

中国北方 玉米栽培

©刘京宝 杨克军 石书兵 赵霞 主编

Maize Cultivation in Northern China

Jingbao Liu, Kejun Yang, Shubing Shi, Xia Zhao

Editor in-Chief

武汉工业学院图书馆



01106301

中国农业科学技术出版社

China Agricultural Science and Technology Press

S513

1

中国北方 玉米栽培

◎刘京宝 杨克军 石书兵 赵霞 主编

Maize Cultivation in Northern China

Jingbao Liu, Kejun Yang, Shubing Shi, Xia Zhao

Editor in-Chief

1
月 2



中国农业科学技术出版社
China Agricultural Science and Technology Press

图书在版编目(CIP)数据

中国北方玉米栽培 / 刘京宝等主编. —北京:中国农业科学技术出版社,2012. 1
ISBN 978-7-5116-0684-6

I. ①中… II. ①刘… III. ①玉米—栽培技术 IV. ①S513

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2011)第 202653 号

责任编辑 鱼汲胜
责任校对 贾晓红

出 版 者 中国农业科学技术出版社
北京市中关村南大街 12 号 邮编:100081
电 话 13671154890 (编辑室) (010) 82109704 (发行部)
(010) 82109709 (读者服务部)
传 真 (010) 82106624
网 址 <http://www.castp.cn>
经 销 者 各地新华书店
印 刷 者 北京富泰印刷有限责任公司
开 本 787 mm × 1 092 mm 1/16
印 张 36.5
字 数 840 千字
版 次 2012 年 1 月第 1 版 2012 年 1 月第 1 次印刷
定 价 89.00 元

—— 版权所有 · 翻印必究 ——

内容简介

《中国北方玉米栽培》是以玉米为研究对象，分析研究中国北方玉米种植区域玉米生长发育规律和生理过程，以及中国北方不同区域的种植制度和栽培技术。全书共分 17 章。第一章在玉米起源、演化和分布中对玉米起源和演化，玉米的传播和地理分布、玉米属分类及栽培玉米类型、中国玉米种植区划、中国北方玉米生产地位及发展趋势进行论述。其他各章分别阐述了玉米生长发育，玉米良种，物质代谢，玉米营养与施肥，玉米种植方式，玉米节水灌溉，中国东北寒温带地区玉米栽培，中国北方灌区玉米栽培，北方旱地玉米栽培，盐碱地玉米栽培，中国北方绿洲农区玉米栽培，玉米的特殊栽培，特用玉米栽培，非生物胁迫及对策，生物胁迫及对策，玉米良种繁育。

此书面向广大农业科技工作者、农业管理干部和技术人员，也可作为农业院校相关专业师生的教学参考书。

编 委 会

- 策 划** 曹广才 (中国农业科学院作物科学研究所)
- 顾 问** 侯立白 (沈阳农业大学科学技术学院)
魏 湜 (东北农业大学农学院)
- 主 编** 刘京宝 (河南省农业科学院粮食作物研究所)
杨克军 (黑龙江八一农垦大学农学院)
石书兵 (新疆农业大学农学院)
赵 霞 (河南省农业科学院粮食作物研究所)
- 副主编** (按姓名的汉语拼音排序)
董春林 (山西省农业科学院旱地农业研究中心)
姜 雯 (青岛农业大学农学与植物保护学院)
李 晶 (东北农业大学农学院)
孙克刚 (河南省农业科学院植物营养与资源环境研究所)
唐保军 (河南省农业科学院粮食作物研究所)
夏来坤 (河南省农业科学院粮食作物研究所)
衣 莹 (沈阳农业大学农学院)
赵 波 (北京农学院植物科学技术学院)
- 编 委** (按姓名的汉语拼音排序)
陈 灏 (河南省南阳市林业科学研究所)
陈 婧 (甘肃省张掖市甘州区经济作物技术推广站)
陈学珍 (北京农学院植物科学技术学院)
丁 勇 (河南省农业科学院粮食作物研究所)
董春林 (山西省农业科学院旱地农业研究中心)
付 晶 (沧州市农林科学院)
顾万荣 (东北农业大学农学院)
高文伟 (新疆农业大学农学院)
和爱玲 (河南省农业科学院植物营养与资源环境研究所)
黄 璐 (河南省农业科学院粮食作物研究所)
黄学芳 (山西省农业科学院旱地农业研究中心)
姜 雯 (青岛农业大学农学与植物保护学院)



- 李丙奇 (河南省农业科学院植物营养与资源环境研究所)
李 晶 (东北农业大学农学院)
李丽华 (河南省农业科学院粮食作物研究所)
李 琳 (北京市农业技术推广站)
李 宁 (河南省农业技术推广总站)
刘 海 (锦州市农业技术推广站)
刘京宝 (河南省农业科学院粮食作物研究所)
刘明余 (辽宁省营口市大石桥市黄土岭农业技术推广服务中心)
刘二东 (国营泽州县农作物原种场)
马俊峰 (新乡市农业科学院)
孟 瑶 (黑龙江省农垦科学院)
钮力亚 (沧州市农林科学院)
潘金豹 (北京农学院植物科学技术学院)
乔江方 (河南省农业科学院粮食作物研究所)
石书兵 (新疆农业大学农学院)
孙克刚 (河南省农业科学院植物营养与资源环境研究所)
唐保军 (河南省农业科学院粮食作物研究所)
王奉芝 (沧州市农林科学院)
王艺陶 (沈阳农业大学农学院)
王玉凤 (黑龙江八一农垦大学农学院)
夏来坤 (河南省农业科学院粮食作物研究所)
薛华政 (河南省农业科学院粮食作物研究所)
杨锦忠 (青岛农业大学农学与植物保护学院)
杨克军 (黑龙江八一农垦大学农学院)
衣 莹 (沈阳农业大学农学院)
于 亮 (沧州市农林科学院)
张海燕 (黑龙江八一农垦大学农学院)
张洪生 (青岛农业大学农学与植物保护学院)
张明义 (山西省农业科学院旱地农业研究中心)
赵 波 (北京农学院植物科学技术学院)
赵长江 (黑龙江八一农垦大学农学院)
赵洪亮 (沈阳农业大学农学院)
赵会霞 (河南省开封市顺河回族区农林牧机局)
赵 霞 (河南省农业科学院粮食作物研究所)
朱卫红 (河南省农业科学院粮食作物研究所)

Editor Committee

Hatcher

Guangcai Cao (Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing)

Consultants

Libai Hou (Shenyang Agricultural University, Liaoning)

Shi Wei (Northeast Agricultural University, Hei Longjiang)

Editor in - Chief

Jingbao Liu (Henan Academy of Agricultural Sciences, Henan)

Kejun Yang (Heilongjiang Bayi Agricultural University, Hei Longjiang)

Shubing Shi (Xinjiang Agricultural University, Xinjiang)

Xia Zhao (Henan Academy of Agricultural Sciences, Henan)

Subeditors

Chunlin Dong (Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Shanxi)

Wen Jiang (Qingdao Agricultural University, Shandong)

Jing Li (Northeast Agricultural University, Hei Longjiang)

Kegang Sun (Henan Academy of Agricultural Sciences, Henan)

Baojun Tang (Henan Academy of Agricultural Sciences, Henan)

Laikun Xia (Henan Academy of Agricultural Sciences, Henan)

Ying Yi (Shenyang Agricultural University, Liaoning)

Bo Zhao (Beijing Agricultural College)

Contributors

Hao Chen, Jing Chen, Xuezhen Chen, Yong Ding, Chunlin Dong, Jing Fu, Wenwei Gao, Wanrong Gu, Ailing He, Lu Huang, Xuefang Huang, Wen Jiang, Bingqi Li, Jing Li, Lihua Li, Lin Li, Ning Li, Hai Liu, Jingbao Liu, Mingyu Liu, Erdong Liu, Jinfeng Ma, Yao Meng, Liya Niu, Jinbao Pan, Jiangfang Qiao, Shubing Shi, Kegang Sun, Baojun Tang, Fengzhi Wang, Yitao Wang, Yufeng wang, Laikun Xia, Huazheng, xue, Jinzhong Yang, Kejun Yang, Ying Yi, Liang Yu, Haiyan Zhang, Hongsheng Zhang, Mingyi Zhang, Bo Zhao, Changjiang Zhao, Hongliang Zhao, Huixia Zhao, Xia Zhao, Weihong Zhu

前 言

玉米 (*Zea mays* L.) 是目前世界上产量最高的谷类粮食作物, 是禾谷类作物中增产潜力最大的作物, 具有粮食、饲料、工业原料等多种用途, 在世界粮食作物中, 玉米总产量第一, 在农业生产中占有重要的地位。全世界玉米面积 1.58 亿 hm^2 以上, 总产量 6.6 亿 t, 占全球粮食总量的 35% 左右。玉米生产主要集中在美国、中国、巴西、欧盟国家, 2007 年, 美国玉米种植面积为 3 500 万 hm^2 , 巴西玉米种植面积达到 1 377 万 hm^2 , 中国玉米种植面积稳定在 3 000 万 hm^2 , 其中, 美国占 22.2% 以上, 中国占 18.6% 左右 (《中国农业年鉴》2009 年版)。

中国是发展中的农业大国, 是世界上仅次于美国的第二大玉米生产国和消费国。玉米既是中国第一大粮食作物又是中国粮食增产的主力军, 中国玉米种植面积和总产量仅次于美国, 居世界第二位。玉米在中国分布很广, 南至北纬 18° 的海南岛, 北至北纬 51° 的黑龙江省的黑河, 东起台湾和沿海省份, 西到新疆及青藏高原, 都有一定种植面积。玉米在中国各地区的分布并不均衡, 主要集中在东北、华北和西南地区, 大致形成一个从东北到西南的斜长形玉米栽培带。种植面积最大的省份是黑龙江、吉林、山东、河北、河南、内蒙古、辽宁北方七省、区及四川。根据中国玉米的分布地区和种植制度的特点, 结合各产区的农业自然资源状况, 以及玉米在谷类作物中所占的地位、比重和发展前景, 把中国玉米产区划分为 6 个种植区, 分别为: 北方春玉米区, 种植面积稳定在 1 095 多万 hm^2 , 占全国的 36.7% 左右; 总产量 6 654.6 多万 t, 占全国的 40.1% 左右。黄淮海平原夏玉米区种植面积 1 177 多万 hm^2 , 约占全国 39.4%, 总产量约 6 397.6 万 t, 占全国的 38.6% 左右; 还有西南山地丘陵玉米区、南方丘陵玉米区、西北灌溉玉米区、青藏高原玉米区。其中, 仅北方春玉米区和黄淮海平原夏玉米区种植面积占全国玉米种植面积的 76% 以上, 产量占全国玉米总产量的 78.6% 以上。北方玉米区种植面积为 2 457 万 hm^2 , 约占全国的 82.3%; 总产量为 14 120 万 t, 约占全国的 85.1% (《中国农业年鉴》2009 年版)。

近 20 年来, 中国玉米的科研、生产发生了巨大变化, 出现了许多新品种、新成果、新经验、新问题。玉米由食用为主发展为粮食、饲料、经济兼用作物, 栽培的目标已由原来的单纯追求高产转变为优质、高效、环境安全和可持续发展。生产技术上已由长期以来的精耕细作迅速发展为具有较高科技含量的轻 (简) 型栽培、育苗技术、配方施肥技术、精量播种技术、施肥灌溉技术、间 (套) 复种技术、土壤耕作技术和生长发育调控技术等。玉米科学研究在遗传育种、栽培生理等方面取得了许多重大突破, 得到了广泛而深入的发展, 在若干领域达到了世界先进水平。因此, 全面、系统、认真地总结玉米生产和科研的经验, 重新编写一部反映占全国玉米种植面积 82.3% 北方玉米主产区的玉米栽培科学研究重要成果和生产实践经验的科学理论著作, 是农业科学技术工作的一项基本建设和迫切需求, 对于培养科技人员、提高科技人员水平、促进北方玉米生产的发展、加速实现



农业现代化,以及加强国际经济合作与技术交流,都具有重要意义。

为此,河南省农业科学院粮食作物研究所于2010年下半年开始,与有关专家讨论、酝酿和主持编写《中国北方玉米栽培》一书。2011年4月,组织全国玉米主产区有关科研单位和大专院校的知名玉米专家制定了编写计划,经过大家共同努力,完成了全书的编写、审稿和定稿工作。

《中国北方玉米栽培》是以玉米为研究对象,分析研究中国北方玉米种植区域玉米生长发育规律和生理过程,以及中国北方不同区域的种植制度和栽培技术。全书共分17章,分别对玉米起源和演化、玉米的传播和地理分布、玉米属分类及栽培玉米类型、中国玉米种植区划以及中国北方玉米生产地位、玉米生长发育、玉米良种、物质代谢、玉米营养与施肥、玉米种植方式、玉米节水灌溉、中国东北寒温带地区玉米栽培、中国北方灌区玉米栽培、北方旱地玉米栽培、盐碱地玉米栽培、中国北方绿洲农区玉米栽培、玉米的特殊栽培、特用玉米栽培、非生物胁迫及对策、生物胁迫及对策、玉米良种繁育等进行论述。

本书在内容上注重有关基本知识、基本理论和基本方法与技术,同时也力求反映本领域现代科技水平。

本书是集体编著的科技著作,在统稿过程中尽量做到全书体例的统一。编写上强调理论联系实际,注重信息量丰富,文字表达力求简练,内容上深入浅出,结构上力求系统完整。希望本书的出版能对推动玉米生产发展起到积极作用。

参考文献按章编排,以作者姓名的汉语拼音字母顺序和国外作者的字母顺序排列,同一作者的文献则按发表或出版年代先后为序。

本书编写过程中参考了大量的相关文献和资料,在此谨对相关作者和编者表示感谢。本书的编写和出版是在中国农业科学院作物科学研究所曹广才先生的悉心指导下,在沈阳农业大学侯立白先生和东北农业大学魏湜先生的帮助下,是全体编者和中国农业科学技术出版社编辑人员共同努力、协作的成果。参编人员所在单位给予了积极支持,在此表示衷心感谢。

本书面向广大农业科技工作者、农业管理干部和技术人员,也可作为农业院校相关专业师生的教学参考书。

在编写过程中,虽然尽可能收集大量资料,充分利用了现有成果,但受编者水平所限,书中错误和疏漏之处在所难免。为使本书日臻完善,恳请同仁和读者在使用和阅读中给予批评指正。

刘京宝

2011年11月

目 录

第一章 玉米起源、演化和分布	(1)
第一节 玉米起源和演化	(1)
第二节 玉米传播和地理分布	(7)
第三节 玉米属分类及栽培玉米类型	(14)
第四节 中国玉米种植区划	(20)
第五节 中国北方玉米生产地位及发展趋势	(26)
第二章 玉米生长发育	(32)
第一节 玉米生育期与生育阶段	(32)
第二节 环境因素对玉米生育期与生育阶段的影响	(38)
第三节 玉米生育期和生育阶段与产量的关系	(46)
第三章 玉米良种	(52)
第一节 中国北方玉米品种更新换代	(52)
第二节 中国北方玉米优良新品种名录	(57)
第四章 玉米的物质代谢	(78)
第一节 玉米的水分代谢	(78)
第二节 玉米的碳代谢	(89)
第三节 玉米的氮代谢	(99)
第四节 玉米籽粒灌浆过程的物质积累动态	(110)
第五节 气候与栽培措施对玉米产量的影响	(112)
第五章 玉米营养与施肥	(126)
第一节 玉米生长营养元素	(126)
第二节 肥料种类	(132)
第三节 施肥技术	(146)
第六章 玉米种植方式	(155)
第一节 玉米单作	(155)
第二节 玉米多作种植概述	(157)
第三节 玉米间作	(168)



第四节 玉米套作	(175)
第五节 条带种植与立体种植	(179)
第六节 轮作与倒茬	(184)
 第七章 玉米节水灌溉	(192)
第一节 中国北方的水资源	(192)
第二节 玉米栽培的农艺节水	(202)
第三节 玉米栽培的工程节水	(210)
 第八章 中国东北寒温带地区玉米栽培	(217)
第一节 黑龙江省自然条件特点和积温带划分	(217)
第二节 黑龙江省玉米生产现状和发展趋势	(220)
第三节 中国东北寒温带地区玉米栽培技术体系	(223)
 第九章 中国北方灌区玉米栽培	(250)
第一节 北方灌区自然条件特点和种植制度概述	(250)
第二节 灌区春玉米栽培技术体系	(252)
第三节 灌区夏玉米栽培技术体系	(265)
 第十章 中国北方旱地玉米栽培	(274)
第一节 中国北方旱区划分指标和自然条件特点	(274)
第二节 中国北方旱地玉米分布概况	(280)
第三节 旱地玉米栽培技术体系	(285)
 第十一章 盐碱地玉米栽培	(305)
第一节 中国北方盐碱地分布和自然条件特点	(305)
第二节 盐碱地玉米的生育特征	(313)
第三节 盐碱地玉米栽培技术体系	(315)
 第十二章 中国北方绿洲农区玉米栽培	(324)
第一节 绿洲农区的环境特征和自然条件特点	(324)
第二节 绿洲农区玉米种植制度和有利条件	(339)
第三节 绿洲农区玉米栽培技术体系	(350)
 第十三章 玉米的特殊栽培	(377)
第一节 玉米育苗移栽栽培	(377)
第二节 垄作栽培	(386)
第三节 台田栽培	(398)
第四节 覆盖栽培	(401)



第十四章 特用玉米栽培	(417)
第一节 玉米的营养品质	(417)
第二节 环境条件和栽培措施对玉米品质的影响	(427)
第三节 特用玉米的品种类型及其遗传基础	(431)
第四节 特用玉米栽培措施特点	(438)
第十五章 非生物胁迫及对策	(443)
第一节 温度胁迫	(443)
第二节 水分胁迫	(448)
第三节 其他胁迫	(455)
第四节 灾害性天气	(461)
第十六章 生物胁迫及对策	(471)
第一节 病害防治	(471)
第二节 虫害防治	(487)
第三节 杂草防除	(501)
第四节 其他有害生物防治	(519)
第十七章 玉米良种繁育	(530)
第一节 种子质量和良种标准	(530)
第二节 玉米制种基地	(538)
第三节 玉米种子生产技术体系	(548)

第一章



玉米起源、演化和分布

第一节 玉米起源和演化

玉米 (*Zea mays* L.), 学名玉蜀黍, 属于禾本科玉米属, 是世界上最重要的粮食和饲料作物。1492 年哥伦布到达美洲时, 发现印第安人以一种“奇特”的作物为食, 这种“奇特”的作物就是玉米。哥伦布第一次把玉米带回欧洲, 随即在世界范围内传播、种植。

一、玉米起源时间和地点

玉米起源于美洲的观点已是共识。起源驯化时间可能开始于 7 000 ~ 10 000 年以前, 但迟于人类迁徙到新世界 (美洲)。关于玉米的起源中心有几种不同的见解。

华德生、瓦维洛夫等认为, 玉米的起源地在中美洲的墨西哥、危地马拉和洪都拉斯。在那里很多地方至今还可以发现生长的玉米的野生祖先——大刍草 (teosinte)。考古学家还在墨西哥的先民遗址中发现大刍草的花粉化石以及众多的玉米植株和果穗遗体, 可以作为玉米起源中心的证据。

达尔文、第康道尔等认为, 玉米的起源地在南美洲的秘鲁和智利海岸的半荒漠地带。考古学家曾在史前古墓中发掘出很多玉米化石标本, 以及众多的与玉米有关的文物。这些早期玉米品种的果穗比较小、整齐, 穗轴和籽粒很像爆裂型玉米。达尔文在南美洲考察后指出, 玉米的原产地无疑是在美洲, 从新英格兰到智利的美洲大陆上的印第安人都种植玉米。它们是从显然早于印加王朝的坟墓中被找到的, 今天在秘鲁已经灭绝或者不被知道了。他特别强调: “甚至还有比此更加有力的证据, 在秘鲁海岸发现过一些玉米果穗被埋置在高出海面 25.93m 的海滩中。在自古以来的栽培中, 无数的美洲变种发生减少了。”

韦瑟伍克斯、曼格尔斯多夫等认为, 玉米有两个起源地, 初生起源中心在南美洲的亚马逊河流域, 包括巴西、玻利维亚、阿根廷等, 植物学家曾在那里的很多地区发现了玉米的野生种, 例如, 加马草、大刍草等。中美洲墨西哥和秘鲁是第二起源中心, 包括从墨西哥向南, 沿安第斯山麓的狭长地带。

布卡索夫等认为, 玉米有多个起源中心, 软质种起源中心在哥伦比亚, 硬粒种起源中心在秘鲁, 爆裂种起源中心在墨西哥, 甜质种和有稃种起源中心在巴拉圭, 并指出软质玉



米是最古老的原始玉米类型。

20 世纪以来, 考古发掘以及先进测定技术的应用, 为确定玉米起源地提供了大量的令人信服的证据。世界上其他任何地方鲜见玉米的史前标本, 包括古印第安人种植的大量玉米的果穗、穗轴、苞叶、雄穗和秸秆等, 在中美洲和南美洲星罗棋布的古代遗址里几乎都完整无损地被保留下来。在墨西哥普埃布拉州 Coxcatlin 洞最底层发掘出的玉米穗轴, 经¹⁴C 测定距今 7 000 年; 在美国新墨西哥州 Bat 洞发掘出的玉米穗轴, 经¹⁴C 测定距今 5 600 年; 在秘鲁中部墓穴中发掘出的玉米穗轴, 经¹⁴C 测定距今 5 000 年。这就把玉米的最早被驯化的地区缩小到从美国的南部、经墨西哥直至秘鲁和智利海岸的狭长地带。

二、玉米由野生到栽培的演化过程

同其他主要禾谷类作物一样, 玉米是一种驯化作物。它又区别于其他禾谷类作物, 因为其他作物如水稻、小麦在自然界还保留有与之形态、结构相似的野生材料, 而玉米至今在自然界中尚未发现与之形态相似的野生材料、化石乃至玉米从野生到栽培驯化过程中的中间类型。玉米是人类“超级”驯化的作物, “超级”驯化已经使玉米失去了其他作物具有的最基本特性——自然繁衍的能力, 即玉米繁衍必须靠人为传播才能繁衍。

(一) 关于玉米起源及演化的几种假说

在 19 世纪和 20 世纪, 众多的科学家从形态学、细胞学、考古学、分子生物学等角度对玉米祖先及其进化进行了不懈的探究, 提出了许多玉米起源及进化的假说。据唐祈林等 (2007) 归纳和介绍, 主要有如下假说。

1. 有稃野生玉米起源假说 (The Wild Pod Corn Hypothesis)

有稃野生玉米起源假说是 Saint - Hilaire 在 1829 年提出的。该假说认为, 玉米起源于原始有稃野生玉米, 现今玉米的无稃以及果穗外包被厚苞叶是人们长期驯化、选择的结果。理论来源于 Saint - Hilaire 从巴西获得一种特异的玉米果穗, 该果穗的每一个籽粒被颖片包被, 相似于橡树和燕麦的籽粒, 整个果穗外包被苞叶。

该有稃野生玉米区别于现代栽培玉米特征见表 1 - 1。

表 1 - 1 野生玉米与栽培玉米的特征比较 (唐祈林, 2007)

野生玉米	栽培玉米
较多的茎秆	一枝
种子易于传播	种子必须人工播种
较少的外果壳以及较短的茎节	较多的苞叶包被整个果穗, 较多的穗状花序上部有雄花和雌花
果穗具有雄花	雌雄异花, 单一较低的籽粒通过花苞片或颖片连接, 籽粒小而硬, 各自包被一层硬的外壳起保护作用
小果穗, 多行	多行, 大果穗, 颖片已经退化, 籽粒大而裸露
叶剑形, 较短	叶长较宽大

Manglesdorf 和 Reeves 的“三成分起源”假说也把原始有稃野生玉米作为玉米的原始



自然野生类型。

事实上,要判定有稃野生玉米起源假说是否合理,还得探索史前人类即先于玉米驯化的野生玉米情况,以及追溯野生玉米古生物化石记录的进化历程。然而,至今还没有发现颖壳状野生玉米祖先的任何化石样本支持这种假设理论。

2. “共同起源”假说 (The Common Origin Hypothesis)

Weatherwax 对原始有稃玉米在史前期作为一种野生种群提出了疑问,认为有稃玉米仅是玉米类型的一种畸形,这种畸形是一种具有简单孟德尔遗传的被膜突变基因 *Tu* (tunicate Mutation) 的作用,没有任何证据可以证明它作为一种野生群落而生存。为此,Weatherwax 提出“共同起源”学说,认为玉米与两个墨西哥植物大刍草和摩擦禾起源于一个共同祖先——原始普通野生玉米,该原始普通野生玉米经过自然或人为栽培、选择,趋异进化而分化出玉米、大刍草和摩擦禾。研究表明,玉米、大刍草和摩擦禾三者都有许多未发育的痕迹器官,如果这些痕迹器官得以充分发育,它们将还原成共同的形式。

如同评价有稃野生玉米起源假说的合理性一样,“共同起源”假说至今还没有发现普通野生玉米祖先的任何化石样本支持这种假设理论。

3. “三成分起源”假说 (The Tripartite Hypothesis)

1939 年, Mangelsdorf 和 Reeves 提出了“三成分起源”假说。该理论认为,世界上原来有一种野生玉米,现在已经灭绝。该野生玉米沿如下几个途径进化成栽培玉米:①原始野生有稃玉米是玉米的原始自然野生类型,大约在 2 500 年前,有稃玉米发生突变产生野生玉米和其他变种;②突变产生的野生玉米和摩擦禾天然杂交或回交产生原始大刍草;③原始大刍草与野生玉米杂交产生墨西哥大刍草、墨西哥马齿型玉米以及热带硬粒型玉米等。

“三成分起源”假说的主要证据来源于考古学方面资料。考古学家在墨西哥和美国南部地区古代遗存中发掘出许多的玉米穗轴、籽粒、苞叶、叶鞘和雄穗化石等,其中,夹杂一部分大刍草、摩擦禾种子以及玉米与大刍草杂交后代的穗轴化石等。其中,以新墨西哥州 BAT 山洞发掘出的化石材料最完全,这些化石材料保存有玉米各个发育时期的穗轴及其他部分,依埋藏深度从深到浅清晰地显示出器官进化由低级到高级的演化顺序,化石穗轴长 2~3cm,同位素碳检测推测这些古玉米可能出于公元前 3600 年。后来,在 ROMERO 山洞发掘出大刍草的化石标本,它们约出现在公元前 1400 年到公元前 40 年。分析发掘出的古生物玉米化石表明,这时期的玉米已失去野生特性,化石果穗与现代玉米果穗的植物学特征相似,籽粒紧紧地与硬穗轴相连,发掘出的古生物玉米是经过人为的驯化,无从发现玉米是由大刍草进化而来的迹象。但玉米与大刍草杂交后代的穗轴化石明显地表明,大刍草与玉米存在基因渐渗迹象。说明至少 7 000 年前,玉米已经作为印第安当地最重要的食物来源,从那时起玉米的生物学特性没有发生实质性变化。

“三成分起源”假说也提出植物学遗传方面的证据。因为在遗传上属异质结合的被膜突变基因 (*Tutu*) 有稃玉米,其后代的有稃性按孟德尔 1:2:1 规律分离,对分离出的无稃玉米后代逐步自交或回交,则不出现有稃玉米。这一试验似乎对玉米起源从有稃到无稃具有一定意义。后来, Mangelsdorf 对“三成分起源”假说作了修正,认为玉米的形成比大刍草更早、更原始,早于公元前 8000 年在墨西哥城湖底已存在玉米花粉核,现代玉米和一年生大刍草都来源于多年生大刍草与原始的有稃爆裂野生玉米的杂交后代,即玉米的



祖先是二倍体多年生大刍草和原始的有稃爆裂野生玉米。可是,“三成分起源”假说理论的合理性解释与前面原始有稃玉米起源假说以及共同起源学说遇到的难题如出一辙。

4. 大刍草直向进化起源假说 (The Orthodox Teosinte Theory)

大刍草直向进化起源假说是 Ascherson 于 1895 年提出的。该假说认为玉米起源于一种原始野生的大刍草 (*Zea mays mexicana*), 原始的大刍草与现在大刍草的籽粒成熟后都具有易于脱落的特性, 只是人们在采集过程中, 往往采集那些不易于脱落种子, 长期这种无意识的选择以及后期驯化、选择, 使易于脱落的种子逐步增加了缩合水平, 后来发现这种半驯化缩合类型利于栽培、采集, 通过长期的选择、驯化成了现代栽培玉米。

该起源假说得到很多形态学、细胞学、分子生物学研究较有力的支持。玉米与大刍草的形态特征比较见表 1-2 和表 1-3。细胞学研究表明, 墨西哥玉米亚种染色体在染色体臂长、臂比、着丝粒位置、异染色体体节长度与位置等极其相似于栽培玉米, 两者杂交在减数分裂时染色体配对完全, 杂种表现完全可育。因此, 认为墨西哥玉米亚种与栽培玉米是同一属成员, 栽培玉米有可能起源于墨西哥玉米亚种。

表 1-2 玉米与大刍草的性状相同点 (Beadle, 1977)

性 状	相同点
形态	雌雄同株异花, 雄花顶生, 雌穗或雌花序长于外侧
分类	玉米、大刍草同属于玉蜀黍属
染色体数及结构	除四倍体多年生大刍草 $2n=40$, 其余都是 $2n=20$ 。染色体长度和基本的结构与玉米相似
可杂交性	属内种间可相互杂交

表 1-3 玉米与大刍草的性状不同点 (Beadle, 1977)

大刍草	玉 米
大刍草外被变形的外硬果壳	玉米软果壳
籽粒能自行脱落	籽粒外被苞片或颖片, 不能自行脱落
能自我繁衍	靠人为繁衍
大刍草是二列式	玉米是多列式
具有分蘖特性	一般不分蘖

近年来, 随着生物技术的进步, 以蛋白质和以 DNA 为基础的分子生物学为深入研究玉米起源与进化提供了契机。蛋白质酶资料分析繁茂玉米种、二倍体多年生玉米种、四倍体多年生玉米种与玉米具有较大差别, 而墨西哥玉米亚种、小颖玉米亚种与玉米极其相似, 推测墨西哥玉米亚种、小颖玉米亚种之一有可能是玉米的祖先。分子钟 (Molecular clock) 研究玉米与大刍草分化信息表明, 玉米是墨西哥玉米亚种、小颖玉米亚种之一起源的, 即单一起源; 玉米与大刍草分化开始于 9 000 年以前, 分子钟推测的时间与考古学证据相符。基因组研究表明, 大刍草与玉米看起来差别较大, 但两者具有较大的遗传相



似性,区别主要表现在4~5个主要基因上,玉米与大刍草果穗形态分化是由一些关键基因如*tb1*、*zfl2*不同导致的。

有人提出,古代人们选择大刍草植株甜秆比选择成熟籽粒作为食物来源显得更切合实际,证据来源于TEHUA-CAN山洞发现有咀嚼过的玉米秆渣化石和Iitis提供的小孩咀嚼玉米秆照片。

5. 大刍草异常突变假说 (The Catastrophic Sexual Transmutation Theory)

基于上述大刍草直向进化起源假说面临的难题, Benz and Iitis 等提出大刍草异常突变假说。该理论认为,玉米是沿如下几个途径进化的:①原始大刍草驯化成玉米不是单基因突变一步一步积累变化的结果,而是某种偶然因素引起大刍草发生大的突变,这种突变可能发生在至少8000年以前,当时存在许多类型的突变体;②导致突变产生的原因可能是寒冷、病毒、支原体、半知菌类或火山爆发等作用;③驯化成玉米的异常突变体早期是致死的,只是人为对它的保护和栽培,经过长久的栽培、选择、驯化形成现代的栽培玉米;④玉米真正的驯化是从大刍草产生突变转化后,即突变体能够产生开放式籽粒才开始的(proto-ears 原始果穗,玉米籽粒是开放式的),因为开放式籽粒才能允许被人们利用,人们才有理由加以栽培、驯化、利用这些具有苞叶、小穗轴、开放式籽粒的玉米果穗;⑤玉米果穗不是由大刍草的雌花驯化而来的,而是突变导致大刍草侧生枝变短,侧生枝长出裸露籽粒、顶端长雄花的果穗结构,即大刍草的主要侧枝穗状雄花顶端的中心小穗转化成为玉米的雌穗。在植物内源激素的作用下,抑制正常大刍草雌蕊的生长柱,促进顶端成对的软颖片状穗状花序加速有丝分裂,经过持续的旋转式沉积和小穗轴的滑动,大量的营养物质配给新的玉米果穗,大刍草雄花序轴逐渐变为新玉米果穗。

Benz and Iitis 认为,尽管玉米与大刍草在遗传上有着较大的相似,但玉米与大刍草在果穗和植株生长形态上存在显著差异。差异主要表现在:大刍草具有较多顶部生长着雄花的长腋生枝,玉米仅有较少顶部生长着雌花果穗的短腋生枝;玉米与大刍草雌花组织结构差异甚大,但玉米与大刍草在遗传上是极其相近的,相互之间具有较好的可杂交性;大刍草的雄花与玉米的雌穗比它们两者的雌穗有更大的同源性,如玉米雌穗返祖现象是一个有力的证据(即玉米雌穗有时还表现出雄花特性等)。

比较而言,异常突变假说似乎“解决”了玉米起源与古生物研究遇到的诸多似是而非的问题。玉米起源于突变的大刍草,突变加速了玉米“雌穗”的形成,这也为在玉米果穗演化的过程中没有发现“中间型野生玉米”和从大刍草驯化为玉米的“化石记录”以及玉米是植物界中人类驯化“最高级”的作物等难题提供了一个“合理”解释。可是, Doebley 等发现由5个突变基因掌控着玉米与大刍草的关键性状的差别,异常突变假说也不能给予合理解释。

6. 摩擦禾—二倍体多年生大刍草起源假说

Eubanks 于1995年提出摩擦禾—二倍体多年生大刍草起源假说,可以说它是新版的“三成分起源”假说。该理论认为二倍体多年生大刍草是玉米的祖先之一,玉米起源于摩擦禾与二倍体多年生大刍草杂交后代,杂交后代形成玉米起关键作用的基因来源于摩擦禾。该理论来源于摩擦禾与二倍体多年生大刍草杂交能产生的 *Tripsacorn* ($2n=20$) 和 *Sundance* ($2n=20$) 的杂交种,这些杂交后代的果穗穗轴原基具有裸露籽粒。当然,如此的杂交种一旦能自发发生,那么玉米起源、演化以及玉米与它祖先不同的诸多似是而非问