

文章编号: 1005-0906(2007)02-0044-05

美国玉米种质的利用与改良

宋锡章^{1,2}, 张宝石¹

(1. 沈阳农业大学农学院, 沈阳 110161; 2. 黑龙江省农业科学院玉米研究所, 哈尔滨 150086)

摘要: 新种质的普遍缺乏和遗传基础狭窄, 已经成为玉米育种者所面临的难题。美国作为世界上玉米播种面积及总产量最高的国家, 在玉米种质的理论及应用上都取得了突出的成果。本文回顾、总结了美国在种质利用方面的历史和现状, 分析了杂种优势理论的发展和杂种优势模式的应用, 以及通过群体改良、外来种质导入手段保持遗传多样性, 改良、拓宽种质基础的理论发展及其实践。

关键词: 玉米; 种质改良; 轮回选择; 杂种优势

中图分类号: S513.024

文献标识码: A

The Utilization and Improvement of Maize Germplasm in the United States

SONG Xi-zhang^{1,2}, ZHANG Bao-shi¹(1. *Agronomy College, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161;**2. Maize Research Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China)*

Abstract: Most maize breeders in the world are embarrassed with the scarcity and narrow base of the available germplasm in the situation of demanding to maize growing up and commercial breeding programs prevailing. Maize is the leading in U.S. and U.S. is also the world leader in maize production, most of achievements achieved in modern history both in theories and practices related in maize research can be traced back to U.S. The history and success in the utilization of germplasm, the heterosis and heterotic pattern were introduced and reviewed, the strategies of recurrent selection, introgression and incorporation of exotic germplasm for widening the genetic bases were also mentioned here in.

Key words: Maize; Germplasm improvement; Recurrent selection; Heterosis

玉米在粮食生产中的地位越来越重要, 1998 年以后, 玉米的总产量超过稻谷和小麦, 成为世界第一位的粮食作物。2005 年, 世界玉米总面积达到 1.48 亿 hm^2 , 总产量 7.02 亿 t, 平均单产 4 755 kg/hm^2 。美国是世界上玉米播种面积及总产量最多的国家, 美国玉米年播种面积达到 3 040 万 hm^2 , 平均产量达到 9 286 kg/hm^2 以上, 其总产占世界玉米总产的 40% 以上。

美国的玉米研究史, 是世界近代玉米改良历史中的最重要组成部分, 玉米育种者所依赖的理论基

础和研究手段大多数都起源于美国。本文通过对美国玉米种质利用与改良研究历史和现状的研究和分析, 为我国育种者改良和利用种质资源提供借鉴。

1 美国玉米种质应用历史及现状

美国玉米应用的种质主要来源于北方硬粒种和南方马齿种, 这两种种质的杂交产生了适应于不同特定区域的农家品种。这些品种包括 Reid Yellow Dent、Lancaster Sure Crop、Leaming、Midland 及其它品种, 这些品种最终成为选育早期自交系及杂交种的直接种质来源。研究表明, 当今美国种植的玉米品种中有 87% 的种质来源可以追溯到 20 世纪初期的 5 个广泛种植的开放授粉品种。

根据调查, 自 1980 年到 2004 年, 33 家公司共保护了 908 份自交系材料。通过对这些材料的亲缘关系分析, 发现大多数材料来源于 7 份自交系材料: B73、LH82、LH123、PH207、PH595、PHG39 和 Mo17,

收稿日期: 2006-11-13; 修回日期: 2007-01-23

作者简介: 宋锡章(1965-), 男, 河北省人, 研究员, 博士, 从事玉米育种研究工作。Tel: 0451-86671284

E-mail: hnrysong@126.com

张宝石为本文通讯作者。Tel: 024-88487136

E-mail: baoshizhang@126.com

利用系谱法选择新的自交系材料是商业公司应用最为普遍的方法。

上世纪 20 年代以来,公立育种机构发放了大约 600 份自交系材料。公立育种机构应用的大多数自交系材料来源于二环系,或来自于通过自交系组配的综合群体或直接选自其它自交系材料。Hallauer 认为尽管一些较老的自交系已经不再应用于杂交种,但它们在自交系选育和遗传研究中还具有重要意义。Mo17 是 1964 年密苏里大学发放的自交系,B73 是衣阿华州立大学 1972 年发放的自交系,这两份自交系材料在整个世界的玉米研究历史上都占有重要地位。在上世纪 70 年代末期和 80 年代中期曾分别对自交系的应用情况进行过调查,结果显示 B73 和 Mo17 在 1979 年占全美自交系应用数量的 28%,而到 1985 年则降至 12.8%。这也显示了直接与市场相关的育种研究已经从公立机构向商业化育种机构转移。

在 Gethi 等人的研究中认为,公立机构发放的一些老的自交系材料尽管利用时间很长,但依然还作为育种材料在继续应用。Smith J. S. C. 等人研究了先锋公司 1930 年到 1999 年在生产中大量应用的 68 个杂交种的系谱情况,他们发现这些杂交种最终可以归类到 22 个农家种材料。不同年代间应用的品种在遗传背景上都有其不同的特点。在研究中 Smith 等人还对公立机构发放自交系的遗传背景也进行了分析,发现公立研究机构和商业公司间在种质应用上既有相同之处,又各有其自己的特点,两方面在遗传改良方面都对玉米产业的发展作出了重要的贡献。

2 杂种优势研究及杂种优势模式

根据 Shull、East 和 Jones 从 1907 年开始发表的一系列关于自交系、杂交种理论的论述,早期的育种者开始利用农家种选育自交系,并进而组配杂交种。但由于双交种与单交种相比在种子产量方面具有明显的优势。Jones 在 1918 年首先提出双交种应用的理论,双交种在 1925~1960 年得到了广泛应用,与此同时,直至上世纪 50 年代,开放授粉品种在美国都有广泛种植。

Crow 认为传统数量遗传学基于两个概念解释杂种优势现象:一是显性效应,指杂种优势源于亲本间等位基因的互补;二是超显性效应,指杂种等位基因的相互作用。尽管显性或超显性假说可能适合多种情况,但这种传统的解释并没有增加对杂种优势

的理解。Lamkey 与 Edwards(1997)提出,杂种优势应剖分成两个组成部分——基础杂种优势和功能杂种优势,基础杂种优势是在自交系中能够找到的那些遗传机制导致的,是对近交衰退的恢复;功能杂种优势则是在自交系中找不到而在杂交种中广泛存在的那种机制。该理论突破了关于杂种优势只是近交衰退逆过程的简单概念,这是一个能够解释育种实践中关于杂种优势遗传结构的新认识,事实上它强调了提高一般配合力和特殊配合力的重要性。

Smith 等分别对美国历史上广泛引用的 72 份玉米带及南方的自交系材料以及 1970~1979 年间应用的玉米杂交种的亲本自交系进行了同工酶分析,该项研究证实了这些自交系间的总的遗传多样性是增加了,而不是降低了。同时证实了大部分由 Reid Yellow Dent 自交系合成的 BSSS 群体以及 Lancaster 仍然具有较大的遗传潜力。当然进一步扩大种质的应用范围也是必须的。根据 Darrah 和 Zuber 的调查显示,在 1984 年生产的杂交种子中有 88% 的品种含有瑞德黄马牙的血缘,大多数玉米杂交种均来源于从坚秆综合种选育的少量自交系与从兰喀斯特选育的少量自交系间的杂交组合。

Goodman 研究了不同来源的外来种质在美国的应用。1983 年美国外来种质的应用只占 4.4%,在此项研究中列举了 13 种杂种优势模式,认为玉米带应用的优势模式为 Reid 或 BSSS 与 Lancaster 之间的杂优模式,另外 U. S. Southern Dents(美国南方马齿)与 Tuson 也是一种有应用价值的杂优模式。大多数研究者将自交系材料划分成两个优势群:以坚秆综合种(BSSS)为代表的瑞德黄马牙群,另一类群主要是偏向硬粒型的 Lancaster 群。另外在 Mumm 和 Dudley 的研究中,在两个主要优势群中又划分了 11 个亚群,这些亚群的主要代表材料分别为 WF9、Mo17、C103、PA91、OH43、T8、B14、B73、N28、B37 和 Oh07。也有学者划分出与两个类群具有差异的第 3 个类群,这一类群种质基础相对较为复杂,种质来源于上述两大类群间杂交后代、玉米带种质与外来种质杂交后代,或者来源于如明尼苏达 13 一类与两大系统亲缘关系较远的材料。

Hallauer(2003)提出了 BSSS-Tuxpeno 和 nonBSSS-nonTuxpeno 两个杂种优势列(heterotic alignment)的概念,把对玉米杂种优势模式的认识从温带种质扩展到所有生态类型,这一全新的杂优模式划分方法为玉米种质扩增、改良和创新奠定了理论和方法学基础。

3 群体改良的理论与应用

1939年, Sprague G. F. 在世界上首先使用轮回选择方法。随后, 这种种质改良方法被公立育种机构(也包括一些种子公司和农民育种家) 所广泛采用, 很多育种者利用发放的材料作为基础种质, 用其选育单交种或双交种。如 Iowa13、U S.13 等双交种, B14/Oh43、B73/Mo17 等单交种都是如此。玉米群体改良中, 3 个方面理论的发展对种质改良的发展具有重要影响: ①数量遗传学的发展及在种质改良中的应用; ②试验手段、交配设计以及数据分析方法的发展; ③有利于提高复杂性状有利等位基因出现频率的试验手段的发展。

Sprague 利用 Iowa 竖秆综合种(BSSS)实施了第一个轮回选择项目。其基本方法就是先建立一个具有一定遗传变异的群体, 进而从中选择优良后代, 然后重新合成新的群体。群体改良的目的是为了在保存遗传变异的基础上, 不断提高群体内数量性状的平均表现, 改良的群体可以通过对后代的鉴定, 继续组配成下一轮群体, 也可以作为改良综合种发放, 作为开放授粉品种。可以利用群体后代自交选育自交系, 即可以利用其组配杂交种, 又可以作为进一步二环系选系的亲本材料, 公司和公众可以任意使用分布于美国不同地区的公立育种计划中的育种材料。

Hull 在 1945 年提出半同胞选择方法, 将群体材料中的 S_0 植株自交得到 S_1 , 并利用 S_0 与测交种杂交, 通过测交后代的鉴定, 决定 S_1 材料的筛选, 利用优良的 S_1 材料重组成新的群体。Jenkins(1940)也提出了另外一种半同胞选择的方法, 在群体中自交获得 S_1 , 只是用 S_1 与测交种进行杂交。Sprague(1946)提到一种自交 3~5 代, 然后再进行测交鉴定的方法, Hull(1952)通过 S_0 自交到一定代数, 然后进行鉴定。一般来讲, S_1 或 S_2 是常用的进行轮回选择自交后代的代数, 利用自交后代本身及配合力的表现作为鉴定标准, 选择优良后代重组成为下一代群体。

群体间改良方法是由 Comstock 等人在 1949 年首先提出的, 被称之为交互轮回选择(RRS), 这是一种同时对两个群体进行遗传改良的育种方法。Hallauer 和 Eberhart 提出一种改良的交互轮回选择方法, 其方法对全同胞家系进行鉴定, 在每个群体内形成半同胞家系, 这种方法被称为全同胞交互轮回选择。自 Sprague 首次提出轮回选择方法以后, 人们又提出了许多种轮回选择的方法, 但基本原理都是相同的, 这些方法的不同点主要是在鉴定阶段。

Iowa 州立大学合成、改良的 BSSS 和 BSCB1 群体, 已经作为美国玉米带杂种优势模式的代表得到了广泛认可, 从不同轮的改良群体中选育出的 B14、B37、B73、B84 等一大批优良自交系在玉米发展史中占有重要地位。BSSS 和 BSCB1 间的交互轮回选择是从 1949 年开始进行的, Hagdorn 等人研究了 BSSS 群体 16 个组配亲本以及从中选育的 18 个自交系、BSCB1 的 12 个组配亲本和从其选育的 7 个自交系共计 4 个组群内及组群间的遗传距离。结果显示, 亲本材料的遗传基础很宽, 但两个群体的遗传距离较近; 从两个群体选育的自交系后代来看, 从高轮回世代选育的自交系组间的遗传变异要明显大于低轮回世代的差异。从群体内自交系的等位基因方差来看, 从 BSSS 和 BSCB1 选育的自交系分别保存了其组群亲本的 75% 和 67% 的遗传变异。这表明利用 RRS 方法进行种质改良的有效性和选用具有较宽泛遗传差异基础材料的重要性。在群体改良中持续时间最长的研究是由 Illinois 大学开展的对玉米子粒成分的选择, 从 1896 年开始, 经过 103 轮对高蛋白(IHP)、高油(IHO)、低蛋白(ILP)、低油(ILO)的长期定向选择, 证明选择对改变子粒化学成分的巨大作用。

4 种质的改良与遗传扩增

上世六十年代以来, 人们对玉米遗传脆弱性的危害以及利用外来种质降低这种危害已经有了普遍认识。历史经验证明, 一种作物的遗传基础过分狭窄, 在环境条件发生变化时, 例如出现新的病原菌、新的虫害和非常规的环境胁迫后, 会显著影响该种作物的生产能力。在这种情况下, 大范围遗传基础狭窄作物的种植, 会加速病害的流行速度。保持遗传多样性是作物育种研究的精髓所在。但实际上通过育种手段进行作物改良通常是伴随着遗传多样性的降低, 特别是商业化育种材料更是如此。Smith 通过生化分析数据显示, 美国玉米育种及生产主要依赖于 4 个自交系(B73、A632、Oh43 和 Mo17), 或者是与其紧密相关的自交系, 这种现象导致的产量提高降低了品种对病虫害危害的抗御能力, 使其不适应市场的需求。

在美国的玉米研究人员将外来种质界定为驯化的国内群体、国外温带、热带及亚热带群体材料。根据 Goodman 等一些学者的研究, 世界上在玉米品种中应用的种质占可利用种质的 5%, 而整个温带地区应用的种质仅占可利用种质的 2%。Goodman 研

究了地方种质及来自世界各地的外来种质在美国的应用,1983年美国外来种质的应用只占4.4%。对很多种质没有进行过有益性状的鉴定,缺乏足够的研究数据和国家之间的有效协调,缺乏基因库与育种者之间的有效沟通是限制遗传资源广泛应用的重要障碍。对这些材料进行鉴定,明确其潜在的利用价值是很重要的,这有助于育种者对这些材料的充分利用。

LAMP(拉丁美洲玉米改良计划)是一个以美国的研究机构为主导,12个拉美国家共同参与的国际间玉米种质研究计划。LAMP通过5个阶段的研究,对12000多份材料进行了鉴定。从中选择的一些材料与常规利用的育种群体具有很大差异,可以为育种研究增加新的种质基础。通过对6个加勒比地区的材料与B73和Mo17亲缘关系的RFLP分析可以发现,外来种质与玉米带种质间具有明显差异,而几个外来种质之间也存在明显差异。

以LAMP的研究为基础,美国进一步开展了玉米种质扩增计划(GEM),该项目采用改良系谱法,通过外来种质与同一杂种群的当地种质(各公司保护自交系)进行杂交,产生具有50%外来种质的后代,然后利用其与另外的温带保护自交系(同一杂种优势群)杂交,产生具有25%外来种质的后代群体,通过对具有50%和25%外来种质的杂交后代的农艺及品质性状的鉴定、配合力分析选育适宜的自交系材料。该项目从2004年到2006年已经向项目参加单位推荐了36份优良自交系。

衣阿华州立大学在种质扩增方面也作出了卓有成效的工作,拥有一批改良的热带种质群体,如BS16、27、28、29分别来自热带群体ETO、Antigua、Tuxpeno和Suwan-1。BS35、BS36、BS37、BS38包含了25%的亚热带种质。该大学还育成了一大批优良特异材料,例如,高蛋氨酸自交系,高淀粉自交系,抗玉米螟自交系,抗倒伏自交系等。同时,该大学及位于该大学的USDA-ARS正在开展低植酸玉米和有机玉米方面的研究。

在美国利用传统育种手段进行种质改良效果极为显著。美国在20世纪40年代玉米带平均产量仅为2415 kg/hm²,到2005年平均产量达到了9286 kg/hm²。Russell分析了从上世纪20年代到80年代美国玉米单产的变化趋势,认为产量的增长中60%是由于遗传改良,尽管育种者通过传统改良手段还可以获得产量上的提高,但从增长幅度来讲已经较以前有了大幅度降低,表明育种效率递减。Jenkins

认为遗传基础逐渐狭窄的另外一个重要原因,是由于在选育自交系过程中过分依赖于原有自交系而不是从改良群体和综合种中进行选择。

参考文献:

- [1] FAO . <http://faostat.fao.org/faostat/>.
- [2] USDA . <http://www.nassusda.gov>.
- [3] Wallace H A, Brown W L. Corn and its Early Fathers[M]. Ames:Iowa State University Press, 1988.
- [4] Goodman M M. Genetic and Germplasm Stocks Worth Conserving[J]. Journal of heredity, 1990, 81(1): 11-16.
- [5] Troyer A F. Background of U.S. Hybrid Corn[J]. Crop Sci., 1999, 39(3): 601-626.
- [6] Mikel M A, Dudley J W. Evolution of North American Dent Corn From Public to Proprietary Germplasm[J]. Crop Sci., 2006, 46: 1193-1205.
- [7] Zuber M S, Darrah L L. Corn Germplasm Base[A]. Washington, DC. Seed Trade Assoc., 1980.
- [8] Gerdes J T, Behr C F, Coors J G, et al. Compilation of North American Maize Breeding Germplasm[M]. Madison, WI: CSSA, 1994.
- [9] Baker R. Some of the Open Pollinated Varieties that Contributed the Most to Modern Hybrid Corn[A]. Urbana-Champaign: Univ. of Illinois, 1984.
- [10] Hallauer A R. George Frederick Sprague[M]. Washington, D. C: National Academy Press, 2000.
- [11] Darrah L L, Zuber M S. 1985 United States Farm Maize Germplasm Base and Commercial Breeding Strategies[J]. Crop Sci., 1986, 26(6): 1109-1113.
- [12] Frey K J. Human and Financial Resources Devoted to Plant Breeding Research and Development In the United States In 1994 [J]. Special Report Iowa State University, Ames, 1996: 98.
- [13] Gethi J G, Labate J A, Lamkey K R, et al. SSR Variation In Important U.S. Maize Inbred Lines[J]. Crop Sci., 2002(42): 951-957.
- [14] Smith J S C, Duveck D N, Smith O S, et al. Changes In Pedigree Backgrounds of Pioneer Brand Maize Hybrids Widely Grown From 1930 to 1999[J]. Crop Sci., 2004, 44: 1935-1946.
- [15] Crow J F, Kimura M. An Introduction to Population Genetics Theory [M]. Minneapolis, Burgess Publishing Company, 1970.
- [16] Lamkey K R, Edwards J W. The quantitative genetics of heterosis[A]. Proceedings of the International Symposium on the Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops[C]. CIMMYT, Mexico: ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI., 1997.
- [17] Smith J S C, Goodman M M, Stuber C W. Genetic Variability Within U.S. Maize Germplasm. I. Historically Important Lines[J]. Crop Science, 1985, 25: 550-554.
- [18] Smith J S C, Goodman M M, Stuber C W. Genetic Variability within U.S. Maize Germplasm. II. Widely-Used Inbred Lines 1970 to 1979 [J]. Crop Science, 1985, 25: 681-685.
- [19] Goodman M M. Exotic Maize Germplasm-Status, Prospects, and Remedies[J]. Iowa State Journal of Research, 1985, 59(4): 497-527.
- [20] Gerdes J T, Tracy W F. Pedigree Diversity Within the Lancaster Surecrop Heterotic Group of Maize[J]. Crop Sci., 1993, 33(2): 334-337.

- [21] Mumm R H, Dudley J W. A Classification of 148 Us Maize Inbreds . 1. Cluster-Analysis Based on RFLPs[J]. *Crop Sci.*, 1994, 34(4): 842-851.
- [22] Mumm R H, Hubert L J, Dudley J W. A Classification of 148 Us Maize Inbreds .2. Validation of Cluster-Analysis Based on RFLPs[J]. *Crop Sci.*, 1994, 34(4): 852-865.
- [23] Gethi J G, Labate J A, Lamkey K R, et al. SSR variation in important US maize inbred lines[J]. *Crop Sci.*, 2002, 42(3): 951-957.
- [24] Zhang S H, TIAN Q Z, LI X h, et al. Advancement of Maize Germplasm Improvement and Relevant Research[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2006, 14(1): 1-6.
- [25] Hallauer A R. Recurrent Selection In Maize[A]. In Janick J.Editor (ed), Offprints from plant breeding reviews[M]. New York: Wiley.
- [26] Hallauer A R, Russell W A, Lamkey K R. Corn breeding[A]. In F. Sprague, J. W. Dudley Edito(ed), Corn and corn improvement[M]. Madison, WI, USA: Agron. Monogr.18. ASA, CSSA, and SSSA, 463-564.
- [27] Hallauer A R, Eberhart S A. Reciprocal Full-Sib Selection[J]. *Crop Science*, 1970, 10: 315-316.
- [28] Hallauer A R. Recurrent selection in maize[J]. *Plant Breeding Reviews*, 1992, 9: 115-179.
- [29] Hallauer A R, Russell W A, Lamkey K R. Corn Breeding[J]. *Corn and Corn Improvement*, 1988(8): 463-564.
- [30] Rouse J R, Hinze L L, Lamkey K R. Selection History and Developments from the BSSS and BSCB1 Maize Populations[R]. Hallaner International Symposinm on Plant Breeding, CIMMYT, 2003.
- [31] Hagdorn S, Lamkey K R, Frisch M, et al. Molecular genetic diversity among progenitors and derived elite lines of BSSS and BSCB1 maize populations[J]. *Crop Sci.*, 2003, 43(2): 474-482.
- [32] Dudley J W. Linkage disequilibrium in crosses between Illinois maize strains divergently selected for protein percentage[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 1994, 87: 1016-1020.
- [33] Goldman I L, Rocheford T R, Dudley J W. Molecular Markers Associated with Maize Kernel Oil Concentration in An Illinois High-Protein X Illinois Low-Protein Cross[J]. *Crop Science*, 1994, 34(4): 908-915.
- [34] Eberhart S A. Regional Maize Diallels with U.S. and Semi-exotic Varieties[J]. *Crop Sci.*, 11, 1971, 11: 911-914.
- [35] Crossa J, Gardner C O. Introgression of an Exotic Germplasm for Improving an Adapted Maize Population[J]. *Crop Sci.*, 1987, 27(2): 187-190.
- [36] Michelini L A, Hallauer A R. Evaluation of Exotic and Adapted Maize (*Zea mays* L) Germplasm Crosses[J]. *MAYDICA*, 1993, 38(4): 275-282.
- [37] Smith J S C. Diversity of United States Hybrid Maize Germplasm: Isozymic and Chromatographic Evidence[J]. *Crop Sci.*, 1988, 28: 63-69.
- [38] Stuber C W. Use of Exotic Sources of Germplasm for Maize Improvement[A]. In O. DOLSTRA, P. MIEDEMA Editor(ed), Breeding of silage maize[M]. Wageningen: Center for Agricultural Publishing and Documentation, 1986.
- [39] Smith J S C, Duwick D N. Germplasm Collections and the Private Plant Breeder[A]. In, The Use of Plant Genetic Resources[M]. Cambridge Univ. Press., 1989.
- [40] Salhuana W, Jones Q, Sevilla R. The Latin American Maize Project: Model for Rescue and Use of Irreplaceable Germplasm[J]. *Diversity*, 1991, 7: 40-42.
- [41] Salhuana W, Sevilla R, Eberhart S. Latin American Maize Project (LAMP) Final Report[CM]. Johnston: Pioneer Hi-Bred Int., Inc. Special Publication., 1997.
- [42] Pollak L M. The History and Success of the Public-private Project On Germplasm Enhancement of Maize(Gem), 2002. <http://www.iastate.edu/~usda-gem>.
- [43] Salhuana W, Pollak L, Ferrer M, et al. Breeding Potential of Maize Accessions From Argentina, Chile, Usa, and Uruguay[J]. *Crop Sci*, 1998, 38(3): 866-872.
- [44] Johnson L A. Corn, production, processing, and utilization[A]. In, Handbook of Cereal Science and Technology[M]. New York: Marcel Dekker, Inc., 1991: 55-131.
- [45] Russell W A. Contribution of breeding to maize improvement in the United States, 1920s-1980s[J]. *Iowa State J. Res.*, 1986, 61: 5-34.
- [46] Jenkins M T. Maize breeding during the development and early years of hybrid maize[A]. In D. B. Walden Editor (ed), Maize breeding and genetics[M]. New York: John Wiley and Sons, 1978.