



玉米

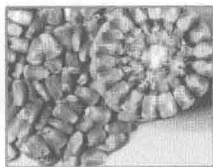
单倍体育种理论与实践

◎ 赵向田 编著

非
外
借



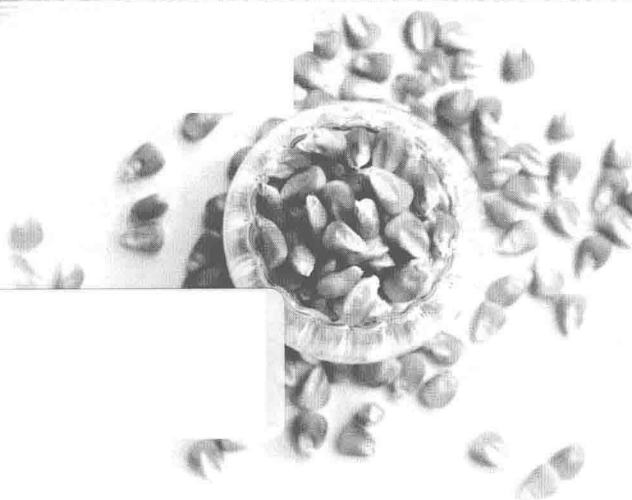
中国农业科学技术出版社



玉米

单倍体育种理论与实践

◎ 赵向田 编著



中国农业科学技术出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

玉米单倍体育种理论与实践 / 赵向田编著. —北京: 中国农业科学技术出版社, 2017. 8

ISBN 978-7-5116-3234-0

I. ①玉… II. ①赵… III. ①玉米-单倍体育种 IV. ①S513.035.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2017) 第 216682 号

责任编辑 李 雪 徐定娜

责任校对 马广洋

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 (010)82109707(编辑室) (010)82109702(发行部)
(010)82109709(读者服务部)

传 真 (010)82106626

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 850mm×1 168mm 1/32

印 张 5.125

字 数 128 千字

版 次 2017 年 8 月第 1 版 2017 年 8 月第 1 次印刷

定 价 28.00 元

▶ 版权所有 · 翻印必究 ◀

前 言

中国现代作物育种是从 20 世纪 20—30 年代开始的，当时我国有许多学者在美国留学深造，他们学习的是摩尔根遗传学，实践的是杂交育种。归国后，开展作物育种研究。新中国成立后的很长时期，全国各地育成和推广的新品种大部分来自育种科研单位而很少数来自院校，因此中国的育种经验主要来自省级或省级以下科研单位。但这里的育种家普遍是经验多，理论提升不足。大学的很多教授又相对缺乏育种实践，理论就更加落后于育种实践。这就是当时中国作物育种的现状及科学理论落后于实践的原因。

改革开放以来，出国学习深造的留学生、研究生和进修科技人员不仅从西方学习到先进的生物育种技术，而且很多人也接受了他们的育种科研理念。国内育种的特点是育种家具有十分丰富的育种实践经验，这是中国玉米育种的宝贵财富。因为按照理论和实践的关系，实践是第一位的，有实践才能转化为理论，没有实践就失去了产生理论的基础，正是通过这种育种实践，国内玉米育种技术发展迅速，也培育出了适宜国内各生态区种植的优良品种。但近年玉米新品种数量井喷，同质化严

重，对新种质和新技术的需求极为迫切。

现代玉米育种的第一步是从现有父母亲本，选育新自交系。需要至少自交 6 代到 7 代固定基因组大部分基因，这样新系就会停止分离。使用单倍体加倍方法，可以更快产生新自交系。单倍体植株只有一套单一基因及一组染色体，染色体加倍之后，形成两套完全相同基因的染色体，所有基因都纯合。双单系快速纯合为玉米育种提供了一些好处。它可以缩短育种年限，使所有隐性基因缺点马上暴露，以及所有个体植株遗传变异及缺点立即显现，改善表现性选拔的品质。

近年来，以生物诱导为基础的单倍体育种技术已逐步成为玉米育种的关键性技术。国外许多种业公司均已实现单倍体育种的规模化应用，成为可与转基因育种技术、分子标记辅助育种技术相媲美的现代玉米育种三大核心技术之一。张掖市地处青藏高原与蒙古高原交汇处的河西走廊中段，境内光照充足、热量丰富、大气干燥、灌溉便利，自然加倍率高。张掖市农科院联合张掖市金源种业股份有限公司共同研究并开发玉米单倍体育种技术，同时率先将此项技术应用于玉米种质创新和新品种选育上。

该书是张掖市农业科学研究院玉米育种课题组在“单倍体技术在玉米育种中的研究与应用”、“单倍体技术在玉米商业化育种中的应用研究”以及甘肃省地方标准“玉米杂交诱导单倍体技术规范”等项目实施过程中对单倍体育种理论与实践总结和归纳的基础上编写而成。本书系统介绍了玉米杂交诱导单倍体的基本原理和应用方法，内容涉及单倍体育种目标、诱导基础材料组配、诱导系选择、杂交诱导、单倍体鉴定与抗病性鉴定等。

目前，单倍体育种技术发展迅速，作者在本书的编著过程

中力求反应单倍体育种领域的最新研究进展和应用方法。但由于时间和水平所限，书中难免遗漏抑或不妥之处，敬请读者批评指正。

赵向田完成了全书的编著与主审工作，初稿完成后王婵进行了文字性修改并提出了许多宝贵意见，此书也得到了甘肃省科技计划项目的资助，于此谨表深切的感谢。

编著者

2017 年 6 月

目 录

第一章 绪论	(1)
第一节 玉米的起源	(1)
第二节 玉米起源的理论假说	(2)
第三节 栽培玉米的分类	(4)
第四节 玉米的传播与发展	(11)
第五节 我国玉米的生产概况	(12)
第二章 玉米育种目标	(16)
第一节 玉米植株与株型	(16)
第二节 主要性状的遗传	(17)
第三章 单倍体及在作物遗传育种中的应用	(23)
第一节 单倍体及主要产生途径	(23)
第二节 单倍体诱导系的诱导原理	(28)
第三节 单倍体诱导率及影响因素	(33)
第四节 单倍体在遗传育种研究中的应用	(38)
第四章 单倍体育种	(44)
第一节 诱导系	(44)
第二节 诱导基础材料	(49)
第三节 诱导授粉	(52)
第四节 单倍体鉴定	(56)
第五节 单倍体加倍	(72)
第六节 单倍体扩繁	(79)

第五章 DH 系的鉴定与应用	(87)
第一节 DH 群体遗传特征	(87)
第二节 抗病性鉴定	(93)
第三节 杂种优势群划分	(113)
第六章 单倍体育种信息化与工程化	(121)
第一节 信息技术在玉米育种上的应用现状	(121)
第二节 建立工程化育种体系	(126)
第三节 图像数据采集技术	(128)
第四节 单倍体育种技术展望	(133)
参考文献	(136)
附 录 玉米品种试验调查项目和标准	(151)

第一章 绪论

第一节 玉米的起源

关于玉米的起源一直以来没有一个一致的结论。1492年哥伦布到达新大陆时玉米仅仅生长于美洲大陆，玉米的原始野生类型估计在几万年以上，近代考古学家在中美和南美的古代遗址发掘出玉米穗轴，经 ^{14}C 测定，距今已有5 000~7 000年。美洲大陆是玉米的起源地，但与玉米起源中心有不同的观点。

(1) 华德生、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。直到现在这些地方还有玉米的野生祖先——墨西哥玉米，又名大刍草（Teosinte），而且考古学家还曾在墨西哥古迹中发现野生玉米大刍草的花粉化石，以及众多的玉米植株和果穗遗体。

(2) 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沿岸的半荒漠地带。考古学家曾在这里的古墓中发掘出不少史前玉米化石及与玉米有关的文物。这些早期玉米品种的果穗比较小而整齐，穗轴和籽粒很像爆裂玉米。达尔文还在高出海平面30米的秘鲁海岸上，发现了许多和贝壳埋在一起的古代玉米果穗。

(3) 韦瑟伍克斯、曼格尔斯多夫等认为，玉米有两个起源中心。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、阿根廷等地。由于植物学家曾在这里的很多地区发现了玉米的野生种，例如加马草、大刍草等。而中美洲的墨西哥和秘鲁则是第二起源中心，包括从墨西哥向南沿安第斯山麓的狭长地带。

(4) 布卡索夫等认为，玉米有多个起源中心。粉质型玉米的起源中心在秘鲁和哥伦比亚；硬粒型玉米的起源中心在秘鲁；马齿型和爆裂型玉米的起源中心在墨西哥；甜质型和有稃型玉米的起源中心在巴拉圭。其中粉质型玉米是最原始的玉米类型。

第二节 玉米起源的理论假说

关于玉米的起源存在 4 个主要理论假说和几个次要理论假说。

一、有稃野生玉米起源假说

有稃野生玉米起源假说是法国博物学家 Saint-Hilaire 1829 年提出的，他认为玉米起源于野生有稃玉米。而现在的无稃及果穗外包被的包叶是长期驯化和选择的结果（图 1-1）。由于有稃类型与正常玉米之间只有一个单基因的差别，它在形态上与玉米草、大刍草有稃型等畸形玉米类型相似，但它不具备野生禾草的特征，在野外不能存在，许多人对这一理论持反对意见（Mangelsdorf, 1974）。

二、共同起源（祖先）学说

1906 年，Montgomery 首先提出玉米和大刍草起源于一个共同的祖先。1918 年，Weatherwax 认为不仅是玉米和大刍草，



图 1-1 玉米进化过程

还有摩擦禾，这 3 种植物按照达尔文所描述的通常趋异进化方式由一个共同祖先传下来。这 3 种植物都有很多未发育的结构，它们是进化过程中失去的器官痕迹，如果这些结构能得到充分的发育，这 3 种植物在形态上将有一种共同的形式 (Mangelsdorf, 1974)。

三、“三成分”起源学说

“三成分”起源学说理论是 Reeves 和 Mangelsdorf 在 1939 年提出的，它由 3 个独立的部分组成。①有稃玉米可能是祖先类型，有稃玉米突变产生野生玉米和其他变种。②有稃性状是单个遗子的野生基因迭印在高度驯化的现代玉米品种上的结果。③在玉米驯化过程中，大刍草对玉米进化至少起了非常重要的作用。

四、野生玉米与多年生大刍草杂种理论

野生玉米与多年生大刍草杂种理论认为，现代玉米的祖先有两个：野生有稃玉米和多年生大刍草。1979 年 Mangelsdorf

用野生有稃玉米和多年生大刍草杂交后，F₂ 代可分离出一年生大刍草、多年生大刍草、一年生玉米和多年生玉米 4 种类型 (Mangelsdorf, 1986) (图 1-2)。

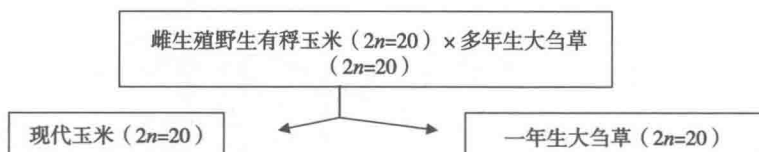


图 1-2 野生有稃玉米和多年生大刍草的杂交类型

第三节 栽培玉米的分类

一、硬粒型

1. 植物学特征

(1) 果穗多为圆锥形，籽粒坚硬，有光泽 (图 1-3)。

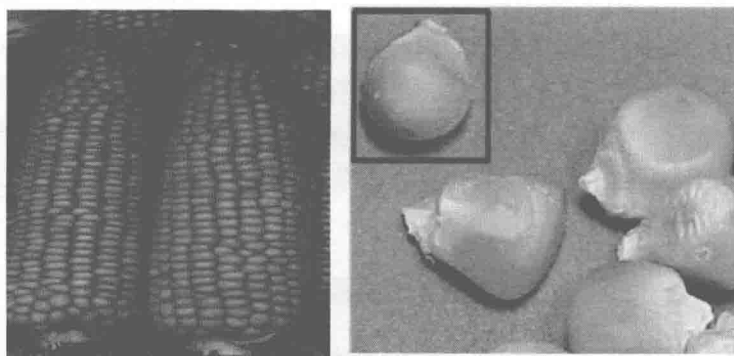


图 1-3 硬粒型玉米

(2) 胚乳以角质淀粉为主。

(3) 籽粒有黄、白、红、紫等颜色，以黄色最多，白色次之。

(4) 穗轴以白色为多。

2. 生物学特性

一般硬粒型品种具有早熟、结实性好、适应性强等特点。

二、马齿型

1. 植物学特征

(1) 果穗多为圆柱形，籽粒较大（图 1-4）。

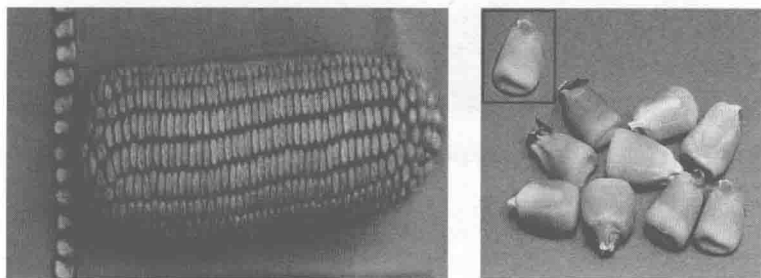


图 1-4 马齿型玉米

(2) 胚乳以粉质淀粉为主。

(3) 籽粒顶部凹陷呈马齿状，凹陷程度随籽粒粉质淀粉含量而不同，粉质淀粉含量越多，凹陷越深。

(4) 籽粒颜色以黄色为多，次为白色，其他颜色（紫色、红色）较少。

2. 生物学特性

马齿型品种增产潜力较大，是栽培品种的主要类型。

三、半马齿型（中间型）

1. 植物学特征

(1) 玉米果穗长锥形或圆柱形，与马齿型比较，籽粒顶端凹陷不明显或显白顶（图 1-5）。

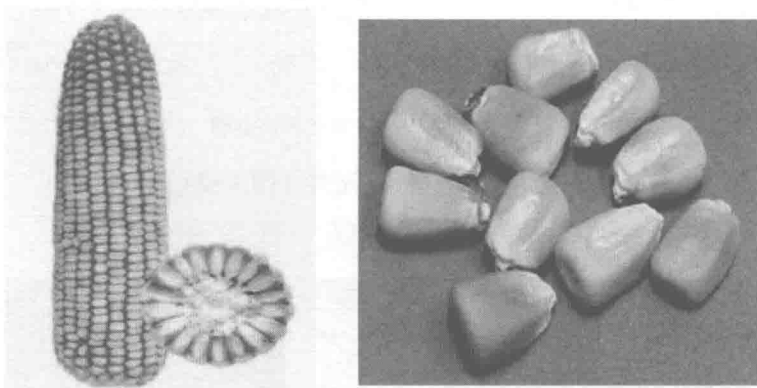


图 1-5 半马齿型玉米

(2) 角质淀粉较多，品质比马齿型较好，是马齿型与硬粒型的杂交种衍生而得到的。

2. 生物学特性

半马齿型品种结合了马齿型品种的增产潜力和硬粒型品种的脱水特性，是目前育种的主要类型。

四、糯质型

1. 植物学特征

(1) 玉米果穗较短呈锥形或圆柱形（图 1-6）。硬质玉米发生突变，经人工选择而逐渐出现了糯质类型。

(2) 胚乳为角质淀粉组成，籽粒不透明，无光泽如蜡状，

色泽有黄色和白色。

(3) 淀粉呈黏性，遇碘显红色反应。



图 1-6 糯质型玉米

2. 生物学特性

糯玉米的籽粒重量，一般比普通玉米轻，其籽粒灌浆过程表现出灌浆期短、灌浆速度快、籽粒脱水较快的特点。

五、甜质型

甜质型玉米为玉米属的 1 个甜质型玉米亚种，可分为普甜型、超甜型、加强甜型、甜脆型和甜糯型。

甜玉米籽粒在乳熟期含有较多的糖分，含糖量达 10%~20%，为普通玉米的 2~8 倍；水溶性多糖为普通玉米的 2.5~10 倍；蛋白质含量在 30% 以上，还富含多种维生素和 18 种氨基酸，鲜嫩多汁，又称“水果玉米”（图 1-7）。

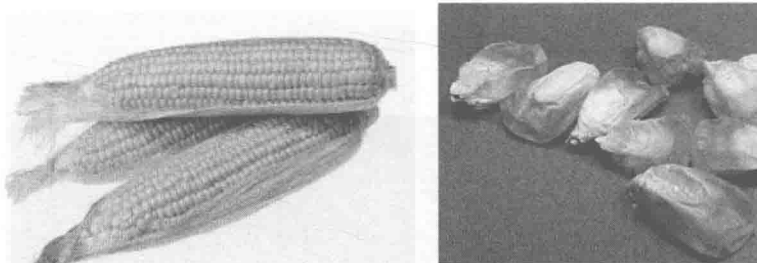


图 1-7 甜质型玉米

六、爆裂型

爆裂型玉米穗小轴细，粒小坚硬、圆形，籽粒顶端突出。胚乳多为角质淀粉，仅中部有少量粉质淀粉。籽粒色多呈黄、白色，红、紫色较少。籽粒形状有米粒形和珍珠形两种。籽粒在常压下遇高温，体积能膨大 20~30 倍以上（图 1-8）。

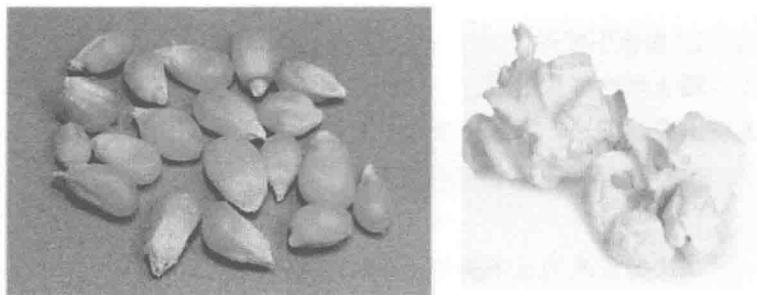


图 1-8 爆裂型玉米

七、粉质型

粉质型玉米籽粒与硬粒型玉米相似，无光泽。胚乳由粉质

淀粉组成，仅外层有少量角质淀粉，组织松软，易磨粉。产量偏低，不耐贮藏，易受象鼻虫危害（图 1-9）。

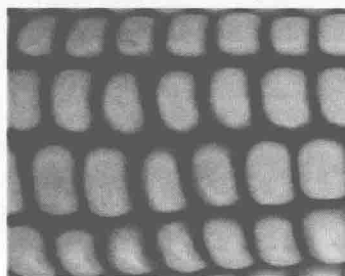


图 1-9 粉质型玉米

八、有稃型

有稃型玉米植株多叶，籽粒外有稃包住，有时有芒，常自交不孕。籽粒坚硬，具有各种形状和颜色。脱粒不便，无栽培价值（图 1-10）。

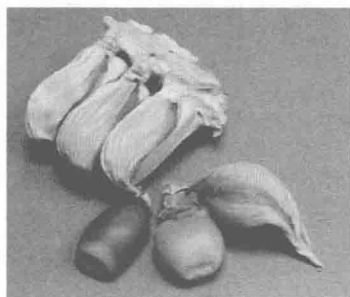


图 1-10 有稃型玉米

不同类型的玉米在形态特征方面存在较大差异（图 1-11，表 1-1）。