

玉米当代杂种优势研究回顾

史振声¹, 张喜华²

(1. 沈阳农业大学特种玉米研究所, 辽宁 沈阳 110161; 2. 辽宁省农业科学院玉米所, 辽宁 沈阳 110161)

摘要: 回顾了 20 世纪 70 年代以来, 国内外玉米当代杂种优势研究的历程, 总结和归纳了该研究领域的一些主要成果, 并对尚需进一步研究的问题做了探讨。

关键词: 玉米; 杂交当代; 杂种优势

中图分类号: S513.035.1

文献标识码: A

The Review of Heterosis Research on F_0 Generation in Corn

SHI Zhen-sheng¹, ZHANG Xi-hua²

(1. Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161;

2. Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Shenyang 110161, China)

Abstract: The article reviewed course of heterosis research of F_0 generation in corn, summarized and concluded some mainly achievement of the research field since 1970, and probed into for problem of continual study.

Key words: Corn; Cross F_0 generation; Heterosis

玉米是世界上杂种优势利用面积最大的植物, 其子粒即植物学上的果实或颖果由双受精而成。因此, 子粒发育阶段的杂种优势现象早就引起人们的兴趣。生产上玉米杂种优势的利用是杂交一代, 由杂交种子发育而成的植株阶段即植物学上的孢子体阶段, 一般用 F_1 表示。因此, 将子粒阶段的杂种优势称为当代杂种优势, 也将该世代称为 F_0 代。

事实上, 人们早就发现了父本花粉对果实形成的直接作用即花粉直感、当代显性和果实直感现象。只是研究早期仅作为杂交在子粒(果实)上的一种直接反应而已。

1930 年, Ashby 提出的“玉米生理性状的杂种优势”假说, 是对玉米当代杂种优势认识的真正开始。此后, 许多专家展开大量研究并证实了它的存在。20 世纪 70 年代, Kannenber 等用子粒大小相似或大小不同的杂交种或自交系杂交, 研究花粉对胚乳重、胚重和粒重的影响。20 世纪 80 年代, Pinter L. 和 Tsai C. L. 等对果实直感对玉米粒重、玉米胚乳干物质和

N 积累的影响做了大量研究。

在国内, 20 世纪 80 年代, 金慧芬、赵文耀、史振声和刘志勇等较早开始玉米当代杂种优势研究并就利用途径和方法进行探讨。20 世纪 90 年代, 宋同明、李元慧、史振声、张喜华、王建革、罗大刚、孟庆平、李凤海和李玉玲等进行了更加广泛和深入的研究。2000 年以后, 进行该研究的还有段民孝、王空军、王浩和孟庆平等。

1 研究的历史和进展

1.1 子粒性状研究

1.1.1 粒重

20 世纪 70 年代, Kannenberg 等研究表明, 子粒大小相似的杂交种之间杂交, 父本花粉对杂交当代的粒重没有影响; 而小粒×大粒时, 胚乳、胚和果实干重都高于母本自交。

在 1981 年, 赵文耀首次在国内公开发行人物上报道了他在 1977~1980 年的研究结果: 利用花粉直感原理将具有性状标记基因的父本花粉与母本花粉混合(即混合授粉法), 用 24 个自交系配制 31 个果穗, 结果显示: 杂交当代粒重比自交增加 17%; 5 个单交种为母本组配的双交和三交, 比自交粒重平均增加 8.8%。由此提出, 杂交比自交能更有效的利用母体植株的养分而表现出杂种优势。1982 年和

收稿日期: 2003-02-23

作者简介: 史振声(1954-), 男, 教授, 国务院政府特殊津贴获得者, 农业部中青年有突出贡献专家, 沈阳市优秀专家, 辽宁省先进青年科技工作者。从事玉米育种等研究工作。

Tel: 024-88421178(O) 88421224(H) 13804036545

E-mail: shi-zhensheng@yeah.net

1984 年在两个点,用相邻种植的 4 个单交种组配出正反交 8 个组合。结果显示:杂交去雄比姊妹交去雄单穗重增加 7.4%,杂交去雄比姊妹交不去雄穗重增加 14.9%,每穗结实粒数增加 7.7%,粒重增加 4.7%。认为杂交子粒因较强的生活力和对母体营养的高效利用提高了结实数和粒重。

1982~1984 年史振声等以甜、爆及普通玉米的自交系和普通玉米单交种为试材,用混合授粉法在同一果穗自交和杂交。同样证明了粒重当代杂种优势并发现同母异父的不同组合优势大小有差异:普通玉米单交的 2 个组合,粒重分别比母本自交增加 16.41%和 16.24%;甜玉米单交的 1 个组合,比母本自交增加 28.27%;沈单 5 号×H84 三交,比母本自交增加 4.30%;白鹤 43×黄硬粒(品种)比母本自交增加 13.82%;在以白甜自交系为母本与 3 个普通玉米自交系的杂交中,分别比母本自交增加 30.16%、22.24%和 20.9%,不同组合间有明显差异。提出:玉米 F_0 代粒重杂种优势现象对进一步解释杂交种幼苗期的杂种优势(为幼苗发育提供更多营养)和进一步丰富对农家种、综合种产量稳定性的解释有理论意义;利用玉米 F_0 代杂种优势可提高产量和营养物质含量以及利用 F_0 代预测 F_1 代杂种优势的设想。

1985~1986 年史振声用混合授粉法,以糯玉米品种为母本与 H84、黄硬粒、黄甜、白甜自交系杂交,粉质玉米×甜玉米,普通玉米单交种×单交种。结果 6 个组合的杂交当代粒重均比母本自交显著增加,因基因型不同而异,增加幅度为 5.5%~26.9%。

1983 年和 1984 年 Pinter L. 利用 4 个单交种试验(1987)。结果表明:子粒大小不同的单交种之间杂交,父本花粉对粒重有显著影响。在两组小粒单交种×大粒单交种中,杂交比母本自交粒重增加了 5.2%和 5.3%;而两组小粒单交种×大粒单交种,粒重分别比自交减少了 2.1%和 2.5%;子粒大小相似的单交种之间杂交则无效果。试验还表明,异花授粉对穗行数、行粒数和穗长无显著影响。

1986 年和 1987 年 Tsai C. L. 等用单交种配制 2 个杂交组合。结果表明:有 1 个组合杂交比姊妹交粒重增加 14.23%;另一组合则差异不大,杂交比姊妹交减少 0.6%,表现出基因型的特异性。

1986~1987 年宋同明等用普通玉米与高油玉米自交系杂交也证明, F_1 (杂交当代)粒重的杂种优势也十分明显,杂交子粒显著地重于母本自交和双亲均值。但在单交种×单交种的单穗子粒产量上,低油×高油时比母本自交略有降低,高油×低油时则略

有提高,未达显著水平。

1992 年李元慧等报道,用混合授粉法共测定 53 个组合的 219 个果穗,除 6 个组合(其中有两个是用杂交种作亲本)28 个果穗没有优势或略有负优势外,其余均有不同程度的杂种优势。由此说明 F_1 种胚期杂种优势不仅广泛存在,而且稳定可靠,大多数达 1%或 5%显著水平。不同组合间优势大小有明显差异,反映出种胚期杂种优势与亲本配合力之间存在相关性。

1995 年史振声等用单交种×单交种、单交种×自交系、自交系×自交系的 7 个组合,对授粉后 30~40 d 杂交当代的粒重与自交比较,证明此期就已经表现出当代杂种优势,尽管增幅较小。

1994~1995 年孟庆平等用 9 个玉米单交种,以高矮不同的两个单交种与小麦间种的立体栽培方式,对人工自交、姊妹交和自由授粉的果穗进行测定分析。结论是:杂交的穗粒数比自由授粉者增加 6.95%,比姊妹交增加 12.80%;两组试验中,杂交比自由授粉和自交百粒重分别增加 9.88%和 10.23%,8.81%和 15.3%;杂交比姊妹交和自交的穗粒重分别增加 4.26%和 19.31%。

1997 年李玉玲用普通玉米自交系配制的 2 个组合及用爆裂玉米自交系配制的组合研究也证实其粒重均存在当代杂种优势。父本粒重小于母本时,当代粒重超过双亲;反之介于双亲之间。

1998 年段民孝等用普通玉米自交系和高油玉米自交系、普通玉米单交种和高油玉米单交种配制的大量组合研究证明,当代粒重均存在杂种优势,自交系间杂交有 88.0%的组合比母本自交增加 8.44%~11.46%;单交种之间杂交有 88.3%的杂交组合比母本自交增加 2.97%~4.68%,平均 3.80%。同时也指出:不同组合的优势大小有差异,高油玉米为父本的粒重较低。

2001 年王浩等报道,自交系之间杂交有当代优势。用混合授粉法配制 135 个果穗,比母本自交粒重增加 16.9%;子粒大小不同的组合试验也证实小粒×大粒时粒重增加幅度更大。

1.1.2 胚的大小和重量

早在 1932 年 Ashby 就指出,玉米杂交当代子粒较自交有较大的胚。

1981 年金慧芬等以 10 个杂交组合及亲本自交系为试材,就萌发期杂交子粒种胚的大小、细胞数目、RNA、DNA 和全氮含量进行研究。结果表明:有 7 个组合的胚重高于双亲,3 个组合的胚重与胚重大

的亲本相同;对 8 个组合及双亲自交系的测定表明,杂种胚的细胞数目都高于双亲。

1986~1987 年宋同明等以高油(大胚)和普通玉米(小胚)自交系为试材进行研究。结果显示:小胚(低油)×大胚(高油)时,当代胚重大大高于小胚母本自交并高于双亲平均值;大胚×小胚时,与大胚母本相当;正反交平均值都高于双亲平均值,显示出偏母遗传特征。

1.1.3 子粒体积

1985~1986 年史振声以同类型及不同类型的自交系、单交种和品种为试材,用混合授粉法配制 6 个试验组。结果表明:所有组合杂交当代的子粒体积均比自交显著增加,幅度为 7.16%~21.1%。

1994 年王建革等以 4 个自交系,采用分别授粉方式配制 6 个组合。结果显示:3 个组合的子粒体积比自交显著增加,且不同组合之间有差异,另 3 个组合则无显著增加。

1.2 子粒物质含量的变化

1981 年金慧芬研究表明,萌发期杂交子粒的种胚 RNA 和 DNA 含量都高于双亲;胚的全氮含量在所测定的 9 个组合及双亲中,有 8 个高于双亲,有一个低于父本但高于母本。

1985~1986 年,史振声用高赖氨酸玉米、甜玉米、普通玉米和糯玉米不同类型自交系在同一果穗上配制自交和杂交。结果表明:普通玉米×高赖氨酸玉米,比母本自交全子粒赖氨酸含量提高 38.9%;普通玉米×超甜玉米,比母本自交可溶性糖含量提高 138.4%;高赖氨酸玉米×普通玉米比母本自交的赖氨酸含量降低 34.9%;其它 6 组赖氨酸和可溶性糖含量不同的自交系间杂交,也比母本自交发生了显著变化。该试验验证了此前提出的利用 F_0 代杂种优势可提高营养物质含量的设想。

1986 年和 1987 年 Tsai C. L. 等以单交种配制的两个组合的研究表明:有一个组合杂交当代子粒蛋白质含量比姊妹交增加 19.8%;而另一组合仅增加 1.0%,即无明显变化,表现出基因型的特异性。进一步分析表明,增加的蛋白质多为醇溶性蛋白。

1986~1987 年宋同明等以普通玉米、高油玉米自交系、单交种为材料,研究父本花粉对当代子粒含油量、胚含油量、胚重、蛋白质含量的遗传效应。结果无论是低油×高油,还是高油×低油,当代子粒含油量都介于两亲本之间。高油×低油时含油量低于母本自交,而低油×高油时含油量较母本自交明显增加,有偏母遗传效果;胚的含油量,高油与低油无论

正反交均介于双亲之间,表现出加性遗传方式;蛋白质和赖氨酸含量也与油分含量的结果基本一致。

1.3 生理生化研究

1986 年和 1987 年 Tsai C. L. 等对单交种×单交种的两个组合授粉后直至 60 d 的地上部分干重和 N 积累研究表明:授粉后 60 d,一个组合杂交比姊妹交地上部分干重增加 14.8%,N 积累增加 16.0%;灌浆期,杂交比姊妹交地上干重增加 24%以上,N 积累增加 44%以上;姊妹交子粒干物质和 N 积累活动在授粉后 45 d 结束,而杂交则持续到 50~55 d;杂交子粒黑层的形成比姊妹交晚 10 d。而另一组合则没有变化,存在杂交组合的特异性。认为杂交子粒额外的物质积累源于营养器官同化物和 N 的积累,而不是营养分配效率的改善。子粒干重和 N 积累的增加不是由于子粒生产效率的提高,而是延长灌浆时间的结果。

1993 年张喜华、史振声以两组普通玉米为试材,A 组为 77922×E28 及双亲自交,B 组为 E28×5003 及双亲自交。对授粉后 25 天母体植株叶片做过氧化物酶酶谱和叶绿素含量分析。结果发现:杂交当代母体植株的酶谱与双亲截然不同,表现酶带增加,迁移率和活性不同;两组的叶片叶绿素含量分别比自交提高 12.3%和 3.19%,比双亲均值增加 6.12%和 6.11%,且比高含量亲本也有所增加。叶绿素含量增加的幅度与双亲叶绿素含量的相对高低有关。高含量作父本时增幅较大。提出:当代子粒基因对母体的生理代谢起作用,并通过调节母体植株代谢最终在子粒上表现出杂种优势。从生理角度讲,杂交当代优良的基因型可起到开源、畅流和扩库作用。应库需求量的增加,同化能力和源的活动力增强。

1995 年史振声、李凤海等用 21 个自交系配制 21 个组合,对杂交当代母体植株生理指标进行研究。结果表明:①杂交植株的叶绿素含量较母本自交有明显不同,进一步证实了 1993 年的试验结果,并出现三种趋势:当高×低时,叶绿素含量高于双亲平均值但低于母本;当低×高时,显著高于母本且增幅较大;双亲含量接近的也有显著高于母本的现象。②对过氧化物酶的分析进一步验证了 1993 年的试验结果,所试的 W58×E28 等 10 个组合,酶谱和酶活性都较母本自交发生显著变化。③测定的 6 个组合,脂酶分别出现了父本带、杂交带和活性增强现象。④研究还发现,在授粉后 20 d,除掉果穗 10 d 后母体叶片的同工酶反应依然存在。因此,杂交当代子粒对母体植株生理活动的反馈作用不是暂时的而是较长

久的。这暗示着杂交当代植株物质合成的增加并不完全是库容的增大。⑤将授粉 50 d 和 45 d 的未成熟的果穗采下,在离体后给予适宜条件,在切断源的情况下继续进行生理活动直至停止。结果发现,同一果穗上的杂交粒粒重和子粒体积大大高于自交粒。普通玉米组合 478×沈白、甜玉米组合沈 831×沈 49,杂交分别比自交增重 29.64%和 35.17%,子粒体积分别增加 31.67%和 22.23%。该结果远远高于成熟子粒增加的幅度。认为这可能暗示杂交子粒对营养器官中贮藏物质转化和再利用比自交有更强的竞争力,也意味着在库不成为限制因子的情况下,杂合基因型对流的调节能力和物质贮藏能力优于自交。

1.4 当代杂种优势与 F_1 杂种优势关系研究

1985 年史振声提出利用 F_0 预测 F_1 代杂种优势的可能性。1985~1986 年用白鹤 43×沈农 171、白鹤 43×H84 及白鹤 43×黄硬粒试验,发现不同组合的杂交当代优势大小存在差异。 F_0 粒重的增加幅度与 F_1 代小区产量高低有相关性。

1992 年李元慧等的研究结果也表明,凡种胚期优势高的组合,其由子粒长出的植株在单株生产力和株高上也表现出较高的杂种优势,呈正相关。进一步用杂交当代粒重杂种优势估测自交系的一般配合力的试验认为,用糊粉层紫色的杂交种作测验种对估计自交系的一般配合力是有效可行的。

2 当代杂种优势的应用

1977~1980 年赵文耀提出玉米当代杂种优势可以利用,即将两个亲缘关系不同的单交种间种或混种,可利用玉米从受精到子粒成熟期的杂种优势。并进一步解释玉米去雄增产的另外原因是去雄后的异交作用。1982~1983 年以单交种间杂交试验表明,正反交的单穗重增幅不同。提出:将具有胚胎优势、株高和生育期近似的两个单交种等量种子混合播种或 1:1 间种可增产。

史振声通过 1982~1984 年的试验提出:基因型不同,有当代优势的两个或多品种混种或间种可作为玉米 F_0 代杂种优势利用的可能途径。并首次提出:如果某种营养物质含量由显性基因控制,则高低不同的品种间种并对低含量品种去雄,可利用显性或主效基因使低含量品种的营养成分提高。

1987 年 Pinter L. 提出,在大田生产中,将雄性不育的小粒品种作母本,利用父本花粉增加粒重的作用和不育系的节能作用,可作为提高杂交种产量的另一种可能途径。

1985~1987 年,史振声利用 6 个基因型不同的

单交种构建成 A(两品种)、B(两品种)、C(3 品种)三个等量混播群体,以单种为对照,对产量和主要性状进行研究。结果显示:A、C 组比预测产量(两品种单种的均值)分别提高 11.25%和 10.87%,同时也比高产品种单种增加 8.3%和 5.6%,达显著水平;B 组与预测产量差异不显著,比高产品种单种减产 9.4%,达到显著水平。对产量构成因素分析表明,主要是穗粒数、粒重和穗粒重的增加。认为增产原理主要在于新群体的合理结构、稳定的抗逆性、广泛的适应性和当代杂种优势,前 3 个是增产的主要原因。并提出除品种间血缘关系以外,合理的混合群体应符合三个条件:即一致的生育期,合理的株高差,高秆品种较高的增产潜力。经后来进一步完善,1994 年形成了一套完整的玉米不同品种的混、间种植技术专利。

1998 年宋同明提出,普通玉米高油化的“三利用”。即细胞质雄花不育单交种与高油玉米授粉者混种,实现再杂交,避免单交种近亲繁殖引起的子粒衰退作用,并充分利用雄性不育的增产作用,加上油分基因的花粉直感效应对含油量的提高和品质的改进。

1996 年和 1999 年王空军等用高油玉米单交种给普通玉米单交种授粉,在所试验的 20 个组合中有 11 个组合增产,最高的增产 13.7%。供试的 5 个组合平均含油量提高 1.98 个百分点,蛋白质含量也有不同程度的提高。筛选出提高产量和品质的最佳组合,其中单位面积产量增加最多的达 13.7%,单位面积积油产量比普通玉米增产最多的达 74%。

2001 年王浩等以 4 个黄粒玉米单交种为试材(具体种植方式、方法不详),用非混合授粉法配制 6 个当代杂交组合,杂交比姊妹交平均穗粒重增加 15.2%。在 6 个品种大面积相邻种植中测定,间种比清种穗粒重增产达 10%。认为是利用胚胎后阶段杂种优势的基础上,又利用第 2 代胚胎阶段杂种优势的结果。指出基因型不同的杂种间、混种,可育和不育杂交种间、混种,株高不同的玉米及小麦间种都可成为杂种优势利用的方式。

孟庆平等(2002)用 9 个单交种组成 7 组,在两个高矮不同单交种与小麦以 3:1 行比间种条件下试验(中间 1 行高秆,两边行矮秆),用非混合授粉法授粉。结果杂交比自交平均增产 17.9%,粒重增加 15.4%,穗粒重增加 18.0%,穗粒数增加 11.6%。

3 问题与讨论

3.1 关于玉米当代杂种优势的表现

通过大量研究结果的相互佐证,对玉米当代杂

种优势问题已经形成一些一致性的结论,认为当代杂种优势是普遍存在的,主要表现在以下几个方面:

(1)粒重优势普遍存在。自交系间的杂交其优势最强,增幅最大,一般在 15%以上。单交种之间杂交是在 F_1 基础上的再杂交,优势较小,一般认为不超过 5%。有些数据增幅较大可能与试验设计有关,如高矮秆不同品种相邻种植、去雄等造成的株高优势或间作等栽培方式造成的群体结构改变等。不同组合之间优势大小有明显差异,存在基因型的特异性。

(2)子粒体积、胚的大小、胚重同样存在当代杂种优势,但子粒体积的增加幅度远不如粒重。

(3)子粒物质含量发生明显变化。DNA、RNA、赖氨酸、糖、蛋白质和脂肪等物质含量受父本花粉的影响显著增加或减少,依组合、组配方式不同和父、母本含量的相对高低而异。

(4)杂交引起母体植株的生理生化变化。在杂交当代子粒基因的控制下,当代母体的植株叶绿素含量、过氧化物酶、脂酶、植株干重、植株的 N 积累较自交植株发生明显变化。杂交当代子粒基因型对母体植株的生理代谢和生化活动有调节作用。

(5) F_0 代与 F_1 杂种优势有关。杂交当代与杂种一代之间存在相关关系,在一定程度上可以利用当代杂种优势预测自交系的配合力或 F_1 代杂种优势。

3.2 关于当代杂种优势的利用

玉米当代杂种优势能否利用一直是倍受关注的问题,主要集中在产量、营养含量和杂种优势的利用,同时也涉及到雄性不育的利用。

3.2.1 粒重优势的利用

对粒重优势利用的诸多研究中,不同研究的结果和结论差异很大。分析原因,可能与试验设计和试验方法有关。比较一致的结论是:单交种之间的杂交,当代粒重的增幅较小,即使是在小粒×大粒的杂交中并实现 100%的杂交,增加的幅度一般也不超过 5%。至于杂交是否引起穗粒数增加,现有研究还没有充分的证据。因此,再减去一定比例的父本,粒重的平均增加幅度仅在 2%左右。所以说真正的粒重优势在大田生产中增产作用是很有限制的。

有研究结果认为,在大田生产中利用当代杂种优势可大幅度提高产量,即不同品种混种或间种,并且出现一些增产 10%以上的试验结果。而另外一些研究认为,该方式能大幅度增产的主要原因并不是当代杂种优势的作用,而是新型的立体栽培方式(如间、混、间套种)构成的良好群体结构、去雄产生的空间优势、合成群体的良好适应性和抗逆性等使得粒

重、穗粒数、穗粒重甚至单位穗数的增加而最终增产。

3.2.2 营养含量优势的利用

研究证明,根据某种营养物质的遗传规律,利用高含量品种作父本可提高子粒营养。从理论上讲,如果品种搭配得当,栽培方式合理,在粮食不减产的情况下可以作为增产、增收、增效的生产技术。

3.2.3 杂种优势预测问题

已经证明,不同基因型的 F_0 代组合其粒重存在差异且与 F_1 代产量相关。也有研究证明,可通过 F_0 代粒重优势估计自交系的一般配合力,但是能否预测 F_1 代杂种优势(特别是对产量的预测)尚需要进一步研究。因为在育种实践中,入选品种的子粒产量增幅一般仅在 5%~10%,如此小的差异是否能在 F_0 代通过粒重预测还难以确定。

3.2.4 其他

对杂交当代的粒重、子粒体积、养分含量的遗传研究,杂交当代子粒和母体植株代谢生理生化研究还需要进一步深入,对当代杂种优势的利用等问题仍需进一步探讨。

参考文献:

- [1] 秦泰辰. 杂种优势利用原理和方法[M]. 南京:江苏科学技术出版社,1981.
- [2] 金慧芬. 玉米杂种优势与种子萌发时的 RNA、DNA 含量的相关性[J]. 遗传学报,1981.
- [3] 赵文耀. 关于玉米从受精到子粒成熟有无杂种优势的探讨[J]. 辽宁农业科学,1981,(6):48-51.
- [4] 赵文耀. 玉米胚胎阶段杂种优势的利用初探[J]. 辽宁农业科学,1984,(5):5-8.
- [5] 史振声. 关于玉米 F_0 代杂种优势理论与实践的探讨[J]. 辽宁农业科学,1985,(3):26-29.
- [6] 赵文耀. 玉米胚胎阶段杂种优势在生产上的应用[J]. 辽宁农业科学,1986,(2):35-37.
- [7] 史振声. 关于玉米 F_0 代杂种优势理论与实践的探讨(续)[J]. 辽宁农业科学,1987,(4):31-33.
- [8] Pinter L, et al. 果实直感对玉米粒重的影响[J]. 国外农学-杂粮作物,1988,(6):9-11.
- [9] 史振声. 多个玉米单交种等量混播与单种的产量比较和主要性状分析[J]. 种子,1989,(1):35-38.
- [10] 宋同明,等. 玉米含油量基因对高油与低油玉米互交当代子粒的遗传效应[J]. 北京农业大学学报,1991,17(1):15-22.
- [11] Tsai C L. 受异花授粉饰变的玉米胚乳的干物质和 N 素积累[J]. 国外农学-杂粮作物,1991,(3):16-20.
- [12] 李元慧,等. 玉米种胚杂种优势及其应用研究[J]. 山东农业科学,1992,(2):8-11.
- [13] 张喜华,史振声. 玉米杂交 F_0 代的生化分析[J]. 沈阳农业大学学报,1994,25(2):145-148.
- [14] 王建革,等. 玉米自交系杂交当代子粒体积增大现象的研究[J]. 玉米科学,1996,4(3):11-14.

(上接第 7 页)

- [15] 史振声,等.玉米杂交当代的生理反应[J].玉米科学,1996,4(4):25-29.
- [16] 罗大刚.玉米果皮与胚直感现象的遗传研究[J].玉米科学,1997,5(3):4-6.
- [17] 孟庆平,等.玉米立体栽培中当代杂种优势利用的初探[J].玉米科学,1997,5(3):43-45.
- [18] 宋同明,等.雄花不育、单交种再杂交、花粉直感与高产优质高油玉米生产[A].全国作物育种学术讨论会论文集[C].北京:中国农业出版社,1998.216-221.
- [19] 李凤海.杂交当代玉米子粒增重现象研究初报[J].国外农学-杂粮作物,1998,18(5):35-36.
- [20] 李玉玲,等.玉米杂交当代子粒灌浆特性的研究[J].河南农业大

学学报,1999,(2):106-109.

- [21] 段民孝,等.用遗传标记混合花粉估计玉米当代杂种优势和油分花粉直感效应[J].中国农业大学学报,2000,5(3):45-50.
- [22] 王空军,等.高油玉米花粉直感等遗传效应对普通玉米产量及品质的影响[J].玉米科学,2000,8(4):9-11.
- [23] 段民孝,等.玉米三种遗传效应研究与技术集成[J].玉米科学,2001,9(1):6-8.
- [24] 王浩,等.玉米种子杂种优势的利用[J].现代农业,2001,(11):21-23.
- [25] 廖琴,等.中国玉米科技论坛[M].北京:中国农业出版社,2001.201-213.
- [26] 孟庆平,等.玉米品种间当代杂种优势测试和利用的初探[J].玉米科学,2002,10(增刊):14-15.