

玉米的生物学特性和 杂交育种



財政經濟出版社

要 點 容 內

文匯報科學部出版教育文匯報王美英編十卷時各本
附丁以下十卷附十卷從。由來長到根上其文匯報時有從

玉米的生物學特性和雜交育種

劉 泰 李竟雄編
文匯報正副刊附 劉 泰 李竟雄編 王美英 丁一

財 政 經 濟 出 版 社

第一版：1951年
第二版：1951年
第三版：1951年
第四版：1951年
第五版：1951年
第六版：1951年
第七版：1951年
第八版：1951年
第九版：1951年
第十版：1951年

內 容 提 要

本書包括十篇有关玉米的杂交育种和生物学特性的論文，是从苏联杂志和文集上选譯过来的。从这十篇論文上可以了解近年来玉米育种过程和生物学特性研究的方法和方向。关于育种方面有八篇論文，着重介紹近年来玉米研究上的成果，并指出今后玉米育种应走自交系間的杂交的途徑。关于生物学特性有兩篇論文，一篇是介紹玉米雌雄穗的發育过程，一篇是介紹2,4-D 对玉米雌雄穗形成的影响。本書为我国目前玉米研究上的重要参考資料。

玉米的生物学特性和杂交育种

刘 泰 李竞雄編

*

財政經濟出版社出版

(北京西总布胡同7号)

北京市書刊出版業營業許可証出字第60号

中華書局上海印刷厂印刷 新华書店总經售

*

850×1168 1/32·5 3/4 印張·134,000字

1958年1月第1版

1958年1月上海第1次印刷

印數: 1—1,700 定价:(10) 0.90 元

統一書号: 16005.303 57.12. 京型

前 言

近年来我国的玉米播种面积和产量均有显著的增加，农业科学研究机关和农业院校也逐渐开展这一作物的科学研究工作。但因过去研究工作基础较薄弱，特别是对选种方向和方法曾有过不同的看法和争论，亟需吸收国外科学研究理论及经验。为此，选择出十篇阐述玉米的生物学特性及杂交育种理论方法的论文，由北京农业大学和华北农业科学研究所从事玉米研究工作的同志译出，以供参考。

本书有八篇论文，介绍玉米选种，其中尤以“杂种玉米的问题”、“全苏作物栽培研究所库班试验站的玉米选种工作”和“早代测验和轮回选择”等文，对玉米杂交育种方向及方法问题，有详细的介绍。其他“玉米雌雄穗的形态发生”和“2,4-D对玉米分生组织的影响”两篇，为我国目前所缺少的资料，故一併选入。本书所选的论文虽然尚不够全面，但对目前国内玉米科学研究工作，是有参考价值的。惟限于业务水平和时间，难免在选材上遗漏精华和译文中尚有错误，恳切地希望读者指正。

编者 刘 泰 李竞雄

1957.2.15.北京

目 录

玉米雌雄穗的形态發生.....	列瓦諾娃 (5)
玉米受精的選擇性.....	
問題.....	科瓦爾斯基、普卡洛夫、納科涅奇娜婭 (19)
玉米雜交中受精選擇性的利用.....	舍洛科娃 (42)
玉米品種間雜交時母本的遺傳性.....	科瓦爾斯基、楚爾辛 (60)
双穗性玉米的選種.....	科祖卜科 (84)
利用莫爾達維亞當地玉米品種獲得自交系間 雜種的經驗.....	查雷克 (96)
雜種玉米的問題.....	巴拉諾夫、杜比寧、哈德日伊諾夫 (104)
全蘇作物栽培研究所庫班試驗站的 玉米選種工作.....	加列耶夫 (139)
早代測驗和輪迴選擇.....	斯勃萊格 (154)
2,4—D 對玉米分生組織的影響.....	斯坦尼福爾斯 (175)

玉米雌雄穗的形态發生

特·阿·列瓦諾娃

闡明玉米雌雄穗的形态發生的文獻，現在尚十分缺乏。1940年，柏納脫(Bonnet)對於玉米生殖器官的發育作過最完全的描寫。他把主枝的發育分為兩個階段。1. 葉和側枝的形成；2. 節間伸長、雄穗和雌穗的發育以及它們各部分的發育和分化。

根據柏納脫的意見，雄穗的分化是在側枝原始體出現的時候，側枝原始體從主軸的生長點向頂生出。出現在主軸基部的一些最初原始體伸長為第一級分枝。位在較上部的原始體，發育為成對的小穗原始體。雌穗分化同樣也是從生長點向頂發生側生小穗原始體開始的。

小穗原始體進一步分為兩個不等的部分（雄穗和雌穗都是一樣），由此發育小穗；每一小穗又分為兩個不等部分，產生花原基。在雄穗上，從原始體的較大部分發育而成的花有柄，而從較小部分發育而成的花無柄。開始時，大花的原始體以較快的速度發育，但到花成熟時，下位花的花藥與上位花的花藥大小相同。

在雌穗上，由大的原始體（上位的）發育的花較大（兩花類型的玉米）。不論雌穗和雄穗的花，都發育雄蕊與雌蕊。可見，玉米的雌花和雄花開始發育時是兩性花，但後來在雌花中雄蕊退化，而在雄花中雌蕊退化。雌蕊開始發育子房、花絲、毛髮狀的花絲。柏納脫鑒定玉米雌雄穗為“無限花序”，因為它們還沒有結束頂端的小穗。

1951年，我們用三个品种(斯帖尔林格、西比里亞奇卡和哈尔科夫 23)，以及三个杂种第一代(西比里亞奇卡×斯帖尔林格、斯帖尔林格×西比里亞奇卡、“成功”)来进行玉米雌雄穗發育的研究。1953年，把从斯帖尔林格和西比里亞奇卡两个品种所得的材料，加以檢查。

上述品种的生長期長短不同，西比里亞奇卡的生長期为 100 天，而斯帖尔林格的生長期为 135 天。植株产量也有区别。在 1951 年，西比里亞奇卡的产量每公頃为 13.3 公担，斯帖尔林格的产量每公頃为 43.5 公担。

1951 年在 4 月 28 日、1953 年在 5 月 9 日播种在烏克蘭共和国科学院遺傳选种研究所的實驗基地上。播种方法是正方形穴播，每穴兩株。1951 年 4 月 28 日播种的，在 5 月 7 日出苗；1953 年 5 月 9 日播种的，在 5 月 23 日出苗。出苗后 6 天第一次取样檢查，此时植株有 3 片叶子。以后定期地每經過 5 天檢查一次，而在植株發育旺盛时期，每三天檢查一次。測定被研究的植株所形成的腋芽数、腋芽的大小以及节間的發育，等等。

腋芽生長錐和莖生長錐，每天取样，固定于 80° 的酒精中，以便以后用目鏡測微計測量。各表所有資料以毫米來計算。我們依照烏克蘭科学院薩彼市遺傳选种研究所形态發生和阶段發育實驗室所拟定的圖解(見古里列夫，1950 年)，并結合玉米特殊的發育情况的要求加以适当的改动，来确定雌雄穗的發育阶段的。

玉米雄花序的發育

从玉米的种胚(种子萌动以后)可分出由生長錐構成的胚芽，它为胚叶所包着(如圖 1, 1)——按照一般研究圖解，这是器官發生的第一阶段。出苗后 6 天，生長錐从包着它的胚叶中自由地露出来，在玉米幼苗的發育初期，生長錐的基部比較寬(圖 1, 2)。其

大小变动在 0.03—0.05 毫米之間。

在植株正常發育情况下，这个时期，在生長錐中形成叶子，这些叶子生在頂端生長点的下方，好象側生的橢圓形小突起。叶原基向三方面發育，即向長、寬、厚發展。但厚度的生長很快就停止，叶原基具有叶子为平扁类型的特征。叶向寬的方向擴張包圍着生長錐基部，在生長錐上形成一个小圓筒（西比里亞奇卡，1952年）。至雄花序开始發育时，新叶原基的形成就停止了。

此后，莖生長錐的長度与直徑繼續增長，并且長度方面增加更快，因而此一器官發生阶段被称为伸長阶段或第二阶段。此时，伸長的莖生長錐达 0.12 (0.07—0.15) 毫米（圖 1,2）。莖生長錐的伸長，表明了雄花序分化已經开始。

出苗后 28 天，有 5 片叶子时，在伸長的莖生長錐的基部形成 2—4 个第一次分枝(первичные валики)，外形类似叶枝(листовые валики)，但与叶枝所不同的是以后它不發育叶褶或叶毛，形成叶子，而仍然是环狀突起物。在雄穗进一步分化时，它們就不再生長了。

第一次分枝發育阶段或第三阶段：此时生長錐大小达 0.35 (0.24—0.76) 毫米，玉米进行分化第一次分枝時間極短，只有 2—3 天。

玉米出苗后 33 天(展开 7—8 片叶子)，莖生長錐繼續增大，并且在第一次分枝的腋上形成很小的小穗突起物(圖 1,3)，这是器官形成的第四阶段。第一次分枝和小穗原始体之間的界限，开始时很明显，后来变为不明显了。以后在生長錐基部的小穗原始体(形态学上是第二次生長錐)，开始重复第一次生長錐發育的途徑，从小穗原始体形成雄穗的分枝，在分枝上同样也發育小穗原始体(圖 1,5)。

生長錐中部的小穗原始体此时有些伸長，在小穗原始体的頂

端形成凸起，而轉变为小穗軸，下部形成穎托，而由穎托形成护穎。雄花序此时大小达 1.7(0.55—7)毫米。

出現 10 片叶子时，每一小穗原始体分为两个不等部分，形成两个花原始体，即第五阶段(圖 1,4)。此时，生長錐的下部已完全形成分枝，在这些分枝上着生成对的花原始体。在分枝下部的原始体最先分化，而在中部的，分化較迟，它以未分化的組織(第二次生長錐)作結束。以雄花序整个分化程度來說，分化最先的是主軸，此时完全布滿原始体，在下部(高于側枝)为花原始体，上部为小穗原始体，而結束于第一次莖生長錐的分生組織。

花原始体形成后 2—3 天，每一花原始体基部开始出現雄蕊。在花原始体的上部出現特殊的凸形物〔雌蕊形成的开始(圖 1,6)〕是發育的第七阶段；开始分化雄蕊和雌蕊时，玉米雄穗的花是兩性的，此时雄穗大小达 7—8 毫米，而植株有 10—11 片叶子。

在玉米开展的雄穗的長的穗狀分枝上，着生成对的小穗，一个小穗較小，几無柄，另一小穗有柄。小穗披針形，具有兩片坚固的綠色护穎。每一小穗發育为兩朵花，一花有柄，一花無柄。有柄花的發育超过無柄花，每一朵花具有内外穎和兩片鱗片。

雄蕊形成之后，則很快發育起来(每一朵花有 3 枚雄蕊)，在雄穗的雄性花上，雌蕊發育停止，而进入第八阶段——形成花粉阶段。

关于雄蕊的發育，應該指出下列的情况：雄穗的分化常常是向頂进行的，在莖生長錐上自下而上發生第一級分枝(小穗和花的原始体)，在雄穗的下部分枝上的原始体比在上部分枝(發育迟)上的处在迟的阶段。在雄穗分枝有一相同的規律：分枝下部比分枝上部較先分化。在玉米雄穗內分化最先的是它的主軸部分。分析試驗材料时确定以下几点：

1. 出苗后 6 天莖生長錐就出現(在早期——按照通常的第二

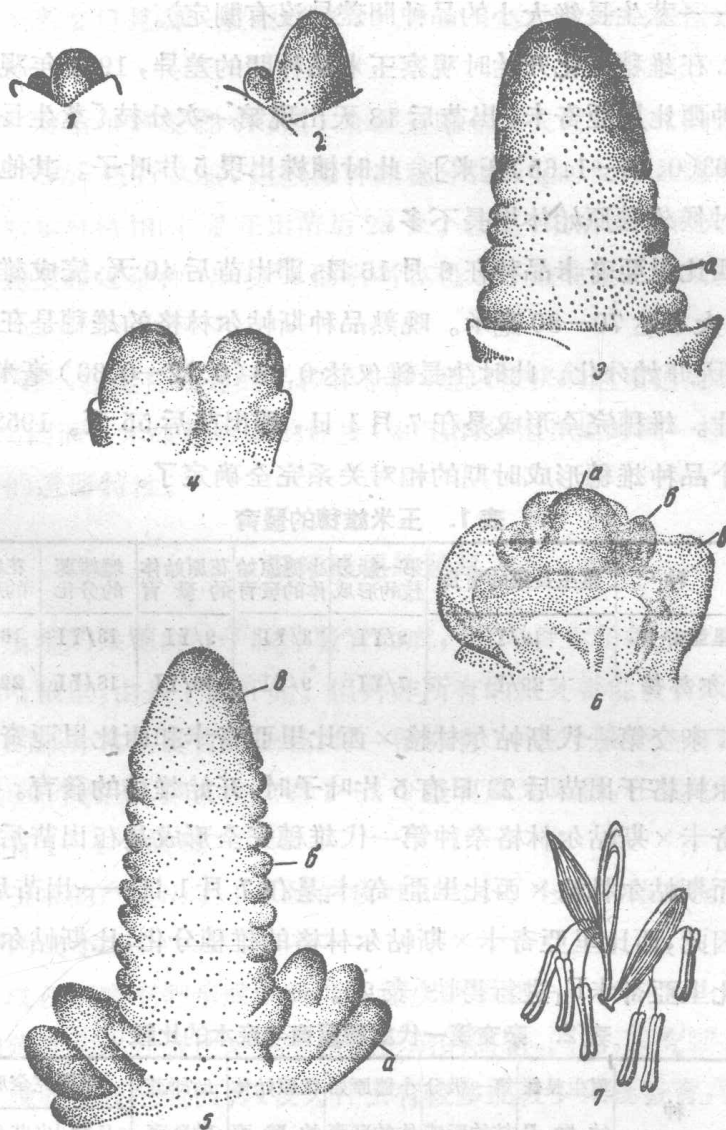


圖1. 玉米雄穗的發育

1. 幼芽的莖生長錐，第一階段， 2. 莖生長錐伸長，第二階段， 3. 形成小穗原始體，第四階段， a. 小穗原始體； 4. 花原始體，第五階段， 5. 正在分化的雄穗，形成花原始體階段， a. 花原始體， b. 小穗原始體， B. 雄穗生長錐， 6. 花原始體中雌雄蕊的形成，第七階段， a. 雌蕊， b. 雄蕊， B. 花穎， 7. 一個小穗內的兩朵花。

阶段——莖生長錐大小的品种間差异沒有測定)。

2. 在雄穗分化开始时观察玉米品种間的差异, 1951 年观察早熟品种西比里亞奇卡, 出苗后 18 天出現第一次分枝〔莖生長錐長度 1.03(0.76—1.65)毫米〕, 此时植株出現 5 片叶子。其他品种在这时候雄穗原始体增長不多。

西比里亞奇卡品种在 6 月 16 日, 即出苗后 40 天, 完成雄穗的分化, 大小达 70—80 毫米。晚熟品种斯帖尔林格的雄穗是在出苗后 20 天开始分化。此时生長錐仅达 0.28 (0.12—0.33) 毫米, 叶子 5 片。雄穗完全形成是在 7 月 1 日, 即出苗后 55 天。1953 年, 这两个品种雄穗形成时期的相对关系完全确定了。

表 1. 玉米雄穗的發育

品 种	莖生長錐的增長	第一級分枝的形成	小穗原始体的發育	花原始体的發育	雌雄蕊的分化	花粉粒的形成
西比里亞奇卡	19/Y	2/YI	3/YI	9/YI	13/YI	16/YI
斯帖尔林格	29/Y	7/YI	9/YI	16/YI	18/YI	22/YI

3. 杂交第一代斯帖尔林格×西比里亞奇卡和西比里亞奇卡×斯帖尔林格于出苗后 23 日有 5 片叶子时, 开始雄穗的發育。西比里亞奇卡×斯帖尔林格杂种第一代雄穗完全形成是在出苗后 40 天, 而斯帖尔林格×西比里亞奇卡是在 7 月 1 日——出苗后 55 天。因此, 西比里亞奇卡×斯帖尔林格的雄穗分化, 比斯帖尔林格×西比里亞奇卡 F_1 进行得快(表 2)。

表 2. 杂交第一代雄穗發育与亲本的比較

品 种	莖生長錐的增長	第一級分枝的形成	小穗原始体的發育	花原始体的發育	雌雄蕊的發育	雄穗完全形成	
						日期	出苗后天数
西比里亞奇卡	15/Y	25/Y	30/Y	2/YI	9/Y	16/YI	40
西比里亞奇卡斯× 帖尔林格 F_1	15/Y	30/Y	4/YI	9/YI	—	16/YI	40
斯帖尔林格×西比 里亞奇卡 F_1	15/Y	30/Y	9/YI	16/YI	19/YI	1/YII	55
斯帖尔林格	15/Y	4/YI	9/YI	19/YI	25/YI	1/YII	55

由表 2 可見到一般雜交第一代莖生長錐分化時期很接近于親本品種。

4. 對哈爾科夫 23 (對照) 和經過哈爾科夫省區域化的雜交第一代“成功”進行試驗，這些品種雄穗分化開始時間與最晚熟的品種斯帖爾林格相同，是在出苗後 28 天。但是，以後哈爾科夫 23 發育的速度超過雜種“成功”，而後者也超過了最晚熟品種斯帖爾林格。

因此，在生長期短的品種和雜種，是以較快的速度通過雄穗的分化，因而玉米雄穗形成的速度，和它的分化開始時間一樣，都是品種的遺傳特性。

玉米雌穗的發育

玉米的果穗由葉子腋芽發育而成，腋芽着生在每一個或大多數的葉腋里，由最下面開始。但並非所有的腋芽都能發育成果穗。下部的腋芽常常發育成側枝，每一植株有 7—8 個腋芽，有時甚至可達 10 個腋芽，但其中只有 1—2 個發育成為果穗，在某些情況下可以有 1—4 個果穗。

玉米的產量決定于果穗的數目和大小、它們的結實程度以及子粒的大小。

僅在研究它們形成的時間和速度的基礎上，去研究一定發育時期營養和水分條件對這些特征影響的問題，因此，研究腋芽發育成果穗或側枝的原因，以及為什麼有較多或較少果穗發育，引起人們很大的興趣。

我們以同一品種與雜種來研究果穗的發育，同時也研究了雄穗的發育。

品種哈爾科夫 23 在出苗後 18 天，第二片葉子的腋芽生長錐是基部較寬、為葉原始體所復蓋的突起，其大小在 0.07—0.1 毫

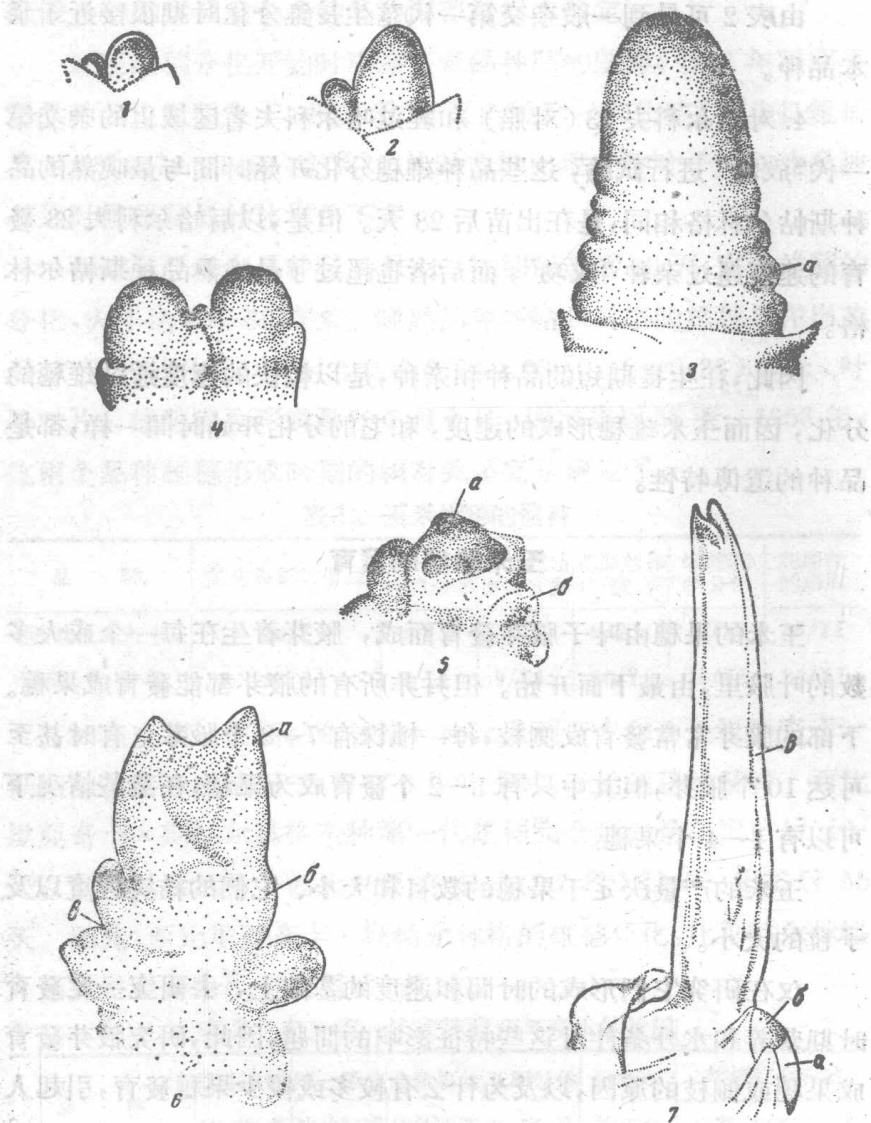


圖 2. 玉米雌穗的發育

1. 种胚幼芽的莖生長錐——第一阶段， 2. 莖生長錐伸長阶段——第二阶段，
3. 形成小穗突起物——第四阶段， a. 小穗原始体， 4. 花原始体——第五
阶段， 5. 花原始体，雌雄蕊形成——第七阶段， a. 雌蕊 b. 雄蕊。6. 花
原始体内的雌雄蕊， a. 花柱頂端出現分叉 b. 开始形成子房 B. 雄蕊 7.
雌蕊形成——第九阶段， a. 花穎 b. 子房 B. 柱头。

米。这一阶段，腋芽生長錐进行叶子的形成，与在雄穗生長錐的分化时形成叶子，没有什么不同。

如果每天測量同一腋芽生長錐的長度（例如第二个叶腋的），那就能發現它漸漸增大，其增大的方式是長度的伸長大大超过寬度，因此生長錐成为長形。所以，这一器官形成阶段也称为“生長錐伸長阶段”或以通常次序排列那就是第二阶段（圖 2,2）。

大約在出苗后 40 天，伸長了的腋芽生長錐出現第一級分枝，那是按照螺旋形着生，外表很象叶突起。第一級分枝不發育为叶片，而成为护穎原始体的形狀。此时，腋芽生長錐大小达 0.35 (0.12—0.16) 毫米，植株具有發育的叶子 9 片。第一級分枝發育期非常短暫，仅 2—3 天就通过了。如不每天仔細观察，就会错过机会。按照一般的程序，此为第三阶段。

在第一級分枝出現后 3 天分化小穗原始体（圖 2,3）。此时生長錐大小增長到 0.74 毫米，有叶子 10 片。初期小穗原始体和分枝之間界限十分明显，其后就逐漸模糊消失。在次序上，小穗原始体时期，是第四阶段。

如上所述，小穗原始体是生長錐第二級分枝：小穗原始体伸長，在其基部形成突起，發育为护穎。小穗原始体的上部分为兩部分，形成花原始体，此为器官形成的第五阶段（圖 2,4）。上位花原始体較下位花原始体大。花原始体开始分化时期雌穗生長錐大小达 1 毫米。花原始体用放大鏡可看得很清楚。这时雌穗子粒行数已經固定。但花原始体的数目还未固定，因为果穗生長錐按長度还要繼續分化。

以后，花的原始体在發育过程中繼續增大，并且成为基部寬度大于原始体的長度。其后，花原始体側面出現凸起（發育中的雄蕊）。而原始体的頂部伸長，成为某种程度的扁化。这样，器官形成的下一阶段——雌雄蕊形成阶段——即第七阶段开始了（圖 2，

5)。我們發現在出苗后 55 天,第七阶段开始;果穗大小达 10.4 毫米,植株有 11 片叶子。

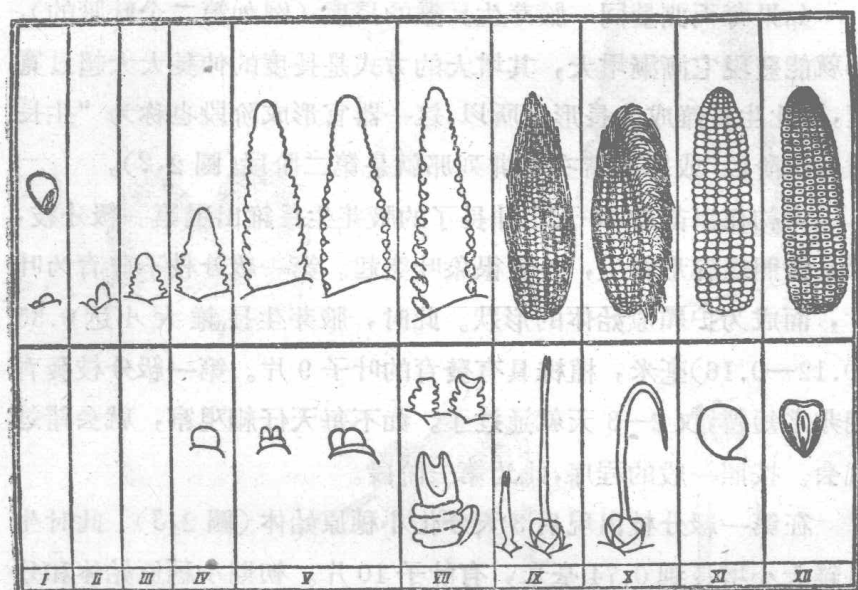


圖 3. 玉米果穗發育圖

I—断面, II—莖生長錐的变异, III—第一次分枝, IV—小穗原始体, V—花原始体, VI—雌雄蕊原始体, VII—雌蕊形成, VIII—子粒灌漿, IX—成熟的子粒。

果穗上的花也象雄穗上的一样,在發育第一阶段都是兩性花,雄蕊清晰可見。观察表明,果穗生長錐由伸長(第二阶段)到花原始体形成的發育,是和雄穗的發育相似的。如果观察标本,則不能分出这是頂端生長錐还是叶腋生長錐,不能断定这是發育成果穗还是成雄穗的。在雌雄蕊正在形成阶段,分別观察果穗或雄穗的花,也很难区别。但随着植株的發育,二者的区别开始明显:在果穗花中,呈很小突起狀的雌蕊开始增長(圖 2,6)。其頂端呈凹形,逐漸發育为分叉的柱头,而雄蕊的發育停止,只在雌蕊基部留下很小的突起。

雌蕊形成阶段——第九阶段。这时花柱伸長,在其頂端凹处

發育为羽狀分叉,并且被护穎所复盖的子房也形成了,此时果穗大小达15—30毫米(圖2,7)。

观察表明,果穗在这个發育阶段每行的正常發育花的数目尚未固定;在果穗的頂部可能还在分化花原始体,甚至还在分化小穗原始体。在有利于植株發育的外界条件下(保証足够的水分、营养物质和适当的温度),頂部發育的花完全能够受精,因而可以結实。到受精时,花的数目以果穗長度为轉移,花絲直立,其頂端露出苞叶外,是为花絲出現期。

以下是子粒形成阶段(第十阶段)。

庫列朔夫(1947,1951)所提出的关于小麦子粒形成不同阶段(十、十一、十二阶段)完全适用于玉米子粒發育的特征。受精后2—3天,子房还是很小时,充滿膠質,花柱凋萎,而后干枯。其后子房很快增大。

花絲露出苞叶外并受精后10—12天进入下一阶段——子粒灌漿阶段(第十一阶段),即开始成熟。在灌漿阶段的末期,子粒湿重和干重达到最大。

第十二阶段——蜡熟。这时期任何营养物质不再进入子粒,而仅进行生物化学上的变化和水分蒸散过程。种子体积减小,呈透明狀,具有品种特有的顏色。这阶段末期就进入完熟阶段(圖3說明果穗發育过程)。

哈尔科夫品种出苗后18天已具有由第一、二、三叶腋長出的腋芽。此时腋芽的大小未經測量。腋芽的生長錐的大小此时可达0.07—0.1毫米。出苗后23天第四片叶子的腋芽出現,25天出現第五叶腋的腋芽。33天后出現第六、七叶腋的腋芽,此时第一、二叶腋的腋芽消失了。

这时第二叶的腋芽生長錐大小超过其他各腋芽的生長錐(表3),但在以后的發育过程中,上部叶子的腋芽生長錐的增長快于下

部腋芽生長錐(表4),上部腋芽最年幼而階段性則最老,其生長錐開始發育果穗。

表3. 不同叶子的腋芽生長錐的大小(毫米)

日 期	第几叶(叶的順序号)						
	1	2	3	4	5	6	7
1951年6月9日	—	0.14	0.11	0.09	0.1	0.1	0.09

表4. 不同叶子的腋芽生長錐大小的变化(毫米)

日 期	第几叶(叶的順序号)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1951年6月16日	—	0.13	0.12	0.11	0.11	0.15	0.17	0.26	0.35	0.7

下部第六、七片叶子的腋芽逐漸消失,仅上部腋芽大都能發育为果穗,下部的只停留于开始發育阶段。在特殊有利的条件下,某些下部的腋芽也可形成果穗,这种性狀因品种而不同。

下部腋芽之一發育成分蘖时,其生長錐上着生比其余腋芽更多的叶突起,形成叶子。腋芽很快增長,生長旺盛,而进一步很快分化为分蘖的雄穗生長錐,其分化速度較上部腋芽的生長錐为快,但大大落后于莖生長錐(雄穗生長錐)分化的速度。

1954年6月14日哈尔科夫23品种具有分蘖的植株的第二叶腋芽的生長錐大小为0.69毫米,那时在其上形成第一級分枝,而其他植株的第二叶腋芽的生長錐大小不超过0.11毫米,而且它們仅处于第二發育阶段。甚至在最大的腋芽生長錐,此时还没有看到第一級分枝的發育阶段。莖生長錐在这时长达4毫米,其上出現小穗原始体并开始形成第二級分枝(第六阶段)。

根据我們观察不同品种、杂种的果穗發育过程,可作出以下結論:1. 所有玉米品种和杂种从第一叶腋到第八、九叶腋都有腋芽。开始时第一腋芽的生長錐生長最快,而后来無論是大小或分化程度都是上部的腋芽生長錐快。上部腋芽生長錐开始分化时下部第