

当代科技重要著作·农业领域

绿色革命丛书

THEORY AND PRACTICE
OF TWO-LINE HYBRID
WHEAT

两系杂交小麦 理论与实践

THEORY AND PRACTICE
OF TWO-LINE HYBRID
WHEAT

THEORY AND PRACTICE
OF TWO-LINE HYBRID
WHEAT

● 何觉民等著
湖南科学技术出版社



THEORY AND PRACTICE OF TWO-LINE HYBRID WHEAT

THEORY AND PRACTICE
OF TWO-LINE HYBRID WHEAT

● 绿色革命丛书

两系杂交小麦理论与实践

何觉民 戴君惕 周美兰 张海清著

湖南科学技术出版社

湘新登字004号

绿色革命丛书

两系杂交小麦理论与实践

何觉民等著

责任编辑：熊穆葛

出学大业京北，望望已愿同，望抵——袁两麦小特来，能生疑为黄，1

湖南科学技术出版社出版发行 0001，林建

(长沙市展览馆路8号)

湖南省新华书店经销

湖南省新华印刷二厂印刷

(印装质量问题请直接与本厂联系)

*

1993年6月第1版第1次印刷

开本: 850×1168毫米 1/32 印张: 5.125 插页: 5 字数: 114,000

印数: (平) 1—300(精) 1—1,000

ISBN 7-5357-1152-9

(精装) S·166 定价: 7.50元

ISBN 7-5357-1153-7

S·167 定价: 5.20元

地科120-80.81

序

我国和全世界可耕地面积愈来愈小，人口增长却愈来愈快，人类对粮食的需求有增无减，迫切要求大幅度提高单产，以满足人口日益增长的需求。各种作物的杂种优势利用正是提高单产最有效的途径，本世纪20年代以来，首先在杂交玉米上取得突破，其后在其他作物上(如高粱、烟草、水稻等)得到应用。杂种优势利用已成为农业生产上划时代的增产技术，并将继续向广度、深度发展。

小麦杂种优势利用的研究，虽起步较早，国外在50年代，我国在60年代才开始进行雄性不育系的研究。各国对这一世界最大作物的增产技术研究，已投入了大量人力、物力和资金，经几十年的努力，虽已取得了不少重要成果，如获得了T型不育系。但由于该不育系其恢复源较狭，而未能培育出大面积生产用的杂交种子，致使这一蕴藏着巨大增产潜力的技术未能发挥其增产效益。

近年来，湖南农学院从小偃麦、栽培二粒小麦与普通小麦的杂交后代及带有远缘血统的“贵农14”后代中发现和选育到一系列光温敏感型不育系。这些不育系，通过调整播种期，可进行不育系繁殖和生产杂交种子，且表现育性稳定。这些不育系及其杂种在田间表现出良好的农艺性状，和对白粉病、赤霉病的多抗性，具有较大的增产潜力。经专家鉴定认为，小麦光温敏不育材料的发现及其优良不育系的选育属国内外首创，为我国运用两系法配制杂交小麦，利用杂种优势开拓了新途径，在小麦育种研究上是一个突破，可称为农

业史上的又一“绿色革命”。

以中青年科学工作者为主组成的湖南农学院杂交小麦课题组，为了探明两系法利用小麦杂种优势的理论与技术，几年来对已掌握的不育材料的育性稳定性、育性转换的光温生态机制、异交结实性及杂种优势等方面，进行了全面深入细致的试验研究，取得了大量准确可靠的第一手资料，引起了国内外农业科技工作者的极大关注。

本书全面介绍了杂交小麦和两系杂交作物的研究概况，详细论述了生态遗传型雄性不育现象，小麦光温敏感型不育系的发现与培育，两系法小麦杂种优势的表现和利用，两系法杂交小麦的制种技术和高产栽培措施等。其内容丰富，文字简练，既阐明科学理论又详细介绍应用技术，是一本具有较高水平的两系法杂交小麦研究专著，可作为高中中等农业

院校师生的参考教材及农业科研和生产单位专业人员的参考书籍。由于两系法杂交小麦的研究工作只是刚刚起步，研究

人员不多，本书必然存在不少缺点和不足，相信读者对此是能够谅解的。由于时间仓促，本书难免有疏漏之处，恳请

读者批评指正。本书在编写过程中，得到了许多同志的帮助，特别是

盛承师

1992年10月

湖南农学院杂交小麦课题组，为了探明两系法利用小麦杂种优势的理论与技术，几年来对已掌握的不育材料的育性稳定性、育性转换的光温生态机制、异交结实性及杂种优势等方面，进行了全面深入细致的试验研究，取得了大量准确可靠的第一手资料，引起了国内外农业科技工作者的极大关注。

目 录

第一章 杂交小麦研究概况	(1)
第一节 产生杂交小麦的途径.....	(1)
第二节 T 型不育系的选育和研究进展.....	(6)
第三节 其它小麦细胞质不育系的研究.....	(18)
第四节 小麦细胞核雄性不育系的研究.....	(29)
第二章 雄性不育现象和生态遗传型雄性不育	(33)
第一节 雄性不育现象的多型性.....	(33)
第二节 雄性不育性的遗传控制.....	(37)
第三节 环境对雄性不育性的影响和生态遗传型雄性不育.....	(45)
第三章 生态遗传雄性不育两系杂交作物	(55)
第一节 生态遗传雄性不育两系杂种的概念.....	(55)
第二节 两系杂交作物的研究现状.....	(56)
第三节 选择生态遗传雄性不育作物的方法.....	(60)
第四节 作物光温敏核不育系的标准及鉴定方法.....	(69)
第五节 两系杂交作物组合筛选.....	(71)
第六节 两系杂交作物的主要问题及其解决途径.....	(76)
第四章 光温敏不育小麦的发现、培育与研究	(81)
第一节 光温敏感型不育小麦的发现与培育.....	(81)
第二节 不育小麦的育性稳定性与异交结实性.....	(83)
第三节 光温敏不育小麦的光周期特性.....	(85)
第四节 光温敏不育小麦育性转换的生态机制.....	(88)
第五节 选育光敏(光温敏)不育小麦的方法.....	(92)

第一章 杂交小麦研究概况

小麦，象其它自花授粉作物一样，也存在着明显的杂种优势。早在1919年，Freeman 就描述了杂交小麦的优势和生产能力的大小。本世纪50年代以来，随着各种小麦雄性不育材料的发现，杂交小麦的研究在国内外均备受重视并取得了较大的进展，但大规模应用于生产尚有一定距离。本章主要概述“三系”法利用小麦杂种优势的研究情况，这些工作也正是两系法利用小麦杂种优势研究的基础。

第一节 产生杂交小麦的途径

产生杂种小麦的途径可以概括地归纳为五种类型：三系法（CMS体系）、化学杀雄法、核系统、核质杂种和二系法。

一、三系法

三系法，即利用细胞质雄性不育系（CMS）、雄性不育保持系和雄性恢复系进行杂种小麦生产的方法（图1—1）。细胞质雄性不育性主要是通过小麦与异种属间的核置换而产生的，其中具有提莫非维（*T. timopheevi*）细胞质的T型不育系是杂种小麦的研究利用中用得最广泛而全面的。但是，其它许多导致雄性不育的细胞质也已经从小麦的野生近缘种属导入了小麦。据报道，目前通过小麦与其近缘种属间的杂交和置换回交所得到的各种类型的小麦雄性不育系至少有70种以上。育性恢复基因基本上来自不育胞质的供体材料，也存在于其亲缘物种和普通小麦中。目前已发现可能比T型不育系较有优越性的其它胞质体系，如具有粘果山羊草

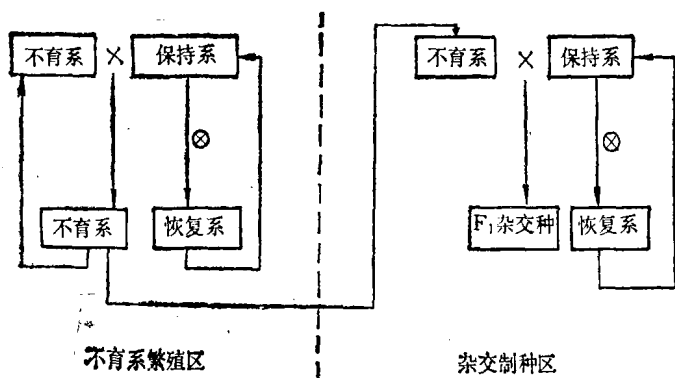


图1—1 三系法生产小麦杂交种示意图

(*Ae. kotschyi*)细胞质的K型1B/1R易位不育系,和具有偏凸山羊草(*Ae. ventricosa*)或易变山羊草(*Ae. variabilis*)细胞质的V型不育系等。

二、化学杀雄法

化学杀雄杂交的途径不需要不育系和恢复系,只需要具有不同遗传背景的两亲本就可望得到最大的优势效应(图1—2)。化学

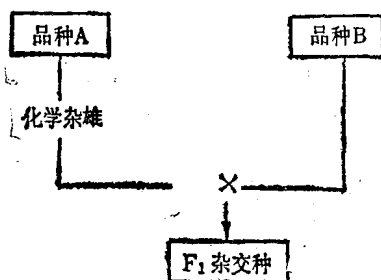


图1—2 化学杀雄法生产小麦杂交种示意图

杀雄途径可以随意选配组合,但是所用的药剂必须对多种基因型都有效,而且彻底,以便不断更新组合,并保证杂种纯度。如果需要几年的时间来测定一个新品系的合适剂量,那么其应用价值就降低了。理想的化学杀雄剂应该具备以下特点:

1. 能诱导完全或近于完全的雄性不育,而不影响其雌花的育性;

2. 具有较为灵活的用药剂量和时期;
3. 与基因型和(或)环境的互作效应小;
4. 无药害、无残毒, 使用安全、价格低廉等。

从目前的研究和应用效果来看, 较好的小麦化学杀雄剂主要有乙烯利、WL84811、HYBREX和LY195259。

三、核系统

利用核基因导致的雄性不育性生产杂种小麦的主要困难是核不育系难于保持, 其后代出现育性分离, 难于得到纯系不育系。经过多年的广泛研究, 现已采用和提出了几种方式获得纯系核不育系。下面介绍的是一些较好的方式。

1. 利用标志性状识别不育系

Driscoll(1972, 1981, 1983, 1985)设计了一种XYZ体系, 以利用位于4A染色体短臂上的隐性雄性不育基因生产杂种小麦。这一系统的三要素为: Z系是正常二体雄性不育系, 一般正常普通小麦都可恢复其育性; X系是特殊四体恢复系, 除了具有Z系全套染色体及不育基因外, 还外加了一对带有显性恢复基因及其连锁的毛穗轴基因的染色体, X系自交后代仍是X系; Y系是特殊三体保持系, 即在Z系的基础上再外加一条带有显性恢复基因及其连锁标志基因的染色体, 它是X系与Z系的杂交后代。Y系的自交后代中有75%的Z系和25%的具有毛穗轴的Y系。根据毛穗轴特征拔除Y系, 即可获得大量一致的核不育系(Z系)。利用XYZ体系生产杂种小麦的程序如图1—3。

1985年, Driscoll对原来的系统作了改进, 修改后的新体系省去了X系, 直接利用Y系(单体附加系)的自交后代作Z系的保持系。

在此基础上, 我国学者黄寿松等(1991)已将种子蓝粒标记基因导入隐性核不育材料, 选育出蓝标型雄性不育系及其保持系。孙善澄等(1986)也将蓝粒标记基因导入了太谷显性核不育材料。这样, 通过种子颜色即可将可育与不育种子分开, 从而得到纯不育系用于杂交种子生产(图1—4)。

2. 核不育的化学保持

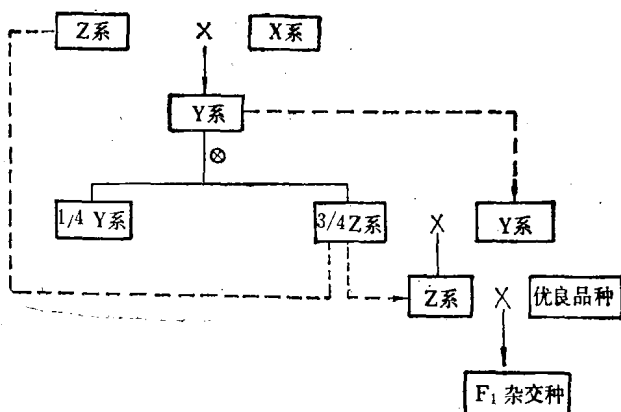


图1—3 利用XYZ体系生产小麦杂交种示意图

.....→ 表示循环用于繁殖或制种

几乎在化学杀雄剂研究利用的同时，国内外许多研究者就开始探索利用某种化学药剂以诱导核不育恢复可育（生理性可育），实现核不育材料的化学保持。

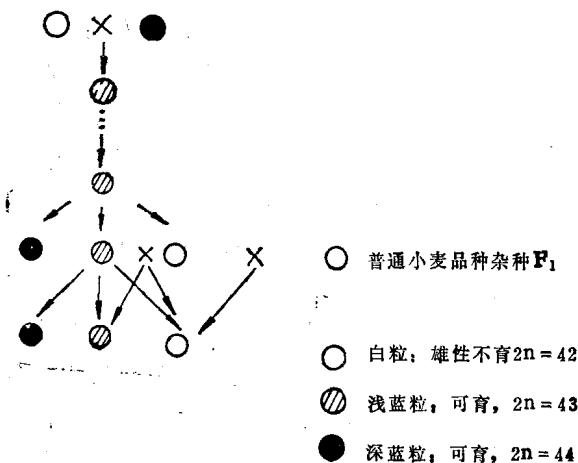


图1—4 蓝标型雄性不育、保持系生产小麦杂交种示意图

化学复育至少有三方面的特点：①由于这类化学药剂只是用于繁殖母本不育系种子，因而无需100%的有效。象小麦这类作物，可能仅诱导部分花粉可育就有明显的经济利用价值。当然，药剂

的有效性愈高，或用药次数愈多，所产生的种子就愈多；②生产出的种子即为100%的不育系原种，十分可靠；③这种药剂不必用于杂交种生产圃，因此可以适当降低其用药剂量，从而减轻对作物的药害及对环境的污染等。一旦生产出足够的母本不育系种子，即可采用常规的杂交种生产程序制种。

四、两系法

何觉民等从小麦远缘杂交后代中选育出短日低温敏感型雄性不育两用系，这种材料在短日低温条件下表现彻底的雄性不育，可用于制种；在长日适温条件下雄性可育，可用于不育系繁殖(图1—5)。几乎所有正常普通小麦品种都是这种不育系的恢复系。因此，选配优良组合十分方便。

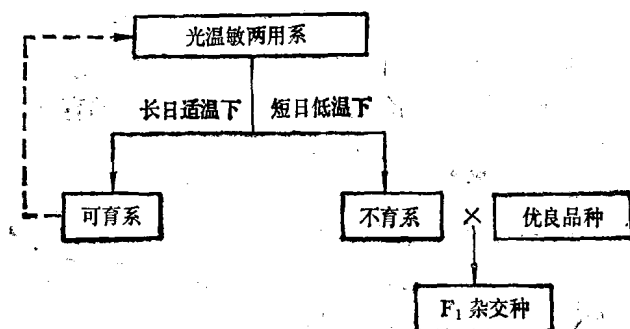


图1—5 利用光温敏两用系生产小麦杂交种示意图

重庆市农科所从具有栽培二粒小麦血缘后代和普通小麦复合杂交后代中选育出了温光敏感型雄性不育两用系C86S和C49S。这种材料在永川正季播种(11月初—11月中)表现雄性不育，可进行制种。而推迟播种(12月初)恢复可育，可进行繁殖。

五、核质杂种

如果将一个物种的细胞核移植到另一个不同物种的细胞质里，则所形成的杂种称为核质杂种。它的性状形成是来自不同物种的细胞核和细胞质等因素共同作用的结果。

核质杂种一般采用置换回交的方法获得。以细胞质亲本作母本，核亲本作父本进行杂交，得到的 F_1 及以后回交得到的杂种作

母体，连续用核亲本进行回交，使得原始母本的染色体完全被核亲本染色体置换掉，就可以获得核质杂种。

小麦核质杂种的研究已受到育种家们的重视。已经发现的小麦、山羊草两属细胞质基因的遗传变异，是育种上宝贵的遗传资源。其中节节麦细胞质最令人感兴趣。木原均(1973)发现，节节麦细胞质与普通小麦核组合成的核质杂种，没有出现细胞质不良效应。有些具有节节麦细胞质的品系，还表现早熟、抗病，蛋白质含量高和高产，有的核质杂种产量高出对照20%。

卵圆山羊草细胞质是另一种有利用前途的胞质。杨天章(1985)指出，在卵圆山羊草细胞质背景下，大多数所测性状如株高、抗倒伏、每穗小穗数、每穗粒数、每穗粒重等都有明显的优势。并发现恢复系 R113可以完全恢复卵圆山羊草细胞质的雄性不育性。常昉等(1980)也发现，如果品种选择适当，就可完全克服卵圆山羊草细胞质引起的不育性，产生正常水平的育性，并表现出一定的生长优势和抗病优势。

由于当前世界上的主要栽培小麦都属同一细胞质类型，对病原菌侵入具有极大的遗传脆弱性，利用异源细胞质效应，核质互作可能创造出当今迫切需要的重要病害的抗原。中国科学院遗传研究所证明，具有偏凸山羊草细胞质和粗厚山羊草细胞质的小麦核质杂种对赤霉病有较强的抗性。徐以瑜等(1987)也报告无芒山羊草和拟斯卑尔脱山羊草抗白粉病性突出，而无芒山羊草和离果山羊草抗赤霉病性较突出。

核质杂种优势的利用兼有雄性不育杂种优势利用和纯系育种两种育种方法的优点，选育成功后不需要年年制种而稳定地保持其杂种优势，因此有着广阔的利用前景。

第二节 T型不育系的选育和研究进展

雄性不育系的选育是生产上应用杂交小麦的前提。1951年木原均首先报道，将普通小麦的细胞核导入尾状山羊草 (*Aegilops*

caudata L.) 的细胞质中获得了普通小麦的雄性不育材料。但因细胞质引起雌蕊畸形这一材料无实用价值。随后, 深泽广祐 (Fukasawa, 1953) 将硬粒小麦的细胞核导入卵圆山羊草 (*Ae. ovata* L.) 的细胞质而获得硬粒小麦雄性不育系; 接着他又用普通小麦为父本, 育成了具有卵圆山羊草细胞质的普通小麦品种农林6号的雄性不育系。美国人 Wilson 和 Ross (1961) 也将深泽广祐得到的卵圆山羊草细胞质的不育性导入六倍体硬质红粒冬小麦, 但由于卵圆山羊草细胞质引起迟熟等不良效应, 这些雄性不育材料也无实际利用价值。因此 Wilson 等转而研究其它的不育细胞质, 终于找到了后来得到广泛研究的 T 型雄性不育系。

一、T型不育系的选育和三系配套

1962年, Wilson 和 Ross 报道, 以普通小麦 (*Triticum aestivum* L.) 品种 Bison 为父本, 以提莫菲维小麦 (*Triticum timopheevi* Zhuk) 为母本进行杂交, F_1 代大部分雄性不育。经与 Bison 连续回交八代, 获得了具有提型小麦细胞质和普通小麦细胞核的雄性不育系, 称为 Bison 不育系。后来这类具有提型小麦细胞质的不育系均称为提型不育系或 T 型不育系。

T 型不育系的外形像 Bison 品种, 而 Bison 则是它的保持系。Wilson 等认为, T 型不育系没有卵圆山羊草细胞质所致的那些不良效应, 有可能成为杂交小麦生产的基础。同年, James 和 Wilson 指出, 一个提供不育细胞质的种同时也是它的恢复系的来源。接着 Schmidt 和 Johnson (1962, 1966) 证明, 提莫菲维小麦本身具有其细胞质所致的雄性不育性的育性恢复基因。在这些研究的基础上, Wilson 等很快找到了具有提型小麦恢复基因的马奎斯 (Marquis) 恢复系, 实现了 T 型小麦的三系配套。由于 T 型不育系的不育性完全而稳定, 细胞质不良效应小, 对品质也无不利影响, 以后世界各国的杂交小麦研究, 大都以 T 型不育细胞质为基础, 并相继转育了一系列的雄性不育系和恢复系。

二、T型不育系的转育

T 型 Bison 不育系尽管没有卵圆山羊草细胞质那样严重的不良

效应，但作为杂交小麦生产的基础，仍存在许多缺陷。最主要的问题是，恢复源窄，配合力较差，异交结实率不高，籽粒瘪皱。因此，各国育种工作者都致力于转育性能优良的T型不育系的同型不育系。现在各国已转育成了大量的同型衍生的不育系。仅以我国1972年的不完全统计为例，全国已转育出的较稳定的T型不育材料即达170个。在不育系转育的研究中，国内外学者还获得了许多规律性的认识。

许多学者指出，不育系的选育，归根到底是保持系的选择。对于准备转育成不育系的亲本材料——保持系的选择，需要考虑育性、丰产性、异交性和综合性状等方面的问题。

不育性彻底而且稳定，是转育成新的不育系的基本标准，它不仅是保证不育系及杂种种子纯度的前提条件，而且也往往影响着育性恢复的难易。Wilson在1968年就注意到，一些不同的T型不育系(A系)与同一恢复系(R系)杂交，易恢复的程度有所不同。我国范灏教授也提出，不同的A系，其易恢复性因恢复源而异。因此，为了提高所选育的不育性的易恢复性，可以将各个易于恢复的保持系互交，使有关育性恢复的互补或修饰基因得到累加，从而选用已累加的遗传性稳定的后代材料转育成不育系。

保持系和所转育成的不育系，还必须具备对本地区适应性良好、农艺性状符合本地区要求，产量潜力高和抗逆性强等性能，并具有较好的配合力。据制种角度要求，不育系应偏矮，以利接受花粉和控制杂种的适宜植株高度。江苏农科院把大姆指矮的Rht₃基因导入T型不育系，并在选育过程中逐步改良了其叶形株形、成熟期和对赤霉病等主要病害的抗性，选育出了矮秆不育系(保持系)(赵寅槐，1985，1990)。为了育成能兼抗多种锈菌小种的第一代多系杂种，墨西哥学者把具有水平抗性的推广品种转育成不育系，用以分别与外形相同而各具不同抗锈基因的一些保持系分别杂交，从而选育出一套同型而抗性不同的不育系。我国于1965年从匈牙利引入第一个冬小麦T型不育系早熟1号时，其特点是植株较高、秆细、中晚熟、抗条锈。经用春小麦科春5号作父本

与早熟1号连续回交，得到了春小麦雄性不育系，其植株较矮，内外颖能展开，在北方可以春播，在南方可以秋播，综合性状比早熟1号有了较大的改进。

据生产杂交种子的要求，不育系还必须具有较强的接受花粉能力。为此，要求其柱头外露好，表面积大，存活时间长，开颖角度大且时间长。目前，苏、美等国正致力于这方面的研究。

三、T型恢复系的选育

选育优良的恢复系是小麦杂交育种的基础。自60年代初美国育成马奎斯恢复系后，各国纷纷以马奎斯为基础材料选育同质恢复系。如苏联学者以马奎斯恢复系为母本，以米尔诺夫808为父本，育成了T808恢复系；墨西哥学者以马奎斯恢复系为基础，育成了R₂-索诺拉64恢复系；瑞士和法国学者发现普通小麦普里美比(purimeipi)对T型不育系有良好的恢复力；日本学者报道斯卑尔脱变种杜哈米连诺姆(T.spelta var. Duhamelionum)对T型不育系的恢复力很高。此外，育种家还从野生一粒小麦、拟斯卑尔脱山羊草、尾状山羊草和阿拉特小麦中发现了一批异质恢复基因。表1—1列出了通过与细胞质供体物种杂交后育成的一些主要的恢复系。

国内自1965年北京农业大学从国外引进T808 (F₂—F₃) 分离世代的恢复材料以来，在恢复系方面做了大量工作。北京农业大学对引进的T808材料进行系统选择，育成了一批T808选系，恢复力达90%左右；到70年代中后期，育成抗病、落黄好、配合力强的T808/农大75；以后又发现农大498具有较高的恢复力，测交组合(F₁) 自交结实率高达98%。80年代中期，他们又育成了原67/北15、T808/农大75//7921、原67/4015和T808//中高秆36/036。中国农业科学院原子能利用研究所从T808以及意大利引进的品质资源中选出一批原选系列的恢复系；后又育成原恢1号和原恢3号，其综合性状超过了原选号恢复系，表现抗寒、分蘖力强、成穗率高、开颖开花、花药全部外露、花药大、花粉多、配合力好；80年代，又育成原恢8501、原恢8502、原恢8503、原恢8701和原恢

表1—1 同细胞质供体物种进行杂交后所育成的恢复系

恢 复 系	杂 交 系 谱
R ₁ —Lee	提莫菲维小麦/2.Hussar-Hard.Fed//Comet Hussar-Hard.Fed/内布拉斯加 = 内布拉斯加542437
R ₂ —索诺拉64	提莫菲维小麦/2马奎斯/索诺拉64
R ₃	提莫菲维小麦/3.马奎斯
R ₄	提莫菲维小麦—节节麦双二倍体/3.敌克
R ₅	茹可夫斯基小麦/3.杰斯汀
R ₆	野生一粒小麦—节节麦双二倍体/硬粒小麦/中国春小麦
R ₇	野生一粒小麦/2.硬粒小麦/2.塞基克
R ₈	拟斯卑尔脱山羊草/中国春小麦/4.克里斯
R ₉	拟斯卑尔脱山羊草/中国春小麦/2.塞基克/中国春小麦
R ₁₀	尾形山羊草/9.克里斯/R8F11
R ₁₁	阿拉拉特小麦/3.塞基克F7
R ₁₂	野生二粒小麦1/6.硬粒小麦F4
R ₁₃	野生二粒小麦4/硬粒小麦F7

8702等一批综合性状优良、恢复力高而稳定的优良恢复系。江苏农科院作物研究所育成7592。黑龙江农科院克山科研所育成克82恢77和克82恢72。山东农业大学育成758461—4和758464—7。山西运城棉花研究所育成7952。河北农业大学育成原 67/2208// 维系和郑6选/普里美比。西北农业大学育成T—6—3//T808/ 矮斗1号。河北省粮油科研所育成T808/郑65//6609等。这些恢复系的共同特点是，综合性状好、表现中矮秆、抗病性好、制种性状优良、恢复力高而稳定、产量达到或接近生产良种的水平。

四、T型杂种小麦中育性恢复的遗传研究

在筛选优良恢复系的过程中，各国学者还对育性恢复性的遗传学进行了大量研究，在育性恢复基因的来源、育性恢复的遗传特点、恢复基因的定位等方面取得了很大进展。

1. 育性恢复基因的来源

自Schmidt和Johnson指出并证实雄性不育性供体提莫菲维小