
玉米育种学

刘纪麟 主编

农业出版社

编 者 的 话



玉米是一个平凡而又奇特的作物。说它平凡，因为它常被人们称为“杂粮”，处于不受重视的地位。说它奇特，由于自30年代开始利用玉米杂种优势以来，造成了种子行业的兴起，推动了饲料工业和动物饲养业的发展，促进了传统种植业向现代农业的转化；由于40多年前的精湛研究，发现了玉米的转座因子，因而使麦克林托克 (Barbara McClintock) 获得了1983年诺贝尔医学奖。

玉米遗传育种是一门基础深厚而迅速发展的学科。玉米染色体组的10个连锁群已经确定，定位在染色体上的基因位点已超过170个，还在不断补充完善之中。其他如转座因子系统、细胞质遗传、B-A染色体易位体系等，在高等植物的遗传研究中都处于领先地位。在育种方法上，诸如自交系、各类杂种优势的利用，群体基因库的建立，轮回选择系统以及种子生产体系等，既有其自身的特点，也可供其他作物育种借鉴。因此，编写玉米育种学是很有意义的。

我受农业出版社的委托，约请了华中农业大学的几位教授专家编写本书。考虑到本书的主要读者是大专院校农学类和生物专业的师生、科学研究所的作物遗传育种研究人员。在编写本书时，我们希望首先能提供较多的信息，因此尽可能地收集了国内外的、尤其是近十年的有关资料。希望把理论知识融合到育种实践中去，因此尽可能地联系国内外的玉米育种经验和作者个人的育种经验，不拘泥于文献资料之中。希望兼顾广度和深度，又能

突出重点，因此在内容取舍上对基础理论知识、实用育种方法以及新的育种领域有所侧重。经过调整，本书共包括玉米的起源与进化等11章，其中属于基础理论知识部分的4章，属于育种内容的6章，属于种子生产的1章，另加附录。

国内外玉米育种的经验和研究成果非常丰富，但是，由于我们受能力和工作条件的限制，以及收集资料的困难，错误和缺点在所难免。我们愿本着学习的态度，欢迎广大读者提出批评和建议，以便再版时补充修正。

本书编写过程中，承蒙中国农业科学院作物所玉米系等全国主要科研院所惠寄研究报告资料，承蒙吴绍逵、孙仲逸、郑长庚、陈启文、赖仲铭、冯光宇诸位教授专家提供口述的和文字的珍贵史料；书中图2—4、2—5、2—6由施政绘制，其余各章的插图由宋要武绘制，谨向他们表示衷心的感谢。

值此改革开放的年代，谨以本书献给广大的为实现农业现代化、振兴中华而辛勤工作的农业和生物科学工作者。

华中农业大学 刘纪麟

目 录



第一章 玉米的起源与进化	1
第一节 玉米的分类学概况	2
一、玉米的近缘种	2
二、玉蜀黍属内的分类	4
三、玉蜀黍属的系统发生	6
第二节 玉米起源的理论假说	11
一、有稃玉米理论	11
二、共同祖先理论	12
三、“三成分”理论 (The Tripartite Theory)	12
四、野生玉米与多年生大刍草杂种理论	12
五、大刍草理论	15
第三节 栽培玉米的进化	26
一、栽培玉米的分类	26
二、美洲玉米的迁移和演化	28
三、欧洲玉米引种的历史和类型的形成	31
四、我国玉米引种的历史及类型的形成	33
第四节 近缘亲属对玉米改良的贡献	35
一、大刍草的渐渗及其可能的用途	35
二、摩擦禾的利用	38
主要参考文献	42
第二章 玉米植株的形态结构	48
第一节 玉米植株与株型	48
一、玉米植株	48
二、玉米植株的株型	48

第二节 玉米的根系	50
一、玉米根系的种类	50
二、根的结构和功能	52
第三节 玉米的茎	53
一、茎的形态与生长	53
二、茎的结构和功能	54
第四节 玉米的叶	55
一、叶的形态结构和功能	55
二、玉米叶片生长与其他器官的关系	56
第五节 玉米的花序	58
一、玉米的雄花序	58
二、玉米的雌花序	58
第六节 玉米的籽粒	60
一、受精与籽粒的形成	60
二、玉米籽粒的形态结构	60
主要参考文献	61
第三章 玉米的遗传学基础	63
第一节 遗传物质的分子基础	63
第二节 染色体形态	66
第三节 有丝分裂和减数分裂	69
第四节 整倍体与非整倍体	76
一、整倍体系列	76
二、非整倍体系列	80
第五节 染色体的结构变异	83
一、易位	83
二、倒位	85
三、重复	89
四、缺失	90
第六节 超数成分	93
一、异常10染色体	94
二、B染色体	95
主要参考文献	98

第四章 玉米的性状遗传	103
第一节 基因定位及遗传连锁图	105
一、基因的命名	105
二、玉米基因的遗传连锁图	106
第二节 基因的效应	124
第三节 遗传体系——质量性状	127
一、籽粒的形状和质地	127
二、花青素及其有关的色素	130
三、叶绿素和类胡萝卜素	135
四、植株形状	139
五、叶角质层的蜡质	140
六、同功酶的变异性	140
七、核外遗传体系	141
八、籽粒的品质	146
九、转座因子及其遗传控制	149
第四节 数量性状的遗传	160
一、数量性状的遗传方式	161
二、数量性状遗传效应的分析	162
三、遗传力及其估算	167
四、配合力及其效应的估算	171
第五节 遗传分析方法	182
一、遗传结构和行为的研究	183
二、基因在染色体上的定位及其图谱的修订	186
三、玉米发育遗传的研究	188
四、突变的研究	189
五、遗传精细结构的分析	191
主要参考文献	194
第五章 玉米杂交育种	199
第一节 玉米育种的历史与现状	199
一、美国玉米的育种历史与现状	199
二、中国玉米育种历史与现状	203
第二节 玉米育种的种质资源	209

一、美国玉米种质资源利用的状况	209
二、我国玉米种质资源	213
三、扩大种质利用的途径	219
第三节 自交系性状的相关性和配合力	225
第四节 自交系的选育	228
一、对自交系性状的基本要求	228
二、选系的原始材料	229
三、选育自交系的方法	231
第五节 改良自交系的方法	242
一、回交法	243
二、配子选择法	246
三、聚合改良法	246
第六节 杂交种的选育	247
一、亲本自交系的选择	247
二、各类杂交种的选配	248
三、杂交种的区域试验、生产试验和审定	250
第七节 玉米育种的策略	251
一、认识玉米育种的特殊性	251
二、对育种目标的考虑	253
三、对选用育种原始材料的考虑	255
四、对育种方法的考虑	256
主要参考文献	258
第六章 玉米的群体和群体改良	264
第一节 概述	264
第二节 群体改良的群体遗传学基础	265
一、哈蒂-万因伯格 (Hardy Wemberg) 法则	265
二、玉米的交配体系和近亲交配	267
三、选择：一对基因	272
四、选择：数量性状	276
五、有限群体的效应	280
第三节 群体改良的方法	287
一、集团选择 (mass selection)	287

二、家系选择 (family selection)	290
三、轮回选择	299
第四节 组建群体及选择方法运用中的一些原则	309
主要参考文献	315
第七章 玉米品质性状的育种	321
第一节 玉米品质育种的分类和研究概况	321
一、普通玉米籽粒的营养成分及化学组成	321
二、玉米品质育种的分类和意义	324
三、玉米品质育种的研究概况	328
第二节 玉米品质性状的遗传	331
一、籽粒蛋白质含量和醇溶蛋白的遗传	331
二、籽粒高赖氨酸含量的遗传	334
三、胚乳碳水化合物成分的遗传	341
四、籽粒油分的遗传	349
第三节 高赖氨酸玉米的育种原理和方法	351
一、育种中的问题和解决途径	351
二、高赖氨酸玉米育种的种质资源和育种目标	353
三、高赖氨酸玉米育种的方法	354
四、高赖氨酸玉米育种应注意的问题	358
第四节 甜玉米育种的原理和方法	360
一、甜玉米育种的资源和遗传分类	360
二、甜玉米的育种目标	362
三、甜玉米的育种方法	364
四、甜玉米育种中的几个问题	367
第五节 其他品质性状的玉米育种	370
一、高油玉米育种	370
二、爆裂玉米育种	372
主要参考文献	374
第八章 玉米雄花不育性的遗传和育种	381
第一节 玉米雄花不育性的种类及其研究概况	381
一、玉米雄花不育性的种类	381
二、玉米雄花不育性的研究概况	382

第二节 细胞质雄花不育的分类	384
一、恢复专效性分类的原理和方法	385
二、主要雄花不育胞质的表现型特征	387
三、不育细胞质的进一步分类	388
第三节 细胞质雄花不育的细胞学及生理生化基础	390
一、正常花药的发育和花粉的形成	390
二、雄花不育的细胞学基础	392
三、主要不育细胞质类型的细胞参数	397
四、雄花不育的生理生化基础	400
第四节 细胞质雄花不育恢复性的遗传	403
一、T型不育恢复性的遗传行为	403
二、S型不育恢复性的遗传方式	405
三、C型不育恢复性的遗传方式	408
四、部分恢复性的遗传控制	408
第五节 细胞质雄花不育的育种原理和方法	411
一、雄花不育系和保持系的选育	411
二、恢复系的选育	415
三、雄花不育性育种和利用的若干问题	418
第六节 细胞核雄花不育性的育种原理和方法	422
一、利用细胞核雄花不育系的意义	422
二、利用细胞核不育性的原理	422
三、双杂合系的选育	424
主要参考文献	425
第九章 抗病育种	431
第一节 概述	431
第二节 叶斑病	433
一、玉米大斑病	433
二、玉米小斑病	443
三、玉米圆斑病	450
四、叶斑病的田间接种鉴定方法	452
第三节 茎腐病	453
一、病原菌的分布与特征症状	454

二、流行学	456
三、抗病性	456
四、抗病育种	457
五、接种与鉴定方法	458
六、主要茎腐病	459
第四节 穗粒腐病	467
一、危害性	467
二、重要穗腐病的症状与流行	468
三、抗病育种	469
四、接种鉴定方法	470
第五节 玉米丝黑穗病	471
一、病原菌	471
二、症状	472
三、病害循环	472
四、流行学	472
五、抗病育种	473
六、接种鉴定方法	473
第六节 玉米矮花叶病	474
一、病原	474
二、症状	475
三、传毒途径	475
四、抗病性和抗病育种	475
五、接种鉴定方法	477
第七节 黄曲霉和寄生曲霉	478
主要参考文献	480
第十章 玉米抗虫育种	487
第一节 概述	487
一、玉米抗虫性	487
二、玉米害虫的生物型	488
三、利用抗虫性在治理玉米害虫中的地位	489
四、玉米品种防治法的特点	489
五、采用玉米抗虫品种的经济效益	490

六、抗虫育种常用名词	491
第二节 玉米的主要害虫	493
第三节 玉米抗虫性机制	496
一、应用玉米抗虫性防治害虫的三个障碍	496
二、玉米抗虫的机制	497
第四节 玉米抗虫性的遗传	504
一、概况	504
二、实例	505
三、基因对基因的设想	509
四、玉米抗虫性遗传的测交	509
五、细胞质遗传的玉米抗虫性	510
六、抗虫性的稳定性	510
七、抗虫性的丧失原因	511
第五节 抗源	512
一、寻找抗源	512
二、抗源的筛选与富集	512
第六节 接虫技术	513
一、害虫的群体饲养和人工侵害	513
二、接虫方法	515
第七节 玉米抗虫性鉴定技术	519
一、抗虫性评价标准	519
二、玉米资源的抗虫性鉴定	521
第八节 玉米抗虫育种方法	528
一、育种方法	528
二、注意事项	531
主要参考文献	534
第十一章 玉米种子生产	539
第一节 玉米种子生产的任务和特点	539
一、玉米种子生产的任务	539
二、玉米种子生产的特点	540
第二节 玉米良种繁育体系	540
第三节 玉米原种的生产和繁殖	542

一、繁育原种的必要性	542
二、玉米自交系原种的标准	542
第四节 玉米亲本繁殖程序和方法	543
一、玉米原种生产技术规程	543
二、玉米原种保纯方法的改进	545
三、玉米原种生产的栽培技术	546
第五节 玉米杂交种的配制	548
一、选隔离区	548
二、规格播种	552
三、去杂去劣	556
四、母本去雄	557
五、分收分藏	557
第六节 种子的质量检验	558
一、种子质量标准化	558
二、玉米种子质量标准化的内容	558
三、种子素质的检验	559
四、种子检验标准及签发检验证	564
附表 我国主要玉米杂交种概况 *	568

第一章 玉米的起源与进化

(徐尚忠)



在1492年11月哥伦布到达新大陆时，玉米仅仅存在于美洲。当时玉米是印第安人最重要的粮食作物，没有玉米就不可能有印第安人的文明。经近代农民的选择和育种家的工作，玉米获得了更高产的性状，成为世界上最重要的饲料作物和粮食作物之一。

任何野生的种子植物都有它自己的种子散布方法，使其后代得以延续。现代玉米是高度驯化的作物，它的种的延续完全依赖于人类。玉米的果穗在生物学上是一种畸变的类型，它能产生大量的种子，然而不具备散布其种子的方法。在自然条件下掉落地上的果穗在有利于萌发的条件下任其萌发、生长，就会产生一丛过分密集的幼苗，它们之间在有限的空间里争夺土壤水分和营养，以致全都不能正常发育结实。因此，现代玉米如果没有人的干预不用几代就会灭绝。只有经过人的收获、脱粒和播种，它们才能保存下来。玉米果穗是人类为了自身的需要经过长期的选择育种创造出来的，一切野生植物和其他栽培植物都没有这样的果穗。但是玉米原先必定是从某种野生植物进化而来，它的祖先究竟是何种植物？这是许多科学家为之努力而至今仍未揭开的谜。

玉米的起源与进化问题使人非常感兴趣，其原因不仅是由于玉米在经济上的重要性，也由于在其进化过程中产生了非常丰富的变异，同时与其他重要的粮食作物如小麦、大麦、水稻相比在自然界尚未发现具有现代栽培玉米形态的野生玉米，因此，玉米的起源显得扑朔迷离。然而，对于玉米的起源和进化途径的理解

有助于育种工作者把握其进化趋势，更有成效地从事育种工作。

第一节 玉米的分类学概况

一、玉米的近缘种

分类学上玉米 (*Zea mays* L.) 属于禾本科 (Gramineae) 玉蜀黍族 (Maydeae) 玉蜀黍属 (*Zea* L.)。玉蜀黍族由七个属组成，其中两个属——玉蜀黍属和摩擦禾属 (*Tripsacum* L.) 起源于西半球。另五个属——薏苡属 (*Coix* L.)、流苏果属 (*Chionachne* R. Br.) 硬皮果属 (*Schlerachne* R. Br.)、三裂果属 (*Trilobachne* Henr.) *和多裔黍属 (*Polytoca* R. Br.) 起源于东半球。

玉蜀黍族中所有的属都是雌雄同株的，单性花。玉米茎顶端着生雄花序 (雄穗)，雄花序主轴具有多列小穗，而分枝只有两列小穗；中部一至数节着生侧枝，侧枝节间短缩，顶端着生雌花序。玉米的雌花序为粗大的肉穗花序，俗称果穗，果穗上着生多列成对的雌性小穗，成对雌小穗均能发育成有功能的小穗，因而绝大多数正常发育的果穗上籽粒行数为双行。每一小穗内有两朵小花，处于低位的小花发育被抑制，仅处于上位的小花能开花结实。内外颖较小，籽粒裸露。果穗被侧枝各节间上着生的数层苞叶包被。苞叶是叶鞘的变态，可防止鸟类啄食，对果穗具有保护作用。

与玉米关系最密切的近缘亲属是大刍草。同玉米一样，大刍草茎的顶端也是着生雄花序，其雄花序没有主轴与分枝的分化，均只具有两列雄小穗。中部数节着生侧枝，侧枝顶端着生簇生的穗状雌性花序。与玉米的果穗相比，大刍草的雌花序小得多，由花序轴和着生于其上的数个 (通常在10个以下) 雌小穗组成。雌

* *Chionachne* R.Br., *Schlerachne* R.Br. 和 *Trilobachne* Henr. 三属承华中农业大学植物学教研室谢成章教授拟定中译名，特此致谢。

小穗单生，在花序轴上互生排列，因此只有两列。花序轴变厚、硬化（木质化），每一着生雌小穗的节段形成一个从侧面看去为三角形或梯形的，灰色或黑色的壳斗，包裹着雌小穗，壳斗正面的开口处由角质的外颖封口，成为一坚果状的果盒。每个雌小穗仅有处于上位的小花能发育、受精结实，处于低位的小花被抑制，因而果盒内只有一粒种子。每一雌小穗单独被一片苞叶包被，因此大刍草的种子受果盒与苞叶的双重保护，从而免受鸟类侵害。当成熟时，上下果盒之间产生离层，在风或其他外力的摇动下，以单个果实掉落于植株周围的地面上，完成种子散布的过程。大刍草雌花序节段的形态结构如图1—1。

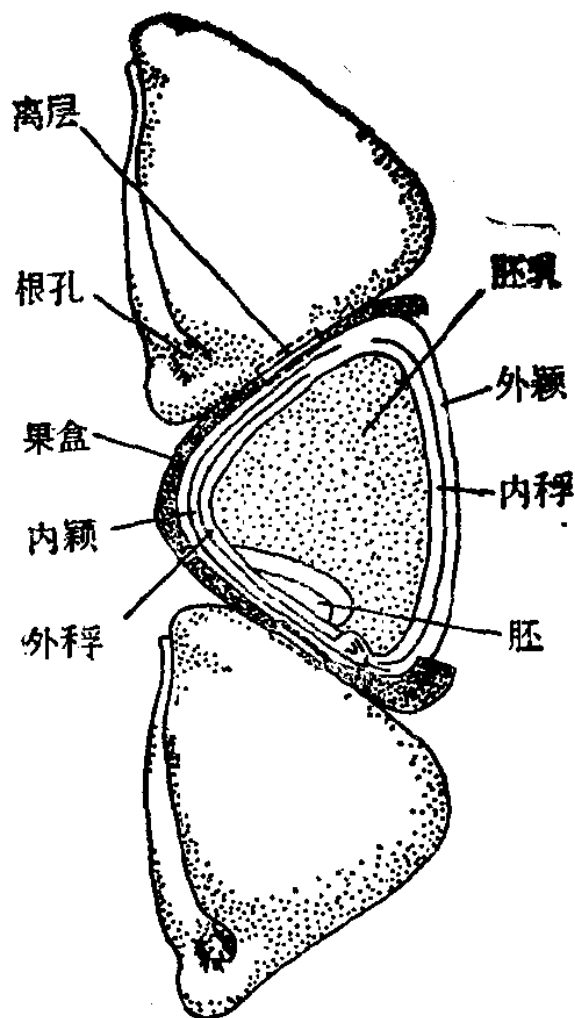


图 1—1 大刍草雌花序的形态结构
(Beadle, 1980)
雌花序的节段的形态结构，果盒由花序轴的
片段加外颖构成

摩擦禾与玉米和大刍草不同，它茎的顶端花序和侧生花序都是两性花序，但是每一分枝的下部节段是雌性的，着生雌小穗，上部节段是雄性的，着生雄小穗。雌小穗单生，在花序轴上互生排列，形成两列雌小穗。与大刍草一样，其花序轴着生雌小穗的节段也演化为壳斗，与革质的外颖一道形成果盒；果盒包围住单生的雌小穗，每个雌小穗也只有上部的小花能结实，发育一粒种子。雄小穗是成对的，排列在花序轴上部节段上。

除玉米之外，玉蜀黍族中所有的成员都具有由硬化的器官形

成的具有保护作用的果盒。薏苡的花序也是两性花序，下部节段是一个由果盒包裹着的雌小穗，它的果盒是一个硬化的、卵球形的最上一片叶的叶鞘；上部节段是两列雄小穗。除薏苡外，其他几个起源于东半球的属的果盒是雌小穗的硬化的外颖。

二、玉蜀黍属内的分类

玉米在分类学上的地位是比较确定的。在早期的分类系统中，玉蜀黍属只有一个种即玉米栽培种 (*Zea mays* L.)。玉米最近的近缘种是大刍草。大刍草与玉米是杂交亲和的，在大刍草与玉米重迭分布的地区它是玉米田间的一种杂草，与玉米不断地发生天然杂交。由于渐渗杂交，在玉米群体中可以发现具有大刍草某些特性的个体，而在大刍草群体中也可以发现具有玉米某些特性的个体；由于大刍草与玉米在细胞学上具有相似性，但大刍草的雌花序与玉米的雌穗具有截然不同的形态，因此，大刍草在分类学上的归属是一个难以处理的问题。

大刍草以前曾被单独列为玉蜀黍族中的一个属——类蜀黍属 (*Euchlaena*)。1967年Wilkers将大刍草归入玉蜀黍属，成为其中的一个亚属(组)——类蜀黍亚属，包括两个种：一年生的墨西哥玉米 (*Zea mexicana*) 和多年生玉米 (*Zea perennis*)。后来发现了大刍草的一种新类型——二倍体多年生大刍草 (Iltis等, 1979)。Iltis和Doebly依雄穗分枝和雄小穗外颖的10个数量特性、7个质量特征和雌小穗壳斗的形状将玉蜀黍属分为两个亚属(组)，属内各分类单位的地位也重新划分，在玉蜀黍亚属中包括三个亚种——栽培玉米亚种、墨西哥玉米亚种和小颖玉米亚种，在繁茂亚属中包括三个种——繁茂玉米种、多年生玉米种和二倍体多年生玉米种。Iltis和Doebly的新分类系统如下：

Genus *Zea* (玉蜀黍属)

Section *Luxuriantes* (繁茂亚属)

Zea luxurians (繁茂玉米种)

Zea perennis (多年生玉米种)

Zea diploperennis (二倍体多年生玉米种)

Section *Zea* (玉蜀黍亚属)

Zea mays (玉米种)

ssp. *mays* (栽培玉米亚种)

ssp. *mexicana* (墨西哥玉米亚种)

ssp. *parviglumis* (小颖玉米亚种)

在玉蜀黍属中除栽培玉米亚种以外其余各分类单位均是大刍草；墨西哥玉米亚种和小颖玉米亚种是一年生大刍草，繁茂玉米种也是一年生大刍草，但它的分蘖很多，多年生玉米种和二倍体多年生玉米种是多年生大刍草，多年生玉米种具有长线状的根状茎 (Doebley和Iltis, 1980)；二倍体多年生玉米种比多年生玉米种苗壮，具有两种形态的根状茎，一种是长线状根状茎，无鳞片，另一种是粗的块茎状根状茎，有鳞片 (Iltis等, 1979)。

这一新的分类系统得到很多研究结果的支持。在细胞学方面，对繁茂玉米种、墨西哥玉米亚种与栽培玉米亚种三者中两两之间的杂种的减数分裂的研究中，繁茂玉米×墨西哥玉米的杂种减数分裂不规则，花粉粒败育百分率高；栽培玉米×繁茂玉米的杂种在细胞学上也不正常；然而栽培玉米×墨西哥玉米的杂种减数分裂的行为和花粉育性上基本正常 (Beadle, 1932)。

在分子遗传学方面，利用三种限制性内切酶对叶绿体DNA和利用四种限制性内切酶对线粒体DNA进行消化的消化物的琼脂凝胶电泳带型的分析表明，繁茂玉米所有七种酶的消化产物都与栽培玉米和墨西哥玉米不同，而其叶绿体DNA的三种酶的消化产物与多年生玉米是同一的；小颖玉米亚种中的Huehuetenango变种和小颖变种与栽培玉米和墨西哥玉米七种酶的消化产物是同一的 (Timothy等, 1979)。

在生物化学方面，在对叶片去氢类黄酮的研究中 Gray和Perkins (1973) 发现，栽培玉米和墨西哥玉米是相似的，但是与多年生玉米完全不同。在利用凝胶电泳对玉蜀黍属的蛋白质进行