

DOI: 10.19462/j.cnki.zgzy.20250820003

国内外玉米杂种优势群及杂优模式研究进展

张瑞朋 栾化泉 刘 骞 申德新 于新艳

(安徽荃银高科种业股份有限公司, 合肥 230088)

摘要: 玉米 (*Zea mays* L.) 杂种优势的利用是现代玉米育种的核心, 而杂种优势群 (Heterotic groups) 的划分及杂优模式 (Heterotic patterns) 的确立则是高效选育强优势杂交种的理论与实践基础。系统梳理了中外玉米杂种优势群的形成过程、划分方法、主要杂种优势群的特征及其演变历程, 同时介绍了关键杂优模式的建立、验证与应用进展。内容涉及经典表型与系谱分析、分子标记辅助划分以及全基因组关联分析等技术的应用, 并深入探讨了杂种优势的遗传基础, 包括超显性、显性及上位性等假说的分子证据。此外, 还总结了国内外主要杂优模式 (如 Reid × Lancaster、PA × PB 等) 的实践成效, 分析了当前研究面临的挑战, 如复杂性状解析的困难、热带种质利用的瓶颈以及全球气候变化带来的影响等, 并展望了基因组选择、基因编辑等前沿技术在优化杂优模式、加速育种进程方面的广阔应用前景, 旨在为玉米遗传育种工作者提供系统参考, 推动杂种优势高效利用与新种质创新。

关键词: 玉米; 杂种优势群; 杂优模式; 分子标记; 全基因组关联分析; 基因组选择; 种质资源

Research Progress on Maize Heterotic Groups and Heterosis Utilization Patterns in China and Abroad

ZHANG Ruipeng, LUAN Huaquan, LIU Qian, SHEN Dexin, YU Xinyan

(Anhui Winall Hi-Tech Seed Co., Ltd., Hefei 230088)

玉米是全球最重要的粮食、饲料和能源作物之一, 其产量的飞跃式增长主要归功于杂种优势 (Heterosis) 在育种中的成功利用。杂种优势是指

杂交后代在生长势、产量、抗逆性等方面超越其亲本的现象。然而, 并非任意两个亲本杂交都能产生强大的杂种优势。长期育种实践表明, 将种质资源划分为不同的杂种优势群, 并在群间按照特定模式 (杂优模式) 进行杂交, 是获得强优势杂交

通信作者: 于新艳

CRISPR/Cas9-mediated editing of a *NODULATION SIGNALING PATHWAY 1* homolog alters the production of strigolactones in sunflower roots. *Agronomy*, 2025, 15 (1): 129–129

[25] Perez-Garcia L A. Multiplex CRISPR editing of disease resistance pathways in sunflower. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, 20 (5): 879–893

[26] Wang H X, Hou H Y, Jan C C, Chao W S. Irradiated pollen-induced parthenogenesis for doubled haploid production in sunflowers (*Helianthus* spp.). *Plants*, 2023, 12 (13): 2576

[27] 蔺方瑞, 王培珍, 魏璇. 不同处理方法对向日葵种子萌发的影响.

种子科技, 2024, 42 (23): 33–35

[28] 郭辉, 韩骏轩, 吕增帅, 仇世龙, 董远德, 郭烈红. 油菜联合收获机清选损失监测装置设计与试验. *吉林大学学报: 工学版*, 2025: 1–11

[29] 闫宁宁, 张键, 赵君. 向日葵抗列当机制和防控技术研究进展. *中国油料作物学报*, 2025, 47 (1): 20–36

[30] 闻金光, 李素萍, 郭树春, 菅志亮, 刘昌星, 邓涛. 我国向日葵种业的建立与发展. *中国种业*, 2022 (2): 28–32

(收稿日期: 2025-08-08)

组合的关键策略。杂种优势群是指遗传基础相对独立、遗传距离适中、彼此间杂交能产生强且稳定杂种优势的一类自交系的集合。杂优模式则是指两个特定的杂种优势群之间形成的、被实践证明能高效产生强优势杂交种的配对关系(如 A 群 × B 群)。

系统研究杂种优势群的形成、演变、遗传结构,以及高效杂优模式的建立与优化,对于拓宽玉米种质基础、指导亲本选配、提高育种效率具有重大理论意义和实践价值。本文旨在全面梳理中外玉米杂种优势群及杂优模式研究的进展,涵盖经典方法与现代分子技术,分析主要杂优模式的应用成效,并探讨未来发展趋势与挑战。

1 杂种优势群的理论基础与划分方法

1.1 杂种优势的遗传基础理论

杂种优势的成因复杂,主要包括以下遗传假说。

1.1.1 显性假说(Dominance hypothesis)

认为杂种优势源于双亲有利显性基因的互补,掩盖了各自携带的有害隐性等位基因。分子证据如产量相关基因中显性效应位点的鉴定。

1.1.2 超显性假说(Overdominance hypothesis)

认为杂合位点本身(Aa)比纯合位点(AA或aa)更具优势。全基因组关联分析(GWAS)已鉴定出多个在杂合状态下表现超显性效应的位点,尤其在抗逆和代谢途径相关基因中。

1.1.3 上位性假说(Epistasis hypothesis)

强调非等位基因间的互作(上位性效应)对杂种优势的重要贡献。高通量测序和复杂统计模型(如互作GWAS)的发展,使得在全基因组水平解析复杂的基因网络互作成为可能,揭示了大量微效上位性位点对杂种优势的贡献。现代观点普遍认为,玉米杂种优势是上述多种遗传效应(包括显性、超显性、上位性)共同作用的结果,其贡献因具体性状、遗传背景和环境而异^[1]。

1.2 杂种优势群的划分方法

划分杂种优势群是构建高效杂优模式的前提,主要有以下方法。

1.2.1 基于系谱分析(Pedigree analysis)

最传统、最直观的方法。通过追溯自交系的祖先来源、骨干亲本的血缘关系,结合育种家经验进行归类。例如,追踪 Reid Yellow Dent 或 Lancaster Sure Crop 等经典开放授粉品种(OPVs)的后代系谱。优点在于历

史信息丰富,缺点是对无明确系谱或复杂重组材料无能为力。

1.2.2 基于配合力分析(Combining ability analysis)

核心方法,分为一般配合力(GCA,反映一个亲本与多个测验种杂交后代平均值的高低)和特殊配合力(SCA,反映特定双亲组合表现与GCA预测值的偏差)。通过多亲本双列杂交或顶交设计,估算自交系的GCA效应。GCA效应相近的自交系倾向于属于同一杂种优势群,而GCA效应高且差异大的群间杂交,SCA高且杂种优势强的概率大。此方法直接关联产量表现,但耗时耗力。

1.2.3 基于分子标记技术(Molecular marker techniques)

DNA指纹图谱(DNA fingerprinting),即利用SSR(简单重复序列)或SNP(单核苷酸多态性)标记构建自交系的分子身份证,通过聚类分析(如UPGMA)、主成分分析(PCA)、群体结构分析(如STRUCTURE软件)等方法,依据遗传相似性/距离进行群体划分^[2],具有高通量、快速、不受环境影响等优点。SNP芯片(如MaizeSNP50,600K芯片)的应用极大提高了精度和效率。研究表明,分子聚类结果常与系谱来源和配合力分组高度吻合^[3]。全基因组关联分析(GWAS),即在群体水平上扫描与目标性状(尤其是杂种优势本身或配合力)显著关联的分子标记位点,有助于揭示控制杂种优势的遗传位点及其效应,间接辅助杂种优势群的遗传解析和群内优良等位基因的发掘^[4]。

1.2.4 基于基因组选择(GS, Genomic selection)

新兴方法,即利用覆盖全基因组的高密度标记信息,建立预测模型,直接预测自交系作为亲本(尤其GCA)或特定组合(SCA)的表现潜力^[5]。虽然核心是预测,但其模型训练依赖的标记效应信息,可用于理解群体结构和指导杂优群划分与配对优化。

2 国外主要玉米杂种优势群及杂优模式

2.1 北美温带玉米

美国是全球玉米杂种优势群研究和应用最成熟的地区,形成了清晰的两大群体体系。

2.1.1 Stiff Stalk Synthetic (SSS / BSSS) 群

由Iowa Stiff Stalk Synthetic群体发展而来(主要含Reid血缘),代表自交系有B14、B37、B73、B84、LH82、LH123HT、PHB47等。该群自交系通常茎秆

坚韧、抗倒伏、根系发达、配合力高,是优秀的母本来源^[6],分子标记显示其遗传基础相对狭窄。

2.1.2 Non-Stiff Stalk (NSS) 群 / Lancaster 群

主要包括 Lancaster Sure Crop 和 Minnesota 13 等来源的材料,代表自交系有 Mo17、Oh43、A632、H99、LH51、LH132、PHG39、PHG84 等。该群自交系穗部性状好、品质佳、适应性广^[6],遗传多样性通常高于 SSS 群。

以上两大群体系主要杂优模式 SSS × NSS (Reid × Lancaster) 是北美最核心、最高效、应用最广泛的模式。基于此模式培育了无数高产杂交种(如先玉 335 的父本 PH4CV 属 NSS,母本 PH6WC 属 SSS/Lancaster)^[7],该模式的成功在于两群间适度的遗传距离和优良等位基因的有效互补^[8]。

2.1.3 Iodent 群 源于 Iodent 开放授粉品种,与欧洲 Flint 有一定联系(如 F₂ 血缘)。代表自交系有 LH59、LH185、PHJ40、PHK76 等,通常具有早熟、脱水快、抗性好等特点,常与 SSS 群或 NSS 群组配,形成 Iodent × SSS 或 Iodent × NSS 的次级高效模式^[9]。

2.1.4 其他次要群 如 Tropical (热带种质渗入)、Dent (其他硬粒种质)等,用于拓宽遗传基础和引入特定抗性/适应性。

2.2 欧洲玉米 欧洲玉米带气候多样,杂种优势群体系与美国既有联系也有区别。

2.2.1 Flint 群 代表欧洲硬粒玉米种质,主要来源于欧洲地方品种(如法国 F2、F7,意大利 INI,德国 DK105)。典型特征:籽粒硬质、早熟、耐寒、抗倒伏、抗穗腐病,代表自交系有 F2、F7、DKC8883 (父本)、UH007 (匈牙利)等^[10]。

2.2.2 Dent 群 主要来源于北美引入的 Dent 种质(尤其是 Reid 和 Lancaster)。代表自交系有欧洲本土选育或改良的 Dent 系,如法国 LG11、德国 KW7 等^[10]。

主要杂优模式 Flint × Dent 是欧洲主导的杂优模式。该模式充分利用了 Flint 的早熟、抗逆、抗病优势和 Dent 的高产潜力及广适性,例如,许多欧洲主导杂交种(如 KWS 公司品种)采用此模式。部分区域(如法国南部)也有类似北美的 Dent 群内亚群间(如 Reid-like × Lancaster-like)的模式。

2.3 国际玉米小麦改良中心(CIMMYT) CIMMYT

在热带/亚热带玉米育种中扮演核心角色,其杂种优势群体系独特。

2.3.1 Pool25 (P25 / Tropical Dent) 主要基于加勒比海 Tuxpeno 等热带 Dent 种质。代表系有 CML202、CML312、CML442、CML444 等,特点是植株高大、叶片宽、高产潜力大、耐旱性较好^[11]。

2.3.2 Pool26 (P26/Subtropical-Temperate Dent)

由美国温带 Dent (如 B73) 与热带/亚热带种质(如 ETO)复合杂交选育而成。代表系有 CML247、CML254、CML343、CML373 等,兼具温带种质的适应性(光周期钝感)和热带种质的抗性^[11]。

2.3.3 Tuxpeno Sequia (TS) 从 Tuxpeno 中针对耐旱性改良形成的新群。

主要杂优模式中 P25 × P26 为 CIMMYT 最核心的模式,尤其适用于中海拔亚热带地区。该模式组合遗传差异显著,杂种优势强且稳定,适应性广。Tuxpeno × ETO/Tuxpeno × Tuson 模式适用于低海拔热带湿润地区,ETO 和 Tuson 是重要的热带硬粒(Flint-like)种质来源^[12]。TS × Non-TS 是针对干旱环境选育耐旱杂交种的模式。CIMMYT 采用循环育种策略不断优化各群内的遗传多样性和目标性状,并探索新的高效杂优模式^[13]。

3 中国主要玉米杂种优势群及杂优模式

中国玉米育种在引进消化的基础上,结合本土种质创新,形成了具有中国特色的杂种优势群体系。

3.1 主要杂种优势群的形成与演变

3.1.1 改良 Reid 群 中国第一大群。源于美国 Reid Yellow Dent (主要是 BSSS)。经中国育种家(吴绍骥、李竞雄等)长期改良驯化,适应中国生态条件。代表自交系有掖 478 (78599 选系)、郑 58、昌 7-2、PH6WC、京 724、X1132X 等。特点:配合力高、籽粒商品性好、适应性广、多作为母本^[14]。分子标记显示其遗传基础相对集中,与美国 BSSS 既有联系又有分化^[15]。

3.1.2 Lancaster 群 中国第二大群。源于美国 Lancaster Sure Crop (主要是 Mo17 系谱)。代表自交系有 Mo17、自 330、黄早四(四平头亚群的代表)、丹 340、齐 319、吉 853、lx9801 等。特点:穗粗粒深、品质较好、抗病性(尤其大斑病、小斑病)较强、多作为父本^[16]。其中,四平头亚群(以黄早四为代表)是中国育种家利用地方种质四平头与 Lancaster 等种

质杂交选育出的独特亚群,适应性好、配合力高、抗逆性强,是中国玉米育种的重要贡献。

3.1.3 塘四平头群 由黄早四衍生出的庞大亚群,已成为一个独立的、具有鲜明中国特色的杂种优势群。代表自交系众多,有黄 C、K12、K14、K22、京 92、京 2416、郑 H01、浚 92-8 等。该群在黄淮海夏播区尤其重要^[17]。分子研究表明其遗传背景独特,与 Reid 和传统 Lancaster 均有差异^[18]。

3.1.4 旅大红骨群 源于辽宁旅大地区地方品种红骨子。代表自交系有 E28、丹 340 (也属 Lancaster 衍生)、丹 598、郑 22、LD61 等。特点:抗病性好(尤其丝黑穗病)、耐瘠薄、配合力高^[19],其遗传基础相对独立。

3.1.5 PA 群(P 亚群)与 PB 群(B 亚群) - 先锋模式 随着跨国种业公司(如先锋)的进入,其基于 SSS × NSS 模式选育的自交系及其衍生系在中国广泛使用。PA 群(如 PH09B、PH6WC)对应母本群(类似 SSS/Reid),PB 群(如 PHB1M、PH4CV)对应父本群(类似 NSS/Lancaster)。形成了高效的 PA × PB 杂优模式^[7,20]。许多中国自交系(如郑 58、昌 7-2)也融入了 PA/PB 的血缘。

3.1.6 其他重要群 包括热带/亚热带种质群(如苏湾群、云南地方种质),欧洲血缘群(如 P 群、欧洲硬粒),综合种选系(如中综号)等,用于拓宽种质基础、引入抗性/品质/特殊适应性^[21]。

3.2 中国主要杂优模式 中国玉米杂优模式呈现多元化,核心模式在不同生态区有差异。

3.2.1 Reid × Lancaster (包括其衍生系) 仍是全国性的基础高效模式,例如掖 478 (Reid) × 丹 340 (Lancaster);郑 58 (Reid) × 昌 7-2 (Lancaster/四平头衍生)等^[14,16]。

3.2.2 Reid × 塘四平头(Reid × TSPT) 在黄淮海夏玉米区占据绝对主导地位。代表组合有郑单 958 (郑 58 × 昌 7-2)、先玉 335 (PH6WC × PH4CV,其中 PH4CV 属 Reid/SSS,PH6WC 属 NSS/四平头衍生)、登海 605 (DH351 × DH382)、京科 968 (京 724 × 京 92)等,黄淮海夏玉米区几乎所有主栽品种均采用此模式^[22]。该模式成功的关键在于两个群间显著的遗传差异、优良性状的互补(Reid 的高产稳产、TSPT 的强抗逆性和适应性)以及中国育种家对 TSPT 群的持续改良。

3.2.3 旅大红骨 × Reid/Lancaster 在东北春玉米区较为重要。代表组合有丹玉 13 (Mo17Ht × E28)、辽单 565 (辽 3162 × 丹 598)等^[19]。

3.2.4 PA × PB 在引进品种及其衍生系中广泛应用,且与中国本土模式(如 Reid × TSPT)有交叉融合^[7,20]。

3.2.5 热带/亚热带种质模式 在西南及南方地区利用热带种质(如 Suwan1、Tuxpeno)与温带改良种质(Reid、Lancaster)或当地适应性种质杂交,形成如热带种质 × 温带种质的模式^[21]。

4 杂优模式构建、验证与优化

4.1 新杂优模式的探索与构建

4.1.1 引入外源种质 将热带、亚热带、地方品种、近缘种(如大刍草和摩擦禾)的优良基因导入现有杂种优势群,或创建新的杂种优势群,以发掘新的杂优模式。例如,将热带抗逆基因导入温带 Reid 或 TSPT 群;利用地方品种创建新的杂优群(如中国的一些地方种质综合种)^[23]。

4.1.2 分子标记辅助的定向导入与群体构建 利用分子标记(前景选择 + 背景选择)精确导入目标基因/QTL,同时保持或优化受体群的遗传背景和配合力特性^[24]。设计特定的轮回选择方案(如半同胞轮回选择、相互轮回选择),结合分子标记信息,有目的地提升群内有利基因频率、改良目标性状,并维持或扩大群间遗传距离^[25]。

4.1.3 双列杂交与配合力测试 仍然是验证新群间或新自交系间杂种优势和确定 SCA 的基础方法。大规模的测交试验是筛选高效新杂优模式的必经之路。

4.1.4 基于分子标记的遗传距离预测 大量研究表明,亲本间适度的遗传距离(中等距离)通常比极近或极远距离更易产生强杂种优势^[8]。利用分子标记(SSR、SNP)计算遗传距离(如 Nei's distance, Rogers' distance)可用于初步预测组合潜力,筛选可能的高效配对,减少盲目测交工作量。但遗传距离与杂种优势的关系并非绝对线性,受具体性状和遗传背景影响。

4.1.5 全基因组预测(GP, Genomic prediction)与基因组选择 这是优化杂优模式的革命性技术。GP 利用覆盖全基因组的高密度标记(主要是 SNP)信息,建立统计模型(如 RR-BLUP、GBLUP、

Bayesian 方法),基于训练群体(已知表型和基因型)来预测候选材料(仅有基因型)的表现。

4.1.6 预测 GCA 模型可以预测自交系作为亲本的 GCA(即其与多个测验种杂交后代平均表现),辅助杂种优势群内优良自交系的筛选和群的整体改良^[5]。

4.1.7 预测 SCA/ 杂交种表现 更复杂的模型(如考虑显性效应、上位性效应)可以直接预测特定双亲组合的杂交种表现(即 SCA),为寻找新的强优势组合提供高效、低成本的手段^[26]。这极大地加速了新杂优模式的发掘和验证过程。GS 在 CIMMYT 和中国一些大型育种项目中已成功应用,显著缩短了育种周期。

4.2 现有杂优模式的优化

4.2.1 群内遗传多样性维持与提升 避免核心骨干系过度依赖导致的遗传基础狭窄。通过有计划地导入新种质(需谨慎,避免破坏配合力)、实施群体改良计划来增加群内遗传变异^[25,27]。

4.2.2 目标性状定向改良 针对现有模式中亲本存在的短板(如 Reid 群抗茎腐病弱、TSPT 群感锈病等),利用分子标记辅助选择(MAS)或 GS,结合表型精准鉴定,持续改良亲本系的抗病虫性,抗逆性(旱、涝、热、冷),养分高效利用,籽粒品质(如高油、高赖氨酸),适宜机械化(早熟脱水、抗倒伏)等性状^[28]。

4.2.3 环境特异性杂优模式 研究不同杂优模式在不同生态环境(如干旱区、高密度区、冷凉区)下的表现稳定性。筛选和培育适应特定逆境(如干旱、高温、瘠薄土壤)的杂种优势群及其高效配对模式^[29]。

5 杂种优势分子机理研究的进展

现代基因组学和生物技术为深入解析杂种优势的分子基础提供了强大工具。

5.1 等位基因特异性表达(ASE)与基因调控网络

研究发现杂交种中许多基因的表达模式不同于双亲中值(MPV, Mid-parent value),存在显性、超显性或亲本特异性表达。杂种优势常与重要代谢途径(如能量代谢、激素信号、胁迫响应)相关基因的等位基因互作和表达调控网络的重编程有关^[30]。例如,在强优势杂交种中,光合作用、碳氮代谢相关基因常表现出有利的显性/超显性表达模式。

5.2 杂种优势位点(Heterotic Loci/QTL)的鉴定

通过构建特殊群体(如永久 F₂、NCII 设计群体)并结合高通量基因分型(如 GBS、WGS),利用连锁分析或关联分析定位控制杂种优势(或 GCA)的 QTL。大量研究鉴定出分布在玉米全基因组的数百个影响产量、株高、开花期等性状杂种优势的位点^[31]。这些位点效应大小不一,且多存在上位性互作。

5.3 表观遗传调控的作用 DNA 甲基化、组蛋白修饰、小 RNA 等表观遗传机制在调控杂种基因表达和杂种优势形成中扮演重要角色。杂交可能导致全基因组表观遗传状态的重塑,影响关键基因的表达水平^[32]。

5.4 基因编辑验证关键基因/位点 利用 CRISPR/Cas9 等基因编辑技术,对预测的杂种优势关键候选基因进行功能验证(敲除、敲入、等位基因置换),直接观察其对杂交种表现的影响,为杂种优势机理提供直接因果证据^[33]。

6 挑战与未来展望

杂种优势相关研究尽管取得了显著进展,但作为一个复杂的系统生物学现象,其全面、精确的分子网络解析仍面临巨大挑战。

6.1 当前面临的主要挑战

6.1.1 复杂性状遗传解析困难 产量等杂种优势相关性状多为受多基因控制的数量性状,效应小、上位性复杂、Q×E 互作强,精确解析其遗传基础难度大。

6.1.2 热带种质利用瓶颈 热带种质蕴藏着丰富的抗逆、抗病虫基因,但其光周期敏感、植株高大、散粉吐丝不协调等问题限制了其在温带主产区的直接利用。如何高效驯化和改良热带种质,创建适应温带的新杂种优势群和杂优模式是关键挑战^[34]。

6.1.3 遗传基础狭窄风险 全球范围内,商业玉米育种过度依赖少数骨干杂优群(如 Reid、Lancaster、TSPT)及其模式,导致遗传多样性下降,增加了对病虫害爆发和气候突变的脆弱性^[27,35]。

6.1.4 非生物逆境加剧 全球气候变化导致的干旱、高温、极端天气等非生物胁迫日益频繁和严重,对现有品种的稳定性和韧性构成威胁,亟需培育更具韧性的杂优模式和品种。

6.1.5 资源与数据整合 海量的基因组、转录组、表型组、环境组数据需要高效整合、挖掘和利用,建立精准预测模型。

6.2 未来发展方向

6.2.1 拓宽与创新种质资源 加强地方品种、野生近缘种、热带/亚热带优异种质的收集、评价与创新利用^[23]。利用远缘杂交、分子设计育种等手段,创建遗传基础丰富、性状优良的新杂种优势群。

6.2.2 深化杂种优势分子机理研究 整合多组学数据(基因组、表观组、转录组、蛋白组、代谢组),系统解析杂种优势形成的动态分子网络^[36]。

6.2.3 智能化育种技术应用 基因组选择的优化与普及 开发更精确、考虑上位性和G×E互作的预测模型;降低成本,使其成为常规育种工具,加速新自交系选育和杂优组合预测^[5]。高通量表型技术(HTP) 利用无人机遥感、近地成像、传感器网络等技术,大规模、精准、无损获取田间复杂性状表型数据,支撑GS模型训练和优异材料筛选^[37]。人工智能与大数据 应用机器学习、深度学习算法挖掘育种大数据,优化亲本选配、预测杂交种表现、指导育种决策。设计育种(Designer breeding) 基于对目标性状(产量、抗逆、品质、资源高效)关键基因/QTL、代谢途径和调控网络的深入理解,结合基因组编辑(如精准等位基因替换、调控元件编辑)和优良单倍型聚合,定向改良现有骨干亲本或创制新的“设计型”亲本,服务于优化或创建新的高效杂优模式^[38]。环境智能型杂优模式 针对不同目标生态区(如干旱区、盐碱地、高温区)和种植制度(如密植、保护性耕作),设计和培育具有针对性的杂优模式和配套品种,提升玉米生产的韧性和可持续性^[29]。全球协作与资源共享 加强国际间种质资源交换、数据共享和技术合作,共同应对全球粮食安全与气候变化挑战。

7 结论

玉米杂种优势群及杂优模式的研究与应用是现代玉米育种成功的基石。从传统的系谱分析、配合力测定,到现代分子标记辅助划分、基因组学解析和基因组选择预测,研究手段不断革新,对杂种优势群遗传结构、杂优模式形成规律及分子机理的认识日益深入。中外玉米育种在长期实践中形成了各具特色的杂种优势群体系(如北美的SSS/NSS、欧

洲的Flint/Dent、CIMMYT的P25/P26、中国的Reid/TSPT/Lancaster/旅大红骨等)和高效杂优模式(如Reid×Lancaster、Flint×Dent、Reid×塘四平头)。

然而,面对遗传基础狭窄、气候变化加剧、新病虫害威胁等挑战,未来研究需着力于:(1)大力拓宽和创新种质资源,创建多样化杂种优势群;(2)深度融合多组学、基因编辑和人工智能等前沿技术,深入解析杂种优势复杂机制,实现从经验育种向精准设计育种的跨越;(3)优化基因组选择等预测技术,高效发掘和验证新的强优势组合与杂优模式;(4)发展适应不同生态环境和胁迫条件的智能型杂优模式。唯有持续创新,才能保障玉米杂种优势的高效、可持续利用,为全球粮食安全和农业可持续发展提供核心驱动力。

参考文献

- [1] Chen Z J. Genomic and epigenetic insights into the molecular bases of heterosis. *Nature Reviews Genetics*, 2013, 14 (7): 471–482
- [2] Senior M L, Murphy J P, Goodman M M, Stuber W C. Utility of SSRs for determining genetic similarities and relationships in maize using an agarose gel system. *Crop Science*, 1998, 38 (4): 1088–1098
- [3] Lu Y, Bernardo R. Molecular marker diversity among current and historical maize inbreds. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 103 (4): 613–617
- [4] Li X, Zhou Z, Ding J, Wu Y, Zhou B, Wang R, Ma J, Wang S, Zhang X, Xia Z. Combined linkage and association mapping reveals QTL and candidate genes for plant and ear height in maize. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 833
- [5] Zhao Y, Mette M F, Reif J C. Genomic selection in hybrid breeding. *Plant Breeding*, 2015, 134 (1): 1–10
- [6] Troyer A F. Background of US hybrid corn. *Crop Science*, 1999, 39 (3): 601–626
- [7] Smith J S C, Duvick D N, Smith O S, Cooper M, Feng L. Changes in pedigree backgrounds of Pioneer brand maize hybrids widely grown from 1930 to 1999. *Crop Science*, 2004, 44 (6): 1935–1946
- [8] Melchinger A E. Genetic diversity and heterosis//American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America. *The genetics and exploitation of heterosis in crops*. Madison, 1999: 99–118
- [9] Nelson P T, Coles N D, Holland J B, Bubeck D M, Goodman M M. Molecular characterization of maize inbreds with expired US plant variety protection. *Crop Science*, 2008, 48 (5): 1673–1685
- [10] Rebourg C, Chastanet M, Gouesnard B, Welcker C, Dubreuil P, Charcosset A. Maize introduction into Europe: the history reviewed in the light of molecular data. *Theoretical and Applied Genetics*,

- 2003, 106 (5): 895–903
- [11] Warburton M L, Reif J C, Frisch M, Bohn, M, Bedoya C, Xia X C, Crossa J, Franco J, Hoisington D, Pixley K, Taba S, Melchinger A E. Genetic diversity in CIMMYT nontemperate maize germplasm: landraces, open pollinated varieties, and inbred lines. *Crop Science*, 2008, 48 (2): 617–624
- [12] Pixley K V, Bänziger M. Open–pollinated maize varieties: a backward step or valuable option for farmers? // CIMMYT 1999–2000 world maize facts and trends. Meeting world maize needs: technological opportunities and priorities for the public sector. Mexico, DF: CIMMYT, 2001: 22–28
- [13] Zhang X, Pérez–rodríguez P, Burgueño J, Crossa Y, Yuan D, Xie Y, Fan M, Torres G, Mahuku B, Prasanna M, Olsen M. Rapid cycling genomic selection in a multiparental tropical maize population. *G3–Genes, Genomes, Genetics*, 2017, 7 (7): 2315–2326
- [14] 李新海, 傅骏骅, 张世煌, 袁力行, 李明顺. 利用 SSR 标记研究玉米自交系的遗传变异. *中国农业科学*, 2000, 33 (2): 1–9
- [15] Xie C, Zhang S, Li M, Zhang X, Li X, Hao Z, Bai L, Zhang D, Pan G. Inferring genome ancestry and estimating molecular relatedness among 187 Chinese maize inbred lines. *Journal of Genetics and Genomics*, 2007, 34 (8): 738–748
- [16] 张世煌. 玉米的杂种优势群和杂种优势模式. *作物杂志*, 1998 (5): 84–85
- [17] 李永祥, 李会勇, 扈光辉, 刘旭洋, 李春辉, 张登峰, 黎裕, 王天宇. 玉米应用核心种质的构建与应用. *植物遗传资源学报*, 2023, 24 (4): 911–916
- [18] 李永祥, 李春辉, 杨俊品, 杨华, 程伟东, 汪黎明, 李凤艳, 李会勇, 王延波, 李淑华, 扈光辉, 刘成, 黎裕, 王天宇. 中国玉米骨干亲本黄早四杂种优势形成的遗传基础解析. *中国农业科学*, 2020, 53 (20): 4113–4126
- [19] 王秀凤, 景希强, 王孝杰, 景小鹏, 刘君, 白相历. 旅大红骨种质在我国玉米育种中的利用潜力分析. *辽宁农业科学*, 2015 (2): 36–39
- [20] 颜勇刚, 任纬. 玉米种质资源研究进展. *安徽农业科学*, 2007, 35 (35): 11434–11438
- [21] 潘光堂, 杨克诚. 我国西南地区玉米育种面临的挑战及相应对策探讨. *作物学报*, 2012, 38 (7): 1141–1147
- [22] 赵久然, 王荣焕. 中国玉米生产发展历程、存在问题及对策. *中国农业科技导报*, 2013, 15 (3): 1–6
- [23] 王振华, 张新, 张前进, 魏昕. 玉米种质资源创新与利用研究进展. *河南农业科学*, 2009 (9): 50–53
- [24] Ribaut J M, Ragot M. Marker–assisted selection to improve drought adaptation in maize: the backcross approach, perspectives, limitations, and alternatives. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58 (2): 351–360
- [25] Hallauer A R. Temperate maize and heterosis // American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America. The genetics and exploitation of heterosis in crops. Madison, 1999: 353–361
- [26] Zhao Y, Li Z, Liu G, Yang W, Wang K, Tian C, Lu H, Wang Y, Zhang D, Song W, Zhao J, Tian Y, Xia X, He Z, Cao S, Qi Y, Liu Z. Genome–based establishment of a high–yielding heterotic pattern for hybrid wheat breeding. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112 (51): 15624–15629
- [27] Duvick D N. Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.). *Maydica*, 2005, 50 (3): 193–202
- [28] 李建生. 玉米分子育种研究进展. *中国农业科技导报*, 2007 (2): 10–13
- [29] Cairns J E, Hellin J, Sonder K, Araus J L, MacRobert J F, Thierfelder C, Prasanna B M. Adapting maize production to climate change in sub–Saharan Africa. *Food Security*, 2013, 5 (3): 345–360
- [30] Paschold A, Jia Y, Marcon C, Lund S, Larson N B, Yeh C T, Ossowski S, Lanz C, Nettleton D, Schnable P S, Hochholdinger F. Complementation contributes to transcriptome complexity in maize (*Zea mays* L.) hybrids relative to their inbred parents. *Genome Research*, 2012, 22 (12): 2445–2454
- [31] Guo T, Yang N, Tong H, Pan Q, Yang X, Tang J, Wang J, Li J, Xiao Y, Hu Y, Yang F, Chen Z, Yan J. Genetic basis of grain yield heterosis in an “immortalized F₂” maize population. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127 (10): 2149–2158
- [32] Groszmann M, Greaves I K, Fujimoto R, Peacock W J, Dennis E S. The role of epigenetics in hybrid vigour. *Trends in Genetics*, 2013, 29 (12): 684–690
- [33] Liu L, Gallagher J, Arevalo E D, Chen R, Skopelitis T, Wu Q, Bartlett M, Jackson D. Enhancing grain–yield–related traits by CRISPR–Cas9 promoter editing of maize CLE genes. *Nature Plants*, 2021, 7 (3): 287–294
- [34] 胡学安, 魏良明, 贾连璋. 热带亚热带玉米种质在温带育种中的应用. *作物品种资源*, 1998 (1): 13–15
- [35] Khoury C K, Brush S, Costich D E, Curry H A, de Haan S, Engels J M M, Guarino L, Hoban S, Mercer K L, Miller A J, Nabhan G P, Perales H R, Richards C, Riggins C, Thormann I. Crop genetic erosion: understanding and responding to loss of crop diversity. *New Phytologist*, 2022, 233 (1): 84–118
- [36] Walley J W, Sartor R C, Shen Z, Schmitz R J, Wu K J, Urich M A, Nery J R, Smith L G, Schnable J C, Ecker J R, Briggs S P. Integration of omic networks in a developmental atlas of maize. *Science*, 2016, 353 (6301): 814–818
- [37] Yang W, Feng H, Zhang X, Zhang J, Doonan J H, Batchelor W D, Xiong L, Yan J. Crop phenomics and high–throughput phenotyping: past decades, current challenges, and future perspectives. *Molecular Plant*, 2020, 13 (2): 187–214
- [38] Chen K, Wang Y, Zhang R, Zhang H, Gao C. CRISPR/Cas genome editing and precision plant breeding in agriculture. *Annual Review of Plant Biology*, 2019, 70: 667–697

(收稿日期: 2025-08-20)