

甜玉米杂种优势利用模式构建与实践

詹鹏麟, 张 扬, 许 静, 林建新, 庄 炜,
卢和顶, 陈山虎, 廖长见

(福建省农业科学院作物研究所/玉米研究中心, 福州 350013)

摘 要: 以普通玉米杂种优势利用为参考, 总结普通玉米杂种优势群和杂种优势模式的特点, 结合本课题组长期在甜玉米育种的研究与实践, 提出符合东南区甜玉米杂种优势利用的“三角形杂优模式”, 即热带种质×温带种质、热带种质×亚热带种质和亚热带种质×温带种质, 选育出“闽双色”系列和“闽甜”系列等优良品种。利用分子标记、种质来源、生育期特点和配合力分析法进行热带、亚热带和温带种质群的分类, 提供甜玉米骨干衍生系的改良思路和方法。

关键词: 甜玉米; 杂种优势利用; 杂优模式; 东南生态区

中图分类号: S513.035

文献标识码: A

Model Construction and Practical Application of Heterosis Utilization in Sweet Maize

ZHAN Peng-lin, ZHANG Yang, XU Jing, LIN Jian-xin, ZHUANG Wei,
LU He-ding, CHEN Shan-hu, LIAO Chang-jian

(Maize Research Center, Institute of Crop Research, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350013, China)

Abstract: The field maize hybrid advantage utilization as a starting point to elucidate heterotic groups and heterotic patterns. Based on the laboratory's long-term research and practice in sweet maize breeding, provided a "Triangular Heterosis Model" for the utilization of sweet maize heterosis in Southeast China. This model includes tropical germplasm × temperate germplasm, tropical germplasm × subtropical germplasm and subtropical germplasm × temperate germplasm. Using this model, excellent varieties such as the "Min Double-Color" and "Min Sweet Maize" series were bred. Classification of tropical, subtropical, and temperate germplasm groups was performed using the analysis of germplasm source, growth period, and combining ability. Furthermore, improvement strategies and methods for sweet maize backbone derived lines were proposed.

Key words: Sweet maize; Heterosis utilization; Heterosis model; Southeast ecological region

甜玉米起源于美洲大陆, 中国在 20 世纪 50–60 年代开始甜玉米遗传育种研究, 近 30 年来, 我国甜玉米产业步入高速发展阶段^[1-2]。甜玉米与普通玉米相比较, 涉及子粒含糖量的 *SH2* 等基因为隐性, 导致淀粉合成受阻, 子粒中可溶性糖含量显著增高。甜玉米可分为普甜、超甜和加强甜玉米, 普甜由 *su1*

隐性基因控制, 超甜由 *sh1*、*sh2*、*bt1* 和 *bt2* 等单一隐性基因控制, 加强甜包含有 *su1* 基因和 *se* 基因^[3]。因此, 甜玉米育种与普通玉米育种在选育方法和模式上存在共通性。

杂种优势是指物种间杂交的后代各个农艺性状或遗传多样性优于其亲本的现象^[4]。玉米作为全球最重要的三大粮食作物之一, 也是杂种优势利用最广泛的作物。20 世纪 40 年代, 美国玉米育种学家提出杂种优势群和杂种优势模式的概念。通常认为的杂种优势群是人工或自然选择具有遗传基础广泛、基因变异丰富、优势基因频率高和较强的一般配合力(GCA)的种性优良的育种群体。杂种优势模式是两个杂交群体具有较大的遗传多样性, 优势基因存在互补或互作效应, 具有较强的特殊配合力

录用日期: 2024-11-28

基金项目: 福建省科技计划项目-省属公益类科研院所基本科研专项项目(2022R1031001)、福建省种业创新与产业化工程项目(zycxny2021006)

作者简介: 詹鹏麟, 男, 福建武夷山人, 助理研究员, 博士, 研究方向为玉米遗传育种及生物技术研究。

E-mail: ZPL14210@163.com

廖长见为本文通信作者。E-mail: liaoj1978@163.com

(SCA)^[5-8]。杂种优势从遗传基础方面解析为显性、超显性和上位性效应。在玉米育种中如何选择杂种优势群,并构建杂种优势模式是加快玉米育种的一项重要研究工作。我国在普通玉米育种上,已经构建了能指导其育种的杂种优势利用模式,甜玉米育种还未完全总结出杂种优势群以及能指导育种的杂种优势利用模式。本文通过借鉴普通玉米杂种优势模式,总结各类试验结果,提出一套甜玉米杂种优势利用的三角模式,按该模式进行实践,选育出多个优良品种应用与生产。

1 普通玉米杂种优势利用模式

玉米是杂种优势和杂种优势群体利用最早并普及推广取得最有成效的作物之一。在国际上,对世界玉米育种影响最大的是 Reid 和 Lancaster 两大杂种优势群及其配对的杂种优势模式^[9-10]。在我国玉米生产中可将种质分为5大杂种优势群、9个亚群,即改良 Reid、Lancaster(Mo17 和自 330 两个亚群)、塘四平头、旅大红骨和其他(Suwan 外杂选、综合种和其他低纬度种质4个亚群),共有10种主体杂种优势利用模式^[11-12]。育种家们对优势群内种质进行不断的改良及不同生态区的品种选育。

在黄淮海玉米产区,主推的品种可分为两大类:紧凑型 and 稀植大穗型。紧凑型主要为 PA(Reid)和塘四平头系统,其具有耐密性好、抗倒伏和丰产性好等特点;稀植大穗型,品种中大部分含有 PB(美国杂交种 P78599 及相近种质选系)血缘,普遍具有抗病性强、根系发达和品种优等特点。黄淮海区主要杂种优势模式有 PA×塘四平头、PB×塘四平头和 PA×PB 种质模式^[13-15]。在东北玉米产区,由于早季春播需要早熟、抗丝黑穗病和耐低温种质,现杂种优势模式主要利用 PA、Lancaster、旅大红骨和塘四平头种质组配,如 PA×旅大红骨模式、Lancaster×旅大红骨模式、Lancaster×塘四平头模式^[16-17]。西南玉米产区,由于其特殊的地理环境,将西南地区划分为河谷浅丘、深丘低山、高山高原和热带玉米等玉米生态区域。四川农业大学玉米研究所科研工作者总结出适合西南不同生态区的杂种优势模式,分别为 A 群(Reid 群)、B 群(Non-Reid 群)和 C 群(Trop, 热带-地方种质群),A×B 组配的杂交种适宜平坝(河谷)或浅丘区,A×C 组配的杂交种适宜深丘或低山区,B×C 组配的杂交种适宜高山高原区。在此基础上衍生出西南区“三角形”杂优组配模式,简化为“温带种质自交系×热带种质自交系”杂优组配模式以及“外引系(北方系)×自育系”的高效组配方式^[18-22]。

2 甜玉米杂优模式利用和育种现状

甜玉米主要种植广东、福建、广西、海南和台湾等东南地区,随着新品种的不断涌现和市场需求,西南、华北和东北甜玉米种植面积也在不断地增加。由于我国甜玉米的育种起步较晚,可获取的育种种质资源较少,缺乏优质骨干自交系、杂种优势群和杂优模式不清晰,导致目前美国和“泰系”(因其主要为泰国等热带地区选育,简称为“泰系”)的甜玉米品种依然占据国内较大的市场^[23]。

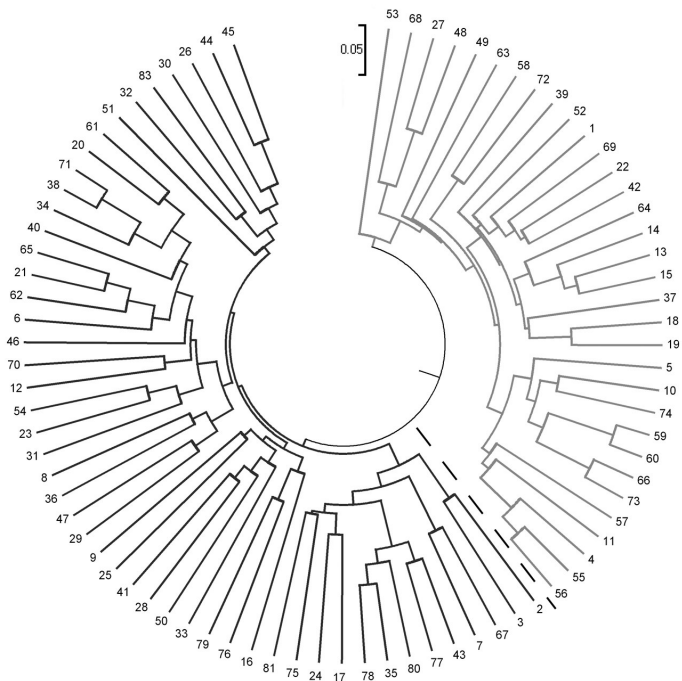
我国拥有的甜玉米自交系大部分来源于外引品种二环选系,育种材料创新和代表性不明显,尚未选育出代表性的甜玉米骨干自交系。杂种优势群的划分往往依据自交系或标准测验种。前人总结了杂种优势群划分的主要方法,包括系谱分析法、表型聚类法、配合力分析法、分子标记法等^[24],现利用最多的为分子标记法。江苏省农科院用90份鲜食玉米自交系材料进行 SNP 基因分型,分型出温带甜型和热带甜型,组配出晶甜3、晶甜5和晶甜6等品种,提出温、热带群体杂优模式^[25]。姚文华等提出甜玉米温热带种质互导、创新甜玉米种质的观点,但确切的甜玉米杂种优势模式并未提及^[26]。广西省农业科学院对23份甜玉米自交系进行配合力和育种潜力的评价,获得较好配合力自交系和测验种^[27]。关于甜玉米杂种优势利用模式仍不清晰。近年来,我国市场化程度的不断深入、国外甜玉米种质资源的大量引进和利用及育种技术的提升,现阶段甜玉米育种有很大的改善,国省品种已超100个,但高产、高抗、广适和高品质兼顾的品种仍非常有限,部分品种对环境要求较高,适应性弱,管理种植要求高。未来甜玉米育种方向仍是明确杂种优势群和杂优模式,目的为选育出优质核心骨干自交系,品种选育将在产量、抗性和品质等性状上更具优势的新品种。本课题从事甜玉米育种30年实践,总结出一套适合我国东南及南方区甜玉米杂种优势利用和种质创制理念。

3 甜玉米杂种优势利用模式的实践

3.1 甜玉米杂种优势利用模式初步构建

研究室2010年收集和改良获得了83份甜玉米自交系材料,利用100对 SSR 标记进行自交系基因型鉴定,聚类分析将材料分为两大类群,温带群(美国温带血缘材料)和热带亚热带群(亚热带、热带区域品种)。挑选出5份温带和4份热带亚热带材料进行 NC II 组配配合力分析发现,温带与热带亚热带材料组配,穗长和净穗重特殊配合力正值分别为12个

和11个,初步提出了温带种质和热带亚热带种质杂种优势模式概念^[28]。2013年应用“温带种质×热带种质”的甜玉米杂种优势模式,选育出双色超甜玉米新品种“闽双色4号”^[29]。



注:虚线左侧为热带亚热带血源自交系;虚线右侧为温带血源自交系。
Note: The left side of the dotted line represents the tropical or subtropical inbred lines, while the right side of the dotted line represents the temperate inbred lines.

图1 83份自交系分子标记检测聚类分析
Fig.1 Cluster analysis of molecular marker detection in 83 inbred lines

表1 杂种优势群中骨干自交系信息
Table 1 Information on backbone inbred lines in heterotic groups

优势类群 Dominant group	代表性骨干系名称 Name of the backbone lines	来 源 Source	种质特点 Characteristic of germplasm
温带种质	闽甜系 AS67, 闽甜系 AS74, 闽甜系 AS100, 闽甜系 AG68, 闽甜系 AG72, 闽甜系 AG87	美国温带地区	生育期短,一般85~90 d;优点:子粒品质优;缺点:抗病性弱,南方适应性较差;抗倒性一般。
亚热带种质	闽甜系 JR8609, 闽甜系 688, 闽甜系 E04, 闽甜系 H6, 闽甜系 M197	本地等亚热带地区	生育期中等,一般95~110 d;优点:广适性好,南、北方均适应;抗倒性较好;缺点:品质较差,抗病性中等。
热带种质	闽甜系 T146, 闽甜系 148, 闽甜系 901, 闽甜系 X9034, 闽甜系 48, 闽甜系 G73, 闽甜系 G23	泰国、马来西亚等热带地区	生育期长,一般≥115 d;优点:品质较优,抗病性强;缺点:广适性一般,对环境变化敏感,容易空秆;抗倒性较差,易倒伏。

近10年来连续引进国内外种质资源300余份,经长期的二环选系及大量组配研究发现,来自中国地方种质与泰系种质存在明显的杂种优势。将热带亚热带种质群分为亚热带群(本地等亚热带地区种质)和热带群(东南亚泰系种质),提出了甜玉米热带种质群、亚热带种质群和温带种质群的3个杂种优势群。依据分子标记聚类法、系谱分析法、表型聚类

法和配合力分析法进行种质分类。分子标记聚类法:利用分子标记在DNA水平上进行基因型检测,将基因型相近种质进行聚类;系谱分析法:根据种质家系来源进行种质分类;表型聚类法:依据生育期特点,普遍存在温带种质比亚热带种质早熟5~7 d,亚热带种质比热带种质早熟5~7 d;配合力分析法:获得新种质资源自交繁育至S₃代,与测验种进行组配,

根据配合力特点判断种质类型。经多年开展多批次、多组别的评价与分析,最终获得温带血源骨干系“闽甜系 AS67”“闽甜系 AS74”和“闽甜系 AS100”等;亚热带骨干系“闽甜系 JR8609”“闽甜系 688”和“闽甜系 E04”等;热带血源骨干系“闽甜系 T146”闽甜系 148 和闽甜系 901 等(表 1)。

3.2 甜玉米杂种优势利用模式的完善与实践

基于甜玉米杂种优势群的分类,开展了大量杂种优势群间的组配工作。实践发现,利用温带种质×热带种质的杂种优势模式的组配效果明显,主要集中在自育的白色温带骨干自交系“AS”系列与黄色热带自交系组配,创新性选育出闽双色 4 号、闽双色 5 号、闽双色 6 号和闽双色 10 号等品种^[30],该类品种中早熟,并兼顾了热带抗病抗逆性强和产量高的优点,又遗传了温带种质高品质的优点(表 2)。闽双色 6 号在我国东南和西南地区广泛种植,并受

到农户和市场的青睐。这一杂优模式与荣廷昭院士团队在普通玉米提出的“温带种质自交系×热带种质自交系”杂优组配模式的理论思路相吻合。“亚热带种质×热带种质”的杂种优势利用模式组配的杂种优势明显。以自育亚热带骨干自交系闽甜系 JR8609 与热带自交系组配,选育出纯黄甜玉米闽甜 869、闽甜 986、闽甜 488、闽甜 272、闽甜 428 和黄甜玉 1 号等品种。这类品种中晚熟,具有抗病、抗倒伏、空秆少、产量高、广适性好等特点,其中,闽甜 986 和闽甜 488 以其良好的综合性状逐渐赶超热带类型的“泰系”品种。温带种质×亚热带种质杂优模式组配选育出金育甜 6 号,该杂优模式组配的杂交种中早熟,具有抗病、抗倒伏、空秆少、产量高、广适性好等特点,但品质方面相对较差。因此,还需继续挖掘更优质骨干系来提高温带种质×亚热带种质的杂优模式。

表 2 热×温、亚热×温和热×亚热杂优模式下选育出的甜玉米品种
Table 2 Sweet maize were selected under Tropical×Temperate, Subtropics×Temperate and Tropical×Subtropics heterosis model

杂优模式 Heterosis model	品种名 Variety name	审定编号 Approval number	父本 Male parent	母本 Female parent	特征特性 Characteristic
温带种质× 热带种质	闽双色 4 号	国审玉 20180363	闽甜系 AS67	闽甜系 G73	抗病性强、生育期 71.2 d、鲜穗产量 11 691.0 kg/hm ² 、外观品质 90.2 分。
	闽双色 5 号	闽审玉 20190001	闽甜系 AS67	闽甜系 G23	抗病抗倒性强、生育期 74.5 d、鲜穗产量 15 991.5 kg/hm ² 、外观品质 88.5 分。
	闽双色 6 号	国审玉 20220577、 国审玉 20200523	闽甜系 AS67	闽甜系 T146	抗病抗倒性强、生育期 69.3 d、鲜穗产量 13 588.5 kg/hm ² 、外观品质 89.1 分。
	闽双色 10 号	待国审	闽甜系 AS74	闽甜系 T146	抗病抗倒性强、生育期约 80 d、鲜穗产量 15 922.5 kg/hm ² 、外观品质 88.8 分。
热带种质× 亚热带种质	闽甜 986	闽审玉 20210002(待国审)	闽甜系 X9034	闽甜系 JR8609	抗病抗倒性强、生育期 84.4 d、鲜穗产量 16 218.0 kg/hm ² 、外观品质 87.7 分。
	闽甜 869	国审玉 20233451	闽甜系 JR8609	闽甜系 901	抗病抗倒性强、生育期 72.3 d、鲜穗产量 13 935.0 kg/hm ² 、外观品质 86.9 分。
	闽甜 488	闽审玉 20230002(待国审)	闽甜系 JR8609	闽甜系 148	抗病抗倒性强、生育期 83.4 d、鲜穗产量 16 831.5 kg/hm ² 、外观品质 88.2 分。
	荟甜 8 号	闽审玉 20220003	T48	闽甜系 JR8609	抗病抗倒性强、生育期 80.8 d、鲜穗产量 16 552.5 kg/hm ² 、外观品质 87.7 分。
	荟甜 9 号	闽审玉 20230004	闽甜系 T146	闽甜系 JR8609	抗病抗倒性强、生育期 83.6 d、鲜穗产量 17 113.5 kg/hm ² 、外观品质 88.1 分。
	闽甜 272	闽审玉 20241001	闽甜系 153	闽甜系 JR8609	抗病抗倒性强、生育期 83 d、鲜穗产量 18 457.5 kg/hm ² 、外观品质 87.7 分。
	甜黄玉 1 号	待闽审	GMC001	闽甜系 JR8609	抗病抗倒性强、生育期 84.6 d、鲜穗产量 18 007.5 kg/hm ² 、外观品质 87.6 分。
温带种质× 亚热带种质	金育甜 6 号	浙审玉 2024003	闽甜系 688	温 795	抗病抗倒性强、生育期 81.9 d、鲜穗产量 16 293.0 kg/hm ² 、外观品质 85.5 分。

经多年育种实践和杂优模式探索,对种质资源进行分类和总结,提出适合东南及南方生态区甜玉米杂种优势利用的“三角形杂优模式”,即热带种质×温带种质、亚热带种质×热带种质及温带种质×亚热带种质(图2),利用三角杂交模式有效提高甜玉米杂种优势的利用,加快新品种选育的进度。

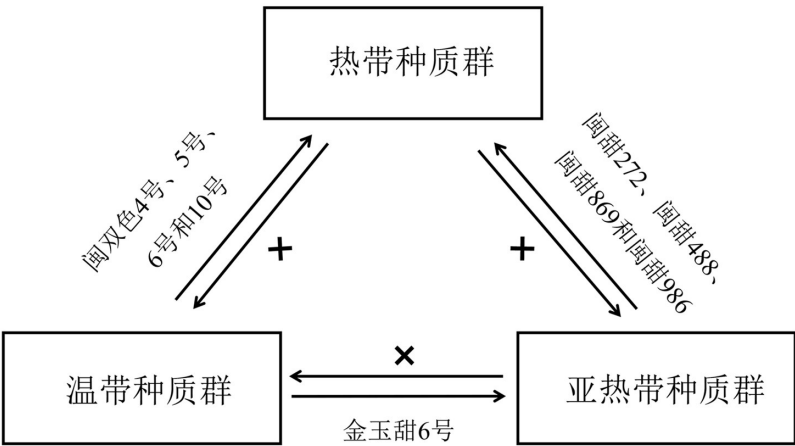


图2 甜玉米“三角形杂优组配模式”示意图

Fig.2 Schematic diagram of “triangle” hybrid combination pattern of sweet maize

3.3 基于“三角形杂优模式”下进一步群体改良与新种质创制

为实现品质和产量的不断优化和升级,需不断引进新的种质资源和优质基因,并对骨干系不断改良,但品种改良的前提是保留亲本的一般配合力,并保证亲本间强的杂种优势。适合东南生态区甜玉米杂种优势利用的“三角形杂优模式”,基于该杂优模式理论,对骨干亲本改良,提出两种群体改良方案,一是同类群内种质间改良,即热带种质改热带种质、温带种质改温带种质和亚热带种质改亚热带种质,这一改良模式能有效地保持类群间杂种优势,并进

一步聚合群内的优良基因。新育成品种闽甜428,其父本是亚热带骨干系“闽甜系JR8609”,母本材料是热带种质群内的改良系“闽甜系4623”,它是在热带种质骨干系“闽甜系T146”基础上渗透热带种质“闽甜系G23”选育而成,聚合了“闽甜系T146”穗长、抗病、色亮以及“闽甜系G23”早熟性、紧凑耐密等优点。二是利用“三角形杂优模式”进行类群间相互改良,目的是聚合群间种质各自的优点,并保留与“三角”另一角(另一类群)的杂种优势。热带与亚热带种质的相互改良,12hi307利用热带种质“先甜5号”与亚热带种质“华珍”改良而成,并与另一类群“温带

表3 新种质的改良与创制后选育的甜玉米新品种

Table 3 New sweet maize varieties selected after the improvement and creation of new germplasms

品种名	杂优模式	父本	母本	改良目标与成效
Variety name	Heterosis model	Male parent	Female parent	Improve objective and outcome
闽甜428	热改热×亚热	闽甜系4623	闽甜系JR8609	父本‘闽甜系4623’是热带种质‘闽甜系T146’改热带种质‘闽甜系G23’选育而成,综合了‘闽甜系T146’的穗长、色亮和抗性好优点及‘闽甜系G23’早熟和耐密性优点;与‘闽甜系JR8609’选育出‘闽甜428’,其表现为抗病好,生育期缩短、产量17 682.0 kg/hm ² 、外观品质87.8分。
闽双色8号	温×亚热改热	闽甜AS74	12hi307	母本‘12hi307’是亚热带种质‘华珍’改热带种质‘先甜5号’选育而成,综合了‘华珍’植株紧凑,抗倒性强、适应性强的优点;‘先玉5号’果穗大,子粒颜色亮的优点;与闽甜系AS74选育出‘闽双色8号’,其表现抗性强、生育期约76 d、产量18 685.5 kg/hm ² 、外观品质90.6分。
闽双色9号	温×亚热改热	闽甜AS67	12hi307	12hi307与闽甜系AS67选育出‘闽双9号’,其表现抗性强、生育期约80 d、产量15 861.0 kg/hm ² 、外观品质88.7分。
福宝甜1号	温×亚热改热	闽甜AS100	12hi307	12hi307与闽甜系AS100选育出‘福宝甜1号’,其表现抗性强、生育期约78.8 d、产量16 699.5 kg/hm ² 、外观品质90.4分。

种质群”杂交选育出“闽双色 8 号”“闽双色 9 号”“福宝甜 1 号”等系列品种(表 3)。

近年来,对组配出的双色品种(温带×热带)和纯黄品种(热带×亚热带)进行分析与总结,在抗病和优质的热带种质基础上渗入亚热带广适性优点,克服热带种质的空秆、倒伏等缺点,设计出亚热带/热带

种质(亚热改热)×温带种质的杂交模式,在广适性强特性的亚热带种质中渗入高品质温带种质,设计出亚热带/温带种质(亚热改温)×热带种质杂交模式(图 3),克服温带种质抗病弱、耐逆差等缺点,培育综合品质、产量、抗性和广适性的优良甜玉米新品种。

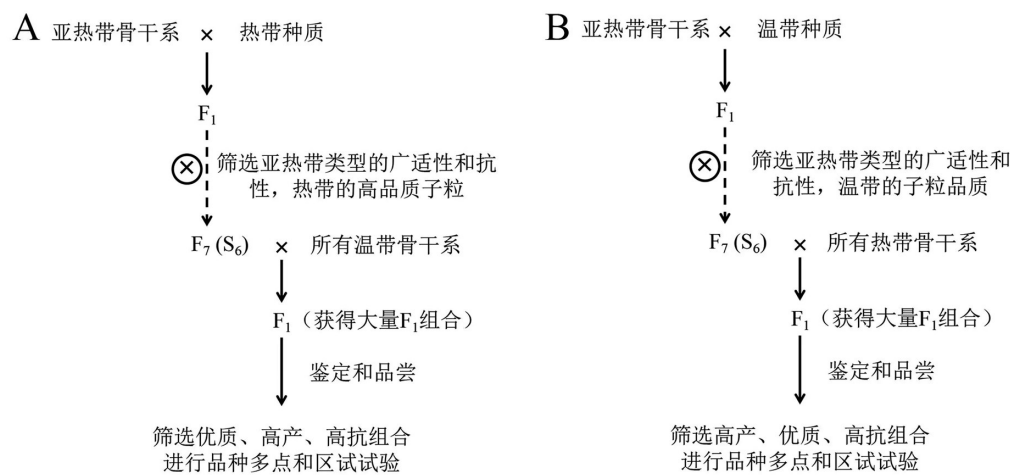


图 3 甜玉米骨干衍生系改良与创制流程

Fig.3 The process of improvement and creation of sweet maize backbone lines

4 甜玉米杂种优势利用思考

4.1 甜玉米育种中存在的问题及解决方案

近 20 年来,我国鲜食玉米产业快速发展,已成为全球最大的生产和消费国,其中甜玉米的普及和相关副产品的提升,促使甜玉米种植面积正在逐年增加。我国甜玉米育种起步较晚,初始育种基础种质有限和育种理论不完善,阻碍了我国甜玉育种水平的快速提高,直至目前,仍存在一些亟待解决的问题^[31-32]。一是我国甜玉米育种资源匮乏,种质资源主要来源于美国,少部分来源于泰国、西欧和地方品种,基因资源多样性有限,导致我国甜玉米品种同质化严重,突破性品种非常有限,甜玉米生产中主要应用的是 *su1*、*sh2*、*bt1*、*se1* 等突变类型位点,新基因挖掘还需不断深入。二是甜玉米种质血缘关系混乱,杂种优势群划分和杂种优势模式构建利用研究不足,同时缺乏代表性的甜玉米核心骨干系,甜玉米育种效率较低。三是随着全球气候的多变和不确定性以及人民对周年供应的需求而开展的早播、晚播或南方冬播,常常会遭遇早春倒春寒、夏季高温和冬季低温等恶劣气候的考验,导致对甜玉米的抗逆性、广适性要求越来越高,急需高产、多抗和广适新品种。四是随着人民生活物质水平提高,对甜玉米的营养品质、食味口感也随之提高,对种质创制和新品种

种选育提出了更高的要求。

在种质资源匮乏方面,随着我国“一带一路”政策实施、全球化贸易的不断提升和育种家们的国际合作,可基于这些机会,大量引进全球的优良甜玉米种质资源,筛选和鉴定出各种优势性状的代表性材料,进行建库和杂种优势群的分类,便于后续材料选择、新基因挖掘和杂种优势利用。杂种优势利用方面,首先注重优质种质资源的引进、搜集、整理和利用,结合基因组测序分析法、系谱分析法、表型聚类法、配合力分析法和分子标记法进行杂种优势群划分,开展田间小量试验,明确杂种优势群。气候的不确定性和高品质方面,解决这一问题的基础仍是种质资源多样性和杂种优势利用,一方面开展亲本的多环境筛选和品种营养鉴定,获得高抗、广适、高品质基础材料;另一方面随着科技人员在基因层面的不断突破,挖掘出一系列耐逆基因和营养合成功能基因,可结合功能标记进行品种筛选,最后结合杂种优势群体划分和杂优模式理论选育出优质、高抗和广适甜玉米新品种^[33-34]。

4.2 未来甜玉米育种展望

玉米作为杂种优势利用最为重要的作物之一,现阶段杂种优势利用品种选育上主要仍是以传统育种为主,利用分子标记聚类法、系谱分析法、表型聚类法和配合力分析法进行杂种优势群划分。本研究

利用这些方法将甜玉米种质分为温带、亚热带和热带种质群,3个种质群之间存在明显的杂种优势;提出适合东南区甜玉米杂优模式的三角形组配方法,同时在该模式下进行自交系的遗传改良及骨干衍生系的改良思路,这一模式可为我国优质甜玉米品种筛选、材料创制和高效组配提供一定程度的理论指导及育种技术支撑。

随着分子生物学的快速发展,研究者对玉米杂种优势的机制进行了较为深入研究,包括杂种优势位点定位、亲本系及其杂交种的基因表达、基因组分化、表观遗传调控和代谢物分析^[35-36]。提出几种主要的非相互排斥的异质性假说:显性(互补)、单位点超显性、上位性、基因平衡假说和能量效率假说^[37]。王海洋团队克隆证实了 *ZAR1* 和 *ZmACO2* 基因在产量杂种优势具有一定的贡献^[38],这将是开启杂种优势基因育种应用的开始。张学才等利用玉米全基因组选择的育种概念,通过大数据建模群体分析,可有效评估玉米个体的遗传变异,降低环境变异的影响,能更准确地预测个体的遗传潜力^[39]。未来杂种优势基因分子标记、重要农艺性状功能基因标记、全基因组选择技术和转基因技术的应用,将会开启杂种优势高效利用及新品种选育的快速通道。

参考文献:

- [1] 徐 丽,赵久然,卢柏山,等.我国鲜食玉米种业现状及发展趋势[J].中国种业,2020(10):14-18.
XU L, ZHAO J R, LU B S, et al. Current situation and development trends of fresh maize seed industry in China[J]. China Seed Industry, 2020(10): 14-18. (in Chinese)
- [2] 李余良,索海翠.鲜食玉米胚乳突变基因及其分子育种研究进展[J].中国农学通报,2019,35(19):21-27.
LI Y L, SUO H C. Endosperm mutation genes and molecular breeding of fresh corn: research progress[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2019, 35(19): 21-27. (in Chinese)
- [3] 赵久然,王 帅,李 明,等.玉米育种行业创新现状与发展趋势[J].植物遗传资源学报,2018,19(3):435-446.
ZHAO J R, WANG S, LI M, et al. Current status and perspective of maize breeding[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2018, 19(3): 435-446. (in Chinese)
- [4] CHEN Z J. Molecular mechanisms of polyploidy and hybrid vigor[J]. Trends in Plant Science, 2010, 15(2): 57-71.
- [5] REIF J C, HALLAUER A R, MELCHINGER A E. Heterosis and heterotic patterns in maize[J]. Maydica, 2005, 50(3): 215-223.
- [6] HALLAUER A R, CARENA M J, MIRANDA J B. Quantitative genetics in maize breeding[M]. Springer Press, 2010.
- [7] 潘光堂,杨克诚,李晚忱,等.我国西南玉米杂种优势群及其杂优模式研究与应用的回顾[J].玉米科学,2020,28(1):1-8.
PAN G T, YANG K C, LI W C, et al. A review of the research and application of heterotic groups and patterns of maize breeding in Southwest China[J]. Journal of Maize Sciences, 2020, 28(1): 1-8. (in Chinese)
- [8] 李新海,徐尚忠,李建生,等. CIMMYT 群体与中国骨干自交系杂种优势关系的研究[J].作物学报,2001,27(5):575-581.
LI X H, XU S Z, LI J S, et al. Heterosis among CIMMYT populations heterosis among CIMMYT populations[J]. Acta Agronomica Sinica, 2001, 27(5): 575-581. (in Chinese)
- [9] 滕文涛,曹靖生,陈彦惠,等.十年来中国玉米杂种优势群及其模式变化的分析[J].中国农业科学,2004(12):1804-1811.
TENG W T, CAO J S, CHEN Y H, et al. Analysis of maize heterotic groups and patterns during past decade in China[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2004(12): 1804-1811. (in Chinese)
- [10] 刘纪麟.玉米育种学[M].北京:中国农业出版社,2000(第二版),291-317.
- [11] 王懿波,王振华,王永普,等.中国玉米主要种质的改良与杂优模式的利用[J].玉米科学,1999,24(6):1-8.
WANG Y B, WANG Z H, WANG Y P, et al. The improvement of principal maize germplasms and utilization of heterosis models in China[J]. Journal of Maize Sciences, 1999, 24(6): 1-8. (in Chinese)
- [12] 戴景瑞.我国玉米遗传育种的回顾和展望[C].北京:玉米遗传育种国际学术讨论会文集.中国农学会,2000.
- [13] 岳尧海,赵万庆,周小辉.黄淮海夏玉米区气候特点及育种研究方向[J].农业与技术,2009,29(3):28-30.
YUE Y H, ZHAO W Q, ZHOU X H. Climate characteristics and breeding direction of summer maize in Huang Huai Hai region[J]. Agriculture and Technology, 2009, 29(3): 28-30. (in Chinese)
- [14] 陈瑞佑,张 建,刘兴舟,等.黄淮海玉米新品种育种技术研究[J].中国种业,2020(2):22-24.
CHEN R J, ZHANG J, LIU X Z, et al. Research on breeding techniques of new maize varieties in Huang-Huai-Hai[J]. China Seed Industry, 2020(2): 22-24. (in Chinese)
- [15] 周 玲,梁帅强,吕远大,等.中国黄淮海地区玉米杂种优势候选位点的鉴定[J].玉米科学,2017,25(1):15-23.
ZHOU L, LIANG S Q, LÜ Y D, et al. Identification of candidate loci associated with maize heterosis in Huang-Huai-Hai region of China[J]. Journal of Maize Sciences, 2017, 25(1): 15-23. (in Chinese)
- [16] 肖木辑,李明顺,李新海,等.东北地区和黄淮海地区玉米种质利用模式的比较[J].玉米科学,2010,18(5):23-28,34.
XIAO M J, LI M S, LI X H, et al. Comparisons of heterotic patterns on maize germplasm between northeast provinces and Huanghuai-hai valley[J]. Journal of Maize Sciences, 2010, 18(5): 23-28, 34. (in Chinese)
- [17] 孙发明,徐艳荣,仲 义,等.玉米瑞德种质在春玉米区的应用与改良[J].农业与技术,2014,34(4):109-111.
SUN F M, XU Y R, ZHONG Y, et al. Application and improvement of maize Red germplasm in spring maize region[J]. Agriculture and Technology, 2014, 34(4): 109-111. (in Chinese)
- [18] 荣廷昭.西南生态区玉米育种[M].北京:中国农业出版社,2003.
- [19] 荣廷昭,李晚忱,潘光堂.新世纪初发展我国玉米遗传育种技术的思考[J].玉米科学,2003,11(专刊):42-53.
RONG Y Z, LI W C, PAN G T. Suggestion on development of science and technology in maize genetics and breeding at the begin-

- ning of 21st century[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2003, 11(S2): 42–53. (in Chinese)
- [20] 潘光堂, 杨克诚. 我国西南玉米育种面临的挑战及相应对策探讨[J]. *作物学报*, 2012, 38(7): 1141–1147.
- PAN G T, YANG K C. Facing to challenges and corresponding strategies for maize breeding in southwestern region of China[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(7): 1141–1147. (in Chinese)
- [21] 潘光堂, 杨克诚, 高世斌. 发展西南玉米现代生态育种之我见[J]. *作物学报*, 2022, 48(10): 2247–2434.
- PAN G T, YANG K C, GAO S B. Insights on developing modern corn breeding in southwestern China[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(10): 2247–2434. (in Chinese)
- [22] 潘光堂, 杨克诚, 高世斌. 四川农业大学玉米生态育种的历史与实践[J]. *玉米科学*, 2023, 31(2): 1–8.
- PAN G T, YANG K C, GAO S B. History and practice of maize ecological breeding in Sichuan Agricultural University[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2023, 31(2): 1–8. (in Chinese)
- [23] 胡俏强, 谢本寿, 潘玖琴, 等. 浅述优良鲜食甜玉米自交系的选育及杂交种组配方法[J]. *农业科技通讯*, 2022(10): 163–166.
- HU Q Q, XIE B S, PAN J Q, et al. The methods of breeding and hybrid combination of excellent fresh sweet corn inbred lines[J]. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 2022(10): 163–166. (in Chinese)
- [24] 王行川. 新育甜玉米自交系的遗传研究及杂种优势利用[D]. 郑州: 河南农业大学, 2024.
- [25] 胡俏强, 周玲, 潘玖琴, 等. 基于玉米50K芯片分析鲜食玉米温-热带杂种优势模式及其育种利用[J]. *江苏农业科学*, 2021, 49(5): 62–66.
- HU Q Q, ZHOU L, PAN J Q, et al. Analysis of temper-tropical heterosis model of fresh maize and its breeding utilization based on maize 50K chip[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2021, 49(5): 62–66. (in Chinese)
- [26] 姚文华, 韩学莉, 汪燕芬, 等. 我国甜玉米育种研究现状与发展对策[J]. *中国农业科技导报*, 2011, 13(2): 1–8.
- YAO W H, HAN X L, WANG Y F, et al. Research status and development strategy for sweet corn breeding in China[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2011, 13(2): 1–8. (in Chinese)
- [27] 贺囡囡, 冯云敢, 蒙云飞, 等. 23份超甜玉米自交系育种潜力分析[J]. *西南农业学报*, 2021, 34(2): 236–243.
- HE N N, FENG Y G, MENG Y F, et al. Analysis on breeding potential of 23 super-sweet corn inbred lines[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2021, 34(2): 236–243. (in Chinese)
- [28] 张 扬, 廖长见, 林建新, 等. 9个新育甜玉米自交系遗传聚类 and 主要农艺性状配合力分析[J]. *福建农业学报*, 2019, 34(1): 16–21.
- ZHANG Y, LIAO C J, LIN J X, et al. Combining ability on main agronomic traits and genetic clustering of nine new breeds of sweet corns[J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2019, 34(1): 16–21. (in Chinese)
- [29] 廖长见, 张 扬, 陈 伟, 等. 优质超甜玉米新品种闽双色4号的选育[J]. *福建农业学报*, 2021, 36(4): 386–393.
- LIAO C J, ZHANG Y, CHEN W, et al. Breeding high-quality super-sweet corn, Minshuangse No.4[J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2021, 36(4): 386–393. (in Chinese)
- [30] 廖长见, 张 扬, 林建新, 等. 优质、广适超甜玉米新品种闽双色6号的选育[J]. *福建农业学报*, 2023, 38(5): 515–523.
- LIAO C J, ZHANG Y, LIN J X, et al. Breeding of high-quality, wide-adaptability super-sweet corn, Minshuangse No.6[J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2023, 38(5): 515–523. (in Chinese)
- [31] 李永祥, 王天宇, 黎 裕. 主要农作物骨干亲本形成与研究利用[J]. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(5): 1093–1102.
- LI Y X, WANG T Y, LI Y. Formation, research and utilization of founder parents in major crops[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(5): 1093–1102. (in Chinese)
- [32] 李国强, 刘红霞, 张长城, 等. 鲜食玉米产业现状及发展前景[J]. *中国粮食经济*, 2022(3): 45–48.
- LI G Q, LIU H X, ZHANG C C, et al. Present situation and development prospect of fresh corn industry[J]. *China Grain Economy*, 2022 (3): 45–48. (in Chinese)
- [33] 李 坤, 黄长玲. 我国甜玉米产业发展现状、问题与对策[J]. *中国糖料*, 2021, 43(1): 67–71.
- LI K, HUANG C L. Current production status, problems and countermeasures on sweet corn industry in China[J]. *Sugar Crops of China*, 2021, 43(1): 67–71. (in Chinese)
- [34] DONG L, QI X, ZHU J, et al. Supersweet and waxy: meeting the diverse demands for specialty maize by genome editing[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(10): 1853–1855.
- [35] FU J J, FALKE K C, THIEMANN A, et al. Partial least squares regression, support vector machine regression, and transcriptome-based distances for prediction of maize hybrid performance with gene expression data[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 124: 825–833.
- [36] WANG Y, ZHANG X, SHI X, et al. Heterotic loci identified for maize kernel traits in two chromosome segment substitution line test populations[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8: 11101.
- [37] BIRCHLER J A, VEITIA R A. The gene balance hypothesis: implications for gene regulation, quantitative traits and evolution[J]. *New Phytologist*, 2010 186(1): 54–62.
- [38] WANG B, HOU M, SHI J, et al. De novo genome assembly and analyses of 12 founder inbred lines provide insights into maize heterosis[J]. *Nature Genetics*, 2023, 55(2): 312–323.
- [39] CROSSA J, PÉREZ-RODRÍGUEZ P, CUEVAS J, et al. Genomic selection in plant breeding: methods, models, and perspectives[J]. *Trends in Plant Science*, 2017, 11(24): 961–975.

(责任编辑: 栾天宇)