

我国玉米杂种优势群的利用、划分与演变

王稼苜 任 帅 丁 强 魏 芳 杨京华 马海涛 李 栋

(河南省新乡市农业科学院, 新乡 453000)

摘要:简述从 20 世纪 80 年代以来我国玉米主产区杂交种利用和更替, 以及这些杂交种的杂种优势群划分及其演变。目前国内主导杂种优势群是改良 Reid (包括 PA)、黄改、Reid (包括 BSSS) 和 Lancaster, 曾经发挥重要作用的旅大红骨、PB 和 Iodent 群多用于主导群的种质扩增, 新划分的 X 群与改良 Reid 和 Reid 亲缘较近。过去 40 年我国种质改良方法主要是重组剩余基因, 新基因发生方面探索较少, 提出建立重要杂种优势群基因池, 人工隔离自然进化, 从突变源头获取新基因, 实现种质进化。

关键词:玉米; 杂种优势群; 杂种优势模式; 基因池; 种质进化

玉米是世界上重要的粮食作物, 1996 年世界玉米总产量超过水稻和小麦, 成为位居世界产量第一的粮食作物^[1]。我国 2011 年玉米总产量超过稻谷成为第一大作物, 到 2017 年统计未有变动 (National data 国家数据: <http://data.stats.gov.cn/>)。我国玉米生产取得巨大成就与品种改良利用密切相关, 而品种改良中种质的合理利用, 尤其是杂种优势群和杂种优势模式理论和方法的应用起到关键作用^[2]。回顾我国近 40 年来玉米改良中杂种优势群和杂种优势模式的利用, 技术方法体系建立完备, 但也存在不同观点和看法。本文目的是通过回顾我国玉米新品种更替的概况, 反映我国玉米种质利用的演变, 进一步认识杂种优势群和杂种优势模式原理和方法在玉米改良中的作用, 从遗传学角度探讨遗传多样性与类群划分, 与杂种优势形成的关系。

1 杂种优势、杂种优势群和杂种优势模式概念

所谓杂种优势, 指两个遗传组成不同的亲本杂交产生的 F_1 , 在生长势、生活力、繁殖力、抗逆性、产量和品质等方面都明显优于双亲的现象, 这种现

象在生物界普遍存在, 在玉米上表现尤为突出^[3], 达尔文早在 1876 年就发现了玉米的这种生长优越, 1905 年, 遗传学家沙尔 (shull G H) 和生物学家伊斯特 (East E M) 称这种生长优越为“杂种优势” (heterosis)^[4]。玉米是异花授粉作物, 早期种植的是农民留存的自然授粉品种, 后来过渡到品种间杂交种。到 20 世纪 30、40 年代, 美国开始将玉米天然品种自交成纯合的材料, 称自交系 (inbred line)。然后不同自交系之间杂交, 发现 F_1 的优势更大, 目前玉米的杂种优势利用的途径仍是这种自交系间杂交方式。

两个个体之间杂交, F_1 产生强杂种优势现象的理论尚未完全建立, 但布鲁斯 (Bryce A B) 和琼斯 (Jones D F) 的显性假说, 沙尔和伊斯特的超显性假说^[3-4]及杂种优势的现象, 定义了杂种优势产生的一个基本条件, 即在同一物种内, 双亲基因型差异越大, F_1 杂合位点越多, 杂种优势就越强, 反之则弱。遗传差异, 遗传学上包括等位基因、复等位基因、拟等位基因、非等位基因互作等差异, 这些差异共同构成亲本个体的遗传多样性^[5-6]。分子标记或序列分析可检测到它们的存在, 如 SSR 和 SNP 标记检测玉米不同群体遗传多样性^[7-9], 并进一步划分类

基金项目: 国家现代玉米产业技术体系建设专项 (CARS-02-68)

平衡态势及粮食安全观的重构. 自然资源学报, 2017, 3 (6): 24-36
[6] 余慧容, 刘黎明. 可持续粮食安全框架下的农业“走出去”路径. 经济学家, 2017, 12 (5): 84-90

[7] 肖玉, 成升魁, 谢高地, 刘爱民, 鲁春霞, 王洋洋. 我国主要粮食品种供给与消费平衡分析. 自然资源学报, 2017, 9 (6): 24-36

(收稿日期: 2019-10-09)

群^[10-12]。正是基于这一原理,特殊群体具有特殊的遗传多样性,不同地区、不同人工改良群体,染色体同一位点的基因具有较高的多样性,不同群体间杂交均产生杂合性,从而产生杂种优势。

1947年,美国中西部的 Reid 家族种植俄亥俄州的 Gordhopskins 玉米,因缺苗补种了当地的早熟小黄粒(little yellow),后来从天然授粉的种子中育成 Reid yellow Dent,即瑞德黄马牙,该种质后来育成多个高配合力自交系,在美国利用长达 50 年之久^[5,8,13]。1910年,美国东部的另一家族 Hershey,培育了 Lancaster S.C. 品种,该种质是 Lancaster 的原始亲缘^[13]。公益研究机构把 Reid 黄马牙与 Lancaster 系杂交,发现 F₁ 生长更好,这是世界上第一个玉米强杂种优势组合^[14]。此后美国研究者就把产生杂种优势的两个亲本分开,亲缘关系相近的自交系或品种归在一起,它们之间杂交不产生杂种优势,如 BSSS、依阿华坚秆玉米综合种,现在均称 Reid 类,把美国本土的 Creole、Minnesota 等划入 Lancaster 类^[15]。多年演化后,Reid 和 Lancaster 成为最早的两个经典玉米自交系群,称“杂种优势群”(heterotic group),Reid × Lancaster 组合称“杂种优势模式”(heterotic pattern)^[5,8,16]。杂种优势、杂种优势群和杂种优势模式概念的建立,是现代和近代玉米遗传改良最重要的理论和实践,在最大杂合性杂种优势假说理论指导下,用杂种优势群和杂种优势模式方法创新扩增玉米种质,比较、鉴定和分子标记将自交系划分类群,继而组配杂种优势模式,玉米自交系改良和品种改良从此进入一个可设计、可预期的人为可控程序之中。

2 杂种优势群及演化

杂种优势群是一类遗传构成相似的自交系群,杂种优势模式是能产生杂种优势的杂种优势群间杂交组合,二者虽概念不同,但内涵密切联系。没有杂种优势模式的自交系,不能称其为杂种优势群,至多是自交系群(inbred line group),因此讨论杂种优势群及演化离不开杂种优势模式的演化。

我国玉米杂种优势利用,从 20 世纪 60 年代开始,每 10 年就有一个标志性的技术进步^[15,17]。20 世纪 70 年代,我国玉米利用单交种不足 10%,多是品种间杂交种、三交种和双交种,但在利用自交系和

种质研究方面初具规模,主要分为 5 大体系,金黄后、获嘉白马牙、塘四平头、旅大红骨和 Lancaster,著名杂交种有新双 1 号、农大 4 号等^[15],但此期尚未进行自交系类群划分。进入 80 年代,国内单交种应用普及,白单 4 号(塘四平头 × 525)、新单 1 号(Bup44 × 吉 63)等开始推广,后来郑单 2 号(塘四平头 × 获白)、吉单 101(吉 63 × M14)、中单 2 号(Mo17 × 自 330)、丹玉 6 号(旅 28 × 自 330)等成为主导品种。种质格局分为 4 大类群,国内获嘉白马牙、塘四平头、旅大红骨和 Lancaster,代表自交系分别是获白、黄早 4、E28 和 Mo17,曾三省归纳此时期的杂种优势模式是硬粒 × 马齿,本国系 × 外国系,不同种质利用仍未明确类群划分。90 年代期间,杂种优势利用在我国迅速发展,一是单交种面积快速上升,到中期接近 80% 以上^[1];二是新的高产组合相继问世,掖单 2 号(掖 107 × 黄早 4)、掖单 13 号(掖 478 × 丹 340)陆续通过审定,换代品种农大 108(P178 × 黄 C)、世纪性品种郑单 958(郑 58 × 昌 7-2)等已孕育成熟;三是种质研究方面,杂种优势群和杂种优势模式研究全面展开。多位专家利用系谱法、测交法和分子标记法开始分析我国利用的自交系的杂种优势群(图 1)和杂种优势模式^[18-19]。90 年代中后期培育出 P178、P138 等一批创新自交系,组配出多个强优势组合,如农大 108,这批自交系原始种质来自国外,藤文涛等^[17]分析这些自交系种质不同于其他类群,命名“温热 I”,李新海等^[12]将该种质称为 PB,丰光等^[20]后来检测与改良 Reid 关系较近。该 10 年期间,获嘉白马牙种质利用迅速减少,取代的是掖 107、掖 478、郑 58,即改良 Reid 系,也是利用面积最大的种质群。改良 Reid × 塘四平头和改良 Reid × 旅大红骨模式是该时期种植面积最大的优势模式。



图 1 国内的一个玉米杂种优势群划分

进入 21 世纪,审定的新品种个体增产潜力提高,但自然灾害发生频繁,尤其风灾严重,因此对品种抗倒性要求迫切,还有青枯等病害威胁较重,只有那些最适宜当地生态环境和生产方式的品种才被农民持续接受。2010 年,丰光等^[20]分析进入新世纪后的杂交种,如 1998 年审定的掖单 13 号(掖 478 × 丹 340)、2001 年审定的农大 108,在 21 世纪头 10 年前期快速增长,到中期后开始回落,而 2000 年审定的郑单 958 (郑 58 × 昌 7-2)、2003 年后审定的浚单 20 (9058 × 浚 92-8)以及 2004 年国家审定的先玉 335 (PH6WC × PH4CV),以高产、稳产、多抗特性迅速占领东北和黄淮玉米产区。尤其是先玉 335 的籽粒快速脱水特性,低水分含量收获减轻霉变,大大提高贮藏安全性。该特性和高产性不仅是近 20 年来保持高位种植面积的重要因素^[21],而且也催生我国机收玉米概念形成。但此期国内大多数玉米育种都在围绕郑单 958 和先玉 335 两个组合亲本改良,结果产生了一大批高仿自交系和改良型品种,2010 年后审定的品种多是这种改良模式的产物。根据主流品种的亲本及血缘分析,此时期的玉米种质仍和 90 年代一样,划分 5 个或 6 个优势群,分别为改良 Reid (包括掖 478、郑 58 等)、塘四平头 (昌 7-2)、Lancaster、旅大红骨(丹 340)和 PN 等,但这些群的代表自交系发生了重大改变,改良 Reid 的掖 478 让位于郑 58,塘四平头的黄早 4 更新为昌 7-2,旅大红骨种质逐渐萎缩,Lancaster 的 Mo17 更新为先玉 335 父本 PH4CV^[22]。还有一个重要改变是先玉 335 母本 PH6WC,该系来源 Reid,但与郑 58 等改良 Reid 在几个重要性状上明显不同,如株高、叶色、生长速率、籽粒脱水速率等。此间有学者将郑 58 系列与 B73 系列合并为 Reid^[11],但多数分子标记检测显示二者是相对独立的群^[12,21,22],因此仍将 Reid 和改良 Reid 划分为两个群。PH6WC 是 Reid 种质,该自交系目前也被认为 Reid 群的代表自交系之一^[22]。到 21 世纪前 10 年末,改良 Reid、黄改、Reid 和 Lancaster 群在中国的玉米种质中确立了绝对优势地位,过去的综合群种质等逐步退出历史舞台,热带种质等多用来扩增优势类群种质。2010 年后的最近 10 年,玉米新组合审定数量剧增,仅 2017 年和 2018 年,新审定的玉米新品种总数均超过 4 位数,其中国审 170 余个^[23]。从这些

品种组合的亲本种质不难看出,基本是郑单 958 和先玉 335 组合的改良类型。也有一些组合的改良是成功的,如伟科 702 (WK858 × WK798-2)、中单 909 (郑 58 × HD568)、登海 605 (DH351 × DH382)等,在产量方面能够显著超过郑单 958,但稳产性和适应性仍显不足,如在出现低温寡照、高温热害、流行病害等逆境时,郑单 958 仍表现多种抗性,灾后年份面积再度上升,自审定后 20 年不衰。该时期还有一个新的优良组合出现,即京科 968,据赵久然等^[24-25]报道它是一个新的杂优模式,因为母本京 724 是国外 X1132x 选系,经检测是一个独立群,称 X 群,非 Reid 来源,父本京 92 是黄改群。由于近几十年来引进的国外系与黄改成为杂优模式的种质,多数是 Reid 系列,因此京 724 可能是平行 Reid 和改良 Reid 的种质,又由于该群与黄改种质有高配特性,因此预期可能有更多的组合出现。新单 61 与京科 968 模式相近,母本新美 09 来源美系群体选系,父本新 01A3 是昌 7-2 改良系,新单 61 的脱水速率等指标接近先玉 335,综合抗性好、区试表现佳,有扩增面积潜力^[26]。从该时期的杂种优势模式可以看出,最近 10 年的主流杂种优势群仍是改良 Reid、黄改、Reid、Lancaster 和旅大红骨,以及新发现的 X 群,种质遗传结构改良不大。该时期的改良方法有不少人走弯路,一是在郑单 958 和先玉 335 模式上直接改良,二是机械模仿过去从优势模式的二环系中选育新系。郑单 958 和先玉 335 组合都是绝世的,其遗传结构很难复制,互补差异很难形成,因此直接改良很难超越,优势模式二环系方法混乱血缘,郭向阳等^[27]批评这种短、平、快方法,不仅浪费人力物力,而且制造瓶颈。因为在品种间杂交种和双交种时代,杂种优势模式 F_1 有着广泛的种质基础,地理远缘的二环系间遗传差异大,实际上是双交种的单交种化,容易建立新群和新模式,而现代优势模式 F_1 ,已经集合了多个类群的优良种质,重新建立新杂种优势模式,一是无互补群,二是重新建立互补群是进化概念。

3 杂种优势群的划分和应用

从杂种优势、杂种优势群和杂种优势模式概念可以看出,之所以成为杂种优势群,是因为能组成杂种优势模式。之所以成为优势模式,是因为两群间存在足够的遗传差异, F_1 具杂种优势,因此杂种优

势群的形成也须具备 2 个条件,一是 F_1 具强杂优表现,二是基因组存在群体结构差异,本质仍是杂种优势形成条件。划分杂种优势群的重要目的之一是指导建立杂种优势模式,当用测交法验证杂种优势群后,杂种优势群指导建立杂种优势模式的作用已不存在。因此杂种优势群划分的真正作用是了解被测材料的遗传结构,即一般配合力成分及差异。也有不少人用杂种优势群预测杂种优势模式,结果发现效果不佳^[28],划分杂种优势群,基因组检测法加测交法才可靠,这是因为杂种优势的产生有等位和非等位的互作,基因组检测遗传差异是等位差异,是一般配合力(GCA, general combining ability)。非等位之间互作的特殊配合力(SCA, specific combining ability)在 F_1 中互补形成,类群划分检测不到,还有基因和环境之间的互作也检测不到。这就是为什么用划分的杂种优势群很难预测杂种优势,并非杂种优势群之间的自交系都能组配强杂种优势组合。

杂种优势群的划分对自交系改良中保持清晰的种群分界、相对分明的血缘家系是重要的^[5]。类群划分结果预测杂优模式效果不佳,但利用遗传多样性检测的群体遗传组成,全面分析成对自交系之间遗传结构的互补性,对预测杂优模式可能有效。关于我国杂种优势群分群的数量,学界有不同看法。王懿波等^[19] 将其分为 5 个类群和 9 个亚群,张世煌等^[18] 将其分为 3 个类群和 5 个亚群,此后文献分类多为 5~8 个群,即“多群论”。2006 年张世煌先生倡导 Hallauer 2003 年提出的 BSSS-Tuxpeno 和 nonBSSS-nonTuxpeno 两个杂种优势列(heterotic alignment)概念^[5],即“二群论”,用 SS 和 NSS 表示。“二群论”和“多群论”,国内有较多讨论^[29-30],结果是既没有否定“二群论”,因为先锋公司用该理念,育种成效是显著的,也没有否定“多群论”,因为先锋公司实际应用的是二群中的亚群,如 NSS 使用 Iodent 和 Lancaster。二群论是宏观概念不是方法,二群论宜于商业育种种质管理,多群论更宜于杂种优势模式操作。玉米遗传多样性支持多群论,因为一个基因位点的等位基因最少是 2 个,大量位点有复等位基因或拟等位基因,即多于 2 个基因,这种基因多样性可形成类群多样性,保证群之间杂交 F_1 个体位点均呈杂合状态。适当合并类群也是必要

的,理论上基因位点多样性不支持 4 个以上群,因为没有基因组研究证据表明多数位点有 4 个以上成员。冯东升等^[30] 提出 A、B、C 群演化和利用,与张世煌先生 2000 年提出的“三群论”,Dom、Reid 和 Lancaster 分群观点一致^[18],Yong 等^[31] 提出美国种质在中国的利用可演化为 A、B、D 3 个群等这些方案,也是种质利用的实践总结,在类群划分和杂优模式建立上都是建设性的。

我国 20 世纪 80 年代以后,玉米育种以前所未有的规模和强度在相近群间,甚至直接用优势模式 F_1 进行基因重组,获得了一批有价值的种质,如郑单系列、浚单系列、良玉系列、登海系列等亲本自交系,但最近 20 年来却没有再出现突破性的新材料,包括对先玉 335 亲本的反复改良^[32]。这说明这些群间的基因型种质在趋同,泛义纯系学说在起作用。例如著名自交系郑 58,张冬梅等^[33]、Xie 等^[34] 测其遗传结构中约一半是 BSSS,另一半是旅大红骨和 Lancaster, Zhang 等^[35] 进一步测定旅大红骨血缘是来自丹 340。创新自交系需要创新种质,需要获得新的基因位点。新的种质一方面存在于起源中心,包括近缘种,如摩擦禾^[36]。另一方面需要产生基因突变,我国不是玉米起源中心,引进新种质需到起源中心去收集,我国在该方面积累有丰富经验和技能^[15,18],但种质突变创新方面鲜有报道。新基因突变和保存需要随机群体和世代支撑,因此需要建立尽可能广泛化的种质群体,即基因池。一个基因池是一个典型杂种优势群。基因池在特殊地区种植,如类原产地、适宜生态区、非适宜生态区等地。基因池在人为隔离下自然进化,个体随机交配,基因充分交流,突变基因在随机交配中被自然保留,中性突变在世代中进化。期间可设置诱变装置提高突变频率,可迁入近缘种质改变基因频率,可加代繁殖,但严防漂变发生。定期检测基因池中重要基因频率变化,评价遗传进化效果。基因池定期向育种者开放,实现宽种质基础进化、窄特有种质利用。

参考文献

- [1] 李明. 世界玉米生产回顾与展望. 玉米科学, 2010, 18 (3): 165-169
- [2] 吴景锋. 我国玉米单交种二十年的发展. 作物杂志, 1991 (1): 1-4
- [3] 朱军. 遗传学: 第三版. 北京: 中国农业出版社, 2002: 329-339

- [4] Whaley W G. Heterosis. The botanical review, 1944, 5 (8): 461-498
- [5] 张世煌. 玉米种质创新和商业育种策略. 玉米科学, 2006 (4): 1-3, 6
- [6] Prasad S K, Singh T P. Heterosis in relation to genetic divergence in maize (*Zea mays* L.). Euphytica, 1986, 35: 919-924
- [7] Reif J C, Melchinger A E, Xia X C, Warburton M L, Hoesigton D A, Vasal S K, Beck D, Bohn M, Frisch M. Use of SSRs for establishing heterotic groups in subtropical maize. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 107: 947-957
- [8] Lu H, Bernardo R. Molecular marker diversity among current and historical maize inbreds. Theor Appl Genet, 2001, 103: 613-617
- [9] Smith J S C, Chin E C L, Shu H, Smith O S, Wall S J, Senior M L, Mitchell S E, Kresovich S, Ziegler J. An evaluation of the utility of SSR loci as molecular markers in maize (*Zea mays* L.) comparisons with data from RFLPs and pedigree. Theoretical and Applied Genetics, 1997, 95: 163-173
- [10] Fan X M, Zhang Y M, Yao W H. Classifying maize inbred lines into heterotic groups using a factorial mating design. Agronomy Journal, 2009, 101 (1): 106-112
- [11] 刘志斋, 吴迅, 刘海利, 李永祥, 李清超, 王凤格, 石云素, 宋燕春, 宋伟彬, 赵久然, 赖锦盛, 黎裕, 王天宇. 基于 40 个核心 SSR 标记揭示的 820 份中国玉米重要自交系的遗传多样性与群体结构. 中国农业科学, 2012, 45 (11): 2107-2138
- [12] 李新海, 袁力行, 李晓辉, 张世煌, 李明顺, 李文华. 利用 SSR 标记划分 70 份我国玉米自交系的杂种优势群. 中国农业科学, 2003, 36 (6): 622-627
- [13] 郑大浩, 李艳茹, 金锋学, 蒋基建. 中国玉米 Lancaster 杂种优势群自交系的系谱、种质基础分析. 中国农业科学, 2002, 35 (7): 750-757
- [14] 曾三省. 中国玉米杂交种的种质基础. 中国农业科学, 1990, 23 (4): 1-9
- [15] 吴景锋. 我国主要玉米杂交种种质基础评述. 中国农业科学, 1983 (2): 1-8
- [16] 王懿波, 王振华, 王永普, 张新, 陆利行. 中国玉米主要种质杂交优势利用模式研究. 中国农业科学, 1997, 30 (4): 16-21
- [17] 滕文涛, 曹靖生, 陈彦惠, 刘向辉, 景希强, 张发军, 李建生. 十年来中国玉米杂种优势群及其模式变化的分析. 中国农业科学, 2004, 37 (12): 1804-1811
- [18] 张世煌, 彭泽斌, 李新海. 玉米杂种优势与种质扩增、改良和创新. 中国农业科学, 2000, 33 (5): 34-39
- [19] 王懿波, 王振华, 王永普, 张新, 陆利行. 中国玉米主要种质杂种优势群的划分及其改良利用. 华北农学报, 1998, 13 (1): 74-80
- [20] 丰光, 李妍妍, 景希强, 王亮, 卢秉生. 中国不同时期玉米自交系聚类及杂优模式分析. 杂粮作物, 2010, 30 (2): 63-67
- [21] 郭庆辰, 李玉峰, 闫汝涛, 郝敬爽, 赵军, 窦秉德. 先玉 335 在中国 10 年的表现与思考(上). 农业科技通讯, 2018 (10): 15-18
- [22] 刘春晓, 李会海, 马兰, 董瑞, 刘强, 何春梅, 关海英, 刘铁山, 汪黎明. 利用 SSR 标记划分 144 份玉米自交系的杂种优势群. 山东农业科学, 2018, 50 (9): 1-6
- [23] 佟屏亚. 玉米品种井喷, 种业梦魇连连——2019 年玉米种子市场形势扫描. 种子科技, 2019, 37 (5): 1-3
- [24] 赵久然, 李春辉, 宋伟, 王元东, 邢锦丰, 张如养, 易红梅, 杨扬, 石子, 王继东. 利用 SSR 标记解析京科 968 等系列玉米品种的杂优模式. 玉米科学, 2017, 25 (5): 1-8
- [25] 赵久然, 李春辉, 宋伟, 王元东, 张如养, 王继东, 王凤格, 田红丽, 王蕊. 基于 SNP 芯片揭示中国玉米育种种质的遗传多样性与群体遗传结构. 中国农业科学, 2018, 51 (4): 626-634
- [26] 马毅, 张学舜, 魏锋, 洪德峰, 马俊峰, 卫晓轶, 王稼苜. 玉米新品种新单 61 的选育. 中国种业, 2018 (11): 83-84
- [27] 郭向阳, 王安贵, 吴迅, 祝云芳, 刘鹏飞, 李秀诗, 陈泽辉. 热带玉米 Tuxpeno 种质形成、改良及育种潜势分析. 玉米科学, 2019, 27 (2): 10-15
- [28] 袁力行, 傅骏骅, 刘新芝, 彭泽斌, 张世煌, 李新海, 李连城. 利用分子标记预测玉米杂种优势的研究. 中国农业科学, 2000, 33 (6): 6-12
- [29] 郭庆辰, 康浩冉, 刘洪泉, 曹晓晴, 窦秉德. 玉米育种存在问题及其浅析. 中国种业, 2016 (4): 4-9
- [30] 冯东升, 高树仁, 杨克军, 孙文涛. 玉米杂种优势群概述: 二群论和多群论. 中国种业, 2018 (1): 29-32
- [31] Yong H J, Zhang X C, Zhang D G, Wang J J, Zhang H X, Li M S, Liu W G, Weng J F, Hao Z F, Ci X K, Bai L, Li X H, Zhang S H. Breeding potential of U. S. maize germplasm for utilization in Chinese temperate conditions. Euphytica, 2013, 192: 435-451
- [32] 郭庆辰, 李玉峰, 闫汝涛, 郝敬爽, 赵军, 窦秉德. 先玉 335 在中国 10 年的表现与思考(下). 农业科技通讯, 2018 (11): 14-17
- [33] 张冬梅, 刘洋, 赵永锋, 祝丽英, 黄亚群, 郭晋杰, 陈景堂. 不同杂种优势群玉米籽粒灌浆速率分析. 中国农业科学, 2014, 47 (17): 3323-3335
- [34] Xie C X, Zhang S H, Li M S, Li X, Hao Z, Bai L, Zhang D, Liang Y. Inferring genome ancestry and estimating molecular relatedness among 187 Chinese maize inbred lines. Journal of Genetics and Genomics, 2007, 34 (8): 738-748
- [35] Zhang R Y, Xu G, Li J S, Yan J, Li H, Yang X. Patterns of genomic variation in Chinese maize inbred lines and implications for genetic improvement. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 131: 1207-1221
- [36] Wang L Z, Yang A F, He C M, Qu M L, Zhang J R. Creation of new maize germplasm using alien introgression from *Zea mays* ssp. Mexicana. Euphytica, 2008, 164: 789-801

(收稿日期: 2019-10-11)