-109-18126-7

I. ①玉… II. ①邸… III. ①玉米-基因工程-研究
IV. ①S513.035.3

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2013) 第 168255 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100125)

责任编辑 薛允平

北京中兴印刷有限公司印刷 新华书店北京发行所发行

2013 年 8 月第 1 版 2013 年 8 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 10 插页: 2

字数: 225 千字

定价: 50.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

前言

玉米是重要的饲料、粮食和工业原料作物，在世界粮食安全方面具有举足轻重的地位，随着经济快速发展和人民生活水平的迅速提高，玉米消费总量持续增加，供求矛盾逐步加剧。培育在适应性、抗逆性、抗病性和增产潜力等多方面有所突破的玉米新品种是大幅度提高玉米生产水平的内在动力。实践证明，采用常规遗传育种手段难以选育一些特殊性状优良的玉米新品种，如抗虫性、抗除草剂等，且常规育种手段在导入优良性基因的同时也会把一些不良基因带入，需要进行多次回交，育种周期较长，难度较大。

自 1983 年科学家首次获得转基因植物以来，遗传转化技术（或称为转基因技术、基因工程技术、DNA 重组技术）已成为植物育种研究中最活跃的领域之一。导入的目的基因可来自植物、动物和微生物，消除了常规育种对遗传资源来源上的限制，可对基因进行定向改造和重组。借助遗传转化技术，通过改变或干扰信号传导途径或新陈代谢途径来研究基因的表达调控、基因的功能、基因沉默、基因组序列突变的互补作用等，对品种的抗性、品质、产量等性状进行协调改良，在缓解资源约束、保障粮食安全和保护生态环境等方面具有重要的价值。至 2011 年，全球转基因作物种植面积达到 1.6 亿 hm^2 ，其中转基因玉米种植面积达到 5 100 万 hm^2 ，占 32%，仅次于转基因大豆（47%，7 540 万 hm^2 ），另外两个种植面积较大的转基因作物分别为转基因棉花（15%，2 470 万 hm^2 ）和转基因油菜（5%，820 万 hm^2 ）。涉及的目的基因主要是抗虫和抗除草剂基因。其他基因的研发正在进行中，预计在不久的将来将有更多的基因实现产业化，如抗旱转基因玉米等。

众所周知，玉米种子的商业价值几乎占全球种子市场的 1/2 以上，遗传转化技术对玉米的影响要远远高于其他作物。国内外研究者对玉米遗传转化体系进行了大量的研究工作，建立和发展了许多遗传转化方法，其中最常用的是微弹轰击和农杆菌介导法。但在我国现阶段玉米遗传转化仍然存在许多限制因素亟待解决，如受体熟期偏晚、转化效率低和基因型高度依赖等问题。

笔者自参加工作以来，一直从事转基因研发工作，近年来专注于玉米遗传转化工作，在工作中积累了许多理论与实践经验。为加快我国转基因研发进程，促进同行交流，笔者撰写了《玉米遗传转化原理与技术》。

本书由七章组成。第一章为玉米一般生物学特性及遗传转化技术概述，

介绍玉米一般生物学特性及遗传转化技术的有关概念、主要内容；第二章目的基因的克隆与表达载体构建，包括基因基本结构、常用的工具酶和载体、常用的基因克隆方法、表达载体方法以及操作实例等内容；第三章玉米遗传转化受体系统的选择，介绍玉米组织培养的关键技术、遗传转化中常用的受体系统特点和操作实例；第四章玉米遗传转化方法，介绍 DNA 直接导入法、农杆菌介导法、花粉管通道法等方法的原理、特点、在玉米遗传转化中的应用与具体操作技术；第五章转基因后代的筛选和鉴定，包括转基因植株的筛选、目的基因整合和表达、遗传稳定性等方面技术原理和操作；第六章转基因玉米的环境安全性评价和育种利用，阐述环境安全性评价的内容和方法，食品安全性评价的内容，转基因玉米品种的选育等；第七章介绍转基因玉米产业化现状及我国存在的主要问题和策略。全书由王振华教授主审和定稿。

感谢东北农业大学玉米研究中心的王振华教授、金益教授、于天江副研究员、张林副教授、董玲副研究员、曾兴博士、刘显君博士及中心的其他成员多年来对笔者的研究工作和本书的编写给予的积极支持和热情帮助，感谢梁广东、周羽、单长建、刘俊峰、张佩、孟令聪等硕士研究生为本书所做的工作，感谢本研究领域的专家、学者给予的支持和鼓励。

本书以玉米遗传转化的整个过程为主线，重点阐述每一环节的原理和操作技术，全书体系合理、条理清晰、内容丰富，实用性较强，可供从事玉米遗传转化研究的相关专业的科技人员和学生参考使用。为便于查阅书中部分资料来源，在引述处注明著者和年份。限于学术水平和编写经验不足，不当之处在所难免，恳请各位读者提出宝贵意见，以便修改完善。

本书研究内容受国家转基因生物新品种选育重大专项“高产转基因玉米新品种培育（2011ZX08003-015B）”“转基因玉米小麦大豆环境安全评价技术”（2011ZX08011-003）和“耐盐碱转基因玉米新品种培育（2009ZX08003-015B）”的资助。

著 者

2012 年 12 月于美国艾奥瓦州

目 录

前言

第 1 章 玉米一般生物学特性及遗传转化技术概述	1
1.1 玉米的一般生物学特性	1
1.1.1 分类学地位	1
1.1.2 起源地及分布	2
1.1.3 形态特征	3
1.1.4 杂交特性	6
1.1.5 玉米的营养价值及用途	7
1.1.6 玉米产业化对遗传转化技术的需求	8
1.2 遗传转化有关的概念	9
1.2.1 基因	9
1.2.2 基因在哪里	9
1.2.3 遗传转化或转基因	10
1.2.4 转基因生物	11
1.2.5 转基因植物	11
1.3 植物遗传转化研究的主要内容	11
1.3.1 目的基因的获取	12
1.3.2 植物表达载体的构建	12
1.3.3 受体材料的选择和建立	12
1.3.4 目的基因的遗传转化	12
1.3.5 转基因后代的筛选和鉴定	12
1.3.6 转化体的安全性评价及育种应用	12
第 2 章 目的基因的克隆与表达载体构建	14
2.1 有关概念	14
2.1.1 编码区	14
2.1.2 非编码区	14
2.1.3 启动子	14
2.1.4 终止子	15
2.1.5 起始密码子	15
2.1.6 终止密码子	15
2.1.7 开放阅读框	15

2.1.8 5'非翻译区	15
2.1.9 3'非翻译区	16
2.1.10 转录起始位点	16
2.2 基因的结构特征	16
2.2.1 原核生物基因结构	16
2.2.2 真核生物基因的一般结构特征	17
2.3 常用的工具酶和载体	18
2.3.1 常用的工具酶	18
2.3.2 质粒载体	23
2.4 基因克隆与载体构建	29
2.4.1 目的基因的获取	30
2.4.2 基因重组	33
2.4.3 重组 DNA 导入受体菌	34
2.4.4 重组子的筛选鉴定	35
2.5 产量相关精氨酸酶基因 <i>ZmArg</i> 的克隆与玉米遗传转化载体构建实例	37
2.5.1 研究的整体思路	38
2.5.2 使用的仪器与设备	38
2.5.3 试验材料	38
2.5.4 具体操作方法	39
2.5.5 基因和载体的鉴定	41
第3章 玉米遗传转化受体系统的选择	44
3.1 组织培养中常用的名词术语	44
3.2 玉米组织培养的关键技术	45
3.2.1 培养基的选择和优化	45
3.2.2 无菌操作技术	49
3.3 玉米遗传转化中常用的受体系统及其特点	54
3.3.1 细胞核受体系统	55
3.3.2 叶绿体受体系统	65
3.3.3 不同玉米转基因受体系统的比较	66
3.4 玉米遗传转化受体系统建立的操作技术	66
3.4.1 MS 培养基的制备技术	66
3.4.2 幼胚来源的玉米愈伤组织再生系统的建立	68
3.4.3 成熟种子来源的玉米愈伤组织再生系统的建立	69
3.4.4 茎尖再生系统的建立	70
第4章 玉米遗传转化方法	72
4.1 DNA 直接导入法	72
4.1.1 微弹轰击法	72
4.1.2 PEG 法	76

4.1.3 电穿孔法	77
4.1.4 碳硅纤维介导法	78
4.2 农杆菌介导法	79
4.2.1 原理	79
4.2.2 影响农杆菌介导的遗传转化效率的因素	81
4.2.3 农杆菌介导法在玉米遗传转化中的应用	85
4.3 花粉管通道法	86
4.3.1 原理	86
4.3.2 操作方法	87
4.3.3 影响因素	87
4.3.4 应用	89
4.4 不同遗传转化方法的比较	89
4.4.1 微弹轰击法与农杆菌介导法的比较	89
4.4.2 不同遗传转化方法转化效率的比较	90
4.5 玉米遗传转化的操作方法和实例分析	92
4.5.1 农杆菌介导的玉米遗传转化操作方法	92
4.5.2 花粉管通道介导的玉米遗传转化方法	95
第5章 转基因后代的筛选和鉴定	97
5.1 转基因植株的筛选	97
5.1.1 常用的标记基因	97
5.1.2 玉米遗传转化中的主要选择标记基因	98
5.2 分子生物学鉴定	100
5.2.1 基因水平检测	100
5.2.2 转录水平检测	104
5.2.3 翻译水平检测	105
5.3 目的基因遗传稳定性检测	108
5.3.1 转基因作物的遗传特点	108
5.3.2 外源基因整合的机制	108
5.3.3 转基因沉默	109
5.4 目标性状的功能表现检测	109
5.4.1 转基因玉米抗虫性功能鉴定	110
5.4.2 转基因玉米抗除草剂功能鉴定	110
5.4.3 转基因玉米抗逆性功能鉴定	110
5.4.4 品质改良的转基因玉米功能鉴定	110
5.5 转基因玉米后代检测操作方法和实例分析	111
5.5.1 转基因玉米的分子检测	111
5.5.2 转基因玉米后代植株功能验证	115

第6章 转基因玉米的环境安全性评价和育种利用	119
6.1 转基因玉米的环境安全性评价	119
6.1.1 转基因玉米环境安全性评价的内容	120
6.1.2 转基因玉米环境安全性评价的策略和方法	121
6.2 转基因玉米的食品安全性评价	124
6.3 转基因玉米的育种利用	124
6.3.1 转基因玉米新株系的回交转育	124
6.3.2 转基因玉米新品种的选育	125
6.4 转基因玉米环境安全性评价和回交转育操作方法	126
6.4.1 生存竞争能力评价	126
6.4.2 土壤生态效应评价	126
6.4.3 主要节肢动物群落生态效应评价	128
6.4.4 转基因玉米的回交选育操作方法	129
第7章 转基因玉米产业化现状及我国存在的主要问题和发	131
展策略	
7.1 转基因玉米产业化现状	131
7.1.1 转基因玉米种植国家不断增多, 种植面积快速增长	131
7.1.2 转基因玉米涉及的主要性状及商业化玉米杂交种	132
7.1.3 转基因玉米带来的巨大经济和社会效益	135
7.1.4 转基因玉米的研发方向	136
7.2 我国转基因玉米研发存在的主要问题	136
7.2.1 重要功能基因资源匮乏和关键技术受限制	136
7.2.2 缺少高效稳定表达载体	136
7.2.3 尚未建立规模化、成熟、高效的玉米遗传转化体系	137
7.2.4 转基因玉米的安全性评估体系尚不完备	137
7.2.5 科研和生产脱节, 成果转化速度慢	137
7.3 我国转基因玉米研发的策略	138
7.3.1 整合科研力量, 加速新功能基因的发掘	138
7.3.2 构建无选择标记的高效遗传转化载体	138
7.3.3 加强规模化、高效的玉米遗传转化体系的研究	139
7.3.4 加强转基因玉米安全性评估中心和相关技术体系建设	140
7.3.5 建立多层次、多领域的产学研合作机制	140
参考文献	142

第 1 章 玉米一般生物学特性及遗传转化技术概述

遗传转化技术, 又称转基因技术、基因工程技术、DNA 重组技术, 是指将人工分离和修饰过的基因导入到生物体基因组中, 由于导入基因的表达, 引起生物体性状可遗传的修饰。该技术建立于生物化学、分子生物学和分子遗传学等学科的三大基础理论和三大技术突破的基础之上。三大基础理论分别为遗传信息载体是 DNA、DNA 分子的双螺旋结构和半保留复制机制、中心法则的确立和遗传密码的破译, 三大技术突破分别为工具酶的发现和应用、载体的发现和利用、重组子导入受体细胞技术。在理论上和技术上有了充分准备后, 1973 年 Cohen 等首次完成了重组质粒 DNA 对大肠杆菌的转化, 标志着技术正式问世。

自问世以来, 遗传转化技术发展迅速, 不仅建立了一系列新的操作技术, 构建了多种可供转化(或转导)原核生物、动物和植物细胞的载体, 克隆了大量的功能基因, 而且于 1980 年首次通过显微注射培育出世界上第一个转基因动物——转基因小鼠, 1983 年采用农杆菌介导法培育出世界上第一例转基因植物——转基因烟草。

遗传转化技术已成为植物育种研究中最活跃的领域之一。1996 年起转基因植物开始进入商业化阶段, 到目前为止, 转基因大豆、玉米、棉花和油菜已进入大规模商业化应用阶段, 创造了巨大的经济效益。至 2011 年, 全球转基因作物种植面积达到 1.6 亿 hm^2 。其中转基因玉米种植面积达到 5 100 万 hm^2 , 占 32%; 转基因大豆 7 540 万 hm^2 , 占 47%; 转基因棉花 2 470 万 hm^2 , 占 15%; 转基因油菜 820 万 hm^2 , 占 5%。该技术建立于分子遗传学的理论基础之上, 有机结合了分子生物学、微生物学和组织培养等技术, 包括外源基因的克隆、表达载体构建、受体细胞选择、转基因途径、转化后代的筛选和鉴定、安全性评价、新品种选育等内容, 在分子水平进行作物育种, 除目的基因外, 高效的遗传转化方法是该技术的核心。

玉米是重要的饲料、粮食和工业原料作物, 由于商业价值几乎占全球种子市场的 1/2 以上, 遗传转化技术对玉米的影响要远远高于其他作物。本章就玉米的一般生物学特性、遗传转化技术的有关概念、主要内容等方面加以概述。

1.1 玉米的一般生物学特性

从事玉米的遗传转化工作, 有必要首先深入了解玉米的一般生物学特性, 包括分类学地位、形态特征以及杂交特性等。

1.1.1 分类学地位

普通栽培玉米为二倍体, 共有 20 条染色体, 在分类学上属于:

植物界 (Plantae)

种子植物门 (Spermatophyta)

被子植物亚门 (Angiospermae)

单子叶植物纲 (Monocotyledoneae)

禾本目 (Poales)

禾本科 (Gramineae)

黍亚科 (Panicoideae)

玉蜀黍族 (Maydeae)

玉蜀黍属 (*Zea*)

玉米种 (*Zea mays*)

栽培玉米亚种 (*Zea mays* subsp. *mays*, $2n=20$)

1.1.2 起源地及分布

玉米起源于美洲大陆,这一点无可置疑,但起源中心至今仍有不同观点。瓦维洛夫等认为玉米起源地在中美洲的墨西哥、危地马拉和洪都拉斯。曼格尔多夫等认为,玉米有两个起源地,初生起源中心在南美洲的亚马孙河流域,包括巴西、玻利维亚、阿根廷等地;第二起源中心为中美洲的墨西哥和秘鲁,包括从墨西哥向南沿安第斯山麓的狭长地带。叶卡索夫等认为,玉米有多个起源中心:软质型玉米起源中心在哥伦比亚;硬粒型玉米起源中心在秘鲁;马齿型和爆裂型玉米起源中心在墨西哥;甜质型和有稃型玉米的起源中心在巴拉圭。近年来,考古发掘及先进测定技术的应用,为确定玉米起源地提供大量可靠证据。普遍认为美洲大陆是玉米的起源地,从美国南部,经过墨西哥直至秘鲁、智利、沿安第斯山麓的狭长地区是玉米最早被驯化的地区(郭庆法,2004)。

而关于栽培玉米的驯化在20世纪学术界一直争议不断。基于同工酶和微卫星数据的遗传证据表明,玉米的单一祖先是距今9000年前分布于墨西哥西南部中地和低地的一年生巴尔萨斯小颖玉米亚种(*Zea mays* ssp. *parviglumis*),在该亚种分布的核心区域已经发现了玉米栽培种的植物化石(距今8700年)。在墨西哥的塔巴斯科州(Tabasco,距今7300年)和巴拿马(Panama,距今7400年)也发现了早期玉米存在于中美洲低地的证据。然而与上述证据相矛盾的是,在遗传学上与之最接近的玉米地方种却来自于墨西哥高地,在那里并未发现该亚种,这个证据似乎表明玉米的驯化和扩散是始于墨西哥高地。对于这一矛盾研究者提出了两点说明,第一,小颖玉米亚种可能在玉米驯化时期生长在山地,第二,玉米在驯化早期是从低地向高地扩散,随后高地的玉米种群进一步扩散取代了低地种群。这两个观点都不能令人十分信服,在玉米驯化阶段气候比较干冷,小颖玉米亚种可能只在低地生长,替代假说看起来也不能解释低地玉米和高地玉米种群在生态适应方面的差异。这一矛盾于2011年得到全新的解释,Heerwaarden等报道使用SNP标记检测整个美洲范围内的小颖玉米亚种、墨西哥玉米亚种(*Zea mays* ssp. *mexicana*)和玉米地方种,其研究结果支持遗传学和考古学得出的玉米起源于墨西哥低地的观点。该报道认为生长于墨西哥高地的另一个玉米亚种——墨西哥玉米亚种,与高地玉米杂交从而发生基因渐渗,导致高地玉米与小颖玉米亚种

遗传组成上的相似性 (Hufford et al, 2012)。

1492年哥伦布发现新大陆之后,玉米开始传播到世界各地,种植范围从北纬45°(加拿大和俄罗斯)至南纬40°(南美)。我国大部分地区的土壤条件、气候条件基本上都适于玉米的生长发育。为此,玉米自明代传入中国后至清代已遍及大江南北。我国东起台湾和沿海各省,西至青藏高原和新疆;南自北纬20°的海南岛,北到北纬50°黑龙江省的黑河地区都有玉米种植。

1.1.3 形态特征

玉米是一年生的高秆禾谷类植物。植株高大,茎强壮,挺直。叶窄而大,边缘波状,于茎的两侧互生。雌雄同体,雄花花序穗状顶生。雌花花穗腋生,成熟后成谷穗,具粗大中轴,小穗成对纵列后发育成两排籽粒。谷穗外被多层变态叶包裹,称作包皮。籽粒可食。各部分的形态特征见图1-1。

1.1.3.1 根 玉米具有发达的须根系,分枝旺盛,轮状着生,根据根的发生时期、外部形态、部位和功能可以分为胚根和节根两种。根系可深入土层140~150cm以上,向四周发展可达100~120cm,主要分布在地表下30~50cm的土层内。

胚根又称为初生根、种子根,在种子胚胎发育时由胚柄分化发育而成。种子萌发时,首先突破胚根鞘伸出一条初生胚根,继而从中胚轴基部再生长3~7条次生胚根,初生胚根与次生胚根组成了玉米的初生根系。

节根又分为两种类型,生长在地下茎节的称为地下节根;生长在地上茎节上的称为地上节根、气生根或支持根。地下节根是在3叶期至拔节期从密集的地下茎节上,由下而上轮生而出的根系,一般为4~7层,多者可达8~9层,是玉米最重要的吸收器官。地上节根是玉米拔节后从地上近地面处茎节上轮生出的根系,一般有2~3层,在物质吸收、合成及支撑防倒方面具有重要的作用。

1.1.3.2 茎 玉米茎秆由表皮、基本组织和维管束系统构成。茎秆外部坚硬,髓部充实松软,富含水和营养物质,有输导、支持和储存等功能。

最外层为表皮,其细胞的外壁增厚,角质层硅质化程度较高,坚硬不透水。表皮上有气孔。玉米和双子叶植物的茎不同,皮层和髓之间无明显的分界,称为基本组织,其中散布着许多维管束。基本组织由大型薄壁细胞组成,细胞排列疏松,有细胞间隙,外层薄壁

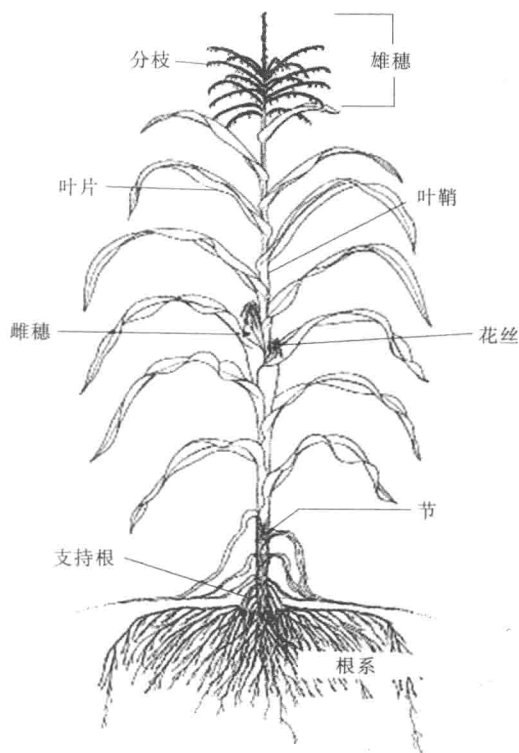


图1-1 玉米植株形态特征

细胞含叶绿体。

茎秆由若干节组成，通常有 14~25 节，其中 4~6 节密集在地下部，节与节之间称为节间。各节间长度由下而上向顶式增加，而直径逐渐减小。一般情况下，穗颈下的节间最长，其次是穗位的上、下节间较长，各节间长度与环境条件密切相关。

维管束上下贯穿，相互连接，交织密集，形成网状管道，靠外周的维管束小而多，排列紧密，靠中央的大而少，排列疏松。

茎基部上腋芽能长成侧枝，称为分蘖，并能形成自己的根系。分蘖力因类型及品种而异，一般硬粒型及甜质型的分蘖力强。

1.1.3.3 叶 叶是重要的光合、呼吸器官。玉米叶形较窄长，深绿色，互生，包括叶鞘、叶片和叶舌三部分。

叶鞘紧包茎部，有皱纹，较坚韧发达，有保护茎秆和增强抗折断的作用，是玉米区别于其他作物的特征之一。

在叶鞘顶部着生有加厚的叶片，叶片由表皮、叶肉和维管束组成。叶片主脉明显，边缘呈波浪状，上下表皮布满气孔，通过气孔启闭和叶片的展卷来调节蒸腾强度，气孔是植株进行气体交换、水分散失、喷洒农药和化肥进入叶片的主要通道口。叶片大小与品种、在茎上的位置及栽培条件有关。由茎基至穗位（着生果穗节位）叶逐渐增大，由穗位叶至顶部叶又逐渐减小，一般穗位或穗位的上、下叶为最大，又称“棒三叶”。

叶舌呈薄膜状，紧贴茎秆，有防止尘土、生物侵入茎秆的作用。

1.1.3.4 花序 玉米是雌雄同株，两种花序异位着生。位于茎顶端的圆锥花序，由雄花构成；着生在叶腋的肉穗花序，由雌花构成。

(1) 雄花序 雄花序又称雄穗，属圆锥花序，着生于茎秆顶部，雄穗主轴同茎秆相连，中下部生有分枝，一般 15~24 个，因品种而异（图 1-2）。在花序的主轴和分枝上成行地着生许多成对的小穗，两个成对小穗中一为有柄小穗，一为无柄小穗。雄花序的大小、形状、色泽因类型而异。每一小穗基部两侧各生有一颖片（护颖），两颖间着生两朵雄花（图 1-3）。雄花由内稃、外稃、浆片、花丝、花药等构成。雄蕊未成熟时，花丝很短，成熟后花丝伸长，内外颖张



图 1-2 玉米雄穗模式图

开，花药露出颖片，散出花粉，即开花。每个发育正常的雄花序有 1 000~1 200 个小穗，2 000~2 400 朵小花，每一小花中有 3 个花药，每一花药中有花粉粒 2 500 粒，故一个雄花药有 1 500 万~2 000 万个花粉粒。其开花顺序是主轴中上部小穗花先开，继而向上向下同时进行（郭庆法，2004）。

(2) 雌花序 玉米雌花序又称雌穗，属肉穗花序，结实后称为果穗。雌花序由腋芽发育而成，一个玉米植株除上部4~6片叶外，全部叶腋中都有腋芽，但通常只有最上部1~2个雌穗发育正常，育成果穗，着生位置高低因品种和栽培条件而定。果穗是变态的茎，具有缩短了节间及变态的叶，叶片退化，仅有叶鞘，称为苞叶（图1-4）。

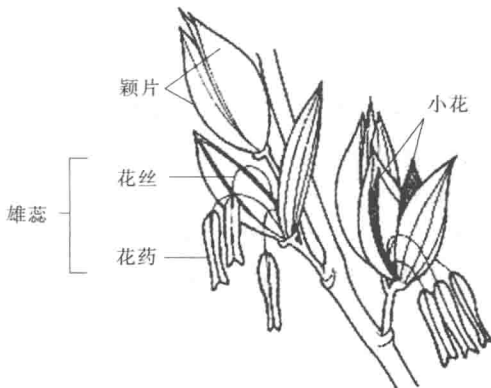


图1-3 玉米小穗示意

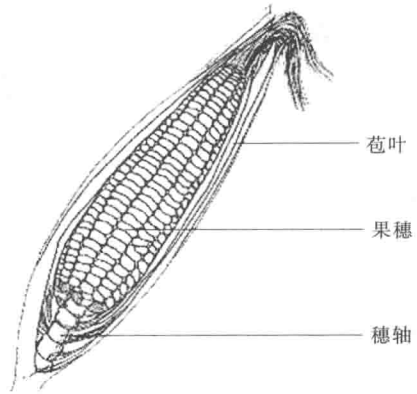


图1-4 玉米雌穗结构示意图

果穗的中央部分为穗轴，红色或白色，占果穗总重量的15%~25%。穗轴上成行着生许多成对的无柄小穗，每一个小穗有宽短的两片革质颖片夹包着两朵上下排列的雌花，其中上位花具有内外稃、子房、花丝等部分，能接受花粉受精结实，而下位花退化只残存有内外稃和雌雄蕊，不能结实，故果穗的粒行数一般为偶数。果穗粒行数、行粒数或穗粒数的多少，既取决于品种的遗传特性，又和栽培条件密切相关。

1.1.3.5 籽粒（颖果） 玉米种子在植物学上属果实（颖果），通常称为种子或籽粒。玉米籽粒主要由皮层、胚和胚乳组成，因玉米类型不同而形态各异，有近似球形，而顶端平滑的，如硬粒型玉米种子；有籽粒扁长顶端凹陷的，如马齿型玉米种子。

皮层包括由子房壁形成的果皮和由珠被形成的种皮，二者紧密相连，不易区分。

胚由胚芽、胚轴、胚根和子叶（盾片）组成，位于种子向果穗顶端面的基部，一般已具有5个叶原基、茎节及主、侧胚根原基。

胚乳位于皮层内，占粒重的80%~85%。胚乳是储藏有机营养的地方，根据胚乳细胞中淀粉粒之间有无蛋白质胶体存在而使胚乳有角质胚乳和粉质胚乳之分，粉质胚乳含淀粉较多，结构疏松，不透明；角质胚乳含蛋白质较多，组织紧密，呈半透明状。又由于支链淀粉和直链淀粉的含量不同，有蜡质胚乳和非蜡质胚乳之分。胚乳中蛋白质含量及分布状况是玉米分类的依据之一。

胚乳最外层为单层细胞，是富含蛋白质的糊粉粒，称糊粉层。籽粒颜色有黄、白、紫、红及花斑5种，决定于种皮、糊粉层及胚乳颜色的配合，生产上常见的是黄、白两种。种子大小不一，一般千粒重200~350g，最小的只有50g，最大的达400g以上，每个果穗的种子重占果穗重的百分比（籽粒出产率）因品种而导，一般是80%~90%。

通常根据籽粒的谷壳性（即裸粒的或带稃的）、籽粒的外部形态（即籽粒的形态及表面特征）和籽粒的内部构造（即粉质胚乳和角质胚乳的着生情况）3个方面的性状，将栽

培玉米分为 9 个类型，其特征如下：

①硬粒型 (*Zea mays indurata*)。果穗多为圆锥形，籽粒顶部圆而饱满，顶部和四周均为角质胚乳，中间为粉质。籽粒外表透明、坚硬，有光泽，多为黄色，次为白色，少部分为红、紫色。

②粉质型 (*Zea mays amylacea*)。籽粒圆形或近圆形，胚乳全部由粉质所构成（极少有角质胚乳存在），外观不透明，表面光滑，切面全部呈粉状，籽粒颜色有白色及杂色等，质地较软，极易磨成淀粉，是制造淀粉和酿造的优良原料。

③马齿型 (*Zea mays indentata*)。籽粒扁平呈长方形，粉质的顶部比两侧角质干燥得快，所以顶部的中间下凹，形似马齿。籽粒表皮皱纹粗糙不透明，多为黄、白色，少数呈紫或红色，食用品质较差，适宜制造淀粉和酒精或作饲料。

④半马齿型 (*Zea mays semindentata*)。称中间型。是由硬粒型与马齿型杂交而成的杂交种。与马齿型的区别是籽粒顶部有不大明显的凹陷，胚乳发达，粉质胚乳比马齿型小，较硬粒型多，品质好于马齿型，产量较高。

⑤爆裂型 (*Zea mays everta*)。果穗小，穗轴较细小，粒小，胚乳及果实均很坚硬，除胚乳中心部分有极少量粉质胚乳外，其余均为角质胚乳，故蛋白质含较高，籽粒加热后有爆裂性。由于籽粒形状不同，可分为米粒型和珍珠型两种，颜色一般以金黄色及褐色者多。

⑥甜质型 (*Zea mays saccharata*)。植株小而多叶，易生分蘖，穗长度中等，苞叶长，籽粒扁平，成熟时表面皱缩，且坚硬而透明，表面及切面均有光泽，胚较大，胚乳中含有多量糖分（乳熟期含糖量为 15%~18%），脂肪和蛋白质、淀粉含量低，籽粒形状及颜色多样，以黑色及黄色者较多。

⑦甜粉型 (*Zea mays amylea saccharata*)。籽粒上部为含糖分较多的角质胚乳，似甜质型，而下部为粉质胚乳。

⑧蜡质型 (*Zea mays ceratina*)。籽粒顶端圆形，表面光滑，无光泽，切面透明，呈蜡状。胚乳全部由角质胚乳所组成，籽粒的淀粉全部为支链淀粉，煮熟后具有糯性。

⑨有稃型 (*Zea mays tunicata*)。小穗的颖征和稃非常发达，呈羊皮纸质紧包于颖果之外，用一般方法难于脱粒。植株高大多叶，籽粒形状颜色及胚乳的性质及为多样化，但一般以角质胚乳较多，包围有粉质乳四周，籽粒一般呈圆形，其顶端较尖的比较普遍，果穗轴较细。小穗花有明显的小花梗，雄花序花枝发达，且雄花序上结实的返祖现象较为普遍。

1.1.4 杂交特性

玉米是雌雄同株的异花授粉植物，花粉落在花丝上，授粉后立刻萌发，24h 内完成受精，除特定的含有 *Ga* 基因的爆粒玉米品种外，所有栽培玉米都是杂交授粉 (Kermicle, 1997)。

1980 年和 2000 年 Iltis 和 Doebley 根据雄穗颖花的特征，将玉蜀黍属 (*Zea*) 分为 2 个亚属，玉蜀黍亚属 (section *Zea*) 和繁茂亚属 (section *Luxuriantes*)。玉蜀黍亚属 (section) 中只有 1 个种——玉米种 (*Zea mays*)，繁茂亚属包括 4 个种，详细分类见图

1-5。除栽培玉米亚种外的都是野生种，又称为大刍草。

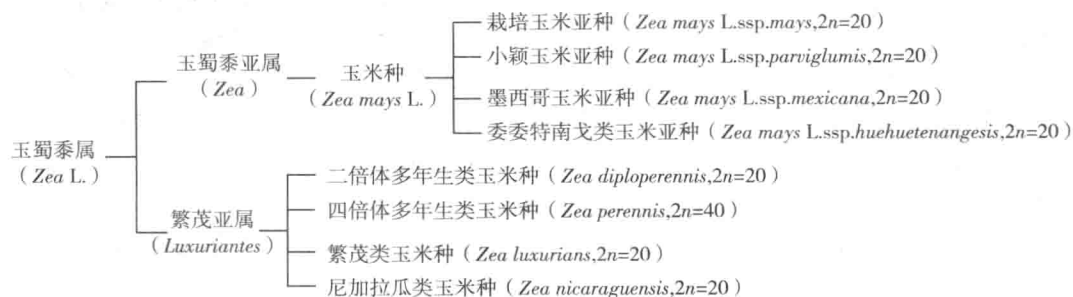


图 1-5 玉蜀黍属的分类

有证据表明，栽培玉米亚种能够与玉米种中的其他 3 个亚种杂交，即能够与墨西哥玉米亚种、小颖玉米亚种和委委特南戈类玉米亚种杂交。

栽培玉米亚种还能够与繁茂亚属中的两个种发生杂交，即能够与二倍体多年生类玉米种和繁茂类玉米种杂交 (Hufford et al, 2012)。

由于所有大刍草只存在于墨西哥和危地马拉，因此这一地区存在栽培玉米与野生种和近缘种的基因漂移现象。

与玉蜀黍属亲缘关系最近的为摩擦禾属 (*Tripsacum*)，该属配子染色体基数为 9，染色体数目分别为 $2n=36$ 、72、90 和 108。由于摩擦禾属染色体数目与玉蜀黍属不同，因而杂交难度极大，其中的 4 个种 *Tripsacum dactyloides*、*Tripsacum floridanum*、*Tripsacum Lanceolatum* 和 *Tripsacum pilosum* 能够与栽培玉米亚种发生种间杂交，但杂交后代高度不育或遗传不稳定。

1.1.5 玉米的营养价值及用途

1.1.5.1 普通玉米籽粒的营养成分 淀粉、蛋白质和脂肪是普通玉米籽粒的主要营养成分，此外还有少量的糖分、纤维素、矿物质、磷脂和维生素 E 等。

淀粉是玉米的主要储藏物质，含量约占籽粒干重的 70%。玉米淀粉包括直链淀粉和支链淀粉两种，普通玉米籽粒支链淀粉占 77% 左右，直链淀粉占 23% 左右，糯玉米淀粉 100% 为支链淀粉。淀粉主要存在于胚乳中，占胚乳总重量的 87% 左右 (表 1-1)。

表 1-1 普通玉米籽粒各部分主要营养成分的含量 (%)

(引自 Watson, 1987)

玉米籽粒划分	淀粉	脂肪	蛋白质	灰分	糖类	其他
胚乳	87.6	0.8	8.0	0.3	0.62	2.7
胚芽	8.3	33.2	18.4	10.5	10.8	8.8
种皮	7.3	1.0	3.7	0.8	0.34	86.7
种脐	5.3	3.8	9.1	1.6	1.6	78.6

蛋白质是玉米第二大储藏物质,含量约占玉米籽粒干重的10%。包括清蛋白(4%)、球蛋白(2%)、醇溶蛋白(55%)、谷蛋白(39%)。醇溶蛋白中赖氨酸和色氨酸含量低,分别为0.2%和0.1%,谷蛋白中氨基酸较平衡,含有2.5%~5%的赖氨酸。玉米的胚和胚乳中蛋白质组分也不同,全粒含清蛋白4%、球蛋白2%、醇溶蛋白55%、谷蛋白39%,胚乳中含醇溶蛋白43%左右、谷蛋白28%;胚中含谷蛋白54%、醇溶蛋白5.7%。胚乳中赖氨酸和色氨酸含量分别是6.1%和1.3%;而胚中分别为20%和5%。相对而言,玉米胚芽蛋白质的营养价值明显优于胚乳蛋白质。

玉米籽粒中脂肪含量一般为4.5%,绝大多数在胚中(80%)。主要成分为亚油酸(61.9%)、油酸(24.1%)、软脂酸(11%)、硬脂酸(2%)。

此外,每100g玉米能提供近300mg的钙,几乎与乳制品中所含的钙差不多。

1.1.5.2 玉米的用途 玉米是世界上种植最广泛的谷类作物之一,具有饲用、食用和多种工业用途。其中饲用玉米消费是玉米最主要的消费途径,其占总消费的比例近75%,其次是食用消费12.5%和工业加工12.5%左右。近40年来,由于世界人口的增加及畜牧业和玉米加工业的快速发展,全球对玉米的需求量剧增,刺激了玉米生产的发展。2011年全球玉米总产量达到883 460 240t,在粮食作物中总产量居于第一位,小麦居于第二位(总产量为704 080 283t)。

世界上约75%的玉米都用作饲料,发达国家高达80%,玉米是畜牧业赖以发展的重要基础。玉米籽粒可直接作为猪、牛、马、鸡、鹅等畜禽饲料,玉米秸秆也是良好饲料,特别是牛的高能饲料,可以代替部分玉米籽粒。玉米加工产生的胚、麸皮、浆液等副产品,也是重要的饲料资源。

玉米还是世界上最重要的粮食之一,特别是一些非洲和拉丁美洲国家。现今全世界约有1/3的人以玉米籽粒作为主要粮食,其中亚洲人的食物组成中玉米占50%,多者达90%以上,非洲占25%,拉丁美洲占40%。玉米的营养成分优于稻米、薯类等,缺点是颗粒大、食味差、黏性小。

玉米是产业链最长的粮食作物,是重要的工业原料,主要产品有淀粉、淀粉糖、变性淀粉、乙醇、白酒、味精、柠檬酸和燃料乙醇等。初加工产品和副产品可作为基础原料进一步加工利用,用于食品、化工、发酵、医药、纺织、造纸等工业生产中。

1.1.6 玉米产业化对遗传转化技术的需求

与常规育种技术相比,遗传转化技术可定向操作目标基因,实现物种间遗传物质转移,转移的目标基因功能明确,育种周期缩短,预见性增强,克服常规技术不足,促进突破性优良玉米新品种培育。目前,采用遗传转化技术已培育出抗虫(玉米螟、根甲虫等)、抗除草剂、高赖氨酸等转基因玉米新品种,已经商业化生产,广谱抗虫、抗除草剂、耐高温淀粉酶、耐植酸酶、耐旱、高效利用氮肥等转基因玉米新品种正在研发之中,将逐步走向市场。

转基因玉米产业化降低了生产成本,显著提高了农业生产效益,增加了农民的收入。同时减少化学杀虫剂的使用量,有利于改善生态环境。

目前,全球玉米主产国格局基本稳定,玉米产量稳步增长;与此同时,全球玉米消费